

MÕNINGAID ANDMEID REGENERATSIOONIPROTSSESSIDE HISTOLOOGIAST KORALLTOMATIL JA VÕILILLEL

H. Kallak

Geneetika ja darvinismi kateeder

Taimede regeneratsiooni küsimusi käsitlevatest töedest piirdub suurem osa regeneratsiooniprotsesside välise morfoloogia kirjeldamisega. Teadaolevad andmed mitmesuguste taimeosade regeneereerumise histoloogilise külje kohta on vasturääkivad, sageli pealiskaudsed ega luba teha laiemaid üldistusi. Suuremat tähelepanu regeneratsiooniprotsesside histoloogilis-anatoomilisele analüüsile on seni pööranud E. Küster (1903), G. Priestly ja Ch. Swingle (1929), A. Hagemann (1932), C. Sterling (1951), N. Dubrovitskaja (Дубровицкая, 1953), T. Kaspirova (Каспирова, 1953), A. Collette ja N. Gillette (1955).

Regeneratsiooniprotsesside histoloogia üksikasjalisem ja täpsem uurimine on aga kahtlemata vajalik ning on suure teoreetilise, üle selle teadusala piiride ulatuva tähtsusega. Regeneratiivsete organite lähtekoed, rakkude jagunemist esilekutsuvad tegurid, erinevate rakkude ümberdiferentseerumise ehk totipotentsuse võime — need on küsimused, millede lahendamisest sõltub suurel määral taimede normaalse morfogeneesi üldiste seaduspärasuste kindlakstegemine.

Käesolev töö käsitleb regeneratsiooniprotsesside histoloogilist külge koralltomati (*Salonum capsicastrum* Link) vars- ja lehtpistikutel ning võilille (*Taraxacum officinale* Web.) juurpistikutel.

Koralltomati vars- ja lehtpistikute regeneratsiooni histoloogia ei ole autori teada seni kirjanduses käsitlemist leidnud. Võilille juurte regeneratsiooni on erinevatest aspektidest valgustanud mitmed autorid (Küster, 1903; Goebel, 1905; Czaja, 1931; Василевская, 1937; Целцова, 1959; Warmke ja Warmke, 1950 jt.). Põhiline tähelepanu nimetatud autorite töödes on aga pööratud regeneratsiooni välismorfoloogia ja polaarsuse uurimisele.

Katsed teostati TRÜ Botaanikaiaia kasvuhoone ning geneetika

ja darvinismi kateedri laboratooriumis. Pistikuid kultiveeriti klaaskatetega külvikastides ja vastavas niiskusekambris. Juurdumise keskkonnaks oli muld ja liiv; mingisuguseid kasvuaineid ega stimulaatoreid ei kasutatud. Histoloogilisteks uurimisteks teostati 198 fikseerimist ja valmistati 615 püsipreparaati. Fiksaatoriks kasutati Navašini segu. Seerialõigud (paksusega 9—11 μ) valmistati mikrotoomiga. Värvimiseks kasutati Heidenhaini raudhematoüksüliini.

Koralltomati varspistikud. Histoloogilisteks uurimisteks kasutati umbes 10 cm pikkusi 1—2 lehega pistikuid erineva vanusega taimede (esimeste pärislehtede faasist kuni õitsemiseni) varre alumisest osast. Jälgiti pistiku liivas asetseva lõikepinna läheduses toimuvaid muudatusi.

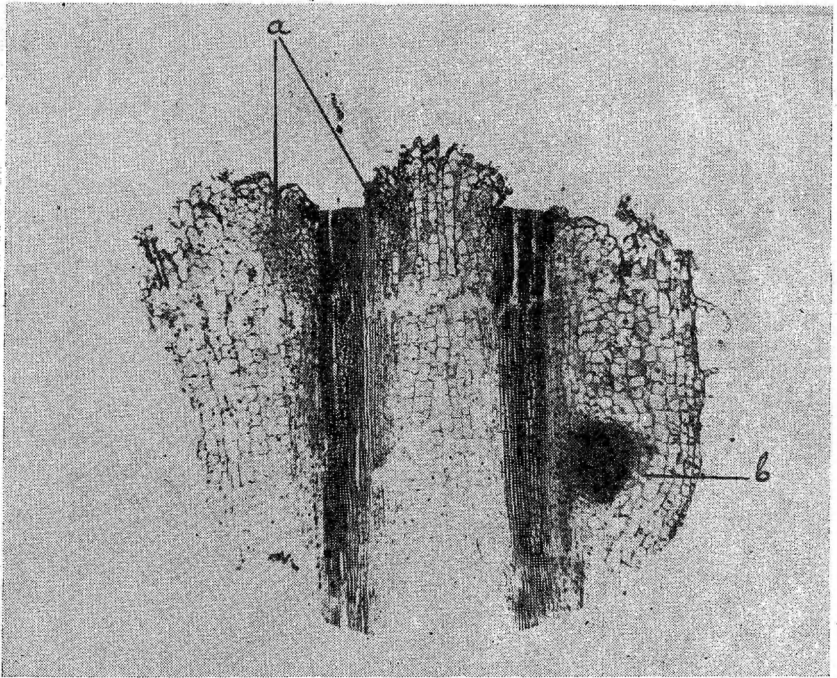
Vaadeldes koralltomati varre ristlõiku näeme, et üksikud juhtkimbud on siin ühinenud ühtseks terviklikuks ringiks. Juhtkimbud on bikollateraalsed. Koore poolt tsentri suunas võime eraldada järgmisi kudesid: epidermis, kooreparenüüm, välisfloem, kambium, ksüleem, sisefloem ja säsiparenüüm.

Esimesed muutused regeneratsiooni käigus haaravad lõikepinna lähedasi kambiumi ja välisfloemirakke. Juba teisel päeval pärast pistikute eraldamist võib nimetatud alal märgata rakutuumade ümardumist, millega kaasneb tuumakeste suurenemine ja intensiivsem värvumine. 2. ja 3. päeval algavad aktiveerunud kambiumi ja floemi piirkonnas mitoosid. Rakkude jagunemised toimuvad ka kooreparenüümis. Kõrvuti tüüpiliste mitoosidega võib kooreparenüümirakkudes näha omapärase kujuga tuumasid mis lubavad oletada mitmesuguste amitoooside võimalust. Selle küsimuse selgitamine nõuab täpsemat tsütoloogilist analüüsi, mis aga ei kuulu antud töö ülesandesse. Kogu aktiveerunud ala laieneb lõikepinna suunas ja omandab radiaalses lõikes «kiilu» kuju. Edasi haarab protsess sisefloemi ja sellega piirnevaid säsiparenüümirakke. Ka ksüleemist seespool tekib nn. kiil (joon. 1).

4.—5. päeval hakkavad lõikepinna läheduses jagunema vahetult välisfloemiga piirnevad piklikud, ristvaheseintega, endodermist meenutavad parenüümirakud (joon. 2). Nimetatud kohtades tekivad meristemaatilise iseloomuga rakkude kolded. Esimesed jagunemised toimuvad paralleelselt lõikepinnaga, järgmised risti, edasi aga juba kõikides suundades, kuni moodustub tüüpiline juurealge. Juurealgeid võib varspistikutes näha 5.—7. päeval. Vaadeldes väljakujunenud juurealgeid jääb mulje, et need paiknevad vahetult ksüleemi piiril, see tähendab, et nende moodustumisse on üheaegselt lülitunud nii kambium, välisfloem kui ka parenüümirakud (joon. 3). Seetõttu on raske öelda, missugust osa neist üks või teine etendab juurealge kujundamisel. Analüüsi raskendab asjaolu, et välisfloem moodustab koralltomati varres üsna õhukese kihi. Esialgu võib piirduda vaid väitega, et juurealge tekib seal, kus välisfloemi aktiveerumisele liitub juhtkimpu ümbrit-

seva parenhüümkihi aktiveerumine. Juurte teke on alati endo-geenne.

Juured võivad tekkida löikepinnast mitmesugusel kaugusel, kuid alati vastavalt polaarsuse seadusele, see on pistiku alumise otsa läheduses. Kui juurepungad tekivad löikepinna vahetus läheduses, võivad nad otse läbi löikepinna välja tungida.



Joon. 1. Pikilõige koralltomati varspistiku basaalsest otsast 6. päeval pärast operatsiooni; a — «kiil», b — juurealge; (ok. 10, ob. 3,5).

Kõrvuti juurealgmetega, kuid nendest täiesti eraldi, moodustub koralltomati varspistikute basaalsel löikepinnal regeneratsiooni käigus kallus. Kallus tekib aktiveerunud «kiilu» tungimisel üle löikepinna. Et kalluse tekkest võtavad osa erinevad lähtekoed (kambium, floem, koore- ja säsiparenhüüm), ei ole kallus oma struktuurilt homogeenne. Kambiumi ja floemi kohal moodustub väikeserakuline, meristeemse iseloomuga haavakude, parenhüümi kohal aga suuremarakuline haavakude. Kalluse tekkimise kiirus oleneb pistikute vanusest. Vanematelt taimedelt võetud pistikutel moodustub kallus kiiremini (6.—8. päeval) ja suhteliselt suuremas koguses kui noorematelt taimedelt võetud pistikuil. Viimaste juures võib kallust näha 15.—18. päeval. Teiselt poolt pais-

tab kalluse ja juurte tekke vahel valitsevat omapärane antagonism. Nendel pistikutel, millel juurealgmed kujunevad välja kiiremini, hilineb kalluse areng, ja vastupidi. Taolisele nähtusele viitab oma töös ka T. Kaspirova (Каспирова, 1953).

Iseloomulikuks nähtuseks koralltomati varspistikute regeneratsioonis on uute puiduelementide moodustumine aktiveerunud «kiiludes». Uus puiduelementide kiht ladestub otseselt vana puidu kõrvale. Paralleelselt sellega tekivad puiduelementide kolded ka



Joon. 2. Pikilõige koralltomati varspistiku basaalsest otsast 6. päeval pärast operatsiooni. Aktiveerunud parenhüümirakud floeemi kõrval. (ok. 10, ob. 20)

kalluse peenerakulises floemse päritoluga osas. V. Aleksandrov (Александров, 1954) nimetab neid hüdrotsüütseteks sõlmedeks, E. Küster (1903) — haavapuiduks. Edaspidises arengus moodustub trahheidide kolde perifeerses osas kambiumitaoline meristeemkiht, mille tegevuse läbi kolded suurenevad. Kalluses tekkinud puidusõlmed ühinevad «kiilu» alal tekkinud puiduelementidega ja moodustub ühtne süsteem, millel kujuneb otsene seos tekkivate juurealgmetega. Seejuures on vanematelt taimedelt võetud pistikutel puitumisprotsess tunduvalt ulatuslikum kui noortel pistikutel.

Koralltomati lehtpistikud. Lehtpistikute all tuleb mõista lehelaba koos väikese leherootsu osaga, millel puuduvad

igasugused kaenalpungad ja nendega seotud meristeemsed alad. Regeneratsiooni käiku uuriti lõikepinna lähedastes kudedes, erineva vanusega lehtedel (30—80 päeva vanustel lehtedel).

Normaalse koralltomati leherootsu ristlõikest ilmneb, et juhtsüsteemi elemendid on siin ühinenud kaarjaks moodustiseks, mille keskosa võtab enda alla ksüleem (joon. 4). Ksüleemiosa ümbritseb floem, kusjuures suurem hulk floemielemente paikneb «kaare» välisküljel, s. t. leherootsu alumisel poolel. Juhtelemente

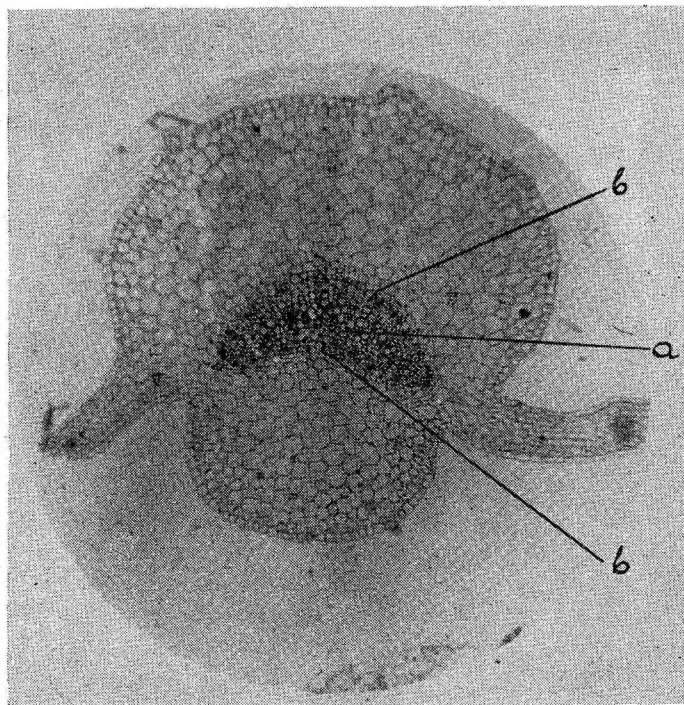


Joon. 3. Pikilõige koralltomati varspistiku basaalsest otsast 12. päeval pärast operatsiooni. Juurealge. (ok. 7, ob. 20).

ümbritsevad korrapäratute piirjoontega parenhüümirakud, millede seas on raske morfoloogiliselt eraldada tuperakke. Esialgu ei ole eristatav ka kambium. Hiljem võib mõnes preparaadis kambiumitaolist kihti eraldada — ilmselt aktiveerub kambiumi tegevus regeneratsiooni käigus.

Koralltomati lehtedele on omane täielik regeneratsioonivõime, s. t. et nad kõrvuti regeneratiivsete juurtega on võimelised ka regeneratiivseid võsusi tekitama. Lehtpistikute regeneratsiooni algaaside histoloogiline pilt meenutab suurel määral varspistikute oma. Vastuseks vigastusele reageerivad ka siin esmajoones lõikepinnalähedased floemirakud. Nende rakkude aktiveerumisest annavad tunnistust ovaalseks kuni ümmarguseks muutunud ja intensiivselt värvunud tuumad ning silmatorkavalt suurenenud

tuumakesed, samuti normaalsest tumedamalt värvunud rakusisu. Juba 3. päeval võib näha siin mitoosi. Koos floemiga aktiveeruvad osalt ka koore parenhüümirakud ning mõningad rakud ksüleemiosas (tõenäoliselt säsiikiirte parenhüümirakud). Tuleb esile kambium, mis etendab märgatavat osa järgnevas regeneratsioonis. Aktiveerunud kambiumi-floemi kihi rakud saavad uute puiduelementide tekkekohaks.

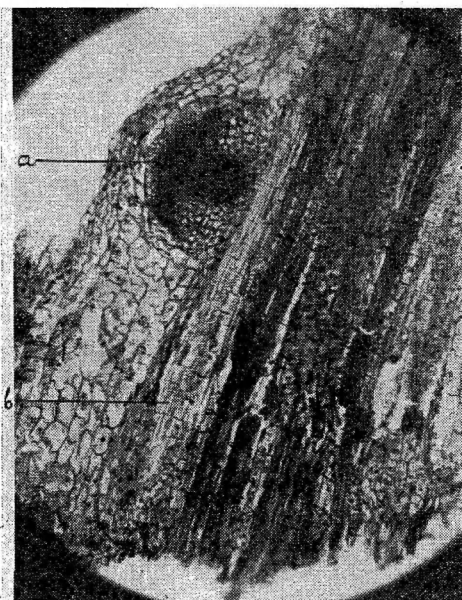


Joon. 4. Ristlõige koralltomati leherootsust; a — ksüleem; b — floem; (ok. 7, ob 9).

Lõikepinna lähedal kambiumi ja floemi piiril, sageli juhtelementide «kaare» külgmises osas, tekivad meristeemikolled, mis annavad alguse adventiivsetele juurtele (joon. 5). Küsimus tupe-rakkude osast koralltomati lehtpistikute juurdumisel ei ole selge. Vaatlustest ilmnes, et juurealgmed tekivad kiiremini vanematel lehtedel. 80 päeva vanustel lehtedel võib näha väljakujunenud juurepungi 10.—11. päeval, 30 päeva vanustel lehtedel 18.—20. päeval. Mõnel juhul moodustuvad sellistest meristeemikolletest ainult puiduelemendid, mistõttu esimestel arenguetappidel on raske tulevast juurealget puiduelementide sõlmest eraldada.

Samaaegselt juurealgmete kujunemisega puhetub leherootsu

lõikepinna lähedane osa. Parenhüümi- ja floeemirakkude jagunemise tulemusena hakkab kujunema üle lõikepinna ulatuv kallus. Nagu varspistikutel, nii ka lehtpistikutel toimub kalluse areng eraldi endogeenselt tekkivatest juurealgetest. Kordagi ei täheldatud juurte moodustumist kallusest, kuigi nad sageli läbi kalluse välja tungisid.



Joon. 5. Pikilõige koralltomati lehtpistiku lõikepinna poolsest otsast 26. päeval pärast operatsiooni; a — juurealge, b — haavapuit; (ok. 10, ob. 10).

Lehtpistikute regeneratsioonis tulevad eriti selgelt ilmsiks erinevused kalluse rakulises koostises ja erinevate osade funktsioonides. Kooreparenhüüm tekitab kohevast suurerakulist haavakude, kambium ja floeem aga väikeserakulist tumedalt värvunud protoplastiga haavakude. Noorematel lehtedel on puiduosa nõrgalt välja kujunenud. Suhteliselt suure parenhüümi- ja floeemiosa tõttu tekib kallus siin kiiremini ja suuremal hulgal. Nagu eespool selgus, tekivad juurealget kiiremini vanematel lehtedel. Seega esineb ka lehtpistikutel kalluse ja juurte vaheline antagonism. See vastuolu piirdub põhiliselt tekkimise kiirusega, sest edasises regeneratsioonikäigus moodustub varem või hiljem kõikide pistikute lõikepinnal mügarataoline kallus. Vaadeldes sellist kallusemügarat kolme kuu pärast peale operatsiooni, võib näha järgmist pilti. Kalluse tsentraalse osa moodustab peenerakuline, põhiliselt

floeemse päritoluga haavakude, mille sees on tekkinud hulk puidukoldeid. Puidukolletel kujuneb otsene või kaudne seos uute puiduelementidega aktiveerunud kambiumis ja floemis. Koldeid ümbritseb kitsas meristeemirakkude kiht. Parenhüümne haavakude moodustab kallusemügara perifeerse osa. Perifeerse kalluse koe rakud on tihedalt täidetud mitmesuguste toitainete terakestega. Kallusemügara välispinnal tekib korgitaoline kiht kallusefellogeeniga (joon. 9). Kalluse pind ei ole enamasti sile, vaid mügaraline. Üle pinna ulatuvad külmakesed kujutavad endist puidukoldeid, millel näib mõnikord peaaegu puuduvat seos kalluse keskosa peenerakulise koega.

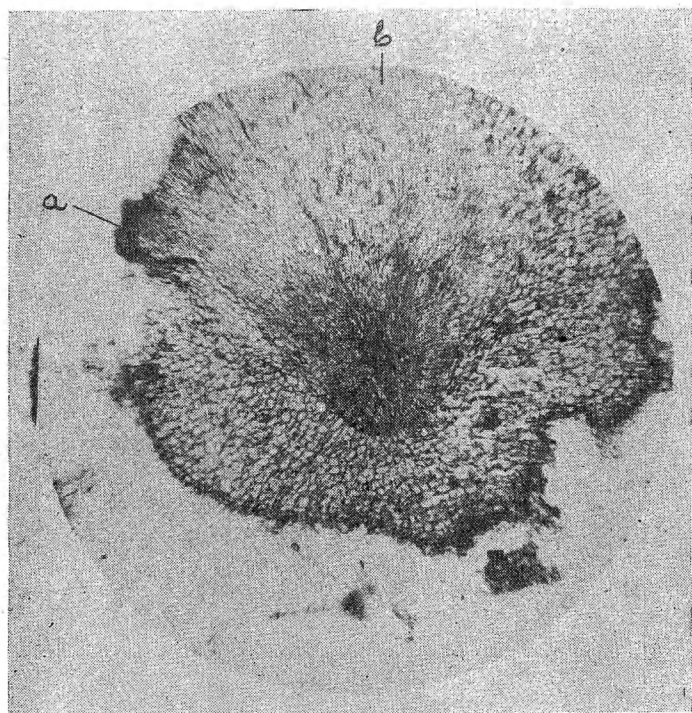
Võsupungad tekivad koralltomati lehtpistikutel enamasti järgmisel aastal. Näd tungivad välja kallusemügarast, sageli vana leherootsu kaenlast (joon. 6). Nende teket valmistavad ette järkjärgulised muutused vananevas kalluses nagu puitumine ja toitainete kogumine. Võsupungade aeglase kujunemise tõttu on raske anda täpsemat kirjeldust nende arengu algfaasidest. Vana tugevalt puitunud ja juurte poolt läbistatud kallus kujutab endast keerulist moodustist, mille täpne analüüs nõuab suuremat hulka võrdlusmaterjali, kui seda seni oli autori kasutuses. Olemasoleva materjali alusel võib koralltomati lehtpistikutel võsupungi nende tekkekohta järgi liigitada järgmiselt: 1) võsupungad, mis tekivad seoses meristeemkihiga kalluse puitunud südamikupiiril (kohal, kus meristeemkiht tungib kalluse välispinnale kõige lähemale) (joon. 7); 2) võsupungad, mis tekivad mügarana kallusepinda ületava puidukolde meristeemümbrist (joon. 8); 3) võsupungad, mis tekivad perifeersest kallusefellogeenist (joon. 9). Seega võivad adventiivsed pungad tekkida nii kalluse sisemistest kui ka välimistest kihtidest.

Võilille juurpistikud. Histoloogilisteks uurimisteks kasutati umbes 1 cm pikkusi pistikuid noortest 2—4 mm ja vanadest 8—10 mm läbimõõduga juurtest. Analüüsiti nii ülemist kui ka alumist lõikepinda. Ülemisel pinnal tekivad regeneratsiooni käigus lehealgmed, alumisel pinnal ja pistiku külgedel aga juured (joon. 10).

Mikroskoopilised vaatlused näitasid, et pistikuteks kasutatud juuretükidel on kadunud primaarne ehitus. Esmaskoor on ära langenud ja peamise osa juurest võtab enda alla teisi, mis koosneb peamiselt parenhüümirakkudest. Juure südamiku moodustavad puiduelemendid. Floemiparenhüümi sees, 6—7 rakukihi järel, paiknevad korrapäraste ringidena piimasoonte grupid koos sõeltorude ja saaterakkudega.

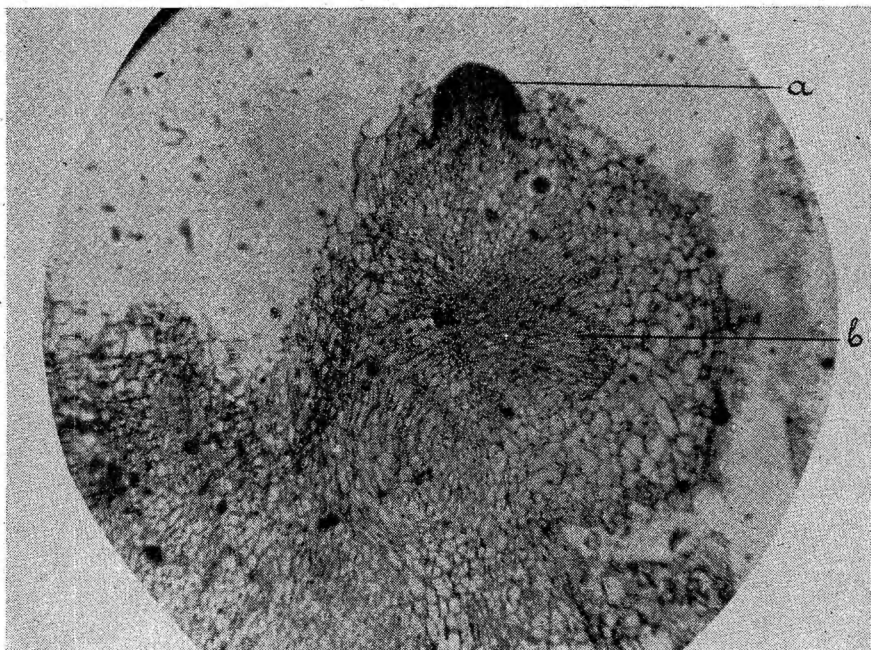
Kiiresti reageerivad vigastusele paar kihti allpool ülemist lõikepinda asuvad rakud. Esmajoones aktiveerub kambiumi tegevus. Juba teisel päeval võib näha intensiivselt värvunud, suurenenud tuumadega rakkude rõngast kambiumi piiril ja nende hulgas mitoose. Aktiveeruvad ka kambiumi deriyaadid floemi suu-

Joon. 6. Koralltomati lehtpistik adventiivsete juurte ja võsuga aasta pärast operatsiooni.



Joon. 7. Läbilõige koralltomati lehtpistiku kallusest aasta pärast operatsiooni; *a* — võsupung, *b* — leheroots; (ok. 7, ob. 3,5)

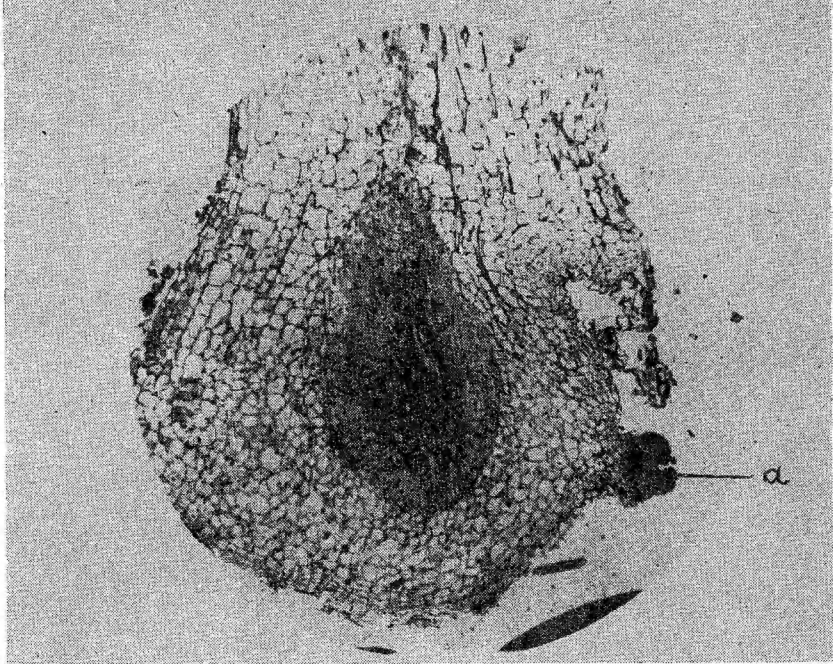
nas ning esimesed piimasoonte ja floeemielementide ringid. Rakude pideva jagunemise tulemusena laieneb kambiaaltsoon lõikepinna suunas ja moodustab väljaspool ksüleemi radiaallõikes tüüpilise «kiilu». Samal ajal võib märgata, et kõik «kiilu» rakud ei ole ühesugused. Mõni rakukiht allpool lõikepinda tekivad teistest intensiivsemalt värvunud meristeemirakkude rühmad — tulevaste



Joon. 8. Läbilõige koralltomati lehtpistiku kalluse pinnal olevast mügarast aasta pärast operatsiooni; a — võsupung; b — puidukolle; (ok. 7.; ob. 9).

võsupungade algmed (joon. 11). Noorte juurte pistikuil moodustuvad pungaalgmed vahetus seoses kambiumiga. Vanadel juurtel tekivad võsupungad põhiliselt seoses esimese floeemiringiga (joon. 12). Mõlemal juhul tekib samaaegselt mitu võsupunga ja nad moodustuvad ristlõikes nagu pärja ksüleemiosa ümber (joon. 13). Seoses võsupungade väljakujunemisega hakkavad kambiumi piiril ja floeemiringides moodustuma uued puiduelemendid. Et kultuure hoiti pidevalt valguse käes, toimus pungade diferentseerumine kiiresti (5.—6. päeval) ja kallust ülemisel lõikepinnal peaaegu ei moodustunud, kui mitte arvestada neid «kiilu» rakke, mis otseselt pungade moodustamisest osa ei võtnud, küll aga koos nendega väikese kühmuna lõikepinnale tõusid.

Juurpistikute alumine lõikepind reageerib vigastusele märksa aeglasemalt, eriti vanade juurte pistikuil. Sarnaselt ülemise lõike-

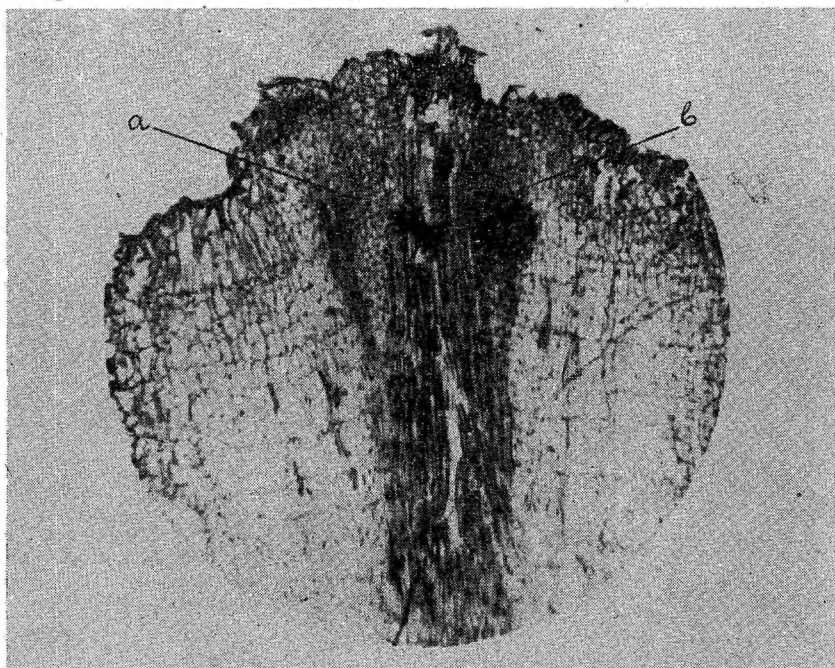


Joon. 9. Läbilõige koralltomati lehtpistiku kallusest aasta pärast operatsiooni; a — võsupung; (ok. 10, ob. 3,5).



Joon. 10. Võilille regeneerunud juurpistikud.

pinnaga aktiveeruvad kõigepealt kambiaaltsooni rakud. Paralleelselt sellega esineb rakkude jagunemisi peaaegu kogu teisniine ulatuses lõikepinna lähedal. Noortel pistikutel katkeb see protsess 5.—6. päeval ja edasi muudatusi aktiveerunud kambiumi floeemi alal võib märgata alles 12.—13. päeval pärast operatsiooni. Kambiaaltsoonis ja floemiringide kohal kujunevad meristemi rakkude

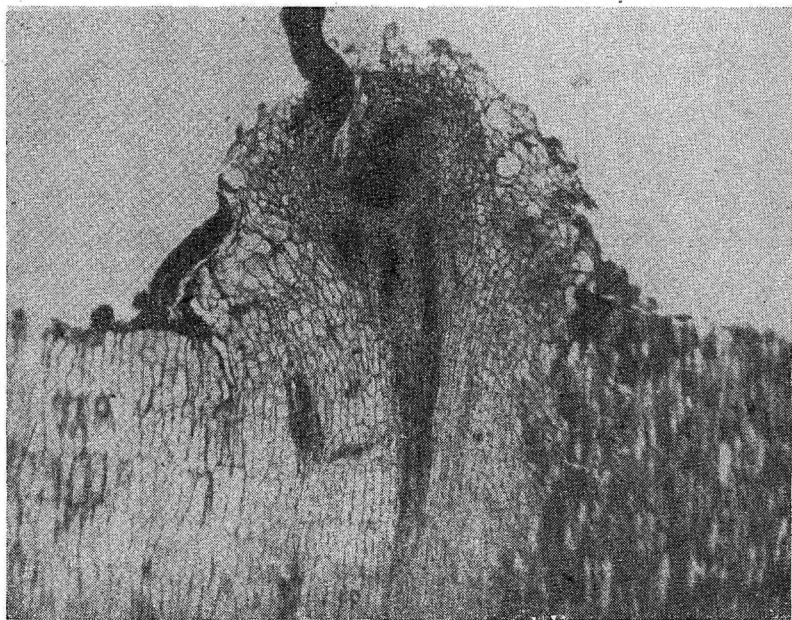


Joon. 11. Pikilõige võilille juurpistikute ülemisest otsast 5. päeval pärast opereerimist; a — «kiil», b — pungaalge; (ok. 20, ob. 3,5).

kolded, mis annavad alguse haavapuidu sõlmedele lõikepinna vahetus läheduses. 15.—16. päeval hakkab kogu aktiveerunud floemiosa üle lõikepinna kerkima: — tekib väike, põhiliselt haavapuitu sisaldav kallusekühm. Samaaegselt toimub uute puiduelementide ladestamine kambiumi poolt vana puidu kõrvale. Viimased seostuvad lõikepinna juures asetsevate sõlmedega ja kujuneb uus puiduelementide süsteem, mis võtab üle vana puidu funktsioonid.

Vanadel juurpistikutel toimub uute puiduelementide moodustamine kiiremini kui noortel ja puitumisprotsess on ulatuslikum. Juba 7. päeval võib eraldada puiduelementide sõlmi lõikepinna vahetus läheduses, kambiaaltsooni ja floemiringide kohal. Puidusõlmed tekivad peaaegu kogu teisniine ulatuses.

Vastupidiselt puitumisele toimub juurte moodustumine noortel pistikutel tunduvalt kiiremini kui vanadel. Kui pistikuks kasutatud juuretükil on olemas kõrvaljuured, tekivad uued juurealgmed esimeses järjekorras kõrvaljuurte alusel, nende kaenlas. Niisuguseid pungi võib juba näha 3.—4. päeval. Kuid uued juurepungad võivad ka iseseisvalt kambiumist tekkida, alates 5.—6. päevast pärast



Joon. 12. Pikilõige võilille juurpistiku ülemisest otsast 8. päeval pärast opereerimist; (ok. 5, ob. 10).

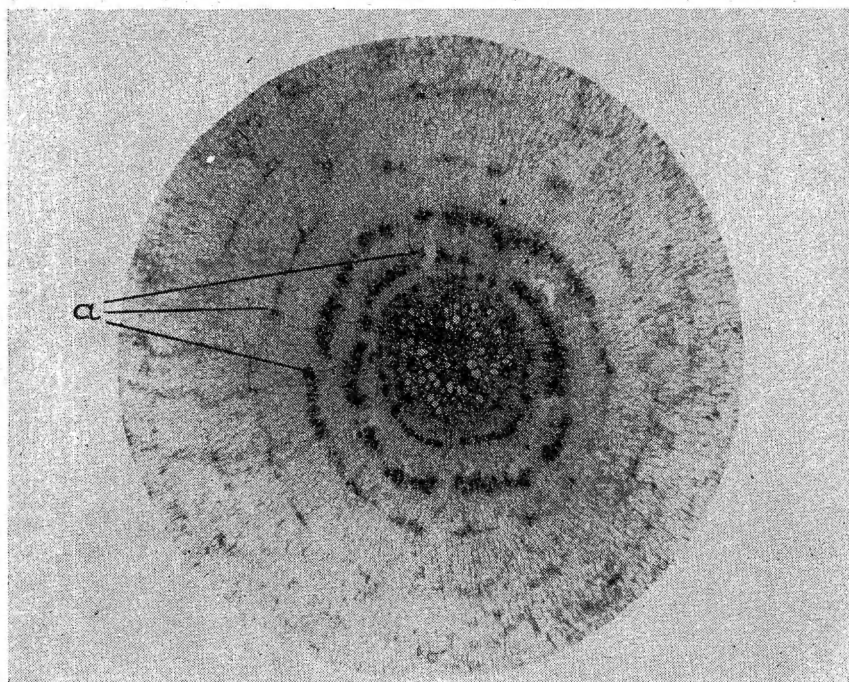
operatsiooni (joon. 14). Juured tekivad mitmesugusel kaugusel lõikepinnast, tungides välja nii läbi teisniine kui ka läbi lõikepinna. Regeneratiivsed juured seostuvad uue juhtelementide süsteemiga.

Vanade juurte pistikutel toimub regeneratiivsete juurte moodustumine märksa aeglasemalt ja juurdumise protsent on üldiselt madalam. Juurealgmed kujunevad 10.—20. päeval pärast operatsiooni. Juurte tekke protsess ei erine oluliselt noorte pistikute omast.

Üheks iseloomulikuks nähtuseks vanade juurte pistikutel on fellogeeni moodustumine basaalse lõikepinna läheduses.

Arutlus. Regeneratsiooni käigus tekitavad taimed sageli haavakallust. Kalluse mõiste ja funktsioonid on üheks vaieldavamaks probleemiks regeneratsioonialases kirjanduses. Terve rida autoreid on püüdnud anda kalluse iseloomustust (K ü s t e r, 1903;

Korschelt, 1927; Krenke, 1950; Дубровицкая, 1953; Collette ja Gillette, 1955; Wilcox, 1955; Erlinghagen, 1957; Хао Шуй, 1959 jt.). Enamik neist on seisukohal, et kalluse moodustamisest võivad osa võtta nii meristeemsed kui ka diferentseerunud koed ja et kalluse teke sõltub paljudest sise- ja välistingimustest. Osa autoreid (Küster, 1903; Isbell, 1930; Первухина, 1949) peab kallust suure diferentseerumisvõi-



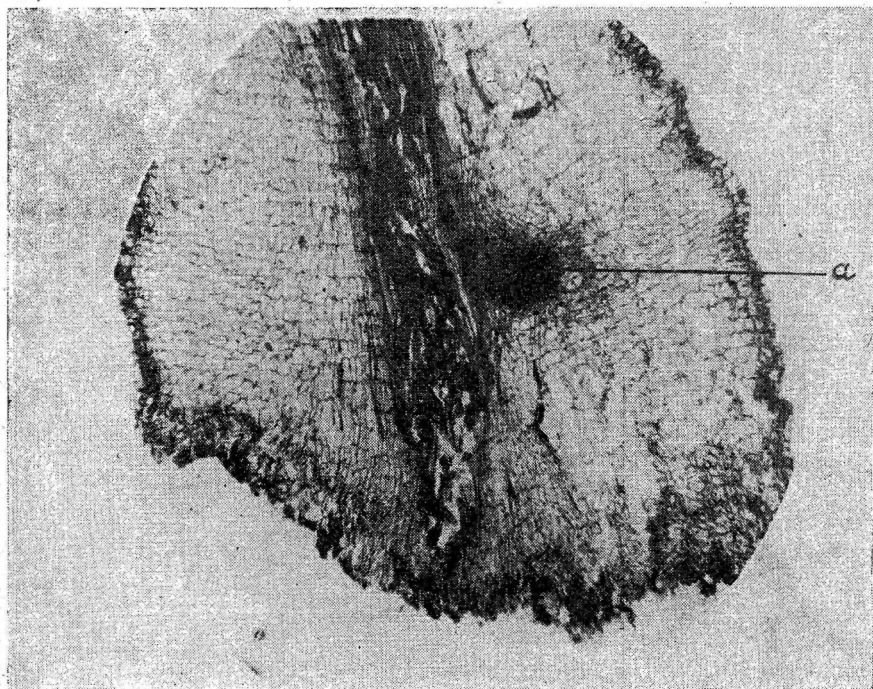
Joon. 13. Ristlõige võilille juurpistiku ülemisest otsast 3. päeval pärast opereerimist; a — floemiringid; (ok. 7, ob. 3,5).

mega totipotentseks koeks, teine osa (Hagemann, 1932; Дубровицкая, 1953; Erlinghagen, 1957 jt.) piirab kalluse funktsioone ainult teatavate kudede ja organite moodustamise võimega. E. Küster (1903) ja C. Sterling (1951) iseloomustavad kallust kui «vahendajat» kude pungaalgmete moodustumisel.

Lähtudes kirjanduse andmeist ja teostatud katsetest on autor arvamisel, et kallus on teatud tingimustes tekkinud haavakude. Kalluse hulka laias mõttes tuleks lugeda vigastuse tagajärjel tekkinud diferentseerumata koed nii lõikepinnal kui ka vigastatud organi sees (nn. kiil). Et kalluse moodustamisest võtavad osa erineva diferentseerumisastmega ja erinevate funktsioonidega koed, ei saa kalluse juures otsida ühtset rakulist ehitust ega ühtseid

funktsioone. Erinevad taimeliigid ja -koed tekitavad erinevates tingimustes erinevat haavakude. Selle asjaolu unustamine on nii mõnigi kord põhjustanud vastandlikke arvamusi kalluse iseloomustamisel.

Antud histoloogilistest uurimistest selgub, et suurte parenhüümirakkude poolt tekitatud kallus säilitab suurerakulise ehituse ja on põhiliselt varuainete säilituskohaks. Kambiumi- ja floemirakkude jagunemise tulemusena moodustub peenerakuline meristeemse iseloomuga haavakude, mis võib olla lähtealaks nii uutele



Joon. 14. Pikilõige võilillejuurpistikku alumisest otsast 6. päeval pärast opereerimist; a — juurealge; (ok. 10, ob. 3,5).

juhtsüsteemi elementidele kui ka adventiivsetele võsupungadele. Vana kallusemügara pinnalähedastes kihtides võib kujuneda kallusefellogeen, mis on võimeline mõnel juhul võsupunga tekitama. Juurte tekkega ei ole kallusel mingit seost. Vastupidi, siin valitseb omapärane antagonism: mida kiiremini tekivad juured, seda aeglasemalt moodustub kallus ja vastupidi. See on arusaadav, sest nii üks kui ka teine kujutab endast uute kudede tekkimise tsentrit, mis nõuab intensiivistunud toitainete juurdevoolu.

Teoreetilisest seisukohast omab suurt tähtsust regeneraatide

lähtekudede täpsem määratlemine. Erinevad autorid on uurinud üksikuid objekte ja teinud nende põhjal konkreetseid järeldusi. Vähe leidub töid, mis seni saavutatut kokku võtaksid ja selles küsimuses laiemaid üldistusi teeksid. See ei tähenda, et tuleks leida mingi ühine skeem ja selle alla kõikide organismide regeneratsiooninähtused kokku suruda. Tuleb leida üldine alus, üldised seaduspärasused, mis aitaksid kaasa regeneratsiooniprotsesside uurimisele iga konkreetse organismi või organi puhul.

Praegu teadaolevate andmete järgi peetakse regeneratiivsete juurte lähtekudedeks võrdset kallust (Isbell, 1930; Küster, 1903), peritsükliit (Priestley ja Swingle, 1929; Дубровицкая, 1953; Wilcox, 1955), kambiumi (Priestley ja Swingle, 1929; Hagemann, 1932; Erlinghagen, 1957), floemiparenhüümi (Beals, 1923), epidermist (Beals, 1923; Swingle, 1940). Antud töös käsitlemist leidnud objektidel toimus juurte teke alati endogeenselt, juhtkimpe ümbritsevast parenhüümist või kambiumist, millele võis liituda aktiveerunud floem. V. Vassilevskaja (Василевская, 1937) andmeil toimub juurte moodustumine võilille juurpistikuil ainult seoses lehejälgedega juhtkimpudega, A. T. Czaja (1935) andmeil aga seoses kambiumiga.

Samuti leidub kirjanduses väga erinevaid andmeid võsupungade lähtekudede kohta. Andes ülevaate lehtpistikute regeneratsiooni käsitlevast kirjandusest, märgib A. Hagemann (1932) ära kolm erinevat võsupungade tekke kohta: 1) epidermis ja subepidermis, 2) põhiparenhüümirakud ja 3) kallus. V. Vassilevskaja (Василевская, 1937) andmeil võib iga niinegrupp võilille juurelõigis võsupunga anda. Seejuures samastab V. Vassilevskaja puudukolded võsupungadega, mistõttu toodud andmeid ei saa pidada täiesti usaldusväärseks. K. Goebeli (1905) järgi võivad võsupungad võilille juurtel ainult kambiumist tekkida. Vastuolu V. Vassilevskaja ja K. Goebeli andmetes võib antud uurimiste alusel seletada juurte vanuse mittearvestamisega. Nagu eespool selgus, suureneb juure vananemisega floemi osatähtsus võilille juurte regeneratsioonis. Kambiumi aktiivsus langeb teiskasvu piirile lähenevates vanades juurtel ja floem võtab üle kambiumi funktsioonid.

Küsimus regeneraatide lähtekudedest on tihedalt seotud rakkude totipotentsuse (ümberdiferentseerumise ja reproduktsiooni) võimega. Mitmed autorid (Küster, 1903; Goebel, 1905; Priestley ja Swingle, 1929; Hagemann, 1932) jagavad seisukohta, et iga rakk taime kehas on totipotentne. Mitmesugused korrelatiivsed seosed ja kaugeleulatuv diferentseerumine võivad aga selle reproduktsioonivõime realiseerimist raskendada või täiesti olematuks teha. Viimasest lähtudes ei tohi rakkude de- ja rediferentsiooni küsimuses liialdusteni minna. Rakkude totipotentsusest võiks rääkida kui potentsiaalsest võimest, mille esilekutsu-

miseks on vaja erilisi katsetingimusi ja jämedat vahelesegamist taime ellu. Organismis kui tervikus alluvad üksikud koed ja rakud sellele tervikule ega ilmuta normaalsetes tingimustes kõrvalekaldu mis funktsioonidest, mis neil on arengu käigus välja kujunenud. Ka vigastamisele reageerib organism või organ kui tervik ega võimalda tavaliselt kindlaks teha üksikute rakuliikide totipotentsust. Terviklikkusega lahutamatus seoses valitseb looduses «öko-noomsuse» printsiip. Regeneratsiooniprotsessides taastatakse kaotatud osad eelkõige diferentseerumata (kambium, peritsükkel, fellogeen) või vähediferentseerunud rakkude (esimesed floemiderivaadid) arvel. Asjaolu, et ühe või teise koe rakud on regeneratsiooni käigus võimelised jagunema ja ümber diferentseeruma, oleneb eelkõige organismi kui terviku struktuurist ja geneetilistest omadustest. Igas taimes leiame me vähediferentseerunud floemirakke, kuid nad ei ole alati võimelised tekitama uusi organeid.

Eespool toodust järeldub, et regeneratsiooni esilekutsumiseks on vaja hävitada organismi terviklikkus, muuta korrelatiivseid suhteid organite ja kudede vahel. Seda on rõhutanud mitmed autorid (Göebel, 1905; Erlinghagen, 1957; Bloch, 1941 jt.) ja see ei ole mingi uus põhimõte. Kuid see põhimõte on siiani jäänud üldiseks formuleeringuks ega ole leidnud kajastamist konkreetsetes morfoloogilistes ja füsioloogilistes näitajates. Regeneratsiooni põhjustavate faktorite küsimuses on meil tegemist ühe bioloogia põhiküsimusega — rakkude ja kudede diferentseerumisnähtuste alustega. Samuti nagu regeneratsioonis seisab iga taim oma varases embrüonaalses arengus ülesande ees tekitada jagunemise läbi geneetiliselt samaväärsetest rakkudest eri liiki rakke ja kudesid. Kähtlemata ei saa nende küsimuste lahendamisel piirduda seni kasutatavate histoloogiliste võtetega. On vajalikud valgusmikroskoopide täiustumine, isotoopide meetodika, mikrokinovõtted.

Kokkuvõte

1. Taimede regeneratsiooniprotsesside histoloogia üksikasjaline ja täpne uurimine omab suurt teoreetilist, selle teadusala piire ületavat tähtsust. Regeneratiivsete organite lähtekudede, rakkude totipotentsuse ja rakkude jagunemist esile kutsuvate tegurite kindlakstegemine on probleemid, millede lahendamisest sõltub taimede normaalse morfogeneesi uurimine.

2. Antud töös käsitlemist leidnud objektide (koralltomati varsja lehtpistikud ning võilille juurpistikud) histoloogiline analüüs näitas, et regeneratiivsete kudede ja organite lähtealadeks võivad olla kambium, floem, juhtkimbuga piirnev parenhüüm ja kalluse meristeemsed osad.

3. Kallus on vigastuste tagajärjel tekkinud haavakudede kompleks, mille moodustamisest võtavad osa erineva struktuuri ja diferentseerumisastmega koed ning mille üksikutel osadel on see-

tõttu erinev rakuline ehitus ja funktsioonid. Kalluse hulka tuleks lugeda regeneratsiooni käigus tekkivad diferentseerumata koed nii löikepinnal kui ka vigastatud organi sees. Kalluse ülesandeks on: 1) katta haavapind ja kaitsta seda väliste mõjustuste eest, 2) koguda varuaineid regeneraatide tekkeks, 3) tekitada uusi juhtelemente, 4) moodustada võsupungi.

4. Adventiivsed juured tekivad endogeenselt, eraldi kallusest. Koralltomati varspistikuil tekivad juurealgmed basaalse löikepinna läheduses, punktides, kus kambiumi ja floemi aktiveerumisele liitub nendega piirnevate parenhüümirakkude aktiveerumine. Võilille juurpistikuil on adventiivsete juurte lähtekoeks kambium.

5. Kalluse ja juurte tekke vahel valitseb omapärane antagonism. Rikkaliku kalluse moodustumine löikepinnal pidurdab juurealgmete arengut ja vastupidi.

6. Adventiivsed võsud võivad tekkida nii endo- kui eksogeenselt. Koralltomati lehtpistikuil toimub võsupungade kujunemine kalluse meristeemsetest osadest: puitunud kallusesüdamikku ümbritsevast meristeemkihist, üksikute puidukollete meristeemsest ümbrikest või fellogeenitaolisest kihist kalluse perifeerses osas. Võilille juurte löikudel on lehealgmete lähtekudedeks kambium ja floem.

7. Histoloogilised uurimised näitasid, et sõltuvalt regenereeruva organi vanusest esineb erinevusi regeneratsiooniprotsesside käigus (haavapuidu tekkimises, regeneraatide lähtekudedes jne.).

8. Rakkude totipotentsust võib pidada potentsiaalseks võimeks, mille esilekutsumiseks on vaja kõrvaldada organismi terviklikkusest tulenevad korrelatiivsed seosed üksikute kudede ja organite vahel ning ületada looduses esinev tendents taastada kaotatud organid eelkõige diferentseerumata või vähediferentseerunud rakkude arvel.

KIRJANDUS

1. Beals, C. M. 1923. An Histological Study of Regenerative Phenomena in Plants, *Ann. Missouri Bot. Gard.*, **10**, 4.
2. Bloch, R. 1941. Wound healing in higher plants. *Bot. Rev.*, **7**, 2.
3. Collette, A. T. and Gillette, N. J. 1955. A Histological Study of Regeneration in the Epicotyl of Tomato. *Amer. Midl. Natural.*, **54**.
4. Czaja, A. T. 1931. Der Einfluß von Korrelationen auf Restitution und Polarität von Wurzel- und Sproßstecklingen. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, **49**.
5. Erlinghagen, F. 1957. Wurzel- und Sproßregeneration der Blättstecklinge von Petunien. *Mikrokosmos*, **46**, 8.
6. Goebel, K. 1905. Allgemeine Regenerationsprobleme. *Flora*, **95**, 2.
7. Hagemann, A. 1932. Untersuchungen an Blättstecklingen. *Gartenbauwiss.*, **6**.
8. Isbell, C. L. 1931. Regenerative capacities of leaf and leaflet cuttings of tomato and of leaf and shoot cuttings of potato. *Bot. Gaz.*, **92**.
9. Korschelt, E. 1927. *Regeneration und Transplantation*. Berlin.
10. Küster, E. 1903. *Pathologische Pflanzenanatomie*. Jena.
11. Priestley, G. and Swingle, Ch. 1929. Vegetative propagation from the standpoint of plant anatomy. *Un. St. Dep. Agric. Technic. Bull.*, **151**.

12. Sterling, C. 1951. Origin of buds in tobacco stem segments cultured in vitro. *Am. Journ. Bot.*, **38**, 10.
13. Swingle, F. 1940. Regeneration and vegetative propagation. *Bot. Rev.*, **6**, 7.
14. Warmke, H. E. and Warmke G. L. 1950. The role of auxin in the differentiation of root and shoot primordia from root cuttings of *Taraxacum* and *Cichorium*. *Am. Journ. Bot.*, **37**, 4.
15. Wilcox, H. 1955. Regeneration of injured root systems in noble fir. *Bot. Gaz.*, **116**, 3.
16. Александров В. Т. 1954. Анатомия растений. М.
17. Василевская В. К. 1937. Структурные закономерности при регенерации одуванчика. *Бот. журн.* **22**, 1.
19. Дубровицкая Н. И. 1953. Регенерация и возрастная изменчивость растений. Дисс. Гл. Бот. Сад. АН СССР.
19. Каспирова Т. А. 1953. Экспериментальное и анатомическое изучение размножения растений листовыми черенками разного возраста. Дисс. ЛГУ.
20. Кренке Н. П. 1950. Регенерация растений. Изд. АН СССР. М., Л.
21. Первухина Н. В. 1945. Материалы к выяснению закономерностей развития каллюса, *Сов. бот.* **13**, 2.
22. Хао Шуй. 1959. Исследование каллюсо- и корнеобразования у изолированных семядолей *Helianthus annuus L.* и других видов растений. Дисс. ЛГУ.
23. Цельцова Л. П. 1959. О делении клеток при регенерации корня одуванчика. Докл. АН СССР, **127**, 5.

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ ПО ГИСТОЛОГИИ РЕГЕНЕРАЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ У КОРАЛЛОВОГО ТОМАТА И ОДУВАНЧИКА

Х. И. Каллак

Резюме

В данной работе, проведенной в 1959 и 1960 г., рассматривается гистологическая сторона регенерационных процессов у стеблевых и листовых черенков кораллового томата (*Solanum capsicastrum* Link) и у корневых черенков одуванчика (*Taraxacum officinale* Web.).

Гистологический анализ регенерации вышеназванных объектов показал, что исходными тканями для возникновения регенеративных тканей и органов могут быть камбий, флоэма, окружающий проводящий пучок паренхимный слой клеток и меристематические части каллюса.

Каллюс понимается нами как определенный комплекс раневых тканей, в образовании которых принимают участие ткани разной степени дифференциации и разной структуры, вследствие чего отдельные части каллюса отличаются друг от друга своим клеточным строением и своими функциональными свойствами.

У наших объектов адвентивные корни возникали эндогенно, отдельно от каллюса. У стеблевых черенков кораллового томата зачатки корней формируются около базальной поверхности среза в результате активизации и деления клеток камбия, флоэмы и окружающего их слоя паренхимы. У одуванчика исходной тканью для развития адвентивных корней является камбий. Между возникновением каллюса и корней наблюдается своеобразный антагонизм: образование обильного каллюса на поверхности среза тормозит развитие корневых зачатков и наоборот.

Адвентивные побеги могут возникать как эндогенно, так и экзогенно. У листовых черенков кораллового томата адвентивные почки образуются в меристематических частях каллюса. У корневых черенков одуванчика исходными тканями для заложения адвентивных почек являются камбий и флоэма.

Гистологические исследования показали, что в зависимости от возраста регенерирующего органа имеются различия в ходе регенерации (в возникновении раневой древесины, в исходных тканях регенератов и т. д.).

На основе литературных данных и наших собственных гистологических исследований можно сказать, что, по-видимому, тотипотентность клеток (способность к передифференцировке и репродукции) является их потенциальным свойством, для проявления которого необходимо уничтожение коррелятивных, происходящих от целостности организма связей между отдельными тканями и клетками и преодоление наблюдающейся в природе склонности восстанавливать утраченные органы в первую очередь за счет недифференцированных или малодифференцированных клеток.

EINIGE DATEN ZUR HISTOLOGIE DER REGENERATIONSPROZESSE BEI SOLANUM CAPSICASTRUM LINK UND TARAXACUM OFFICINALE WEB.

H. Kallak

Zusammenfassung

Vorliegende in den Jahren 1959 und 1960 ausgeführte Arbeit behandelt die Histologie der Regenerationsprozesse bei Sproß- und Blattstecklingen von *Solanum capsicastrum* Link sowie Wurzelstecklingen von *Taraxacum officinale* Web.

Eine histologische Untersuchung der Regeneration der genannten Objekte zeigte, daß als Entstehungsort der regenerativen Gewebe und Organe das Kambium, das Phloem, die Gefäßbündel

umgebende Parenchymschicht sowie die meristematischen Teile des Kallus in Betracht kommen.

Beim Kallus haben wir es nach Ansicht der Verfasserin mit einem Komplex von Wundgeweben zu tun, an dessen Bildung Gewebe von unterschiedlicher Differenzierungsstufe und Struktur beteiligt sind und dessen einzelne Teile daher eine ungleichartige Zellenstruktur und unterschiedliche funktionale Eigenschaften aufweisen.

Die Adventivwurzeln entstehen bei den genannten Objekten endogen ohne Zusammenhang mit dem Kallus. An den Sproßstecklingen von *Solanum capsicastrum* Link entstehen die Wurzelanlagen in der Nähe der basalen Schnittfläche durch eine Teilung der Zellen des Kambiums und des Phloems sowie der angrenzenden Parenchymzellen. Bei *Taraxacum officinale* Web. ist das Kambium der Entstehungsort der Adventivwurzeln. Zwischen der Kallus- und der Wurzelbildung ist ein eigenartiger Antagonismus festzustellen: durch eine reiche Kallusbildung an der Wundfläche wird die Entwicklung der Wurzelanlagen gehemmt und umgekehrt.

Adventivsprosse können sowohl endo- als auch exogen entstehen. An den Blattstecklingen von *Solanum capsicastrum* Link bilden sich die Sproßknospen in den meristematischen Teilen des Kallus, bei den Wurzelstecklingen von *Taraxacum officinale* Web. sind Kambium und Phloem als Entstehungsgewebe der Blattanlagen anzusehen.

Die histologischen Untersuchungen haben gezeigt, daß je nach dem Alter des regenerierenden Organs Unterschiede im Gange der Regenerationsprozesse auftreten (bei der Entstehung von Wundholz, bei den Entstehungsgeweben der Regenerate usw.).

Auf Grund von Angaben aus der einschlägigen Literatur sowie unseren eigenen Untersuchungen können wir annehmen, daß die Totipotenz (die Fähigkeit zur Rückdifferenzierung und zur Reproduktion) eine potentiale Eigenschaft darstellt, zu deren Auslösung es notwendig ist, die sich aus der Unteilbarkeit des Organismus ergebenden korrelativen Beziehungen zwischen den einzelnen Geweben und Organen zu beseitigen und die in der Natur auftretende Tendenz zur Ersetzung verlorener Organe vorwiegend durch undifferenzierte oder wenig differenzierte Zellen zu überwinden.