

RISTÕIELISTE SIGIMIKU EHITUSEST

V. KUUSK

Ristõieliste sigimiku ebatavaline ehitus on korduvalt olnud teadlaste huviobjektiks. Erinevad seisukohad kutsusid käesoleva sajandi 20-ndate aastate lõpul ja 30-ndate algul esile koguni diskussiooni selles küsimuses. Spetsiaalseid uurimisi ristõieliste sigimiku kohta on teostanud eeskätt ameerika, saksa ja inglise teadlased. Vaatamata korduvatele uurimistele pole jõutud üksmeelsele kokkuleppele ristõieliste sigimiku ehituses.

Kui jätta kõrvale väiksemad iseärasused iga antud küsimusega tegel-
nud teadlase uurimistulemustes, jaotuvad põhiresultaadid kahte suurde rühma. Üks rühm väidab, et ristõieliste sigimik on tekkinud kahest viljalehest, teine — et ta on moodustunud neljast viljalehest. Mõlemat seisukohta nimetatakse kirjanduses sageli teooriaks, sest vastavat küsimust põhjalikumalt uurinud teadlased peavad oma seisukohti tõestatuteks.

Neil süstemaatikutel, kes ise pole seda küsimust sügavamalt uurinud, jääb valida kahe seisukoha vahel; sageli aga piirdatakse mõlema seisukoha mainimisega.

Vanem on kahe viljalehe teooria. Selle esitas de Candolle 1821. aastal ja seda järgisid M. J. Schleiden, J. B. Payer, A. W. Eichler, O. Lignier, P. van Tieghem, E. Hannig, A. Arber, O. Eggers jt. Nelja viljalehe teooria esitas esmakordselt Lindley 1828. aastal. Tema seisukohta mõningate iseärasustega järgisid K. S. Kunth, D. A. Godron, R. Chodat ja A. Lendner, J. Klein, E. Martel, A. Kerner ja F. W. Oliver, G. Henslow, E. R. Saunders, A. J. Eames ja C. L. Wilson.

Kahe viljalehe teooria seisukohalt koosneb ristõieliste sigimik kahest avatud tüüpi viljalehest, mis servadega kokku puutuvad ja kokkupuutekohal platsentasid kannavad. Vahesein e. septum viljas kujutab endast sel juhul platsentade ühinenud väljakasve, mis jaotavad tõeliselt ühepesalise sigimiku kaheks. Sel juhul on tegemist ebavaheseinaga.

Enamik nelja viljalehe teooria pooldajaid on seisukohal, et kaks viljalehte neljast on redutseerunud, kusjuures vahesein kujutab endast tõelist vaheseina. Varasemates uurimustes esineb erinevaid arvamusi selle kohta, milliste viljalehtede juurde kuuluvad seemnealgmed. Ka vaheseina tõlgitsevad mõned platsentaarseks väljakasvuks, nagu kahe viljalehe teooria pooldajadki.

Uurijate seisukohad ristõieliste sigimiku ehituse suhtes on kujunenud eelkõige juhtkimpude kulgemise alusel viljalehtedes. Ulatuslikult ja üksik-
asjaliselt käsitlevad juhtkimpude kulgu Eames ja Wilson (1928, 1930), Hannig (1901), Eggers (1935) ja Dickson (1935 — peamiselt *Papaveraceae* sugukonnas). Veenvate järeldustega esitavad oma uurimistulemused

umbes 30 ristõieliste liigi kohta Eames ja Wilson (1928, 1930). Alljärgnevalt vaatleme neid tulemusi lähemalt.

Enamiku katteseemnetaimede viljalehtedel on normaalselt kolm juhtkimpu: üks keskmine, mida dorsaalseks nimetatakse, ja kaks servmist, mida ventraalseteks nimetatakse. Sünkarpse sigimiku puhul, mis moodustub suletud tüüpi viljalehtedest, kulgevad dorsaalsed kimbud sigimiku välis-seinas, kuna ventraalsed on koondunud tsentrisse, kus need sageli paari-kaupa liituvad. Et sünkarpse sigimikus pöörduvad viljalehtede servad tsentris kokku puutudes sissepoole, siis pöörduvad koos nendega ümber ka ventraalsed juhtkimbud, mille tagajärjel viimaste niin- ja puitosad paigutuvad vastupidiselt, võrreldes dorsaalsete kimpudega. Juhul kui sigimik moodustub avatud tüüpi viljalehtedest, mille puhul ühe viljalehe servad ühinevad kõrvalolevate viljalehtede servadega, ei pöördu nende servad ja järelikult ei pöördu ümber ka ventraalsed juhtkimbud. Seda tüüpi sigimikus võivad kahe kõrvuti oleva viljalehe ventraalsed kimbud liituda.

Pärast tupplehtede, kroonlehtede ja tolmukate juhtkimpude väljumist vastavatesse õie osadesse jääb ristõieliste retseptaakulumis e. õiepõhjas e. õiealuses järele jämedam juhtkimp. Sellest väljuvad esimesena lateraalsete viljalehtede juhtkimbud, veidi ülevalpool aga mediaalsete viljalehtede omad. See asjaolu tõendab, et kõik neli viljalehte ei asu ühel tasapinnal. Kahest viljalehest koosnevas välimises männases on enamikul juhtudel kokku kuus juhtkimpu: kaks dorsaalset ja neli ventraalset. Viimased kulgevad suurte viljapoolmete servadel ja ei ole ümber pöördunud, nagu see avatud tüüpi viljalehtede puhul on normaalne. Kahest redutseerunud viljalehest koosnevas sisemises männases on algselt samuti kuus juhtkimpu: kaks dorsaalset ja neli ventraalset (viimaste puit- ja niinosad on dorsaalsete suhtes ümber pöördunud).

Retseptaakulumis on viljalehtede jaoks määratud juhtkimpude arv väiksem kui viljalehtedes. Vahe tuleneb juhtkimpude harunemisest. Ka Klein (1894), kes on uurinud sigimiku ehitust levkoi (*Matthiola*) ja kuld-laka (*Cheiranthus*) perekonnas, märgib, et peale tolmukatesse suunduvate juhtkimpude jääb järele veel neli ristina asetunud juhtkimpu. Neist kaks transversaalset kalduvad väljapoole ja harunevad hiljem nii, et kummalgi suurel avatud viljalehel on üks tugevam keskmine ja kaks nõrgemat servmist juhtkimpu. Teised kaks mediaalset viljalehte koosnevad samuti ühest suuremast keskmisest ja kahest väiksemast servmisest kimbust.

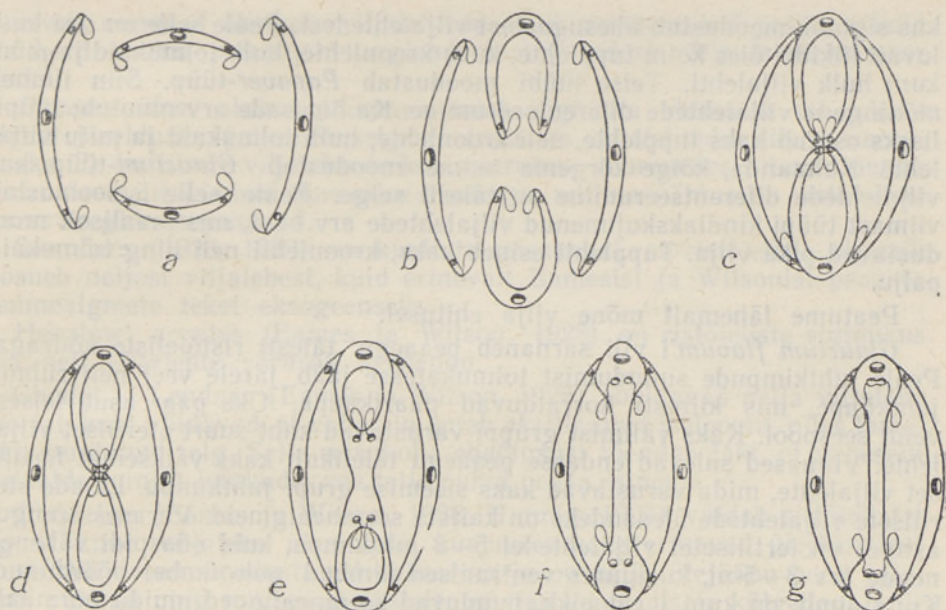
Enamikul liikidel võib täheldada mediaalsete viljalehtede ventraalsete kimpude liitumist. Juhtkimpude kulgemist jälgides ilmneb, et kummaski redutseerunud viljalehes sigimiku alusel need liitunud ventraalsed kimbud lähenevad sigimiku tsentrile. Seejärel pöörduvad nad tagasi dorsaalsete kimpude juurde ja võtavad koha just viimaste kõrval või ühinevad nendega. Need ventraalsed kimbud, mis on oma loomuselt paarilised, saadavad dorsaalset kimpu sigimiku tipuni, andes teel harusid seemnealgmetesse. Mõnedel juhtudel võivad suletud viljalehtede ventraalsed kimbud sigimiku tsentrile lähenedes mitte liituda. Teistel juhtudel võivad kõik neli ventraalset kimpu tsentris kohtuda ja moodustada segipaisatud juhtkoe massi, milles juhtkimbud ise on raskesti eristatavad. Kolmandatel juhtudel ei suundugi kummaski suletud viljalehes liitunud ventraalsed kimbud sigimiku tsentri poole, vaid kulgevad ülespoole dorsaalsete kõrval, nendest seespool (Eames ja Wilson, 1928).

Nelja viljalehe teooria seisukohalt on ristõieliste viljas olev vahesein (septum) viljalehtede päritoluga. Redutseerunud viljalehtede ventraalsed osad, mis asuvad ümberpöördunud juhtkimpudest seespool, on esindatud laia tiivataolise õhukese koeribana. Nimetatud viljalehed on niivõrd tuge-

vasti kokku surutud, et näivad kahekorra murtutena. Selle tulemuseks on, et kummagi viljalehe tiivataolised ventraalsed osad asetsevad üksteise vastas ja sigimiku keskel kokku puutudes moodustavad vaheseina. Orna vaheseina lähemalt uurides selgub, et see koosneb kahest teineteise kõrval asuvalt väga õhukesest seinast. Ristlõigu tegemisel võib märgata, kuidas need rakukihid üksteisest eralduvad, jäädes mõnikord ainult keskkohas ühendatuks. See side katkeb kergesti. Mõnedel juhtudel on ruum nende kahe seina vahel täidetud mesofüllitaolise koega. Õhukese vaheseina rakud või veidi paksema korral selle pindmised rakud on tavaliste epidermise-rakkude taolised. Treculi (Eames ja Wilson, 1928) andmeil on nende vahel leitud isegi õhulõhesid ja Hannigi (1901) andmeil — kutiikulat. Õhulõhede ja kutiikula esinemine (küll mitte igakord) on kindlaks tõendiks, et vahesein on viljalehe päritoluga. Õhulõhesid on leitud aedkapsa (*Brassica oleracea*), musta sinepi (*B. nigra*), põldsinepi (*Sinapis arvensis*), hariliku kollaka (*Barbarea vulgaris*), suure unilooaga (*Sisymbrium altissimum*), hiirekõrva (*Capsella bursa-pastoris*), põldkressi (*Lepidium campestre*), koersinepi (*Erucastrum gallicum*) ja redise (*Raphanus sativus*) vilja vaheseinas. Mitmeil nendest esineb õhulõhesid ka funiikulitel e. seemneväätidel. Õhulõhed paiknevad enamasti vaheseina ääreesades, harva ka keskel. Ümberpöörduvad juhtkimpude esinemine vaheseina servadel on samuti kindlaks tõendiks selle kohta, et vahesein ei moodustu platsentade väljakasvudest.

Arvamused lähevad lahku selles, milliste viljalehtede juurde kuuluvad seemnealgmed. Järelikult — millised viljalehed on fertiilsed, millised steriilsed. Saunders (1923), eriti aga Eames ja Wilson (1928) esitavad veenvaid fakte selle kohta, et suured lateraalsed viljalehed on steriilsed, redutseerunud mediaalsed aga fertiilsed. Kui mediaalne viljalehtede paar on fertiilne, peaksid seemnealgmed asetsema nende viljalehtede poolt moodustatud viljapesades. Et seemnealgmed asetsevad suurte viljalehtede poolt moodustatud viljapesades, seda ei suudetud kaua põhjendada. Alles Eames ja Wilson (1928, 1930) andsid nähtusele rahuldava seletuse. Nimelt võivad seemnealgmed asetuda suurte steriilsete viljalehtede poolt moodustatud viljapesadesse ainult sel teel, et tungivad läbi neid kandva fertiilse viljalehe seinast. Seemnealgmeid varustatakse juhtkoega fertiilsete redutseerunud viljalehtede ventraalsetest ümberpöörduvad juhtkimpudest funiikulite kaudu. Mediaalsete viljalehtede redutseerumise ja kokkusurutuse tõttu ei jätku nende viljapesades ruumi seemnealgmetele, mistõttu funiikulid peavad vaheseina kaudu välja tungima. Funiikulid on peaaegu alati ümbritsetud tupega, mis oma histoloogiliselt ehituselt sarnaneb septumiga. Sellepärast võib mõnikord leida funiikulil õhulõhesid. Niisiis kulgevad funiikulid nagu vaheseina sees, mida tõendab ka see, et funiikulid liibuvad vastu septumit. Vähesel juhtudel, näit. *Brassica nigra* juures, on tähele pandud septumi seina esinemist isegi seemnealgmete ümber. Neil liikidel, millel seemnealgmete ümbris pole selgesti nähtav, on see kas integumendi osaks muutunud või on seemnealgmed paljad. Et ristõielistel on ebatavaline seemnekest, selle kohta leidub märkmeid kirjanduses (näit. de Candolle, 1821). Räägitakse isegi nn. kolmest integumendist (Eames ja Wilson, 1928). Eames ja Wilson (1930) rõhutavad, et seemnealgmete tungimine läbi viljalehe on toimunud fülogeneesi, mitte ontogeneesi vältel. Ristõieliste sigimiku kujunemise fülogeneesis esitavad nad skeemina (joon. 1).

Niisiis koosneb ristõieliste sigimik kaht liiki viljalehtedest: kaks mediaalset on fertiilsed, redutseerunud, suletud tüüpi ja moodustavad sise-männase; kaks lateraalset on steriilsed, suured, avatud tüüpi, moodustavad välimise männase, ümbritsevad redutseerunud viljalehti osaliselt ja nende ülesandeks on kaitsta redutseerunud viljalehtede poolt sünni-



Joon. 1. Ristõieliste sigimiku kujunemine (ristlõiked sigimikust) A. J. Eamesi ja C. L. Wilsoni (1930) järgi: *a* — nelja vaba viljalehe esialgne asetus kahes männases; *b* — sisemise männase viljalehed on kokku käärdunud; *c* — kõik viljalehed on kokku kasvanud; *d* — välimiste (külgmiste) viljalehtede seemnealgmed on redutseerunud; *e* — sisemiste viljalehtede pesad on vähenenud; *f* — sisemiste viljalehtede pesad on redutseerunud, nende seemnealgmed on kasvanud läbi seina välimistesse pesadesse, on tekkinud pärisvahesein; *g* — lõplikult väljakujunenud sigimik; sisemiste viljalehtede ventraalsed juhtkimbud on ühinenud.

tatud seemnealgmeid. Kui vili on küps, tulevad steriilsed viljalehed avavilja puhul poolmetena fertiilsete viljalehtede küljest lahti, jättes viimased veel kauaks püsima. Suurel osal ristõielistest on olemas viljalehtede juurde kuuluv emakakaal, mille moodustamisest võtavad osa ainult mediaalsed viljalehed. Sageli esineb kahehõlmaline emakasuu. Sel juhul kulgeb hõlmadevaheline lõhe transversaalselt, mis tõendab, et emakasuu hõlmad kuuluvad ilmselt mediaalsete viljalehtede juurde.

Eames ja Wilson on uurinud sigimiku ehitust ka ristõieliste sugulas-sugukondades. *Capparidaceae* ja *Fumariaceae* sugukonnas leidsid nad sigimiku ehituse olevat lähedase ristõieliste omale; erinevuseks oli peamiselt ainult septumi puudumine. Platsentaarne piirkond neis vastab ristõieliste kokkusurutud mediaalsete viljalehtede piirkonnale. Suurtel vormidel, näit. murtud südamel (*Dicentra spectabilis*), esineb kolm juhtkimpu kõiges neljas viljalehes, kusjuures kokkusurutud viljalehtede ventraalsed kimbud on ainult osaliselt ümber pöördunud ja saadavad harusid seemnealgmetesse. Jätked, mis *Capparidaceae* sugukonnas sigimikus esinevad, on platsentaarse päritoluga.

Samasugust sigimiku ehitust tuleb ette ka *Papaveraceae* sugukonna mõnedel esindajatel, eeskätt kollasel sarvmagunal (*Glaucium flavum*). *Papaveroideae* alamsugukonna sigimiku ehitust on suure põhjalikkusega uurinud inglise teadlane Dickson ja 1935. aastal avaldanud oma töö tulemused. Ta jälgib sigimiku kujunemist selle rühma kõige madalamatest esindajatest kõige kõrgemateni, mille tulemusena avastab alamsugukonna piires kolm sigimiku tüüpi. Kõige lihtsamaks tüübiks on *Platystemon*-tüüp,

kus sigimik moodustub ühesugustest viljalehtedest. Peale selle on siia kuuluvail liikidel õies kolm tupplehte, kuus kroonlehte, hulk tolmukaid ja mõni kuni hulk viljalehti. Teise tüübi moodustab *Papaver*-tüüp. Siin ilmneb mõningane viljalehtede diferentseerumine. Ka õieosade arv muutub; tüüpiliseks osutub kaks tupplehte, neli kroonlehte, hulk tolmukaid ja mitu viljalehte. Kolmanda, kõige kõrgema astme moodustab *Glaucium*-tüüp, kus viljalehtede diferentseerumine on täiesti selge. Peale selle iseloomustab viimast tüüpi kindlaks kujunenud viljalehtede arv — 4, mis tavaliselt moodustavad pika vilja. Tupplehti esineb kaks, kroonlehti neli ning tolmukaid palju.

Peatume lähemalt mõne vilja ehitusel.

Glaucium flavum'i vili sarnaneb peaaegu täiesti ristõieliste kõdraga. Peale juhtkimpude suundumist tolmukatesse jääb järele veel neli rühma juhtkimpe, mis kiiresti korralduvad paarikaupa. Üks paar asub teisest veidi seespool. Kaks välimist gruppi varustavad kaht suurt steriilset viljalehte. Viimased sulevad endasse peaaegu täielikult kaks väiksemat fertiilset viljalehte, mida varustavad kaks sisemise grupi juhtkimpu. Laiade steriilsete viljalehtede ülesandeks on kaitsta seemnealgmeid. Varases arenguastmes on fertiilsetel viljalehtedel 5—8 juhtkimpu, kuid edaspidi väheneb nende arv 3—5-ni, kusjuures ventraalsed kimbud pole ümber pöördunud. Kui sigimik on kuni 1 cm pikk, puuduvad seemnealgmed muidu normaalselt arenenud õies. 1—3 cm pikkuses noores sigimikus paiknevad fertiilsete viljalehtede seemnealgmed viljapesas, mille moodustavad steriilsed viljalehed. Pärast viljastumist tekib kokkusurutud viljalehtede sisemisel serval pehme käsnnjas kude, mis laieneb sigimikuruumi. 9 cm pikkustes viljades jaotab see käsnnjas kude sigimiku kaheks osaks, moodustades antud juhul ebavaheseina. Edasisel kasvamisel tungib sama käsnnjas kude seemnete vahele ning võib mõnikord seemned täielikult ümbritseda. Fertiilsed viljalehed on kogu oma pikkuses ebavaheseinaga ühendatud ja tipul emaka-suudmega kroonitud. Teistel *Papaveroideae* alamsugukonna esindajatel selline ebavahesein ja ka pärisvahesein puuduvad. Kirjeldatud ebavaheseina esinemine *Glaucium flavum*'il on näide otstarbekast kohastumisest. Kui seda kude ei esineks, eralduksid seemned kergesti platsentadest juba enne, kui nad küpseks saavad.

Verehurmarohu (*Chelidonium majus*) fertiilseid sisemisi viljalehti varustavad kaks suuremat juhtkimpu. Kummalgi viljalehel on üks kontsentriline juhtkimp, mis tõenäoliselt on moodustunud juhtkimpude liitumisel, sest ventraalseid kimpe ei leita kokkusurutud fertiilsetes viljalehtedes. Sedasama täheldatakse paljude ristõieliste juures.

Eschscholtzia caespitosa näib olevat kõige kõrgemini arenenud liik *Papaveroideae* alamsugukonnas. Siin ilmneb fertiilsete viljalehtede kõige tugevam kokkusurutus. Steriilsetel viljalehtedel on kummalgi viis juhtkimpu ja fertiilsetel kummalgi üks. Huvitava nähtusena esineb siin neljahõlmaline emakasuu. Küpsed viljad pakatuvad kergesti, jagunedes neljaks osaks; see tõendab, et sigimik koosneb neljast viljalehest.

Eschscholtzia omapärane vilja ehitus ajendas Lindley'd lähemalt uurima selle sigimiku ehitust ning võrdlema ristõieliste sigimikuga. See võimaldas tal esimesena avaldada mõtte, et nimetatud taime ja ka ristõieliste sigimik koosnevad neljast viljalehest.

Veel tuleb ära märkida üht huvitavat nähtust *Platystemon*-tüüpi kuulaval *Platystemon californicus*'el. Nimetatud taime sigimik on väga omapärase ehitusega, koosnedes ebakindlast arvust peaaegu suletud viljalehtedest, milledest sissepoole jääb tsentraalne õõs. Platsentasid kandvad viljalehtede servad asetsevad üksteisele väga ligidal, kuid ei liitu. Tavaliselt

arenevad seemned üksikute viljalehtede poolt moodustatud pesades, kuid mõnikord ruumi puudusel tungivad neist pesadest välja tsentraalsesse õõnde.

Papaveroideae alamsugukonnas tuleb sigimiku ehitusest teha kaks tähtsat järeldust: 1) ilmneb selgesti tendents viljalehtede diferentseerumiseks; 2) fertiilsete viljalehtede kokkusurutuse suurenedes liituvad nende ventraalsed juhtkimbud dorsaalse kimbuga, milline nähtus on ristõieliste juures reegliski kujunenud.

Saunders (1923, 1929) on kindlalt seisukohal, et ristõieliste sigimik koosneb neljast viljalehest, kuid erinevalt Eamesist ja Wilsonist peab ta seemnealgmete teket eksogeenseks.

Henslow' arvates (Eames ja Wilson, 1928) on ristõieliste sigimikus kõik neli viljalehte võrdselt arenenud.

Chodat ja Lendner (Eames ja Wilson, 1928) pooldavad nelja viljalehe teooriat, kuid väidavad, et vahesein omab aksillaarset iseloomu, olles lame-daks muutunud telg. Selle seisukoha ebaõigsust tõendab fakt, et vahesein ei sisalda mingit juhtkude, mis telje puhul peaks esinema.

C. Gerber (Eames ja Wilson, 1928; Hannig, 1901) väidab ristõielistel koguni kuue viljalehe olemasolu, kusjuures kaks erinevad ülejäänutest täiesti. Viimased moodustavad vaheseina ja on nelja ülejäänu poolt täielikult suletud ning asetsevad üksteise vastas ventraalsete külgedega väljapoole. Sel juhul peaksid vaheseina moodustavad viljalehed omama vähemalt dorsaalset juhtkimpu, kuid seda pole keegi avastanud.

Peaaegu samasugusel seisukohal vaheseina küsimuses on ka E. Fournier (Eames ja Wilson, 1928). Erinevalt Gerberist väidab ta, et kaks vaheseina moodustavat viljalehte pole täielikult suletud.

Gerberi uurimuste väärtus seisneb selles, et ta leidis kaalika (*Brassica napus*) vilja raamis kaks juhtkimpu, milledest välimises oli puit- ja niinosa paigutus normaalne, sisemises aga vastupidine. See sisemine juhtkimp harunes vilja alusel välimisest ning andis harusid funiikulitesse. Suurtes viljapoolmetes esines juhtkoe pea- ja kõrvalsooni.

Samasugust juhtkimpude korraldust õnnestus kindlaks teha ka Hannigil (1901) veel mitmel teisel liigil, nagu naeril (*Brassica rapa*), põldtudral (*Camelina sativa*), hiirekõrval (*Capsella bursa-pastoris*), *Eruca sativa*'l, aedkressil (*Lepidium sativum*), aedlevkoil (*Matthiola incana*), põldrõikal (*Raphanus raphanistrum*), valgel sinepil (*Sinapis alba*) ja harilikul uniloo-gal (*Sisymbrium officinale*). Ta märgib, et noorte viljade raamis võib mõnikord märgata isegi kolme lahusolevat juhtkimpu, kuid üldiseks reeg-lik on ühe ebakorrapärase juhtkimbu esinemine. Raami all mõistavad kahe viljalehe teooria pooldajad neid osi kahest viljalehest, millede vahel asetseb pingul vahesein. Nelja viljalehe teooria seisukohalt vastab raam mediaalsete viljalehtede keskmistele osadele.

Siinkohal tuleb ära märkida Hannigi omapärast seisukohta juhtkim-pude kulgemise küsimuses. Vilja alusel olevast neljast juhtkimbust suun-duvad kaks lateraalset viljapoolmete keskele, kuna kaks plaadikujulist mediaalset jagunevad kumbki viieks. Viimastest keskmine, järjekorras kol-mas, moodustab raami tugeva välimise väädi. Mõlemad lähedalasuvad, järjekorras teine ja neljas (mõnikord ka esimene ja viies), kalduvad kül-gede poole ja kulgevad raamist välja suurtesse viljapoolmetesse. Raami servadesse aga jäävad esimene ja viies kimp, mis on plaadi servade painu-tuse tõttu ümber pöördunud ja annavad harusid funiikulitesse. Kahe juht-kimbu kulgemise põhjal raamist viljapoolmetesse teeb Hannig järelduse kahe viljalehe olemasolu kohta ristõieliste sigimikus. Kuid niisugust juht-kimpude kulgemist pole keegi teine täheldanud.

Leidnud paljude liikide juures ümberpöörduvad juhtkimpe, uuris Hannig neid, kuid ei suutnud anda neile õiget seletust.

Hinnatavad on Hannigi uurimused ristõieliste vilja vaheseina kohta. Ta märgib, et on alati leidnud seal parenhüümirakke. Ristlõikes kujutab septum endast kaht koelamelli, mis on tugevasti teineteise vastu surutud. Ainult raami lähedal on nad teineteisest eemaldunud ja seal moodustub kolmnurkne kanal. Kõige selgemini võib parenhüümirakke näha septumi serval, kolmnurkse kanali läheduses või ka kanalis endas, kus need näit. kogelearahul (*Berteroa incana*), allikakersil (*Nasturtium officinale*) ja põld-litterheinal (*Thlapsi arvense*) on rohelist värvi. Vaheseina keskkoha poole on parenhüümirakke raskem märgata, sest nad on väga õhukese-seinalised, tugevasti kokku surutud ja täiesti värvitud, nagu seda ilmneb näit. *Camelina sativa*'l *Capsella bursa-pastoris*'el, aas-jürilillel (*Cardamine pratensis*), taani merisalatil (*Cochlearia danica*) ja öölillel (*Hesperis matronalis*). Suuremalt jaolt on vahesein soonteta, enam-vähem ühtlaselt läbi-paistev. Mõnikord aga — näit. *Eruca sativa*'l, kõdrikul (*Alliaria officinalis*) ja peenloogal (*Descurainia sophia*) — kulgeb piki septumit heledamaid jooni, nn. «sooni». *Descurainia sophia* vaheseina ristlõikest on näha, et see koosneb kahest keskel tihedasti üksteise vastu hoiduvast epidermiselamellist, kuid kolme pikisooni kohal on epidermiselamellid mõlemal küljel veidi kumerdunud ja sisaldavad kimpe 6—10-st kiudrakust. Mõnede ristõieliste viljas vahesein puudub. Need võivad olla:

1) Näiliselt vaheseinata, sest septum on surutud vastu üht viljaseina, mistõttu vili on muutunud ühepesaliseks. Niisugused on linnutudra (*Neslia paniculata*), merisinipi (*Cakile maritima*) ja *Raphanus*'e viljad. *Raphanus raphanistrum*'i pikas, seemnete vahekohtades kokkunõrduvad viljas kulgeb septum laineliselt, olles kord ühe, kord teise viljaseina vastu surutud.

2) Osalise vaheseinaga või täiesti ilma. Näiteks puudub vahesein merikapsa (*Crambe maritima*) valminud viljas, kuid alles valmiva sigimiku ülemises lülis on kilejas, vastu seina surutud septum olemas. Ilma septumita on ka sinerõika (*Isatis tinctoria*) ja hiiretudriku *Myagrum perfoliatum*) viljad. Viimasel näib vili olevat seesmiselt kolmeks pesaks jaotunud — üheks pikaks ja kaheks lühemaks, mis asetsevad kummalgi pool pikemat pesa. Külgmiste pesade sisemine pind on kare. Nad on tekkinud viljaseina lõhenemisel ja ei ole seega tõelised viljapasad. Peale selle tuleb *Lepidium*'i perekonnas ette vaheseina lõhestumist. Harva esineb ristisüunas kaldvaheseina, nagu see on omane tõlkjale (*Bunias orientalis*).

Hannig rõhutab, et kõigil juhtudel, isegi kui vahesein on kadunud, esineb tema algmeid sigimiku arengu algstaadiumis.

Esimesena püstitas tervikliku (kuigi mõnes osas ebaõige) teooria ristõieliste õie ehituse kohta de Candolle 1821. aastal. Tema järgi koosneb ristõieliste sigimik kahest viljalehest, mis on suletud, kusjuures nende külgmised kokkukasvanud osad moodustavad vaheseina.

Paljudele süstemaatikutele on autoriteediks Eichler, kelle 1865. aastast pärinevat seisukohta peetakse õigeks veel tänapäevalgi. Ta avaldas ristõieliste õie kui terviku ehitusest oma aja kohta põhjalikke ja väärtuslikke andmeid, mida kaua ei suudetud kummutada. Sigimiku ehituse kohta väidab ta, et esineb ainult kaks viljalehte, ka kõige varasemas arengustaadiumis. Ta märgib, et on leidnud ka neljaviljalehelisi sigimikke nii ristõieliste kui ka *Capparidaceae* sugukonnas, kuid neil juhtudel on mõlemad mediaalsed viljalehed olnud hästi arenenud. Vaheseina tekke kohta väidab Eichler järgmist. Noores sigimikus väljuvad platsentadest kogu nende ulatuses neli jätket, mis paarikaupa ühinevad, moodustades kaks mediaal-

set liistu. Sigimiku edasisel arenemisel kasvavad need liistud üksteise poole, kuni lõpuks keskel kokku puutuvad ning seega vaheseina moodustavad. Platsentade väljakasvudest moodustunud vahesein on ebavahesein.

Lignieri (Hannig, 1901) andmeil koosneb ristõieliste sigimikus kumbki viljaleht kolmest pikisuunas üksteisega liitunud lehekese, milledest ainult keskmine on fertiilne. Need fertiilsed lehekese kasvavad üksteisega kokku, moodustades vaheseina.

Arber (Dickson, 1935) jätkab kahe viljalehe teooria toetamist. Ta on seisukohal, et ristõieliste sigimikus raami juhtkimbud ei esinda iseseisvate viljalehtede juhtkimpe, vaid on kahe normaalse viljalehe ventraalsete kimpude liitumise tulemus.

Spetsiaalne töö juhtkimpude kulgemise kohta *Rhoeadales*'i seltsi esindajate, eeskätt ristõieliste õies pärineb Eggersilt (1935). Ta on uurinud kokku 60 liiki. Peale väärtuslike andmete õie teiste osade, eriti tupp- ja kroonlehtede kohta kirjeldab ta juhtkimpude kulgemist sigimikus järgmiselt. Sigimiku alusel asetsevast neljast juhtkimbust moodustavad mõlemad transversaalsed kimbud poolmete juhtkoe. Mõlemad mediaalsed juhtkimbud on laiemad, nende servad hakkavad painduma, kuni puutuvad kokku, moodustades kaks silindrit, mis veidi kõrgemal jagunevad kumbki kaheks. Selle tõttu tekib kaks kimbupaari üksteise taga asetsevate liikmetega, milledest seespoolsed on ümber pöördunud. Viimastest varustatakse seemnealgmeid juhtkoega. Need üksteise taga asetsevad juhtkimbud võivad liituda, mistõttu mediaalsed sooned osutuvad kontsentrilisteks. Ta lisab veel, et platsentade morfoloogiline olemus ja juhtkimpude kulgemine ning nende hilisem areng platsentaarsoonte ümberpöördumise näol ei ole veel lõplikult selgitatud.

Oma uuringute põhjal teeb Eggers järelduse, et juhtkimpude kulgemise alusel ei saa oletada ristõieliste sigimikus nelja viljalehe olemasolu, ja märgib, et tema uurimistulemused ristõieliste suguparaadi osas langevad ühte Eichleri omadega.

Kuid kogu töö lõpus teeb Eggers kokkuvõtte, et ainult juhtkimpude kulgemise alusel ei ole võimalik kindlaks teha õie ehitust.

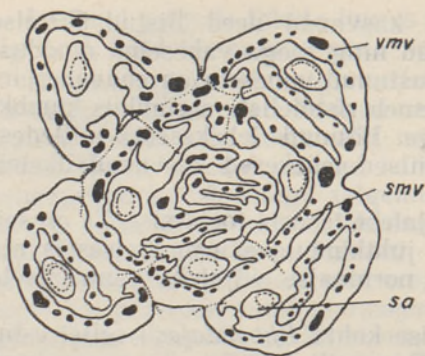
Eggersi ülesandeks oli uurida peamiselt ainult juhtkimpude kulgemist õies ja seepärast teeb ta järelduse ristõieliste sigimiku ehituse kohta üksnes juhtkimpude alusel, kuigi ta lõppkokkuvõttes väidab, et see pole piisavaks kriteeriumiks õie ehituse üle otsustamisel.

Nõukogude teadlastest on ristõieliste viljade ja seemnete anatoomiat uurinud A. A. Aljavidina (1931). Tema märgib, et tõenäolisemaks osutub nelja viljalehe teooria.

B. M. Kozo-Poljanski (1945) asub vastupidisel seisukohal: ristõieliste sigimik moodustub kahest viljalehest. Niisuguse järelduse teeb ta karvase unilooa (*Sisymbrium Loeselii*), tõlkja ja eriti kõdriku teratoloogiliste õite uurimisel. Septumi olemuse kohta arvab ta, et osalt moodustub see pikenenud õiepõhjast, osalt kahe viljalehe servadest. Viimane oletus on püstitatud liiga vähe, pealegi ainult teratoloogilise materjali põhjal.

Hiina teadlane C. Yen (1957) kirjeldab teratoloogilisi vilju *Brassica chinensis* var. *oleifera*'l, peakapsal (*B. oleracea* var. *capitata*) ning lillkapsal (*B. oleracea* var. *botrytis*) ja kinnitab, et nende uurimine tõendab igati Eamesi ja Wilsoni poolt põhjendatud nelja viljalehe teooriat. Veelgi enam: Yen väidab, et algselt on õieosi igas männases olnud neli, kuna kaheliikmeline männas on degenereerunud tüüp. C. Yen poolt esitatud joonistel on selgesti näha nelja viljalehte sigimiku kummaski männases (joon. 2).

Teratoloogilisi vilju on uuritud ja kirjeldatud ka varematel aegadel. Siinkohal tuleb mainida J. Peyritshi (1872) kokkuvõtteid tema enda ja ta eelkäijate uurimistulemustest. Ta märgib, et väärmoodustiste korral võivad



Joon. 2. Ristlõik *Brassica oleracea* var. *botrytis*'e teratoloogilisest sigimikust C. Yeni järgi: vmv — välimise männase viljalehed; smv — sisemise männase viljalehed; sa — seemnealgmed. Välimise männase neli viljalehte toetuvad vastu sisemise männase omi, mis on kokku surumata ja alles avatud tüüpi.

vaheseinad olla erinevalt asetatud: need võivad sigimiku tsentris kokku puutuda; nad võivad moodustada mitu perifeerset ning ühe tsentraalse viljapesa, kusjuures viimasel on niimitu tahku, kuimitu vaheseina sigimikus esineb; vaheseinad võivad olla ebatäielikud. Peyritsch ise ei tee neist faktidest mingit järeldust ristõieliste normaalse sigimiku kujunemise kohta, kuid sellele vaatamata kõneleb kogu materjal nelja viljalehe teooria kasuks.

Ei tohi ka unustada, et ristõieliste hulgas on selgelt neljaviljaleheline sigimik üksikutel juhtudel normaalne. Nii esineb *Rorippa* (resp. *Tetrapoma barbaraefolia* Turcz.) ja *Draba* (resp. *Holargidium Kusnetzowii* Turcz.) perekonnas neljaviljalehelisi teisendeid, mida on käsitletud omaette liikidena.

Kokkuvõte

1. Ristõieliste sigimiku ehituse suhtes valitseb kaks põhiseisukohta. Ühtede uurijate järgi koosneb ristõieliste sigimik neljast viljalehest, milledest kaks on redutseerunud ja võtavad osa vaheseina moodustamisest. Viimane on sel juhul pärisvahesein. Teised uurijad väidavad ristõieliste sigimiku koosnevat kahest viljalehest, kusjuures vahesein moodustub plat-sentade väljakasvudest. Sel juhul on tegemist ebavaheseinaga.

2. Et saavutada õigeid tulemusi sigimiku anatoomia ja morfoloogia uurimisel, on tarvis teha õiest väga palju löike tema igas arenguastmes. Vastasel korral jõutakse erinevatele tulemustele, eriti juhtkimpude arvu ja kulgemise küsimustes.

3. Peaaegu kõik uurijad märgivad üksmeelselt nelja juhtkimbu olemasolu sigimiku aluses. Paljud konstateerivad vilja raamis ümberpöörduvad juhtkimpude esinemist. Nimetatud fakte tõlgitsevad nad aga erinevalt.

4. Nelja viljalehe teooria kasuks kõnelevad eelkõige vaheseina ehitus (tüüpiliste epidermiserakkude, õhulõhede, kutiikula ja parenhüümirakkude esinemine) ja juhtkimpude kulgemine.

5. Seemnealgmete tungimist redutseerunud viljalehtede pesadest läbi viljalehe seina suurte viljalehtede poolt moodustatud pesadesse tõendab tupekujuliste septumijätkete esinemine funiikulite ümber ja üksikjuhtudel septumijäänuste esinemine seemnealgmetel.

6. Ristõieliste sigimikule üsna sarnase sigimikutüübi väljakujunemine on väga ilmekas *Papaveroideae* alamsugukonnas.

7. Peale ristõieliste ilmneb viljalehtede redutseerumist osaliselt veel *Capparidaceae*, *Fumariaceae* ja *Papaveraceae* sugukonnas, kuid neis moodustub sigimik alati ainult üht tüüpi — avatud tüüpi — viljalehtedest. Ristõieliste sigimikus aga esinevad avatud ja suletud tüüpi viljalehed koos, kusjuures viimased on redutseerunud. Niisugune sigimik on erandlik nähtus kõrgemate taimede evolutsioonis.

8. Kahe viljalehe teooria laiemat levikut süstemaatikute hulgas tuleb seletada vist sellega, et alati ei ole kerge tunnistada erandlikku nähtust ja et suured autoriteedid — süstemaatikud O. E. Schulz ja A. Thellung — kalduvad oma kaasmaalaste seisukoha poole.

9. Kirjeldatud teratoloogiline materjal kõneleb nelja viljalehe teooria kasuks.

KIRJANDUS

- De Candolle, A. P., 1821. Mémoire sur la famille des Crucifères. Mém. Mus. d'Hist. Nat., 7.
- Dickson, J., 1935. Studies in floral anatomy. II. The floral anatomy of *Glaucium flavum* with reference to other members of the *Papaveraceae*. J. Linnean Soc. London (Bot.), 50, 333.
- Eames, A. J., Wilson, C. L., 1928. Carpel morphology in the *Cruciferae*. Amer. J. Bot., 15, 4.
- Eames, A. J., Wilson, C. L., 1930. Crucifer Carpels. Amer. J. Bot., 17, 7.
- Eggers, O., 1935. Über die morphologische Bedeutung des Leitbündelverlaufes in den Blüten der Rhoeadales und über das Diagramm der Cruciferen und Capparidaceen. Planta, 24, 1.
- Eichler, A. W., 1865. Über den Blütenbau der Fumariaceen, Cruciferen und Capparidaceen. Flora. Jena, 32—34.
- Hannig, E., 1901. Untersuchungen über die Scheidewände der Cruciferenfrüchte. Bot. Ztg., 59.
- Klein, J., 1894. Der Bau der Cruciferenblüte auf anatomischer Grundlage. Ber. Dtsch. bot. Ges., 12.
- Peyritsch, J., 1872. Über Bildungsabweichungen bei Cruciferen. Jahrb. wiss. Bot., 8.
- Saunders, E. R., 1923. A reversionary character in the stock (*Matthiola incana*) and its significance in regard to the structure and evolution of the Gynoecium in the Rhoeadales, the Orchidaceae, and other families. Ann. Bot., 37, 147.
- Saunders, E. R., 1929. On a new view of the nature of the median carpels in the *Cruciferae*. Amer. J. Bot., 16, 2.
- Yen, C., 1957. On the structure of the siliques based upon the teratological material. Acta Botanica Sinica, 6, 3.
- Алявдина А. А., 1931. Значение анатомии плодов и семян для систематики семейства *Cruciferae*. Ж. Русск. бот. общ., 16, 1.
- Козо-Полянский Б. М., 1945. Происхождение цветка в тератологическом освещении. Ботан. ж., 30, 1.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Zooloogia ja Botaanika Instituut

Saabus toimetusse
2. IV 1960

О СТРОЕНИИ ЗАВЯЗИ КРЕСТОЦВЕТНЫХ

В. Кууск

Резюме

По вопросу о строении завязи крестоцветных существуют две основных точки зрения. Одни исследователи считают, что завязь крестоцветных состоит из четырех плодолистиков, из которых два редуцированы и образуют так называемую настоящую перегородку. Другие же утверждают, что завязь крестоцветных состоит из двух плодолистиков, причем перегородка образуется из отростков плаценты. В этом случае мы имеем дело с ложной перегородкой.

Для того чтобы добиться правильных результатов в изучении анатомии и морфологии завязи, необходимо произвести очень большое количество отрезков цветка в каждой стадии его развития. В противном случае можно получить противоречивые сведения о строении завязи, особенно в числе и в прохождении проводящих пучков.

Почти все исследователи единодушно отмечают, что в основе завязи имеется четыре проводящих пучка. Многие отмечают наличие в раме плода перевёрнутых проводящих пучков. Однако истолковываются эти факты по-разному.

В пользу теории о четырех плодолистиках в завязи крестоцветных говорят прежде всего строение перегородки (существование типичных эпидермических

и паренхиматических клеток, устьиц и кутикулы) и способ прохождения проводящих пучков.

Проникновение семязачек из гнезд редуцированных плодolistиков в гнезда, образованные большими плодolistиками, через стены плодolistика доказывалось наличием чехлообразных отростков перегородки вокруг фуникулюсов, а также встречающимися иногда на семязачках остатками перегородки.

Образование завязи, по своему типу весьма похожей на завязь крестоцветных, очень ясно наблюдается в подсемействе *Papaveroideae*.

Кроме крестоцветных, редуцирование некоторых плодolistиков можно обнаружить еще в семействах *Capparidaceae*, *Fumariaceae* и *Papaveraceae*, но здесь завязь всегда состоит из плодolistиков только одного, так называемого открытого типа. В завязи крестоцветных же встречаются плодolistики как открытого, так и закрытого типов, причем последние редуцированы. Такая завязь представляет собой исключительное явление в эволюции высших растений.

Более широкое распространение среди систематиков теории двух плодolistиков объясняется, по-видимому, тем, что исключительное явление наличия в одной завязи двух типов плодolistиков не всегда легко признать и что известные систематики О. Шульц и А. Теллунг склонны поддерживать именно эту точку зрения.

Описанный в настоящей статье тератологический материал говорит в пользу теории четырех плодolistиков.

Институт зоологии и ботаники
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
2. IV 1960

ON THE COMPOSITION OF THE OVARY OF CRUCIFERAE

V. Kuusk

Summary

There are two principal theories concerning the composition of the ovary of Cruciferae. According to some scientists, the ovary of Cruciferae consists of four carpels, two of which are reduced and form a septum, a so-called real septum. The representatives of the second theory assume that the ovary of Cruciferae consists of two carpels, the septum being formed of the outgrowths of the placenta, in which case it is a false septum.

In order to arrive at correct conclusions concerning the anatomy and morphology of the ovary, it is necessary to make a great number of sections of the blossom at each stage of its development. In the contrary case the observations would yield contradictory results, especially in regard to the number and direction of vascular bundles.

Nearly all the investigators agree on the existence of four vascular bundles at the base of the ovary. Several scientists state the occurrence of inverted vascular bundles in the frame of the fruit. The interpretations of both these facts, however, are contradictory.

The composition of the septum (the occurrence of typical epidermis cells, stomata, cuticle and parenchymatic cells) and the direction of the vascular bundles speak, above all, in favour of the theory of four carpels.

The existence of the sheath-like shoots of the septum around the funicles, as well as the remnants of the septum on the ovules, which occur in single cases, speak in favour of the protrusion on the ovules, through the septum, from the reduced carpel-cells into the cells formed of large carpels.

A very similar type of the formation of the ovary is clearly observed with the subfamily of *Papaveroideae*.

The reduction of carpels occurs also with the families of *Capparidaceae*, *Fumariaceae* and *Papaveraceae*, yet their ovaries belong to one type only, to the so-called open carpel type. The Cruciferae, however, possess an ovary containing both open as well as closed carpels, the latter being reduced. Such an ovary is an exceptional phenomenon in the evolution of higher plants.

The popularity of the theory of two carpels is due to the fact that it is not always easy to state an exceptional phenomenon, and that the distinguished systematists O. E. Schulz and A. Thellung are inclined to support the views of their own compatriots.

The teratological material described in the present paper speaks in favour of the theory of four carpels.

Academy of Sciences of the Estonian S.S.R.,
Institute of Zoology and Botany

Received
April 2nd, 1960