

LATVIJAS UNIVERSITĀTE
BIOLOĢIJAS FAKULTĀTE
AUGU FIZIOLOĢIJAS KATEDRA

ETIOLĀCIJAS IETEKME UZ VASARZAĻO
RODODENDRU SPRAUDEŅU RIZOĢENĒZI UN
PĀRZIEMOŠANU

Maģistra darbs

Autors: Klāvs Freidenfelds

Stud. apl. Nr. kf09018

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

Darba konsultants: Dr. biol. Dace Megre

Augu fizioloģijas katedras vadītājs: Dr. habil. biol., prof. Ģederts Ieviņš

Recenzents: Dr. biol., doc. Māra Vikmane

RĪGA 2014

KOPSAVILKUMS

Rododendri ir vieni no visplašāk izmantotajiem dekoratīvajiem augiem apstādījumos pasaulē un Latvijā. Tā kā rododendru šķirņu skaits nemitīgi pieaug, ir svarīgi izpētīt un pilnveidot to pavairošanas metodes, lai pēc iespējas labāk varētu tos pavairot.

Darba mērķis bija izpētīt mātesaugu etiolācijas ietekmi uz vasarzaļo rododendru spraudeņu rizoģenēzi un pārziemošanu.

Pētījuma ietvaros iekārtoja divus eksperimenta variantus – ‘saules’ un ‘etiolācijas’. ‘Saules’ variantā rododendrus audzēja dabīgā apgaismojumā, savukārt ‘etiolācijas’ variantā mātes augus audzēja siltumnīcā zem melnas plēves, lai izslēgtu gaismas iedarbību uz augiem. Etiolācijas periods ilga 4 nedēļas. Pēc etiolācijas mātes augiem ļāva aklimatizēties, un spraudeņus tikai pēc 4 nedēļām.

Lai varētu izpētīt rizoģenēzes gaitu, dzinumus spraudeņus ievāca ik pēc 3–4 dienām. Šajās pašās dienās ievāca paraugus, lai noteiktu cietes daudzuma izmaiņas dzinumus spraudeņu lapās un pamatnēs to rizoģenēzes laikā.

Spraudeņu adventīvo sakņu iniciāļu veidošanos variantā ‘etiolācija’ pirmo reizi konstatēja 10. dienā pēc dzinumus spraudeņu ievietošanas substrātā. Variantā ‘saule’ sakņu iniciāļus novēroja 14. dienā pēc spraudeņošanas. Sakņu iniciāļu veidošanās sakrīt ar cietes daudzuma palielināšanos spraudeņu pamatnēs abos variantos. Savukārt cietes daudzuma samazinājums atbilst sakņu aizmetņu attīstību.

Eksperimentā labāk apsakņojās un pārziemoja varianta ‘saule’ dzinumus spraudeņi, salīdzinot ar variantu ‘etiolācija’. Datu analīzē nekonstatēja korelāciju starp spraudeņu pārziemošanu un cietes daudzumu lapās un pamatnēs, tāpēc cietes daudzumu nevar izmantot kā marķieri pārziemošanas noteikšanai.

Atslēgvārdi: rododendri, etiolācija, cietes daudzums, anatomija, apsakņošanās, rizoģenēze, pārziemošana.

SUMMARY

Rhododendrons are one of the most widely used ornamental plants in the world and Latvia as well. As the number of varieties of rhododendrons is growing steadily, it is important to investigate and to improve the propagation methods, so rhododendrons can be better reproduced.

The aim of this study was to investigate the effects of the mother plant etiolation on rhizogenesis and overwinter survival of deciduous cuttings.

Experiment was set up for two light treatments for mother plants – 'sun' and 'etiolation'. Rhododendrons of treatment 'sun' were grown under natural daylight, while rhododendrons of 'etiolation' were grown in a greenhouse under a black film to rule out the effect of light on plants. Period of etiolation lasted four weeks. After etiolation mother plants were allowed to acclimate for 4 weeks.

To investigate development of rhizogenesis the shoot cuttings were collected every 3-4 days. On the same days samples were collected to determine the quantity of starch changes during rhizogenesis in leaves and stem bases of the cuttings.

Formation of adventitious root initials in treatment 'etiolation' first was found on the 10th day after the shoot cuttings insertion in to substrate. In light treatment 'sun' root initials were observed on the 14th day after cuttings inserted in soil. In both versions formation of root initials correlates with an increase in the amount of starch in the base of the cuttings. In turn, the quantity of starch decrease coincides with the root primordial development.

During experiment better rooting and overwintering showed cuttings with the light treatment 'sun'. Analysis of data showed no correlation between cuttings overwinter survival and amount of starch pages and foundations, so the quantity of starch can not be used as a marker to determine the overwinter survival.

Keywords: Rhododendrons, etiolation, the quantity of starch, anatomy, rooting, rhizogenesis, overwinter survival

SATURS

IEVADS.....	6
1. LITERATŪRAS APSKATS	7
1.1. Rododendru ģints raksturojums	7
1.2. Viengadīga vasarzaļā rododendra stumbra anatomiskā uzbūve	8
1.3. Rododendru veģetatīvā pavairošana	11
1.3.1. Mātes augu etioloģija	12
1.3.2. Dzinumu spraudeņu apsākņošanās un to ietekmējošie faktori	13
1.4. Vides faktoru ietekme uz spraudeņu apsākņošanos.....	15
1.5. Spraudeņu rizoģenēzes raksturojums.....	16
1.6. Apsākņotu spraudeņu pārziemošana.....	19
2. MATERIĀLI UN METODES	20
2.1. Mātes augu apstrāde.....	20
2.2. Vasarzaļo rododendru pavairošana ar dzinumu spraudeņiem un to pārziemošana.....	21
2.3. Pastāvīgo preparātu pagatavošana	22
2.3.1. Fiksēto preparātu apstrāde	22
2.3.2. Fiksēto preparātu sagatavošana mikroskopēšanai	23
2.4. Cietes daudzuma noteikšana	25
2.5. Datu analīze	26
3. Rezultāti	27
3.1. Anatomiskās izmaiņas adventīvo sakņu veidošanās laikā	27
3.2. Cietes daudzuma izmaiņas rizoģenēzes laikā	31
3.3. Spraudeņu pārziemošana	34
4. Diskusija	35

SECINĀJUMI.....	39
PATEICĪBAS	40
LITERATŪRAS SARAKSTS.....	41

IEVADS

Rododendru pavairošana pēdējo gadu laikā pasaulē un arī Latvijā ir īpaši aktualizējusies, jo rododendru izmantošana dekoratīvajos apstādījumos palielinās, tādēļ ir nepieciešams izstrādāt pēc iespējas efektīvākas pavairošanas metodes.

Pavairošana ar veģetatīvajām metodēm ļauj saglabāt ģenētiskā materiāla nemainību, kas ir ļoti svarīgi pavairojot konkrētas šķirnes rododendrus. Lai gan vasarzaļo rododendru pavairošana ar dzinumu spraudeņiem dod labus rezultātus, problēmātiska ir spraudeņu bojāeja pārziemošanas laikā.

Mātes auga etiolācija (audzēšana tumsas vai stipra noēnojuma apstākļos) ir viena no metodēm, kura dzinumu spraudeņiem veicina apsākšanos. Ātrāka adventīvo sakņu veidošanās dzinumu spraudeņiem varētu pozitīvi ietekmēt vasarzaļo rododendru spraudeņu adventīvo sakņu attīstības gaitu.

Cietes daudzums rododendru dzinumu spraudeņos ir ļoti svarīgs indikators spraudeņu pārziemošanas nodrošināšanai un raksturošanai. Datu par cietes daudzuma izmaiņām rizoģenēzes laikā ir maz un tie ir pretrunīgi, tādēļ darbam izvirzījām hipotēzi, ka mātes augu etiolācija veicina spraudeņu adventīvo sakņu veidošanos, kā arī cietes uzkrāšanos spraudeņu pamatnēs, tādējādi nodrošinot spraudeņu labāku pārziemošanu.

Darba mērķis – izpētīt mātesaugu etiolācijas ietekmi uz vasarzaļo rododendru spraudeņu rizoģenēzi un pārziemošanu.

Lai varētu sasniegt darba mērķi, izvirzīja šādus **darba uzdevumus**:

1. noskaidrot mātes auga apgaismojuma ietekmi uz adventīvo sakņu attīstību;
2. noteikt cietes daudzuma izmaiņas vasarzaļo rododendru spraudeņos apsākšanās laikā;
3. izvērtēt, vai cietes daudzumu spraudeņu pamatnēs var izmantot kā marķieri spraudeņu pārziemošanas novērtēšanai.

1. LITERATŪRAS APSKATS

1.1. Rododendru ģints raksturojums

Rododendri *Rhododendron* L. (no grieķu vārda *rhódon* – "roze", un *déndron* – "koks") (Festi, Samorini 1996) ir ģerani *Ericaceae* dzimtas augi – krūmi, retāk koki ar mūžzaļām, daļēji mūžzaļām vai vasarzaļām lapām (Kondratovičs 2005), kas izplatīti visos kontinentos, izņemot Āfriku un Antarktīdu (Festi, Samorini 1996). Visplašāk rododendri ir izplatīti Ķīnā, Tibetā, Nepālā, Mjanmā (Tezgül Çarık et al. 2005). Rododendri ir augi, kuri aug grupās, bieži veidojot lielus laukus (Cox 1985). Rododendru ģints ir ļoti plaša un daudzveidīga, un tajā ietilpst vairāk nekā 1000 sugas (Kondratovičs 2005).

Rhododendron klasifikācija joprojām tiek apspriesta (Zhou et al. 2008), un šobrīd tajā, pamatojoties uz morfoloģiskajiem kritērijiem, noteiktas to galvenās apakšģintis: *Azaleastrum*, *Hymenanthes*, *Pentanthera*, *Rhododendron*, *Tsutsusi*, *Candidastrum*, *Mumeazalea*, *Therorhodion* un *Vireyas*. Lai noteiktu, vai šīs apakšģintis ir monofilētiskas (monofilētisks ir taksons, kas izcēlies no viena priekšteča, kuram nav radnieku kādā citā taksonā) un konstatētu filoģenētiskās attiecības starp rododendru ģintīm un sugām, izmantoti molekulārie dati un veiktas kladistiskās analīzes. Iegūtie rezultāti ļāvuši atrisināt vairākas taksonomiskās neskaidrības ģints un citu zemāku taksonu ietvaros (Kurashige et al. 2001, Goetsch et al. 2005).

Rododendri ir kokaugi, no kuriem lielākā daļa ir vidēja izmēra krūmi (1 – 8 m) (Cullen 2005), taču pēc to vasas izmēriem tie var būtiski variēt – ir sugas, kuras paceļas tikai dažus centimetrus virs augsnes, un ir arī sugas, kuras var sasniegt līdz pat 30 metru augstumu (Kondratovičs 2005). Labākais augsnes skābums rododendru ģints augiem ir no pH 4 – 6 (Cox 2006). Jo piemērotāka augsne, jo rododendri spēj pārciest sliktākus laika apstākļus. Rododendrus nevajadzētu audzēt vietās, kur ir stiprs noēnojums vai izteikti spēcīgs vējš (Cox 1985).

Ziedi – kātaini, sakārtoti pa vienam vai vairoģveida ķekaros, ar līdz pat 30 ziediem (Cullen 2005, Kondratovičs 2005). Tie parasti attīstās no galotnes pumpuriem, retāk – no sānpumpuriem. Kauslapas un vainaglapas saaugušas. Vainags – riteņveida, plati piltuvveida, zvanveida, retāk stobrveida (Kondratovičs 2005).

Ziedu veidojošais vainags ir bilaterāli simetrisks un visbiežāk piecdaļīgs, taču sastopamas sugas ar 4-daļīgu un pat līdz 10-daļīgu vainagu. Zieda vainaga izmēri variē no 6 mm līdz 20 cm (Cullen 2005). Ziedu krāsa ir ļoti dažāda – no baltas līdz koši sarkanai, no dzeltenas līdz oranžai, no bāli violetas līdz gandrīz zilai (Kondratovičs 2005). Rododendru ģints augi satur flavonoīdus, vienkāršos fenolus un fenolskābes, tannīnus, kā arī dažādas ēteriskās eļļas (Tezgül Çarik et al. 2005).

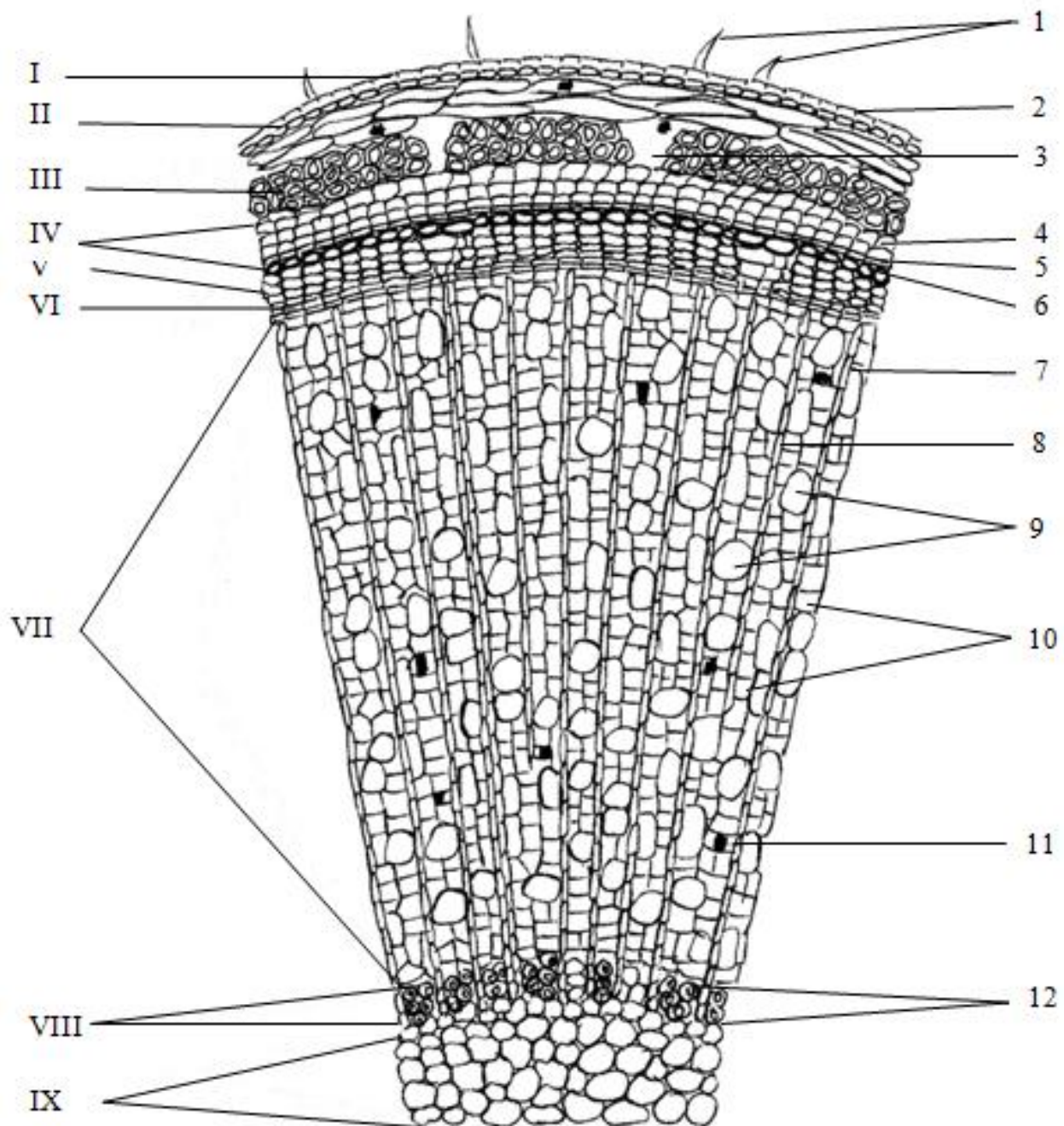
Mūsdienās dekoratīvajā dārzkopībā izmanto aptuveni 250 rododendru sugas (Kondratovičs 2005). Latvijā līdz šim ir selekcionētas 78 rododendru šķirnes, no tām 41 mūžzaļo rododendru šķirnes un 37 vasarzaļo rododendru šķirnes (Riekstiņa 2014).

1.2. Viengadīga vasarzaļā rododendra stumbra anatomiskā uzbūve

Viengadīga vasarzaļā rododendra stumbra uzbūvi veido:

- epiderma;
- miza;
- sklerenhīma;
- periderma;
- sekundārā lūksne;
- kambijs;
- sekundārā koksne;
- primārā koksne;
- serde (modificēts Kadiķe 1983) (1.1. attēls).

Epiderma ir primārie segaudi, kuras uzdevums ir mehāniski aizsargāt augu (Fahn 1990). Parasti epidermu veido viena blīvi sakārtotu šūnu kārta, kuru sedz kutikula un epidermas matiņi. Kutikula sastāv no augu vaska, kuīna un pektīnvielām (Evert 2006). Vasarzaļo rododendru stumbra epidermas šūnām ir raksturīgi vienšūnas vai daudzšūnu matiņi. Tos var izmantot kā pazīmi, nosakot konkrētas rododendru sugas. Piemēram, vasarzaļos rododendrus *R. indicum* un *R. eriocarpum* var atšķirt pēc adatveida matiņiem (Еремин, Бойко 1998). Epidermas matiņiem ir dažādas funkcijas, piemēram, atstarot sauli, regulēt transpirāciju, mehāniski traucēt kukaiņiem nodarīt bojājumus auga stumbram, kā arī izdalīt dažādus šķīdumus aizsardzībai (Evert 2006).



1.1. attēls. Vasarzaļā rododendra *Rhododendron luteum* Sweet viengadīga stumbra anatomiskā uzbūve. 1 – epidermas izaugumi, 2 – kutikula, 3 – starpšūnu telpa, 4 – fellēma, 5 – fellogēns, 6 – felloderma, 7 – primārais stars, 8 – sekundārais stars, 9 – trahejas, 10 – koksnes šķiedras, 11 – koksnes parenhīma, 12 – traheīdas;

I – epiderma, II – miza, III – sklerenhīma, IV – periderma, V – sekundārā lūksne, VI – kambijs, VII – sekundārā koksne, VIII – primārā koksne, IX – serde
(modificēts Kadiķe 1983).

Figure 1.1. Transverse section of 1-year old stem of yellow azalea cultivar *Rhododendron luteum* Sweet. 1 – epidermal hair, 2 – cuticle, 3 – intercellular space, 4 – phellem, 5 – phellogen, 6 – phelloderm, 7 – primary ray, 8 – secondary ray, 9 – vessel, 10 – xylem fiber, 11 – xylem parenchyma, 12 – tracheids; I – epidermis, II – cortex, III – sclerenchyma, IV – peridermis, V – secondary phloem, VI – cambium, VII – secondary xylem, VIII – primary xylem, IX – pith
(modified Kadiķe 1983).

Vasarzaļajiem rododendriem jau pirmajā stumbra attīstības gadā izveidojas sekundārie segaudi periderma (Еремин, Бойко 1998). Periderma sastāv no fellodermas (korķa mizas), fellogēna (korķa kambijs) un fellēmas (korķa). Fellogēnam periklināli daloties, uz stumbra centru veidojas felloderma, bet uz stumbra perifēriju - fellēma (Evert 2006). Vasarzaļajiem rododendriem parasti periderma veidojas zem sklerenhīmas gredzena, piemēram, *R. canadense*, *R. japonicum*, *R. luteum* (Еремин, Бойко 1998).

Virzienā no epidermas uz centru atrodas miza. To veido kolenhīmas slānis un mizas parenhīma (Еремин, Бойко 1998). Primārajai mizai raksturīga labi izteikta plātņu kolenhīma, kuru veido 1-3 šūnu kārtas (Kondratoviča 1986). Plātņu kolenhīmas šūnas ir garenas, blīvi sakārtotas, ar uzbiezinātiem tangenciāliem šūnapvalkiem (Evert 2006). Vasarzaļajiem rododendriem mizā mēdz būt arī drūzas, piemēram, *R. indicum* (Еремин, Бойко 1998).

Lūksni var raksturot pēc dažādiem kritērijiem:

- pēc izcelšanās izdala primāro un sekundāro lūksni (Fahn 1990);
- pēc funkcijām izšķir cieto (lūksnes šķiedras) un mīksto lūksni (sietstobri, pavadītājšūnas un lūksnes parenhīma) (Evert 2006).

Rododendriem sklerenhīmas gredzens (primārās lūksnes šķiedras) var būt dažāds – pārtraukts vai nepārtraukts. Vasarzaļajiem rododendriem parasti raksturīgs pārtraukts sklerenhīmas gredzens – *R. luteum*, retāk nepārtraukts – *R. vaseyi* (Еремин, Бойко 1998).

Sekundārā lūksne veidojas no kambija un veic stumbra radiālo un aksiālo transportu (Evert 2006). Tā sastāv no sietstobriem, pavadītājšūnām un lūksnes parenhīmas (Kadiķe 1983). Sietstobri ir vadaudi, kuri, nodrošina, galvenokārt, organisko vielu transportu augā (Fahn 1990). Šūnas izvietotas radiālās rindās. Lūksnes stari sekundārajā lūksnē izvietojušies neregulāri (Kadiķe 1983).

Rododendriem raksturīga kambijālā zona (Beck 2005). Kambija šūnas novietotas cieši viena pie otras. Kambijam tangenciāli daloties, notiek sekundārā augšana jeb augšana resnumā. Uz āru veidojas sekundārā lūksne, bet uz iekšu – sekundārā koksne (Evert 2006). Difūzā koksne, kura sastāv no trahejām, traheīdām, šķiedrveida traheīdām, koksnes šķiedrām un koksnes parenhīmas šūnām (Merev, Yavuz 2000). Trahejas un traheīdas veido sistēmu (Evert 2006), pa kuru pārvietojas minerālvielu šķīdumi ūdenī (Fahn 1990). Trahejas ir daudz garākas nekā traheīdas un

tās ūdens šķīdumus pārvadā ātrāk un lielākos apmēros (Evert 2006). Traheīdām piemīt arī mehāniskā funkcija (Merev, Yavuz 2000).

Koksnes stari parasti ir no vienas līdz desmit šūnām plati, kas veidoti no staru parenhīmas šūnām un staru traheīdām. Tie izvietoti radiāli pa visu stumbru. Koksnes stariem ir liela loma ogļhidrātu, minerālvielu uzglabāšanā, tie nodrošina arī radiālo ūdens un organisko vielu transportu stumbrā (Pallardy 2008).

Primārā koksne sastāv no traheīdām un parenhīmas šūnām. Traheīdas sakārtotas nelielās grupās, kuras izvietojušās izklaidus (Kadiķe 1983).

Serde atrodas dzinuma centrā, to parasti veido heterogēna tipa šūnas bez starpšūnu telpām (Kadiķe 1983). Šūnu forma varbūt dažāda – lielas apaļas vai ovālas (Tezgül Çarik et al. 2005).

1.3. Rododendru veģetatīvā pavairošana

Vasarzaļos rododendrus var pavairot gan ģeneratīvi, gan veģetatīvi. Veģetatīvo pavairošanu izmanto, jo tā nodrošina vairākus svarīgus aspektus:

- saglabā konkrētu genotipu;
- saglabā populācijas vienveidību;
- samazina laika periodu līdz pirmajai ziedēšanai (Hartmann et al. 2011, Kondratovičs u.c. 2010).

Pastāv dažādas veģetatīvās pavairošanas metodes: ar potēšanu, ar spraudņiem, ar noliektņiem, ar dalīšanu un ar audu kultūrām (MacDonald 2002, Nawrocka-Grzeskowiak 2003). Pavairošana ar dzinumu spraudņiem ir populāra metode, jo tā ir komerciāli izdevīga – no viena mātes auga var iegūt daudz spraudņu, kuri pēc tam izveidojas par patstāvīgiem augiem (Hartmann et al. 2011).

Sekmīga rododendru spraudņu rizoģenēze ir atkarīga no:

- šķirnes, kura tiek pavairota;
- mātes auga fizioloģiskā stāvokļa un tā apstrādes, kā arī vecuma, kas tieši ietekmē auga spēju apsakņoties (Husen, Pal 2006, Ammisah et. el 2008);
- spraudņa fizioloģiskā stāvokļa (Hartmann et al. 2011);
- spraudņa lapu daudzuma un pirms apstrādes izmantoto eksogēno fitohormonu koncentrācijas (Nawrocka-Grzeskowiak 2003);
- vides apstākļiem apsakņošanās laikā (temperatūras un mitruma) (Nawrocka-Grzeskowiak 2004).

1.3.1. Mātes augu etioloģija

Etioloģija ir mātes auga audzēšana pilnīgas tumsas vai arī stipra noēnojuma apstākļos. Praktiski gan apgalvo, ka audzēšana stipra noēnojuma apstākļos (90-95%) dod tādu pašu rezultātu kā pilnīga tumsa (Hartmann et al. 2011).

Mātes auga etioloģija samazina sklerenhīmas veidošanos, koksnes lignifikāciju un palielina mizas biezumu (Bassuk, Meynard 1996). Pastāv hipotēze, ka sklerenhīmas gredzens kalpo kā mehāniska barjera adventatīvo sakņu augšanai (Edwards, Thomas 1980).

Savukārt ir arī pētījumi, kas parādījuši, ka sklerenhīmas gredzens neietekmē apsākņošanu, ja pirms tam spraudenis ir apstrādāts ar augsni (Amissah 2008). Arī tādai mūžzaļo rododendru šķirnei kā '*Cunningham's White*' sklerenhīmas slānis netraucē apsākņoties (Megre 2011), jo adventīvās saknes spēj šo gredzenu pārraut (Ballester et al. 1999).

Etioloģi mātes augi nespēj veikt pilnīgu hlorofila sintēzi, tādēļ lapas mēdz būt bāli zaļas vai pat dzeltenas. Hloroplastu attīstība arī ir traucēta pagarinātā tumsas perioda dēļ – membrānas un nepieciešamie proteīni nespēj sintezēties. Tumsā augušas lapas parasti ir plānākas un tām ir palielināts hlorofila daudzums uz vienu reakcijas centru (Taiz, Zeiger 2006).

Etioloģijas ietekmē var vērot izmaiņas spraudēņu anatomijā. Šīs anatomiskās izmaiņas arī sekmē labāku ogļhidrātu uzkrāšanos (Birricolti 1994). Savukārt citi autori (Hartmann et al. 2011) apgalvo, ka etioloģija var arī izraisīt cietes uzkrāšanos spraudenī, bet neradīt nekādas anatomiskas izmaiņas pašā jaunajā augā. Etioloģijas ietekmē palielinās spraudēņa sakņu skaits, kā arī uzlabojas apsākņošanās procents (Christenesen 1980). Apsākņošanās uzlabošanās palielina veiksmīgas pārziemošanas iespēju (Hartmann et al. 2011).

Spraudēņiem, kuri iegūti no etioloģiem mātes augiem, ir vairākas priekšrocības:

- spraudēņiem palielinās sakņu skaits (Christenesen 1980);
- veidojas lielāks sakņu kamols (Macdonald 2002);
- mūžzaļajiem rododendriem palielinās apsākņošanās procents (Christenesen 1980; Hansen, Potter 1997);
- veidojas vairāk sakņu iniciāļu (Sedira 2006);

- vasas daļa spraudenī attīstās ātrāk, (MacDonald et al. 2002), kas palielina veiksmīgas pārziemošanas iespēju (Hartmann et al. 2011).

1.3.2. Dzinumu spraudēju apsākņošanās un to ietekmējošie faktori

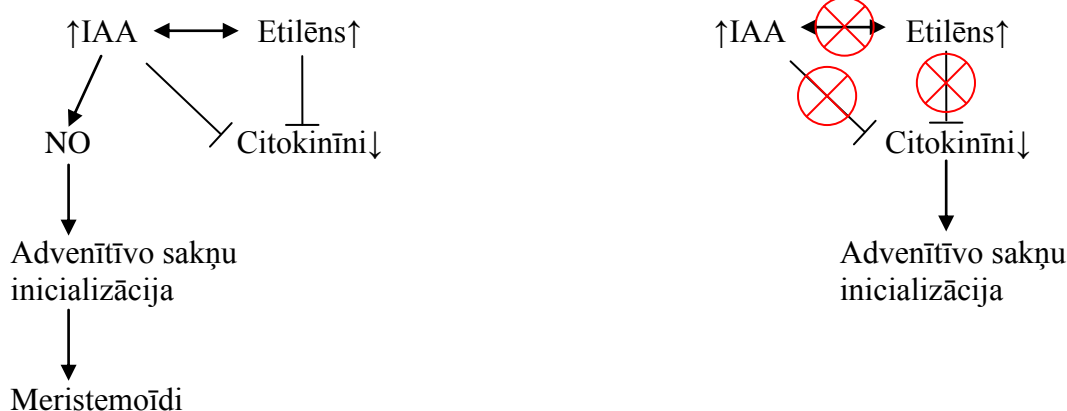
Latvijā vasarzaļo rododendru labākais spraudēšanas laiks ir no jūnija otrās puses līdz jūlija pirmajām nedēļām. Šajā laikā spraudēni vislabāk apsākņojas, jo jaunie dzinumi ir pietiekoši pārkoksnējušies (Kondratovičs u.c. 2010).

Spraudēja apsākņošanās potenciālu nosaka vairāku faktoru kombinācija – auga fizioloģiskais stāvoklis (Husen, Pal 2006; Bottemiller 2012), gēnu ekspresija, kas atbild par apsākņošanos (Vidal et al. 2003), endogēno fitohormonu attiecības augā (Krisantini et al. 2005).

Vides apstākļu ietekmē endogēno fitohormonu līdzsvars var izmainīties, kas visbiežāk atsaucas uz spraudēja spēju apsākņoties (Krisantini et al. 2005; Bottemiller 2012). Svarīgākais fitohormons, kurš izsauc spraudēju apsākņošanos, ir indolilsviestskābe (ISS) (MacDonald 2002, Husen 2004, Hartmann et al. 2011), tādēļ to izmanto rizoģenēzes stimulēšanai (Hartmann et al. 2011).

Auksīnu un citokinīnu savstarpējai darbībai ir noteicošā loma rizoģenēzes procesā, tie atkarībā no koncentrācijas var darboties gan kā stimulētāji, gan kā inhibitori (Ružička et al. 2009). Šie abi hormoni rizoģenēzē darbojas kā antagonisti (Woodward, Bartel 2005).

Palielināta endogēnā auksīna koncentrācija palielina arī etilēna daudzumu augā, kas samazina citokinīnu daudzumu pamatnēs. Tāpat, palielināta endogēnā auksīna koncentrācija augā pastiprina adventīvo sakņu iniciāciju, līdz ar slāpekļa oksīda pastiprinātu uzņemšanu (1.2. attēls). Turpretī, ja adventīvo sakņu veidošanās sākuma stadijās ir palielināts citokinīnu daudzums spraudēja pamatnēs, tas spēj inhibēt etilēna sintēzi, kas samazina arī auksīna koncentrāciju spraudenī (1.2. attēls) (Kurepin 2011). Citokinīnu palielināts daudzums stimulē auga vadaudu sistēmas augšanu (Taiz, Zeiger 2006). Šādas izmaiņas var kavēt jaunu adventīvo sakņu veidošanos (Pallardy 2007, Kurepin 2011.).



1.2. attēls. Augu hormonu savstarpējā mijiedarbība adventīvo sakņu veidošanās laikā (modificēts Kurepin et al. 2011).

Figure 1.2. Model of interreaction between hormones during adventitious roots formation (modified Kurepin et al. 2011).

Auksīni sintezējas dzinuma apikālajā daļā un pa vadaudiem pārvietojas uz spraudeņu pamatnēm, tajās veicinot adventīvo sakņu veidošanos (Pallardy 2007). Apsakņošanās ir atkarīga arī no spraudeņošanā izmantotā eksogēnā auksīna koncentrācijas (Zhou et al. 1992). Pastāv pieņēmums, ka, jo lielākas koncentrācijas auksīns tiek lietots, jo labāk notiks apsakņošanās, bet šis apgalvojums neattiecas uz kokaugiem (Vidal et al. 2003). Dažādu rododendru sugu atbildes reakcija uz auksīna apstrādi ir atšķirīga. *R. brachycarpum* uzrādīja labākos apsakņošanās rezultātus, apstrādājot spraudeņus ar 2% ISS, savukārt spraudeņu apstrāde ar 4% ISS nedeva gaidīto rezultātu un spraudeņi bija sliktāk apsakņojušies, nekā variantā ar 2% ISS. Savukārt mūžzaļie rododendri *R. catawabiense* un *R. yakushmanum* labākus rezultātus uzrādīja, apstrādājot spraudeņus ar 4% ISS, nevis apstrādājot ar 2% ISS (Nawrocka-Grzeskowiak 2004).

Etilēnam ir dažāda ietekme uz rizoģenēzi – tas var vai nu inducēt, vai inhibēt adventīvo sakņu veidošanos, vai arī tā darbība var būt neitrāla (Hartmann et al. 2011). Etilēns stimulē auksīna biosintēzi, kā arī ietekmē tā transporta mehānismu (Ružička et al. 2007).

Abscizskābe ir svarīgs fitohormons, kas veicina rizoģenēzi, jo tas darbojas kā giberelīnu un citokinīnu antagonists (Hartmann et al. 2011).

Kokaugu daļēji pārkoksnētu dzinumu rizoģenēzes procesā būtiska loma ir lapām. Jaunie dzinumi nav uzkrājuši rezerves vielas, un lapas tiem ir gan fotosintēzes produktu, gan fitohormonu, gan arī citu organisko savienojumu avots. Lapas ir ne tikai asimilātu un fitohormonu avots, bet arī transpirācijas orgāns (Hartmann et al. 2011). Spraudeņiem parasti atstāj 2-3 lapas un 2/3 no lapu plātnes, kas samazina transpirāciju apsākšanās laikā. Noēnotiem spraudeņiem ir lielāka ūdens uzturēšanas spēja lapās (MacDonald 2002).

Ar pamatnes ievainojumu var panākt ātrāku adventīvo sakņu attīstību, jo ievainojums mehāniski bojā šūnu membrānas, vakuolas un citus organoīdus šūnās, kas savukārt izsauc peroksidāzes, fosfolipāzes un citu savienojumu izplūšanu starpšūnu telpā. Elisitori, kuri izdalās no šūnu membrānām, izsauc etilēna sintēzi, kas tālāk jau veicina adventīvo sakņu veidošanos (De Klerk 1999). Ievainojuma rezultātā palielinās sakņu skaits un to kvalitāte, kā arī spraudeņa spēja uzņemt ūdeni no substrāta (Macdonald 2002). Rododendriem ir raksturīga tikai ievainojuma inducēto sakņu attīstība (Strezelecka 2007).

Ļoti būtiski ir uzturēt minerālvielu transportu spraudeņī, kā arī normālu minerālvielu daudzumu sakņu attīstībai. Lai veicinātu apsākšanos, svarīgākais minerālelements ir slāpekļis, jo tas veicina proteīnu sintēzi. Slāpekļis izsauc jauno sakņu veidošanos un attīstību, veicina arī ogļhidrātu izmantošanu jaunajās saknēs (Hartmann et al. 2011).

1.4. Vides faktoru ietekme uz spraudeņu apsākšanos

Apsākšanos ietekmē arī vide, kurā tiek ievietots spraudeņis: gaismas intensitāte un fotoperiods, gaisa mitrums, temperatūra, kā arī tādi faktori, kā augsnes mitrums un minerālu daudzums augsnē (Krisantini et al. 2005).

Kokaugu spraudeņiem nepieciešams garāks dienas periods, ar spēcīgu gaismas intensitāti (Hartmann et al. 2011, Bottemiller 2012), lai tie spētu veiksmīgāk apsāknoties (Sedira 2006). Rododendriem lielākā gaismas intensitātē attīstās lielāks un spēcīgāks sakņu kamols (French 1983). Ieteicamā temperatūra apsākšanās procesam ir 18 – 25 °C, kas var atšķirties atkarībā no sugas – vai tā ir silta klimata vai auksta klimata suga (Hartmann et al. 2011). Temperatūrai naktī vajadzētu svārstīties

ap 15 °C (Hartmann et al. 2011). Svarīga ir arī substrāta temperatūra, kurai rododendriem vajadzētu būt ap 21 °C (Macmillan, Browse 1983). Palielināta temperatūra arī veicina dzinumumu augšanu, bet traucē adventatīvo sakņu veidošanās procesam (Hartmann et al. 2011). Pārāk augsta temperatūra palielina transpirāciju, kā rezultātā veidojas ūdens deficīts, kas ir viens no galvenajiem spraudņu bojāejas cēloņiem. Šādā gadījumā nav nodrošināts turgors – nepietiek ūdens starpsūnu telpā, kā arī protoplastos (Pallardy 2007). Veiksmīgākā mitruma saglabāšanas un mikroklimata uzturēšanas metode ir viegla ūdens migla (MacDonald 2002).

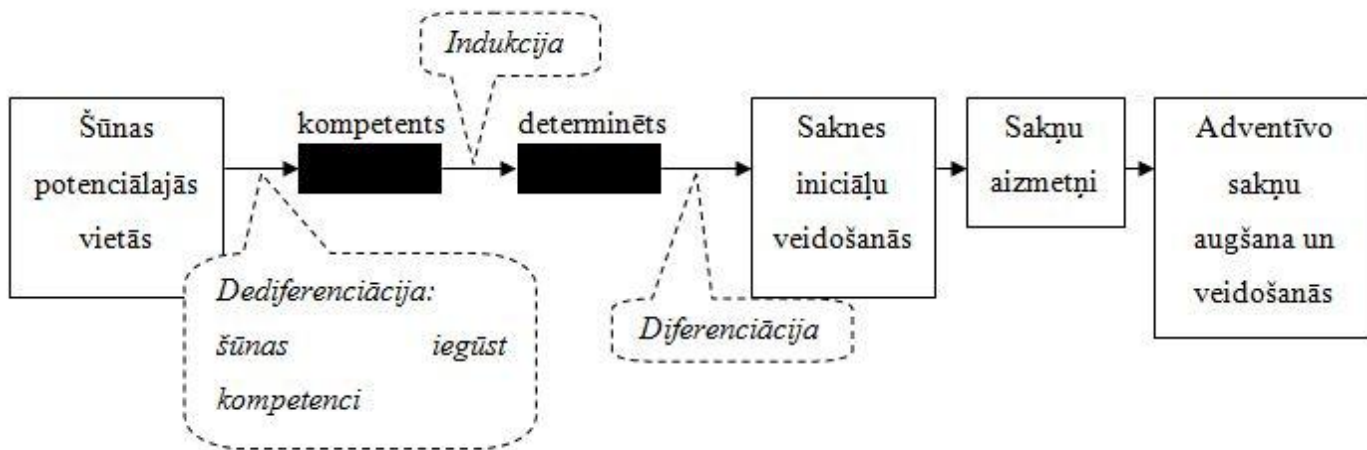
1.5. Spraudņu rizoģenēzes raksturojums

Adventīvās saknes, kas izveidojušās ievainojuma rezultātā, kā atbildes reakcija sāk attīstīties tikai tad, kad ir veikts griezumus, kur tās uzskatāmi veidojas *de novo*, un šī griezuma vietās esošo dzīvo šūnu atbildes reakcija uz ievainojumu notiek jebkurā laikā (Hartmann et al. 2011).

Izšķir divus adventīvo sakņu veidošanās ceļus – netiešo un tiešo sakņu veidošanos (Altamura 1996). Kokaugu spraudņiem parasti adventīvās saknes veidojas no dzīvām parenhīmas šūnām, kambija (tiešā veidošanās), bet arī no kallusa (netiešā veidošanās). Netiešās sakņu veidošanās laikā notiek šūnu dalīšanās – kallusa veidošanās, šūnu diferenciacija un tikai tad notiek sakņu iniciāļu veidošanās (Hartmann et al. 2011).

Adventīvo sakņu veidošanās ir atkarīga no auga šūnu spējas dediferencēties un attīstīties par sakņu sistēmu. Dediferenciacijas process ir iepriekš attīstījušos, diferencējušos šūnu spēja atsākt dalīties (1.3. attēls) (Hartmann et al. 2011).

Šūnu kompetence veidoties par adventīvās saknes šūnām ir ģenētiski iestrādāta katrā šūnā. Tas, vai šūna veidos sakni, ir atkarīgs no diviem gēniem, kuri atrodas katrā šūnā. Šūnas, kuras ir ievainotas stimulē blakus esošās šūnas, izsaucot šūnu dediferenciaciju, kas atbild par sakņu šūnu veidošanu un aktivitāti (Taiz, Zeiger 2006).



1.3. attēls. Adventīvo sakņu veidošanās organoģenēzes attīstības fāzes (modificēts Hartmann et al. 2011).

Figure 1.3. Developmental phases in the organogenesis of adventitious root formation (modified Hartmann et al. 2011).

Attīstības izmaiņas, kas vērojamas ievainoto spraudņu adventīvo sakņu veidošanās laikā, iedala četrās stadijās (1.3. attēls):

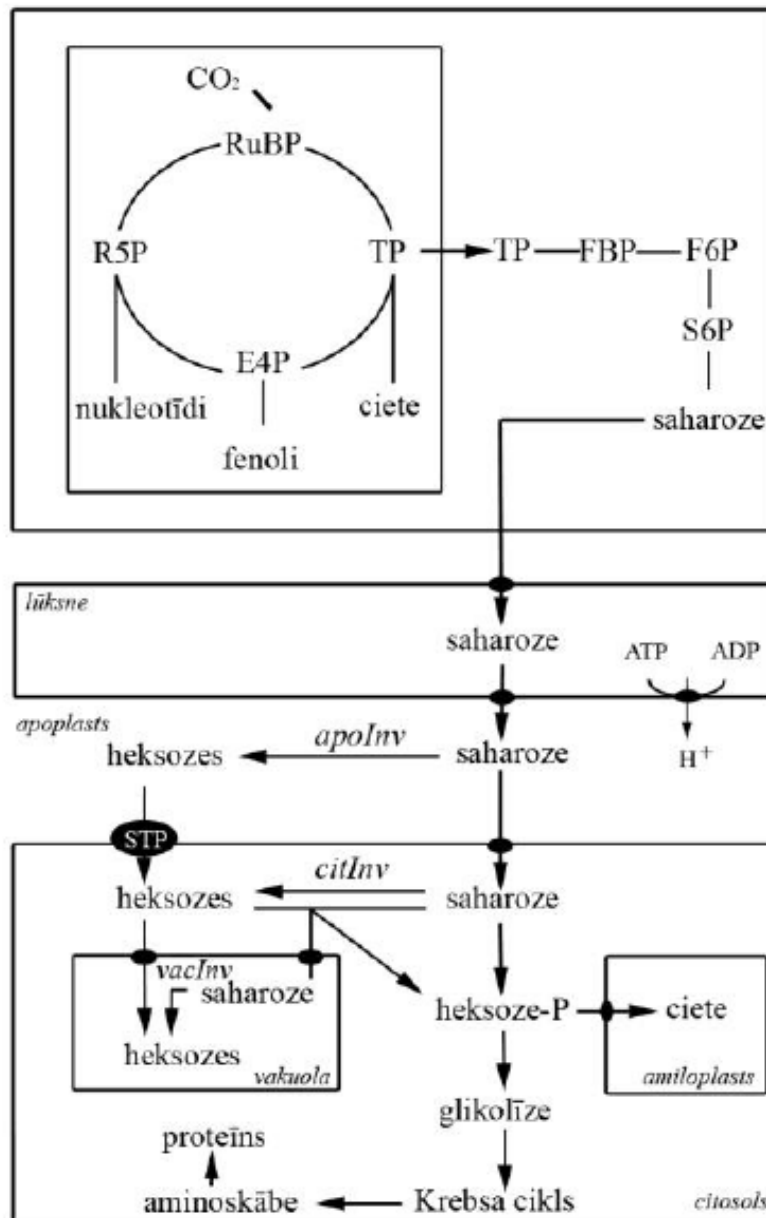
1. dediferencēto šūnu diferenciācija;
2. sakņu iniciāļu veidošanās no noteiktām šūnām blakus vadaudiem, kas diferencējoties kļūvušas meristematiskas;
3. tālāka saknes iniciāļu attīstība, pārveidojoties par organizētiem sakņu aizmetņiem;
4. sakņu aizmetņu augšana un veidošanās virzienā uz āru caur primāro mizu, kā arī vadaudu kontaktu veidošanās starp sakņu aizmetņiem un spraudņos jau esošajiem vadaudiem (Hartmann et al. 2011).

Neskatoties uz auksīnu centrālo lomu adventīvo sakņu veidošanās procesā, jāņem vērā arī tādu biotisko un abiotisko faktoru nozīmi kā – ogļhidrāti, minerālvielas un gaisma (Luciano da Rocha Corrêa 2005).

Adventīvo sakņu veidošanās ir sarežģīts process, kas patērē daudz enerģijas (Husen 2008). Adventīvo sakņu augšanai nepieciešamās enerģijas un ogļhidrātu avots ir uzkrātā ciete (Ahkami et al. 2009, Hartmann et al. 2011). Ogļhidrāti var uzlabot apsākšanos neatkarīgi no auksīna klātbūtnes vai iztrūkuma (Jackson et al. 1986). Jaunākos pētījumos arvien pieaug autoru liecības, ka cukuriem adventīvo sakņu veidošanās procesā tomēr ir arī regulatorā loma (Takahashi 2003, Luciano da Rocha

Corrêa 2005). Cukuriem augā piemīt arī regulatorā loma transkripcijas apspiešanā mijiedarbojoties ar abscizskābi un etilēnu. Turklāt glikozes un saharozes koncentrācijas attiecībai ir ietekme uz morfoģenēzi, ietekmējot šūnu dalīšanās ātrumu (Luciano da Rocha Corrêa 2005).

Konkrēti saharoze, kā galvenais oglehidrātu avots, veidojas fotosintētiski aktīvajos audos un tālāk pārvietojas uz spraudņa pamatni (1.4. attēls) (Ahkami 2009).



1.4. attēls. Oglehidrātu metabolisma shēma augā (modificēts Ahkami et al. 2009).
Figure 1.4. Schema of carbohydrate metabolism in plant (modified Ahkami et al. 2009)

Ahkami (2009) šo ogļhidrātu metabolismu iedala trīs etapos:

- pamatnes ievainojuma reakcija, kura izsauc gēnu ekspresiju, kuras darbības rezultātā sintezējas ferments, kas šķeļ saharozi par heksozēm, tādejādi nodrošinot enerģijas avotu ievainojuma dzīšanai;
- atgūšanās fāze, kuras laikā veidojas meristemoīdi (sakņu iniciāļi);
- uzturēšanas fāze, kurā cukuri pārvietojas uz pamatni, lai nodrošinātu adventīvo sakņu veidošanos vai arī notiek cietes uzkrāšana pamatnē, lai vēlāk veidotu adventīvās saknes.

Tieši etiolētiem spraudēņu dzinumiem šī saharozes uzkrāšana ir visnozīmīgākā jaunu adventīvo sakņu formēšanai (Koukourikou-Petridou 1998).

1.6. Apsakņotu spraudēņu pārziemošana

Viena no veģetatīvās pavairošanas problēmām ir spraudēņu bojāeja pārziemošanas laikā, tas ir, spraudēņi veiksmīgi apsakņojas, bet aiziet bojā pirmās ziemošanas laikā. Tas raksturīgs dažādu taksonu – *Acer L.*, *Betula L.*, *Magnolia L.* (Smalley et al. 1987), kā arī *Rhododendron L.* (Berg, Heft 1991) spraudēņiem. Spraudēņu pārziemošanu ietekmē gan tas, vai spraudenim ir izveidojies jaunais dzinums, gan ogļhidrātu daudzums spraudenī, gan arī vides apstākļi ziemošanas laikā (gaisma, temperatūra, substrāts) (Apine, Kondratovičs 2005; Nair et al. 2008).

Pārziemošanas laikā ogļhidrātu daudzums spraudēņos nodrošina aukstumizturību un pavasarī kalpo kā rezerves vielu avots, lai nodrošinātu spraudēņa attīstību. Ja spraudēņos esošais ogļhidrātu daudzums ir pārāk zems, tad spraudēņi nepārziemo, jo pavasarī nespēj atsākt augt (Smalley et al. 1987). Pastāv hipotēze, ka pietiekamu ogļhidrātu daudzumu spraudenis spēj nodrošināt tikai gadījumā, ja spraudenim pēc apsakņošanās ir jau attīstījies jaunais dzinums. Lai veicinātu jauno dzinumu attīstību, izmanto dažādas metodes – mātesaugu pavasara steidzināšanu (Apine, Kondratovičs 2005), apsakņoto spraudēņu apstrādi ar fitohormoniem: giberelskābi, abscizskābi, etilēnu (Smalley et al. 1987), kā arī papildus apgaismojumu spraudēņiem rudens periodā (Apine, Kondratovičs 2005).

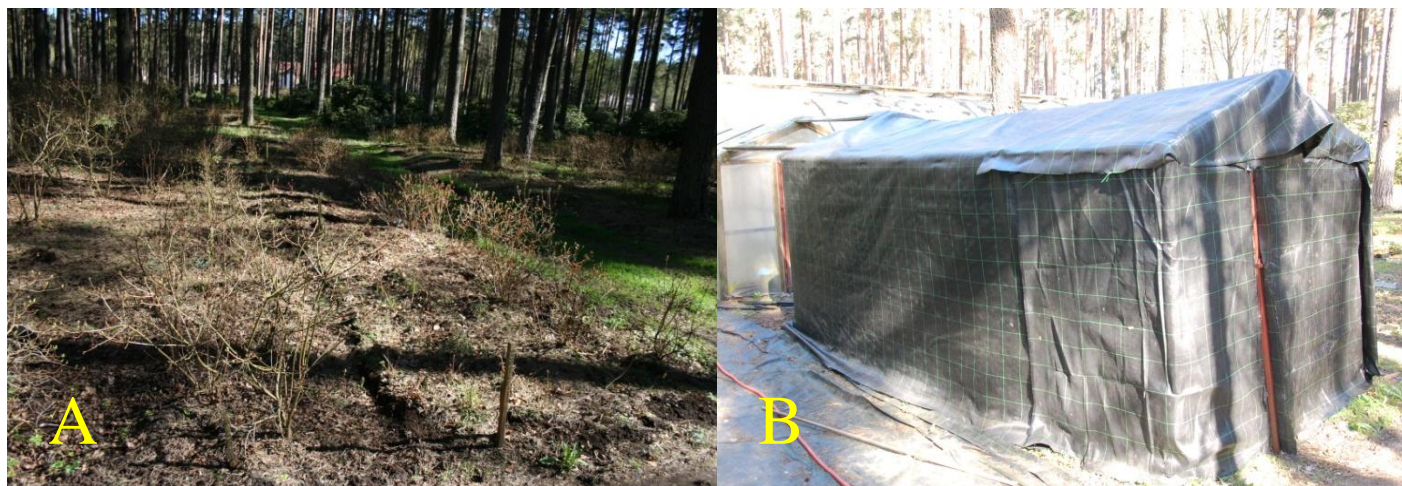
2. MATERIĀLI UN METODES

Eksperimentu veica 2012. gadā LU Rododendru selekcijas un izmēģinājumu audzētavā „Babītē”, iegūto materiālu apstrādāja un datus analizēja – LU Augu fizioloģijas katedrā no 2013. līdz 2014. gadam. Eksperimentā izmantoja vasarzaļo rododendru šķirni 'Santa'. Iegūta 1978. gadā, krustojot šķirnes 'Aida' un 'Uguns', bet izdalīta 1996. gadā. 2013. gada 18. decembrī šķirne reģistrēta Anglijas Karaliskajā dārzkopības biedrībā. Šķirnei raksturīgi rožaini ziedi, vainaglapas atliektiem galiem, krokotas. Uz augšējās vainaglapas zieda iekšpusē oranži dzeltens triepums. Zied jūnija sākumā, ļoti bagātīgi. 25 gados izaug 2,5 m augsts un 3 m plats krūms. Laba ziemciētība, piemērota audzēšanai visā Latvijā (Riekstiņa 2014).

2.1. Mātes augu apstrāde

Eksperimentu iekārtoja divos izmēģinājuma variantos (2.1. attēls):

- Variantā ‘saule’ - mātes augi saņēma apgaismojumu $-130 - 252 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Šī varianta augus novietoja dabīgā apgaismojumā.



2.1. attēls. Mātes augu apstrādes varianti.

A – variants ‘saule’ B – variants ‘etiolācija’.

Figure 2.1. Stock plant light treatment variations.

A – treatment ‘saule’ B – treatment ‘etiolācija’.

- Variantā ‘etiolācija’ - izmēģinājuma augus apklāja ar melnu - necaurspīdīgu plēvi un novietoja ēnā, lai nepakļautu augus karstuma stresam. Šajā variantā augi saņēma $<1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ lielu apgaismojumu.

Pēc 3 nedēļām 'etiolācijas' variantam noņēma melno plēvi, lai augi aklimatizētos un varētu turpināt sekmīgu attīstību (2.2.attēls B). 'Saule' variantā nekādas audzēšanas apstākļu izmaiņas augu aklimatizācijai nebija nepieciešamas (2.2.attēls A).



2.2 attēls. Mātes augu dzinumi pēc gaismas apstrādes. A – variants 'saule', B – variants 'etiolācija'.
Figure 2.2. Stock plant buds after light treatment. A – variation 'saule', B – variation 'etiolācija.'

Etiolāciju veica 3 nedēļas no pumpuru plaukšanas brīža līdz laikam, kad dzinumi sasniedza 5–8 cm. Pēc dzinumu izaugšanas no tiem pagatavoja dzinuma spraudeņus.

2.2. Vasarzaļo rododendru pavairošana ar dzinumu spraudeņiem un to pārziemošana

Eksperimenta norisei ievāca dzinumu spraudeņus. Dzinuma spraudeņus vasarzaļajiem rododendriem ievāca 2012. gada 4. jūlijā, tieši pirms spraudeņošanas, izmantojot viengadīgus, nobriedušus, etiolētus dzinumus, kā arī neetioltētus. To garums apmēram 6–8 cm. Spraudeņiem atstāja 4–5 galotnes lapas, un to apakšējā daļā izdarīja 0.7–1.5 cm garu mizas griezumu līdz kambija slānim. Spraudeņiem lapu plātnes saīsināja par 1/3, lai samazinātu transpirācijas virsmu. Pirms spraudeņošanas apstrādes variantu spraudeņiem griezuma vietu apstrādāja ar 1 % indolilsviestskābes (ISS) talka pulveri.

Spraudeņus stādīja plastmasas dēstu kastītēs (30 × 60 × 10 cm), kā substrātu izmantojot kūdras un pussatrūdējušu priežu skuju maisījumu (pH 4.2), kuru pirms spraudeņošanas samitrināja. Kopā eksperimentā tika spraudeņoti 80 dzinumu spraudeņi variantā 'saule' un 100 spraudeņi variantā 'etiolācija'. Lai nodrošinātu

spraudeņu izturību pret sēņu izraisītām slimībām, tos apsmidzināja ar fungicīda šķīdumu (0.2 % Ditāna M45 šķīdumu). Kastītes apvilka ar polietilēna plēvi un novietoja siltumnīcā dabīgā apgaismojumā ($40\text{--}90 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), nodrošinot $23 \pm 4 \text{ }^\circ\text{C}$ temperatūru dienā un $15 \pm 4 \text{ }^\circ\text{C}$ naktī. Par normālu mitruma režīmu apsegtajās kastītēs liecināja ūdens kondensāta pilieni uz plēves iekšējās virsmas.

Spraudeņus uzskatīja par apsakņotiem, kad vismaz viena no saknēm bija 5 mm gara. Spraudeņi pārziemoja neregulētas temperatūras apstākļos neapsildāmā siltumnīcā apsegti ar polietilēna plēvi. Temperatūra zem plēves svārstījās no -10 līdz $+4 \text{ }^\circ\text{C}$. Spraudeņus uzskatīja par pārziemojušiem, ja tiem pavasarī novēroja jauno dzinumumu augšanu.

2.3. Pastāvīgo preparātu pagatavošana

Paraugu fiksēšanai izmantoja formalīna, etiķskābes un etanola maisījumu. Lai pagatavotu 100 ml fiksatora (Ruzin 1999) izmantoja:

- etanolu – 50 ml;
- ledus etiķskābi – 5 ml;
- formalīnu – 10 ml;
- destilētu ūdeni – 35 ml.

Eksperimentā izmantoja 500 ml fiksatora. Šādi fiksētus ievāktos materiālus var uzglabāt neierobežoti ilgu laiku (Ruzin 1999). Paraugus fiksēšanai ievāca ik pēc 3-4 dienām kopš mēneša laikā kopš spraudeņošanas.

Pastāvīgo preparātu pagatavošana notika divos posmos – fiksēto materiālu apstrāde un preparātu sagatavošana mikroskopēšanai.

2.3.1. Fiksēto preparātu apstrāde

Lai varētu pagatavot pastāvīgos preparātus, paraugus atūdeņoja etanola (EtOH) un terc – butanola (TBA) šķīdumos. Atūdeņošanu veica, pārvietojot fiksētos paraugus no viena šķīduma nākamajā pēc sekojošas shēmas (1. tabula) (Ruzin 1999).

1. tabula. Atūdeņošanas shēma ar terc-butanola šķīdumiem (Ruzin 1999).

Table 1. Tert-Butanol dehydration series (Ruzin 1999).

Nr.p.k	96%EtOH (ml)	100%EtOH (ml)	Destilēts ūdens (ml)	TBA (ml)	Vazelīneļļa (ml)	Ekspozīcijas laiks (h)
1.	50		40	10		8
2.	50		30	20		12
3.	50		15	35		8
4.	50			50		8
5.		25		75		8
6.		25		75		8
7.				100		8
8.				100		8
9.				67	33	8

Turpmākajā darba gaitā veica histovaska (Leica Histowax) infiltrāciju:

1. 1/3 no TBA un vazelīneļļas maisījuma nolēja un pievienoja tādu pašu tilpumu ar histovasku, pilnībā pārklājot visus paraugus. Trauku ar pagatavoto maisījumu ievietoja termostātā 58 °C temperatūrā;
2. Pēc 8 h nolēja ½ no TBA un Histovaska maisījuma un aizstāja ar tīru histovasku;
3. Otro soli atkārtoja divas reizes, tādējādi atūdeņošanas šķīdumus pakāpeniski nomainot pret histovasku;
4. Pēc 12 h nolēja visu maisījumu un aizstāja ar tīru histovasku;
5. Ceturto soli atkārtoja trīs reizes.

2.3.2. Fiksēto preparātu sagatavošana mikroskopēšanai

Katru paraugu ieslēdza histovaska blokā, kuru montēja uz rotācijas mikrotoma Leica RM 2145 (Rotary Microtome, Leica Microsystems Nussloch GmbH). Turpmākajā darba gaitā no katra parauga pagatavoja griezumu sērijas. Šķērsriezumu biezums bija 20 – 40 μm. Labākos griezumus ar pincetes un adatas palīdzību ievietoja destilēta ūdens vannā 50 °C. No ūdens vannas tos izņēma ar priekšmetstiklu palīdzību, kuri pirms izmantošanas bija noklāti ar olas baltumu, kas kalpoja par

saistvielu starp šķērs griezumu un priekšmetstiklu. Kad griezumi bija salikti uz priekšmetstikliem, atlikušo parafīnu izkausēja uz spirta lampiņas. Tālāk sagatavotos priekšmetstiklus salika turētājā un atstāja žūt istabas temperatūrā (Braune et al. 1999).

Griezumu krāsošana veikta saskaņā ar modificētu Brauna metodiku (Braune et al. 1999) (2.tabula).

2. tabula. Augu materiāla griezumu apstrādes šķīdumi, gatavojot pastāvīgos preparātus.

Table 2. Material cut treatment solutions, for constant preparation made

Apstrādes šķīdums	Apstrādes laiks
100% ksilols	10 min
100% ksilols	10 min
100% etanols – ksilols	2 min
96% etanols	2 min
70% etanols	2 min
destilēts H ₂ O	2 min
astra zilā – safranīna šķīdums	1 min
destilēts H ₂ O	2 min
destilēts H ₂ O	2 min
96% etanols	2 min
100% etanols	2 min
100% etanols – ksilols	2 min
100% ksilols	2 min
Kanādas balzāms	

Pēc ievietošanas Kanādas balzamā preparātus nosedza ar segstikliem, kuriem uzlika atsvarus, un atstāja sacietēt.

Preparātu izpēti veica ar mikroskopu Leica DM5500B. Fotografēšanai izmantoja Leica DFC490 digitālo fotoaparātu. Iegūto attēlu mērījumus un apstrādi veica, izmantojot darba staciju Dell Precision™ T7400 un datorprogrammu Image-Pro Plus v. 6.2.

2.4. Cietes daudzuma noteikšana

Cietes daudzuma noteikšanai izmantoja gaissausas spraudņu pamatnes un lapas. Analīzēm spraudņu pamatnes (0.1 g) samala un saberza ar 1 ml 80 % $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$. Saberzto masu pārnesa koniskajā kolbā un piestiņu skaloja ar 4 ml 80 % $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$. Lapas analīzēm 0.25 g gaissausas lapu masas saberza ar 2.5 ml 80% $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ un piestiņu skaloja ar 10 ml 80% $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ šķīduma. Tālāk cietes daudzumu lapās un pamatnēs noteica vienādi. Kolbas lika uz elektriskās plīts un lēni karsēja 3 minūtes līdz vārīšanās temperatūrai. Pēc tam šo iegūto ekstraktu pārnesa 50 ml mērkolbā, kuru līdz atzīmei uzpildīja ar destilētu ūdeni. Iegūto šķīdumu filtrēja. Tālākām analīzēm izmantoja 8 ml filtrāta šķīduma. Centrifūgas stobriņā ielēja 2 ml 0.5% joda šķīdumu, kuram pievienoja 8 ml filtrāta šķīduma, visu samaisīja un atstāja izgulsnēties 15 min. Pēc izgulsnēšanās filtrātu centrifugēja ar 3000 apgr./min (rpm min^{-1}) 3 minūtes. Pēc centrifugēšanas uzmanīgi nolēja šķīdumu, lai nogulsnes paliktu stobriņa apakšā. Palikušajām nogulsnēm pievienoja 5 ml 5% $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ un 0.01% I_2 maisījumu, sajauca to ar nogulsnēm un centrifugēja vēl 3 minūtes. Šo mazgāšanu un centrifugēšanu atkārtoja 3 reizes. Pēc nogulšņu mazgāšanas pievienoja 5 ml 0,5 n bihromāta šķīduma sērskābē, un stobriņus, bieži maisot, turēja verdošā ūdenī 10 minūtes. Pēc šķīdumu atdzišanas tos pārlēja 200 ml titrējamā kolbā, stobriņus skalojot divas reizes ar 10 ml destilēta ūdens. Sērskābes šķīdināšanai šķīdumam kolbā pielēja 50 ml destilēta ūdens. Tālāk šķīdumam pievienoja 5 ml 20% KI šķīduma un kā indikatoru – 2 pilienus cietes. Izdalīto jodu titrēja ar 0.1 n nātrija tiosulfātu. Kontrolei titrēja šķīdumu, ko pagatavoja no 70 ml destilēta ūdens, 5 ml 0.5 n bihromāta, 5 ml KI šķīduma un 2 pilieniem cietes šķīduma.

Metode pamatojas uz cietes izšķīšanu, karsējot 80% $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ šķīdumā, un tās izgulsnēšanu no šķīduma ar I_2 . Jods pilnībā izgulsnē cieti - tumši zilu nogulšņu veidā (Strong, Koch 1974).

Lai noteiktu cietes daudzumu spraudņu lapās un pamatnēs, izmantoja trīs bioloģiskos atkārtojumus un trīs ķīmiskos atkārtojumus gan lapām, gan pamatnēm, lai samazinātu kļūdas iespējamību.

Cietes daudzumu aprēķināja pēc šādas formulas:

$$X = [0,675 \cdot B \cdot k \cdot (a-b)] / (v \cdot n),$$

kur: X – cietes daudzums (%),

B – kopējais pētāmā šķīduma tilpums (ml),

v – šķīduma tilpums, kas ņemts cietes izgulsnēšanai ar I_2 (ml),
 n – iesvars (g),
 k – tiosulfāta normalitāte,
 a – 0,1 n tiosulfāta tilpums, kas ņemts kontroles titrēšanai (ml),
 b – 0,1 n tiosulfāta tilpums, kas ņemts kontroles titrēšanai (ml),
0,675 – cietes normālais titrs, kas pareizināts ar 100, pārrēķināšanai procentos.

2.5. Datu analīze

Vienfaktora dispersijas analīzi veica, jo tā atbilda šādiem priekšnosacījumiem:

- atsevišķās gradācijas klases atbilst normālajam sadalījumam;
- gradācijas klases ir savā starpā neatkarīgas (Liepa 1974).

Noskaidroja arī vai atšķirības starp cietes daudzumu lapās un pamatnēs starp ievāktajiem paraugiem ir statistiski būtiskas.

Pīrsona korelācijas analīzē noskaidroja, ka cietes daudzums lapās un pamatnēs būtiski korelē savā starpā.

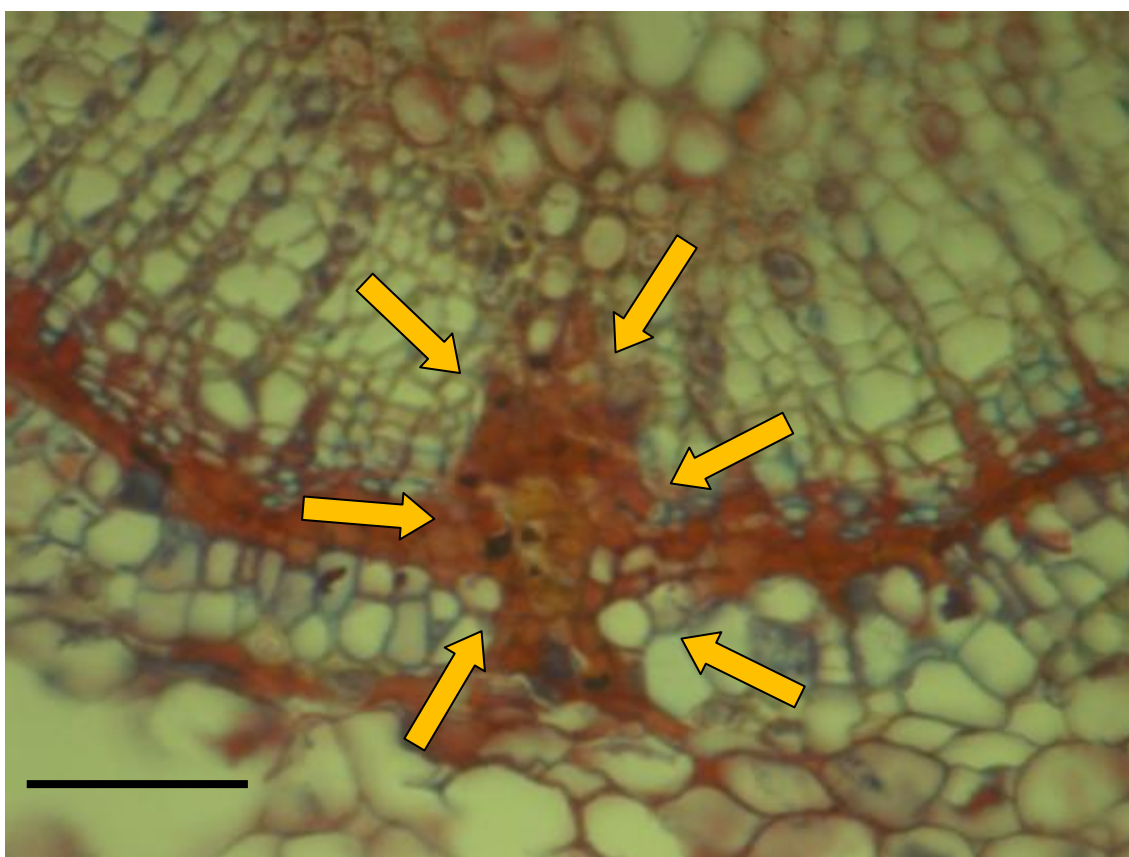
Visos datu analīžu apstrādes veidos noteica būtiskuma līmeni $\alpha < 0,05$ (Liepa 1974).

Datu analīzi veica ar programmu „R”, kura paredzēta Windows operētājsistēmai.

3. Rezultāti

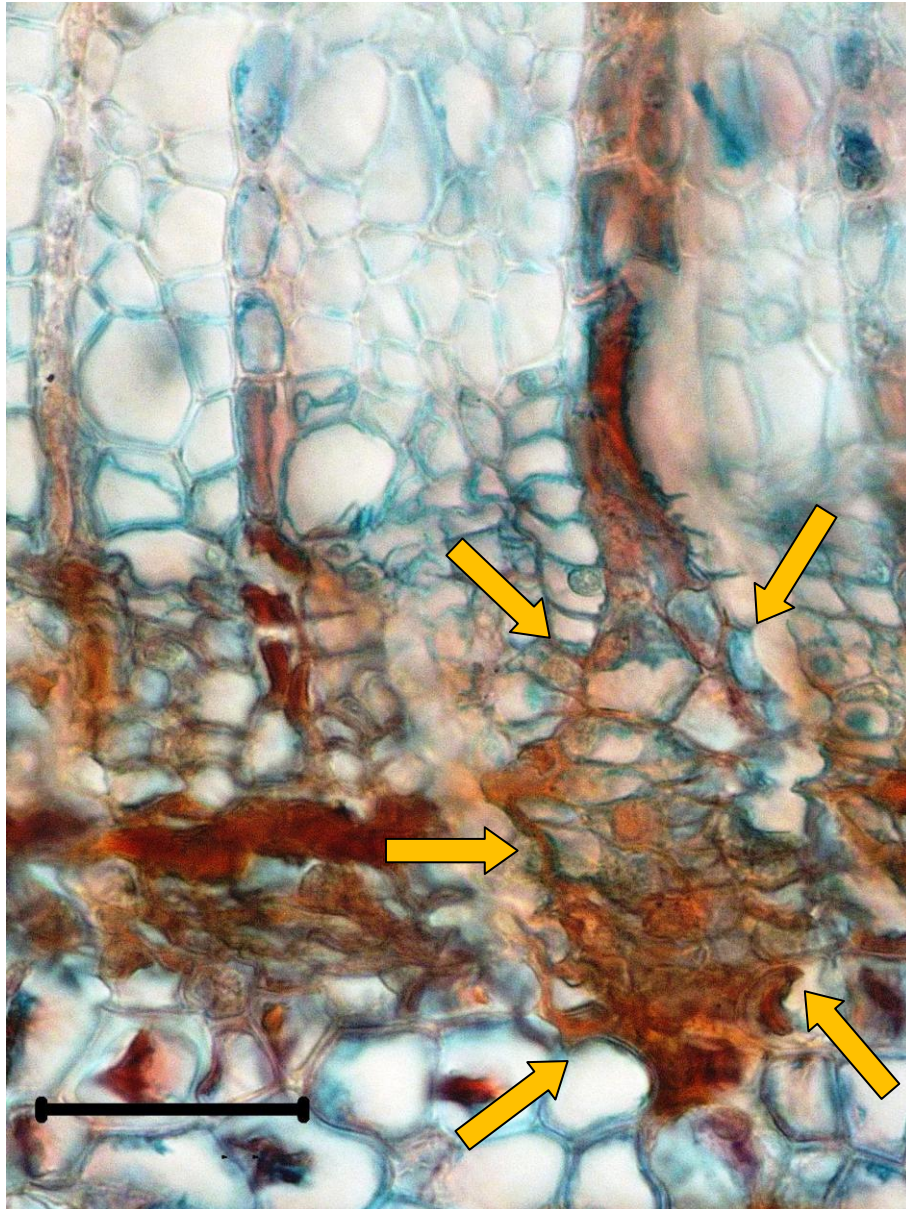
3.1. Anatomiskās izmaiņas adventīvo sakņu veidošanās laikā.

Pēc vasarzaļo rododendru šķirnes 'Santa' spraudeņu anatomiskās izpētes veikšanas varēja novērot sakņu iniciāļu veidošanos variantam 'etiolācija' jau eksperimenta 10. dienā pēc spraudeņu ievietošanas substrātā (3.1. attēls)



3.1. attēls. Saknes iniciāļu (bultas) veidošanās vasarzaļo rododendru šķirnes 'Santa' variantam 'etiolācija' 10. dienā. Nogrieznis atbilst 50 μm .
Figure 3.1. Adventitious root initial (arrows) formation in rhododendron cultivar 'Santa'. Light treatment 'etiolācija'. Day 10. Scale bar 50 μm .

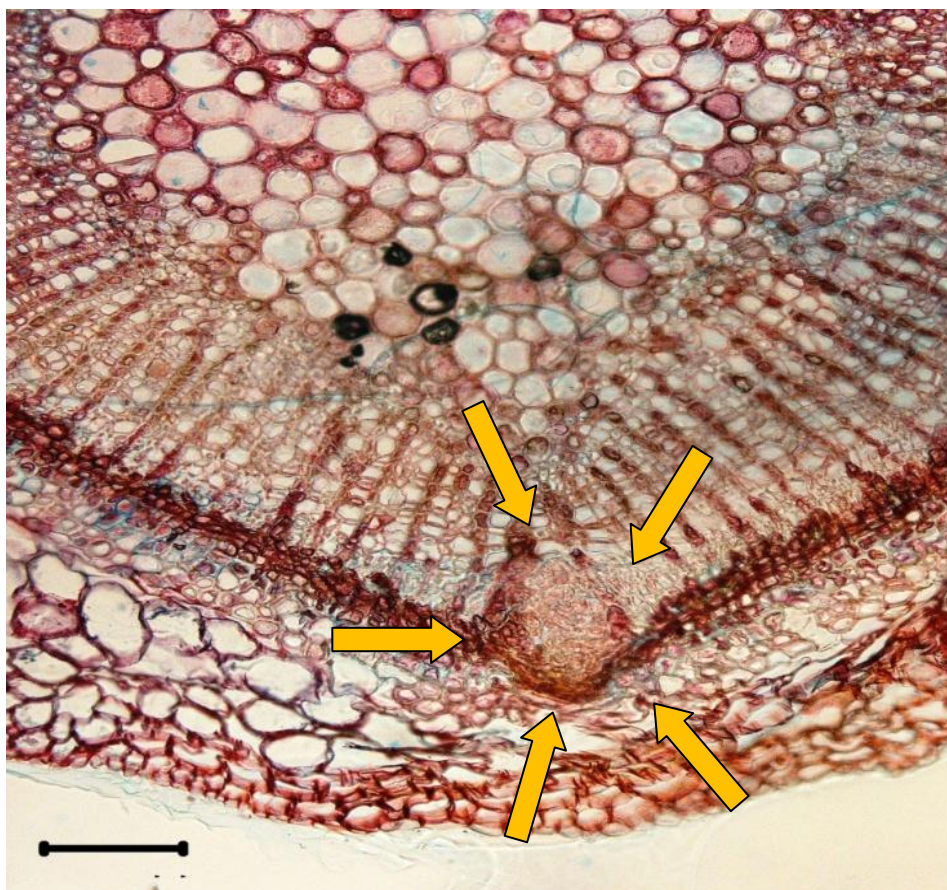
Savukārt, variantam 'saule' jaunu sakņu iniciāļus varēja novērot 14. dienā pēc spraudeņu ievietošanas substrātā (3.2. attēls).



3.2. attēls. Saknes iniciāļu (bultas) veidošanās vasarzaļo rododendru šķirnes 'Santa' variantam 'saule' 14. dienā. Nogrieznis atbilst 50 μm .

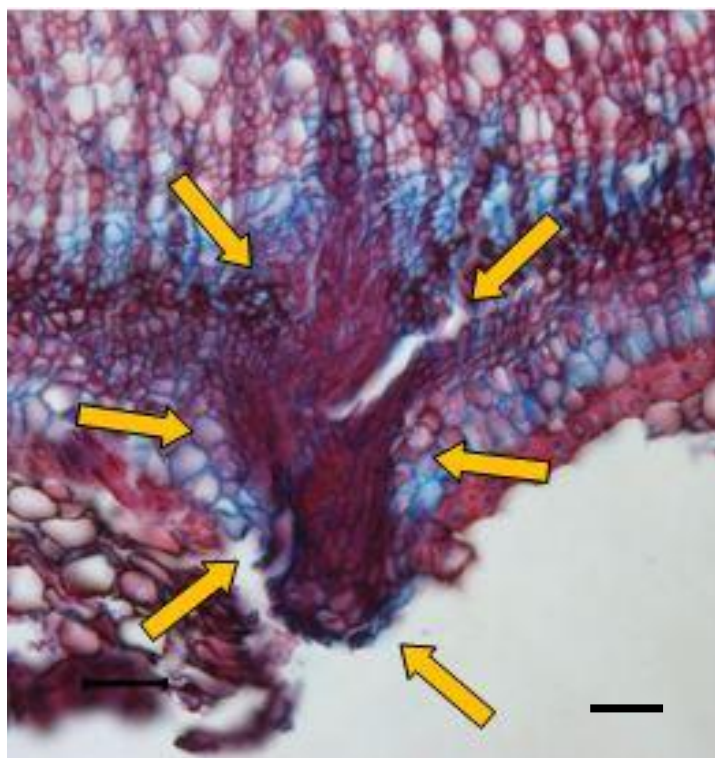
Figure 3.2. Adventitious root initial (arrows) formation in rhododendron cultivar 'Santa'. Light treatment 'saule'. Day 14. Scale bar 50 μm .

Sakņu aizmetņu veidošanos variantam 'etioloģija' novēroja sākot ar eksperimenta 17. dienu (3.3. attēls).

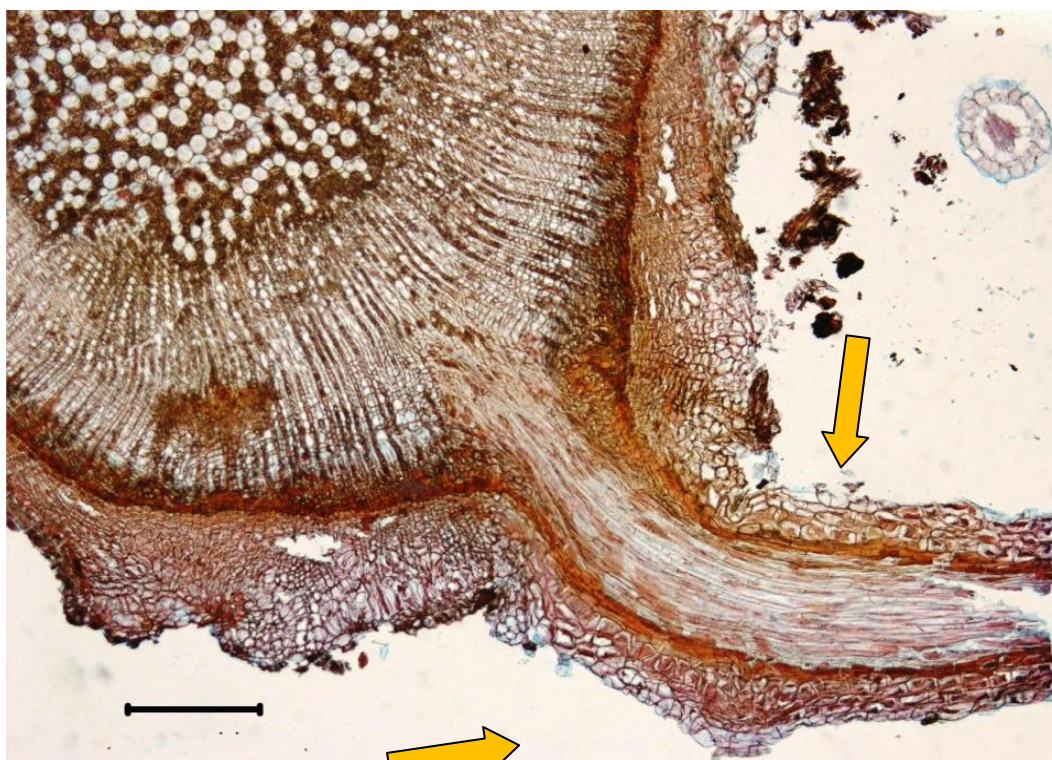


3.3. attēls. Saknes aizmetņa (bultas) veidošanās vasarzaļo rododendru šķirnes 'Santa' variantam 'etioloģija' 17. dienā. Nogrieznis atbilst 100 μm.
Figure 3.3. Root primordium (arrows) formation in rhododendron cultivar 'Santa'. Light treatment 'etioloģija'. Day 17. Scale bar 100 μm.

Saknes aizmetnis variantam 'saule' varēja vērot eksperimenta 28. dienā pēc spraudēnošanas (3.4. attēls).



3.4. attēls. Saknes aizmetņa (bultas) veidošanās vasarzaļo rododendru šķirnes 'Santa' variantam 'saule' 28. dienā. Nogrieznis atbilst 50 μm .
 Figure 3.4. Root primordium (arrows) formation in rhododendron cultivar 'Santa'. Light treatment 'saule'. Day 28. Scale bar 50 μm .

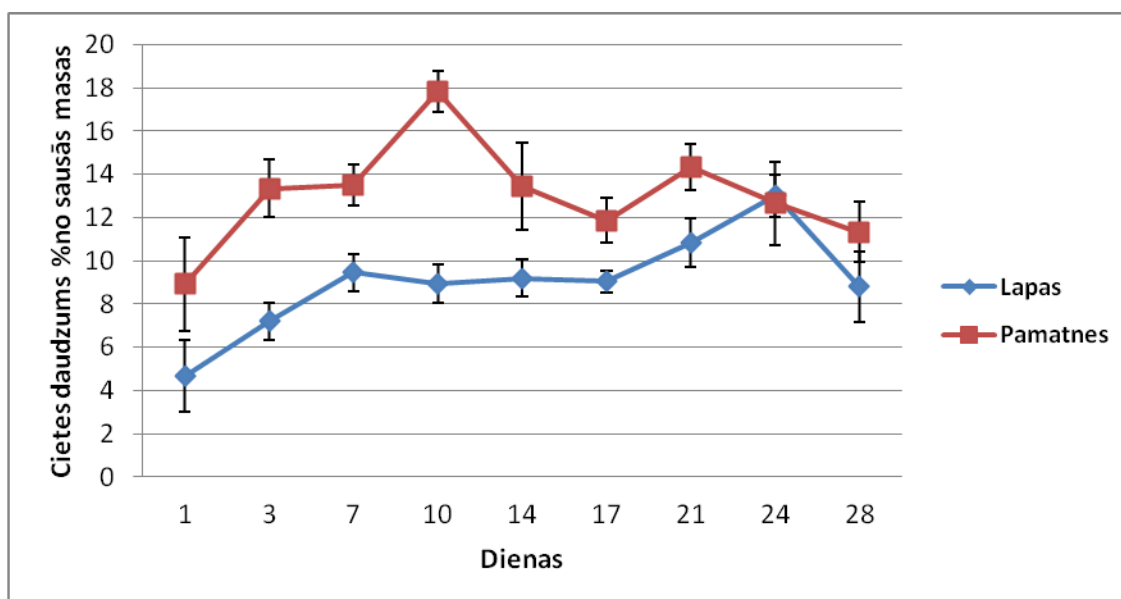


3.5. attēls. Patstāvīga adventīvā sakne vasarzaļo rododendru šķirnes 'Santa' variantam 'etioloģija' 63. dienā. Nogrieznis atbilst 300 μm .
 Figure 3.5. Adventitious root (arrows) in rhododendron cultivar 'Santa'. Light treatment 'etioloģija'. Day 63. Scale bar 300 μm .

Secīgi, pēc sakņu aizmetņu veidošanās var novērtot saknes attīstību abiem variantiem līdzīgi. Saknes aizmetnis šķērso epidermu un sāk pildīt patstāvīgas saknes funkcijas. Šādu sakni konstatēja sākot no eksperimenta 63. dienas variantam ‘etioloģija’ (3.5. attēls).

3.2. Cietes daudzuma izmaiņas rizoģenēzes laikā

Spraudeņu rizoģenēzes laikā varēja vērot cietes daudzuma izmaiņas lapās un pamatnēs. Variantam ‘etioloģija’ vēroja būtisku ($P>0,05$) cietes daudzuma pieaugumu pamatnēs starp 1. un 10. eksperimenta dienu (3.6. attēls).



3.6. attēls. Cietes daudzuma (%) izmaiņas spraudeņu rizoģenēzes laikā variantam ‘etioloģija’ lapās un pamatnēs.

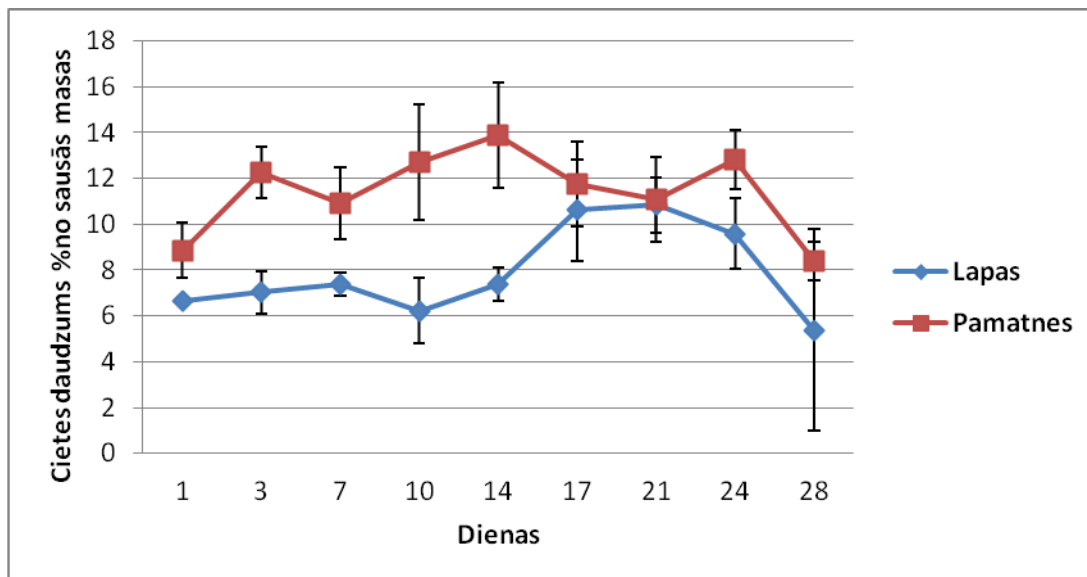
Figure 3.6. Changes of starch content (%) of rhododendron cultivar ‘Santa’ in leaves and stem bases. Light treatment ‘etioloģija’.

Pamatņu cietes daudzums būtiski ($P>0,05$) samazinās no 10. līdz 28. eksperimenta dienai. Ar nelielu cietes daudzuma palielināšanos no 17. dienas līdz 21. dienai (3.6. attēls).

Cietes daudzuma izmaiņas rizoģenēzes laikā lapās varēja vērot būtisku ($P>0,05$) cietes daudzuma pieaugumu starp 1. un 24. eksperimenta dienu un būtisku ($P>0,05$) cietes daudzuma samazinājumu starp 24. un 28. dienu. Būtiskas ($P>0,05$) cietes daudzuma izmaiņas novēroja arī no 1. līdz 7. eksperimenta dienai pēc spraudeņu ievietošanas substrātā (3.6. attēls).

Variantam ‘saule’ cietes daudzuma izmaiņas spraudeņu pamatnēs nebija būtiskas ($P>0,05$). Cietes daudzums palielinājās pamatnēs no 1. līdz 3. dienai, tad

sekoja neliela cietes daudzuma samazināšanās no 3. līdz 7. dienai. No 7. līdz 14. eksperimenta dienai spraudēņu pamatnēs var novērot pakāpenisku cietes daudzuma palielināšanos. Savukārt no 14. līdz 28. dienai cietes daudzums krītas, ar nelielu cietes daudzuma pieaugumu no 21. līdz 24. eksperimenta dienai (3.7. attēls).

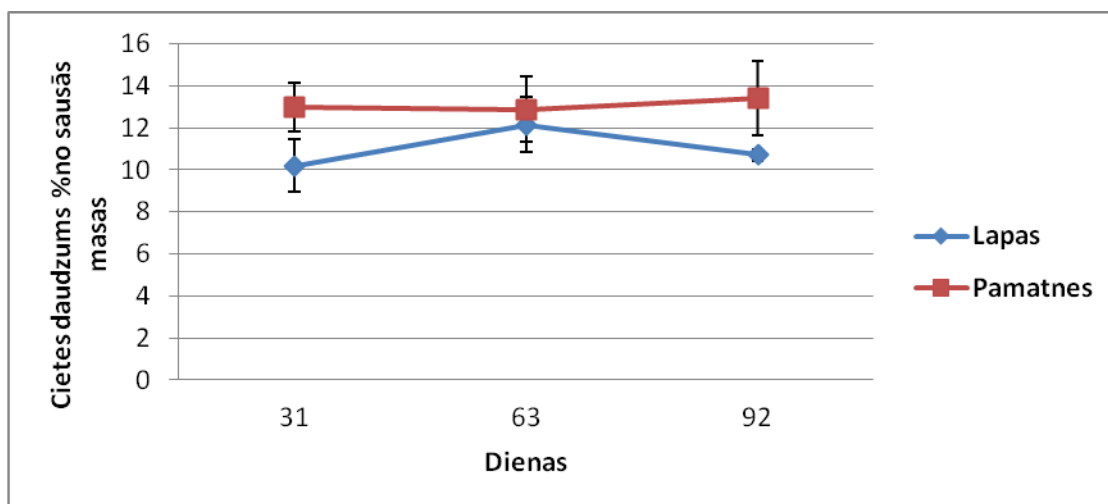


3.7. attēls. Cietes daudzums (%) izmaiņas spraudēņu rizoģenēzes laikā variantam 'saule' lapās un pamatnēs.

Figure 3.7. Changes of starch content (%) of rhododendron cultivar 'Santa' in leaves and stem bases. Light treatment 'saule'.

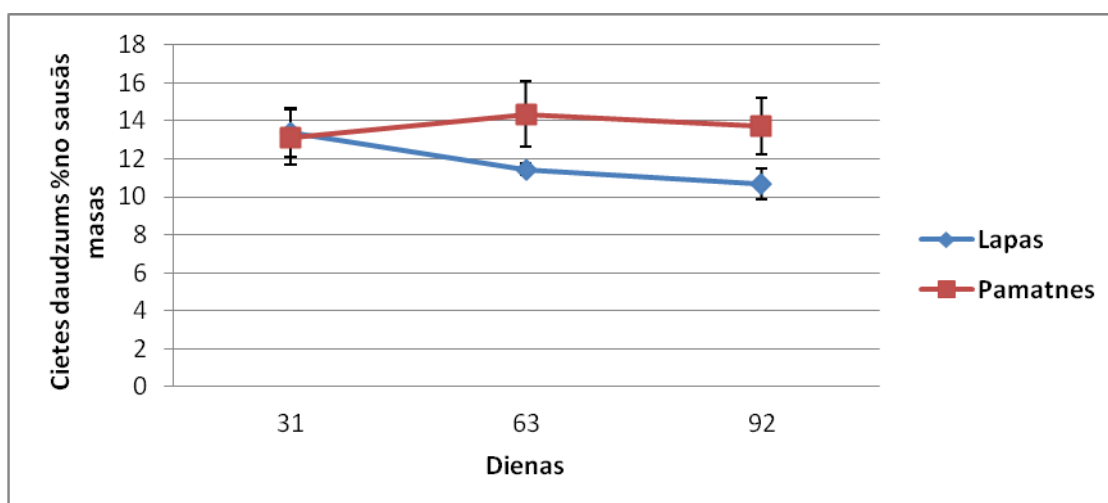
Cietes daudzuma pieaugums lapās variantam 'saule' ir būtisks ($P>0,05$) starp 1. un 21. eksperimenta dienu. Eksperimenta laikā vērojama neliela cietes daudzuma samazināšanās no 7. līdz 10. dienai, bet no 10. līdz 17. dienai novēroja būtisku cietes daudzuma pieaugumu ($P>0,05$). Savukārt No 21. līdz 28. eksperimenta dienai varēja vērot strauju cietes daudzuma samazināšanos (3.7. attēls).

Starp eksperimenta 31., 63. un 92. dienu variantā 'saule' nenovēroja būtiskas cietes daudzuma izmaiņas lapās – līdz 63. dienai cietes daudzums nedaudz pieauga, bet līdz 92. eksperimenta dienai cietes daudzums bija nokritis gandrīz līdz 31. dienas līmenim. Pamatnēs nenovēroja būtiskas cietes daudzuma izmaiņas starp pēdējām eksperimenta dienām (3.8. attēls).



3.8. attēls. Cietes daudzuma (%) izmaiņas spraudeņu rizoģenēzes laikā variantam ‘saule’ lapās un pamatnēs.
 Figure 3.8. Changes of starch content (%) of rhododendron cultivar ‘Santa’ in leaves and stem bases. Light treatment ‘saule’.

Variantam ‘etiolēts’ cietes daudzums lapās eksperimenta 31., 63. un 92. dienā nedaudz samazinājās, bet bez būtiskām izmaiņām.

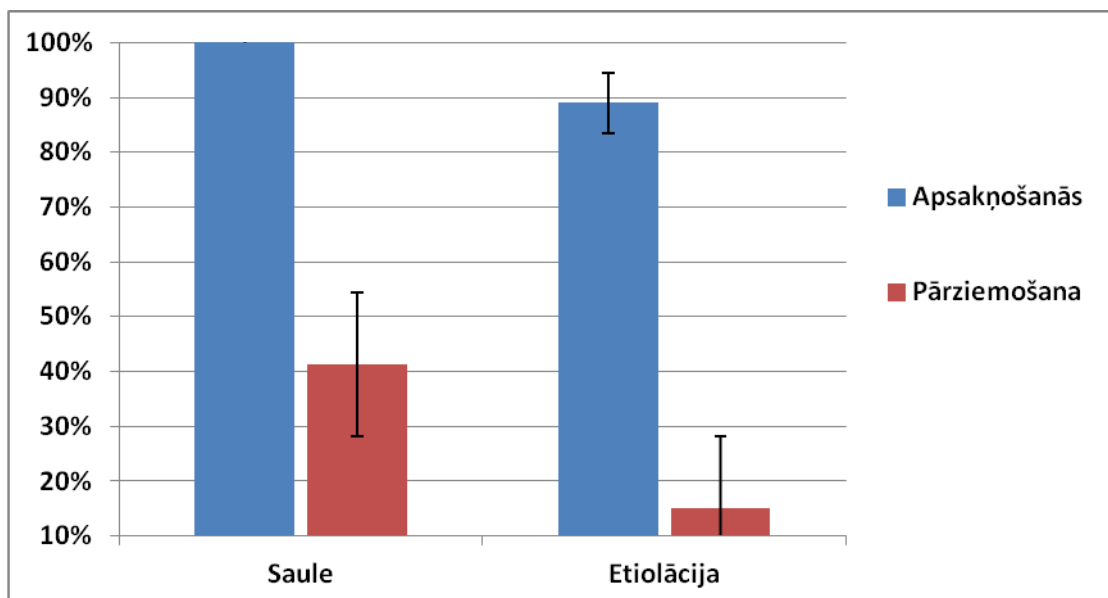


3.9. attēls. Cietes daudzuma (%) izmaiņas spraudeņu rizoģenēzes laikā variantam ‘etiolācija’ lapās un pamatnēs.
 Figure 3.9. Changes of starch content (%) of rhododendron cultivar ‘Santa’ in leaves and stem bases. Light treatment ‘etiolācija’.

Cietes daudzums pamatnēs šim variantam nedaudz pieauga no 31. līdz 63. dienai, bet 92. dienā tas mazliet samazinājās, kaut arī nenokrita līdz 31. dienas līmenim (3.9 attēls).

3.3. Spraudeņu pārziemošana

No 80 varianta 'saule' dzinumu spraudeņiem apsakņojās visi spraudeņi. Pārziemoja, tas ir, nākamajā gadā bija spējīgi pilnvērtīgi uzsākt veģētāciju pēc ziemas, mazāk nekā puse no visiem spraudeņiem - 41%.



3.10. attēls. Apsakņošanās un pārziemošanas procentuālais atainojums variantā 'saule' un variantā 'etiolācija'.

Figure 3.10. Percentage in rooting and overwintering survival in light treatments 'saule' and 'etiolācija'.

Variantā 'etiolācija' veica 80 dzinumu spraudeņošanu, no kuriem 89% apsakņojās, bet veiksmīgu veģētāciju atsāka tikai 15% no etiolētajiem spraudeņiem (3.10. attēls).

4. Diskusija

Augi, kuru spraudēniem raksturīga lēna apsakņošanās, bieži neapsakņojas dehidratācijas, kā arī traucēta fotosintēzes procesa dēļ, kad spraudenis nespēj pietiekoši saražot ogļhidrātus. Iespējams, ka sliktā apsakņošanās varētu būt saistīta ar samazināto spraudēna reakciju uz endogēno auksīnu. (Saranga, Cameron 2006). Zināms, ka mātes augu etiolācija kokaugiem sekmē spraudēnu adventīvo sakņu attīstību un augšanu (Bassuk, Maynard 1987, Maynard, Bassuk 1996; Hartmann et al. 2011), palielina spraudēnu audu jutību pret eksogēno auksīnu (Bassuk, Maynard 1987), kā arī palielina cietes daudzuma uzkrāšanos spraudēnos (Klopotek et al. 2009), tādejādi veicinot spraudēnu labāku apsakņošanos. Tā kā rododendru spraudēnu apsakņošanās laiks ir no 2-4 mēnešiem (Holt 1998), tad paātrināta adventīvo sakņu veidošanās spraudēniem mātesaugu etiolācijas rezultātā varētu uzlabot spraudēnu apsakņošanos, kas sekmētu to turpmāko attīstību.

Cietes daudzums dzinumu spraudēnos ir nozīmīgs marķieris, kas var norādīt uz adventīvo sakņu veidošanos (Li, Leung 2000; Apine, Kondratovičs 2005). Cietes daudzuma būtisks pieaugums ($p > 0,05$) vērojams spraudēnu pamatnēs abiem variantiem. Variantam 'etiolācija' no 1. līdz 10. eksperimenta dienai, un variantam 'saule' no 1. līdz 14. dienai, kas sakrīt ar pirmo sakņu iniciāļu konstatēšanas dienām. Sakņu iniciāļi variantam 'etiolācija' parādās 4 dienas ātrāk nekā variantam 'saule' – variantam 'etiolācija' 10. dienā, bet variantam 'saule' - 14. dienā pēc dzinumu spraudēnu ievietošanas substrātā. Tas būtu skaidrojams ar palielināto audu jutību pret auksīnu (Maynard, Bassuk 1996). Sakņu iniciāļu veidošanās no lūksnes stariem ir raksturīga arī citu rododendru šķirņu spraudēniem, piemēram, mūžzaļo rododendru šķirnes 'Cunningham's White' dzinumu spraudēniem 9. dienā (Megre 2011).

Šis cietes daudzuma pieaugums pamatnēs varētu būt skaidrojams ar ievainojuma izsauktu reakciju (Haissig 1984), kā arī ar auksīna apstrādi, kas stimulē ogļhidrātu transportu uz pamatnēm (Veierskov, Andersen 1982; Husen, Pal 2007). Pētījumos par *Pinus banksiana* Lamb. spraudēniem konstatēts, ka augšējā spraudēna stumbra daļā ir lielāks cietes uzkrājums nekā pamatnē (Haissig 1984). Visticamāk, ogļhidrātu transports uz spraudēnu pamatni notiek pakāpeniski – vispirms no augšējām spraudēna stumbra daļām un tikai pēc tam no lapām. To apstiprina arī sākotnējais cietes daudzuma pieaugumu spraudēnu lapās no 1. līdz 7. dienai abiem

variantiem. Savukārt cietes daudzuma samazinājums spraudēņu lapās no 7. līdz 10. dienai abiem apstrādes variantiem jau ir skaidrojams ar fotosintēzes asimilātu aizplūšanu no lapām uz spraudēņu pamatnēm kā atraģējošo centru. Šāda likumsakarība konstatēta arī mūžzaļo rododendru spraudēņpotējumos (Mertena 2013).

Zināms, ka cietes daudzuma samazinājums spraudēņu pamatnēs, tuvu potenciālajām sakņu iniciāļu vietām, parasti ir novērojams saknes aizmetņa attīstības laikā (Li, Leung 2000), tādējādi nodrošinot šo procesu ar enerģiju (Haissig 1984, Hartmann et al. 2011). Abos apstrādes variantos ir vērojama cietes daudzuma samazināšanās spraudēņu pamatnēs un variantā 'saule' arī lapās pirms sakņu aizmetņu konstatācijas. Variantā 'etiolācija' saknes aizmetni konstatēja 17. dienā, cietes kritums vērojams no 14. līdz 17. dienai. Savukārt variantā 'saule' saknes aizmetni konstatēja tikai 28. dienā, un cietes samazinājumu novēroja sākot ar 24. eksperimenta dienu. Variantam 'saule' sakņu aizmetņu veidošanās notika novēloti – pirmo adventīvo sakņu aizmetņu konstatācija bija 14 dienas pēc sakņu iniciāļu attīstības. To varētu skaidrot ar paaugstinātu augsnes koncentrāciju, kas ir nepieciešamas adventīvo sakņu iniciācijas fāzei, bet aizkavē adventīvo sakņu aizmetņu augšanu un attīstību (Kurepin et al. 2011). Visticamāk, ka spraudēņu apstrādē izmantotā eksogēnā augsnes koncentrācija bija par lielu, jo pētījumā izmantoja sintētisko augsni ISS, kurš ir ar lielāku ķīmisko stabilitāti, tāpēc koncentrācija audos samazinās lēnāk nekā nepieciešams (Kurepin et al. 2011). Iespējams, ka variantam 'saule' tika pārsniegta optimālā augsnes koncentrācija, kura kavēja sasniegt optimālu citokinīnu daudzuma pieaugumu šūnās, lai nodrošinātu sakņu aizmetņu veidošanos (Staden, Crouch 1990, Kurepin 2011). Variantā 'etiolācija' šādu likumsakarību nenovēroja, jo zināms, ka mātes augu etiolācija samazina spraudēņu jutību pret palielinātu augsnes koncentrāciju (Maynard, Bassuk 1991).

Laika posmā no 14. līdz 24. dienai spraudēņu pamatnēs variantam 'saule' nekonstatēja arī citas anatomiskas izmaiņas, tāpēc cietes daudzuma kritums tajās, visticamāk, saistīts ar citiem fizioloģiskiem procesiem, piemēram, sklerenhīmas lignifikāciju. Zināms, ka ogļhidrāti ir galvenā izejviela lignīna biosintēzē (Amthor 2003). Savukārt cietes daudzuma pieaugums spraudēņu lapās variantam 'saule' šajā laikā varētu būt saistīts ar palielinātu fotosintēzes intensitāti. Pētījumos par mūžzaļo rododendru vienpumpura spraudēņu fotosintētiskā aparāta fizioloģisko stāvokli intaktās auga lapās (F_v/F_m) iniciācijas fāzes laikā konstatēts šī parametra pieaugums,

kas liecina par fotosistēmas II maksimālās fotoķīmiskās efektivitātes palielināšanos, kas, iespējams, saistāms ar sākotnējās fotoinhibēšanas pārvarēšanu (Dokāne 2010).

Pētījumos ar ābeļu potcelmu MM 106 spraudeņiem *in vitro* novērots, ka ne visi sakņu iniciāļi pārveidojas par sakņu aizmetņiem un tālāk par saknēm (Naija et al. 2008), un pastāv hipotēze, ka saknes aizmetņu attīstība kavē citu sakņu iniciāļu attīstību (Altamura 1996). Visticamāk arī šajā gadījumā variantam ‘etiolācija’ pirmo saknes aizmetņu attīstība nedaudz aizkavē citu aizmetņu augšanu, tādējādi veicinot cietes daudzuma pieaugumu spraudeņu pamatnēs no 17. līdz 21. dienai. To apstiprina arī cietes daudzuma pieaugums lapās šajā laikā, jo samazināta atraģējošā centra aktivitāte izraisa ogļhidrātu transporta samazināšanos (Zhou, Quebedeaux 2003). Savukārt turpmākais cietes daudzuma kritums spraudeņu pamatnēs saistīts ar nākamo saknes aizmetņu augšanu.

Šajā pētījumā ar vasarzaļo rododendru šķirni ‘Santa’ nenovēroja mātes auga etiolācijas pozitīvo ietekmi uz spraudeņu apsākņošanas. Neskatoties uz to, ka varianta ‘saule’ spraudeņiem bija nedaudz aizkavēta adventīvo sakņu attīstība, apsākņošanās procents šim variantam bija 100%, bet variantam ‘etiolācija’ - tikai 89%. Līdzīgi rezultāti arī minēti Hansen un Potter 1997. gadā veiktā pētījumā ar mūžzaļo rododendru šķirnes ‘Purple Splendour’ spraudeņiem, kad etiolācijas ietekmē spraudeņiem samazinājās apsākņošanās procents.

Mūsu pētījumi par vasarzaļo rododendru mātesaugu etiolāciju parādīja, ka etiolācijas ietekmē notiek dažādas anatomiskās izmaiņas dzinumumu uzbūvē – palielinās mizas biezums, samazinās koksnes biezums, kā arī samazinās sklerenhīmas attīstības pakāpe (Freidenfelds 2012). Šāda spraudeņu uzbūve padara tos vieglāk pieejamus dažādiem patogēniem. Spraudeņu apstrādi ar fungicīdu veica vienu reizi tūlīt pēc spraudeņošanas, un, iespējams, būtu bijusi vēlama atkārtota spraudeņu apstrāde to rizoģenēzes laikā.

Cietes daudzuma svārstības spraudeņu pamatnēs no 31. līdz 92. eksperimenta dienai neparādīja būtisku atšķirību starp variantiem. Šajā laika posmā cietes daudzums lapās un pamatnēs bija nostabilizējies. Saules variantam ir vērojams neliels nebūtisks cietes daudzuma pieaugums pamatnēs no 63. līdz 92. dienai un kritums cietes daudzumā lapās šajās pat dienās. Šīs izmaiņas ir saistītas ar rudens tuvošanos. Ciete rudenī transportējas no lapām uz spraudeņa pamatnēm, lai cieti uzglabātu bezlapu periodam (Firck, Sennerby-Forsse 1998), lai uzkrātos ogļhidrāti, kurus izmanto nākamajā veģetācijas periodā. Daudzu lapu koku sugu spraudeņiem pastāv

problēmas ar pārziemošanu. Uzskata, ka samazināts ogļhidrātu daudzums spraudēnos var samazināt to spēju pārziemot (Smalley et al., 1987). Šādu likumsakarību vasarzaļo rododendru šķirnes ‘Santa’ dzinumu spraudēniem nenovēroja. Lai gan cietes daudzums rudenī dzinumu spraudēņu pamatnēs abiem variantiem būtiski neatšķīrās, varianta ‘saule’ spraudēni uzrādīja labākus pārziemošanas rezultātus (41%), nekā varianta ‘etiolācija’ (13%) spraudēni. Korelāciju starp cietes daudzumu un pārziemošanu šajā pētījumā nekonstatēja. Mūsu iepriekšējie pētījumi parādīja, ka pārziemošanas rezultāti starp rododendru šķirnēm var atšķirties, piemēram, vasarzaļo rododendru šķirnei ‘Skaidrīte’ ‘etiolācija’ variantam novēroja 86 % pārziemošanu, variantam ‘saule’ – 66 %, bet šķirnei ‘Ausma’ – 100 % abiem variantiem (Freidenfelds 2012). Pārziemošanu ietekmē dažādi faktori – spraudēņu apstrāde ar augšanas hormoniem, izmantotais substrāts un spraudēņu pārziemošanas temperatūra (Nair 2008). Iespējams, tieši vides faktoriem ir bijusi vislielākā ietekme uz spraudēņu pārziemošanu.

Šajā pētījumā hipotēze neapstiprinājās un cietes daudzumu vasarzaļo rododendru šķirnei ‘Santa’ dzinumu spraudēņu pamatnēs nevar izmantot par spraudēņu pārziemošanas marķieri, taču rezultātu dažādība liecina, ka pētījumi par vasarzaļo rododendru dzinumu spraudēņu rizoģenēzi un pārziemošanu noteikti jāturpina.

SECINĀJUMI

- Adventīvās saknes veidojas no lūksnes stariem un kambija šūnām.
- Mātes auga etiolācija veicina adventīvo sakņu veidošanos – ātrāku sakņu iniciāļu un sakņu aizmetņu attīstību.
- Cietes daudzuma izmaiņas spraudeņu pamatnēs atbilst adventīvo sakņu attīstības etapiem.
- Cietes daudzuma pieaugums novērojams līdz pirmo adventīvo sakņu iniciāļu konstatācijai.
- Straujāks cietes daudzuma samazinājums sākas ar pirmo adventīvo sakņu aizmetņu attīstību.
- Cietes daudzumu spraudeņu pamatnēs nevar izmantot kā spraudeņu pārziemošanas spējas marķieri.

PATEICĪBAS

Paldies par līdzdalību darba tapšanas procesā darba vadītājam Dr. biol., asoc. prof. Uldim Kondratovičam, konsultantēm Dr. biol. Dacei Megrei un Mag. biol. Kristīnei Dokānei, kā arī Mag. biol. Ievai Miničai.

LITERATŪRAS SARAKSTS

1. Adams, M.B., Allen, H.L. and Davey, C.B. 1986. Accumulation of starch in roots and foliage of loblolly pine (*Pine taeda* L.): effects of season, site and fertilization. *Tree physiol.* 2:35-46.
2. Altamura M. M., 1996. Root histogenesis in herbaceous and woody explants cultured *in vitro*. A critical review. *Agronomie* 16: 589-602.
3. Amissah J.N., Paolillo Jr. D.J., Bassuk N. 2008. Adventitious root formation in stem cutting of *Quercus bicolor* and *Quercus macrocarpa* and its relationship to stem anatomy. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 133: 479-486.
4. Apine I. 2000. Ogļhidrātu satura un katalāzes aktivitātes dinamika vasarzaļo rododendru spraudeņos to pārziemošanas laikā. Rīga. 84 lpp.
5. Apine I., Kondratovičs U. 2005. Effect of environmental factors on the propagation of deciduous azalea by cuttings. II. Influence of an extended growth period on bud – break, overwinter survival and carbohydrate levels of rooted cuttings. *Acta Univ. Latv.*, 691: 41-50.
6. Ballester A., San-José M.C., Vidal N., Fernández-Lorenzo J.L., Viéitez A.M. 1999. Anatomical and biochemical events during *in vitro* rooting of microcuttings from juvenile and mature phases of chestnut. *Annals of Botany*, Academic Press, 83 (6): 619-629.
7. Bassuk N., Meynard B. 1987. Stock plant etiolation, banding and shading effects on the histology of adventitious rooting and stems of *Carpinus betulus* L. *fastigiata*. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 121: 853-860.
8. Beck C. B. 2005. *An Introduction to Plant Structure and Development*: UK, University Press, Cambridge 431 pp.
9. Berg J., Helf L. 1991. *Rhododendron und immergrüne Laubgehölze*. Aufl.-3, Stuttgart: Ulmer S. 9-16, 234-260.
10. Bottemiller D., 2012. Variables involved in rooting *Rhododendron* cuttings. *Propagation of plant cuttings*, 7 pp.
11. Braune W., Leman A., Taubert H. 1999. *Pflanzenanatomisches Praktikum I*. Berlin: Spektrum Akademischer Verlag Heidelberg, 368 S.

12. Christensen, M.V., Eriksen, E.N., and Andersen, A.,S., 1980 Interaction of stock plant irradiance and auxin in the propagation of apple rootstock by cuttings. *Sci. Hort.* 1:11-17
13. Cox K. 2005. *Rhododendrons & azaleas: a colour guide*. Marlborough: Crowood Press, 240 pp.
14. Cullen J. 2005. *Hardy Rhododendron Species: A Guide to Identification*. Portland, OR: Timber Press, 496 p.
15. Davies F.T.Jr., Lazarte J.E., Joiner J.N. 1982. Initiation and development of roots in juvenile and mature leaf bud cuttings of *Ficus pumila* L. *Am. J. Bot.* 69: 804–811
16. Dokāne K. 2010. Anatomisko un fizioloģisko procesu izpēte rododendru vienpumpura spraudeņos ar lapu rizoģenēzes laikā. Diplomdarbs, Rīga, 36 - 39. lpp.
17. Evert R.F. 2006. *Esau's Plant Anatomy* 3rd edition. New York: John Wiley & Sons, Inc., 601 pp.
18. Edwards R.A., Thomas M.B. 1980. Observation on physical barriers to root formation in cuttings. *Plant Prop.* 26:6-8
19. Fahn A. 1990. *Plant Anatomy*. Oxford: Butterworth Heinemann, 588 pp.
20. Festi F., Samorini G. 1996. *Ledum palustre* L. Eleusis, Vol. 6, 31-39 pp.
21. Fircks V.Y., Sennerby-Forse L. Seasonal fluctuation of starch in root and stem tissues of coppiced *Salix viminalis* plants grown under two nitrogen regimes. *Tree Physiology* 18, 243-249.
22. French C.J. 1983. Stimulation of rooting in rhododendrons by increasing natural day length with low intensity lighting *Hort.Sci* 18:88-89.
23. French J. 1990. Rooting of Rhododendron 'Anna Rose Whitney' cuttings as related to stem carbohydrate concentration. *Hort. Sci.* 25: 409-411.
24. Goetsch L., Eckert A.,J., Hall B.D., 2005. The Molecular Systematics of *Rhododendron* (Ericaceae): A Phylogeny Based Upon *RPB2* Gene Sequences. *Systematic Botany* (2005), 30(3): pp. 616–626
25. Hamann A. 1997. Adventitious root formation in cuttings of loblolly pine (*Pinus taeda* L.): developmental sequence and effects of maturation. *Trees*, 12(3): 175-180.

26. Hansen, O.B, Potter, J.R. 1997. Rooting of apple, rhododendron and mountain laurel cuttings from stock plants etiolated under two temperatures. *Hort. Sci.* 32:304-306.
27. Hartmann H. T., Kester D. E., Davies F. T., Geneve R. L. 2011. *Plant propagation: Principles and Practices* 8th ed. New Jersey: Prentice Hall, 880 pp.
28. 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.
29. Husen A. and Pal M. 2006. Variation in shoot anatomy and rooting behaviour of stem cutting in relation to age of donor plants in teak (*Tectona grandis* Linn. F). *New Forests*, 31(1): 57-73 pp.
30. 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.
31. Kadiķe D., 1983. Dažu rododendru sugu viengadīgā stumbra anatomiskās uzbūves izmaiņas veģetācijas periodā. Diplomdarbs, Rīga, 83 lpp.
32. Klopotek Y., Haensch K. T., Hause B., Hajirezaei M. R., Druege U., 2009. Dark exposure of petunia cuttings strongly improves adevntitious root formation and enchances carbohydrate availability during rooting in the light. *J. Plant Physiol.* (2010).
33. Kondratoviča D. 1986. Rododendru viengadīga stumbra anatomisko elementu attīstība. Diplomdarbs, Rīga, 81 lpp.
34. Kondratovičs R. 1976. Augu anatomijas praktikums, Rīga: Zvaigzne, 280 lpp.
35. Kondratovičs R. 2005. Rododendri un to selekcija Latvijā. Rīga: LU Akadēmiskais apgāds, 102 lpp
36. Kondratovičs R. Kondratovičs U. 2002 Rododendru Avīze, Rīga: AS Lauku Avīze, 8 (74), 64 lpp
37. Kondratovičs R., Riekstiņa G., Kondratovičs U. 2010. Rododendri. LU Rododendru selekcijas un izmēģinājumu audzētavai „Babīte” – 30. Rīga. LU Akadēmiskais apgāds, 102 lpp.
38. Kondratovičs R., Kondratovičs U., Riekstiņa G. 2012. Rododendri manā dārzā, Rīga. AS Lauku Avīze, 64 lpp.

39. Kondratovics U. und Megre D. 1999. Anatomische Eigenarten der Adventivwurzelbildung von Rhododendronstecklingen während der Bewurzelung, In: Jahrbuch der DRG. Bremen, s. 72–85.
40. Kozłowski, T.T. 1992. Carbohydrate sources and sinks in woody plants. Bot. Rev. 58:108 – 222 pp
41. Krisantini S., Johnston M., Williams R. R., Beveridge C. 2006. Adventitious root formation in *Grevillea* (Proteaceae), an Australian native species. Scientia Horticulturae, 107 (2): 171-175.
42. 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 .
43. 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. Vol. 11 No4, 2011:161-171.
44. Li M., Leung D.W.M. 2000. Starch accumulation is associated with adventitious root formation in hypocotil cuttings of *Pinus radiata*. —J. Plant Growth Regul., 19: 423–428.
45. Liepa I. 1974. Biometrija. R., Zvaigzne, 336 lpp.
46. MacDonald B. 2002. Practical woody plant propagation for nursery growers. 7th ed. Oregon: Timber Press. Inc., 675 pp.
47. Megre D., 2011. Anatomiskās un fizioloģiskās izmaiņas mūžzaļajos rododendros to veģetatīvās pavairošanas laikā. Promocijas darbs, Rīga, 98 lpp.
48. Mertena L. 2013 Anatomiskās un fizioloģiskās izmaiņas mūžzaļo rododendru spraudenpotējumos saaugšanas laikā. Diplomdarbs, Rīga, 39-43
49. Merev N., Yavuz H. 2000. Ecological wood anatomy of turkish *Rhododendron* L. (Ericaceae). – Turk. J. Bot., 24: 227-237.
50. Nair A., Donglin Z., Smagula J. 2008. Rooting and Overwintering Stem Cuttings of *Stewartia pseudocamellia* Maxim. Relevant to Hormone Media, and Temperature. Hort. Sc. 43 (7): 2124-2128.
51. Nawrocka-Grzeškowiak U. 2004. Effect of growth substances on the rooting of cuttings of rhododendron species. Folia Horticulturae Ann., 16 (1): 115-123.
52. Nawrocka-Grzeškowiak U., Grzeškowiak W. 2003. Rooting of azalea shoot cuttings depending on the degree of lignification. Dendrobiology, 49: 53-56

53. Pallardy S.G. 2008. Physiology of woody plants. 3rd edition. Elsevier Inc., 454 pp.
54. Perkins A., Bassuk N. 1995. The effect of growth regulators and overwinter survival of rooted cuttings. Proc. Intern. Plant Prop. Soc. 45: 450-458.
55. Riekstiņa G. 2014. LU Rododendru selekcijas un izmēģinājumu audzētavā radītas astoņas jaunas rododendru šķirnes. <http://www.lu.lv/zinas/t/24570/>, 25.05.2014
56. Ružička K., Ljung K., Vanneste S., Podhorska R., Beeskmen T., Friml J., Benkova E. 2007. Ethylene regulates root growth through effects on auxin biosynthesis and transport-dependent auxin distribution. – The Plant Cell, 19:2197-2212.
57. Ruzin S.E. 1999. Plant Microtechnique and Microscopy. New York: Oxford University Press, 322 pp.
58. Saranga J., Cameron R. 2006. Adventitious root formation in *Anacardium occidentale* L. in response to phytohormones and removal of roots. Sc. Hort. 111: 164-172.
59. Sedira M. 2006. Studies of adventitious root formation in woody species. Doctoral thesis, Swedish University of Agricultural Sciences, Alnarp.
60. Smalley T.J., Dirr M. A. 1986. The overwinter survival problems of rooted cuttings. The plant propagator, 32 (3): 10-14.
61. 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. Journal of the American Society for Horticultural Science, 112 (3): 459- 463.
62. Staden V.J., Crouch I.J., 1990 Evidence for Rooting Factors in a Seaweed Concentrate Prepared of *Ecklonia maxima* J.Plant Physiol. Vol 137. pp. 319-322
63. Strzelecka K. 2007. Anatomical structure and adventitious root formation in *Rhododendron ponticum* L. cuttings. - Acta Sci.Pol., 6: 15-22.
64. Taiz, L., Zeiger, E. 2006 Plant Physiology. 4ed. Massachusetts: Sinauer Associates, pp 623.
65. Tezgül Çarık N., Güvenç A., Kökdil G., Duran N., Arslan G. 2005. Studies on the anatomical, phytochemical and antimicrobial properties of endemic *Rhododendron smirnovii* Trautv. J. Fac. Pharm., 34: 165-182.

66. Vidal N., Arellano G., San-José M. C., Vieitez A. M., Ballester A. 2003. Developmental stages during the rooting of in-vitro-cultured *Quercus robur* shoots from material of juvenile and mature origin. *Tree Physiol.*, 23 (18): 1247-1254.
67. Veierskov B., Andersen S. 1982. Dynamics of extractable carbohydrates in *Pisum sativum*. III. The effect of IAA and temperature on content and translocation of carbohydrates in pea cuttings during rooting. *Physiol. Plant.* vol. 55.
68. Von Fricks Y. and Sennerby-Forsse L. 1998. Seasonal fluctuation of starch in root stem tissues of coppiced *Salix viminalis* plants grown under two nitrogen regimes. *Tree Physiology* 18: 243-249.
69. 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. *Physiologia Plantarum*, Copenhagen, 84 (3): 433-440.
70. Zhou L., Wan Y., Zhang L. 2008. Genetic diversity and relationship of *Rhododendron* species based on RAPD analysis. *American-Eurasian J. Agric. & Environ. Sci.*, 3 (4): 626-631 pp.
71. Еремин В. М., Бойко В.И. 1998. Анатомическое строение коры стебля некоторых видов семейства *Ericaceae*. *Ботан. журн.*, 83 (8): 1-15.

Publikācijas un konferences par pētījuma tēmu:

Freidenfelds K., Megre D., Dokāne K., Kondratovics U. 2013. The Effect of Stock Plant Etiolation on Rooting and Overwinter Survival of Deciduous Azalea Cuttings. *Acta. Hort.* 990, 465-472.

K. Freidenfelds, A Celmiņa, I. Apine, D. Megre, U. Kondratovičs. 2013. Mātesaugu etiolācijas ietekme uz vasarzaļo rododendru spraudēju adventīvo sakņu attīstību. **LU 71. konference.**