



LATVIJAS
UNIVERSITĀTE
ANNO 1919

VASARZAĻO RODODENDRU SPRAUDEŅU PAVAIROŠANAS POTENCIĀLS ATKARĪBĀ NO MĀTES AUGU UN SPRAUDEŅU APSTRĀDES

Promocijas darbs

**bioloģijas doktora zinātniskā grāda iegūšanai
augu fizioloģijas apakšnozarē**

Darba autors: Inga Apine

Darba vadītājs: Dr. biol., asoc. prof. Uldis Kondratovičs

Darba zinātniskais konsultants: Dr. biol., vad.pētn. Dace Megre

Rīga 2015



EIROPAS SAVIENĪBA

IEGULDĪJUMS TAVĀ NĀKOTNĒ

Šis darbs izstrādāts ar Eiropas Sociālā fonda atbalstu projektā

Nr. 2013/0027/1DP/1.1.1.2.0/13/APIA/VIAA/007.

KOPSAVILKUMS

Darba mērķis bija noskaidrot vasarzaļo rododendru dzinumu spraudeņu pavairošanas potenciālu atkarībā no mātes augu priekšapstrādes (steidzināšanas un etiolācijas) un spraudeņu apstrādes ar eksogēno auksīnu. Darbs izstrādāts Latvijas Universitātes Rododendru selekcijas un izmēģinājumu audzētavā "Babīte", LU Botāniskajā dārzā un LU Bioloģijas fakultātes Augu fizioloģijas katedrā no 1999. gada līdz 2012. gadam.

Eksogēnā auksīna (indol-3-sviestskābes) izmantošana veicināja spēcīgākas sakņu sistēmas izveidi vasarzaļo rododendru spraudeņiem, tomēr būtiski neietekmēja spraudeņu pārziemošanu neatkarīgi no cietes koncentrācijas spraudeņos. Mātes augu etiolācija kombinācijā ar eksogēno auksīnu veicināja straujāku adventīvo sakņu attīstību, bet neietekmēja spraudeņu apsākšanās procentuālo gala iznākumu. Mātes augu etiolācija būtiski uzlaboja pārziemošanu vidēji grūti apsākņojamiem vasarzaļo rododendru šķirnes 'Skaidrīte' spraudeņiem. Mātes augu steidzināšana pavasarī siltumnīcas apstākļos būtiski uzlaboja spraudeņu adventīvo sakņu attīstību, veicinot ātrāku rizoģenēzes procesu un palielinot apsākņoto spraudeņu skaitu, it īpaši grūti un vidēji grūti apsākņojamiem genotipiem: *R. calendulaceum* var. *croceum*, *R. camtschaticum* un šķirnēm 'Pasaciņa', 'Liene' un 'Skaidrīte'. Mātes augu steidzināšana kopā ar eksogēnā auksīna izmantošanu veicināja jauno dzinumu attīstību apsākņotajiem spraudeņiem, uzlabojot to pārziemošanu. Apstākļi pārziemošanas laikā būtiski ietekmēja izdzīvojušo spraudeņu skaitu. Nodrošinot apsākņotajiem spraudeņiem nepārtrauktu veģetācijas periodu (papildus apgaismojums un apsildīšana), var būtiski palielināt pārziemojošo spraudeņu skaitu. Cietes koncentrāciju vasarzaļo rododendru spraudeņu pamatnēs un saknēs nevarēja izmantot kā indikatoru spraudeņu pārziemošanas potenciāla novērtēšanai, jo sakarību starp šiem parametriem nekonstatēja.

ABSTRACT

The aim of the present research was to examine the propagation potential of deciduous rhododendron stem cuttings depending on stock plant pretreatment (forcing and etiolation) and treatment of cuttings with exogenous auxin in Latvian climate conditions. The research was carried out from 1999 till 2012 in the Rhododendron Breeding Nursery “Babite”, University of Latvia, in the Botanical Garden UL and in the Department of Plant Physiology, Faculty of Biology UL.

Use of exogenous auxin (indole-3-butyric acid) promoted development of more vigorous root systems, nevertheless it did not significantly affect overwintering survival of cuttings regardless of starch concentration in the cuttings. Stock plant etiolation in combination with auxin promoted more rapid adventitious root formation, but did not affect final rooting percentage of cuttings. Etiolation significantly improved overwintering survival of cuttings of moderate-to-root cultivar ‘Skaidrīte’. The stock plant forcing in a greenhouse during spring significantly improved adventitious root development of cuttings promoting more rapid rhizogenesis and increasing the number of rooted cuttings, in particular for the difficult- and moderate-to-root genotypes, such as *R. calendulaceum* var. *croceum*, *R. camtschaticum* and cultivars ‘Pasaciņa’, ‘Liene’ and ‘Skaidrīte’. Stock plant forcing in combination with exogenous auxin favoured new shoot development of rooted cuttings during post-rooting period, thus improving their overwintering survival. The conditions during the overwintering period considerably affected survival of cuttings. Providing of continuous vegetation period (with additional lighting and heating) for rooted cuttings can significantly increase the number of overwintered cuttings. Concentration of starch in cutting bases or roots could not be used as an indicator of overwinter survival rates of cuttings as there was not found any relationship between these parameters.

SATURS

IEVADS	8
1. LITRATŪRAS APSKATS	10
1.1. Vasarzaļie rododendri <i>Rhododendron</i> L. ģintī.....	10
1.2. Kokaugu pavairošana ar spraudņiem.....	12
1.3. Mātes auga fizioloģiskā stāvokļa ietekme uz spraudņu rizoģenēzi.....	13
1.3.1. Mātes augu vecums	13
1.3.2. Vides faktoru ietekme	15
1.4. Anatomiskās un fizioloģiskās izmaiņas spraudenī rizoģenēzes laikā	21
1.4.1. Fitohormonu nozīme	22
1.4.2. Ogļhidrāti adventīvo sakņu izveides procesā.....	23
1.5. Apsakņoto spraudņu attīstība un pārziemošana	28
2. MATERIĀLS UN METODIKA.....	32
2.1. Eksperimenta shēma.....	32
2.2. Spraudņu sagatavošana un spraudņošana	34
2.3. Izmantotie genotipi.....	35
2.4. Eksogēnā auksīna ietekme uz spraudņu attīstību, cietes koncentrāciju tajos un pārziemošanu (I EKSPERIMENTS)	36
2.5. Mātes augu noēnojuma un eksogēnā auksīna ietekme uz spraudņu attīstību, cietes koncentrāciju tajos un pārziemošanu (II EKSPERIMENTS).....	37
2.6. Mātes augu steidzināšanas un eksogēnā auksīna ietekme uz spraudņu attīstību, cietes koncentrāciju tajos un pārziemošanu (III EKSPERIMENTS)	38
2.7. Mātes augu steidzināšanas, papildus apgaismojuma un apsildīšanas pēcapsakņošanās periodā ietekme uz spraudņu attīstību, ogļhidrātu koncentrācijas dinamiku tajos un pārziemošanu (IV EKSPERIMENTS)	40
2.8. Bioķīmiskās analīzes	42
2.8.1. Nestrukturālo ogļhidrātu noteikšana	42
2.8.2. Hlorofila satura noteikšana.....	45

2.8.3. Anatomisko paraugu sagatavošana un izpēte.....	46
2.9. Statistiskā analīze	46
3. REZULTĀTI.....	47
3.1. Eksogēnā auksīna ietekme uz spraudeņu attīstību, cietes koncentrāciju tajos un pārziemošanu (I EKSPERIMENTS)	47
3.1.1. Spraudeņu apsākņošanās	47
3.1.2. Cietes koncentrācija spraudeņos veģetācijas sezonas nobeigumā	48
3.1.3. Spraudeņu pārziemošanas novērtējums	49
3.1.4. Cietes koncentrācija intaktā augā	50
3.2. Mātes augu noēnojuma un eksogēnā auksīna ietekme uz spraudeņu attīstību, cietes koncentrāciju tajos un pārziemošanu (II EKSPERIMENTS).....	50
3.2.1. Hlorofila satura izmaiņas dzinum lapās adaptācijas periodā	50
3.2.2. Dzinumu anatomiskā uzbūve spraudeņu sagatavošanas dienā	51
3.2.4. Spraudeņu apsākņošanās un sakņu attīstības vērtējums.....	53
3.2.5. Spraudeņu attīstības vērtējums veģetācijas sezonas beigās	56
3.2.6. Spraudeņu pārziemošanas novērtējums	58
3.3. Mātes augu steidzināšanas un eksogēnā auksīna ietekme uz spraudeņu attīstību, cietes koncentrāciju tajos un pārziemošanu (III EKSPERIMENTS)	59
3.3.1. Spraudeņu apsākņošanās	59
3.3.2. Spraudeņu attīstības vērtējums veģetācijas sezonas beigās	62
3.3.3. Spraudeņu pārziemošanas novērtējums	65
3.4. Mātes augu steidzināšanas, papildus apgaismojuma un apsildīšanas pēcapsākņošanās periodā ietekme uz spraudeņu attīstību, ogļhidrātu koncentrācijas dinamiku tajos un pārziemošanu (IV EKSPERIMENTS)	65
3.4.1. Spraudeņu apsākņošanās	65
3.4.3. Spraudeņu attīstība veģetācijas sezonas beigās.....	68
3.4.4. Ogļhidrātu koncentrācijas dinamika spraudeņu lapās pārziemošanas periodā	70
3.4.5. Spraudeņu pārziemošanas novērtējums	71

4. DISKUSIJA.....	73
4.1. Eksogēnā augsība ietekme uz spraudeņu apsākšanos un pārziemošanu	73
4.2. Mātes augu etiolācijas ietekme uz spraudeņu apsākšanos un pārziemošanu	77
4.3. Mātes augu steidzināšanas ietekme uz spraudeņu apsākšanos un pārziemošanu	80
4.4. Ogļhidrātu koncentrācijas izmaiņas spraudeņu rizoģenēzes laikā	84
4.5. Eksperimentālo ziemošanas apstākļu ietekme uz spraudeņu pārziemošanu	86
SECINĀJUMI.....	92
PATEICĪBAS.....	93
LITERATŪRAS SARAKSTS	94

IEVADS

Rododendri Latvijas dārzos ir salīdzinoši jauns kultūraugs, un to kā dekoratīvu košumkrūmu popularitāte ir īpaši pieaugusi pēdējās desmitgadēs. Šo popularitāti ir veicinājuši ne tikai no dažādām Eiropas valstīm importētie augi, bet nozīme ir arī Latvijā veiktajam šīs ģints augu izpētes un selekcijas darbam, kā arī izveidotajām jaunajām vietējās selekcijas šķirnēm, kuru skaits nu jau tuvojas simtam un kuras ir piemērotākas Latvijas klimata apstākļiem nekā daudzas Rietumeiropā radītās (Kondratovičs 2005). Tomēr, lai jaunās šķirnes nonāktu mūsu dārzos, selekcijas darbs ir gan pirmais, bet ne vienīgais darba posms. Vēl ir nepieciešamas arī efektīvas perspektīvo hibrīdu veģetatīvās pavairošanas metodes.

Rododendriem, tāpat kā daudziem citiem kokaugiem, pavairošana ar lapainajiem dzinumu spraudņiem ir sena un joprojām plaši izmantota metode, it īpaši, ja to apvieno ar mūsdienu zināšanām par fitohormoniem un citiem faktoriem, kas veicina adventīvo sakņu veidošanos dzinumam. Rododendru ģints apvieno daudzveidīgus genotipus, kurus var pieskaitīt gan pie grūti, gan pie samērā viegli apsakņojamiem augiem. Šeit nozīmīgas atšķirības spraudņu attīstības procesā pastāv starp mūžzaļajiem un vasarzaļajiem rododendriem. Ja mūžzaļā rododendra spraudenim ir attīstījušās adventīvās saknes, tad, nodrošinot tam optimālus augšanas apstākļus, var uzskatīt, ka spraudņa tālākā attīstība noritēs sekmīgi. Savukārt vasarzaļo rododendru spraudņiem adventīvo sakņu attīstība vēl nenozīmē veiksmīgi pabeigtu pavairošanas procesu. Tikai tad, kad pavasarī iepriekšējā sezonā apsakņotie spraudņi sekmīgi atsāk tālāku augšanu – attīstās jaunie dzinumi – šo procesu var uzskatīt par pabeigtu, jo bieži novēro, ka veiksmīgi apsakņotais spraudenis, rudenī zaudējot lapas un ieejot miera periodā, pavasarī vairs neatsāk tālāku attīstību – jaunais augs iet bojā arī tad, ja ziemošanas laikā tā salcietības robeža nav bijusi pārkāpta (piemēram, nodrošinot ziemošanu zemas pozitīvas temperatūras apstākļos). Šāda jau apsakņotu spraudņu bojāeja ir raksturīga ne tikai vasarzaļajiem rododendriem, bet arī daudzu citu vasarzaļo kokaugu ģinšu pārstāvjiem, piemēram, *Acer L.*, *Cornus L.*, *Hamamelis L.*, *Magnolia L.* u.c.

Šī problēma ir aktuāla visā mērenā klimata joslā neatkarīgi no ģeogrāfiskā platuma grādiem, kas ievērojami ietekmē veģetācijas sezonas garumu. Ar vasarzaļo rododendru pārziemošanas problēmām saskaras gan Luizianā, ASV (Jenkins 2008), kur ģeogrāfiskais platums ir 30° N, gan Pruhonicē, Čehijā (Obdrzalek 1983), kur ģeogrāfiskais platums ir 50° N, gan arī Latvijā, kur ģeogrāfiskais platums ir 57° N. Ja Luiziānā vasarzaļo rododendru spraudēšanu var sākt jau aprīļa beigās vai maija sākumā, tad Latvijā – tikai jūnijā otrajā pusē. Veģetācijas sezonas garums ir nozīmīgs, jo parasti, runājot par vasarzaļo kokaugu spraudņu pārziemošanu, kā galveno cēloni spraudņu bojāejai min nepietiekamu tajos uzkrāto rezerves

ogļhidrātu daudzumu. Tāpat uzsvērtā ir arī jauno dzinumu attīstības nozīme sprauņiem pēcapsakņošanās periodā un to loma rezerves ogļhidrātu, kas ir iztērēti rizoģenēzes procesā, atjaunošanā, un pārziemošanas sekmju uzlabošanā (Smalley et al. 1987). Tomēr trūkst pētījumu par vasarzaļo rododendru sprauņiem, kas sasaistītu ogļhidrātu krājumus tajos ar pārziemošanas rezultātiem. Sprauņu attīstības sekmīgumu, kā arī strukturālo un nestrukturālo ogļhidrātu daudzumu tajos, var ievērojami ietekmēt gan manipulējot ar mātes augiem (stādi, no kuriem ņem sprauņus), gan apstrādājot pašus sprauņus, gan izmainot vides apstākļus, kuros tie atrodas. Tāpēc promocijas **darba mērķis** bija noskaidrot vasarzaļo rododendru dzinumu sprauņu pavairošanas potenciālu atkarībā no mātes augu priekšapstrādes un sprauņu apstrādes ar eksogēno augsni.

Lai īstenotu darba mērķi, izvirzīja sekojošus **darba uzdevumus**:

- 1) noteikt eksogēnā augsni ietekmi uz sprauņu pārziemošanu saistībā ar galvenā rezerves ogļhidrāta – cietes – rezervēm tajos;
- 2) izvērtēt mātes augu steidzināšanas un etiolācijas ietekmi uz sprauņu apsākšanos un pārziemošanu;
- 3) noskaidrot, kā dažādi sprauņu ziemošanas apstākļi ietekmē to pārziemošanas sekmes;
- 4) izvērtēt vai cietes koncentrāciju sprauņu pamatnēs un saknēs var izmantot kā pārziemošanas potenciāla indikatoru.

1. LITRATŪRAS APSKATS

1.1. Vasarzaļie rododendri *Rhododendron* L. ģintī

Rhododendron L. ir plašākā ģints Ericaceae dzimtā, apvienojot vairāk nekā 1000 sugu, kuras sastopamas praktiski visā Ziemeļu puslodē, kā arī Dienvidaustrumāzijā un Austrālijā. Rododendru klasifikācija ir sarežģīta ne tikai tādēļ, ka ģints ir ļoti daudzveidīga, bet arī tāpēc, ka dabā sastopami arī daudz starpsugu hibrīdu, kas apgrūtina to sistematizāciju (Moser 1991; Goetsch et al. 2005; Kondratovičs 2005).

Bieži vien, runājot par rododendriem, lieto jēdzienus „vasarzaļš” un „mūžzaļš”. Ar terminu „vasarzaļie rododendri” vai dažreiz arī „vasarzaļās (dārza) acālijas” mēs parasti apzīmējam daļu *Rhododendron* ģints sugu, kuru galvenā kopīgā īpašība, kas tos atšķir no mūžzaļajiem rododendriem, ir šo augu vasarzaļās lapas. Iedalījumam acālijas un mūžzaļie rododendri ir sena vēsture – to aizsācis jau K. Linnejs, kurš 18. gadsimta vidū Eiropā toreiz zināmās 10 rododendru sugas iedalīja divās atsevišķās ģintīs: *Azalea* un *Rhododendron* (Moser 1991). Lai gan jau 19. gadsimta pirmajā pusē, apvienojot abas ģintis vienā *Rhododendron* ģintī, vārds „acālija” pazuda no rododendru ģints klasifikācijas, tomēr līdz pat mūsdienām to vēl aizvien plaši lieto visā pasaulē, runājot gan par vasarzaļajām, gan mūžzaļajām acālijām (Valder 1985).

Līdz pat 20. gadsimta beigām visi mēģinājumi izveidot *Rhododendron* ģints klasifikāciju bija balstīti galvenokārt uz augu morfoloģiskām pazīmēm (Goetsch et al. 2005). Šajā sistematikā tradicionālās vasarzaļās acālijas iekļaujas *Pentanthera* apakšģintī (Chamberlain et al. 1996). Mūsdienās filoģenētiskām analīzēm aizvien plašāk izmanto molekulārās metodes un vairāki pētījumi, izmantojot tās, ir veikti arī *Rhododendron* ģints ietvaros (Kurashige et al. 2001; Gao et al. 2002). Pirmo apjomīgāko darbu šajā jomā, veicot kladistisko analīzi un pārbaudot 87 sugas, kas aptver visas taksonomiskās grupas, veica Goetsch et al. (2005). Pamatojoties uz šī pētījuma rezultātiem, ir ierosināts veikt modifikācijas ģints klasifikācijā un lielā mērā tas attiecas tieši uz vasarzaļajiem rododendriem – *Pentanthera* apakšģinti, to pilnībā izformējot. Saskaņā ar šiem pētījumiem *Rhododendron* ģinti iesaka iedalīt piecās apakšģintīs: *Rhododendron*, *Hymenanthes* (kas ietver ne tikai vairumu vasarzaļo rododendru *Pentanthera* sekcijā, bet *Pontica* sekcijā arī mūsu uztverē tradicionālos mūžzaļos lielziedu rododendrus), *Azaleastrum*, *Choniastrum*, *Therorhodion*. Mēģinājumi ieviest skaidrību sarežģītajā rododendru ģints taksonomijā, izmantojot mūsdienu metožu sniegtās iespējas, vēl joprojām turpinās (De Keyser et al. 2010).

Eiropā savvaļā Kaukāza kalnos aug tikai viena vasarzaļo rododendru suga *R. luteum* Sweet. Visvairāk vasarzaļo rododendru sugu ir izplatītas Japānā un Austrumārijā (apmēram 60 sugas), arī Ziemeļamerikā, kur ir sastopamas apmēram 20 sugas (Kondratovičs 2005). Aizvien vēl tiek identificētas arī jaunas – Ziemeļamerikā pēdējos 20 gados ir izdalītas vēl divas vasarzaļo

rododendru sugas: *R. eastmanii* Kron & Creel (Kron, Creel 1999) un *R. colemanii* R. Miller (Zhou et al. 2008), kas ir pieskaitītas pie *Pentanthera* sekcijas.

Visas rododendru sugas ir skaistas, ar izcilām dekoratīvām īpašībām, tāpēc līdz ar sugu atklāšanu un aprakstīšanu sākās to introdukcija Eiropā, un vēlāk tās plaši izmantoja arī selekcijas darbā. Rietumeiropā kultūrā *R. luteum* sāka audzēt 1792. gadā (Schmalscheidt 2002). No Ziemeļamerikas 18. gadsimta vidū un 19. gadsimta pirmajā pusē introducēja *R. periclymenoides* Michx. (agrāk *R. nudiflorum*), *R. viscosum* (L.) Torr., *R. calendulaceum* Torr., *R. canadense* (L.) Torr. un *R. arborescens* Torr. (Moser 1991; Kondratovičs 2005). Pamazām Eiropā sāka audzēt arī no Āzijas nākušās sugas – selekcijas darbam nozīmīgākās no tām bija *R. molle* G. Don un *R. japonicum* Suring (Moser 1991; Schmalscheidt 2002). Kā vēsturiski nozīmīgākās vasarzaļo rododendru hibrīdu grupas kopš 19. gadsimta sākuma var minēt Gentes, *R. × kosterianum* C. K. Schneid, Mollis, Knap-Hills un Exbury hibrīdus, kuros ir iekrustoti gan no Amerikas, gan no Āzijas, gan no Eiropas nākušie genotipi (Skinner 1984; Cash 1986). Mūsienās intensīvs selekcijas darbs turpinās gan ASV, gan daudzās Eiropas valstīs (Moe, Pellett 1986; Väinölä 1994; Lasseigne 2004; Hokanson et al. 2005; Kondratovičs 2005; Huisman 2008).

Var uzskatīt, ka Latvijā rododendru introdukcijas pirmsākums bija 19. gadsimta 20-ie gadi, kad toreiz pazīstamā K.H. Vāgnera (*C.H. Wagner*) dārzkopības firma piedāvāja divas rododendru sugas: mūžzaļo *R. catawbiense* Michx. un vasarzaļo *R. luteum*. Vēlāk rododendrus ierobežotā sortimentā piedāvāja arī J.H. Cigras (*J.H. Zigra*), K.V. Šoha (*C.W. Schoch*) un citas firmas. K.V. Šoha firmai, uz kuras bāzes 1956. gadā ir dibināts tagadējais Latvijas Nacionālais Botāniskais dārzs, bija liela nozīme rododendru popularizēšanā arī turpmāk. Plašākā rododendru kolekcija 20. gadsimta 30-os gados bija savākta Latvijas Universitātes Botāniskajā dārzā. Tā kā lielākā daļa tajā laikā Latvijā ievesto rododendru stādu bija audzēti Rietumeiropā, tad tiem bija zema salciētība un vairums no toreiz stādītajiem augiem gāja bojā bargajās ziemās (Kondratovičs 1978).

Pagājušā gadsimta 50-o gadu sākumā no jauna pieauga interese par rododendru introdukciju un izmantošanu daiļdārzniecībā. Latvijas Universitātes Botāniskajā dārzā 1957. gadā Rihards Kondratovičs uzsāka pētniecības darbu par rododendru ģints introdukciju un aklimatizāciju. Lai gan kopš tā laika ziemeļietība un piemērotība Latvijas klimata apstākļiem ir pārbaudītas apmēram 200 rododendru sugām, tomēr laika pārbaudi no tām ir izturējušas tikai apmēram puse. Kopš 1971. gada LU Botāniskajā dārzā bija uzsākts arī intensīvs hibrīdizācijas un selekcijas darbs, kas tagad turpinās LU Rododendru selekcijas un izmēģinājumu audzētavā „Babīte” (Kondratovičs 2005). Selekcijas darba rezultātā ir apstiprinātās nu jau 93 brīvdabas rododendru šķirnes, tai skaitā 43 vasarzaļo rododendru šķirnes. Katru gadu šis saraksts aizvien papildinās (www.rododendri.lu.lv).

1.2. Kokaugu pavairošana ar spraudeņiem

Augu spējai veidot adventīvās saknes un reģenerēt pilnvērtīgu augu no dzinuma ir izšķiroša nozīme ekonomiski nozīmīgu genotipu saglabāšanā un pavairošanā gan lauksaimniecībā, gan mežsaimniecībā (Davies et al. 1994; Ritchie 1994). Augu pavairošanu, izmantojot spraudeņus, cilvēki ir izmantojuši jau gadsimtiem. Zināms, ka Ķīnā *Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook. (dzimta Cupressaceae) dzinumus spraudeņi mežu atjaunošanai ir izmantoti jau vismaz 800 gadu (Minghe, Ritchie 1999). Tomēr intensīva šīs metodes attīstība ir notikusi tieši pēdējos 200 gadus. To veicināja jaunās tehnoloģiskās iespējas: siltumnīcu saimniecību attīstība, dažādu palīgmateriālu pieejamība un ķīmijas attīstība (Hartmann et al. 2010). Neskatoties uz augsti attīstītām tehnoloģiskajām iespējām, daudzu augu veģetatīvā pavairošana, izmantojot klasiskās spraudeņošanas metodes, ir ierobežota. Iemesls tam var būt gan nepietiekoša jaunizveidotās sakņu sistēmas kvalitāte, gan arī ģenētiski noteikts zems apsākšanās potenciāls (De Klerk et al. 1999; Druege 2009).

Dažādu taksonomisko grupu kokaugiem adventīvo sakņu veidošanas spēja ievērojami atšķiras (Druege 2009; Hartmann et al. 2010). Atkarībā no apsākšanās spējas augus nosacīti var iedalīt:

- viegli apsākjamie augi,
- vidēji grūti apsākjamie augi,
- grūti apsākjamie augi (Polikarpova 1990).

Augi, kas viegli veido adventīvās saknes, satur visas sakņu morfoģenēzei nepieciešamās endogēnās vielas (sakņu morfogēnus un auksīnus) (Hartmann et al. 2010). Tiem apsākšanas 70–100% spraudeņu, saknes veidojas vienmērīgi 2–4 nedēļu laikā, viegli mostas pumpuri un attīstās jaunie dzinumi (Polikarpova 1990). Pie vidēji grūti apsākjamiem augiem var pieskaitīt augus, kas bagātīgi satur sakņu morfogēnus, bet maz endogēnā auksīna; tie apsākšanas grūtāk, tomēr eksogēna auksīna izmantošana būtiski veicina rizoģenēzes procesu (Hartmann et al. 2010). Apsākšanās periods šiem augiem ir 6–8 nedēļas; sakņu sistēma un dzinumi attīstās salīdzinoši vājāk (Polikarpova 1990). Grūti apsākjamiem augiem var nebūt pietiekamā daudzumā tā saucamo sakņu morfogēnu un šūnām var trūkt arī jutīgums attiecībā pret šīm vielām neatkarīgi no tā, vai augs satur vai nesatur endogēnos auksīnus. Šai gadījumā eksogēnā auksīna izmantošana var tikai nedaudz veicināt rizoģenēzes procesu (Hartmann et al. 2010). Apsākšanās periods šiem augiem ir ilgs – vairāk nekā 6–8 nedēļas; apsākšanas mazāk nekā 30% spraudeņu, sakņu sistēma tiem ir vāji attīstīta un jaunu dzinumus attīstība pēc rizoģenēzes periodā parasti nenotiek (Polikarpova 1990).

Mūsdienās, neskatoties uz augu mikroklonālās pavairošanas metodes sniegtajām iespējām

(Blazich, Acedo 1988; Tomsone, Gertnere 2003; Eeckhaut et al. 2010), pavairošana ar kārtējā gada dzinumu spraudņiem ir viena no visplašāk izmantotajām metodēm gan mūžzaļajiem, gan vasarzaļajiem rododendriem (Albrecht, Sommer 1996; Kondratovičs et al. 2010). Parasti *Rhododendron* ģints pārstāvjus pieskaita pie salīdzinoši grūti apsakņojamiem augiem, kuru rizoģenēzes process var ilgt 2–4 mēnešus (Holt et al. 1998; Hartman et al. 2010). Tomēr gadu desmitiem krājusies pieredze un veiktie pētījumi ir parādījuši, ka rododendru dzinumu spēja veidot adventīvās saknes ir būtiski atšķirīga dažādiem genotipiem. Piemēram, no mūžzaļajiem rododendriem viegli apsakņojas *R. ponticum* L., *R. augustinii* Hemsl., ‘Cunningham’s White’ – labvēlīgos apstākļos apsakņošanās var notikt mēneša laikā. Savukārt pie grūti apsakņojamiem genotipiem var pieskaitīt *R. caucasicum* Pallas, *R. smirnowii* Trautv., ‘Britannia’ u.c. (French, Alsbury 1989; Moser 1991). Arī vasarzaļo rododendru dažādām sugām un šķirnēm, kas pieder, piemēram, pie Gentes, Knap-Hills un Exbury hibrīdu grupām, rizoģenēzes potenciāls ievērojami variē (Albrecht, Sommer 1996; Bir 1996; Nawrocka-Grzeskowiak, Grzeskowiak 2003).

Vasarzaļajiem rododendriem par spraudņiem izmanto daļēji pārkoksnētus lapainus kārtējā gada dzinumus (Bir 1996; Kondratovičs et al. 2010). Zināms, ka daudzus kokaugus (piemēram, *Populus* L., *Prunus* L., *Ribes* L., *Vitis* L. u.c.) var sekmīgi pavairot izmantojot bezlapu koksnainos spraudņus (Hartman et al. 2010). Praktiķi ir pārbaudījuši šīs metodes efektivitāti arī vasarzaļajiem rododendriem. Tomēr, sagatavojot pārkoksnēto dzinumu spraudņus ziemā, apsakņošanās procentuālais gala iznākums bija niecīgs (Smith, Mossman 1969).

Lai gan augu dzinumu spēja veidot adventīvās saknes ir ģenētiski determinēta, tomēr aizvien dziļāka apsakņošanās procesu ietekmējošo faktoru izpēte dod iespēju efektīvāk izmantot augu rizoģenēzes potenciālu un uzlabot apsakņošanās rezultātus. Augu pavairošanas ar spraudņiem sekmes var ietekmēt visdažādākie faktori: mātes auga fizioloģiskais stāvoklis, spraudņošanas laika izvēle, spraudņu apstrāde, apstākļi (apgaisojums, temperatūra, mitrums u.c.) adventīvo sakņu veidošanas periodā un pēc tam, kā arī pārziemošanas apstākļi (Veierskov 1988; Hartmann et al. 2010).

1.3. Mātes auga fizioloģiskā stāvokļa ietekme uz spraudņu rizoģenēzi

1.3.1. Mātes augu vecums

Mātes augu fizioloģisko stāvokli var uzskatīt par vissvarīgāko faktoru, kas var būtiski ietekmēt potenciālo spraudņu apsakņošanās spēju un tas ir atkarīgs gan no auga genotipa, gan mainīgajiem vides faktoriem (Hartmann et al. 2010). Nepārvērtējama nozīme ir mātes auga vecumam. Augs savā ontogēnēzē iziet vairākus secīgus etapus – juvenilo, pārejas un reprodiktīvo attīstības fāzi. Spēja veidot adventīvās saknes ir viena no juvenilās stadijas raksturīgākajām pazīmēm, kamēr turpmākā ontogēnēzes procesā parasti novēro pakāpenisku

apsakņošanās potenciāla samazināšanos. Tas ir raksturīgi gandrīz visiem līdz šim pētītajiem augiem (Hackett 1988; Diaz-Sala et al. 1996; Husen, Pal 2006; Amri et al. 2010). Tomēr arī šim likumam ir izņēmumi, piemēram, *Dalbergia sissoo* Roxb. zemāks apsakņošanās potenciāls var būt spraudņiem, kas ņemti tieši no juvenilākiem augiem (Singh et al. 2011).

Pāreju no juvenilās uz reprodiktīvo attīstības fāzi nosaka izmaiņas gēnu ekspresijā, kas atspoguļojas auga morfoloģijā, histoloģijā, kā arī fizioloģiskajos parametros (Haffner et al. 1991; George et al. 2008). Dažādu bioķīmisko komponentu kvalitatīvas un/ vai kvantitatīvas sastāva izmaiņas ļauj identificēt šo procesu (Haffner et al. 1991). Piemēram, antrahinonu grupas savienojumu (fenola derivātu) sastāvs būtiski atšķiras *Tectona grandis* L.f. augā juvenilā un reprodiktīvā fāzē, un tos var izmantot par fāzu maiņas marķieri (Husen 2008). Lai gan ir skaidrs, ka augšanas regulatoru satura izmaiņām ir nozīme fāzu maiņas procesā, tomēr pētījumu rezultāti ar dažādiem augiem ir devuši pretrunīgus rezultātus attiecībā uz klasiskajām fitohormonu grupām un sava loma šeit var būt sugu specifiskiem sekundāriem metabolītiem (Hackett 1988; Haffner et al. 1991). Katrā gadījumā, pārejot no juvenilās uz reprodiktīvo fāzi, galvenā nozīme ir nevis absolūtajām fitohormonu koncentrācijām augā, bet gan to savstarpējam līdzsvaram, piemēram, pētījumā ar *Prunus persica* (L.) Stokes ir konstatēts, ka šim augam attīstības fāzu nomaiņu raksturo abscizskābes (ABS) koncentrācijas pieaugums un auksīna (indol-3-etilkskābes (IES)) īpatsvara pieaugums attiecībā pret citokinīniem (Moncaleán et al. 2001). Tāpat, ir pētījumi, kuri parāda, ka vecākiem augiem samazinās šūnu jutīgums pret auksīnu (Diaz-Sala et al. 1996; Greenwood et al. 2001). Uz to norāda arī fakts, ka vecākiem augiem, lai iniciētu adventīvo sakņu veidošanos, ir nepieciešams izmantot lielāku eksogēnā auksīna koncentrāciju (Davies, Joiner 1980; Husen, Pal 2006; Amri et al. 2010).

Līdz šim veiktie pētījumi rāda, ka auga ontogēnēzē mainās arī ogļhidrātu metabolisms un šo procesu regulējošo fermentu (amilāze, katalāze u.c.) aktivitāte (Haffner et al. 1991). Kopējo nestrukturālo ogļhidrātu daudzums viengadīgā dzinumā (potenciālajā spraudnī) augam reprodiktīvajā fāzē var būt lielāks vai arī mazāks nekā juvenilajā fāzē atkarībā no genotipa (Haissig 1989; Husen, Pal 2007). Dažādās attīstības fāzēs augiem var būtiski atšķirties arī fotosintezējošā aparāta efektivitāte, piemēram, juvenilajā fāzē *Hedera helix* L. ir raksturīga salīdzinoši vājāka fotosintēzes aktivitāte, ko nosaka vairāki anatomiski un fizioloģiski parametri – plānākas lapas, mazāks hloroplastu skaits šūnā, zemāka fermenta RUBISCO karboksilējošā aktivitāte (Bauer, Bauer 1980).

Lai būtu iespēja ar dzinumu spraudņiem pavairot arī jau reprodiktīvajā attīstības posmā esošos augus, kuriem ir zems adventīvo sakņu veidošanas potenciāls, var veikt tā saucamo augu

„rejuvenilizāciju” (Hartmann et al. 2010). Biežāk izmantotās metodes šeit ir:

- mātes augu stipra apgriešana, lai veicinātu adventīvo pumpuru augšanu no auga hronoloģiski vecākās daļas – juvenilā konusa; iegūtajiem dzinumiem parasti ir lielāks apsakņošanās potenciāls, tomēr viennozīmīga fizioloģiska skaidrojuma šim procesam joprojām nav (Singh et al. 2006; Amisah, Bassuk 2009; Jones et al. 2010);
- augu mikropavairošana *in vitro* apstākļos (McCown 1988; Litauszky 1999; Oinam et al. 2011.).

Mikrospraudeņiem, kas iegūti no *in vitro* kultivētiem augiem, ir lielāks rizoģenēzes potenciāls (Rugini, Verma 1983; Zhou et al. 1992; George et al. 2008), kas var pieaugt, palielinoties augu materiāla pārklonēšanu skaitam (Sriskandarajah et al. 1982; Noiton et al. 1992). Pētījumi parāda, ka augu kultivēšana *in vitro* apstākļos izraisa (i) izmaiņas augu morfoloģijā, piemēram, lapu formā u.c. (McCown 1988); (ii) izmaiņas augu hormonu proporcijās, piemēram, būtiski pieaug endogēno auksīnu līmenis; samazinās ABS īpatsvars attiecībā pret auksīna saturu (Noiton et al. 1992). Tomēr augus, kas iegūti pēc šo metožu izmantošanas, var uzskatīt tikai par daļēji „rejuvenilizētiem”, jo tie saglabā arī pieaugušu augu īpašības, piemēram, spēju salīdzinoši ātri veidot ziedus – reproduktīvos orgānus (Hackett 1988).

1.3.2. Vides faktoru ietekme

Optimāls mātes auga *ūdens režīms* ir viens no priekšnoteikumiem veiksmīgai rizoģenēzei. Spraudeņus iesaka sagatavot agri no rīta, kad auga audi ir turgescenti, jo ir konstatēts, ka apsakņošanās potenciāls tiem samazinās, ja mātes augs audzis ūdens deficīta apstākļos (Hartmann et al. 2010). Tas varētu būt saistīts arī ar izmaiņām augšanas regulatoru līdzsvarā, piemēram, ar ABS, kuras viena no funkcijām ir atvārsnīšu darbības regulācija, koncentrācijas pieaugumu dzinuma audos (Moe, Andersen 1988; Davies, Joiner 1980).

Augu minerālā barošana ir viens no faktoriem, kas ietekmē mātes auga fizioloģisko stāvokli un var ietekmēt arī spraudeņu rizoģenēzes potenciālu (Blazich 1988b; Husen, Pal 2003; Dag et al. 2012). C/N attiecība mātes augā arī ir rādītājs, ko bieži mēģina saistīt ar spraudeņu rizoģenēzes potenciālu. Tas parāda attiecību starp nestrukturālo ogļhidrātu un slāpekli saturošo vielu daudzumu augā. Pētījumu rezultāti šajā jomā dažādiem augiem būtiski atšķiras. Lai gan skaidrs, ka mātes auga minerālajai barošanai jābūt sabalansētai, tomēr daļai augu, pie kuriem pieder arī rododendri, var novērot negatīvu korelāciju starp saņemto slāpekļa daudzumu un spraudeņu apsakņošanās spēju (Rowe et al. 2002; Hartmann et al. 2010).

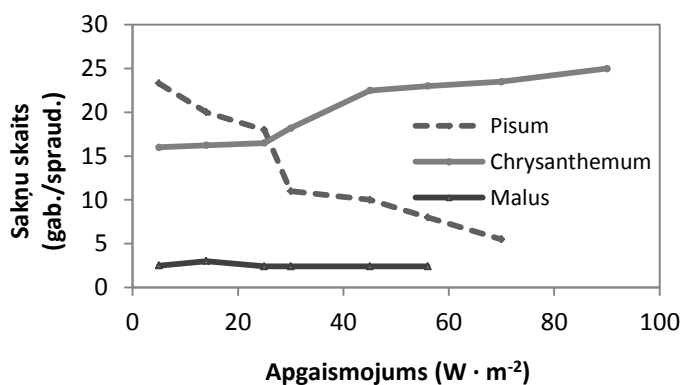
Temperatūra, kādā audzis mātes augs, parasti maz ietekmē spraudeņu apsakņošanās potenciālu un tās iedarbību parasti skata kopā ar ūdens režīmu un apgaismojuma ietekmi. Parasti par optimālu uzskata temperatūras intervālu no 12 līdz 27 °C (Moe, Andersen 1988; Hartmann et

al. 2010). Tomēr ir pētījumi, kas liecina, ka ir genotipi, kuru spraudeņi labāk apsakņojas, ja mātes augi ir auguši relatīvi zemākās temperatūras (Khasa et al. 1995; Hansen, Potter 1997).

Apgaismojuma apstākļi, kādos auguši mātes augi, var atšķirties pēc (i) apgaismojuma intensitātes ($W \cdot m^{-2}$ vai $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$), (ii) spektrālā sastāva, (iii) fotoperioda garuma. Visi šie parametri būtiski ietekmē augu vispārējo stāvokli, oglekļa bilanci augos, un arī no tiem iegūto spraudeņu apsakņošanās potenciālu un tālāko attīstību (Marczyński, Joustra 1993; Hoad, Leakey 1996; Hartmann et al. 2010). Bieži ir konstatēts, ka apgaismojumam, kādā attīstās mātes augi, ir būtiskāka ietekme uz spraudeņu rizoģenēzi nekā apgaismojumam pašā adventīvo sakņu attīstības laikā (Hansen et al. 1978; Marczyński, Joustra 1993; Hartmann et al. 2010; Ruedell et al. 2013).

Ievērojama daļa eksperimentu šajā jomā ir veikti, lai noskaidrotu, kā mātes augu attīstība tieši dažādās intensitātes apgaismojuma apstākļos ietekmē adventīvo sakņu veidošanos spraudeņiem. Daudzveidīgajos pētījumos ar atšķirīgiem augiem iegūtie rezultāti ir pretrunīgi. Pieaugot apgaismojuma intensitātei, adventīvo sakņu veidošanās spraudenī var būt:

- kavēta – *Pisum sativum* L. (Hansen, Eriksen 1974), *Pinus sylvestris* L. (Hansen et al. 1978);
- veicināta – *Chrysanthemum* L. (Fischer, Hansen 1977);
- konstanta – *Malus pumila* Mill. potcelms M.26 (Christensen et al. 1980) (1.1. attēls).



1.1. attēls. Apgaismojuma ietekme dzinuma attīstības laikā uz adventīvo sakņu veidošanos (pēc Hansen, Eriksen 1974; Fischer, Hansen 1977; Christensen et al. 1980).

Zināms, ka, lai potenciālais spraudenis varētu apsakņoties, mātes augam ir jāsaņem noteikts apgaismojums. Daudziem augiem ļoti zems apgaismojuma līmenis nosaka zemu apsakņošanās potenciālu. Apgaismojumam pieaugot, spraudeņu apsakņošanās spēja palielinās, līdz sasniedz optimumu. Apgaismojumam turpinot pieaugt, apsakņošanās potenciāls atkal genotipam var būtiski atšķirties. Ir atzīmēta arī likumsakarība, ka negatīvi uz virsoptimālu mātes augu apgaismojumu reaģē to augi spraudeņi, kuri adaptējušies augt zemas intensitātes apgaismojumā, piemēram, *Hedera* L., bet pretēja reakcija ir augiem, kuru dabiskā vide ir saistīta ar augstu apgaismojuma intensitāti, piemēram, *Euphorbia* L. (Andersen, Bertram 1992).

Pētījumos ir noskaidrots, ka arī atšķirības gaismas spektra sastāvā var izmainīt spraudeņu

apsakņošanās spēju – pazeminoties attiecībai *sarkanā/ tālā sarkanā* gaisma un, paliekot nemainīgai gaismas intensitātei, spraudeņu rizoģenēzes potenciāls pieaug (Leakey, Storeton-West 1992; Hoad, Leaky 1996). Tomēr šādus apstākļus ir iespējams nodrošināt tikai mākslīgi – audzēšanas kamerās, jo dabā abi gaismas parametri – intensitāte un spektrālais sastāvs – mainās savstarpēji saistīti, samazinoties apgaismojuma intensitātei, samazinās arī *sarkanā/ tālā sarkanā* gaismas attiecība (Mitchell, Woodward 1988; Leakey, Storeton-West 1992).

Interesants ir fakts, ka daudziem augiem spraudeņu rizoģenēzes potenciālu palielina tā saucamā mātes auga etiolācija vai arī audzēšana stiprā noēnojumā (Howard 1994; Hartmann et al. 2010). Šāda mātes auga priekšapstrāde var pozitīvi ietekmēt gan apsakņoto spraudeņu skaitu, gan sakņu skaitu, rēķinot uz vienu spraudeņi, gan veicināt dzinumu tālāku attīstību (Nelson 1987; Blakesley et al. 1992; Hansen, Potter 1997; Husen 2008). Etiolējot augus, to dzinumi sākumā attīstās tumsā. Kad jaunie dzinumi ir sasnieguši apmēram 5–10 cm garumu, veic augu adaptāciju normāliem gaismas apstākļiem un dzinumus izmanto spraudeņošanai (Hartmann et al. 2010). Adaptācijas perioda ilgums var būt dažāds atkarībā no auga un eksperimenta apstākļiem. Piemēram, pētījumos ar *Tectona grandis* dzinumus spraudeņu pagatavošanai izmanto uzreiz pēc etiolācijas perioda beigām (Husen 2008; Husen 2011), pētījumos ar *Cotinus coggygia* Scop. adaptācijas periods var būt no dažām dienām līdz vienai nedēļai (Blakesley et al. 1992; Pacholczak et al. 2005b), bet daudzām kokaugu sugām šis periods var būt arī mēnesi garš (Maynard, Bassuk 1987; Maynard et al. 1990). Tomēr ir konstatēts, ka, pagarinoties adaptācijas periodam, etiolācijas efekts pakāpeniski samazinās (Maynard, Bassuk 1987; Howard 1994; Amisah, Bassuk 2007). Vēl mātes auga priekšapstrādei, paralēli ar auga vispārējo etiolāciju vai atsevišķi, var izmantot arī lokālo etiolāciju, kad, zināmu periodu pirms spraudeņu sagatavošanas, dzinumu aptin (apmēram dažu cm platumā) ar gaismu necaurlaidīgu materiālu tajā vietā, kur būs potenciālā spraudeņa bazālais gals. Šāda lokālā etiolācija bieži dod savu pozitīvo efektu (Maynard, Bassuk 1991; Sun, Bassuk 1991a; Maynard, Bassuk 1996; Hansen, Potter 1997).

Pirmie eksperimenti ar mātes augu etiolāciju ir aprakstīti jau pagājušā gadsimta 20-os gados (Reid 1923 citēts pēc Bassuk, Maynard 1987). Kopš tā laika veikts liels apjoms pētījumu, ar visdažādākajiem augiem, izmantojot gan etiolāciju, gan atšķirīgas pakāpes noēnojumus, un arī iegūtie rezultāti ir atšķirīgi (1.1. tabula) (Maynard, Bassuk 1987; Karhu 1992; Voltolini, Fachinello 1997; Richards, Rupp 2012). Tie parāda, ka etiolācijas ietekme uz spraudeņu apsakņošanos ir atkarīga no genotipa – tā var atšķirties pat vienas sugas robežās. Bieži vien etiolācija dod iespēju pavairot tieši grūti apsakņojamos augus (Maynard, Bassuk 1992).

1.1. tabula. Mātes augu etioloģijas ietekme uz spraudēju rizoģenēzes potenciālu
(pēc Maynard, Bassuk 1987; Karhu 1992)

Pozitīva	Negatīva vai neitrāla
<i>Acer griseum</i> Pax.	<i>Corylus americana</i> Marsh. ('Rush')
<i>Acer saccharum</i> Marsh.	<i>Quercus rubra</i> L.
<i>Betula papyrifera</i> Marsh.	<i>Tilia cordata</i> Mill.
<i>Carpinus betulus</i> L.	<i>Spirea japonica</i> L. ('Little Princess')
<i>Castanea mollissima</i> Bl.	<i>Spirea</i> × <i>cinerea</i> ('Grefsheim')
<i>Cotoneaster lucidus</i> Schldl.	<i>Syringa vulgaris</i> L. ('Belle de Nancy')
<i>Quercus palustris</i> Muenchh.	<i>Viburnum opulus</i> L. ('Nanum')
<i>Quercus robur</i> L.	
<i>Syringa vulgaris</i> L. ('Charles Joly', 'Madame Lemoine', 'Michel Bucher' u.c.)	

Dažādo apgaismojuma apstākļu noteiktie, atšķirīgie spraudēju attīstības scenāriji vēl nav pilnībā izpētīti. Apgaismojuma ietekme uz spraudēju attīstību noteikti ir kompleksa, jo tā ietekmē (i) fotosintēzes efektivitāti un līdz ar to arī nodrošinājumu ar ogļhidrātiem, (ii) augšanas regulatoru un fenolu savienojumu sastāvu un proporcijas, (iii) atšķirības dzinuma morfoloģiskajā un anatomiskajā uzbūvē (Moe, Andersen 1988; Howard 1994; Fett-Neto et al. 2001; Da Costa et al. 2013). Samazinoties gan apgaismojuma intensitātei, gan *sarkanās/ tālās sarkanās* gaismas attiecībai, var pieaugt dzinuma garums, īpatnējais lapas laukums (Leakey, Storeton-West 1992; Hoad, Leaky 1996). Etioloģiem augiem pēc anatomiskās uzbūves dzinumi parasti ir tievāki, ar garākiem posmiem, plānākām un bālākām lapām; stumbriem ir mazāka koksnes lignifikācijas pakāpe, ir vājāk attīstīti mehāniskie audi (sklerenhīmas šūnas) un vairāk nediferencētu parenhīmas šūnu (Bassuk, Maynard 1987; Maynard, Bassuk 1996; Nicolini et al. 2001). Ir novērota sakarība: jo lielāka ir attiecība *lapu laukums / stumbra sausnes masa (vai stumbra diametrs)*, jo spraudējiem lielāks apsākšanās potenciāls – to nosaka spēcīgāka atraģējošā centra darbība spraudēja pamatnē, par ko liecina straujāks sausās masas pieaugums sakņu veidošanās zonā (Howard 1994). Pastāv hipotēze, ka spraudēnos mehāniskie audi var kavēt adventīvo sakņu attīstību, jo tie kalpo kā mehāniska barjera adventīvo sakņu aizmetņu augšanai. Savukārt etioloģētos spraudēnos ir konstatēta pozitīva sakarība starp vāji attīstītām sklerenhīmas šūnām un spraudēju apsākšanos (Maynard, Bassuk 1996).

Ja mātes augi ir bijuši pakļauti etioloģijai vai audzēšanai stipra noēnojuma apstākļos, tad, adaptējoties attīstībai normālā apgaismojumā, tajos notiek ievērojamas izmaiņas augšanas regulatoru līdzsvarā. Apgaismojumam, kādā attīstījies mātes augs, ir ievērojama ietekme ne tikai uz augsnes sintēzi, bet arī uz tā transportu un katabolismu. Zināms, ka noēnojumā, kad samazinās

sarkanās/ tālās sarkanās gaismas attiecība, auksīna sintēze notiek intensīvāk, bet tā bazipetālais transports palēninās (Moe, Andersen 1988; Vandenbussche et al. 2005; Da Costa et al. 2013; Ljung 2013), savukārt brasinosteroīdi pastiprina auksīna laterālo transportu no vadaudiem (Vandenbussche et al. 2005). Tas var būt par iemeslu, kāpēc etiolētiem spraudņiem veidojas ievērojami vairāk adventīvo sakņu un parasti tās ir izvietotas garākā zonā spraudņa pamatnē, jo auksīns ir vienmērīgāk izvietojies dzinumā. Savukārt spraudņiem, kas auguši normālā apgaismojumā, saknes attīstās izteiktāk pie spraudņa pamatnes (Howard 1994). Būtiska ir apgaismojuma ietekme arī uz citiem fitohormoniem: giberelīnu, etilēnu, ABS (Symons, Reid 2003; Vandenbussche et al. 2005).

Gaismas apstākļi, kādos attīstās mātes augs, tieši ietekmē fotosintēzes intensitāti un sākotnējo ogļhidrātu saturu potenciālajā spraudnī (Leakey, Storeton-West 1992). Ja mātes augs attīstījies apgaismojumā, kas ir mazāks nekā optimālais, apsākņošanās var būt kavēta ogļhidrātu nepietiekamo rezervju dēļ (Moe, Andersen 1988; Koukourikou-Petridou 1998), tāpēc etiolētiem spraudņiem ļoti svarīgs ir apgaismojums apsākņošanās laikā (Marczyński, Joustra 1993; Howard 1994). Savukārt tikai lokālās etiolācijas izmantošana (noēnota potenciālā spraudņa pamatne) var veicināt cietes uzkrāšanos dzinumā, kas var pozitīvi korelēt ar apsākņošanās potenciālu (Wu et al. 2006). Ja mātes augs attīstījies virsoptimālā apgaismojumā, tad nestrukturālo ogļhidrātu tajos parasti netrūkst, tomēr fotosintēzes gala produktu uzkrāšanās var kavēt tās efektivitāti. Šai gadījumā nelabvēlīgi var būt ietekmēts auga ūdens režīms, apsākņošanās inhibitoru un stimulatoru līdzsvars, vai arī izraisīta auksīna fotodegradācija (Moe, Andersen 1988; Hoad, Leakey 1994).

Kompleksas vides faktoru izmaiņas ietver ***mātes augu steidzināšana siltumnīcā*** pavasara periodā. Attīstoties siltumnīcas apstākļos, augiem izveidojas labvēlīgs mikroklimats: gaisa temperatūra pieaug par 5–10 °C, augsnes temperatūra – par 2–4 °C, gaisa mitrums – par 14–20%, savukārt apgaismojuma intensitāte samazinās par 20–40% (Campen et al. 1990; Polikarpova, Pilugina 1991). Šādi apstākļi veicina dzinumu straujāku attīstību un pozitīvi ietekmē arī rizoģenēzes procesu spraudņiem (Grampp 1976; Polikarpova, Pilugina 1991). Šī metode ir veiksmīgi izmantota daudzu kokaugu (*Acer palmatum* Thunb., *Betula pendula* Roth, *Cotinus coggygria*, *Magnolia × soulangiana* Thié.-Bern, *Prunus triloba* Lindl., *Syringa vulgaris*) (Spellerberg, Bünemann 1985), tai skaitā arī vasarzaļo rododendru, pavairošanā ar lapainajiem spraudņiem (Grampp 1976; Knuttel, Addison 1984). Bieži vien kokaudzētavās mātes augu steidzināšanu vai audzēšanu siltumnīcas apstākļos pieskaita pie standarta prakses (Cameron et al. 2001; Wilson, Struve 2006), kuru var kombinēt ar citām metodēm, piemēram, stādu apgriešanu un etiolāciju, lai efektīvāk izmantotu mātes augu potenciālu (Amisshah, Bassuk 2007).

1.3.3. Spraudeņošanas laika izvēle

Pavairojot augus ar lapainajiem spraudeņiem, viens no būtiskākajiem faktoriem, kas var ietekmēt spraudeņu rizoģenēzes potenciālu, ir arī pareiza spraudeņošanas laika izvēle. To parasti nosaka pēc dzinumu fizioloģiskā stāvokļa. Optimāla termiņa izvēle nodrošina spraudeņu augstu jutību pret apsakņošanās stimulatoriem, ātru adventīvo sakņu attīstību, augstu apsakņošanās procentuālo uzņēmumu, kā arī pumpuru plaukšanu un dzinuma tālāku augšanu, veicinot spēcīga stāda attīstību (Polikarpova, Pilugina 1991; Hartmann et al. 2010). Dažādām sugām spraudeņošanas laiks var ievērojami atšķirties, tāpēc to bieži ir nepieciešams noteikt individuāli atsevišķām kultūrām atkarībā no mātes auga vecuma un ārējiem apstākļiem (Smalley et al. 1991; Blakesley et al. 1992; Maynard, Bassuk 1992). Īpaši svarīgi pareizu spraudeņošanas laiku ir izvēlēties grūti apsakņojamiem augiem, kuriem periods, kad dzinums spēj veidot adventīvās saknes ir īss (Polikarpova, Pilugina 1991; Spethmann 1998; Cameron et al. 2003). Veģetācijas sezonas laikā rizoģenēzes potenciāls viengadīgiem dzinumiem pakāpeniski samazinās tādu ģinšu augiem kā *Populus*, *Carpinus* L., *Syringa* (Smith, Wareing 1972; Maynard, Bassuk 1992; Cameron et al. 2003). Arī, piemēram, *Kalmia angustifolia* L. (Ericaceae dzimta) spraudeņu apsakņošanās potenciāls samazinās no 88% jūnija sākumā līdz 8% jūnija beigās (Nawrocka-Grzeskowiak 2003). Viena no pazīmēm, kas liecina par dzinuma briedumu, ir tā lignifikācijas pakāpe. Ir izdevies noteikt negatīvu saistību starp augu audu lignifikācijas pakāpi un to apsakņošanās spēju (Nawrocka-Grzeskowiak, Grzeskowiak 2003). Grūti apsakažojamiem kokaugiem parasti lignifikācijas process notiek ātrāk. Savukārt pārkoksnēšanās korelē ar šūnu un audu novecošanu (Polikarpova, Pilugina 1991). Pētījumos ar *Populus × robusta* C. K. Schneid. ir konstatēts, ka sezonālā rizoģenēzes potenciāla pakāpeniskā samazināšanās ir saistīta ar endogēnā augsnes satura samazināšanos auga audos (Smith, Wareing 1972). Arī vasarzaļo rododendru spraudeņus iesaka ņemt pēc iespējas agri veģetācijas sezonā, kad tie ir pietiekami izauguši un daļēji nobrieduši (Knight et al. 2005; Jenkins 2008). Piemērotākais laiks to pavairošanai Latvijas apstākļos parasti ir jūnija otrā puse, jūlija sākums (Kondratovičs et al. 2010).

Izmantojot mātes augu priekšapstrādi, ir iespējams pagarināt spraudeņošanas sezonu. To var izdarīt ne tikai steidzinot mātes augus siltumnīcā, bet arī veicot augu stipru apgriešanu vai etiolāciju. Konektikutā, ASV (ģeogrāfiskais platums 41° N) mātes augu steidzināšana vasarzaļajiem rododendriem ļauj sākt spraudeņošanu jau aprīļa beigās vai maijā sākumā – vairākas nedēļas ātrāk nekā parasti (Knuttel, Addison 1984). Eksperimentā ar vasarzaļo rododendru *R. flammeum* (Michx.) Sarg., pavasarī, veicot stipru mātes augu apgriešanu, no septembrī spraustajiem dzinumiem apsakņojās 30%, kamēr kontroles variantam tikai 0.01%, bet jūnijā spraustajiem dzinumiem abiem variantiem bija augsts apsakņošanās procentuālais iznākums – vidēji 85% (vieta –Ziemeļkarolīna, ASV, ģeogrāfiskais platums 35° N) (Jones et al.

2010). Līdzīgi rezultāti par to, ka mātes augu apgriešana pagarina spraudēšanas sezonu, ir iegūti arī eksperimentos ar *Syringa vulgaris* un *Corylus avellana* L. Lielbritānijā (ģeogrāfiskais platumš 51° N) (Cameron et al. 2003). Pētījumos konstatēts, ka arī izmantojot etiolāciju var pagarināt spraudēšanas sezonu daudziem grūti apsakņojamiem kokaugiem pat par vairākiem mēnešiem (vieta – Ziemeļkarolīna, ASV, ģeogrāfiskais platumš 42° N) (Maynard, Bassuk 1990).

1.4. Anatomiskās un fizioloģiskās izmaiņas spraudenī rizoģenēzes laikā

Adventīvo skaņu veidošanās laikā spraudēna stumbra audos notiekošās molekulārās, fizioloģiskās un anatomiskās izmaiņas, kas iesākas ar dzinuma reakciju uz ievainojumu un noslēdzas ar adventīvo sakņu izveidošanos, ir kompleksš precīzi regulēts process. To ietekmē gan daudzveidīgie vides apstākļi, gan endogēnie faktori (Da Costa et al. 2013). Lai gan starp dažādām augu grupām pastāv būtiskas atšķirības adventīvo sakņu attīstības gaitā, tomēr pastāv arī kopīgas likumsakarības (Hartmann et al. 2010).

Adventīvo sakņu attīstību, vadoties pēc fizioloģiskiem, metaboliskiem un anatomiskiem marķieriem, var iedalīt vairākos posmos, kuras var uzskatīt par kopīgiem visām augu grupām: indukcijas, agrīnās iniciācijas, vēlīnās iniciācijas un diferenciacijas fāzes (Jarvis 1986; Hartmann et al. 2010). Inducijas fāze sākas līdz ar dzinuma atdalīšanu no mātes auga, ietverot ievainojuma stresa reakcijas (piemēram, lokāli palielinās jasmonātu, fenolu savienojumu koncentrācija), auksīna koncentrācijas pieaugumu un peroksidāzes (EC 1.11.1.7) aktivitātes samazināšanos, kā arī ogļhidrātu atraģējošā centra izveidi. Šajā fāzē nepieciešamo augsto endogēnā auksīna līmeni palīdz nodrošināt gan bazipetālais auksīna transports, gan arī IES oksidāzes inhibēšana, kurā ir iesaistīti fenolu savienojumi kā antioksidanti. Inducijas fāzē atsevišķas šūnas, kuras ir kompetentas uztvert un atbildēt uz rizoģenēzi iniciējošiem stimuliem, no kuriem būtiskākais ir auksīns, izmaina savu ģenētiski noteikto attīstības programmu un sāk dediferencēties. Agrīnajā iniciācijas fāzē šīs aktivētās šūnas daloties veido sakņu iniciāļus, kuriem tālāk attīstoties, veidojas sakņu aizmetņi (vēlīnā iniciācijas fāze). Iniciācijas fāzei raksturīga auksīna koncentrācijas samazināšanās un enzīmu IES oksidāzes un peroksidāzes aktivitātes pieaugums. Diferenciacijas fāzē attīstās labi veidoti sakņu aizmetņi, kuru vadaudu elementi ir jau savienoti ar stumbra vadaudiem. Tālāk sakņu aizmetņi turpina augt un attīstīties līdz, šķērsojot stumbra audus un pārplēšot epidermu, sāk funkcionēt kā pilnvērtīgas saknes (De Klerk et al. 1999; Ahkami et al. 2009; Hartmann et al. 2010; Da Costa et al. 2013).

1.4.1. Fitohormonu nozīme

Lai gan adventīvo sakņu izveidē līdzdarbojas daudzi augšanas regulatori un izšķirošs ir nevis kāda viena fitohormona absolūtais daudzums, bet to savstarpējais līdzsvars, kas mainās secīgi mijoties rizoģenēzes fāzēm, tomēr nenoliedzami centrālā loma šajā procesā ir auksīnam (Da Costa et al. 2013).

Auksīns augā sintezējas galvenokārt pumpuros, dzinuma apikālajā meristēmā un jaunās, augošās lapās (Hartmann et al. 2010; Ahkami et al. 2013). Visaugstākais auksīna līmenis dzinumā parasti sakrīt ar laiku, kad spraudņiem arī ir visaugstākais rizoģenēzes potenciāls (Blakesley 1994). Dabā visplašāk satopamais endogēnais auksīns ir IES, tomēr augi sintezē arī citus, piemēram, indol-3-sviestskābi (ISS), feniletiķskābi u.c. (Hartmann et al. 2010; Kurepin et al. 2011). Bazipetāli auksīni var pārvietoties pa lūksnes sietstobriem (ātrais, nepolārais transporta ceļš) vai caur vadaudu parenhīmas šūnām, izmantojot īpašus pārnēsējus (lēnais, polārais transporta ceļš) (Friml, Palme 2002; Kerr, Bennet 2007; Saini et al. 2013). Iespējams, ka spraudņu rizoģenēzē var līdzdarboties abi transporta ceļi (Da Costa et al. 2013), tomēr ir tieši pierādījumi polārā transporta nozīmei adventīvo sakņu iniciācijā, jo, bloķējot šo transporta ceļu, rizoģenēze var būt kavēta. Starp tā saucamajiem „grūti” un „viegli” apsakņojamajiem augiem auksīna metabolismā pastāv atšķirības. Ir konstatēts, ka, pazeminoties spraudņu apsakņošanās spējai, samazinās auksīna polārā transporta kapacitāte un līdz ar to šī hormona akumulācija spraudņa bazālajā galā (Ford et al. 2002; Marks et al. 2002). Tomēr uzskata, ka eksistē arī citas atšķirības, kas samazina grūti apsakņojamo spraudņu rizoģenēzes potenciālu, piemēram, notiek brīvā auksīna ātrāka konjugācija, tādējādi samazinot tā koncentrāciju audos; samazinās to šūnu jutība vai skaits, kas ir kompetentas atbildēt auksīna stimulam, pārprogrammējot tālāko attīstības gaitu. Visticamāk, ka šie faktori darbojas kompleksi un mijiedarbojoties (Blakesley 1994; Wilson 1994).

Eksogēnā auksīna izmantošana var būtiski ietekmēt metabolismu spraudnī (Blazich 1988a). Kopš 1935. gada, kad mākslīgi sintezēto auksīnu pirmoreiz izmantoja spraudņu papildus apstrādei, dažādus šī fitohormona preparātus izmanto, lai sasniegtu maksimālo efektu spraudņu apsakņošanās potenciāla uzlabošanā. Eksogēni izmantotais auksīns veicina gan apsakņoto spraudņu skaita pieaugumu, gan palielina adventīvo sakņu skaitu, kas attīstās vienam spraudnim (Haissig, Davis 1994; Hartmann et al. 2010). Pie spraudņa pamatnes izmantotais eksogēnais auksīns, caur ievainojuma vietu nonākot auga audos, var tieši ietekmēt kompetento šūnu atbildes reakciju vai arī sasniegt rizoģenēzes zonu vispirms izejot loku caur spraudņa vadaudu sistēmu: caur koksnes vadaudiem pārvietojoties akropetāli un tad atkal caur lūksni vai polāro transporta ceļu – bazipetāli (Marks et al. 2002; Da Costa et al. 2013). Labus rezultātus var iegūt ne tikai, apstrādājot ar auksīna preparātiem spraudņu bazālo galu, bet arī apsmidzinot ar

tiem mātes augus, piemēram, diennakti pirms spraudeņu sagatavošanas (Pacholczak et al. 2005a; Pacholczak et al. 2005b). No dabīgajiem auksīniem visplašāk izmanto ISS, kura ir daudz stabilāka nekā IES, kas gaismā ātri sadalās un augā var ātri metabolizēties (Kurepin et al. 2011). Katram augam ir būtiski atrast piemērotāko auksīna preparāta koncentrāciju, jo, to pārsniedzot, auksīns jau darbojas kā inhibitors, kavējot adventīvo sakņu veidošanos (Curtis et al. 1996; Tchoundjeu et al. 2002; Pacholczak et al. 2005b; Husen, Pal 2007). Mākslīgos auksīnus izmanto salīdzinoši retāk (piemēram, α -naftiletiķskābi (NAA), 2,4-dihlorofenoksietīķskābi (2,4-D)), jo tiem jau mazās koncentrācijās var būt kavējošs, negatīvs efekts uz adventīvo sakņu veidošanos un spraudeņu tālāko attīstību (Henrique et al. 2006; Kurepin et al. 2011).

Etilēns ir fitohormons, kura metabolisms un darbība dažādos augu dzīvības procesos ir cieši saistīts ar auksīna metabolismu, un tie var darboties gan sinerģiski, gan antagoniski. Etilēns, kas lokāli sintezējas spraudeņa ievainojuma vietā, var sekmēt auksīna akumulāciju (ietekmējot tā transportu un veicinot biosintēzi), palielināt auksīna kompetento šūnu skaitu un citokinīnu katabolismu. Tomēr tālākajās sakņu attīstības fāzēs tā koncentrācija samazinās (Clark et al. 1999; Kurepin et al. 2011).

Pēc dzinuma atdalīšanas no mātes auga tajā strauji samazinās citokinīnu, kuru nozīmīgs sintēzes avots ir saknes, koncentrācija. Tomēr neliels citokinīnu daudzums ir vajadzīgs arī agrīnajās rizoģenēzes fāzēs – šūnu dalīšanās laikā, kamēr lielāka to koncentrācija var inhibēt sakņu iniciāļu veidošanos. Savukārt jaunizveidotās sakņu meristēmas pašas kļūst par aktīvām citokinīnu sintezētājām, līdz ar to šī fitohormona koncentrācija pieaug vēlākajās adventīvo sakņu attīstības fāzēs, veicinot šūnu dalīšanos un sakņu tālāku attīstību (Blakesley 1994; Kurepin et al. 2011).

Giberelīnu nozīme dažādās rizoģenēzes fāzēs nav līdz galam izpētīta. Pētījumu rezultāti liecina, ka šis fitohormons galvenokārt kavē adventīvo sakņu veidošanos iniciācijas fāzē (Sun, Bassuk 1993; Da Costa et al. 2013). Ir arī veikti eksperimenti, kas parāda, ka spraudeņu apsakņošanas veicina to apstrāde ar giberelīna sintēzes inhibitoriem (Henrique et al. 2006).

Arī abscizskābes ietekme uz adventīvo sakņu attīstību nav īsti skaidra, tomēr ir liecības, kas parāda, kā tā ir iesaistīta šajos procesos (Wu, Barnes 1981; Kurepin et al. 2011), un var darboties, piemēram, kā giberelīnu un citokinīnu antagonists (Hartmann et al. 2010).

1.4.2. Ogļhidrāti adventīvo sakņu izveides procesā

Ogļhidrātu nozīme. Kopš pagājušā gadsimta sākumā, kad bija izteikta doma par saistību starp ogļhidrātu saturu spraudeņī un adventīvo sakņu veidošanos (Kraus, Kraybill 1918 citēts pēc Veierskov 1988), ir veikti daudzveidīgi pētījumi, lai noskaidrotu ogļhidrātu savienojumu nozīmi šajā procesā (Hartmann et al. 2010). Tāpat kā jebkura organoģenēze, arī adventīvo sakņu izveide

ir process, kas prasa lielus enerģētiskos un materiālos resursus. Tāpēc adekvāts ogļhidrātu nodrošinājums spraudņiem rizoģenēzes laikā ir būtisks (Haissig 1986; Veierskov 1988; Druege 2009). Turklāt ogļhidrāti kalpo arī kā signālmolekulas un metaboliski rizoģenēzes procesa regulētāji, kas var ietekmēt gēnu ekspresiju (Takahashi et al. 2003; Da Corrêa et al. 2005; Lopez-Villalobos et al. 2012).

Kā rāda pētījumi, par spraudņiem izmantojot daļēji pārkoksnētus lapainos dzinumus, svarīgs ir ne tikai sākotnējais ogļhidrātu daudzums stumbrā un lapās, bet arī paša spraudņa īpašības, kas var ietekmēt fotosintēzi un rezerves ogļhidrātu uzkrāšanas kapacitāti tajos rizoģenēzes laikā (Smalley, Dirr 1987; Tchoundjeu, Leakey 1996; Aminah et al. 1997; Mesén et al. 1997). No ogļhidrātu bilances viedokļa ideāls ir spraudenis ar lielām plānām lapām, kas nodrošina labāku gāzu maiņu, un salīdzinoši garu stumbru, lai nodrošinātu pietiekamu rezerves ogļhidrātu uzkrāšanu (Hoad, Leakey 1996). Apsakņošanas veicina arī galotnes pumpura vai augoša dzinuma klātbūtne, kas ne tikai ietekmē endogēnā auksīna daudzumu, bet var būt arī konkurējošs atraģējošais centrs sintezēto ogļhidrātu un citu metabolītu piesaistīšanai (Eliasson 1971; Cameron et al. 2003; Wilson, Struve 2006).

Augiem ar garu apsakņošanās periodu īpaši nozīmīga ir optimāla kopīgā lapu virsmas laukuma nodrošināšana, kas ietekmē ne tikai spraudņu attīstības kvantitatīvos radītājus, piemēram, sakņu masu, bet arī to izdzīvošanu (Davis 1988; Leakey 2004). Ja spraudņa lapu kopīgā virsma ir par mazu, lai nodrošinātu nepieciešamo oglekļa akumulāciju fotosintēzes procesā, tad novēro ogļhidrātu rezervju samazināšanos. Savukārt pārāk liels lapu laukums veicina transpirācijas procesu, pastiprinot ūdens trūkuma izraisīto stresu, un var arī samazināt fotosintēzes efektivitāti. Abos gadījumos var ne tikai samazināties spraudņu apsakņošanās potenciāls, bet spraudņi var aiziet bojā pirms adventīvo sakņu izveidošanās (Newton et al. 1992; Aminah et al. 1997; Leakey 2004; Thomas, Schiefelbein 2004). Optimāls lapu laukums ilgtermiņā nodrošina pozitīvu oglekļa bilanci, veicinot gan spraudņu sausās masas pieaugumu (raksturo strukturālos ogļhidrātus), gan rezerves ogļhidrātu uzkrāšanos (Smalley, Dirr 1987; Davis 1988; Aminah et al. 1997; Leakey 2004). Lapās notiek ne tikai ogļhidrātu sintēze, bet tās ir arī vitamīnu, auksīna, citu apsakņošanās kofaktoru avots, arī tajās esošos slāpekļa savienojumus var piesaistīt adventīvo sakņu izveidei (Jarvis 1986).

Dažādās adventīvo sakņu attīstības fāzēs pieprasījums pēc dažādiem ogļhidrātu savienojumiem un to daudzuma ievērojami atšķiras atkarībā no metabolisko procesu aktivitātes (Li, Leung 2000; Lopez-Villalobos et al. 2012). Pēc dzinuma atdalīšanas no mātes auga bieži novēro ogļhidrātu satura samazināšanos spraudnī, kas ir saistīta ar stresu un ūdens režīma izjaukšanu. Tomēr pēc adaptācijas perioda, ja tiek nodrošināti piemēroti apstākļi, spraudņi parasti spēj nodrošināt fotosintēzes procesu. Periodu no dzinuma atdalīšanas (no mātes auga) līdz

rizoģenēzes iniciācijas fāzei var nosaukt arī par „lag-periodu”, kura garums ir atkarīgs no auga genotipa (Veierskov 1988). Augiem, it īpaši tiem, kuriem raksturīgs ilgstošs adventīvo sakņu veidošanās periods, šajā laikā spraudņa bazālajā galā un arī citos audos var uzkrāties ogļhidrāti – fotosintēzes produkti (šķīstošie cukuri, ciete), tomēr šis process var ievērojami variēt gan kvantitatīvi, gan kvalitatīvi atkarībā no augu genotipa un citiem apstākļiem (Okoro, Grace 1976; Welander 1995; Li, Leung 2000). Piemēram, eksperimentā ar *Acer rubrum* L. ‘Red Sunset’ spraudņiem lapās sākumā novēroja būtisku kopīgo šķīstošo cukuru satura pieaugumu ar sekojošu tā samazināšanos rizoģenēzes tālākajā gaitā, kamēr cietes saturs svārstījās tikai nedaudz bez izteiktām tendencēm (Smalley et al. 1991). Savukārt eksperimentos ar *Olea europaea* L. spraudņiem, kuriem bija raksturīgs garš rizoģenēzes periods (vairāki mēneši) un zema fotosintēzes intensitāte apsākšanās laikā (Wiesman, Lavee 1995), cietes saturs spraudņa pamatnēs visā apsākšanās periodā pakāpeniski pazeminājās, bet dažādu šķīstošo cukuru saturs bija svārstīgs (Aslmoshtaghi, Shahsavari 2010; Denaxa et al. 2012). Arī *Casuarina equisetifolia* L. spraudņu pamatnēs visā apsākšanās procesa laikā (25 dienas) novēroja pakāpenisku kopīgo nestrukturālo ogļhidrātu satura samazināšanos (Rout et al. 1996).

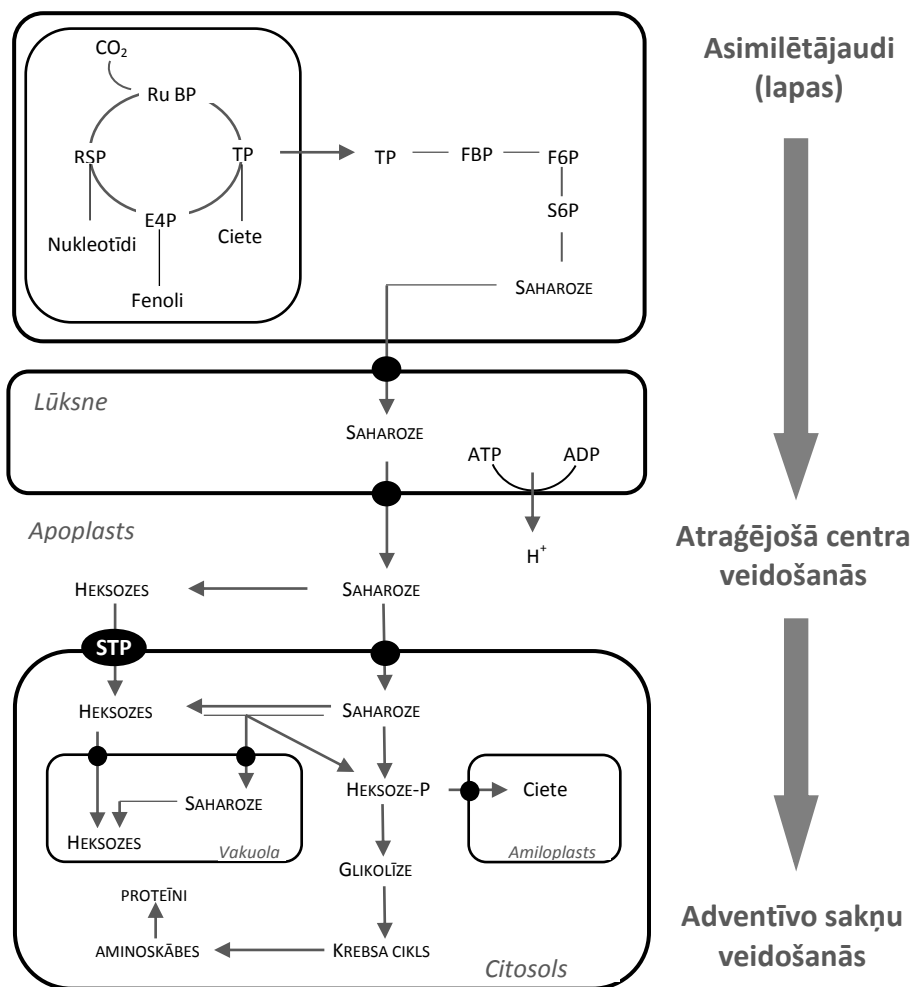
Ogļhidrātu un arī citu metabolītu uzkrāšanos rizoģenēzes zonā nodrošina jaunais atraģējošais centrs, kura izveidošanos nosaka ievainojums, un izmainītais fitohormonu līdzsvars. Auksīna koncentrācijas pieaugums spraudņa pamatnē ievērojami veicina atraģējošā centra darbību, sekmējot gan ogļhidrātu bazipetālo transportu un akumulāciju, gan to izmantošanu, aktivizējot hidrolītiskos fermentus. Tādējādi uzlabojas cukuru pieejamība rizoģenēzes zonā, nodrošinot adventīvo sakņu attīstību (Haissig 1986; Husen, Pal 2007; Agulló-Antón et al. 2011).

Ahkami et al. (2009) ogļhidrātu metaboliskos procesus adventīvo sakņu veidošanās laikā *Petunia hybrida* spraudņiem iedalīja trīs fāzēs (1.2. attēls):

1 – atraģējošā centra izveidošanās – ievainojums kā stresa faktors veicina jasmonāta uzkrāšanos, kas inducē fermenta invertāzes sintēzi, kuri apoplastā saharozi sašķeļ heksozēs; tālāk šīs heksozes nonāk šūnās pa monosaharīdu transporta ceļu un tiek izmantotas kā enerģijas avots, lai nodrošinātu ievainojuma dzīšanu un šūnu tālāku dalīšanos;

2 – reģenerācijas fāze, ko raksturo rezerves vielu atjaunošanās un sakņu iniciāļu izveidošanās;

3 – uzturēšanas fāze, kurā notiek cukuru transports no asimilētājaudiem uz adventīvo sakņu veidošanās zonu, kur cukuri kalpo kā izejmateriāls tūlītējai sakņu veidošanai vai uzkrājas cietes vai citrātu formā, lai tos izmantotu vēlāk.



1.2. attēls. Ogļhidrātu metabolisko procesu shēma adventīvo sakņu veidošanās laikā. Modeļobjekts petūnija (*Petunia hybrida*) (pēc Ahkami et al. 2009).

Adventīvo sakņu indukcija spraudeņi var notikt arī, ja spraudeņi atrodas tumsā (Davis, Potter 1981) vai arī ļoti stiprā noēnojumā (Davis, Potter 1987; Marczyński, Joustra 1993; Zaczek et al. 1997), un parasti apsakņoto spraudeņu skaits nesamazinās arī, ja ogļhidrātu krājumi spraudeņi ir necīgi (Davis, Potter 1987). Tomēr daudzos pētījumos ir konstatēta pozitīva saistība starp rizoģenēzes iniciāciju un šķīstošo ogļhidrātu daudzumu (Husen, Pal 2007; Denaxa et al. 2012), lai gan to loma līdz galam nav precīzi definēta (Ragonezi et al. 2010). Ir pierādīts, ka glikoze, fruktoze un saharoze var stimulēt adventīvo sakņu veidošanos un ka saharozei ir nozīme arī kā rizoģenēzes procesa regulētājam. Adventīvo sakņu indukcijas fāzē saharoze nelielās un vidējās koncentrācijās var veicināt augsīna biosintēzi un kā signālmolekula aktivēt gēnus, kas iesaistīti sakņu iniciāļu izveidē. Savukārt augsta saharozes koncentrācija inhibē augsīna sintēzi un veicina šūnu dalīšanos, kas ir nozīmīgi sakņu attīstības tālākos posmos (Takahashi et al. 2003; Lopez-Villalobos et al. 2012; Da Costa et al. 2013).

Spraudeņī uzkrāto ogļhidrātu nozīmi parasti vairāk saista jau ar intensīvu sakņu aizmetņu augšanas un attīstības periodu, kas raksturojas ar strauju uzkrāto ogļhidrātu (šķīstošo cukuru, cietes) satura samazināšanos, nodrošinot enerģiju un struktūrmateriālus šūnu dalīšanās un diferenciācijas procesam (Li, Leung 2000; Henrique et al. 2006; Husen, Pal 2007). Pārāk zems, neadekvāts ogļhidrātu daudzums var būt par iemeslu vājas sakņu sistēmas attīstībai – tas var palēnināt rizoģenēzes procesu, negatīvi ietekmējot sakņu sistēmas kvalitatīvos un kvantitatīvos parametrus (Ahkami et al. 2009).

Ogļhidrātu bilanci ietekmējošie vides faktori. Lai ilgtermiņā neapsakņotiem spraudeņiem nodrošinātu pozitīvu ogļhidrātu bilanci, ir nepieciešams optimāls līdzsvars starp ūdens uzņemšanu un transpirāciju, kā arī starp fotosintēzi un elpošanu (Davis 1988; Aminah et al. 1997; Leakey 2004). Var izdalīt vairāk nekā 50 dažādu faktoru, kas var ietekmēt spraudeņu tālāko attīstību pēc to atdalīšanas no mātes auga. No vides faktoriem šeit būtiskākie ir apgaismojums, substrāta un gaisa mitrums, temperatūra (Spethmann 1998).

Lapainajiem spraudeņiem ir svarīgi nodrošināt optimālu mikroklimatu ar augstu substrāta un gaisa mitrumu (Hartmann et al. 2010). Parasti apstākļi, kas nodrošina labāku atvārsnīšu darbību, nodrošina arī labākus apsakņošanās apstākļus (Gay, Loach 1977). Spraudeņiem ir nozīmīgi atjaunot ūdens saturu audos un būtiska šeit ir ūdens pieejamība substrātā, jo tieši caur ievainojumu stumbrā notiek ūdens uzņemšana auga audos (Hartmann et al. 2010). Pētījumos ir konstatēta pozitīva saistība starp substrāta mitruma pakāpi un spraudeņu rizoģenēzes potenciālu (Rein et al. 1991; Ofori et al. 1996; Puri, Thompson 2003), kā arī to izdzīvošanas spēju (Rein et al. 1991; Ofori et al. 1996). Pētījumos ar vasarzaļajiem rododendriem ir konstatēts, ka arī gaisa mitrināšanas režīms un miglas daļiņu lielums var ietekmēt gan spraudeņu apsakņošanos (Knight et al. 2005), gan arī to pārziemošanas spēju (Cameron et al. 2001). Tomēr nedrīkst aizmirst, ka substrātam jābūt pietiekami irdenam, lai nodrošinātu spraudeņa bazālā gala elpošanu, kuras intensitāte īpaši palielinās notiekot aktīvai sakņu aizmetņu attīstībai (Owen, Maynard 2007).

Parasti, lai nodrošinātu gan optimālu fotosintēzi, gan arī optimālu adventīvo sakņu attīstību spraudeņiem, ir nepieciešams ievērojami zemāks apgaismojuma līmenis nekā mātes augiem – tas var būt pat tikai 5–25% no pilna saules apgaismojuma (Davis, Potter 1987; Marczyński, Joustra 1993). Tas ir īpaši svarīgi apsakņošanās perioda sākumā, kad spraudeņiem ir zema fotosintēzes kapacitāte un apgaismojuma intensitātes pieaugums var radīt papildus stresa apstākļus (ūdens trūkums, lapu pārkaršana) (Davis 1988). Rizoģenēzes pirmajos posmos, kamēr sakņu attīstībai nav nepieciešami lieli ogļhidrātu resursi, fotosintēzes process var tikt bremsēts arī sintezēto ogļhidrātu uzkrāšanās dēļ (Loach, Gay 1979; Grange, Loach 1985). Līdz ar adventīvo sakņu izveidi, kad uzlabojas spraudeņa ūdens apgāde, pieaug gan ogļhidrātu patēriņš, gan to sintēze. Šajā laikā apgaismojuma intensitātes pieaugums pozitīvi ietekmē spraudeņu tālāko attīstību

(Davis 1988). Arī fotoperioda garums var ietekmēt adventīvo sakņu izveidi. Kopumā var teikt, ka saknes attīstās labāk, ja fotoperiods ir garš (Hartmann et al. 2010).

Apsakņošanās laikā ir svarīgi nodrošināt optimālu temperatūru 18–25 °C (Welander 1995; Hartmann et al. 2010). Grūti apsakņojamiem augiem, arī vasarzaļajiem rododendriem, apsakņošanos pozitīvi ietekmē, ja substrāta temperatūra ir lielāka salīdzinājumā ar gaisa temperatūru (Nienhuys 1980; Knutell, Addison 1984). Tas ir svarīgi sakņu rizoģenēzes pirmajās attīstības fāzēs, jo veicina tieši spraudņa bazālajā galā notiekošos metaboliskos procesus, arī sakņu iniciāļu attīstīšanos (Hartmann et al. 2010). Parasti visi faktori, kas var ietekmēt spraudņu attīstību, ir jāanalizē kompleksi, jo, izmainoties vienam, var ievērojami izmainīties prasības pret citiem parametriem (Spethmann 1998; Hartmann et al. 2010).

1.5. Apsakņoto spraudņu attīstība un pārziemošana

Līdz ar jauno adventīvo sakņu izveidi spraudņiem būtiski uzlabojas ūdens un barības vielu piegāde, strauji palielinās fotosintēzes intensitāte, izmainās fitohormonu līdzsvars, piemēram, samazinās ABS un pieaug citokinīnu īpatsvars (Smalley et al. 1991; Hartmann et al. 2010). Tomēr sekmīga augu veģetatīvā pavairošana nebeidzas tikai ar spraudņu apsakņošanos, būtiska ir arī jauno dzinumu attīstība (Jermakov 1975; Andersen, Bertram 1992).

Vieglāk apsakņojamiem augiem dzinumu attīstība notiek paralēli ar adventīvo sakņu izveidi (Sun, Bassuk 1993; Wilson, Struve 2006; Husen 2011). Bieži spēcīgi attīstīta sakņu sistēma ar daudz adventīvajām saknēm, rēķinot uz vienu spraudeni, pozitīvi korelē ar tālāku dzinumu attīstību (Hansen, Kristensen 1990). Tomēr pētījumos ir novērots, ka adventīvo sakņu attīstības veicināšanai izmantotie eksogēnie augsnes preparāti var kavēt jaunu dzinumu attīstību (Ofori et al. 1996; Nair et al. 2008).

Virknei kokaugu, tai skaitā arī vasarzaļajiem rododendriem, rizoģenēzes laikā un pēcapsakņošanās periodā jauno dzinumu attīstība tomēr nav raksturīga. To, iespējams, nosaka mātes augu attīstības īpatnības – šiem genotipiem galvenokārt raksturīga dzinuma augšana tikai vasaras pirmajā pusē (Smalley, Dirr 1986; Wilson, Struve 2004). Spraudņiem šo pumpuru fizioloģisko stāvokli pēc spraudņošanas var raksturot kā pumpura miera periodu (pumpura meristēmas audu nespēju atsākt attīstību un augšanu labvēlīgos apstākļos (Cooke et al. 2012)), ko varētu būt izraisījušas augšanas regulatoru līdzsvara izmaiņas (Smalley, Dirr 1986; Wilson, Struve 2004). Arī intaktam augam nelabvēlīgi attīstības apstākļi (sausums, barības vielu trūkums) veģetācijas perioda laikā veicina pumpura ieiešanu miera stāvoklī (Lavender, Silim 1987; Powell 1987; Cooke et al. 2012). Tomēr trūkst pētījumu par pumpura miera perioda dabu spraudņiem pēcapsakņošanās periodā.

Mērenajā klimata joslā, pavairojot vasarzaļos kokaugus ar lapainajiem dzinumu

spraudeņiem, bieži nākas konstatēt, ka veiksmīgi apsakņoti spraudēni aiziet bojā pirmās ziemas laikā. Šī problēma attiecas ne tikai uz vasarzaļajiem rododendriem (Berg, Heft 1991), bet arī uz daudzām citām kokaugu ģintīm (*Acer*, *Berberis* L., *Betula* L., *Cornus*, *Corylopsis* L., *Fagus* L., *Fothergilla* L., *Hamamelis* L., *Magnolia*, *Prunus*, *Quercus* L., *Syringa*, *Viburnum* L.) neatkarīgi no tā vai tās ir viegli vai grūti apsakņojamas (Smalley, Dirr 1986; Wilson, Struve 2004).

Pavairojot augus ar lapainajiem spraudēņiem, nogrieztam dzinumam tiek izjaukts augšanas un attīstības dabīgais ritms, kāds bija mātes augam, – ir būtiski kavēta tālāka augšana un attīstība, jo spraudenim visa enerģija jātērē adventīvo sakņu veidošanai. Pastāv uzskats, ka spraudēni iztērē tajos esošās ogļhidrātu rezerves apsakņošanās procesā un pirms miera perioda iestāšanās nespēj tos atjaunot pietiekamā daudzumā (Loach, Whaley 1975; Smalley, Dirr 1986). Tāpat spraudēņiem nav vēlama arī pārmērīga sakņu sistēmas attīstība, lai neiztērētu rezerves, ar kurām jāpietiek arī jaunu dzinumu attīstībai pavasarī (Wilson, Struve 2004; Hartmann et al. 2010). Nestrukturālo ogļhidrātu trūkums var būt par iemeslu gan nepietiekamai spraudēņu salizturībai un ziemcietībai, gan enerģijas avota trūkumam, lai nodrošinātu dzīvības procesu uzturēšanu ilgstošajā miera periodā un jauno dzinumu attīstību pavasarī (Smalley, Dirr 1986; Wilson, Struve 2004). Pētījumos ir konstatēts, ka apsakņotiem spraudēņiem ir arī mazāka rezerves ogļhidrātu uzkrāšanas kapacitāte nekā sējeņiem (Wilson, Struve 2004).

Rudenī adaptācija aukstuma periodam ir pakāpenisks process, piemēram, vasarzaļajiem rododendriem (intaktiem augiem) tas var ilgt līdz 53 dienām (eksperimenta objekts – šķirne 'Homebush'). Turklāt stumbra apakšējai daļai salizturība attīstās ātrāk nekā augšējiem zariem, bet viszemākā salizturība ir auga saknēm (Alexander, Havis 1980). Svarīga šeit ir arī šķīstošo cukuru pietiekama koncentrācija auga audos. Ja spraudēni ziemā ir pakļauti negatīvu temperatūru ietekmei un ir pārkāpta to salizturības robeža, var novērot sala izraisītus bojājumus – mizas vai stumbra plaisāšanu. Stumbra plaisāšana ir novērota, piemēram, *Cornus florida* L. var. *Rubra* (West.) Schnelle, *Viburnum opulus* L. 'Nanum', *Hamamelis mollis* Oliv. spraudēņiem (Smalley, Dirr 1986; Smalley et al. 1987; Wilson, Struve 2004). Nepietiekama salizturība var kritiski ietekmēt, piemēram, *Stewartia pseudocamellia* Maxim., *Hamamelis* spp. un *Acer rubrum* pārziemošanas iespējas (Perkins, Bussak 1995; Nair et al. 2008).

Tomēr daudzu vasarzaļo kokaugu, ieskaitot vasarzaļos rododendrus, apsakņotie spraudēni aiziet bojā arī tad, ja tie netiek pakļauti negatīvām temperatūrām pārziemošanas laikā (Perkins, Bassuk 1995; Wilson, Struve 2004). Piemēram, šādi pārzieminot vasarzaļo rododendru šķirņu 'Sahara' un 'Kilauea' apsakņotos spraudēņus, nākamā gada pavasarī atsāka augt attiecīgi tikai 41% un 5% jauno augu (eksperimenta veikšanas vieta Virdžīnija, ASV, ģeogrāfiskais platums – 37° N) (Banko, Stefani 1996). Vasarzaļo rododendru spraudēni pavasarī var izskatīties dzīvotspējīgi – ar zaļu galotnes pumpuru, dzīviem kambija audiem, un tomēr tie var neatsākt

tālāku attīstību un palikt šādā nemainīgā miera stāvoklī vēl pat vairākus gadus, pēc tam aizejot bojā (Bottemiller 2012).

Prakse un pētījumi rāda, ja panāk jauno dzinumu attīstību spraudējiem pēcapsakņošanās periodā, tad to pārziemošanas potenciāls ievērojami uzlabojas (Smalley, Dirr 1986). Jauno dzinumu attīstības nozīmi parasti uzsver arī runājot par vasarzaļo rododendru pavairošanu (Moser 1991; Albrecht, Sommer 1996; Bottemiller 2012), dažreiz to definējot pat kā obligātu noteikumu, lai nodrošinātu spraudēju pārziemošanu (Nawrocka-Grzeskowiak, Grzeskowiak 2003). Uzskata, ka jauno dzinumu attīstība pēcapsakņošanās periodā dod iespēju atjaunot adventīvo sakņu izveidē iztērētos ogļhidrātus (Loach, Whaley 1975; Smalley, Dirr 1986). Tomēr jāatceras, ka savas attīstības sākumā jaunie dzinumi un lapas darbojas kā spēcīgs atragējošais centrs, kas tērē ogļhidrātus nevis palīdz tos uzkrāt. Jaunās augošās lapas ogļhidrātu rezerves tērē, līdz tās sasniedz 30–60% no pilnu lapu izmēra (Turgeon 1989). Tātad dzinumu attīstība ir jāpanāk pietiekami agri, lai tie palīdzētu apsakņotajam spraudenim gan atjaunot ogļhidrātu rezerves, gan arī aklimatizēties aukstuma periodam (Wilson, Struve 2004).

Tā kā jauno dzinumu attīstība spraudējiem ir būtiska, tad tiek meklētas iespējas, kā to veicināt. Kā jau minēts, dažādās mātes augu priekšapstrādes metodes ļauj manipulēt ar to fizioloģisko stāvokli, tādējādi ietekmējot ne tikai rizoģenēzes procesu, bet arī spraudēja attīstību pēcapsakņošanās periodā, piemēram, mātes augu steidzināšana siltumnīcā un spraudējošana pēc iespējas agrāk veģetācijas sezonā dod papildus laiku dzinumu attīstībai (Samostchenkov 1985; Smalley et al. 1987). Savukārt etiolācija daudzām sugām uzlabo spraudēju rizoģenēzes potenciālu gan kvantitatīvi, gan kvalitatīvi (Maynard, Bassuk 1990), tomēr tās ietekme uz jauno dzinumu attīstību ir pretrunīga. Vairākos pētījumos ir konstatēts, ka dzinumu attīstību pozitīvi ietekmē lokālā etiolācija. Uzskata, ka to galvenokārt sekmē spēcīgās sakņu sistēmas darbība, kuras attīstību veicina lokālā etiolācija (Maynard et al. 1990; Sun, Bassuk 1991a). Arī mātes augu minerālās barošanās režīms ietekmē dzinumu tālāku attīstību (Husen, Pal 2003).

Jauno dzinumu attīstību var ietekmēt arī manipulējot ar apstākļiem pēcapsakņošanās periodā vai spraudējus papildus apstrādājot. Šeit biežāk izmantotās metodes ir (i) papildus apgaismojums, pagarinot dienas periodu, piemēram, līdz 16 h vai uz 3–4 h pārtraucot nakts periodu (Still, Lane 1984; Smalley et al. 1987; Drew et al. 1993); (ii) papildus mēslojums (Stimart et al. 1985; Curtis et al. 1996); (iii) spraudēju miglošana ar fitohormoniem – giberelīniem un/vai citokinīniem (Bojarczuk 1975; Loach, Whalley 1975). Iegūtie rezultāti ļoti variē atkarībā no pētījumos izmantotajiem augiem, veģetācijas sezonas garuma un citiem eksperimenta apstākļiem. Papildus apgaismojums parasti dod pozitīvus rezultātus, veicinot jauno dzinumu attīstību, un to bieži kombinē ar citiem apstrādes variantiem, kā mēslošana vai apstrāde ar fitohormoniem (Loach, Whalley 1975; Maynard et al. 1990; Drew et al. 1993). Stimulējot

spraudeņu augšanu pēcapsakņošanās periodā, svarīgi ņemt vērā, ka jaunajiem augiem būs nepieciešams laiks, lai adaptētos un sagatavotos miera periodam. Eksperimentos ir novērots, ka pārāk lielas slāpekļa devas gan veicina jauno dzinumu attīstību spraudņiem, bet negatīvi ietekmē to pārziemošanu (Rieckermann et al. 1999). Pārāk lielas slāpekļa devas var negatīvi ietekmēt spraudēju pārziemošanu arī, ja pumpuru plaukšana un jauno dzinumu attīstība nav notikusi (Stimart et al. 1985). Giberelīnu un citokinīnu preparātu izmantošanas rezultāti ir pretrunīgi un ievērojami atšķiras starp dažādiem augiem (Loach, Whalley 1975; Maynard et al. 1990).

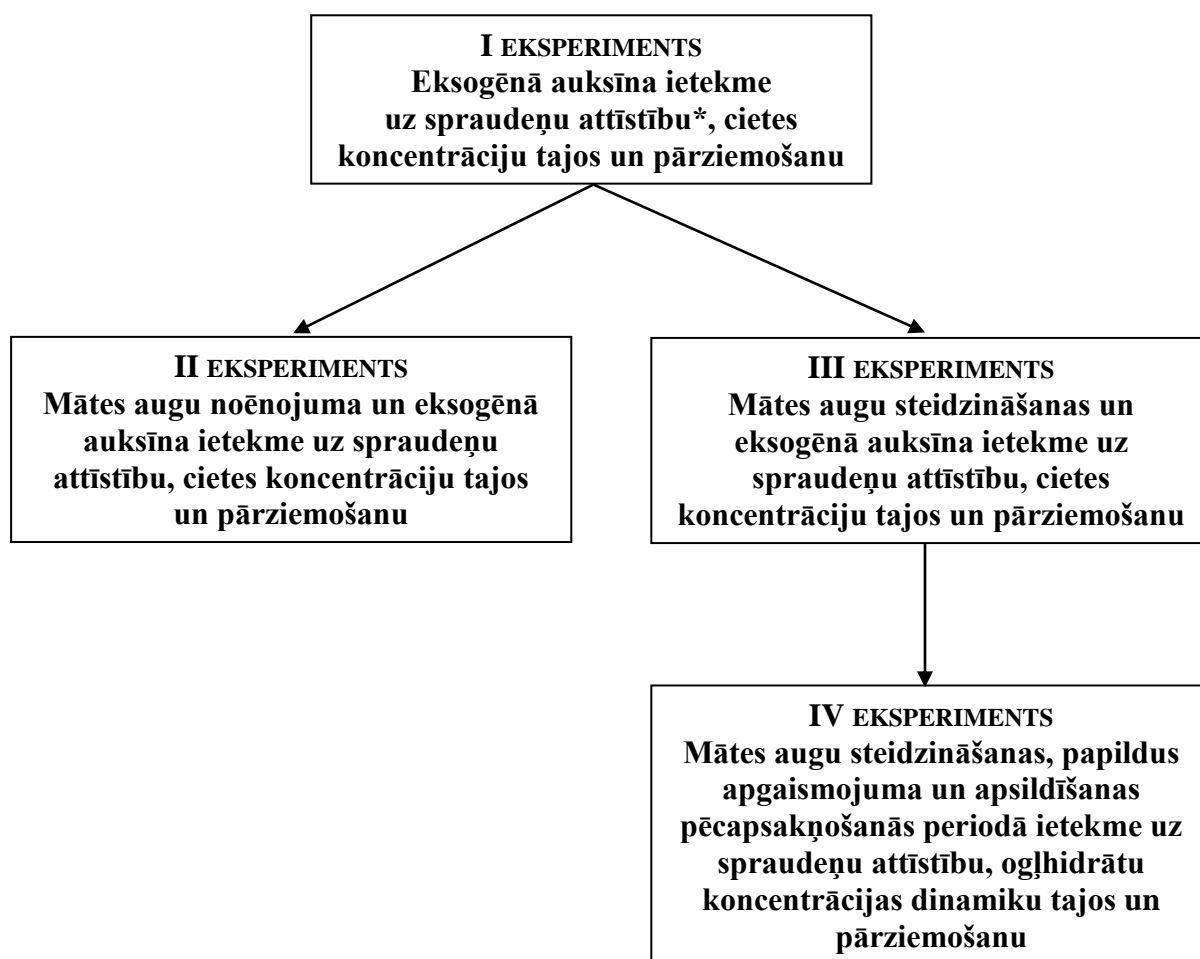
Jauno dzinumu augšana un attīstība būtiski ietekmē ogļhidrātu sintēzi, izmantošanu un akumulāciju apsākņotajos spraudņos (Loach, Whalley 1975), tomēr maz ir veikts eksperimentu, kuros ir pētīts, kā dzinumu augšana tieši iespaido nestrukturālo ogļhidrātu saturu dažādos augu audos un šajos eksperimentos iegūtie rezultāti variē atkarībā no genotipa un eksperimentu apstākļiem (Smalley et al. 1987; Perkins, Bassuk 1995). Piemēram, ir noteikts, ka kopējo nestrukturālo ogļhidrātu koncentrācija (gan saknēs, gan rēķinot uz visu spraudeni) *Hamamelis vernalis* Sarg. un *H. virginiana* L. spraudņos ar jaunajiem dzinumiem bija būtiski augstāka nekā spraudņos bez tiem, bet *Stewartia pseudocamellia* abu variantu spraudņos tā būtiski neatšķīrās (Perkins, Bassuk 1995). Eksperimentā ar *Acer rubrum* 'October Glory' spraudņiem ar jaunajiem dzinumiem stumbrā bija vairāk ogļhidrātu nekā spraudņiem bez tiem, bet variantā ar papildus apgaismojumu pēcapsakņošanās periodā, kas ievērojami veicināja dzinumu attīstību, šīs atšķirības nebija. Tomēr saknēs šiem spraudņiem ar jaunajiem dzinumiem bija būtiski vairāk nestrukturālo ogļhidrātu (šķīstošie cukuri, ciete) gan variantā ar, gan variantā bez papildus apgaismojuma (Smalley et al. 1987). Ir zināms, ka tieši saknes ir galvenās rezerves ogļhidrātu uzkrājējas un cietes daudzumu tajās bieži izmanto kā indikatoru, lai novērtētu visa koka ogļhidrātu krājumus (Von Fircks, Sennerby-Forsse 1998). Saknēs uzkrātie ogļhidrāti ir galvenais enerģijas avots, lai ne tikai nodrošinātu saknēm elpošanu miera periodā, bet arī jauno dzinumu attīstību pavasarī (Loescher et al. 1990; Kozłowski 1992). Likumsakarīgi tika izvirzīta hipotēze, ka tieši ogļhidrātu daudzums saknēs, iespējams, labāk raksturo spraudēju ogļhidrātu krājumus, un varētu palīdzēt novērtēt to ietekmi uz spraudēju pārziemošanas kapacitāti (Smalley et al. 1987). Lai varētu apgalvot, ka nepietiekams rezerves ogļhidrātu daudzums ir viens no iemesliem apsākņoto spraudēju bojā ejai pirmās ziemas laikā, ir nepieciešama papildus šī jautājuma izpēte, jo lapainajiem spraudņiem to attīstības laikā (atšķirībā no bezlapu koksainajiem spraudņiem), tomēr pastāv iespējas atjaunot un papildināt ogļhidrātu krājumus (Wilson, Struve 2004).

2. MATERIĀLS UN METODIKA

2.1. Eksperimenta shēma

Ar promocijas darba izpildi saistītos eksperimentus realizēja Latvijas Universitātes Rododendru selekcijas un izmēģinājumu audzētavā „Babīte”. Iegūto materiālu apstrādi un analīzes veica LU Botāniskā dārza Augu fizioloģijas laboratorijā un LU Bioloģijas fakultātes Augu fizioloģijas katedrā. Darbus veica laika periodā no 1999. līdz 2012. gadam.

Kopumā īstenoja četrus eksperimentus (2.1. attēls; 2.1. tabula).



* Spraudņa attīstība – laika posms, kas ietver rizoģenēzes, pēcapsakņošanās un pārziemošanas periodu līdz jauno dzinumumu attīstībai nākamajā pavasarī.

2.1. attēls. Eksperimentu shēma.

2.1. tabula. Detalizēta veikto eksperimentu shēma

Eksperimenti		I EKSPER.	II EKSPER.	III EKSPER.		IV EKSPER.
				A	B	
Eksperimenta nosacījumi						
Genotipi		‘Madame Debene’	‘Skaidrīte’, ‘Ausma’, ‘Vija’	‘Alīna’, ‘Indra’, ‘Pasaciņa’, ‘Madame Debene’, ‘Liene’, ‘Skaidrīte’, ‘Uguns’, <i>R. calendulaceum</i> var. <i>croceum</i> , <i>R. camtschaticum</i>	‘Pasaciņa’, ‘Uguns’, ‘Madame Debene’	‘Polārzvaigzne’
Mātes augu apstrāde		–	1) kontrole 2) noēnošana	1) kontrole 2) steidzināšana		1) kontrole 2) steidzināšana
	Hlorofila satura noteikšana	–	10. jūn. – 8. jūl.	–		–
Spraudeņu apstrāde		0%, 1%, 2% ISS	0%, 1%, 2% ISS	0%, 1%, 2% ISS		0.5% ISS
Spraudeņu attīstība (rizoģenēze un pēc rizoģenēzes periods)	Ogļhidrātu koncentrācijas noteikšana	–	0. diena	–	–	0.–100. diena
	Sakņu masas uz vienu spraudeni pieauguma novērtējums	0.–120. diena	0.–50. diena	–	–	–
	Spraudeņu apsākšanās gaitas (%) novērtējums	0.–90. diena	0.–50. diena	–	0.–100. diena	0.–100. diena
Apsakņotie spraudēni veģetācijas sezonas beigās	Spraudeņu apsākšanās (%) novērtējums	120. diena	130. diena	120. diena	100. diena	100. diena
	Cietes koncentrācijas noteikšana (%)	80.–120. diena	130. diena	–	150. diena	–
	Sakņu masas/ spraudeni novērtējums	–	130. diena	–	150. diena	–
	Jauno dzinumumu attīstības novērtējums	120. diena	130. diena	–	150. diena	1. novembris
Ziemošana	Apstākļi	S–G– *	1) S–G– * 2) S+G– *** (4±2 °C)	S–G–*	S–G–*	1) S–G– * 2) S+G–** (10±2 °C) 3) S+G+ *** (13±4 °C)
	Ogļhidrātu koncentrācijas noteikšana	–	–	–	–	1. oktobris – 29. marts
Spraudeņu pārziemošana	Pārziemojušo spraudēņu skaita novērtējums	29. aprīlis	29. aprīlis	29. aprīlis	29. aprīlis	29. aprīlis

* dubultplēves siltumnīca bez papildus apsildīšanas (S–) un apgaismojuma (G–);

** dubultplēves siltumnīca ar papildus apsildīšanu (S+), bez papildus apgaismojuma (G–);

*** dubultplēves siltumnīca ar papildus apsildīšanu (S+) un papildus apgaismojumu 25 – 35 μmol m⁻² s⁻¹ (G+).

2.2. Spraudeņu sagatavošana un spraudeņošana

Spraudeņu sagatavošanai izmantoja LU Rododendru selekcijas un izmēģinājumu audzētavā „Babīte” aprobēto tradicionālo pavairošanas metodi. Spraudeņiem izmantoja 6–8 cm garus daļēji pārkoksnētus dzinumus, kurus nogrieza un sagatavoja tieši pirms spraudeņošanas. Spraudeņim atstāja 5–6 galotnes lapas, kuru plātnes samazināja apmēram par $\frac{1}{3}$, lai ierobežotu transpirāciju. Spraudeņa stumbra apakšējā daļā izdarīja 1.0–1.5 cm augstu iegriezumu, nogriežot mizu līdz kambijam. Spraudeņa pamatni apstrādāja ar talka pulveri, kas saturēja noteiktas koncentrācijas (0.5, 1.0 vai 2.0%) ISS vai tikai ar talku (0% ISS). Spraudeņus spraudeņoja dēstu kastēs (30 × 60 × 10 cm), par substrātu izmantojot sfagnu kūdras un pussatrūdējušu priežu skuju maisījumu (pH 4.2–4.5) attiecībā 1:1 pēc tilpuma. Vienā kastē izvietoja 40–50 spraudeņus. Pēc spraudeņošanas tos nomigloja ar fungicīda (0.25% Dithane) šķīdumu, lai novērstu inficēšanos ar sēņu izraisītām slimībām. Kastes pārsedza ar polietilēna plēvi, novietoja noēnotā siltumnīcā apgaismojumā 40–90 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Siltumnīcā nodrošinātais temperatūras režīms bija 23 ± 4 °C dienā un 15 ± 4 °C naktī.

Spraudeņi uzskatīja par apsakņojušos, ja tam bija attīstījusies vismaz viena ≥ 5 mm gara sakne. Spraudeņu apsakņošanas noteica vizuāli. Apsakņoto spraudeņu daudzumu aprēķināja procentos no kopējā spraudeņu skaita. Jauno dzinumu attīstību pēcapsakņošanās gaitā novērtēja veģetācijas sezonas beigās, nosakot spraudeņu procentuālo daudzumu, kam sākuši attīstīties jaunie dzinumi, un mērīja to garumu. Pārziemojušos spraudeņus novērtēja nākamās veģetācijas sezonas sākumā, kad tie bija atsākuši attīstību. Pārziemojošo spraudeņu daudzumu aprēķināja procentos no apsakņojušos spraudeņu skaita.

2.3. Izmantotie genotipi

Ekspērimentu veikšanai izmantoja dažādus vasarzaļo rododendru genotipus, kuru spraudņiem ir atšķirīgs apsakņošanās potenciāls un pārziemošanas spējas (2.2. tabula).

2.2. tabula. Ekspērimentos izmantotās rododendru sugas un vietējās selekcijas šķirnes (selekcionārs R. Kondratovičs)

Nosaukums	Izcelsme	Izmantots eksperimentos
<i>R. calendulaceum</i> var. <i>croceum</i> (Michx.) Sweet.	<i>Hymenanthus</i> apakšģints (Ziemeļamerika)	III A
<i>R. camtschaticum</i> Pall.	<i>Therorhodium</i> apakšģints (Ziemeļaustrumāzija)	III A
‘Alīna’	♀ ‘Uguns’ × ♂ Exbury hibrīds (Ex-5)	III A
‘Ausma’	♀ Exbury hibrīds (Ex-5) × ♂ ‘Uguns’	II
‘Indra’	♀ Exbury hibrīds (Ex-5) × ♂ ‘Uguns’	III A
‘Liene’	Exbury sēklaudzis	III A
‘Madame Debene’	♀ Exbury hibrīds (Ex-5) × ♂ <i>R. luteum</i> Sweet.	I, III A, III B
‘Pasaciņa’	♀ <i>R. × kosterianum</i> C.K.Schneid. × ♂ <i>R. roseum</i> Rehd.	III A, III B
‘Polārzvaigzne’	♀ <i>R. × kosterianum</i> C.K.Schneid. × ♂ <i>R. roseum</i> Rehd.	IV
‘Skaidrīte’	<i>R. japonicum</i> Suring. sēklaudzis	II, III A
‘Uguns’	Exbury sēklaudzis	III A, III B
‘Vija’	♀ ‘Uguns’ × ♂ <i>R. luteum</i> Sweet	II

2.4. Eksogēnā auksīna ietekme uz spraudeņu attīstību, cietes koncentrāciju tajos un pārziemošanu (I EKSPERIMENTS)

Eksperimentu, izmantojot 8-gadīgus vasarzaļo rododendru šķirnes ‘Madame Debene’ augus, uzsāka 2000. gadā un pabeidza 2001. gadā.

Eksperimenta iekārtošana. Spraudeņošanu veica 21. jūnijā. Spraudeņus apstrādāja ar talka pulveri, kas saturēja 1% vai 2% ISS, vai tikai talka pulveri. Katram variantam sagatavoja 350 spraudeņus. Spraudeņus pārziemināja neapsildītā dubultplēves siltumnīcā.

Testējamie parametri

- apsakņoto spraudeņu skaits rizoģenēzes laikā;
- sakņu masa (gaissaus paraugs), rēķinot uz vienu spraudeni, no apsakņošanās sākuma līdz veģētācijas sezonas beigām;
- cietes koncentrācija spraudeņu lapās, pamatnēs un virszemes daļā, kā arī adventīvajās saknēs veģētācijas sezonas nobeigumā;
- pārziemojušo spraudeņu skaits (29. aprīlis).

Paraugu ievākšana. Periodā no 0. līdz 90. dienai paraugus apsakņoto spraudeņu un to sakņu masas noteikšanai ņēma ik pēc 7–10 dienām. Pēc tam paraugus ņēma 105. un 120. dienā. Cietes koncentrācijas noteikšanai izmantoja paraugus, kas ņemti no 80. līdz 120. dienai (120. diena pēc spraudeņošanas – 29. oktobris – atbilst laika periodam, kad spraudeņu lapas bija nodzeltējušas un daļēji nobirušas). Katru reizi ņēma 5 spraudeņus trīs atkārtojumos (2.1. tabula).

Cietes koncentrācijas noteikšanu intaktā augā veica 2000. gadā, lai novērtētu, kādas ir cietes koncentrācijas atšķirības apsakņotā spraudenī un intaktā augā veģētācijas sezonas beigās. Eksperimentam izmantoja šķirnes ‘Madame Debene’ 8-gadīgus un 2-gadīgus veģetatīvi ar spraudeņiem pavairotus augus. Cietes koncentrāciju noteica:

- 8-gadīgu augu saknēs:
 - diametrs mazāks nekā 0.5mm,
 - diametrs apmēram 3 mm;
- 2-gadīgu augu
 - saknēs, kuru diametrs mazāks nekā 0.5mm,
 - kārtējā gada dzinumos.

Paraugu ievākšana. Trīs bioloģiskos atkārtojumus ņēma no trīs 8-gadīgiem un deviņiem 2-gadīgiem augiem veģētācijas sezonas beigās (29. oktobris).

2.5. Mātes augu noēnojuma un eksogēnā auksīna ietekme uz spraudeņu attīstību, cietes koncentrāciju tajos un pārziemošanu (II EKSPERIMENTS)

Eksperimentu uzsāka 2004. gadā un pabeidza 2005. gadā. Eksperimentam izmantoja 5-gadīgus vasarzaļo rododendru šķirņu ‘Ausma’, ‘Skaidrīte’ un ‘Vija’ augus.

Eksperimenta iekārtošana. Maija sākumā pirms dzinumu plaukšanas mātes augus ($n = 36$ katrai šķirnei) iestādīja konteineros. Izmēģinājumu iekārtoja ar trīs apgaismojuma variantiem:

- noēnojums $> 95\%$ jeb etiolācija (atbilst $< 1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) („etioloģē” – 12 mātes augus no katras šķirnes novietoja siltumnīcā, kuru pārklāja ar melnu polietilēnu plēvi;
- noēnojums $> 60\%$ (atbilst $< 300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) („ēnas”) – 12 mātes augus no katras šķirnes novietoja siltumnīcā, kuru pārklāja ar caurspīdīgu polietilēnu plēvi;
- dabīgais apgaismojums – noēnojums 0% (atbilst $1000\text{--}1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (kontrolē) – 12 mātes augus no katras šķirnes novietoja nenoēnotā vietā.

Siltumnīcas abiem noēnojuma variantiem iekārtoja dabiskā lielo koku noēnojumā, lai novērstu augu pārkaršanu.

Apmēram pēc 5 nedēļām (jūnija sākums), kad noēnojumā augošajiem augiem jaunie dzinumi sasniedza 5–10 cm garumu, abām siltumnīcām noņēma plēvi. Noēnojumā augušajiem dzinumiem ļāva adaptēties 4 nedēļas.

Spraudeņošanu veica kontroles variantam 5.–6. jūlijā; „ēnas” variantam 8.–9. jūlijā; „etioloģējam” variantam – 12.–13. jūlijā. Spraudeņus apstrādāja ar talka pulveri, kas saturēja 1% vai 2% ISS, vai tikai talka pulveri. Katram variantam sagatavoja 150 spraudeņus (50 spraudeņus trīs atkārtojumos).

Spraudeņus pārziemināja divos temperatūras režīmos:

- siltumnīcā bez apsildīšanas zem polietilēna plēves (temperatūra svārstījās robežās no -13 līdz $4 \text{ }^{\circ}\text{C}$);
- siltumnīcā ar papildus augsnes apsildīšanu (tunelī zem dubultplēves), nodrošinot temperatūru $4 \pm 2 \text{ }^{\circ}\text{C}$.

Testējamie parametri.

➤ Mātes augu dzinumiem adaptācijas periodā:

- hlorofila (a+b) saturs;
- īpatnējais lapas laukums ($\text{cm}^2 \text{mg}^{-1}$): lapas parauga laukuma attiecība pret tā masu, izmantojot svaigu augu materiālu (noteica tikai 1 reizi – adaptācijas perioda beigās).

➤ **Spraudeņiem:**

- dzinumu anatomiskā uzbūve spraudeņošanas dienā (0. diena);
- cietes koncentrācija spraudeņošanas dienā (0. diena) lapās un pamatnēs;
- apsakņoto spraudeņu skaits un to sakņu masa (gaissauss paraugs), rēķinot uz vienu spraudeni, rizoģenēzes laikā;
- sakņu skaits un masa (gaissauss paraugs), rēķinot uz vienu spraudeni, veģetācijas perioda beigās;
- cietes koncentrācija spraudeņu pamatnēs un saknēs veģetācijas perioda beigās;
- jauno dzinumu attīstība spraudeņiem veģetācijas sezonas beigās;
- pārziemojušo spraudeņu skaits (29. aprīlis).

Paraugu ievākšana. Paraugus pigmentu noteikšanai mātes augos aklimatizācijas periodā ņēma 5 reizes no 10. jūnija līdz 8. jūlijam ar 7 dienu intervālu. Vienam paraugam ņēma 10 lapas no dažādiem dzinumiem.

Periodā no 0. līdz 50. dienai paraugus apsakņoto spraudeņu un to sakņu masas noteikšanai ņēma ik pēc 10 dienām. Pēdējo reizi paraugus ņēma un jauno dzinumu attīstību spraudeņiem novērtēja veģetācijas sezonas beigās – 130. dienā pēc kontroles spraudeņu spraudeņošanas (atbilst novembra pirmajai pusei, kad spraudeņi visas lapas bija nometuši). Katru reizi ņēma 4 spraudeņus trīs atkārtojumos (2.1. tabula).

2.6. Mātes augu steidzināšanas un eksogēnā augsīna ietekme uz spraudeņu attīstību, cietes koncentrāciju tajos un pārziemošanu

(III EKSPERIMENTS)

III A EKSPERIMENTU veica, lai novērtētu dažādus genotipus un atlasītu taksonus detalizētākiem pētījumiem. Šo testēšanu realizēja divus gadus pēc kārtas, uzsākot to 2001. un 2002. gadā un pabeidzot attiecīgi 2002. un 2003. gadā. Eksperimentam izmantoja 7–8 gadīgus augus:

- sugas – *R. calendulaceum* var. *croceum*, *R. camtschaticum*;
- šķirnes – ‘Alīna’, ‘Indra’, ‘Liene’, ‘Madame Debene’, ‘Pasaciņa’, ‘Skaidrīte’, ‘Uguns’.

Mātes augi bija pavairoti ar spraudeņiem, izņēmums bija *R. camtschaticum*, kurš bija pavairots ar sēklām.

Eksperimenta iekārtošana. Marta sākumā sešus mātes augus no katra genotipa iestādīja piemērotā izmēra konteineros, izmantojot kūdras substrātu. Izņēmums bija *R. camtschaticum*, kuram sagatavoja 14 mātes augus. Pusi no mātes augiem novietoja siltumnīcā steidzināšanai dabiskā apgaismojumā bez papildus apsildīšanas. Otru pusi atstāja ārā apstākļos. Atkarībā no

genotipa steidzināto mātes augu dzinumi bija gatavi spraudēģošānai no maija beigām līdz jūnija sākumam (27. maijs – 12. jūnijs), kad arī veica spraudēģošānu (turpmāk apzīmēti kā „steidzinātie spraudēģi”). Spraudēģus kontrolei ņēma no āra apstākļos auguģiem mātes augiem (turpmāk apzīmēti kā „kontroles spraudēģi”). Spraudēģošānu veica no 21. jūnija līdz 9. jūlijam. No *R. camtschaticum* viena mātes augs sagatavoģa 18–23 spraudēģus, no pārēģo genotipu mātes augiem – no 35 līdz 50 spraudēģus no katra augs. Spraudēģus apstrādāģa ar talka pulveri, kas saturēģa 1% vai 2% ISS, vai tikai talka pulveri. Katram variantam sagatavoģa astoģus spraudēģus četros atkārtoģumos. Kopumā katram genotipam sagatavoģa 96 steidzinātos spraudēģus un tādu paģu daudzumu kontroles spraudēģu – āra apstākļos auguģos dzinumus.

Eksperimentu atkārtoģa 2002. gadā. Izmantoģa tos paģus genotipus, bet citus mātes stādus, kā arī palielināģa spraudēģu skaitu grūtāk apsakģojamiem genotipiem (*R. calendulaceum* var. *croceum*, *R. camtschaticum*) līdz 12 spraudēģiem katrā atkārtoģumā.

Apsakģotos spraudēģus pārziemināģa neapsildģtā dubultplēģes siltumnģcā, pārseģtus ar polietilēna plēģi (120 μm). Temperatūra ziemoģanas laikā svārstģģās no –12 °C līdz 8 °C.

Testēģjamie parametri:

- apsakģoto spraudēģu skaits;
- pārziemoģuģo spraudēģu skaitu (29. aprģlis).

Paraugu ievāģģšana. Septembra beigās (~120. dienā pēģ steidzināto spraudēģu spraudēģošānas) novērtēģa spraudēģu apsakģoģanos (2.1. tabula).

III B EKSPERIMENTU uzsāģa 2002. gadā un pabeidģa 2003. gadā. Eksperimentam izvēģģtie genotipi bija šģirnes ‘Madame Debene’, ‘Uģuns’ un ‘Pasaciģa’.

Astoģus mātes augus no katra genotipa sagatavoģa eksperimentam kā aprakģģtģs iepriekģ (III A EKSPERIMENTĀ): pusi stāģu steidzināģa, pārēģjie atradģs āra apstākļos. Spraudēģošānu veica kā aprakģģtģs III A EKSPERIMENTĀ. Katram variantam sagatavoģa 120 spraudēģus – 40 spraudēģus trģs atkārtoģumos.

Testēģjamie parametri:

- spraudēģu apsakģoģanģs rizoģenēģes laikā;
- sakģu masa (gaissausģ paraugs), rēģģnot uz vienu spraudēģi, veģģtāģģģas perioda beigģs;
- cietes koncentrāģģa spraudēģu pamatnēģ un sakģnēģ veģģtāģģģas perioda beigģs;
- jauno dzinumu attģģģģģba spraudēģiem veģģtāģģģas sezonas beigģs.

Paraugu ievāģģģana. Rizoģenēģes gaitas novērtēģģšanai (0.–100. diena pēģ spraudēģošānas) spraudēģu apsakģoģanos pārbaudģģa ik pēģ 10 dienām. Paraugģopas lielums bija 25 spraudēģi trģs atkārtoģumos. Katrā paraugu novērtēģģģanas dienā kumulatģģvi uzskaitģģģa visu līdz dotāģam brģģģim apsakģģoto spraudēģu daudzumu. Veģģtāģģģas sezonas beigģs (~150. dienā pēģ

steidzināto spraudēju spraudēnošanas – atbilst novembra pirmajai pusei, kad spraudēni visas lapas bija nometuši) 15 spraudēnus trīs atkārtojumos izmantoja, lai noteiktu jauno dzinumu attīstību, spraudēju sakņu masu, kā arī cietes koncentrāciju saknēs un spraudēja pamatnes daļā (2.1. tabula).

2.7. Mātes augu steidzināšanas, papildus apgaismojuma un apsildīšanas pēcapsakņošanās periodā ietekme uz spraudēju attīstību, ogļhidrātu koncentrācijas dinamiku tajos un pārziemošanu (IV EKSPERIMENTS)

Ekspperimentu uzsāka 1999. gadā un pabeidza 2000. gadā, izmantojot 7-gadīgus vasarzaļo rododendru šķirnes ‘Polārsvaigzne’ augus.

Ekspimenta iekārtošana. Mātes augu steidzināšanai 1999. gada februāra beigās augus ($n = 30$) izraka no dobes, ienesa siltumnīcā un sastādīja konteineros kūdras substrātā. Augi attīstījās dabīgā apgaismojumā bez papildus apsildīšanas. Kontrolei izmantoja augus ($n = 30$), kas auga āra apstākļos dobē. Siltumnīcas apstākļos jaunie dzinumi attīstījās ātrāk, spraudēnošanu varēja veikt 28. maijā. No kontroles mātes augiem iegūtus dzinumus spraudēja 29. jūnijā. No katra mātes auga ņēma 50–60 spraudēnus. Sagatavojot gan steidzinātos, gan kontroles spraudēnus, tos apstrādāja ar talka pulveri, kas saturēja 0.5% ISS. Katram variantam sagatavoja 1700 spraudēnus.

No 6. augusta, kad dienas garums kļuva īsāks nekā 16 stundas, daļai spraudēju no steidzinātā un kontroles varianta arī turpmāk nodrošināja 16 stundu fotoperiodu, izmantojot papildus apgaismojumu ($25\text{--}35 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ar dienas gaismas lampām (JIB 80). Lampas bija iekārtas 80 cm augstumā no spraudēniem virs polietilēna plēves. No 20. oktobra, lai nodrošinātu stabilu un vienmērīgu temperatūru ziemošanas periodā gan steidzinātajiem, gan kontroles spraudēniem nodrošināja augsnes apsildīšanu: spraudēniem ar papildus apgaismojumu $13 \pm 4 \text{ }^\circ\text{C}$; spraudēniem bez papildus apgaismojuma $10 \pm 2 \text{ }^\circ\text{C}$. Šajā periodā, lai nodrošinātu labāku siltuma saglabāšanu, spraudēnus pārklāja ar papildus plēvi. Kopā 160 spraudēni – 40 spraudēni četros atkārtojumos – gan no steidzinātā, gan no kontroles varianta pārziemoja dubultplēves siltumnīcā bez papildus apgaismojuma un apsildīšanas (temperatūras svārstījās no -10 līdz $4 \text{ }^\circ\text{C}$).

Tātad spraudeņu pārziemošana notika trīs variantos gan steidzinātajiem, gan kontroles spraudeņiem:

- siltumnīcā bez papildus apsildīšanas un apgaismojuma (variants „S– G–”);
- siltumnīcā ar papildus augsnes apsildīšanu (10 ± 2 °C), bez papildus apgaismojuma (variants „S+ G–”);
- siltumnīcā ar papildus augsnes apsildīšanu (13 ± 4 °C) un ar papildus apgaismojumu ($25\text{--}35 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (variants „S+ G+”).

Testējamie parametri:

- nestrukturālo ogļhidrātu (šķīstošo cukuru, cietes) koncentrācija spraudeņu lapās un pamatnēs to rizoģenēzes laikā;
- nestrukturālo ogļhidrātu (šķīstošo cukuru, cietes) koncentrācija lapās pārziemošanas laikā spraudeņiem no variantiem, kuri saglabāja lapas;
- apsakņoto spraudeņu skaits;
- jauno dzinumu attīstība veģetācijas sezonas beigās;
- cietes koncentrācija spraudeņu stumbrā pirms pumpuru plaukšanas (15. marts);
- pārziemojušo spraudeņu skaits (29. aprīlis).

Paraugu ievākšana. Spraudeņus paraugiem ņēma ar 3–4 dienu intervālu laika posmā no 0.–100. dienai pēc spraudeņošanas, nosakot apsakņoto spraudeņu skaitu un ogļhidrātu koncentrāciju gan spraudeņu lapās, gan pamatnēs. No 1. oktobra līdz 27. decembrim spraudeņus paraugiem ņēma ar 7–10 dienu intervālu. Variantam „S– G–” paraugus neņēma, jo spraudeņi ātri nometa lapas. No janvāra sākuma līdz 29. martam paraugus ņēma divas reizes mēnesī no variantiem, kas bija saglabājuši lapas („S+ G+”). Paraugu lapās noteica ogļhidrātu koncentrāciju. Katru reizi ņēma 5 spraudeņus trīs atkārtojumos no katra varianta. Savukārt jauno dzinumu attīstību pēc rizoģenēzes periodā novērtēja veģetācijas sezonas beigās (~160. dienā pēc steidzināto spraudeņu spraudeņošanas) (2.1. tabula).

2.8. Bioķīmiskās analīzes

2.8.1. Nestrukturālo ogļhidrātu noteikšana

Ogļhidrātu procentuālo saturu noteica sausā augu materiālā. Bioķīmiskajām analīzēm paraugus (lapas, spraudņa stumbru – 2 cm no pamatnes, saknes) nomazgāja, 15 min. fiksēja ūdens tvaikos, tad žāvēja termostatā 50–60 °C temperatūrā līdz gaissausam stāvoklim. Lapas samala ar laboratorijas dzirnavām. Saknes un stumbra paraugus vispirms rūpīgi sagrieza, tad saberza pietā kopā ar stikla šķembām līdz pulverveida konsistencei. Analīzēm ņemtais iesvars lapu paraugiem bija 0.25 g, stumbra un sakņu paraugiem – 0.1 g gaissausa materiāla. Katram bioloģiskajam paraugam veica trīs ķīmiskos atkārtojumus. Cietes un šķīstošo cukuru koncentrāciju izteica kā sausās masas procentu.

2.8.1.1. Cietes noteikšana

Cietes saturu noteica pēc Bertrama metodes (Strong, Koch 1974). Metode pamatojas uz cietes izšķīšanu, karsējot $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ šķīdumā, un tās izgulsnēšanu no šķīduma ar jodu. Jods $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ un KI klātbūtnē izgulsnē cieti, veidojot tumši zilās nogulsnes. Pēc centrifugēšanas cieti nosaka ar titrēšanas paņēmieni.

Augu materiālu vispirms saberza pietā ar 80% $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$: 0.25 g iesvara ar 2.5 ml šķīdumu, 0.1 g iesvara ar 1.0 ml šķīduma, tad saberzto masu kvantitatīvi pārnesa 25 ml koniskajā kolbā, pietu skalojot ar attiecīgi 10 ml (ja iesvars 0.25g) vai 5 ml (ja iesvars 0.1g) 80% $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ šķīduma. Kolbu nosedza ar piltuvi, karsēja līdz vārīšanai un vārīja 3–5 min. Ciete izšķīda, veidojot koloidālu šķīdumu. Ekstraktu kvantitatīvi pārnesa 25 ml mērkolbā, uzpildīja ar destilētu ūdeni līdz atzīmei un tad filtrēja.

Ņēma 8 ml filtrāta, ielēja mēģenē, kurā iepriekš bija ielieti 2 ml 0.5% I un KI šķīduma, samaisīja un atstāja uz 15 min. izgulsnēšanai. Radušās zilās nogulsnes centrifugēja 3 min. 3000 apgriezienos minūtē. Nogulsnes 3–4 reizes skaloja ar šķīdumu, kas saturēja 5% $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ un 0.01% KI. Pēc nogulšņu mazgāšanas tās izšķīdināja 5 ml 0.5 n $\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$ šķīduma. Lai veicinātu reakciju, stobriņus 10 min. karsēja ūdens vannā.

Šķīdumu kvantitatīvi pārnesa 200 ml kolbās, uzpildīja ar 70 ml destilēta ūdens un atdzesēja. Tad pievienoja 5 ml 20% KI. Kā indikatoru pievienoja dažus pilienus cietes, un titrēja ar 0.1 n nātrija tiosulfāta šķīdumu. Kontrolei izmantoja 5 ml 0.5 n $\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$ šķīduma, kam pievienoja 70 ml destilēta ūdens un 5 ml 20% KI.

Aprēķini

Cietes procentuālo saturu noteica pēc formulas:

$$X = \frac{0.675 \times B \times k \times (a-b)}{v \times n}$$

X – cietes saturs (%);

B – kopējais pētāmā šķīduma tilpums (ml);

v – šķīduma tilpums, kas ņemts cietes izgulsnēšanai (ml);

a – 0.1 n Na₂S₂O₃ tilpums, kas ņemts kontroles titrēšanai (ml);

b – 0.1 n Na₂S₂O₃ tilpums, kas ņemts analīzes titrēšanai (ml);

k – Na₂S₂O₃ normalitāte (0.1 n);

n – iesvars (g);

0.675 – cietes normālais titrs pārrēķināšanai procentos.

Nosakāmās cietes daudzums 1–14 mg cietes.

2.8.1.2. Šķīstošo cukuru noteikšana

Lai ekstragētu reducējošos cukurus (glikozi, fruktozi) un saharozi no augu materiāla, iesvaru vispirms koniskajā kolbā sajauc ar 10 ml 96% etanola, pievienoja 50 ml karsta destilēta ūdens un karsēja ūdens vannā 70–80 °C temperatūrā 45 min..

Pēc ekstrakcijas materiālu kvantitatīvi pārnesa 100 ml mērkolbā. Olbaltumvielu, taukvielu un miecvielu izgulsnēšanai siltam šķīdumam pielēja 2 ml bāzisko Pb(CH₃COO)₂. Izgulsnēšanās notika vienas stundas laikā.

Atdzisušam šķīdumam pielēja ekvivalentu daudzumu piesātināta Na₂SO₄ svina jonu pārpalikuma izgulsnēšanai. Uzpildīja ar H₂O līdz zīmei un filtrēja.

Reducējošo cukuru un saharozes koncentrāciju filtrātā noteica ar vara jodometrisko titrēšanu pēc Šaffera un Somodži (1933) metodes (Strong, Koch 1974).

Reducējošo cukuru (glikozes, fruktozes) noteikšana.

Metode pamatojas uz cukuru aldehīdgrupas spēju (karsējot bāziskā vidē) reducēt divvērtīgo varu Cu²⁺ par vienvērtīgo varu Cu⁺, kurš nogulsnējas oksīda veidā. 50 ml kolbā lēja 10 ml filtrāta un pievienoja 10 ml vara reaktīva, kas saturēja KJ₃ un KJ. Kolbas aiztaisīja ar piltuvēm un karsēja vārošā ūdens vannā, regulāri sakratot, 15 min. Izgulsnējās Cu₂O. Pēc karsēšanas kolbas atdzēsēja, lēnām maisot pielēja 5 ml skābeņskābes un sērskābes maisījuma. Sākumā notika šķīduma neitralizācija, tad izdalījies I₂ skābeņskābes klātbūtnē reaģēja ar Cu₂O. Pēc Cu₂O izšķīšanas I₂ pārpalikumu titrēja ar 0.01 n Na₂S₂O₃ cietes klātbūtnē līdz krāsas maiņai. Kontrolei ņēma 10 ml ekstrakta, pielēja 10 ml vara reaktīva, 5 ml skābeņskābes – sērskābes maisījuma.

Saharozes noteikšana

Lai noteiktu saharozes daudzumu, vispirms noteica kopējo cukuru daudzumu. 25 ml filtrāta ielēja 50 ml mērkolbā, pievienoja 3 ml 8% skābeņskābes šķīduma. Kolbu ievietoja uz 10 min. vārošā ūdenī. Notika saharozes hidrolīze. Šķīdumu atdzesēja. Pievienoja pilienu metilēnsarkanā un neutralizēja ar 1 n NaOH, uzpildīja līdz atzīmei un filtrēja. Tālāk noteica kā reducējošos cukurus.

Aprēķini

Formula reducējošo cukuru (glikozes un fruktozes) koncentrācijas aprēķināšanai:

$$B = \frac{A \times [248 - (a - b)] \times (a - b)}{v \times n \times 10000}, \text{ kur}$$

B – reducējošo cukuru daudzums (%),

A – ekstrakta tilpums (ml),

a – Na₂S₂O₃ tilpums kontroles titrēšanai (ml),

b – Na₂S₂O₃ tilpums analīzes titrēšanai (ml),

n – iesvars (g),

v – analīzei ņemtais ekstrakta tilpums (ml),

248 – (a – b) – invertcukura daudzums, kas atbilst 1 ml 0.01 n Na₂S₂O₃ (μg),

10000 – pārrēķināšanai no μg uz g un %.

Cukuru daudzums pēc inversijas:

$$C = \frac{4A \times [248 - (a - b)] \times (a - b)}{v \times n \times 10000} \quad (\%)$$

Saharozes daudzumu aprēķināja, no kopējā cukuru daudzuma atņemot reducējošo cukuru daudzumu un rezultātu reizinot ar 0.95:

$$D = 0.95 \times (C - B) \quad (\%), \text{ kur}$$

C – cukuru daudzums pēc inversijas,

D – saharozes daudzums,

0.95 – koeficients glikozes daudzuma pārrēķināšanai saharozē.

2.8.2. Hlorofila satura noteikšana

Pigmentu (hlorofila a un hlorofila b) daudzumu noteica spektrofotometriski ar *Ultraspec 3100*, izmantojot svaigu augu materiālu. Vienam paraugam analizēja trīs bioloģiskos un trīs ķīmiskos atkārtojumus.

Pigmentus ekstrahēja 95% etilspirtā. Izmantojot korķa urbi (diametrs 4 mm), vienam paraugam ņēma 15 lapu diskus ar kopējo virsmas laukumu 1.88 cm². Paraugus saberza pietā, kā abrazīvu materiālu pievienojot nedaudz kvarca smiltis, arī CaCO₃ un šķīdinātāja (95% etilspirta). Pietas saturu kvantitatīvi pārnesa mēģenē un uzpildīja līdz 10 ml, centrifugēja 5 min. 5000 apgriezienos minūtē. Centrifugātu izmantoja pigmentu noteikšanai. Ekstraktu gaismas absorbciju noteica viļņu garumos, kas atbilst hlorofila a un hlorofila b absorbcijas maksimumiem.

Pigmentu koncentrāciju aprēķināja pēc formulām (Kutschera 1998):

$$C_a = 13.36 \times D_{664.2} - 5.19 \times D_{648.6}$$

$$C_b = 27.43 \times D_{648.6} - 8.12 \times D_{664.2}, \text{ kur}$$

C_a, C_b – pigmentu koncentrācija (mg l⁻¹),

D – optiskais blīvums, kas spektrofotometriski iegūts attiecīgajos gaismas viļņu garumos.

Pigmentu koncentrāciju rēķināja attiecinot uz virsmas laukumu (mg dm⁻²):

$$x = \frac{C \times V}{10 \times a}, \text{ kur}$$

C – pigmentu koncentrācija (mg l⁻¹);

V – pigmentu izvilkuma tilpums (ml);

a – lapas virsmas laukums (cm²).

Pirms spraudēšanas, pēdējo reizi nosakot pigmentu koncentrāciju dzinumū lapās, to pārrēķināja arī uz masas vienību (mg g⁻¹) pēc sekojoša vienādojuma:

$$X = \frac{C \times V}{1000 \times m}, \text{ kur}$$

m – augu materiāla iesvars (g).

2.8.3. Anatomisko paraugu sagatavošana un izpēte

No katra eksperimenta varianta 10 dzinumus pirms spraudēšanas paņēma dzinuma anatomisko paraugu pagatavošanai. Dzinuma posmus, kas atbilst spraudēna pamatnei, fiksēja FEE šķīdumā – 37% formalīns, ledus etiķskābe, 96% etanols, destilēts ūdens (10:5:50:35, v/v/v/v). Pēc fiksācijas paraugus pakāpeniski atūdeņoja, izmantojot etanola un terc-butanola šķīdumus, un veica histovaska (kristāliskā parafīna un sintētisko polimēru maisījuma) infiltrāciju (Ruzin, 1999). Paraugu sērijas – vidēji 20 griezumus vienā sērijā – grieza, izmantojot rotācijas mikrotomu (Leica RM 2145); griezumu biezums 30 μm. Sagatavotos griezumus atbrīvoja no parafīna (deparafinēja), kā šķīdinātājus izmantojot ksilolu, ksilola un absolūtā spirta maisījumu. Procedūru turpināja ar etanolu, pakāpeniski samazinot tā koncentrāciju un pabeidza ar destilētu ūdeni. Paraugus krāsoja ar astra zilā un safranīna maisījumu (astra zilais 0.5% etiķskābē : safranīns ūdenī, 5:1, v/v). Krāsošanas rezultātā nepārkoksnētie šūnapvalki nokrāsojās koši zili, vāji pārkoksnētie – violeti, bet pārkoksnētie – sarkani (Braune et al. 1999). Pēc krāsošanas griezumus atūdeņoja ar pieaugošas koncentrācijas etanolu, turpināja ar absolūtā spirta un ksilola maisījumu, un pabeidza ar tīru ksilolu. Uz priekšmetstikla novietotos paraugus ieslēdza Kanādas balzamā un pārklāja ar segstiklu. Sagatavoto preparātu izpēti un fotografēšanu veica ar Leica DM5500B gaismas mikroskopu un digitālo kameru Leica DFC490. Iegūto attēlu mērījumus un apstrādi veica, izmantojot darba staciju Dell Precision T7400 un datorprogrammu Image-Pro Plus V. 6.2.

2.9. Statistiskā analīze

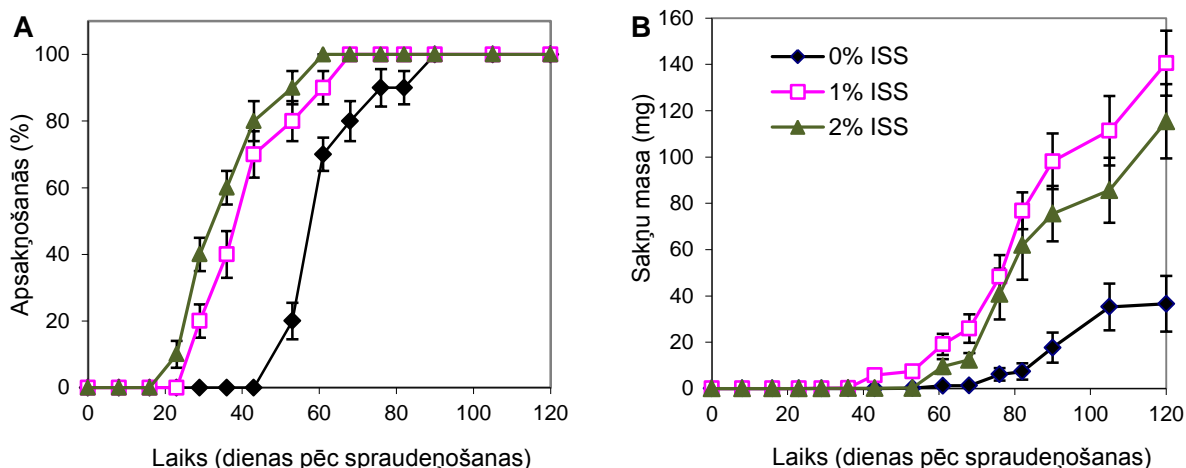
Rezultātu statistiskajai apstrādei izmantoja programmas SPSS, Statgraphics, Excel. Iegūtajiem rezultātiem noteica vidējo aritmētisko, standartklūdu, Pīrsona korelācijas koeficientu, kā arī veica dispersijas analīzi (ANOVA). Atšķirību būtiskumu starp paraugkopām noteica izmantojot LSD metodi (minimālu būtiskumu atšķirības tests) ar būtiskuma līmeni 95%.

3. REZULTĀTI

3.1. Eksogēnā augsīna ietekme uz spraudeņu attīstību, cietes koncentrāciju tajos un pārziemošanu (I EKSPERIMENTS)

3.1.1. Spraudeņu apsākņošanās

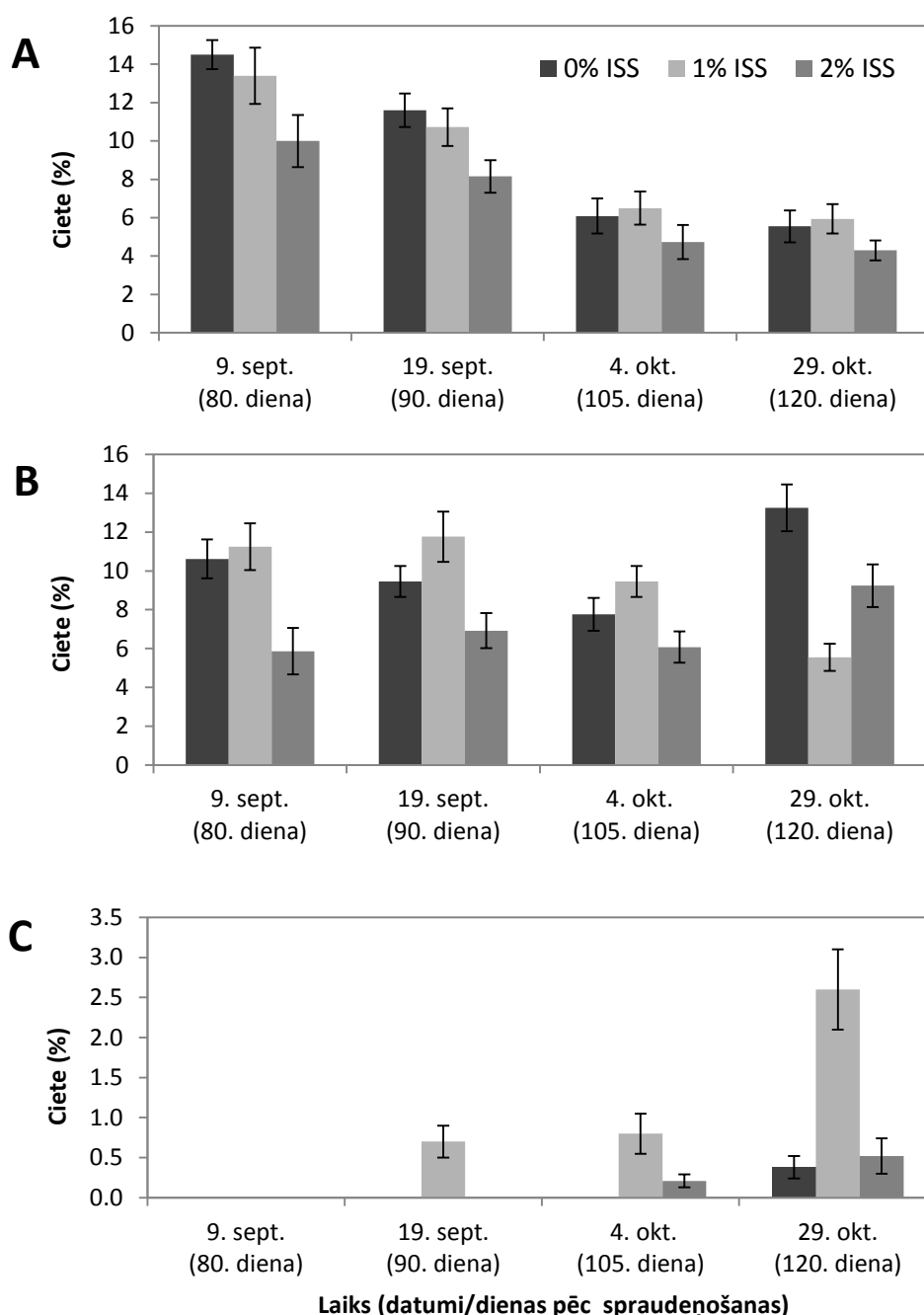
Ar vasarzaļo rododendru šķirnes ‘Madame Debene’ spraudeņiem veiktajā eksperimentā apsākņošanās procentuālais iznākums visiem trim apstrādes veidiem (0%,1% un 2% ISS) bija vienāds – 100%. Tomēr eksogēnā augsīna izmantošana spraudeņiem būtiski uzlaboja rizoģenēzes procesu, salīdzinot ar 0% ISS variantu (3.1.A attēls). Ar 1% un 2% ISS apstrādātajiem spraudeņiem pirmos apsākņotos spraudeņus varēja konstatēt attiecīgi 29. un 23. dienā pēc spraudeņošanas, kamēr 0% ISS variantam tikai 52. dienā. Apsākņoto spraudeņu skaits abos variantos, kuros izmantoja ISS, pieauga apmēram vienādi, maksimumu sasniedzot pēc 60. dienas, tomēr bija redzama tendence, ka variantā ar 2% ISS apsākņošanās noritēja nedaudz straujāk. Arī vērtējot tālāko sakņu attīstību, bija redzams, ka vizuāli šie abi varianti būtiski neatšķīrās, tomēr sakņu sistēmas attīstībā iezīmējās pretēja tendence – sakņu masa straujāk pieauga spraudeņiem, kas bija apstrādāti ar 1% ISS (3.1.B attēls). Noslēdzot eksperimentu, šī varianta spraudeņiem sakņu masa sasniedza 140.5 mg (sausā masa, rēķinot uz vienu spraudeņi), kamēr 2% variantam – tikai 115.4 mg. Spraudeņiem, kurus neapstrādāja ar ISS, adventīvo sakņu attīstība noritēja būtiski vājāk – maksimālo apsākņoto spraudeņu skaitu sasniedzot tikai 90. dienā un sakņu masa 120. dienā bija 36.6 mg.



3.1. attēls. Eksogēnā augsīna ISS ietekme uz sakņu sistēmas attīstību vasarzaļo rododendru šķirnes ‘Madame Debene’ spraudeņiem. A – apsākņošanās dinamika; B – sakņu masas pieaugums. Attēlotas vidējās vērtības un standartklūdas (n = 3).

3.1.2. Cietes koncentrācija sprauņos veģetācijas sezonas nobeigumā

Cietes koncentrāciju sprauņos veģetācijas sezonas nobeigumā septembrī un oktobrī noteica, lai novērtētu, kā veidojas rezerves oglehidrātu krājumi, sagatavojoties miera periodam (3.2. attēls). Pirmo reizi, nosakot cietes daudzumu, redzams, ka tās koncentrācija lapās bija augsta un svārstījās no 10 līdz 14.5% atkarībā no varianta (3.2.A attēls). Septembrī sprauņos, kurus neapstrādāja ar ISS, bija visaugstākā cietes koncentrācija lapās, kamēr būtiski viszemākā tā bija 2% ISS varianta sprauņos, savukārt 1% ISS varianta sprauņi ieņēma starpstāvokli.



3.2. attēls. Eksogēnā augsīna ISS ietekme uz cietes koncentrācijas izmaiņām vasarzaļo rodu šķirnes ‘Madame Debene’ sprauņos veģetācijas sezonas beigās: A – lapās; B – pamatnēs; C – saknēs. Attēlotas vidējās vērtības un standartklūdas (n = 3).

Visā rudens periodā cietes koncentrācija lapās pakāpeniski samazinās visu variantu sprauņiem, un oktobrī šajā rādītājā vairs nebija būtiskas atšķirības starp variantiem. Oktobrī tomēr iezīmējās tendence, ka augstāka cietes koncentrācija bija sprauņiem no 1% ISS varianta.

Sprauņu pamatnēs cietes koncentrācijas dinamika rudens periodā bija atkarīga no sprauņu apstrādes varianta (3.2.B attēls). Sprauņos bez ISS apstrādes septembrī un oktobra sākumā iezīmējās tendence cietes koncentrācijai samazināties no 10.6 līdz 7.7%, bet veģetācijas sezonas beigās tā atkal ievērojami pieauga līdz 13.3%. Ja sprauņiem no 1% ISS varianta septembrī cietes koncentrācija bija salīdzinoši nemainīga 11.3–11.8%, tad jau oktobrī tā sāka samazināties, sasniedzot minimumu veģetācijas sezonas beigās – 5.6%. Sprauņiem, kuri bija apstrādāti ar 2% ISS, cietes koncentrācija jau septembra sākumā bija būtiski mazāka nekā 0% un 1% ISS variantos – tikai 5.9%. Šiem sprauņiem cietes koncentrācija septembrī un oktobrī bija salīdzinoši stabila, bet veģetācijas sezonas beigās sprauņu pamatnēs tā atkal pieauga līdz 9.2%.

Veģetācijas sezonas beigās cietes koncentrāciju (29. oktobris) noteica arī sprauņu stumbra augšējā daļā. Sprauņiem bez ISS apstrādes tā bija $10.58 \pm 1.35\%$; variantam ar 1% ISS variantam $6.51 \pm 0.86\%$, bet 2% ISS gadījumā – $10.29 \pm 1.07\%$.

Cietes koncentrāciju noteica arī jaunizveidotajās adventīvajās saknēs (3.2.C attēls). Pirmo reizi cieti tajās izdevās konstatēt tikai 19. septembrī, tas ir, 90. dienā pēc sprauņošanas, un tikai sprauņiem, kas bija apstrādāti ar 1% ISS. Pašās veģetācijas sezonas beigās cieti varēja konstatēt visos eksperimenta variantos, tomēr būtiski vairāk tā bija 1% ISS variantam – 2.6%, kamēr 0% ISS un 2% ISS variantam tās daudzums bija attiecīgi tikai 0.38% un 0.52%. Šajā laikā vērtējot rezultātus, varēja konstatēt, ka pastāv negatīva korelācija starp sakņu masu un cietes koncentrāciju sprauņu pamatnēs ($R = -0.74$; $P \leq 0.05$), savukārt pozitīva saistība pastāvēja starp sprauņu sakņu masu un cietes koncentrāciju tajās ($R = 0.76$; $P \leq 0.05$).

3.1.3. Sprauņu pārziemošanas novērtējums

Rezerves ogļhidrātu koncentrācija sprauņos, ko noteica veģetācijas sezonas beigās, kā arī apstrāde ar ISS būtiski neietekmēja šķirnes ‘Madame Debene’ sprauņu pārziemošanas rezultātus: 0% ISS variantam veiksmīgi pārziemoja un atsāka attīstību $85.3 \pm 6.8\%$ sprauņu; 1% ISS un 2% ISS variantam attiecīgi $92.5 \pm 5.6\%$ un $89.4 \pm 6.2\%$ sprauņu.

3.1.4. Cietes koncentrācija intaktā augā

Veģetācijas sezonas beigās 8-gadīgiem augiem cietes koncentrācija sīkās (diametrs mazāks nekā 0.5 mm) saknēs bija $10.1 \pm 0.3\%$, bet nedaudz lielākās (diametrs apmēram 3 mm) jau 1.8 reizes lielāka – $18.6 \pm 0.5\%$. Savukārt 2-gadīgam augam (iepriekšējā gadā apsakņotam spraudenim) sīkajās saknēs ciete bija $9.8 \pm 0.3\%$, bet kārtējā gada dzinumā – tikai $3.5 \pm 0.2\%$.

3.2. Mātes augu noēnojuma un eksogēnā auksīna ietekme uz spraudņu attīstību, cietes koncentrāciju tajos un pārziemošanu (II EKSPERIMENTS)

3.2.1. Hlorofila satura izmaiņas dzinumu lapās adaptācijas periodā

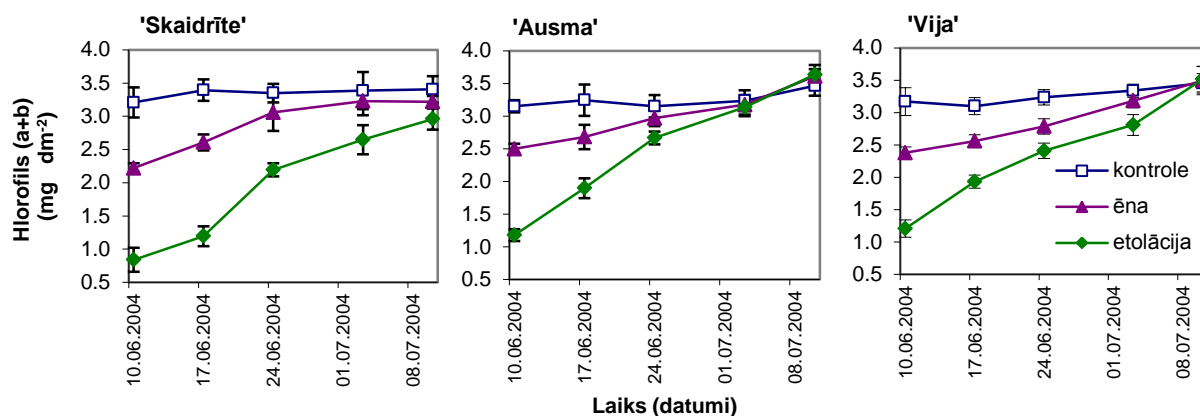
Lai novērtētu, kā augu attīstība atšķirīgos apgaismojuma apstākļos (0%, > 60%, > 95% noēnojums) ietekmēja fotosintēzē iesaistīto pigmentu saturu dzinumu lapās, noteica kopīgo hlorofila (a+b) saturu tūlīt pēc noēnojuma noņemšanas, kā arī dzinumu adaptācijas periodā līdz spraudņošanai. Pēc sākotnējās attīstības (5 nedēļas) dažāda apgaismojuma apstākļos dzinumu vizuālais izskats ievērojami atšķīrās (3.3. attēls). Etiolētie dzinumi bija tievāki ar nepilnīgi attīstītām un bālām lapām.



3.3. attēls. Dzinumu vizuālais izskats pēc audzēšanas dažāda apgaismojuma apstākļos: kontrolē – variants bez noēnojuma; „ēna” – variants ar > 60 % noēnojumu; „etioloģija” – variants ar > 95% noēnojumu.

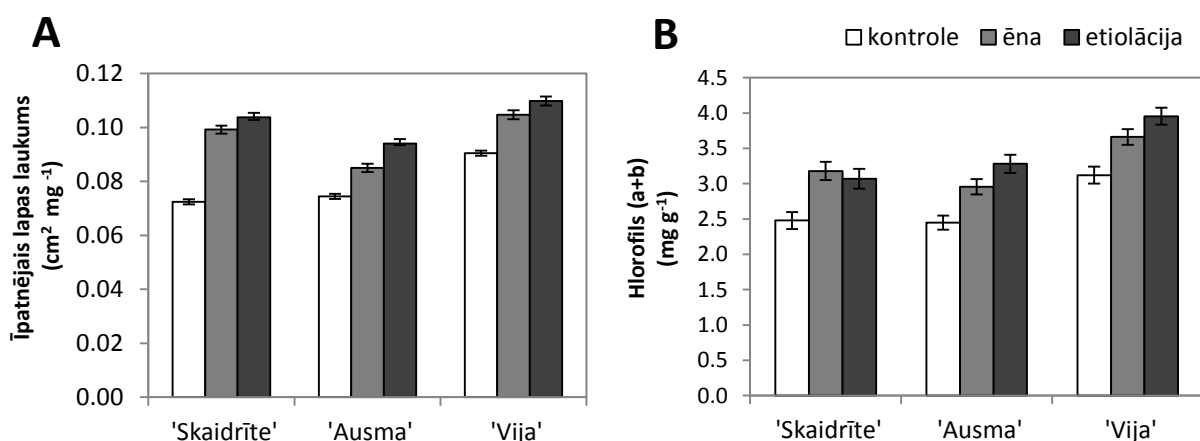
Atšķirības vizuālajā izskatā atspoguļojās arī hlorofila saturā (3.4. attēls). Etiolētajiem dzinumiem hlorofila (a+b) saturs lapās bija būtiski zemāks nekā pārējiem diviem variantiem un svārstījās no 0.81 līdz 1.21 mg dm⁻² atkarībā no šķirnes. Pilnā apgaismojumā augušu augiem hlorofila (a+b) saturs lapās variēja šaurā diapazonā no 3.15 līdz 3.21 mg dm⁻². Savukārt daļējā noēnojumā (> 60%) augušo augu lapu hlorofila (a+b) saturs ieņēma starpstāvokli (2.22–2.50 mg dm⁻²).

Adaptācijas procesā „etioloģijai” un „ēnas” variantu augiem hlorofilu saturs lapās pakāpeniski palielinājās, un pēc viena mēneša šie rādītāji vairs būtiski neatšķīrās no pilnā apgaismojumā augušo augu hlorofilu satura, rēķinot uz lapas laukuma vienību. Arī vizuāli adaptācijas perioda beigās starp variantiem nebija ievērojama atšķirību. Adaptācijas perioda beigās, vērtējot pigmentu saturu lapās, hlorofilu daudzumu pārrēķināja, attiecinot to arī uz



3.4. attēls. Hlorofila (a+b) saturs izmaiņas vasarzaļo rododendru dzinumos adaptācijas laikā (n = 3).

masas vienību (3.5. attēls). Novērtējot īpatnējo lapas laukumu un hlorofilu (a+b) saturu lapās, varēja konstatēt būtiskas atšķirības starp apgaismojuma variantiem. Visu šķirņu lapām „ēnas” un „etioloācijas” variantos bija būtiski lielāks īpatnējais lapas laukums nekā kontroles variantam, kas norāda, ka tās bija plānākas (3.5. A attēls). Vispildgtāk šī atšķirība bija izteikta šķirnei



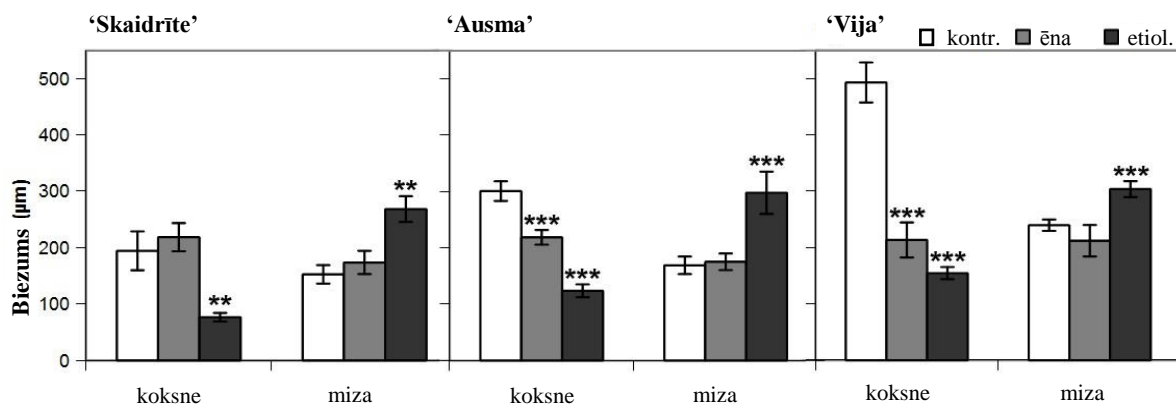
3.5. attēls. Vasarzaļo rododendru šķirņu lapu raksturojums adaptācijas perioda beigās (08.07.2004):
A – īpatnējais lapas laukums; B – hlorofila (a+b) saturs lapās (n = 3).

‘Skaidrīte’ – abu noēnojumā augušo variantu dzinumu lapas arī pēc adaptācijas perioda šai šķirnei bija par 22 līdz 25% vieglākas nekā kontrolei (rēķinot uz vienādu lapu laukumu). Pārreķinot hlorofilu koncentrāciju uz lapu masas vienību, varēja konstatēt, ka hlorofili (a+b) būtiski vairāk bija „etioloētajiem” un „ēnas” variantiem, salīdzinot ar kontroli (3.5. B attēls).

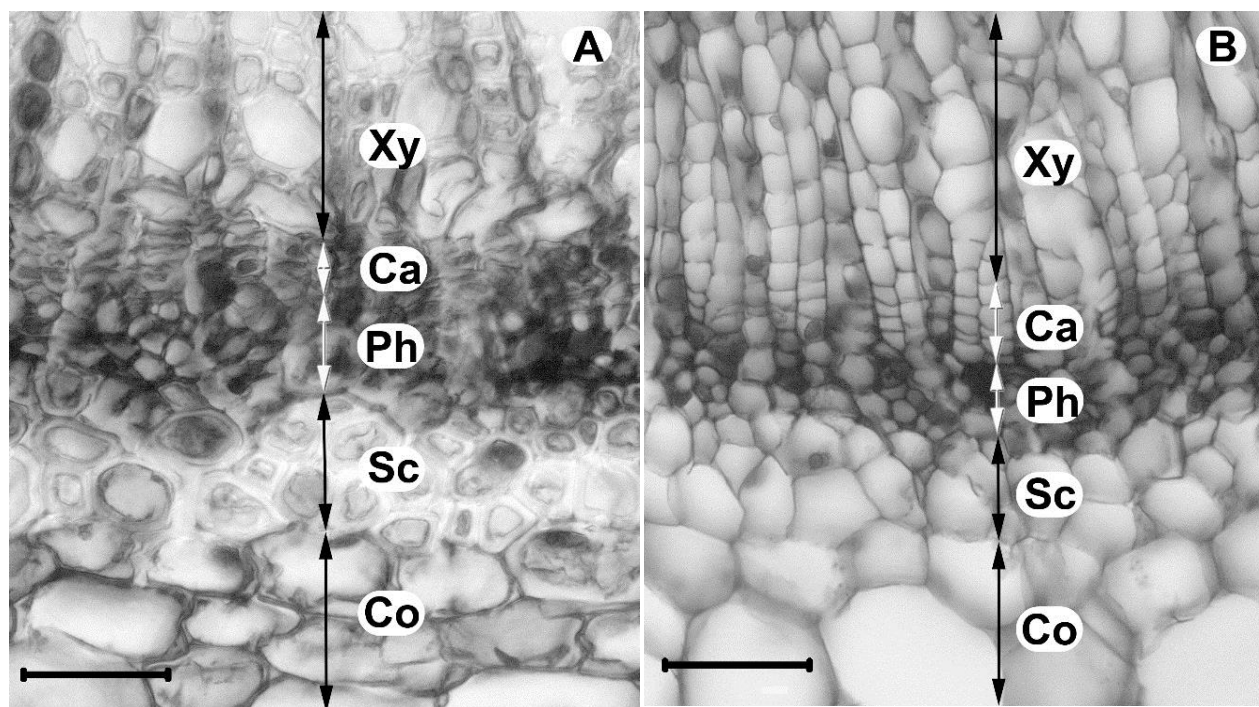
3.2.2. Dzinumu anatomiskā uzbūve spraudeņu sagatavošanas dienā

Viengadīgs vasarzaļo rododendru dzinums sastāvēja no epidermas, mizas, sklerenhīmas, lūksnes, kambija, sekundārās koksnes, primārās koksnes un serdes. Visām pētītajām šķirnēm (‘Skaidrīte’, ‘Ausma’, ‘Vija’) etioloētajiem dzinumiem bija būtiski mazāks koksnes un lielāks

mizas biezums (3. 6. attēls), kā arī mazāks sklerenhīmas šūnapvalku biezums un to lignifikācija (3.7. attēls), salīdzinot ar kontroles variantu. Etiolētajiem dzinumiem, salīdzinot ar kontroles variantu, bija biežāks kambija slānis. Savukārt „ēnas” variantam tikai šķirņu ‘Ausma’ un ‘Vija’ dzinumiem koksnes biezums bija būtiski mazāks nekā kontrolei.



3.6. attēls. Mātes auga noēnojuma ietekme uz dzinuma attīstību vasarzaļo rododendru šķirnēm. Attēlotas vidējās vērtības un standartklūdas (n = 6). *, **, *** atšķirības būtiskas starp kontroli un “ēnas” vai “etiolēto” variantu attiecīgi, ja $P \leq 0.05$, $P \leq 0.01$, $P \leq 0.001$.



3.7. attēls. Vasarzaļā rododendra šķirnes ‘Ausma’ viengadīga dzinuma anatomiskās uzbūve: A – kontroles variants; B – „etiolētais” variants. Xy – koksne, Ca – kambijs, Ph – lūksne, Sc – sklerenhīma, Co – miza. Nogrieznis atbilst 40 μm.

3.2.3. Cietes koncentrācija dzinumos spraužu sagatavošanas dienā

Pirms spraužu noņemšanas katra varianta dzinumos – potenciālo spraužu lapās un pamatnēs – noteica cietes koncentrāciju (3.1. tabula). Visām šķirnēm visaugstākā cietes

3.1. tabula. Cietes koncentrācija vasarzaļo rododendru dzinumos spraužu sagatavošanas dienā

Cietes koncentr. (%)	‘Skaidrīte’			‘Ausma’			‘Vija’		
	KONTR.	ĒNA	ETIOL.	KONTR.	ĒNA	ETIOL.	KONTR.	ĒNA	ETIOL.
Lapās	7.28 ^{a*}	5.01 ^{ab}	2.80 ^b	6.8 ^a	4.83 ^{ab}	3.32 ^b	7.11 ^a	4.70 ^{ab}	3.05 ^b
Pamatnēs	3.54 ^a	2.06 ^b	1.77 ^b	3.32 ^a	2.24 ^b	1.54 ^b	3.25 ^a	2.17 ^b	1.73 ^b

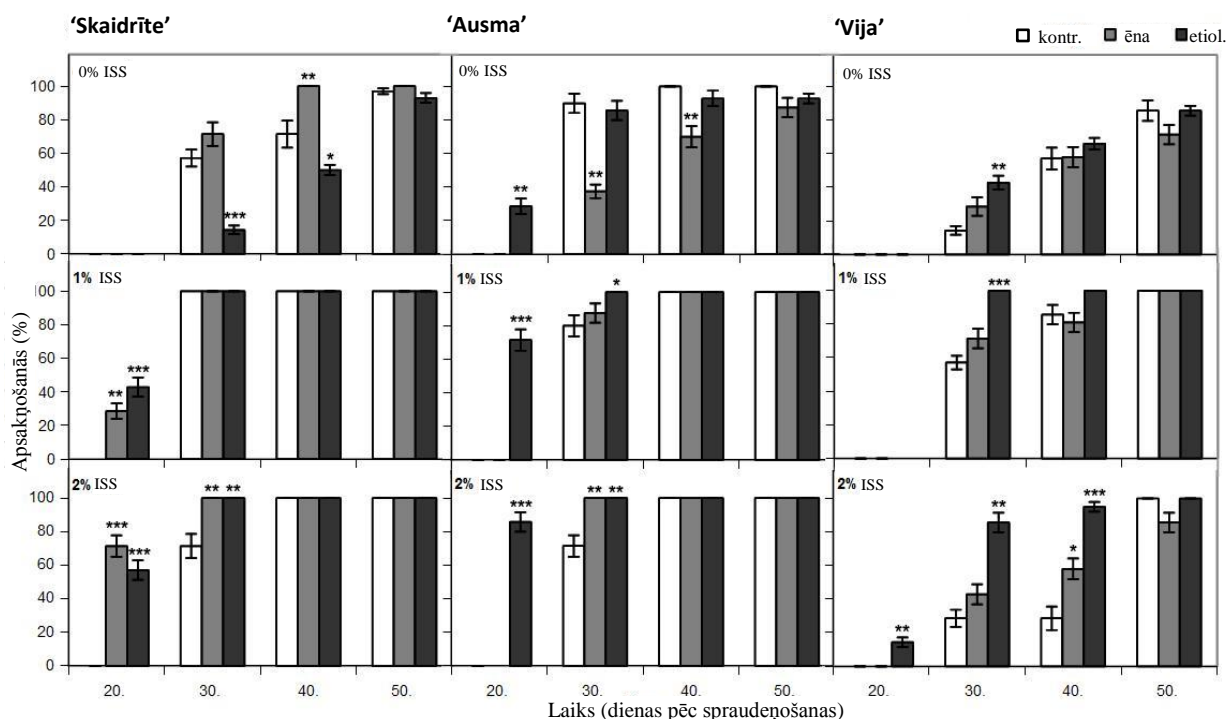
* Atšķirīgi burti norāda uz būtiskām atšķirībām starp apgaismojuma variantiem vienas šķirnes robežās (n = 3), P ≤ 0.05.

koncentrācija lapās bija kontroles varianta dzinumiem, bet „etioloģiskajam” variantam tā bija būtiski mazāka. Savukārt „ēnas” variants ieņēma starpstāvokli. Potenciālo spraužu pamatnēs būtiski augstāka cietes koncentrācija bija kontroles variantiem, kamēr „ēnas” un „etioloģiskajiem” variantiem cietes koncentrācija būtiski neatšķīrās.

3.2.4. Spraužu apsākšanās un sakņu attīstības vērtējums

Spraužu attīstību vispirms novērtēja periodā no spraužu noņemšanas līdz tie sasniedza maksimālos apsākšanās rādītājus – tas ir pirmās 50 dienas (atbilst periodam apmēram līdz augusta beigām). Šajā laikā gan noēnojuma līmenis, kādā bija attīstījušies mātes augi, gan spraužu apstrāde ar augsni būtiski ietekmēja spraužu rizoģenēzes procesu (P ≤ 0.05). Par to liecināja gan apsākšanās procentuālais vērtējums (3.8.attēls), gan sakņu skaits (3.2. tabula), gan sakņu masas pieaugums (3.9. attēls).

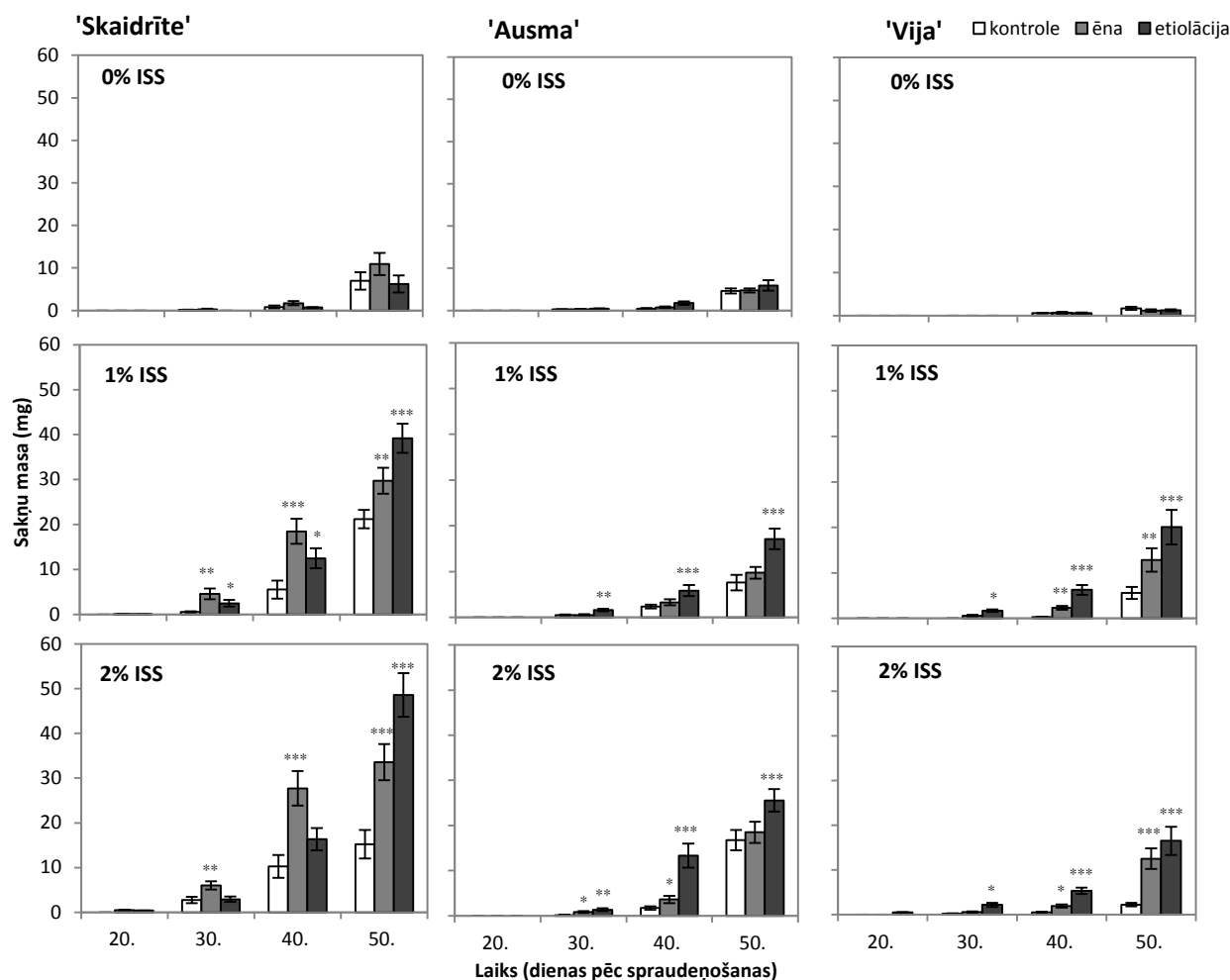
Lai gan visiem kontroles spraužu variantiem pirmos apsākšanos spraužus konstatēja 30. dienā pēc spraužu noņemšanas, tomēr to attīstība un eksogēnā augsnes izmantošanas ietekme bija genotipu specifiska. Adventīvo sakņu attīstības pirmajā posmā (līdz 40–50 dienām pēc spraužu noņemšanas atkarībā no šķirnes) šķirnes ‘Skaidrīte’ spraužiem 1% un 2% ISS izmantošana veicināja straujāku apsākšanos, salīdzinot ar 0% ISS varianta spraužiem. Savukārt šķirnes ‘Vija’ spraužiem 1% ISS izmantošana veicināja, bet 2% ISS jau kavēja apsākšanās procesu. Šķirnei ‘Ausma’ visstraujāk apsākējās tieši 0% ISS varianta sprauži, kamēr ISS izmantošana jau kavēja apsākšanās procesu (30. diena) un izteiktāk tas bija redzams tieši izmantojot 2% ISS.



3.8. attēls. Vasarzaļo rododendru apsakņošanas (procentuālais iznākums). Attēloti vidējie aritmētiskie rādītāji un standartklūda ($n = 3$). *, **, *** atšķirības būtiskas starp kontroli un “ēnas” vai “etiolo” variantu attiecīgi, ja $P \leq 0.05$, $P \leq 0.01$, $P \leq 0.001$.

Noņojuma ietekme (varianti bez augsnes apstrādes) uz apsakņošanas bija genotipu specifiska. Šķirnei ‘Ausma’ jau 20. dienā pēc sprauņošanas tieši „etiolo” variantā konstatēja pirmos apsakņotos sprauņus, tomēr turpmāk (30., 40. diena) „etiolo” un kontroles sprauņiem bija līdzīgi rezultāti, kamēr „ēnas” varianta sprauņi šajā periodā apsakņojās būtiski lēnāk. Savukārt šķirnēm ‘Skaidrīte’ un ‘Vija’ pirmos apsakņotos sprauņus konstatēja 30. dienā pēc sprauņošanas. Arī šķirnei ‘Vija’ 30. dienā visvairāk apsakņojušos sprauņu bija tieši „etiolo” variantam, bet vismazāk – kontrolei, tomēr jau 40. dienā atšķirības starp visiem apgaismojuma variantiem bija nebūtiskas. Savukārt šķirnes ‘Skaidrīte’ sprauņiem labākus apsakņošanas rezultātus uzrādīja „ēnas” variants, kamēr „etiolo” sprauņi apsakņojās vislēnāk, salīdzinot ar abiem pārējiem apgaismojuma variantiem, un šīs atšķirības saglabājās, novērtējot sprauņus arī 40. dienā. Tomēr visām pārbaudītajām šķirnēm jau 50. dienā pēc sprauņošanas nevarēja konstatēt būtiskas atšķirības starp variantiem attiecībā uz apsakņoto sprauņu skaitu.

Vērtējot kopumā, tieši mātes augu etioloģija kombinācijā ar eksogēno augsni veicināja straujāku apsakņoto sprauņu skaita pieaugumu. Eksogēnā augsne (1% un 2% ISS) izmantošanas gadījumā pirmos apsakņotos sprauņus „etiolo” sprauņiem visām šķirnēm konstatēja jau 20. dienā pēc sprauņošanas (izņēmums bija šķirnes ‘Vija’ sprauņi, kuriem 20. dienā pirmās adventīvās saknes izdevās konstatēt, tikai izmantojot 2% ISS). Šo



3.9. attēls. Sakņu masas pieaugums vasarzaļo rododendru spraudņos. Attēloti vidējie aritmētiskie rādītāji un standartkļūdas ($n = 3$). *, **, *** atšķirības būtiskas starp kontroli un „ēnas” vai „etioloģo” variantu attiecīgi, ja $P \leq 0.05$, $P \leq 0.01$, $P \leq 0.001$.

etioloģijas un auksīna sinerģismu varēja novērot arī turpmākajā periodā, līdz bija sasniegts maksimālais apsakņoto spraudņu skaits (3.8. attēls). Tomēr šķirnes ‘Vija’ spraudņiem 2% ISS gadījumā 30. un 40. dienā jau varēja konstatēt eksogēnā auksīna kavējošo ietekmi uz rizoģenēzes procesu visu apgaismojuma variantu spraudņiem. Savukārt, salīdzinot ar kontroli, „ēnas” variants kopā ar ISS veicināja straujāku apsakņoto spraudņu skaita pieaugumu tikai šķirnes ‘Skaidrīte’ spraudņiem, kuriem pirmos apsakņotos spraudņus arī konstatēja jau 20. dienā. Tomēr jau 50. dienā pēc spraudņošanas visām šķirnēm apsakņoto spraudņu skaits būtiski neatšķīrās starp dažādiem mātes augu apgaismojuma un ISS variantiem.

Vērtējot kopumā eksogēnā auksīna ISS izmantošana visām šķirnēm pozitīvi ietekmēja sakņu skaitu, kas attīstījās vienam spraudnim (izņēmums šķirnes ‘Vija’ ar 2% ISS apstrādātie kontroles spraudņi). Tomēr ja vērtēja mātes augu noēnojuma ietekmi, tad tikai „etioloģijas” variants kombinācijā ar 2% ISS būtiski palielināja sakņu skaitu šķirņu ‘Ausma’ un ‘Vija’ spraudņiem (3.3. tabula).

Sakņu masas pieaugums pirmajās 50 dienās pēc spraudēnošanas atspoguļoja gan ISS, gan mātes auga noēnojuma ietekmi uz rizoģenēzes procesu (3.9. attēls). Visvājāk saknes attīstījās to variantu spraudēniem, kuri nebija apstrādāti ar augsni, neatkarīgi no apgaismojuma. Kontroles spraudēniem 1% ISS izmantošana veicināja straujāku sakņu masas pieaugumu visām pārbaudītajām šķirnēm, kamēr 2% ISS jau kavēja sakņu sistēmas attīstību šķirņu ‘Skaidrīte’ un ‘Vija’ spraudēniem.

Atkarībā no genotipa eksogēnā augsni izmantošana pozitīvi ietekmēja sakņu masas pieaugumu gan „ēnas”, gan „etioloģiskajiem” spraudēniem. Tomēr vislabākie rezultāti bija „etioloģiskajiem” spraudēniem, kas apstrādāti ar 2% ISS, izņemot (i) šķirnes ‘Vija’ spraudēnus, kur 2% ISS kavējošā ietekme uz rizoģenēzi atspoguļojās arī sakņu masas lēnākā pieaugumā (0.–50. diena); (ii) šķirnes ‘Skaidrīte’ spraudēnus (1% un 2% ISS variantos), kuriem 30. un 40. dienā būtiski lielāka sakņu masa bija „ēnas” spraudēniem, salīdzinot ar abiem pārējiem apgaismojuma variantiem, tomēr jau 50. dienā „etioloģiskajiem” spraudēniem sakņu masa būtiski pārsniedza „ēnas” varianta rādītājus.

3.2.5. Spraudēnu attīstības vērtējums veģetācijas sezonas beigās

Novembrī – veģetācijas sezonas beigās – kad spraudēni bija jau nometuši lapas, novērtēja sakņu masu, cietes koncentrāciju saknēs un stumbra pamatnēs, kā arī jauno dzinumumu attīstību (3.2., 3.3. tabula). Sakņu masa visu variantu spraudēniem septembrī un oktobrī bija būtiski pieaugusi, tā ievērojami variēja gan atkarībā no apstrādes variantiem un genotipiem. Ļoti intensīvi sakņu sistēma bija attīstījusies tieši 0% ISS variantu spraudēniem – tiem sakņu masa atkarībā no varianta bija pieaugusi no 8.6 līdz 65 reizēm, kamēr 1% un 2% ISS variantiem sakņu masa bija pieaugusi attiecīgi tikai no 5 līdz 11 un no 3 līdz 9 reizēm.

Veģetācijas sezonas beigās bija redzams, ka ISS izmantošana neietekmēja sakņu masu šķirnes ‘Ausma’ spraudēniem – ne kontroles, ne abiem noēnojuma variantiem. Savukārt šķirnes ‘Skaidrīte’ spraudēniem gan kontroles, gan abiem noēnojuma variantiem 1% ISS izmantošana bija veicinājusi, bet 2% ISS – kavējusi, sakņu sistēmas attīstību, salīdzinot ar 0% ISS variantu spraudēniem. Līdzīgi šķirnes ‘Vija’ kontroles un „etioloģiskajiem” spraudēniem 1% ISS veicināja, bet 2% ISS kavēja sakņu sistēmas attīstību, kamēr „ēnas” varianta spraudēniem šo 2% ISS kavējošo ietekmi nekonstatēja. Tomēr saskaņā ar dispersijas analīzes rezultātiem, veģetācijas sezonas beigās vērtējot visas šķirnes kopumā, ne mātes augu priekšapstrāde, ne apstrāde ar ISS vairs būtiski neietekmēja sakņu masu dažādiem spraudēnu variantiem ($P \leq 0.05$).

Rezultāti, vērtējot cietes koncentrāciju gan spraudēnu pamatnēs, gan saknēs, bija ļoti dažādi un nevarēja konstatēt noteiktas sakarības, tomēr dispersijas analīze parādīja, ka gan

3.2. tabula. Mātes augu noēnojuma un ISS izmantošanas ietekme uz vasarzaļo rododendru spraudēnu attīstību un pārziemošanu. Sakņu sistēma, cietes koncentrācija spraudēnos un jauno dzinumumu attīstība vērtēta veģetācijas sezonas beigās – novembrī; pārziemošana vērtēta nākamā gada pavasarī – 29. aprīlī (n = 3)

Varianti Parametri	Spraudēnu apstrāde ar augsni								
	0% ISS			1 % ISS			2 % ISS		
	Mātes augu noēnojums								
	KONTR.	ĒNA	ETIOL.	KONTR.	ĒNA	ETIOL.	KONTR.	ĒNA	ETIOL.
'SKAIDRĪTE'									
Sakņu skaits* (gab.)	4.8 ^{a**}	5.4 ^a	5.0 ^a	18.6 ^a	29.7 ^a	25.0 ^a	30.0 ^a	35.0 ^a	25.0 ^a
Sakņu masa* (mg)	106.5 ^a	93.8 ^a	119.8 ^a	190.0 ^a	160.6 ^a	170.8 ^a	133.8 ^a	127.6 ^a	142.4 ^a
Spraud. ar jaunajiem dzinumiem (%)	0.0 ^a	0.0 ^a	0.0 ^a	0.0 ^a	0.0 ^a	0.0 ^a	0.0 ^a	0.0 ^a	0.0 ^a
Cietes koncentr. (%):									
spraud. pamatnēs	6.4 ^a	5.6 ^a	6.9 ^a	4.4 ^a	3.5 ^a	3.6 ^a	6.3 ^a	4.3 ^b	4.2 ^b
saknēs	1.1 ^a	3.6 ^b	1.5 ^a	2.4 ^a	3.7 ^b	4.5 ^b	4.8 ^a	3.7 ^a	4.4 ^a
Pārziemošana (%)	81.6 ^a	73.4 ^a	93.3 ^b	66.1 ^a	79.4 ^a	86.0 ^{ab}	65.1 ^a	66.5 ^a	83.6 ^{ab}
'AUSMA'									
Sakņu skaits* (gab.)	6.4 ^a	3.0 ^a	5.0 ^a	13.4 ^a	10.0 ^a	22.4 ^b	17.7 ^{ab}	10.9 ^a	24.3 ^b
Sakņu masa* (mg)	87.9 ^a	94.9 ^a	67.4 ^a	85.0 ^a	92.2 ^a	71.6 ^a	83.9 ^a	82.1 ^a	94.1 ^a
Spraud. ar jaunajiem dzinumiem (%)	0.0 ^a	0.0 ^a	0.0 ^a	0.0 ^a	0.0 ^a	6.7 ^b	0.0 ^a	0.0 ^a	5.1 ^b
Cietes koncentr. (%):									
spraud. pamatnēs	9.1 ^{ab}	6.6 ^a	11.7 ^b	7.5 ^{ab}	6.4 ^a	9.1 ^b	9.9 ^a	6.5 ^b	7.0 ^b
saknēs	6.1 ^a	1.6 ^b	1.3 ^b	6.2 ^a	3.9 ^b	4.3 ^{ab}	5.0 ^a	5.2 ^a	4.1 ^b
Pārziemošana (%)	100.0 ^a	100.0 ^a	100.0 ^a	100.0 ^a	100.0 ^a	100.0 ^a	100.0 ^a	100.0 ^a	100.0 ^a
'VIJA'									
Sakņu skaits* (gab.)	3.5 ^a	2.5 ^a	1.3 ^a	9.1 ^{ab}	3.0 ^b	10.6 ^a	4.0 ^a	7.0 ^a	20.0 ^b
Sakņu masa* (mg)	88.1 ^a	42.1 ^b	78.3 ^{ab}	123.2 ^a	61.3 ^b	122.6 ^a	99.9 ^a	80.7 ^a	87.8 ^a
Spraud. ar jaunajiem dzinumiem (%)	0.0 ^a	0.0 ^a	0.0 ^a	0.0 ^a	0.0 ^a	3.5 ^{ab}	0.0 ^a	0.0 ^a	1.5 ^a
Cietes koncentr. (%):									
spraud. pamatnēs	7.3 ^a	7.6 ^a	10.0 ^a	4.1 ^a	7.2 ^a	5.0 ^a	6.5 ^a	5.3 ^a	7.0 ^a
saknēs	6.1 ^a	4.2 ^a	1.3 ^b	3.9 ^a	2.6 ^a	4.3 ^a	5.0 ^a	2.0 ^b	4.1 ^a
Pārziemošana (%)	96.5 ^a	98.2 ^a	100.0 ^a	91.5 ^a	100.0 ^a	100.0 ^a	86.8 ^a	96.4 ^a	97.6 ^a

* rēķināts attiecībā uz vienu spraudeni;

** atšķirīgi burti norāda uz būtiskām atšķirībām starp apgaismojuma variantiem viena ISS apstrādes varianta ietvaros, $P \leq 0.05$.

3.3. tabula. Dispersijas analīze (ANOVA) mātes augu noēnojuma un ISS izmantošanas ietekmes novērtējumam uz vasarzaļo rododendru spraudeņu attīstību un pārziemošanu

Parametri Varianti	bp	Sakņu skaits	Sakņu masa	Jauno dzinumu attīstība	Ciete		Pārziemošana
					spraudeņu pamatnēs	saknēs	
'SKAIDRĪTE'							
Noēnojums	2	NB	NB	–	**	*	**
ISS	2	***	**	–	***	***	NB
Noēnoj. × ISS	4	*	NB	–	NB	**	NB
'AUSMA'							
Noēnojums	2	*	NB	***	***	***	NB
ISS	2	*	NB	*	**	***	NB
Noēnoj. × ISS	4	NB	NB	**	**	***	NB
'VIJA'							
Noēnojums	2	*	*	***	NB	*	NB
ISS	2	*	NB	*	NB	*	NB
Noēnoj. × ISS	4	NB	NB	**	NB	NB	NB

NB, *, **, *** – ietekme nebūtiska vai būtiska attiecīgi, ja $P \leq 0.05$, 0.01 un 0.001 .

mātes augu priekšapstrāde, gan ISS būtiski ietekmēja cietes koncentrāciju šķirnēm 'Skaidrīte' (izņēmums bija starpietekme starp noēnojuma variantu un ISS izmantošanu spraudeņa pamatnēs) un 'Ausma' (3.2., 3.3. tabula).

Vērtējot kopā visām šķirnēm varēja konstatēt negatīvu korelāciju starp cietes koncentrāciju spraudeņu stumbra pamatnēs un sakņu masu gan kontroles ($R = -0.75$, $P \leq 0.05$), gan „ēnas” ($R = -0.88$, $P \leq 0.05$), gan „etirolētajiem” variantiem ($R = -0.87$, $P \leq 0.05$). Nosakot varbūtējo korelāciju starp spraudeņu sakņu masu un cietes koncentrāciju tajās, iegūtie rezultāti bija pretrunīgi (nav parādīti), bet, vērtējot kopumā, starp šiem parametriem nebija būtiskas likumsakarības nevienā no mātes augu noēnojuma variantiem ($P \leq 0.05$).

Jauno dzinumu attīstību rudens periodā varēja novērot tikai šķirņu 'Ausma' un 'Vija' nelielam skaitam etioloģēto spraudeņu, kuri bija apstrādāti ar ISS (3.2., 3.3. tabula). Tomēr, vērtējot visas šķirnes kopumā, ne mātes augu priekšapstrāde, ne ISS izmantošana būtiski neietekmēja jauno dzinumu attīstību ($P \leq 0.05$).

3.2.6. Spraudeņu pārziemošanas novērtējums

Pavasārī, novērtējot izdzīvojušo spraudeņu skaitu, rezultāti parādīja, ka atšķirības ziemošanas apstākļos (siltumnīcā bez papildus apsildīšanas vai nodrošinot temperatūru 4 ± 2 °C) nebija būtiski ietekmējušas pārziemojušo spraudeņu skaitu, un tabulā ir parādīti apkopotu abu variantu rezultāti (3.2., 3.3. tabula).

Šķirnes 'Ausma' visu variantu spraudeņi neatkarīgi no mātes augu vai spraudeņu

apstrādes pārziemoja 100%. Līdzīgi arī starp šķirnes 'Vija' spraudeņu variantiem šeit nebija būtisku atšķirību, un tie pārziemoja no 87 līdz 100%. Tomēr mātes augu etioloģija bija uzlabojusi pārziemošanas rezultātus šķirnes 'Skaidrīte' spraudeņiem. Rezultāti parādīja, ka nepastāv saistība starp cietes koncentrāciju spraudeņos (spraudeņu pamatnēs un saknēs) un to pārziemošanas potenciālu. Tomēr varēja konstatēt negatīvu korelāciju starp spraudeņu pārziemošanas rezultātiem un spraudeņu sakņu masu ($R = -0.71$; $P \leq 0.05$).

3.3. Mātes augu steidzināšanas un eksogēnā augsnes ietekme uz spraudeņu attīstību, cietes koncentrāciju tajos un pārziemošanu (III EKSPERIMENTS)

3.3.1. Spraudeņu apsākšanās

Ekspimenta rezultāti parādīja, ka gan augu genotips, gan mātes augu steidzināšana, gan spraudeņu apstrāde ar ISS ietekmēja spraudeņu apsākšanās rādītājus, kā arī to tālāko attīstību.

III A EKSPERIMENTS. Pēc sava potenciāla veidot adventīvās saknes pārbaudītos genotipus varēja iedalīt vairākās grupās: (i) grūti apsākjamie – *R. calendulaceum* var. *croceum*, *R. camtschaticum*; (ii) vidēji grūti apsākjamie – 'Liene', 'Pasaciņa', 'Skaidrīte'; (iii) viegli apsākjamie – 'Alīna', 'Indra', 'Madame Debene', 'Uguns' (pēc LSD metodes, $P \leq 0.05$) (3.4., 3.5. tabula). Eksogēnā augsne izmantošana būtiski veicināja apsākšanos *R. calendulaceum* var. *croceum*, *R. camtschaticum*, un šķirnes 'Skaidrīte' kontroles spraudeņiem. Pārējām šajā eksperimentā pārbaudītajām šķirnēm eksogēnā augsne izmantošanas ietekme uz kontroles spraudeņu rizoģenēzi bija mazāk izteikta.

Mātes augu steidzināšanas ietekme uz spraudeņu apsākšanos būtiski atšķīrās starp genotipiem (3.4., 3.5. tabula). Neatkarīgi no apstrādes ar ISS, steidzināšana būtiski uzlaboja rizoģenēzes potenciālu 1) grūti apsākjamiem genotipiem – *R. calendulaceum* var. *croceum*, *R. camtschaticum* spraudeņiem, kuriem apsākšanās procentuālais iznākums spraudeņiem pieauga attiecīgi no 1.5 līdz 72.6% (48 reizes) un no 3.3 līdz 48.5% (15 reizes); 2) vidēji grūti apsākjamiem genotipiem – šķirņu 'Liene', 'Pasaciņa' un 'Skaidrīte' spraudeņiem (izņēmums bija šķirnes 'Skaidrīte' ar 2% ISS apstrādātie spraudeņi), kuriem apsākto spraudeņu daudzums pieauga no 1.3 līdz 1.7 reizēm, piemēram, šķirnei 'Pasaciņa' – no 54.4 līdz 94.5%. Savukārt steidzināšana neietekmēja apsākšanās gala rezultātus viegli apsākjamu genotipu 'Alīna', 'Indra', 'Madame Debene', 'Uguns' spraudeņiem – tām gan kontroles, gan steidzinātajiem spraudeņiem bija augsts apsākto spraudeņu procentuālais iznākums: kontroles spraudeņiem no 81.7 līdz 98.4% un steidzinātajiem no 85.0 līdz 94.6%.

3.4. tabula. III A EKSPERIMENTS. Mātes augu steidzināšanas un ISS ietekme uz vasarzaļo rododendru apsakņošanas un pārziemošanu. Attēlotas vidējās vērtības, apkopojot divu gadu rezultātus un standartklūdas (n = 2)

Genotipi	Parametri	Spraudņu apstrāde ar ISS (%)	Apsakņošanās (%)		Pārziemošana (%)	
			kontroles spraudņi	steidzinātie spraudņi	kontroles spraudņi	steidzinātie spraudņi
'Alīna'		0	90.6 ± 4.7	91.3 ± 4.4	80.8 ± 3.9	95.1 ± 1.8 *
		1	89.1 ± 5.2	98.4 ± 0.4	88.9 ± 4.0	99.1 ± 0.1 *
		2	92.6 ± 4.0	96.6 ± 1.3	86.0 ± 4.3	100.0 ± 0 *
'Madame Debene'		0	81.7 ± 5.1	85.0 ± 3.8	81.3 ± 4.0	94.2 ± 1.8*
		1	88.2 ± 4.8	92.6 ± 3.3	83.4 ± 4.9	95.7 ± 1.1*
		2	93.5 ± 3.8	98.8 ± 0.4	90.9 ± 5.5	98.4 ± 0.9
'Indra'		0	98.4 ± 0.5	94.6 ± 2.3	64.8 ± 4.6	98.4 ± 0.4*
		1	92.0 ± 2.3	97.5 ± 1.5	69.9 ± 3.8	99.3 ± 0.1*
		2	98.1 ± 0.7	98.7 ± 0.4	74.9 ± 3.4	100.0 ± 0 *
'Liene'		0	53.6 ± 5.2	88.2 ± 3.8 *	50.0 ± 4.3	92.7 ± 1.8*
		1	59.0 ± 4.9	95.0 ± 1.8 *	54.9 ± 3.9	100.0 ± 0 *
		2	64.1 ± 5.3	97.3 ± 1.1 *	60.5 ± 3.6	100.0 ± 0 *
'Pasaciņa'		0	54.4 ± 5.3	94.5 ± 2.4 *	1.0 ± 0.1	94.3 ± 2.6*
		1	51.6 ± 4.8	98.9 ± 0.4 *	2.7 ± 0.1	100.0 ± 0 *
		2	59.3 ± 4.1	95.1 ± 1.8 *	9.7 ± 0.6	99.2 ± 0.1*
'Skaidrīte'		0	62.0 ± 5.4	92.3 ± 2.3*	70.4 ± 4.6	89.1 ± 3.2*
		1	78.4 ± 4.6	98.4 ± 0.4*	73.2 ± 3.3	88.8 ± 3.0*
		2	90.5 ± 3.9	96.9 ± 1.6	79.9 ± 4.0	91.2 ± 2.5*
'Uguns'		0	88.9 ± 4.0	91.2 ± 3.7	91.1 ± 2.3	94.9 ± 1.6
		1	96.3 ± 1.7	96.2 ± 1.7	96.5 ± 1.6	99.1 ± 0.1
		2	91.3 ± 4.0	98.3 ± 0.6	96.5 ± 1.4	100.0 ± 0 *
<i>R. calendulaceum</i> var. <i>croceum</i>		0	1.5 ± 0.4	72.6 ± 4.6 *	0.0 ± 0.0	94.3 ± 1.6*
		1	6.4 ± 0.9	81.7 ± 4.0*	9.3 ± 0.7	95.8 ± 1.1*
		2	9.6 ± 1.6	87.4 ± 3.9*	10.4 ± 0.9	94.0 ± 0.7*
<i>R. camtschaticum</i>		0	3.3 ± 0.4	48.4 ± 3.9 *	0.0 ± 0.0	71.2 ± 2.5*
		1	13.4 ± 1.8	64.6 ± 3.5*	0.0 ± 0.0	78.7 ± 1.8*
		2	21.0 ± 3.3	76.0 ± 4.3*	3.2 ± 0.4	81.0 ± 2.6*

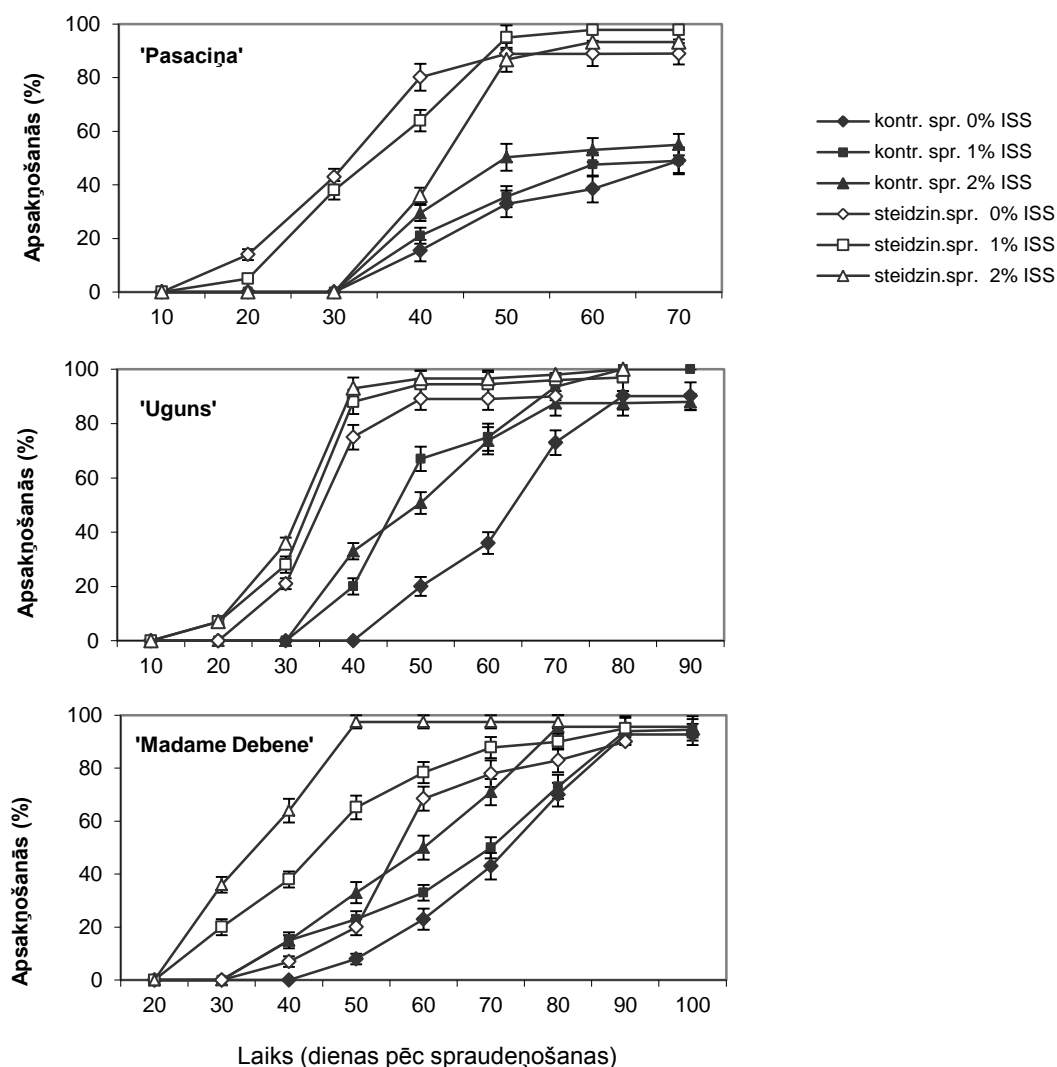
* Atšķirības ir būtiskas starp kontroles un steidzinātajiem spraudņiem, $P \leq 0.05$.

3.5. tabula. III A EKSPERIMENTS. Dispersijas analīze (ANOVA) mātes augu steidzināšanas un pārziemošanas novērtējumam dažādiem vasarzaļo rododendru genotipiem; apkopoti divu gadu rezultāti

Parametri	Mātes augu steidzināšana	Spraud. apstrāde ar ISS	Genotips	ISS × Steidzin.	ISS × Genot.	Steidzin. × Genot.	ISS × Steidzin. × Genot.
bp	1	2	8	2	16	8	16
Apsakņošanās	****	****	****	**	***	****	*
Pārziemošana	****	NB	****	NB	NB	****	NB

NB, *, **, ***, **** – ietekme nebūtiska vai būtiska attiecīgi, ja $P \leq 0.05, 0.01, 0.001$ un 0.0001 .

III B EKSPERIMENTS. Visām eksperimentā pārbaudītajām šķirnēm ('Pasaciņa', 'Uguns' un 'Madame Debene') tikai eksogēnā auksīna ISS izmantošana (kontroles sprauņiem) veicināja straujāku rizoģenēzes procesu (3.10. attēls). Savukārt mātes augu steidzināšana



3.10. attēls. III B EKSPERIMENTS. Mātes augu steidzināšanas un ISS ietekme uz vasarzaļo rododendru šķirņu 'Pasaciņa', 'Uguns', 'Madame Debene' sprauņu apsakņošanās gaitu.

Attēlotas vidējās vērtības un standartklūdas ($n = 3$).

būtiski saīsināja apsākņošanās periodu, neatkarīgi no apstrādes ar ISS. Tomēr gan kontroles, gan steidzinātajiem spraudņiem apsākņošanās gaitā bija novērojamas arī atšķirības starp genotipiem saistībā ar ISS izmantošanu. Pirmos apsākņotos spraudņus no āra apstākļos augušiem mātes augiem (kontroles spraudņi), varēja konstatēt no 40. līdz 50. dienai pēc spraudņošanas atkarībā no genotipa, kamēr steidzinātajiem spraudņiem jau no 20. līdz 40. dienai. Šķirnes 'Madame Debene' kontroles spraudņiem ISS izmantošana veicināja straujāku rizoģenēzes procesu un 2% ISS izmantošana deva būtiski labākus rezultātus, salīdzinot ar 0% ISS varianta spraudņiem. Arī šīs šķirnes steidzinātajiem spraudņiem ISS izmantošana deva papildus efektu, veicinot straujāku adventīvo sakņu veidošanos un, izmantojot 2% ISS, ieguva vislabākos rezultātus. Šķirnes 'Uguns' steidzinātajiem spraudņiem ISS izmantošana tikai nedaudz uzlaboja rizoģenēzes procesu, kamēr kontroles spraudņiem ISS izmantošana veicināja ievērojami ātrāku adventīvo sakņu veidošanos, lai gan atšķirības starp 1% un 2% ISS variantiem nebija būtiskas. Šķirnes 'Pasaciņa' steidzinātajiem spraudņiem ISS izmantošana sākumā aizkavēja adventīvo sakņu attīstību, īpaši variantam ar 2% ISS, tomēr tas negatīvi neietekmēja tālāko sakņu sistēmas attīstību (3.6. tabula). Savukārt šīs šķirnes kontroles spraudņiem tikai 2% ISS izmantošana veicināja straujāku adventīvo sakņu attīstību, kamēr 0% un 1% ISS variantu spraudņu apsākņošanās gaita bija līdzīga.

3.3.2. Spraudņu attīstības vērtējums veģetācijas sezonas beigās

III B EKSPERIMENTS. Veģetācijas sezonas beigās lapu dzeltēšanu vispirms varēja konstatēt spraudņu variantiem ar visvājāk attīstītajām saknēm. Jau septembra sākumā pirmajiem lapas sāka dzeltēt kontroles varianta spraudņiem: šķirnes 'Pasaciņa' spraudņiem neatkarīgi no apstrādes ar ISS, kā arī šķirņu 'Uguns' un 'Madame Debene' 0% ISS variantu spraudņiem. Savukārt visu variantu steidzinātajiem spraudņiem lapu dzeltēšana sākās tikai oktobra otrajā pusē.

Sakņu sistēmas attīstību spraudņiem būtiski bija ietekmējusi gan mātes augu steidzināšana, gan spraudņu apstrāde ar ISS, gan genotipu īpatnības (3.6., 3.7. tabula). Visu šķirņu kontroles un steidzinātajiem spraudņiem apstrāde ar ISS bija veicinājusi sakņu masas pieaugumu. Pēc noteiktajiem parametriem spilgti izpaudās šķirnes 'Pasaciņa' spraudņu atšķirība no abām pārējām šķirnēm. Šķirnes 'Pasaciņa' kontroles spraudņu saknes bija ļoti vāji attīstītas, salīdzinot ar abu pārējo šķirņu kontroles spraudņiem, tāpēc, pietrūkstot augu materiālam, 0% un 1% ISS variantu spraudņu saknēs nenoteica cietes koncentrāciju. Turpretim steidzinātajiem šķirnes 'Pasaciņa' spraudņiem gan mātes augu priekšapstrāde, gan ISS izmantošana bija veicinājusi būtisku sakņu masas pieaugumu, salīdzinot ar kontroles

3.6. tabula. III B EKSPERIMENTS. Mātes augu steidzināšanas un ISS ietekme uz spraudeņu attīstību. Attēlotas vidējās vērtības un standartklūdas (n = 3)

Parametri Genotips	Mātes augu apstrāde	Spraudeņu		Cietes koncentrācija		Spraud. ar jaunajiem dzinumiem (%)	Jauno dzin. garums (cm)
		apstrāde ar ISS (%)	Sakņu masa (mg)	spraud. pamatnēs (%)	saknēs (%)		
'Pasaciņa'	kontrole	0	3.2 ± 0.5	8.7 ± 1.2	- ^a	0	0
	steidzināšana	0	48.4 ± 6.3 *	3.0 ± 0.4 *	4.4 ± 0.5	0	0
	kontrole	1	4.3 ± 0.6	9.0 ± 1.3	- ^a	0	0
	steidzināšana	1	54.6 ± 7.4 *	5.1 ± 0.6 *	4.2 ± 0.4	1.1 ± 0.2 *	0.9 ± 0.2 *
	kontrole	2	19.4 ± 2.3	6.4 ± 0.8	5.0 ± 0.4	0	0
	steidzināšana	2	111.5 ± 9.6 *	2.8 ± 0.4 *	3.1 ± 0.2 *	5.1 ± 0.7 *	1.8 ± 0.3 *
'Uguns'	kontrole	0	20.6 ± 3.4	6.3 ± 0.7	2.5 ± 0.3	0	0
	steidzināšana	0	55.1 ± 6.1 *	3.8 ± 0.4 *	1.6 ± 0.2	0	0
	kontrole	1	60.4 ± 7.3	4.5 ± 0.4	3.8 ± 0.5	0	0
	steidzināšana	1	61.6 ± 5.7	2.6 ± 0.3 *	2.7 ± 0.3	16.2 ± 2.1 *	2.5 ± 0.3 *
	kontrole	2	70.1 ± 7.8	4.1 ± 0.5	1.8 ± 0.3	0	0
	steidzināšana	2	62.3 ± 5.3	2.1 ± 0.3 *	3.2 ± 0.3 *	20.4 ± 3.3 *	2.7 ± 0.2 *
'Madame Debene'	kontrole	0	30.0 ± 5.8	3.4 ± 0.3	5.7 ± 0.5	0	0
	steidzināšana	0	32.9 ± 3.1	2.1 ± 0.3 *	0.4 ± 0.1 *	6.7 ± 1.0 *	1.9 ± 0.3 *
	kontrole	1	32.4 ± 4.8	4.9 ± 0.6	7.3 ± 0.5	0	0
	steidzināšana	1	45.8 ± 6.2	1.9 ± 0.3 *	1.1 ± 0.2 *	12.5 ± 2.3 *	3.2 ± 0.5 *
	kontrole	2	53.3 ± 7.2	2.6 ± 0.2	3.3 ± 0.4	0	0
	steidzināšana	2	67.1 ± 7.5	1.2 ± 0.2 *	4.9 ± 0.4 *	22.0 ± 3.5 *	2.8 ± 0.4 *

*Atšķirības ir būtiskas starp kontroles un steidzinātajiem spraudeņiem, P ≤ 0.05;

^a nenoteica.

3.7. tabula. III B EKSPERIMENTS. Dispersijas analīze (ANOVA) mātes augu steidzināšanas un ISS ietekmes uz spraudeņu attīstību novērtējumam vasarzaļo rododendru šķirnēm 'Pasaciņa', 'Uguns', 'Madame Debene'

Parametri	Mātes augu steidzināšana	Spraudeņu apstrāde ar ISS	Genotips	ISS × Steidzin.	ISS × Genot.	Steidzin. × Genot.	ISS × Steidzin. × Genot.
bp	1	2	2	2	4	2	4
Sakņu masa	****	****	*	**	**	****	****
Ciete saknēs	*	****	*	NB	****	****	****
Ciete spraud. pamatnēs	****	****	***	NB	***	**	**
Spraud. ar jaun. dzin.	****	***	****	***	NB	****	NB
Jauno dzinumu garums	****	**	**	**	NB	**	NB

NB,*,**,***,**** – ietekme nebūtiska vai būtiska attiecīgi, ja P ≤ 0.05, 0.01, 0.001 un 0.0001.

spraudeņiem. Turklāt ar 2% ISS apstrādātie šķirnes ‘Pasaciņa’ steidzinātie spraudeņi uzrādīja lielāko sakņu masu, salīdzinot ar visu variantu spraudeņiem. Savukārt, novērtējot sakņu masu, šķirnēm ‘Uguns’ un ‘Madame Debene’ starp kontroles un steidzinātajiem spraudeņiem nekonstatēja būtiskas atšķirības, vērtējot vienas ISS koncentrācijas variantu ietvaros (izņēmums – šķirnes ‘Uguns’ 0% ISS spraudeņi).

Jauno dzinumu attīstību augusta beigās un septembrī novēroja tikai daļai steidzināto spraudeņu. Šo procesu būtiski ietekmēja gan apstrāde ar augsni, gan genotips (3.6., 3.7. tabula). Eksogēnā augsna izmantošana deva ievērojamu pozitīvu efektu – procentuāli vairāk jaunie dzinumi attīstījās spraudeņiem, kurus apstrādāja ar 2% ISS, salīdzinot ar 1% ISS variantu. Savukārt bez augsna apstrādes dzinumi attīstījās tikai šķirnes ‘Madame Debene’ spraudeņiem. Starp šķirnēm pastāvēja būtiskas atšķirības attiecībā uz jauno dzinumu attīstību, šķirņu ‘Uguns’ un ‘Madame Debene’ variantiem, kas bija apstrādāti ar ISS, jaunie dzinumi attīstījās no 16 līdz 22% spraudeņu, izteikti vājāk tie bija attīstīti šķirnes ‘Pasaciņa’ spraudeņiem – tikai 1.2 un 5.1% attiecīgi 1% un 2% ISS variantiem, lai gan to sakņu sistēmas bija spēcīgi attīstītas. Steidzinātajiem spraudeņiem, rēķinot katrai šķirnei atsevišķi, konstatēja pozitīvu korelāciju starp sakņu masu un jauno dzinumu attīstību (vidēji $R = 0.90$, $P \leq 0.05$).

Veģētācijas sezonas beigās visām šķirnēm kontroles spraudeņiem cietes koncentrācija to pamatnēs bija būtiski augstāka nekā steidzinātajiem spraudeņos ($P \leq 0.01$), kā arī pastāvēja negatīva korelācija starp cietes koncentrāciju spraudeņu pamatnēs un spraudeņu sakņu masu ($R = -0.78$, $P \leq 0.05$). Lai gan arī steidzinātajiem spraudeņiem, arī iezīmējās tendence, ka zemāka cietes koncentrācija spraudeņu pamatnēs bija spraudeņiem ar lielāku sakņu masu, tomēr tikai šķirnēm ‘Uguns’ un ‘Madame Debene’ šī korelācija bija būtiska, attiecīgi $R = -0.88$ un $R = -0.91$, $P \leq 0.05$.

Savukārt cietes koncentrācija spraudeņu saknēs ievērojami variēja atkarībā no genotipa un eksperimenta varianta, tomēr iezīmējās arī vairākas likumsakarības (3.6. tabula). Viegļāk apsakņojamā šķirņu ‘Uguns’ un ‘Madame Debene’ steidzinātajiem spraudeņiem varēja konstatēt pozitīvu korelāciju starp sakņu masu un cietes koncentrāciju tajās ($R = 0.81$; $P \leq 0.01$) – jo spēcīgāk bija attīstīta sakņu sistēma, jo augstāka bija cietes koncentrācija tajās. Pretēja šī korelācija bija grūtāk apsakņojamās šķirnes ‘Pasaciņa’ steidzinātajiem spraudeņiem ($R = -0.90$; $P \leq 0.01$). Arī šķirnes ‘Madame Debene’ kontroles spraudeņiem pastāvēja negatīva sakarība starp šiem parametriem ($R = -0.83$; $P \leq 0.05$) – vājāk attīstītā sakņu sistēmā bija lielāka cietes koncentrācija, tomēr šķirņu ‘Uguns’ un ‘Pasaciņa’ kontroles spraudeņiem šādu saistību nevarēja konstatēt. Kontroles spraudeņiem, salīdzinot ar steidzinātajiem, saknēs bija arī augstāka cietes koncentrācija – izņēmumi šeit bija šķirņu ‘Uguns’ un ‘Madame Debene’ ar 2% ISS apstrādātie steidzinātie spraudeņi.

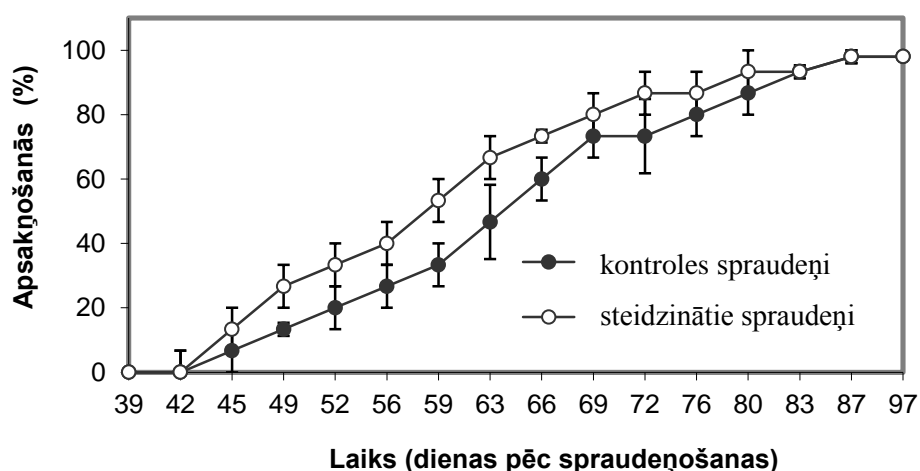
3.3.3. Spraudeņu pārziemošanas novērtējums

III A,B EKSPERIMENTS. Vērtējot kopumā, mātes augu steidzināšana būtiski pozitīvi ietekmēja spraudeņu pārziemošanu (3.4., 3.5. tabula). Tomēr visspilgtāk šī ietekme atspoguļojās tieši grūti apsakņojamo genotipu (*R. calendulaceum* var. *croceum*, *R. camtschaticum*) un vidēji grūti apsakņojamās šķirnes ‘Pasaciņa’ pārziemojušo spraudeņu skaitā. Šo genotipu steidzinātajiem spraudeņiem pārziemošanas rezultāti svārstījās atkarībā no varianta no 71.2 līdz 100%, kamēr kontroles spraudeņiem attiecīgi no 0 līdz 10.4%. Varēja konstatēt, ka pārziemoja visi spraudeņi, kuriem bija attīstījušies jaunie dzinumi. Tomēr starp cietes daudzumu saknēs vai stumbrā un pārziemošanas rādītājiem korelāciju nenovēroja.

3.4. Mātes augu steidzināšanas, papildus apgaismojuma un apsildīšanas pēcapsakņošanās periodā ietekme uz spraudeņu attīstību, ogļhidrātu koncentrācijas dinamiku tajos un pārziemošanu (IV EKSPERIMENTS)

3.4.1. Spraudeņu apsakņošanās

Šajā eksperimentā šķirnes ‘Polārsvaigzne’ spraudeņiem apsakņošanās gaitā nevarēja novērot būtisku atšķirību starp steidzināto un kontroles variantu (3.11. attēls). Abiem variantiem pirmos apsakņotos spraudeņus konstatēja tikai 45. dienā un arī maksimālo apsakņoto spraudeņu skaitu 98% noteica vienā laikā – 87. dienā. Lai gan bija novērojama tendence, ka steidzinātie spraudeņi attīstās nedaudz straujāk nekā kontrole, tomēr mātes augu steidzināšana neietekmēja ne apsakņoto spraudeņu skaitu, ne apsakņošanās procesa ātrumu.

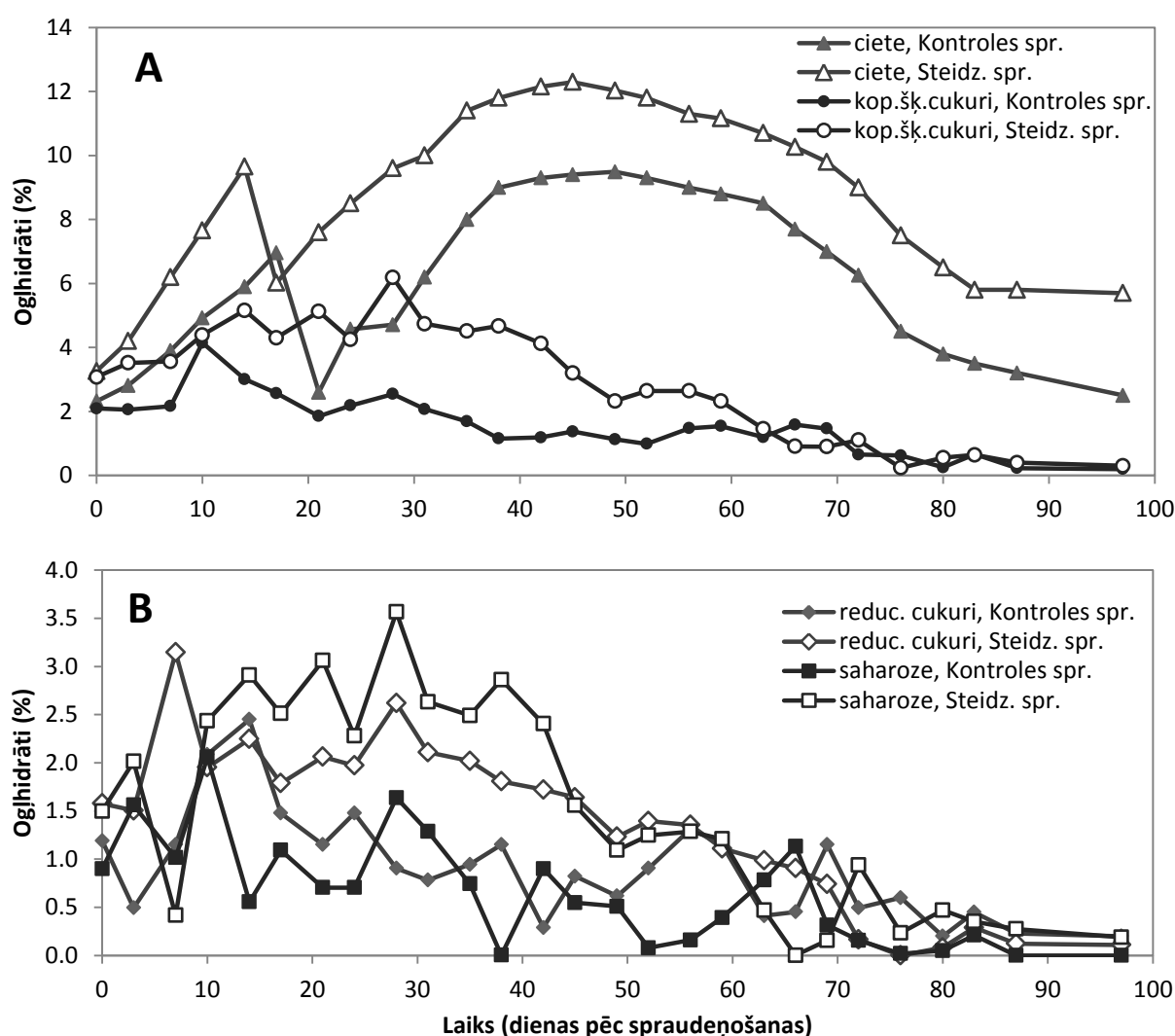


3.11. attēls. Mātes augu steidzināšanas ietekme uz vasarzaļo rododendru šķirnes ‘Polārsvaigzne’ apsakņošanos. Siltumnīcā steidzinātie spraudeņi spraudeņoti 28.05.1999; kontroles spraudeņi spraudeņoti 29.06.1999. Attēlotas vidējās vērtības un standartklūdas (n = 3).

3.4.2. Ogļhidrātu koncentrācija dinamika rizoģenēzes laikā

Apstākļi, kādos attīstījās mātes augi, ietekmēja nestrukturālo ogļhidrātu koncentrāciju auga audos. Pirms spraudņošanas ņemtajos paraugos (0. diena) iezīmējās tendence, ka visi noteiktie ogļhidrāti – reducējošie cukuri (glikoze, fruktoze), saharoze, kopīgie šķīstošie cukuri un ciete – gan lapās, gan pamatnēs bija lielākā koncentrācijā steidzinātajos spraudņos nekā kontroles spraudņos (3.12., 3.13. attēls), tomēr būtiska šī atšķirība bija tikai saharozes koncentrācijai lapās.

Kopumā abiem variantiem visā spraudņu apsākņošanās procesā ogļhidrātu koncentrācijas izmaiņās iezīmējās līdzīgas tendences gan lapās, gan spraudņu pamatnēs, tomēr varēja konstatēt arī atšķirības. Spraudņa pamatnēs jau līdz ar pirmajām dienām pēc spraudņošanas novēroja cietes uzkrāšanos (3.12. attēls). Vienīgi periodā no apmēram 20. līdz



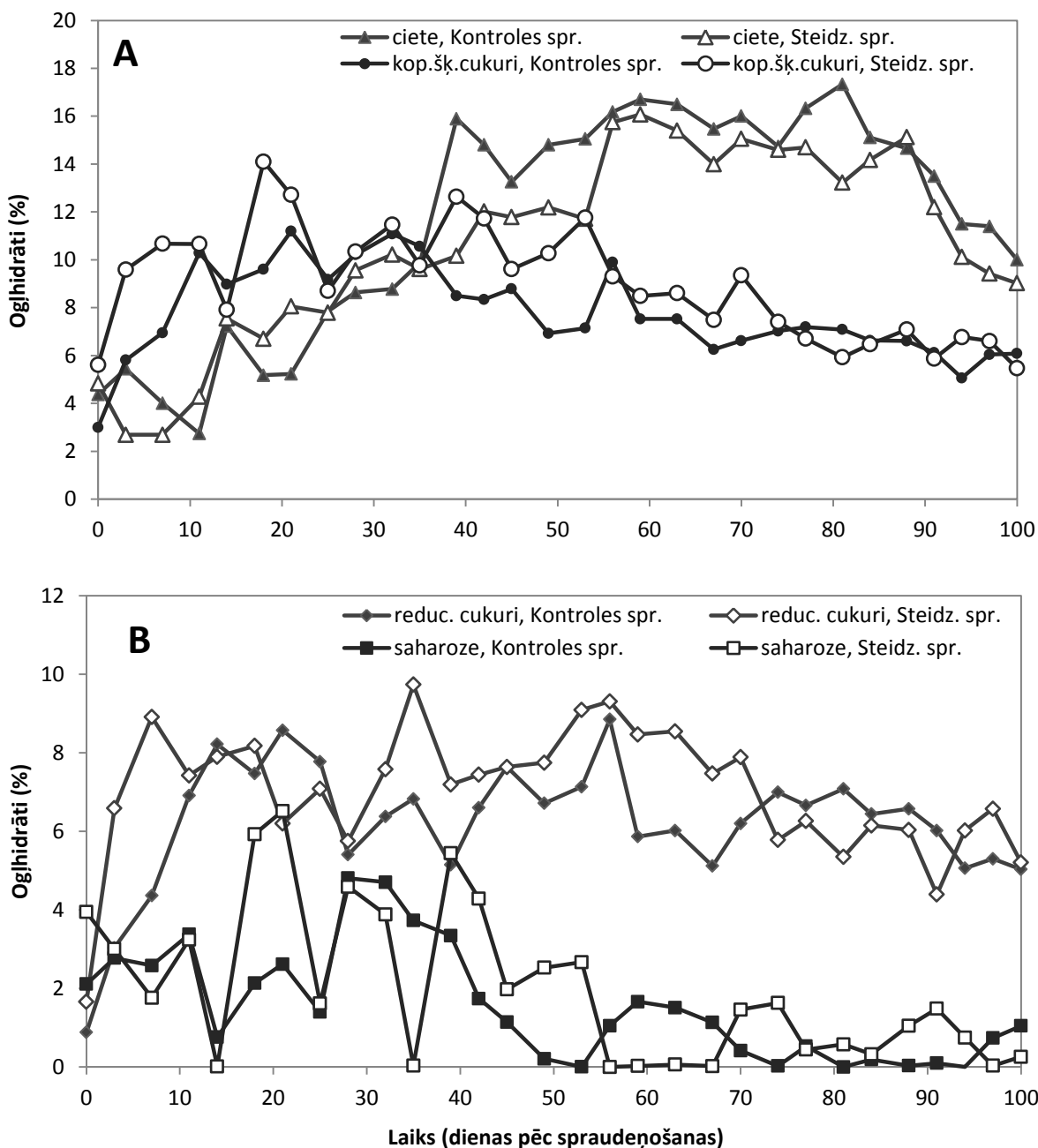
3.12. attēls. Nestrukturālo ogļhidrātu koncentrācijas izmaiņas spraudņu pamatnēs apsākņošanās laikā vasarzaļo rododendru šķirnei 'Polārzvaigzne'. A – ciete un kopīgie šķīstošie cukuri; B – reducējošie cukuri un saharoze. Attēlotas vidējās vērtības (n = 3).

30. dienai abiem variantiem novēroja strauju cietes koncentrācijas samazināšanos, kam sekoja atkal straujš pieaugums. Šis kritums sakrita ar nelielu cietes koncentrācijas samazināšanos arī spraudēju lapās. Cietes koncentrācija sasniedza savu maksimumu spraudēju pamatnēs periodā no 38. līdz 45. dienai. Šajā laikā steidzinātajiem spraudējiem tā bija robežās no 11.3 līdz 12.5%, pieaugot vidēji 3.0–3.5 reizes, salīdzinot ar 0. dienu, bet kontroles spraudējiem attiecīgi – 8.0 līdz 9.3%, pieaugot vidēji 3.5–4.0 reizes. Cietes koncentrācija sāka samazināties, notiekot intensīvai sakņu attīstībai. Vērtējot kopumā, atšķirības starp variantiem cietes koncentrācijā bija būtiskas ($P \leq 0.05$) periodā no 15.–50. dienai pēc spraudēšanas un apsākšanās perioda beigās no 90.–100. dienai.

Spraudēju pamatnēs kopīgo šķīstošo cukuru koncentrācija (gan reducējošie cukuri, gan saharoze) ilgstoši (10.–40. diena) pieauga tikai steidzinātajiem spraudējiem un svārstījās robežās no 4 līdz 6%, kamēr kontroles spraudējiem tā īslaicīgi pieauga tikai 10. dienā (līdz 4.15%) pēc spraudēšanas (3.12. attēls). Pirmo reizi tendenci samazināties reducējošiem cukuriem un saharozei novēroja, sākot ar 31. dienu pēc spraudēšanas. Līdz ar pirmo apsākto spraudēju konstatēšanu (45. diena) un intensīvu rizoģenēzi novēroja arī straujāku kopīgo šķīstošo cukuru (gan reducējošo cukuru, gan saharozes) koncentrācijas samazināšanos abiem variantiem spraudēju pamatnēs – sakņu veidošanās joslā. Pēc 75. dienas līdz 100. dienai šis rādītājs bija zem 0.7% abiem variantiem.

Vērtējot kopumā, ogļhidrātu dinamikas atšķirības lapās starp variantiem bija mazāk izteiktas, un ilgstošas būtiskas atšķirības starp variantiem nevarēja konstatēt (3.13. attēls). Lai gan pirmo divu nedēļu laikā pēc spraudēšanas cietes koncentrācijai bija tendence samazināties, turpmākajā periodā lapās tāpat kā stumbrā varēja novērot tās pieaugumu. Spraudēju lapās augsta cietes koncentrācija saglabājās ilgāk nekā spraudēju pamatnēs un sasniedza maksimumu abiem variantiem apmēram no 60. līdz 90. dienai – 14.7–17.3% steidzinātajiem spraudējiem un attiecīgi 14.0–15.1% kontroles spraudējiem. Cietes koncentrācija lapās sāka samazināties tikai tad, kad jau bija sasniegts maksimālais apsākto spraudēju skaits.

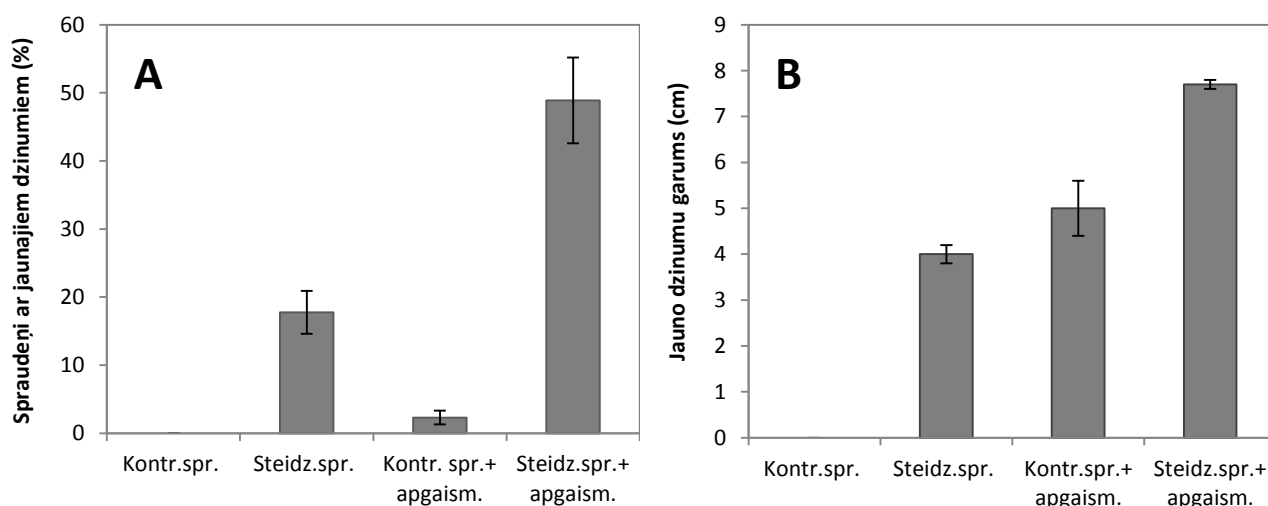
Lapās reducējošo un kopīgo šķīstošo cukuru koncentrācija abu variantu spraudējiem ievērojami pieauga jau pirmajās dienās pēc spraudēšanas un saglabājās salīdzinoši augstā līmenī līdz pat diviem mēnešiem pēc spraudēšanas. To koncentrācija lapās, līdz ar strauju sakņu attīstību, pakāpeniski samazinājās, tomēr šis process nebija tik izteikts kā spraudēju pamatnē. Saharozes koncentrācija lapās galvenokārt bija būtiski mazāka nekā reducējošo cukuru koncentrācija. No 0. līdz 45. dienai saharozes koncentrācija bija izteikti svārstīga, kamēr, sākoties intensīvam sakņu veidošanās procesam, tā nostabilizējās zemā līmenī.



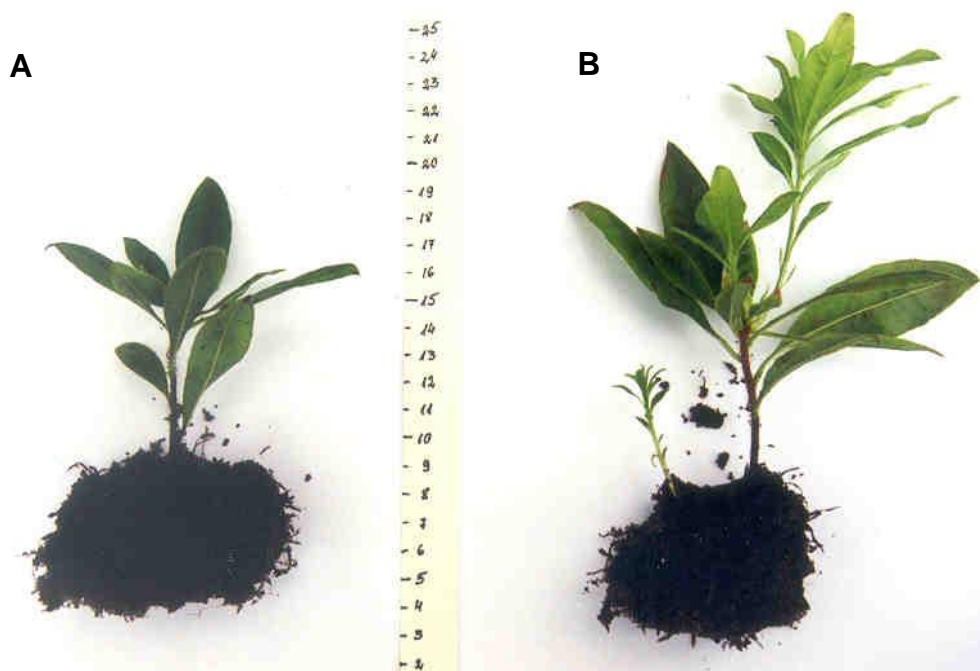
3.13. attēls. Nestrukturālo ogļhidrātu koncentrācijas izmaiņas spraudēņu lapās apsākšanās laikā vasarzaļo rododendru šķirnei ‘Polārzvaigzne’. A – ciete un kopīgie šķīstošie cukuri; B – reducējošie cukuri un saharoze. Attēlotas vidējās vērtības (n = 3).

3.4.3. Spraudēņu attīstība veģētācijas sezonas beigās

Gan mātes augu steidzināšana, gan papildus apgaismojums veģētācijas sezonas nobeigumā spraudēņiem būtiski ($P \leq 0.0001$) veicināja jauno dzinumu attīstību (3.14. attēls), tomēr ievērojami labāki attiecīgie kvantitatīvie rādītāji bija steidzinātajiem spraudēņiem (3.15. attēls). Pumpuru plaukšana un dzinumu attīstība spraudēņiem sākās augusta vidū un turpinājās līdz oktobrim.



3.14. attēls. Jauno dzinumu attīstības raksturojums pēcapsakņošanās periodā vasarzaļo rododendru šķirnei 'Polārzsvaigzne'. A – spraudēņu ar jaunajiem dzinumiem procentuālais daudzums; B – jauno dzinumu garums. Attēlotas vidējās vērtības un standartklūdas (n = 3).

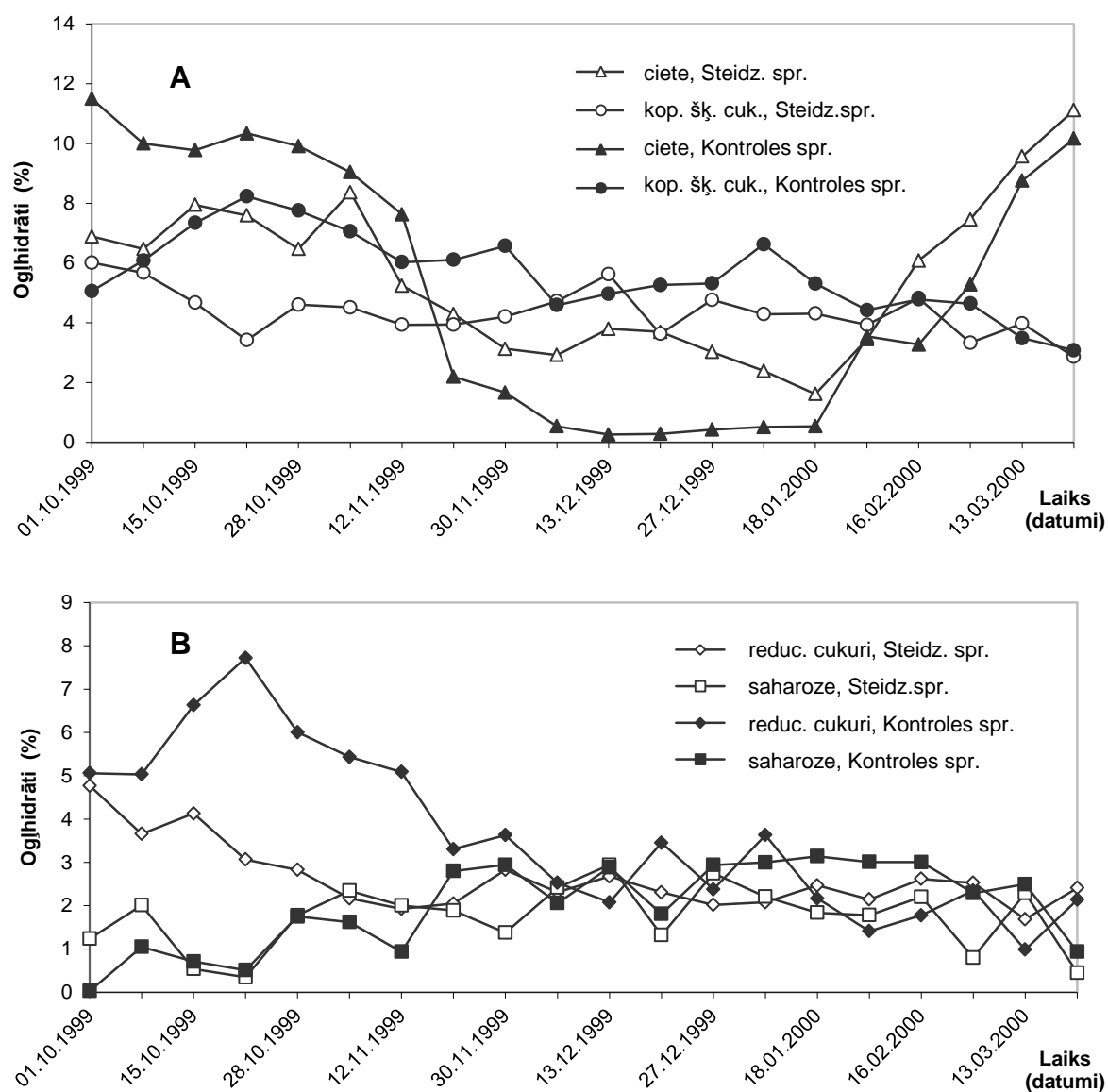


3.15. attēls. Mātes augu steidzināšanas un papildapgaismojuma ietekme uz spraudēņu attīstību veģetācijas sezonas beigās 20.09.1999. A – kontroles spraudēnis (spraudēņots 29.06.1999); B – steidzinātais spraudēnis (spraudēņots 28.05.1999).

Papildus apgaismojums un arī apsildīšana veicināja lapu saglabāšanos visiem spraudēņiem – gan steidzinātajiem, gan kontrolei. Ja ziemošanas varianta „S–G–” spraudēņiem lapas sāka dzeltēt jau oktobra vidū un tie tās nometa novembra beigās, tad varianta „S+G–” spraudēņiem lapas sāka dzeltēt tikai novembra beigās un tie tās nometa decembra beigās. Savukārt „S+G+” varianta spraudēņi saglabāja lielāko daļu savu lapu gan rudens, gan ziemas sezonā, tomēr ziemas periodā jauni dzinumi tiem neattīstījās. Neatkarīgi no varianta visi rudenī attīstījušies jaunie dzinumi saglabāja savas lapas līdz nākamajai veģetācijas sezonai.

3.4.4. Ogļhidrātu koncentrācijas dinamika spraudēju lapās pārziemošanas periodā

Pārziemošanas periodā ogļhidrātu koncentrāciju lapās noteica abu pārziemošanas variantu spraudņiem, kuriem tās saglabājās visilgāk, tas ir, variantam „S+G–” (līdz 27. decembrim.) un variantam „S+G+” (līdz eksperimenta beigām aprīļa sākumā). Tomēr, tā kā nodrošinātais papildus apgaismojums būtiski neietekmēja ogļhidrātu koncentrācijas izmaiņas spraudēju lapās, grafikos uzskatāmības dēļ parādīti ir rezultāti tikai vienam pārziemošanas variantam – „S+G+” gan steidzinātajiem, gan kontroles spraudņiem (3.16. attēls).



3.16. attēls. Nestrukturālo ogļhidrātu koncentrācijas izmaiņas spraudēju lapās pārziemošanas laikā vasarzaļo rododendru šķirnei ‘Polārzcvaigzne’. A – ciete un kopīgie šķīstošie cukuri; B – reducējošie cukuri un saharoze. Attēlotas vidējās vērtības (n = 3).

Oktobrī starp steidzinātajiem un kontroles sprauņiem pastāvēja būtiskas atšķirības attiecībā uz cietes, kopīgo šķīstošo un reducējošo cukuru koncentrāciju (3.16. attēls). Šajā laikā steidzināto sprauņu lapas saturēja vairs tikai 6.9% cietes, kamēr kontroles sprauņi – 11.5%. Lai gan turpmākajā periodā cietes koncentrācija samazinājās abos sprauņu variantos, tomēr straujāk tas notika kontroles sprauņos, nokrītoties līdz 0.3–0.5%. Steidzinātajos sprauņos cietes koncentrācija saglabājās salīdzinoši augsta – 1.6–3.8%. Līdz ar februāri cietes koncentrācija lapās atkal sāka strauji pieaugt abiem sprauņu variantiem. Oktobrī un novembrī kontroles sprauņu lapās bija ievērojama augstāka kopīgo šķīstošo cukuru koncentrācija, salīdzinot ar steidzinātajiem sprauņiem. To noteica augstā reducējošo cukuru koncentrācija kontroles sprauņos, kamēr saharozes koncentrācija abu variantu sprauņos būtiski neatšķīrās (3.16. attēls). Līdzīgi kā ciete, arī reducējošie cukuri rudens un ziemas periodā pakāpeniski samazinājās abos sprauņu variantos. Savukārt saharozes koncentrācija šai laikā nedaudz palielinājās, un izteiktāka šī iezīme bija kontroles sprauņiem. Ziemas laikā gan reducējošo cukuru, gan saharozes koncentrācija saglabājās stabilā līmenī. Kontroles sprauņiem februāra beigās un marta sākumā iezīmējās tendence samazināties kopīgo šķīstošo oglehidrātu koncentrācijai, galvenokārt tādēļ, ka samazinājās saharozes koncentrācija. Steidzinātajiem sprauņiem šī tendence nebija tik izteikta.

3.4.5. Sprauņu pārziemošanas novērtējums

Sprauņus novērtēja nākamajā veģetācijas sezonā pēc to augšanas sākuma. Marta otrajā pusē (pēc 15. marta) pumpuru plaukšanu novēroja varianta „S+G–” sprauņiem, kamēr varianta „S+G+” sprauņi atsāka augt vienu nedēļu vēlāk. Visos variantos salīdzinoši straujāk attīstījās sprauņi, kuri bija saglabājuši lapas un kuriem rudenī bija attīstījušies jaunie dzinumi. Visvēlāk – aprīļa sākumā – pumpuru plaukšanu novēroja sprauņiem, kas pārziemoja bez papildus apgaismojuma un apsildīšanas („S–G–”), tomēr šiem sprauņiem jauno dzinumu attīstība noritēja visstraujāk.

Vides apstākļi, kādus nodrošināja pārziemošanas laikā, būtiski ietekmēja sprauņu izdzīvošanu ($P \leq 0.001$) (3.8. tabula). Vislabākie pārziemošanas rezultāti bija varianta „S+G+” sprauņiem. Simtprocentīgi izdzīvoja sprauņi, kuriem rudens periodā bija attīstījušies jaunie dzinumi un kuriem bija saglabājušās lapas. Variantā „S+G–” nodrošinātā apsildīšana (līdz 10 °C) bez papildus apgaismojuma būtiski samazināja izdzīvojušo sprauņu skaitu. Šajā pārziemošanas variantā bija arī redzama būtiska atšķirība rezultātos starp steidzinātajiem un kontroles sprauņiem – steidzinātie sprauņi pārziemoja labāk.

3.8. tabula. Vasarzaļo rododendru šķirne ‘Polārzvaigzne’ spraudeņu novērtējums pēc pārziemošanas (15.03.2000). Attēlotas vidējās vērtības un standartklūdas; n = 3

Varianti	Parametri	Pārziemojušie spraudeņi (%)	Cietes koncentrācija spraudeņu stumbros (%)
Kontroles spraudeņi, pārziemošanas variants „S–G–”		77.0 ± 2.3 a*	6.5 ± 0.2 a
Steidzinātie spraudeņi, pārziemošanas variants „S–G–”		80.0 ± 1.2 a	4.5 ± 0.5 b
Kontroles spraudeņi ar apsildīšanu, pārziemošanas variants „S+G–”		53.9 ± 6.4 b	3.8 ± 0.4 c
Steidzinātie spraudeņi ar apsildīšanu, pārziemošanas variants „S+G–”		68.4 ± 5.4 c	3.2 ± 0.2 cd
Kontroles spraudeņi ar apsildīšanu un papildus apgaismojumu, pārziemošanas variants „S+G+”		91.4 ± 4.5 d	2.1 ± 0.2 e
Steidzinātie spraudeņi ar apsildīšanu un papildus apgaismojumu, pārziemošanas variants „S+G+”		90.1 ± 0.7 d	2.3 ± 0.7 e

* Atšķirīgi burti attēlo atšķirīgu būtiskumu starp pārziemošanas variantiem ($P \leq 0.05$).

Lai novērtētu, kādi spraudeņos bija rezerves ogļhidrātu krājumi pirms pumpuru plaukšanas, cietes koncentrāciju noteica spraudeņu stumbros. To būtiski ietekmēja gan mātes augu steidzināšana ($P \leq 0.05$), gan vides apstākļi pārziemošanas laikā ($P \leq 0.001$) (3.8. tabula). Vislielākā cietes koncentrācija bija spraudeņiem, kas pārziemoja bez papildus gaismas un apsildīšanas („S–G–”). Turklāt, ja salīdzina mātes augu priekšapstrādes ietekmi, tad būtiski lielāka cietes koncentrācija bija tieši kontroles spraudeņiem. Savukārt starp pārziemošanas variantiem vismazākā cietes koncentrācija stumbros bija spraudeņiem, kurus papildus apsildīja un apgaismoja („S+G+”).

4. DISKUSIJA

Parasti, runājot par tikko apsakņoto spraudēju pārziemošanu, uzsver ogļhidrātu lomu šajā procesā, tomēr trūkst pētījumu, kas sasaistītu rezerves ogļhidrātu krājumu nozīmi ar pārziemošanas rezultātiem it īpaši apstākļos, kad spraudēju salcietības robeža nav pārkāpta, tas ir, pārzieminot spraudējus aizsargājošās konstrukcijās, piemēram, neapsildītās siltumnīcās vai pat nodrošinot ziemošanu zemas pozitīvas temperatūras apstākļos. Tāpēc ir nepieciešams noskaidrot kā veidojas spraudēju ogļhidrātu rezerves to attīstības laikā, jo šo procesu iespaido dažādi faktori (mātes augu priekšapstrāde, pašu spraudēju apstrāde, kā arī dažādi vides apstākļi apsākšanās, pēcapsākšanās un pārziemošanas laikā), tādejādi iegūstot plašāku un pārlicinošāku priekšstatu par to, kāda ir šo rezervju ietekme uz tikko apsakņoto spraudēju pārziemošanas potenciālu.

4.1. Eksogēnā augsīna ietekme uz spraudēju apsākšanos un pārziemošanu

Eksogēnā augsīna preparāta (1% un 2% ISS) izmantošana šķirnes 'Madame Debene' spraudējiem (I EKSPERIMENTS) būtiski veicināja gan apsākšanās procesa ātrumu, gan arī sakņu masas pieaugumu (3.1. attēls), salīdzinot ar spraudējiem bez ISS apstrādes (0% ISS), tomēr tā ietekmi uz apsakņoto spraudēju procentuālo daudzumu nevarēja novērtēt, jo simtprocentīgi apsākējās arī 0% ISS varianta spraudēji. Spraudējiem, kuri bija apstrādāti ar 2% ISS, visātrāk varēja konstatēt pirmo adventīvo sakņu veidošanos – 23. dienā (3.1. attēls), tomēr veģetācijas sezonas nobeiguma posmā ņemtajos paraugos (9., 19.septembris, 4. oktobris), šo spraudēju sakņu masa, kā arī cietes koncentrācija lapās, stumbra pamatnēs un arī saknēs bija mazāka nekā spraudējiem no 1% ISS varianta. Tas varēja liecināt, ka apstrāde ar 2% ISS inhibēja ne tikai adventīvo sakņu augšanu un attīstību, bet, iespējams, arī lapās notiekošo fotosintēzes procesu. Zināms, ka pārāk spēcīga eksogēnā augsīna ietekme auga audos var izraisīt nekontrolētu šūnu dalīšanos (Kurepin et al. 2011) vai arī fitotoksiskais efekts var būt saistīts ar citu fitohormonu – etilēna un ABS biosintēzi (Grossmann, Hansen 2001; Grossmann 2010). Īstermiņa ABS koncentrācijas pieaugums veicina atvārsnīšu aizvēršanos, tādejādi samazinot fotosintēzes intensitāti un cietes veidošanos (Grossmann 2010; Yamburenko et al. 2013). Ilgtermiņā viens no būtiskiem ABS inhibējošiem efektiem uz fotosintēzi ir tās destruktīvā iedarbība uz hloroplastiem: samazinās hlorofila biosintēze, ir traucēta tilakoīdu veidošanās, kā arī samazinās RUBISCO aktivitāte (Lichtenthaler, Becker 1970; Kusnetsov et al. 1998; Yamburenko et al. 2013). Eksogēnais augsīns, pastiprinot atraģējošā centra darbību (Agulló-Antón et al. 2011), sakņu attīstībai var piesaistīt ne tikai fotosintēzes produktus –

ogļhidrātus, bet arī slāpekli saturošus savienojumus, kuri tiek mobilizēti no spraudeņu augšējās daļas (Strydom, Hartman 1960; Pellicer et al. 2000) tai skaitā hloroplastiem (Wilson et al. 2000; Hikosaka 2004). Tādejādi pārāk stipra atraģējošā centra darbība, ko noteica eksogēnais auksīns, varēja veicināt slāpekļa savienojumu aizplūšanu no lapām, kavējot fotosintēzi.

Savukārt šķirnes ‘Madame Debene’ spraudeņiem, kurus neapstrādāja ar ISS (I EKSPERIMENTS), septembrī cietes koncentrācija lapās bija augstāka, bet to pamatnēs zemāka, salīdzinot ar 1% ISS varianta spraudeņiem. Tas norādīja, ka fotosintēzes procesā veidotie ogļhidrāti no spraudeņu lapām netika intensīvi transportēti uz to pamatni un izmantoti rizoģenēzei, par ko liecināja lēnāka spraudeņu adventīvo sakņu attīstība.

Veģētācijas sezonas nobeiguma posmā cietes koncentrācija spraudeņu lapās pakāpeniski samazinājās – to transportēja uz stumbru un saknēm (3.2.A attēls). Kokaugi veģētācijas sezonas otrajā pusē, kad beigusies intensīva augšana un attīstība, lielāko daļu fotosintēzes produktu sāk uzkrāt daudzgadīgās augu daļās. Šai periodā par nozīmīgāko atraģējošo centru kļūst saknes – galvenās rezerves ogļhidrātu uzkrājējas (Loeschar et al. 1990; Pregitzer 2003). Kokaugiem ievērojams daudzums ogļhidrātu uzkrājas ne tikai lielajās saknēs, bet arī vissīkākajās (Kozłowski 1992; Nguyen et al. 1990), bet stumbrā un zaros uzkrājas salīdzinoši mazāk rezerves ogļhidrātu (Loeschar et al. 1990; Lippu 1998). Arī I EKSPERIMENTA rezultāti parādīja, ka intaktiem vasarzaļo rododendru stādiem nozīmīga cietes koncentrācija bija ne tikai lielākās saknēs (diametrs 3 mm), bet arī smalkajās (diametrs mazāks nekā 0.5 mm) saknēs, kurās tā sasniedza 10%. Savukārt 2-gadīgām augām ievērojami mazāka cietes koncentrācija bija kārtējā gada dzinumā, salīdzinot saknēs noteikto.

Šķirnes ‘Madame Debene’ spraudeņiem (I EKSPERIMENTS) jaunizveidotajās saknēs cieti pirmo reizi konstatēja tikai septembra otrajā pusē un tieši spraudeņiem, kuriem bija visspēcīgāk attīstīta sakņu sistēma (1% ISS variants), tas sakrita ar laiku, kad šī varianta spraudeņu stumbrā pamatnēs novēroja cietes koncentrācijas samazināšanos (3.2.B,C attēls). Veģētācijas sezonas beigās, noslēdzot eksperimentu, spraudeņiem ar vājāku sakņu sistēmu (0% un 2% ISS varianti) ciete uzkrājās galvenokārt spraudeņu stumbrā, kamēr saknēs tās koncentrācija bija niecīga. Turpretim 1% ISS varianta spraudeņiem cietes koncentrācija saknēs bija piecas reizes lielāka, bet tās koncentrācija stumbrā būtiski zemāka, salīdzinot ar abiem pārējiem variantiem. Šajā eksperimentā varēja konstatēt likumsakarību – jo spēcīgāk bija attīstītas spraudeņu saknes, jo augstāka tajās bija cietes koncentrācija.

Tā kā šķirni ‘Madame Debene’ izmantoja arī III B EKSPERIMENTĀ, tas deva iespēju salīdzināt adventīvo sakņu veidošanās sekmes viena genotipa spraudeņiem dažādos gados. Rezultāti III B EKSPERIMENTĀ ar kontroles spraudeņiem parādīja, ka, līdzīgi kā I EKSPERIMENTĀ, ISS izmantošana spraudeņiem veicināja gan straujāku apsākšanos, gan

sakņu masas pieaugumu, salīdzinot ar 0% ISS varianta spraudējiem. Tomēr, salīdzinot rezultātus, redzams, ka I EKSPERIMENTĀ spraudēni jutīgāk bija reaģējuši uz apstrādi ar eksogēno augsni – par to liecināja atšķirīgās sakņu masas dažādiem apstrādes variantiem (3.1.B attēls, 3.6. tabula). Abos gados 0% ISS variantu spraudējiem sakņu masas bija līdzīgas, savukārt I EKSPERIMENTĀ 1% ISS varianta spraudējiem bija būtiski lielāka sakņu masa nekā 2% ISS spraudējiem, kuriem konstatēja jau šīs koncentrācijas inhibējošo efektu. Turpretim III B EKSPERIMENTĀ 1% ISS variantā spraudēņu sakņu masa pieauga tikai nedaudz, salīdzinot ar 0% ISS variantu, bet apstrāde ar 2% ISS deva daudz lielāku pozitīvu efektu, salīdzinot ar abiem pārējiem ISS variantiem.

Šajos eksperimentos ar šķirni ‘Madame Debene’ konstatēja ievērojamas atšķirības arī cietes koncentrācijā spraudēņu pamatnēs un saknēs (3.2. B,C attēls, 3.6. tabula). Veģetācijas sezonas beigās I EKSPERIMENTĀ cietes koncentrācija spraudēņu pamatnēs bija būtiski augstāka (izņēmums 1% ISS variants), bet saknēs būtiski zemāka nekā III B EKSPERIMENTĀ. Viens no iemesliem tam varēja būt arī nedaudz atšķirīgais paraugu ievākšanas laiks – I EKSPERIMENTĀ gadījumā, kad spraudējiem bija nobirušas tikai daļa nodzeltējušo lapu (oktobra beigās), bet III B EKSPERIMENTĀ – kad jau spraudēni bija nometuši visas lapas (novembra sākums). Arī, analizējot citu genotipu spraudēņus, kuru paraugus ievāca novembra sākumā jau pēc lapu nobiršanas (II un III B EKSPERIMENTĀ), nevienā no variantiem nekonstatēja tik zemu cietes koncentrāciju saknēs kā I EKSPERIMENTĀ 0% un 2% ISS varianta spraudējiem. Tas varētu norādīt, ka vēl pēc lapu nobiršanas daļa cietes no spraudēņa stumbra tika transportēta uz saknēm. Zināms, ka mērenās joslas vasarzaļajiem kokaugiem ir raksturīgi, ka saknes turpina attīstīties ilgāk nekā dzinumi, patērējot daļu sintezēto ogļhidrātu (Kozłowski 1992).

Apkopojot rezultātus, kas iegūti I, II un III EKSPERIMENTOS par eksogēnā augsna ietekmi uz vasarzaļo rododendru spraudēņu (kontroles varianti) apsākņošanu, var secināt, ka 1% un 2% ISS izmantošana palielināja apsākņoto spraudēņu procentuālo iznākumu tikai grūtāk apsākņojamiem genotipiem (*R. calendulaceum* var. *croceum*, *R. camtschaticum*, ‘Skaidrīte). Eksogēnā augsna izmantošana lielākajai daļai pārbaudīto genotipu veicināja straujāku rizoģenēzes procesu (I, II un III EKSPERIMENTI) un galvenokārt palielināja arī adventīvo sakņu skaitu, kas attīstījās vienam spraudēnim (II EKSPERIMENTS). Tomēr atsevišķos gadījumos jau varēja novērot arī 2% ISS inhibējošo ietekmi (salīdzinot ar 1% ISS) uz spraudēņu attīstību – tā kavēja rizoģenēzes procesa ātrumu un samazināja adventīvo sakņu skaitu, piemēram, šķirnes ‘Vija’ kontroles spraudēņiem, kā arī kavēja sakņu masas pieaugumu, piemēram, šķirņu ‘Skaidrīte’ un ‘Vija’ kontroles varianta spraudēņiem (II EKSPERIMENTS).

Šo eksperimentu rezultāti saskan ar atziņām, kas iegūtas daudzos pētījumos ar vasarzaļajiem rododendriem – parasti vispiemērotākā koncentrācija spraudēņu apstrādei, lai

veicinātu adventīvo sakņu attīstību, ir 0.5–1.0% ISS (Obdrzalek 1983; Bir 1996; Sommerville 1998). Lai gan ir arī eksperimenti, kuros atsevišķu vasarzaļo rododendru genotipu (piemēram, *R. roseum*, ‘Rubīns’, ‘Ina’) spraudēni bez apstrādes ar eksogēno augsni apsakņojas labāk, un augsna inhibējošā ietekme pieaug, paaugstinoties tā koncentrācijai (Šminiņa 2001). Eksperimentos (I, II, III) iegūtie rezultāti apstiprina atziņu, ka pavairojot augus ar spraudēniem, adventīvo sakņu attīstības potenciāls dažādos gados var ievērojami variēt ne tikai vienas ģints radniecīgiem genotipiem, bet arī viena genotipa ietvaros (Patience, Alderson 1984; Moser 1991; Sun, Bassuk 1991b; Pijut, Moore 2002). Šeit nozīme ir gan mātes auga fizioloģiskajam stāvoklim, gan arī dažādiem eksogēniem faktoriem, kas ietekmē adventīvo sakņu attīstību (Sun, Bassuk 1991b; Yu et al. 2001; Wooldridge et al. 2009) un arī ogļhidrātu metabolismu spraudēnos (Smalley et al. 1987; Denaxa et al. 2012).

Veģētācijas sezonas beigās, I, II, III B EKSPERIMENTU rezultāti parādīja, ka apstrāde ar eksogēno augsni bija būtiski ietekmējusi cietes koncentrāciju stumbra pamatnēs, kā arī saknēs (3.3., 3.5 tabula), un šeit starp dažādiem variantiem konstatēja gan atšķirīgas, gan kopīgas iezīmes. Lai gan I EKSPERIMENTĀ šķirnes ‘Madame Debene’ spraudēniem pastāvēja pozitīva korelācija starp sakņu masu un cietes koncentrāciju tajās, tomēr citos veiktajos eksperimentos (II, III B) ar kontroles spraudēniem, šī saistība bija arī negatīva vai nebūtiska. Apkopojot rezultātus no visiem veiktajiem eksperimentiem, starp šiem parametriem nevarēja konstatēt būtisku likumsakarību. Turpretim visos eksperimentos (I, II, III B) spraudēniem pastāvēja negatīvā korelācija starp cietes koncentrāciju stumbra pamatnēs un spraudēņu sakņu masu norādot, ka apsakaņšanās laikā fotosintēzes rezultātā stumbrā uzkrātie ogļhidrāti, spraudēnos ar nelielu sakņu sistēmu bija mazāk tērēti rizoģenēzei. Savukārt šajā laikā noteiktā cietes koncentrācija gan spraudēņa stumbra pamatnēs, gan stumbra augšējā daļā būtiski neatšķīrās (I EKSPERIMENTS), ļaujot secināt, ka tās koncentrācija ir līdzīga visā spraudēņa stumbrā.

Pavasārī, novērtējot augšanu atsākušo spraudēņu skaitu (I, II, III EKSPERIMENTI) bija redzams, ka kopumā pārziemošanas rādītāji spraudēniem, kas bija apstrādāti ar 0%, 1% un 2% ISS, būtiski neatšķīrās (3.3., 3.5. tabula) (izņēmums – daži grūtāk apsakaņojamie genotipi *R. calendulaceum* var. *croceum*, ‘Pasaciņa’), ļaujot secināt, ka nepastāvēja arī saistība starp cietes koncentrāciju spraudēnos (saknēs un stumbrā) un pārziemojušo spraudēņu skaitu.

4.2. Mātes augu etiolācijas ietekme uz spraudēju apsākņošanu un pārziemošanu

Tā kā ir zināms, ka tieši mātes augu fizioloģiskais stāvoklis visbūtiskāk var ietekmēt spraudēju rizoģenēzi un tālāko attīstību, tad bija nepieciešams pārbaudīt, kā viens no visplašāk pētītajiem priekšapstrādes variantiem etiolācija ietekmē vasarzaļo rododendru spraudēju attīstību. Literatūrā atrodami dati, ka mātes augu etiolācija pozitīvi ietekmē adventīvo sakņu izveidi (Patience, Alderson 1984; Nelson 1987; Blakesley et al. 1992; Husen 2011) un tā var pat aizvietot spraudēju apstrādi ar eksogēno auksīnu (Pacholczak et al. 2005b).

Rezultāti, ko ieguva II EKSPERIMENTĀ, parādīja, ka adaptācijas laikā (pēc sākotnējās mātes augu attīstības noēnojuma (> 60%; > 95%) apstākļos) notika pakāpeniska dzinumu piemērošanās jaunajiem apgaismojuma apstākļiem. Par to liecināja hlorofila satura pakāpeniska palielināšanās lapās, sasniedzot kontroles varianta (0% noēnojums, dabīgais apgaismojums) augu parametrus, rēķinot uz laukuma vienību (3.4. attēls). Pēc adaptācijas perioda, lai gan vairs nevarēja novērot vizuālas atšķirības starp dažādo apgaismojuma variantu dzinumiem, tomēr bija iespējams konstatēt vairākas būtiskas atšķirības, ko noteica sākotnējie dažādie attīstības apstākļi. Salīdzinot ar kontroli, lapas dzinumiem abos noēnojuma (> 60%; > 95%) variantos (i) bija plānākas, par ko liecināja lielāks īpatnējais lapas laukums; (ii) saturēja vairāk hlorofila, rēķinot uz masas vienību (3.5. attēls). Šādas īpašības ir raksturīgas augiem, kuri ir pielāgojušies attīstībai lielākā noēnojumā, lai maksimāli efektīvi izmantotu gaismu fotosintēzei (Lichtenthaler et al. 2007). Spraudēnošanas dienā varēja konstatēt arī atšķirības gan dzinumu cietes saturā, gan to anatomijā. Dzinumos (stumbros, lapās), kuri bija auguši noēnojumā (> 60%; > 95%), bija mazāka cietes koncentrācija, salīdzinot ar variantu, kas bija audzis pilnā apgaismojumā (3.1. tabula). Līdzīgi rezultāti, nosakot hlorofila saturu un kopīgos šķīstošos cukurus, bija iegūti arī eksperimentā ar *Cotinus coggygria* (Pacholczak et al. 2005b). Zināms, ka dzinumi ar plānām lapām un augstu fotosintēzes kapacitāti, kas adaptēti augšanai noēnojuma apstākļos, un satur vidēji lielus krājumus gan rezerves, gan šķīstošo ogļhidrātu var būt ideāli piemēroti, lai tos izmantotu par spraudējiem (Hoad, Leakey 1996).

Vērtējot dažādu apgaismojuma variantu ietekmi uz dzinumu anatomisko uzbūvi II EKSPERIMENTĀ, varēja redzēt, ka jo lielākā noēnojumā bija attīstījies augs, jo mazāk lignificēti un vājāk attīstīti bija to mehāniskie audi (3.6., 3.7. attēls). Mazāk attīstīti mehāniskie audi, kas samazina fizisko barjeru sakņu aizmetņu attīstībai, ir minēti kā rizoģenēzi veicinošs faktors, palielinot gan apsākņoto spraudēju skaitu, gan sakņu skaitu, kas attīstās vienam spraudenim (Pacholczak et al. 2005b). Tomēr pētījumos ar mūžzaļo rododendru dzinumu spraudējiem bija konstatēts, ka sklerenhīmas gredzens neietekmēja adventīvo sakņu aizmetņu

attīstību (Kondratovics, Megre 1999). Arī II EKSPERIMENTA rezultāti parādīja, ka spraudņiem variantos bez ISS izmantošanas mātes auga noēnojums (> 60%, > 95%) neietekmēja ne sakņu skaitu, kas attīstījās vienam spraudenim, ne arī apsakņoto spraudņu procentuālo daudzumu, tomēr veicināja straujāku rizoģenēzes procesu (3.8. attēls, 3.2. tabula). Iespējams, ka vājāk attīstīti mehāniskie audi varēja būt viens no faktoriem, kas sekmēja šo procesu. Līdzīgi rezultāti par mātes augu noēnojuma pozitīvo efektu, veicinot tieši straujāku rizoģenēzi, bija iegūti pētījumā ar ābeļu potcelmiem (Christensen et al. 1980).

Dažādos pētījumos konstatēts, ka mātes augu noēnojums ietekmē fizioloģiskos procesus augā, kas būtiski uzlabo potenciālo spraudņu rizoģenēzes potenciālu. (Maynard, Bassuk 1992; Pacholczak et al. 2005b). Rezultāti, kurus ieguva II EKSPERIMENTĀ, parādīja, ka eksogēnā auksīna izmantošana būtiski uzlaboja etiolācijas efektu uz spraudņu rizoģenēzi. Eksogēnais auksīns kombinācijā ar mātes augu noēnojumu veicināja ātrāku apsakņošanu un sakņu masas pieaugumu (3.8., 3.9. attēls), kā arī lielāku sakņu skaita attīstību šķirnēm ‘Ausma’ un ‘Vija’ (3.2. tabula). Arī pētījumā ar ābeļu potcelmiem, tikai kombinējot zemu mātes augu apgaismojumu ar auksīna apstrādi, varēja novērot pozitīvu ietekmi uz apsakņošanās procentuālo iznākumu un sakņu skaitu spraudņiem – un tieši variantā ar viszemāko apgaismojuma intensitāti (8 W m^{-2}) un lielāko ISS koncentrāciju (2 mg l^{-1}) ieguva vislabākos rezultātus, salīdzinot ar kontroli (Christensen et al. 1980). Pētījumos konstatēts, ka mātes augu noēnošana vai etiolācija var ievērojami palielināt augu audu jutību pret eksogēno auksīnu (Maynard, Bassuk 1992; Hartmann et al. 2010), kas norāda, ka auga audos var būt vairāk auksīna kofaktoru, piemēram, polifenolskābes, kas var veicināt adventīvo sakņu attīstību (Pacholczak et al. 2005b). Pētījumā ar *Cotinus coggygria* konstatēja, ka, augam sešas nedēļas attīstoties noēnojumā (50% vai 96%), tam izmainījās fitohormonu līdzsvars: pieauga IES, bet samazinājās ABS koncentrācija. Lai gan vienas nedēļas adaptācijas laikā šīm atšķirībām bija tendence samazināties, tomēr arī spraudņošanas dienā dzinumi, kas bija attīstījušies 96% noēnojumā, saturēja būtiski vairāk IES, bet ABS koncentrācija bija divas reizes mazāka nekā kontroles augiem (Pacholczak et al. 2005b). Kā zināms, liels auksīna īpatsvars attiecībā pret ABS vairākos pētījumos ir atzīmēts kā apsakņošanas veicinošs faktors (Blakesley et al. 1991; Yaguang et al. 2001; Huang et al. 2007). Turklāt pētījumos ar *Tectona grandis* konstatēja, ka etiolācija veicina dzinuma juvenilizāciju (par ko liecina noteikts antrahinonu grupas savienojumu sastāvs), tādejādi uzlabojot auga rizoģenēzes potenciālu (Husen 2011).

Praksē daudzkārt ir pārbaudīts, ka, ja spraudņiem panāk jauno dzinumu attīstību pēcapsakņošanās periodā, tad būtiski uzlabojas to pārziemošanas iespējas. Tieši spraudņi, kuriem ir attīstījušies jaunie dzinumi, bieži pārziemo simtprocentīgi (Jermakov 1975; Smalley, Dirr 1986; Bottemiller 2012). Jauno dzinumu attīstību, lai arī nelielā daudzumā, novēroja

šķirņu ‘Vija’ un ‘Ausma’ etiolētajiem spraudeņiem, kuri bija apstrādāti ar 1% un 2% ISS (II EKSPERIMENTS) – spraudeņiem, kuriem visstraujāk notika rizoģenēze un veidojās spēcīga sakņu sistēma. Turklāt etiolētos dzinumus spraudeņoja visvēlāk veģetācijas sezonā – no 12. līdz 13. jūlijam, kamēr kontroles spraudeņus sagatavoja nedēļu ātrāk. Iespējams, ka galvenā stimulējošā ietekme šeit varēja būt augšanas stimulatoru īpatsvara pieaugumam salīdzinājumā ar inhibitoru daudzumu, ko veicināja etiolācijas process un arī eksogēnā auksīna izmantošana un kas rezultējās ne tikai ātrākā rizoģenēzes procesā, bet arī jauno dzinumu attīstībā. Pozitīva etiolācijas ietekme uz jauno dzinumu attīstību ir atzīmēta arī pētījumos ar *Cotinus coggygia* (Blakesley et al. 1992), *Tectona grandis* (Husen 2011). Tomēr ir bijuši arī eksperimenti, kuros konstatēja neitrālu (*Corylus colurna* L., *Syringa reticulata* (Bl.) Hara) vai arī negatīvu (*Carpinus betulus* L., *Malus*) etiolācijas ietekmi uz jauno dzinumu attīstību (Maynard et al. 1990).

Arī citos pētījumos ir konstatēts, ka spēcīgi attīstība sakņu sistēma ir pamats, lai spraudeņi varētu attīstīt jaunus dzinumus (Hansen, Kristensen 1990). Tomēr attiecībā uz jauno dzinumu attīstību spraudeņiem, kuru apstrādei izmantots eksogēnais auksīns, dažādos pētījumos (bez mātes augu priekšapstrādes) ir iegūti atšķirīgi rezultāti. Vairākos eksperimentos (ar *Malus* Mill. potcelmu (M.26, MM.106) un *Milicia excelsa* (Welw.) C.C. Berg spraudeņiem) bija konstatēta negatīva korelācija starp eksogēnā auksīna izmantošanu rizoģenēzes veicināšanai un jauno dzinumu attīstību un, jo augstāka bija auksīna koncentrācija, jo izteiktāks bija inhibējošais efekts (Christensen et al. 1980; Sun, Bassuk 1991a; Mesén et al. 1997). Viens no iespējamiem skaidrojumiem šeit bija pastāvošā divu atraģējošo centru konkurence par izejvielām (Mesén et al. 1997). Savukārt pētījums ar *Rosa hybrida* L. spraudeņiem pierādīja, ka šīs inhibējošās ietekmes cēlonis ir auksīna inducētais īslaicīgais, bet būtiskais etilēna koncentrācijas pieaugums auga audos. Turklāt šī etilēna negatīvā ietekme ir novērojama tikai pirmajā periodā pēc apsakņošanās (apmēram četras nedēļas), bet ilgtermiņā auksīna veicinātā spēcīgā sakņu sistēma pozitīvi ietekmē jauno dzinumu attīstību (Sun, Bassuk 1993).

Vienīgo nelielo inhibējošo auksīna ietekmi uz jauno dzinumu attīstību IV EKSPERIMENTĀ pastarpināti varēja konstatēt šķirnes ‘Vija’ etiolētajiem spraudeņiem, kuriem 2% ISS izmantošana, salīdzinot ar 1% ISS, jau bremzēja sakņu sistēmas attīstību, tādējādi kavējot arī jauno dzinumu attīstību (3.9. attēls, 3.2. tabula).

Veģetācijas sezonas beigās cietes koncentrācija spraudeņos ievērojami variēja atkarībā no genotipa, kā arī mātes augu un spraudeņu apstrādes veida. Līdzīgi kā I EKSPERIMENTĀ, arī II EKSPERIMENTĀ visu mātes augu noēnojumu variantu spraudeņiem, varēja konstatēt negatīvu korelāciju starp cietes koncentrāciju spraudeņu pamatnēs un to sakņu masu, parādot, ka jo spēcīgāk bija attīstīta spraudeņa sakņu sistēma, jo vairāk uzkrātās cietes ir izmantots tās

attīstībai.

Novērtējot pavasarī izdzīvojušo spraudņu skaitu, varēja redzēt, ka šķirņu ‘Ausma’ un ‘Vija’ spraudņi ir pārziemojuši ļoti sekmīgi. Šādus rezultātus varēja veicināt optimāli izvēlēts spraudņošanas laiks un piemēroti apstākļi spraudņu apsākņošanās un pārziemošanas laikā.

Lai gan rudenī nenovēroja jauno dzinumumu attīstību šķirnes ‘Skaidrīte’ spraudņiem, tomēr mātes augu etioloģija pozitīvi ietekmēja to pārziemošanu (3.2. tabula). Acīmredzot tas norādīja uz izmaiņām šo spraudņu fizioloģiskajā stāvoklī un ka, iespējams, pumpuri tomēr bija izgājuši no miera perioda, jo sākotnējās izmaiņas pumpuru attīstībā nav saistītas ar vizuāli redzamām izmaiņām to morfoloģijā (Cooke et al. 2012). Arī eksperimentos ar *Cotinus coggygia* bija novērota etioloģijas pozitīva ietekme uz izdzīvošanas rādītājiem grūtāk apsākņojamu klonu spraudņiem (Blakesley et al. 1991).

Nevienā no II EKSPERIMENTA variantiem nevarēja konstatēt kādu likumsakarību starp cietes koncentrāciju spraudņos un izdzīvojušo spraudņu skaitu. Tomēr konstatētā negatīvā korelācija starp sakņu masu un spraudņu pārziemošanas rādītājiem parādīja, ka spēcīgi attīstīta sakņu sistēma viena pati spraudņiem nevarēja nodrošināt veiksmīgu pārziemošanu.

4.3. Mātes augu steidzināšanas ietekme uz spraudņu apsākņošanu un pārziemošanu

Mātes augu steidzināšana pavasarī ir viena no metodēm, kas palīdz nodrošināt veģetācijas sezonas pagarināšana, kas ir būtiska, lai veicinātu jauno dzinumumu attīstību spraudņiem (Obdrzalek 1983; Samostchenkov 1985).

Veiktajos eksperimentos (III, IV EKSPERIMENTS) mātes augu steidzināšana siltumnīcā deva iespēju sākt spraudņošanu 3–4 nedēļas ātrāk. Šie rezultāti sakrīt ar agrāk veiktajiem pētījumiem ar dažādiem vasarzaļajiem kokaugiem (Tarasenko, Omeltchuk 1985; Polikarpova, Pilugina 1991), tai skaitā vasarzaļajiem rododendriem (Nienhuys 1980; Obdrzalek 1983). Siltumnīcas apstākļi pagarina augu intensīvas augšanas fāzi un ietekmē dzinuma anatomisko uzbūvi – samazinās mehānisko audu apjoms, un sklerenhīmas šūnām ir plānāki šūnapvalki (Samostchenkov 1985; Polikarpova 1990). Augos intensīvas attīstības laikā konstatēta lielāka endogēnā auksīna koncentrācija, kas pozitīvi korelē ar spraudņu rizoģenēzes potenciālu, kamēr vēlāk veģetācijas sezonas laikā auksīna koncentrācija dzinumos pakāpeniski samazinās (Blakesley et al. 1991). Arī pētīt vasarzaļos rododendrus, ar biotestu palīdzību bija noteikts, ka to dzinumos (gan stumbrā, gan lapās) vasaras sākumā augstāks rizoģenēzes potenciāls sakrīt ar lielāku augšanas stimulatoru aktivitāti. Veģetācijas sezonai turpinoties, palielinoties audu lignifikācijas pakāpei un pieaugot arī inhibitoru aktivitātei, apsākņošanās spēja spraudņiem strauji samazinājās, piemēram, šķirnes ‘Toucan’ spraudņiem, kas ņemti 16. jūnijā,

apsakņošanās pārsniedza 90%, bet 22. jūnijā ņemtie apsakņojās tikai apmēram 30% (vieta – Polija, ģeogrāfiskais platums 52° N) (Nawrocka-Grzeskowiak 2001).

Pētījumi (III A EKSPERIMENTS) ar deviņiem vasarzaļo rododendru genotipiem parādīja, ka mātes augu steidzināšana, paaugstina apsakņoto spraudēju procentuālo iznākumu (3.4., 3.5. tabula). Izteiktāk tas bija redzams tieši attiecībā uz grūti (*R. calendulaceum* var. *croceum*, *R. camtschaticum*) un vidēji grūti ('Liene', 'Pasaciņa' un 'Skaidrīte') apsakņojamiem genotipiem. Savukārt šķirnēm, kuras var pieskaitīt par viegli apsakņojamām – 'Alīna', 'Indra', 'Madame Debene' un 'Uguns' – steidzināšana apsakņošanās procentuālo iznākumu būtiski neietekmēja (3.4. tabula).

Steidzināšana un ISS izmantošana ievērojami saīsināja arī rizoģenēzes periodu (3.10. attēls), kas īpaši labi bija izteikts šķirnes 'Uguns' spraudņiem, kuriem steidzināto spraudēju apsakņošanas novēroja 20 dienas ātrāk nekā kontroles variantam. Līdzīgi rezultāti iegūti arī pētījumos ar ābeļu potcelmiem. Spraudēni, kas bija ņemti no steidzinātajiem mātes augiem, apsakņojās 14 dienās, kamēr kontroles spraudēni ievērojami vēlāk – tikai 26 līdz 36 dienās (Polikarpova 1990). Ātrāka spraudēju apsakņošanās nodrošināja arī straujāku turpmāko sakņu sistēmas attīstību (3.6. tabula), kas vislabāk bija redzams tieši vidēji grūti apsakņojamās šķirnes 'Pasaciņa' spraudņiem, neatkarīgi no apstrādes ar ISS.

Pretstatā šī pētījuma rezultātiem, eksperimentā ar šķirni 'Polārzaigzne' (IV EKSPERIMENTS) steidzināšana tomēr pozitīvi neietekmēja rizoģenēzes procesa ātrumu. Iemesli tam varēja būt vairāki: (i) spraudēju sagatavošanai nebija izvēlēts visoptimālākais laiks; (ii) vides faktoru ietekme, kas bieži nosaka variācijas apsakņošanās gaitā. Šajā eksperimentā nevarēja novērtēt arī steidzināšanas ietekmi uz apsakņoto spraudēju skaitu, jo jau kontroles variantam apsakņojās 98% spraudēju un līdzīgu rezultātu sasniedza arī steidzinātie spraudēni.

Eksogēnā auksīna izmantošana III B EKSPERIMENTĀ veicināja ne tikai ātrāku un spēcīgāku sakņu sistēmas attīstību spraudņiem, bet arī jauno dzinumu attīstību steidzinātajiem spraudņiem. III B EKSPERIMENTĀ skaidri iezīmējās sakarība, ka ar 2% ISS bija vispiemērotākā auksīna koncentrācija adventīvo sakņu attīstības veicināšanai pārbaudītajiem genotipiem konkrētajā situācijā (gan kontroles, gan steidzinātajiem spraudņiem). Ar 2% ISS apstrādātajiem spraudņiem, salīdzinot ar pārējiem variantiem (0% un 1% ISS), bija ne tikai visspēcīgāk attīstīta sakņu sistēma (gan kontroles, gan steidzinātajiem spraudņiem), bet arī šo variantu steidzinātajiem spraudņiem attīstījās visvairāk jauno dzinumu.

Latvijas klimata apstākļos tikai spēcīga sakņu sistēma vien nenodrošināja jauno dzinumu attīstību spraudņiem, bet bija nepieciešama arī mātes augu priekšapstrāde – steidzināšana. Veicot spraudēju apsakņošanu pēc iespējas agrāk veģetācijas sezonā, spraudņiem ne tikai bija

nodrošināts papildus laika posms, bet arī labvēlīgāki apstākļi jauno dzinumu attīstībai.

Lielākajai daļai kokaugu mērenajā klimatā, pielāgojoties sezonālajam ritmam, tieši fotoperioda saīsināšanās ir galvenais signāls miera perioda indukcijai un fitohormoniem ir būtiska loma šajā procesā. Bieži sagatavošanās miera periodam ir saistīta ar ABS koncentrācijas pieaugumu un augšanas stimulatoru (citokinīnu, giberelīnu un auksīnu) koncentrācijas samazināšanos audos (Anderson et al. 2001; Tanino 2004). Kokaugiem ar plašu izplatības areālu pastāv arī zināmas atšķirības starp ziemeļu un dienvidu reģionu sugas ekotipiem – ziemeļu reģionu augi ātrāk un jutīgāk reaģē uz vides izmaiņām, kas iniciē sagatavošanos miera periodam. Tātad lielākos ģeogrāfiskā platuma grādos augoši kokaugi sāk agrāk gatavoties miera periodam (Howe et al. 1995). Pētījumos ar dažādu vasarzaļo kokaugu (*Acer rubrum*, *Quercus* spp.) spraudeņiem konstatēts, ka, jo agrāk veģetācijas sezonā bija iespējams sākt spraudeņošanu, jo lielākam procentam spraudeņu attīstījās jaunie dzinumi (Smalley et al. 1987; Drew et al. 1993).

Steidzinātajiem spraudeņiem (III EKSPERIMENTS) adventīvās saknes attīstījās periodā no jūlija sākuma līdz jūlija vidum, kad dienas garums vēl pārsniedza 16 h. Šādi apstākļi varēja nodrošināt jauno dzinumu attīstībai labvēlīgāku augšanas stimulatoru un inhibitoru attiecību spraudeņos. Rezultāti norāda, ka kontroles spraudeņiem, kuriem intensīva sakņu attīstība notika pēc augusta vidus, pumpuri atradās dziļākā miera fāzē. Šajā laikā dienas garums jau bija īsāks nekā 16 h, kas vairs nebija pietiekams, lai nodrošinātu pumpuru plaukšanu un tālāku dzinumu attīstību. Nozīmīgi, ka steidzinātie spraudeņi, salīdzinot ar kontroles spraudeņiem, rudens periodā ilgāk nekā mēnesi saglabāja arī zaļas lapas, kas ļāva uzkrāt vairāk fotosintēzes produktu, lai tos izmantotu spraudeņu tālākai attīstībai vai rezervju veidošanai.

Arī IV EKSPERIMENTĀ mātes augu steidzināšana šķirnes ‘Polārzaigzne’ spraudeņiem veicināja jauno dzinumu attīstību pēcapsakņošanās periodā, arī papildus apgaismojuma nodrošināšana deva ievērojamu pozitīvu efektu (3.14. attēls). Līdzīgi rezultāti bija iegūti arī pētījumos ar citu vasarzaļo kokaugu spraudeņiem (Smalley et al. 1987; Drew et al. 1993). Kā zināms, augu sagatavošanās miera periodam ir pakāpenisks un sākuma periodā atgriezenisks process, tāpēc, atjaunojot garās dienas apstākļus, dzinumi var atsākt tālāku augšanu un attīstību (Junttila, Jensen 1988; Olsen et al. 1997). Tomēr šķirnes ‘Polārzaigzne’ spraudeņu kontroles variantam papildus apgaismojums tikai 2% spraudeņu veicināja jauno dzinumu attīstību, parādot, ka nodrošinātais papildapgaismojums nebija pietiekams, lai tie varētu atsākt aktīvu augšanu. Savukārt, kā rāda ilggadīga pieredze, ja jūnija beigās – jūlija sākumā spraušiem spraudeņiem no augusta beigām nodrošina optimālu temperatūru (20 ± 2 °C) un pietiekamu apgaismojumu (16 h, $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), tad šādi apstākļi veicina tālāku sakņu sistēmas un arī jauno dzinumu attīstību, palielinot izdzīvojušo spraudeņu skaitu (Šminiņa 2001; personiska

pieredze).

Zināms, ka parastie kritēriji, lai novērtētu apsakņoto spraudēņu spēju pārziņot, ir spēcīga sakņu sistēma, cietes saturs spraudēņos un jauno dzinumu attīstība (Smalley et al. 1987; Perkins, Bassuk 1995; Wilson, Struve 2006). Steidzinātajos spraudēņos visiem variantiem cietes koncentrācija pamatnēs bija zemāka nekā kontroles spraudēņiem (3.6. tabula), norādot, ka stumbrā uzkrātā ciete intensīvāk izmantota spraudēņa attīstībai – gan rizoģenēzei, gan jauno dzinumu attīstībai. Lai gan pastāvēja ievērojamas atšķirības starp genotipiem, tomēr līdzīgi kā I un II EKSPERIMENTOS iezīmējās tendence, ka mazāk cietes ir atlicis to steidzināto spraudēņu pamatnēs, kuriem ir spēcīgāk attīstīta sakņu sistēma.

Salīdzinot vieglāk apsakņojamo šķirņu ‘Uguns’ un ‘Madame Debene’ spraudēņus, varēja saskatīt vēl kādu likumsakarību. Zināms, ka jauno dzinumu attīstība, tāpat kā sakņu attīstība, ir process, kas prasa ieguldīt daudz struktūrmateriālu un enerģijas. Spraudēņiem, kuriem attīstās jaunie dzinumi, fotosintezētie ogļhidrāti ir jāsadala starp diviem atraģējošiem centriem. Jau agrākos pētījumos ir konstatēts, ka jaunu dzinumu attīstība spraudēņiem aizkavē adventīvo sakņu tālāku augšanu (Eliasson 1971; Rieckermann et al. 1999). Steidzinātie spraudēņi, kuriem neattīstījās jaunie dzinumi (šķirne ‘Uguns’ bez ISS apstrādes), varēja visus ogļhidrātus tērēt sakņu attīstībai. Tas visticamāk bija cēlonis, kāpēc tieši šī varianta steidzinātajiem spraudēņiem konstatēja būtiski lielāku sakņu masu nekā kontroles spraudēņiem, kamēr steidzināto spraudēņu variantiem ar jaunajiem dzinumiem (‘Uguns’ 1% un 2% ISS, ‘Madame Debene’ 0%, 1% un 2% ISS varianti) šādu atšķirību ar kontroles spraudēņiem nebija. Šādā kontekstā nevarēja salīdzināt šķirnes ‘Pasaciņa’ dažādu variantu spraudēņus, jo šīs šķirnes kontroles spraudēņi, salīdzinot ar steidzinātajiem, bija daudzkārt vājāk attīstīti (III EKSPERIMENTS; 3.6. tabula).

Cietes koncentrācija spraudēņu saknēs (III B EKSPERIMENTS) ievērojami variēja atkarībā no genotipa, mātes augu un spraudēņu apstrādes, un to ietekmēja gan sakņu masas lielums, gan jauno dzinumu attīstība. Rezultāti parādīja, ka vieglāk apsakņojamiem genotipiem – šķirnes ‘Uguns’ un ‘Madame Debene’ (III B EKSPERIMENTS) – steidzinātajiem spraudēņiem sakņu masa pozitīvi korelēja gan ar cietes koncentrāciju saknēs, gan ar jauno dzinumu attīstību. Tas liecināja, ka šiem steidzinātajiem spraudēņiem, kuriem bija spēcīgi attīstīta sakņu sistēma, jauno dzinumu attīstība pozitīvi bija ietekmējusi ogļhidrātu kopīgo bilanci (3.6. tabula). Tātad jauno dzinumu lapas papildināja spraudēņa fotosintezējošo virsmu un vairs nedarbojās tikai kā patērētāji. Vislabāk to varēja redzēt šķirņu ‘Uguns’ un ‘Madame Debene’ ar 2% ISS apstrādātajiem spraudēņiem.

Pavasārī novērtējot izdzīvojušo spraudēņu skaitu (III A EKSPERIMENTS), konstatēja, ka mātes augu steidzināšana pozitīvi ietekmēja spraudēņu pārziemošanu un visspilgtāk tas izpaudās tieši grūtāk apsakņojamajiem genotipiem (*R. calendulaceum* var. *croceum*,

R. camtschaticum, ‘Pasaciņa’) (3.4., 3.5. tabula). Steidzinātie spraudeņi pārziemoja daudz veiksmīgāk, salīdzinot ar kontroli, neatkarīgi no tā cik procentiem spraudeņu bija attīstījušies jaunie dzinumi. Piemēram, ļoti veiksmīgi pārziemoja, šķirnes ‘Pasaciņa’ steidzinātie spraudeņi, lai gan tiem jaunos dzinumus konstatēja tikai 0–5% spraudeņiem atkarībā no apstrādes ar auksīnu, bet pārziemošanas rezultāti uzlabojās būtiski (94–100%), salīdzinot ar kontroles spraudeņiem (1–10%). Tas varēja norādīt, ka steidzinātie spraudeņi, kuriem nebija attīstījušies jaunie dzinumi, arī bija izgājuši no pumpuru miera perioda analogiski kā šķirnes ‘Skaidrīte’ etiolētie spraudeņi (II EKSPERIMENTS).

Savukārt, vērtējot cietes koncentrāciju spraudeņos (pamatnēs un saknēs) un spraudeņu pārziemošanu, nevarēja novērot saistību starp šiem parametriem.

4.4. Ogļhidrātu koncentrācijas izmaiņas spraudeņu rizoģenēzes laikā

Dažādu kokaugu spraudeņiem apsākšanās laikā ogļhidrātu dinamika ievērojami atšķiras (Haissig 1989; Denaxa et al. 2012), tāpēc bija nepieciešams izvērtēt ogļhidrātu koncentrācijas izmaiņas vasarzaļo rododendru spraudeņiem to rizoģenēzes un arī tālākās attīstības laikā. Mātes augu steidzināšanas ietekmi uz ogļhidrātu (šķīstošo cukuru un cietes) dinamiku analizēja šķirnei ‘Polārzaigzne’ (IV EKSPERIMENTS).

Lai gan šajā eksperimentā, salīdzinot steidzinātos un kontroles spraudeņus, steidzināšana neietekmēja vizuāli novērtējamus apsākšanos raksturojošos parametrus (rizoģenēzes procesa ātrums, apsāknoto spraudeņu daudzums), tomēr varēja konstatēt vairākas atšķirības ogļhidrātu koncentrācijas izmaiņās gan rizoģenēzes, gan spraudeņu tālākās attīstībā laikā. Rezultāti parādīja, ka mātes augu steidzināšana siltumnīcas apstākļos ietekmēja sākotnējo ogļhidrātu koncentrāciju spraudeņos – tā bija lielāka steidzinātajos spraudeņos (gan lapās, gan pamatnēs), salīdzinot ar kontroli. To var skaidrot ar labākiem fotosintēzes apstākļiem siltumnīcā. Zināms, ka siltumnīcā augušu auga lapām ir vairākas anatomiskas atšķirības, kas veicina fotosintēzes procesu – lielāks čauganās parenhīmas īpatsvars, palielināts atvārsnīšu skaits un to atvērums (Polikarpova 1990). Lielāka nestukturālo ogļhidrātu koncentrācija steidzināto spraudeņu pamatnēs saglabājās visā turpmākajā apsākšanās laikā (pirmos trīs mēnešus), kamēr lapās to koncentrācijas bija līdzīgas abiem variantiem (3.12., 3.13. attēls). Tas norāda, ka pēc adaptācijas perioda steidzinātajiem spraudeņiem bija augstāka fotosintēzes intensitāte un lapās cietes uzkrāšanas kapacitāte bija maksimāli izmantota. Tas savukārt saskan ar atziņu, ka, ja mātes auga lapām bija anatomiskā uzbūve, kas veicināja efektīvu fotosintēzes procesu, tad tas varēja nodrošināt potenciālu aktīvai fotosintēzei arī spraudenim (Hoad, Loakey 1996).

Dzinums, kas atdalīts no mātes auga, bija pakļauts stresa apstākļiem, kam cēlonis bija pārrāvums ūdens un barības vielu padevē, kā arī pārmaiņas fitohormonu līdzsvarā. Tas savukārt

veicināja atvārsnīšu daļēju aizvēršanos un līdz ar to arī fotosintēzes intensitātes samazināšanos (Smalley et al. 1991; Hartman et al. 2010). Šīs straujās apstākļu izmaiņas izraisīja cietes koncentrācijas svārstības abu variantu spraudeņu lapās pirmajās dienās pēc spraudeņošanas, un strauju kopīgo šķīstošo cukuru pieaugumu lapās, kas varēja notikt uz cietes hidrolīzes rēķina. Steidzinātajiem spraudeņiem šīs ogļhidrātu koncentrācijas izmaiņas bija straujākas, kas varēja liecināt par šo spraudeņu lielāku jutīgumu attiecībā pret ūdens satura samazināšanos audos (3.13. attēls). Līdzīgas izmaiņas ūdens trūkuma radītā stresa apstākļos novērotas *Citrus sinensis* (L.) Osbeck lapās (Vu, Yelenosky 1989).

Pētījumā konstatēja, ka spraudeņu pamatnēs jau pirmajās nedēļās sāka pakāpeniski pieaugt kopīgo šķīstošo cukuru un cietes koncentrācija – tas liecināja par jauna atraģējošā centra izveidošanos, kas veicināja fotosintēzes produktu transportu no lapām (3.12., 3.13. attēls). Apstākļi, kādus nodrošināja spraudeņiem apsākšanās laikā, bija piemēroti, lai spraudeņi varētu atjaunot līdzsvaru starp ūdens uzņemšanu un transpirāciju, kā arī nodrošināt fotosintēzes pārsvaru pār elpošanu. Par to liecināja cietes un šķīstošo cukuru uzkrāšanās ne tikai vasarzaļo rododendru spraudeņu pamatnēs, bet arī lapās.

Gan kontroles, gan steidzināto spraudeņu pamatnēs novēroja strauju cietes koncentrācijas kritumu apmēram no 20. līdz 30. dienai, ko pavadīja cietes koncentrācijas samazināšanās arī lapās. Acīmredzot šajā laikā spraudeņu pamatnēs notika morfofizioloģiski procesi, kas prasīja salīdzinoši lielu enerģijas patēriņu un līdz ar to arī elpošanas intensitātes pieaugumu. Tas varētu atbilst kallusa attīstībai, jo pēc tam atkal sekoja straujš cietes koncentrācijas pieaugums abu variantu spraudeņiem gan pamatnēs, gan lapās. Spraudeņu pamatnēs šis kāpums turpinājās līdz pat pirmo adventīvo sakņu konstatēšanai 45. dienā pēc spraudeņošanas. Reducējošo cukuru un saharozes koncentrācija spraudeņu pamatnēs sāka pakāpeniski pazemināties jau ātrāk, sākot ar 31. dienu, kas varēja liecināt par sakņu aizmetņu attīstību, jo zināms, ka reducējošie cukuri tiek pirmie izmantoti metaboliskos procesos rizoģenēzē (Ahkami et al. 2009). Līdzīgu ogļhidrātu (cietes un šķīstošo cukuru) koncentrācijas dinamiku kā vasarzaļo rododendru šķirnes 'Polārzvaigzne' spraudeņu pamatnēs novēroja arī mūžzaļā rododendra *R. catawbiense* 'Roseum Elegans' spraudeņos (Davis, Potter 1987) – apsākšanās pirmajā periodā gan cietes, gan saharozes koncentrācija tajos būtiski pieauga, bet, notiekot adventīvo sakņu attīstības procesam, atkal samazinājās, kamēr glikozes koncentrācija eksperimenta laikā bija svārstīga.

Pakāpeniski pieaugot apsākņoto spraudeņu skaitam, arī lapās sāka samazināties kopīgo šķīstošo cukuru koncentrācija. Saharozes, galvenās ogļhidrātu transporta formas, koncentrācijas samazināšanās lapās līdz ar pirmo apsākņoto spraudeņu konstatēšanu (pēc 45. dienas) norādīja, ka ogļhidrātus intensīvi transportēja uz sakņu veidošanās zonu, un tikai tad, kad bija sasniegts maksimālais apsākņoto spraudeņu skaits un jau notika intensīva sakņu sistēmas attīstība, sāka

samazināties arī rezerves ogļhidrāta – cietes – koncentrācija lapās. Savukārt spraudēnu pamatnēs, saknēm attīstoties, kopīgie šķīstošie cukuri (reducējošie cukuri un saharoze) turpināja samazināties, sasniedzot minimumu apmēram 3 mēnešus pēc spraudēnošanas – šajā laikā atraģējošais centrs jau bija pašas saknes. Iegūtie rezultāti apstiprināja, ka lapainajiem spraudēniem, it īpaši ar garu rizoģenēzes periodu, fotosintēzes process bija nozīmīgs, lai nodrošinātu ogļhidrātus adventīvo sakņu veidošanai (Aminah et al. 1997; Pellicer et al. 2000).

4.5. Eksperimentālo ziemošanas apstākļu ietekme uz spraudēnu pārziemošanu

Pētījumu rezultāti ir parādījuši, ka jaunapsakņoto vasarzaļo kokaugu pārziemošanu ietekmē apstākļu komplekss, ko veido mātes auga fizioloģiskais stāvoklis, apstākļi spraudēnu attīstības un pārziemošanas laikā. Īpaši jutīgi pret dažādām nelabvēlīgām šo apstākļu kombinācijām ir, piemēram, *Corylopsis pauciflora* Sieb. & Zucc. un arī vasarzaļie rododendri, piemēram, atkarībā no dažādiem faktoriem to attīstības laikā apsakņotu vasarzaļo rododendru šķirnes ‘Coccineum Speciosum’ spraudēnu pārziemošanas rādītāji svārstījās no 8 līdz 98% (Cameron et al. 2001).

Pētījumā ar šķirni ‘Polārsvaigzne’ (IV EKSPERIMENTS), spraudēnus pārziemināja eksperimentālos apstākļos siltumnīcā, nodrošinot 16 h fotoperiodu ar papildus apgaismojumu ($25\text{--}35 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) un apsildīšanu ($13 \pm 4 \text{ }^\circ\text{C}$) (variants „S+G+”) vai tikai apsildīšanu ($10 \pm 2 \text{ }^\circ\text{C}$) (variants „S+G-”). Variantā „S+G-” spraudēni ziemas laikā atradās miera periodā, par ko liecināja lapu nomešana. Variantā „S+G+” gan kontroles, gan steidzinātie spraudēni saglabāja lapas, tomēr apgaismojums bija nepietiekošs, lai nodrošinātu efektīvu fotosintēzi, par ko liecināja zemā cietes koncentrācija spraudēnu lapās un jauno dzinumumu augšanas apstāšanās (3.16. attēls). Tikai, sākot ar februāri, pieaugot dabīgajam apgaismojumam, varēja konstatēt cietes koncentrācijas palielināšanos lapās abu variantu spraudēniem. Raksturīgi bija arī, ka kontroles spraudēni, salīdzinot ar steidzinātajiem, miera periodā saglabāja stabili, augstu saharozes koncentrāciju lapās, kas sāka samazināties tikai februāra beigās (3.16. attēls). Zināms, ka šķīstošie cukuri, arī saharoze, piedalās dažādu augu attīstības procesu regulācijā, ietekmējot gēnu ekspresiju, kas ir saistīti arī ar lapu novecošanu un miera periodu (Wingler et al. 2006) Šie cukuru vadītie regulācijas mehānismi savstarpēji mijiedarbojas ar virkni citiem regulācijas mehānismiem, kas saistīti, piemēram, ar apgaismojumu, fitohormoniem (Gibson 2005). Pētījumā ar *Actinidia deliciosa* C.F. Liang & A.R. Ferguson, analizējot ogļhidrātu nozīmi miera perioda regulēšanā pumpuru meristēmas audos, novēroja, ka saharozes koncentrācija tajos ievērojami pieauga, sākoties miera periodam, un atkal samazinājās apmēram mēnesi pirms pumpuru plaukšanas, tādejādi konstatējot, ka saharozes koncentrāciju

pumpuros var izmantot kā indikatoru, lai novērtētu auga miera periodu (Richardson et al. 2010). Līdzīgi šiem rezultātiem augsta saharozes koncentrācija miera perioda laikā bija noteikta *Prunus persica* (L.) Stokes dzinumu audos (Tsipouridis et al. 2006). Iespējams, ka lielāka saharozes koncentrācija kontroles sprauņos norādīja, ka tie atradās dziļākā miera periodā nekā steidzinātie sprauņi. Arī agrāk veiktajos pētījumos bija konstatēts, ka saharoze augā spēj inhibēt augšanas procesus, tāpēc jaunās augošās lapās tās koncentrācija ir neliela (Sergejeva 1971; Gertnere 1974). Saharozes koncentrācija var pieaugt dažādos nelabvēlīgos apstākļos, arī pazemināta temperatūra veicina tās uzkrāšanos auga audos, nodrošinot aizsardzību pret aukstuma izraisītiem bojājumiem (Sergejeva 1971; Hurry et al. 1994; Ensminger et al. 2006; Cooke et al. 2012). Steidzinātajiem sprauņiem bija vairāk jauno dzinumu ar lapām, kas varēja nodrošināt lielāku augšanas stimulatoru (auksīnu, giberelīnu) īpatsvaru augā un līdz ar to aktīvākus fizioloģiskos procesus, iespējams, arī fotosintēzes aktivitāti, par ko liecina lielāka cietes koncentrācija lapās decembrī un janvārī, salīdzinot ar kontroles sprauņiem.

Eksperimenta ar šķirni 'Polārzvaigzne' (IV EKSPERIMENTS) rezultāti parādīja, ka apstākļi, kādos sprauņi pārziemināja, būtiski ietekmēja rezerves ogļhidrātu koncentrāciju stumbrā pavasarī pirms pumpuru plaukšanas (3.8. tabula). Viszemākā cietes koncentrācija bija sprauņiem, kurus pārziemināja variantā „S+G+”, un tā būtiski neatšķīrās kontroles un steidzinātajam variantam (attiecīgi 2.1% un 2.3%). Tā kā šie sprauņi pārziemošanas periodā saglabāja lapas, un tajās kopš februāra strauji pieauga cietes koncentrācija (cietes koncentrācija > 8% abiem variantiem), tad tos būtu nekorekti salīdzināt ar sprauņiem (kuri nometa lapas) no abiem pārējiem ziemošanas variantiem („S-G-”, „S+G-”).

Salīdzinot „S-G-” un „S+G-” variantus, mazāka cietes koncentrācija bija „S+G-” sprauņiem. Tā kā šie sprauņi ziemoja salīdzinoši augstākā temperatūrā (10 ± 2 °C), tad tiem vajadzēja vairāk tērēt uzkrātos ogļhidrātus elpošanai un dzīvības procesu uzturēšanai bez papildus iespējām tos atjaunot.

Šajā eksperimentā pārziemošanas apstākļi būtiski ietekmēja arī sprauņu izdzīvošanu un laiku, kad sākās pumpuru plaukšana. Vislielākais veiksmīgi pārziemojušo sprauņu procentuālais daudzums bija variantiem „S+G+” (3.8. tabula), neatkarīgi no mātes augu priekšapstrādes. Pārziemoja visi sprauņi, kuri bija saglabājuši lapas un fotosintētisko aktivitāti, kas acīmredzot palīdzēja nodrošināt veiksmīgāku tālāko attīstību.

Vismazāk izdzīvojušo sprauņu bija pārziemošanas variantam „S+G-”, pat salīdzinot ar variantu „S-G-”, kurā sprauņi bija pakļauti ievērojamām temperatūras svārstībām (no -10 līdz 4 °C). Šajā pārziemināšanas variantā („S+G-”) bija grūti veikt plēves tuneļa ventilāciju, kas noteikti negatīvi ietekmēja sprauņu pārziemošanu. Līdzīgos nelabvēlīgos ziemošanas apstākļos negatīvu ietekmi uz pārziemošanu konstatēja vasarzaļo rododendru šķirnei

‘*Coccineum Speciosum*’ un *Acer palmatum* ‘Bloodgood’ spraudeņiem, savukārt tie būtiski neietekmēja *Syringa vulgaris* ‘Madame Lemoine’ un *Viburnum carlesii* Hemsl. ‘Aurora’ spraudeņu pārziemošanu (Cameron et al. 2001). Šis vissliktākais pārziemošanas variants „S+G–” bija vienīgais, kurā būtiski atšķīrās izdzīvojušo spraudeņu skaits kontroles (54%) un steidzinātajiem (68%) spraudeņiem, demonstrējot mātes augu steidzināšanas pozitīvo ietekmi uz spraudeņu pārziemošanu. Kritiski apstākļi spraudeņu izdzīvošanai pārziemošanas laikā labāk parādīja, kādi apstākļi ir bijuši labvēlīgāki spraudeņu rizoģenēzes un to tālākās attīstības gaitai. Līdzīgus rezultātus ieguva arī Kamerons et al. (Cameron et al. 2001) savā pētījumā, parādot, ka, piemēram, veids, kādā nodrošināja mitruma režīmu vasarzaļo rododendru spraudeņiem rizoģenēzes laikā, neietekmēja to apsākšanās procentuālo iznākumu, bet būtiski ietekmēja pārziemošanas potenciālu.

Zināms, ka miera perioda indukciju, tā dziļumu un iziešanu no tā ietekmē gan dienas garums, gan temperatūras režīms, kādā atrodas augi, tomēr pētījumu rezultāti šajā jomā ir pretrunīgi, norādot uz būtiskām atšķirībām starp dažādām augu ģintīm (Horvath 2010; Olsen 2010). Mērenās klimata joslas daudzgadīgiem augiem ir raksturīgi, ka, lai izietu no endogēnā miera perioda (*endodormancy*), tiem noteiktu laika periodu ir jābūt pakļautiem zemi pozitīvai temperatūrai (Horvath 2010; Cooke et al. 2012) – parasti zemākai nekā 10 °C, bet visbiežāk optimālā temperatūra tam ir no 2 līdz 4 °C (Battey 2000). Ja ziemas laikā vēsuma periods (*chilling period*) nav pilnībā iziets, to pavasarī var kompensēt arī garš fotoperiods (Heide 1993; Caffarra, Donnelly 2011). Eksperimentā ar šķirni ‘Polārsvaigzne’ pārziemošanas variantam „S+G–” salīdzinoši zemākas temperatūras uzturēšana (10 ± 2 °C) visticamāk nodrošināja pilnvērtīgāku miera perioda iziešana ziemas periodā un noteica šiem spraudeņiem ātrāku pumpuru plaukšanu (pēc 15. marta), salīdzinot ar varianta „S+G+” spraudeņiem (temperatūra ziemošanas laikā 13 ± 4 °C), kuri sāka plaukt tikai nedēļu vēlāk, neskatoties uz to, ka tie bija saglabājuši zaļas, fotosintezēt spējīgas lapas. Tas apstiprina arī agrāk pētījumos konstatēto faktu, ka mazāk izteikts vēsuma periods var aizkavēt pumpuru plaukšanu pavasarī (Morin et al. 2010). Lai gan spraudeņi no varianta „S–G–” bez šaubām bija izgājuši miera periodu, to vēlāku plaukšanu (aprīļa sākums) visticamāk noteica fakts, ka spraudeņi pavasarī pumpuru plaukšanas laikā bija pakļauti zemākām un svārstīgākām temperatūrām, salīdzinot ar abiem pārējiem ziemošanas variantiem, jo tieši augstāka temperatūra pumpuru attīstības pēdējās fāzēs veicina to plaukšanu (Basler, Körner 2014). Tā kā šie spraudeņi (variants „S–G–”) ziemoja apstākļos, kas ir vistuvākie dabiskajiem, tādejādi vispilnvērtīgāk izejot arī miera periodu, tad tas acīmredzot pozitīvi ietekmēja šo spraudeņu tālāko attīstību, jo to jaunie dzinumī attīstījās visstraujāk. Arī II EKSPERIMENTA (ar mātes augu noēnojumu) rezultāti, kuros nevarēja konstatēt būtiskas atšķirības izdzīvojušo spraudeņu skaitā, pārzieminot tos divos temperatūras režīmos –

neapkurinātā siltumnīcā, pakļaujot spraudeņus temperatūras svārstībām (-13 līdz 4 °C), vai, nodrošinot tiem zemu pozitīvu temperatūru (4 ± 2 °C) – ļauj secināt, ka, lai veiksmīgi pārzieminātu apsakņotus vasarzaļo rododendru spraudeņus Latvijas klimata apstākļos, tiem nav obligāti jānodrošina pozitīva temperatūra ziemošanas laikā.

Iziešana no miera perioda ir saistīta ar fizioloģiskām izmaiņām, kur līdzdarbojas augšanas regulatori, fitohromu sistēma un arī ogļhidrāti (Horvath 2010; Olsen 2010; Cooke et al. 2012). Piemēram, virknē eksperimentu ir pierādīts, ka pirms pumpuru plaukšanas dzinumos ievērojami pieaug citokinīnu koncentrācija un, sākoties jauno dzinumu attīstībai, tā atkal samazinās (Young 1989; Cutting et al. 1991; Cook et al. 2001) un ka citokinīni palīdz arī mobilizēt uzkrātās ogļhidrātu rezerves (Field et al. 2009). Tāpat plaukstošos pumpuros ir augsta giberelīnu koncentrācija, lai nodrošinātu dzinuma strauju augšanu (Pallardy 2008; Cooke et al. 2012). Iespējams, ka ātru attīstību pavasarī varianta „S–G–” spraudeņiem nodrošināja straujāks augšanas stimulatoru koncentrācijas pieaugums pēc pilnvērtīga miera perioda un arī pietiekami lielās ogļhidrātu rezerves.

Savukārt, ja spraudeņiem laboratorijas apstākļos (temperatūra 20 ± 2 °C; apgaismojums 16 h, $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) rudens, ziemas un pavasara laikā (no augusta līdz maija beigām) nodrošina nepārtrauktu veģetācijas periodu, tad, šai laikā tiem var attīstīties jaunie dzinumi, tomēr, kā rāda daudzu gadu pieredze, nākamās vasaras laikā tie lai gan saglabā esošās lapas, tomēr jauni dzinumi augiem šajā veģetācijas sezonā vairs neattīstās. Tikai, izejot pilnvērtīgu miera periodu nākamajā ziemā, tie atsāk normālu tālāku attīstību jau nākamajā pavasarī (personiska pieredze). Tas parāda miera perioda nozīmību ne tikai intaktu augu, bet arī apsakņotu vasarzaļo kokaugu spraudeņu tālākai attīstībai mērenajā joslā. Tātad, lai apsakņoto spraudeņu pumpuri pavasarī plauktu un attīstītos jaunie dzinumi, tiem ziemā ir jānodrošina miera periods. Tā kā eksperimentā ar šķirnes ‘Polārsvaigzne’ spraudeņiem, tiem, ziemojot kontrolētas pozitīvas temperatūras apstākļos (varianti „S+G+” un „S+G–”), pavasarī novēroja jauno dzinumu attīstību, – tas norāda, ka nodrošinātā temperatūra (līdz pat 13 ± 4 °C) bija pietiekama, lai spraudeņi ziemas laikā tomēr izietu tiem nepieciešamo miera periodu.

Eksperimenta ar šķirni ‘Polārsvaigzne’ rezultāti parādīja, ka izšķiroša nozīme spraudeņu pārziemošanā bija pārziemošanas apstākļiem un mātes augu priekšapstrādei, kamēr cietes koncentrāciju spraudeņa stumbrā nevarēja tieši saistīt ar izdzīvojušo spraudeņu skaitu.

Apkopojot visus iegūtos rezultātus, redzams, ka nevienā no veiktajiem eksperimentiem – gan tikai ar eksogēnā augsnes izmantošanu (I EKSPERIMENTS), gan ar mātes augu steidzināšanu (III, IV EKSPERIMENTS) vai noēnošanu (II EKSPERIMENTS) – nevarēja konstatēt saistību starp cietes koncentrāciju stumbrā, saknēs un spraudeņu pārziemošanu. Tātad neapstiprinājās izteiktā

hipotēze (Smalley et al. 1987), ka par spraudēņu pārziemošanas potenciāla indikatoru varētu izmantot cietes saturu spraudēņu saknēs. Acīmredzot vasarzaļo rododendru spraudēni apstākļos, kādus tiem nodrošināja apsākšanās, un tālākas attīstības laikā, spēja nodrošināt pietiekamu aktīvu fotosintēzes procesu, lai nestrukturālo ogļhidrātu koncentrācija tajos nenokristos zem kritiskās robežas, kas varētu negatīvi ietekmēt to izdzīvošanu, pārzieminot apstākļos, kad to salcietības robeža nebija pārkāpta. Tātad, ja Latvijas klimata apstākļos, pavairojot vasarzaļos rododendrus ar lapainajiem spraudēņiem, rezerves ogļhidrātu saturs tajos nav kritisks parametrs to izdzīvošanai, tas varētu norādīt, ka, pavairojot šos augus reģionos ar garāku veģetācijas periodu, kur apsāknotajiem spraudēņiem ir iespējas ilgāk attīstīties (agrāka spraudēņošana, garāks pēcrizoģenēzes periods) un arī uzkrāt rezerves vielas, rezerves ogļhidrātu daudzums tajos nevarētu būt limitējošs faktors sekmīgai apsāknoto spraudēņu pārziemošanai.

Abi mātes augu priekšapstrādes varianti, kurus izmantoja eksperimentos, veicināja jauno dzinumumu attīstību spraudēņiem. Iegūtie rezultāti, iespējams, norāda, ka jauno dzinumumu attīstībai, kuru būtiskums daudzkārt uzsvērts pētījumos, ir nozīme kā pazīmei, kas parāda, ka spraudēni ir izgājuši no pumpura miera perioda, kas raksturīgs daudziem vasarzaļajiem kokaugiņiem pēc spraudēņošanas. Acīmredzot tieši tas ir svarīgi sekmīgai augšanas atsākšanai nākamajā pavasarī. Savukārt jauno dzinumumu ietekme uz spraudēņu ogļhidrātu rezervēm var būt atšķirīga, atkarībā no dažādiem apstākļiem. To apstiprina iegūtie rezultāti – spraudēni ar jaunajiem dzinumumiem pārziemoja simtprocentīgi, neskatoties uz to, ka tiem varēja būt augsta (piemēram, šķirnes ‘Madame Debene’ ar 2% ISS apstrādātie steidzinātie spraudēni) vai arī zema cietes koncentrācija spraudēņa audos (piemēram, ‘Madame Debene’ steidzinātie spraudēni, kurus neapstrādāja ar eksogēno augsni) (II EKSPERIMENTS).

Apsāknoto spraudēņu pārziemošanas un augšanas atsākšanas sekmes nosaka dažādu faktoru kombinācija, kas ietver gan sakņu sistēmas attīstību, gan rezerves vielu uzkrāšanu, gan arī pumpuru iziešanu no miera perioda. Apkopojot veikto eksperimentu rezultātus un literatūrā pieejamo informāciju, var izteikt pieņēmumu, ka apsāknoto spraudēņu bojā ejas problēmu bieži vien vajadzētu formulēt nevis kā nesekmīgu pārziemošanu, bet gan kā spraudēņu nespēju iziet no miera perioda un atsākt attīstību nākamajā pavasarī. Šos procesus labāk izprast un arī vadīt varētu palīdzēt dziļākas zināšanas par pumpura miera perioda regulāciju. Šajā jomā pētījumi ir veikti izmantojot intaktus augus. Kā zināms, pumpura miera periods ir komplekss process, kuru nosaka ģenētisko faktoru un vides apstākļu mijiedarbība. Tomēr līdz šim, neskatoties uz daudzajiem pētījumiem un atklājumiem, zināšanas par miera perioda regulāciju vēl aizvien ir nepilnīgas un fragmentāras (Erez 2000; Anderson et al. 2001; Jackson, Edwards 2011; Cooke et al. 2012; Basler, Körner 2014; Chao et al. 2015).

Apkopojot veikto eksperimentu rezultātus, var secināt, ka, lai Latvijas klimata apstākļos racionāli veiktu vasarzaļo rododendru pavairošanu ar daļēji pārkoksnētiem spraudeņiem, ir ieteicams veikt mātes augu steidzināšanu pavasara periodā, kas dod iespēju pagarināt veģetācijas sezonu, uzsākot spraudeņošanu ātrāk, un papildus izmantot augsni (apmēram 1% ISS uz talka pulvera bāzes), lai veicinātu spēcīgākas sakņu sistēmas attīstību. Šādi optimālā fizioloģiskā attīstības stadijā spraudeņoti un piemērotos apstākļos apsakņoti spraudeņi parasti var sekmīgi pārziemot arī neapsildītā siltumnīcā – standarta apstākļos, kādi ir kokaudzētavās.

SECINĀJUMI

1. Latvijas klimata apstākļos eksogēnā auksīna izmantošana veicina spēcīgākas sakņu sistēmas izveidi vasarzaļo rododendru spraudeņiem, tomēr būtiski neietekmē to pārziemošanu.
2. Mātes augu etiolācija kombinācijā ar eksogēno auksīnu veicina straujāku adventīvo sakņu attīstību vasarzaļo rododendru spraudeņiem, bet neietekmē to apsākņošanās procentuālo gala iznākumu.
3. Mātes augu etiolācija būtiski uzlabo pārziemošanas rādītājus vidēji grūti apsākņojamiem vasarzaļo rododendru šķirnes 'Skaidrīte' spraudeņiem.
4. Mātes augu steidzināšana būtiski uzlabo vasarzaļo rododendru spraudeņu adventīvo sakņu attīstību, veicinot ātrāku rizoģenēzes procesu un palielinot apsākņoto spraudeņu skaitu it īpaši grūti un vidēji grūti apsākņojamiem genotipiem: *R. calendulaceum* var. *croceum*, *R. camtschaticum* un šķirnēm 'Pasaciņa', 'Liene', 'Skaidrīte'.
5. Mātes augu steidzināšana un eksogēnā auksīna izmantošana veicina jauno dzinumumu attīstību vasarzaļo rododendru spraudeņiem, uzlabojot to pārziemošanu.
6. Nodrošinot apsākņotajiem vasarzaļo rododendru spraudeņiem nepārtrauktu veģetācijas periodu (papildus apgaismojums un apsildīšana) var būtiski palielināt pārziemojošo spraudeņu skaitu.
7. Cietes koncentrāciju vasarzaļo rododendru spraudeņu pamatnēs un saknēs nevar izmantot kā indikatoru spraudeņu pārziemošanas potenciāla novērtēšanai, jo nepastāv saistība starp cietes koncentrāciju spraudeņos un spraudeņu pārziemošanu.

PATEICĪBAS

Liels paldies darba vadītājam *Dr. biol.*, asoc.prof. Uldim Kondratovičam par atbalstu un palīdzību darba tapšanā.

Īpašs paldies *Dr. biol.* Dacei Megrei, kas deva lielu ieguldījumu šī promocijas darba izstrādē.

Liels paldies Bioloģijas fakultātes Augu fizioloģijas katedras kolektīvam, maniem kolēģiem LU Rododendru selekcijas un izmēģinājumu audzētavā „Babīte” un LU Botāniskajā dārzā par atbalstu darba tapšanas laikā. Īpašs paldies *Dr. biol.* Antai Sparinskai un *Dr. biol.* Signei Tomsonei par atsaucību un sapratni.

Liels paldies Kristīnai Dokānei un Klāvam Freidenfeldam par ieguldījumu darba tapšanā.

Sirsnīgs paldies Mārai Ramanei par atbalstu un nesavtīgu palīdzību paraugu apstrādē.

Sirsnīga pateicība Dainai Lavrinovičai par morālo atbalstu.

Darbs tapis ar finansiālu Eiropas Sociālā fonda (ESF) atbalstu projektam Nr. 2013/0027/1DP/1.1.1.2.0/13/APIA/VIAA/007.

LITERATŪRAS SARAKSTS

- Agulló-Antón M.Á., Sánchez-Bravo J., Acosta M., Druege U. 2011. Auxins or sugars: what makes the difference in the adventitious rooting of stored carnation cuttings? *J. Plant Growth Regul.* 30: 100–113.
- Ahkami A.H., Lischewski S., Haensch K.T., Porfirova S., Hofmann J., Rolletschek H., Melzer M., Franken P., Hause B., Druege U., Hajirezaei M.R. 2009. Molecular physiology of adventitious root formation in *Petunia hybrida* cuttings: involvement of wound response and primary metabolism. *New Phytol.* 181: 613–625.
- Ahkami A.H., Melzer M., Ghaffari M.R., Pollmann S., Javid M.G., Shahinnia F., Hajirezaei M.R., Druege U. 2013. Distribution of indole-3-acetic acid in *Petunia hybrida* shoot tip cuttings and relationship between auxin transport, carbohydrate metabolism and adventitious root formation. *Planta* 238: 499–517.
- Albrecht H.J., Sommer S. 1996. *Rhododendron: Arten, Sorten und ihre Verwendung*. Deutscher Landwirtschaftsverlag, Berlin. 308 S.
- Alexander L.A., Havis J.R. 1980. Cold acclimation of plant parts in an evergreen and a deciduous azalea. *HortScience* 15: 89–90.
- Aminah H., Dick J.M., Grace J. 1997. Rooting of *Shorea leprosula* stem cuttings decreases with increasing leaf area. *Forest Ecol. Manag.* 91: 247–254.
- Amissah J.N., Bassuk N.L. 2007. Effect of light and cutting age on rooting in *Quercus bicolor*, *Quercus robur* and *Quercus macrocarpa* cuttings. *Comb. Proc. Intl. Plant Prop. Soc.* 57: 286–292.
- Amissah J.N., Bassuk N.L. 2009. Cutting Back Stock Plants Promotes Adventitious Rooting of Stems of *Quercus bicolor* and *Quercus macrocarpa*. *J. Environ. Hort.* 27: 159–165.
- Amri E., Lyaruu H.V., Nyomora A.S., Kanyeka Z.L. 2010. Vegetative propagation of African Blackwood (*Dalbergia melanoxylon* Guill. & Perr.): effects of age of donor plant, IBA treatment and cutting position on rooting ability of stem cuttings. *New Forest.* 39: 183–194.
- Andersen A.S., Bertram L. 1992. Physiological basis for stock plants effects on cuttings and post propagation growth of propagules. *Acta Hort.* 314: 283–289.
- Anderson J.V., Chao W.S., Horvath D.P. 2001. Review: A current review on the regulation of dormancy in vegetative buds. *Weed Sci.* 49: 581–589.
- Aslmoshtaghi E., Shahsavar A.R. 2010. Endogenous soluble sugars, starch contents and phenolic compounds in easy-and difficult-to-root olive cuttings. *J. Biol. Environ. Sci.* 4: 83–86.

- Banko T.J., Stefani M. 1996. Do chemical growth regulators stimulate new shoot growth and improve overwintering of deciduous azalea cuttings? *J. Amer. Rhododendron Soc.* 50 [http://scholar.lib.vt.edu/ejournals/JARS/v50n1/v50n1-banko.htm] (accessed 10.08.2015)
- Basler D., Körner C. 2014. Photoperiod and temperature responses of bud swelling and bud burst in four temperate forest tree species. *Tree Physiol.* 34: 377–388.
- Bassuk N.L., Maynard B. 1987. Stock plant etiolation. *HortScience* 22: 749–750.
- Batthey N.H. 2000. Aspects of seasonality. *J. Exp. Bot.* 51: 1769–1780.
- Bauer H., Bauer U. 1980. Photosynthesis in leaves of the juvenile and adult phase of ivy (*Hedera helix*). *Physiol. Plant.* 49: 366–372.
- Berg J., Heft L. 1991. Rhododendron und immergrüne Laubgehölze, Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, S. 57–64.
- Bir R.E. 1996. Rooting stem cuttings of some eastern native rhododendrons. *J. Amer. Rhododendron Soc.* 50 [http://scholar.lib.vt.edu/ejournals/JARS/v50n2/v50n2-bir.htm] (accessed 10.08.2015)
- Blakesley D. 1994. Auxin metabolism and adventitious root initiation. In: Davis T.D., Haissig B.E., Sankhla N. (eds) *Adventitious root formation in cuttings*. Dioscorides Press, Portland, OR, pp. 143–153.
- Blakesley D., Weston G.D., Elliott M.C. 1991. Endogeneous levels of indole-3-acetic acid and abscisic acid during the rooting of *Cotinus coggygria* cuttings taken at different times of the year. *Plant Growth Regul.* 10: 1–12.
- Blakesley D., Weston G.D., Elliott M.C. 1992. Increasing rooting and survival of *Cotinus coggygria* cuttings from etiolated stock plants. *J. Hort. Sci.* 67: 33–37.
- Blazich F.A., Acedo J.R. 1988. Micropropagation of flame azalea. *J. Environ. Hort.* 6: 45–47.
- Blazich F.A. 1988a. Chemicals and formulations used to promote adventitious rooting. In: Davis T. D., Haissig B. E., Sankhla N. (eds) *Adventitious root formation in cuttings*. Dioscorides Press, Portland, OR, pp. 132–149.
- Blazich F.A. 1988b. Mineral nutrition and adventitious rooting. In: Davis T.D., Haissig B.E., Sankhla N. (eds) *Adventitious root formation in cuttings*. Dioscorides Press, Portland, OR, pp. 61–78.
- Bojarczuk K. 1975. Effect of auxin cofactors on rooting and the effect of gibberellic acid on shoot growth of lilac softwood cuttings. *Comb. Proc. Intl. Plant Prop. Soc.* 25: 485–491.
- Bottemiller D. 2012. Variables involved in rooting *Rhododendron* cuttings. [http://www.rhodoniagara.org/pdf/2012_02_21_Bottemiller_Rooting_Final.pdf] (accessed 10.08.2015)
- Braune W., Leman A., Taubert H. 1999. *Pflanzenanatomisches Praktikum I*. Spektrum

- Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin. 368 S.
- Caffarra A., Donnelly A. 2011. The ecological significance of phenology in four different tree species: effects of light and temperature on bud burst. *Int. J. Biometeorol.* 55: 711–721.
- Cameron R., Harrison-Murray R., Ford Y., Judd H. 2001. Ornamental shrubs: effects of stockplant management on the rooting and establishment of cuttings. *J. Hortic. Sci. Biotech.* 76: 489–496.
- Cameron R., Harrison-Murray R., Fordham M., Judd H., Ford Y., Marks T., Edmondson R. 2003. Rooting cuttings of *Syringa vulgaris* cv. Charles Joly and *Corylus avellana* cv. Aurea: the influence of stock plant pruning and shoot growth. *Trees* 17: 451–462.
- Campen R., Weston G.D., Howard B.H., Harrison-Murray R.S. 1990. Enhanced rooting potential in MM106 apple rootstock shoots grown in a polythene tunnel. *J. Hort. Sci.* 65: 367–374.
- Cash R.C. 1986. Exbury Azaleas-From History To Your Garden. *J. Amer. Rhododendron Soc.* 40 [http://scholar.lib.vt.edu/ejournals/JARS/v40n1/v40n1-cash1.htm] (accessed 10.08.2015)
- Chamberlain D.F., Hyam R., Argent G., Fairweather G., Walter K.S. 1996. *The genus Rhododendron: its classification and synonymy*. Royal Botanic Garden Edinburgh, Edinburgh. 181 p.
- Chao W.S., Dođramacı M., Horvath D.P., Foley M.E., Anderson J.V. 2015. Dormancy Induction and Release in Buds and Seeds. In: Anderson J.V. (ed) *Advances in Plant Dormancy*. Springer International Publishing, Switzerland, pp. 235–256.
- Christensen M.V., Eriksen E.N., Andersen A.S. 1980. Interaction of stock plant irradiance and auxin in the propagation of apple rootstocks by cuttings. *Sci. Hortic.* 12: 11–17.
- Clark D.G., Gubrium E.K., Barrett J.E., Nell T.A., Klee H.J. 1999. Root formation in ethylene-insensitive plants. *Plant Physiol.* 121: 53–60.
- Cook N.C., Bellstedt D.U., Jacobs G. 2001. Endogenous cytokinin distribution patterns at budburst in Granny Smith and Braeburn apple shoots in relation to bud growth. *Sci. Hortic.* 87: 53–63.
- Cooke J.E., Eriksson M.E., Junttila O. 2012. The dynamic nature of bud dormancy in trees: environmental control and molecular mechanisms. *Plant Cell Environ.* 35: 1707–1728.
- Curtis D.L., Ranney T.G., Blazich F.A., Whitman E.P. 1996. Rooting and subsequent overwinter survival of stem cuttings of *Stewartia ovata*. *J. Environ. Hort.* 14: 163–166.
- Cutting J.G., Strydom D.K., Jacobs G., Bellstedt D.U., Van Der Merwe K.J., Weiler E.W. 1991. Changes in xylem constituents in response to rest-breaking agents applied to apple before budbreak. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 116: 680–683.

- Da Corrêa L., Paim D.C., Schwambach J., Fett-Neto A.G. 2005. Carbohydrates as regulatory factors on the rooting of *Eucalyptus saligna* Smith and *Eucalyptus globulus* Labill. *Plant Growth Regul.* 45: 63–73.
- Da Costa C.T., De Almeida M.R., Ruedell C.M., Schwambach J., Maraschin F.S., Fett-Neto A.G. 2013. When stress and development go hand in hand: main hormonal controls of adventitious rooting in cuttings. *Front. Plant Sci.* 4: 1–19.
- Dag A., Erel R., Ben-Gal A., Zipori I., Yermiyahu U. 2012. The effect of olive tree stock plant nutritional status on propagation rates. *HortScience* 47: 307–310.
- Davies F.T., Davis T.D., Kester D.E. 1994. Commercial importance of adventitious rooting to horticulture. In: Davis T.D., Haissig B.E., Sankhla N. (eds) *Adventitious root formation in cuttings*. Dioscorides Press, Portland, OR, pp. 53–59.
- Davies F.T., Joiner J.N. 1980. Growth regulator effects on adventitious root formation in leaf bud cuttings of juvenile and mature *Ficus pumila*. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 105: 91–95.
- Davis T.D. 1988. Photosynthesis during adventitious rooting. In: Davis T.D., Haissig B.E., Sankhla N. (eds) *Adventitious root formation in cuttings*. Dioscorides Press, Portland, OR, pp. 79–87.
- Davis T.D., Potter J.R. 1981. Current photosynthate as a limiting factor in adventitious root formation on leafy pea cuttings. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 106: 278–282.
- Davis T.D., Potter J.R. 1987. Physiological response of *Rhododendron* cuttings to different light levels during rooting. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 112: 256–259.
- De Keyser E., Scariot V., Kobayashi N., Handa T., De Riek J. 2010. Azalea phylogeny reconstructed by means of molecular techniques. *Methods Mol. Biol.* 589: 349–64.
- De Klerk G.J., Van Der Krieken W., De Jong J.C. 1999. Review the formation of adventitious roots: new concepts, new possibilities. *In Vitro Cell. Dev. Biol.-Plant* 35: 189–199.
- Denaxa N.K., Vemmos S.N., Roussos P.A. 2012. The role of endogenous carbohydrates and seasonal variation in rooting ability of cuttings of an easy and a hard to root olive cultivars (*Olea europaea* L.). *Sci. Hortic.* 143: 19–28.
- Diaz-Sala C., Hutchison K.W., Goldfarb B., Greenwood M.S. 1996. Maturation-related loss in rooting competence by loblolly pine stem cuttings: The role of auxin transport, metabolism and tissue sensitivity. *Physiol. Plant.* 97: 481–490.
- Drew III J.J., Dirr M.A., Armitage A.M. 1993. Research Reports: Effects of Fertilizer and Night Interruption on Overwinter Survival of Rooted Cuttings of *Curtis* L. *J. Environ. Hort.* 11: 97–101.
- Druege U. 2009. Involvement of carbohydrates in survival and adventitious root formation of cuttings within the scope of global horticulture. In: Niemi K. (ed) *Adventitious root*

- formation of forest trees and horticultural plants — from genes to applications*. Research Signpost, Kerala, India, pp. 187–208.
- Eeckhaut T., Janssens K., De Keyser E., De Riek J. 2010. Micropropagation of rhododendron. In: Jain S.M., Ochatt S.J. (eds) *Protocols for In Vitro Propagation of Ornamental Plants*. Springer Protocols Humana Press, pp. 141–152.
- Eliasson L. 1971. Adverse effect of shoot growth on root growth in rooted cuttings of aspen. *Physiol. Plant.* 25: 268–272.
- Ensminger I., Busch F., Huner N. 2006. Photostasis and cold acclimation: sensing low temperature through photosynthesis. *Physiol. Plant.* 126: 28–44.
- Erez A. 2000. Bud dormancy: a suggestion for the control mechanism and its evolution. In: Viemont J. D., Crabbé J. (eds) *Dormancy in plants: from whole plant behaviour to cellular control*. CAB International, Wallingford, Oxon, UK, pp. 23–33.
- Fett-Neto A.G., Fett J.P., Goulart L.W., Pasquali G., Termignoni R.R., Ferreira A.G. 2001. Distinct effects of auxin and light on adventitious root development in *Eucalyptus saligna* and *Eucalyptus globulus*. *Tree Physiol.* 21: 457–464.
- Field S.K., Smith J.P., Holzappel B.P., Hardie W.J., Emery R.N. 2009. Grapevine response to soil temperature: xylem cytokinins and carbohydrate reserve mobilization from budbreak to anthesis. *Amer. J. Enol. Vitic.* 60: 164–172.
- Fischer P., Hansen J. 1977. Rooting of *Chrysanthemum* cuttings. Influence of irradiance during stock plant growth and of decapitation and disbudding of cuttings. *Sci. Hortic.* 7: 171–178.
- Ford Y.Y., Bonham E.C., Cameron R.W., Blake P.S., Judd H.L., Harrison-Murray R.S. 2002. Adventitious rooting: examining the role of auxin in an easy-and a difficult-to-root plant. *Plant Growth Regul.* 36: 149–159.
- French C.J., Alsbury J. 1989. Factors affecting rooting of *Rhododendron* ‘Britannia’ stem cuttings. *J. Amer. Rhododendron Soc.* 43 [http://scholar.lib.vt.edu/ejournals/JARS/v43n3/v43n3-french.htm] (accessed 10.08.2015)
- Friml J., Palme K. 2002. Polar auxin transport – old questions and new concepts? *Plant Mol. Biol.* 49: 273–284.
- Gao L.M., Li D.Z., Zhang C.Q., Yang J.B. 2002. Infrageneric and sectional relationships in the genus *Rhododendron* (Ericaceae) inferred from ITS sequence data. *Acta Bot. Sin.* 44: 1351–1356.
- Gay A.P., Loach K. 1977. Leaf conductance changes on leafy cuttings of *Cornus* and *Rhododendron* during propagation. *J. Hort. Sci.* 52: 509–516.
- George E.F., Hall M.A., De Klerk G.J. 2008. Stock plant physiological factors affecting growth

- and morphogenesis. In: George E.F., Hall M.A., De Klerk G.J. (eds) *Plant propagation by tissue culture*. Springer Netherlands. 501 p.
- Gertner D. 1974. Physiological specificities of different age leaves of evergreen rhododendrons. Ph.D. Thesis, Riga. 199 p. (in Russian)
- Gibson S.I. 2005. Control of plant development and gene expression by sugar signaling. *Curr. Opin. Plant Biol.* 8: 93–102.
- Goetsch L.A., Eckert A.J., Hall B.D. 2005. The molecular systematics of *Rhododendron* (Ericaceae): A phylogeny based upon RPB2 gene sequences. *Sys. Bot.* 30: 616–626.
- Grampp W.F. 1976. Deciduous azalea liner production. *Comb. Proc. Intl. Plant Prop. Soc.* 26: 220–222.
- Grange R.I., Loach K. 1985. The effect of light on the rooting of leafy cuttings. *Sci. Hortic.* 27: 105–111.
- Greenwood M.S., Cui X., Xu F. 2001. Response to auxin changes during maturation-related loss of adventitious rooting competence in loblolly pine (*Pinus taeda*) stem cuttings. *Physiol. Plant.* 111: 373–380.
- Grossmann K. 2010. Auxin herbicides: current status of mechanism and mode of action. *Pest Manag. Sci.* 66: 113–120.
- Grossmann K., Hansen H. 2001. Ethylene-triggered abscisic acid: A principle in plant growth regulation? *Physiol. Plant.* 113: 9–14.
- Hackett W.P. 1988. Donor plant maturation and adventitious root formation. In: Davis T.D., Haissig B.E., Sankhla N. (eds) *Adventitious root formation in cuttings*. Dioscorides Press, Portland, OR, pp. 11–28.
- Haffner V., Enjalric F., Lardet L., Carron M.P. 1991. Maturation of woody plants: a review of metabolic and genomic aspects. *Ann. Sci. For.* 48: 615–630.
- Haissig B.E. 1986. Metabolic processes in adventitious rooting of cuttings. In: Jackson M.B. (ed) *New root formation in plants and cuttings*. Springer Netherlands, pp. 141–189.
- Haissig B.E. 1989. Carbohydrate relations during propagation of cuttings from sexually mature *Pinus banksiana* trees. *Tree Physiol.* 5: 319–328.
- Haissig B.E., Davis T.D. 1994. A historical evaluation of adventitious rooting research to 1993. In: Davis T.D., Haissig B.E., Sankhla N. (eds) *Adventitious root formation in cuttings*. Dioscorides Press, Portland, OR, pp. 275–332.
- Hansen J., Eriksen E.N. 1974. Root formation of pea cuttings in relation to the irradiance of the stock plants. *Physiol. Plant.* 32: 170–173.
- Hansen J., Kristensen K. 1990. Axillary bud growth in relation to adventitious root formation in cuttings. *Physiol. Plant.* 79: 39–44.

- Hansen J., Strömquist L.H., Ericsson A. 1978. Influence of the irradiance on carbohydrate content and rooting of cuttings of pine seedlings (*Pinus sylvestris* L.). *Plant Physiol.* 61: 975–979.
- Hansen O.B., Potter J.R. 1997. Rooting of apple, rhododendron, and mountain laurel cuttings from stock plants etiolated under two temperatures. *HortScience* 32: 304–306.
- Hartmann H.T., Kester D.E., Davies F.T., Geneve R.L. 2010. *Plant propagation: principles and practice*. 8 th ed. Prentice Hall, New Jersey. 928 p.
- Heide O.M. 1993. Daylength and thermal time responses of budburst during dormancy release in some northern deciduous trees. *Physiol. Plant.* 88: 531–540.
- Henrique A., Campinhos E.N., Ono E.O., Pinho S.Z. 2006. Effect of plant growth regulators in the rooting of *Pinus* cuttings. *Braz. Arch. Biol. Techn.* 49: 189–196.
- Hikosaka K. 2004. Interspecific difference in the photosynthesis–nitrogen relationship: patterns, physiological causes, and ecological importance. *J. Plant Res.* 117: 481–494.
- Hoad S.P., Leakey R.R. 1994. Effects of light quality on gas exchange and dry matter partitioning in *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden. *Forest Ecol. Manag.* 70: 265–273.
- Hoad S.P., Leakey R.R. 1996. Effects of pre-severance light quality on the vegetative propagation of *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden. *Trees* 10: 317–324.
- Hokanson S.C., McNamara S., Zuzek K., Rose N., Pellett H. 2005. Rhododendron 'Candy Lights' and 'Lilac Lights'. *HortScience* 40: 1925–1927.
- Holt T.A., Maynard B.K., Johanson W.A. 1998. Low pH enhances rooting of stem cuttings of rhododendron in subirrigation. *J. Env. Hort.* 16: 4–7.
- Horvath D. 2010. Bud dormancy and growth. In: Pua E.C., Davey M.R. (eds) *Plant Developmental Biology-Biotechnological Perspectives*. Springer Berlin Heidelberg, pp. 53–70.
- Howard B.H. 1994. Manipulating rooting potential in stockplants before collecting cuttings. In: Davis T.D., Haissig B.E., Sankhla N. (eds) *Adventitious root formation in cuttings*. Dioscorides Press, Portland, OR, pp. 123–142.
- Howe G.T., Hackett W.P., Furnier G.R., Klevorn R.E. 1995. Photoperiodic responses of a northern and southern ecotype of black cottonwood. *Physiol. Plant.* 93: 695–708.
- Huang Y., Ji K.S., Zhai J.R. 2007. Relationship between rooting ability and endogenous phytohormone changes in successive continuous generation cuttings of *Buxus sinica* var. *parvifolia*, an endangered woody species in China. *Forest. Stud. China* 9: 189–197.
- Huisman T. 2008. Hans Hachmann Rhododendrons. [http://www.rhodoland.nl/hans_hachmann_rhododendrons_en.htm] (accessed 20.08.2015)

- Hurry V.M., Malmberg G., Gardestrom P., Oquist G. 1994. Effects of a short-term shift to low temperature and of long-term cold hardening on photosynthesis and ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and sucrose phosphate synthase activity in leaves of winter rye (*Secale cereale* L.). *Plant Physiol.* 106: 983–990.
- Husen A. 2008. Stock-plant etiolation causes drifts in total soluble sugars and anthraquinones, and promotes adventitious root formation in teak (*Tectona grandis* L. f.) coppice shoots. *Plant Growth Regul.* 54: 13–21.
- Husen A. 2011. Rejuvenation and adventitious rooting in coppice-shoot cuttings of *Tectona grandis* as affected by stock-plant etiolation. *Amer. J. Plant Sci.* 2: 370–374.
- Husen A., Pal M. 2003. Effect of nitrogen, phosphorous and potassium fertilizers on growth of stock plants of *Tectona grandis* (Linn. f.) and rooting behaviour of shoot cuttings. *Silvae genet.* 52: 249–254.
- Husen A., Pal M. 2006. Variation in shoot anatomy and rooting behaviour of stem cuttings in relation to age of donor plants in teak (*Tectona grandis* Linn. f.). *New Forest.* 31: 57–73.
- Husen A., Pal M. 2007. Metabolic changes during adventitious root primordium development in *Tectona grandis* Linn. f.(teak) cuttings as affected by age of donor plants and auxin (IBA and NAA) treatment. *New Forest.* 33: 309–323.
- Jackson D., Edwards R. 2011. Morphology and growth of woody plants. In: Jackson D., Looney N. E., Morley-Bunker M. (eds) *Temperate and subtropical fruit production*. CAB International, Wallingford, Oxon, UK, pp. 18–33.
- Jarvis B.C. 1986. Endogenous control of adventitious rooting in non-woody cuttings. In: Jackson M.B. (ed) *New Root Formation in Plants and Cuttings*. Martinus Nijhoff Publishers, Dordrecht, pp. 191–222.
- Jenkins M. 2008. Rooting Native Azaleas and Stewartia. *American Nurseryman* 207: 22–25.
- Jermakov B. 1975. *Plant cultivation by method of cuttings*. Lesnaya Promishlenost, Moscow, pp. 9–18, 91–100. (In Russian)
- Jones J.R., LeBude A.V., Ranney T.G. 2010. Vegetative Propagation of Oconee Azalea (*Rhododendron flammeum*) by Stem Cuttings and Mound Layering. *J. Environ. Hort.* 28: 69–73.
- Junttila O., Jensen E. 1988. Gibberellins and photoperiodic control of shoot elongation in *Salix*. *Physiol. Plant.* 74: 371–376.
- Karhu S.T. 1992. Effects of etiolation and shading on the rooting of woody ornamental cuttings. *Acta Hort.* 314: 275–282.
- Kerr I., Bennett M. 2007. New insight into the biochemical mechanisms regulating auxin transport in plants. *Biochem. J.* 401: 613–622.

- Khasa P.D., Vallée G., Bousquet J. 1995. Provenance variation in rooting ability of juvenile stem cuttings from *Racosperma auriculiforme* and *R. mangium*. *Forest Sci.* 41: 305–320.
- Knight P.R., Coker C.H., Anderson J.M., Murchison D.S., Watson C.E. 2005. Mist interval and K-IBA concentration influence rooting of orange and mountain azalea. *Nat. Plant J.* 6: 111–117.
- Knuttel A.J., Addison C. 1984. Deciduous azalea propagation: an overview of old and new techniques. *Comb. Proc. Intl. Plant Prop. Soc.* 34: 517–520.
- Kondratovičs R. 1978. *Rhododendri*. Liesma, Rīga. 180 lpp.
- Kondratovičs R. 2005. *Rhododendri un to selekcija Latvijā*. LU Akadēmiskais apgāds, Rīga. 102 lpp.
- Kondratovičs R., Riekstiņa G., Kondratovičs U. 2010. *LU Rododendru selekcijas un izmēģinājumu audzētavai „Babīte” – 30*. LU Akadēmiskais apgāds, Rīga. 104 lpp.
- Kondratovics U., Megre D. 1999. Anatomische Eigenarten der Adventivwurzelbildung von Rhododendronstecklingen während der Bewurzelung. In: *Rhododendron und immergrüne Laubgehölze Jahrbuch*, S.72–85.
- Koukourikou-Petridou M.A. 1998. Etiolation of stock plants affects adventitious root formation and hormone content of pea stem cuttings. *Plant Growth Regul.* 25: 17–21.
- Kozłowski T.T. 1992. Carbohydrate sources and sinks in woody plants. *Bot. Rev.* 58: 107–222.
- Kraus E.J., Kraybill H.R. 1918. Vegetation and reproduction with special reference to the tomato. *Oregon Agric. Coll. Exp. Sta. Bull.* 149.
- Kron K.A., Creel M. 1999. A new species of deciduous azalea (*Rhododendron* section *Pentanthera*; Ericaceae) from South Carolina. *Novon* 9: 377–380.
- Kurashige Y., Etoh J.I., Handa T., Takayanagi K., Yukawa T. 2001. Sectional relationships in the genus *Rhododendron* (Ericaceae): evidence from *matK* and *trnK* intron sequences. *Plant Syst. Evol.* 228: 1–14.
- Kurepin L., Haslam T., Lopez-Villalobos A., Oinam G., Yeung E. 2011. Adventitious root formation in ornamental plants: II. The role of plant growth regulators. *Propag. Ornament. Plants* 11: 161–171.
- Kusnetsov V., Herrmann R.G., Kulaeva O.N., Oelmüller R. 1998. Cytokinin stimulates and abscisic acid inhibits greening of etiolated *Lupinus luteus* cotyledons by affecting the expression of the light-sensitive protochlorophyllide oxidoreductase. *Mol. Gen. Genet.* 259: 21–28.
- Kutschera U. 1998. *Grundpraktikum zur Pflanzenphysiologie*. Quelle & Meyer Verlag GmbH & Co., Wiesbaden. 160 S.
- Lasseigne T. 2004. 2003: A Year of Good Plants and Good Plantings. *Friends of the Arboretum*

Newsletter 8: 6–8.

- Lavender D.P., Silim S.N. 1987. The role of plant growth regulators in dormancy in forest trees. *Plant Growth Regul.* 6: 171–191.
- Leakey R.R. 2004. Physiology of vegetative reproduction. In: Burley J., Evans E., Younquist J.A. (eds) *Encyclopaedia of forest sciences*. Academic Press, London, pp. 1655–1668.
- Leakey R.R., Storeton-West R. 1992. The rooting ability of *Triplochiton scleroxylon* cuttings: the interactions between stockplant irradiance, light quality and nutrients. *Forest Ecol. Manag.* 49: 133–150.
- Li M., Leung D.W. 2000. Starch accumulation is associated with adventitious root formation in hypocotyl cuttings of *Pinus radiata*. *J. Plant Growth Regul.* 19: 423–428.
- Lichtenthaler H.K., Becker K. 1970. Inhibition of the Light-Induced Vitamin K1 and Pigment Synthesis by Abscisic Acid. *Phytochemistry* 9: 2109–2113.
- Lichtenthaler H.K., Ač A., Marek M.V., Kalina J., Urban O. 2007. Differences in pigment composition, photosynthetic rates and chlorophyll fluorescence images of sun and shade leaves of four tree species. *Plant Physiol. Biochem.* 45: 577–588.
- Lippu J. 1998. Redistribution of ¹⁴C-labelled reserve carbon in *Pinus sylvestris* seedlings during shoot elongation. *Silva Fennica* 32: 3–10
- Litauzky R.A. 1999. *Untersuchungen zur Wirkungsintensität einer Rejuvenilisierung nach der In-vitro-Vermehrung ausgewählter Gehölzspezies am Merkmal der Adventivwurzelbildung*. Doctoral dissertation, Humboldt-Universität zu Berlin, Landwirtschaftlich-Gärtnerische Fakultät. 98 S.
- Ljung K. 2013. Auxin metabolism and homeostasis during plant development. *Development* 140: 943–950.
- Loach K., Gay A.P. 1979. The light requirement for propagating hardy ornamental species from leafy cuttings. *Sci. Hortic.* 10: 217–230.
- Loach K., Whalley D.N. 1975. Use of light, carbon dioxide enrichment and growth regulators in the overwintering of hardy ornamental nursery stock cuttings. *Acta Hort.* 54: 105–116.
- Loescher W.H., McCamant T., Keller J.D. 1990. Carbohydrate reserves, translocation, and storage in woody plant roots. *HortScience* 25: 274–281.
- Lopez-Villalobos A., Haslam T., Kurepin L., Oinam G., Yeung E. 2012. Adventitious root formation in ornamental plants: III. Molecular biology. *Propag. Ornam. Plants* 12: 75–88.
- Marczyński S., Joustra M.K. 1993. Influence of daylength and irradiance on growth of the stock plants and subsequent rooting of cuttings of *Betula utilis* D. Don. and *Corylus maxima* Mill. cultivar ‘Purpurea’. *Sci. Hortic.* 55: 291–301.

- Marks T.R., Ford Y.Y., Cameron R.W., Goodwin C., Myers P.E., Judd H.L. 2002. A role for polar auxin transport in rhizogenesis. *Plant Cell Tissue Organ Cult.* 70: 189–198.
- Maynard B.K., Bassuk N.L. 1987. Stockplant etiolation and blanching of woody plants prior to cutting propagation. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 112: 273–276.
- Maynard B.K., Bassuk N.L. 1990. Comparisons of stock plant etiolation with traditional propagation methods. *Comb. Proc. Intl. Plant Prop. Soc.* 40: 517–523.
- Maynard B.K., Bassuk N.L. 1991. The application of stock plant etiolation and stem banding to the softwood cutting propagation of indumented *Rhododendron* species. *J. Amer. Rhododendron Soc.* 45: 186–190.
- Maynard B.K., Bassuk N.L. 1992. Stock plant etiolation, shading, and banding effects on cutting propagation of *Carpinus betulus*. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 117: 740–744.
- Maynard B.K., Bassuk N.L. 1996. Effects of stock plant etiolation, shading, banding, and shoot development on histology and cutting propagation of *Carpinus betulus* L. *fastigiata*. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 121: 853–860.
- Maynard B.K., Sun W.Q., Bassuk N.L. 1990. Encouraging bud break in newly-rooted softwood cuttings. *Comb. Proc. Intl. Plant Prop. Soc.* 40: 597–602.
- McCown B.H. 1988. Adventitious rooting of tissue cultured plants. In: Davis T.D., Haissig B.E., Sankhla N. (eds) *Adventitious root formation in cuttings*. Dioscorides Press, Portland, OR, pp. 289–302.
- Mesén F., Newton A.C., Leakey R.R. 1997. The effects of propagation environment and foliar area on the rooting physiology of *Cordia alliodora* (Ruiz & Pavon) Oken cuttings. *Trees* 11: 404–411.
- Minghe L., Ritchie G.A. 1999. Eight hundred years of clonal forestry in China: I. traditional afforestation with Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.). *New Forest.* 18: 131–142.
- Mitchell P.L., Woodward F.I. 1988. Responses of three woodland herbs to reduced photosynthetically active radiation and low red to far-red ratio in shade. *J. Ecol.* 76: 807–825.
- Moe R., Andersen A.S. 1988. Stock plant environment and subsequent adventitious rooting. In: Davis T.D., Haissig B.E., Sankhla N. (eds) *Adventitious root formation in cuttings*. Dioscorides Press, Portland, OR, pp. 214–234.
- Moe S., Pellett H. 1986. Breeding for cold hardy azaleas in the land of the northern lights. *J. Amer. Rhododendron Soc.* 40 [<http://scholar.lib.vt.edu/ejournals/JARS/v40n3/v40n3-moe.htm>] (accessed 20.03.2015)
- Moncaleán P., Rodríguez A., Fernández B. 2001. Plant growth regulators as putative

- physiological markers of developmental stage in *Prunus persica*. *Plant Growth Regul.* 36: 27–29.
- Morin X., Roy J., Sonié L., Chuine I. 2010. Changes in leaf phenology of three European oak species in response to experimental climate change. *New Phytol.* 186: 900–910.
- Moser E. 1991. *Rhododendron: Wildarten & Hybriden*, Neumann Verlag GmbH, Radebeul. 319 S.
- Nair A., Zhang D., Smagula J., Hu D. 2008. Rooting and overwintering stem cuttings of *Stewartia pseudocamellia* Maxim. relevant to hormone, media, and temperature. *HortScience* 43: 2124–2128.
- Nawrocka-Grzeskowiak U. 2001. Natural rooting regulators in softwood cuttings of garden azaleas. *Rocznik Dendrologiczny* 49: 191–207. (in Slovakian)
- Nawrocka-Grzeskowiak U. 2003. Rooting of softwood and partly semi-hardwood shoot cuttings of *Kalmia angustifolia*. *Dendrobiology* 49: 49–52.
- Nawrocka-Grzeskowiak U., Grzeskowiak W. 2003. Rooting of azalea shoot cuttings depending on the degree of lignification. *Dendrobiology* 49: 53–56.
- Nelson S.H. 1987. Effects of stock plant etiolation on the rooting of saskatoon berry (*Amelanchier alnifolia* Nutt.) cuttings. *Can. J. Plant Sci.* 67: 299–303.
- Newton A.C., Muthoka P.N., Dick J.M. 1992. The influence of leaf area on the rooting physiology of leafy stem cuttings of *Terminalia spinosa* Engl. *Trees* 6: 210–215.
- Nguyen P.V., Dickmann D.I., Pregitzer K.S., Hendrick R. 1990. Late-season changes in allocation of starch and sugar to shoots, coarse roots, and fine roots in two hybrid poplar clones. *Tree Physiol.* 7: 95–105.
- Nicolini E., Chanson B., Bonne F. 2001. Stem growth and epicormic branch formation in understory beech trees (*Fagus sylvatica* L.). *Ann. Bot.* 87: 737–750.
- Nienhuys H.C. 1980. Propagation of deciduous azaleas. *Comb. Proc. Intl. Plant Prop. Soc.* 30: 457–459.
- Noiton D., Vine J.H., Mullins M.G. 1992. Effects of serial subculture in vitro on the endogenous levels of indole-3-acetic acid and abscisic acid and rootability in microcuttings of ‘Jonathan’ apple. *Plant Growth Regul.* 11: 377–383.
- Obdrzalek J. 1983. Vegetative propagation of deciduous azaleas of the Knap Hill group by cuttings. *Acta Pruhoniana* 47: 53–77. (in Czech with an English abstract)
- Ofori D.A., Newton A.C., Leakey R.R., Grace J. 1996. Vegetative propagation of *Milicia excelsa* by leafy stem cuttings: effects of auxin concentration, leaf area and rooting medium. *Forest Ecol. Manag.* 84: 39–48.
- Oinam G., Yeung E., Kurepin L., Haslam T., Villalobos A.L. 2011. Adventitious root

- formation in ornamental plants: I. General overview and recent successes. *Propag. Ornam. Plants* 1: 78–90.
- Okoro O.O., Grace J. 1976. The Physiology of Rooting *Populus* Cuttings I. Carbohydrates and photosynthesis. *Physiol. Plant.* 36: 133–138.
- Olsen J.E. 2010. Light and temperature sensing and signaling in induction of bud dormancy in woody plants. *Plant Mol. Biol.* 73: 37–47.
- Olsen J.E., Junttila O., Moritz T. 1997. Long-day induced bud break in *Salix pentandra* is associated with transiently elevated levels of GA1 and gradual increase in indole-3-acetic acid. *Plant Cell Physiol.* 38: 536–540.
- Owen J.S. Jr., Maynard B.K. 2007. Environmental effects on stem-cuttings propagation: A brief review. *Comb. Proc. Intl. Plant Prop. Soc.* 57: 558–564.
- Pacholczak A., Szydło W., Łukaszewska A. 2005a. Effectiveness of foliar auxin application to stock plants in rooting of stem cuttings of ornamental shrubs. *Propag. Ornam. Plants* 5: 100–106.
- Pacholczak A., Szydło W., Łukaszewska A. 2005b. The effect of etiolation and shading of stock plants on rhizogenesis in stem cuttings of *Cotinus coggygria*. *Acta Physiol. Plant.* 27: 417–428.
- Pallardy S.G. 2008. Physiology of woody plants. Academic Press, Burlington, MA. 464 p.
- Patience P.A., Alderson P.G. 1984. Improving the rooting of *Syringa vulgaris* cuttings by etiolation. *Comb. Proc. Intl. Plant Prop. Soc.* 34: 316–327.
- Pellicer V., Guehl J.M., Daudet F.A., Cazet M., Riviere L.M., Maillard P. 2000. Carbon and nitrogen mobilization in *Larix × eurolepis* leafy stem cuttings assessed by dual C-13 and N-15 labeling: relationships with rooting. *Tree Physiol.* 20: 807–814.
- Perkins A., Bassuk N.L. 1995. The effect of growth regulators on growth and overwinter survival of rooted cuttings. *Comb. Proc. Intl. Plant Prop. Soc.* 45: 450–458.
- Pijut P.M., Moore M.J. 2002. Early season softwood cuttings effective for vegetative propagation of *Juglans cinerea*. *HortScience* 37: 697–700.
- Polikarpova F. 1990. Propagation of Fruits and Berry Forest Crops by Softwood Cuttings. Agropromizdat, Moscow. 96 p. (in Russian)
- Polikarpova F., Pilugina V. 1991. Cultivation of plants by softwood cuttings. Rosagropromizdat, Moscow. 96 p. (in Russian)
- Powell L.E. 1987. The hormonal control of bud and seed dormancy in woody plants. In: P.J. Davies (ed) *Plant hormones and their role in plant growth and development*. Martinus Nijhoff Publishers, Dordrecht, pp. 539–552.
- Pregitzer K.S. 2003. Woody plants, carbon allocation and fine roots. *New Phytol.*

- 158: 421–424.
- Puri S., Thompson F.B. 2003. Effect of soil and plant water relations on rooting of *Populus × euramericana* stem cuttings. *New forest*. 25: 109–124.
- Ragonezi C., Klimaszewska K., Castro M.R., Lima M., De Oliveira P., Zavattieri M.A. 2010. Adventitious rooting of conifers: influence of physical and chemical factors. *Trees* 24: 975–992.
- Reid O. 1923. The propagation of camphor by stem cuttings. *Trans. Bot. Soc. Edinburgh* 28: 184–188.
- Rein W.H., Wright R.D., Seiler J.R. 1991. Propagation medium moisture level influences adventitious rooting of woody stem cuttings. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 116: 632–636.
- Richards M.R., Rupp L.A. 2012. Etiolation improves rooting of bigtooth maple cuttings. *HortTechnology* 22: 305–310.
- Richardson A.C., Walton E.F., Meekings J.S., Bolding H.L. 2010. Carbohydrate changes in kiwifruit buds during the onset and release from dormancy. *Sci. Hortic.* 124: 463–468.
- Rieckerman H., Goldfarb B., Cunningham M.W., Kellison R.C. 1999. Influence of nitrogen, photoperiod, cutting type, and clone on root and shoot development of rooted stem cuttings of sweetgum. *New Forest*. 18: 231–244.
- Ritchie G.A. 1994. Commercial application of adventitious rooting to forestry. In: Davis T.D., Haissig B.E., Sankhla N. (eds) *Adventitious root formation in cuttings*. Dioscorides Press, Portland, OR, pp. 37–52.
- Rout G.R., Samantaray S., Rou M.C., Das P. 1996. Metabolic changes during rooting in stem cuttings of *Casuarina equisetifolia* L.: effects of auxin, the sex and the type of cutting on rooting. *Plant Growth Regul.* 19: 35–43.
- Rowe D.B., Blazich F.A., Goldfarb B., Wise F.C. 2002. Nitrogen nutrition of hedged stock plants of loblolly pine. II. Influence of carbohydrate and nitrogen status on adventitious rooting of stem cuttings. *New Forest*. 24: 53–65.
- Ruedell C.M., De Almeida M.R., Schwambach J., Posenato C.F., Fett-Neto A.G. 2013. Pre and post-severance effects of light quality on carbohydrate dynamics and microcutting adventitious rooting of two *Eucalyptus* species of contrasting recalcitrance. *Plant Growth Regul.* 69: 235–245.
- Rugini E., Verma D.C. 1983. Micropropagation of Difficult-to-Propagate Almond (*Prunus amygdalus* Batsch) Cultivar. *Plant Sci. Lett.* 28: 273–281.
- Ruzin S.E. 1999. Plant microtechnique and microscopy. Oxford University Press, New York. 322 p.
- Saini S., Sharma I., Kaur N., Pati P.K. 2013. Auxin: a master regulator in plant root

- development. *Plant Cell Rep.* 32: 741–757.
- Samostchenkov J. 1985. Double use of stock plants from greenhouse in plum propagation by soft wood cuttings. In: *Problems of Vegetative Propagation in Fruit-growing*. TSHA, Moscow, pp. 77–82. (in Russian)
- Sergejeva A. 1971. Physiological and biochemical basics of winter hardiness of woody plants. Nauka, Moscow. 156 p. (in Russian)
- Singh B., Yadav R., Bhatt B.P. 2011. Effects of mother tree ages, different rooting mediums, light conditions and auxin treatments on rooting behaviour of *Dalbergia sissoo* branch cuttings. *J. For. Res.* 22: 53–57.
- Singh S., Bhandari A.S., Ansari S.A. 2006. Stockplant management for optimized rhizogenesis in *Tectona grandis* stem cuttings. *New Forest.* 31: 91–96.
- Skinner A. 1984. Rescuing the Ghent and Rustica Flore Pleno Azaleas. *J. Amer. Rhododendron Soc.* 38 [<http://scholar.lib.vt.edu/ejournals/JARS/v38n3/v38n3-skinner.htm>] (accessed 10.08.2015)
- Smalley T.J., Dirr M.A. 1986. The overwinter survival problem of rooted cuttings. *The Plant Propagator* 32: 10–14.
- Smalley T.J., Dirr M.A. 1987. Effect of cutting size on rooting and subsequent growth of *Acer rubrum* 'Red Sunset' cuttings. *J. Environ. Hort.* 5: 122–124.
- Smalley T.J., Dirr M.A., Armitage A.M., Wood B.W., Teskey R.O., Severson R.F. 1991. Photosynthesis and leaf water, carbohydrate, and hormone status during rooting of stem cuttings of *Acer rubrum*. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 116: 1052–1057.
- Smalley T.J., Dirr M.A., Dull G.G. 1987. Effect of extended photoperiod on budbreak, overwinter survival, and carbohydrate levels of *Acer rubrum* 'October Glory' rooted cuttings. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 112: 459–463.
- Schmalscheidt W. 2002. The Story of hybridization of deciduous azaleas in Western Europe [<http://www.rhodoland.nl/articles.en.htm#The%20Story>] (accessed 10.08.2015)
- Smith B., Mossman F. 1969. Propagation of some deciduous azaleas from winter cuttings. *J. Amer. Rhododendron Soc.* 23 [<http://scholar.lib.vt.edu/ejournals/JARS/v23n2/v23n2-smith.htm>] (accessed 10.08.2015)
- Smith N.G., Wareing P.F. 1972. The rooting of actively growing and dormant leafy cuttings in relation to endogenous hormone levels and photoperiod. *New Phytol.* 71: 483–500.
- Sommerville E.A. 1998. Propagating native azaleas. *J. Amer. Rhododendron Soc.* 52: 126–127.
- Spellerberg B., Bünemann G. 1985. Bewurzelungsrate, Austrieb and Überwinterung bei der stecklingsvermehrung von schwierigen laubgehölzarten. *Dtsche. Baumsch.* 37: 421–423.
- Spethmann W. 1998. Factors affecting rooting of difficult to root plants. *Comb. Proc. Intl.*

- Plant Prop. Soc.* 48: 200–205.
- Sriskandarajah S., Mullins M.G., Nair Y. 1982. Induction of adventitious rooting in vitro in difficult-to-propagate cultivars of apple. *Plant Sci. Lett.* 24: 1–9.
- Still S.M., Lane B.H. 1984. Influence of extended photoperiod and rooting media fertility on subsequent growth of *Acer rubrum* L. 'Red Sunset'. *Sci. Hortic.* 22: 129–132.
- Stimart D.P., Goodman M.A., Ashworth E.N. 1985. The relationship of shoot growth and nitrogen fertilization to cold hardiness of newly rooted *Acer palmatum* Thunb. 'Bloodgood' stem cuttings. *Sci. Hortic.* 27: 341–347.
- Strong F.M., Koch G.H. 1974. *Biochemistry Laboratory Manual*. 2nd edn. Wm. C. Brown, Dubuque, IA.
- Strydom D.K., Hartmann H.T. 1960. Effect of indolebutyric acid on respiration and nitrogen metabolism in Marianna 2624 plum softwood stem cuttings. *Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci.* 76: 124–33.
- Sun W.Q., Bassuk N.L. 1991a. Effects of banding and IBA on rooting and budbreak in cuttings of apple rootstock 'MM.106' and Franklinia. *J. Environ. Hort.* 9: 40–43.
- Sun W.Q., Bassuk N.L. 1991b. Stem banding enhances rooting and subsequent growth of M.9 and MM.106 apple rootstock cuttings. *HortScience* 26: 1368–1370.
- Sun W.Q., Bassuk N.L. 1993. Auxin-induced Ethylene Synthesis during Rooting and Inhibition of Budbreak of 'Royalty' Rose Cuttings. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 118: 638–643.
- Symons G.M., Reid J.B. 2003. Hormone levels and response during de-etiolation in pea. *Planta* 216: 422–431.
- Šminiņa L. 2001. Vietējās selekcijas rododendru spraudeņu apsākņošanās atkarībā no rizogēnēzes stimulatora. Maģistra darbs, Rīga.
- Takahashi F., Sato-Nara K., Kobayashi K., Suzuki M., Suzuki H. 2003. Sugar-induced adventitious roots in *Arabidopsis* seedlings. *J. Plant Res.* 116: 83–91.
- Tanino K.K. 2004. Hormones and endodormancy induction in woody plants. *J. Crop Improv.* 10: 157–199.
- Tarasenko M., Omeltchuk V. 1985. The influence of stock plant cultivation conditions and local etiolated shoots on rooting of soft wood cuttings of pear. In: *Problems of Vegetative Propagation in Fruit-Growin*. TSHA, Moscow, pp. 55–61. (in Russian)
- Tchoundjeu Z., Avana M.L., Leakey R.R., Simons A.J., Assah E., Duguma B., Bell J.M. 2002. Vegetative propagation of *Prunus africana*: effects of rooting medium, auxin concentrations and leaf area. *Agroforest. Syst.* 54: 183–192.
- Tchoundjeu Z., Leakey R.R. 1996. Vegetative propagation of African mahogany: effects of auxin, node position, leaf area and cutting length. *New Forest.* 11: 125–136.

- Thomas P., Schiefelbein J.W. 2004. Roles of leaf in regulation of root and shoot growth from single node softwood cuttings of grape (*Vitis vinifera*). *Ann. Appl. Biol.* 144: 27–37.
- Tomsone S., Gertnere D. 2003. *In vitro* shoot regeneration from flower and leaf explants in *Rhododendron*. *Biol. Plant.* 46: 463–465.
- Tsipouridis C., Thomidis T., Bladenopoulou S. 2006. Rhizogenesis of GF677, Early Crest, May Crest and Arm King stem cuttings during the year in relation to carbohydrate and natural hormone content. *Sci. Hortic.* 108: 200–204.
- Turgeon R. 1989. The sink-source transition in leaves. *Annu. Rev. Plant Biol.* 40: 119–138.
- Väinölä A. 1994. *Breeding of Winter Hardy Deciduous Azaleas in Finland*. *J. Amer. Rhododendron Soc.* 48 [http://scholar.lib.vt.edu/ejournals/JARS/v48n2/v48n2-vainola.htm] (accessed 20.08.2015)
- Valder P.G. 1985. When Is a Rhododendron an Azalea? *J. Amer. Rhododendron Soc.* 39 [http://scholar.lib.vt.edu/ejournals/JARS/v39n4/v39n4-valder.htm] (accessed 10.08.2015)
- Vandenbussche F., Pierik R., Millenaar F.F., Voeselek L.A., Van Der Straeten D. 2005. Reaching out of the shade. *Curr. Opin. Plant Biol.* 8: 462–468.
- Veierskov B. 1988. Relations between carbohydrates and adventitious root formation. In: Davis T.D., Haissig B.E., Sankhla N. (eds) *Adventitious root formation in cuttings*. Dioscorides Press, Portland, OR, pp. 70–78.
- Voltolini J.A., Fachinello J.C. 1997. Effect of shading cattley guava stock plant (*Psidium cattleianum* Sabine) on propagation by cuttings. *Acta Hortic.* 452: 59–62.
- Von Fircks Y., Sennerby-Forsse L. 1998. Seasonal fluctuations of starch in root and stem tissues of coppiced *Salix viminalis* plants grown under two nitrogen regimes. *Tree Physiol.* 18: 243–249.
- Vu J.C., Yelenosky G. 1989. Non-structural carbohydrate concentrations in leaves of “Valencia” orange subjected to water deficits. *Environ. Exper. Bot.* 29: 149–154.
- Welander M. 1995. Influence of environment, fertilizer and genotype on shoot morphology and subsequent rooting of birch cuttings. *Tree Physiol.* 15: 11–18.
- Wiesman Z., Lavee S. 1995. Relationship of carbohydrate sources and indole-3-butyric acid in olive cuttings. *Funct. Plant Biol.* 22: 811–816.
- Wilson K.B., Baldocchi D.D., Hanson P.J. 2000. Spatial and seasonal variability of photosynthetic parameters and their relationship to leaf nitrogen in a deciduous forest. *Tree Physiol.* 20: 565–578.
- Wilson P.J. 1994. The concept of a limiting rooting morphogen in woody stem cuttings. *J. Hort. Sci.* 69: 591–600.
- Wilson P.J., Struve D.K. 2004. Overwinter mortality in stem cuttings. *J. Hortic. Sci. Biotech.*

79: 842–849.

- Wilson P.J., Struve D.K. 2006. Axillary Shoot Growth, Rooting and Overwinter Survival in Stem Cuttings of *Viburnum dentatum* 'Chicago Luster'. *J. Environ. Hort.* 24: 6–12.
- Wingler A., Purdy S., MacLean J.A., Pourtau N. 2006. The role of sugars in integrating environmental signals during the regulation of leaf senescence. *J. Exp. Bot.* 57: 391–399.
- Wooldridge J.M., Blazich F.A., Warren S.L. 2009. Propagation of eastern redbud (*Cercis canadensis*) by stem cuttings is influenced by clone and date of cutting collection. *J. Environ. Hort.* 27: 109–114.
- Wu F.T., Barnes M.F. 1981. The hormone levels in stem cuttings of difficult-to-root and easy-to-root rhododendrons. *Biochem. Physiol. Pfl.* 176: 13–22.
- Wu H.C., Du Toit E.S., Reinhardt C.F. 2006. Etiolation aids rooting of *Protea cynaroides* cuttings. *S. Afr. Plant Soil* 23: 316–317.
- Yaguang Z., Chuanping Y., Zhenfu J., Yucheng W. 2001. Endogenous hormones and nutritive material in softwood cuttings of *Betula platyphylla* during rooting. *J. Northeast For. Univ.* 29: 1–4. (in Chinese with an English abstract)
- Yamburenko M.V., Zubo Y.O., Vanková R., Kusnetsov V.V., Kulaeva O.N., Börner T. 2013. Abscisic acid represses the transcription of chloroplast genes. *J. Exp. Bot.* 64: 4491–4502.
- Young E. 1989. Cytokinin and soluble carbohydrate concentrations in xylem sap of apple during dormancy and budbreak. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 114: 297–300.
- Yu Q., Mäntylä N., Salonen M. 2001. Rooting of hybrid clones of *Populus tremula* L. × *P. tremuloides* Michx. by stem cuttings derived from micropropagated plants. *Scand. J. Forest Res.* 16: 238–245.
- Zaczek J.J., Heuser C.W.Jr., Steiner K.C. 1997. Effect of shade levels and IBA during the rooting of eight tree taxa. *J. Environ. Hort.* 15: 56–60.
- Zhou J., Wu H., Collet G.F. 1992. Histological study of initiation and development in vitro of adventitious roots in minicuttings of apple rootstocks of M 26 and EMLA 9. *Physiol. Plant.* 84: 433–440.
- Zhou W., Gibbons T., Goetsch L., Hall B., Ranney W.T., Miller R. 2008. *Rhododendron colemanii*: A new species of deciduous azalea (*Rhododendron* section *Pentanthera*; Ericaceae) from the Coastal Plain of Alabama and Georgia. *J. Amer. Rhododendron Soc.* 73: 72–78.