TARTU RIIKLIK
ÜLIKOOL



L. SARAPUU

TAIMEFÜSIOLOOGIA

I

TARTU 1960

TARTU RIIKLIK ÜLIKOOL
TAIMEFÜSIOLOOGIA KATEEDER

L. SARAPUU

TAIMEFÜSIOLOOGIA

(LOENGUD)

I

TARTU 1960

2
TARTU ÜLIKOOLI
RAAMATUKOGU
200808

Vastutav toimetaja A. Perk
Korrektor E. Võhandu

==========

TRÜ Rotaprint 1960. Trükipoognaid 13,60.
Tir. 400 eks. MB 01591. Tell. nr. 340.
Hind rbl. 4.10

E E S S Õ N A

N.A.Maksimovi eestikeelne "Taimefüsioloogia lühikursus", mis on tõlgitud 1938.a. väljaande järgi, on vananenud. Seepärast on tekkinud vajadus uuema eestikeelse õppevahendi järele, milles peegelduks vahepeal toimunud taimefüsioloogia areng.

Käesoleva õppevahendi koostamisel on kasutatud uuemaid taimefüsioloogiaalaseid õpikuid (Rubin, 1954 ja 1956; Henkel, 1958; Maksimov, 1958; Raskatov, 1958), monograafiaid ja artikleid.

Õppevahendi koostamisel on väikeste muudatustega aluseks võetud bioloogia üliõpilastele kehtiv programm. Arvestades taimefüsioloogia ja biokeemia seost ja kateedri uurimistöö suunda, on mõnevõrra põhjalikumat käsitelu leidnud lämmastikainevahetus, fotosünteesi ja hingamise keemism ning taimede kasvufüsioloogia osa. Meie tingimustes vähema tähtsusega küsimused (taimede soolakindlus, kunstlik niisutamine jt.) antakse aga lühemalt. Taimede vastupanuvõimet ebasoodsatele välistingimustele ei käsitleta eraldi peatükina, vaid koos nende peatükkidega, millega nad on kõige lähemalt seotud. Nii esitatakse taimede põuakindlus koos veemajandusega ja talvekindlus koos kasvu- ja arengufüsioloogiaga.

Taimede mineraalse toitumise peatükk esitatakse pärast fotosünteesi ja hingamise käsitelu. Nimelt on taimede mineraalset toitumist enne hingamist raske käsitleda, kuna selle aluseks on hingamisprotsessis tekkivad mineraalainete aktseptorid ja energia.

Taimefüsioloogia praktikumis käsiteldav metoodika ja mõnede teiste teadustega osaliselt kattuvad küsimused on antud tihedamas trükis.

Käesolev õppevahend on jaotatud kaheks osaks. Esimene osa koosneb järgmistest peatükkidest: 1. Sissejuhatus, 2.Taime raku füsioloogia, 3. Veemajandus ja 4. Fotosüntees. Teise ossa on paigutatud peatükid: 5. Hingamine, 6. Taimede mineraalne toitumine, 7. Kasvu- ja arengufüsioloogia.

Õppevahend on mõeldud kasutamiseks TRÜ bioloogia osakonna, EPA agronoomia ja metsanduse teaduskondade üliõpilastele ning teistele bioloogia alal töötajatele.

Autor on õppevahendi edaspidise täiustamise huvides tänulik ettepanekute ja märkuste eest, millised palun saata TRÜ taimefüsioloogia kateedrisse.

L.Sarapuu

S I S S E J U H A T U S

1. TAIMEFÜSIOLOOGIA AINE JA ÜLESANDED

Taimefüsioloogia on teadus taimeorganismides toimuvatest elutegevusprotsessidest. Ta ülesandeks on:

1) uurida täpselt ja täielikult kõiki objektiivseid seaduspärasusi, millistele alluvad taimes toimuvad elutegevusprotsessid ja -nähtused;

2) selgitada väliskeskkonna mõju taimedes toimuvatele elutegevusprotsessidele;

3) uurida taime loomuse parandamise ja produktiivsuse suurendamise meetodeid.

Taimefüsioloogia seab oma eesmärgiks niisuguse sügava ja igakülgse tutvumise taime elutegevusprotsessidega, mis annavad meile võimaluse oma soovi järgi muuta taimes toimuvaid protsesse ja viimaste abil suunata taime elu maksimaalse produktsiooni saamise suunas. Vene taimefüsioloogia isa K.A. T i m i r j a z e v, määratledes taimefüsioloogia ülesandeid, kirjutas: "Taimefüsioloogia püüete siht seisneb selles, et tundma õppida ning seletada taimeorganismi eluavaldusi, ja mitte ainult neid tundma õppida ja seletada, vaid ka sel teel neid täielikult alistada inimese mõistuslikule tahtele, nii et ta saaks neid avaldusi soovi järgi muuta, peatada või välja kutsuda. Füsioloog ei saa rahulduda vaatleja passiivse osaga - kui eksperimentaator, ta esineb tegutsejana, looduse valitsejana."

Need mõtted langevad kokku J.V. M i t š u r i n i ideedega, kes rõhutas, et inimene võib ja peab looma täiuslikumaid vorme kui loodus ise. Füsioloog peab alati meelde tuletama Mitšurini deviisi: "Meie ei või oodata looduselt armu-

ande, võtta neid temalt - see on meie ülesanne."

Taimefüsioloogia lõplikuks sihiks on taimeorganismi kasvu ja arengu juhtimine selleks, et täielikumalt rahuldada inimühiskonna vajadusi toiduainete, tehnilise toormaterjali ja loomatoidu järele. See juhtimine on aga võimalik ainult nii terviktaime kui ka selle üksikute protsesside uurimise põhjal. Seepärast moodustab kõikide taimes toimuvate eluprotsesside analüüs ülitähtsa osa füsioloogiast, eksperiment on aga eluprotsesse juhtivate seaduspärasuste analüüsi vahendiks. Kuid see analüüs ei tohi varju jätta füsioloogia sünteetilisi ülesandeid, taime kui ühtse organismi terviklikku kujutamist.

Üldine taimefüsioloogia uurib kõikidele taimedele omaseid füsioloogilisi funktsioone. Kuid taimefüsioloogia ei saa rahulduda ainult kõikides taimedes toimuvate üldiste seaduspärasuste uurimisega. Tema ees seisab veel konkreetsem ülesanne - uurida teatud süstemaatiliste gruppide füsioloogilisi iseärasusi. See on erifüsioloogia ülesandeks. Üld- ja erifüsioloogia on tihedasti omavahel seotud ja täiendavad teineteist.

2. TAIMEFÜSIOLOOGIA ARENGU PÕHIETAPID

Kuigi taimefüsioloogia on veel võrdlemisi noor teadus, märksa noorem, kui sellised botaanika harud, nagu morfoloogia ja süstemaatika, on ta siiski läbi käinud teatud ajaloolise arengu tee, millele jättis sügava jälje sotsiaalsete suhete muutumine.

Üheks rohelisi taimi iseloomustavaks omaduseks on nende võime toituda anorgaanilistest ainetest ja sünteesida viimastest oma keha moodustavaid orgaanilisi aineid. Orgaaniliste ainete primaarne süntees on roheliste taimede kõige iseloomustavam erinevus loomaorganismidest, kes kasutavad oma toiduks orgaanilisi aineid valmis kujul. Taimede toitumise probleem on omanud kogu taimefüsioloogia arengu jooksul keskset kohta. Võib liialdamata öelda, et oma olemasolu botaanika haruna algas taimefüsioloogia kui teadus taimede toitumisest. Taimefüsioloogia algust loetaksegi tavaliselt V a n H e l-

m o n t i katsetest. Küsimus, kust on pärit taime keha moodustavad ained, huvitas botaanikuid mitme aastasaja jooksul. Esimesi eksperimentaalseid katseid sellel alal teostas hollandlane Van Helmont (1629). Ta kasvatas viie aasta jooksul pajuoksa potis, mis oli täidetud kindla hulga kuiva kaalutud mullaga. Taime kasteti vihmaveega. Taime kaalumine katse lõpul näitas, et selle kaal suurenes 30 korda. Siinjuures mulla kaalukadu oli tühine. Mitte arvestades õhu CO_2 osavõttu taime toitumisest, tuli Van Helmont ebaõigele järeldusele,et põhiliseks taime kaalu suurenemise allikaks on vesi.

18. sajandi lõpul, tänu keemia hiilgavale arengule,tehti L a v o i s i e r i, P r i e s t l e y ja teiste teadlaste töödega kindlaks õhu keemiline koosseis, aga samuti leiti keemilised ained, millede abil oli võimalik uurida sel ajal avastatud tähtsamaid füsioloogilisi protsesse (fotosüntees, hingamine, käärimine).

Lähtudes aine ja energia jäävuse seadusest, mis esimesena avastati L o m o n o s s o v i poolt, võisid Lavoisier ja G a y - L u s s a c arvutada hingamise ja käärimise keemilise bilansi. P r i e s t l e y, I n g e n h o u s z i, S e n e b i e r i ja S a u s s u r e töödega kirjutati teadusesse uus peatükk taimede fotosünteesist ja hingamisest. Nende töödega seati taimefüsioloogia aluseks selle aja jaoks revolutsiooniline taimede õhust toitumise teooria ja heideti julgelt kõrvale sajandite jooksul tekkinud kujutlus taimede toitumisest saladuslikest maamahladest.

Peale avastust, et taim võib omastada atmosfääri CO_2, vaadati mullale kui ainult mineraalainete allikale. Kuid ka siin valitses alguses ebaõige nn. huumuse teooria, mille järgi taimes sisalduvad orgaanilised ained on pärit mulla huumusest. 19. saj. neljakümnendateks aastateks purustas saksa õpetlane L i e b i g selle ajani valitseva mineraalse toitumise huumuse teooria ja rajas koos sellega aluse kaasaja õpetusele taimede mineraalsest toitumisest. Liebigi tööd, vaatamata mõningatele puudustele ja ühekülgsusele, olid suure tähtsusega, sest nad olid aluseks kunstlike mineraalväetiste kasutamisele. Kuid ta arvas ekslikult, et tai-

mede vajadused lämmastiku järele rahuldatakse täielikult õhus leiduva ammoniaagi arvel.

Suure tähtsusega taimefüsioloogia edasisele arengule olid prantsuse keemiku ja agronoomi B o u s s i n g a u l t i tööd (1860) ja samuti suurima saksa botaanik-füsioloogi S a c h s i omad (1870-1880). Boussingault kasutas esimesena taimede toitumise uurimiseks vegetatsiooninõusid, olles seega eksperimentaalse suuna rajajaks taimefüsioloogias. Taimede kasvatamisega vegetatsiooninõudes näitas ta, et taimed pole võimelised kasutama vaba õhu lämmastikku, vaid omastavad seda ainult mullas leiduvatest lämmastikühenditest. H e l l r i e g e l kirjeldas esimesena liblikõieliste tähtsust lämmastiku seondajatena ja avastas, et seda osa liblikõielised täidavad koos sümbioosis mügarbakteritega.

P a s t e u r i uurimistega pandi alus mikroorganismide füsioloogia uurimisele, mille tulemusena hakkasid üha rohkem selguma üksikute elementide ringkäigu seaduspärasused looduses ja mikroorganismide oluline tähtsus selles ringkäigus. Pasteur avastas käärimise kui energia vabastamise viisi anaeroobsetes tingimustes. P f e f f e r uuris edukalt raku osmootseid omadusi.

19. saj. keskel toimus bioloogia arengus suur sündmus - 1859.a. ilmus Ch. D a r w i n i raamat "Liikide tekkimine". Selles raamatus esitas Darwin liikide tekkimise evolutsiooniteooria, mis seletab orgaanilise elu arengu ajalugu materialistlikust positsioonist.

Taimes toimuvad protsessid on täiuslikud ja täpselt omavahel kooskõlastatud. Selle täiuslikkuse seletamisel tugineb taimefüsioloogia evolutsiooniteooriale. Füsioloog vaatleb kõiki taimes toimuvaid protsesse kui pika ajaloolise arengu tulemust, toetudes üldbioloogilisele loodusliku valiku seadusele.

Oma olemuselt materialistlik Darwini õpetus andis tugeva hoobi idealismile bioloogias. Metafüüsilise käsitluse esinemist taimefüsioloogias soodustas asjaolu, et algul vaadeldi füsioloogilisi nähtusi eraldi, ilma omavahelise seoseta. Nii näiteks uuriti ainete muundumist ilma, et oleks arvestatud

nende protsessidega seotud energia muundumisi; taimede vormi vaadeldi lahus funktsioonist. Selline metafüüsiline käsitlus oli omane kogu mineviku taimefüsioloogiale. Viimast soodustas ka füüsika ja keemia madal tase ja nende teaduste mittekülla1daline kasutamine füsioloogide poolt.

Vene botaanikute-füsioloogide koolkond kasvas ja tugevnes kirgliku ja veendunud materialistliku maailmavaate eest võitleja T i m i r j a z e v i ideelisel juhtimisel. Erinevalt Lääne-Euroopast oli Venemaal seepärast vitalistlikel suundadel võrdlemisi vähe menu.

Timirjazev näitas esimesena, et taimefüsioloogia on ratsionaalse põllumajanduse teaduslikuks aluseks. Tänu Timirjazevile, omandas taimefüsioloogia austava koha teiste teaduste hulgas. Oma töödes Timirjazev näitas, et taimefüsioloogia selgitab kõige tähtsamaid orgaanilise maailma protsesse ja on ühtlasi suure rahvamajandusliku tähtsusega.Tema loengud ja eriti niisugused teosed, nagu "Taime elu" ning "Põllumajandus ja taimefüsioloogia" soodustasid seda, et taimefüsioloogia muutus üheks populaarsemaks bioloogiliseks teaduseks. Timirjazev rõhutas korduvalt, et füsioloog peab astuma võitlusse loodusega ja oma mõistuse jõuga, oma loogikaga nõudma temalt vastuseid kõikidele küsimustele selleks, et allutada loodust inimühiskonna huvidele.

Timirjazevi originaalsed uurimised taimefüsioloogia, eksperimentaalse morfoloogia ja darvinismi edasiarendamise alalt on suurimateks teaduse saavutusteks. Timirjazevi uurimised fotosünteesi alalt on ülemaailmselt tuntud. Ta selgitas valguse kui energiaallika osa fotosünteesi protsessis ning rohelise pigmendi - klorofülli osatähtsuse valguse energia sidumisel. Timirjazevi silmis oli fotosüntees üheks keskseimaks loodusteaduse probleemiks üldse. Ta vaatas klorofülliterale kui sellele punktile maailmaruumis, kus toimub anorgaanilise aine üleminek orgaaniliseks ja päikese energia muundumine keemiliseks energiaks. Sellega kriipsutas ta eriti alla rohelise taime kosmilist osa, selle tähtsust kogu orgaanilisele loodusele ja Maa õhkkonna koostisele. Roheline taim toidab kogu ülejäänud looma- ja taimeriiki, mis ei oma rohe-

list värvi. Roheline taim toidab, katab ja soojendab ka meid.

Timirjazev näitas, et energia ja aine jäävuse seadus kehtib täielikult ka fotosünteesiprotsessi juures, millega purustas ühtlasi idealismi taimefüsioloogias.

Timirjazevi ideed said aluseks paljude uurijate tegevusele Venemaal. Teda võib õigusega pidada vene eesrindliku taimefüsioloogia koolkonna rajajaks. Koos Timirjazevi poolt alustatud fotosünteesi uurimise laiendamise ja süvendamisega B r i l l i a n t i, N e n t s k i, R i c h t e r i, G o d n e v i jt. poolt töötasid vene ja nõukogude füsioloogid koos teiste maade teadlastega läbi uusi füsioloogia alasid, millistest suurimateks saavutusteks on kemosünteesi avastamine V i n o g r a d s k i poolt, hingamise ja käärimise biokeemia uurimine ning nende geneetilise seose selgitamine (B a c h, P a l l a d i n, K o s t õ t š e v), kromatograafilise meetodi avastamine (T s w e t t), taimede lämmastikainevahetuse ja ammoniaagi osatähtsuse uurimine (P r j a n i š n i k o v), fotoperioodsuse avastamine (G a r n e r ja A l l a r d), taimede varju- ja valguselembesuse selgitamine (L j u b i m e n k o),kasvuainete avastamine ja liikumisnähtuste selgitamine taimede juures (V e n t, H o l o d n õ i), taimede mineraalse toitumise selgitamine (P r j a n i š n i k o v, S a b i n i n) ja vee mullast omastamise uurimine (B r i g g s, S c h a n z). Taimede vastupanuvõime küsimuste selgitamisega ebasoodsate välistingimuste vastu tegelesid M a k s i m o v, L i d f o r s s, K e l l e r ning tegelevad T u m a n o v ja H e n k e l. N.A. M a k s i m o v i uurimised külma- ja põuakindluse alalt on klassikalised. Maksimovi poolt on koostatud ka üks maailma parimaid taimefüsioloogia õpikuid. Sellest on ilmunud üheksa kordustrükki ja ta on tõlgitud paljudesse Nõukogude Liidu ja maailma rahvaste keeltesse.

Viimasel aastakümnel on taimefüsioloogia tähtsamaks saavutuseks fotosünteesi seesmise keemismi edukas selgitamine (V i n o g r a d o v, N i t š i p o r o v i t š, C a l v i n). See sai võimalikuks tänu märgitud aatomite meetodi ja paberkromatograafia kasutuselevõtmisele, millised võimal-

davad uurida füsioloogilisi protsesse märksa sügavamalt.Kaasaja taimefüsioloogial on suuri saavutusi ka kunstlike kasvuainete kasutamise alal taimekasvatuses (R a k i t i n).

Taimede biokemismi uurimine viis taimebiokeemia tekkimisele, mille arengus kuulub suur tähtsus B a c h i, O p a r i n i, K u r s a n o v i jt. töödele. Bach lõi õpetuse hapendusprotsessidest ja Oparin töötas välja teooria fermentide tegevuse pöörduvusest.

See on lühike ja kaugeltki mitte täielik saavutuste loetelu, mille üksikasjalikumale käsitlemisele asume vastavate peatükkide juures.

3. TAIMEFÜSIOLOOGIA ARENEMISE AJALOOST TARTU ÜLIKOOLIS

Õppides taimefüsioloogiat,tekib tahes-tahtmatult küsimus selle aine ajaloost meie ülikoolis.On ju ammu enne meid siin samal erialal töötanud inimesed,kes on rakendanud kogu oma jõu ja oskuse teaduse arendamiseks.Üheks esimeseks teadlaseks, kes viljeles taimefüsioloogiat Tartu Ülikoolis oli K r a u s e. Ta sündis 1759.a.Sileesias.Kuna Krause kasvas üles kehvades oludes,tuli tal gümnaasiumi lõpetamiseks endale ülalpidamist teenida.Astunud Leipzigi ülikooli,pidi ta majanduslikel põhjustel sealt lahkuma.1803.a.kutsuti Krause Tartu Ülikooli juurde.Tema juhatusel asutati samal aastal ökonoomiline kabinet,millest said hiljem alguse paljud laboratooriumid.Olles 1806.aastani vabastatud õppetööst,tegeles ta väga innukalt ülikooli hoonete planeerimise ja ehitamisega.Tema plaani järgi ehitati vana anatoomikum,osa praegusi Toomel olevaid haiglaid,botaanikaaias asuvad kasvuhooned ja taastati pearaamatukogu jaoks Toomel olevad varemed.Krause juhatusel istutati Toomemäele puud ja kujundati seni lagedast prügimäest ülikooli park. Ka ülikooli peahoone plaan on koostatud Krause poolt.Alates 1806.aastast luges Krause ülikoolis arhitektuuri,agronoomiat ja põllumajanduse tehnoloogiat.Viimane hõlmas õlle, veini, piirituse ja tärklise valmistamist ning naha parkimist. Ta suri 1828.a.

Krause järglasena asus tööle S c h m a l z. Juba vara-

kult töötas ta aiandites, õlle- ja veinitööstustes, hiljem aga mõisates valitseja abina. 1829.a. kutsuti ta Tartu Ülikooli põllumajanduskateedri juurde tööle. Seal ta luges muu kõrval taimede toitumist, aiandust, mesindust jt. Schmalz rentis oma vahenditega Tartu Ülikoolile Vana-Kuuste mõisa ja asutas 1834.a. sinna Põllumajanduse Instituudi. Seal katsetati uute sortide ja taimede kasvatamist. Põldudel kasvas näiteks suhkrupeet ja lutsern. Katsepõldudel võrreldi 154 sorti kartulit eesmärgiga, leida kõige suurema tärklisesisaldusega ja saagirikkamaid sorte tööstuse jaoks. Ka uuriti maisi roheliste osade suhkrusisaldust ja võrreldi söödapeedi suhkrusisaldusega. 1837.a. komandeeriti Schmalz Krimmi, kus ta pidi selgitama, kas sealsed olud on kohased viinamarja, õlipuu, tee ja puuvilla kasvatamiseks.

Aastast 1863 algas Tartu Ülikoolis väga huvitav ajajärk. Sel ajal asutati ülikooli juurde taimefüsioloogia kateeder, mille juhatajaks kutsuti S c h l e i d e n, kuulus loodusteadlane, kes on üks rakuteooria loojatest. Ta sündis 1804.a. Hamburgis. Ülikoolis õppis ta õigusteadust ja hakkas advokaadiks. See töö oli talle väga vastumeelne ja ta tahtis end meeleheites maha lasta. Kuid raske peahaav ei olnud surmav. Paranenuna hakkas ta õppima botaanikat. Koos S c h w a n n i g a kirjeldas ta esimesena rakku elava organismi koostisosana. E n g e l s hindas Schleideni rakuteooriat väga kõrgelt, öeldes et saladuse kate, mis seni kattis organismide tekkimist, kasvu ja struktuuri, on nüüd kõrvaldatud.

1863.a. kutsuti Schleiden Vene haridusministeeriumi poolt Tartu Ülikooli professoriks. Kõik see sündis ilma, et oleks küsitud Tartu Ülikooli Nõukogu arvamust. Ülikooli Nõukogu ei tunnustanud aga Schleideni ametisse määramist. Schleiden ei oodanud ära Nõukogu otsust, vaid sõitis Tartusse. Ta esimesele loengule tuli peaaegu 1000 kuulajat. See on tohutu arv, kui arvestada, et 1863.a. oli üliõpilaste arv 801. Ülikooli Nõukogu saatis haridusministeeriumile ägeda protesti Schleideni ametisse määramise kohta. Ministeerium vastas, et nii tuntud teadlane kui seda on Schleiden, tõstab ülikooli au ja kuulsust. Kuid see oli kui õli tulle. Vanameelsed pro-

fesserid tundsid end solvatuna Schleideni edust. Eriti palju vaenlasi oli Schleidenil usuteadlaste ja aadli hulgas. Ajalehtedes tekib äge polemika Schleideni pooldajate ja vaenlaste vahel. Polemika tõstab veelgi ta loengutest osavõttu. Kuid võitlus linna bürgerite ülemkihiga sundis teda siiski aasta pärast "omal soovil" Tartust lahkuma. Lahkumise põhjuseks oli kohaliku kodanluse vaenulik suhtumine tema progressiivsetesse vaadetesse.

Hiljem tegeles füsioloogiaalaste küsimustega R u s s o v. Ta lõpetas Tartu Ülikooli 1864.a. ja järgmisel aastal sai temast botaanikaaia juhataja asetäitja, hiljem juhataja (kuni 1895 aastani). Tuntud on tema tööd taimede külmakindluse kohta. Ta uuris 92 liiki puid ja põõsaid ning leidis,et väljas kasvavatest puudest olid detsembris ja jaanuaris peaaegu tärklisevabad kuusk ja vaher. Palju tärklist oli samal ajal aga pärnal. Soojas toas hoitud okstel tekkis tärklis juba teisel päeval. Külmas hoitud okstes oli aga tärklist palju vähem. Ka pani ta tähele, et sügisel vähenes tärklise hulk aeglaselt, kevadel tõusis kiiresti.

Russovi õpilane T h e m s o n tegeles seemnete leotamise uurimisega keemiliste ainete lahustes. Ta töötas põllumajanduse kateedris alates 1884.aastast. 1931.a. ilmus tema töö orgaaniliste ühendite mõjuat vesikultuuridele. Ta leidis, et kõrgemad taimed on võimelised omastama lämmastikku mööningatest orgaanilistest ühenditest.

Aastatel 1902 - 1914 tegeles taimefüsioloogiliste uurimistega H r y n i e w i e c k i. Ta õppis Tartu Ülikoolis keemiat ja loodusteadust ning tutvus Leipzigis Pfefferi laboratooriumis uusimate uurimissuundadega taimefüsioloogias. 1914.a. omistati talle õhulõhede uurimiste eest botaanikadoktori kraad ja määratakse Odessa ülikooli botaanika-professoriks. Praegu töötab Hryniewiecki Varssavi ülikoolis kateedrijuhatajana.

Vähe andmeid on säilinud T s w e t i sidemetest Tartu Ülikooliga. Tswett sündis 1872.a. Itaalias. Ta isa oli vene emigrant, ema itaallanna. 1896.a. kaitses ta Genfi ülikoolis doktori väitekirja. Aastal 1897 asus ta tööle Peterburi Les-

gafti bioloogia-laboratooriumisse. 1902.a. siirdus ta Varssavisse. 1917.a. saab Tswett Tartu Ülikooli botaanika-professoriks. Sõjaolukorra tõttu ei ole säilinud andmeid tema teaduslikust tegevusest. Tswett on maailmakuulsuse omandanud kromatograafilise meetodi kasutusele võtmisega, milline meetod on eriti laialt kasutatav tänapäeval. 1918.a. evakueerus ta Voronežši, kus ta suri 1919.a.

Tartu Ülikool avati uuesti 1919.a. 1921.a. sai taimefüsioloogia-professoriks K a h o, kes varem oli komandeeritud välismaale end taimefüsioloogia alal täiendama. 1921.a. asutati ka taimefüsioloogia laboratoorium (praegustes ruumides); 1924.a. remonditi laboratooriumi juurde kuuluv kasvuhoone.

Suurt tähelepanu pööras Kaho rakufüsioloogiale. Elu kandjaks pidas Kaho kolloidse struktuuriga protoplasmat. Protoplasma uurimistele pühendas ta suurema osa oma töödest.

Kaho uuris ka mõningate soolade stimuleerivat mõju külvise leotamisel. Katsetes leotati nisuteri 4-5 tundi mitmesuguste soolade lahustes. Kaaliumsoolade mõjul tõusis saak 10% võrra. Soolade mõju terade idanemisele uuris ka dr. P o r t. Ta leidis, et mineraalsoolad avaldavad nõrkades kontsentratsioonides idanemisele stimuleerivat mõju, kuna aga tugevad kontsentratsioonid on mürgised. Pärast Kahot sai TRÜ taimefüsioloogia kateedri juhatajaks T a l t s. Taltsi tööd käsitlevad raskemetallide soolade mõju protoplasmale.

Nagu näeme, on meie ülikooli taimefüsioloogide hulgas olnud inimesi, kes on julgelt võidelnud uute ideede eest teaduses. Paljud nende poolt käsitletud küsimused, nagu puutaimede varuainete dünaamika seoses temperatuuritingimustega, neutraal- ja raskemetallide soolade mõju protoplasma omadustele, seemnete külvieelne stimuleerimine jt. on kateedri uurimisteemadeks ka praegu.

4. TAIMEFÜSIOLOOGIA SEOS TEISTE DISTSIPLIINIDEGA JA SELLE TÄHTSUS PÕLLUMAJANDUSELE

Taimefüsioloogial on ...iste teadustega kahte liiki seosed:

1) teadused, milledele taimefüsioloogia oma uurimistes toetub;

2) teadused, millised kasutavad taimefüsioloogia saavutusi.

Kuuludes botaaniliste distsipliinide tsüklisse, on taimefüsioloogia samaaegselt tihedasti seotud loomafüsioloogiaga. Paljud põhilised funktsioonid, nagu toitumine, hingamine, ärritatavus jne., on omased nii taimedele kui ka loomadele. Seetõttu edusammud loomafüsioloogias kergendavad taimefüsioloogia uurimisi ja vastupidi.

Tihedalt piirnedes kirjeldava iseloomuga bioloogiliste distsipliinidega, erineb füsioloogia neist sellega, et tema vundamendiks on füüsikalis-keemilised teadused. Nimelt taime eluavalduste analüüsis, keeruliste protsesside lahutamisel lihtsamateks, kasutab füsioloogia füüsikalis-keemilisi meetodeid. Seepärast on füsioloogia areng tihedalt seotud füüsika ja keemia arenguga. Kaasaja taimefüsioloogia baseerub peamiselt orgaanilise, kolloid- ja füüsikalise keemia andmetele. Kuid siinjuures ei saa füsioloogia täielikult toetuda füüsika ja keemia seadustele, sest taimes toimuvad eluavaldused on palju keerulisemad elutus looduses avalduvatest seaduspärasustest - need alluvad omadele bioloogilistele seaduspärasustele.

Taimebiokeemiaga on füsioloogia seotud niivõrd tihedalt, et paljud küsimused lahendatakse füsioloogide ja biokeemikute koostööna. See on ka arusaadav, sest füsioloogiliste protsesside olemust ei saa mõista ilma nende biokeemiliste protsesside tundmiseta, mis on füsioloogiliste protsesside aluseks.

Oma üldistustes tugineb taimefüsioloogia darvinismile. Seepärast Darwini õpetuse ja sünteetilise taimefüsioloogia vahel on olemas tihe side. Timirjazev,lähtudes orgaaniliste olendite evolutsioonist, kinnitas, et ainult darvinismi alusel

võib tundma õppida teatud taime funktsiooni, aga samuti selle seost teatud organi ehitusega.

Taimefüsioloogia on mitte ainult iseseisev teadus, mis toetub teiste teaduste saavutustele, vaid ta on ise ka aluseks agronoomilistele teadustele. Agronoomiliste teaduste edusammud sõltuvad taimefüsioloogia saavutustest, samuti nagu füsioloogia edu füüsika ja keemia saavutustest.

Taimefüsioloogia on väga lähedalt seotud taimekasvatusega. Meie ülesandeks on suunata taimede arengut suurema põllumajandusliku produktsiooni suunas. Kuid see teadlik ja sihikindel suunamine ei saa toimuda ilma taimeorganismis ja tema ühtsuses väliskeskkonnaga valitsevate seaduspärasuste tundmiseta. Võimatu on rakendada agrotehnilisi võtete komplekse kõrgete ja püsivate saakide kindlustamiseks ilma tõsise ja sügava taimede eluavalduste tundmiseta, ilma väliskeskkonna mõju tundmiseta taimede füsioloogilistele protsessidele. Teadmised taime eluavaldustest lubavad mitte ainult kindlaks teha ühe või teise agrotehnilise võtte tähtsuse, vaid ka õigemini välja töötada selliseid võtteid, millised avaldavad soodsamat mõju taime elutegevusele. Mitte aluseta ei õelnud Timirjazev, et taimefüsioloogia on ratsionaalse maaviljeluse teaduslikuks aluseks. Seepärast iga suur samm füsioloogias viib uutele edusammudele taimekasvatuses ja vastupidi - agronoomia ees seisvad ülesanded on stiimuliks füsioloogiliste probleemide läbitöötamisel ja siinjuures võtavad sellest osa harilikult ka agronoomid ise. Nende töödele võlgneb taimefüsioloogia palju tänu, eriti taimede toitumise õpetuse selgitamisel.

Selliste agronoomide nimed, nagu B o u s s i n g a u l t, H e l l r i e g e l ja P r j a n i š n i k o v, on taimefüsioloogia ajaloos kõige auväärsematel kohtadel.

Agronoomilistest distsipliinidest on taimefüsioloogia kõige tihedamini seotud agrokeemiaga. Nende vahele on võimatu tõmmata teravat piiri. Õpetus taimede mineraalsest toitumisest on lahutamatult seotud õpetusega väetistest ja seepärast agrokeemia asub sagedasti lahendama taime toitumisfüsioloogia küsimusi. Taimefüsioloogia aga võtab osa väetis-

te kasutamise küsimuste läbitöötamisest. Suur osa agrotehnilistest võtetest ei kujuta muud midagi kui taimede nõudmiste rahuldamist. Uusim kõrgete saakide saamiseks kasutatav agrotehnika, soode kuivendamine, niisutussüsteem, uudismaade harimine - kõik need tuginevad füsioloogia andmetele.

Kuna taimede mineraalse toitumise keskkonna moodustab muld, siis on taimefüsioloogia seos mullateadusega arusaadav. Kuid mullas toimuvad protsessid, mille tulemusena vabanevad taimedele kättesaadavad toitained, on seotud selle mikrobioloogiliste protsessidega. Seetõttu on taimefüsioloogia tihedalt seotud ka mulla mikrobioloogiaga.

Mikrobioloogia ise uurib väikesi, hariliku silmaga nähtamatuid taime- (bakterid, pärmid, hallitusseened, vetikad) ja loomaorganisme (protozoad). Viimasel ajal on hakanud eralduma mikrobioloogiast protozooloogia, mistõttu mikrobioloogia käsitleb taimeriigi alamaid organisme. Mikroobide ja alamate taimede füsioloogia on üldise taimefüsioloogia osaks.

Taimefüsioloogia on tihedalt seotud selektsiooni ja geneetikaga. Geneetika, see on paljunemisfüsioloogia, mida käsitletakse ka paljudes füsioloogia õpikutes. Oma suure mahu ja tähtsuse tõttu on ta kujunenud iseseisvaks teaduseks.Taimede selekteerimisel peab tundma nende füsioloogilisi tunnuseid, nagu varavalmivus, talvekindlus, põuakindlus, teraviljade lamandumine jne. Neid ja samuti ka biokeemilisi andmeid on võimalik saada sortide hoolikal füsioloogilis-biokeemilisel uurimisel. Seepärast on kaasajal iga suure selektsioonijaama juures ka füsioloogialaboratoorium.

Taimefüsioloogia iseärasuseks on võrdlemisi üksikasjalik ökoloogilise iseloomuga küsimuste käsitlemine. Siin tõstetakse esiplaanile taime ja tema elutingimuste vastastikune mõju. Väljaspool seda vastastikust mõju pole võimalik mõista taimekultuuride elu, veel vähem aga füsioloogiliselt mõtestada agrotehnika poolt nende mõjustamiseks kasutatavaid võtteid.

Sageli väidetakse taimefüsioloogia kohta, et see kujutab endast paljude teiste teaduste (taimeanatoomia, taimebiokeemia, füüsikaline ja kolloidkeemia, taimekasvatus, mullateadus, taimeökoloogia) kokkuvõtet. Tõsi, taimefüsioloogia

üldistab ja seob need teadused. Nende abistavate teaduste tundmine on vajalik taimefüsioloogia mõistmiseks ja viimase omandamisele saab asuda alles peale nende teaduste põhialustega tutvumist.

5. TAIMEFÜSIOLOOGIA UURIMISMEETODID.

Taimefüsioloogia kuulub eksperimentaalsete teaduste hulka. See aga tähendab, et põhiliseks füsioloogiliste protsesside tunnetamise vahendiks on eksperiment e. katse. Eksperimendiks nimetatakse füsioloogiliste nähtuste uurimist kunstlikult loodavates ja reguleeritavates tingimustes. Peale selle omavad taimefüsioloogias uurimismeetoditest suurt tähtsust kirjeldav ja ajalooline meetod.

Mis peab eelnema füsioloogilise eksperimendi püstitamisele? Teaduslik pole katse, millel puudub põhjendus. See on pimesi kobamine. Põhjenduse kujunemise materjalideks on varem teaduse poolt sellel alal saadud tulemused. Kirjanduse andmed on ehituskivideks või vähemalt alusmüüriks meie tööle. Asudes katsele, tuleb uurida kõiki olemasolevaid andmeid, mis on otseselt või kaudselt seotud antud küsimusega. Kirjanduse materjalide läbitöötamine väldib avastatud tõdede uuesti avastamist. Kirjanduse läbitöötamisel tekivad ka hüpoteesid, mis on teaduslikus töös niisama vajalikud nagu õhk hingamiseks.

Füsioloog peab looma enne katset nn. töö hüpoteesi, kus ta juba üldjoontes kujutab ette oma katsete tulemusi. Mida paremini ta seda ette näeb, seda kindlamini on ta omandanud senised saavutused taimede elutegevuse seaduspärasuste uurimiste alalt. Kahtlemata kujunevad ja peavadki kujunema saadud tulemused palju rikkamaks esialgsest hüpoteesist.

Nii töö hüpoteesi loomisel kui ka katse andmete õigel läbitöötamisel tuleb arvestada üksikute funktsioonide omavahelist mõju, organismi füsioloogilist seisundit katse ajal ja lõpuks tema ajaloolist arengut. Mitte ükski loodusnähtus ei ole täielikult ja õigesti mõistetav, kui ei arvestata tema ajaloolise arengu tingimusi. Seega ajalooline meetod peab

liituma taimefüsioloogia eksperimentaalse meetodiga. Kui füsioloog ei vaatle nähtusi arengus ja muutumises, kui ta ei arvesta, et igal nähtusel on peale oleviku ka ajalooline minevik, siis ei ole ta võimeline aktiivselt vahele segama loodusnähtuste arengusse ega neid ka õigesti seletama. Kui taimefüsioloogia ei arvestaks nähtuste ajalugu, ei oleks ta teadus selle sõna kaasaegses mõttes.

Kuna füsioloogi sihiks on taime eluprotsesside igakülgne tunnetamine seoses elunähtuste keerukusega, siis on ta sunnitud need lahutama lihtsamateks koostisosadeks. Üksikute funktsioonide selgitamine võimaldab uurida füsioloogilisi protsesse sügavamalt, kuid ei anna ammendavat ettekujutust taimede elust tervikuna, kui samaaegselt ei uurita kõiki organismi funktsioonide vahelisi seoseid. Seetõttu taimede elu küllalt täpseks ja täielikuks tundmaõppimiseks on vaja kõigepealt avastada temale omased üksikud protsessid ja uurida neid füüsikalisi ja keemilisi nähtusi, mis on nende igaühe aluseks. Kuid asja analüütilise küljega ei lõpe füsioloogi ülesanne, vaid sellele peab tingimata järgnema sünteetilise suunaga ülesanne - taime elu terviklik kujutamine.

T i m i r j a z e v juhtis tähelepanu füsioloogiliste uurimiste raskustele, sest taimes toimuvad protsessid on väga keerulised ja pidevas muutumises. Samuti on alatises muutumises keskkond, mille mõju all toimuvad füsioloogilised protsessid.

Vastavalt füsioloogiliste katsete ülesannetele, võib nende hulgast eraldada kolm kategooriat:

1) katse, mille sihiks on üksikfunktsiooni uurimine;

2) katse, mis uurib üksiku faktori mõju funktsioonide kompleksile;

3) katse, mis selgitab mõjustuste kompleksi toimet kogu organismi elutegevusele tervikuna.

Missuguseid ülesandeid lahendab esimese kategooria katse? Uurida üksikut füsioloogilist funktsiooni, see tähendab avada tema füüsikalis-keemiline olemus, selle sõltuvus väliskeskkonna tingimustest, määrata selle seos teiste funktsioonidega ja selgitada antud funktsiooni osatähtsus orga-

nismi elus. Tähtsamateks taimeorganismi funktsioonideks on: toitumine, hingamine, kasv ja areng ning paljunemine.

Alguses faktilise materjali kogumine toimuski taimefüsioloogias iga nähtuse isoleeritud uurimise tulemusena. Nii näiteks taime fotosünteesi juures uuriti klorofülli füüsikalis-keemilisi omadusi eraldi gaasi- ja energiavahetuse küsimusest ning välistingimuste (valgus, temperatuur jt.) mõjust selle protsessile. Selline uurimisetapp oli paratamatu, sest üksikute nähtuste omavaheliste seoste kindlaks tegemisele saab asuda alles teatud faktilise materjali põhjal.

Selleks, et iga eri küsimust, mis on võetud uurimiseks, eraldada teistest, kasutatakse järgmist võtet:

Oletame, et uurime temperatuuri mõju fotosünteesile. Selleks valime sama liigi või sordi ühesuguse vanusega ja võrdselt arenenud taimed ja asetame nad sellistesse tingimustesse, millised erineksid ainult uuritava faktori, antud juhul temperatuuri poolest. Katsest selgub, et fotosüntees eri temperatuuri juures on erinev. Kuna kõik teised tingimused olid ühesugused, siis erinevus tulemustes ongi põhjustatud temperatuuri poolt.

Kui näiteks tahetakse uurida fotosünteesi mõju transpiratsioonile, siis asetatakse taim pimedasse, kus fotosünteesi ei toimu. Taime reaktsioon aga näitab, milles seisab fotosünteesi tähtsus transpiratsioonile. Need on muidugi kõige lihtsamad näited, millised iga konkreetse küsimuse lahendamisel on erinevad.

Teise kategooria katsed rajatakse sihiga selgitada kogu taime reaktsiooni tervikuna teatud iseloomuga mõjustusele. Nii näiteks võib püstitada katseseeria variantidega, kus jälgitakse mulla niiskuse või väetamise mõju. Siinjuures püütakse selgitada nende mõju fotosünteesile, hingamisele, kasvule, saagile jne.

Mõlemate kategooriate katseid võib rajada laboratooriumis ja põllul. Katsete tingimusi on parem reguleerida laboratooriumis kui põllul. Põllul on katsed aga rohkem loomulikes tingimustes.

Viimastel aastatel on reas instituutides ehitatud nn.

kunstliku kliima laboratooriumid. Nendes on võimalik täpsete, automaatselt reguleeritavate vahendite abil luua soovitavat meteoroloogiliste tingimuste (temperatuur, valgus, õhu niiskus ja liikumine, sademed jne.) kompleksi, vastavalt katsete vajadustele. Siin on kõrvaldatud ootamatud ja sageli ebasoovitavad muudatused, milliseid alati esineb looduslikes tingimustes.

Kolmanda kategooria katsete abil lahendatavad ülesanded on kõige raskemad. Nende lahendamine nõuab paljude faktiliste materjalide olemasolu ja ka paljude uurimisasutiste koostööd. Siin saab asuda üldistustele alles siis, kui üksikküsimused on katseliselt juba läbi töötatud.

Vaadeldud katsete kategooriaid võib lugeda kui järkjärgulisi uurimisetappe: alguses uuritakse üksikuid füsioloogilisi küsimusi, hiljem välisfaktori mõju mitmesugustele füsioloogilistele protsessidele ja lõpuks - välisfaktorite kompleksi mõju kogu taimele tervikuna.

Eksperimentaalne meetod on võimeline tagama faktide kogumise. Kuid faktid iseenesest ei moodusta veel teadust. Kui paljude kirjeldavate teaduste ülesanne lõpeb harilikult faktide kogumise kirjeldamisega, siis füsioloogia raskem ülesanne - faktide seletamine - alles algab. Füsioloogil ei tule fakte mitte ainult koguda ja kirjeldada, vaid ka neid seletada. Faktide üldistamisele võib aga asuda pärast nende kogumist ja füsioloogia muutub tõeliseks teaduseks alles pärast seda, kui ta suudab füsioloogilisi fakte seletada, neid ette näha ja juhtida. See kõik on omane nõukogude taimefüsioloogiale, mis baseerub eksperimentaalsel meetodil ja on rikastatud dialektilise materialismi metodoloogia poolt. Dialektilise materialismi rakendamine tähendab seda, et meie peame käsitlema füsioloogilisi nähtusi nende omavahelises seoses, kus üks nähtus sõltub teisest ja omakorda mõjutab kolmandat, kus nähtused on ajaloolises arengus ja pidevas muutumises.

Esimene peatükk

TAIME RAKU FÜSIOLOOGIA

1. TAIME RAKU ORGANISATSIOON JA KEEMILINE KOOSTIS

Taime elu kujutab endast ülikeerulist nähtuste ahelat, milles iga protsess on teineteisega tihedalt seotud üheks mitmekülgseks tervikuks ja omavahel väga peenelt kooskõlastatud. Keeruliste füsioloogiliste protsesside täpne kooskõla on võimalik ainult taime peene ja komplitseeritud ehituse tõttu, kus iga taimeehituse detail on tihedalt seotud selle teatud funktsiooniga. Väliselt avaldub see taimeorganismi liigestumises üksikuteks organiteks; organid on omakorda jaotatud üksikuteks kudedeks ja koed üksikuteks rakkudeks. Taim koosneb paljudest rakkudest nii, nagu mesilaste kärjed koosnevad üksikutest kannudest. Taime rakud võivad olla väga erineva suuruse ja kujuga ning täita mitmesuguseid funktsioone, kuid iga raku aluseks on siiski ühed ja samad põhielemendid. Nendeks raku põhielementideks on kest ja sisaldis. Kest on otsekui raku väline skelett, mis annab rakule kindla kuju ja tugevuse. Raku kesta läbivad peenikesed protoplasmaniidikesed nn. plasmodesmid, mis seovad üksikute rakkude elavat ainet ühtseks süsteemiks. Kuid elu kandjaks on raku sisaldis - protoplast. Protoplastiks nimetatakse raku protoplasmat koos kõigi organoidide (tuum, plastiidid, kondriosoomid jne.) ja rakumahlaga. Protoplasti põhiline tähtsus elunähtustes on näha kasvõi sellest, et on olemas taimeorganisme (amööbid, limaseente plasmoodiumid), millel ei ole kesta.

Rakukesta põhiliseks koostisosaks on tselluloos. Tselluloos kujutab endast polüsahhariidi, mille hiiglamolekul on ehitatud β-glükoosi jääkidest. Need on ühendatud omavahel

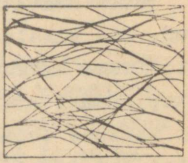
hapniku sildadega. Iga tselluloosimolekul koosneb keskmiselt 1400–10.000 glükoosi jäägist, milline on venitatud ahelaks. Seda nimetatakse peaahelaks.

Niiditaolised tselluloosimolekulid ühinevad kimpudeks, milliseid nimetatakse mitsellideks. Tselluloosimolekuli ühinemine mitselliks toimub vesiniksidemete kaudu. Need tekivad tselluloosi hüdroksüülgruppide vesinikuaatomite ja tselluloosile adsorbeerunud vee molekulide vahel. Mitsellid omakorda ühinevad tselluloosiniitideks e. fibrillideks.

Pikkades kiutaolistes rakkudes (puuvilla-, lina- ja kanepikiud) on kõik tselluloosi osad ühes suunas väljavenitatud, kuid teatava nurga all raku pikitelje suhtes. Seetõttu raku kest on spiraalse ehitusega. Ka tselluloosiniidid on omavahel ühendatud vesinik-sidemetega. Need sidemed on nõrgad, mistõttu niite võib teineteisest eraldada. Pikisuunas tõmmates on aga tselluloosiniit väga tugev.

Parenhüümsetes rakkudes on tselluloosimolekulid asetatud ebakorrapäraselt. Üksikute niitide vahele jäävad siin tühikud, mis annavad kestale peenepoorilise ehituse (joon.1)

Noortes rakkudes asetsevad tselluloosi fibrillid kobedalt, kus esinevad küllalt suured vaheruumid. Need on täidetud peamiselt vee ja pektiinainega. Seetõttu laseb kest vett läbi ja temas lahustunud aineid. Nii näiteks sisaldab kõrreliste koleoptiili rakuseinte tselluloos 66% vett. Fibrillide vahel on ka teised ained. Kõrreliste koleoptiili rakukesta kuivaines on tselluloosi 42%, hemitselluloosi 38%, pektiinaineid 8% ja valke 12%.



Joon.1. Parenhüümrakkude kesta submikroskoopiline ehitus.

Vananedes muutub rakukesta keemiline koosseis: toimub kas puitumine või korgistumine. Puitumise korral kiududevahelised ruumid täituvad amorfse aine ligniiniga. Puitumine teeb raku tugevaks. Siin säilib rakukesta läbilaskvus, seepärast puitumise korral võivad rakud omada elavat protoplasmat. Korgistumisel kattub rakukest rasvataolise aine suberiiniga, kest kaotab läbilaskvuse, mistõttu korgistunud rakud

ka suurevad.

Noored rakud on täidetud täies ulatuses protoplasmaga. Teatud raku arengu etapil moodustuvad protoplasmas vakuoolid, mis enamuses täiskasvanud rakkudes ühinevad üheks rakumahlaga täidetud tsentraalseks vakuooliks.

Rak organoididest on suuremad plastiidid. Neid plastiididest, mis on taime rohelistes osades ja sisaldavad klorofülli, nimetatakse kloroplastideks. Need plastiidid, mis esinevad kollastes viljades, õites või juurtes ja milledes klorofülli ei leidu, vaid esinevad karotinoidid, nimetatakse kromoplastideks. Lõpuks taime värvitutes osades, näiteks kartuli mugulates, ei sisalda plastiidid pigmente ja nimetatakse seepärast leukoplastideks. Tarvis on rõhutada, et nende kolme plastiidide grupi vahel on järkjärgulised üleminekud. Vananedes võivad noorte taimeosade leukoplastid üle minna kloro- või kromoplastideks.

Mõnedel organismidel (rohevetikad, bakterid) puudub tuum. Seevastu sisaldab nende protoplasma kõige iseloomulikumat tuuma koostisainet - tümonukleiinhapet.

Tuuma omavatel taimedel on eluvõimelised ainult need rakud, mis sisaldavad plasmat ja tuuma. Tuumast eraldatud protoplasma hukkub kiiresti ainevahetuse häirete tõttu. Ka protoplasmast eraldatud tuum hävib. Puhkeolekus ei anna paljude rakkude tuum reaktsiooni tümonukleiinhapetele. Kõik see näitab, et tuuma ja protoplasma vahel toimub tugev ainevahetus.

Uuemate uurimistega on näidatud, et kõikides raku organoidides on koondunud põhilised rakus sisalduvad biokatalüütilised süsteemid (fermendid, vitamiinid jne.). Organoidid iseloomustuvad kõrge katalüütilise aktiivsusega, olles tähtsamate biokeemiliste protsesside kulgemise tsentrumiteks.

Raku organoidid on rikkad liponukleotiidide poolest (kuni 30%). Need keerulised kompleksühendid koonduvad organoidide pinnale, kus nad võivad adsorbeerida ja desadsorbeerida mitmesuguseid ühendeid ja biokatalüütilisi süsteeme. Vastavalt O p a r i n i - K u r s a n o v i teooriale substraadi ja fermendi adsorbeerimisega organoidi pinnale,

luuakse soodsad tingimused polümeersete ühendite sünteesiks ja vastupidi - desadsorptsioonil toimuvad nende ühendite lagunemise protsessid.

Protoplasma kui elu kandja on olnud juba ammust ajast uurijate huviobjektiks. Kuid vaatamata paljude uurijate jõupingutustele, on meie teadmised protoplasma keemilisest koosseisust veel mitteküllaldased. Selle põhjuseks on protoplasma ülikeerulisus ja pidev muutlikkus. Elu kujutab endast pidevat ainevahetuse protsessi, millest väljaspool, nagu märkis E n g e l s, pole ta mõeldav. Seepärast muudab elu kandja vahetpidamata oma koosseisu. See raskendab protoplasma täpset uurimist. Peale selle me kohtame protoplasmas varuaineid, mis on raku elutegevuseks vajaliku energia allikaks. Seepärast on väga raske otsustada, millised analüüsiga avastatud ainetest on protoplasma konstitutsioonilised ained, moodustades tema põhilise aluse, ja missugused on varuained või jätted ning kõrvalained. Oluliseks raskuseks taimerakkude protoplasma uurimisel on ka see, et plasma moodustab tavaliselt väikese osa tervest raku mahust ja teda on väga raske eraldada rakumahla ainetest.

Käepärasemaks objektiks protoplasma uurimisel on limaseente plasmoodiumid, mis on palja plasma suured kogumikud. Kõrgemate taimede protoplasma koosseisu on tunduvalt raskem määrata. Selles on lahustunud mitmesugused ained ja ta on kaetud tiheda rakukestaga, mis raskendab protoplasma kättesaamist. Toome ühe summaarse analüüsi andmed kapsa lehe rakkude protoplasma keemilise koosseisu kohta (%-des kuivkaalust):

Valgud	63
Rasvad, lipoidid jt. eetris lahustuvad ained	21
Mineraalained	6,5
Ülejäänud ained	9,5

Need andmed näitavad, et põhiliseks protoplasmat moodustavaks aineks on valgud ja rasvad. Protoplasmas esineb alati vähesel määral ka mineraalaineid.

Toodud andmed kehtivad kuivatatud protoplasma kohta. Elavas protoplasmas on vee keskmine sisaldus 80% ümber, seega

4-5 kerda rohkem, kui ülejäänud aineid kokku. Vakuoolides asetseva rakumahla veesisaldus ulatub aga kuni 98%-ni. Üsna tunduv on veesisaldus ka raku kestas (50%). Vee suur sisaldus protoplasmas on vajalik eluprotsesside normaalseks kulgemiseks. Ainult seemnetes esineb 10-15% hügioskoopset vett, kuid sellises olekus on nende elutegevus aeglane.

Vesi on selleks keskkonnaks, kus kulgevad kõik protoplasmas toimuvad biokeemilised protsessid. Samuti võtab vesi otseselt osa paljudes protoplasmas toimuvatest biokeemilistest reaktsioonidest.

Protoplasma koostisse kuuluvaid valkaineid peetakse põhilisteks elunähtuste kandjateks. Juba E n g e l s kirjutas, et elu - see on valkainete olelemisviis.

Kuid täiesti puhtal isoleeritud kujul valgud ei avalda kunagi elutegevuse tunnuseid. Et olla selleks substraadiks, milles toimuvad eluprotsessid, peavad valkained olema tihedas kompleksis rea teiste ainetega, milledest esikohale tuleb asetada nukleiinhapped ja rasvadele lähedased ained - lipoidid.

Valgud kujutavad endast erakordselt keerulisi orgaanilisi aineid. Nad sisaldavad alati C(55-56%), O(20-25%), N(15-18%), H(6,5-7,5%), S(0,3-2,5%) ja tihti ka P. Valgumolekulil on keeruline ehitus ja suur molekulkaal.

Valgumolekuli ehituse põhijooni õnnestus selgitada peamiselt selle ettevaatlikul lagundamisel koostisosadeks. Happelisel või fermentatiivsel hüdrolüüsil lagunevad valgud amiinohapeteks, üldvalemiga R.CH NH_2COOH. Valkainetest on eraldatud üldse 23 amiinohapet, milledest lihtsaim on glükokoll e. amiinoäädikhape - NH_2CH_2COOH.

Amiinohapped sisaldavad nii aluselise NH_2 kui ka happelise COOH rühma. Seetõttu võivad nad anda soolataolisi ühendeid nii aluste kui ka hapetega. Neid nimetatakse seetõttu amfoteerseteks ühenditeks. Elektrolüütilisel dissotsiatsioonil annavad nad ioonid, mis kannavad üheaegselt positiivseid ja negatiivseid laenguid:

$$NH_2.R.COOH \longrightarrow NH_3^+.R.COO^-$$

Peale selle võib aga ühe amiinohappe COOH grupp ühineda teise NH_2 grupiga ja anda nn. peptiidsidemeid (-CO-NH-). Nii näiteks ühinevad kaks glükokolli-(glütsiini) molekuli, andes dipeptiidi glütsiil-glütsiini:

$$NH_2CH_2COOH + NH_2CH_2COOH \rightleftharpoons NH_2CH_2CO - NHCH_2COOH + H_2O$$

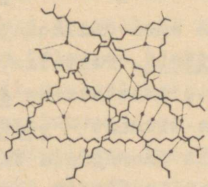
See ühend võib aga edaspidi siduda uusi amiinohappe-molekule, mille tulemusena saadakse peptiidid. Peptiide, mis koosnevad kahest amiinohappe-molekulist, nimetatakse dipeptiidideks, kolmest - tripeptiidideks ja mitmest - polüpeptiidideks. Siinjuures võivad liituda nii ühesugused kui ka erinevad amiinohapped. Polüpeptiidide ehitust võib summaarselt kujutada järgmiselt:

$$-NH-\underset{\displaystyle R}{\underset{|}{CH}}-CO-NH-\underset{\displaystyle R_1}{\underset{|}{CH}}-CO-NH-\underset{\displaystyle R_2}{\underset{|}{CH}}-CO-NH-\underset{\displaystyle R_3}{\underset{|}{CH}}-CO-$$

R, R_1, R_2 jne. on amiinohapete radikaalid, mis võivad olla väga mitmesugused. Polüpeptiidahelates, milledest koosneb valgumolekul, esinevad need radikaalid erineva pikkuse ja ehitusega külgahelatena. Polüpeptiidid saadakse valkudest nende mittetäielikul hüdrolüüsil. Kunstlikult neid saadi esimesena F i s c h e r i (1906) poolt, kellel õnnestus ühendada polüpeptiididekskuni 19 mitmesugust amiinohappe-molekuli. Fischeri poolt loodud teooria järgi kujutavad valgud endast keerulisi polüpeptiide, mis on ehitatud samasuguselt nagu kunstlikudki polüpeptiidid. Fischeri polüpeptiidteooria on möningate paranduste ja täiendustega kaasajal üldtunnustatud. Arvatakse, et valgumolekul kujutab endast väga pikka polüpeptiid-sidemetega seotud amiinohapete ahelat. Ka selle ahela otsas jäävad viimase amiinohappe NH_2 ja teises otsas COOH rühmad vabaks. Seetõttu on ka polüpeptiidid ja valgud amfoteersed. See amfoteersus võib suureneda veel sellega, et ka külgradikaalid võivad omada vabu NH_2 ja COOH gruppe. Ka need vabad grupid võivad omavahel ühineda, mistõttu üksikud polüpeptiidahelad kinnituvad omavahel. Nii tekivad keerulised valgumolekulide kompleksid, mis on aluseks protoplasma submikros-

koopilisele struktuurile.

Valgu ahelad ei ole sirged. Nad omavad kõrge hüdrofiilsuse, mistõttu mitsellide vahelistes ruumides on palju vett. Protoplasma valkude submikroskoopiline struktuur on kujutatud joonisel 2.



Joon.2. Valgumolekulide asetuse skeem protoplasmas (skeem)

Siksakiliste joontega on kujutatud peaahel, sirgete joontega - külgahelad. Valgumolekule ühendavad sõlmed on kujutatud punktidena. Nagu näeme, on peaahelad omavahel ühenduses kõrvalahelate kaudu, moodustades molekulide seotud süsteemi. Tänu labiilsete vabade sidemete olemasolule, võivad valgumolekulid labiilselt siduda lipoide ja teisi aineid. See F r e y - W y s s l i n g i uurimistega põhjendatud skeem on paljuski veel hüpoteetiline, kuid ta on teistest skeemidest paremini kooskõlas meile teadaolevate faktidega ja seletab mitmeid protoplasma iseärasusi, mis seni olid raskesti mõistetavad.

Mitmesuguste valkude ehitusest osa võtvate amiinohapete radikaalide arv ulatub mõnest sajast kuni mõnekümne tuhandeni. Tänu amiinohapete arvukusele ja samuti ka nende erinevale asetusele valgumolekulis, on teoreetiliselt võimalik valkude arv, mis erineksid omavahel oma iseärasuste poolest, praktiliselt lõpmatu, ja võib saavutada astronoomilisi suurusi. Külgahelate kaudu on valgumolekulid võimelised astuma reaktsiooni kõige mitmekesisemate protoplasma ainetega. Nende valgu omaduste tõttu säilitab kogu süsteem kõrge keemilise reaktsioonivõime. Seetõttu kuulub valkudele põhiline osa elunähtustes. Tänu valkudele, kujutab protoplasma endast mitte staatilist, vaid liikuvat, dünaamilist, mitmesuguste välistingimuste mõjul seaduspäraselt muutuvat süsteemi.

Oma neljavalentse süsiniku ja valgule omase amfoteersuse tõttu on ta äärmiselt labiilne ja variantide rohke, mistõttu on valk kohane erilise liikumisvormi, elava organismi

ainevahetuse teostamiseks. Valgul on elu substraadi tähendus ja ta etendab asendamatut osa organismi ainevahetuses. Viimane määratakse tema keemilise vormirohkuse piiramatusega, katkestamatu struktuurimuutuste omapäraga, struktuuri plastilisuse ja külgahelate keemiliste potentsiaalide kolossaalsusega. Kõikide nende valgu silmapaistvate iseärasustega on seotud kõik organismis toimuvad ainevahetusel baseeruvad füsioloogilised protsessid. Tänu oma kolloidsetele omadustele, moodustavad valkained protoplasmas teatud struktuurid, millede peen ehitus võimaldab protoplasmas üheaegselt toimuda väga mitmesugustel protsessidel.

Valgud jagatakse kahte suurde gruppi: 1) proteiinid e. lihtvalgud, mis koosnevad ainult amiinohapete jääkidest, 2) proteiidid e. liitvalgud, mis koosnevad lihtvalgust ja mittevalgulisest ainest, mida nimetatakse prosteetiliseks grupiks.

Proteiinid jaotatakse mitmesugustes lahustites lahustuvuse järgi järgmisteks gruppideks. Taimekudedes esinevad 1) albumiinid (lahustuvad vees), 2) globuliinid (lahustuvad neutraalsoolade nõrkades lahustes), 3) prolamiinid (lahustuvad 60-80% alkoholis), 4)gluteliinid (lahustuvad aluste nõrkades lahustes).

Proteiidid jaotatakse mittevalgulise komponendi iseloomu järgi järgmisteks gruppideks: 1) lipoproteiidid, 2)glükoproteiidid, 3) kromoproteiidid, 4) nukleoproteiidid ja 5) metallproteiidid.

Lipoproteiidid on valkude ja rasvataoliste ainete, lipoidide ühendid. Neid esineb rikkalikult plastiidides ja ka tsütoplasmas.

Kromoproteiidid esinevad värvunud orgaanilistes ühendites (vere hemoglobiin, kloroplastide valk - kloroglobiin, mis on valgu ühend klorofülliga jt.). Siia kuuluvad ka valgu ühendid karotinoidide ja flaviinidega.

Glükoproteiidides on prosteetiliseks grupiks mingisugune kõrgmolaarne süsivesik.

Liitvalkude erakordselt tähtsaks grupiks on nukleoproteiidid. Need etendavad tähtsat osa protoplasma elutegevuses ja esinevad erakordselt rikkalikult raku tuumades. Nukleoproteiidide prosteetiliseks grupiks on nukleiinhapped.Eristatakse kahte tüüpi nukleiinhappeid, mis erinevad omavahel nende koosseisu kuuluva suhkru omaduste poolest. Tuumas esinevad tümonukleiinhapped e. desoksüribonukleiinhapped (DNH), tuumas ja protoplasmas - ribonukleiinhapped (RNH). Tuuma nukleiinhapped võivad osaliselt moodustuda plasma nukleiinhapete

arvel. Hüdrolüüsil annavad nukleiinhapped puriin- ja pürimidiinalused, suhkru (desoksüriboos või riboos) ning fosforhappe. Nukleiinhapetele omistatakse väga suurt tähtsust rakus toimuvates sünteetilistes protsessides.

Viimastel aastatel on selgunud, et nukleiinhapetel on spetsiifiline ehitus ja nad on võimelised moodustama lõputu arvu isomeere. Nukleiinhapete spetsiifilisusega on suurel määral seotud pärilikkuse nähtused.

Biokeemilisest seisukohast lähtudes on pärilikkus ainevahetuse spetsiifika, mille poolest organismid erinevad omavahel, säilimine ja kordumine järgmistes põlvkondades. Nukleiinhapped on mõnede uurijate järgi aineteks, milledele kuulub oluline osa eellastele sarnase biokeemiliste reaktsioonide ahelate vallandamises järglastes.

Valkude saatjad - lipoidid - on samuti keerulise ehitusega ja suure molekulkaaluga. Paljud nendest sisaldavad oma koosseisus fosforit ja nimetatakse seetõttu fosfatiididekss. Fosfatiididest esineb kõikide taimekudede protoplasmas rohkesti letsitiine. Letsitiinidel, nagu teistelgi fosfatiididel, on üheaegselt hüdrofoobsed ja hüdrofiilsed, aga ka aluselised ning happelised omadused. Seetõttu võivad nad reageerida protoplasmas esinevate valgumolekulide hüdrofiilsete ja hüdrofoobsete, aga ka happeliste ning aluseliste külgahelatega. Fosfatiididele sarnased omadused on ka protoplasmas esinevatel steriinidel.

Protoplasmas esineb veel rasvu ja süsivesikuid. Need on rohkem tagavaraained.

2. PROTOPLASMA FÜÜSIKALIS-KEEMILISED OMADUSED

Valkudel ja nende ühenditel lipoididega on suur molekul, mis tingib seda, et nende ainete lahustel on alati kolloidaalsed omadused. Seepärast protoplasma struktuuri omaduste tundmaõppimine on tihedalt seotud aine kolloidaalse seisundi tundmaõppimisega.

Aine kolloidaalseks olekuks nimetatakse ülitugevat dispersiooni, s.o. hajutatud olekut. Keskkonda, millesse on pei-

gutatud hajutatud aine, nimetatakse dispersioonikeskkonnaks. Eristatakse kolme tüüpi dispeerseid süsteeme:

1) jämedispeersed süsteemid, dispergeerunud faasi osakestega, mitte vähem kui 0,1 μ;

2) kolloidsed süsteemid, dispergeerunud faasi osakestega 0,1-0,001 μ ja

3) molekulaar- või ioondispeersed süsteemid, milles dispergeerunud faasi hajuvus on niivõrd suur, et see esineb üksikute, omavahel sideme kaotanud molekulide või ioonidena.

Kolloidsed süsteemid on jämedispeersete segude ja tõeliste lahuste vahel. Kolloidid on harilikult molekulide kogumikud. Kuid paljudel orgaanilistel ainetel on molekulid aga nii suured, et isegi nende tõelistel lahustel (molekulaardispeersed) on kolloidaalsed omadused. Siia kuuluvad just valgud, aga ka polüsahhariidid jt. polümeersed orgaanilised ühendid.

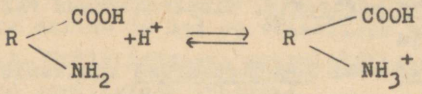
Kolloidaalsed süsteemid kujutavad endast kõvu või vedelaid komplekse, mis tänu oma väikestele mõõdetele omavad hiiglasuurt pinda. Seetõttu ilmutavad kolloidsetes süsteemides tähtsat osa pinnanähtused, eriti adsorptsioon.

Kolloidsete ainete lahused erinevad üsna tunduvalt tõelistest lahustest ja neid nimetatakse seepärast pseudolahusteks e. soolideks. Kui dispersiooni keskkonnaks on vesi, siis niisugust kolloidlahust nimetatakse hüdrosooliks. Kolloidsed soolid ei lähe läbi membraanide (põis, pärgamentpaber), sest nende suured osad jäävad pooridesse kinni, tõelised lahused aga läbivad need kergemini.

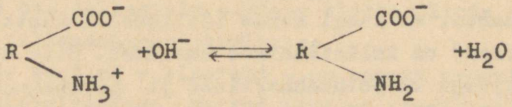
Dispersioonikeskkonnas olevad kolloidsed osakesed ühendavad enesega tavaliselt suurema või väiksema aine molekule seda keskkonda moodustavast ainest. Kui dispersioonikeskkonnaks on vesi, nagu see esineb taimerakkudes, siis nimetatakse seda hüdratatsiooniks. Valgud kuuluvad nn. hüdrofiilsete kolloidide hulka, s.o. kolloidide hulka, mis omavad suurt sugulust veega.

Kuna valgud koosnevad aminohapetest, siis ka nemad on amfoteersed elektrolüüdid, s.o. võivad dissotsieeruda happena ja alustena. Valkude happeline ja aluseline dissotsiat

sõltub H^+ ja OH^- kontsentratsioonist keskkonnas. Mida kõrgem on H^+ kontsentratsioon keskkonnas, seda rohkem on alla surutud COOH gruppide dissotsiatsioon ja valgu osakesed lähevad üle katioonide vormi, s.o. omavad positiivse laengu:



Vastupidi, OH^- kontsentratsiooni tõusul eraldub NH_3^+ grupilt prooton, milline seotakse hüdroksüüliioonide poolt vee moodustumisega ja valk läheb negatiivset laengut omava aniooni vormi:



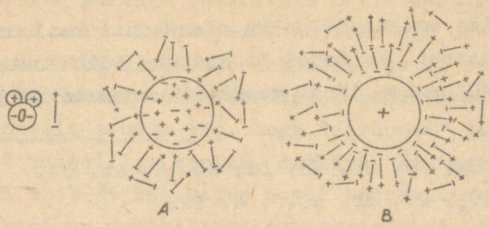
Teatud pH väärtuse juures on valgu happeline ja aluseline dissotsiatsioon minimaalne. pH suurust, mille juures happeline ja aluseline dissotsiatsioon on kõige väiksem, nimetatakse isoelektriliseks täpiks (IET). Selles seisundis on valk elektriliselt neutraalne, mistõttu tal on kõige väiksem püsivus. Taime protoplasma valkude IET on enamikul juhtudel nõrgalt happelises keskkonnas, järelikult happeliste gruppide dissotsiatsioon on tugevam aluseliste gruppide dissotsiatsioonist.

Protoplasma valkude IET võib määrata elektromeetriliselt või värvainete abil. Viimasel juhul kasutatakse happelisi või aluselisi värve, mis värvivad valgu sõltuvalt selle laengust.

Protoplasma valkude eri fraktsioonidel on erinev laeng, mis võimaldab neid eraldada elektroforeetiliselt (kromatograafilisel paberil või mõnel muul kandjal). Valgud liiguvad vastasmärgiga laetud elektroodi poole.

Valgu laeng on selle lahuses püsimise faktoriks. Kui viia lahus IET-ni, ka siis ei sadene valk välja. See on seletatav valgumolekulide hüdrofiilsusega. Valgumolekulis on suur hulk hüdrofiilseid gruppe (COOH, COH,NH_2), mis on võimelised vett ligi tõmbama. Valgu pinnale lähimad veemoleku-

lid, olles dipoolsed, orienteeruvad elektriliste jõudude mõjul korrapäraselt valgumolekuli pinna suhtes, moodustades vee kihi valguosakese ümber (joon.3). Mida kaugemal on valgu-



Joon.3. Hüdrofiilse kolloidi mitsell IET-s (vasakul ja positiivselt laetuna (paremal).

molekulist veemolekulid, seda ebakorrapärasemalt on nad asetatud. Hõljuvat kolloidi kõigi tema poolt seotud osakestega nimetatakse mitselliks. Mida suurem on valgu laeng, seda paksem on hüdratatsiooni kiht valgumolekuli ümber. Hüdratatsioon on väiksem IET-s. Kuid ka siin jääb valkude ümber vee kiht, milline takistab laenguta osakeste liitumist.

Vett, mis seotakse kolloidsete osakeste poolt, nimetatakse seotud veeks. Erinevalt vabast veest, kaotab seotud vesi liikumisvõime ja võime olla teiste ainete lahustiks. Ta külmub madalama temperatuuri juures. Vabal kujul on valkudes väike osa veest. Suurem osa veest on seotud valkudega.

Kolloidosakeste laeng ja selle suurus sõltub suurel määral elektrolüütide laengust. Kolloidkeemilisest vaatepunktist lähtudes ei saaks protoplasma ilma elektrolüütideta eksisteerida, sest teda moodustavad kolloidid oleksid äärmiselt ebapüsivad. Kolloidosakestel on elektrolüütide suhtes suur adsorptsioonivõime, mistõttu juba väga väikesed elektrolüütide hulgad kindlustavad kolloidide püsivuse. Seega elektrolüüdid on niisama vajalikuks protoplasma koostisosaks nagu valgud, lipoidid jt. orgaanilised ained.

Igas hüdrosoolis võib märgata ühelt poolt kolloidosakeste vastastikust eemaletõukumist nende samanimeliste elektrilaengute tõttu ja teiselt poolt osakeste vastastikust kül-

getõmbumist, mis on omane kõikidele kehadele. Elektriline eemaletõukumine suurendab kolloidide püsivust. Külgetõmbumisel aga ühinevad kolloidosakesed umbseks massiks ning sadenevad põhja.

Soolade võime sadestada valku oleneb nii katiooni kui ka aniooni omadustest. Katiooni ja anioone võib asetada sadestamisvõime vähenemise järgi vasakult paremale järgmistesse ridadesse:

Katioonid Mg, Ca, Sr, Ba, Li, Na, K, Rb, Cs.
Anioonid SO_4, Cl, Br, NO_3 , J, CNS.

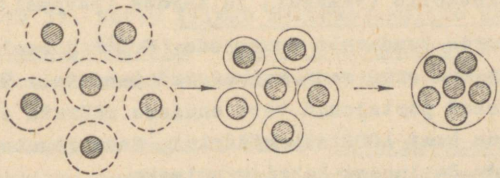
Need read kannavad lüotroopsete ridade nime.

Mitmesuguste mõjustuste, näit. kõrge ja madala temperatuuri, orgaaniliste lahustite , hapete, aluste, narkootikute, soolade, kiirituse jne. mõjul toimuvaid muudatusi protoplasmas nimetatakse üldterminiga denaturatsioon. Kõige üldisemaks ja iseloomulikumaks valgu muutuseks denaturatsioonil on hüdrofiilsuse kaotamine ja dispeersuse vähenemine. Tüüpiliseks denaturatsiooni näiteks on muna albumiini kalgendumine soojendamisel, milline kaasneb vees lahustuvuse ja paisumisvõime kadumisega. Koos nende muutustega toimuvad ka teised - vabade sulfhüdriilsete gruppide ilmumine valgus, valgu hüdrolüüs, viskoossuse muutus jne. A l e k s a n d r o v i ja N a s s o n o v i järgi reageerivad protoplasma valgud ühetaoliselt mitmesugustele välismõjustustele, minnes ühel või teisel määral denatureerunud seisundisse. Nõrkade mõjustuste puhul on see pöörduv, tugevate puhul aga pöördumatu.

Rakus toimuvate nähtuste mõistmisel on suur tähtsus koatservatsiooni nähtusel,mis esineb hüdrofiilsete kolloidide juures.

Browni liikumises asuvad kolloidsed mitsellid kannavad samanimelisi elektrilaenguid, mistõttu nad tõukuvad eemale. Sellega on seletatav, et dispeerne faas asub dispersioonikeskkonnas pihustatud ja hõljuvas olekus. Koatservatsiooni põhjustab mitselli elektrilise laengu vähenemine mitmesuguste välismõjustuste toimel. Selle tulemusena väheneb kolloi-

dide hüdratatsiooniaste. Koatservatsioonil kolloidne hüdrosool laguneb kaheks faasiks, milledest mõlemad on vedelad. Üks nendest kujutab endast kolloidaalse ainega küllastatud sadet, teine peaaegu täielikult kolloidsetest mitsellidest vabastatud vett. Kuigi vedel koatservaat on rikastatud veega, on ta eraldatud ülejäänud lahusest, ja ei segune sellega. Koatservatsioonil kolloidosakesed säilitavad enda juures ainult kindlalt seotud vee. Kogu "difuusne" vesi, mis ei ole otseselt mitselliga seotud, eraldub. Koatservaate võib vaadata kui erilist kolloidse sooli kontsentreeritud vormi, kus esinev vesi on tugevalt mitselliga seotud (joon.4).

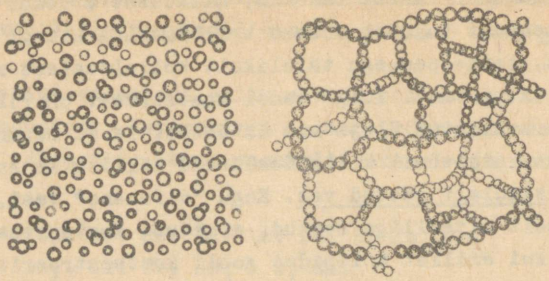


Joon.4. Kolloidsest hüdrosoolist koatservaadi moodustumise skeem.

Erilist huvi pakuvad koatservaatide kompleksid, mis tekivad vastupidiselt laetud koatservaatide segunemisel. Nende koatservaatide mitsellid tõmbavad teineteist ligi, kuid täielikku liitumist takistab neil veest kate. See teeb koatservaatide kompleksid erakordselt labiilseteks, mistõttu nad muudavad kergesti oma olekut, minnes üle hüdrosooliks või hüdrogeeliks.

Rakus toimuvate nähtuste mõistmisel on suur tähtsus ka hüdrofiilsete kolloidide omapärasel koagulatsioonil - tarretumisel e. želatiniseerumisel. Kolloidsed mitsellid, mis seni ujusid vabalt vees, ühinevad omavahel, kaotavad liikuvuse ja lähevad hangunud, sültjasse seisundisse, säilitades suure veesisalduse (90% ja rohkem). Nad moodustavad pikki ahelaid, mis ühinevad võrgutaoliseks massiks, mille vaheruumides on vesi (joon. 5). Temperatuuri tõusul ühendus mitsellide vahel katkeb ja tarre muutub vedelaks.

Pundumisprotsess on tingitud võimest imeda endasse vett



Joon. 5. Kolloidsete mitsellide asetus vedelas hüdrosoolis (vasakul) ja tardes (paremal).

ja seejuures tunduvalt suureneda. Eriti järsult toimub pundumisprotsess enne seda kuivatatud tarretel. Viimased tõmbavad esimesed portsjonid vett endasse määratu suure jõuga, mis ulatub kuni 1000 atmosfäärini. Seda kasutatakse näiteks koljuluude õmblusest lahtisurumiseks.

Nii raku kest kui ka protoplasma kujutavad endast keerulisi kolloidseid süsteeme, mis on ehitatud isegi kõige tugevamates mikroskoopides vahenditult nähtamatuist submikroskoopilistest elementidest. Seepärast peab nende ehituse tundmaõppimiseks kasutama ultramikroskoopilisi, elektronmikroskoopilisi ja röntgenograafilisi meetodeid, samuti ka pindpinevuse, viskoossuse, elastsuse ja teiste füüsikalis-keemiliste omaduste uurimisi. Viimaste abil on näidatud, et protoplasmal ei ole homogeenne, vaid on heterogeenne struktuur. Tõsi, protoplasmal on rida vedeliku omadusi. Sellisteks on näiteks pindpinevus ja seetõttu protoplasma võtab ümariku kuju. Paljudes rakkudes esineb ka protoplasma liikumine. Vedela seisundi tunnusteks on ka raku organoidide, mis kujutavad endast diferentseerunud plasmat, ümarik kuju.

Struktuuri olemasolust protoplasmas tunnistab selle küllalt suur viskoossus. Näiteks oa varres on see 24 korda veest suurem. Protoplasma on elastne, teda võib tõmmata peenikeseks niidiks. Protoplasma ei segune veega. On raske en-

dale ette kujutada, et kõik need ülimal määral keerulised füsioloogilised protsessid, millised toimuvad elavas protoplasmas ja on erakordselt täpselt omavahel kooskõlastatud, võiksid toimuda täiesti struktuuritus keskkonnas. Palju kergem on ju mõelda, et keerulistele protoplasmas toimuvatele protsessidele vastab ka keeruline struktuur.

Protoplasma omaduste ja erinevuste detailne uurimine viib järeldusele, et ta sisaldab väga palju erinevaid komponente. Protoplasma sisaldab palju valkude makromolekule, aga samuti ka süsivesikuid ja elektrolüüte. Dispergeerunud olekus selles süsteemis on ka fosfatiidid. Makromolekulide omavahelisel mõjul, aga samuti ka vabade sidemete, adsorptsiooni jõudude jt. tõttu toimub makromolekulide ühinemine keerulisteks kompleksideks - raku struktuuriks. Tähtsat osa struktuuri moodustumisel etendab vesi, mis seob makromolekule.

Elav protoplasma kujutab endast heterogeenset keskkonda, milles üksikud osad on järsult erinevate omadustega. Selles leiame ühelt poolt osasid kindlalt väljendatud hüdrofiilsete omadustega, kus esinevad valkude hüdrosoolid ja mitmesuguste ainete vesilahused. Teiselt poolt on elavas protoplasmas ka hüdrofoobsed osad, mis on põhjendatud rasvade ja lipoidide olemasolust. Niisugused omadused on näiteks plastiididel ja kondriosoomidel. Raku organoidide ja struktuuride eriline tähtsus kogu protoplasma elutegevusele seisneb selles, et neil on kolossaalne summaarne pind. Need pinnad on kohtadeks, kus toimuvad mitmesuguste ainete, sealhulgas ka fermentide, vitamiinide ja teiste biokatalüsaatorite adsorptsiooni- ja desadsorptsiooniprotsessid. Rakus esinevad fermendid on osaliselt lahustunud hüdrosoolidena plasma veelises keskkonnas, osalt aga adsorbeeritud hüdrofoobse iseloomuga struktuurielementidele. Kui substraat ja ferment on adsorbeeritud hüdrofoobsetele struktuurielementidele, läheb reaktsioon põhiliselt sünteesi, vee äravõtmise suunas. Kuna adsorptsiooniprotsessid on väga kiired, seetõttu toimuvad ka reaktsioonid pindadel kiiresti.

Väga tähtis protoplasma normaalse struktuuri ja kolloid-

keemilise oleku säilitamiseks on tema hapendus-taandus-potentsiaalil.

Hapendumine on elemendi positiivse laengu suurenemine, s.o. negatiivse elektroni äraandmine. Taandumine on negatiivse laengu (elektroni) saamine:

$$Fe^{++} - e \longrightarrow Fe^{+++} \qquad Fe^{+++} + e \longrightarrow Fe^{++}$$

hapendumine taandumine

Looduses on aineks, mis annab positiivse laengu, s.o. võtab elektrone, väga sageli hapnik. Aineks, mis annab negatiivse laengu, s.o. annab elektrone, on vesinik. Seepärast on hapendus-taandusprotsessid kõige sagedamini seotud hapniku ja vesiniku ühendamisega või äraandmisega.

Kaasaja seisukoha järgi loetakse hapendumiseks:

1) hapniku ühendamist ($KNO_2 \xrightarrow{+\frac{1}{2}O_2} KNO_3$);

2) vesiniku äraandmist

$$\begin{array}{l} CH_2COOH \xrightarrow{-2H} CH\cdot COOH \\ | \qquad\qquad\quad \| \\ CH_2COOH \qquad CH\cdot COOH; \end{array}$$

3) elektroni äraandmist ilma H ja O osavõtuta ($Fe^{++} - e \longrightarrow Fe^{+++}$).

Vastupidised protsessid ühendatakse mõiste "taandumine" alla.

Lahuse hapendavat võimet võib määrata selle tiitrimisel taandajaga, näiteks $Na_2S_2O_3$-ga. Taandavat võimet võib määrata tiitrimisel hapendajatega, näiteks $KMnO_4$-ga. Selline tiitrimine on analoogiline aluste ja hapete tiitrimisele nende happesuse kindlakstegemisel. Kuid bioloogias omab erilist tähtsust aktiivne hapendav või taandav võime, nii nagu aktiivne happesuski. Näiteks tiitritav happesus on 1N HCl ja CH_3COOH puhul ühesugune, kuid nende hapete aktiivsus on hoopis erinev. Viimane tuleneb sellest, et 1N HCl dissotseerub 91%, 1n CH_3COOH aga ainult 1,36% ulatuses. Nagu näeme, ei sõltu happe tugevus lahuses oleva vesiniku absoluutsest hulgast, vaid H^+ kontsentratsioonist, mida väljendatakse pH abil. Analoogiliselt pole ka aktiivne hapendus-taandusvõime määratav tiitrimisega. Hapendus-taandusomaduste kvantitatiivseks väljendajaks on hapendus-taanduspotentsiaali suurus (Eh). Keemias mõõdetakse seda pingena voltides, mis tekib uuritavasse objekti asetatud elektroodil. See määratakse harilikult potentsiomeetriliselt. Bioloogias väljendatakse redokstingimusi analoogiliselt pH-le sümboliga rH_2. Kui pH iseloomustab H^+ ja OH^- suhet (H^+ kontsentratsiooni negatiivne logaritm vastupidise märgiga), siis rH_2 iseloomustab H_2 ja O_2 suhet (molekulaarse vesiniku rõhu negatiivne logaritm 1 atm. juures vastupidise märgiga). rH_2 iseloomustab uuritava keskkonna

küllastusastet hapniku või vesinikuga või üldisemalt - hapendajate ja taandajate vahekorda. Ta annab ettekujutuse uuritava keskkonna redoksomadustest.

Orienteerumiseks võib kasutada järgmist näidet. Võtame omavahel hapendunud ja taandunud vormide poolest erinevad Fe^{+++} ja Fe^{++} lahused. Nende lahuste ühendamisel näitab galvanomeeter voolu. Lahusest Fe^{++} osa elektrone liigub lahusesse Fe^{+++}, taandades viimase Fe^{++}-ks. Elektronide ülekanne toimub seni, kuni mõlemates lahustes on Fe vormide kontsentratsioonid võrdsed, s.o. nende red-okspotentsiaal on tasakaalus. See potentsiaal on mitmesugustes keskkondades erinev ja selle astme tähistamiseks kasutataksegi mingisugust tinglikku ühikut, milleks on võetud rH_2.

Eh määramiseks pannakse plaatinaelektrood uuritavasse keskkonda ja määratakse potentsiaalide erinevus mingisuguse tuntud elektroodi, näit. KCl-ga küllastatud kalomelelektroodi vahel. Võrreldes uuritava objekti ja nn. "normaalvesiniku elektroodi" (plaatina elektrood küllastatud 1n H_2SO_4 vesiniku ioonidega) saadakse Eh suurus (h tähendab, et potentsiaali suurus on määratud, võrreldes normaalse H-ga /H_2/, aga E - elektromotoorne jõud voltides). Kuna praegu pole rH_2 määramise otsest meetodit, siis määrataksegi see Eh ja pH kaudu.

Eh, pH ja rH_2 vahel esineb järgmine seos:

$$Eh = 0{,}029 \lg \frac{[H^+ 2]}{[H_2]} = 0{,}029(\lg [H^+]^2 - \lg [H_2]) =$$

$$0{,}029(-2pH - [-rH_2]) = 0{,}029(rH_2 - 2pH);$$

$$rH_2 = \frac{Eh}{0{,}029} + 2pH \; ; \; pH = \frac{rH_2}{2} - \frac{Eh}{0{,}058}$$

rH_2 suurus iseloomustab kõiki redoksaatmeid, alates küllastumisest H_2-ga, kuni küllastumiseni O_2-ga, muutudes sealjuures 0-41-ni. Kui $[H_2] = [O_2]$, siis $rH_2 = 27{,}3$. Mida väiksem on rH_2 arvuline väärtus, seda kõrgem on H_2 kontsentratsioon keskkonnas, s.o. seda rohkem on väljendatud taandavad või anaeroobsed tingimused ja vastupidi.

3. DIFUSIOON JA OSMOOS. OSMOOSI NÄHTUSED JA NENDE LOOMUS

Organismi elutegevus on võimalik ainult pideva ainevahetusprotsessi kulgemise tõttu. Rakud saavad aineid naaberrakkudest või väliskeskkonnast ja samaaegselt annavad ainevahetusprodukte teistele rakkudele või eritavad neid väli-

keskkorda.

Üsna tähtsat osa ainete omastamisel ja eritamisel omavad difusiooni- ja osmoosiprotsessid. Nagu me juba nägime, on vees lahustunud ained molekulaardispeersed ja nende üksikud molekulid või ioonid on hajutatult lahusti molekulide vahel. Seetõttu kaotavad nad omavahelised kohesioontungid ja asuvad pidevas liikumises, mis sarnaneb gaasi osakeste liikumisele. See liikumine viib selleni, et lahustunud aine osakesed püüavad võrdselt jaotuda lahustis. Lahustunud aine osakeste ja lahusti liikumist kõrgema kontsentratsiooni poolt madalama kontsentratsiooni poole nimetatakse difusiooniks. Selle protsessi kiirus määratakse osakeste suuruse ja massiga, nende kontsentratsiooniga, lahusti viskoossusega, temperatuuriga, süsteemi elektrostaatiliste näitajatega jne. Ta sõltub ka ühendite spetsiifilistest omadustest, mis on seotud nende keemilise loomusega. Kõige kiiremini difundeeruvad H ja OH ioonid. Osakeste difusiooni aeglustab ühendeid ümbritsev veest kate. Põhiliseks difusiooni seaduseks on, et difusiooni kiirus on pöördvõrdeline osakeste suuruse ja massiga. Seepärast, mida väiksemad on aine osakesed, seda kiiremini nad difundeerivad lahustis. Hiiglasuured kolloidse iseloomuga osad liiguvad kümneid kordi aeglasemalt kui kristalloidse molekulid.

Kui difundeeruv aine kohtab oma teel poolläbilaskvat kilet, mille läbilaskvus lahusti ja selles lahustunud ainete suhtes on erinev, siis difundeeruva aine liikumine komplitseerub. Sel juhul aine difundeerumine määratakse mitte ainult tema kontsentratsiooni ja loomusega, vaid ka teisel pool läbilaskvat kilet asuva lahuse ning kile enda omadustega.

Kui me sellisest kilest, näiteks looma põiest, pärgamentpaberist või kuivanud kolloodiumikihist valmistame kotikese, täidame selle näiteks sahharoosi lahusega, seome avause kinni ja paneme kotikese vette, siis näeme, et ta hakkab paisuma. Seinad tõmbuvad pingule ja lõpuks võib ta sisemise rõhu mõjul ka lõhkeda. Kui aga selle asemel, et avaust kinni siduda, paneme sinna tihedasti sissekäiva klaastoru, siis märkame varsti, et sisemise rõhu mõjul hakkab vedelik torus tõusma. See

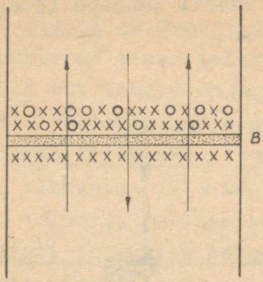
tõuseb alguses kiiresti, siis ikka aeglasemalt, kuni ta jääb teatud kõrgusele püsima ja hakkab siis uuesti langema (joon. 6).

Millest on selline nähtus tingitud? Poolläbilaskva kile olemasolu tõttu suuremate vees lahustunud aine osakeste liikumine läbi kile on ühel või teisel määral takistatud. Kuna lahusti (vee) osakesed on väiksemad, siis seetõttu liiguvad need kergemini läbi poolläbilaskva kile, hakates liikuma suurema kontsentratsiooniga lahuse poole. Viimasel ajal seletatakse seda vee erineva kontsentratsiooniga mõlemal pool kilet. Kõige suurema "kontsentratsiooniga" on puhas vesi; igasugune lahustuva aine lisamine "lahjendab" vett. Kuna vesi läbib vabalt kile, siis toimub selle difusioon vastavalt kontsentratsioonile, s.o. puhtast veest lahusesse ja siinjuures seda intensiivsemalt, mida suurem on erinevus kontsentratsioonis, s.o. mida tugevam on lahus. Osmootne rõhk on seega vee difusiooni tulemuseks osmomeetrisse ja võib seetõttu olla nimetatud difusiooni rõhuks.



Joon.6. Osmomeeter

Õieti liigub lahusti (vesi) läbi poolläbilaskva kile mõlemale poole, kuid et selle kontsentratsioon on lahuse pool (kotis) väiksem, siis lahusti osakeste liikumine sinna on kiirem, kui vastupidises suunas (joon. 7). Seetõttu lahuse nivoo tõuseb klaastorus. Tõus klaastorus tekitab hüdrostaatilise vasturõhu, mis suureneb nivoo tõusuga klaastorus. Hüdrostaatilise rõhu suurenemisega suureneb aga vee liikumise kiirus kotikesest vette ja pärast seda, kui vee liikumise kiirus mõlemates suundades on võrdne, saabub dünaamiline tasakaal ja vedeliku tase torus ei tõuse enam. Kuna samal ajal aga toimub ka lahustunud aine difusioon kotikesest ümbritsevasse vette, mis nende suuremate osakeste tõttu on küll aeglasem, annab see pikapeale end tunda, mistõttu vee tase to-



x - lahusti osakesed
o - lahustunud aine osakesed

Joon.7. Lahusti osmoos selle erineva kontsentratsiooni puhul.

rus hakkab aeglaselt langema.

Veesamba asemel võime osmootsel rõhul lasta tõsta ka Hg-sammast, kusjuures selle samba kõrgus mm-tes väljendab osmootse rõhu suurust.

Lahusti liikumist läbi poolläbilaskva kile lahustunud aine suurema kontsentratsiooni suunas nimetatakse osmoosiks. Lahusti tungimist kotikesse nimetatakse endosmoosiks, lahustunud aine väljumist kotikesest eksosmoosiks ja osmootse rõhu määramise seadeldist osmomeetriks. Hüdrostaatilist rõhku, mis tekib kotikeses endosmoosi ülekaalu tõttu eksosmoosist ja rõhub kotikesele seestpoolt, nimetatakse osmootseks rõhuks. Selle rõhu mõjul tõusiski vee nivoo klaastorus. Osmootne rõhk väljendatakse kas atmosfäärides või elavhõbedasamba kõrgusega mm-tes.

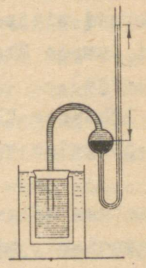
Esimesi uurimisi osmoosinähtuste alal teostas prantsuse botaanik D u t r o s c h e t' (1826). Edasi selgus, et peale kilede, mis kujutavad endast tegelikult väikesepoorilisi kehi ja takistavad ainult natuke vee ja temas sisalduvate ainete difusiooni, on olemas ka niisuguseid, mis vett, või üldisemalt räägides, lahustit läbi lastes ei lase lahustatud aineid üldse läbi. Niisuguseid T r a u b e (1867) poolt avastatud kilesid nimetatakse poolläbilaskvateks või selektiivselt läbilaskvateks (semipermeaabliteks) kiledeks. Kõige rohkem uuritud ja väga täiuslik poolläbilaskev kile on ferrotsüaanvase kolloidsest sademest, mis tekib vasesoolade ja ferrotsüaankaaliumi (kollane veresool) kokkupuute kohal. Rakuseina seestpoolt katva protoplasma kiled lähenevad oma osmootseilt omadustelt niisugusele poolläbilaskvale kilele; seepärast on just nende kilede tundmaõppimine eriti tähtis rakus toimuvate protsesside mõistmisel.

Esmakordselt uuris neid kilesid P f e f f e r (1877).

Tal õnnestus näidata, et vett kergesti läbi lastes ei lase need kiled sugugi läbi vees lahustunud aineid ja nende läbi ei toimu üldse eksosmoosi. Seepärast osutuvad ka selliste kilede sisse paigutatud lahuste poolt tekitatud rõhumised mitte kiiresti mööduvaiks ja küünivad pealegi väga tähelepanuväärsete suurusteni. Nii andis juba 2%-line sahharoosi lahus osmootse rõhu, mis võrdus 102 cm-lise elavhõbedasamba kõrgusega, s.o. oli suurem kui atmosfääriline rõhk. Samal ajal eespool kirjeldatud D u t r o s c h e t' osmomeetriga saavutatakse isegi väga kangete lahustega ainult suure vaevaga 10-15 cm-ne rõhk.

Et isegi nõrkade lahustega tekkinud rõhud on väga suured, ferrotsüaanvase sadekiled aga väga haprad ja kergesti rebenevad, siis toimis P f e f f e r nende rõhkude mõõtmiseks järgmiselt: ta võttis poorse portselansilindri, valas sinna vasevitriooli lahust ja asetas selle siis kollase veresoola lahusesse. Nüüd tekkis kile portselanis olevates väikestes kanalikestes ja kanalite seinad andsid sellele küllaldase vastupidavuse (joon.8).

<u>Pfefferi osmomeeter</u> meenutab mõningal määral taime rakku: viimases näeme samuti kergesti läbilaskvat kõva tuge, rakuseina ja sellele toetuvat poolläbilaskvat protoplasmakihti. Seepärast nimetatakse seda ka kunstlikuks rakuks, kuid erinevalt taime rakust pole see suuteline venima.



Joon.8. Pfefferi osmomeeter (skeem).

Uurides oma osmomeetri abil osmootse rõhu suuruse sõltuvust mitmesugustest tingimustest, leidis Pfeffer, et see kasvab <u>võrdeliselt lahuse kontsentratsiooniga</u>. Nii avastati sahharoosi puhul järgmine sõltuvus osmootse rõhu ja kontsentratsiooni vahel:

Sahh. lahus	konts.(kaalu %-des)			
	1	2	3	4
Osmootne rõhk (Hg/cm)	53,5	101,6	208,2	307,5

Lähtudes Pfefferi poolt saadud andmetest, V a n t H o f f näitas, et lahuste osmootse rõhu sõltuvus välistingimustest on lähedane gaaside seadustele:

1. Vant Hoffi järgi on osmootne rõhk võrdproportsionaalne aine kontsentratsiooniga ja pöördproportsionaalne ruumalaga, s.o. osmootne rõhk on võrdeline lahuse ruumala ühikus leiduva lahustunud aine osakeste arvuga (analoogia Boyle-Mariotte'i seadusega).

2. Osmootne rõhk sõltub temperatuurist. Kui temperatuur tõuseb 1° võrra, tõuseb osmootne rõhk 1/273 võrra sellest, mis ta oli 0° juures (analoogia Gay-Lussaci seadusega).

3. Rõhumine on võrdne osakeste arvuga, mille järgi ekvimolaarsed mitteelektrolüütide lahused avaldavad sama temperatuuri juures ühesugust osmootset rõhku (analoogia Avogadro seadusega).

Lähtudes Klapeironi võrrandist (PV = RT), esitas Vant Hoff järgmise valemi osmootse rõhu (P) määramiseks:

$$P = RCT$$

C = lahuse molaarne kontsentratsioon;
R = konstant, mis gaaside ja lahuste puhul on sama (0,082);
T = absoluutne temperatuur $(273+t^{\circ})$.

Valemeist tuleneb, et osmootne rõhk on võrdproportsionaalne lahuse kontsentratsiooni ja absoluutse temperatuuriga. Kui on teada lahuse kontsentratsioon ja absoluutne temperatuur, võimaldab valem arvutada osmootset rõhku, mis 20° C juures 1 M lahuse puhul normaalsel õhurõhumisel võrdub 22,4 atm.

Valem on maksev nõrkade (alla 0,1 M) mitteelektrolüütide puhul. Suuremate kontsentratsioonide puhul takistavad aine osakesed omavahel nende liikumist, mistõttu selliste lahuste puhul osmootne rõhk on väiksem. Kuna osmootne rõhk on

proportsionaalne osakeste arvule, siis on arusaadav, et dissotseeruvate lahuste, peamiselt anorgaaniliste elektrolüütide puhul, suureneb osakeste arv ja ka osmootne rõhk. Näit. NaCl molekul dissotseerub Na^+ ja Cl^- ioonideks, mille tulemusena suureneb osakeste üldine arv. 0,1 M lahuses on 80% NaCl-molekule dissotseerunud olekus, mistõttu ka osmootne rõhk on 80% võrra suurem.

P f e f f e r i uurimised muutsid osmootse rõhu mõistet. Kui varem mõisteti selle all hüdrostaatilist rõhku, mis rõhub osmomeetri seintele seestpoolt, siis nüüd mõistetakse osmootse rõhu all rõhumist, mis tekib lahustunud aine molekulide või ioonide löökidest nende edaspidist difusiooni takistavale kilele. Seda rõhku hakati võrdlema gaaside rõhumisega.

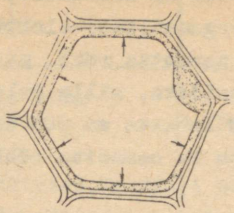
Kuigi osmootne rõhk sarnaneb gaaside rõhumisele, võib nende vahel märgata ka erinevusi. Tähtsaim neist on see, et gaasid rõhuvad alati neid sisaldava nõu seintele, kuna lahuste osmootne rõhk avaldub ainult siis, kui nad on eraldatud poolläbilaskva kilega, kusjuures teisel pool kilet peab tingimata asuma lahusti. Lihtsalt nõusse või osmomeetrisse valatud, kuid mitte lahustisse asetatud ka ükskõik kui tugev lahus, ei avalda seintele mingisugust osmootset rõhku. See esineb ainult siis, kui lahus ja lahusti on eraldatud poolläbilaskva kilega. Seega on osmootne rõhk poolläbilaskva kile puudumisel nagu potentsiaalses seisundis ja seda nimetatakse seepärast osmootseks potentsiaaliks.

Niisuguseid lahuseid, mis omavad ühesugust osmootset kontsentratsiooni, nimetatakse isotoonilisteks. Suurema osmootse kontsentratsiooniga lahus on väiksema suhtes hüpertooniline, väiksema osmootse kontsentratsiooniga lahus on suurema suhtes hüpotooniline. Näiteks isotoonilise lahuse osmootne kontsentratsioon on võrdne rakumahla kontsentratsiooniga, hüpertooniline - suurem ja hüpotooniline - väiksem.

4. PROTOPLASMAKILED JA PLASMOLÜÜS

Tüüpilist täiskasvanud rakku võime kujutleda kui rakumahlaga täidetud kahekordset kotikest, millede väliseks sei-

naks on tselluloosist rakukest ja sisemiseks seda vooderdav protoplasma kiht (joon.9). Nendel kahel kihil, mis eraldavad raku sisu ümbritsevast keskkonnast, on väga erinevad omadused. Kest kujutab endast väikesepoorilist tarret, mis oma kõvaduse tõttu säilitab hästi oma kuju ja millel on vaid piiratud venimisvõime. Plasmakotike, mis koosneb vedelikust, on seebimullitaoline, peaaegu piiramatu venimisvõimega ja ta pole suuteline säilitama kindlat kuju; seepärast täidab ta passiivselt välise kesta kõiki lohke ja kühme.



Joon.9.Täiskasvanud taimeraku skeem.Nooled näitavad osmootse rõhu suunda.

Rakku piiravate kihtide omadused määravad ümbritsevas keskkonnas asuvate ainete rakku imbumise seadused. Need seadused aga määravad omakorda raku toitumistingimused väljastpoolt tulevate ainetega.

Poolläbilaskvate kihtide olemasolu (plasmakotike) ja rakumahl, mis kujutab endast mitmesuguste osmootselt aktiivsete ainete (suhkrute, orgaaniliste hapete) segu, loob tingimused osmootsete nähtuste tekkimiseks rakus.

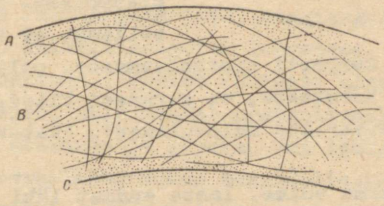
Rakufüsioloogia osas tutvume me ainult põhiliste siia kuuluvate seaduspärasustega, eriti vee rakku tungimise küsimusega. Mineraalainete omastamise küsimusi käsitleme taimede mineraalse toitumise osas.

Oma keha ülesehitamiseks vajavad taimed aineid, mis asuvad väliskeskkonnas tahkes, vedelas või gaasilises olekus. Rakukesta ja protoplasma ehituse tõttu ammutavad taimed neid toitaineid väliskeskkonnast põhiliselt vees lahustunud kujul.

Kuigi raku kõige välisemaks osaks on rakukest ja tema all protoplasma, määratakse ainete tungimine rakku põhiliselt protoplasma omadustega.Rakukesta võib võrrelda väga peenikese võrguga, millest aine läbitungimine sõltub tselluloosi mitsellide vahelistest avadest ja lahustunud aine osakeste suu-

rusest. Kaasaja vaate järgi laseb rakukest vabalt läbi homogeensed kristalloidide lahused ja peatab kolloidlahused.

Teisiti on lugu ainete tungimisega läbi protoplasma. Nagu varem rääkisime, sisaldab protoplasma rohkesti lipoide, mis on labiilselt seotud valkude lipofiilsete külgahelatega. Tänu nendele labiilsetele sidemetele on lipoidid protoplasmas teatud määral liikuvad ja kuna need ained omavad võimet vähendada pindpinevust, siis asuvad nad vastavalt füüsikalise keemia seadustele protoplasma pindadele. Seetõttu protoplasma väliskiht, võrreldes plasma seesmiste kihtidega, on teatud määral rikastatud lipoidide poolest, kuid sisaldab samal ajal tunduva hulga valkaineid. Sellist protoplasma väliskihti nimetatakse plasmolemmiks, millist võib vaadelda tüüpilise poolläbilaskva kilena (joon. 10). Lipoidid, vahel-

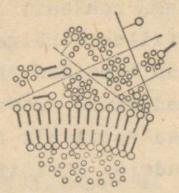


Joon. 10. Protoplasma kilede ehituse skeem (A - plasmolemm, B - mesoplasma, C - tonoplast. Pikad niidid - valgumolekulid, punktid - lipoidide molekulid).

dudes valgumolekulidega, asuvad plasmolemmis tiheda kihina, kus nad on täpselt orienteeritud (perpendikulaarselt pinnale) ja nii, et molekuli hüdrofiilsed (COOH, COH, NH_2 jt.) grupid on pööratud sissepoole ja hüdrofoobsed (CH_3) väljapoole. Niisugune kile on väga vähe veele läbitav ja juba väga õhuke veepinnal olev õlikiht vähendab selle auramist peaaegu nullini.

Plasmolemm kujutabki endast põhiliselt lipoididest koosnevat monomolekulaarset kihti. See kiht aeglustab tugevalt vee ja selles lahustunud ainete liikumist mesoplasma ja ümbritseva keskkonna vahel. Kuna aga vahetus siiski toimub, siis tuleb arvata, et peale lipoidide molekulide, võtavad plasmolemmi ehitusest osa ka hüdrofiilsed valkude molekulid.

Täiskasvanud rakkudel on keskel rakumahlaga täidetud vakuool. Seetõttu tekib ka viimase kokkupuute pinnal protoplasmaga lipoidne kiht, mis on aga kahe- või mitmekihiline (joon.11). Seda kihti nimetatakse tonoplastiks. Tonoplasti moodustavad lipoidide molekulid on asetatud nii, et nende hüdrofoobsed (lipofiilsed) rasvhapete radikaalid on pööratud teineteise vastu. Hüdrofiilsed grupid on aga pööratud meso- plasma ja vakuooli poole. Sel viisil tekib kile, mis on tunduvalt tihedam ja vähem läbitav vees lahustunud ainetele kui plasmolemm. See on näha kasvõi sellest, et terve rida aineid, mis tungivad kergesti protoplasmasse, pole võimelised tungima vakuooli. Arvatakse, et sarnased kiled, mis koosnevad täpselt orienteeritud molekulidest, "katavad" ka kõiki raku organoide.



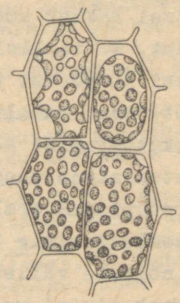
Joon.11. Tonoplasti submikroskoopilise ehituse skeem (ülal-mesoplasma; all-vakuool, keskel-kahekihiline lipoidne kiht. Niidid-valgumolekulid, sabaga ringid - lipoidid, ringid - veemolekulid).

Protoplasma võime, lasta endast läbi teatud aineid, on saanud läbilaskvuse e. permeaabluse nimetuse. Protoplasma permeaablus sõltub selle keemilise ehituse iseärasustest ja organisatsioonist, aga ka eluprotsesside intensiivsuse tasemest.

Et protoplasma on vees lahustunud ainete suhtes vähe läbilaskev või päris läbilaskmatu, selles on kõige kergem veenduda, vaadeldes näiteks punase peedi või punase kapsa värvilise rakumahlaga rakke. Seni, kui need rakud on elusad, võivad nad olla mitu päeva vees, ilma et nad endast pigmenti välja laseksid. Aga niipea, kui nende kile ehitust rikutakse, näiteks soojendamise või keetmisega kuni 60–70°-ni, või mingisuguse mürkaine lisamisega, siis tungib värviline mahl otsekohe ümbritsevasse vette. Ka teised rakumahlas lahustunud ained, näiteks soolad ja suhkrud samuti ei uhtu elusast rakust välja. See on nähtus ilma milleta oleks muide võimatu veesaluste taimede olemasolu.

Ainete tungimine rakku ja väljumine on seotud protoplasma keerulise struktuuriga, mis muutub rakkude surmamisel. Sel juhul protoplasma kaotab kiiresti võime hoida rakumahlas leiduvaid aineid. Seda protsessi kasutatakse toidu keetmisel, mis võimaldab toorelt raskesti omastatavaid aineid muuta looma organismile rohkem omastatavamaks. Keetmisel biokolloidide dispeersus väheneb, mitsellid liituvad (koaguleeruvad) ja nende vahele jäävad kergesti lõhitavad tühikud. Seda protsessi kutsuvad esile paljud välismõjud: mürkained, raskemetallide soolad, alused, happed, kõrge temperatuur jne.

Protoplasma on mitmesuguste rakku tulevate või väljuvate ainete suhtes selektiivselt permeaabelne. Protoplasma selektiivne permeaablus on aluseks vee ja temas lahustunud ainete erinevale rakumahla tungimise kiirusele. Kui asetame raku (parem värvilise rakumahlaga raku) mingisuguse kahjutu aine (suhkur, KNO_3) küllalt kangesse lahusesse, siis märkame mikroskoobi all vaadatuna järgmist nähtust: alguses raku ruumala natuke väheneb, siis hakkab protoplasmakotike rakuseinast pikkamööda eralduma ja lõpuks, kui lahus on küllalt kange, surutakse protoplasma kokku kerataoliseks tombukeseks. Selle sees on tugevasti suurenenud kontsentratsiooniga rakumahl. Ruum rakukesta ja plasmakotikese vahel on aga täidetud läbi kesta sisseimbunud välise lahusega. Sellist protoplasma kestast eemaldumise nähtust nimetatakse plasmolüüsiks (joon. 12). Nähet, kus plasmolüüsunud rakk vette asetatuna võtab oma endise seisu, nimetatakse deplasmolüüsiks.



Joon.12.Üksteisele järgnevad plasmolüüsistaadiumid samblalehekese rakkudes.

Erisugused pildid, mida näeme, vaadeldes rakku vees ja lahuses, seletuvad järgmisel viisil. Rakumahla koosseisu kuuluvad mitmesugused suhkrud, orgaaniliste ja anorgaaniliste hapete soolad, parkained ja rida teisi osmootselt aktiivseid aineid. Kui rakk on asetatud

vette või lahusesse, mille osmootne väärtus on väiksem kui rakumahlal, siis vee liikumise kiirus välislahusest rakumahla ületab rakumahlast väljuva vee kiiruse. Seetõttu rakumahla ruumala suureneb. Rakumahla ruumala suurenemise tõttu venib teda ümbritsev plasma välja ja surutakse tihedasti vastu rakukesta, millele ta oma rõhumise edasi annab. Vee rakku imemine toimub seni, kuni protoplasma rõhumine rakuseinale seestpoolt ei tasakaalustata rakukesta vasturõhu poolt protoplasmale. Kui aga saabub tasakaal, katkeb vee rakku imemine. Vee rakku imemise tulemuseks on see, et raku tselluloosest on pingul. Seda nimetatakse turgoriks. Siinjuures raku maht on suurenenud vähe. See sarnaneb nähtusega, kuidas jalgratta või auto elastne sisemine õhukumm annab temasse pumbatud õhu rõhumise tugevale väliskattele edasi. Sel puhul on rakk küllastatud veega ja ta omab maksimaalse suuruse. Tänu turgorile, on rakkudel neile omane tugevus, mistõttu taim ja selle lehed ei lange longu.

Kui nüüd viia rakk üle mingi aine kontsentreeritud lahusesse, siis selle pääs rakumahla on raskendatud, kuigi ta läbib poorilise rakukesta. Seevastu aga vesi tungib vakuoolist oma madalama kontsentratsiooni poole (kontsentreeritud lahusesse). Plasmakotikese ruumala väheneb, ja turgorrõhk kaob, ning elastselt pingule tõmmatud rakukest tõmbub kokku.

Edasi hakkab kokku tõmbuma ka plasmakotike. See toimub seepärast, et tselluloosist rakukest laseb kergesti välislahuse läbi ja pärast teatavat kokkutõmbumist, omades suhtelist tugevust, enam mahult ei vähene. Poolvedel protoplasma jätkab aga kokkutõmbumist seni, kuni plasmolüüsiva vedeliku osmootne kontsentratsioon muutub võrdseks rakumahla omaga.

Protoplasma eraldub alguses nurkadest. Seetõttu jääb osa plasmast seinte külge. Selle tulemusena saadakse protoplasma nõgusad väliskujud - nõgusplasmolüüs. Protoplasma edasisel veekaotusel muutub plasma pindpinevuse ja elastsuse tõttu sirgemaks. Toimub selle täielik eraldumine seintest ja kokkutõmbuv plasmakotike saab ümara kuju kumera välispinnaga. Nõgusplasmolüüs läheb üle kumerplasmolüüsiks. Nõgusplasmolüüs säilib seda kauem, mida tihedam on protoplasma. Seepä-

rast kumerplasmolüüsi saabumise kiirus on üheks protoplasma viskoossuse näitajaks.

Plasmolüüsi nähtus on tähtis mitmes mõttes:

1) ta näitab rakukesta ja protoplasma erinevat läbilaskvust;
2) näitab, kas plasma on elus, sest plasma mitteläbilaskvus on omane ainult elavatele rakkudele;
3) plasmolüüsi abil võime suure täpsusega määrata iga elava raku osmootset rõhku.

5. OSMOOTSE RÕHU MÄÄRAMISE MEETODID

Osmootse rõhu määramise plasmolüütiline meetod töötati de V r i e s i poolt välja juba 1884.a. See põhineb järgmistel kaalutlustel: mida suurem on välislahuse osmootse väärtuse ülekaal rakumahla osmootsest väärtusest, seda tugevam on protoplasma eraldumine ja ümberpöördult - mida vähem kahaneb plasmakotikese ruumala, s.o. mida väiksem on tema eraldamine rakukestast, seda väiksem on nende osmootsete väärtuste vahe. Kui meil õnnestub leida niisuguse kontsentratsiooniga välislahus, mille puhul protoplasma eraldumine rakukestast on vaevalt märgatav (see toimub tavaliselt mõnes raku nurgas), siis võime öelda, et välislahuse kontsentratsioon on ainult natuke suurem kui rakumahlal; need on peaaegu võrdsed. Aga et välislahuse kontsentratsioon, mille me ise valmistame, on meil teada, siis seetõttu on võimalik kergesti arvutada ka rakumahlale vastavat osmootset väärtust, kasutades selleks eespool esitatud valemit (P = RCT). Et see valem on aga rakendatav ainult ideaalseile ja tugevasti lahjendatud lahuseile, pealegi ainult nendele ainetele, mis ei dissotsieeru, seetõttu kasutatakse tavaliselt iga plasmolüüdi jaoks spetsiaalseid tabeleid, kus on eksperimentaalselt leitud osmootse väärtuse suurus igasuguse kontsentratsiooni jaoks. Need on kõige täpsemini määratud sahharoosi jaoks. Sahharoos on rakule kahjutu ja ei tungi läbi protoplasma rakumahla. Seepärast osmootse rõhu määramisel kasutatakse just seda ainet.

Kirjeldatud meetod on laialt kasutatav, sest ta on lihtne. Kuid tal on ka puudusi. Tähtsam nendest on see, et plasmolüüs iseenesest, s.o. raku asetamine kangetesse lahustesse, põhjustab temas rea muutusi.

Viimasel ajal kasutatakse üha rohkem krüoskoopilist meetodit, s.o. taimest väljapigistatud mahla külmumistäpi määramist, sest külmumistäpi alanemine on võrdne lahuse kontsentratsiooniga. Viimasest tuleneb, et lahuse osmootse rõhu ja tema külmumistäpi alanemise vahel on otsene sõltuvus, mida võib väljendada järgmiselt:

TARTU ÜLIKOOLI

P_1 = uuritava lahuse osmootne rõhk
P_2 = teada oleva lahuse osmootne rõhk,
Δt_1 = uuritava lahuse külmumistäpi alanemine,
Δt_2 = teada oleva lahuse külmumistäpi alanemine.

$$\frac{P_1}{P_2} = \frac{\Delta t_1}{\Delta t_2}$$

Teades, et ükskõik missuguse aine mitteelektrolüüdi molaarne lahus alandab külmumistäppi 1,86° võrra ja et tema osmootne väärtus on 22,4 atm., võib mahla külmumistäpi alanemise järgi arvutada tema osmootset väärtust:

$$\frac{P_1}{22,4} = \frac{\Delta t_1}{1,86}; \text{ kust } P_1 = \frac{22,4 \cdot \Delta t_1}{1,86}; P_1 = 12,04 \cdot \Delta t_1$$

Taime rakumahla osmootse rõhu suurus on adaptatsioonilise iseloomuga. Taimede normaalsel kasvul on suur tähtsus rakumahla ja mullalahuse osmootsete väärtuste vahe. Taim võib normaalselt kasvada ja areneda siis, kui rakumahla osmootne väärtus on suurem mulla omast. See osmootse rõhu ülejääk (hüpertoonia) loobki imemisjõu ja turgori. Mullalahuse osmootne väärtus on keskmiselt 2,5 atm., maismaataimedel - 4 kuni 20 atm. ja veetaimedel - 1-3 atm. Viljades ja teistes tagavaramahutites, kus on rikkalikult lahustuvaid suhkruid (suhkrupeet, viinamari), ulatub see 20-40 atm.-ni. Soolamuldade vesilahuse osmootne väärtus on 12,5 atm. ja seal kasvavatel taimedel isegi 100 atm. Siin taim ei saa teisiti kasvada, kui peab oma rakumahla osmootset väärtust suurendama, mida saavutatakse väikese molekulkaaluga ainete (NaCl vahest kuni 7%) abil. Ülejäänud taimedel tekitatakse osmootne rõhk peamiselt suhkrute ja orgaaniliste hapete poolt. Tegelikult avaldub soolakutaimede rakukestale ainult mõju, mis tuleneb rakumahla osmootse väärtuse üleolekust mullalahuse omast. Selliste taimede koed võivad vette asetatuna isegi lõhkeda. Kui aga halofüüdid asetada harilikesse tingimustesse, siis nende rakumahla kontsentratsioon ei erine harilike taimede omast. Ka erinevates niiskuse tingimustes on rakumahla osmootne kontsentratsioon erinev. Mida niiskem on muld, seda väiksem on rakumahla osmootne väärtus ja vastupidi.

Rakumahla osmootne väärtus ei ole püsiv. Ta muutub sõltuvalt rakus toimuvatest keemilistest protsessidest. Nii näi-

teks tõuseb osmootne väärtus tärklise suhkrustumisel ja vastupidi. Ka suhkru laguproduktid (orgaanilised happed jt.) suurendavad osmootset rõhku. Seega võib taim keemiliste protsesside kaudu muuta osmootset väärtust. Osmootse rõhu suurenemine kannab anatonoosi ja vähenemine katatonoosi nimetust.

Ühe ja sama koe rakud võivad olla erineva osmootse väärtusega. Plasmolüüsil tuleb sageli vaadelda rakkude selle erinevat astet. Veel suuremad on erinevused eri kudede, näiteks epidermise ja mesofülli rakkude vahel.

6. VEE TUNGIMINE RAKKU. RAKU IMEV JÕUD

Taimeraku kolloidsed ja osmootsed omadused määravad seadused, mille järgi vesi tungib ümbritsevast keskkonnast rakku. Peatume esiteks nähtustel, mida võib tähele panna seemnete mulda asetamisel.

Seemnete paisumine mullas on tingitud sellest, et nii rakukest kui ka protoplasma ja temas leiduvad toitainete tagavarad kujutavad endast kuivanud kolloidseid tardeid, mis imevad tugeva jõuga vett. Kõige rohkem paisuvad herne, viki, sojaoa ja teiste kaunviljade valgurikkad seemned.

Täiesti kuivad seemned imevad vett määratu suure jõuga, mis ületab 1000 atm. Vee imemise võime väheneb kiiresti veega küllastumisel. Kuivade seemnete võime endasse vett imeda, võttes seda teistelt niiskematelt kehadelt ära, on idanemisel suure tähtsusega. Nimelt võivad seemned saada küllaltki kuivast mullast idanemiseks vajaliku niiskuse hulga.

Algul imeb seeme endasse vett ainult temas leiduvate kolloidide pundumise tõttu, kusjuures see pundumine viib enamasti seemnekesta lõhkemisele. Pärast kesta lõhkemist hakkavad idujuureke ja seemne teised embrüonaalsed osad kiiresti kasvama. Rakkudesse ilmuvad rakumahlaga täidetud vakuoolid ja edasine vee imemine idanevate seemnete poolt on tingitud juba peamiselt rakumahlas lahustunud ainete vett imevast jõust.

Kui rakk võiks piiramatult venida, siis kestaks vee imemine raku poolt seni, kuni sise- ja välislahuste kontsentratsioonid muutuksid võrdseks. Et rakukestal on aga ainult pii-

ratud venimisvõime, siis osutab ta sissetungiva vee mõjul venides raku sisaldisele elastset vasturõhku, mis mõjub osmootsele rõhule vastupidises suunas ja püüab seda tasakaalustada. Ruumala edasisel suurenemisel kasvab rakukesta vasturõhumine osmootsele rõhumisele kogu aeg ja lõpuks saabub hetk, mil kesta vasturõhumine tasakaalustab rakumahla hüdrostaatilise rõhu. Tekib teatud tasakaalustatud seisund, mida võime nimetada raku veega täieliku küllastumise seisundiks. Selles seisundis avaldab rakumahla osmootne rõhk (P) poolläbilaskva kile olemasolu tõttu rakukestale hüdrostaatilist rõhku, mis põhjustab raku pinguloleku, turgori ja seetõttu nimetatakse seda turgorrõhuks (T). Rakukest venib elastselt turgorrõhu tõttu välja, mis toob endaga kaasa rakukesta vasturõhu raku sisaldisele. Vasturõhku tähistatakse tähega W. Ta on alati võrdne turgorrõhuga, kuid vastupidise märgiga.

Raku veega täielikul küllastumisel realiseeritakse kogu osmootne potentsiaal täielikult hüdrostaatilise turgorrõhu T näol, milline omakorda tasakaalustatakse rakukesta vasturõhu W poolt. Sel juhul (P = T = W) vesi ei tungi rakku ega tule sealt välja ükskõik kui kõrge rakumahla kontsentratsioon ka ei oleks.

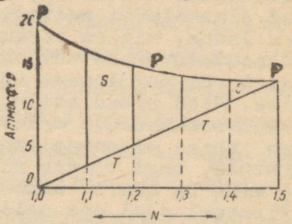
Sellises täieliku küllastumise seisundis on veealuste taimede rakud, kuid meie ei leia seda peaaegu kunagi maismaa taimedel. Kaotades auramisprotsessiga vett, pole need rakud veega küllastatud ega saavuta täielikku turgori seisundit. Osa nende osmootsest rõhust P, mis annab rakule võime vett imeda, jääb rakukesta vasturõhu poolt tasakaalustamata, s.o. P > T. See osmootse rõhu ülejääk põhjustab sellise raku vette asetamisel vee juurdevoolu rakku ja ruumala suurenemise, mis kestab seni, kuni suurenev turgorrõhk täielikult tasakaalustab rakumahla osmootse rõhu. Seepärast võib maapealsete taimede seisundit väljendada järgmiselt:

$$P > T \quad \text{ehk} \quad P = T + S; \quad S = P - T$$

Suurust S nimetatakse raku imemisjõuks ja just see määrabki vee tungimise rakku, mitte aga kogu osmootse rõhu absoluutne väärtus. Nagu valemist näha, kujutab ta endast vahet rakumahla osmootse väärtuse, millest on tingitud imemisjõud,

ja pingule tõmmatud rakukesta vasturõhu vahel, mis takistab vee tungimist rakku.

Nagu näha, pole imemisjõud jääv suurus, vaid sõltub raku veega küllastumise astmest. Mida kaugemal on rakk küllastumisseisundist, näit. mida rohkem ta kaotas transpiratsiooniprotsessil vett, seda suurema jõuga ta imeb seda. Taimerakk on sel puhul nagu isereguleeriv osmootne mehhanism, mis imeb vett seda tugevamalt, mida suurem tarvidus tal selleks on. Täieliku närbumise, ehk turgori täieliku kaotuse puhul saavutab imemisjõud maksimumi ja võrdub rakumahla kogu osmootse väärtusega, nagu on näha valemist S = P - T, kus S on seda suurem, mida väiksem on T ja kõige suurem siis, kui T = 0. Sel juhul S = P.



Joon.13.Osmootsete suuruste muutumise skeem rakus üleminekul närtsimisest küllastumiseni.

Turgori, osmootse väärtuse ja imemisjõu vahekordi võib illustreerida järgmise skeemiga (joon.13). Abtsissil on toodud kesta venivuse astmed (raku maht) raku mitmesuguse veega küllastumisastme juures.

Joonise vasak osa vastab täieliku plasmolüüsi või närtsimise seisundile, raku kõige väiksemale ruumalale, mille võtame ühikuks. Sel juhul rakumahla kontsentratsioon ja järelikult ka osmootne rõhk P on maksimaalne. Rakukest on täiesti lõtv ja tema rõhk rakuseinale võrdub nulliga (T = 0). Imemisjõud aga vastab kogu osmootsele väärtusele (S = P).

Lastagu nüüd rakul vett imeda. Sel juhul suureneb tema ruumala (arvud joonise all) ja järelikult ka rakukesta pinevus, ilmub T, mis pikkamööda suureneb. Rakumahl lahjeneb veega ja ta osmootne väärtus langeb. Selle tulemusena hakkab imemisjõud kiiresti vähenema. Joonise parempoolses osas, mis vastab veega täieliku küllastumise seisundile, langeb imemisjõud nullile ning turgorrõhk tasakaalustab osmootse rõhu täielikult. Raku tavalise keskmise seisundi puhul, mis on tähistatud tähega N, on osa osmootsest väärtusest tasakaalustatud turgorrõhuga, teine tasakaalustamata osa vastab raku tegelikule imemisjõule.

Kuigi skeemist näeme, et nii rakumahla osmootne väärtus kui ka imemisjõud pole jäävad, vaid muutuvad sõltuvalt välistest tingimustest ja taime seesmisest seisundist, on siiski esimene neist võrratult püsivam. Siis, kui imemisjõud, näiteks üleminekul närtsimisest kuni täieliku turgorini, langeb maksimaalsest suurusest nullini, väheneb osmootne rõhk 10-12%, sõltuvalt rakukesta elastsusest. Seepärast kasutatak-

se raku üldiste omaduste iseloomustamiseks tavaliselt osmootse väärtuse keskmist suurust. Kuid raku seisundi iseloomustamisel teataval momendil, eriti seoses välistingimuste kiire muutumisega, annab selgema pildi raku imemisjõu määramine.

Viimastel aastatel on mõned uurijad hakanud arvama, et vee omastamist rakkude poolt ei saa täielikult seletada ainult osmootsete jõudude abil. Sellest räägivad katsed, mis osutavad vee omastamise sõltuvusele aeratsioonist, temperatuurist ja teistest mõjustustest, aga samuti selle protsessi sõltuvus protoplasma elutegevusest, esmajärjekorras hingamisprotsessist.

Taimerakkude ja -kudede imemisjõu suuruse määramise viisid põhinevad suuremalt osalt samal sobiva kontsentratsiooniga välislahuse leidmisel, mida kasutatakse osmootse rõhu määramisel plasmolüüsi meetodi järgi. Siin püütakse ainult leida selline lahus, milles rakkude üldine ruumala jääb muutumatuks. Kõige kasutatavamaks võtteks on taimeorganitest, näiteks lehtedest või mugulatest lõigatud kitsaste ribade pikkuste mõõtmine. Need ribad asetatakse neutraalsete ja kahjutute (enamasti sahharoosi) erineva kontsentratsiooniga lahustesse. Selline lahuse osmootne väärtus,milles riba pikkus jääb muutumatuks, ongi võrdne riba moodustavate rakkude imemisjõuga, mida on samuti hakatud väljendama atmosfäärides.

Viimasel ajal aga selle asemel, et mõõta koetükikeste suurusi, määratakse selle lahuse, millesse nad on asetatud, kontsentratsiooni muutused. Näiteks,kui lehe imemisjõud on suurem kui lahuse osmootne rõhk, siis võtab leht lahuselt vett ja lahuse kontsentratsioon tõuseb. Vastupidisel juhul lahjeneb lahus. Lahuse kontsentratsioon, mis jääb muutumatuks, vastabki lehe imevale jõule. Lahuse, harilikult sahharoos, kontsentratsiooni muutused on kergesti määratavad refraktomeetri abil.

7. PROTOPLASMA PERMEAABLUS JA AINETE TUNGIMINE RAKKU

Senini vaatlesime raku osmootseid omadusi reljeefsema pildi saamiseks ideaalsete poolläbilaskvate kilede puhul.Tegelikult on olukord aga keerulisem.

Juba de V r i e s , kes esimesena uuris plasmolüüsi nähtusi, märkis, et ühed ained (mineraalsoolad, suhkur) annavad püsiva plasmolüüsi. Teised aga (glütseriin, karbamiid) annavad ajutise plasmolüüsi, mis kaob mõne tunni pärast. Need ained tungivad aeglaselt vakuooli. Seetõttu kontsentratsioonid vakuoolis ja välislahuses ühtlustuvad ning plas-

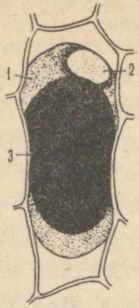
molüüs kaob.

Hiljem selgus, et vakuooli tungivate ainete hulk on küllalt suur (alkoholid, eetrid ja rida narkootikuid, nagu kloroform jt.). O v e r t o n leidis, et kergesti tungivad rakku rasvas lahustuvad ained. Kuna ainete tungimine sõltub nende lahustuvusest viimases, siis Overton järeldas, et protoplasma kiled koosnevad rasvataolistest ainetest, nagu letsitiinid ja teised lipoidid. See lipoidne teooria ei seleta aga vee kerget tungimist rakku. R u h l a n d, uurides värvilahuste tungimist vakuooli, ei suutnud avastada mingisugust parallelismi värvide rasvas lahustuvuse ja permeaabluse vahel.

Vee kerge tungimine protoplasmasse sunnib arvama, et kilede ehitusest võtavad peale lipoidide osa ka valgud. Ühed arvavad (Lepjoškin), et kile koosneb lipoidide labiilsetest ühenditest valkudega, teised aga oletavad keerulise emulsiooni olemasolu. Tarvis on lisada, et permeaablus on väga muutlik. Seda suurendab valgus ja ärritajad. Mimoosil põhjustab permeaabluse muutumine lehtede nähtavaid liigutusi. Arvatakse, et sellised muutused on seoses lipoidide ja valkude vahekorra muutumisega pindkihis.

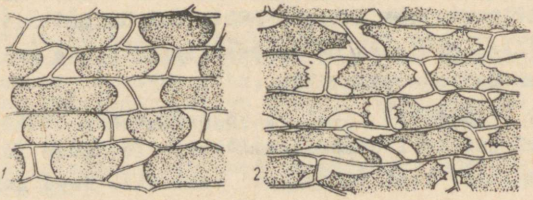
Ainete tungimisel rakku on vaja eristada kahte etappi: ainete tungimist läbi plasmolemmi protoplasmasse ja nende edasist tungimist läbi tonoplasti vakuooli. Need kaks kilet omavad vees lahustunud ainete suhtes erineva läbilaskvuse. Just lipoidide mitmest kihist koosnev tonoplast on väikese permeaablusega ja määrab põhiliselt eespool vaadeldud raku osmootsed omadused. Ained, mis läbivad plasmolemmi, võivad saada peatatud tonoplasti poolt; sel juhul jäävad need protoplasmasse ega pääse edasi. Kuppelplasmolüüsi nähtus näitab, et plasmolemm ja tonoplast on erineva permeaablusega. Kui taimekude asetada 10-12 tunniks KNO_3 või KCNS hüpertoonilisse lahusesse, siis sel juhul tekkinud plasmolüüs on omapärane: protoplasma pundub tugevasti ja moodustab kuplitaolise puhetise (joon.14). See toimub seepärast, et K-ioonid tungivad protoplasma kihisse ja põhjustavad selle kolloidide pundumise. K tungimine protoplasmasse näitab, et plasmolemm oli

temale läbitav. Kuid see, et rakk allub plasmolüüsile, tähendab, et tonoplasti K ei läbinud. Ained, mis läbivad kiiresti mõlemad kihid, ei põhjusta plasmolüüsi (piiritus, eeter, kloroform).



Joon.14.Kuppelplasmolüüs (1-pundunud protoplasma, 2-tuum, 3-värvitud rakumahlaga vakuool)

Soolade kerge plasmasse tungimine teiseks näiteks võib olla plasmolüüsi vormi muutumine ühe- ja kahevalentsete ioonide mõjul.Selles suhtes on üsna näitlikud H o l o d n õ i katsed. Ühe ja sama koe kaks tükki hoitakse erinevates lahustes: esimene K-ühendi lahuses, teine Ca-ühendi lahuses. Rakud,mis olid K-lahuses, andsid nn. kumerplasmolüüsi, Ca-lahuses - nõgusplasmolüüsi (joon. 15.).Seda seletatakse sellega, et K kutsus esile plasma hõrenemise (pundumise), mistõttu see võtab kiiresti pindpinevuse tõttu



Joon.15. Kumer- (1) ja nõgusplasmolüüs (2).

ümara kuju (kumerplasmolüüs). Ca-ioonid aga kutsuvad esile plasma tihenemise. Seetõttu tekkinud plasmolüüs on kaua aega nurgeline, nõgusate protoplasma äärtega (nõgusplasmolüüs). Plasmolüüseeritavate rakkude vormi muutumine nende eelneva töötlemise tõttu osutab sellele, et nii ühe- kui ka kahevalentsed ioonid tungivad protoplasmasse ja kutsuvad esile muutusi selle biokolloidides. Kuna nendega on võimalik esile kutsuda püsivat plasmolüüsi, näitab see, et nad tungivad väga aeglaselt läbi tonoplasti vakuooli.

Ainete tungimine rakku on keeruline protsess, mis on tihedas seoses kogu rakkude elutegevuse, eriti hingamisprotsessiga (Hoagland, Steward, Sabinin). Rakku tungivad ained adsorbeeritakse alguses protoplasma pinnale tema kolloidide poolt. Ainete tungimine protoplasmasse on seotud vahetusadsorptsiooniga H^+ ja HCO_3^- ioonide vastu, millised tekivad hingamisprotsessis. Protoplasmasse saabuvad ained seotakse labiilselt valkude ja teiste ainete poolt. Seega plasmas on nagu omapärased aktseptorid, mis seovad saabunud katioonid ja anioonid. Protoplasmast võivad ained üle minna rakumahla. Selleks liikumiseks vajaliku energia allikaks on elusates rakkudes toimuvad oksüdatsiooniprotsessid. Nagu näeme, ei ole ainete rakku tungimise aluseks mitte ainult "passiivne" protoplasma permeaablus, vaid aktiivne füsioloogiline ainete omastamise ja eritamise protsess, mis on seotud kogu organismi elutegevusega.

T e i n e p e a t ü k k

T A I M E D E V E E M A J A N D U S

1. ÜLDMÕISTEID TAIMEDE VEEMAJANDUSEST

Nagu varem nägime, peab taime rakk selleks, et normaalselt funktsioneerida, olema veega küllastatud. Veetaimedel, näiteks vetikatel, milliseid peame lugema meie planeedi esimesteks klorofülliga taimedeks, on veega küllastumine nende olemasolu ökoloogiliste tingimuste loomulikuks tulemuseks. Kuid maismaataimede vajadus hoida oma rakkude protoplasmat vajalikul määral veega küllastatud olekus on üheks põhiliseks vastuoluks nende elus. See jätab sügava jälje nende ehitusele ja elutegevusele. Fotosünteesi edukaks toimumiseks peavad maismaataimede klorofülli sisaldavad rakud olema väga lähedases kokkupuutes ümbritseva atmosfääriga, mis varustab neid vajaliku CO_2-ga. Kuid tihe kokkupuutumine õhuga viib paratamatult selleni, et rakke küllastav vesi aurab lakkamatult ümbritsevasse ruumi. Sama päikeseenergia,mida neelab klorofüll ja millest taim saab fotosünteesiks vajaliku energia, põhjustab lehe soojenemist ja koos sellega ka auramise suurenemist. Transpiratsioonil tekkiva veekaotuse asendamiseks peab klorofülli sisaldavaisse rakkudesse voolama vett lakkamatult juurde. Näivalt püsiv küllastusseisund säilitatakse taimes vee juurdevoolu ja kaotamise protsesside kooskõlastamisega ja see tingib omapärase veemajanduse või, nagu L.A. I v a n o v seda nimetas, taimede veevahetuse.

Taimede veemajanduse all tuleb mõista: 1) vee omastamist taimede poolt, 2) vee auramist taimest transpiratsiooniprotsessis ja 3) vee liikumist taimes.

Kui nimetada vahekorda vee omastamise ja kaotamise vahel

veebilansiks, siis võime öelda, et kõrgemate maismaataimede üheks tähtsamaks normaalse funktsioneerimise tingimuseks on selle bilansi tasakaalu viimine ilma püsivama ja suurema puudujäägita. Selleks on neile vajalik: 1) hästi arenenud juuresüsteem, mis imeks tarviliku kiirusega pinnasest vett, 2)hästi arenenud juhtiv süsteem, mis toimetaks vee viivituseta edasi pealmistele vett transpireerivatele organitele ja 3) kattekudede süsteem, mis takistaks võimaluse piirides taime veekaotust. Imevaid, juhtivaid ja kattekudesid kirjeldatakse üksikasjalikult taime anatoomia kursuses ja siin eeldame, et nad on juba tuntud.

Mõned alamad taimed, nagu samblad ja samblikud, võivad olla pikemat aega ilma vee juurdevooluta kuivanud olekus. Kõrgematest taimedest on selleks võimelised ainult vähesed kalju- ja kõrbefloora esindajad, näit. liivatarn. Suuremale osale kõrgemaist taimedest on selline kuivamine surmav, seepärast veekaotus nendes on enamvähem tasakaalus vee juurdetulekuga.

2. VEE TÄHTSUS TAIME ELUTEGEVUSES

Vesi on iga taimeorganismi tingimata vajalikuks koostisosaks. Vee sisaldus taime kudedes on küllalt suur. Kuid see kõigub tugevasti erinevates taimeliikides ja samuti ka sama organismi erinevates kudedes. Vee protsent taimedes muutub samuti ka sõltuvalt tingimustest, milles toimub taime areng. Näiteks põllukultuuride veesisaldus tõuseb siis, kui neid kasvatada turvasmuldadel. Lehtedes aga muutub veesisaldus rütmiliselt isegi ööpäeva jooksul.

Seepärast võib iseloomustada üksikute taimede esindajate veesisaldust järgmiste ligikaudsete andmetega (%-des toorkaalust).

O b j e k t	vee %
Vetikad	96-98
Salati lehed, sibul, tomat, kurk	94-95
Rohttaimede lehed	83-96
Puu- ja põõsastaimede lehed	79-82

Kartuli mugulad	74-80
Puude tüved	40-55
Teraviljade terad (õhukuivas olekus)	12-14
Samblate ja samblike koed	5- 7

Vaatamata tunduvatele kõikumistele, on vee sisaldus vegetatiivsetes organites suur (90% ja rohkem). Nendes alamates taimedes, mis alluvad perioodilisele kuivamisele, (samblad, samblikud), on vee sisaldus väiksem. Ka taimede generatiivsetes organites (seemned, seente spoorid jne.) on vee sisaldus väike.

Taimede vananemine on harilikult seotud nende elava aine vett hoidva võime,hüdrofiilsuse vähenemisega. Seepärast ühe ja sama taime erivanuselised lehed sisaldavad vett erinevalt. Vee sisaldus on suurem noortes lehtedes; vananedes vee sisaldus väheneb pidevalt.

Vee tähtsus organismis määratakse mitmeti selle füüsikaliste omadustega.Kõikidest teada olevatest vedelikest on soojusjuhtivus veel kõige suurem noortes lehtedes; vananedes vee sisaldus väheneb pidevalt.

Vee tähtsus organismis määratakse mitmeti selle füüsikaliste omadustega.Kõikidest teada olevatest vedelikest on veel kõige suurem soojusmahtuvus. Vee temperatuuri tõstmiseks on vaja rohkem energiat, kui ükspuha missuguse vedela või tahke keha puhul. Seepärast vesi on taime kudedes faktoriks, mis stabiliseerib selle temperatuuri.

Väga tähtis on vee omadus auruda iga temperatuuri juures. Seetõttu taimed saavad madaldada oma temperatuuri auramisega.

Vee soojusjuhtivus on väiksem metallidest, kuid vedelike hulgas on see kõige suurem. Veel on erakordselt suur pindpinevus, mis jääb maha ainult elavhõbeda omast. See vee omadus on suure tähtsusega adsorptsiooniprotsessides.

Tähtsad on ka vee optilised omadused, ja eriti tema võime lasta läbi spektri nähtava osa ja sellele lähedase ultravioletse ala kiiri. See on suure tähtsusega fotosünteesiprotsessis.

Veemolekulide polaarsusest on tingitud hüdratatsiooni-

nähtus, mis on suure tähtsusega kolloidide püsivuse säilitamisel.

Rääkides vee tähtsusest, tuleb märkida, et vee teatud sisaldusega kudedes on seotud nende turgestsentne olek. Õhulõhede sulgrakkude veesisaldusega on seotud nende avanemine ja sulgumine, mis on erakordselt suure tähtsusega fotosünteesis.

Mineraalainete adsorptsioon väliskeskkonnast toimub põhiliselt nende vesilahusest. Ka õhu CO_2 lahustub vees enne omastamist klorofülli sisaldavate rakkude poolt.

Vesi kujutab endast elava organismi seda seesmist keskkonda, kus toimuvad keemilised protsessid, olles taime organismis põhiliseks lahustiks, on vesi ka keskkonnaks, milles liiguvad ainevahetuse produktid ühest rakust ja koest teise.

Mitte ühelgi vedelikul ei ole nii suurepäraseid omadusi kui veel. Vesi on üks aktiivsematest neutraalsetest lahustitest, mis on võimeline lahustama teistest lahustitest palju rohkem aineid, muutmata nende keemilisi omadusi.

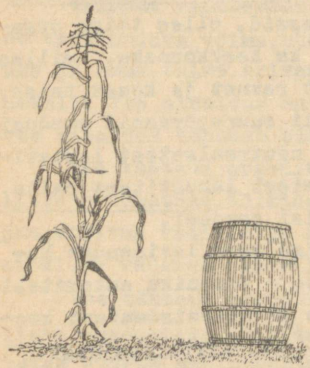
Vesi koosneb ühe tugevama ja kõige enam levinenuma hapendaja - hapniku ja aktiivse taandaja - vesiniku aatomitest. Tänu sellele, võib ta osa võtta kõige mitmekesisematest keemilistest reaktsioonidest ja eriti redoksreaktsioonidest.

Vesi on vahendituks osavõtjaks fermentatiivsetest protsessidest, mis on seotud kõrgmolekulaarsete ühendite sünteesi ja nende hüdrolüüsiga. Fotosünteesiprotsessis toimub CO_2 taandamine vee vesiniku abil. Hingamisprotsess toimub aga, nagu seda esmakordselt väljendas P a l l a d i n, "märjal teel", kuna selles protsessis kasutatakse hingamissubstraadi süsiniku hapendamiseks veemolekulis esinevat hapnikku. Järelikult, kogu ainete muundumise kompleksiks organismis, ainete omastamiseks väliskeskkonnast, nende assimilatsiooniks ja dissimilatsiooniks on vesi vajalik mitte ainult kui keskkond, vaid ka kui vahenditu materiaalne osavõtja reageerivatest keemilistest süsteemidest.

Lõpuks on vesi kõige levinenum vedelik maakeral.

3. TAIMEDE POOLT KASUTATAV VEE HULK JA TAIMEDE JUURKONNA SUURUS

Vee hulk, mis taimel tuleb lasta endast läbi voolata, on väga suur. Nagu katsed näitavad, voolab kuumadel suvepäevadel meie tavaliste taimede lehtedest rohkem vett läbi, kui nad seda ise sisaldavad. Kuumal ajal asendatakse lehtedes vee tagavarad täielikult ligikaudu iga tunni jooksul. Kogu vegetatsiooniperioodi jooksul transpireerib üks päevalill või maisitaim veeni 200 kg ja rohkemgi vett, s.o. tubli tünnitäie. 1000 g-st taime poolt omastatud veest transpireerub ligikaudu 990 g lehtede kaudu ja 10 g peetakse taime poolt kinni. Sellest seotakse keemiliselt umbes 1-2 g; 8-9 g seotakse osmootselt ja füüsikalis-keemiliselt.



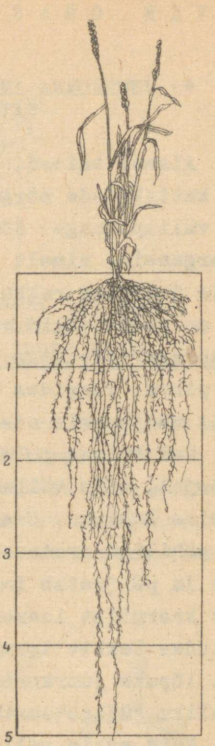
Joon.16. Maisi poolt suve jooksul transpireeritav vee hulk.

Selline energiline kulutamine nõuab muidugi ka mitte vähem energilist vee hankimist. Seda ülesannet täidabki peamiselt juurkond, mis on tõeliselt mitu korda suurem, kui harilikult arvatakse. Täpsed määramised näitasid, et isegi meie kõrsviljadel nagu kaeral ja nisul, ei piirdu juurkond künnikihiga, vaid tungib 1,5 - 2 m sügavusse ja levib igale poole laiali (joon. 17).

Ameerika uurija D i t m e r teostas täpseid uurimusi talirukki juurte ja juurekarvakeste arvu ning üldpikkuse kohta. Selle järgi oli ühel taimel keskmiselt 143 esimese järgu juurt, 38.000 teise järgu juurt, 2.300.000 kolmanda järgu juurt, 11,5 milj. neljanda järgu juurt, kokku aga peaaegu 14 miljonit juurt. Kõikide juurte kogupikkus oli 600 km ja nende üldpindala ligi 225 m^2. Juurtel oli 15 miljardit juurekarvakest, millede kogupikkus oli 10.000 km ja kogupindala 400 m^2. Taimede maapealne osa koosnes 80 võsust 480 lehega ja ta kogupindala oli 4,5 m^2. Nii oli taime maa-aluste osade kogupindala ca 130 korda suurem kui maapealsete osade kogupindala. Talirukki juurkonna keskmine päevane juurdekasv oli Ditmeri arvestuste järgi ca 115.000 uut juurt ja 119 milj. uut juurekarvakest. Juurte kogupikkus suurenes päevas 5 km ja juurekarvakeste kogupikkus - 80 km. Viimased arvud näitavad, et

juurte immunistegevus haarab iga päev ikka uusi pinnaosi ja et sel on kahtlemata määratu suur tähtsus nii vee kui ka mineraalsoolade edukaks kasutamiseks. Suur juurkond võimaldab taimel väga põhjalikult ära kasutada isegi vähesel määral mullas leiduvat niiskust ja mineraalaineid.

Taime poolt eluajal kulutatud vee hulk sõltub väga suurel määral klimaatilistest tingimustest. Palavas ja kuivas kliimas tarvitavad taimed 2-3 korda rohkem vett kui niiskemas kliimas. Vastavalt sellele on ka kuivema kliima taimedel juurkond rohkem välja arenenud ja lehtede üldpindala väiksem. Kõige vähem kulutavad vett niiskete ja varjuliste metsade taimed. Nende lehed on aga õhukesed ja laiad. Juurkond on varjutaimedel nõrgalt arenenud. Vähe arenenud on ka juhtsüsteem.



Joon.17. Nisutaime juurkond.

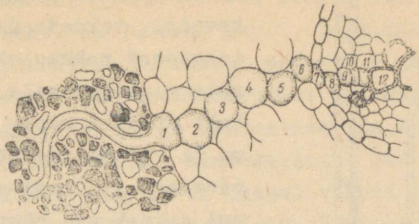
4. JUURKONNA IMEV JA SURUV TOIME. JUURERÕHK, GUTATSIOON JA MAHLAJOOKS

Alamad taimed, aga samuti ka veetaimed, on võimelised oma kattekudede nõrga kutiniseerumise tõttu imema vett kogu oma välispinnaga. Kõrgematel taimedel aga näeme erilisi imemisorganeid, nimelt juure peenikesi lõpposi - juurenarmaid. Selle juureosa rakkudel on õhukesed korgistumata kestad ja nad on peale selle varustatud enamasti eriliste puhetistega - juurekarvakestega. Need suurendavad tunduvalt juurte imevat pinda. Tungides mulla kapillaaridesse, imeb juurekarvake sealt välja neis sisalduva vee.

Kui taimes poleks alatist vee kadu transpiratsiooni tagajärjel, siis küllastuksid juurekarvakesed varsti veega ja imemine lakkaks. Seepärast võime taime vee kaotust vaadata kui põhilist protsessi, mis tekitab taimes veega küllastamatuse ja põhjustab imemisjõu. Kogu taim tervikuna kujutab endast keerulist isereguleerivat osmootset "aparaati", kus lehtedes tekkiv imemisjõud antakse rea ülekandemehhanismide abil lõpuks juurkonnale edasi, kus ta tekitab vee imemiseks vajaliku küllastamatuse.

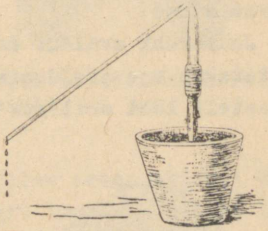
Kuid peale selle põhilise küllastamatuse, mis tekib puhtfüüsikalise auramisprotsessi tõttu ja sunnib vee passiivsele imemisele, on juurkonnal veel teine puhtfüsioloogiline viis vee ülesjuhtimiseks taimes soonte süsteemi kaudu. See on juurkonna aktiivne vee väljasurumine juure koorerakkude kaudu juure kesksilindris asuva ksüleemi soontesse. Seda vooluteed taime juures võib kujutada joonisel 18 antud skeemina. Juurekarvakesega varustatud raku 1 poolt imetakse vesi pinnasest, antakse siis edasi rakkudele 1, 2, 3 jne., kuni rakuni 11, mis on vahenditult soone 12 kõrval.

Juurerõhu avastamiseks ja selle suuruse määramiseks kasutatakse järgmist laboratoorset katset. Võetakse hästi arenenud toataim, näiteks fuksia või hortensia, kastetakse



Joon. 18. Vee teekond juurekarvakesest (1) kuni juure soonteni (2) läbi koore parenhüümi (2-6), endodermise (7), peritsükli (8) ja juure keksilindri parenhüümi (9-12).

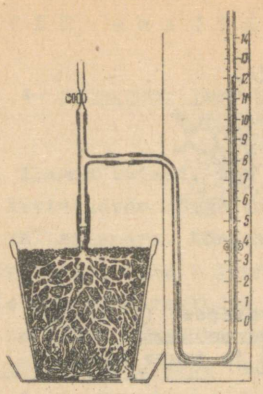
küllaldaselt veega ja lõigatakse tüvi 2-3 cm kõrguselt maapinnast. Juba mõne minuti pärast ilmub lõikepinnale vee tilgake. Kui me aga tüüka otsa asetame kummitoru ning sellesse vertikaalse klaastoru, siis näeme varsti, et klaastorus hakkab vesi tõusma (joon. 19). Kui painutame toru otsa kõveraks ja asetame selle alla anuma, siis võime koguda ja analüüsida juurkonnast väljatilkuvat mahla. Vee tilkumist äralõigatud varre otsast nimetatakse mahlajooksuks ja seda põhjustavat jõudu juurerõhuks. Juurerõhule kuulub tähtis osa vee edasiandmisel maapealsetele osadele, eriti ajal, mil taimedel ei ole lehti.



Joon.19.Mahla väljavoolamine äralõigatud varre otsast juurerõhu mõjul.

Juurerõhku võib mõõta, kui toru asemele panna elavhõbemanomeeter (joon.20). Juurerõhu mõõtmised on näidanud, et vesi surutakse juurest taime soontesse väikese jõuga: juurerõhk puudel ja põõsastel on 1-3 atm., rohttaimedel aga murdosa atmosfäärist.

Mõnedel taimedel on mahlajooksu kerge avastada (fuksia, nõges, päevalill, mais, tomat), teistel aga raske (okaspuud).

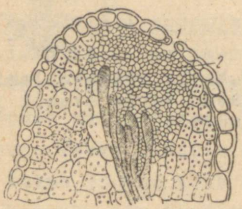


Joon.20. Seadeldis juurerõhu mõõtmiseks.

Mahlajooks osutub erisuguseks ka mitmesugustel aastaaegadel; nimelt on see kõige tugevam kevadel, taimede ülemineku talvisest puhkeolekust aktiivsele elutegevusele. Rikkalikult jookseb mahla kase, vahtra ja viinamarja läbilõigatud tüvedest ja isegi okstest. Suvel esineb see nähtus ainult niiske ilmaga pärast kestvat vihma.

Kevadel on puude mahl rikas orgaaniliste ainete poolest (suhkrud, lämmastikained, orgaanilised happed). Suurt suhkrusisaldust omab suhkruvahtra ja kase (3-4% ja rohkem) mahl, ameerika suhkruvahtral isegi 8%. Taimede suvine mahl on palju vaesem kuivainete poolest, kusjuures neil on ülekaalus mineraalained.

Juurerõhk avaldub ka gutatsiooni näol. Gutatsiooniks nimetatakse vee eraldumist vedelal kujul lehtede otstelt või hammastelt läbi eriliste organite - hüdatoodide (joon. 21). Nimelt esinevad taimedel kohastumised, mis võimaldavad tal end kaitsta suure ainete kao eest, mis tekiks koos väljuva veega. Nii toimub hüdatoodide väikestes parenhüümrakkudes vee filtreerumine. Seetõttu guteeruv vesi on palju vaesem mitmesuguste aineto poolest kui mahl.



Joon.21. Hüdatood Ranunculus flammula lehel.

Kui muld on niiske ja õhus on küllaldaselt veeauru, siis juurte poolt surutud vesi ei jõua aeruda ja, täites lehe intertsellulaarid, surutakse lõpuks välja. Kõige tugevamat gutatsiooni vaadeldakse vara

hommikul, eriti niisketel kohtadel kasvavatel taimedel. Siis võib leida noorte kõrreliste lehe otstel või kartuli ja tomati lehe hammastel guteeruva vee tilku. Suure guteerimisvõimega on kortsleht. Ka jalaka, papli, toominga ja paju lehed guteerivad intensiivselt. Vahest segatakse gutatsioon ära kastega, mis tekib vee kondenseerumise tulemusena niiskest õhust.

Gutatsiooni on kerge demonstreerida näiteks teraviljade noorte idandite katmisel klaaskupliga. Sel puhul ilmuvad niiskesse atmosfääri paigutatud orasel varsti lehe otstele vee tilgakesed (joon. 22). Gutatsiooni füsioloogiline tähtsus seisneb esmajärjekorras tasakaalu säilitamises vee omastamise ja auramise vahel. On tähele pandud, et öösel on gutatsioon seda suurem, mida vähem energiline oli transpiratsioon päeval.



Joon.22. Gutatsioon kõrreliste lehtedelt.

Juurerõhu mehhanism pole täielikult selgitatud. Teooria, mis paremini seletab antud nähtust, on esitatud P r i e s t l e y ja S a b i n i n i poolt. Selle teooria aluseks on kaalutlus, et vett vastuvõttev rakk, olles veega täiesti küllastunud, ei teosta iseenesest mingit imemist. See on täielikus kooskõlas U r s p r u n g i eksperimentaalsete andmetega, kes leidis, et vette asetatud juurekarvakeste imemisjõud võrdub nulliga. Kuid selle vastu see lahus, mis asub surnud elementidest koosneva puidu soontes, ei ole mõjustatud läbilaskmatu protoplasma vasturõhust ja ta imemisjõud on võrdne kogu osmootse väärtusega. Seepärast imeb see lahus vett temaga kokkupuutuvatest veega küllastatud rakkudest; nendes tekib küllastamatus ja seega ka imemisjõud ning nad kompenseerivad oma kaotuse ümbritseva vee arvel. Tulemuseks on see, et mullast ei ime vett temaga kokkupuutuvad juurekarvad, vaid soontes olev lahus. Terve rida elusaid rakke

filtreerivad ainult vett passiivselt läbi.

S a b i n i n arvab, et juure elavad rakud võtavad vee liikumisest ka aktiivselt osa. See tagatakse parenhüümrakkude nn. polaarse läbilaskvusega. Nende rakkude läbilaskvus on juure tsentri suunas suurem, mistõttu liigub vesi juhtsoontesse.

Juurerakkude aktiivne osa juurerõhu loomisel kinnitub rea faktidega. Näiteks orgaaniliste ainete saabumise katkemine põhjustab juurerõhu vähenemise või lakkamise. Ka hapniku puudus vähendab juurerõhku. Lõpuks katkeb juurerõhk kiiresti juurte mürgistamisel eetri, kloroformi või teiste mürgiste ainetega. Nende ainete mõjul protoplasma kiled hävivad, millega koos kaob turgor ja imemisjõud.

Juurerõhu suurus tõuseb harva üle 2-3 atm., mis võib tagada vee tõusu 15-18 m kõrgusele. Järelikult, kõrgematel puudel peab peale juurerõhu vee tõstmisest puidus osa võtma veel võimsamad süsteemid. Selliste süsteemide olemasolule viitab ka see, et okaspuudel kui kõrgetel puudel on üsna väike juurerõhk.

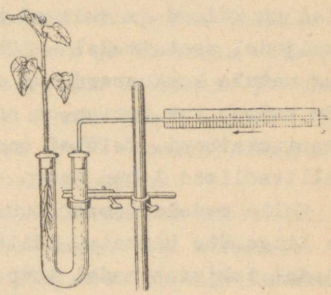
Juurkond on vee imemise spetsiaalseks organiks. See aga ei tähenda, et teised taime osad pole selleks sugugi võimelised. Iga veega küllastamata rakk võib vett sisse imeda, hoolimata teda katvast kutiikulakihist. Seetõttu võivad vihmaga või kastega niisutatud lehed endasse vett imeda. Nii imevad sulade ning kevadiste vihmade ajal kogu oma pinnaga vett meil puude talvituvad oksad ja pungad. Kuid see ei etenda üldises veemajanduses kuigi olulist osa. Maapealsete organite poolt sisseimetud vee hulk osutub alati äärmiselt tähtsusetuks võrreldes tarvitatud vee üldhulgaga. Peale selle, tänu kutiikula märgumisele, aurub selliselt sisseimetud vesi ise kergesti ja võib taime veetarvidust isegi suurendada. Sellega seletubki üldtuntud tähelepanek, et taime lehti ei tohi päikesepaistelise ilmaga sageli märjaks teha. Muide, paljudel taimedel (nisu jt. kõrrelised) ei niisku lehtede pind neid katva vahakorra tõttu peaaegu sugugi. Nagu katsed kunstliku vihmaga näitavad, võib neid taimi igal päeva ajal kasta.

5. VÄLISTINGIMUSTE MÕJU VEE OMASTAMISELE JUURTE POOLT

Vee omastamine juurte poolt sõltub keerulisest välistingimuste kompleksist nagu mulla temperatuur, niiskus ja aeratsioon, mullalahuse kontsentratsioon, kättesaadav vesi jne. Seetõttu vee hankimine mullast osutub taimele palju keerulisemaks ja raskemaks kui mingisugusesse anumasse asetatud juurtel lihtne vee imemine.

Mulla temperatuuril on suur mõju vee omastamisele taimede juurte poolt. See avastati juba ammu S a c h s i poolt lihtsate ja näitlike katsete abil. Ta märkas, et sellised taimed, nagu tubakas, türgiuba, kõrvits jt. hakkavad närtsima, kui ümbritseda jääga pott, milles neid kasvatatakse ja toibuvad uuesti, kui potti soojendada. Siit ta järeldas, et mulla jahtumisel aeglustub vee tungimine juurtesse niivõrd, et see ei kata enam kadu transpiratsiooni tagajärjel.

Taime poolt sisseimetava vee hulga täpseks määramiseks kasutatakse potomeetreid (joon. 23). Potomeetri olulisemateks osadeks on: 1) vee reservuaar, milles asub taim või selle osa ja 2) peaaegu kapillaarne, gradueeritud külgtoru, mille järgi on kerge lugeda taime poolt reservuaarist imetud vee hulka. Sisseimetud vee hulga võrdlemiseks transpireeritud vee hulgaga on kasulik konstrueerida potomeeter nii, et teda oleks kerge kaaluda ja sel viisil välja arvutada ka taime poolt transpiratsioonil kaotatud vee hulka.



Joon.23. Oksa veeimemise mõõtmine potomeetri abil.

Potomeetriga teostatud määramised näitavad, et troopilised ja subtroopilised sooja armastavad taimed vähendavad transpiratsiooni temperatuuri langemisel palju järsemalt

kui külma- ja parasvöötme taimed. Imemise vähenemine temperatuuri alanemisel seletub mitte niivõrd difusiooni vähenemisega, kuivõrd elavate rakkude protoplasma permeaabluse vähenemisega. Nimelt suureneb temperatuuri alanemisega plasmat moodustava poolvedela sooli viskoossus ja ta võib päris tarduda nagu želatiinilahus. Selline tardumine aga takistab väga tugevasti protoplasma läbilaskvust veele.

Jahtunud mullast vee imemise suur aeglustumine seletab meile paljud iseärasused paraja kliima taimede elus. Sügiskuudel, kui õhu temperatuur on päeval üsna kõrge ja taime vee kaotuse kiirus küllaltki suur, imevad juured jahtunud mullast vett, aga aeglaselt. Et taimes ei tekiks märgatavat vee defitsiiti, selleks vähendavad taimed transpiratsiooni pinda. See saavutatakse lehtede äraheitmisega lehevarre alusel tekkiva eralduskoe abil. Et talvel ei esineks liigset vee kaotust, selleks on kujunenud võrsetel ja pungadel tugevad kattekoed.

Kuigi külmas mullas võib olla vee absoluutne hulk küllaltki suur, on ta füsioloogiliselt kuiv. Sellega on seletatavad paljude sootaimede anatoomilised iseärasused, sest soo mullad on külmad ja sulavad kevadel väga pikkamööda. Nii näit. on paljudel sootaimedel - jõhvikal, sookailul jt. - nahkjad lehed natuke kokkukeerdunud servadega. Nende õhulõhed, mille kaudu toimub vee kaotus, on nagu toru sees, mis takistab transpiratsiooni. Teistel sootaimedel (villpea) on peaaegu naasklitaolised lehed jne.

Mulla madala temperatuuri tähtsust vee omastamisel ei tule liiga üle hinnata. Näiteks külmakindlamatel talikõrsviljadel takistab madal temperatuur tunduvalt vähem vee omastamist. Need taimed arenevad hästi hilissügisel ja varakevadel. Vee küllaldasest omastamisest räägib nende rikkalik gutatsioon.

Uurimised näitavad, et külmades muldades halveneb ka mineraalne toitumine ja mineraalainete ümbertöötlemine juurtes.

Mulla aeratsioon avaldab samuti suurt mõju vee omastamisele juurte kaudu. Juurte poolt sooritatavaks surumistööks,

mineraalsoolade adsorptsiooniks, samuti ka kasvamiseks on neile vajalik hapniku juurdepääs. Seepärast arenevad taimed liiga tihedates muldades, aga ka üleujutatud kohtades halvasti. Siin pole kahjulik niivõrd vee küllus, kuivõrd õhu puudus. On teada, et taimed arenevad hästi ka vesikultuurides, kuid ainult siis, kui lahusest õhku läbi puhutakse või seda tihti vahetatakse. Õhk asetseb mullas mullaosakeste vahel. Seepärast mulla hea aeratsioon saavutatakse mulla harimisega, selle õhutamise ja kohendamisega.

Vee omastamine juurte poolt sõltub mulla niiskusest. Kuid siinjuures pole taimedele kõige kasulikum mulla maksimaalne veesisaldus. Asi seisneb selles, et põhiline mulla vesi asetseb nende samade mullaosakeste vahel, kus õhk. Seepärast vesi ja õhk on mullas antagonistid, seda eriti struktuuritus mullas. Kui mullas on palju vett, siis puudub õhk ja vastupidi. Seepärast liigselt niisked alad vajavad kuivendamist. Vihmavesi, mis sisaldab hapnikku, pole nii halb kui seisev vesi.

Peale selle, et mulla liigne niiskus põhjustab hapniku puuduse, põhjustab ta veel rea kahjulikke järelmõjusid. Tähtsam nendest on hapendusprotsesside vähenemine mullas. Aeroobsete mulla bakterite tegevus lakkab ja ülekaalu võtavad anaeroobsed protsessid, nagu võihappeline käärimine jt. Selle tagajärjel kogunevad mullas CO_2 ja orgaanilised happed, aga ka mitmesugused taandatud produktid (Fe^{++} -soolad). Paljud nendest on taime juurtele erakordselt mürgised.

Ka kõrreliste lamandumine on teatud määral seotud mulla ja õhu liigse niiskusega. See esineb sagedamini vihmastel aastatel. Olulisemaks lamandumise põhjuseks on õige vahekorra kadumine maapealsete osade kaalu ja kõrre tugevuse vahel. Kõrre mitteküllaldane paksenemine ja mehhaaniliste kudede nõrk arenemine sõltub sellest, et liigselt niiske mulla korral võrsuvad taimed väga tugevasti, mille tulemusena hakkavad üksteist varjama. See põhjustab nende ülemäära pikaks venimise ja nõrkade kõrte tekkimise.

Vaatlused näitavad, et mitmesugused mullad, mis on niisutatud ühesuguselt, hoiavad vett kinni erinevalt. Vee hulka,

mida hoitakse mulla poolt selle täielikul küllastumisel, nimetatakse täielikuks veemahtuvuseks. See väljendatakse protsentides absoluutselt kuiva mulla kaalu kohta. Kõige suurem veemahtuvus on savimuldadel, kõige väiksem - liivamuldadel.

Mulla niiskus jaotatakse taimedele kättesaadavaks ja kättesaamatuks veeks. Nimelt on mullas terve rida jõude, mis vee imemisele vastu töötavad. Neid nimetatakse üldiselt vett hoidvateks jõududeks.

Kõigepealt pole meil mullas tegemist puhta veega, vaid lahusega, millel on mingi kontsentratsioon ja järelikult ka oma imemisjõud. Taime juured, nagu üksikud rakudki, omastavad vett ainult siis, kui juure rakkude imev jõud on suurem mulla omast. Õige, ka sel juhul on taimedel eriline reguleeriv mehhanism. Nimelt, mida kõrgem on mullalahuse kontsentratsioon, seda kõrgem on ka lahuse kontsentratsioon taime soontes. Kuid see mehhanism töötab ainult teatud piirides. Seetõttu soolastunud muldadel, kus mullalahuse kontsentratsioon on väga kõrge, ei saa enamik taimi kasvada. Siin kasvavad ainult halofüüdid, mis on võimelised arendama väga kõrget osmootset rõhku. Ka niisugused mullad, mille absoluutne niiskuse hulk on küll suur, kuid nende mullalahuse osmootne potentsiaal on kõrgem kui taimeraku osmootne potentsiaal, on füsioloogiliselt kuivad.

Peale osmootse vastumõju leiame mullas veel adsorbeeriva iseloomuga vastumõju. Muld koosneb peamiselt mitmesugustest kõvadest osadest või kõdunenud orgaanilistest kolloidsetest ainetest. Temas leidub ka anorgaanilisi kolloide. Mulda niisutav vesi on nende mulla põhiosakestega mitmesugusel määral seotud. Osa temast täidab suuremad kapillaarid ja on üsna liikuvas olekus. Seda nimetatakse gravitatsiooniveeks. Alludes raskustungile, vajub ta mullas pärast sademeid allapoole. Peenemates mullakapillaarides hoiavad meniskite pindpinevuste tungid vett kindlamini ja ta ei vaju enam raskustungi mõjul alla. Seda osa mulla veest nimetatakse kapillaarveeks. Jõud, mis kapillaarvett mullas hoiab, on tähtsusetu, ta võrdub atmosfääri murdosaga. Seepärast imevad juured seda vett ilma raskusteta.

Teises olukorras on vesi, mis mulla osakesi vahenditult ümbritseb: seda hoiavad nende pinnal molekulaarse külgetõmbe- e. adsorptsioonijõud. Need jõud küünivad juba väga märgatavate suurusteni ja kasvavad kiiresti, vastavalt sellele, mida õhemaks muutub osakest ümbritsev veekile. See kilevesi on taimedele ainult suurte raskustega kättesaadav. Lõpuks sisaldab õhukuiv muld, peamiselt oma osakeste suurusest sõltuvalt siiski 0,5 (jäme liiv) kuni 14% (raske savi) nn. hügroskoopset vett. See hoitakse mulla osakeste poolt kinni kuni 1000 atm. ulatuva jõuga. See veeliik on taimedele juba täiesti kättesaamatu.

Vees punduvatel kolloididel on samuti üsna suur vett hoidev jõud ja mida rohkem on mullas kolloidseid aineid, seda enam leidub temas nende poolt tugevasti seotud vett. Eriti suur on see imbibitsioonivee hulk turvasmuldades.

Et kindlaks teha, missugune hulk mullas olevat vett jääb taimedele kättesaamatuks, toimitakse järgmiselt: uuritavas mullas kasvatatakse üles mingi taim: kui see on hästi välja arenenud, siis mulda enam ei kasteta ning taim jäetakse varjulisse kohta seni, kuni ta hakkab närbuma. Mulla niiskuse aste, mille juures taim hakkab närbuma, nimetatakse närtsimiskoefitsiendiks. Närbumine näitab, et vee juurdetulek mullast on lakanud ja see vee hulk, mis on taime närtsimise momendiks veel mulda jäänud ja mida võib määrata, ongi taimedele kättesaamatu vee tagavara.

Ameeriklased B r i g g s ja S h a n t z näitasid, et on üsna lihtne suhe kättesaamatu vee hulga ja mulla teiste veeomaduste, näiteks hügroskoopsuse ja maksimaalse veemahtuvuse, samuti ka mulla mehhaanilise koosseisu vahel. Nad andsid mulla veeomaduste kohta leitud andmete põhjal taimede kättesaamatu vee arvutamiseks järgmise empiirilise valemi:

$$\text{kättesaamatu vesi} = \frac{\text{hügrosk. vee \%}}{0{,}68} = \frac{\text{vee \% täiel. küllastum.} - 21}{2{,}9}$$

Närtsimiskoefitsiendi suurus ja mulla surnud veetagavara samuti nagu veemahtuvuski, väljendatakse protsentides mulla absoluutsest kuivkaalust. Mida kergem on muld, seda täieliku-

malt kasutatakse selles olev vesi, kuid see-eest on väiksem täielik veemahtuvus. Seepärast taimede poolt kasutatav vee üldhulk on rasketes muldades suurem, kuigi on ka suurem surnud tagavara.

Korduvad katsed näitasid, et mitmesugused taimed, kasvades ühesugusel mullal, närtsivad ühe ja samasuguse surnud veetagavara juures. Põhjus on selles, et pärast kapillaarse vee äratarvitamist, mis on kõikidele taimedele kergesti kättesaadav, kasvab mulla vett hoidev jõud kiiresti mõnekümne atmosfäärini, mistõttu väikesed erinevused taimede imemisjõus, mis ei ületa harilikult mõnda atmosfääri, ei etenda kuigi olulist osa. Siit järgneb, et taimedele kättesaadavat vee hulka ei määrata niivõrd taime füsioloogiliste omadustega, kuivõrd mulla füüsikaliste omadustega. Hilisemad uurimised näitasid, et teatud osa etendavad siin siiski ka taimede füsioloogilised erinevused.

B r i g g s i ja S h a n t z i andmed on täielikus kooskõlas B o g d a n o v i andmetega, mis ta sai märksa varem, uurides idanevate seemnete suhtumist mulla veesse. Ta avastas, et erisuguste aimede seemned hakkavad mullas idanema siis, kui see sisaldab kahekordse hügroskoopse vee hulga. Bogdanovi poolt esitatud meetod kättesaamatu vee arvutamiseks on sellest ajast peale juurdunud tugevalt agronoomilisse praktikasse. Taimedele kättesaadava vee arvutamisel arvutatakse koguhulgast tavaliselt maha just kahekordne hügroskoopne vesi.

Hiljem selgus, et mida suurem on mulla hügroskoopsus, seda suurem protsent niiskust tarvitatakse suhteliselt ära taimede poolt. Nii näiteks ei vasta mustmullas surnud veetagavara mitte enam kahekordsele, vaid ainult 1,25 kordsele hügroskoopsusele.

6 . TRANSPIRATSIOON JA SELLE FÜSIOLOOGILINE TÄHTSUS

Taime maapealsete osade vee kaotust auramisprotsessis nimetatakse transpiratsiooniks. Transpiratsioon kujutab endast keerulist füsioloogilist protsessi, mis on seotud nii taime anatoomilise ehitusega kui ka terve rea füsioloogiliste protsessidega (fotosüntees, hingamine, kasv jne). Elavate rakkude ja keeruliste kudede osavõtt transpiratsioonist ning seos teiste füsioloogiliste nähtustega teeb transpiratsiooni erinevaks puhtfüüsikalisest auramisest.

Transpiratsioon taime maapealsetest osadest on paratamatu, sest lehti ja varsi, mis vajavad gaaside vahetust, ei saa täielikult isoleerida ümbritsevast õhust. Gaaside vahetus viib spetsiaalsete struktuuride moodustumiseie, mis aga samaaegselt tugevdavad transpiratsiooniprotsessi intensiivsust. CO_2 ja O_2 juurdepääs elavatele kudedele tähendab ühtlasi võimalust vee auramiseks nendelt pindadelt. Seoses sellega, et taimede paremaks toitumiseks CO_2-ga ja võimalikumalt täielikumaks päikese energia sidumiseks on taim sunnitud arendama erakordselt suure lehtede üldpinna, on transpiratsioon väga suur.

Transpiratsiooni füsioloogiline tähtsus seisneb selles, et

1) ta soodustab rea ainete liikumist taimes;
2) alandab lehtede temperatuuri.

Transpiratsioon võimaldab luua vahetpidamatu vee tõusva voolu taimedes, mille olemasolu soodustab mullast taimesse saabuvate mineraalainete liikumist juurtest lehtedesse. Ei ole raske ette kujutada, et transpiratsiooni puudumisel mineraalained tõuseksid difusiooni mõjul lehtedesse väga aeglaselt.

Taime lehed asetsevad nii, et nendel oleks võimalik kasutada päikese energiat, kuid see loob hädaohu lehtede ülekuumenemiseks. Intensiivse transpiratsiooniga lehed aga madaldavad oma temperatuuri, mis võimaldab neil töötada ka pa-

lavama ilmaga. Katsed näitavad, et närtsivatel lehtedel on võrreldes turgestsentsete lehtedega 4-6° kõrgem temperatuur, mis kuuma ilmaga võib osutuda hädaohtlikuks.

Mineraalainete liikumise soodustamiseks ja temperatuuri madaldamiseks pole vajalik nii tugevat transpiratsiooni, nagu see esineb looduses. Järelikult, tunnistades transpiratsiooni füsioloogiliselt vajalikuks, ei saa selle suurust õigustada taime vajadustega.

Looduses esinev väga suur vee kadu transpiratsiooniprotsessis on taimedele peale sunnitud välistingimuste poolt. Katsed ja vaatlused näitavad, et see vee hulk ületab mitmekordselt taime kasvuks vajaliku miinimumi. Samuti on teada, et kõige lopsakamad taimed ei arene mitte kuivas, kus on kõige suurem transpiratsioon, vaid niisketes troopilistes maades. Paljud veetaimed (Elodea jt.) arenevad normaalselt ilma transpireerimiseta. Samuti on igale aednikule teada, et taimede paremaks kasvuks on kasulik kasvuhoonetes hoida õhu niiskus võimalikult kõrgel tasemel. Selleks pritsitakse nii taimi kui ka seinu ja põrandaid.

Ka taime enda ehituses on rida kohastumisi, millised tagavad võimalikult väikese vee auramise. Siia kuulub kõigepealt veele raskesti läbitav kutiikula, vahakiht, kattekarvad jne. Kuid transpiratsiooni ei saa taim täiesti katkestada, sest sellega katkeks ka CO_2 pääs lehtedesse. Seetõttu esineb taime veerežiimi ja süsiniktoitumise vahel sügav vastuolu. See vastuolu jätab olulise pitseri kogu taimede maapealsete osade ehitusele ja on teatud määral selle põhjuseks, et maismaataimed on erakordselt mitmekesised veerežiimi suhtes.

7. TRANSPIRATSIOONI UURIMISE MEETODID JA NÄITAJAD

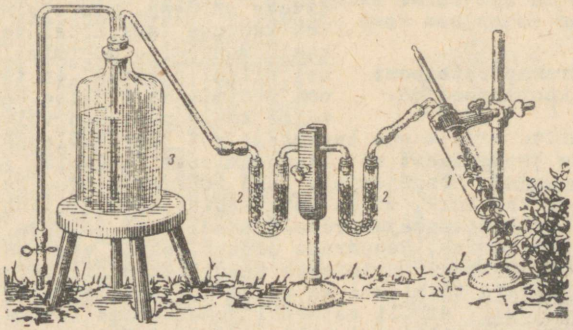
Transpiratsiooni uurimise meetodid on võrdlemisi lihtsad. Neid võib jagada kolme rühma:

1) veehulga mõõtmine, mis taim kaotatu asemele sisse imeb;
2) taime poolt transpireeritud veeauru mõõtmine ja kogumine;

3) transpiratsiooniga taime kaalus kaasnevate muutuste määramine.

1. Transpiratsiooni mõõtmiseks sisseimetud vee hulga järgi kasutatakse mitmesuguseid juba kirjeldatud potomeetreid. Potomeetrite kasutamisel on see paremus, et nad annavad suurema näitlikkuse ja mõõtmine toimub vahetpidamatult. Kuid sisseimetud vee hulk ei ühti kaugeltki alati äraaurunud vee hulgaga.

2. Transpireeritud vee hulga kogumiseks ja mõõtmiseks asetatakse taim mingisse vastuvõtjasse (tavaliselt klaasist, et mitte kõrvaldada valgust, mis etendab transpiratsiooniprotsessis väga tähtsat osa) ja seotakse hügroskoopsete ainete abil erituv veeaur. Kõige lihtsamal juhul kasutatakse vastuvõtjana täiesti kinnist anumat ja taime kõrvale asetatakse teine anum vett siduva kloorkaltsiumiga, fosforanhüdriiniga või väävelhappega. Selle anuma kaalu suurenemine näitab eritatud veeauru hulka. Kuid liikumatus õhus on transpiratsioon tugevasti takistatud, seepärast on otstarbekam taime sisaldavast vastuvõtjast õhku läbi imeda ja siis lasta see õhk läbi kloorkaltsiumiga täidetud torukeste või läbi teiste hügroskoopsete ainetega täidetud absorbeerivate ainete (joon.24).



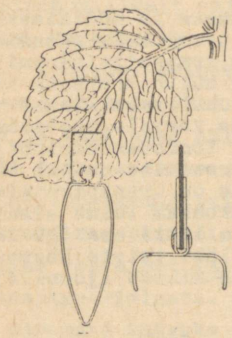
Joon.24. Transpiratsiooni määramine eralduva veeauru kogumisega (seletus tekstis).

Transpireeriv organ pannakse klaasist kambrisse (1), millest aspiraatori (3) abil imetakse õhk läbi. Aspiraatori ja kambri vahele asetatakse neelajad (2), mis on täidetud hügroskoopsete ainetega. Enne katset kaalutakse neelajad. Neelajate kaalu erinevus enne ja pärast katset näitab neelatud vee kaalu. Sellega paralleelselt tehakse kontrollkatse, kus lastakse läbi neelajate sama hulk õhku. Õhust neelatud vee hulk arvestatakse esimesest katsest maha.

Kirjeldatud meetodil on see paremus, et transpiratsiooni suhtes uuritav taime osa jääb ühendusse ülejäänud taimega. See meetod osutub peaaegu ainsaks, mida on võimalik kasutada transpiratsiooni määramiseks taimedel nende loomulikes kasvutingimustes. Selle puuduseks on, et auravad organid sule-

takse vastuvõtjasse, kus transpiratsiooni käik paratamatult mõnevõrra muutub.

Transpiratsiooni uurimise kvantitatiivsetele meetodile lähedane on nn. koobaltmeetod (joon.25). Siin arvestatakse kloorkoobalti lahusega immutatud filterpaberi värvimuutuse intensiivsust. Kuivalt on see paber sinine, niiskelt - roosa. Kui panna kuiv paber lehe pinnale ja klaasiga vastu lehte suruda, võib paberi roosastumise kiiruse järgi otsustada lehe pinna veeeritumise kiiruse üle. Selle lihtsa võtte abil on kerge näidata näiteks märgatavat vahet lehe pealmise ja alumise külje transpiratsioonis neil juhtudel, kui õhulõhed on peaaegu või täiesti koondunud ühele küljele. Koobaltmeetodil on kvalitatiivne iseloom, kuigi on korduvalt tehtud katseid tõsta teda kvantitatiivsele tasemele, lugedes stopperiga sinise paberi roosastumise kiirust.



Joon.25. Transpiratsiooni määramise koobaltmeetod.

3. Transpiratsiooni uurimise kõige usaldusväärsemateks meetoditeks on need, mis põhinevad vee kaotuse tagajärjel tekkiva kaalu muutumise mõõtmisel. Esimesel pilgul paistab, et teeme siin oma mõõtmistes olulise vea, sest taime kaalu muutused võivad olla tingitud mitte ainult vee kaotusest või juurdetulekust, vaid ka kuivaine kaotamisest või lisandumisest hingamis- ja fotosünteesiprotsessi tagajärjel. Kuid rohkearvulised katsed näitavad, et vee hulk, mille taim kaotas kindla ajaühiku jooksul, ületab mitmesajakordselt samal ajal toimuva kuivaine hulga suurenemise. Seepärast osutub tekkiv viga väikeseks.

Transpiratsiooni uurimiseks kasutatakse nii terveid, mullas juurduvaid taimi kui ka nende küljest lõigatud oksi ja üksikuid lehti. Ainult esimesel juhul õpime tundma täiesti muutumatut transpiratsiooniprotsessi. Kuid siin peame koos taimega kaaluma ka mulda, milles taim kasvab. See tekitab rea tehnilisi raskusi: taimi tuleb kasvatada erilistes nõudes, mis ei lase läbi veeauru (nõud kaantega, millest taime vars läbi läheb, joon. 26). Nõu võib katseajaks katta kinni ka kummist või metallist kaanega, et takistada aurumist mulla pinnalt. Täpsemateks katseteks tuleb kasutada erilisi transpiratsioonikaalusid (joon. 28).

Äralõigatud okste ja lehtede kasutamine võimaldab ära jätta meetodi täpsusele kahjuliku kaalude koormamise raske mullaga. Ka pole taimi vaja kasvatada eri nõudes. Seepärast on see uurimisviis laialt levinud. Tavaliselt pannakse lõigatud oks vartpidi vette, et kaotatav vesi lakkamatult asenduks. Sealjuures on muidugi vaja hoolitseda, et ei toimuks vee aurumist otse nõust. Selleks tuleks oks asetada tihedalt korgi sisse, millega nõu on suletud. Atmosfääriga ühenduse

hoidmiseks on läbi sama korgi pandud kapillaar (joon.27).Pi-

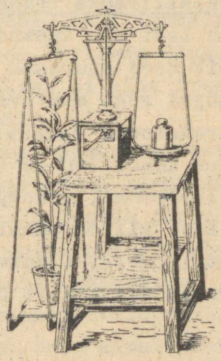


Joon.26. Tiheda kaanega vegetatsiooninõu taime poolt transpireeritava vee määramiseks.



Joon.27. Äralõigatud oksa poolt transpireeritava vee arvestamise meetod.

kemat aega nõudvad katsed äralõigatud taimedega ei anna siiski päris usaldusväärseid tulemusi, sest seejuures muutuvad vee sissetungimise tingimused. Ka päikese käes lõigatud taimeosad närtsivad kiiresti.Teiselt poolt äralõigatud ja vette asetatud taime oksad kaotavad vett sageli rohkem kui taime küljes olevad. Usaldusväärsemate andmete saamiseks tuleb taimi kaaluda kohe pärast lõikamist ja hiljem korrata kaalumist võimalikult lühikeste (1-2 min.) ajavahemike järel. Lõikamist tuleb seejuures teostada sulatatud parafiini all, et vältida õhu sattumist soontesse ja lõikepinna kuivamist.



Joon.28. Transpiratsiooni-kaalud.

Taime lehtede transpiratsiooni määramiseks on väga mugavad torsioonkaalud. Kui kaalumised teha kohe pärast lõikamist, siis on võimalik jälgida lehtede transpiratsiooni selles seisukorras, milles nad asuvad taimedel.

Kogu taime transpiratsiooni määramiseks võib kasutada ka taime väljavõtmist katselappidelt koos juurtega. Taim tuleb kaaluda kohe ja teatava ekspositsiooni järele uuesti.

Et võrrelda omavahel mitmesuguseid transpiratsiooni määramise tulemusi, on vaja neid mõõta mingi suurusega. Kõige sagedamini arvutatakse terve taime poolt kulutatud vee hulk

lehe pinnaühikule ümber. Saadud suurust nimetatakse transpiratsiooni intensiivsuseks, ja väljendatakse grammides m^2 või dm^2 kohta tunnis. Pindade asemel, mida ebakorrapärastel, tugevasti jagunenud lehtedel on raske mõõta, võetakse tihti kas värskete või kuivanud lehtede kaal. Võrreldes vee kaotust ajaühikus taimes sisalduva kogu vee hulgaga, saadakse veetagavara kulutamise kiirus, mis väljendatakse protsentides. Lõpuks, võrreldes pikema aja, näiteks mitme nädala või isegi terve vegetatsiooniperioodi jooksul taime poolt kulutatud vee hulka sama aja jooksul kogutud kuivainega, saadakse transpiratsiooni produktiivsus, mis väljendatakse grammides kilogrammi kulutatud vee kohta. Ümberpöördud suurus - ühe grammi kuivaine kogumiseks kulutatud vee grammide arv - kannab nimetust transpiratsioonikoefitsient.

Väga näitlik pilt saadakse transpiratsiooni suurusest, kui võrrelda vee äraandmise kiirust lehe pinnaühikult aurumise kiirusega lahtiselt veepinnalt. Saadud suurust nimetatakse relatiivseks transpiratsiooniks. See näitab, kui palju takistab leht vee äraandmist võrreldes "vaba "aurumisega.

Kõik need suurused on eri taimede puhul ja välistingimuste mõjul väga muutuvad. Nii kõigub suuremal osal taimedel transpiratsiooni intensiivsus päeval 15 ja 220 g vahel 1 m^2 lehepinna kohta tunnis (öösi 1-20 g). Vee kulutamise kiirus kõigub 10-80%-ni, transpiratsiooni produktiivsus 1-8 (parajalt niiske kliima puhul enamasti 3) ja transpiratsioonikoefitsient 1000-125 (enamasti 300 ümber). Relatiivne transpiratsioon on tavaliselt 0,1-0,5 ümber, tõustes vahel peaaegu 1-ni.

8. TRANSPIRATSIOONI SÕLTUVUS VÄLISTINGIMUSTEST JA SELLE ÖÖPÄEVANE KÄIK

Põhiliselt on transpiratsioon füüsikaline aurumisprotsess ja allub D a l t o n i põhivalemile:

$$V = K(F-f)\frac{760}{P} \cdot S,$$

kus K on difusiooni või aurumise koefitsient, F - küllastatud

auru rõhumine aurava pinna temperatuuri juures, f - katsemomendil olev auru rõhk, P - õhurõhumine elavhõbeda samba mmtes ja S - aurava pindala suurus. Sellest valemist järgneb,et transpiratsioon on võrdeline õhu veega küllastamatusega (mitte relatiivse niiskusega). Edasi näitab valem, et transpiratsioon tõuseb kiiresti koos temperatuuri tõusuga, sest et F seejuures väga ruttu suureneb.

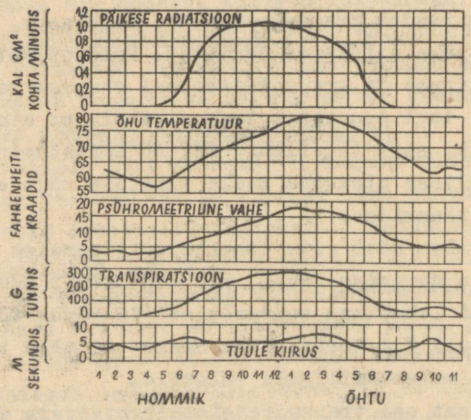
Daltoni valem on maksev ainult täiesti liikumatu õhu puhul. Tuul suurendab transpiratsiooni tugevasti, viies auravalt pinnalt ära niiskemad õhukihid. Kuid otsest paralleelismi tuule kiiruse ja transpiratsiooni suuruse vahel pole märgata. Tugev tuul suurendab transpiratsiooni ainult natuke rohkem kui nõrk, sest tegelikult toimub aurustumine, s.o.vee üleminek gaasilisse olekusse tuule vahetuse mõju eest kaitstud intertsellulaarides.

Daltoni valem näeb ette otseproportsionaalse sõltuvuse aurava pinna ja auramise vahel, mis tegelikult puudub. Nii näiteks kartuli lehepinna suurenemisel 10 korda tõuseb transpiratsioon ainult 2,4 korda. Nagu näeme, ei allu transpiratsioon otseselt matemaatilisele valemile.

Väga tähtsat osa transpiratsiooniprotsessis etendab valgus. Valguse käes tõuseb lehe temperatuur märgatavalt.See viib kiiresti F-f vahe suurenemisele ja tõstab järsult ka transpiratsiooni. Kuid suurenenud transpiratsioon alandab uuesti lehe temperatuuri. Seetõttu lehe temperatuur tõuseb vähe, kuid see-eest suureneb lehe transpiratsioon väga tugevasti. Fotosünteesiprotsessis kasutab taim ainult 1-5% lehe poolt neelatavast valgusest. Üle 80% sellest kulub vee transpireerimiseks. Isegi hajutatud valgus tõstab transpiratsiooni 30-40% võrra. Sellega seoses on ka päevase ja öise transpiratsiooni vahel suur erinevus. Öösi on transpiratsioon 10-12 korda väiksem kui päeval.

Peale otsese soojuse toime suurendab valgus transpiratsiooni veel kaudselt: ta aitab kaasa õhulõhede avanemisele ja suurendab peale selle transpireerivate rakkude protoplasma läbilaskvust. Nii üks kui ka teine suurendab transpiratsiooni.

Välistegurite mõju määrab transpiratsiooni üldise ööpäevase käigu. Nõrk transpiratsioon varastel hommikutundidel suureneb kiiresti koos päikese tõusuga horisondi kohale sel määral, kuidas tõuseb õhu veega küllastamatus. Ta saavutab maksimumi varsti peale keskpäeva ja langeb siis kiiresti päikese loojanguks. Kui meie joonestame kõveratena välja päikese radiatsiooni, õhu temperatuuri ja veega küllastamatuse käigu ning transpiratsiooni käigu, siis näeme, et kõik need



Joon. 29. Transpiratsiooni ja seda määravate tähtsamate tegurite ööpäevased kõverad (Briggsi ja Schantzi järgi).

kõverad peaaegu ühtivad. Päikese radiatsiooni maksimum saabub kõige enne, temale järgneb transpiratsiooni maksimum ja veidi hiljem tuleb õhu küllastusvajaku maksimum (joon.29). See osutab sellele, et peategurike, mis määrab transpiratsiooni intensiivsuse, on päikese valgus. Muutlikel ilmadel kõigub transpiratsioon tugevasti, vastavalt soojuse ja valguse muutumisele.

Peale selle võib vaadata transpiratsiooni teatud autonoomset rütmi. On võimalik, et selle põhjuseks on assimilaatide kogunemine lehtedes, mille tulemusena saabub transpiratsiooni ajutine depressioon.

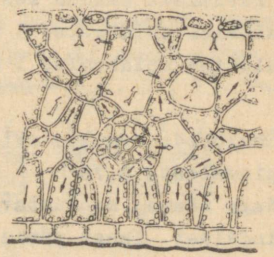
Huvitav on lisada, et mõnedel juhtudel toimub öötundidel

vee neeldumine lehtede poolt. See on seotud sellega, et lehel on võime neelata niiskest õhust vett.

9. LEHE KUI TRANSPIRATSIOONIORGANI EHITUS

Transpiratsiooni suurust määravad mitte ainult klimaatilised tegurid. Teda mõjustavad tugevasti niihästi lehe ehitus kui ka tema rakkude ja kudede seisund. Kõik need tegurid muudavad vee äraandmise protsessi taimedel küllaltki keeruliseks.

Tegelikult toimub aurustumine, s.o. vee üleminek vedelast olekust gaasilisse raku vaheruumides, parenhüümrakkude pinnalt (joon.30). Lehe intertsellulaarid kujutavad endast erilist õhustatud süsteemi, mille välisavadeks on õhulõhed. Ülejäänud osas on leht kaetud epidermiserakkude kihiga, mille välisseinad on kaetud vett ja veeauru vähe läbilaskva kutiikula kihiga. Muide, kutiikula pole siiski vee suhtes täiesti läbilaskmatu ega hoia transpiratsiooni päris ära. Kui näiteks võtta selliste taimede lehed, milledel pole lehe ülemisel poolel üldse õhulõhesid (niisugused on paljude puuliikide lehed) ja määrida nende alumine pool vett läbilaskmatu vaseliiniga, siis toimub transpiratsioon ikkagi edasi, kuigi väga nõrgalt. See vee kaotus kutiikula kaudu kannab kutikulaarse transpiratsiooni nime, vastandina stomataarsele, mis seisneb veeauru väljumises õhulõhede kaudu. Täiskasvanud lehtedel on kutikulaarne transpiratsioon 10–20 korda nõrgem stomataarsest. Noortel, mitte veel väljaarenenud kutiikulaga lehtedel, samuti ka varjus ja niiskes atmosfääris kasvanud taimedel langeb kutikulaarsele transpiratsioonile kuni pool taime üldisest vee kaotusest.



Joon.30. Vee teekond lehes.

Stomataarne transpiratsioon koosneb kahest faasist: vee aurumisest lehe intertsellulaaridesse mesofülli rakkude pinnalt ja tekkinud veeauru difundeerumisest läbi õhulõhede. In-

tertsellulaaride üldpind lehes on suur. T e r e l l i hoolikate mõõtmiste ja arvutuste järgi on lehe sisemine üldpindala, s.o. intertsellulaaridega piirnevate rakuseinte pindala summa õhukeste lehtedega varjutaimedel välisest pindalast 7-10 korda, mesofüütidel 12-19 korda ja kseromorfset tüüpi, võrdlemisi paksu lehtedega taimedel 17-30 korda suurem. Seepärast on rakus oleva vee aurustumise tingimused intertsellulaaridesse soodsad. Viimases olev õhk on veega peaaegu küllastatud. Niiviisi on transpiratsiooni kõige tähtsamaks faasiks just veeauru väljumine õhulõhede kaudu.

Et saada ettekujutust õhulõhede suurusest ja hulgast toome K i e s s e l b a c h i poolt üheteistkümne maisisordi uurimisel saadud keskmised arvud:

Alumise epidermise 1 cm^2-l olevate õhulõhede arv 7684
Ülemise epidermise 1 cm^2-l olevate õhulõhede arv 9300

mõlemal pinnal kokku 16984

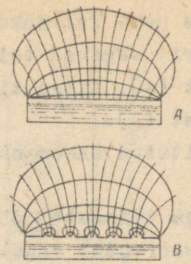
Õhulõhede avauste all olev pindala (%-des lehe kogupindalast) 0,76.

Nagu näeme, moodustavad õhulõhed väga väikese osa lehe kogupindalast. Isegi päris avatuna ei ületa nende avauste pindala 1% lehe kogupindalast. Seepärast võiks arvata, et CO_2 difundeerumine lehesse on tugevasti takistatud, pidades silmas, et ta peab läbima nii väikesed avaused.

Kuid difundeerumise kiirus läbi õhulõhede osutub märksa suuremaks, kui võiks järeldada õhulõhede ja lehe kogupindala suhetest. Iga õhulõhe avaust võib võrrelda väga väikese vett aurava anumaga. Auramine väikeste pindalade puhul on aga võrdeline nende diameetriga, mitte aga pindalaga. Seepärast lasevad mitu väikest avaust mingis vaheseinas veeauru kiiremini läbi kui üks nendega pindvõrdne suur avaus. On ainult tarvis, et need väikesed avaused ei oleks paigutatud liiga lähestikku. See esimesel pilgul paradoksaalne nähtus seletub sellega, et avause äärtel toimub difusioon kiiremini kui keskel, sest siin difundeeruvad osakesed mõjutavad teineteist vähem ja saavad kiiremini ruumis hajuda (joon. 31 A). Seepärast, mida suurem on avause ümbermõõdu suhe avause pindalas-

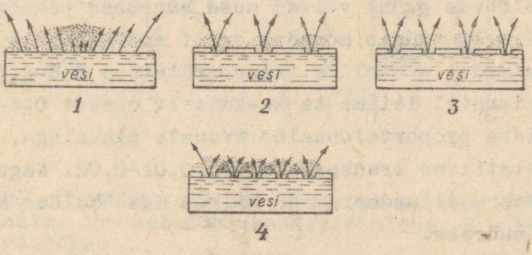
se (ja see on seda suurem, mida väiksem on diameeter), seda kiiremini toimub difusioon.

Kui aga avauste arv vaheseinas, mis eraldab niisket õhku ümbritsevast atmosfäärist, kogu aeg kasvab, siis jääb difusiooni edaspidine kasvamine ikka aeglasemaks. Selle põhjuseks on asjaolu, et avaustest laialiminevad difusioonivoolud põrkavad üksteisega kokku ja aeglustavad sellega difundeeruvate osakeste levimist (joon.31 B).



Joon.31. Veeauru difundeerimise skeem lahtisest anumast (A) ja läbi peeneaugulise kile (B).

Näitena vaatleme vee auramist Petri tassist. Tassi keskosas moodustuv veeaur küllastab tugevasti ruumi pinna keskosas ja tunduvalt vähem tassi äärtel (joon. 32, 1). Tassi



Joon.32. Veeauru difundeerumine Petri tassist.

äärtelt difundeeruvad vee osakesed vähema takistusega ümbritsevasse ruumi, kuna aga tsentraalses osas veeaurumolekulid segavad teineteist aurumisel.

Kui me katame vaba vee aurava pinna väikeste avakestega plaadi abil, siis difundeerub vesi läbi väikeste avakeste kiiresti ja valgub külgedele, segamata teineteist (2). Tänu sellele läbi iga ava pinnaühiku tungib rohkesti veemolekule, kuid summaarne aurumine on väiksem kui vabalt pinnalt. On olemas optimaalne avade tihedus, kus veeaurumolekulid ei sega teineteist (3). Sel puhul on aurumine kogu tassi pinnalt

lähedane aurumisele Petri tassi äärtelt. Ka liiga palju avasid pole hea. Sel juhul veeaurumolekulid, mis tungivad läbi ühe poori, segavad teistest pooridest väljuvate molekulide hajumist (4). Liiga tihedate avade puhul on aurumine väiksem eelmisest (3).

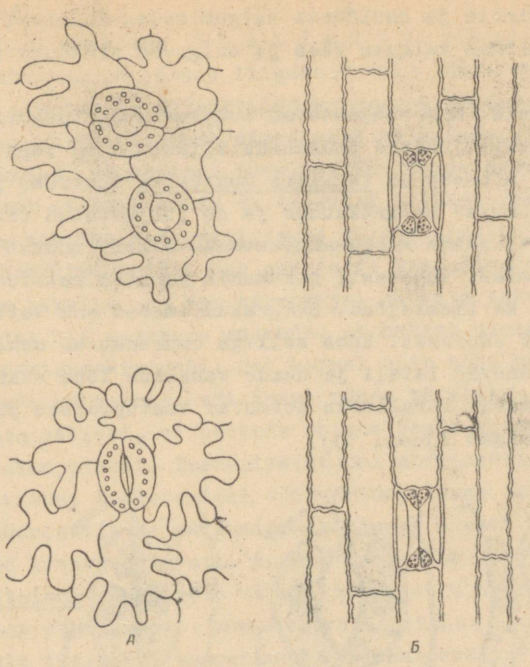
Esitatud skeem on kehtiv ka iga teise gaasi kohta (O_2, CO_2).

Väga väikeste õhulõhede ülisuur arv (keskm. 50-500 mm^2 kohta) suurendab väga veeauru difusiooni lehe intertsellulaaridest. Kuigi õhulõhede avauste kogupindala moodustab ainult 1% tervest lehepinnast, võib difusioon õhulõhede kaudu toimuda peaaegu niisama kiiresti nagu siis, kui veele läbipääsmatut kutiikulakorda poleks olemaski ja lehe siseõõned oleksid ümbritseva õhu juurdepääsuks täiesti avatud. Ja tõesti, transpiratsiooni võrdlevad määramised lehepinnalt ja aurumise mõõtmised vabalt veepinnalt näitasid, et täiesti avatud õhulõhede puhul võivad need suurused peaaegu kokku langeda. Nimelt küünib mõnedel eriti energiliselt transpireerivatel taimedel suhteline transpiratsioon 0,8-0,9-ni. Soodsatel tingimustel leiame ta keskmiselt olevat 0,4-0,5. Kui aga see oleks proportsionaalne avauste pindalaga, siis ei ületaks relatiivne transpiratsioon 0,01-0,02. Nagu näeme, osutub veeauru difundeerumise kiirus iga õhulõhe kaudu üksikult väga suureks.

10. TAIME ÕHULÕHE APARAAT, TA LIIGUTUSED JA UURIMISMEETODID. TRANSPIRATSIOONI REGULEERIMINE ÕHULÕHEDE KAUDU

Transpiratsiooni reguleerimine toimub õhulõhede läbimõõdu reguleerimise abil (joon.33). Õhulõhe on piiratud kahe sirbitaolise sulgrakuga, mille sisemised lõhepoolsed seina on teineteisest märgatavalt paksemad. Sulgrakkude väliste ja sisemiste seinte ebaühtlane paksus on põhjuseks, et vee sisseimemisel venivad rakkude välised seinad märksa rohkem kui sisemised; rakkude kõverus suureneb ja lõhe avaneb. Rakkude ruumala vähenemisel sirguvad nende seinad ja lõhe sulgub.

Mõnevõrra teistsugune on kõrreliste õhulõhede ehitus.



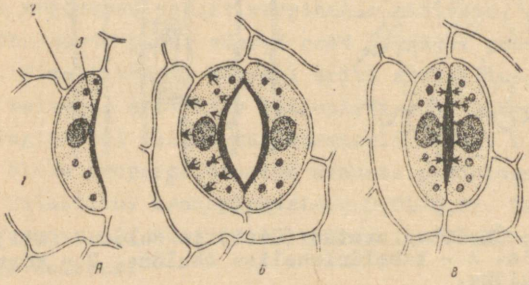
Joon.33. Õhulõhed avatud (ülal) ja suletud (all) seisundis. A - kaheidulehelise õhulõhe, B - kõrrelise õhulõhe.

Siin on sulgrakud täiesti õiged ja asetsevad üksteise suhtes paralleelselt. Iga raku keskmisel osal on paksud seinad, kuna nende pallikestetaolised otsad on tursunud ja peenikeseseinalised. Turgori suurenemisel sulgrakkude lõpu paksendid suurenevad ja keskmised paksuseinalised osad lähevad teineteisest kaugemale. Turgori langemisel liginevad nad jälle ja pilu sulgub. Seega, vaatamata kõrreliste õhulõhede erinevale ehitusele, tingitakse nende liikumine sellesama osmootse mehhanismi abil, nagu teistelgi sulgrakkudel.

Peateguriks, mis kutsuvad esile õhulõhede sulgrakkude liikumise, on lehe veesisaldus ja valgus. Niiskuse külluse puhul lehes on sulgrakud täidetud veega, nende kestad on pin-

gul ja õhulõhed avatud. Vastupidi, niiskuse puudus viib turgori vähenemisele ja õhulõhede sulgumisele. Enamikel taimedel avanevad õhulõhed valguse käes ja sulguvad pimeduse saabumisel.

Protsessid, mis põhjustavad sulgrakkudes turgori muutusi ja sel viisil juhivad õhulõhede liigutusi on väga omapärased. Nende aluseks on <u>tärklise muutumine</u> suhkruks ja <u>vastupidi</u>, mis toimuvad sulgrakkudes ja on põhjustatud fermentatiivsete protsesside käigu muutustest. Nimelt muutub tärklise suhkrustumisel tugevasti rakumahla kontsentratsioon ja koos sellega ka imemisjõud. Sulgrakud imevad end vett täis ja nende maht suureneb. Koos sellega suureneb ka nende kõverus, rakud lähevad laiali ja nende vaheline lõhe avaneb. Suhkru muutumisel tärkliseks toimuvad vastupidised protsessid ja õhulõhe sulgub (joon. 33).



Joon.34. Õhulõhede liikumise skeem. A - sulgrakk sisemise lõhepoolse paksema seinaga, B - sulgrakk turgeetsentses seisundis (õhulõhed avatud), C - sulgrakk selle ruumala vähenemisel (õhulõhed suletud). 1 - epidermise rakud, 2 - sulgraku väline õhuke sein ja 3 - sisemine paksenenud sein.

Huvitav on märkida, et tärklise muutumisel sulgrakkudes avaldub välistegurite mõju teisiti kui tärklise muutumisel lehe ülejäänud rakkudes. Nimelt tekib mesofülli rakkudes valguse käes tärklis, mis lahustub pärast pimeduses; veepuudus lehes kutsub esile mesofülli kogunenud tärklise suhkrustumise. Sulgrakkudes toimub aga vastupidi: valguse käes tärklis kaob ja ilmub uuesti pimeduses. Veepuudus kutsub siin esile suhkru muutumise tärkliseks ja õhulõhed sulguvad; küllaldase

veehulga puhul koguneb aga rakumahlasse suhkrut ja õhulõhed on avatud.

Rootsi õpetlase S t å l f e l t i põhjalike uurimiste järgi määravad õhulõhede liigutusi kolm põhilist reaktsiooni. Esimest nimetab ta fotoaktiivseks avanemisreaktsiooniks. Selle kutsub välja üleminek pimedusest valgusesse ja ta põhjustab õhulõhede avanemise. Tavaline õhulõhede avanemine hommikul pärast päikese tõusu on tingitud sellest reaktsioonist. Teist ta nimetab hüdroaktiivseks sulgumisreaktsiooniks. See toimub hommikutundidel üha suureneva transpiratsiooni mõjul lehtedes tekkiva vee kao tagajärjel ja võib lehe vee kaotuse tagajärjel nii tugevaks muutuda, et hakkab ületama fotoaktiivset avanemisreaktsiooni. Sel korral võib näha päeval õhulõhede avauste vähenemist või isegi nende täielikku sulgumist, hoolimata sellest, et päevane valgus peaks soodustama õhulõhede avatud olekut. Transpiratsiooni nõrgenemisel õhtupoole või pilvituse suurenemisel võib fotoaktiivne avanemisreaktsioon hüdroaktiivse sulgumisreaktsiooni uuesti ületada ja õhulõhed avanevad uuesti. Kolmas reaktsioon on hüdropassiivne reaktsioon. Seda võib näha lehtede väga suure veega küllastumise puhul, näit. kaua kestvate vihmade ajal. Seejuures ruumalalt tugevasti suurenenud epidermiserakud suruvad sulgrakud kokku ja õhulõhede avaus sulgub "passiivselt", s.o. ilma sulgrakkude aktiivse osavõtuta.

Mõnede ekstreemsete mõjustuste puhul, näiteks temperatuuri tõusmisel üle 40°, samuti ka ühevalentsete katioonide (Na, K) ülekülluse mõjul on õhulõhede mehhanism tugevasti häiritud, tärklise lagunemise protsess suureneb liialt, kuna vastupidine, s.o. liigse suhkru tärkliseks muutumise protsess on täiesti alla surutud. Seetõttu muutub osmootne rõhk sulgrakkudes väga suureks, nad küllastuvad veega üle, õhulõhed lähevad ebanormaalselt laiali ja kaotavad sulgumisvõime. Õhu suure kuivuse puhul võib leht seetõttu ära kuivada.

Õhulõhede seisundit saab lehel jälgida mitut moodi. Kõige lihtsam on neid vahenditult jälgida mikroskoobis. Õhulõhede väiksuse ja lehe läbipaistmatuse tõttu on see võimalik ainult vähestel taimedel. Seepärast kasutatakse rohkem L l o y-

d i meetodit: rebitakse lehelt kiiresti tükike epidermist ja pannakse see absoluutsesse alkoholi. Alkoholi mõjul veetustatakse kiiresti tselluloosist rakuseinad ja nad osutuvad fikseeritukс samas seisundis, milles nad olid ärarebimise hetkel. Niisugust fikseeritud preparaati võib kaua aega alles hoida ja uurida mikroskoobiga siis, kui see vaatlejale sobib.

Et epidermise rebimine võib siiski põhjustada õhulõhede seisu muutusi, võib pintsliga kanda lehe pinnale õhukese kolloodiumi- või tselloidiinilahuse kihi,mis peaaegu momentaalselt kuivab.Seda võib pintsetiga kergesti ära võtta.Saadakse õhuke kile,millel asuvad kõik lehepinna ehituse detailid,kus on hästi näha ka õhulõhed, milliste läbimõõtu võib mikroskoobi abil määrata.

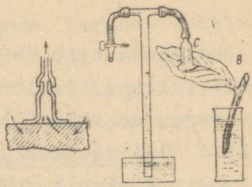
Lihtsa infiltratsioonimeetodi esitas M o l i s c h. Õhulõhede seisundi määramine infiltratsioonil põhineb sellel, et vedelikud, mis on erineva viskoossusega, tungivad erinevalt läbi väikeste avade. Vähem viskoosne vedelik tungib läbi avade paremini. Infiltreeritavate vedelikena kasutatakse harilikult ksülooli, bensooli ja alkoholi. Suletud õhulõhede korral ei tungi mitte ükski nendest lahustest läbi. Sel korral lehe pinnale kantud lahused auruvad, jälge jätmata. Õhulõhede väikese pilu puhul tungib nendest läbi ksülool, suuremate puhul bensool ja avatud õhulõhede puhul alkohol. Vedelike tungimisel intertsellulaaridesse muutub leht sellel kohal läbipaistvaks (joon. 35).

Francis D a r w i n konstrueeris õhulõhede avanemismäära uurimiseks erilise aparaadi, mille ta nimetas poromeetriks (joon. 36). See koosneb kahest osast: väikesest 0,5-1 cm läbimõõduga kuplist ja T-kujulisest torust. Kupli lihvitud äär kleebitakse lehe pinnale ja ühendatakse kummitoru abil T-toru ühe horisontaalse haruga. Teise horisontaalse haru külge pannakse näpitsaga varustatud kummitoru, vertikaalne haru aga asetatakse alumise otsaga veenõusse. Edasi imetakse kummitoru läbi õhku välja ning siis suletakse kummitoru näpitsaga. Imemisega tekitatakse torus ja kuplis õhu hõrenemine ja koos sellega vee tõus vertikaalses harus. Kui õhulõhed on avatud, tungib õhk nende kaudu kuplisse ja vesi hakkab torus

langema. Vee langemise kiirus iseloomustab õhulõhede avane-



Joon. 35. Läbipaistev riba, tekkinud infiltratsiooni tõttu bensooliga sellel leheosal, mis oli valgustatud ja millel selle tõttu õhulõhed olid avatud.



Joon.36. Francis Darwini poromeeter. S - lehepinnale (B) kinnitatud klaaskuplike; Q - kummitoru sulguriga.

mismäära. Kui õhulõhed on suletud, ei lange vee pind torus mitme tunni jooksul.

Kasutades üht või teist kirjeldatud meetodit, on võimalik jälgida sulgrakkude liigutuste öö-päevast käiku. Selge, kuid mitte väga kuiva ja kuuma ilmaga on nende liigutuste käik üsna korrapärane: enamikul taimedel avanevad õhulõhed koidu ajal ja saavutavad oma avanemise maksimumi hommikutundidel. Keskpäeval hakkavad õhulõhed veidi kitsenema ja sulguvad enamasti veidi enne päikese loojangut. Pilves ilmaga on õhulõhed vähem avatud kui selge ilmaga. Väga kuiva ilmaga hakkavad hommikul avanenud lõhed suure vee kaotuse tõttu varsti sulguma ja on keskpäevaks, vahel isegi kella kümneks päris kinni. Kõige suurema kuumuse ja kuivaga on õhulõhed terve päev suletud ja avanevad ainult vara hommikul väga lühikeseks ajaks.

Eri taimedel toimivad õhulõhed erinevalt. Näiteks kartulil, kapsal, söödapeedil jt. valitseb õhulõhede avatud seisund. Küllaldasel veega varustamisel ei sule nad lõhesid ei päeval ega öösel. Teistel, näiteks kõrsviljadel on õhulõhed öösiti alati suletud. Peale selle algab neil õhtune õhulõhede sulgu-

mine väga vara ja nihkub juba kõige vähemalgi veepuudusel ennelõunastele tundidele. Kuid enamikul taimedel on vahepealne seisund. Taimedel, milledel õhulõhed on lehe mõlemal poolel, sulgevad ülemise poole õhulõhed hiljem ja lühemaks ajaks.

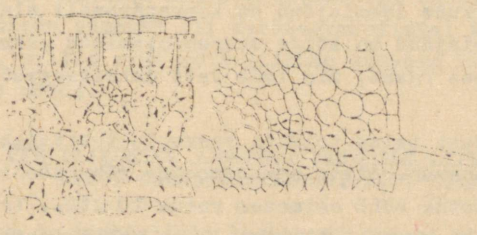
Õhulõhede reguleeriv mõju transpiratsiooniprotsessile seisneb selles, et kinniste õhulõhede puhul lakkab veeauru difundeerumine välisõhku. Õhk saavutab intertsellulaarides täieliku küllastumise ja vee muutumine auruks jääb seisma. Edasi toimub ainult kutikulaarne transpiratsioon, mis on mitmekordselt nõrgem stomataarsest.

Tuleb märkida, et õhulõhede kitsenemine 50% ja isegi 75% võrra maksimaalsest laiusest ei avalda transpiratsioonile suurt mõju. Alles lõhede suuremal kitsenemisel hakkab ilmnema vee äraandmise vähenemine. Õhulõhede sulgumine keskpäeval, mis vähendab transpiratsiooni, avaldab kahjulikku mõju taimede fotosünteesile, sest samade õhulõhede kaudu difundeerub lehte ka CO_2.

Teine transpiratsiooni reguleerimise viis seisneb lehe sisemuses toimuva vee auramise takistamises rakkude pinnalt intertsellulaaridesse. Veepuudusel on intertsellulaare piiravate rakkude kestad veega vähem küllastatud ja annavad seda seepärast ka raskemini ära. Tänu niisugusele mehhanismile on tekkiv veepuudus juba isenesest transpiratsiooni vähenemise põhjuseks, sõltumata sellest, kas õhulõhede avaused sealjuures kitsenevad või ei. Seda võib vaadelda kui kõige tähtsamat mitte õhulõhede kaudu toimuvat transpiratsiooni regulaatorit.

11. VEEVOOLU ÜLDINE ISELOOM TAIMES. VEE OSMOOTNE LIIKUMINE ÜHEST RAKUST TEISE

Tee, mida mööda vesi taimes liigub, jaguneb kaheks ehituselt ja pikkuselt ebavõrdseks, samuti füsioloogiliselt väga erinevaks osaks. Suur osa sellest teest langeb taime juhtiva süsteemi arvele, mis koosneb, nagu anatoomiast teada, surnud seest tühjadest rakkudest - trahheiididest ja soontest. Need kujutavad endast nagu veevärgi torusid. Rohttaimedel on see osa veeliikumise teest mõni sentimeeter või mõnikümmend sentimeetrit pikk, puudel - mõni meeter või isegi mõnikümmend meetrit. Teine osa veeliikumise teest koosneb elusatest rakkudest ja selle pikkus on ainult mõni millimeeter või isegi millimeetri osa. Seda on kaks väikest piirkonda: üks juure sees, tema juurekarvakestega välispinnal kuni sisesilindris asetsevate soonteni, teine - lehes, roodudes olevatest soontest kuni vett aurava mesofülli intertsellulaarideni (joon. 37). Juurekarvake annab vett edasi juure pa-



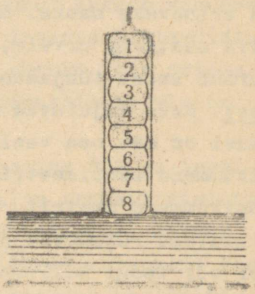
Joon.37. Vee voolamise tee alg- ja lõpposad taimes.

renhüümrakkude reale, kust vesi läheb läbi endodermise ja peritsükli ning satub keskselindri soontesse, tõuseb neid mööda kuni leheni ja, minnes jälle läbi reast parenhüümrakkudest, aurab raku vaheruumidesse.

Kuid mõnemillimeetriline veeliikumine mööda elusaid rakke on seotud suuremate raskustega, kui meetripikkused liikumised mööda juhtkudesid. Vee liikumise erinev kiirus soontes ja parenhüümrakkudes on tingitud täiesti erisugusest vee lii-

kumise mehhanismist kummaski. Sooni mööda voolab vesi nagu õõnsates torudes, alludes üldistele hüdrodünaamika seadustele. Parenhüümrakkudes liigub vesi osmootsel teel ja sel liikumisel on märgatavad takistused ees.

Kujutleme vertikaalset rakkude rida, millised alguses on kõik veega küllastatud ja alumine nendest on vees (joon.38). Sel juhul ei esine vee liikumist. Alaku nüüd aurumine ja ülemine rakk kaotagu osa oma veest; tema ruumala väheneb, turgor alaneb ja selle tulemusena tekib imemisjõud. Nüüd hakkab ta vett ära võtma alumistelt rakkudelt. Vee äravõtmine tekitab ka siin imemisjõu. Teine rakk hakkab vett imema allolevast kolmandast jne. seni, kuni imemine jõuab kõige alumise rakuni, mis hakkab siis vett ära võtma väliskeskkonnast.



Joon.38. Vee liikumise skeem parenhüümis.

Seega rakkude imemisjõud on korrapäraselt alanevas järjekorras. Imemisjõud on kõige suurem ülemises rakus ja kõige väiksem alumises rakus, mis imeb vett ümbritsevast keskkonnast.

Ühest rakust teise toimuva veevoolu tekitajaks on imemisjõudude erinevus, mitte aga osmootse rõhu absoluutne suurus. Olgu osmootne rõhk esimeses rakus 10 atm., teises 20. Seni, kui nad on veega küllastatud, on nad teineteisega tasakaalus, sest rõhu ülejääk teises rakus tasakaalustub tema rakukesta suurema pingega. Sellega seletatakse seda fakti, et kõrvuti asetsevatel rakkudel võib olla järsult erinev osmootne rõhk. Teisiti on lugu, kui rakud erinevad oma imemisjõu poolest. Kui ühes rakus, käesoleval juhul ülemises rakus, tekib imemisjõud, hakkab ta alumisest vett ära tõmbama, hoolimata sellest, et viimases võib absoluutne osmootne rõhk olla suurem.

Kahe naaberraku imemisjõu erinevuse määrab see takistus, mida kohtab veevool ühest rakust teise minekul ja see takis-

tus omakorda sõltub veevoolu kiirusest - nimelt ta suureneb veevoolu kiirenemisega. U r s p r u n g i l õnnestus jälgida imemisjõu kasvamist luuderohu sammasparenhüümi rakkudes vastavalt nende kaugusele suurest leheroost, mis neid veega varustas. Roost arvates kolmandas rakus leidis ta imemisjõu olevat 12,1 atm., 210. rakus - 32,6 atm. Nii läks 207 raku takistuse ületamiseks vaja 20,5 atm. vahet imemisjõus, s.o. ligi 0,1 atm. raku kohta. Võttes rakkude keskmiseks diameetriks 0,1 mm, leiame, et vee osmootse liikumise takistus on võrdne 1 atm. 1 mm pikkuse tee kohta.

Suur takistus vee liikumisel ühest rakust teise tingib seda, et see vee liikumise viis osutub täiesti ebasobivaks vee edasiandmiseks suurtele vahemaadele ja asendub vee liikumisega mööda surnud, õõnsaid, pikaks venitatud, rohkearvuliste koobaspooridega rakke - trahheiide, või veel paremini mööda õõnsaid, väga harvade vaheseintega torusid - sooni mööda. Seepärast ongi madalamatel taimedel - samblikkudel ja sammaldel -, millel puudub tõeline juhtsüsteem, ainult tähtsuseta mõõtmeid, ja trahheiidide tekkimine sõnajalalistel taimedel oli tähtsaks astmeks taimeriigi evolutsioonis. Edasiseks suureks sammuks oli katteseemnelistel tõeliste soonte tekkimine, milles vesi võib liikuda suurema kiirusega kui trahheiide mööda.

12. VEE LIIKUMINE SOONTES. VEEVOOLU LIIKUMAPANEVAD JÕUD. TRANSPIRATSIOONI IMEV TOIME

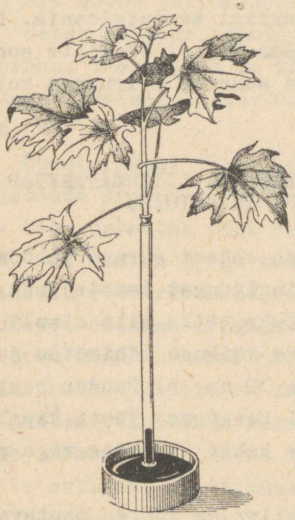
Soned ja trahheiidid kujutavad endast surnud ja õõnsaid veega täidetud rakke. Nad ei evi mingisugust imemisjõudu,mis võiks vee liikuma panna. Selleks jõuks võiks olla ainult kapillaarsus, kuid ka nende elementide väikese läbimõõdu juures ei või see tõsta vett kõrgemale 30 cm-st. Puudes peab ta tõusma mitmekümne meetri kõrgusele. Seepärast jäeti kapillaarsusele rajatud teooria vee tõusmise kohta taimedes väga pea kõrvale.

Vett juhtivate elementide passiivsuse juures osutuvad veevoolu aktiivseiks liikumapanijaiks need elavad rakud, mis

liituvad taime kogu juhtiva süsteemi ülemisele ja alumisele osale (joon. 37).

Alumises otsas asuva jõuallika tööga tutvusime juba varem. Me nägime, et juured võivad vett suruda 2-3 atm. jõuga ja et nõrga transpiratsiooni korral surutakse liigne vesi isegi tilkvedelal kujul välja. Kuid see alumine jõuallikas jääb oma tähtsuselt palju maha ülemises otsas asuvast jõuallikast, milleks on lehe parenhüümi transpireerivad rakud.

Et vee tõstmiseks taimes jätkub ainult ülemisest jõuallikast, selles on kerge veenduda üldtuntud fakti põhjal. Nimelt äralõigatud ja vette asetatud taimed säilivad soodsatel tingimustel kaua värsked ja tarvitavad selle aja jooksul hulga vett (lilled vaasis). Aga kui sellised oksad paigutada mitte vette, vaid fuksiini või eosiini värvilahusesse, siis ka värvi tõus tüves näitab, et vesi liigub oksa. Lõpuks, kui lõigatud oks asetada hermeetiliselt klaastorru, mis on asetatud alumise otsaga elavhõbedasse, siis näeme elavhõbeda tõusu klaastorus (joon.39). See elavhõbeda tõus võib saavutada üsna märgatava kõrguse. Lõpu teeb sellele intertsellulaarides oleva õhu imbumine torru, mis katkestab taime soonte ühenduse veega.



Joon. 39. Transpiratsiooni imev jõud.

Selle jõuallika mehhanism on lihtne. Ta põhineb sellel faktil, et iga veega küllastatud rakk avaldab imemisjõudu. See jõud on seda suurem, mida rohkem kaotab rakk vett. Puude lehtedes ulatub see tavaliselt 10-15 atmosfäärini.

Ülemises otsas asetseval jõuallikal on alumisega võrreldes mitmeid paremusi: nimelt ta võib tekitada suuremat imemisjõudu, reguleerida ennast ise ja töötada lõpuks välise päikese kiirte energia abil. Alumine jõuallikas töötab aga lehtedest saabuvate toitainete arvel. Seepärast pole imeks panna, et ülemine jõuallikas töötab tavalisemalt märksa energilisemalt kui alumine ja suurem osa taime poolt tarvitavast veest imetakse sisse just tema kaastegevusel. Ainult varakevadel, kui lehed pole veel puhkenud ja ka väga niiskes atmosfääris, kus transpiratsioon langeb miinimumini, langeb peaosa alumisele jõuallikale. Alumise jõuallika osatähtsus on suurem ka varjus olevatel taimedel, samuti ka noortel taimedel, kus leheaparaat pole veel kujunenud.

13. VEE TÕUSMINE PUUTÜVE MÖÖDA. VEE PINEVUS SOONTES. KOHESIOONITEOORIA

Alumises ja ülemises otsas asuva liikumapaneva jõu tööga on võimalik raskusteta seletada vee tõusmist mõnekümne sentimeetri või isegi mõne meetri kõrgusele maapinnast rohttaimedes, põõsastes ja väikestes puudes. Kui aga laiendame seda seletust mõnekümne meetri kõrgusele maapinnast, siis satume reale raskustele. Nimelt, alumises otsas asuv jõud, juurerõhk on siiski tavaliselt liiga nõrk, et tõsta vett vajaliku kiirusega tarvilikule kõrgusele. Ainult kevadel, kui juurerõhk on iseäranis suur ja vee kaotus lehtede puudumise tõttu äärmiselt väike, pumpab ta tüvesse vett nii suure jõuga, et mahl igast tüve vigastusest või läbilõigatud oksast kergesti välja tilgub. Vee tõus varakevadel puu ja põõsastaimedel on tingitud sellest, et sel ajal algab juurtes tagavara süsivesikute hüdrolüüs lahustuvateks suhkruteks. Need osmootselt aktiivsed suhkrud imevad vett ja põhjustavad juurerakkude üleküllastumise veega. Vesi surutakse mööda tüve üles. Ka puidu ksüleemis algab tagavaraainete hüdrolüüs. See laiub järjest ülespoole põhjustades uusi veeimemise koldeid.

Lehtede puhkemise ajaks aga ületab ülemise jõu mõju alumise oma sel määral, et igast vigastatud kohast ei voola ve-

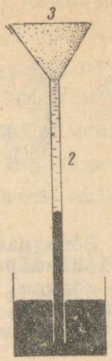
si välja, vaid imetakse sisse. Isegi puu suuremaid juuri suvel läbi lõigates võib märgata, et nad imevad vett sisse.

Nii antakse puutüves lehtede imemine allapoole edasi mitmekümne meetri peale. Aga me teame, et ükski imev pump ei suuda vett tõsta kõrgemale kui 10 m. Sellise veesamba kõrguse puhul vastab tema kaal 1 atm. rõhumisele ja mingisuguse õhuhõrendamisega ei saa sundida vett sellest tasemest kõrgemale tõusma. Kuid terava erinevuse põhjuseks pumpade abil vee imemise ja taime soonte vee imemise vahel on see, et soontes pole õhumullikesi, mis leiduvad alati jämedate massiivsete pumpade seintel. Need õhumullikesed rikuvad kergesti hõrendamisel veejoa pidevuse ja põhjustavad selle katkemise.

Jõudu, mis sunnib üht vee osa järgnema teisele, nimetatakse kohesioonijõuks. See on jõud, mis sunnib tõusma terve raudlati, kui hakkame teda tõmbama ühest otsast. Kõvade kehade puhul toimub kohesioonijõu mõõtmine võrdlemisi lihtsalt: latiga tehakse tõmbeproov ja see pinge, mille juures ta rebeneb, loetaksegi kohesioonijõuks. Tõmbeproovi vedelikus aga tuleb teha torus kahe ülitihedaks lihvitud kolviga ja siis selgub, et see on kümneid atmosfääre.

Et vedeliku kohesioonijõud võivad sundida teda tõusma üle baromeetrikõrguse, on juba ammu tõestatud A s k e n a s y katsetega. Ta võttis pika klaastoru, mille ülemise otsa oli joodetud tihedasti kipsiga täidetud lehter, täitis selle klaastoru keedetud veega ning immutas ka kipsi samasuguse veega; alumise toru otsa asetas ta elavhõbedasse, hoolega valvates, et tervest süsteemis poleks vähimatki õhumulli (joon. 40). Kipsi pinnalt toimus vee aurumine, mis asendus veega klaastorust. Veeosakeste kipsisse imbumise tagajärjel tõusis elavhõbeda sammas klaastorus. Kui kipsiplokk oli küllaltki väikeste pooridega, tõusis elavhõbe lõpuks natuke üle baromeetri kõrguse. Tegevaks jõuks osutub siin pindpinevus, mis püüab sirgestada kipsi kapillaarides olevate meniskite nõgususi. Mida suurem on imemistakistus, seda enam kapillaaridesse tõmbunud on vee menisk ja seda tugevam on meniski sirgestuva pindpinevuse imev mõju. Sama imemise mehhanism on tegelikult ka imeva jõu allikaks transpiratsioonil. Kolloid-

ses tselluloosist rakukestas, mille pinnalt toimubki vee aurumine, on samuti oma mikrokapillaarid ning vee mikromeniskid. Imemistakistuste kasvamisel tõmmatakse need meniskid sügavamale mikrokapillaaridesse, nende nõgusus kasvab ja imemisjõud suureneb.



Joon.40. Kipsist toimuva vee auramise imev toime.

Klaastoruga pole võimalik saavutada eriti suurt elavhõbeda tõusu, sest klaasi pinnale jääb alati adsorbeeritud õhukiht. Et läheneda taimes olevatele tingimustele, võttis U r s p r u n g klaastoru asemel veega läbiimbunud metsviinapuu või liaani varre ja sai sellega elavhõbeda tõusu kahekordse baromeetri kõrgusele.

Hilisemad R e n n e r i j a U r s p r u n g i katsed sõnajala sporangiumi kandjatel olevate rõngaste annulustega näitasid, et kohesioonijõud võivad küündida isegi 300–350 atmosfäärini (joon.41). Need rõngad koosnevad surnud rakkudest, millede sisemised ja külgmised seinad on paksemad, välimised aga õhukesed. Sporangiumi valmimise ajal kuivavad need esialgu veega täidetud rakud vähehaaval. Maht kahaneb ja rakk tõmbub pikkamööda kokku. Tekib nagu tugevasti pingutatud vedru, mis tahab rakus olevat vett laiali rebida või vähemalt teda rakuseintelt eemaldada. Selle mõjul lõhkeb lõpuks sporangiumi kandja, sealjuures eoseid nagu viskemasinaga laiali pillates. Rõnga rakukestade kokkusurumiseks tarvisminevat jõudu mõõdeti nende paigutamisega mitmesuguste ainete tugevasti kontsentreeritud lahustesse asetamisega ja see osutus 350 atmosfäärini ulatuvaks.

Sellest jõust on enam kui küllalt, et kindlustada vee tõusu kõige kõrgema puu latva, sest 100 m kõrguse veesamba kaal vastab ainult 10 atm. Seepärast võime vee tõusmist puu tüve mööda kujutada järgmise skeemina: üleval on vett aurav



Joon.41. Sõnajala sporangiumide annuluste lõhkemine. 1 - kõver ja 2 - sirgunud rõngas, 3 - veega küllastatud rõnga rakud, 4 - vee kaotuse tõttu deformeerunud rakud.

lehe parenhüüm, mille rakkudes tekib mitmeatmosfääriline imemisjõud. Otsesed määramised näitavad, et lehe parenhüümi rakkudes võib osmootne rõhk olla isegi 30-40 ja rohkem atm. Need rakud imevad vett kõiki lehti läbivate roodude soontest, soontes tekib vee pinge, mis kandub edasi tüve ning juurte soontesse ja kogu tüves olev vesi otsekui ripub lehe parenhüümrakkude küljes. Juure otstes on samasugused parenhüümrakud, mis mulla küllaldase veesisalduse ja vee pikaldase tarvitamise korral otsekui toetavad altpoolt neid lehe parenhüümrakkude küljes rippuvaid veeniite või isegi suruvad neid mõningal määral üles. Kuid vee puuduse korral mullas ja samaaegse suurendatud tarvitamise korral, näiteks kuumadel suvepäevadel, ei jõua juurerakkude vee hankimine lehtede vee tarvitamisele järele ja siis kandub ülemise jõuallika imev toime kuni juurte välisrakkudeni. Kirjeldatud teooria töötati välja D i x o n i poolt ja seda nimetatakse kohesiooniteooriaks.

Sooni täitvad tugevasti pingutatud veeniidid on pikenemise tagajärjel samuti nagu väljavenitatud kumminöör, põikisuunas on kokku surutud. See surve põhjustaks väga ruttu nende katkemise üksikuteks tilkadeks, kui neid ei hoiaks soonte seinad, millega nad on seotud samalaadiliste adhesioonitungidega. Seepärast tõmbuvad soontes oleva vee suure pinevuse korral soonte seinad veidi kokku ja nende läbimõõt väheneb. Intensiivse transpiratsiooni ajal väheneb ka kogu taime varre või tüve diameeter. Kuid soonte kokkusurumist takistavad rõngakujulised, spiraalsed ja muu kujuga paksendid. Seepärast on kokkusurumine üldiselt väga väike, kuid siiski tugeva närtsimise ajal fikseeritav.

Sooneseinte elastne kokkusurumine intensiivse transpi-

ratsiooni ajal on põhjuseks väga ammu tuntud nähtusele. Nimelt, kui soojal päeval lõigata läbi tugevasti transpireeriva taime vars, tungib soontesse momentaalselt õhk. Kui niisugune vars asetada vette, siis närtsib ta kiiresti, sest soontesse tunginud õhk takistab neis vee tõusmist. Kui lõigata vars läbi mitte õhus, vaid elavhõbedas, siis tungib ka elavhõbe suure jõuga soontesse ja tõuseb neis tüki maad. Äralõigatud taime värskuse säilitamiseks peab lõikamist teostama muidugi vee all.

Lõpuks tuleb märkida, et senini on veel selguseta sooni alati saatvate säsikiirte ja puiduparenhüümi elusate rakkude osatähtsus vee liikumisel.

14. VEE LIIKUMISE KIIRUS TAIMEDES

Varem arvati, et puit avaldab paratamatult suurt takistust teda mööda tõusvale veevoolule. Lähtuti jõust, mis läheb vaja vee surumiseks läbi puidu tükkide. Kuid seejuures ei arvestatud küllaldaselt vee liikumise võrdlemisi väikest kiirust taimes. U r s p r u n g i täpsed mõõtmised näitasid, et soontega liituvate parenhüümrakkude imemisjõud kasvab puutüve mööda ülespoole tõusmisel 0,3–0,4 atm. iga meetri kohta. See takistus osutub tühiseks, kui võrrelda seda imemisjõu kasvamisega vee liikumisel mööda parenhüümi.

Nagu nägime, kasvab imemisjõud ühest rakust teise minnes 0,1 atm., ja kui võtta raku keskmiseks suuruseks 0,1 mm (tegelikult on nad 2–3 korda väiksemad), siis leiame, et vee liikumiseks mööda parenhüümi ühe meetri kaugusele oleks vajalik 1000 atm. Need arvutused näitavad selgesti, kuivõrd vajalik on vähegi suuremaile maapealsetele taimedele eriliste juhtivate kudede olemasolu. Need koed kergendavad vee liikumist ca 2500–3000 korda.

Vee liikumise kiiruse kohta on eri autorid saanud mitmesuguseid andmeid, mis muidugi sõltuvad meetodist, taime liigist jne. H u b e r, määrates seda varre soojendamise teel ja arvestas sealjuures aja sooja vee tõusmisel teatud kõrgusele. Vee temperatuur määrati erilise tundliku elektro-

termomeetri abil. Vee liikumise kiirus sireli kevadises puidus oli 26 ja tammel 28 m/tunnis. Vanemas puidus tõuseb vesi aeglasemalt. Märgitud aatomite abil määrates aga osutus vee liikumise kiiruseks ksüleemis 12-14 meetrit tunnis. Kõige kiiremini liigub vesi tüve alumises osas. Ülespoole tõusmisel see aeglustub, kusjuures kõige aeglasem on ta okstes ja võrsetes.

15. ÜLDMÕISTEID TÕUSVAST JA LASKUVAST VOOLUST TAIMEDES. PLASTILISTE AINETE LIIKUMINE

Toitainete liikumise vajadus kõrgemate taimede kehas saab silmnähtavaks, kui pöörata tähelepanu sellele, et koed, mis vajavad toitaineid on teatud määrani eemaldatud kudedest, mis neid välja töötavad või hangivad. Nimelt lehed töötavad endis välja orgaanilisi aineid ja vajavad vee ning mineraalainete juurdevoolu. Juured imevad vett ja mineraalaineid, kuid vajavad orgaaniliste ainete juurdevoolu hingamiseks ja kasvamiseks. Õied ja viljad nõuavad lehtedest energiliselt orgaanilisi aineid. Samas olukorras on ka kasvavad varreladvad. Lõpuks suure osa orgaanilistest ainetest kogub taim tagavaraks, sest ta sünteetiline tegevus toimub vaheaegadega - pimedatel tundidel ja kuivadel või külmadel aastaaegadel taimed ei assimileeri. Nendeks vaheaegadeks, samuti ka organite kiire uuendumise perioodiks peavad taimel olema orgaaniliste ainete tagavarad ja võime toimetada neid tagavarasid nende tarbimiskohale. Taimede toitainete ümberpaigutamise võime määrab suurel määral nende mõõtmed ja organisatsiooni. C r a f t s (1951) ütleb, et ainete liikumine on taimedele samasuguse tähtsusega nagu vere ringlus loomadele. Seetõttu pakub suurt huvi küsimus ainete liikumise põhilistest seaduspärasustest taimes, teedest, mida mööda see toimub ja faktoritest, millest sõltub selle protsessi kiirus ja suund.

See ainete ümberpaigutus avaldub kõige paremini puudel, mis sageli kasvavad väga suureks. Nende juures õpitigi esmakordselt tundma toitainete ja vee edasitoimetamise viise ja põhilisi seaduspärasusi.

Esimesed täpsed andmed ainete liikumisest taimes sai itaalia õpetlane M a l p i g h i (1679) koore rõngasarnaste väljalõigete abil ja varsti pärast seda laiendas neid märgatavalt inglane H a l e s (1727) oma klassikaliste katsetega. Need olid üldse esimesed täpsemad füsioloogilised katsed, mida korraldati pärastpoole täielikumal kujul. Need katsed näitasid, et ained liiguvad puutüves kahes põhisuunas. Üks vool läheb juurtest lehtedesse ja kannab eneses peale vee veel peamiselt mineraalaineid. Et selle voolu üldsuund on alt üles, siis nimetatakse seda tõusvaks vooluks, kuigi ta üksikjuhtudel, näit. mahla jooksvate taimede allarippuvates okstes võib suunduda ka ülevalt alla. Igal juhul on tema peasuund taime allosast maapealsete organite ladva poole.

Teine vool kannab peamiselt orgaanilisi aineid. Ta saab alguse neid aineid tootvatest lehtedest ja suundub peamiselt vart mööda alla juurtesse, kus neid tarvitatakse kasvamise ja hingamise protsessides. Seepärast nimetatakse seda laskuvaks vooluks. Kuid ta suund pole nii kindel kui tõusval voolul. Ta läheb ka lehtedest ülespoole (s.o. morfoloogilise ladva poole) ja kasvavatesse organitesse, puhkevate õite ja valmivate viljade poole. Seepärast nimetatakse seda tihti plastiliste ainete vooluks, jättes selle suuna märkimata.

Kahe erineva voolu olemasolu taimes tehakse kindlaks klassikalise rõngastamise võtte abil. See seisab selles, et puutüve või oksa kooresse tehakse kaks üksteise kohal olevat ringlõiget ja eemaldatakse nende lõigete vahel olev koore osa. Seejuures tuleb ühest küljest silmas pidada, et eemaldataks kogu koor kuni kambiumini ja teisest küljest - et ei vigastataks õrnu pealmisi puidukihte. Et paljastatud puuosa ei kuivaks, tuleb ta mähkida kummiriidega või vahapaberiga või jälle üle vahatada. Selliselt rõngastatud puutüvel jäävad lehed haljaks ega avalda mingeid närtsimise tunnuseid. Õiepungad või viljad kasvavad takistamatult ja rõngastatud okstel olevad viljad arenevad isegi suuremad ja parema kvaliteediga kui tavaliselt. See näitab, et vee ja mineraalainete juurdepääs mullast toimub ka läbilõigatud koore puhul täiesti normaalselt ja et tõusev vool liigub järelikult puitu mööda.

Kuid plastiliste ainete laskuv vool, mis läheb koort mööda, katkeb rõngaslõike juures. Selle tagajärjel tekib lõike ülemise ääre juures toitainete kogunemine ja koorekudede laiuv kasvamine kühmuna, mis laskub mööda paljastatud puuosa natuke allapoole, ja kui väljalõige pole lai, võib isegi alumise äärega kokku kasvada (joon. 42). Siis armistub haav ja mahlade normaalne liikumine algab uuesti. Kui aga rõngas on küllalt lai ja kui on rõngastatud mitte üks oks, vaid peatüvi, siis ei saa juured lehtedest enam toitaineid ja hukkuvad pikkamööda kurnatuse tagajärjel. Koos sellega lakkab vee tulek lehtedesse, mis kutsub esile tõusva voolu lakkamise ja puu hävimise.



Joon. 42. Rõngastatud tüvi koore ringlõike kohal oleva suure puhetisega.

Orgaaniliste ainete liikumisteedeks on peamiselt <u>söeltorud</u> ja üldse juhtkimpude <u>floeemosad</u>. Selle väite kõige näitlikumaks tõenduseks on samad puuokste rõngastamise katsed, sest puutaimede puhul on meil tegemist pideva vett juhtiva <u>floeemirõngaga,</u> mis moodustab koore juhtkoe osa.

On huvitav märkida, et taimedel, milledel on söeltorud mitte üksnes väljaspool, vaid ka <u>seespool ksüleemirõngast</u> (näiteks oleandril) annavad rõngastamiskatsed palju ebaselgemaid tulemusi, sest orgaaniliste ainete liikumine mööda sisemist floeemi jätkub ka pärast koore läbilõikamist.

Mõnel juhul võib tõusev vool kanda ka orgaanilisi aineid. See toimub kevadise mahlaliikumise ajal, mil sügisel nii juurte kui ka varre kooreosasse ning puidusse kogutud varuained kiiresti lahustuvad ja suurel hulgal puidusoontesse tungivad. Sel ajal on juureröhk eriti tugev ja nad haaratakse transpiratsiooni vooluga, mis viib nad ülespoole puhkevatesse pungadesse. Ülejäänud aastaajal sisaldavad puidu sooned väga vähe orgaanilisi aineid.

Kõige tähtsamaks anatoomiliseks elemendiks, mida mööda liigub tõusev vool, on puidu sooned, s.o. surnud, seest tühjad kapillaarid. Sõeltorud aga, millede kaudu liigub plastiline, orgaaniliste ainete vool, on tugevasti pikaks veninud elusad rakud. Nende põikvaheseinad on varustatud rohkearvuliste avadega nagu sõelal (sellest ka nimetus), kuid nendel on alles protoplasma.

Nii lehtedes primaarse sünteesi protsessis väljatöötavaid kui ka seemnetes ja teistes tagavaramahutites esinevaid orgaanilisi aineid on vaja juhtida nende kasutamiskohtadesse. Selle liikumise üheks põhiliseks tingimuseks on nende hüdrolüütiline lagunemine rohkem mobiilseteks ühenditeks. Põhilisteks taime kehas liikuvateks aineteks on suhkrud ja amiinohapped, asparagiin ning glutamiin.

Orgaaniliste ainete primaarne süntees toimub lehtedes, kust toimub nende pidev äravool. On näidatud, et näiteks varajastel hommikutundidel on taime lehed vaesemad orgaaniliste ainete poolest kui õhtustel tundidel. See toimub muidugi ka päeval, kuid sel ajal ületab assimilaatide süntees äravoolu.

Sügisel enne lehtede varisemist toimub lehtedes peale pideva assimilaatide äravoolu, mis fotosünteesi nõrgenedes kord-korralt nõrgemaks jääb, veel palju kindlamini seotud ainete äravool. See on seoses rakkude pideva vananemisega ja osalt nende konstitutsiooniliste ainete lagunemisega.Nii osutuvad varisenud lehed tunduvalt vaesemaks lämmastiku, fosfori ja kaaliumi poolest kui tegevad lehed. Ainult Ca-soolad jäävad täies ulatuses varisenud lehtedesse.

Samasugust ainete ümberasetamist võib tähele panna ka üheaastastel taimedel, kus seemnete valmimise ajaks kõik teised taime osad - lehed, varred ja juured - järk-järgult ainetest tühjenevad ning surevad. Tähelepanekud näitavad, et näiteks ühe nisutaime keskmine kuivkaal, mis on võetud põllult teriste piimküpsuse algusest kuni täisküpsuseni, peaaegu sugugi ei muutu vaatamata teriste kaalu kiirele suurenemisele.

Lehtedest äravoolanud ained jagunevad pärast seda kõiki-

de taimeosade vahel. Ühed nendest kasutatakse ära kasvavate osade poolt - noorte arenevate varte ja lehtede ning mullasse tungivate ning kasvavate juuretippude poolt. Osa nendest suundub valmivatesse viljadesse, maa-alustesse mahutitesse või siis puutüve elusatesse kudedesse, kus nad ladestuvad varuainetena. Siin moodustuvad juurdevoolavatest ainetest - suhkrutest ja amiinohapetest tärklis, rasvad ja varuvalgud.

Lehtedes väljatöötatud ained juhitakse alati sinna, kus neid vajatakse või kus neid ladestatakse varuks. See ainete vool võib minna vart mööda üles kasvavatesse osadesse või valmivatesse viljadesse, või jälle alla - kasvavatesse juurtesse või maa-alustesse tagavara mahutitesse. Ainete liikumine on seega seotud nende tarvitamisega.

Üksikasjalikumaid uurimisi orgaaniliste ainete liikumise kohta taimedes on teostanud M e s o n ja rida teisi uurijaid. Need uurimised on teostatud kiiresti puituva puuvillataime varrega. Alguses uuriti süsivesikute liikumist. Siinjuures selgitati, et süsivesikute liikumine toimub ainult varre koore osas ja et puit ei võta sellest mingil määral osa. Ka selgitati, et selliseks liikumiseks ei ole vajalik koore kontakt puiduga. Kui koor eraldati ettevaatlikult puidust ja nende vahele asetati pärgamentpaber, siis selline operatsioon ei häirinud süsivesikute ega teiste orgaaniliste ainete liikumist. Samuti tehti kindlaks suhkrute kontsentratsiooni suur kõikumine lehtedes. See suureneb päeval ja väheneb öösel. Samasugune suhkrute kontsentratsiooni kõikumine esineb ka koores, kuid siin see hilineb 2-3 tunni võrra.

Põhiliseks süsivesikute transporditavaks vormiks on sahharoos. Floeemis on põhiliseks sahharoosi moodustumise ja kogunemise kohaks mitte sõeltorud, vaid saaterakud.

Analoogilised seaduspärasused avastati ka lämmastikainete liikumisel, mis liiguvad samuti floeemi mööda. Lämmastikainete üldhulk, nagu suhkrutelgi, on floeemis suurem kui lehe parenhüümis. Sealjuures aga õnnestus selgitada, et niisuguste ainete kontsentratsioon, nagu amiinohapped, on lehtedes suurem kui koores. Need ained liiguvad lehest seega vastavalt kontsentratsiooni gradiendile. Floeemis kogu-

neb peamiselt asparagiin, mis on analoogiline sahharoosile. See on juba sekundaarse sünteesi produkt, mis nähtavasti koguneb koores varuks.

Katsed varte rõngastamisega näitasid, et sel juhul koguneb pealpool rõngast rohkem süsivesikuid ja lämmastikaineid ja mitte ainult koores, vaid ka lehtedes. See viitab selgesti äravoolu katkemisele floeemi-osa läbilõikamisel. Allpool rõngast oli aga süsivesikute ja lämmastikainete hulk vähenenud.

Analoogilised katsed näitasid, et laskuva vooluga liiguvad mööda floeemi ka mõningad mineraalained (K, P). See ei ole vastuolus üldise seisukohaga, mille järgi mullast võetavad mineraalained liiguvad ksüleemis koos vee tõusva vooluga.

Tõusva voolu liikumismehhanismi taimedes võib kaasajal lugeda põhiliselt juba selgitatuks. Tõusev vool liigub tühjade ja surnud puiduelementide õõnsuste kaudu. Tema liikumapanejaks on juurerõhk ja vett auravate rakkude imemisjõud. Palju keerulisem on asi laskuva voolu mehhanismi tundmaõppimisega. See liigub peamiselt sõeltorude ja osaliselt parenhüümkoe elusaid rakke mööda. Sellise liikumise mehhanism on seni vähe selgitatud.

Kuna orgaaniliste ainete voolul tuleb läbida suur arv rakke, mis on üksteisest eraldatud ristvaheseintega, siis võiks arvata, et selle voolu põhiliseks liikumapanejaks on difusiooniprotsess kõrgema orgaaniliste ainete kontsentratsiooniga assimilatsioonikoe rakkudest väiksema kontsentratsiooniga kasutatavatesse rakkudesse. Kuid difusiooniprotsess toimub liiga aeglaselt. Arvutused näitavad, et absoluutselt liikumatus vees kulub 1 mg suhkru edasiliikumiseks 10% suhkrulahusest 1 m kaugusele vette 2 aastat 7 kuud. Lahustunud valgu puhul kulub selleks isegi 14 aastat. Ent orgaaniliste ainete edasiliikumine taimedes toimub küllaltki suure kiirusega. Nii M e s o n i ja L e v i n i täpsete arvutuste järgi on kuivaine juurdekasv bataatide mugulates üle 45 g nädalas ühe taime kohta, millest 42,7 g kuulub orgaanilise aine osale. Üldine sõeltorude ja soonte ristlõik varres võr-

dus keskmiselt 0,57 cm^2, millest sõeltorudele langes 0,11 cm^2. Võttes suhkru kontsentratsiooniks sõeltorudes 25%, leidsid Meson ja Levin, et lahuse liikumise kiirus pidi olema 88 cm tunnis. On välja arvutatud, et suhkrute liikumise kiirus päevalille lehtedest vartesse on 40.000 korda kiirem suhkru difusiooni kiirusest vees. Nii võib pidada päris kindlaks,et ainuüksi difusioonist ei piisa orgaaniliste ainete liikuma panemiseks taimedes.

Saksa metsateadlase M ü n c h i teooria järgi liiguvad plastilised ained kasutamiskohtadesse nende rakkude turgori mõjul, milles orgaanilised ained välja töötatakse. Pärast orgaaniliste ainete ärakasutamist ülejääv vesi surutakse puidu elementidesse ning viiakse nende kaudu tagasi varresse. Nii luuakse tingimused orgaaniliste ainete pidevaks liikumiseks kindlas suunas. Kuid need seisukohad pole leidnud eksperimentaalset kinnitust. Ka närtsinud lehe rakkudest, kus turgor puudub, liiguvad plastilised ained teistesse kudedesse. Kui ta oleks õige, siis peaks mahalõigatud ja alumiste otstega vette asetatud vartest toimuma üsna energiline orgaaniliste ainete eritumine vette. Tegelikult seda ei esine. Ka võib floeemi mööda toimuda üheaegselt eri ainete liikumine mitmes suunas. Lõpuks näitasid C u r t i s e katsed, et lehevarte või varreosade külmutamine jääveega peatab orgaaniliste ainete voolu, mis on vastuolus Münchi teooriaga.

Curtis seob orgaaniliste ainete liikumist floeemis protoplasma liikumisega. Arvutused näitavad, et protoplasma liikumise kiirusest jätkub orgaaniliste ainete liikumiskiiruse seletamiseks floeemis ja selle liikumise lakkamine madala temperatuuri juures teeb mõistetavaks need resultaadid, mis on saadud Curtise poolt varre külmutamisega. Kuid seni pole meil midagi teada nende jõudude kohta, mis panevad protoplasma liikuma. Ka on selgusetu, kas vigastamata rakkudes toimub üldse protoplasma liikumine või tekib ta ainult preparaadi valmistamisel toimuva ärrituse tagajärjel.

Kaasajal on ainete liikumise uurimine omandanud teatud määral teistsuguse suuna. K u r s a n o v oma kaastööliste ga leidis, et juhtkimbud, millised nad isoleerisid suhkrupeedi ja teelehe lehevartest, omasid väga kõrget hingamisintensiivsust. See on ligilähedane idanevate seemnete hingamisega. See näitab, et floeemi juhtkoed on erakordselt kõrge ainevahetusega ja seepärast võib neid vaevalt vaadata kui passiivseid lahuste juhtijaid. Vastupidi, sellist floeemirakkude iseärasust võib pigem siduda nende spetsiaalse funktsiooniga, mis seisneb nende võimes kanda kiiresti edasi orgaanilisi aineid. Ja tõesti, viies floeemi koed kontakti sahharoosi la-

husega, mis on nähtavasti põhiliseks floeemis liikuvaks aineks, õnnestus kohe tõsta hingamisintensiivsust. See näitas, et sahharoosi liikumise kiirenemine juhtrakkudes kaasnes energiavajaduse suurenemisega. Viimast seisukohta kinnitab ka asjaolu, et mürkide (HCN) kasutamisel, mis blokeerivad hingamisfermendid, võib pidurdada ka sahharoosi liikumist juhtkudedes.

Edasised uurimised näitasid, et floeemi rakkudel on võime mitte ainult juhtida orgaanilisi aineid, vaid ka allutada neid mitmesugustele muutustele. Nii allub sahharoos floeemis fosforileerumisele, glükoos ja fruktoos muutuvad teine-teiseks või sahharoosiks. See võimaldab oletada, et orgaanilised ühendid liiguvad edasi mitte ainult passiivse difusiooni teel, vaid mingisuguste vahetusreaktsioonide abil. Need toimuvad pidevalt sõeltorude rakkude protoplasma ja liikuvate molekulide vahel. Nende omapäraste nähtuste lähem mehhanism ei ole veel selge, kuid on alus arvata, et suhkrud liiguvad mitte vabal kujul, vaid ühendina fosforhappega või koos boorhappega. Eriti viimasel ajal omistatakse boorhappele väga suurt tähtsust ioniseeritud suhkrute moodustamisel, millised on palju liikumisvõimelisemad.

Tähtsaks faktoriks, mis kutsub esile orgaaniliste toitainete liikumise teatud taime osadesse, on auksiinide esinemine. Nii koguneb auksiin embrüonaalsetesse kudedesse ja just seetõttu suundub sinna toitainete põhivool. Viljastatud sigimikus produtseerivad seemnepungad väga energiliselt auksiine, mis difundeeruvad vilja lihasse. See kutsub enesega kaasa toitainete juurdevoolu ja vilja kasvu. Kui viljastamist ei toimu, siis ei kogune ka auksiine ja vilja kasvu ei toimu. Viies viljastamata sigimikku kunstlikult heteroauksiini, võib esile kutsuda partenokarpsete viljade moodustumise. Lõpuks, kandes teatud varre- või juureosale heteroauksiini, võib esile kutsuda toitainete juurdevoolu suurenemise ja puhetiste või lisajuurte tekkimise.

TAIMEDE PÕUAKINDLUS

16. PÕUA JA TAIMEDE PÕUAKINDLUSE MÕISTE

Vesi on maakeral äärmiselt ebaühtlaselt jaotatud. Kõrvuti kohtadega, kus taimed leiavad alati vett külluses, esinevad suured maa-alad nigela taimestikuga. Kuivade maa-alade taimi, kus vett on mullas vähe ja õhk on väga palav ning kuiv, nimetatakse kserofüütideks. Nendele vastandtüübi moodustavad hüdrofüüdid - taimed, mis kasvavad vees. Pidevalt niisketes kohtades, näiteks veekogude kallastel või niisketes troopikametsades, kasvavad taimed moodustavad hügrofüütide ökoloogilise grupi. Vahepealseks tüübiks on mesofüüdid. Mesofüütide hulka kuulub enamik kultuurtaimi.

Ebasoodsaid meteoroloogilisi tingimusi, mis ei võimalda taime vajaduste katmist veega, nimetatakse põuaks. Põud on teravakujuline veepuuduse esinemine. Põud põhjustab esmajärjekorras häireid taimede veemajanduses, mis avaldab tugevat mõju ka teistele füsioloogilistele protsessidele (fotosüntees, hingamine).

Eristatakse õhkkonna ja muldkonna põuda. Õhkkonna põuda iseloomustab selle kõrge temperatuur ja õhu relatiivse niiskuse madal tase (10-20%). See tõstab tugevasti transpiratsiooni, mille tagajärjel kaob kooskõla taimesse tuleva ja väljuva veehulga vahel. Puhtal kujul esineb õhkkonna põud sageli kevadeti, mil muld on lumeveest küllastatud, aga ka kunstliku niisutamise kasutamisel. Kui taimed omavad hästi arenenud juure- ning juhtsüsteemi ja kui tempefatuur ei tõuse üle taluvuspiiri, siis õhkkonna põud ei tee taimedele tõsist kahju.

Muldkonna põud on taimede suhtes palju ohtlikum nähtus. Ta esineb peamiselt suve lõpul, kui kevadised veetagavarad on juba kasutatud ja suviseid sademeid on vähe või puuduvad. Kuiv muld peatab taimede veega varustamise, mistõttu nad satuvad pikaldase närbumise olekusse. Sel ajal muutuvad kõik taime koed veevaesemaks ja kasv pidurdub. Seepärast muldkonna põud põhjustab alati tunduvat saakide alanemist.

Taimede võimet, pidada vastu põua kahjulikule mõjule, nimetatakse põuakindluseks. Rohkem põuakindlamateks on need taimed, millised on võimelised täielikumalt kasutama niiskuse tagavara, tagades seejuures suure orgaanilise massi kogunemise, tugevalt ammutama vett mullast selle vähesusel ja nendes tingimustes viima transpiratsiooni miinimumini ning kriitilistel momentidel kahjutult taluma sügavat vee kaotust.

17. NÄRTSIMINE JA SELLE TÄHTSUS TAIMEDELE

Taime tavalistes elutingimustes on transpiratsioon küllalt hästi kooskõlastatud vee juurdetulekuga ja nende kahe suuruse vahekord, mis kannab taimede veebilansi nimetust, on enamvähem tasakaalustatud. Kuid jätkub juba sellestki transpiratsiooni suurenemisest, mida võime näha igal selgel päeval, et rikkuda seda relatiivset tasakaalu ja tekitada mõningat vee defitsiiti. See ulatub isegi mulla küllaldase niiskuse puhul 5 - 10%-ni, kuiva mulla korral 25%-ni ja rohkemgi. See keskpäevane vee puudujääk on täiesti normaalne nähtus, ega tekita taimele tõsist kahju. Transpiratsiooni märgatavat suurenemist pidurdab taime võime reguleerida vee kaotust üsna laias ulatuses.

Kuid transpiratsiooni reguleerimisel taime poolt on siiski omad piirid. Liig suure transpiratsiooni korral või jälle mulla ulatusliku kuivamise puhul saab taime veebilanss rikutud. Väliselt avaldub see taime närtsimises. Närtsimisel taime rakud kaotavad turgori ja lehe ning varte noored ladvad langevad longu. Kuid närtsimine ei tähenda veel taime eluvõime kaotamist ja kui teda õigeaegselt veega varustada, tekib turgor uuesti ning koos sellega taime normaalne elutegevus.

Tehakse vahet ajutise ja kestva närtsimise vahel. Esimest võib näha siis, kui näiteks õhu väga suure soojuse ja kuivuse tõttu transpiratsioon kasvab sedavõrd, et mullast juurdetulev vesi ei jõua küllalt kiiresti seda asendada. Seejuures kaotavad turgori ja närbuvad kõige rohkem vett kulutavad organid, nimelt lehed. Transpiratsiooni vähenemisel,

näit. õhtu eel, kaetakse vee puudujääk ja taim toibub uuesti. Suurt kahju ajutine närtsimine ei too, kuid ta vähendab siiski saaki, sest sel ajal lakkab nii fotosüntees kui ka taime kasv. Seda nähtust võime tihti tähele panna suhkrupeedil, päevalillel, kõrvitsal jt.

Kestev närtsimine esineb neil juhtudel, kui mullas pole enam kättesaadavat vett. Kui nõrk ka transpiratsioon ei oleks, sellistes tingimustes langeb turgor kõigis taime osades, ka juurekarvakestes. Juurekarvakesed aga on veepuuduse suhtes väga tundlikud ja surevad kergesti. Seepärast imevad sellised taimed isegi peale kastmist algul vett aeglaselt.

Kestev närtsimine toob taimele kahju: noorte osade kasv on takistatud; ka terade kujunemine ja küpsemine - kui närtsimine juhtub viljakandmise algul - toimub halvasti. Saak langeb ja terasaak saadakse kesine. Paljudel taimedel näeme ka õiepungade või tekkivate viljade äraheitmist.

Nii toob närtsimine, eriti kestev, taimedele kindlasti kahju, kuid oleks eksitus lugeda seda ainult patoloogiliseks nähtuseks. Katsed näitavad, et närtsimisel väheneb väga tugevasti taime veekaotus nii õhulõhede sulgumise kui ka rakukestade kuivamise tõttu. Närtsinud olekus kaotab taim 5-10 korda vähem vett kui turgestsentses olekus. Seepärast tuleb närtsimist pidada väga mõjuvaks abinõuks transpiratsiooni alandamisel taimele kõige hädaohtlikumail perioodidel.

Nähtav närtsimine tekib mitmesugustel taimedel erineva veehulga kaotuse puhul. Lahtistel päikesepaistelistel kohtadel kasvavad taimed (päevalill, kartul jt.) võivad kaotada vett 25-30% ilma väliste närtsimise tunnusteta. Varjutaimed aga närtsivad juba 2-3%-lise veekaotuse korral. Niisugune erinevus on tingitud sellest, et esimestel on rakuseinad tugevasti välja venitatud, mistõttu säilitavad osa oma pingest ka ruumala märgataval vähenemisel.

Võime tunduva veekaotuse puhul mitte närtsida on valgustaimedele selle poolest kasulik, et nende õhulõhed jäävad seejuures avatuks ja nad võivad oma assimilatsioonitegevust kauemini jätkata.

18. NÄRTSIMISEL TOIMUVAD FÜSIOLOOGILISED PROTSESSID

Taime närtsimine põhjustab normaalse ainevahetuse ja raku osmootsete omaduste häireid, suurendab tunduvalt plasma läbilaskvust ja vähendab imemisjõudu. Õhulõhede sulgumine põhjustab fotosünteesiprotsessi lakkamise. Seetõttu surutakse alla süsivesikute ja valkainete süntees. S i s s a k j a n näitas, et veepuudus põhjustab fermentatiivse tegevuse suuna muutumise hüdrolüüsi suunas. Hüdrolüüsile alluvad mitte ainult tärklis ja teised süsivesikud, vaid ka valgud. Selle tagajärjel rikastuvad taimede lehed ja teised organid monosahhariidide ning amiinohapete poolest. Laguproduktide kuhjumine stimuleerib omakorda hingamisprotsessi, aga ka orgaaniliste ainete äravoolu lehtedest.

Kõige tundlikumad vee defitsiidi suhtes on sünteetilistel protsessidel põhinevad kasvuprotsessid. Kasvuprotsesside pidurdumine vähendab omakorda orgaaniliste ainete kogunemist ja saaki.

Pikaajalisel närtsimisel toimuvad taimedes kibedad võitlused üksikute osade vahel nii veetagavarade kui ka varem kogunenud toitainete pärast.

Kuna närtsimisega kaasnevad nähtused toimuvad esmajärjekorras vanemates ja väiksema vastupanuvõimega madalamal asetsevates lehtedes, käib seetõttu põuaga kaasas nende lehtede toitainetest tühjenemine ja kuivamine.

Toitained juhitakse kõrgematesse lehtedesse ja kasvukuhikutesse, millised hoiavad end alal madalamal asuvate lehtede arvel.

Kõrgemal asuvad nooremad lehed imevad toitaineid ja vett mitte üksi vanematest lehtedest, vaid ka arenevatest viljadest. Põud põhjustab taimede varastel arengufaasidel õiealgmete hävimist, hilisematel faasidel aga toitainetega puudulikult täidetud viljade tekkimist, kortsunud teriste kujunemist jne.

Ühed närtsimisega kaasnevatest protsessidest soodustavad taime eluvõime säilimist, teised närtsimisega süvenevad prot-

sessid viivad taime hävimisele. Esimeste hulka kuuluvad turgori kadumine, osmootse potentsiaali, imemisjõu ja seotud vee hulga suurenemine ning õhulõhede sulgumine. Need nähtused on kasulikud selles suhtes, et reguleerudes nad suurendavad automaatselt vee tulekut rakku ja vähendavad selle kadu. Ka hüdrolüütilised protsessid soodustavad alguses taimede veerežiimi. Hiljem muutuvad nad taimedele juba kahjulikuks.

19. TAIMEDE KINDLUS KÕRGETE TEMPERATUURIDE SUHTES

Väga sageli kujutatakse kõrgete temperatuuride mõju taimedele liiga lihtsalt, seletades kõike ainult protoplasma valkainete tarretumisega kõrge temperatuuri mõjul. Tegelikult väheneb füsioloogiliste protsesside intensiivsus tavaliselt juba 40° C juures, siis kui valkainete tarretumistemperatuur on veel kaugel. Siin on arvatavasti tegemist nähtusega, mis esineb ka soojalembeste taimedel 0° lähedaste temperatuuride juures. Nimelt eelneb kahjustustele biokeemiliste protsesside kooskõla rikkumine rakkudes. Ühed biokeemilised protsessid kiirenevad, teised aeglustuvad. Selle tulemusena muutuvad mõnede ainevahetusproduktide kontsentratsioonid kudedes nii kõrgeks, et avaldavad mürgist mõju. Alles kõrgemate temperatuuride juures - 50° ja rohkem - lisandub nimetatud mürgistavale taimele veel protoplasma kuumuskoagulatsioon. See põhjustab rakkude kiire surma.

Taimede vastupanuvõime kõrgetele temperatuuridele on erinev. Kõige kõrgemat temperatuuri taluvad mõningad rohevetikad ja bakterid, mis elavad palavates mineraalvee allikates (ca 70°). Kõrgematest taimedest omavad kõige suuremat vastupanuvõimet palavusele kaktused ja mitmesuguste paksulehelíste sugukondade esindajad, kannatades 50-60°. Kultuurtaimedest on soojalembesemad lõunamaa taimed nagu sorgo,riis, puuvillapõõsas, riitsinus jt.

Ainuke koht maapinnal, kus taimed ei võiks areneda liiga kõrge temperatuuri tõttu, on vulkaanide kaatrite ümbrus.

Ka kõrbede viljatus on seletatav mitte ülemääraselt kõrgete temperatuuridega, vaid vee puudusega. Kui vett on küllaldaselt, siis on taim võimeline transpireerimisega vähendama lehtede temperatuure.

Temperatuurid 35-40°, mis veel ei ületa taimede poolt talutavaid piire, võivad pikaajalisel mõjumisel osutuda taimedele siiski kahjulikuks. Kõige suurema tähtsusega on sel korral hingamise ja fotosünteesi vahekorra ebasoodsaks muutumine. Nimelt on fotosünteesil võrdlemisi madal temperatuuri optimum, hingamisel seevastu aga kõrge. Seepärast osutub kõrgete temperatuuride korral hingamisel kuluva orgaanilise aine hulk suuremaks fotosünteesil tekkiva aine hulgast. Selle tulemusena muutub taim süsivesikute poolest vaesemaks.

Kartuli juures põhjustab kõrge temperatuur mugulate kidumist. Kartuli mugulate moodustumise optimaalseks temperatuuriks on 17°C, millest kõrgemale mugula saak langeb. Mugulate kasv lakkab täielikult 26-29° juures. Et lõunas kartuli mugulate moodustumise periood ei langeks kokku suve kõrgete temperatuuridega, pannakse seal kartul maha suvel. Sel juhul toimub mugulate formeerumine madalate sügistemperatuuride juures, võimaldades saada tervema ja suurema saagi.

20. KSEROMORFSE STRUKTUURI FÜSIOLOOGILINE TÄHTSUS

Transpiratsiooni organid, millisteks enamikul taimedel on lehed, on küllaldaselt praktilised. Nende ehituses esineb küllalt suuri erinevusi sõltuvalt sellest, missugustes tingimustes nad kasvavad. Mitte ainult erinevate taimede lehed, vaid ka sama taime lehed erinevad sõltuvalt veevarustuse, valgustuse jt. tingimustest.

Uurides mõningate taimede lehti, tõestas Z a l e n s k i, et mitmesugusel kõrgusel asuvad lehed erinevad omavahel tunduvalt. Nende uurimiste tulemused said laia kuulsuse Zalenski seadusena, mille järgi päikeserikastel kohtadel olevate taimede anatoomiline ehitus kujutab endast nagu kauguse funktsiooni, mis lahutab neid juuresüsteemist. Mida kõrgemal varrel on leht, seda ilmekamalt on sellel väljendatud kseromorfne

struktuur, s.o. seda väiksemad on võrreldes madalamal asetsevate lehtedega oma mõõtmete poolest tema rakud, seda suurem on pinnaühikule langevate õhulõhede arv (iga õhulõhe on aga väiksem), juhtkimpude võrk ja karvakate on tihedam, epidermise rakud palju paksema kestaga ning võimsama vahakattega, sammaskude on tugevamini arenenud jne.

Niisuguse anatoomilise erinevusega on seotud ka füsioloogilised iseärasused. Nimelt on ülemised lehed alumistest suurema assimilatsioonivõimega ja intensiivsema transpiratsiooniga. Nad sisaldavad rohkem süsivesikuid ja valke. Nende rakkude mahla kontsentratsioon on kõrgem ning närbumisel imevad nad enestesse madalamate lehtede vee. Ülemiste lehtede õhulõhed jäävad ka veepuuduse korral palju kauemini avatuks, mispärast nende assimilatsioon ei katke nii kiiresti. Kui mesofüütidel kutikulaarne transpiratsioon moodustab poole kuni viiendiku stomatoorsest transpiratsioonist, siis kserofüütidel on see vaevalt 1/25. Selge, et mesofüütide õhulõhede sulgumisel väheneb transpiratsioon 2-5 korda, aga kserofüütidel 25 korda.

Need ülemiste lehtede erinevused on välja kutsutud sellega, et nad arenevad pidevalt halvenemas veevarustuse tingimustes. Viimane põhjustabki nende suurema osmootse rõhu ja imeva jõu, milline kaasneb suurema transpiratsiooni intensiivsusega jne. Kuna eespool loetletud tunnused on iseloomulikud paljudele kserofüütidele, siis niisugust lehtede ehitust nimetatakse kseromorfseks. Samasugune erinevus esineb ka sel juhul, kui meie võrdleme ühe ja sama perekonna erineva põuakindlusega liike.

Veel väne aega tagasi läheneti selle küsimuse lahendamisele liiga lihtsalt. Arvati, et põuakindluse põhitunnuseks peab olema taimede võime kulutada võimalikult väne vett. Järelikult peab põuakindlate taimede kõige kindlamaks füsioloogiliseks näitajaks olema madal transpiratsiooni intensiivsus. Seejuures aga lasti silmist hoopis see, et igasugune vee kaotuse vähenemine toob enesega kaasa ka fotosünteesi ja samuti mineraalainetega toitumise halvenemise.

M a k s i m o v i poolt läbiviidud paljude taimede

ökoloogiliste gruppide transpiratsiooni määramised näitasid, et kserofüütidel on suurem transpiratsiooni-intensiivsus kui mesofüütidel. Ainult sukulendidel on mesofüütidele lähedane või madalam transpiratsioon.

Erinevust kserofüütide ja mesofüütide vahel iseloomustab Maksimov järgmiselt. Põua suurenemisel suurendavad mesofüüdid algul tunduvalt transpiratsiooni. Kuid varsti vee juurdetulek ei kata vee kaotust ja õhulõhed sulguvad. Transpiratsioon langeb tunduvalt, assimilatsioon täielikult.

Alguses suureneb ka kseromorfse taime transpiratsioon. Aga kuna tema õhulõhed ei sulgu nii kergesti, kaotab ta mesofüüdist vett rohkem. Kuid kseromorfsele taimele pole see nii ohtlik ja ta assimileerib kauem. Tugeval veepuudusel sulguvad ka kserofüüdi õhulõhed ja järele jääb ainult kutikulaarne transpiratsioon. See on arenenud kutiikula tõttu väike.

Kuna kultuurtaimed kannatavad põuda mitte terve vegetatsiooniperioodi jooksul, vaid ainult lühemate või pikemate ajavahemike vältel, siis on põuakindlate taimede üheks tähtsamaks tunnuseks võime taluda ajutist kudede veevähesust võimalikult vähema saagi langusega. Nii näiteks avaldab T u m a n o v i andmetel pikaldane närtsimine vähest mõju põuakindla hirsi saagile, kuid surub järsult alla kaerasaagi.

Põuakindlad taimed ei sule oma õhulõhesid ka kõige kuivemal ajajärgul ja jätkavad assimilatsiooni. Ühenduses sellega näitas V a s s i l j e v, et vähemalt nisu kohta on üheks tähtsamaks põuakindluse tunnuseks õhulõhede ööpäevane käik. Nii põuakindlad Lõuna-Vene nisusordid hoiavad oma õhulõhed lahti terve päeva jooksul, kuna vähem põuakindlad Kanada nisusordid sulgevad oma õhulõhed varahommikul ja seepärast nälgivad ning annavad vähema saagi.

Võime taluda närbumist on arvatavasti ühenduses osmootselt aktiivsete ainete ja hüdrofiilsete kolloidide rohkusega põuakindlate taimede rakkudes. Puuduliku veevarustuse korral on põuakindlate nisusortide lehtede veesisaldus suurem kui mittekindlatel sortidel. Põuakindlad taimed säilitavad isegi küllaldase vee defitsiidi korral oma kudedes fermentide sün-

teetilise suuna, samal ajal kui vähem põuakindlatel taimedel saab kiiresti ülekaalu hüdrolüütiline suund. Põuakindlatel taimedel ei toimu ka nii kergesti muutusi protoplasma osmootsetes ja kolloid-keemilistes omadustes.

Taimede tundlikkus põua suhtes on kasvu kestel erinev. Perioode taimede arengus, mil nad on põua suhtes kõige tundlikumad, nimetatakse kriitilisteks. Kõige rohkem kahju toob põud nendele taime organitele ja kudedele, mis asuvad veepuuduse momendil embrüonaalses seisundis. Nii näiteks vähenevad kaeral, nisul ja teistel teraviljadel saagid tunduvalt siis, kui taimed kannatavad pikaldast veepuudust nende õieorganite tekkimise eel, s.o. võrsumise ja kõrsumise perioodil. Viljade valmimise ajal osutub põud juba pigem kasulikuks.

T u m a n o v i uurimised näitasid, et taimed, mis on üle elanud närtsimise, muutuvad pärast seda põuakindlamaks ja teine närtsimine avaldab neile juba nõrgemat mõju. Seega närtsimine karastab taimi põua vastu, analoogiliselt sellele, nagu madalate temperatuuride mõjul kujuneb taimede külmakindlus. Kuid närbutamiskatsetes vähenes ühtlasi põllukultuuride saak, sest esimene närtsimine vähendab kasvu ja assimilatsiooniaparaadi pinda. Et seda kasvu peatust vältida, selleks soovitab H e n k e l viia karastamine läbi seemnete idanemise algul, allutades kuivatamisele vaevalt idanema hakanud seemned. Henkeli andmete järgi annab selline külvieelne karastamine kuivades rajoonides tunduva saagi tõusu.

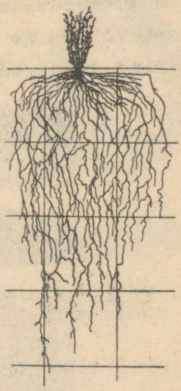
Š k o l n i k u viimaste aastate tööd näitasid, et kui külvise karastamine teostada mitte vees, vaid boorhappe nõrkades lahustes, siis taimede põuakindlus suureneb veel rohkem.

21. KUIVADES ASUKOHTADES KASVAVATE TAIMEDE VEEMAJANDUSE ISEÄRASUSED

Metsikute taimede hulgas on liike, mis on erakordselt suure põuakindlusega. Nad on sunnitud kohanema karmide tingimustega ning nendel leiame rohkesti võtteid ja teid selliseks kohastumiseks. Uurimised on näidanud, et vastavalt kasvukeskkonna mitmekesisusele, milledes toimus põuakindluse

kujunemine, on viimasel erinevate taimegruppide juures erinev füsioloogiline alus.

Ainult üks tunnus osutub ühiseks kserofüütidele - see on nende auramispinna väikesed mõõtmed, eriti aga maa-aluste osadega võrreldes (joon. 43). Seepärast on kserofüüdid enamikus rohttaimed või madalakasvulised põõsad, millede maa-alused osad ületavad oma ulatuse poolest maapealseid osi mitmekordselt.



Joon.43. Pujutaime maapealsete ja maa-aluste osade vahekord.

Kõiki anatoomilis-füsioloogilisi erinevusi, milliseid võime kohata põuaste asukohtade taimedel, võib ühendada nelja gruppi:

1) aktiivne vastupanu põuale parema veehankimise teel;

2) aktiivne vastupanu kuivamisele transpiratsiooni pidurdamise ja vett hoidvate jõudude suurendamise abil;

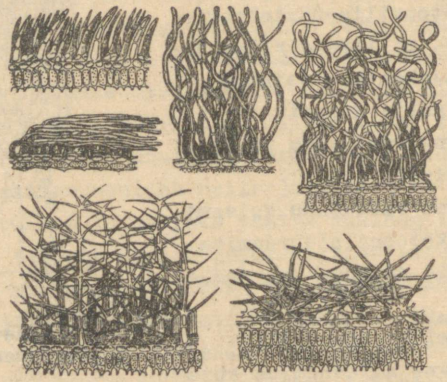
3) põgenemine põua eest;

4) passiivne allaandmine põuale. Siin märgitud iga grupi põhiline tunnus võib teise juures olla kõrvalise tähtsusega.

Esimesse gruppi kuuluvad taimed, milledel on võimas juuresüsteem ja intensiivne transpiratsioon. Selle grupi tüüpilisemaks esindajaks on kaamelirohi (Alhagi camelorum), mille maapealne osa on väike puhmake, kuid juur on 8-10 cm diameetriga ja vahest kuni 30 ning rohkem meetrilise pikkusega. Maa-alune mass ületab tuhandeid kordi maapealse massi. Siia kuuluvad veel stepilutsern, mõningad kõrvitsaliste sugukonna esindajad, nagu metsik arbuus jt., kultuurtaimedest aga lutsern. Nendele lähedased on steppides ja poolkõrbedes laialdaselt levinud pujude liigid. Neil taimedel on väikesed ja õrnad lehekesed, mis närbuvad kiiresti, kui niisugusel taimel oksake ära murda. Seda tüüpi taimede transpiratsioon o utub õige suureks, eriti päikesepaistel. Isegi väga kuivadel ja kuumadel päevadel hoiavad nad õhulõhed lahti ning as-

simileerivad energiliselt, kulutades samal ajal rohkesti vett. See energiline transpiratsioon võimaldab neil peale selle alandada tunduvalt oma lehtede temperatuuri, mis on väga tähtis palavas kõrbes. Kulutatud vesi asendatakse sügavamatest mulla kihtidest väga pika juurestiku abil ammutatud veega.

Õhukeselehelised kserofüüdid on sageli kaetud tiheda hõbedase või valge karvakattega; niisugused on pujud ja paljud teised stepirohud (joon. 44). Rikkalik karvakate võimal-



Joon.44. Põuastes tingimustes kasvavate taimede lehtede karvad.

dab neil vähendada märgatavalt transpiratsiooni päikese kiirte peegeldamisega, aga ka veeauru osakeste säilitamisega karvakeste kihis. Seda tüüpi iseloomustab ka rakumahla kõrge kontsentratsioon, mis võimaldab neil arendada määratu suurt imemisjõudu.

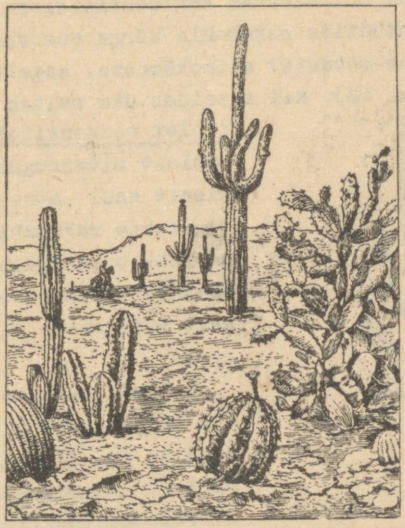
Aktiivne vastupanu põuale transpiratsiooni vähendamisega on võimalik: a) kaitsemoodustiste abil (kutiikula, vahakiht, karvad); b) auravate rakkude vett hoidvate jõudude suurendamisel; c) õhulõhede arvu vähendamisega; d) assimilatsioonipinna vähendamisega. Siia gruppi kuuluvad stepi kõrrelised, nagu Stipa, Aristida, mõned sarikõielised, nagu Eryngium jt. Eriti levinud on niisugused karedate lehtedega kserofüüdid kuivades Lõuna-Aafrika rajoonides, kus nende hulgas on väga palju kanarbikuliste sugukonna esindajaid. Neid taimi ise-

loomustab võime taluda pikaajalist närbumist. Sel ajal on nende lehed keerdunud torru, millesse jäävad ka õhulõhed (joon.45). Sellisel kujul nad säilitavad eneses viimased eluks vajalikud veejäljed. Peale selle on nad üsna tugeva juuresüsteemiga.

Väga omapärasteks kõrbetaimedeks on kaktused - jämedate ja lihakate vartega taimed. Nende lehed on kaotanud assimilatsioonifunktsiooni ning muutunud ogadeks (joon.46). Oma kuju tõttu on kaktustel suur maht ning väike pind. Nad sisaldavad suuri veetagavarasid, mida nad kulutavad väga aeglaselt. Need taimed võivad läbi saada mitu kuud ilma välise vee juurdetulekuta. Nende juurestik levib laiaulatuslikult muldkonna pinnakihtide kõikides suundades. Vihmaperioodil, mis esineb ka igas kõrbes, imevad nad kiiresti vett ning pumpavad selle



Joon.45. Stipa lehe torussekeerdumine.



Joon.46. Mitmesugused kaktuse liigid.

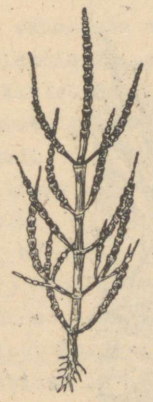
tüvesse. Kuival perioodil aga kuivavad nende peenemad ja imevad juureosad ning püsivad vaid jämedamad korkkoega kaetud juured. Kaktusi kattev marrasnahk on varustatud paksu kutiikulaga, milles on väga vähe õhulõhesid. Pealegi on need peaaegu alati suletud. Seepärast kaotavad kaktused palava ilmaga vähe vett, kuid ka CO_2 pääsemine taimesse on siin tugevasti takistatud. Seetõttu on nende kasv väga aeglane.

Kaktustele on lähedased veel teisedki lihakad taimed, milledel on lehed vee säilitamispaikadeks. Niisugused on näiteks aaloed ja agaaviad, meie taimedest mitmed kukeharja liigid, aga ka mägisibulad (joon.47). Need taimed kasvavad liival või kaljudel, kiviaedadel, katustel, kus õhuke mullakiht sageli läbi kuivab. Kõiki niisuguseid lihakaid taimi nimetatakse sukulentideks.



Joon.47. Mägisibul (Sempervirum).

Sukulentidele on väliselt lähedased halofüüdid, kuid erinevad tugevasti füsioloogiliselt. Halofüüdid on võimelised kasvama soolastunud muldadel, milledel on suur mullalahuse kontsentratsioon. See võime määratakse halofüütide rakumahla kõrge osmootse kontsentratsiooniga, mis on mõõdetav mitmekümnete, sageli sadade atmosfääridega (joon. 48). Nii sisaldab üks maltsa liikidest (Atriplex convertifolia) 7% rakumahlast mitmesuguseid sooli, peamiselt NaCl. Mõnedel halofüütidel tagatakse rakumahla kõrge osmootne rõhk orgaaniliste hapete, lahustuvate suhkrute jt. osmootselt aktiivsete ainete kogunemisega.



Joon.48. Soolarohi (Salicornia) - lihakas soolakutaim.

Peale päriskserofüütide leidub kõrbedes veel ebakserofüüte. Need on nn. efemeersed taimed, millede arenemine on erakordselt kiireloomuline. Kolme-nelja nädala jooksul jõuavad nad idaneda,

õitseda, moodustada valminud seemneid ja siis surra. Terve nende elutsükkel on kohandatud lühikesele niiskele perioodile, mis harilikult esineb kevadel. Ülejäänud osa aastast veedavad nad valminud seemnetena, mis ei karda mingisugust kuivamist.

Omapärase grupi moodustavad ka samblikud ja mullal asuvad vetikad. Nad võivad kuivada kuni õhukuiva olekuni, kaotamata eluvõimet. Niiskuse saabumisel hakkavad nad jälle kasvama.

Kolmas peatükk

FOTOSÜNTEES

Taime kuivainest moodustab 45% süsinik, kuid nagu hiljem näeme, puudub taime toitelahuste hulgas süsiniku allikas. Siit peame tegema järelduse, et taimed saavad süsinikku mitte mullast, vaid õhust. Õhus on CO_2 0,03% mahu järgi. Et õhu CO_2 on tingimata vajalik taimede toitumiseks, selle tõestamiseks piisab, kui asetame taime CO_2-st vabastatud ruumi, näit. klaaskupli alla, kuhu õhk pääseb ainult läbi CO_2 neelava naatronlubja (joon. 49). Sellises keskkonnas taime edaspidine kasv jääb seisma ja temas hakkavad ilmnema nälgimise tunnused. Mainitud nähtust võib märgata nii sel juhul, kui taime juured asetsevad süsinikühendite vabas toitelahuses kui ka sel korral, kui nad asetsevad huumuserikkas mullas. Viimasel juhul on tarvis kasutada abinõusid, mis takistavad bakterite elutegevuse tagajärjel mullast erituva CO_2 pääsemist klaaskupli alla. Selleks on tarvis asetada taime kõrvale nõuke KOH lahusega.



Joon.49. Taimekultuur CO_2 vabas õhkkonnas.

Nii vesikultuurid kui ka katsed taimede kasvatamisega CO_2-st vabastatud õhus, näitavad, et taimed katavad põhilise osa oma süsiniku vajadustest õhkkonnas leiduva CO_2 arvel.

Kaasaja vaate järgi võib orgaanilise aine süntees CO_2-st

toimuda: 1) roheliste taimede fotosünteesil, 2) bakteriaalsel fotosünteesil ja 3) kemosünteesil. Kõige täiuslikumateks nendest on roheliste taimede fotosüntees.

Fotosünteesi all mõistetakse valguse käes ja klorofülli osavõtul taimede kloroplastides toimuvat orgaaniliste ainete sünteesi anorgaanilistest ainetest - CO_2-st ja H_2O-st.

Hapniku eraldamine roheliste taimede poolt avastati inglise keemiku P r i e s t l e y (1771) poolt. See etendas tähtsat osa fotosünteesi tundmaõppimisel. Priestley pani tähele, et mündi oks, mis oli paigutatud klaaskupli alla, kus hiir oli lämbumas, mõne aja pärast parandas seda õhku sel määral, et hiir võis jälle vabalt elada. Hiljem pani ta tähele, et vetikad eraldavad kasvu vees hapnikumullikesi. Kasutades kaasaja terminoloogiat, võib öelda, et Priestley avastas taime gaaside vahetuse (hapniku eraldamine ja CO_2 neelamine). Kuid Priestley silmist libises ära fakt, et see protsess võib toimuda ainult valguse käes. Viimase fakti kindlaks tegemine kuulub hollandi arstile I n g e n h o u s z i l e (1779). Rohkearvuliste katsete varal veendus Ingenhousz selles, et taimed "parandavad" õhku ainult valguse käes. Õhku võivad "parandada" ainult taime rohelised osad. Kõik teised taime osad rikuvad õhku samuti nagu loomadki, sõltumata sellest, kas nad asuvad valguses või pimeduses.

Kohe pärast Ingenhouszi avastusi andis äveitsi õpetlane S e n e b i e r õige seletuse nimetatud gaaside vahetusele: neelates CO_2, saavad taimed orgaaniliste ainete sünteesiks vajaliku süsiniku. Senebier oli ka esimeseks teadlaseks, kes väljendas mõtte päikese energia kasutamisest taimede poolt.

A. 1804 tõestas prantsuse õpetlane S o u s s u r e, et fotosünteesiprotsessis omastatakse taimede poolt ka vee-elemente.

Alates möödunud sajandi 70.aastast, tegeles valguse osatähtsuse selgitamisega fotosünteesiprotsessis T i m i r j a z e v, pöörates erilist tähelepanu klorofülli omaduste uurimisele. Timirjazev näitas, et fotosüntees on mitte ainult süsiniku omastamise, vaid ka päikese energia omastamise protsess.

Timirjazevi klassikalised tööd fotosünteesi alal andsid tõuke fotosünteesi uurimisele Venemaal. Vene teadlased (Purjevitš, Tswett, Ivanovski, Richter, Ljubimenko, Kraševinnikov, Ivanov, Kostõtšev jt.) on uurinud mitmeid selle protsessi külgi.

Kaasajal uuritakse fotosünteesi edukalt Nõukogude Liidus (Terenin, Krasnovski, Nitšiporovitš, Godnev, Boitšenko jt.) aga samuti ka välismaal (Warburg, Calvin, Arnon jt.).

1. FOTOSÜNTEESI KOSMILINE TÄHTSUS

Oma põhiolemuselt on fotosüntees süsiniku omastamise protsess. Orgaaniliste ainete muundumise mitmekesisus määratakse sellega, et nende ehitusse kuulub tähelepanuväärsete omadustega element süsinik. Süsiniku tähtsamateks omadusteks on tema neljaväärsus ja võime hapnikuga ühinemisel kergesti hapenduda, vesinikuga ühinemisel sama kergesti taanduda. Süsiniku täieliku hapendumise produktiks on CO_2 (O=C=O). Metaanis on aga näiteks kõik neli süsiniku sidet küllastatud vesinikuaatomite poolt. Kuid nende kahe äärmuse vahel on suur hulk vahepealseid ühendeid, kus süsinikuaatom on samaaegselt ühinenud nii hapniku- kui ka vesinikuaatomitega.

Peale selle võivad süsinikuaatomid ühineda omavahel, moodustades sirgeid või hargnevaid ahelaid ja ka kinniseid ringe. Neis ühendeis võivad süsinikuaatomid esineda kõige erinevamates ühendites hapnikuga, millest sõltub orgaanilise aine hapendumise aste, või vesinikuga, millest sõltub taandumise aste. Reas orgaanilistes ainetes süsinikuaatomid ühinevad ka lämmastiku-, väävli- jt. aatomitega. Niiviisi kujuneb süsinik sadade tuhandete orgaaniliste ainete tekkimise lähteaineks. C-ühendite hapendumisel vabaneb energia, mis leiab kasutamist teistes protsessides või eraldub soojusena. Süsinikku sisaldavate orgaaniliste ühendite taandamine nõuab aga täiendavat energiat väljastpoolt.

Teatavasti kõik elavad organismid kasvavad, liiguvad ja

järelikult kulutavad energiat. Paljudel organismidel kulub veel rohkesti energiat teatava kehasoojuse säilitamiseks. Organismid hapendavad oma elutegevuseks vajaliku energia saamiseks hingamisprotsessis suuri orgaanilise aine koguseid (peamiselt suhkruid). Niiviisi hapendatakse hingamisel ja käärimisel, aga samuti ka orgaaniliste ainete taandatud süsiniku (süsi, nafta, põlevad gaasid, põlevkivi, turvas, puud jt.) kütteks kasutamisel maakeral igal aastal tohutud süsiniku- ja vesinikukogused, millest moodustuvad täielikult hapendunud ühendid (CO_2 ja H_2O).

On loomulik, et elu säilitamiseks maakeral on kulutatavat energiat ilmtingimata vaja pidevalt asendada uute energiavarudega. Selleks on vaja täielikult hapendatud produktidest CO_2-st ja H_2O-st sünteesi teel luua orgaanilisi aineid, et hapendatud süsinikku ja vesinikku pidevalt tagasi tuua suurde aine ja energia ringkäiku maakeral. Seda osa täidabki taimede fotosüntees. Protsessi olemus seisab selles, et päikese kiirgava valguse energia neeldumise tulemusena klorofülli terakestes lagundatakse vesi ja vabanev hapnik eraldatakse gaasilisel kujul: vabaneva vesiniku aatomid sisestatakse aga CO_2-molekulidesse. Toimub taandumine ja nii moodustuvadki orgaanilised ained, milledes klorofülli poolt neelatud valguse energia säilitatakse keemiliste elementide vahelistes sidemetes.

Selleks, et sünteesida teisi energiarikkaid orgaanilisi aineid ning tagada füsioloogiliste protsesside käik, kasutatakse organismis päikese vangistatud energiat.

Rohelised taimed, mis katavad meie planeedi pealispinda, on juba miljonite aastate kestel olnud fotosünteesiprotsessi teostajad. Möödunud geoloogiliste ajastute fotosünteetilise tegevuse produktid muutusid miljonite aastate jooksul ja nüüd meie leiame neid maapõues kivisöe, nafta, põlevate gaaside jne. kujul.

Orgaaniliste ainete sünteesi näol loovad rohelised taimed ka praegu maakeral tohutuid energiavarusid. Üldine taimede poolt assimileeritud süsiniku hulk ulatub ligemale 175 miljardi tonnini aastas, millest 1/8 langeb maismaataimede arvele. Ülejäänud osa langeb ookeanide ja merede arvele. Ül-

dine orgaanilise aine produktsioon moodustab 450 miljardit tonni aastas. Mitte vähem tähtis pole see, et taimed eraldavad atmosfääri ligi 400 miljardit tonni vaba hapnikku aastas. Meie planeedi vaba hapnik, mis võimaldab hingamist (järelikult ka elu) ja põlemist (selleta oleks tööstuslik tootmine võimatu) on pikaaegse roheliste taimede poolt sooritatava fotosünteesi tulemus.

Fotosüntees on üheks peamiseks jõuks, mis põhjustab energia, süsiniku, vesiniku ja hapniku ringkäigu looduses ja tõmbab sellesse ringkäiku kaasa ka niisuguseid eluks vajalikke aineid, nagu lämmastik, fosfor, väävel jt., samuti päikeselt kiirguva energia.

Selline on fotosünteesi kosmiline tähtsus, mis sai esimesena selgeks tänu T i m i r j a z e v i töödele.

Timirjazevi järgi on klorofüll selleks fookuseks, selleks punktiks maailmaruumis, kus päikese kiir muutub kogu maakera elu aluseks. Fotosüntees on kogu maailma heterotroofsete organismide toidu ja tööstuse orgaanilise tooraine allikaks.

Võime fotosünteesi teostamiseks on omane ainult roheliste taimedele ja on koondunud põhiliselt viimase lehtedesse: "Kõik orgaanilised ained", kirjutab Timirjazev, "kus nad ka ei esineks - taimedes, loomades või inimeses - läksid läbi lehtede, tekkisid lehes... Väljaspool lehte, õigemini väljaspool klorofülli tera, ei eksisteeri looduses laboratooriumi, kus töötatakse välja orgaanilisi aineid. Kõikides teistes organites või organismides see muutub, moodustub ümber, ainult siin ta moodustub uuesti anorgaanilisest."

Roheline taim toidab kogu ülejäänud taime- ja loomariiki, mis ei oma rohelist värvi. Roheline taim toidab, katab ja soojendab ka inimesi. 90-95% taimekasvatuse toodangust moodustub fotosünteesi tagajärjel. Ümmarguselt 96% sellest energiast, mida inimene saab toiduga ja kasutab tehnikas ning igapäevases elus, saadakse möödunud aegadel toimunud fotosünteesi tulemusena varutud ainetest (kivisüsi, nafta, gaasid, põlevkivi, turvas) või kaasajal moodustuvatest ainetest. Kõik need ained kujutavad endast päikese kiirguse energia

varusid taimede poolt seotud ja ümbermuudetud kujul.

Fotosünteesi käigu tundmine võimaldab bioloogidel, keemikutel ja füüsikutel leida uusi teid ja viise taimede saagikuse mõjustamiseks, aga samuti ka mitmesuguste orgaaniliste ainete tööstuslikuks sünteesiks ja energeetika probleemide lahendamiseks. Seepärast on fotosünteesi füsioloogiliste, keemiliste ja füüsikaliste omaduste tundmaõppimine peale teadusliku tähtsuse ka suure praktilise väärtusega. Kõik see teeb fotosünteesi üheks tähtsamaks ja huvitavamaks probleemiks kaasaja loodusteaduse valdkonnas.

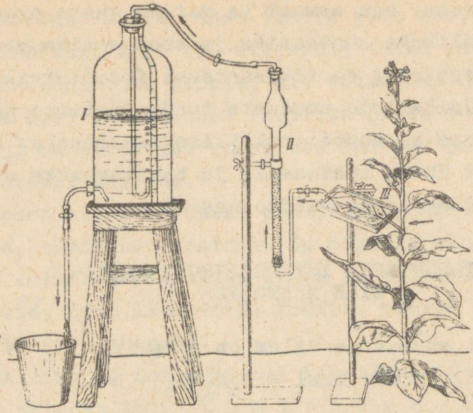
2. FOTOSÜNTEESI INTENSIIVSUSE MÄÄRAMISE MEETODID

Fotosünteesi summaarne valem on järgmine:

$$6CO_2 + 6H_2O + 674 \text{ kcal} = C_6H_{12}O_6 + 6O_2$$

Seega fotosünteesil toimuvad muutused õhu CO_2 ja O_2 sisalduses, taime orgaanilise aine ja energia hulgas. Kuna kõiki neid muutusi pole ühesuguselt kerge määrata, siis fotosünteesi intensiivsust määratakse harilikult:
1) seotud CO_2 hulga arvestamisega, 2) eralduva O_2 hulga arvestamisega ja 3) moodustunud orgaanilise aine hulga järgi.

1. Otseseks fotosünteesil seotava CO_2 arvestamiseks kasutatakse meetodit, mis oma üldskeemilt on lähedane transpiratsiooni arvestamisele veeaurude sidumise abil neelajate poolt. Fotosünteesi määramise aparaat koosneb kolmest osast (joon.50): 1) kambrist võsu või lehe jaoks, 2) CO_2 neelajast ja 3) aspiraatorist. Kamber koosneb harilikult klaasist, kahe avausega vastupidistes otstes. Üks avaus on õhu juurdevooluks, kuna teine on ühendatud neelajaga. Neelaja täidetakse alusega (barüütvedelik), ühendatakse kambriga ja aspiraatoriga. Aspiraator tekitab ühekülgse õhuvoolu kambrist aspiraatorisse. Neelaja tähtsus seisneb selle CO_2 hulga kindlakstegemises, milline jäi kambri õhku taimest järele. See CO_2 hulk tehakse kindlaks barüütvee tiitrimisel happega. Paraleelselt sellega lastakse sama palju õhku läbi uue neelaja. Selle võtte abil määratakse harilikus õhus olev CO_2 hulk. Esimese ja teise määramise vaheline erinevus annab CO_2 hulga, mis on kasutatud fotosünteesiks. Tulemus väljendatakse CO_2 hulga kaudu milligrammides lehe pinna või klaaluühiku kohta 1 tunnis. Selle meetodi paremus seisneb selles, et klaaskambrit võib asetada lehtedele või tervetele okstele ilma neid elava taime küljest eraldamata, s.o. viia uurimised läbi looduslikes tingimustes.
Selle meetodi rohkem täiuslikumad modifikatsioonid on:
a) konduktomeetriline meetod - siin aluse poolt neela-



Joon. 50. Fotosünteesi intensiivsuse määramine seotava CO_2 hulga järgi. I aspiraator, II - neelaja, III = kamber.

tud CO_2 hulk tehakse kindlaks elektromeetriliselt leelislahuse elektrijuhtivuse muutuse järgi;

b) infrapunase spektromeetria meetod - siin juhitakse taime lehe ümbruses viibinud õhk läbi kambri, kuhu juhitakse ka infrapunaste kiirte kimp. CO_2 neelab hästi neid kiiri. Kiirte neeldumine tehakse kindlaks fotoelemendiga. CO_2 neeldumise järgi otsustatakse fotosünteesi intensiivsuse üle.

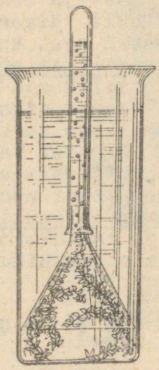
Need mõlemad meetodid registreerivad automaatselt fotosünteesi käigu igal soovitaval ajal.

Rida meetodeid põhineb CO_2 sisalduse kindlakstegemisel suletud kolbides. CO_2 sisaldus kolbides enne ja pärast katset tehakse kindlaks kas alusega (Ivanovi meetod) või vähese hulga puhverlahuse pH muutuse järgi (Zelleri meetod).

2. Terve rida meetodeid põhineb sellel, et taim toitumisel CO_2-ga ei piirdu ainult CO_2 neelamisega ümbritsevast õhkkonnast, vaid neeldunud CO_2 asemele eritavad taimed õhkkonda ekvivalentse hulga O_2.

O_2 eraldumist võib määrata mitmel viisil. Kõige lihtsam on kasutada taimi, mis on paigutatud CO_2-ga rikastatud vette. Paigutades niisugused taimed küllalt heleda valguse (päikese- või elektrivalgus) kätte, näeme, et taimede pindadele hakkavad ilmuma gaasimullikesed. Kui koguda need mullikesed lehtri abil katseklaasi või eudiomeetrisse, siis pole raske veenduda, et see gaas on tõesti hapnik. Selleks on tarvis viia katseklaasi hõõguv tikk. Katset on sobivam teostada veetaimedega. Väga näitlikult kulgeb katse vesikatku (Elodea canadensis) äralõigatud ja lõikepindadega ülespidi pööratud oksakestega (joon. 51). Valguse käes eritub lõikepinnalt rakkude

vahekäikudest suure korrapärasusega üks mullike teise järele. Loendades minuti vältel eritunud mullikeste arvu, võib jälgida fotosünteesi intensiivsust. Mullikeste loendamise meetod pole päris täpne, sest et eritunud hapnikuga segunevad difusiooni mõjul teised vees lahustunud gaasid (lämmastik, CO_2). Täpsete andmete saamiseks kasutatakse kindla veemahu tiitrimist hapnikku siduvate ainetega.



Joon.51. Veetaimede poolt valguses eraldatava hapniku kogumine.

3. Fotosünteesi intensiivsust võib arvestada ka fotosünteesil tekkinud orgaaniliste ainete hulga järgi. See mõnevõrra kaudne, kuid siiski väga tähtis fotosünteesi intensiivsuse määramise viis on Sachsi lehepoolmete meetod. See meetod põhineb sellel, et assimilatsiooniproduktide kuhjumise tagajärjel muutub leht raskemaks, ja seda kaalu suurenemist võib määrata täpsete analüütiliste- või torsioonkaalude abil. Kaaluda on parem mitte värskeid, vaid kuivanud lehti, sest et värskes lehes on veehulga kõikumised suured ja see maskeerib kuivaine hulga muutusi. Katseks valitakse võimalikult sümmeetrilise ehitusega leht ja lõigatakse see algul pearoodumööda pooleks. Siis võetakse lehe ühest poolest korgi puuriga kindla suurusega tükid, kuivatatakse ja kaalutakse. Jagades kaalu lehetüki pinna suurusega, leitakse esialgne lehepinna ühiku kuivkaal. Pearooga ühendusse jäänud teine pool asetatakse valguse kätte ning peale mõne tunni kestnud eksposítsiooni möödumist määratakse eelmisega analoogiliselt tema pinnaühiku kuivkaal. Viimase ja esimese lehepoole pinnaühiku kaalude vahe näitab kuivaine juurdekasvu fotosünteesil.

S a c h s i enda poolt selle meetodiga teostatud määramised näitasid, et päevalille leht sünteesib heledas valguses 1 tunni jooksul 1 m^2 lehepinna kohta ca 0,9 g kuivainet, kõrvitsaleht 0,7 g, rabarberileht ca 0,6 g. Tegelikult peaksid aga assimilatsiooniarvud olema märksa suuremad, sest selle protsessiga toimuvad lehes samaaegselt veel vastupidised protsessid, assimilaatide äravool ja hingamine. Nende arvestamiseks kaetakse täiesti samasugune leht katseajaks valgust läbilaskmatu paberiga ja arvestatakse kuivaine kahanemine katseaja jooksul. Selline parandus lisatakse fotosünteesile juurde.

S a c h s i määramise järgi tekkis fotosünteesil 1 tunni jooksul 1 m^2 lehepinna kohta päevalillel 1,7-1,9 g ja kõrvitsal 1,5 g kuivainet. Hilisemad määramised on andnud analoogilisi tulemusi. Keskmiselt tekib taimes suvepäeval fotosünteesis 1 tunni jooksul 1 m^2 lehepinna kohta 1 g kuivainet.

Fotosünteesi arvestamiseks on veel rida meetodeid, milledest mõned on isegi käsitletuist täpsemad. Kuid nad nõuavad ka keerulist aparatuuri ja on raskesti kasutatavad põllutingimustes. Üks sellistest meetoditest on Warburgi manomeetriline meetod. See põhineb suletud süsteemi rõhu muutusel, mida põhjustab fotosünteesil eralduv O_2 või neelatav CO_2. Selle meetodi puuduseks on, et määramised tuleb teostada künstlikes valguse- ja temperatuuritingimustes. Ka on katsed teostatavad ainult väikestel taimekudedel.

Viimasel ajal hakatakse fotosünteesi intensiivsust määrama radioaktiivse süsiniku neeldumise järgi. See meetod on eriti väärtuslik sel juhul, kui üheaegselt fotosünteesi intensiivsusega soovitakse määrata tekkinud produkte või assimilaatide liikumise kiirust, suunda ja lokalisatsiooni taimes.

Kuna paljudel taimedel on fotosünteesi produktiks tärklis, siis võib seda avastada ka joodiproovi abil.

Fotosünteesi põhiliseks kvantitatiivseks näitajaks on fotosünteesi intensiivsus, mille all mõistatakse CO_2(O_2) mg hulka, mida neelatakse (eraldatakse) 1 tunni jooksul fotosünteesiva pinnaühiku poolt.

LEHT KUI FOTOSÜNTEESI ORGAN

3. LEHE KUI FOTOSÜNTEESI ORGANI EHITUS

Fotosünteesiprotsess toimub kloroplastides ja selleks, et CO_2 võiks olla materjaliks süsivesikute sünteesil, peab ta olema neelatud klorofülli sisaldavate rakkude poolt. Need rakud, mis moodustavad lehe mesofülli, ei ulatu otseselt välisõhu kätte, sest leht on pealt ja alt kaetud epidermisega. Epidermises kloroplastid puuduvad ja välisseinad on kaetud gaasidele väga raskesti läbitava vahataolise kutiikulaga. Peamiseks, kuid mitte ainukeseks teeks, mida mööda CO_2 pääseb lehe sisemusse, on õhulõhed - epidermises asuvad väga väikesed, kuid rohkearvulised avakesed. Nendest oli juttu juba veemajanduse osas.

Õhulõhede erakordselt suures tähtsuses leherakkude CO_2-ga varustamisel võib veenduda järgmise lihtsa katse abil. Vaseliiniga määritakse õhulõhed teataval kindlal lehepinna osal kinni ja pärast seda asetatakse leht valguse kätte. Teatava aja möödudes töödeldakse seda lehte piiritusega (muudab lehe värvituks) ja hiljem joodilahusega. Selgub, et leht muutub siniseks ainult nendes piirkondades, kus õhulõhed olid

jäetud lahtiseks (joon. 52).

Taimede õhulõhede aparaat on väga huvitav oma ehituselt ja tegevuse mehhanismilt. Õhulõhe võib avaneda ja sulguda sõltuvalt veerežiimist ja valguse ning temperatuuri tingimuste muutustest. Sulgunutena võivad õhulõhed peaaegu täielikult peatada nii gaasivahetuse väliskeskkonnaga kui ka transpiratsiooni ja fotosünteesi.



Joon.52. Õhulõhede kinnimäärimise mõju tärklise tekkimisele.

Kuigi õhulõhede üldpind moodustab isegi nende pilude täieliku avanemise korral väga väikese osa tervest lehepinnast, võisid siiski B r o w n ja E s c o m b e tõestada, et rohkearvuliste väikeste õhulõhede avadega läbistatud epidermis takistab CO_2 difusiooni palju vähemal määral, kui seda oleks võinud arvata. Nii ühes katses, mis korraldati lõunamail tavalise pargipuu Catalpa lehega, panid nad tähele, et leht neelas 1 cm^2 lehepinna kohta 0,07 cm^3 CO_2 1 tunni jooksul. Pindvõrdne leeline neelas samal ajal aga 0,12–0,15 cm^3 CO_2-te, s.o. kõigest kaks korda rohkem. Seejuures kuulub lehepinnast õhulõhe avadele ainult 1%, kuna ülejäänud 99% moodustab läbitungimatu kutiikula.

Seda paradoksaalset fakti seletatakse gaaside difusiooni erinevusega läbi pisiavade. Nimelt S t e f a n i seaduse järgi on difusiooni kiirus läbi mitmesuguse suurusega avade ainult suurte avade puhul võrdeline nende pindaladega, kuna aga väikeste avade puhul toimub gaaside difusioon võrdeliselt nende diameetriga.

Kõik suhted taime õhulõhede avade suuruse ja nende hulga vahel pinnaühikul on niisugused, et avatud seisundis õhulõhede avad tagavad gaaside difusiooni kiiruse lehe kudedesse (CO_2 fotosünteesil, O_2 hingamisel) või lehe kudedest väljumise (veeaurud transpiratsioonil, hapnik fotosünteesil ja CO_2 hingamisel) peaaegu sellise kiirusega, nagu toimuks see avatud pinna puhul. W i l l s t ä t t e r i l õnnestus tõesta-

da, et niiskusega küllastatud õhkkonnas (kaitseb lehe kuivamist) kulgeb fotosüntees sama kiiresti nii terves lehes kui ka lehes, mille alumiselt pinnalt oli epidermis eraldatud. Järelikult lahtiste õhulõhedega epidermis ei ole tõsiseks takistuseks CO_2 pääsemisel taime kudedesse.

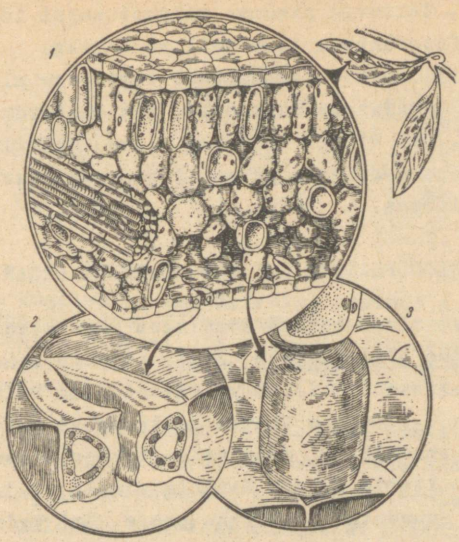
Intensiivse kasvu ajal omastavad põllukultuurid 1 ha kohta päeva jooksul 250–500, isegi kuni 1000 kg või 125–500 m^2 CO_2. See CO_2 hulk võib olla omastatud ainult suure assimilatsioonipinna tõttu. 1 ha põllukultuuride lehepind ulatub 2–4, aga metsades isegi 6–7 hektarini, kuna lehtede üldpind, arvestades ülemist ja alumist pinda, on kaks korda suurem. Õhulõhed paiknevad harilikult lehe mõlemal poolel, eriti rohttaimedel. Puudel ja varjutaimedel asetsevad aga õhulõhed kõige sagedamini ainult lehtede alumisel pinnal.

Kuid faktiline lehe kokkupuute pind õhuga on veelgi suurem. Nagu teada, asetseb enamail juhtudel lehe ülemisel küljel sammaskude tihedalt üksteise kõrval asetsevate rakkudena. Need rakud on välja venitatud ja asetsevad perpendikulaarselt lehepinnaga. Nad on rikkad kloroplastidest, mispärast sammaskudet tuleb vaadelda kui peamist assimilatsioonikudet. Alumise epidermise ligidal asetseb kobekude hõredalt asetsevate rakkudena. Nende vahel on suured vaheruumid, mis oma mõõtmeilt ületavad sageli rakke endid. Rakkudevaheline ruum moodustab 15–24% lehe üldmahust. Kobekoe rakud sisaldavad palju vähem kloroplaste ja assimilatsioon kulgeb nendes tunduvalt nõrgemini (joon. 53). Üldisema käsitluse järgi on see kude kohanenud spetsiaalselt lehe gaasivahetuse kergendamiseks.

Rakkude üldine pind, mis võib siduda CO_2 on keskmiselt 7–10 korda suurem lehe pindalast, moodustades 1 ha külvipinna kohta 20–70 ha. Sellise rakkude üldpinna suurusega toimubki tegelikult CO_2 sidumine.

S c h r ö d e r i arvutuste järgi ületab üldine kloroplastide pindala, mis neelab CO_2, pöökpuul ca 200 korda selle lehtede pinnad ja 100-aastase pöökpuu kloroplastide üldine pindala ulatub kõikides lehtedes kokku ligikaudu 2 hektarini. Seega taime leht kujutab endast organit, mis on

väga hästi kohanenud suure kokkupuute pinna tõttu gaasivahetuseks välisõhuga. Niisugune hiigelsuur neeldumispind on fo-



Joon.53. Taime lehe ristlõik. 1 – ristlõik. Näha ülemine ja alumine epidermis, sammaskude, kobekude ja juhtsooned; 2 – õhulõhe; 3 – parenhüümi rakk kloroplastidega.

tosünteesil väga vajalik, kuna taimel tuleb ammutada tarvilik CO_2 õhust, mis sisaldab seda kõigest 0,5 mg/l-s (mahu järgi 0,03%).

Suur gaasivahetus on kasulik fotosünteesiks, kuid on tihti kahjulik veerežiimile. Siin tuleb taimele appi võime sulgeda õhulõhed, mis katkestab transpiratsiooni (näit.keskpäeval), kuid see takistab ka fotosünteesi. Öösel, kui fotosünteesi ei toimu, on õhulõhed suletud, vähendades vee auramist ja võibolla säilib sel juhul fotosünteesiks ka kudede hingamisel erituv CO_2.

Et mitte kutsuda esile õhulõhede sulgumist, on vee kao täiendamiseks leht tihedalt läbistatud vett toovate juhtkimpudega, mis lehe varre kaudu on ühenduses varre ja juurte vett juhtivate kudedega. Samad juhtkimbud hoolitsevad ka pideva assimilatsioonisaaduste äravoolu eest lehes. See on aga

aarmiselt tantis selleks, et fotosuntees võiks katkestamatult toimuda. Katsed näitavad, et lehed, mis on taime küljest eraldatud ja mis ei saa seepärast endast fotosünteesi produkte välja juhtida, täituvad pikemal valgustusajal lõpuks assimilaatidest ja fotosüntees jääb neil aeglaseks.

Assimilatsioonikoe sammasrakud tuginevad alumiste otstega erilistele kogujatele rakkudele, mis omakorda ühinevad juhtkimpudega. Sel viisil toimubki pidev assimilaatide vool mesofüllist leheroodudesse ja sealt kasvavatesse osadesse või tagavaramahutitesse.

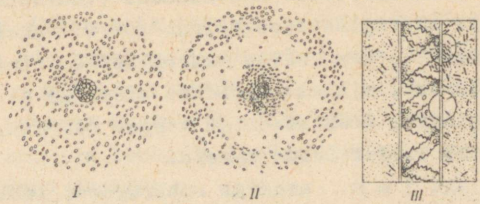
4. KLOROPLASTID KUI FOTOSÜNTEESI ORGANID

CO_2 sarnastmine toimub kindlates raku osades, nimelt selle rohelistes plastiidides. Selle asjaolu kaudseks tõendiks on fakt, et ainult taime rohelised osad võivad neelata CO_2 ja eritada O_2. Otsese tõendi selle kohta sai E n g e l m a n n väga tundliku O_2 avastamise bakteriaalse meetodi abil. Paljud bakterid võivad liikuda ainult O_2 juuresolekul. Need bakterid suunduvad O_2 allika poole. Kui vedeliku tilgakesse, kus elavad niisugused bakterid, paigutada ainurakne vetikas ning valgustada preparaati, siis kogunevad kõik bakterid vetika kui O_2 allika ümber. Muidugi katteklaasi servad peavad olema määritud vaseliiniga, et takistada O_2 difusiooni väliskeskkonnast. Kruvivetika (Spirogyra) puhul kogunevad bakterid valgustamisel ainult nendele rakukesta pindadele kus raku siseküljelt ulatuvad vastu kloroplasti spiraalid (joon. 54).

Kloroplastidel on rakus liikumisvõime, mis sõltub valgusest. Hajutatud valguses võtavad kloroplastid asendi, mis võimaldab neil kõige paremini kasutada valguse energiat, s.o. nad asuvad raku seintele, mis on risti valguse suunale. Otsesel päikese kiirte mõjul liiguvad kloroplastid raku seintele, mis on risti lehe pinnaga (joon. 55).

Kloroplastid koosnevad kahest peamisest algosast - rohelisest värvainest, klorofüllist, mida on kerge eraldada piirituse abil, ning värvusetust plasmaatilisest alusest, nn.

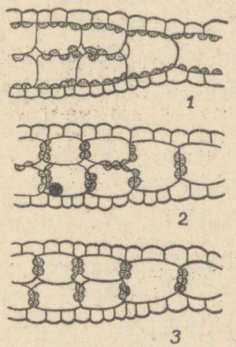
stroomast.



Joon.54. Engelmanni bakteriaalne meetod: I - rohevetika rakud pimedas; II - sama preparaat pärast lühiajalist valgustamist; III - kruvivetika rakud, mis on valgustatud kahe ümmarguse augu kaudu; bakterid on kogunenud ainult klorofülli lindi kohale.

Klorofüll on koondunud väikestesse ümarikesse või ketakujulistesse granulitesse, mis asetsevad kloroplasti stroomas. Assimilatsiooniprotsessi edukaks kulgemiseks on kindlasti tarvilik mõlemate rohelise plastiidi koostisosade - stroома ja klorofülli koostöö. See nähtub kasvõi sellest, et klorofülli mitmesuguste ainete - piirituse, bensiini, atsetooni jne.lahustes pole senini veel mittemingisugustes tingimustes korda läinud tähele panna CO_2 taandumist.

Nagu hiljem näeme, on klorofülli ülesandeks valguse energia neelamine ja selle üleviimine CO_2 taandamise protsessile. Peale selle võtab klorofüll fotosünteesiprotsessist osa keemiliselt. Strooma on selleks plasmaatiliseks aluseks, milles on asetatud klorofülli osakesed. Strooma on ka nende redoksfermentide kandjaks, mis võtavad osa fotosünteesi keerulistest reaktsioonidest.



Joon.55. Valguse mõju kloroplastide asetusele rakus: 1 - kloroplastide asetus hajutatud valguses; 2 - plastiidide asetus pimeduses; 3 - plastiidide asetus tugevas päikese valguses.

Põhiline kloroplastide mass koosneb valkudest, lipoididest, pigmentidest ja mineraalsooladest. Valgu hulk kõigub 30–45% piirides kloroplasti kuivkaalust (tsütoplasmas 80–95%). Lipoidide hulk kloroplastides kõigub 20–40% vahel, arvestatuna kuivkaalu kohta. Ses suhtes kloroplastid erinevad tunduvalt tsütoplasmast, milles lipoidide sisaldus ei ületa 2–3%. Ligi pool lipoidide fraktsioonist langeb rasvade, 20% steroolide ja ligi 5% fosfatiidide arvele.

S i s s a k j a n avastas suhkrupeedi lehtede ja juurte plastiidides tunduvad nukleiinhapete hulgad, kusjuures koos ribonukleiinhapetega on tõestatud ka desoksüribonukleiinhapete olemasolu.

Vee sisaldus kloroplastides on 75% ümber. Ligi 10–12% plastiidide kuivkaalust langeb mitmesuguste varuainete (süsivesikud jt.) ja ligi 10% mineraalainete arvele. Kloroplastid on üldiselt vaesed mineraalelementide poolest, kuid samal ajal on nendest mõnede sisaldus väga kõrge. Nii on nendes koondunud ligemale 80% kogu lehtede kudede rauast, kuni 65–70% tsingist ja ligemale 50% vasest.

Kuna fotosünteesi kosmiline tähtsus (päikese kiirte energia vangistamine ja selle muutmine kõrgmolekulaarsete ühendite keemiliseks energiaks) on seotud kõigepealt klorofülli sisaldavate kloroplastide olemasoluga taimes, siis on viimaste erakordselt suur tähtsus silmanähtav. Seepärast ei tule imestada, et just plastiidides leiame suure arvu füsioloogiliselt aktiivsete ainete kõige keerulisema kompleksi. Nii näiteks on plastiidides kontsentreerunud kõik rasvades lahustuvad vitamiinid – A (provitamiini karotiini näol), D (provitamiini ergosteroolina), E,K, tunduv hulk vees lahustuvaid vitamiine – B_1, B_2, C ja niisugused tähtsad orgaanilised ained, nagu steroolid, letsitiinid jt.

Plastiidid ei ole mitte ainult valkude, lipoidide, mineraalelementide, pigmentide ja vitamiinide mahutiteks, vaid siin sisalduvad ka raku põhilised biokatalüsaatorid – fermendid, sealhulgas ka rauda ja vaske sisaldavad redoksfermendid. Siin esinevad fosforilaasid, proteaasid, mitmesugused dehüdraasid, polüfenooloksüdaas, tsütokroomoksüdaas, fosforglüko-

mutaas jne. Nendest suurem osa asetseb tugevalt adsorbeeritud olekus.

Varasemate tööde järgi on tärklise sünteesi tsentrumiks plastiidid. Hilisemate töödega on tõestatud, et peale plastiidide on adsorptsiooniomadused ka veel väiksematel raku organoididel - mitokondriumidel. Peale selle leiti, et tärklis moodustub vahetus kontaktis mitte ainult kloroplastidega, vaid ka kromo- ja leukoplastidega, näiteks kartuli mugulates ja puu taimede juurtes.

Hilisemad tööd lubasid konstateerida, et mitte ainult tärklis, vaid ka valkained ja rasvad moodustuvad plastiidide pinnal või vahetus kontaktis plastiididega.

Seega on jõutud järeldusele, et biokeemilised protsessid ei esine rakus hajutatult, vaid on koondunud kindlatesse tsentritesse, milledeks enamikul juhtudel on plastiidid.

5. PIGMENTIDE SEISUND PLASTIIDIDES

Fotosünteetilise aparaadi tähtsaks iseärasuseks on selle keeruline struktuur ja ruumiline organisatsioon. Varem rääkisime sellest, et suure hulga bioloogiliselt aktiivsete ainete tõttu on kloroplastidel kõrge biokeemiline aktiivsus. Ühe päeva jooksul moodustavad kloroplastid sama palju orgaanilist ainet, kui nad kaaluvad. Seega kujutavad kloroplastid erakordselt intensiivselt töötavat "keemilist laboratooriumi". Kuid keeruliste biokeemiliste protsesside toimumiseks ei ole küllaldane ainult bioloogiliselt aktiivsete ainete olemasolu. Intensiivseks ja täpselt kulgevaks tööks on tarvis veel nende komponentide täpselt kooskõlastatud ruumiline organisatsioon.

Nii nagu keerulise automootori töö ei sõltu ainult selle põhiosa - silindrite tööst, vaid ka paljude abimehhanismide (küttesegu etteandmisest, kõrgepinge sädemest jpt.) tööst, nii ka fotosünteesi protsess on paljude süsteemide koostöö tulemuseks. See saavutatakse mitte ainult reaktsioonide täpse kooskõlastusega ajas, vaid ka nende ruumilise lokalisatsiooniga, s.o. fotosünteesi aparaadi teatud struktuuriga.

Ja tõesti isegi mikroskoopiline kloroplastide uurimine

näitab, et nad ei kujuta endast üksikute komponentide ühetaolist homogeenset segu: läbipaistvas kloroplasti stroomas asetsevad väikesed terakesed - granulid -, milledes on koondunud pigmendid, klorofüll ja karotinoidid. Kuid ka granulid ise pole homogeense koostisega. Nad on kihilise struktuuriga.

Paljud orgaanilised ained (suhkrud, tärklis, valgud) on hüdrofiilsed, teised (lipoidid, rasvhapped) - lipofiilsed. Pigmentidest on lipofiilseteks karotinoidid. Klorofülli fütooli osa on lipofiilne, porfüriinrõngas - hüdrofiilne. Paljud faktid räägivad sellest, et kloroplastide granuli kihilises ehituses vahelduvad lipofiilsed kihid hüdrofiilsetega. Granulite kihiline struktuur on tõestatud, kuid valkude, lipoidide ja pigmentide asetus nendes pole veel selge.

Kloroplastide heterogeensusega on seotud biokeemilise aktiivsuse lokaalsus. Näiteks $AgNO_3$ annab taandudes musta metallilise hõbeda ja sisseviiduna rakku on need kohad, kus selline taandumine on toimunud, mikroskoobis (eriti elektronmikroskoobis) mustad. Sellise metoodikaga on tõestatud,et hõbeda taandamine kloroplastides ei toimu valguse käes kogu kloroplastide ulatuses ühtlaselt, vaid lokaalselt. Seega erinevates kloroplasti osades on erinev redokspotentsiaal.

Kaua aega arvati, et klorofüll on rohelistes plastiidides samal kujul, nagu me teda uurime. Kuid paljud uurijad, eriti T s w e t t ja L j u b i m e n k o, osutasid sellele, et elavas plastiidis peab klorofüll olema seotud valkudega kloroglobiiniks, sarnaselt sellega, kuidas vere värvaine - hemiin - on seotud valkainega ühtseks värviliseks valguks hemoglobiiniks.

Klorofülli seosele valguga elavas rakus osutab see fakt, et kuivatatud lehtedest ei saa seda eraldada tema jaoks niisuguste harilike lahustitega nagu bensiin, petrooleum ja piiritus. Alles pärast väikese veehulga lisamist hakkab klorofüll eralduma kuivast lehest piiritusega ja pärast seda võib piiritusest kergesti üle viia bensiini. Seda nähtust tõlgitsetakse niimoodi, et vee juuresolekul toimub valgu klorofülli ühendi hüdrolüütiline lagunemine ja valgust eraldatud pigment muutub lahustuvaks piirituses ja bensiinis.

Uurides Aspidistra klorofülli ekstrakti vesilahuseid, nägi L j u b i m e n k o , et need on terve rea reaktsioonide poolest sarnased valkude vesilahustele. Pigmentide lahuste püsivus kaob nende samade faktorite mõjul, millised kutsuvad esile valkude koagulatsiooni. Ka see fakt, et klorofülli lahuste ja elava lehe klorofülli neeldumisspektrid erinevad oluliselt omavahel, näitab, et klorofüll esineb lehes teistsugusel kujul.

Klorofülli seosele valkudega osutab veel tumeroheliste kolloidsete vesilahuste saamise võimalus mõnede taimede lehtede purustamisel. Huvitav on märkida, et selliste lahuste kujul on klorofüll väga püsiv valguse mõju suhtes, kuna aga klorofülli piirituslahused muutuvad kergesti värvusetuks. See näitab,et elavate rakkude plastiidides,kus klorofüll on valguse suhtes samuti püsiv, on ta teises olekus kui piirituse või bensiini lahustes.

O s s i p o v a tööd näitavad, et klorofüll on taimedes õieti kahes seisundis: lipoidides lahustunud kujul (ekstraheerub bensiini või eetriga) ja seotuna valkude-lipoidide kompleksiga. Nende vormide suhe on mitmesugustel taimedel erinev. Nii on kartuli lehtedes õitsemise ajal vabal kujul klorofüllist 19%, aga oal - 51%. See suhe muutub ka seoses vananemisega. Näiteks noortes kartuli lehtedes puudub peaaegu vaba klorofüll, lehtede kolletamise ajal on aga seda 53%. Kui pigmentide seos valkudega on leidnud kaasajal täit kinnitust, siis nende seoste iseloom on ebaselge. Võib ainult lugeda kindlalt tõestatuks, et need pole püsivad. See katkeb kergesti lahusti kontsentratsiooni suurendamisel. Näiteks V e t š e r i andmetel saab 60-protsendilise atsetooni vesilahusega eraldada 1/3 klorofüllist, täielikult aga ainult 85-protsendilise atsetooniga.

Elavate lehtede ekstraheerimisel saadakse fluorestseeruv klorofülli lahus. Kuumutades seda 35° juures 30 minutit, kaob fluorestseerumine. Sel juhul toimub valgu sadestumine ja klorofülli lahus eraldub. Sellisele lahusele on tarvis juurde lisada letsitiini ja valke ning fluorestseerumine,mis on klorofüllile omane ka elavas rakus, algab uuesti. Nende

faktide alusel arvatakse, et klorofüll on seotud valkude-lipoidide kompleksiga adsorptsiooni sidemetega.

Uuemad uurimised näitavad, et seos valkudega on omane ka kollastele pigmentidele - karotinoididele.

R O H E L I S T E T A I M E D E P I G M E N D I D

Kõiki rohelistes taimedes esinevaid pigmente võib jagada järgmistesse gruppidesse:

1) klorofüllid, 2) karotinoidid, 3) fükobiliinid ja 4) antotsüaanid.

6. KLOROFÜLLI KEEMILINE KOOSTIS JA OMADUSED

Klorofüll kujutab endast "ühte kõige huvitavamat ainet kõikidest looduse poolt loodud orgaanilistest ainetest" (Darwin). Kuid samal ajal osutub ta ise üheks keerulisemaks orgaaniliseks aineks. Tema ehitust ja koostist läks korda oma klassikaliste uurimiste varal selgitada W i l l s t ä t t e r i l. Klorofülli tundmaõppimise raskus seisneb peamiselt selle aine täielikus mittelahustuvuses vees ja kerges muutuvuses soolade, hapete ja aluste mõjul. Seepärast tuleb teda taimedest eraldada täiesti neutraalsete lahustite abil. Kõige parem on klorofülli ekstraheerimiseks kasutada etanooli, metanooli või atsetooni. Seejärel kasutatakse klorofülli puhastamiseks kas bensiini või eetrit.

Nagu näitasid T s w e t i tööd, mida tõendasid ka hilisemad W i l l s t ä t t e r i uurimised, koosneb kõige puhtam kollaste pigmentide segust puhastatud klorofüll kahest erakordselt lähedasest ainest, milliseid nimetatakse a- ja b-klorofülliks. Klorofüllide summaarset valemit võib väljendada järgmiselt:

a-klorofüll $C_{32}H_{30}ON_4Mg$ ($COOCH_3$, $COOC_{20}H_{39}$)

b-klorofüll $C_{32}H_{28}O_2N_4Mg$ (COOCH$_3$, COOC$_{20}$H$_{39}$)

Nende klorofüllide erinevus seisneb selles, et a-klorofülli juures on pürrooltuuma vesinik asendatud CH_3 ja b-klorofülli juures CHO rühmaga.

A- ja b-klorofüll moodustavad koos keskmiselt ligi 1% taimelehe kuivkaalust. Kvantitatiivselt on a-klorofülli kolm korda rohkem b-klorofüllist. Need klorofüllid erinevad ka värvilt: a-klorofüll on sinaka, b-klorofüll aga kollaka tooniga.

Oma keemiliselt olemuselt on klorofüll dikarboonhappe klorofülliini liitester, mille ühes karboksüülrühmas on vesinik asendatud metüülalkoholi jäägiga (CH_3O -), teises - küllastamata üheaatomilise alkoholi fütooli radikaaliga ($C_{20}H_{39}O$-), mille C-ahel on üsna pikk:

$$C_{32}H_{30}ON_4Mg(COOH)_2 + C_{20}H_{39}OH + CH_3OH$$

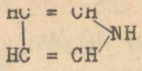
a-klorofüll fütool metüülalkohol

Fütooli ehituse aluseks on 4 molekuli küllastamata süsivesinikku - isopreeni ($CH_2 = C(CH_3) - CH = CH_2$), kus kaksiksidemed on asendatud vesinikuga. Isopreenimolekulid võtavad osa ka kollaste pigmentide - karotiini ja ksantofülli ehitusest. Fütooli ehituse valem on järgmine:

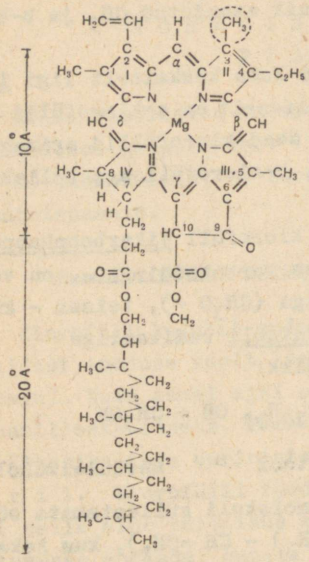
$$(CH_3)_2CH-(CH_2)_3-CH\cdot CH_3(CH_2)_3-CH\cdot CH_3(CH_2)_3-C(CH_3)=CHCH_2OH$$

Puhtal kujul eraldatud fütool on värvuseta vahataoline mass. Fütooli olemasolu tõttu on klorofüllil lipoidsed omadused. Ta ei lahustu vees, vaid lahustub ainult rasvade lahustites.

Suurt huvi pakub klorofülli kesktuuma ehitus, milles Mg-aatom asetseb keskse kohal ning on seotud lämmastikuaatomitega. Lämmastikuaatomid kuuluvad omakorda heterotsüklilise pürroolrühma ühendite hulka, mida iseloomustab viieliikmeline ring:



Pürrooltuumad asetsevad klorofüllimolekulis järgmiselt (joon.56).Esitatud struktuurvalemist on näha, et klorofüll sisaldab neli omavahel ühinenud pürrooli jääki, millised moodustavad nn. porfüriintuuma.



Joon.56. a-klorofülli struktuurivalem.

Klorofüllimolekuli ehitust õnnestus selgitada tema molekuli järkjärgulise lagundamise abil hapete ja aluste mõjul.Aluste mõjul toimub kõigepealt estriliste rühmade seebistumine, s.o. metüülalkoholi ja fütooli eraldumine. Reaktsiooni produktidena esinevad klorofülli leelised soolad, milledes on puutumatult säilinud klorofülli tsentraalne tuum, selle värvus ja fluorestseerumine. Viimane on klorofülli optiline omadus, kus otsevalguses roheline klorofüll paistab peegeldunud valguses (põrkvalguses) kirsipunasena. See sõltub sellest, et osa temale langevast valguskiirtest töötatakse klorofüllis ümber ja peegeldub muutunud lainepikkusega.

Hapete toimel eraldub klorofüllimolekulist Mg. Tekivad pruunid ja mitteflourestseeruvad produktid. Niisugust pruunistumist võib sageli märgata ka tugevalt hapu rakumahlaga taimede (hapuoblikas, begoonia) lehtede surmamisel. Sellistest taimedest osutub peaaegu võimatuks ekstraheerida muutumatut klorofülli. W i l l s t ä t t e r i l läks korda näidata, et ettevaatlikul happega mõjustamisel jääb klorofüllimolekul peaaegu puutumatuks, ainult Mg asendub vesinikuga. Niisugust vesinikuga asendatud klorofülli nimetas ta feo-

fütiiniks. Sellele võib rohelise värvi tagasi anda, kui asendada vesinik magneesiumi, tsingi, vase või rauaga. Hapetega tugevamal mõjustamisel toimub juba estriliste sidemete seebistumine ning klorofüllimolekuli edasine lagunemine.

Tähtsateks klorofüllimolekuli järkjärgulise lagunemise produktideks on porfüriinid, mis enam ei sisalda magneesiumi ega mingisuguseid teisi metalle, kuid säilitavad enda juures kõik neli pürrooltuuma. Oma ehituselt lähedaim klorofülli tuumale on etioporfüriin, mida võib saada mitte ainult klorofüllist, vaid ka hemoglobiinist. Viimane koosneb valgust globiinist ja sellega seotud värvainest hemiinist. Hemiin sisaldab endas rauda, mille aatom asetseb seda ümbritsevate pürrooltuumade tsentris. Hemiinist võib saada raua eraldamise ja mõningate teiste muutuste abil sama etioporfüriini, mis klorofüllistki. Sellega tõestub tihe sugulus kahe tähtsaima orgaanilise maailma pigmendi, hemoglobiini ja kloroglobiini vahel. Võib arvata, et nende kahe pigmendi süntees toimub alguses ühtemoodi ja lahknemine esineb alles hiljem: klorofüllimolekuli läheb magneesium, hemiini - raud. Vastavalt sellele erinevad ka nende füsioloogilised funktsioonid: klorofüll võtab osa tähtsaimast taandusprotsessist - fotosünteesist, aga hemiin - hapendusprotsessist - hingamisest. Muide, ka taimede juures esinevad hemiinitüüpi ained. Neist on tähtsamad fermendid tsütokroomoksüdaas, tsütokroomid, katalaas ja peroksüdaas.

Huvitav ja tähtis on märkida, et uurides mitut sada kõige erinevamat taimeliiki, leidis W i l l s t ä t t e r nendes kõigis ühesuguse klorofülli. Seega, see tähtsaim aine on ühesugune kogu taimeriigis. Siit on võimalik järeldada,et ka süsiniku assimilatsiooniprotsessi kemism on kõikidel taimedel lähedane.

7. KAROTINOIDID, FÜKOBILIINID JA ANTOTSÜAANID

Karotinoidide hulka kuuluvad pigmendid kujutavad endast vees lahustumatuid ja orgaanilistes lahustites hästi lahustuvaid ühendeid. Tuntumaks karotinoidide esindajaks on karotiin ($C_{40}H_{56}$), pigment, mis annab porgandile spetsiifilise värvi ja ksantofüll ($C_{40}H_{56}O_2$), kollane pigment, mis esineb koos karotiiniga taime rohelistes osades.

Nende pigmentide lahjendatud lahused on kahvatukollase, oraanži või helepunase värviga; kontsentreeritud lahused on aga oraanži või tumepunase värviga. Need mõlemad klorofülli saatvad pigmendid lähevad lehe töötlemisel piiritusega piirituslahusesse. Nende olemasolu piirituse ekstraktis pole raske avastada: selleks on küllaldane, kui loksutada ekstrakti bensiiniga. Sealjuures klorofüll, mis lahustub bensiinis paremini kui piirituses, koguneb ülemisse bensiinikihti. Alumine piiritusekiht muutub kollaseks, kuna sellesse jääb ksantofüll (Krause reaktsioon). Pigmentide täielikku eraldumist sel viisil pole võimalik saavutada, kuna karotiin läheb koos klorofülliga bensiini.

Karotinoidid kujutavad endast taime-ja loomariigis laialt levinud kollaseid pigmente. Lehe rohelised plastiidid sisaldavad peale klorofülli veel kahte kollast pigmenti - karotiini ja ksantofülli, kusjuures üks kollaste pigmentide molekul tuleb 3-6 rohelise pigmendi molekuli kohta. Samuti on teada suur arv kromoplastide kollaseid ja punaseid pigmente, mis moodustuvad viljade valmimisel kõikvõimalikke värve. Suurem osa nendest on karotiini mitmesugused isomeerid.

Oma keemiliselt ehituselt võib karotinoide jagada kahte gruppi: esimesse kuuluvad ühendid, millede süsinikuahel lõpeb ionoonrõngaga, kuna teine grupp on alifaatse ehitusega.

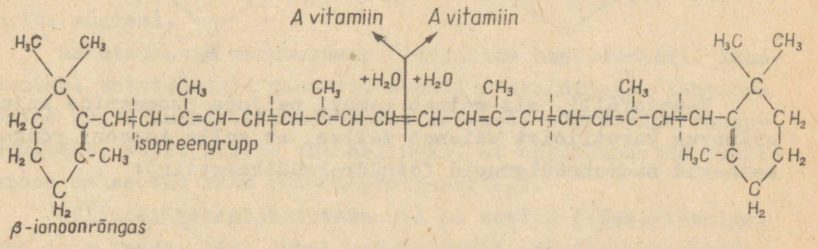
Karotinoidide põhilistest keemilistest omadustest tuleb kõigepealt märkida nende kalduvust hapendus-taandusreaktsiooniks, mis kaasnevad värvi muutustega. Karotinoidide taandumine kutsub esile nende värvi nõrgenemise kuni täieliku kadumiseni.

Karotinoididest pakuvad suuremat huvi α- ja β-karo-

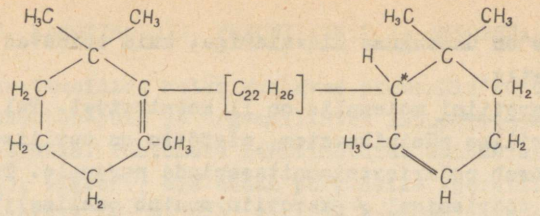
tiin, mis on ühesuguse üldvalemiga, kuid erinevad vähe struktuurvalemilt.

α-karotiini molekulis on 11 kaksiksidet. Tal on üks asümmeetriline süsinikuaatom, mistõttu on optiliselt aktiivne ja pöörab polarisatsioonitasapinda paremale. Tugevate alustega töötlemisel α-karotiin muutub osaliselt β-karotiiniks, millisel kujul karotiin esineb põhiliselt taimedes.

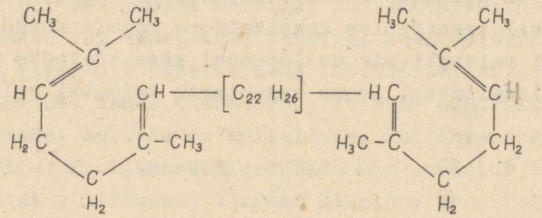
Kuna β-karotiini molekul on täiesti sümmeetriline, siis ei pööra ta polarisatsioonitasapinda. β-karotiini molekuli hüdrolüüsil tsentraalse kaksiksideme kohalt moodustub kaks A-vitamiini molekuli, mis on loomadel väga tähtsaks kasvu ja nägemise vitamiiniks. Looma organismis toimubki selline hüdrolüüs:



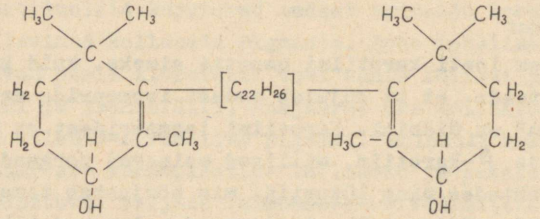
Varem loeti karotiini omaette aineks, kuid käesoleval ajal on teada, et ta kujutab endast isomeeride segu ja sõna "karotiin" on üldnimi. Karotiini isomeeridest on hästi tuntud α- ja β-karotiin, millised esinevad porgandis ja rohelistes lehtedes ning lükopiin, mis põhjustab tomativilja värvuse. Nende süsivesinike erinevused seisnevad kaksiksidemete arvus ja tsüklilises rõngas. K a r r e r i uurimistega tõestati, et kaks sümmeetrilist rõngast esineb ainult β-karotiini molekulis, milline on kõige rohkem levinud looduses. α-karotiini molekul koosneb kahest erinevast tsüklist: β-ionoon- ja α-ionoonrõngast. Viimases on asümmeetriline süsinik, mis põhjustabki α-karotiini optilise aktiivsuse:



Karotiini isomeer <u>lükopiin</u> erineb karotiinist sellega, et selle juures pole suletud ringi C-ahela lõpus:



<u>Ksantofülli</u>, mis esineb samuti paljude isomeeride kujul, erinevus karotiinist seisneb selles, et selle ionooni rõngas esinevad hüdroksüülgrupid (dihüdroksüülkarotiin):

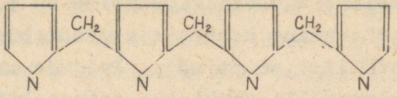


Munarebu kollane värvus on tingitud peamiselt karotinoididest - ksantofüllist ja zeaksantiinist (ksantofülli isomeer).

<u>Fükobiliinid</u>. Siia kuuluvad <u>fükoerütriin</u> - punavetikate pigment - ja hapendunud fükoerütriin - <u>fükotsüaan</u> - rohevetikate pigment. Need mõlemad pigmendid esinevad reeglina koos klorofülliga, kuid nende sisaldus on viimasest tunduvalt väiksem. Nad on lahustumatud orgaanilistes lahustites, kuid pärast purustamist ja autolüüsi lahustuvad vees, andes fluo-

restseeruvaid kolloidseid lahuseid.

Fükobiliinidel on samuti 4 pürroolrõngast, mis on aga avatud ja ühendatud omavahel metüleensildadega. Nende ehituse skeem on järgmine:



Fükobiliinid ei sisalda mingisugust metalli. Peale selle, on fükobiliinidele iseloomulik tihe side valkudega. Nende neeldumisspektri maksimum langeb spektri rohelisse ja kollasesse ossa.

Antotsüaanid. Need pigmendid on koondunud rakumahlas ja annavad tõelisi vesilahuseid. Antotsüaanidega on seotud mõnede taimede lehtede pruunid, punased, lillad jt. toonid, eriti sügisel.

Antotsüaanid moodustuvad flavoonide hapendumisel. Taandumisel antotsüaanid muutuvad uuesti flavoonideks. Lähtudes selle grupi ühendite kalduvusest kergesti pöörduvaks hapendumiseks, tuleb lugeda tõenäoliseks, et antotsüaanide funktsioon on seotud raku red-oksprotsessidega.

Millisel määral antotsüaanid on seotud fotosünteesiga, see pole teada. Igal juhul antotsüaanid sarnaselt klorofüllile, karotinoididele ja fükobiliinidele esinevad nii hapendunud kui ka taandunud olekus.

8. PIGMENTIDE TEKKIMINE TAIMEDES

T i m i r j a z e v i l e kuulub selle avastamise au, et pimeduses arenenud idandid sisaldavad peale kollaste pigmentide pigmenti, mis rea omaduste (fluorestseerumine, valguse neeldumisspekter) poolest on üsna lähedane klorofüllile. M o n t e v e r d e näitas, et juba üheminutilisel valgustamisel võib selle neeldumisspekter langeda täiesti kokku klorofülli omaga. Seega valguse puudusel sünteesitakse kõrgemates taimedes klorofüllile lähedane ühend, mis muutub kiiresti viimaseks valguse käes. Monteverde nimetas selle protoklorofülliks. Hilisemad uurimised näitasid, et on olemas

a- ja b-protoklorofüll..

On tõestatud, et protoklorofülli biosüntees pole sõltuv valgusest. Valgus on tingimata vajalik ainult protoklorofülli muutumisel klorofülliks. Ainult mõningatel okaspuudel ja rohevetikatel toimub klorofülli süntees ka pimedas.

Valguse spektraalne koosseis avaldub klorofülli sünteesile protoklorofüllist suurt mõju. Paljude uurimiste abil on tõestatud, et klorofülli tekkimine toimub kõige edukamalt nende spektri osade mõjul, millised vastavad selle pigmendi adsorptsioonispektrile. Roheliseks muutumine, nagu fotosünteeski, toimub klorofülli poolt kõige aktiivsemalt neelatava spektri punases ja sinises osas.

Ka oma keemiliselt ehituselt on protoklorofüll lähedane klorofüllile, sisaldades ainult kaks vesinikuaatomit neljanda pürrooltuuma juures vähem ja omab ühe kaksiksideme klorofüllist rohkem. Etioleerunud idandite roheliseks muutumine seisneb protoklorofülli molekuli taandumises klorofülliks valguse mõjul. Nagu näeme, moodustub klorofüll põhiliselt pimedas ja valguses toimuvad ainult tähtsusetud muutused.

Nagu P a l l a d i n näitas, sõltub lehtede roheliseks muutumine suhkru sisaldusest kudedes. Seda tähelepanekut on täielikult kinnitanud hilisemad tööd. Seega nende keeruliste sünteetiliste protsesside materiaalseks allikaks on mitmesuguste suhkrute süsivesikahelad.

Rea uurijate, eriti G o d n e v i tööd märgitud aatomitega näitasid, et klorofülli ja hemoglobiini hemiin ei ole mitte ainult lähedased oma ehituselt, vaid ka moodustuvad organismides ühesuguselt. Porfüriinrõnga moodustumise lähteaineteks on äädikhape ja glükokoll, mis tekivad suhkrute hapenduslikul lagunemisel. Neli äädikhappemolekuli ja üks glükokollimolekul annavad kondenseerudes pürrooli derivaadi. Neli pürrooli derivaati annavad omakorda protoporfüriini. Viimasele raua liitumine annab alguse hemiinile (hemoglobiinis, tsütokroomides, katalaasis, peroksüdaasis) ja magneesiumi liitumine - klorofüllile.

C h e m i n i skeemi järgi on aga porfüriinide biosünteesi lähteaineteks glükokoll ja merivaikhape. Merivaikhape aktiveerub A-koensüümi abil ja ühineb glükogolliga, moodustades amiinoketoadipiinhappe. Viimane dekarboksüleerub amiinolevuliinhappeks, mille kaks molekuli moodustavad kondensatsioonil porfobilinogeeni. Viimase neli molekuli annavad aluse protoporfüriinile.

Et klorofülli moodustumise lähteaineteks on süsivesikute hapendusliku lagunemise produktid, on ka arusaadav, et klorofülli moodustumine on võimalik ainult hapniku juuresolekul. Vesiniku atmosfääris klorofülli süntees lakkab ja varem moodustunud klorofüll laguneb. Hapnikku on tarvis just protoklorofülli sünteesiks. Ka on protoklorofülli süntees sõltuv temperatuurist. See aeglustub madala temperatuuri juures. Protoklorofülli fotokeemiline muutumine klorofülliks toimub aga madala temperatuuri juures.

Suurt mõju klorofülli moodustumisele avaldab taimede mineraalne toitumine. Laialt tuntud kloroosi nähtus on seletatav raua vähesuse või puudusega. Enne klorofülli keemilise ehituse selgitamist arvati, et see nähtus on seletatav raua kuulumisega klorofüllimolekuli koosseisu. Tegelikult raua tähtsus seisneb nähtavasti nende hapendusprotsesside katalüüsis, millised viivad klorofülli tekkele. Ka mangaani, vase, väävli, kaaliumi jt. elementide puudus põhjustab kloroosi. Viimane fakt näitab, et roheliste plastiidide moodustumine on seotud kogu taimeorganismi ainevahetuse tingimustega. Lämmastikväetis suurendab kloroplastide arvu ja mõõtmeid.

Uurimised märgitud aatomitega näitavad, et klorofüll moodustub ja laguneb taimedes pidevalt. Nähtavasti toimub taimedes küllalt intensiivne klorofülli süntees ka siis, kui klorofülli üldhulk jääb püsivaks. Kuuvanustes rukkitaimedes uueneb ööpäeva jooksul 45,8% klorofüllist. Klorofüllimolekuli keskmine vanus tubaka taimes on 19,1 päeva.

Karotinoidide keemilist ehitust vaadeldes näeme, et nende ehituse aluseks on isopreen. Viimane moodustab samuti eeterlike õlide hulka kuuluvate terpeenide ja fütooli ning kautšuki keemilise aluse. Kõik need ained on omavahel keemilises seoses.

Enamik uurijaid arvab, et ka kautšuki, terpeenide ja karotinoidide sünteesi materjalideks on suhkru hapendusliku lagunemise produktid. Üsna näitlikud selles suhtes on P r o k o f j e v i katsed märgitud C-aatomiga. Autor toitis koksagõssi lehti C^{14} sisaldava sahharoosiga. Taime piimamahla

isotoopse koosseisu uurimine näitas, et C^{14} esineb kautŝukis. B o n n e r i uurimised näitasid, et kautŝukitaime kultuuri toitekeskkonda radioaktiivset süsinikku sisaldava atsetaadi lisamisel C^{14} leidus amiinohapetes, valgus ja kautŝukis.

Arvatakse, et atsetaat muutub β-metüülkroaathappeks:

$$2CH_3COOH \xrightarrow{-H_2O} CH_3\overset{\overset{O}{\|}}{C}CH_2COOH \xrightarrow{-CO_2}$$

atsetoonäädikhape

$$\begin{matrix} CH_3 \\ CH_3 \end{matrix}\!\!>C = O + CH_3COOH \xrightarrow{-H_2O} \begin{matrix} CH_3 \\ CH_3 \end{matrix}\!\!>C = CH.COOH$$

atsetoon β-metüülkroaathape

β-metüülkroaathape annab vastavates tingimustes isopreeni:

$$\begin{matrix} CH_3 \\ CH_2 \end{matrix}\!\!>C - CH = CH_2$$

Isopreen polümeriseerub kergesti tsükliliseks diterpeeniks, milline edasisel isopreenidega kondenseerumisel annab <u>tetraterpeeni</u> - karotiini (polüisopreen), milles on liitunud 8 isopreeni.

9. PIGMENTIDE OPTILISED OMADUSED

Süsiniku assimilatsiooniks pole küllaldane ainult klorofülli olemasolu. Selleks on tarvis veel energiat. Selleks energiaallikaks on valgus, mis on vajalik energiarikaste orgaaniliste ühendite loomiseks.

Kuni T i m i r j a z e v i klassikaliste töödeni valitses teaduses vaade, mille järgi valgus etendab süsiniku assimilatsioonis ärritaja osa, ja et selle mõju maksimum asub spektri kõige heledamate kollaste kiirte osas. Seda seisukohta jagasid ka Timirjazevi kaasaegsed saksa õpetlased S a c h s ja P f e f f e r.

Oli ka õpetlasi (M a y e r, H e l m h o l t z), kes arvasid, et fotosünteesiprotsessis leiab aset päikese energia kogunemine ja lähtudes energia jäävuse seadusest, lugesid

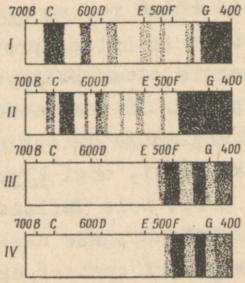
nad täiesti vaieldamatuks otsese seose olemasolu valguse neeldumise ja fotosünteesi intensiivsuse vahel. Helmholtz kirjutas näiteks, et päikese energia kaob, aga taimedes moodustuvad põlevad ained. Kui see tõestub, siis sellest saab meile väga meeldiv järeldus ja nimelt, et kõik jõud, millega meie keha elab ja liigub, pärinevad päikese valgusest. Kuid nende julgete mõtete tõestamiseks puudusid sel ajal eksperimentaalsed andmed.

Fotosünteesiprotsessi energeetiline külg lahendati T i m i r j a z e v i poolt. Ta näitas esimesena, missugused valguse kiired neelatakse taime roheliste osade poolt ja tõestas igasuguse seose puudumise spektri osade heleduse ja selle energiatagavara vahel. Et valguse mõjul tekivad rohelistes plastiidides energiarikkad ühendid, siis peavad Timirjazevi järgi aktiivset mõju nendele protsessidele avaldama ainult need spektri osad, milliseid kõige rohkem neelatakse klorofülli poolt. Et olla kasutatud fotosünteesiprotsessis, peab Timirjazevi järgi valguse energia olema kõigepealt neelatud mingisuguse sensibilaatori poolt. Niisuguseks sensibilaatoriks, mis neelab valguse energiat ja kutsub selle abil esile teiste ainete keemilise reaktsiooni, ongi klorofüll. Kuid valguse neelamine klorofülli poolt pole ühtlaselt täielik, vaid valikuline. Klorofülli valiv valguse neelamine viib selleni, et fotosünteesiprotsess eri spektri osades toimub erinevalt. Juba 19. saj. lõpul leiti, et rohelistes kiirtes, mis neelatakse klorofülli poolt nõrgalt, on assimilatsioon suhteliselt nõrk. Nii märkas S e n e b i e r, kui ta asetas assimileerivad lehed kahekordsete seintega klaaskupli alla, millede seinte vaheruumid olid täidetud mitmevärviliste vedelikega, et kollakaspunases spektri osas (kaaliumbikromaadi lahus) assimileerisid lehed palju energilisemalt kui sinilillas osas (vaskhapendi ammoniaagiline lahus).

Küsimus assimilatsiooni käigust mitmesugustes valguskiirtes leidis detailset käsitlemist T i m i r j a z e v i töödes, kes näitas, et assimilatsiooni maksimum esineb punastes kiirtes, milliseid kiiri neelab klorofüll kõige täielikumalt. Sinivioletsed kiired, mis neelatakse niisama energiliselt,

annavad siiski nõrgema assimilatsiooniefekti. See oli veenvalt näidatud järgmisel teel. Timirjazev juhtis valguse spektri pimeduses olnud taime lehele ja andis spektriga valgustatud taimelehe osale võimaluse tükk aega assimileerida ja hiljem tegi joodiproovi. Nii sai Timirjazev esimesena oma kuulsa amüülogrammi, mis näitas tärklise kõige intensiivsemat kogunemist punaste kiirte mõjul.

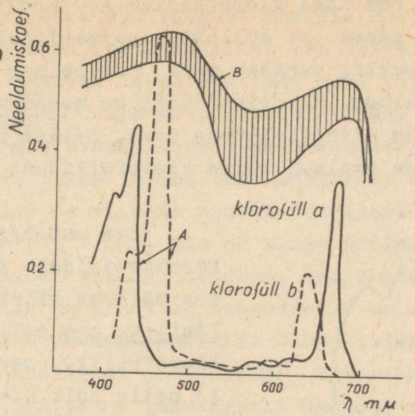
Kui lasta tavaline päikesevalgus tungida läbi klorofüllilahuse ja seejärel lahutada see prisma abil valgusspektriks, siis näeme, et üksikud spektri osad on järsult neeldunud, teised aga läbivad klorofülli lahuse nõrgendatud kujul. Ekraanil saame sel juhul klorofülli neeldumisspektri. Kõige intensiivsemat neeldumist näeme punastes kiirtes (600–700mμ) ja spektri sinivioletses osas (400–500mμ). Peale selle esineb veel mitu teist vähem selget neeldumisvööndit (joon.57).



Joon.57. Lehe pigmentide neeldumisspekter: I – a-klorofüll; II – klorofüll; III – karotiin; IV – ksantofüll.

Ka a- ja b-klorofülli neeldumisspektrid erinevad mõnevõrra teineteisest. Nimelt on b-klorofülli neeldumisspekter sinivioletses osas pisut laiem ja nihutatud rohkem pikema lainepikkuse poole. Punases spektri osas on see aga kitsam kui a-klorofüllil ja nihutatud lühema lainepikkuse poole (joon.58).

Klorofüllilahuse kihi paksuse suurendamisega laienevad rööbiti ka neeldumisvööndid ja liituvad. Lõppude lõpuks jäävad järele kaks neeldumisvööndit: üks haarab punased ja kollased kiired ning teine sinised ja lillad. Ilma neeldumiseta lähevad klorofüllilahusest läbi rohelised kiired ja osa punaseid, mis asetsevad infrapunaste kiirte piiril. Nende kahe spektriosa kombinatsioon annabki klorofüllilahusele sellele iseloomuliku smaragdrohelise värvuse. Edasise klorofüllilahuse kihi paksuse suurendamisel kustuvad spektris ka rohelised kiired; lõppude-lõpuks jäävad järele ainult tumepunased kiired,



Joon.58. A-klorofülli a ja b eetrilahuste valguse neeldumisspektrid; B - eri taimede elavate lehtede neeldumisspekter (neeldumiskoefitsient E = $\frac{\text{lahusest väljuva valguse intensiivsus}}{\text{lahusesse mineva valguse intensiivsus}}$).

mispärast väga paksust kihist läbivaatamisel paistab klorofüllilahus tumepunasena.

Elavate lehtede neeldumisspekter erineb pigmentide lahuste neeldumisspektrist ja nimelt:

1) elavas lehes neelatakse kiired peale pigmentide veel vee (infrapunased), nukleiinhapete ja valkude (ultravioletsed) ning teiste ainete poolt;

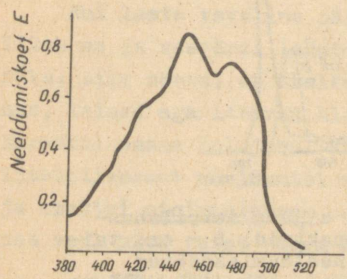
2) pigmendid on lehtede kloroplastides teistsuguses füüsikalis-keemilises olekus (seotuna valkudega jne.).

Selle tulemusena roheliste lehtede neeldumisspekter erineb küllalt oluliselt pigmendi lahuste neeldumisspektrist ja nimelt:

1) lehtedes on neeldumise maksimumtsoonid laiemad;

2) lehtedes on erinevused neeldumises punaste, siniste ja roheliste kiirte osas tunduvalt väiksemad kui pigmentide lahustes. Ka siin esineb kaks neeldumise maksimumi - spektri sinivioletses ja punases osas (joonisel läbikriipsutatud osa). Kuid peale selle esineb tunduvalt tugevam neeldumine spektri rohelises osas (560-600 mμ).

Võrreldes omavahel klorofüllide ja karotinoidide neeldumisspektrid, näeme, et kollastel pigmentidel puudub täiesti neeldumisala spektri punases osas, kus esineb klorofüllide neeldumise maksimum. Karotinoididel on neeldumisala spektri sinivioletses ja ultravioletses osas. Selles osas on karotinoididel valguse neelamisvõime klorofüllidest isegi suurem (joon. 59).



Joon.59. β-karotiini eetriäratõmbe neeldumisspekter.

See muidugi ei tähenda,et karotinoididele kuulub põhiline osa päikese kiirte neelamises. Põhiline osa selles kuulub just klorofüllile, seepärast, et 1) selle hulk ületab karotinoidide hulga 3-6 korda, 2) klorofülli valguse neeldumise tsoon on tunduvalt laiem ja 3) harilikult on päikese valguse spektris rohkem klorofülli poolt hästi neelatavaid punaseid kiiri (lühilainelised kiired neelatakse tugevalt ülemiste õhukihtide poolt).

Karotinoidid neelavad 10-20% kogu lehe pigmentide poolt neelatavast päikese energiast. Mis puutub päikese valguse lühilainelisse ossa, siis sealt karotinoidid neelavad 30-50% energiast.

Kaua aega polnud selge,kas karotinoidide poolt neelatud valguse energia kasutatakse fotosünteesiks. Alles viimastel aastatel on see eksperimentaalselt tõestatud. Viimane räägib karotinoidide fotosünteetilisest aktiivsusest.

Koos sellega on kohane märkida, et mitmesuguse kvaliteediga valguses moodustuvad erinevad fotosünteesi produktid.Sinine valgus soodustab rohkem valkude, punane - süsivesikute sünteesi.

Vastavalt kaasaja fotokeemia vaadetele, ei esine valguse kiirgus pideva vooluna, vaid üksikute energia kvantidena. Iga aine, mis allub fotokeemilisele reaktsioonile, neelab kiirte energiat valjult kindlas hulgas - ühe kvandi molekuli

kohta (Einsteini seadus). Valguse energia neeldumisel võivad toimuda mitmesugused fotokeemilised reaktsioonid. Fotosünteesi seisukohalt pakuvad kõige suuremat huvi fotokeemilised redoksreaktsioonid, mis seisnevad elektroni ja prootoni ülekandmises. Energia kvandi neelamisega kaasneva molekuli elektronkihi energeetilise taseme tõstmisel võib elektron väljuda molekuli sfäärist ja viimane osutub ioniseerituks. Kui ümbruses on molekule või ioone, mis on kõrge afiinsusega elektroni suhtes, siis ühineb viimane nendega, kusjuures elektronile võib järele tulla ka prooton. Summaarselt seisab reaktsioon seega neutraalsete vesinikaatomite ülekandmises. Seejuures üks aine annab elektroni ja prootoni või rohkem ning sel teel hapendub, aga teine samaaegselt ühendab neid ja taandub.

Fotokeemiline reaktsioon molekuli osavõtul, mis neelab energia kvandi, võib toimuda ainult siis, kui kvandi energia ei ole väiksem kui on vajalik reaktsiooni energeetilise barjääri ületamiseks.

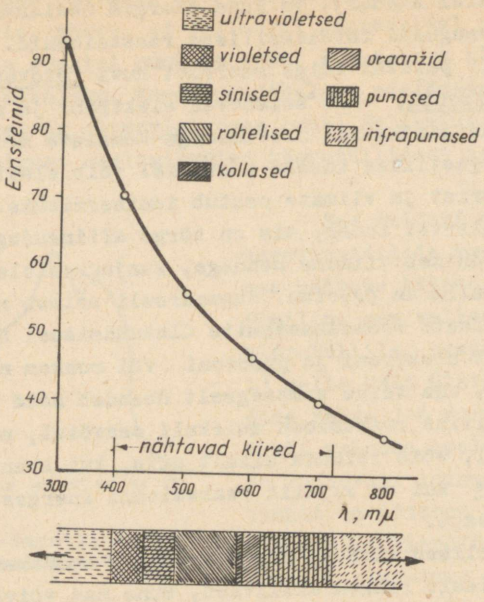
Lühilainelised kiired, mis sisaldavad suuremaid kvante, on fotokeemiliselt rohkem aktiivsed, kuna nad võivad esile kutsuda energeetilises suhtes raskemaid reaktsioone. Mida pikem on laine pikkus, seda väiksem on kvandi suurus.

Kui võtame erinevate lainepikkuste monokromaatilise, s.o. ühe lainepikkusega puhta valguse ja koostame nende kiirte kvantmooli energia[x] kohta graafiku, siis näeb see välja järgmiselt (joon.60).

Nagu näeme, on ultravioletsetel kiirtel erakordselt kõrge energia, kutsudes esile kiiret ja tugevat värvide helendumist, päevitust ja põletust. Vähemat, kuid küllaldast aktiivsust omavad spektri nähtava osa kiired (violetsed, sinised, rohelised), millede mõjul toimub broomhõbeda fotokeemiline reaktsioon fotopaberil ja filmil. Pikemalainelised väikeste kvantidega kiired on selles suhtes mitteaktiivsed, võimaldades fotomaterjalide töötlemist nende kiirte valgusel. Kuid just need kiired neelatakse tugevasti roheliste taimede

---

x) (Kvantmool = einstein = ühe kvandi energia (E) korda Avogadro arv (gramm-molekulis olevate molekulide arv = $E \cdot 6{,}06 \cdot 10^{25}$)



Joon.60. Eri lainepikkusega monokromaatilise valguse kvantmooli (einstein) energia.

klorofülli poolt. Järelikult ei ole alust jagada päikese kiiri fotosünteetiliselt aktiivseteks ja mitteaktiivseteks.Kõik kiired võivad kutsuda esile fotokeemilist reaktsiooni sel juhul, kui reaktsiooni toimumiseks ei nõuta rohkem energiat kui nende kvantide energia, millised neelatakse antud sensibilaatori poolt.

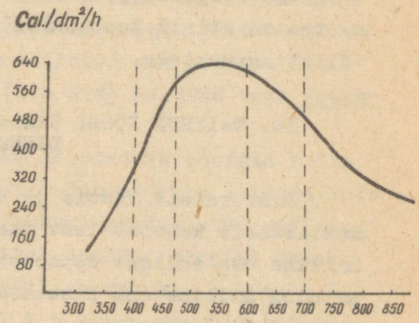
Ütleme näiteks, et reaktsioon A $\xrightarrow{h\nu}$ B nõuab oma toimumiseks 30 kcal energiat mooli kohta. Kui aine A neelab punaseid kiiri, millede einstein on 38 kcal, siis sel juhul reaktsioon toimub kasuteguriga 0,8, võrreldes neelatud energia koguhulgaga. Aga kui aine A on võimeline neelama lühilainelisi siniseid kiiri, millede einstein on ümmarguselt 60 kcal siis sel juhul reaktsiooniks kasutatakse ainult pool energiast, kasuteguriga 0,5.

Lühilainelised kiired, mis kannavad suuremaid kvante,

võivad põhjustada energeetilises mõttes raskemaid reaktsioone, mida ei suuda esile kutsuda pikalainelised väikeste kvantidega punased kiired. Kuid kui reaktsioon energeetilises mõttes võib toimuda ka väikeste kvantidega pikalainelistes kiirtes, millel on suurem kvantide arv, siis nad põhjustavad suurema arvu molekulide fotoreaktsiooni. Kuigi punaste kiirte kvandid on väiksema energiaga, kutsuvad punased kiired siiski ühe ja sama arvu kalorite kiirgamisel esile suurema arvu molekulide fotokeemilise reaktsiooni. Seega teatud tingimustes pikalainelised kiired võivad olla fotokeemiliselt rohkem produktiivsemad. Viimane juhus esinebki fotosünteesi juures.

Klorofüll neelab kõige tugevamini kiiri lainepikkusega 400–470 ja 600–700mμ . Kui meie väljendame energiat kaloritest pinnaühikule, siis energia jaotus päikese spektris on järgmine (joon.61). Näemegi, et sinises osas on vähem energiat kui punases osas.

Et klorofüllil on teine neeldumismaksimum sinises osas, seetõttu arvatakse, et sinised kiired kutsuvad täiendavalt esile neid reaktsioone, mis energeetiliselt pole teostatavad punaste kiirtega. Selles seisnebki nähtavasti kahe neeldumismaksimumi olemasolu bioloogiline tähtsus klorofüllil ja ka karotinoidide olemasolu taimedes, mis samuti neelavad siniseid kiiri. Sellest üksikasjalikumalt aga edaspidi.



Joon.61. Päikese kiirte energia jaotus spektris.

See taimede kohanemine paraja kvantide suurusega ja suurema kvantide arvuga pikemalaineliste punaste kiirte kasutamisele on toimunud pika evolutsiooni jooksul loodusliku valiku tulemusena. See viis selleni, et prevaleeruvaks said taimed, millised kõige ökonoom-

semalt kasutasid päikese energiat. T i m i r j a z e v i järgi fotosünteesiprotsessi täielikuks mõistmiseks ei ole küllaldane uurida ainult neid füüsikalisi ja keemilisi protsesse, millised toimuvad kaasajal rohelises lehes. Selleks on vaja teada, et kaasajal eksisteerivad taimed kujutavad kõikide oma füsioloogiliste iseärasustega pika evolutsioonilise arengu produkti. Seepärast ka neis toimuvad füsioloogilised protsessid on lõpuni mõistetavad ainult tuginedes D a r w i n i poolt püstitatud evolutsiooni seadusele.

Viimane seisukoht kinnitub ilmekalt merivetikate fotosünteesi jälgimisel. Nagu teada, on meredes kõige pealmistes kihtides rohevetikad, sügavamal pruunvetikad ja veel sügavamal punavetikad. Pruunvetikate värvus on põhjustatud peale klorofülli veel erilise pigmendi fükofeiini ja punavetikatel - fükoerütriini olemasolust. Merevesi on sinakasrohelise värvusega, sest juba pealmistes kihtides neelatakse punased kiired. Klorofüll ei täida sügavamal enam oma funktsioone, kuna punaseid kiiri sügavamal pole. Kuid fükofeiin ja fükoerütriin seovad tugevamini just neid rohelisi kiiri, millised tungivad kõige sügavamale merevette. Seega taimede kohastumine teatud kiirte kasutamisele on adaptatsioon konkreetsetele välistingimustele.

10. TAIMEDE POOLT SAADAVA JA KOGUTAVA ENERGIA HULGALISED SUHTED

Erakordselt tähtis ja huvitav on küsimus, kuivõrd produktiivselt kasutab leht tema pinnale langevat energiat ja milline osa sellest deponeeritakse orgaanilistesse ühenditesse ning milline osa kasutatakse teisteks protsessideks või hajutatakse atmosfääri.

Selle küsimuse lahendamiseks tehtud erinevate autorite uurimised näitavad, et mitte kogu lehtede pinnale langev energia ei neelata pigmentide poolt: tunduv osa sellest hajub keskkonda või tungib läbi lehe. Läbi lehe tungivad põhiliselt rohelised ja infrapunased kiired. Peegeldunud ja läbi lehe tunginud valguse hulk on mitmesugustel taimedel erinev: see sõltub kutiikula värvist, karvakattest, lehe paksusest,

pigmentide hulgast jne. Üldiselt võib öelda, et lehed neelavad 80–90% päikese spektri nähtavast fotosünteetiliselt aktiivsest osast; 5–12% peegeldatakse lehtede pinnalt ja 5–8% lastakse läbi lehtede. Päikese radatsioonis langeb ligi 50–60% energiast infrapunaste kiirte arvele, mille energiast lehed neelavad ca 25%. Üldisest päikese radatsioonist neelavad taimed 45–55% lehele langevast energiast.

Neid fakte teades tekib küsimus, kuidas kasutab taim neelatud energiat. On olemas kolm põhilist lehtede poolt neelatud valguse energia kasutamise viisi.

1. Energia kasutatakse fotosünteesiks ja muudetakse orgaaniliste ainete keemiliste sidemete energiaks. See energia hulk ulatub soodsates tingimustes (küllaldaselt CO_2 ja hea veevarustus) 2–5%-ni neelatud energiast. Hea valgustuse juures on see suhteliselt väiksem (absoluutselt suurem) võrdudes 1%-ga. Kasutades fotosünteesiks 1% lehe poolt neelatud energiast, moodustavad lehed ligikaudu 1 g fotosünteesi produkte 1 m^2 lehepinna kohta tunnis.

2. Energia antakse soojuse näol ümbritsevasse keskkonda. Kuna taimede ülesoojenemine ei ületa harilikes tingimustes 1–3° võrreldes ümbritseva õhu temperatuuriga, siis soojuse näol kulutab taim keskmiselt 5% neelatud energiast.

3. Kogu ülejäänud energia (üle 90%) kulutab taim transpiratsiooniks.

Taimede poolt fotosünteesiks kasutatava energia hulka võib arvestada mitmeti. Kõigepealt võib määrata lehepoolmete meetodil lehe poolt teatud aja jooksul moodustatud kuivaine hulga ja võrrelda selle põletamisel saadud energiat samal ajal sama pinna poolt neelatud päikese energia hulgaga. Sel teel saadud K r a š e n i n n i k o v i ja P u r j e v i t š i andmed näitasid, et lina kasutas fotosünteesiks 0,6 kuni 2,7% lehele langevast energiast, sahhalinitatar 1,1 kuni 7,7% ja päevalill – 4,5%.

Teise viisi järgi määratakse fotosünteesiks kasutatav CO_2 hulk. Teades selleks vajaliku energia hulka, võib kergesti võrrelda seda kogu neeldunud energia hulgaga. Seda meetodit kasutasid B r o w n ja E s c o m b e, saades tulemu-

seku 0,5-4,5%.

Kolmanda viisi põhimõte seisneb selles, et CO_2 kasutav leht neelab rohkem energiat, kui samasugune leht CO_2 vabas atmosfääris. Nende erinevus annabki fotosünteesiks kasutatava energia. Ka see meetod andis eelmistele ligidased tulemused.

Ka on arvutatud näiteks maisipõllu kuivaine päevast juurdekasvu. Rea määramiste keskmisena, suurenes maisitaime kuivkaal päevas 18,3 g, mis annab põletamisel 76,86 kalorit. Kui ühel ha on 15.000 taime, siis 1 ha kogub päevas kõige soodsamates tingimustes 1,153 kcal. Kuid samal ajal sai põllupind 50 tuhat kcal. Seega mais sidus kõigest 2,3% sellele langevast energiast. Analoogilisi andmeid on saadud ka teiste kultuuride kohta.

See madal energia kasutamise koefitsient sõltub osaliselt sellest, et päikese radiatsiooni hulka kuuluvad ka taime poolt fotosünteesil kasutamatud infrapunased ja ultravioletsed kiired. Siinjuures W a r b u r g i poolt teostatud määramised vees hõljuvate ainuraksete vetikatega on andnud palju kõrgema koefitsiendi kloroplastide poolt kasutatava energia hulga kohta. Nimelt nõrga monokromaatilise (pole kasutamatuid kiiri) valguse korral ulatus see 50-60%-ni kasutatava spektri energiast. Ja kui taim looduslikes tingimustes kasutab neeldunud energiat mitmekordselt väiksema protsendi, kui võivad seda teha kloroplastid, siis seda põhiliselt sekundaarsete põhjuste mõjul, mis ei võimalda temal seda aparaati täielikult kasutada.

F O T O S Ü N T E E S I P R O T S E S S I K E E M I L I N E L O O M U S

Kiire progress fotosünteesi seesmise kemismi uurimisel algab käesoleva sajandi 40 aastast, kui selle küsimuse uurimiseks hakati kasutama märgitud aatomite meetodit ja eriti süsiniku, fosfori, hapniku ja lämmastiku isotoope. See meetod osutus väga viljakaks koos teiste uuemate laboratoorse tehnika võtetega, eriti aga koos paber-jaotuvuskromatograafiaga.

11. MÄRGITUD AATOMITE JA KROMATOGRAAFILISE MEETODI TÄHTSUS TAIMEFÜSIOLOOGIAS

Elementide aatomkaal määratakse prootonite ja neutronite arvuga tuumas, kuid elementide keemilised omadused, elektronide arvuga elektroonkihis ja põhiliselt kõige välimisel orbiidil olevate elektronidega.

Mõningatel juhtudel võib luua niisuguse olukorra, et tuumas esineb kas rohkem või vähem neutroneid, kui on antud elemendile harilikult iseloomulik. Seejuures muutub aatomkaal. Kuid sama prootonite arvu juures tuumas ja vastavalt ka elektronide hulga juures elektroonkihis aatomi keemilised ja biokeemilised omadused praktiliselt ei muutu. Keemiliste omaduste poolest on muudetud neutronite arvuga vesiniku, hapniku, süsiniku, lämmastiku, fosfori jpt. elementide aatomid samasugused harilikele aatomitele. See asjaolu annab võimaluse asendada keemilistes ja biokeemilistes reaktsioonides ühe antud elemendi isotoobi teisega. Kuid keemiliselt sarnased isotoobid erinevad teineteisest tugevasti füüsikaliselt: aatomkaalu ja enamasti ka radioaktiivsuse poolest. Elemente, mis erinevad teineteisest aatomkaalu poolest, kuid on keemiliselt sarnased, nimetatakse isotoopideks.

Real juhtudel ei vähenda muutus tuumas selle stabiilsust, mistõttu tuumad spontaanselt ei lagune. Niisuguste stabiilsete isotoopide näideteks on O^{16}, O^{17}, O^{18}, N^{14}, N^{15}, C^{12}, C^{13}, H^{1}, H^{2} jt. Sellised isotoobid esinevad harilikult looduses stabiilsete isotoopide seguna. Siinjuures kõige rohkem esineb põhiisotoopi (H^{1}, C^{12}, N^{14}, O^{16}). Stabiilseid isotoope määratakse mass-spektrograafide abil. Meetodi põhimõte seisneb selles, et uuritav element allutatakse ionisatsioonile elektronite voolu abil. Moodustuvatele ioonidele antakse kiirendus ja juhitakse läbi magnetvälja. Magnetväljas kalduvad nad kõrvale esialgsest teest, kusjuures see kõrvalekalle sõltub iooni massist. Registreerides ioonide voolu ja nende kõrvalekalde spektrit, võib kindlaks teha uuritava elemendi isotoopset koosseisu.

Stabiilsete isotoopide kasutamine on etendanud juba täht-

sat osa fotosünteesi uurimisel. Nii näiteks CO_2-s, H_2O-s ja O_2-s esineva hapniku isotoopse koosseisu (O^{16}, O^{17}, O^{18}) kõrvutamine näitas, et fotosünteesil eralduv hapnik on pärit veest. N^{15} abil on selgitatud amiinohapete ja valkude moodustumine fotosünteesil ning klorofülli kiire uuenemine taimedes.

Palju mugavam ja suurema perspektiiviga on fotosünteesi kemismi uurimisel märgitud aatomite meetod, mis põhineb radioaktiivsete isotoopide kasutamisel.

Radioaktiivsed isotoobid saadakse kunstlikult stabiilsete isotoopide aatomtuumade pommitamisel deutronite, neutronite või α-osakeste vooluga. Need suure energiaga osakeste voolud moodustuvad tsüklotronides.

Neutronitega pommitamisel on võimalik saada labiilseid isotoope. Nende tuumad lagunevad iseenesest järkjärgult, kiirates α, β või γ kiiri.

Fotosünteesi kemismi uurimiseks kasutatakse laialdaselt C^{14}, mis kiirgab pehmeid β-kiiri (elektronid) ja on 5720 aastase poolestumise perioodiga. Ka kasutatakse P^{32}, mis kiirgab β-kiiri (poolestub 14,3 päeva jooksul), S^{35} (β kiired, poolestub 87 päeva jooksul) ja H^3 (väga pehmed β -kiired, poolestub 12 a. jooksul). Niisuguste radioaktiivsete isotoopide olemasolu organites, kudedes, rakkudes ja keemilistes ühendites on kerge avastada spetsiaalsete lugejate abil või fotoplaadi tumenemise järgi. Viimasele mõjuvad need kiired samuti nagu nähtavad, ultravioletsed ja röntgenikiired. Selle meetodiga, mida nimetatakse radioautograafiaks, võib hästi uurida radioaktiivse isotoobi kogunemist ja olemasolu teatud organismi osas.

Fotosünteesi seesmise kemismi uurimiseks kasutatakse kõige rohkem radioaktiivset süsinikku C^{14}. Viies sellise isotoobi CO_2 koosseisu ja saades sel teel märgitud $C^{14}O_2$, võib seda kasutada fotosünteesi uurimiseks. Jälgides hiljem C^{14} muutuste käiku taimes, võib uurida süsiniku esmase muutumise teed fotosünteesiprotsessis ja selgitada produkte, mille moodustamisest ta osa võtab. Kuid nende tööde edu sõltub sellest, kuivõrd on uurijad suutelised täielikult ja täpselt

kindlaks tegema aineid, milles esineb C^{14}. Siin tuleb arvestada ka seda, et biokeemiliste reaktsioonide kiirus on väga suur - sekundi murdosa. Ainult keerulise mitmeastmelise reaktsiooni puhul kestab see sekundeid ja minuteid. Märgitud aatomite mitmesugustesse ainetesse järk-järgulise sisestumise dünaamika jälgimiseks on ainete keemilise eraldamise meetodid vähe sobivad, kuna nad ei võimalda kindlaks teha fotosünteesi vaheprodukte.

Selles keerulises töös on uurijatele abiks kromatograafiline meetod, mis töötati välja T s w e t i poolt 1903.a. Tswett kasutas seda taime pigmentide uurimisel, tõestades sellega ühtlasi a- ja b-klorofülli olemasolu.

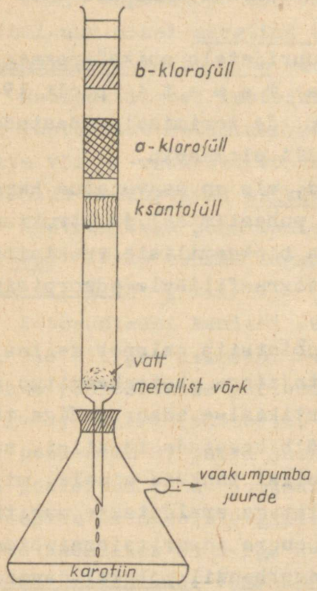
Tähelepanuväärsed edusammud, mis on saavutatud karotinoidide ja klorofülli eraldamisel, puhastamisel ja struktuuri kindlakstegemisel, aga samuti ka biokeemiliste reaktsioonide uurimisel, on tehtud tänu kromatograafilisele adsorptsioonimeetodile.

Kromatograafilise meetodi printsiip seisneb selles, et mitmesuguste orgaaniliste lahustajatega ekstraheeritud ainete keeruline segu lastakse läbi vertikaalse adsorbendiga täidetud klaastoru. Adsorbentidena võib kasutada tärklist, suhkrut, kriiti jne., s.o. pulbritaolisi tahkeid aineid, mis ei lahustu nendes lahustites, millistega eraldatakse uuritavad segud. Adsorbendid peavad olema suure adsorptsioonivõimega. Ained adsorbeeritakse kolonni adsorbendil molekulidevahelis-te jõudude erinevuste tõttu. Iga molekul, asudes keha sees, on igast küljest ümbritsetud teiste poolt. Tänu sellele, on need molekulid vastastikku tasakaalustatud. Molekulid aga tahke või vedela keha pinnal on ühest küljest teiste poolt tasakaalustamata. Seetõttu on neil pinnaenergia, mida nad püüavad vähendada teiste pindpinevust alandavate ainete sidumisega.

Teise keskkonna molekulid, sattudes selliste aktiivsete pindade piirkonda, vähendavad selle pindpinevust ja sellega ühtlasi kontsentreeruvad tema pinnal. Kõige enne kontsentreeruvad aga ained, millised vähendavad pindpinevust kõige rohkem. Nii toimub keeruliste segude eraldumine üksikuteks

koostisosadeks.

Värviliste vööndite järgi saab uurida eraldunud pigmente. Suhkru puudril adsorbeeruvad pigmendid järgmiselt: kõige peale jääb kollakasroheline b-klorofüll, allapoole sinakasroheline a-klorofüll ja veel allapoole ksantofüll. Suhkur karotiini ei adsorbeeri (joon.62).



Joon.62. Lehe pigmentide eraldumine adsorptsiooni kolonnis.

Sellist analüüsi nimetas T s w e t t kromatograafiaks, meetodit aga kromatograafiliseks meetodiks ja tekkinud värviskaalat kromatogrammiks. Adsorbendi kiht, mis sisaldab meid huvitavat ainet, võetakse torust välja eraldi teistest ja ekstraheeritakse adsorbendilt seda lahustava lahusti abil. Sellisel viisil võib eraldada ka värvituid aineid.

Kaasajal on leidnud erakordselt laialdast kasutamist paber-jaotuvuskromatograafia. Selle printsiip on järgmine.

Filterpaberi tselluloosil on sugulus veega, mistõttu õhukuivas paberis on ca 25% vett. Tselluloosi poolt adsorbeeritud vesi kujutab endast liikumatut vedelat faasi, milles eraldatavad ained võivad erineval määral lahustuda.

Liikuvaks faasiks on orgaaniline lahusti (n-butanool, fenool jpt.). Viimase peab valima nii, et ta ühel või teisel (kuid erineval määral) lahustaks kõik ained, mis asuvad uuritavas segus.

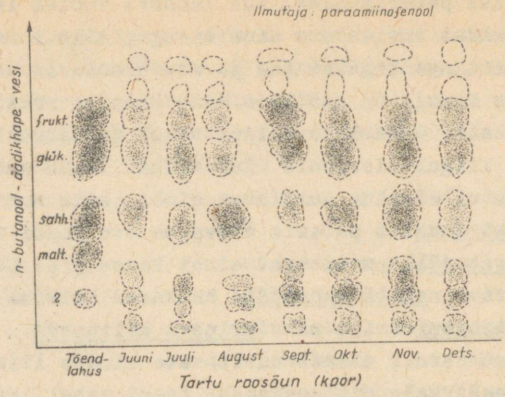
Filterpaberi äärele kantakse väike uuritava segu tilgake. Pärast kuivatamist pannakse paberi ots lahustisse ja viimane liigub kapillaarjõudude mõjul läbi uuritava aine

laigu piki paberit üles. Kui lahusti voolab läbi paberi osa, mis sisaldab uuritavate ainete segu, siis toimub ainete jaotumine liikuva orgaanilise ja statsionaarse vee faasi vahel. Liikuvas faasis on uuritava aine kontsentratsioon väike, mistõttu teatav aine hulk väljub veest ja läheb liikuvasse faasi, mis liigub ülespoole. Kui liikuv lahus saavutab paberi osa, mis ei sisalda uuritavat ainet, siis uuritav aine läheb liikuvast faasist paberis olevasse vee faasi tagasi. Järgnev vool võtab jälle uuritavat ainet kaasa jne. See viib selleni, et uuritava segu komponendid hakkavad liikuma mööda paberit üles, siinjuures iga aine erineva kiirusega.

Nagu näeme, oleneb uuritavate ainete liikumine nende lahustuvusest kahe mitteseguneva faasi vahel. Kui mingisugune aine lahustub täielikult liikuvas lahustis, kuid ei lahustu vees, siis ta liigub koos lahusti frondiga. Kui aine ei lahustu liikuvas lahustis, siis jääb ta pealekandmislaiku. Vahepealsed nii vees kui ka liikuvas lahustis lahustuvad ained liiguvad paberil erineva kiirusega, vastavalt nende lahustuvusele kummaski faasis. Lahustuvus on aga igale ainele spetsiifiline ja oleneb nende molekuli ehitusest. Valides sobivaid lahusti paare, võime teostada keeruliste segude eraldamise üksikuteks komponentideks.

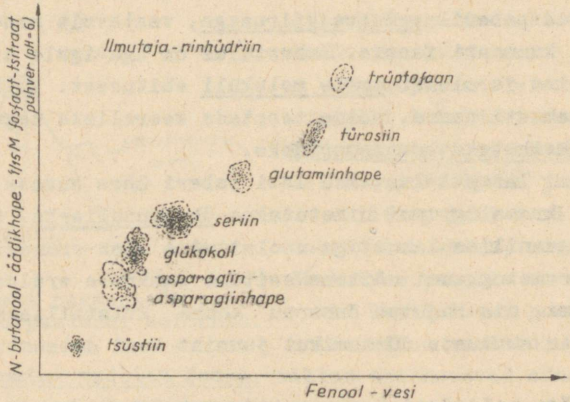
Kui lahusti lastakse läbi paberi ühes suunas, siis niisugust kromatogrammi nimetatakse ühesuunaliseks. Sellel toimub orgaanilise lahustiga voolutamine ühes suunas. Ühesuunalise kromatogrammi näitena esitame suhkrute eraldamise kromatogrammi, mis kujutab õunapuu koore kristalliseeruvate suhkrute muutuste dünaamikat juunist kuni detsembrini (joon. 63).

Väga paljudest komponentidest koosneva segu uurimisel ei anna ühesuunaline kromatogramm rahuldavaid tulemusi, sest lähedaste jaotuvuskoefitsientidega (liikuvas faasis oleva aine kontsentratsiooni suhe aine kontsentratsioonisse liikumatus faasis) ained asuvad tihti samal tasemel. Sel juhul võib kasutada mitmesuguseid lahusteid või tehakse kahesuunaline kromatogramm (joon.64). Siin voolutatakse esimene kord ühes suunas ja teinekord pärast kuivatamist pööratakse paber



Joon.63. Suhkrute eraldamine ühesuunalisel paberkromatogrammil.

90°-lise nurga all ning voolutatakse teistsuguse lahustiga teises suunas. Paberile kantakse ainult üks proov.



Joon.64. Kahesuunaline paberkromatogramm.

Kromatogrammil tekkivate värvitute ainete kindlakstegemiseks (indentifitseerimiseks) kasutatakse ilmutamist vastavate reaktiividega. Need annavad teatud ainetega värvilise ühendi. Nii ilmutatakse amiinohapped ninhüdriiniga, orgaanilised happed broomfenoolsinisega, suhkrud para-amiinofenooliga jne. Ilmutamise tulemusena saadakse kromatogrammile vär-

vilised laigud, milledes on kogunenud üks või teine aine. Laikudes esinev aine tehakse kindlaks tõendlahuste abil, mis on valmistatud teada olevate ainete reaktiividest. Võrreldes teada olevate ainete laike uuritavate ainete laikudega, otsustatakse ainete identsuse üle, sest ained liiguvad paberil samades tingimustes alati ühele ja samale kohale (vt. joon. 63).

Kui aga mõnes laigus, s.t. mõnes aines peab esinema radioaktiivne isotoop, siis asetatakse kromatogramm tundlikule röntgeniplaadile ja saadakse radioautogramm. Nendes kohtades, kus näiteks fotosünteesi tulemusena sisestus radioaktiivne süsinik, tekivad plaadil heledad laigud.

Kromatograafilise meetodi eriline väärtus seisneb selles, et see võimaldab eraldada keerulisi segusid muutmata nende keemilist koosseisu. See on tähtis ainevahetusproduktide uurimisel, mis sisaldavad väga labiilseid orgaanilisi ühendeid väikestes hulkades.

Märgitud aatomite meetodi ja paberkromatograafia kasutuselevõtmine on erakordselt suure tähtsusega taimefüsioloogiliste küsimuste lahendamisel. Kuulugu need küsimused fotosünteesi, taimede mineraalse toitumise või hingamise uurimise valdkonda - kõikjal on nendel meetoditel revolutsiooniline tähtsus. Nende meetoditega algab õieti uus etapp taimede füsioloogia uurimisel. Märgitud aatomite meetod ja paberkromatograafia võimaldavad tungida tunduvamalt sügavamale taimede elutegevuse seaduspärasuste olemuse uurimisel.

Kuna taimeekstraktid koosnevad väga keeruliste ainete segudest, siis real juhtudel ei õnnestu saada laitmatut eraldumist kromatogrammidel. Nii näiteks langevad mõningate orgaaniliste hapete või süsivesikute laigud paberkromatogrammil kokku amiinohapete laikudega. Sel juhul on kasulik täiendavalt kasutada ioonvahetuse kromatograafiat või elektroforeetilist eraldumist.

Esimesel juhul kasutatakse kunstlikke ioonvaike. Nendega täidetakse klaasbüretid, millest lastakse läbi uuritav lahus. Üks nendest vaikudest on küllastatud liikuvate ja kergesti väljatõrjutavate katioonidega, teine anioonidega.

Ioonvahetusel annavad vaigud lahusesse oma katioonid või anioonid ja neelavad lahusest ühendeid, mis kannavad positiivset või negatiivset laengut (orgaanilised happed, amiinohapped) ja lasevad läbi elektriliselt neutraalsed ained (süsivesikud). Hiljem saab neeldunud ained vaikudest välja tõrjuda teiste ainetega ja kromatografeerida paberil nii nagu elektriliselt neutraalseidki aineid.

Paber-elektroforeesi põhimõte seisneb selles, et uuritav segu kantakse filterpaberile. Paberi otsad asuvad soolalahuses (puhver), millesse on asetatud elektroodid (katood ja anood). Elektrivoolu sisselülitamisel hakkavad elektriliselt laetud ained liikuma vastupidise märgiga elektroodi poole, kusjuures see liikumise kiirus oleneb laengu ja aine molekuli suurusest. Sel teel on võimalik eraldada ainete segu fraktsioonideks, millede täielikum eraldamine teostatakse paberkromatograafiliselt.

12. FOTOSÜNTEESI FOTOKEEMILISED JA FERMENTATIIVSED REAKTSIOONID

Juba T i m i r j a z e v märkis, et fotosünteesi intensiivsus ei tõuse mitte kaugeltki proportsionaalselt valguse intensiivsuse tõusuga. Teatud valguse intensiivsuse juures saabub nagu lehe küllastumine valgusega ja edasine valguse tugevdamine ei suurenda enam fotosünteesi. Juba see fakt osutab fotosünteesi sõltuvusele fotokeemilistele reaktsioonidele järgnevatest fermentatiivsetest reaktsioonidest, mis võivad toimuda ka pimeduses. Viimase seisukoha kasuks tõid edaspidised uurimised uusi eksperimentaalseid tõendeid. Nende uurimiste tulemused kinnitasid üha enam, et koos fotokeemiliste reaktsioonidega, mis on seotud valguse energia otsese kasutamisega, sisaldab fotosünteesi ka puhtfermentatiivseid (biokeemilisi), valgusest sõltumatuid reaktsioone. Need mõlemad reaktsioonitüübid on omavahel tihedalt seotud. Valgusreaktsioonide käik oleneb peale valguse ka sellest, missuguse kiirusega toimub järgnev produktide fermentatiivne ümbertöötamine, milline võib juba toimuda pimeduses.

Tõendeid valgus- ja pimedusreaktsioonide olemasolu koh-

ta fotosünteesiprotsessis on saadud fotosünteesiprotsessi uurimisel vahelduva ja pideva valguse käes. Nende katsete kohaselt on fotosünteesi intensiivsus vahelduva valguse käes alati suurem kui pideva valguse käes. Näiteks kasutatakse valguse energiat kõige efektiivsemalt sel juhul, kui valgust antakse 10^{-5} sek. jooksul vaheldumisi 0,1-sekundilise pimedusega.

See fakt on saanud järgmise tõlgenduse, mida tõendavad ka paljud teised uurimised. Fotosünteesiprotsessis esinevad nii valguse fotokeemilised reaktsioonid kui ka puhtbiokeemilised fermentatiivsed reaktsioonid. Pideval valgusel klorofüllimolekulid neelavad footoneid (kvante) ja annavad nende energia fermentatiivsetele reaktsioonidele. Viimased pideva valguse käes ei jõua kasutada kõiki primaarsete fotoaktide energiat, mille tulemusena osa energiat degradeerub soojuseks. Vahelduval valgusel neelab klorofüll valguse ajal energia kvandid ja pärast saabuva pimeduse ajal jõuavad fermendid kanda energia pimedusreaktsioonidele ning vabanevad uuesti uue valguse perioodi saabumise ajaks.

Puhtbiokeemiliste reaktsioonide olemasolust fotosünteesis tunnistavad ka katsed, milledes uuriti temperatuuri mõju fotosünteesile. Nimelt nõrgas valguses peaaegu ei sõltu fotosünteesi intensiivsus temperatuurist, sest nendes tingimustes fotosünteesi limiteerib valguse intensiivsus. Tugeva valguse intensiivsuse juures väljendub fotosünteesi sõltuvus temperatuurist aga hästi, sest antud juhul fotosünteesi intensiivsus limiteeritakse temperatuurist sõltuvate fermentatiivsete reaktsioonide "läbilaskevõimega".

Järgmine grupp tõendeid fotosünteesi kahefaasilisuse kohta on saadud nn. assimilatsiooniarvu uurimisel, mis väljendab teatud ajaühikus assimileeritud CO_2 hulga suhet sellest protsessist osa võtva klorofülli hulgasse.

W i l l s t ä t t e r, uurides fotosünteesi intensiivsust mitmesugust klorofülli hulka sisaldavate taimede juures, tõestas, et CO_2 lagundamise intensiivsus ei ole proportsionaalne klorofülli hulgaga. Vähese klorofülli sisaldusega lehtedes suureneb fotosünteesi intensiivsus peamiselt koos val-

Guse intensiivsuse suurenemisega, samal ajal, kui pigmentide poolt rohkem rikkamates lehtedes sõltub fotosünteesi intensiivsus esmajärjekorras temperatuurist, s.o. temperatuurile alluvatest keemilistest reaktsioonidest.

Assimilatsiooniarv on tumerohelise värvusega taimedes väiksem kui heleroheliste juures. Suur assimilatsiooniarv on iseloomulik kollaste lehtedega taimevormidele. Siit on näha, et klorofülli poolt rikastes lehtedes kasutatakse viimast vähem ökonoomselt.

Fotosünteesi intensiivsuse tõus, mida vaadeldakse valguse kätte asetatud etioleerunud taimede juures, jääb maha klorofülli hulga suurenemisest. Nii nende neljandal valguses viibimise päeval tõusis klorofülli sisaldus 22 korda, kuid fotosüntees ainult 2,2 korda.

Kõik loetletud faktid näitavad puhtbiokeemilise faasi olemasolu fotosünteesiprotsessis, mis pole otseselt seotud valguse kasutamisega.

Niisugused on faktid, millised on aluseks kaasajal üldtunnustatud vaadetele fotosünteesist, kui seaduspäraselt omavahel seostatud fotokeemilistest ja fermentatiivsetest reaktsioonidest.

13. FOTOSÜNTEESI FOTOKEEMILISED REAKTSIOONID JA NENDE SEOS FERMENTATIIVSETE REAKTSIOONIDEGA

Kõigepealt on huvitav jälgida teed, mida mööda toimus vaadete arenemine fotosünteesi kemismi kohta. Esimese fotosünteesi skeemi esitas 1870.a. B a e y e r. Ta arvas, et valguse energia kasutatakse CO_2 lagundamiseks:

$$CO_2 \xrightarrow{\text{valgus}} CO + O$$

Vaheproduktina tekkinud CO taandatakse vee poolt ja see muutub formaldehüüdiks, mille tulemusena eraldub teine hapniku aatom:

$$CO + H_2O \longrightarrow CHOH + O$$

Saadud formaldehüüd polümeriseerub seejärel kuni heksoosini, nagu seda esmakordselt leelisega mõjutades pani tähele

B u t l e r o v:

$$6CHOH \longrightarrow C_6H_{12}O_6$$

Baeyeri teooria on täielikus vastuolus kaasajal teada olevate faktidega. Kõigepealt on tõestatud, et taimed pole üldse võimelised omastama süsiniku allikana CO-d. Kuni kaasajani pole õnnestunud avastada taimekudedes isegi formaldehüüdi jälgi. Samuti on tõestatud taime täielik võimetus omastada formaldehüüdi lehtede kunstlikul toitmisel. Ebaõigeks osutus ka vaade O_2 päritolu kohta CO_2-st. Kõigi nende põhjuste tõttu Baeyeri hüpotees, mis oli kaua aega tunnustatud, pakub kaasajal ainult ajaloolist tähtsust.

Kaua aega tunnustatud W i l l s t ä t t e r i skeemi järgi toimub süsihappe ($CO_2 + H_2O$) ühinemine magneesiumi sisaldava klorofülli tuuma külge. See klorofülli ühend süsihappega, mis otseselt neelab valguse energiat, läheb seejärel üle ülihapendvormiks. Lõpuks tekkinud ülihapend laguneb kloroplasti stroomas või protoplasmas leiduvate fermentide mõjul. Seejuures eraldub vaba hapnik ja tekib formaldehüüd, kuna klorofüll võtab esialgse seisu.

Üheks tõsisemaks vastuväiteks Willstätteri skeemi vastu on tema enda poolt avastatud assimilatsiooniarvu muutumine. Kui klorofüll võtaks otseselt osa CO_2 taandamisest, ühinedes keemiliselt CO_2-ga, siis assimilatsiooniarv peaks olema konstantne. Kuid nagu äsja nägime, ei ole see nii.

Esitatud fotosünteesi keemilise loomuse selgitamise teooriad väidavad, et klorofülli poolt neelatud valguse energia antakse CO_2-le. Selle energia mõjul CO_2 laguneb süsinikmonooksüüdiks ja hapnikuks. Viimane eraldatakse ümbritsevasse väliskeskkonda. CO astub hiljem reaktsiooni veega ja annab süsivesikud. Kuid uuemad uurimised näitavad, et kloroplastide poolt neelatud CO_2 taandatakse lõppkokkuvõttes vee vesiniku poolt. Seejuures moodustub fotosünteesi primaarne produkt. Vee hapnik eraldatakse taime poolt ümbritsevasse keskkonda.

Seega kujutab fotosüntees endast CO_2 ja H_2O omavahelist redoksreaktsiooni, mis toimub päikese energiat neelava klo-

rofülli osavõtul. See seisukoht on tõestatud märgitud aatomite meetodiga. Nii analüüsides Elodea poolt eritatud hapnikku, leidis V i n o g r a d o v (1941), et see on oma isotoopselt koosseisult ligemal vee hapnikule kui CO_2 hapnikule. Üksikasjalikke uurimisi selles osas teostas R u b e n (1941), kes kasutas fotosünteesi substraadina raske hapnikuga (O^{18}) kunstlikult rikastatud vett. Fotosünteesil eralduv hapnik osutus pärinevaks veest. See fakt sai aluseks fotosünteesi kemismi selgitamise uuele suunale.

T i m i r j a z e v väljendas mõtte sellest, et klorofüll etendab rohelises lehes fotosensibilaatori osa, s.o. ta neelab valguse energiat ja annab selle fotokeemilistele reaktsioonidele. Siinjuures klorofüll neelates valgust, teeb ise läbi keemilisi muutusi ja andes hiljem valguse energia fotosünteesil reageerivale ühendile, muutub ise tagasi lähteaineks. Timirjazev kinnitas seda mõtet ka katsetega, näidates, et vesinik taandab eraldumise momendil klorofülli nõrgalt värvunud ühendiks. Õhus hapendub see uuesti hapnikuga, muutudes roheliseks pigmendiks.

T e r e n i n i järgi läheb klorofüllimolekul valguse kvandi mõjul üle kõrge keemilise aktiivsuse seisu, kus ta on võimeline pöörduvaks redoksmuutusteks.

K r a s n o v s k i näitas, et valguse kvandi neelamisel omandab klorofüll aktiivse hapendaja omadused ja muutub võimeliseks hapendama (ise taandub) mõningaid ühendeid, võttes nendelt elektroni või vesiniku. Ta teostas klorofülli pöörduva fotokeemilise taandamise niisuguste taandajate vesiniku arvel, nagu askorbiinhape, tsüsteiin, H_2S ja fenüülhüdrasiin. Taandamise reaktsioon toimub anaeroobsetes tingimustes ja ainult valguse käes. Seejuures toimub kvantide energia sidumine klorofüllis. Näiteks klorofüll võib hapendada askorbiinhappe (AH):

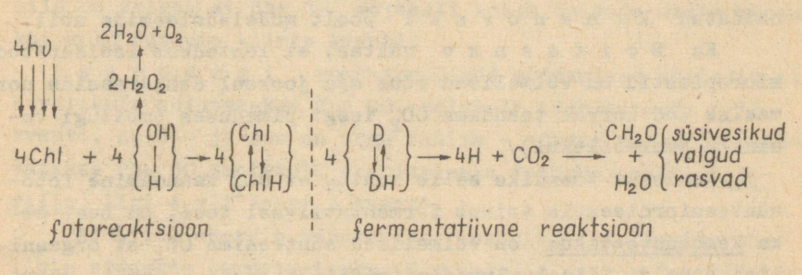
$$Chl + AH \xrightarrow{h\nu} ChlH - DAH \text{ (dehüdroaskorbiinhape)}$$

Rikastudes energiaga (liidab elektroni või vesiniku), omandab klorofüll kõrge taanduspotentsiaali ja on võimeline elektroni või vesinikku üle andma teistele ühenditele, taan-

dades neid ning tõstes nende energeetilist taset.

K r a s n o v s k i laboratooriumis on eksperimentaalselt näidatud klorofülli võime sensibiliseerida valguse käes rea teiste ühendite (riboflaviin, difosforpüridiinnukleotiid) fotokeemilist taandamist askorbiinhappe vesiniku arvel. Need ühendid pole võimelised väljastpoolt energiat kasutamata ühendama endale askorbiinhappe vesinikku. Kuid klorofülli juuresolekul ja valguse käes toimub see reaktsioon kiiresti. Fotosünteesi fotoreaktsioonis kasutatakse askorbiinhappe vesiniku asemel vee vesinikku.

Arvestades kaasajal teada olevaid eksperimentaalseid fakte, võib fotosünteesi skemaatiliselt kujutada järgmiselt (T e r e n i n):



Tähega "D" on tähistatud dehüdraas-süsteem.

Nagu näeme, koosneb fotosünteesiprotsess mitmest etapist: 1) valguse neelamisest klorofülli poolt, 2) vee fotolüüsist, mille tulemusena eraldub hapnik ja vesinik seotakse klorofülliga, 3) vesiniku üle andmisest vahepealsele ülekandjale (fermendile) ja 4) CO_2 taandamisest ning CH_2O ja vee moodustumisest.

Kogu fotosünteesi keerulises ahelas on valguse energia kasutamisega otseselt seotud ainult reaktsioonide esimene faas - vee hapendamine (fotolüüs). See reaktsioon saab võimalikuks tänu klorofülli aktiveerimisele energia kvandi abil. Olles viidud kõrgemale energeetilisele tasemele, omandab pigmendi molekul võime ühendada vee vesinikku. Seejuures katkeb side vee molekulis H ja OH ioonide vahel. Vesinik läheb pigmendi taandamiseks, aga OH ioonid moodustavad ühinedes

H_2O_2, milline ülihapend on muidugi orgaaniline. Viimane lagundatakse katalaasi tüüpi fermendi abil veeks ja hapnikuks.

Arvatavasti ei allu vesi fotolüüsile vabal kujul, vaid see ühineb eelnevalt teiste ainetega, millega ühtlasi aktiveerub.

Teine fotosünteesi reaktsioonide faas, mis on tihedalt seotud esimesega, seisneb klorofülli poolt mobiliseeritud vee vesiniku ülekandmises CO_2 molekulile. See ülekanne toimub ensümaatilisel teel dehüdraas-süsteemide osavõtul. Mitmesugused dehüdraasid, mis on harilikeks fermentideks taimeorganismi elutegevuses, on viimaste aastate uurimiste järgi nähtavasti ka vesiniku ülekandjateks fotosünteesiprotsessis.

Difosforpüridiinnukleotiidi ja riboflaviini aktiivsete gruppide osavõtt vesiniku ülekandmisest fotosünteesil on näidatud K r a s n o v s k i poolt mudelsüsteemide abil.

Ka B o i t š e n k o näitas, et lehtedest isoleeritud kloroplastid on võimelised mõne aja jooksul dehüdraaside normaalse töö korral taandama CO_2 isegi pimeduses (muidugi vesiniku juuresolekul).

Kaudseks tõendiks selle kohta, et CO_2 taandamine fotosünteesiprotsessis toimub fermentatiivsel teel, on see, et ka kemosünteetikud on võimelised sünteesima CO_2-st orgaanilisi aineid. Siia kuuluvad nitrifitseerijad, rauа-, väävli- jt. bakterid. Kõik need mikroorganismid ammutavad energiat keemilistest hapendusreaktsioonidest ja kasutavad selle CO_2 taandamiseks fermentatiivsete reaktsioonide abil ilma valguse osavõtuta. Analoogiline taandamise aparaat on ka fotosünteesijatel taimedel, ainult selle erinevusega, et selleks saadava energia allikaks on valgus.

Seega fotosünteesiprotsessis töötavad klorofülli ja CO_2 vahel fermendid, vesiniku ülekandjad, kusjuures klorofüll annab neile vesiniku veelt. Kas on suunatud klorofülli hapendav mõju otse veele või esinevad siin samuti fermendid, elektronide ja vesiniku ülekandjad, pole praegu veel teada. Mõningate andmete põhjal kaldutakse arvama viimast.

14. FOTOSÜNTEESI ENERGEETIKA JA KVANTIDE KASUTAMINE

Ühe CO_2-molekuli taandamiseks süsivesikute tasemeni kulub 4 vesinikuaatomit ja järelikult ka mitte vähem kui 4 valguse kvanti:

$$CO_2 + 4H \xrightarrow{4h\nu} (CH_2O) + H_2O$$

See reaktsioon on endotermiline. Nimelt sellise süsivesikühiku moodustamiseks kulub 112 kcal, sest just selline hulk vaba energiat eraldub vastupidisel põletamisel.

Kui fotosüntees toimub punaste kiirte mõjul (650-680mμ), siis niisuguste kiirte einstein (kvantmool) on ligikaudu 40 kcal. Et CO_2 gramm-mooli taandamiseks on vaja 112 kcal, siis on selge, et ühe CO_2 molekuli kohta on vaja mitte vähem kui kolm punaste kiirte kvanti.

W a r b u r g i rohkearvulised määramised näitasid, et harilikult kulutatakse ühe CO_2-molekuli taandamiseks 8-12 kvanti. Kuid - ja see on väga tähtis - nõrgas valguses kulutatakse ühe CO_2-molekuli taandamiseks fotosünteesil (Chlorella) ligi 4 või isegi 3 kvanti.

Kvantide energia kasutatakse vesiniku- ja hapnikuvaheliste sidemete purustamiseks OH grupis, s.o. vee fotolüüsiks. Kuid vesiniku hapendamisel hapnikuga vabaneb 110 kcal soojust mooli kohta. See on ligi kolm korda rohkem kui punaste kiirte kvantide energia. Kui ühe OH sideme purustamiseks on vaja mobiliseerida kolm punaste kiirte kvanti ja kuna CO_2-molekuli taandamiseks kulub 4 vesinikumolekuli, siis kvantide kulutus CO_2-molekuli kohta peab olema vähemalt 12 valguse kvanti. Aga kuidas jätkub siis nõrga valguse juures neljast kvandist? See on arvatavasti võimalik sel teel, et vesi hapendatakse väga kõrge hapenduspotentsiaaliga kloroplasti struktuuridel, aga CO_2 taandatakse kõrge taanduspotentsiaaliga tsoonides. Viimastes tingimustes ühekvandilisest fotokeemilisest reaktsioonist on küllalt, et mobiliseerida elektronid või vesinik ühes tsoonis ja suunata see CO_2 taandamiseks teise tsooni.

Et kloroplastides tekivad valguses tõesti erinevad red-

okspotentsiaalid, seda nägime juba varem (katse $AgNO_3$-ga). Kõrge hapenduspotentsiaali tekkimine on seotud väga aktiivsete hapendajate tekkimisega, millised on võimelised hapendama stabiilse ja inertse vee. Kõrge taanduspotentsiaali põhjustavad väga tugevad taandajad, millised taandavad inertse süsihappegaasi.

Struktuuri heterogeensus on üks tähtsaim ja iseloomulikum elavate süsteemide olemasolu tingimus, sest siis erinevates kohtades ja erinevatel struktuuridel on üheaegselt erinevad redokspotentsiaalid.

Kaasajal olemasolevate andmete kohaselt tekib kõrge taanduspotentsiaal püridiinnukleotiidide ja ATF-de üheaegsel olemasolul ühes ja samas kohas. Fotokeemiliselt mobiliseeritud vesinik antakse püridiinnukleotiididele pigmentide-fotosensibilisaatorite kaudu. K r a s n o v s k i l õnnestus näidata, et klorofüll sensibiliseerib ülekannet püridiinnukleotiididele ja flaviinidele. Ta väljendas arvamist, et just see reaktsioon seob fotostaadiumi CO_2 taandamise protsessiga. Seda kinnitab mitmesuguste dehüdraaside rikkalik esinemine kloroplastides.

ATF võib rohelises taimes moodustuda rea mehhanismide kaudu. Valguses saadakse mineraalse fosfori esteriseerimiseks vajalik energia trifosfordihüdropüridiinnukleotiidilt ($TPNH_2$). A r n o n i töödega näidati, et isoleeritud kloroplastid on valgustamisel võimelised moodustama ATF-i ADF-st ja anorgaanilisest fosforist. Reaktsioon nõuab rea kofaktoreid, milledest erilise tähtsusega on askorbiinhape, tsütokroomid ja flaviinid. ADF-i fotokeemilise fosforileerimisel kasutatakse vesiniku donaatorina fotolüüsil tekkinud aktiivset vesinikku ($TPNH_2$, $DPNH_2$). Hapendajateks on selles reaktsioonis fotolüüsil moodustunud ülihapendid või isegi molekulaarne hapnik. Püridiinnukleotiidide vesinik antakse üle hapnikule, mille tulemusena tekib vesi ja vabaneva energia abil liitub ADF-molekulile fosforhappe jääk koos makroenergeetilise sidemega (vt. fotosünteesi tsükkel lk. 188). Nagu näeme, tekivad fotosünteesil energiarikkad ühendid, millede energia abil toimuvad sünteetilised protsessid.

Nende teravalt erinevate redokspotentsiaalide säilitamine nõuab aga pidevalt energia kulu. Nõrga valguse intensiivsuse tingimustes, kus fotosünteesiprotsessis kasutatakse nelja vesiniku kohta neli valguse kvanti, on energia lisaallikaks hingamine. Kui assimileerivad rakud sisaldavad varem toimunud fotosünteesi tulemusena küllaldaselt hingamissubstraati, siis sellistes tingimustes säilitatakse potentsiaalide erinevused hingamisel vabaneva energia arvel. Arusaadavalt pole selline fotosüntees ökonoomne, seepärast valguse tugevnemisega kvantide kasutamine suureneb 8–12 kvandini.

Ühe CO_2-molekuli taandamiseks süsivesikute tasemeni on vajalik 4 elektroni- ja 3 ATF-molekuli. Neli elektroni saadakse kahelt $TPNH_2$-molekulilt. Kui ka ATF tekkimiseks vajalik energia on pärit valguselt, siis minimaalne kvantide hulk ühe CO_2-molekuli taandamiseks oleks 6 või 7. See tähendab, et taandamiseks nõutakse 4 elektroni ja veel 2 või 3 elektroni 3ATF-molekuli moodustumiseks. Nagu hiljem näeme, kasutatakse üks ATF-molekul fotosünteesi primaarse produkti fosforglütseriinhappe aktiveerimiseks ja teine ribuloosmonofosfaadi fosforileerimiseks. Normaalses valguses kasutatakse aga 8–12 valguse kvanti. See näitab ühtlasi, et fotokeemiliselt tekkinud energiarikkad ühendid (ATF jt.) leiavad kasutamist veel teistes energiat vajavates reaktsioonides (näit. sahharoosi, valkude, rasvade jne. sünteesil).

Peale valguse võib olla ka teisi ATF moodustumiseks vajaliku energia allikaid. Nõrgal valgusel pärineb ATF-i energia hingamisprotsessist. Sel juhul kulub CO_2 taandamiseks 4 kvanti. Mõned mikroorganismid saavad aga kogu CO_2 taandamiseks vajaliku energia hapendusreaktsioonide kaudu (kemosünteetikud).

Tarvis on rõhutada fosforhappe erakordset suurt tähtsust fotosünteesiprotsessis. Ta muudab ühendid labiilseteks ja reageerimisvõimelisteks. Minnes ühelt ühendilt teisele, on ta ühtlasi energia ülekandjaks. Viimane on väga tähtis fotosünteesiprotsessis, kus energia etendab esmajärgulist osa.

C a l v i n i (Kalifornia ülikool) ja tema koolkonna tööde tulemusena võib esitada kogu CO_2 fotosünteetilise taandamise tee kuni heksoosideni kõigi vahepealsete fermentatiivsete reaktsioonidega. Kõik need andmed on saadud märgitud aatomite ja paberkromatograafilise meetodi abil.

Katseobjektidena kasutati harilikult ainurakseid rohevetikaid (Chlorella ja Scenedesmus), harva kõrgemate taimede rohelisi lehti. Pärast lühikest fotosünteesi $C^{14}O_2$ keskkonnas, fikseeriti taimed keeva etanooliga. Sellisel fikseerimisel lakkavad kõik fermentatiivsed protsessid kiiresti. Analüüsideks kasutati taimematerjali ekstrakti. Fotosünteesi produktide keemiline analüüs teostati kahesuunalise paberkromatografeerimise abil. C^{14} muutuste jälgimiseks teostati üheaegselt paberkromatogrammil radiokeemiline analüüs. Selleks asetati paberkromatogramm tundlikule röntgeniplaadile ja saadi radioautogramm. Viimase võrdlemisel paberkromatogrammiga otsustati radioaktiivse isotoobi olemasolu ja kontsentratsiooni üle paberil eri kohtades olevates laikudes.

Kuna C-taandamise kiirus on väga suur, siis fotosünteesis tekkivate ühendite järjekorra kindlakstegemiseks konstrueeriti Calvini poolt eriline aparaat, mis võimaldab katsetada väga lühikeste ajavahemike jooksul (joon.65). Selline aparaat annab võimaluse jälgida C^{14} üksikutesse fotosünteesi produktidesse sisestamise järjekorda.

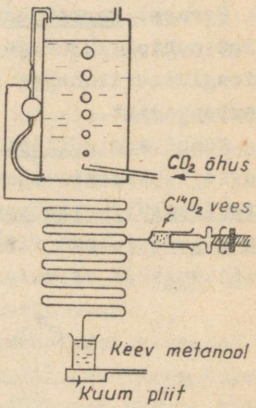
C a l v i n, B e n s o n jt. tegid kindlaks, et pärast 10-sekundilist fotosünteesi esineb C^{14} fosforglütseriinhappes, dihüdroatsetoonfosfaadis (fosfordioksüatsetoon), fruktoosdifosfaadis, mannoosfosfaadis, glükoosfosfaadis, sedoheptuloosfosfaadis, riboosfosfaadis, riboloosfosfaadis ja ribuloosdifosfaadis.

Pärast 1-minutilist fotosünteesi esineb märgitud C täiendavalt veel: glükoolhappes, õunhappes, glütseriinhappes, alaniinis, seriinis, asparagiinhappes ja fosforpüroviinamarjahappes.

Pärast 10-minutilist fotosünteesi esineb märgitud C^{14} juba sahharoosis, glutamiinhappes, fenüülalaniinis ja isoleutsiinis.

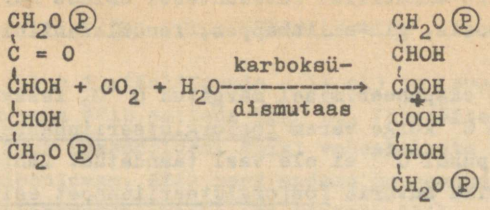
Taimede eksponeerimisel märgitud $C^{14}O_2$ keskkonnas esineb märgitud C^{14} kõige varem fosforglütseriinhappe karboksüülgrupis. Sel puhul C^{14} ei ole veel taandatud. Lähtudes sellest loevad ameerika autorid fosforglütseriinhapet esimeseks avastatavaks fotosünteesi produktiks.

Missugused on seda arvamust kinnitavad eksperimentaalsed andmed? Selle kindlakstegemiseks jäeti katseobjektid tunniks või rohkemaks $C^{14}O_2$ atmosfääri. Sellistes püsivates tingimustes rikastusid kõik fotosünteesi produktid C^{14}-ga. Märgitud aatomi kontsentratsioon määrati nendes ühendites pärastise analüüsiga paberkromatograafia ja radioautograafia meetoditel.



Joon.65. Seadeldis fotosünteesi kemismi uurimiseks.

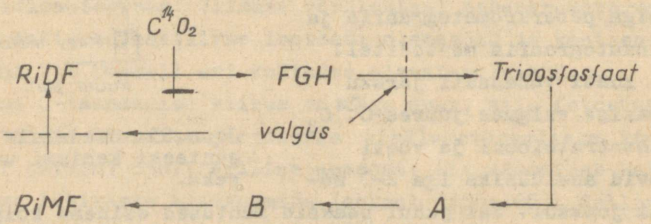
Edasi vähendati järsku normaalse valguse juures $C^{14}O_2$ kontsentratsiooni ja võeti proovid analüüsiks iga 2-3 sekundi jooksul. Sel juhul peaksid muutused esinema kõigepealt nendes ühendites, mis on otseselt seotud CO_2 assimilatsiooniga, ja nimelt 1) kui riboloosdifosfaat (RiDF) on ühendiks, millele liitub CO_2, siis C^{14} hulk selleks peaks esialgu jääma endiseks ja 2) kui fosforglütseriinhape (PGH) tekib riboloosdifosfaadi karboksüleerimise tulemusena, siis C^{14} kontsentratsioon selles peaks vähenema (joon.66). Seda tegelikult näitasidki katse tulemused, mille järgi riboloosdifosfaat on CO_2 aktseptoriks ja fosforglütseriinhape fotosünteesi esmaseks produktiks:



riboloosdifosfaat fosforglütseriinhape

Ferment karboksüdimutaas on eraldatud uus-meremaa spinatist puhtal kujul ja selle abil on teostatud laboratoorne fosfosglütseriinhappe süntees riboloosdifosfaadist ja Nabikarbonaadist.

Edasi aga lülitati valgus välja ja võeti analüüsiks proovid lühikeste vaheaegade järel. Viimase võtte abil leiti, et fosforglütseriinhappe kontsentratsioon tõuseb sel juhul väga kiiresti, aga riboloosdifosfaadi kontsentratsioon väheneb (joon.66). Et valguse väljalülitamise esimestel momenti-



Joon.66. CO_2 ja valguse väljalülitamise mõju fotosünteesi vahepealsete produktide kontsentratsioonile (skeem).

del tõuseb fosforglütseriinhappe hulk 1,5-2 korda rohkem assimileeritud CO_2 hulgaga võrreldes, siis lubas see järeldada, et riboloosdifosfaadi karboksüleerimise tulemusena tekib kaks fosforglütseriinhappe molekuli.

Kuid peale selle, võimaldas selline katse selgitada, missugused fotosünteesi produktide tekkimise lülid on seotud valguse energia otsese kasutamisega.

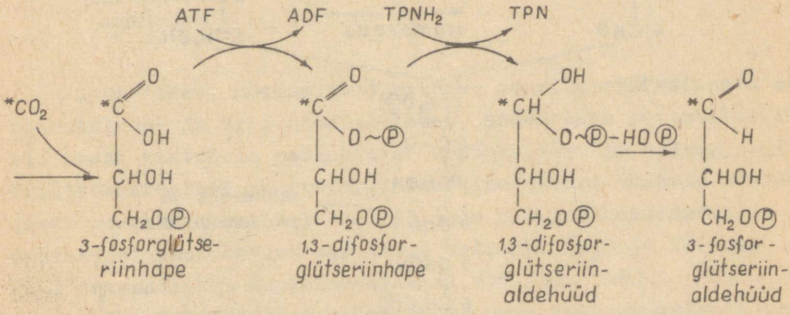
Fosforglütseriinhappe kontsentratsiooni suurenemine ja ribuloosdifosfaadi kontsentratsiooni vähenemine valguse väl-

jalülitamisel on seletatavad sellega, et fosforglütseriinhappe edasine taandumine trioosideni nõuab valguse energiat. Seda aga ei nõua ribuloosdifosfaadi karboksüleerimine kaheks fosforglütseriinhappeks. Valgus on vajalik ka ribuloosdifosfaadi tekkimiseks ribuloosmonofosfaadist (RiMF).

Selgus, et FGH taandamiseks on vajalik kaks taandajat $TPNH_2$ ja ATF, kuid RiMF -i muutmiseks RIDF-ks on vajalik ATF. Need mõlemad kofaktorid moodustuvad valguse energia abil. Seepärast valguse väljalülitamisel RiDF moodustumine ja FGH edasine taandumise kiirus väheneb. FGH moodustumine RiDF-st jääb lühikese aja jooksul endiseks.

Esitatud skeemi jälgides saab ka selgeks, mis juhtub siis, kui vähendame äkki valguse käes CO_2 kontsentratsiooni. Sel juhul suureneb kõigepealt RiDF kontsentratsioon ja hiljem tema eellase RiMF ja kõige hiljem trioosfosfaadi kontsentratsioon. Kõik need andmed näitavad, et 1) fotosünteesi esmaseks produktiks on FGH, 2) CO_2 aktseptoriks on RiDF ja 3) fotosünteesi kemism on tsüklilise iseloomuga.

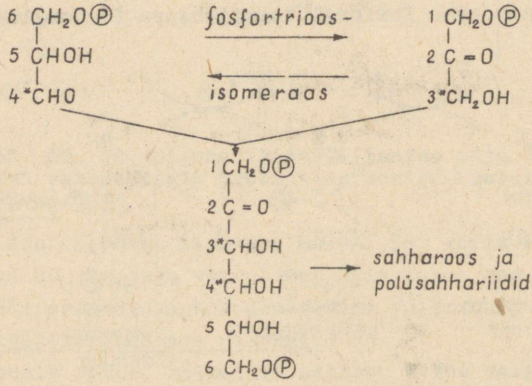
Taimede valgustamisel alustab tegevust fotosünteesi tsükkel. Vee vesinik või elektronide mobiliseerimise tulemusena aktiveeritud klorofülli poolt moodustuvad ATF ja $TPNH_2$, millised taandavad fosforglütseriinhappe fosforglütseriinaldehüüdiks:



Kuidas tehti kindlaks trioosside edaspidine muutumine? Selleks uuriti kõigepealt C^{14} hulka trioosside C - aatomite juures fotosünteesil, ekspositsiooniajaga 15 sekundit. Leiti, et pool C^{14} asub karboksüülgrupis, teine pool aga ülejäänud

kahe C-aatomi juures.

Heksooside C-aatomite radioaktiivsuse uurimisel leiti, et C^{14} paigustub heksoosi kahe kolme süsinikku sisaldava poolte vahel täpselt samuti, nagu kolme süsinikku sisaldavas glütseriinhappes. See lubab järeldada, et heksoosid moodustuvad kahe kolme süsiniku aatomit sisaldava trioosside karboksüülrühmade ühinemisel. See ühinemine on vastupidine hästi tuntud fruktoosdifosfaadi lagunemisele ferment aldolaasi abil hingamisprotsessis. Siin fosfoglütseriinaldehüüd isomeriseerub fosfordioksüatsetooniks. Viimaste kondensatsioonil moodustub fruktoos-1,6-difosfaat. Viimane on omakorda lähteaineks sahharoosi ja polüsahhariidide moodustumisel:

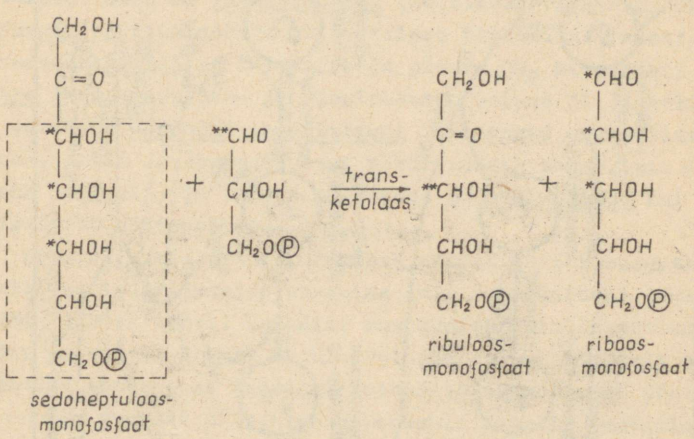


fruktoos - 1,6 - difosfaat

See on põhiline fotosünteesi tee. Kuid peale fosfor-

glütseriinhappe, heksoosfosfaatide ja sahharoosi esineb C^{14} peale lühiajalist fotosünteesi veel sedoheptuloosfosfaadis, riboosmonofosfaadis, ribuloosmonofosfaadis ja ribuloosdifosfaadis. Milline on nende fotosünteesi vaheproduktide tähtsus?

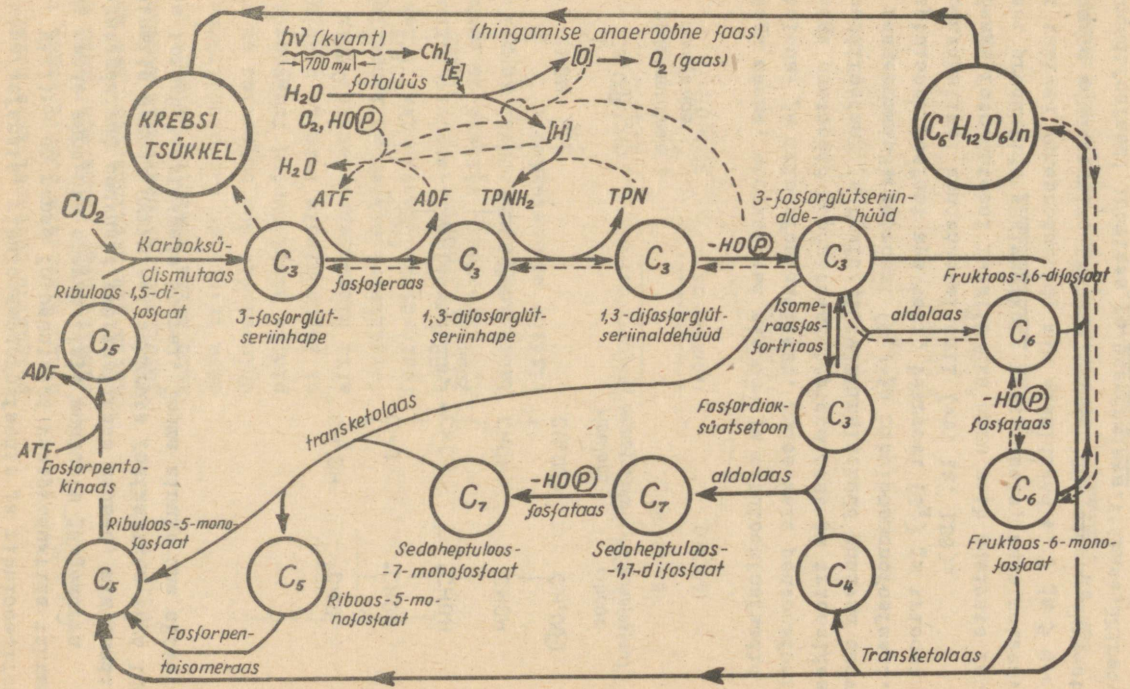
Ka nende suhkrute omavaheliste muutuste järjekorra kindlakstegemisel osutusid väärtuslikeks andmed, mis saadi C^{14}-aatomite asendi uurimisel suhkrute fosfaatides väga lühikeste fotosünteesiaegade korral. Toome ainult ühe näite:



Nagu näeme, moodustuvad riboos- ja ribuloosfosfaadid sedoheptuloos- ja trioosfosfaatidest, andes kaks pentoosfosfaati. Seega pentoosid moodustuvad heptoosidest ja trioosidest. Fruktoosdifosfaat ja fosforglütseriinaldehüüd annavad omavahelisel reageerimisel tetroosi (C_4) ja ribuloosmonofosfaadi. Sedaheptuloosdifosfaat aga tekib tetroosi (C_4) ja trioosi (C_3) omavahelisel kondensatsioonil (vt. lk. 188).

Seega fotosünteesi tsüklis üks haru viib püsivate fotosünteesi produktide süsivesikute tekkimisele, kuna teisest harust tekivad vaheproduktid, mis sisaldavad 4, 7 ja 5 C-aatomit. Nende moodustumise tähtsus seisneb CO_2 esmase aktseptori riboloosdifosfaadi loomises ja uuendamises. Viimane, ühinedes

Fotosünteesi tsükkel



CO_2-ga, lülitub uuesti fotosünteesi tsüklisse, tõmmates sellesse ikka uusi ja uusi CO_2-molekule.

Fotosünteesil tekkinud fosforglütseriinhape võib anda enoolpüroviinamarjahappe, milline moodustab defosforileerudes püroviinamarjahappe. Viimane omakorda annab alguse K r e b s i tsükli hapetele, millised on orgaaniliste ainete (amiinohapped, rasvhapped) biosünteesi tähtsateks lähteaineteks. Sellega on ka seletatav, et C_{14} esineb pärast lühiajalist fotosünteesi väga paljudes ainetes.

Seega fotosünteesi tulemusena moodustuvad mitmesugused produktid: ühed on vaheproduktid (näit.fosforglütseriinhape, fosforglütseriinaldehüüd jt.), teised tagavad fotosünteesiprotsessi tsüklilise kulgemise ja pideva CO_2 aktseptori uuenemise (sedoheptuloos- ja ribuloosmonofosfaat jt.), kolmandad esinevad hapendus-produktidena (mõningad orgaanilised happed, eriti ketohapped, nagu püroviinamarjahape, mis amineerub kergesti) ja lõpuks neljandad on süsivesikud kui põhilised fotosünteesi lõpp-produktid.

Eespool kirjeldatud uurimiste põhjal võib fotosünteesi tsüklit esitada järgmise skeemina (vt. Fotosünteesi tsükkel lk.188) . Kõik tsükli ühendite muundumisi katalüseerivad fermendid on saadud puhtal kujul. Fotosüntees on tihedalt seotud hingamise anaeroobse faasiga. Fotosünteesiprotsessi põhiline tee on oma suunalt hingamise aeroobsele faasile vastupidine protsess.

Nagu näha, on süsiniku fotosünteetilise muundumise tee taimedes keeruline. Siinjuures eespool kirjeldatu ei haara veel kogu keerulisust. Nii näiteks arvatakse, et peale ribuloosdifosfaadi on olemas ka veel teisi CO_2 aktseptoreid.

16. FOTOSÜNTEESI PRODUKTID JA SEOS HINGAMISEGA

Kuni viimase ajani arvati, et fotosünteesiprotsessis moodustuvad CO_2-st ja H_2O-st süsivesikud (glükoos, sahharoos, tärklis jt.), millised on kõikide ülejäänud orgaaniliste ühendite sünteesi universaalseks lähteaineks. Tõepoolest, otsese analüüsi kaudu pole raske näidata, et süsivesikute sisaldus

taime lehtedes päevaste tundide jooksul tugevasti tõuseb ja et see väheneb märgatavalt öötundidel. Valguse puudusel toimub süsivesikute kulutamine hingamisel ja peale selle äravool teistesse osadesse.

Süsivesikutest on hõlpsam jälgida tärklise tekkimist taimedes. Ühelt poolt tekib ja koguneb tärklis mikroskoobi all otseselt nähtavate terakestena, kuid teiselt poolt on ta kergesti avastatav joodireaktsiooni abil. Tärklisterade tekkimist taime rohelistes plastiidides on kerge vaadelda mikroskoobi all õhukestes sambla ja vetikate rakkudes. Seda protsessi võib küllaldase valguse korral vaadelda isegi mikroskoobi lauakesel. Päikesevalguses toimub tärklise moodustumine juba 5 minuti jooksul.

Sobivaks meetodiks tärklise avastamisel on tuntud S a c h s i proov. Kui pimeduses olnud leht katta valgust läbilaskmatu paberiga, millesse on lõigatud mingisugused tähed ja töödelda see alguses piiritusega (muudab lehe värvituks) ning hiljem joodilahusega, siis tekivad valgust saanud kohtades tähed. Sel viisil on fotonegatiivide abil lehel isegi võimalik esile kutsuda näopilte (joon.67). Otseselt pole aga tärklise tekkimine fotosünteesiga ühenduses, sest ta võib lehtedes tekkida hästi ka pimeduses ja ka suhkrute infiltratsioonil. Ta tekib ka kartuli mugulates ja teistes säilituskudedes.



Joon.67.Negatiivi jäljend taimelehel, mis on saadud tärkliseproovi abil.

Fotosünteesi esimestel etappidel moodustuvad aktiivsed vaheproduktid, millised hiljem vastavalt tingimustele ja taime vajadustele võivad anda mitmesuguseid lõpp-produkte. Need primaarsed produktid muutuvad kõige kiiremini taimedele eluliselt vajalikeks aineteks, eriti valkudeks. Ja alles sel määral, kuidas need tähtsamad nõuded rahuldatakse, muutub primaarsete produktide ülejääk kergesti transporditavaks suhkruks või varuaineks-tärkliseks. Taim peab kiiresti kõrvaldama fotosünteesi produktid, millede

kuhjumine takistaks fotosünteesi käiku. K o s t õ t š e v i piltliku väljenduse järgi kujutab tärklis endast nagu kulutuste ülejääki, mis pannakse "panka" alles pärast järjekordsete hädavajalike kulude katmist. Selles seisab tärklise tekkimise füsioloogiline tähtsus lehtedes.

Juba möödunud sajandi lõpul näitas S a p o ž n i k o v, et nitraatide puudusel tekivad toitekeskkonnas fotosünteesiprotsessis süsivesikud. Juhul aga, kui toitekeskkonnas on küllaldaselt nitraate, moodustavad olulise osa orgaaniliste ainete juurdekasvust valkained.

Kõrvutades fotosünteesi produktide põletamisel tekkinud soojust, leidis K r a š e n i n n i k o v, et need arvud ei lange kokku suurustega, mis on saadud arvutamisel, eeldades, et kõik assimileeritud CO_2 võtab osa süsivesikute ehitusest. Mõnedel taimedel moodustuvad fotosünteesiprotsessis produktid, mis on energia poolest süsivesikutest rikkamad, teistel vaesemad. Keskmiselt on süsivesikutes ainult 2/3 assimileeritud süsinikust, ülejäänud 1/3 on rohkem taandatud - suurema energia tagavaraga.

Meie veel ei tea täpselt, kui erinevad ja spetsiifilised on fotosünteesi otsesed produktid erinevatel taimedel. Kuid juba on hästi teada, et fotosünteetilise aparaadi töö suund muutub tugevasti sõltuvalt nende liigilisest iseärasusest, lehtede vanusest, valguse intensiivsusest ja spektraalsest koosseisust ning N-toitumisest.

Nii on selgitatud, et fotosünteesiprotsessis moodustuvad eri taimedel erinevad produktid. Enamikel kaheidulistel tekib lehtedes fotosünteesi tulemusena peamiselt tärklis. Mõningatel üheidulehelistel, eriti liilialistel moodustuvad fotosünteesiprotsessis aga suhkrud. Väga vähe tärklist moodustub nisulehtedes ja paljudel taimedel (aedsibul, tulp) ei moodustu lehtedes tärklist üldse. Neid taimi nimetatakse sahharofiilseteks, erinevalt amülofiilsetest, millised moodustavad kudedes põhiliselt tärklise.

B u r s t r ö m i tööd näitasid, et rikkalikul N-toitumisel suureneb CO_2 assimileerimine, kuid see kaasneb suhteliselt suurema valkude hulga tekkimisega. Täiskasvanud

lehed moodustavad nõrgal N-toitumisel ainult süsivesikuid, samal ajal, kui noored kasvavad lehed moodustavad selle kõrval ka veel valkaineid. Valguse tugevdamisel suureneb üldise CO_2 assimileerimine, kuid ka sel juhul tõuseb fotosünteesi produktides suhteliselt rohkem süsivesikute hulk. Juba ammu oli teada, et punaste kiirte mõjul tekib taimedes rohkem süsivesikuid. Sinised kiired soodustavad aga valkainete sünteesi. Neid seisukohti on kinnitanud ka uurimised märgitud süsinikuga.

Kui taime valgustada valgusega, mida ei neelata klorofülli poolt, siis koguneb C^{14} amiinohapetes ja monoosides. Monoosside polümerisatsioon tärkliseks pidurdub. Klorofülli poolt neelatavas valguses toimub monosahhariidide polümerisatsioon kergesti. Kui panna noored taimed β-karotiinist filtri alla (neelab sinilillad kiired), siis toimub nukleiinhapete süntees aeglaselt.

K u z i n valgustas paljusid taimi 1 sek. jooksul C^{14} atmosfääris ja leidis, et fotosünteesi produktid on väga mitmesugused. Lähtudes sellest, arvasid K u z i n ja N i t š i p o r o v i t š, et fotosüntees on eri taimedel erinev juba fotosünteesi kõige varasematel etappidel. Võib arvata, et fotosünteesiprotsessis moodustuvad primaarsed produktid - valkude ja süsivesikute eelkäijad - ning sõltuvalt lehtede vanusest, N-toitumisest, valgusest jt. tingimustest, võib nende edaspidine muutumine toimuda mitmeti.

Kõik need kaudsed andmed räägivad sellest, et fotosünteesiprotsessis moodustuvad kloroplastides mitte ainult süsivesikud, vaid ka teised ühendid (amiinohapped ja valgud). Viimastel aastatel on selle kohta saadud ka otseseid tõendeid. Nii andis A n d r e j e v a taimedele üheaegselt $N^{15}H_4NO_3$ ja $C^{14}O_2$. Katsed näitasid, et fotosünteesil rikastusid kloroplastide valgud tugevalt nii C^{14} kui ka N^{15}-ga. See räägib valkude moodustumisest kloroplastides fotosünteesi ajal. Sealjuures on tähtis, et intensiivne C^{14} lülitumine valkudesse toimub ainult sel juhul, kui see antakse taimele $C^{14}O_2$-na fotosünteesiprotsessis. Kui C^{14} antakse lehele süsivesikute koosseisus, siis vaatamata valkude intensiivsele moodustumi-

sele valguses (sellest tunnistab N^{15} suurenemine valkudes) ei esine energilist C^{14} lülitumist valkudesse. See räägib valkude moodustumisest kloroplastides fotosünteesi vaheproduktidest, aga mitte valmis suhkrute dissimilatsiooni produktidest. A n d r e j e v a tuleb järeldusele, et valguses toimub valkude moodustumine nii eelnenud fotosünteesi produktidest, kuid eriti valguse käes uuesti moodustuvatest vahepealsetest fotosünteesi produktidest. Valkude sünteesiks kasutatakse püroviinamarja-, oblikäädik-, α-ketoglutaarhapet jt. ketohappeid, millised moodustuvad lehtedes nii sekundaarselt hingamise protsessis kui ka primaarselt fotosünteesi staadiumis, mis eelneb süsivesikute tekkele. Fotosünteesi vaheproduktid divergeeruvad hiljem, andes ühel juhul alguse süsivesikutele ja teisel juhul või teistel juhtudel teistele ühenditele, eriti valkudele.

Z a l e n s k i uurimised näitasid, et juba väga nõrga valguse tugevuse juures kompenseerib fotosüntees hingamise ja edasisel valguse tugevdamisel ei eralda rohelised rakud enam CO_2 nii, nagu see toimub pimedas. Kui termini "hingamine" all mõelda protsessi, mis viib vaba CO_2 eraldumisele, siis valguses lehtede hingamist ei esine. Zalenski arvab, et CO_2 ainevahetus normaalselt funktsioneerivates lehtedes võib toimuda fotosünteesi ja hingamise tüübi järgi, olenedes valguse ja pimeduse olemasolust.

Ka K o l e s n i k o v arvab, et hingamis- ja fotosünteesiprotsess on väga lähedalt seotud. Nendest võtavad osa ühesugused fermendid ja vahe- ning lõpp-produktid. See muidugi ei tähenda, et fotosüntees on täpselt tagurpidi hingamine, kuid paljudes nende protsesside lülides esinevad ühesugused reaktsioonid, fermendid ja vaheproduktid (vt. fotosünteesi tsükkel - vastupidine katkendlik joon suhkrutest Krebsi tsüklini). Kuid kõik taime koed ei sisalda klorofülli ja alati pole ka valgust. Nendel juhtudel kasutab taim oma füsioloogilisteks protsessideks fotosünteesiprotsessi tulemusena tekkinud energiarikkaid varuaineid hingamisprotsessi kaudu.

17. BAKTERIAALNE FOTOSÜNTEES. KEMOSÜNTEES JA SÜSINIKU HETEROTROOFNE SEONDAMINE

Kuigi roheliste taimede fotosüntees on kõige tähtsam, pole ta siiski ainukeseks süsiniku omastamise viisiks. Selles suhtes väärivad veel tähelepanu bakteriaalne fotosüntees, kemosüntees ja CO_2 heterotroofne seondamine.

Organisme, mis on võimelised sünteesima orgaanilisi aineid CO_2-st ja H_2O-st fotosünteesi ning kemosünteesi teel, nimetatakse autotroofseteks. Kõiki ülejäänud organisme, mis kasutavad kõrgemate taimede või kemosünteetikute poolt sünteesitud orgaanilisi aineid, nimetatakse heterotroofseteks.

Ajalooliselt esimeseks autotroofsuse etapiks loetakse bakteriaalset fotosünteesi. Seda teostavad rida pigmenteerunud baktereid, nagu rohelised väävelbakterid, purpurväävelbakterid jt. Bakteriaalse fotosünteesi iseärasuseks on see, et selles protsessis kasutatakse H-donaatorina CO_2 taandamisel rida taandajaid, nagu H_2O, H_2S, rasvhapped, süsivesinikud jne. Bakteriaalset fotosünteesi teostavad fakultatiivsed anaeroobsed bakterid, millede pigmentide koosseisu kuuluvad karotinoidid ja bakterklorofüll või bakterviridiin. Bakterklorofüll erineb mõningal määral harilikust klorofüllist. Nimelt esineb selle neeldumisspekter päikese valguse infrapunases osas. Viimaseid inimese silm ei taju.

Mõnedes reaktsioonides on CO_2 taandamiseks vajaliku vesiniku donaatoriks vesi:

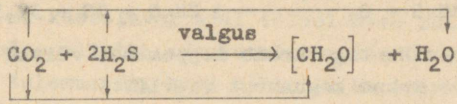
$$CO_2 + 2Na_2SO_3 + H_2O \xrightarrow{\text{valgus}} CH_2O + 2Na_2SO_4$$

$$3CO_2 + 2S + 6H_2O \xrightarrow{\text{valgus}} 3CH_2O + 2H_2SO_4 + H_2O$$

Kui roheliste taimede fotosünteesil vee hapnik eraldub väliskeskkonda, siis bakteriaalsel fotosünteesil kasutatakse see hapnik bakterite poolt energiaallikana kasutatavate ainete hapendamiseks. CO_2 taandamiseks vajalik energia saadakse valguselt, fotosünteesiks vajalik ülejäänud energia aga hapendusprotsessidest. Kuid bakteriaalne fotosüntees erineb ka

kemosünteesist, kus kogu orgaaniliste ainete sünteesiks vajalik energia saadakse hapendusprotsessidest.

Väga huvitavaks grupiks füsioloogilises mõttes on purpurväävelbakterid. Lähtudes oletusest, et päikese kiir mõjub mitte CO_2-le, vaid veele, tegi V a n N i e l (1930) järelduse, et siin etendab H_2O osa H_2S. H_2S eraldab kergemini vesiniku kui H_2O fotolüüsil. Lagundades päikese energia abil H_2S, eraldavad purpurväävelbakterid vaba väävli:



Valem näitab, et H_2S annab oma vesinikud CO_2-le, milline taandub CH_2O-ks, kusjuures teine H_2S-molekuli vesinikud moodustavad ülejäänud CO_2-st pärineva hapnikuga vee. H_2S ise hapendub väävliks. Selliseks redoksreaktsiooniks vajalik energia saadakse valguselt. Kemosünteesijatel väävelbakteritel on CO_2-molekuli taandamiseks vaja 32 H_2S-molekuli, purpurväävelbakteritel aga ainult kaks.

Kogu protsess on väga lähedane fotosünteesile, mida võime väljendada järgmiselt:

$$CO_2 + 2H_2O^* \xrightarrow{\text{valgus}} [CH_2O] + H_2O + O_2^*$$

Bakteriaalse fotosünteesi iseärasuseks on see, et siin ei toimu hapniku eraldumist.

Ka orgaanilised ained võivad olla bakteriaalsel fotosünteesil vesiniku donaatoriteks, näiteks isopropüülalkohol:

$$2(CH_3)_2CHOH + CO_2 \xrightarrow{\text{valgus}} [CH_2O] + 2(CH_3)_2CO + H_2O$$

Hapendumise produktina koguneb antud juhul atsetoon. Kuna vesiniku allikana kasutatavad ühendid on looduses piiratud, ei ole bakteriaalne fotosüntees võtnud kuigi laialdast ulatust.

On olemas rida organisme, millised omastavad CO_2 ja sünteesivad sellest orgaanilisi aineid mitmesuguste anorgaaniliste ühendite (H, H_2S, S, NH_3, HNO_2, Fe^{++} jne) hapendamisel saadud energia arvel. Sellist orgaaniliste ainete sünteesi protsessi CO_2-st anorgaaniliste ühendite hapendumisel vabaneva

energia arvel nimetatakse kemosünteesiks. Kemosüntees avastati V i n o g r a d s k i poolt. Ta näitas, et orgaaniliste ainete süntees ei toimu mitte ainult fotosünteesi teel rohelistes taimedes, vaid üsna suurtes hulkades ka kemosünteesi teel.

Vesistutes, millised sisaldavad H_2S, elavad värvitud väävelbakterid. CO_2-st orgaaniliste ainete sünteesiks vajaliku energia saavad nad H_2S hapendamisest:

$$2H_2S + O_2 \longrightarrow 2H_2O + 2S + 32{,}5 \text{ kcal}$$

Väävelvesiniku tagavarade lõppemisel võivad nad edasi hapendada nende kehas kogunevat väävlit:

$$S + 3O + H_2O \longrightarrow H_2SO_4 + 141{,}8 \text{ kcal}$$

Kolossaalne hulk värvituid väävelbaktereid esineb Mustas meres.

Mikroorganismid, mis saavad orgaaniliste ainete sünteesiks vajaliku energia NH_3 ja HNO_2 hapendamisel, kannavad nitrifitseerijate bakterite nimetust. Nad on erakordselt laialdaselt levinud mullas ja etendavad tähtsat osa lämmastiku ringkäigus looduses.

Ammonifikatsioonil vabanev NH_3 hapendatakse Nitrosomonase poolt.

$$2NH_3 + 3O_2 \longrightarrow 2HNO_2 + 2H_2O + 158 \text{ kcal}$$

HNO_2 edasine hapendamine teostatakse Nitrobacteri poolt:

$$2HNO_2 + O_2 \longrightarrow 2HNO_3 + 43{,}2 \text{ kcal}$$

Vabanev energia kasutatakse CO_2 taandamiseks, mistõttu nitrifitseerijad bakterid ei vaja oma elutegevuseks orgaanilisi aineid väliskeskkonnast.

Nitrifikatsiooniprotsess toimub looduses väga laias mastaabis ja on mullas sisalduva nitraadi allikaks ning kujutab endast mullaviljakuse tähtsat tegurit. Mõnedes kohtades (Tšiilis), kus on vähe sademeid, kogunevad suured nitraatide lademed.

Laialt on levinud mullas ka bakterid, mis hapendavad vesinikku:

$$2H_2 + O_2 \longrightarrow 2H_2O + 136{,}6 \text{ kcal}$$

Vesinikbakterid hapendavad vesiniku, mis moodustub pidevalt mullas mitmesuguste orgaaniliste jäänuste anaeroobsel lagundamisel mulla mikrofloora poolt.

Ka rauabakterid on tüüpilised autotroofid. Nad on erakordselt laialt levinud nii magevetes kui ka meredes. Tänu nende elutegevusele moodustuvad soode ja merede põhjas hiiglaslikud raualademed. Geokeemia rajaja akad. V e r n a d s k i ütles, et käesoleval ajal töödeldavad raualademed on möödunud geoloogilistel ajastutel tegutsenud rauabakterite elutegevuse tulemuseks. Need bakterid hapendavad kaheväärse raua kolmeväärseks:

$$4FeCO_3 + O_2 + 6H_2O \longrightarrow 4Fe(OH)_3 + 4CO_2 + 81 \text{ kcal}$$

Juba 1914 a. väljendas vene õpetlane L e b e d e v oma katsete alusel mõtte sellest, et heterotroofsed organismid võivad osaliselt assimileerida süsinikku CO_2-st. See mõte on viimastel aastatel täiesti kinnitunud eksperimentaalsete andmetega. Osutus, et kõik heterotroofsed organismid on võimelised siduma CO_2 mõningatele ketohapetele. See CO_2 heterotroofne seondamine toimub tänu vastavate dekarboksülaaside pöörduvale tegevusele. CO_2 heterotroofse seondamise näiteks võib olla selle sidumine püroviinamarjahappele oblikäädikhappe moodustumisega:

$$CH_3CO.COOH + CO_2 \rightleftharpoons COOH.CH_2CO.COOH$$

CO_2 seondamise tulemusena püroviinamarjahappele pikeneb selle C-ahel. Taoline reaktsioonide tüüp esineb ka fotosünteesi ahelas selle erinevusega, et CO_2 ühinemise tagajärjel moodustunud karboksüülgrupi taandumine rohelises taimes toimub päikese energia abil. Heterotroofsete organismide juures toimub see aga organismis esinevate teiste ühendite hapendamisest vabaneva energia abil.

Nagu näitasid K u r s a n o v i, K u z i n i ja rea teiste uurijate tööd, on CO_2 heterotroofne seondamine omane ka kõrgematele rohelistele taimedele. Nii näiteks omastavad taimede juured mulla CO_2.

Kui taimele anti märgitud C^{14}-ga $NaHCO_3$, siis avastasid K u r s a n o v, K u z i n jt. selle valguses moodustunud fotosünteesi produktides. Edasine uurimine näitas, et juurte poolt omastatud C^{14} liigub veest kiiremini. Valguse tingimused avaldavad siinjuures olulist mõju CO_2 omastamisele juurte poolt. Nimelt valguse mõjul see protsess kiireneb. Selline CO_2 omastamine toimub lehtede poolt seotud valguse energia abil. Arvatakse, et sellest võtab osa A-koensüüm.

Nagu näeme, võib CO_2 omastamine toimuda mitmeti. Kuid nendest kõige täielikum on roheliste taimede fotosünteesi, milles kasutatakse orgaaniliste ainete sünteesiks päikese ammendamatut energiat ja kõikjal alati leiduvat H_2O ja CO_2-si.

F O T O S Ü N T E E S I S Õ L T U V U S V Ä L I S T I N G I M U S T E S T

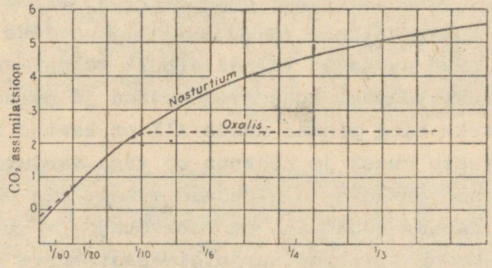
Välistingimustest on üksikasjalikumalt uuritud valguse, CO_2, temperatuuri ja lehtede veesisalduse mõju fotosünteesile.

18. VALGUSE MÕJU FOTOSÜNTEESILE

Kuna valgus on fotosünteesil energiaallikaks, siis valguse tugevnemisega kasvab ka selle protsessi kiirus. Minimaalne valguse tugevus, mille juures võib toimuda veel fotosüntees, on väike. Fotosünteesi on täheldatud isegi petrooleumilambi valgusel. Mere sügavustes elunevate vetikate juures toimub fotosüntees valguse tingimustes, mis oma intensiivsuselt on võrdne kuu valgusele. See on muidugi fotosünteesiks vajaliku valguse tugevuse alammäär mõningatel eriti nõrga valguse kasutamiseks kohanenud taimedel.

Üldiselt on valguse intensiivsus paljudel juhtudel fotosünteesi intensiivsust limiteerivaks faktoriks. See esineb varastel hommiku- ja hilistel õhtutundidel, aga samuti pilvituse korral. Paljudel põõsas- ja puutaimedel kannatavad võrasisesed lehed pidevalt valguse puudust. Eriti vähe valgust on aga metsa all. Valguse intensiivsuse kasvamisega suureneb ka fotosünteesi intensiivsus, kuigi selles pole otsest pa-

rallelismi. Nimelt, suurendades valguse tugevust alati ühe ja sama ühiku võrra, tõuseb CO_2 assimilatsioon igal korral ikka väiksema ja väiksema suuruse võrra ning lõpuks, jõudnud valguse teatava tugevuse juurde, ei kutsu valguse edaspidine suurendamine enam esile fotosünteesi tugevnemist. Fotosünteesi intensiivsuse (CO_2 mg/h l g tooraine kohta) sõltuvuse kõver valguse tugevusest on järgmise logaritmilise iseloomuga (joon. 68).



Joon.68. Taimede fotosünteesi sõltuvus valguse intensiivsusest: valgustaimel (Nasturtium) ja varjutaimel (Oxalis).

Nagu näeme, mitte kõikidel taimedel ei väljendu fotosünteesi sõltuvus valguse tugevusest ühesuguse kõverana. Taimedel, mis on kohanenud lahtiste ja päikesepaisteliste kohtadega, tõuseb fotosünteesi intensiivsus seni, kuni valguse intensiivsus muutub võrdseks täieliku päikesevalguse intensiivsusega. Tugevasti varjutatud kohtades kasvavatel taimedel, nagu näiteks jänesekapsal, tõuseb fotosünteesi intensiivsus kuni võrdlemisi madala valguse intensiivsuse astmeni (1/10 täisvalgusest) ja siitpeale edasine valguse tugevdamine ei tõsta enam fotosünteesi. Tugev vee kaotus võib viia isegi õhulõhede sulgumiseni. Seepärast võib kõiki taimi jagada nende suhtumise järgi valguse intensiivsusse kahte suurte rühma - valgus- ja varjutaimedeks või valgust ja varju armastavateks taimedeks. Sel juhul räägitakse ka varjulembestest ja valguselembestest taimedest. Muidugi ei ole need nagu teisedki ökoloogilised rühmad järsult piiritletud, vaid on ühendatud omavahel üleminekutega.

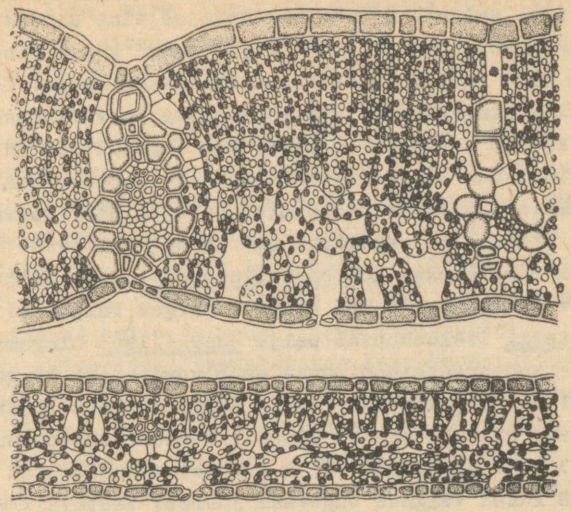
Valgustaimed arenevad seda paremini, mida suurema hulga päikese valgust nad saavad. Nad ei talu vähimatki varjutamist ja esinevad looduses ainult täiesti lagedail kohtadel. Varjutaimed vastupidi, osutavad kasvul lagedal kohal järsult pidurdatuks. Kõige tavalisemate meie metsade puuliikide kohta võib tuua nende valguse nõudlikkuse miinimumi suhtes (päikese täisvalguse osadena) järgmised arvud: lehis 1/5, kask 1/7, 1/9, mänd 1/9-1/11, tamm 1/26, kuusk 1/28-1/33, vaher 1/55, pöökpuu 1/60-1/80, pukspuu (Buxus sempervirens) 1/100. Need arvu näitavad, et kõige valguse nõudlikumateks puudeks on lehis, kask ja mänd. Nad suudavad taluda ainult vähest varjutamist. Seetõttu nendest puudest koosnevad metsad ja salud osutuvad valgusküllasteks ning pinnas nende all on kaetud tiheda rohukattega. Seevastu kuusk ja pöökpuu on väga varjutaluvad puud. Nad moodustavad tihedaid ja pimedaid metsi, mis ei lase valgust läbi ja pinnas nende all on rohuvaba.

Valgustaimed erinevad varjutaimedest terve rea nii anatoomiliste kui ka füsioloogiliste tunnuste poolest. Valgustaimede lehed on paksud, mis on tingitud sammaskoe tugevast arenemisest, mis asetseb 2-3 kihina. Sageli leidub niisugustel lehtedel sammaskude mitte üksi lehe ülemisel, vaid ka alumisel küljel. Nende rakud on väiksemad, kuid õhulõhede arv lehepinna ühiku kohta on palju suurem, mispärast CO_2 tungib kiiresti lehe sisemusse. Juhtkimpude võrk on võrdlemisi tugev. On huvitav märkida, et ühte ja samasse liiki kuuluvad taimed, mis kasvavad erinevais valgustingimustes, on samuti erineva ehitusega. Isegi ühe ja sama puu lehed põhja- ja lõunapoolseil võrakülgedel või ladvas ja võra sisemuses on samuti selgesti erineva varju- ja valgustaimede iseloomuga (joon. 69).

Ka pigmentide sisalduse poolest erinevad varjutaimed valgustaimedest. Klorofülli sisaldavad varjutaimed valgustaimedest rohkem. Seetõttu püüavad nad täielikult kinni need vähesed valgusehulgad, mis jäävad kasutamata valgustaimede poolt. Nende assimilatsioon toimub nõrga valguse juures energilisemalt kui valgustaimedel.

Kuid valguse suurema intensiivsuse korral nende õhukesed

lehed lakkavad varem fotosünteesi kõrgendamisest.



Joon. 69. Pöökpuu lehe ristlõigud: A - valgusleht, B - varjuleht.

Keskmiselt sisaldavad varju- ja valgusetaimed klorofülli järgmiselt (mg/g tooraine kohta):

	varjutaimed	valgusetaimed
Okaspuud	2,04	1,08
Lehtpuud	5,43	1,38

Erineva valguse tugevusele kohanenud taimed erinevad ka pigmentide koosseisult. L j u b i m e n k o andmetel sisaldavad varjutaimed rohkem pigmente, kusjuures see suurenemine on seotud kõigepealt pigmentide hapendunud vormide (b-klorofüll, ksantofüll) suurenemisega. Valgusetaimedel on aga eriti rohkesti karotiini. Varjutaimede kloroplastid on valgusetaimede omadega võrreldes palju suuremad. Valguse neelamisel on suur tähtsus ka lehtede värvil. Kui võtta tumeroheliste lehtedega türgioa neeldumiseks 100, siis sama arv helekollaste lehtedega taimedel on 88, aga kollaste lehtedega taimedel ainult 45. Ka roheliste lehtedega taimede valguse tugevuse optimum on kõrgemal, kui kollaste lehtedega taime-

del.

Huvitav on valgus- ja varjutaimede erinevused hingamises. Intensiivse valguse korral orgaanilise aine moodustumine fotosünteesiprotsessis ületab 10 ja enamgi korda hingamisel toimuva aine kao. Valguse hulga vähenedes muutub fotosünteesi üleolek hingamisest ikka väiksemaks ja väiksemaks ning lõpuks saabub seesugune moment, kus fotosüntees ja hingamine tasakaalustavad teineteist. Taimes ei toimu orgaanilise aine juurdekasvu ega selle vähenemist ja teda ümbritseva õhu koosseis ei rikastu ei hapnikuga ega ka CO_2-ga. Seda tasakaalu olukorda nimetatakse kompensatsioonipunktiks. Selle asetus on suure tähtsusega taime kasvule nõrgas valguses. Siinjuures valgusetaimi iseloomustab palju energilisem hingamine, mistõttu nende kompensatsioonipunkt asub võrdlemisi kõrgel. Varjutaimedel on hingamine nõrgem ja kompensatsioonipunkt palju madalamal. Nii näiteks on sinepil kompensatsioonipunkt 900, kaeral 300 ja äärmiselt varju taluval maksasamblal Marchantial 100 luksi valguse tugevuse juures. Vastavalt sellele oli hingamisintensiivsus 50 cm^2 lehepinna kohta: sinepil 0,87 mg CO_2 tunnis, kaeral 0,37 mg ja Marchantial - 0,06 mg. Vastavad fotosünteesi suurused erinesid samadel taimedel vähe.

Normaalne taimede kasv ja areng toimub 10 kuni 15 tuhande luksi juures. Otsene päikese valgus annab keskpäeval 30-40 tuhat luksi. Sellist valguse tugevust võib saada ka kunstlikult. Siinjuures suureks raskuseks taimede kasvatamisel kunstlikus valguses on mitte üksi nende varustamine vajaliku valguse hulgaga, vaid ka niisuguse spektraalse koosseisuga, millega taimed on kohanenud. Olenedes päikese kõrgusest horisondil muutub ka looduses valguse spektraalne koosseis. Päikese liginemisel horisondile pikeneb kiirte tee pikkus ja kuna lühilainelised sinilillad kiired hajuvad tugevamini atmosfääri kihis, siis päikese loojangul läbivad atmosfääri peamiselt punased kiired. Ka tugev hõõglampide valgus on, võrreldes päikese valgusega, suhteliselt vaene spektri sinililla osa kiirte poolest (400-580 mμ) ning liiga rikas kollastest, punastest ja infrapunastest kiirtest. Seepärast paistab elektrivalgus silmalegi veidi kollasena. Sinilillade kiirte puudu-

mise tõttu venivad taime varre elemendid liialt pikaks, aga lehed arenevad nõrgalt. Paljud kultuurtaimed, nagu näiteks nisu, tatar, lina, kurk, tomat jt. arenevad kunstlikus valguses hästi, kuna teised, nagu redis, kapsas, salat, spinat ja eriti päevalill on väga tundlikud sinilillade kiirte puudumise suhtes.

Viimasel ajal on valguskultuuride jaoks hakatud kasutama luminestsentslampe, millede kasutamine laieneb iga aastaga. Luminestsentslambid on hõõglampidest ökonoomsemad, kuna nendes 18–20% kasutatavast elektrienergiast muutub valguseenergiaks (hõõglampidel vaevalt 10). Nende eeliseks on ka nende "külm" valgus, s.o. nad ei sisalda peaaegu infrapunaseid kiiri, mis kutsuvad esile taimede liigse soojenemise.

Valguskultuuridest kasvatatakse kasvuhoonekultuuridena talvel vitamiinirikkaid köögivilju, eriti kurki, sibulat ja tomatit. Selleks lisatakse päevavalgusele kunstlikku valgust vastavalt vajadusele. Istikuid kasvatatakse põhiliselt kunstliku valguse käes, kuna aga hiljem kasutatakse kunstlikku valgust vähem. Siinjuures peab märkima, et valguskultuuride kasvatamine ei ole veel alati kõige rentaablim.

Valguskultuurid on tähtsad ka selektsioonitöös. Kunstliku valguse kasutamisel võib saada mitu taimede põlvkonda aasta jooksul.

Suurt efekti annab valguskultuuride kasutamine dekoratiivtaimede kasvatamisel. Kunstliku valgustuse abil on võimalik saada lilli talvel ja reguleerida õite rohkust.

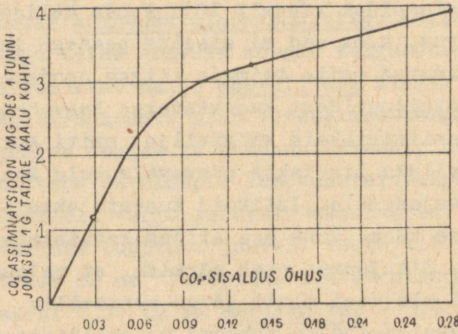
19. SÜSIHAPPEGAASI KONTSENTRATSIOONI MÕJU FOTOSÜNTEESILE

CO_2 on tähtsamaks fotosünteesi materiaalseks substraadiks. Selle harilik sisaldus õhus on 0,03%. Ühe grammi glükoosi moodustamiseks vajalik CO_2 hulk esineb 2500 l õhus. Seepärast taime lehtede varustumine CO_2-ga oleneb õhu liikuvusest, mille suurenemisega varustatakse paremini taimede vajadusi CO_2 järele.

Suurt huvi pakub õhu CO_2-sisaldus, mille juures fotosüntees toimub kõige intensiivsemalt. Päris lihtne on küsimus,

CO_2 minimaalsest kontsentratsioonist, kus fotosüntees on veel võimalik. Olemasolevate eksperimentaalsete andmete järgi on selleks 0,008–0,01%. Tunduvalt keerulisem on küsimus CO_2 maksimaalsest kontsentratsioonist. Rohkearvuliste uurimustega on näidatud, et fotosüntees tõuseb seaduspäraselt koos CO_2 sisalduse tõusuga õhus kuni 1%-ni. Mõnedes katsetes on täheldatud fotosünteesi tõusu õhu CO_2 hulga viimisel isegi 5%-ni.

Kõver, mis näitab fotosünteesi sõltuvust õhu CO_2 hulgast on logaritmilise kujuga (joon.70). Niisugune kuju on üldiselt tavaline kõverjoontele, mis väljendavad mitmesuguste füsio-



Joon.70. Männi okaste fotosünteesi sõltuvus õhu CO_2-sisaldusest.

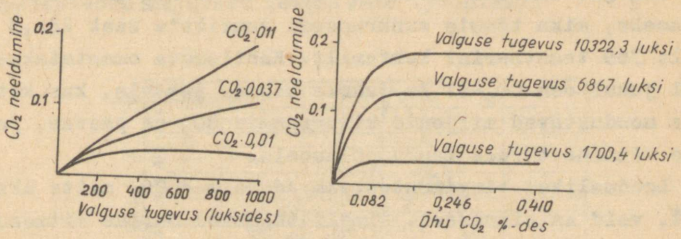
loogiliste protsesside sõltuvust välisfaktorite muutustest.

Kõrgete CO_2 kontsentratsioonide positiivse mõju vajalikuks tingimuseks on küllaldaselt kõrge valguse intensiivsus. Fotosünteesi intensiivsuse tõusu järkjärguline aeglustumine valguse hulga samaaegsel suurenemisel ei sõltu mitte ainult sellest, et kloroplastid pole suutelised kasutama üleliigset valguse energiat, vaid ka sellest, et selle energia täielikumaks kasutamiseks ei jätku enam lehte tungivast CO_2 hulgast.

Valguse ja CO_2 koosmõju näitena toome nisulehtede fotosünteesi intensiivsuse andmed erinevate CO_2 kontsentratsioonide ja valguse intensiivsuse juures (joon.71).

Kõverad näitavad, et nõrga valguse intensiivsuse juures rahuldatakse taimede vajadused CO_2 järgi nende CO_2 hulkadega,

mis esinevad harilikult õhus. Pärast väikest esialgset tõusu, kulgeb fotosünteesi intensiivsus edaspidi paralleelselt abtsiss-teljega, sõltumata valguse tugevnemisest. Suurendades



Joon.71. Valguse ja CO_2 vastastikune mõju fotosünteesi intensiivsusele (ml/min.cm^2) nisulehtedel.

CO_2 kontsentratsiooni, tõuseb ka fotosünteesi intensiivsus, kusjuures tugeval valgustusel on taimed võimelised kasutama fotosünteesiks rohkem CO_2. Edaspidisel CO_2 hulga ja valguse intensiivsuse tõstmisel ei tõuse fotosüntees enam, kuna nüüd on miinimumis mõni kolmas faktor, näiteks temperatuur või fermentide "läbilaskevõime".

Nagu näeme, avaldub siin piiravate tegurite seadus: miinimumis olev tegur piirab kõigi teiste välistegurite mõju. Ka valgus võib olla miinimumis, mis piirab teiste faktorite mõju. Madal CO_2-sisaldus piirab järjest suureneva valguse intensiivsuse mõju.

Paljude autorite rohkearvulised uurimised näitavad, et normaalne looduslik CO_2-sisaldus õhus pole taimedele sugugi kõige soodsam, vaid ainult selleks minimaalne hulk. Seepärast taimede täielikum varustamine CO_2-ga on aktuaalne küsimus. Lähtudes sellest, on viimastel aastatel hakatud kasutama õhkkonna väetamist CO_2-ga peamiselt kasvuhoonetes. Kasvuhoonetes langeb CO_2 kontsentratsioon päevastel tundidel õhu tsirkulatsiooni puudumise tõttu väga tugevasti, mistõttu taimed nälgivad. CO_2-sisalduse kunstlikul suurendamisel on läinud korda suurendada saake 100-150%. Taimede kiiret are-

nemist sõnnikuga täidetud lavades saame seletada mitte üksi temperatuuri tõusuga, vaid ka rikkalikuma CO_2-ga varustamisega. Häid tulemusi on andnud ka kunstliku niisutusvee rikastamine CO_2-ga. Taimede üheaegne varustamine CO_2 ja veega oli põhjuseks, miks tõusis suhkrupeedi juurikate saak 262,5 tsentnerilt 369 tsentnerini hektarilt. Kahtlemata omastatakse viimasel juhul osa CO_2-st ka juurte kaudu. Essenis, kus küttekehades moodustuvad miljonid kilogrammid CO_2-te päevas, juhitakse viimane torude kaudu põldudele.

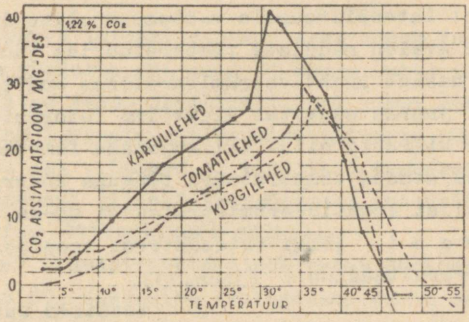
Looduslikes tingimustes saavad taimed CO_2 mitte üksi õhust, vaid ka pinnasest. Nimelt toimuvad mullas mitmesuguste mikroorganismide tegevusel pidevalt orgaaniliste ainete lagunemisprotsessid, mille tulemusena vabanev CO_2 difundeerub õhkkonna madalamaisse kihtidesse, kust ta neelatakse taime lehtede poolt. Metsa all võib CO_2 kontsentratsioon ulatuda kuni 0,08%-ni. See kõrge CO_2 sisaldus õhus kompenseerib varjutaimedele teataval määral valguse puudujäägi metsa sügavuses. Mulla hingamise tulemusena eraldub õhukihtidesse 25-250 (keskm. 100) kg CO_2 ha kohta päevas. 1 ha põldu kasutab keskmiselt 250 (kuni 1000) kg CO_2 päevas. L u n d e g å r d h i l õnnestus näidata, et päevastel tundidel CO_2-sisaldus õhus langeb tõesti ja taastub öösi mulla hingamise tulemusena.

20. TEMPERATUURI JA VEEREŽIIMI MÕJU FOTOSÜNTEESILE

Temperatuur mõjub mitte ainult fotosünteesile, vaid ka paljudele teistele fotosünteesiga seotud protsessidele, mistõttu selle mõju fotosünteesile on eriti keeruline.

Iga keemiline reaktsioon toimub seda kiiremini, mida rohkem energiat on reageerivatel ainetel. Üks nende energiaga rikastamise viisidest on temperatuuri tõstmine. Keemiliste reaktsioonide kiirus allub V a n t H o f f i reeglile, mille järgi reaktsiooni kiirus temperatuuri tõustes 10° võrra tõuseb 2-3 korda. Eluprotsesside põhiline erinevus seisneb selles, et selle substraadi - protoplasma äärmise keerukuse ja ebapüsivuse tõttu alluvad selles toimuvad reaktsioonid Vant Hoffi reeglile ainult võrdlemisi kitsastes temperatuuri

piirides - 0-35° vahel. Edasisel temperatuuri tõusul protsessi intensiivsus peatub ja hakkab kiiresti langema. Viimane on eriti maksev fotosünteesi kohta. Temperatuuri mõju fotosünteesile võib kujutada järgmiselt (joon.72).



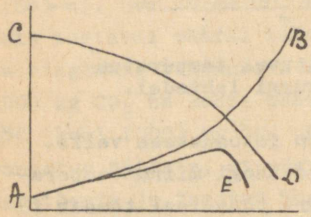
Joon.72. Fotosünteesi sõltuvus temperatuurist kartuli, tomati ja kurgi lehtedel.

Madalate temperatuuride juures on fotosüntees väike. Männi ja kuuse okastes võib ta toimuda isegi miinustemperatuuride juures (kuni -5°). Temperatuuri tõusmisel tõuseb fotosünteesi intensiivsus, saavutades harilikult maksimumi 25-30° juures, väljaarvatud kõige soojanõudlikumad taimed. Edasine temperatuuri tõus põhjustab sageli järsu fotosünteesi intensiivsuse languse ja lõpuks selle peatuse. Seega me leiame fotosünteesi kõverjoonel (ja ka teiste eluprotsesside puhul) kolm põhipunkti ehk (nagu neid nimetas S a c h s) kardinaalpunkti: miinimumi, millest protsess algab; optimumi, kus protsess edeneb kõige suurema kiirusega; ning maksimumi, millest edasi protsess peatub.

Fotosünteesi langus on ühest küljest põhjustatud sellega, et temperatuuri tõusuga tõuseb kõrgemat temperatuuri optimumi omav hingamine fotosünteesist kiiremini, mistõttu fotosünteesi optimumist kõrgemad temperatuurid põhjustavad hingamise ülekaalu fotosünteesist. See omakorda põhjustabki näiva fotosünteesi (fotosüntees miinus hingamine) kiire languse.

Temperatuuridel, mil näiv fotosüntees hakkab langema, jätkab tõeline fotosüntees veel mõnda aega tõusu.

Kuid peale selle on fotosünteesi temperatuurikõvera järsk langemine põhjustatud veel fotosünteesi aparaadi inaktiveerumisega kõrgete temperatuuride juures. Sellisteks tundlikeks osadeks fotosünteesi aparaadis on mõned fermendid. See fotosünteesi intensiivsusele vastassuunaline inaktiveerumise protsess ei avaldu madalate temperatuuride juures. Kuid alates 20-25° hakkab inaktiveerumisprotsess end tunda andma ja juba 30-35° juures saavutab ülemvõimu fotosünteesi üle ning surub selle kiiresti alla. Kui kujutame fotosünteesi teoreetilist tõusu seoses temperatuuri tõusuga kõverjoonena AB ja vastassuunalist inaktiveerumisprotsessi CD-na, siis saame B l a c k m a n i järgi fotosünteesi reaalse käigu mõlema kõverjoone resultaadina E (joon.73).



Joon.73. Blackmani skeem, mis seletab kõverat temperatuuri kõverjoonel.

Edasised uurimised näitasid, et mida kauem objekti hoida kõrge temperatuuri juures, seda madalama temperatuuri juures tekib murdumispunkt. See on ka mõistetav, sest et kauem kestnud ajavahemiku vältel suudab inaktiveerumisprotsess areneda palju kaugemale. Seega tõeliselt optimaalseks temperatuuriks tuleks arvata murdepunktist märksa madalamat temperatuuri.

Blackmani poolt kindlakstehtud fakt, et fotosüntees allub teatud piirides V a n t H o f f i reeglile, viis W a r b u r g i fotosünteesi liigestamisele vähemalt kaheks faasiks, millest üks on fotokeemiline ja pole sõltuv temperatuurist, kuna teine on fermentatiivne ja allub temperatuurile ning Vant Hoffi reeglile.

Fotosünteesi aluseks on muidugi fotokeemiline reaktsioon Kuid fotosünteesi tundlikkus temperatuuri suhtes räägib ka fermentatiivsete reaktsioonide olemasolust selles protsessis. Kuid ilmne temperatuuri mõju fotosünteesile avaldub alles

tugevama valguse intensiivsuse juures. See on seletatav sellega, et valguse nõrga intensiivsuse juures fotokeemiline süsteem töötab suhteliselt nõrgalt. See annab esmased produktid, millede hulk on tunduvalt väiksem sellest, mida võiks fermentatiivne süsteem ümber töötada isegi madala temperatuuri juures.

Valguse tugeva intensiivsuse juures annab fotokeemiline faas nii palju produkte, et neid ei suuda ümber töötada järgnev fermentatiivne faas. Järelikult, sel juhul määratakse protsessi üldine intensiivsus fermentatiivsete süsteemide läbilaskevõimega. Aga viimased on tundlikud temperatuuri muutustele ja seepärast allubki fotosünteesi intensiivsus tugeva valguse juures temperatuuri mõjule.

Liiga tugev transpiratsioon põhjustab õhulõhede sulgumise ja koos sellega CO_2 saabumise lehtedesse. Peale selle toimub närtsimisel kõrgmolekulaarsete ühendite hüdrolüütiliste lagunemisprotsesside aktiveerumine. See kaasneb osmootselt aktiivsete ainete kogunemisega, mis pidurdab fotosünteesi. Kuivõrd järsult langeb fotosüntees lehtede vee kaotuse puhul, seda võib näha järgmistest katseandmetest päevalillega. Täielikult turgestsentsed lehed kogusid 1 dm^2 lehepinna kohta tunnis 16,1 mg kuivainet. Väike turgori langemine põhjustas fotosünteesi languse 12,5 mg-ni, nõrk närtsimine - 8,5 mg-ni, tugev - 5,3 mg-ni. Teiselt poolt võib ka lehtede veega üleliigne küllastumine põhjustada õhulõhede hüdropassiivse sulgumise. Nagu tegi kindlaks B r i l l i a n t, toimub ka fotosüntees ise intensiivsemalt minimaalse vee defitsiidi korral. Seepärast ei ole lehtedele fotosünteesiks kõige soodsam lehtede veega täielik küllastumise seisund, vaid väike, kuigi minimaalne defitsiit.

Vee, kui materiaalse substraadi tähtsus fotosünteesile avaldub nõrgalt, kuna fotosünteesiks kulutatav vee hulk on tühine taime poolt kulutatava vee hulgaga võrreldes.

21. FOTOSÜNTEESI PÄEVANE KÄIK

Iga välisteguri mitmekülgne mõju fotosünteesile, samuti üksikute faktorite omavaheliste suhete komplitseeritus põhjustavad omalt poolt ka fotosünteesi päevase käigu erakordse mitmekesisuse. See mitmekesisus suureneb veelgi seetõttu, et need tegurid ise pidevalt muutuvad - selgel päeval enamvähem korrapäraselt, muutlike ilmade puhul aga väga korrapäratult. Seepärast osutub fotosünteesi päevane kulg isegi ühel ja samal taimel erinevatel päevadel väga ebapüsivaks ning võib olla järsult erinev mitmesugustel taimedel ühtedes ja samades tingimustes.

Kui taimed on varustatud vajalikul määral veega, vastab parasvöötme kliimas fotosünteesi kulg üldiselt päikese radiatsiooni käigule: ta algab hommikul päikese tõusuga, jõuab keskpäeval maksimumini, langeb pidevalt õhtuks ja lõpeb päikese loojanguga. Kuid juba päikese valguse intensiivsuse tunduva suurenemise korral palavatel suvepäevadel võib isegi parasvöötme kliimas märgata fotosünteesi maksimumi nihkumist keskpäevalt hommikupoolseile tundidele, kuna keskpäeval liiga suure vee kao mõjul võib tähele panna fotosünteesi alanemist, mis väljendub seda järsemalt, mida kõrgem on temperatuur. Palavamas kliimas või palavamail päevadel võib märgata keskpäeva tundidel üsna järsku fotosünteesi langust ning sellele järgnevat uut tõusu õhtu eel, mil päikese soojendusvõime langeb. Sel juhul on fotosünteesi kõverjoon ööpäeva vältel kahetipulise iseloomuga - järsema maksimumiga hommikupoolel ja vähem väljapaistvaga õhtu eel.

Fotosünteesi langemisele pärast hommikupoolset maksimumi mõjub kaasa veel assimilatsiooniproduktide kuhjumine lehes. Nagu iga keemiline reaktsioon, vajab fotosüntees samuti edukaks kulgemiseks pidevalt reaktsiooniproduktide eemaldumist, mida leht oma ehitusega ka võimalikult püüab soodustada. Kuid energilise fotosünteesi korral võtab süsivesikute moodustumine siiski ülekaalu äravoolu üle ning assimilatsioonikudede rakud täituvad ülemääraselt assimilaatidega. Kuna pole võimalik küllalt kiiresti lehest välja juhtida assimilaate,muu-

detakse osa nendest vees lahustumatuks tärkliseks ning kõrvaldatakse sel teel reaktsioonide sfäärist. Kuid ikkagi ei suuda taim ka sel teel täielikult vabaneda assimilaatide kuhjumisest ja selle tulemusena pärast plastiidide energilist töötamist hommikutundidel hakkab fotosüntees assimilaatide kuhjumise tagajärjel langema.

Palavates lõunarajoonides annab ennast veel tunda kolmas faktor, mis takistab fotosünteesi - see on taime lehe ülemäärane soojenemine päikesekiirte mõjul. Eriti palavatel päevadel seesugune ülesoojenemine, mis üheaegselt surub maha fotosünteesi ja tõstab hingamist, viib selleni, et valguses asetsev leht CO_2 neelamise asemel hakkab eritama sama gaasi. Neis tingimustes märkame juba kiiritamise kahjulikku mõju ja erinevalt parasvöötme taimedest, on fotosüntees nendes tingimustes intensiivsem pilvistel päevadel.

Üksikute välistingimuste ristuv mõju nii otseselt fotosünteesile kui ka õhulõhede liikumisele, mille kaudu reguleeritakse CO_2 pääsu lehe sisemusse, viib selleni, et looduslikes tingimustes fotosünteesi kulg isegi ühtlaselt selge ilma puhul on korrapäratu iseloomuga - vahelduvate järskude tõusudega ja vähem järskude langustega.

Veelgi korrapäratumaks osutub fotosünteesi kulg muutliku ilma puhul, mil iga mööduv pilv muudab nii valgustuse kui ka temperatuuri tingimusi ning sel teel avaldab mõju ka fotosünteesile. Seejuures on tarvis silmas pidada, et kloroplastide tegevusele avaldab mõju ka selle protoplasma olukord, milles need plastiidid asuvad. Nimelt temperatuuri ja valgustuse muutused võivad esile kutsuda protoplasmas ärrituslikke olukordi, mis avaldavad mõju ka kloroplastide tegevusele. Nii näit. H a r d e n i tähelepanekute kohaselt viib kiire pimeduse vahetus valgusega fotosünteesi lühiajalisele tõusule ärrituse mõjul. Sellise ärrituse mõjuga tuleb K o s t õ t š e v i ja L j u b i m e n k o järgi tingimata arvestada fotosünteesi uurimise puhul.

22. FOTOSÜNTEES JA SAAK

Kuna fotosüntees on taimedes orgaaniliste ainete kogunemise allikaks, siis arvatakse sageli, et saagi suurus määratakse täielikult fotosünteesi intensiivsusega. Tegelikult on suhted fotosünteesi ja saagi vahel tunduvalt keerulisemad.

Kõigepealt on vaja märkida, et teatud ajavahemikul kogutud orgaaniliste ainete üldhulk sõltub mitte ainult fotosünteesist, vaid ka oma suunalt sellele vastupidisest hingamisprotsessist, mis toimub vahetpidamata kõikides elavates rakkudes. Me juba nägime, et nende kahe protsessi vahekord määrab kompensatsioonipunkti asukoha, s.o. selle valgusastme, mille juures need mõlemad protsessid on võrdsed. Taime poolt orgaanilise aine produktsiooni tuleb vaadelda kui vahet fotosünteesi ja hingamise vahel. Üldreeglina suureneb temperatuuri tõusuga hingamine palju kiiremini kui fotosünteesi, mispärast vahekord nende kahe protsessi vahel muutub järjest vähem kasulikuks. Ebasoodsates fotosünteesi tingimustes võib hingamine fotosünteesi tõusuga kasvada sedavõrd, et taimed hakkavad orgaanilist ainet mitte koguma, vaid kaotama. Niisugust nähtust võib näiteks tähele panna ka kasvuhoonetes talvisel ajal ja aednikud on ammu puhtempiirilisel teel tulnud veendumusele, et pimedatel talvekuudel tuleb kasvuhoonetes hoida temperatuur võimalikult madalal.

B o y s e n- J e n s e n i arvutuste järgi on valguslembese sinepitaime ainete kadu hingamisel põllukultuuris ca 27% kogu produktsioonist. Samasuguse aine kao leiab ta ka puutaimedel, kus sellele lisandub aga sama suur kadu lehtede ja okste varisemise näol.

Peale hingamise on vaja veel arvestada, et fotosünteesi produktide ümbertöötamisel taimes võib vegetatsiooniperioodi vältel toimuda primaarse orgaanilise aine kaalu muutumine. Nii näiteks kaalub tselluloos 10% vähem glükoosist, millest ta on tekkinud. Siia tuleb veel lisada kaod varisenud lehtede, surnud juurekarvakeste jne. näol.

Taime produktsiooni üldsuuruse määrab seetõttu mitte üksi tema fotosünteesi edukus, vaid ka kõikide loetletud kadude

suurus. Väga suure tähtsusega on seejuures tootvate ja tarvitavate osade suhe. Mida suurem on suhteliselt taime töötava lehepinna ala võrreldes ülejäänud taimeosadega, seda kõrgem on üldise kuivaine kogunemine. Vastupidi - taimed, mille iga üksiku lehepinna assimilatsiooni intensiivsus on küll väga kõrge, kuid millel on väga väike lehtede pindala võrreldes varte ja juurestikuga, on väga pikaldase ainete kogumisega. Niisugused on näiteks paljud kõrbetaimed, nagu metsik lutsern või kaamelirohi, millistel K o s t õ t š e v i tähelepanekute järgi on küll väga kõrge fotosünteesi intensiivsus, kuid hiigelsuur juurestik. See ulatub mitme meetri sügavusele ja tarvitab peaaegu täiesti ära kõik lehtede poolt valmistatud ained, mispärast üldine kuivaine juurdekasv toimub nendel taimedel väga aeglaselt.

Suure tähtsusega on ka valguse ja pimeduse vahekord. Öösel muutuvad taime lehed tootvatest organitest kasutatavateks ja seepärast - mida pikem on päev ja mida lühem on öö, seda kiiremini kulgeb kuivaine üldine kogunemine taime poolt. Sellega leiab seletuse ka fakt, et polaarjoone taga suudavad taimed mitteloojuva päikese tõttu koguda lühikese suve jooksul väga suuri orgaanilise aine masse, mispärast õigete agrotehniliste võtete kasutamisel võib seal saada kõrgeid niidukultuuride ja juurviljade saake.

Absoluutne taimede produktsioonivõime on keskmiselt ca 0,8-1 g orgaanilist ainet lehe 1 m^2 pinna kohta ööpäevas. Need andmed on kehtivad küllaldase niiskuse olemasolul, mil õhulõhed on avatud ja fotosüntees toimub kogu päeva jooksul ning keskmise temperatuuri juures, mil hingamine ei ületa 5-10% fotosünteesist. Palavas ja põuastes tingimustes, kus õhulõhed on suure osa päevast suletud ning fotosüntees veepuuduse tõttu takistatud, on taimede produktiivsus märgatavalt väiksem.

Taimede produktsiooni arvestamisel mitte lehepinna alusel, vaid nende poolt kasutatud maapinna suuruse põhjal, on maksimaalne produktsioon väga soodsas Taani merekliimas väga kõrge agrotehnika juures järgmine.

1) Nisult - 45 ts teri ja 75 ts õlgi 1 ha-lt, mis 15%

veesisalduse korral saagis annab 102 ts kuivainet 1 ha-lt. Eriti headel aastatel võib saak tõusta kuni 60 ts teri ja 80 ts õlgi, s.o/. kuni 119 ts kuivainet ha-lt.

2) Suhkrupeedi saak on keskmiselt 400 ts/ha juurikaid ja 400 ts lehti 1 ha-lt. Eriti headel aastatel võib olla saak 700 ts/ha ja 280 ts üldist kuivainet. Suhkrupeedi võrdlemisi kõrge produktsioon võrreldes nisuga sõltub peamiselt tema palju pikemast vegetatsiooniajast, aga ka sellest, et suhkrupeedil on esimesel aastal ainult vegetatiivne kasv. Seepärast tal puuduvad need võrdlemisi suured ainete tagavarade äratarvitamised, mis iseloomustavad õitsemise ja vilja valmimise protsesse.

Nõukogude Liidus on põllumajanduse eesrindlased saavutanud Altai krais maksimaalse suvinisu saagina 85,9 ts/ha ja üle 1000 ts/ha-rilt suhkrupeeti.

Üldiselt on vara-valmivatel kultuuridel ja sortidel saagikus väiksem hilja-valmivatest. Fotosünteesi intensiivsus kasvab enamikul taimedel kasvu algusest kuni õitsemiseni ja hiljem hakkab uuesti langema. See on seotud sellega, et õitsemise perioodil toimub intensiivne assimilaatide äravool lehtedest, mis soodustab fotosünteesi. Hilisem fotosünteesi langus on põhjustatud taime üldisest vananemisest.

S I S U K O R D

lk.

Eessõna 3

S I S S E J U H A T U S 5

1. Taimefüsioloogia aine ja ülesanded 5

2. Taimefüsioloogia arengu põhietapid 6

3. Taimefüsioloogia arenemise ajaloost Tartu Ülikoolis 11

4. Taimefüsioloogia seos teiste distsipliinidega ja selle tähtsus põllumajandusele..... 15

5. Taimefüsioloogia uurimismeetodid 18

Esimene peatükk

T A I M E R A K U F Ü S I O L O O G I A 22

1. Taime raku organisatsioon ja keemiline koostis 22

2. Protoplasma füüsikalis-keemilised omadused. 30

3. Difusioon ja osmoos, osmoosi nähtused ja nende loomus 39

4. Protoplasmakiled ja plasmolüüs 45

5. Osmootse rõhu määramise meetodid 51

6. Vee tungimine rakku. Raku imev jõud 53

7. Protoplasma permeaablus ja ainete tungimine rakku 56

Teine peatükk

T A I M E D E V E E M A J A N D U S 60

1. Üldmõisteid taimede veemajandusest 60

2. Vee tähtsus taime elutegevuses 61

3. Taimede poolt kasutatav vee hulk ja taimede juurkonna suurus 64

VEE OMASTAMINE TAIMEDE POOLT 66

4. Juurkonna imev ja suruv toime. Juurerõhk, gutatsioon ja mahlajooks 66

lk.

5. Välistingimuste mõju vee omastamisele juurte poolt 71

TRANSPIRATSIOON 77

6. Transpiratsioon ja selle füsioloogiline tähtsus 77

7. Transpiratsiooni uurimise meetodid ja näitajad 78

8. Transpiratsiooni sõltuvus välistingimustest ja selle ööpäevane käik 82

9. Lehe kui transpiratsiooniorgani ehitus ... 85

10. Taime õhulõhe-aparaat, ta liigutused ja uurimismeetodid. Transpiratsiooni reguleerimine õhulõhede kaudu 88

VEE LIIKUMINE TAIMES 95

11. Veevoolu üldine iseloom taimes. Vee osmootne liikumine ühest rakust teise 95

12. Vee liikumine soontes. Veevoolu liikumapanevad jõud. Transpiratsiooni imev toime... 97

13. Vee tõusmine puutüve mööda. Vee pinevus soontes. Kohesiooniteooria 99

14. Vee liikumise kiirus taimedes 103

15. Üldmõisteid tõusvast ja laskuvast voolust taimedes. Plastiliste ainete liikumine.... 104

TAIMEDE PÕUAKINDLUS 112

16. Põua ja taimede põuakindluse mõiste 112

17. Närtsimine ja selle tähtsus taimedele..... 113

18. Närtsimisel toimuvad füsioloogilised protsessid 115

19. Taimede kindlus kõrgete temperatuuride suhtes 116

20. Kseromorfse struktuuri füsioloogiline tähtsus 117

21. Kuivades asukohtades kasvavate taimede veemajanduse iseärasused 120

Kolmas peatükk

F O T O S Ü N T E E S 126

1. Fotosünteesi kosmiline tähtsus 128

2. Fotosünteesi intensiivsuse määramise meetodid 131

LEHT KUI FOTOSÜNTEESI ORGAN 134

3. Lehe kui fotosünteesi organi ehitus 134

lk.

4. Kloroplastid kui fotosünteesi organid 138

5. Pigmentide seisund plastiidides 141

ROHELISTE TAIMEDE PIGMENDID 144

6. Klorofülli keemiline koostis ja omadused.. 144

7. Karotinoidid, fükobiliinid ja antotsüaanid 148

8. Pigmentide tekkimine taimedes 151

9. Pigmentide optilised omadused 154

10. Taimede poolt saadava ja kogutava energia hulgalised suhted 162

FOTOSÜNTEESIPROTSESSI KEEMILINE LOOMUS 164

11. Märgitud aatomite ja kromatograafilise meetodi tähtsus taimefüsioloogias 165

12. Fotosünteesi fotokeemilised ja fermentatiivsed reaktsioonid 172

13. Fotosünteesi fotokeemilised reaktsioonid ja nende seos fermentatiivsete reaktsioonidega 174

14. Fotosünteesi energeetika ja kvantide kasutamine 179

15. Fotosünteesi kemism 182

16. Fotosünteesi produktid ja seos hingamisega 189

17. Bakteriaalne fotosüntees. Kemosüntees ja süsiniku heterotroofne seondamine 194

FOTOSÜNTEESI SÕLTUVUS VÄLISTINGIMUSTEST..... 198

18. Valguse mõju fotosünteesile 198

19. Süsihappegaasi kontsentratsiooni mõju fotosünteesile 203

20. Temperatuuri ja veerežiimi mõju fotosünteesile 206

21. Fotosünteesi päevane käik 210

22. Fotosüntees ja saak 212

3.-
RBL. 4.10
A
23184
200808
TÜ RAAMATUKOGU
1 0300 00329186 3