

AUGU KONTROLES MEHĀNISMI

Katrā auga dzīves posmā ir skaidri pamanāms, ka augi uztver vides kairinājumus un dažādā veidā atbild uz tiem. Auga viena daļa vai orgāns var sūtīt signālus citām auga daļām un orgāniem. Tā, dzinuma galotnes jeb apikālais pumpurs kavē sānpumpuru augšanu, kas var atrasties vairāku metru attālumā no tā. Augiem raksturīga atbildes reakcija uz dienas un gada laiku, uz Zemes pievilkšanas spēku un gaismu. Ir ļoti vilinoši salīdzināt šīs atbildes reakcijas ar dažādām cilvēka īpašībām, kā vēlēšanās, vajadzība, gudrība, apņēmība, vai arī iedomāties, ka augu uzvedība saistīta ar noteikta rezultāta sasniegšanu. Tomēr zinātne meklē mehānismu – saiti starp cēloni un sekām. Istabas auga lapas izliecas loga virzienā, nevis apzinātas izvēles rezultātā vai tāpēc, lai iegūtu vairāk gaismas, bet gan tāpēc, ka šūnas stumbru un lapu kātu neapgaismotajā pusē aug ātrāk nekā šūnas gaišajā pusē, tādējādi izraisot izliekšanos gaismas virzienā (1.1.attēls).



1.1.attēls. Augi uztver vides kairinājumu un atbild uz to.

Šī istabas auga dzinumiem novērojams fototropisms – tie izliecas gaismas virzienā.

Dabīgās izlases rezultātā izveidojušies augu atbildes mehānismi, kas veicina reproduktīvo iznākumu, bet tas savukārt netieši norāda uz attiecīgas augu uzbūves attīstīšanos.

Jāatceras, ka augu pielāgošanās videi notiek *divās laika skalās*: atsevišķi augi un citi organismi, pielāgojoties videi, atbild uz visu, kas tajā notiek, bet jau pašas šīs kontroles sistēmas ir pielāgojumi, kas neskaitāmās augu paaudzēs ir attīstījušas augu mijiedarbību ar vidi.

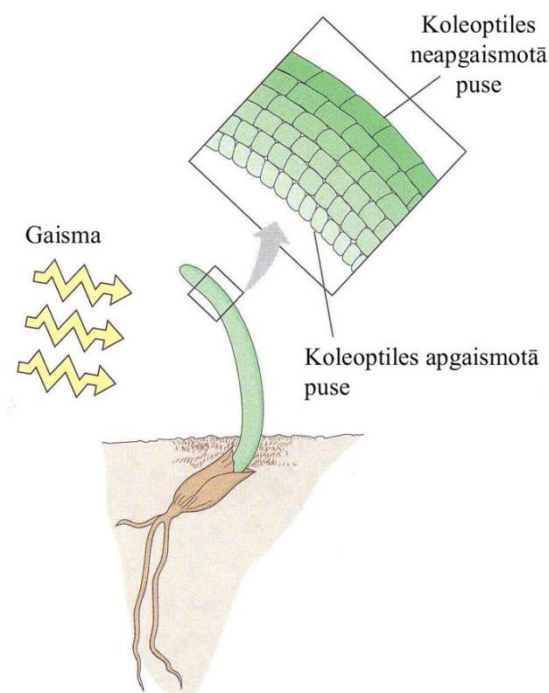
Vairumā gadījumu augi un dzīvnieki uz vides kairinājumu atbild ļoti atšķirīgi. Dzīvniekiem, kas parasti ir kustīgi, uzvedības mehānismi galvenokārt ir saistīti ar pārvietošanos pozitīva kairinātāja virzienā un attālināšanos no negatīva kairinātāja. Tā kā augiem tādas pārvietošanās iespējas ir liegtas – tie parasti ir stabili iesakņojušies vienā vietā, tie uz vides dotajiem signāliem atbild, pielāgojot vai pārkārtojot savu augšanu un attīstību. Tā kā auga attīstība ir diezgan plastiska, vienas sugas augi savstarpēji atšķiras daudz vairāk nekā vienas sugas dzīvnieki. Visiem kaķiem ir četras kājas un aptuveni līdzīgas ķermeņa proporcijas, bet savukārt ozoliem zaru skaits un habitusa proporcijas var būt ārkārtīgi atšķirīgi.

Augu anatomija, morfoloģija un fizioloģija ir cieši saistītas ar vides ietekmē augos notiekošajām pārvērtībām, ko kontrolē vides faktoru un iekšējo signālu mijiedarbība. Daži no vissvarīgākajiem signāliem ir ķīmiskie pārnēsēji jeb mesendžeri, ko sauc par **fitohormoniem**.

1. Fitohormona meklējumi

Fitohormoni [gr. *phyton* – augs, *hormone* – izraisīt] ir ķīmiskie signāli, kas koordinē auga organisma daļas. Bioloģijā hormonu pirmoreiz definēja dzīvnieku fiziologi – hormons ir viela, kas sintezējas vienā organisma daļā un pārvietojas uz citu, kur tas noteiktās šūnās un audos izraisa atbildes reakcijas. Cita svarīga hormonu īpašība ir, ka, lai tie organismā izraisītu būtiskas izmaiņas, pietiek ar nelielu šo ķīmisko vielu daudzumu.

Augu ķīmisko mesendžeru koncepcijas pamatā ir klasisku eksperimentu sērija par stumbru atbildes reakciju uz gaismu. Uz palodzes augošs istabas augs aug gaismas virzienā (1.1.attēls). Pagriežot augu par 180°, tas drīz vien pārorientēs savas lapas atpakaļ gaismas virzienā. Dzinumu augšanu gaismas virzienā sauc par pozitīvo **fototropismu** (augšanu prom no gaismas sauc par negatīvo fototropismu). Mežos un citās dabīgās ekosistēmās, kur augi aug cieši cits pie cita, pozitīvais fototropisms nodrošina augu stiepšanos gaismas virzienā, kas nepieciešama fotosintēzes nodrošināšanai. Kāds ir šīs atbildes reakcijas mehānisms? Par fototropismu daudz ir uzzināts no eksperimentiem, kas veikti ar graudzālēm, galvenokārt auzām. Augošo graudzāļu dzinumu sākumā apņem aizsargmaksts, ko sauc par **koleoptili**, un, kas tumšā vai vienmērīgā apgaismojumā aug virzienā taisni uz augšu. Ja augošu koleoptili apgaismo no vienas puses, tā izliecas gaismas virzienā un šāda izliekšanās ir atkarīga no atšķirīga šūnu augšanas ātruma koleoptiles pretējās pusēs – tumšajā pusē šūnas aug ātrāk, nekā apgaismotajā pusē (1.2.attēls).



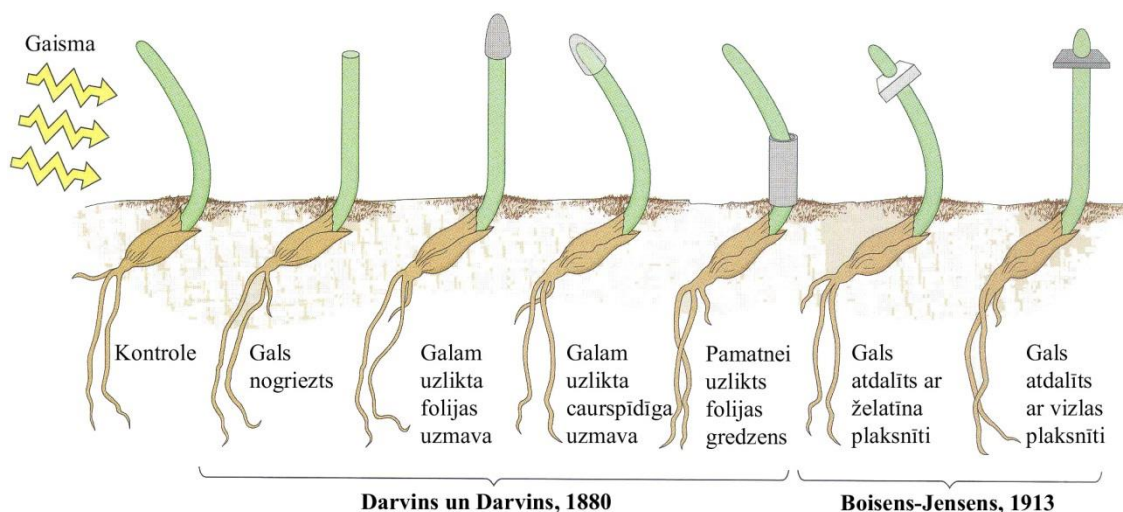
1.2.attēls. Fototropisms.

Auzu dīgsta koleoptile izliecas gaismas virzienā, jo tās tumšajā pusē šūnas aug straujāk, nekā gaišajā pusē.

Dažus agrīnos fototropisma eksperimentus XIX gadsimta beigās veica Čārlzs Darvins un viņa dēls Frensiss. Viņi novēroja, ka graudzāļu dīgsts izliecas gaismas virzienā tikai tad, ja tā koleoptilei ir galotne (1.3.attēls). Ja koleoptiles galotni nogriež, tā gaismas virzienā neizliecas. Dīgsts gaismas virzienā neizliecas arī tad, ja koleoptiles galotni aplāj ar gaismu necaurlaidīgu foliju, savukārt ne gaismas caurlaidīga folija uz koleoptiles gala, ne arī gaismu necaurlaidīga folija zemāk no koleoptiles fototropisma reakciju netraucēja. Kā Darvins secināja, acīmredzot tieši koleoptiles gals ir atbildīgs par gaismas jutību. Tomēr īstā atbildes reakcija – koleoptiles izliekšanās gaismas virzienā – notika noteiktā attālumā no galotnes. Tādējādi Čārlzs un Frensiss Darvini izvirzīja hipotēzi, ka kāds noteikts signāls no koleoptiles gala pārvietojas uz koleoptiles stiepšanās zonu.

Dažus desmitus gadu vēlāk dāņu zinātnieks Peters Boisens-Jensens pārbaudīja šo hipotēzi un nodemonstrēja, ka signāls ir kaut kāda mobila viela. Viņš koleoptiles galotni no pārējās

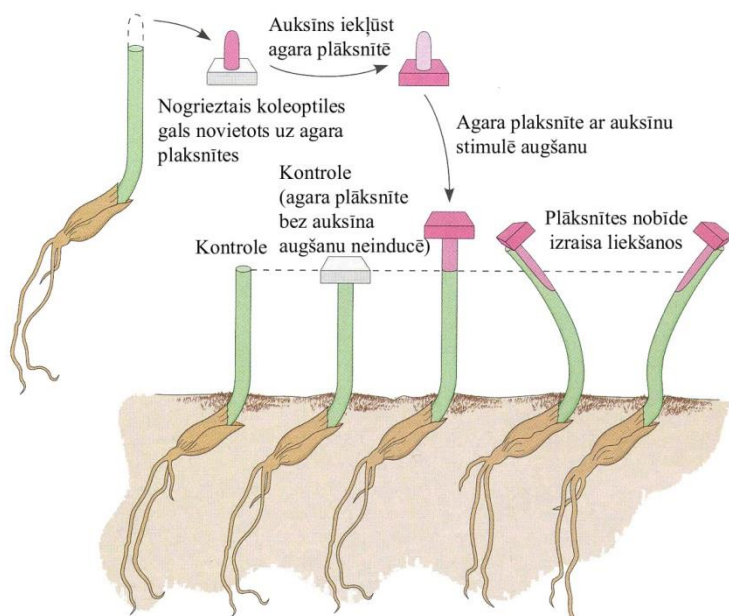
koleoptiles atdalīja ar želatīna plāksnīti, kas gan pārtrauc šūnu kontaktus, tomēr ir ķīmisku vielu caurlaidīga. Šiem dīgstiem zinātnieks novēroja normālu izliekšanās reakciju gaismas virzienā. Savukārt, kad koleoptiles galotni no pārējās koleoptiles atdalīja ar vielu necaurlaidīgu vizlas plāksnīti, fototropisma atbildes reakcija nebija novērojama.



1.3.attēls. Agrīnie fototropisma eksperimenti.

Uz gaismu reaģē tikai koleoptiles galotne, bet izliekšanās notiek noteiktā attālumā no galotnes. Acīmredzot no galotnes virzienā uz leju pārvietojas kaut kāds signāls. Šis signāls spēj izkļūt cauri caurlaidīgai barjerai (želatīna plāksnītei), bet blīva barjera (vizla) to cauri nelaiž, kas liecina par to, ka signāls fototropisma atbildes reakcijai ir mobila ķīmiskā viela.

1926. gadā jaunais holandiešu augu fiziologs Fritss Varmolts Vents, modificējot Boisena-Jensena eksperimentu (1.4.attēls), ekstrahēja fototropisma ķīmisko mesendžeru. Vents koleoptilei nogrieza galu, uzlika to agara (no sārtaļģēm iegūtas želejveidīgas vielas) plāksnītei. Vents paredzēja, ka ķīmiskajam mesendžeram no koleoptiles gala jāiesūcas agara plāksnītē, kam pēc tam vajadzētu aizstāt koleoptiles galu. Zinātnieks agara plāksnītes uzlika apgrieztajām koleoptilēm, kas bija turētas tumsā. Plāksnītes, kas nosedza visu koleoptili, izraisīja koleoptiles augšanu virzienā taisni uz augšu. Savukārt, ja plāksnīte tika novietota iesāņus no tumsā turētas dekapitētas koleoptiles galotnes griezuma, koleoptile izliecās prom no agara apsegtās puses, it kā tā no sāniem būtu apgaismota. Vents secināja, ka agara plāksnīte saturējusi ķīmisku vielu, kas sintezējusies koleoptiles galā, ka šī ķīmiskā viela stimulē augšanu, pārvietojoties pa koleoptili leju un ka koleoptile izliecas gaismas virzienā tāpēc, ka koleoptiles neapgaismotajā pusē ir lielāka augšanu veicinošās ķīmiskās vielas koncentrācija. Šim ķīmiskajam mesendžeram jeb fitohormonam Vents deva nosaukumu auksīns [gr. *auxein* – palielināties]. Vēlāk auksīnu izdalīja un tā uzbūvi noteica Kenets Timans un viņa kolēģi no Kalifornijas Tehnoloģiju institūta. Drīz vien tika atklāti arī citi fitohormoni (2.1.tabula).



1.4.attēls. F.Venta eksperimenti.

Kāda ķīmiskā viela (rozā krāsā), kas no koleoptiles galotnes var iekļūt agara plāksnītē, stimulē koleoptiles stiepšanos, ja tās galotni nomaina ar šo plāksnīti. Ja šo bloku novieto iesāņus no tumsā turētas dekapitētas koleoptiles galotnes griezuma, orgāns izliecas, it kā tas no sāniem būtu apgaismots. Šī ķīmiskā viela ir fitohormons auksīns, kas dzinumā stimulē šūnu stiepšanos.

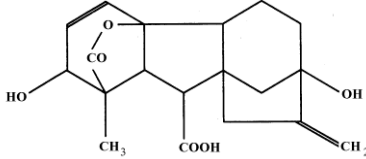
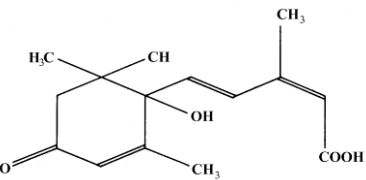
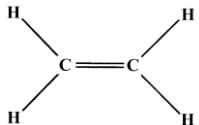
2. Fitohormoni un to funkcijas

Līdz mūsdienām ir identificētas 8 fitohormonu klases. Tie ir auksīns, citokinīni (radniecīgu ķīmisko vielu klase), gibereļīni (radniecīgu ķīmisko vielu klase), abscizskābe, etilēns, brasinosteroīdi, jasmonāti un strigolaktoni (2.1.tabula). Visi minētie fitohormoni kontrolē augu augšanu un attīstību, ietekmējot šūnu dalīšanos, stiepšanos un diferenciaciju. Katram fitohormonam atkarībā no tā koncentrācijas, no darbības vietas augā un no auga attīstības stadijas raksturīga daudzpusīga iedarbība. Kā redzams 2.1.tabulā, visiem fitohormoniem ir samērā nelielas molekulas. To transports audu līmenī bieži notiek pa apoplastu – t.sk. pa šūnarpvalku, kas bloķē lielu molekulu pārvietošanos.

2.1.tabula. Fitohormoni un to funkcijas.

Fitohormons	Sintēzes vai atrašanās vieta augā	Galvenās funkcijas
<p>Auksīni (heteroauksīns)</p> <chem>CC(=O)Oc1ccc2c(c1)c[nH]2</chem>	Sēklas dīgļis, apikālās meristēmas, jaunas lapas	Stimulē vasas stiepšanos, sakņu augšanu, diferenciaciju, zarošanos, augļu attīstību. Regulē apikālo dominēšanu, fototropismu un gravitropismu.
<p>Citokinīni (kinetīns)</p> <chem>Cc1ccoc1CC2=NC3=C(N2)N=CN=C3</chem>	Sintezējas saknēs un tiek transportēti uz citām auga daļām	Ietekmē sakņu augšanu un diferenciaciju; stimulē šūnu dalīšanos un augšanu, sēklu dīgšanu, augu ziedēšanu, kavē augu novecošanu

2.1.tabulas turpinājums.

<p>Giberelīni (giberelskābe GA₃)</p> 	<p>Sakņu un vasas apikālās meristēmas, jaunas lapas, dīglis</p>	<p>Veicina sēklu un pumpuru dīgšanu, vasas stiepšanos garumā, lapu augšanu; stimulē ziedēšanu un augļu attīstību; regulē sakņu augšanu un diferenciaciju.</p>
<p>Abcizskābe</p> 	<p>Lapās, stumbros, negatavos augļos</p>	<p>Kavē augšanu; ūdens stresa laikā aizver atvārsnītes; nodrošina miera periodu.</p>
<p>Etilēns</p> 	<p>Augļos to nogatavošanās laikā, stumbru mezglos, vecās lapās un ziedos</p>	<p>Veicina augļu nogatavošanos; darbojas pretim dažām auksīnu darbības izpausmēm, atkarībā no sugas veicina vai kavē sakņu, lapu, ziedu augšanu un attīstību.</p>
<p>Brasinosteroīdi</p>	<p>Visi augu audi</p>	<p>Veicina dzinumumu šūnu stiepšanos un dalīšanos; mazā koncentrācijā veicina, bet lielā – kavē sakņu augšanu; veicina koksnes un kavē lūksnes diferenciaciju; veicina sēklu dīgšanu un putekšņu dīgļstobra augšanu.</p>
<p>Jasmonāti</p>	<p>Dažādi augu audi, no kuriem pa lūksni pārvietojas uz citām augu daļām</p>	<p>Regulē augļu nogatavošanos, ziedu attīstību, putekšņu veidošanos, stīgu vīšanas, sakņu augšanu, sēklu dīgšanu un nektāra izdalīšanu; sintezējas kā atbildes reakcija uz augēdāju un patogēnu darbību.</p>
<p>Strigolaktoni</p>	<p>Karotinoīdu dabas fitohormoni, kas sintezējas saknēs kā atbildes reakcija uz zemu fosfātu līmeni vai spēcīgu auksīnu plūsmu no dzinumiem</p>	<p>Veicina sēklu dīgšanu, kontrolē apikālo dominēšanu, veicina mikorizas sēņu piesaistīšanu saknēm.</p>

Fitohormoni sintezējas ļoti nelielās koncentrācijās, tomēr pat niecīgs to daudzums var pamatīgi ietekmēt augu orgānu augšanu un attīstību. Tas nozīmē, ka fitohormonālajam signālam kaut kādā veidā jātiek pastiprinātam. Fitohormons var iedarboties, mainot gēnu ekspresiju, ietekmējot esošo enzīmu aktivitāti, vai arī, izmainot membrānu īpašības. Jebkura no šīm darbībām var ietekmēt šūnu metabolismu un attīstību.

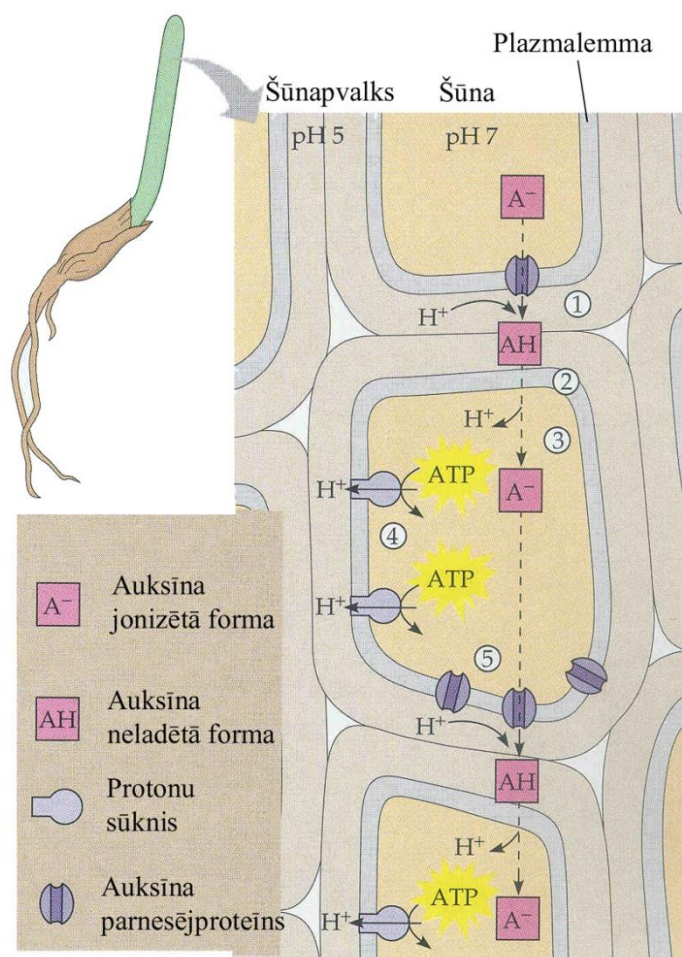
Auga atbildes reakcija uz fitohormonu nav atkarīga tik daudz no šī hormona absolūtā daudzuma, cik no tā relatīvās koncentrācijas, salīdzinājumā ar citiem fitohormoniem. Augu augšanu un attīstību patiesībā ietekmē fitohormonu līdzsvars.

2.1. Auksīns

Terminu **auksīns** izmanto, lai aprakstītu jebkuru ķīmisko vielu, kas veicina koleoptiles stiepšanos. Dabīgais auksīns, ko izdalīja no augiem, ir viela, ko sauc par heteroauksīnu jeb indoliletiķskābi (IES). Bez šī dabīgā auksīna tā aktivitāte raksturīga arī citām ķīmiskajām vielām, ieskaitot dažas sintētiskās vielas. Turpmāk gan, runājot par auksīnu, ar to jāsaprot tieši IES. Kaut arī auksīns ietekmē dažādus augu attīstības aspektus, viena no tā svarīgākajām funkcijām ir veicināt šūnu stiepšanos jaunos, augošos dzinumos.

Auksīns un šūnu stiepšanās. Galvenā auksīnu sintēzes vieta augā ir dzinumu apikālā meristēma. Auksīnam pārvietojoties no dzinuma galotnes virzienā uz šūnu stiepšanās zonu, tas stimulē šūnu augšanu. Auksīnam šis efekts izpaužas tikai noteiktās koncentrācijas robežās – no $\sim 10^{-8}$ līdz 10^{-3} M. Lielākā koncentrācijā auksīns var pat inhibēt šūnu stiepšanos. Iespējams, ka auksīns inducē cita fitohormona, etilēna, sintēzi, kurš inhibē šūnu stiepšanās izraisīto augu augšanu.

Ātrums, kādā auksīns no dzinuma galotnes pārvietojas virzienā uz tā pamatni, ir apmēram 10 mm/stundā – daudz lielāks par difūzijas ātrumu, tomēr mazāks par vielu transportu lūksnes vadaudos. Auksīns pārvietojas tieši caur parenhīmas audiem – no vienas šūnas uz citu, turklāt tikai virzienā no dzinuma galotnes uz leju, bet nekad – pretēji. Šo auksīna vienvirziena transportu sauc par **polāro transportu**. Polārais transports nav saistīts ar Zemes gravitācijas spēku - par to liecina auksīna jau iepriekš aprakstītā pārvietošanās arī dzinumā, kura galotne vērsta uz leju. Auksīna polārajam transportam nepieciešama enerģija. 2.1.attēlā parādīts, kā protonu sūkņi, kuru darbina ATP, sajūdz metabolisko enerģiju ar auksīna transportu. Uzmanība jāpievērš arī tam, ka auksīns polārā transporta laikā no katras šūnas izklūst cauri specifiskiem pārnēsējproteīniem, kas izvietojušies šūnas bazālajā galā. Auksīna polārais transports ir viens no enerģijas sajūgšanas mehānismiem šūnā. Arī auksīna polārais transports ir mehānisms, ko nodrošina hemiosmoze. Šajā procesā tiek izmantots protonu sūkņi, lai uzkrātu enerģiju protonu (H^+) gradienta un membrānas potenciāla formā, un pēc tam ar šo enerģiju šūnā tiek veikts darbs. Auksīna inducēto šūnu augšanu nodrošina arī protonu sūkņi, kas lokalizēti plazmalemmā. Dzinumu augšanas zonā auksīns stimulē protonu sūkņus, kas šūnapvalkā pazemina pH vērtību. Skābajā vidē tiek šķeltas šķērssaites starp celulozes mikrofibrillām, šūnapvalks kļūst plastiskāks un šūna osmozes ceļā var uzņemt papildus ūdeni un stiepties. Šis mehānisms funkcionē salīdzinoši ātri. Jaunu dzinumu apstrādājot ar auksīnu, šūnapvalks kļūst elastīgs un šūnas sāk stiepties jau pēc 20 minūtēm. Pēc šāda augšanas spurta šūnām, protams, nepieciešams papildus sintezēt citoplazmas un šūnapvalka materiālu.



2.1.attēls. Auksīna polārais transports: hemiosmotisks modelis.

Augošos dzinumos auksīns pārvietojas tikai vienā virzienā – no dzinuma galotnes uz pamatni. Pārvietojoties auksīns iekļūst šūnā tās apikālajā galā, izkļūst no tās bazālajā galā, difundē caur šūnapvalku un nākamajā šūnā atkal iekļūst caur apikālo galu. Auksīna transportu veicina pH vērtības atšķirība starp šūnapvalku (pH5) un citoplazmu (pH7). Šūnas daļā ar vērtību pH7 auksīns veido anjona formu.

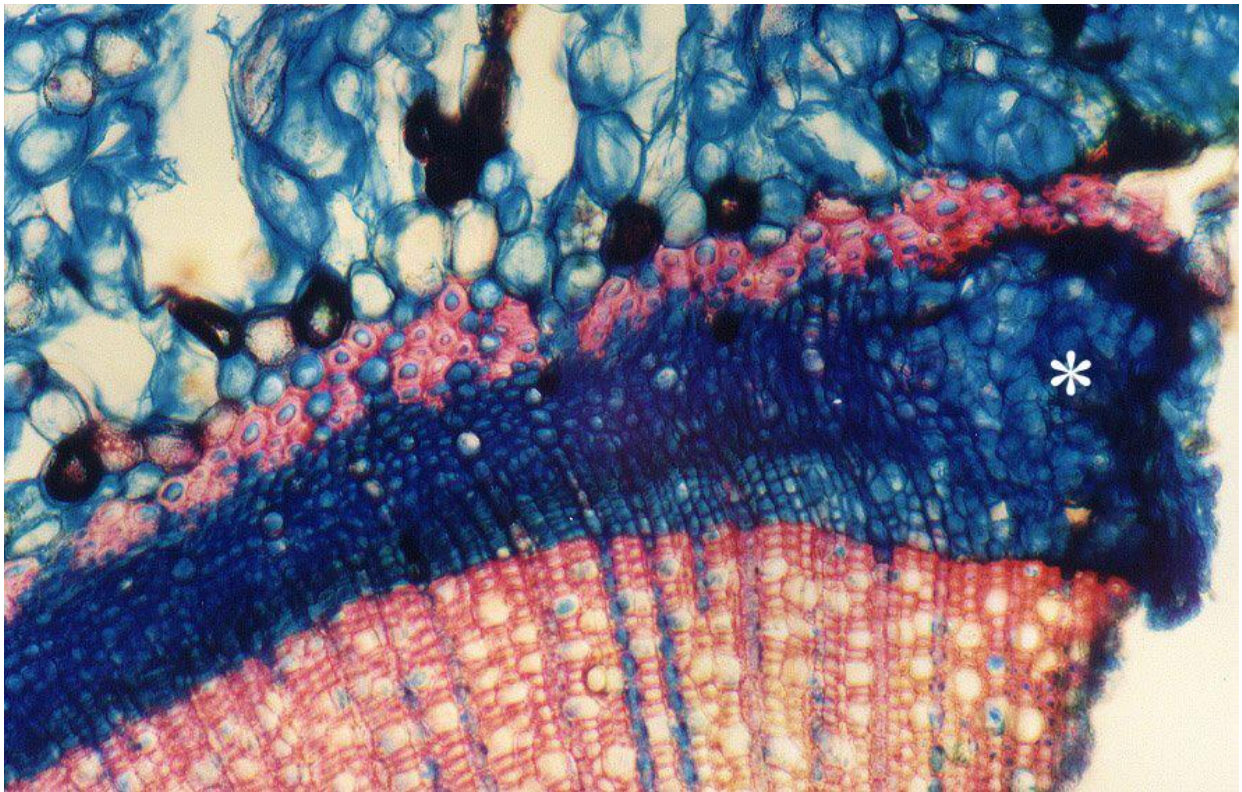
1. Auksīnam iekļūstot šūnapvalka skābajā vidē, tā molekula pievieno ūdeņraža jonu un kļūst elektriski neitrāla.
2. Auksīns kā salīdzinoši maza, neitrāla molekula, šķērso plazmalemmu.
3. Iekļūstot šūnā, vidē ar vērtību pH7 auksīns jonizējas. Tas fitohormonu īslaicīgi piesaista šūnai, jo plazmalemma ir mazāk caurlaidīga joniem, nekā tāda paša izmēra neitrālām molekulām.

4. Protonu sūkņi, ko ar enerģiju nodrošina ATP, uztur pH vērtības gradientu starp šūnas iekšpusi un ārpusi.
5. Auksīns no šūnas var izkļūt tikai bazālajā galā, kur membrānā ir lokalizēti specifiski pārnēsājproteīni. Protonu sūkņi veicina šo auksīna noplūdi, radot transmembrānu elektrisko potenciālu, kas savukārt veicina anjonu transportu no šūnas. Šūnapvalka skābajā vidē auksīns atkal saista ūdeņraža jonu un nākamajā šūnā iekļūst kā elektriski neitrāla molekula.

Auksīna polārais transports ir viens no enerģijas sajūgšanas mehānismiem šūnā. Šis mehānisms, ko sauc par hemiosmozi, izmanto protonu sūkņi, lai uzkrātu enerģiju protonu (H⁺) gradienta un membrānas potenciāla formā, un pēc tam ar šo enerģiju šūnā veic darbu.

Citi auksīna izraisītie efekti. Papildus šūnu stiepšanās indukcijai, kas raksturīga augu primārajai augšanai, auksīns ietekmē arī sekundāro augšanu, inducējot šūnu dalīšanos vaskulārajā kambijā, kā arī sekundārās koksnes diferenciāciju (2.2.attēls). Auksīns veicina arī adventīvo sakņu veidošanos dzinumu griezumam pamatnē un šo ietekmi izmanto dārzkopības praksē, kad spraužu pamatni apstrādā ar sintētisko auksīnu šķīdumiem vai pūderiem, lai veicinātu spraužu apsākšanos (2.3.attēls). Arī, attīstoties sēklām, tajās sintezējas auksīns, kas daudziem augiem veicina augļu augšanu. Ar auksīna šķīdumu nomiglojot tomātu augus, var inducēt augļu attīstīšanos bez apputeksnēšanās. Tādējādi ir iespējama bezsēklu augļu iegūšana – šajā gadījumā augi mākslīgi tiek apstrādāti ar auksīnu, ko dabīgos apstākļos sintezē sēklas.

Viens no visplašāk pielietotajiem herbicīdiem – pesticīdiem, kas iznīcina nezāles, ir 2,4-D – sintētiskais auksīns, kas izjauc normālas augu augšanas līdzsvaru. Pret šo herbicīdu jutīgāki ir divdīgļlapji un tādējādi 2,4-D veiksmīgi var izmantot, lai labības laukos vai zālienos (viendīgļlapji) iznīcinātu, piemēram, pieneņu (divdīgļlapji).



2.2.attēls. Auksīna izraisīta pastiprināta šūnu dalīšanās *Rhododendron* potējuma griezuma vietā pie kambija.

* - primārais kalluss.



A



B

2.3.attēls. Adventīvo sakņu veidošanās dārzeņu pupiņu *Phaseolus vulgaris* spraudņiem.

A) Kontrolas spraudenis 7 dienas pēc apsākņošanas eksperimenta sākuma.

B) Ar ISS (sintētiskais auksīns) apstrādāts spraudenis 7 dienas pēc apsākņošanas eksperimenta sākuma.

2.2. Citokinīni

Citokinīnus XX gadsimta 40-jos gados Ņujorkā atklāja Johanness van Overbīks, kad, mēģinot atrast piedevas audu kultūru barotnei, kas veicinātu augu šūnu augšanu un attīstību, viņš konstatēja, ka augu dīgļa augšanu stimulē kokospiena pievienošana barotnei. Kokospiens ir kokosa sēklas šķidrā endosperma.

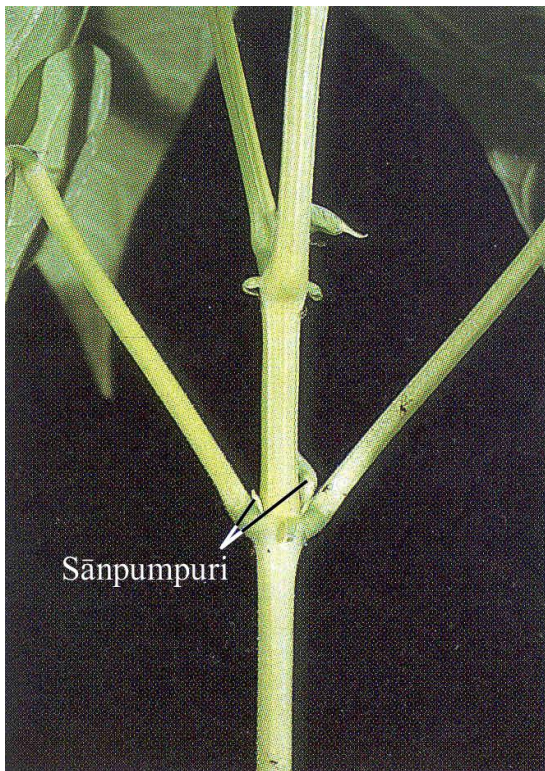
1955. gadā K. Millers un F. Skugs no autoklavēta siļķes spermas DNS preparāta tīrā veidā izdalīja ķīmisku faktoru, kas inducēja tabakas šūnu dalīšanos audu kultūrās. Šo faktoru identificēja kā 6-furfurilaminopurīnu (kinetīnu).

Dabīgais citokinīns *zeatīns* 1963. gadā tika izdalīts no negatīviem kukurūzas (*Zea mays*) graudiem. Mūsdienās ir sintezētas daudzas vielas ar citokinīnu aktivitāti.

Šūnu dalīšanās un diferenciācija. Citokinīni sintezējas aktīvi augošos audos, īpaši saknēs, dīgļos un augļos. Saknēs sintezējušies citokinīni uz auga virszemes daļām pasīvi pārvietojas pa koksnes vadaudiem. Citokinīni mijiedarbībā ar auksīnu stimulē šūnu dalīšanos un diferenciāciju. Citokinīnu ietekme uz šūnu augšanu audu kultūrās dod atbildi uz jautājumu, kā šī fitohormonu klase varētu funkcionēt intaktā augā. Ja stumbra parenhīmas audu gabaliņu kultivē barotnē, kas nesatur citokinīnus, šūnas izaug ļoti lielas, bet nedalās. Ja barotnei pievieno tikai citokinīnus, nekāds efekts nav novērojams, bet, pievienojot tos kopā ar auksīnu, šūnas dalās, turklāt šūnu diferenciāciju kontrolē citokinīnu / auksīna attiecība. Ja abu fitohormonu attiecība ir vienāda, šūnu masa turpina augt, bet šūnas nediferencējas. Ja barotnē dominē citokinīni, no kallusa attīstās dzinumi, bet, ja dominē auksīns – veidojas saknes. Šis ir piemērs, kā gēnu ekspresiju var kontrolēt, manipulējot tikai ar diviem ķīmiskajiem signāliem.

Minēto fitohormonu spēja izraisīt šūnu dalīšanos un ietekmēt to diferenciāciju acīmredzot saistīta ar faktu, ka citokinīni stimulē RNS un proteīnu sintēzi, un šie jaunsintezētie proteīni var būt iesaistīti šūnu dalīšanās procesā.

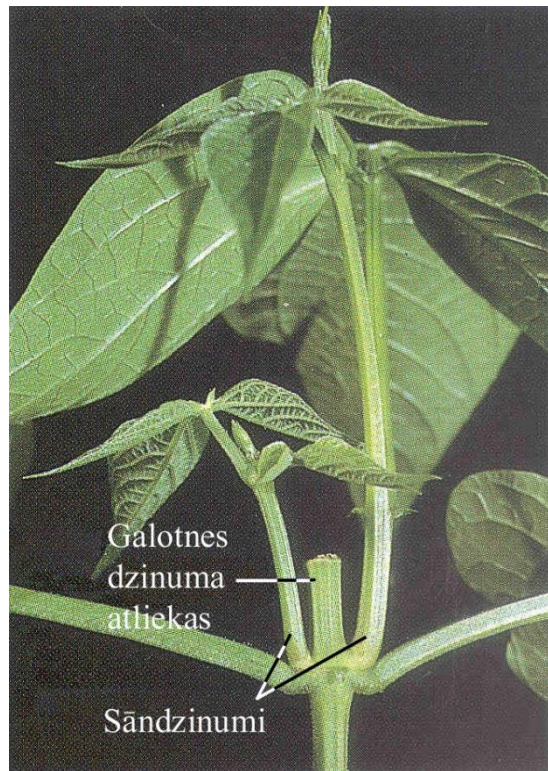
Apikālās dominēšanas kontrole. Citokinīnu un auksīna mijiedarbības izpausme ir novērojama arī **apikālajā dominēšanā** – galotnes pumpura spējā kavēt sānpumpuru augšanu un attīstību. Šajā gadījumā abi fitohormoni darbojas kā antagonisti. Auksīns, kas no galotnes pumpura pārvietojas lejup, kavē sānpumpuru augšanu un tādējādi dzinums aug garumā, bet sāndzinumi neveidojas (2.4. attēls). Tomēr no saknēm uz auga virszemes daļām transportētie citokinīni darbojas kā auksīna antagonisti, signalizējot sānpumpuriem par augšanas sākumu. Ja ir sākusies sānpumpuru augšana, auksīns to pārtraukt nespēj. Pirmie parasti sāk augt saknei tuvāk esošie sānpumpuri, tādējādi atspoguļojot relatīvo attālumu starp auksīna un citokinīnu avotiem.



A

2.4.attēls. Apikālā dominēšana.

- A) Galotnes pumpurā sintezētais auksīns inhibē sānpumpuru augšanu. Tādējādi dzinuma galvenā ass stiepjas garumā, bet sāndzinumu veidošanās nav novērojama. Savukārt citokinīni, kas no saknēm pārvietojas augšup uz virszemes daļām, stimulē sānpumpuru augšanu. Ar to arī izskaidrojams, kāpēc vairumam augu dzinuma galotnei tuvākie sānpumpuri aug vājāk, nekā saknei tuvāk esošie.
- B) Nogriežot galotnes pumpuru (dekapitējot augu), var iegūt kuplāku augu. Citokinīns, ko auksīns vairs neietekmē, stimulē sānpumpuru augšanu, tādējādi veidojoties lielākai sāndzinumu sistēmai – augs aug kuplāks.
- C) Apikālo dominēšanu dārzkopības praksē pārtrauc, dekapitējot augus.



B



C

Auksīna un citokinīnu kontrolētā sāndzinumu veidošanās ir viens no veidiem, kā augs koordinē tā virszemes un sakņu sistēmu augšanu. Sakņu sistēmai kļūstot lielākai, citokinīnu satura palielināšanās augā signalizē virszemes daļai par sāndzinumu veidošanās sākumu. Abu fitohormonu daudzuma apgriezta proporcija ietekmē sānsakņu veidošanos – auksīns stimulē, bet citokinīni inhibē sānsakņu augšanu.

Auksīns un citokinīni sāndzinumu augšanu var regulēt arī netieši - izmainot cita fitohormona – etilēna – koncentrāciju.

Citokinīni kā pret novecošanas fitohormoni. Citokinīni augiem var kavēt dažu orgānu novecošanu, iespējams, inhibējot proteīnu šķelšanu, stimulējot RNS un proteīnu sintēzi, un no blakus esošajiem audiem mobilizējot barības vielas. Ja augam nogrieztas lapas mērcē citokinīnu

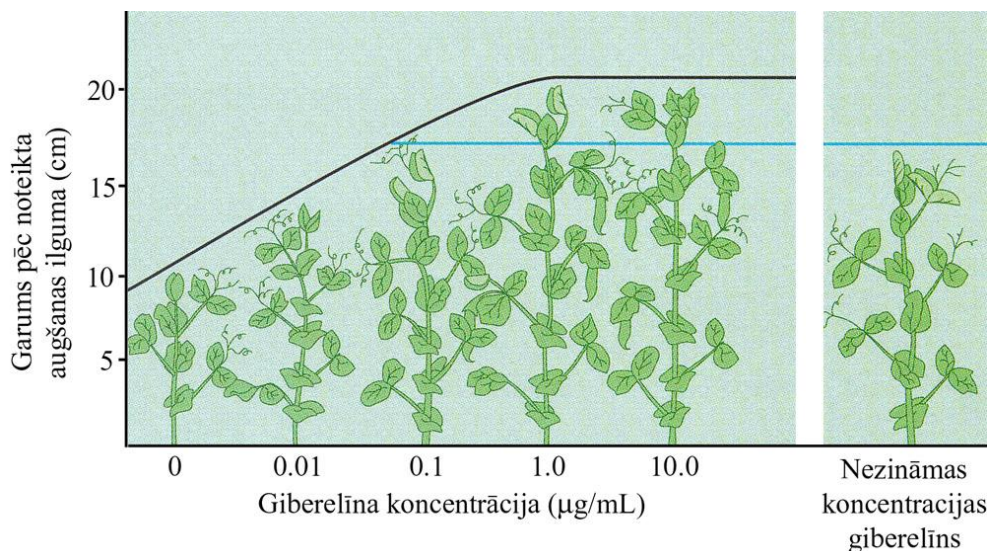
šķīdumā, tās ilgāk paliek zaļas, nekā neapstrādātas lapas. Iespējams arī, ka citokinīni kavē intaktu augu lapu novecošanu. Praksē citokinīnus kā pretnovecošanas fitohormonus izmanto, apmiglojot grieztos ziedus, lai tie ilgāk saglabātos svaigi. Citokinīni palielina arī augļu un dārzeņu uzglabāšanas ilgumu pēc ražas novākšanas, tomēr praksē tas netiek izmantots.

2.3. Giberelīni

Aptuveni pirms gadsimta rīsa audzētāji kādā Āzijas valstī savā rīsa laukā pamanīja dažus ārkārtīgi strauji augošus augus, kas jau pirms rīsa nobriešanas un ziedēšanas apgāzās, jo nespēja noturēt garo virszemes daļu. Japānā šo parādību nosauca par *bakanae* jeb “trako dzinumu slimību”. 1926. gadā japāņu zinātnieks E.Kurosava atklāja, ka šo slimību izraisa fitopatogēnā sēne *Gibberella fujikuroi*. 1930. gados Japāņu zinātnieki noteica, ka šī sēne izdala ķīmisku vielu, kas izraisa rīsa stumbru spēcīgu stiepšanos, un nosauca to par **giberelīnu**. 1938. gadā to kristāliskā veidā izdalīja T.Jabuta. 1954. gadā angļis B.Kross atšifrēja giberelskābes struktūru – tas ir tetraciklisks diterpenoīds. Pēdējos 30 gados ir identificēti vairāk nekā 70 dažādi giberelīni, no kuriem daudzi augos veidojas dabīgi.

Stumbru stiepšanās. Giberelīni augos sintezējas galvenokārt saknēs un jaunās lapās. Giberelīni stimulē gan lapu, gan arī stumbru augšanu, bet ļoti maz – sakņu augšanu. Augošos stumbros giberelīni un auksīns kā sinergisti acīmredzot darbojas vienlaicīgi, tomēr tas vēl pilnībā nav izpētīts. Ir zināms, ka giberelīni stumbros stimulē šūnu stiepšanos un dalīšanos.

Giberelīnu izraisīto stumbru stiepšanos var pētīt, apstrādājot ar šiem fitohormoniem noteiktas augu pundurformas. Piemēram, ar giberelīniem apstrādāti pundurzirņi, ko savos pētījumos izmantoja arī G.Mendelis, sasniedz normālu garumu. Apstrādāto punduraugu garums parasti korelē ar izmantotā fitohormona koncentrāciju (2.5.attēls.) Ja ar giberelīniem apstrādā normāla garuma augus, parasti nekāda reakcija nav novērojama. Acīmredzot augi jau paši ir sintezējuši optimālu šī fitohormona daudzumu, savukārt punduraugos giberelīnu biosintēze ir kavēta.

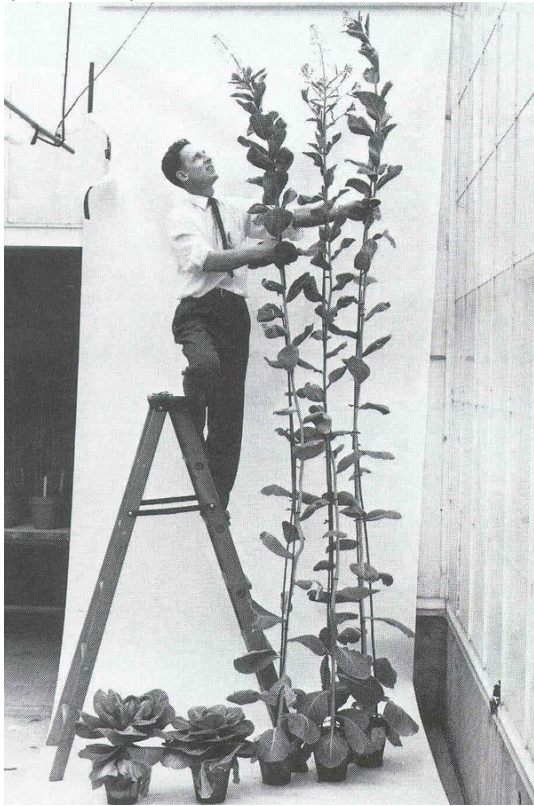


2.5.attēls. Giberelīna koncentrācijas noteikšana.

Lai noteiktu, kādas koncentrācijas giberelīns ir izmantots, lai iegūtu labajā attēla pusē redzamo augu, izmanto augu kvantitatīvo atbildes reakciju. Ar noteiktas koncentrācijas giberelīna šķīdumu apstrādātu punduraugu pēc noteikta laika salīdzina ar punduraugiem, kas apstrādāti ar zināmu koncentrāciju giberelīniem. Tādējādi var uzzināt, kādas koncentrācijas fitohormons ir izmantots auga apstrādei.

Līdzīgā veidā pēc koleoptiles izliekuma leņķa fototropisma gadījumā var noteikt, ar kādas koncentrācijas auksīnu ir apstrādāts augs.

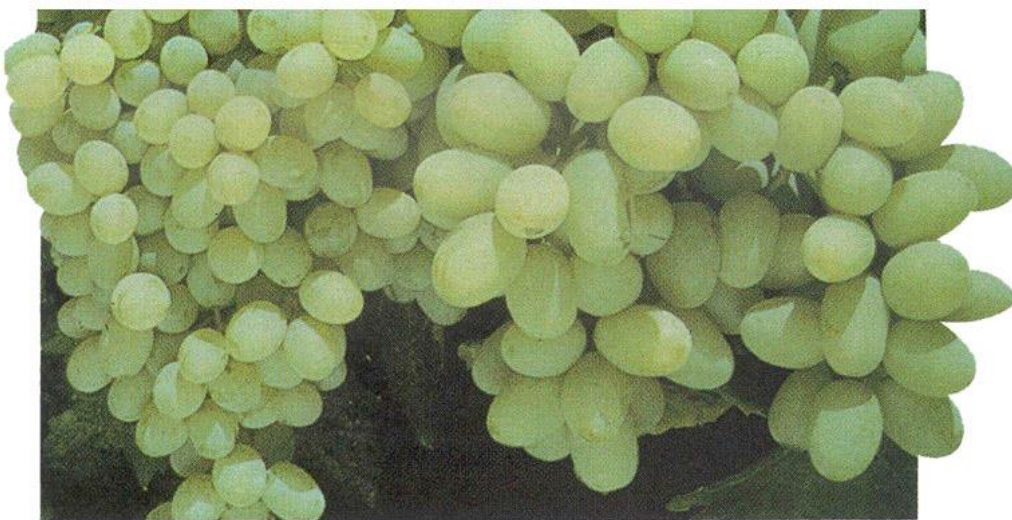
Īpaši uzskatāmi stumbra stiepšanās ir novērojama garās dienas augiem, kas atrodas stumbra rozetes fāzē, t.i., tiem raksturīgs ļoti zems stumbrs ar īsiem posmiem. Šādiem augiem giberelīns veicina ziedkopu veidošanos un bieži vien arī ziedēšanu. Kāpostu selekcijā svarīga ir augu rozetes formas saglabāšana, bet šādu augu apstrāde ar giberelīniem veicina to stiepšanos (2.6.attēls).



2.6.attēls. Giberelīna izraisīta kāpostu augu stiepšanās.

Selekcijas rezultātā iegūtie kāpostu augi nestieejas, ja vien tos neapstrādā ar giberelīniem.

Augļu augšana. Augļu attīstība ir otrs piemērs, kurā var pārliecināties par auksīna un giberelīnu dubultkontroli. Lai dažiem augiem nogatavotos augļi, tajos jābūt abiem fitohormoniem. Komerciāli visplašāk izmantotais giberelīnu pielietojums ir bezsēklu vīnogu šķirnes ‘Thompson’ miglošana, kā rezultātā vīnogas izaug lielākas (2.7.attēls).



2.7.attēls. Giberelīna ietekme uz augļu augšanu.

Kreisajā pusē kontrols augļi, labajā pusē – augļi, kas attīstījušies no ziedkopas, kas miglota ar giberelīnu šķīdumu.

Sēklu dīgšana. Daudzām sēklām raksturīgs liels giberelīnu saturs, īpaši dīglī. Sēklai uzņemot ūdeni un briestot, no dīgļa sāk izdalīties giberelīni, signalizējot sēklām par miera perioda pārtraukšanu un dīgšanas sākumu. Dažu augu sēklām, kuru dīgšanai nepieciešami īpaši vides apstākļi, kā gaisma vai apstrāde ar zemu temperatūru, miera periodu var pārtraukt, tās apstrādājot ar giberelīnu šķīdumu. Dabā giberelīni, iespējams, ir posms starp vides signālu un metabolisma procesiem, kas atjauno dīgļa augšanu.

Giberelīni veicina graudaugu augšanu, stimulējot hidrolizējošo enzīmu, kā α -amilāzes, kas mobilizē rezerves barības vielas, sintēzi. Jau pirms šī enzīma sintēzes giberelīns stimulē mRNS sintēzi, kas kodē α -amilāzi. Šis ir gadījums, kad fitohormons, ietekmējot gēnu ekspresiju, kontrolē augu attīstību, kaut arī fitohormona molekula uz genomu var arī neiedarboties tieši.

Giberelīni pavasarī pārtrauc sānpumpuru miera periodu, inducējot to augšanu. Gan sēklu, gan arī pumpuru miera gadījumā giberelīni darbojas kā cita fitohormona, abscizskābes, kas parasti inhibē augu augšanu, antagonists.

2.4. Abscizskābe

Līdz šim aplūkoti fitohormoni – auksīns, citokinīni un giberelīni – parasti stimulē augu augšanu. Tomēr augu dzīvē ir arī gadījumi, kad nepieciešams palēnināt vai pat apturēt augšanu. Fitohormons **abscizskābe (ABS)**, kas sintezējas pumpuros, palēnina augšanu un izraisa lapu aizmetņu attīstīšanos par zvīņām, kas ziemā pasargā miera periodā esošo pumpurus. Abscizskābe arī pārtrauc kambija šūnu dalīšanos. Tādējādi ABS palīdz augam sagatavoties ziemai, uz kādu laiku pārtraucot primāro un sekundāro augšanu. Nosaukums “abscizskābe” [lat. *ab* – zaudējums, *caedere* – griezum] radās laikos, kad tika uzskatīts, ka tā vasarzaļajiem kokiem rudenī izraisa lapkriti, tomēr ABS nozīme šajā procesā vēl nav skaidri pierādīta.

Cits piemērs dabā, kad augam nepieciešams apturēt augšanu, ir miera perioda iestāšanās sēklām, un šajā procesā atkal ir iesaistīta ABS. Sēklu dīgšana sākas, ja tajās inaktīvā vai iznīcina ABS, vai arī palielina giberelīnu aktivitāti. Dažiem tuksneša augiem sēklu miera periods tiek pārtraukts, kad pēc spēcīgām lietus gāzēm ūdens no sēklām izskalo ABS. Citām sēklām, lai deaktivētu abscizskābi, nepieciešama gaisma, aukstums vai kāds cits vides faktors. Vairumā gadījumu ABS un giberelīnu attiecība sēklās nosaka, vai sēkla dīgs, vai arī atradīsies miera periodā. Līdzīgi arī sānpumpuru miera periodu kontrolē nevis dažādu fitohormonu absolūtais daudzums tajos, bet gan to līdzsvars. Piemēram, ābelēm, ABS koncentrācija patiesībā lielāka ir nevis sānpumpuros, bet gan augošajos pumpuros, tomēr liela giberelīnu koncentrācija augošajos pumpuros nomāc ABS inhibējošo darbību.

Abscizskābe darbojas ne vien kā inhibējošais fitohormons, bet arī kā augu stresa hormons, kas augam palīdz pārvarēt nelabvēlīgus apstākļus. Piemēram, kad augs sāk vīst, ABS uzkrājas lapās un izraisa atvārsnīšu aizvēršanos, samazinot transpirāciju un novēršot lielāku ūdens zudumu.

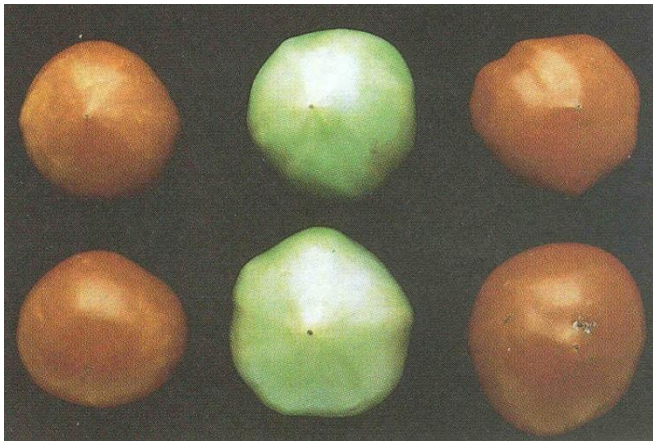
2.5. Etilēns

XX gadsimta sākumā citrusaugļus nogatavināja angāros, ko apsildīja ar petrolejas krāsnīm. Augļkopji uzskatīja, ka augļi nogatavojas siltumā, tomēr, kad sāka izmantot gāzes apkuri, tas nenotika. Augu fiziologi vēlāk atklāja, ka augļu nogatavošanos angāros veicina **etilēns**, petrolejas sadegšanas gāzveida blakusprodukts. Mūsdienās ir zināms, ka augi paši sintezē etilēnu kā fitohormonu un šis fitohormons, augļiem nogatavojoties, inducē dažādas atbildes reakcijas. Tā kā etilēns ir gāze, tas augā pārvietojas pa starpšūnu telpām. Dažos gadījumos etilēns inhibē šūnu stiepšanos. Mūsdienās konstatēts, ka daudzus no inhibējošiem efektiem, kas agrāk tika piedēvēti auksīnam, patiesībā izraisa etilēna sintēze, ko inducē auksīna liela koncentrācija. Iespējams, ka sakņu stiepšanos un sānpumpuru augšanu pārmērīga auksīna satura gadījumā inhibē etilēns. Etilēns augā ir saistīts arī ar daudziem novecošanas procesiem.

Augu novecošana. Novecošana ir neatgriezenisku izmaiņu norise organismā, kā rezultātā tas iet bojā. Novecošana kā normāls augu attīstības posms var notikt atsevišķās šūnās, orgānos vai visā augā. Piemēram, pirms traheīdas un korķa šūnas augā sāk pildīt savas funkcijas, tās iet bojā. Kā

atsevišķu orgānu novecošanu var minēt koku lapu nomešanu rudenī vai arī ziedu vainaglapu novīšanu un nokrišanu. Vesela auga novecošanu visvieglāk novērot viengadīgiem augiem, kas drīz pēc ziedēšanas un augļu ražošanas iet bojā. Iespējams, ka visos šajos novecošanas gadījumos svarīgas funkcijas veic etilēns. Tomēr novecošanas piemēri, kuri ir pētīti visvairāk, ir augļu nogatavošanās un lapu nomešana rudenī.

Augļu nogatavošanās. No sēklotnes attīstoties auglim, tajā notiek dažādas metabolisma un uzbūves izmaiņas. Dažas no šīm izmaiņām, ieskaitot šūnapvalku noārdīšanos, kā rezultātā augļi kļūst mīkstāki, un hlorofilu daudzuma samazināšanos un hromoplastu daudzuma palielināšanos auglī, kā rezultātā tas zaudē savu zaļo krāsu, arī var uzskatīt par novecošanas procesiem. Etilēns izraisa vai paātrina šīs izmaiņas augā un var izraisīt arī nogatavojušos augļu nokrišanu (2.8.attēls). Augļu nogatavošanās laikā, etilēnam veicinot novecošanas procesus, notiek ķēdes reakcija, kad novecojošās šūnas izdala arvien vairāk etilēna. Tā kā etilēns ir gāze, šis nogatavošanās signāls pārvietojas no vien augļa uz citu. Negatavu augļi iespējams nogatavināt, to ievietojot polietilēna maisiņā, kurā tādējādi uzkrājas etilēns. Mūsdienās augļi komerciālos nolūkos tiek novākti negatavi, transportēti un īsi pirms to pārdošanas lielos konteineros apstrādāti ar etilēnu. Atsevišķos gadījumos, lai novērstu dabīgā etilēna izraisīto augļu nogatavošanos, tos bieži vien uzglabā ar ogļskābo gāzi pildītos konteineros. Gāze konteineros ir periodiski jāmaina, lai tajos neuzkrātos dabīgais etilēns. Šādā veidā pērnos ābolus ir iespējams uzglabāt līdz pat nākamā gada ražai. Mūsdienās molekulārie biologi jau ir atklājuši metodi, kā manipulēt ar vienu no etilēna sintēzei nepieciešamo gēnu ekspresiju.

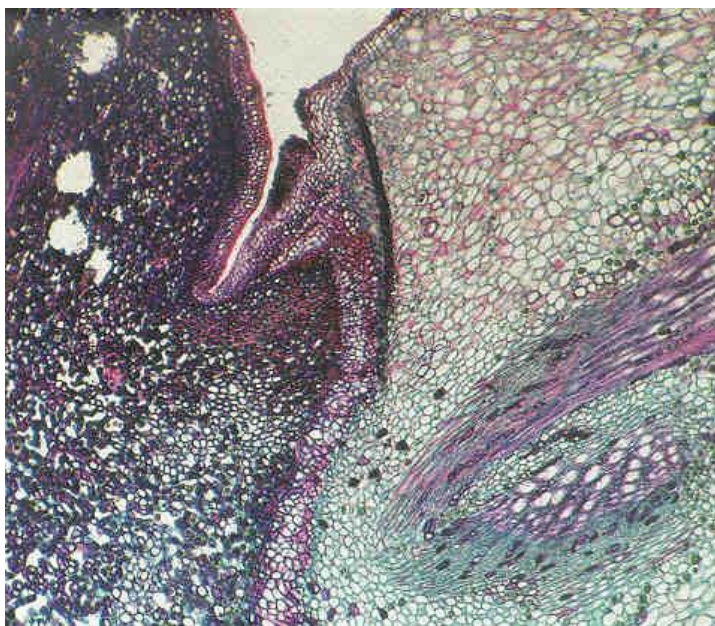


2.8.attēls. Augļu nogatavošanās mākslīgā kontrole.

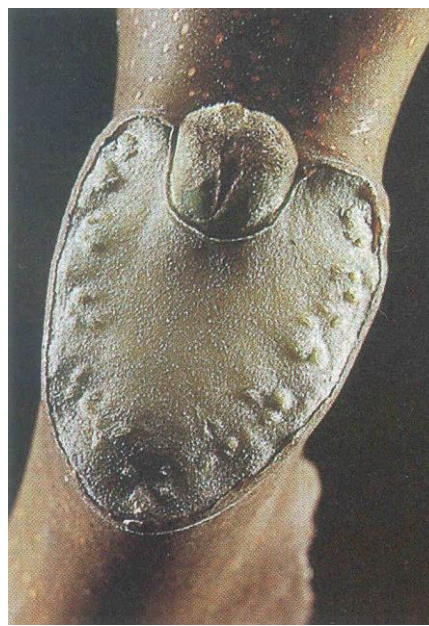
Attēla kreisajā pusē redzamo tomātu augļu nogatavošanos dabīgā veidā nodrošinājis etilēns. Molekulārie biologi ir aizkavējuši attēla centrā redzamo augļu nogatavošanos ar pretnovecošanas RNS, kas bloķē kāda gēna transkripciju, kurš nepieciešams etilēna sintēzei. Vēlāk augļus var nogatavināt, tos apstrādājot ar etilēnu (augļi attēla labajā pusē). Ar šādas metodes palīdzību var izvairīties no augļu un dārzeņu bojāšanās to uzglabāšanas laikā.

Lapu nomešana. Lapu nomešana rudenī ir viens no pielāgojumiem, lai augi pasargātos no izžūšanas ziemā, kad ūdens augsnē ir sasalis un augi to nevar uzņemt. Pirms lapu nomešanas daudzas barības vielas pārvietojas no lapām uz stumbriem un citām uzkrāšanas vietām. Jaunu lapu augšanai nepieciešamās barības vielas uz augošajām auga daļām pārvietojas nākamajā pavasarī. Rudenī lapās noārdās hlorofils, sāk dominēt karotinoīdi un lapas sāk izskatīties dzeltenas, sarkanas, oranžas – tās vairs nav zaļas.

Rudenī pirms lapu nomešanas pie lapas kāta pamatnes sāk veidoties atdalītājzona (2.9.attēls, A).



A



B

2.9.attēls. Lapas nomešana (lapkritis).

- A) Lapu nomešanu kontrolē etilēna un auksīna līdzsvara izmaiņas. Atdalītājzonu attēla centrā var redzēt kā violeto vertikālu joslu pie lapas kāta pamatnes.
- B) Pēc lapas nomešanas aizsargslānis kļūst par lapas pēdu, kas augu aizsargā no patogēnu iekļūšanas.

Mazajām šī slāņa parenhīmas šūnām ir ļoti plāni šūnapvalki, turklāt vadaudiem atdalītājzonā nav sklerenhīmas maksts. Enzīmam celulāzei šajā slānī šķeļot šūnapvalku galveno sastāvdaļu celulozi, pavājinās kontakti starp šūnām, līdz beidzot lapa no sava smaguma vai arī, vējam palīdzot, nokrīt. Vēl pirms lapas nomešanas stumbra pusē no atdalītājzonas veidojas korķa slānis, kas augu aizsargā no patogēnu iekļūšanas – šo vietu pēc lapas nomešanas sauc par lapas pēdu (2.9.attēls, B).

Lapu nomešanu kontrolē etilēna un auksīna līdzsvara izmaiņas. Lapai novecojot, tajā sintezējas arvien mazāk auksīna, un tādējādi atdalītājzonas šūnas kļūst jutīgākas pret etilēnu. Šī fitohormonu līdzsvara maiņa augā ir pašinducēta – rudenī atdalītājzonas šūnas pašas sāk sintetēt papildus etilēnu, kas lapās inhibē auksīna sintēzi. Tiklīdz atdalītājzonā sāk dominēt etilēna ietekme, šūnas sāk sintetēt celulāzi, kas šķeļ šūnapvalkos esošo celulozi.

Vides stimuli lapu nomešanai ir dienas garuma samazināšanās un temperatūras pazemināšanās rudenī. Šī sakarība starp ārējo kairinātāju un fitohormonālajiem signāliem un atbildes reakcijām augā norāda svarīgus apstākļus augu kontroles sistēmu pētīšanā. Kā augi patiesībā atklāj izmaiņas savā apkārtnē? Atbildi uz šo jautājumu daļēji iespējams rast augu kustību pētījumos.

3. Augu kustības

Nejaušam novērotājam augi nešķiet pārāk dinamiski organismi, tomēr augu fotonovērojumi rāda, ka tie spēj veikt diezgan precīzas kustības. Izšķir divus lielus augu kustību tipus: augšanas izraisītās kustības un turgora maiņas izraisītās kustības.

Evolūcijas procesā augiem ir izveidojies specifisks pielāgojums, ko nosaka *neatgriezeniska šūnu stiepšanās*. Šis kustību veids ir pamatā ass orgānu augšanai, lapas plātņu virsmas pieaugumam u.c. Savukārt turgora maiņas izraisītās kustības nav atkarīgas no augu augšanas procesa – tās nosaka to orgānu kustības, kas beiguši augšanu (lapas, ziedi u.c.).

3.1. Tropismi

Vide ļoti būtiski ietekmē augus. **Tropismi** [gr. *trope* – pagrieziens] ir augu kustības, ko izraisa vienpusējs kairinājums. Tropismi var būt pozitīvi vai negatīvi – auga augšana var notikt

kairinātāja virzienā vai pretēji. Tropismu pamatā ir atšķirīgs šūnu augšanas ātrums orgāna pretējās pusēs. Trīs galvenie tropisma izraisītāji ir gaisma (fototropisms), Zemes pievilkšanas spēks (ģeotropisms jeb gravitropisms) un pieskāriens (tigmotropisms).

Fototropisms. Fototropisma gadījumā vērojama auga orgānu augšana gaismas virzienā vai pretēji. Auga virszemes daļu pozitīvais fototropisms jau aplūkots (1.1., 1.2., 1.3.attēli). Jau aprakstītajos gadījumos augu kustību izraisa ātrāka šūnu augšana orgāna neapgaismotajā pusē, kam pamatā ir nevienmērīgs auksīna plūsmas no dzinuma galotnes sadalījums. Pagaidām vēl nav skaidri zināms, kā gaisma inducē šādu nevienmērīgu auksīna plūsmas sadalījumu, tomēr ir zināms, ka tam pamatā ir kāds fotoreceptors, kas uztver zilo gaismu, ir lokalizēts dzinuma galotnē un acīmredzot ir vitamīnam riboflavīnam radniecīgs dzeltenais pigments. Iespējams, ka šis pats receptors ir iesaistīts arī atvārsnīšu kustību mehānismā un citās auga atbildes reakcijās uz gaismu.

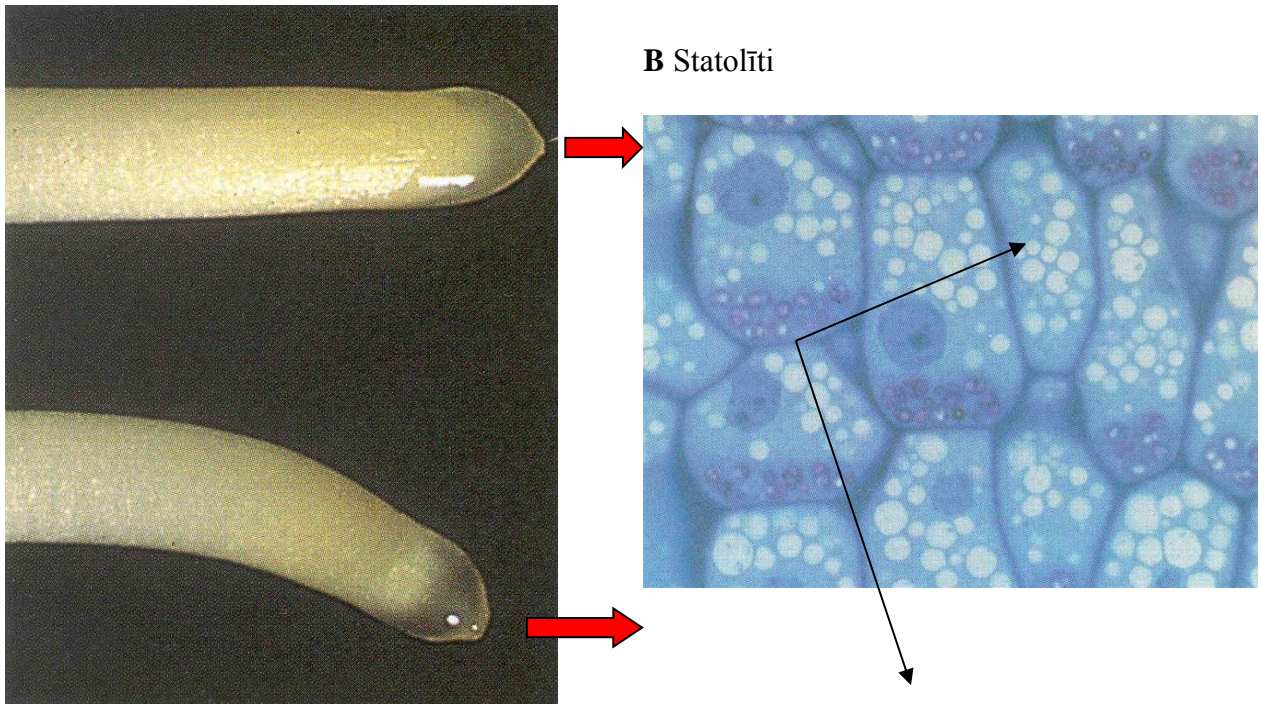
Ģeotropisms (gravitropisms). Neatkarīgi no sēklas novietojuma, dīgļlapas dīgstot tieksies augšup, bet dīgļsakne – lejup. Reaģējot uz Zemes pievilkšanas spēku, saknēm izpaudīsies pozitīvais **ģeotropisms**, bet dzinumiem – negatīvais ģeotropisms. Ģeotropisma funkcija ir nodrošināt sakņu izaugšanu augsnē, lai uzņemtu ūdeni un minerālvielas, un vasas tiekšanos gaismas virzienā, lai nodrošinātu fotosintēzi, neatkarīgi no tā, kā sēkla nokrīt uz substrāta.

Augi savu orientāciju nosaka ar **statolītu**, īpašu leikoplastu, palīdzību, kuros uzkrājušies terciārā jeb neaizskaramā ciete, un kuri izvietojušies šūnu zemākajā vietā (3.1.attēls). Saknēs statolīti ir lokalizēti noteiktās saknes uznavas šūnās. Saskaņā ar kādu hipotēzi, statolītu lokalizēšanās šūnu zemākajā vietā izraisa kalcija sadalījumu saknē, kas nosaka auksīna laterālo transportu saknē. Kalciji un auksīns uzkrājas sakņu stiepšanās zonas apakšējā pusē. Izšķīdušā veidā tie nereaģē uz Zemes pievilkšanas spēku, bet tiek aktīvi transportēti uz vienu saknes pusi. Lielā koncentrācijā auksīns inhibē šūnu stiepšanos, kā rezultātā saknes apakšējā pusē tiek kavēta augšana. Straujāka šūnu augšana saknes pretējā pusē izraisa saknes izliekšanos, tai augot. Šis tropisms turpinās, saknei turpinot augt taisni lejup. Par ģeotropismu auga virszemes daļās ir zināms mazāk, tomēr arī tam ir liela nozīme augu dzīvē, piemēram, paceļot veldrē sakritušu labību (3.2.attēls).

Tigmotropisms. Vīnkokiem, mežvīniem, zirņiem un citiem kāpelējošiem augiem raksturīgas lapu pārveidnes vītes, ar ko augi piestiprinās dažādām virsmām (3.3.attēls). Šīs lapu pārveidnes parasti aug taisni, līdz pieskaras kādam šķērslim vai virsmai. Šis kontakts izraisa vīšanās reakciju, ko nosaka atšķirīga šūnu augšana vītes vai stumbra pretējās pusēs. Šādu interesantu pieskāriena izraisītu augšanu sauc par **tigmotropismu** [gr. *thigma* – pieskāriens].

Dažādas interesantas auga atbildes reakcijas var izraisīt arī tā mehāniska kairināšana. Kādā eksperimentā augu stumbri kairināti, tos ilgstoši berzējot, kā rezultātā tie izauga īsāki un resnāki, nekā kontroles augi, kuri netika kairināti. Savvaļā līdzīgas izmaiņas augu augšanā novērojamas, piemēram, kokiem augot stipri vējainā vietā, kā rezultātā stumbrā novērojams nevienmērīgs pieaugums (viena gadskārta dažādās stumbra pusēs ir dažāda platuma). Šāds ilgstošs kairinājums kokiem nosaka arī zemāku stumbru attīstīšanos un šādi novirzei pamatā ir **tigmomorfoģenēze**. Acīmredzot ilgstoša mehāniska kairinājuma rezultātā pastiprināti veidojas etilēns.





A

3.1.attēls. Statolīti un ģeotropisms.

Attēlā (A) redzamā kukurūzas sakne tika novietota uz stāvas plāksnes un nofotografēta eksperimenta sākumā (augšējais attēls) un pēc 1.5.stundām (apakšējais attēls).

B) Gaismas mikrofotogrāfijās redzams statolītu – specializētu leikoplastu - novietojums saknes uznavas šūnās. Statolītu izvietojums šūnu zemākajā daļā acīmredzot augam norāda Zemes centra atrašanās virzienu, kā rezultātā notiek auksīna nevienmērīgs sadalījums (saknes pusē, kas vērsta pretēji Zemes centram, uzkrājas vairāk auksīna) un sakne augot izliecas virzienā uz leju.

3.2.attēls. Apgāzušās auga virszemes daļas pēc kāda laika turpina augt normālā virzienā.





A



B

3.3.attēls. Augi augot ar vītēm (A) vai stumbru (B) piestiprinās dažādām virsmām.

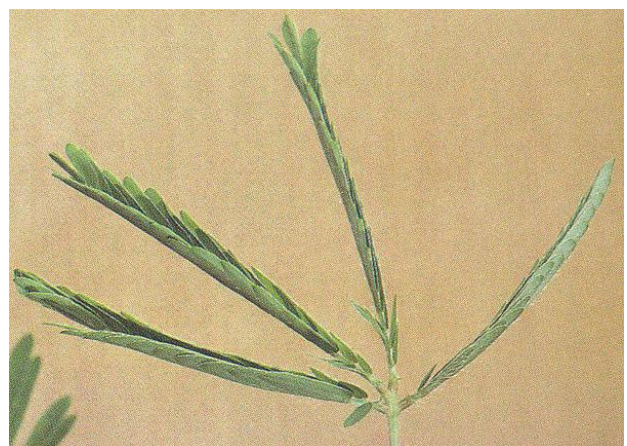
3.2. Turgora izraisītās kustības

Papildus jau aprakstītajām ilgstošajām auga formas izmaiņām, ko izraisa tropismi, augiem ir novērojamas arī īslaicīgas kustības, ko kairinājuma rezultātā izraisa turgora izmaiņas specializētās šūnās.

Lapu straujās kustības. Ja pieskaras kautrīgās mimozas *Mimosa pudica* saliktajai lapai, tās lapiņas strauji sakļaujas, turklāt, piekļaujoties pie stumbra, nolaižas arī visa lapa (3.4.attēls). Šādai lapiņu kustībai pamatā īpašs mehānisms – lapiņu pamatnē, spilventiņos esošās motorās šūnas dažu sekunžu laikā spēj zaudēt turgoru, kā rezultātā lapiņas piekļaujas kātam. Turgora zaudēšanai pamatā ir kālija jonu izkļūšana no šūnām, kā rezultātā tās osmozes ceļā zaudē arī ūdeni. Sākotnējā stāvokļa atjaunošanās notiek tikai 30-60 minūšu laikā. Visticamākais, ka aprakstītajam mimozas lapu kustību veidam pamatā ir auga pielāgojums, lielā vējā piekļaut lapas un lapiņas, lai samazinātu transpirāciju. Tomēr tam pamatā varētu būt arī ērkšķu demonstrēšana augēdājiem. Sakļaujoties lapām, šī struktūra kļūst īpaši labi redzama.



A



B

3.4.attēls. Kautrīgās mimozas *Mimosa pudica* atbildes reakcija uz pieskārienu.

A) Mimosas lapa pirms kairinājuma.

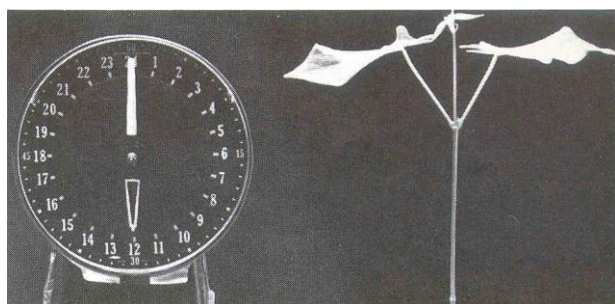
B) Mimosas lapa dažas sekundes pēc pieskāriena tai. Novērojama lapiņu sakļaušanās.

Labi novērojama lapu straujo kustību īpašība ir kairinājuma radītā signāla pārvietošanās augā. Ja vienai jutīga auga lapai pieskaras ar karstu adatu, uz kairinājumu vispirms atbild šī lapa (lapiņa), pēc tam tai tuvāk esošās lapas (lapiņas), utt., līdz kairinājuma signālu ir uztvērušas visas auga lapas. Signāls no primārās kairinājuma vietas augā pārvietojas viļņveidīgi ar ātrumu apmēram 1

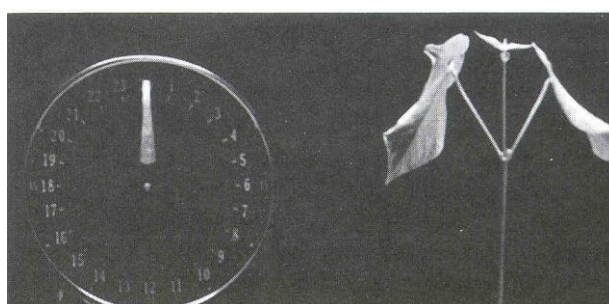
cm/s. Iespējams, ka šajā signāla pārvadē iesaistīta ķīmiska viela, tomēr ir skaidri zināms, ka šāda kairinājuma rezultātā augā konstatējami elektriskie impulsi, ko var noteikt, augam pievienojot elektrodus. Šie impulsi, ko sauc par **darbības potenciālu**, ir līdzīgi nervu impulsiem dzīvnieku organismos, tomēr augu darbības potenciāli ir tūkstošiem reižu lēnāki.

Cits straujo kustību piemērs ir mušu dioneja, kam darbības potenciāls no sensormatiņiem pārvietojas uz šūnām, kas nodrošina lapu aizvēršanos un kukaiņa satveršanu.

Nakts miera kustības. Pupiņām un citiem tauriņziežu dzimtas augiem vakarā lapas nolaižas un no rīta atkal paceļas (3.5.attēls). Šīs “**nakts miera kustības**” līdzīgi kā mimozai, nosaka lapu spilventiņu motoro šūnu turgora diennakts izmaiņas. Horizontālā stāvoklī pa dienu lapas notur turgescentas šūnas spilventiņa apakšējās daļā, savukārt pa nakti turgors palielinās spilventiņu augšējās šūnās un samazinās apakšējās šūnās, un tādējādi lapas nolaižas. Turgora izmaiņas motorajās šūnās acīmredzot izraisa kālija jonu pārvietošanās spilventiņā – kālija joni ir osmotiskie aģenti, kas nodrošina ūdens uzņemšanu motorajās šūnās vai izdalīšanos no tām, un tādējādi var uzskatīt, ka aprakstīto lapu kustību pamatā ir tie paši mehānismi, kas ir pamatā atvārsnīšu kustībām.



A



B

3.5.attēls. Pupiņas nakts miera kustības.

A) Dienā lapas horizontālā stāvoklī notur turgors lapu spilventiņu apakšējās šūnās.

B) Naktī turgescentas kļūst šūnas lapu spilventiņa augšpusē.

4. Cirkādiskie ritmi un bioloģiskais pulkstenis

Cilvēka pulsu, asinsspiedienu, temperatūru, šūnu dalīšanās ātrumu, asins šūnu daudzumu, uzbudinājumu, metabolisma intensitāti, dzimumtieksmi u.c. procesus ietekmē diennakts laiks. Daži kukaiņi pret insekticīdiem pēcpusdienā ir jutīgāki, nekā no rīta. Daudzām sēnēm sporas katru dienu veidojas vairākas stundas vienā un tajā pašā laikā. Tumsā spīdošas viensūnas aļģes savu bioluminiscences mehānismu katru dienu ieslēdz noteiktā laikā. Arī augiem novērojamas ritmiskas izmaiņas, piemēram, nakts miera kustības tauriņziežiem, atvārsnīšu atvēršanās un aizvēršanās. Šīs ritmiskās un vēl daudzas citas parādības kontrolē **bioloģiskie pulksteņi**, augu iekšējie laika noteicēji. Pirmās zināšanas par bioloģiskajiem pulksteņiem ir iegūtas, pētot tieši augus.

Fizioloģisko 24 stundu ciklu, kas raksturīgs eikariotiem, sauc par **cirkādisko ritmu** [gr. *circa* – aptuveni, *dies* – diena]. Vai šos ritmus uztur tikai iekšējais pulkstenis, vai arī tiem stimulu dod kādi vides cikli, piemēram, Zemes griešanās ap savu asi? Cirkādiskie ritmi turpina pastāvēt arī tad, ja tiek izslēgta vides ietekme uz organismu. Piemēram, pupiņai nakts miera kustības turpinās arī tad, ja to nepārtraukti tur tumsā, vai arī nepārtraukti apgaismo – šī nav vienkārši lapu atbildes reakcija uz saulrietu un saullēktu. Organismiem, arī cilvēkiem, to ritmi turpinās arī dziļās šahtās vai lidojot kosmosā. Visi līdzšinējie pētījumi rāda, ka cirkādisko ritmu noteicējs ir endogēns (iekšējs). Tomēr šo pulksteņi precīzi 24 stundu ciklā uzstāda vide. Ja organismu tur nemainīgā vidē, cirkādiskie ritmi novirzās no 24 stundu perioda (periods ir viena cikla ilgums). Tā, turot pupiņas tumsā, to nakts miera kustībām novērojams 26 stundu periods.

5. Fotoperiodisms

Gandrīz visu augu dzīves ciklā svarīga nozīme ir gadalaiku maiņai. Sēklu dīģšana, ziedēšana, pumpuru aizmešanās un miera perioda pārtraukšana ir augu attīstības etapi, kas parasti notiek specifiskā gada laikā. Viens no vides kairinātājiem, ko augi visvairāk izmanto, lai noteiktu gadalaiku, ir fotoperiods – relatīvais dienas un nakts garums. Augu fizioloģisku atbildes reakciju uz dienas garumu, sauc par **fotoperiodismu**.

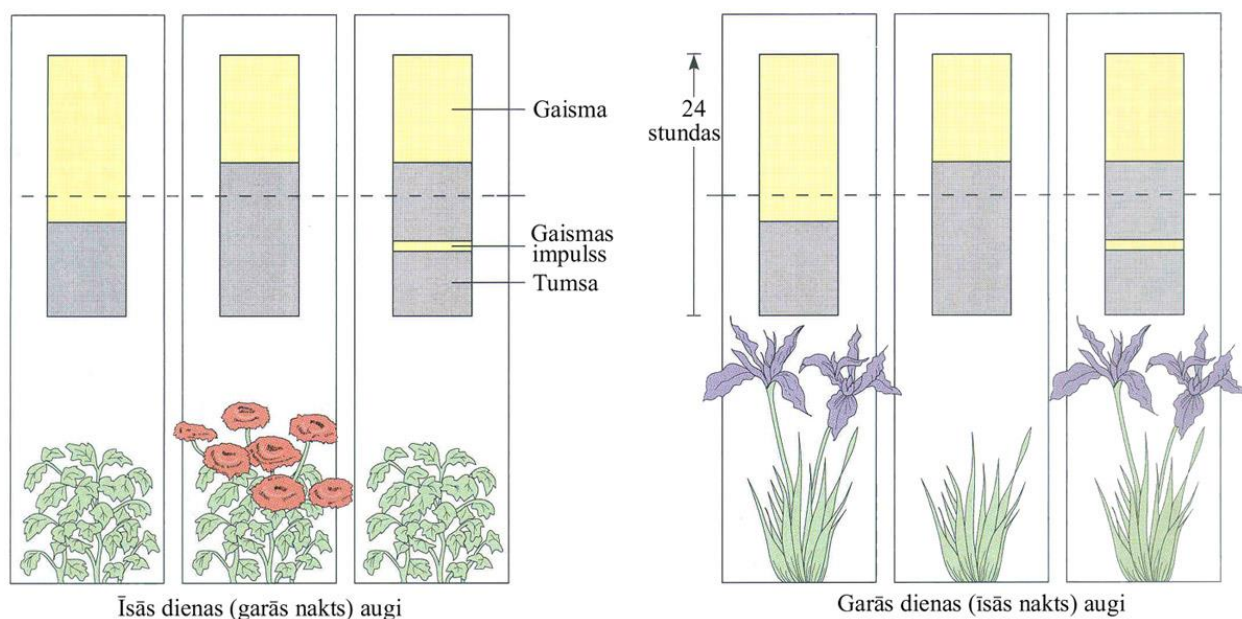
5.1. Ziedēšanas fotoperiodiskā kontrole

Viens no agrīnajiem mēģinājumiem noskaidrot, kā augs nosaka gadalaiku maiņu, saistīts ar kādas īpatnējas tabakas šķirnes pētījumiem, ko 1920. gadā veica V.Gārners un H.Alards. Šķirnes ‘Maryland Mammoth’ augi izauga ļoti gari, bet vasarā, kad normāli tabakas augi ziedēja, tiem ziedi neveidojās. ‘Maryland Mammoth’ uzziedēja tikai decembrī siltumnīcā. Mēģinot ar dažādiem paņēmieniem – eksperimentējot ar temperatūru, ūdens režīmu un minerālo barošanu – inducēt agrāku uzziedēšanu, Gārners un Alards konstatēja, ka ‘Maryland Mammoth’ uzziedēšanu stimulē dienas garuma samazināšanās ziemā. Izmantojot gaismas kameras, zinātnieki konstatēja, ka augi zied tikai tad, ja dienas garums nav lielāks par 14 stundām. ‘Maryland Mammoth’ vasarā neziedēja tāpēc, ka Merilendas platuma grādos diena bija par garu. Gārners un Alards ‘Maryland Mammoth’ nosauca par **īsās dienas augu**, jo tā ziedēšanai acīmredzot bija nepieciešams gaismas periods, kas ir *īsāks* par kritisko garumu. Citi īsās dienas augi, kas zied vasaras beigās, rudenī vai ziemā ir, piemēram, krizantēmas, asteres, puansetijas, acālijas, prīmulas, Alpu vijolītes. Citi no fotoperioda atkarīgi augi, uzzied tikai tad, ja gaismas periods ir *garāks* par noteiktu kritisko garumu. Tie ir **garās dienas augi**, kas zied galvenokārt pavasara beigās un vasarā. Piemēram, spināti zied, ja dienas garums nav mazāks par 14 stundām. Arī redīsi, salāti, īrisi un daudzi labībaugi ir garās dienas augi.

Trešās grupas augu – **neitrālo augu** – ziedēšanu fotoperiods neietekmē. Neitrālie augi ir tomāti, dārza zirņi, pieneņi, kuri zied, kad ir sasnieguši noteiktu ontogēnēzes periodu, neatkarīgi no dienas garuma šajā laikā.

Kritiskais nakts garums. 1940. gadā tika atklāts, ka ziedēšanu un citas augu atbildes reakcijas uz fotoperiodu patiesībā kontrolē nevis dienas, bet gan nakts garums. Pētnieki veica eksperimentu ar īsās dienas augu sīkdadžiem, kurš zied tikai tad, ja dienas garums ir mazāks par 16 stundām (nakts garums lielāks par 8 stundām). Ja fotoperioda dienas daļu uz īsu brīdi pārtrauc ar tumsu, tas ziedēšanu neietekmē. Tomēr, ja fotoperioda nakts daļu tikai uz dažām minūtēm pārtrauc ar blīvu gaismu, augi vairs nezied (5.1. attēls). Lai sīkdadži ziedētu, tiem nepieciešama vismaz 8 stundu ilga *nepārtraukta* tumsa. Īsās dienas augi patiesībā ir garās nakts augi, tomēr augu fizioloģijas terminoloģijā joprojām ir saglabāties vecais termins.

Garās dienas augi patiesībā ir īsās nakts augi. Audzējot šos augus garās nakts fotoperiodā, tie nezied, tomēr, ziedēšanu var inducēt, ja garo tumsas periodu jebkurā brīdī uz dažām minūtēm pārtrauc ar gaismas impulsu. Tādējādi auga atbildes reakcijas uz fotoperiodu ir atkarīgas no kritiskā nakts garums. Īsās dienas augi zied, ja nakts ir *garāka* par kritisko garumu (sīkdadžiem 8 stundas), bet garās dienas augi zied, ja nakts ir *īsāka* par kritisko garumu. Komerciālajā puķkopībā šis zināšanas izmanto, lai augus uzziedinātu arī neparastos gadalaikos – krizantēmas, kas ir īsās dienas augi, iespējams uzziedināt līdz pat maija beigām.



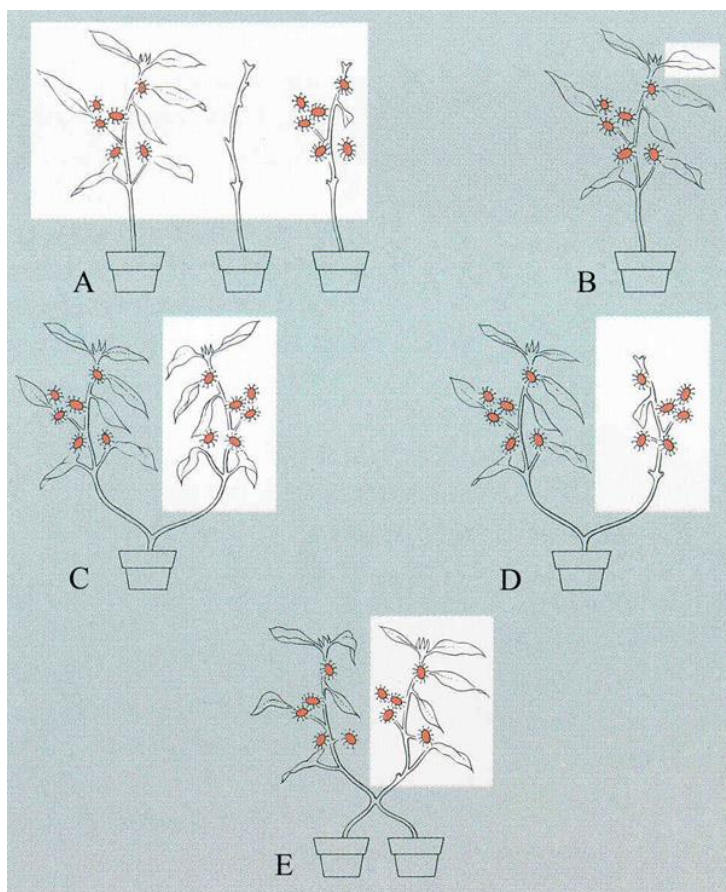
5.1.attēls. Ziedēšanas fotoperiodiskā kontrole.

- A) Īsās dienas (garās nakts) augs zied, ja nakts garums pārsniedz kritisko tumsas periodu. Pārtraucot tumsas periodu ar īsu gaismas impulsu, augs nezied.
- B) Garās dienas (īsās nakts) augs zied tikai, ja nakts ir īsāka par kritisko tumsas periodu. Nakti var mākslīgi saīsināt, to pārtraucot ar īsu gaismas impulsu.

Ne visus garās dienas augus var piespiest ziedēt īsās nakts apstākļos un otrādi, tikai izdarot jau aprakstītās manipulācijas ar gaismu. Dažkārt augiem atbildes reakcija uz fotoperiodu parādās tikai, ja tie iepriekš pakļauti kādam citam kairinātājam, piemēram, zemei, zemas temperatūrai. Tā, ziemas kvieši nezied, ja tie vairākas nedēļas nav atradušies 10 °C temperatūrā. Procesu, kura gaitā jaunajiem augiem ir jāsaņem nepieciešamā aukstuma deva, lai tie sāktu veidot ģeneratīvos orgānus, sauc par **jarovizāciju**. Ziemajiem vairākas nedēļas pēc jarovizācijas fotoperiods ar garo dienu (īso nakti) inducē ģeneratīvo orgānu veidošanos.

Ziedēšanas hormoni. Ziedi attīstās no ziedpumpuriem, bet fotoperiodu konstatē lapas. Lai inducētu īsās vai garās dienas auga ziedēšanu, pietiek ar vienas vienīgas lapas eksponēšanu attiecīgajā fotoperiodā. Un patiešām, ja augam ir kaut tikai viena lapa, tas spēj noteikt fotoperiodu un tiek inducēta ziedpumpuru veidošanās. Ja augam nogriež visas lapas, tas fotoperiodu noteikt nespēj. Acīmredzot, lai augi ziedētu, lapas ziedpumpuriem kaut kādā veidā par to signalizē. Vairums augu fiziologu uzskata, ka šis signāls ir fitohormons, un tas tika nosaukts par *florigēnu* (5.2.attēls). Visticamāk, ka signāls, kas ceļo no lapām uz ziediem, gan īsās, gan arī garās dienas augiem ir viens un tas pats, kaut arī šīs divas augu grupas atšķiras pēc fotoperioda īpašībām, kas nepieciešams, lai lapas šo signālu nosūtītu.

Kaut arī ziedēšanas hormoni acīmredzot pastāv, tas tomēr pagaidām vēl nav identificēts. Iespējams, ka ziedēšanas impulss nav visvienkārša ķīmiskā viela, bet gan dažādu fitohormonu specifisks maisījums.



5.2.attēls. Vai pastāv ziedēšanas hormons?

5.2. Fitohroms

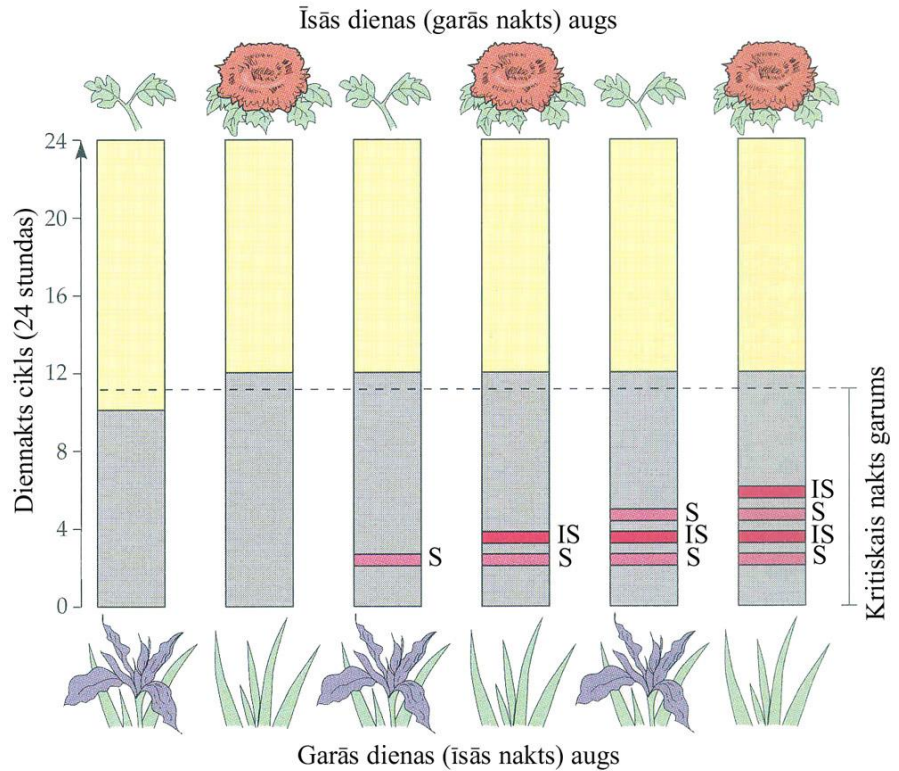
Līdz ar atklājumu, ka nakts garums ir kritiskais faktors, kas augā kontrolē atbildes reakcijas uz gadalaikiem, radās cits jautājums: kā augs mēra fotoperioda tumsas garumu? Daļa no atbildes ir pigments **fitohroms**. Tas tika atklāts, pētot dažādu krāsu gaismas ietekmi uz augu ziedēšanu, sēklu dīgšanu un citas ar fotoperiodu saistītas atbildes reakcijas.

Sarkanā gaisma ar viļņa garumu 660 nm ir gaisma, kas visefektīvāk pārtrauc nakts periodu. Kritiskajā nakts garumā augoši īsās dienas augi nezied, ja tumsas periodu pārtrauc ar īsu sarkanās gaismas impulsu. Un otrādi – sarkanās gaismas impulss tumsas perioda laikā inducē garās dienas augu ziedēšanu pat tad, ja kopējais nakts garums pārsniedz kritisko tumsas garumu (atcerēsimies, ka garās dienas augiem ziedēšanu inducē nakts, kas īsāka par kritisko garumu). Sarkanās gaismas impulsa ietekmē augs uztver tumsas periodu kā īsāku.

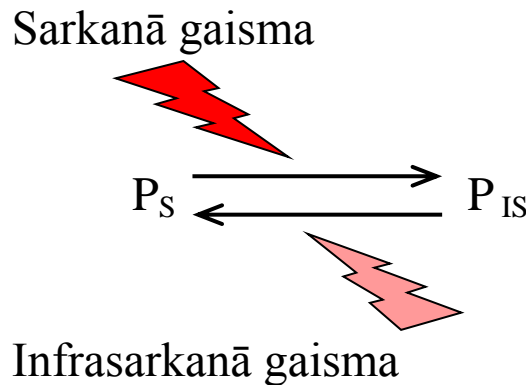
Nakts garuma saīsināšanos, ko imitē sarkanās gaismas impulss, var novērst ar tam sekojošu ~730 nm viļņa garuma gaismas impulsu. Tā ir spektra infrasarkanās daļas viļņa garuma gaisma, ko cilvēki saredz ļoti vāji. Ja sarkanajai gaismai (S), ar ko pārtrauc tumsas periodu, seko infrasarkanā gaisma (IS), augs tumsas perioda pārtraukumu neuztver. Īsās dienas augs neziedēs, ja kritiskā garuma nakti pārtrauks ar S impulsu, bet augs *ziedēs*, ja tas uztvers divus impulsus – vispirms S, bet pēc tam – IS. Apgrieztas impulsu secības IS – S gadījumā augi *neziedēs*. Jebkurā gadījumā viena gaisma atceļ otras gaismas izraisīto efektu – nav svarīgi, cik bieži abi impulsi mijas – augs nakts garumu uztvers tikai, vadoties pēc pēdējā impulsa. Tā, īsās dienas augi neziedēs, ja impulsu secība būs S-IS-S-IS-S, bet tie ziedēs, ja secība būs S-IS-S-IS-S-IS. Protams, uz garās dienas augiem šīs secības iedarbosies otrādi (5.3.attēls).

5.3.attēls. Sarkanās un infrasarkanās gaismas apgrieztā ietekme uz augu fotoperiodisko atbildes reakciju.

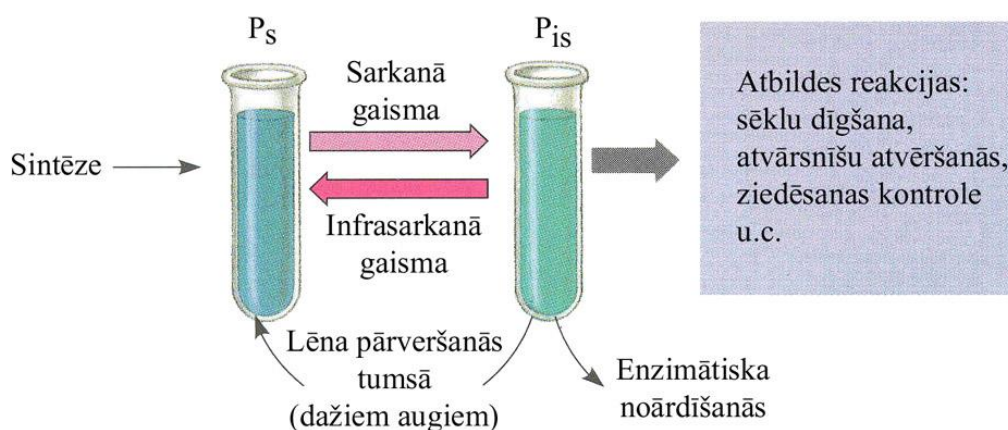
Sarkanās gaismas impulss sāīsina tumsas periodu. Tam sekojošs infrasarkanās gaismas impulss atceļ šo efektu.



Par sarkanās un infrasarkanās gaismas apgrieztu ietekmi uz augu ziedēšanu atbildīgs pigments fitohroms – proteīns, kas satur hromoforu (gaismu absorbējošo daļu). Fitohromam izšķir divas formas, kam ir nedaudz atšķirīga uzbūve, un no kurām viena absorbē sarkano, bet otra – infrasarkano gaismu. Abas fitohroma formas P_S (sarkano gaismu absorbējošais fitohroms) un P_{IS} (infrasarkano gaismu absorbējošais fitohroms) ir savstarpēji fotokonvertējamas:



Šī $P_S \rightleftharpoons P_{IS}$ savstarpējā pārvēršanās darbojas kā slēdža mehānisms, kas kontrolē dažādus auga dzīvības procesus (5.4.attēls).



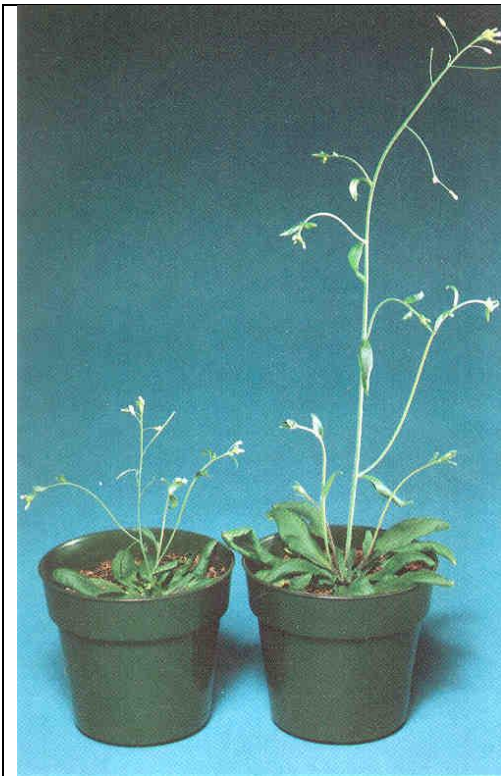
5.4.attēls. Fitohroma fotokonversija.

Attēlā redzamajās mēģenēs ir abu fitohroma formu šķīdumi. Absorbējot sarkano gaismu, zilganais P_S šķīdums kļūst zilgani zaļš P_{IS} . Infrasarkanā gaisma izraisa pretēju efektu. Vairumā gadījumu fizioloģiskās atbildes reakcijas augā inducē P_{IS} forma.

Viena no fitohromu sistēmas funkcijām ir signalizēt augam, ka ir gaišs. Augos sintezējas fitohroma forma P_S un, ja tie tiek turēti tumsā, pigments saglabājas šajā pat formā. Ja fitohromu apgaismo ar saules gaismu, daļa no P_S pārveršas par P_{IS} , jo pigmentu kopā ar citu viļņa garumu gaismām pirmoreiz apgaismo arī sarkanā gaisma. P_{IS} parādīšanās augam signalizē par saules gaismu. P_{IS} ir fitohroma forma, kas augā ierosina daudzas ar gaismu saistītas augu attīstības reakcijas, piemēram, to sēklu dīgšanu, kam miera perioda pārtraukšanai nepieciešama gaisma. Fitohromu sistēma augu informē arī par gaismas *kvalitatīvo sastāvu*. Saules gaismā ir gan sarkanais, gan arī infrasarkanais starojums. Tādējādi dienā fotokonversijā $P_S \rightleftharpoons P_{IS}$ vērojams līdzsvars. Pateicoties šim konversijas mehānismam, augi var pielāgoties mainīgiem gaismas apstākļiem. Aplūkosim piemēru ar kādu gaismu mīlošu koku. Ja šādu koku mežā noēno citi koki, izveidojas P_S virzienā vērsts fitohroma līdzsvars, jo meža aizsegs atfiltrē vairāk sarkanās, nekā infrasarkanās gaismas. Tā rezultātā koks uztver signālu, ka jāmobilizē resursi, lai tas augtu garāks. Citi fotoreceptori palīdz fitohromam auga augšanu un attīstību pielāgot videi.

6. Kairinājuma uztveršanas un tālāknodošanas mehānisms

1990.gadā Stenfordas Universitātes zinātnieki, pētot *Arabidopsis* augus, izdarīja nejaušu atklājumu. Viņi migloja augus ar fitohormonu šķīdumiem, lai pārliecinātos, vai tas neizraisīs gēnu ekspresiju. Šāda apstrāde izraisīja piecu specifisku gēnu ekspresiju, bet kontroles augus miglojot ar ūdeni, palielinājās šo pašu gēnu aktivitāte. Vēl vairāk – tikai pieskāriens augam pāris reizes dienā izraisīja šo pašu efektu. Tātad pieskāriens augam ietekmēja to morfoloģiju – mehāniski kairināti augi izauga drūknāki un zemāki, nekā nekairinātie augi (6.1.attēls). Atcerēsimies, ka šādu pieskāriena ietekmi uz augu attīstību sauc par tigmomorfoģenēzi. Ļoti ticama ir hipotēze, ka gēni, kas tiek inducēti pieskāriena rezultātā, kodē proteīnus, kas piedalās augšanas procesos. Pieskāriena radītais kairinājums kaut kādā veidā ir jāpārveido iekššūnas signālā, kas tiek pārraidīts uz kodolu, tādējādi mainot gēnu ekspresiju. Šādu mehānismu, kas kairinājumu savieno ar atbildes reakcijām šūnā, sauc par **signāla transdukcijas (pārneses) mehānismu**.



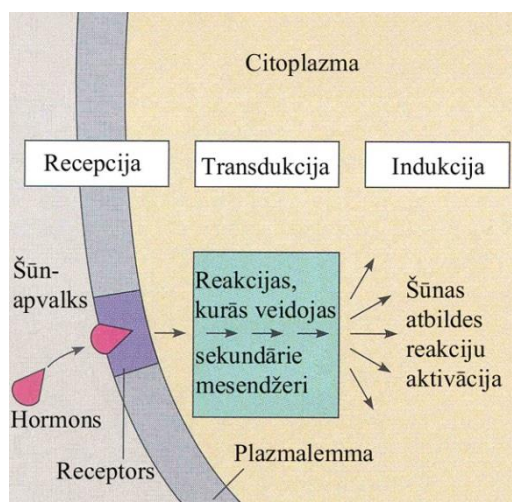
6.1.attēls. Gēnu ekspresijas izmaiņas *Arabidopsis* augiem mehāniska kairinājuma ietekmē.

Kreisajā pusē redzamais augs divreiz dienā ar pieskārienu tika mehāniski kairināts. Nekairinātie augi izauga garāki. Pētnieki atklāja, ka atbildes reakcija uz pieskārienu ir saistīta ar piecu specifisku gēnu indukciju.

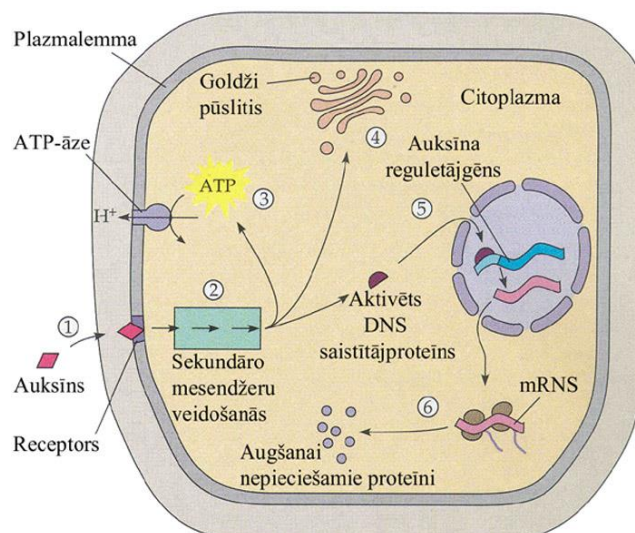
Signāla transdukcijas mehānismu aktivē šūnu mehāniska stimulēšana, un pēc tam signāls tiek nodots genomam šūnas kodolā.

Signāla transdukcijas mehānismu var iedalīt trīs etapos:

- recepcija (uztveršana),
 - transdukcija (pārnesē),
 - indukcija (ierosināšana).
- ✓ **Recepcijas** laikā šūna atklāj vides dotu signālu vai fitohormonu. Piemēram, gaismas kā signāla gadījumā recepcijas laikā šūnas pigments absorbē specifiska viļņa garuma gaismu. Šajā recepcijas tipa gadījumā notiek fitohroma fotokonversija (5.4.attēls). Ja signāls ir fitohormons, recepcijas etaps ir fitohormona piesaistīšana specifiskam receptoram, parasti proteīna molekulai (6.2.attēls). Ja receptors ir plazmalemmas sastāvdaļa, fitohormons šūnā var ierosināt izmaiņas, pat tajā neiekļūstot. Citos gadījumos fitohormona receptors ir izšķīdis citoplazmā vai arī šūnā saistīts pie noteiktas organellas. Specifiski fitohormoni var izraisīt izmaiņas tikai to tipu šūnās, kam ir signālam atbilstoši receptori. Šīs šūnas sauc par attiecīgo fitohormonu **mērķšūnām**. Pat tad, ja citas šūnas ir pakļautas šī fitohormona iedarbībai, tās uz kairinājumu nereaģēs.
- ✓ Otrs signāla transdukcijas mehānisma etaps ir **transdukcija**. Šajā etapā kairinājums tiek pastiprināts un pārvērsts ķīmiskā formā, kas spēj aktivēt šūnas atbildes reakcijas. Kritiskais transdukcijas posms ir **sekundārais mesendžers** – viela, kuras koncentrācija šūnās palielinās, tiklīdz to ir kairinājis primārais mesendžers, piemēram, kāds fitohormons. Fitohormona piesaistīšana specifiskajam receptoram ierosina sekundāro signālu. Pat, ja receptors ir uz šūnas virsmas saistīts membrānas proteīns, fitohormona dotais signāls šūnā var tikt pārraidīts ar sekundāro mesendžeru.
- ✓ **Indukcija** ir signāla transdukcijas mehānisma trešais etaps, kurā pastiprinātais kairinājuma signāls inducē šūnas specifisku atbildes reakciju uz kairinājumu. Dažas no šīm atbildes reakcijām ir salīdzinoši ātras - piemēram, abscizskābe, ierosinot signāla transdukcijas mehānismu, kas inducē K^+ jonu izkļūšanu no atvārsnītes slēdzējšūnām, dažu minūšu laikā var izraisīt atvārsnīšu aizvēršanos. Cits piemērs ir augsnes pH vērtības samazināšanās šūnapvalkā, kā rezultātā šūna var augt. Vairums atbildes reakciju notiek lēnāk, jo tām vispirms nepieciešamas izmaiņas gēnu ekspresijā.



A



B

6.2.attēls. Signāla transdukcijas (pārneses) mehānisms augu šūnās.

- A) Vispārīgs modelis. Fitohormons, saistoties pie specifiska receptora, aktivē ķīmiskos un transporta etapus, kas inducē sekundāro mesendžeru veidošanos, tādējādi ierosinot dažādas šūnu atbildes reakcijas uz sākotnējo kairinājumu. Šajā gadījumā receptors saistīts uz mērķšūnas virsmas. Citos gadījumos fitohormoni iekļūst šūnās un tie iekšpusē saistās pie specifiskiem receptoriem. Signāla transdukcijas mehānismu var ierosināt arī vides kairinājumi. Piemēram, fitohroma fotokonversija ir signāla transdukcijas pirmais etaps, kā rezultātā šūna atbild uz sarkano gaismu.
- B) Specifisks piemērs: hipotētisks mehānisms, kā auksīns stimulē šūnas stiepšanos.
- 1) Auksīns saistās pie receptora, un
 - 2) šis saistīšanās signāls šūnā tiek pārnesti uz sekundārajiem mesendžeriem, tādējādi inducējot dažādas atbildes reakcijas.
 - 3) Tiek aktivēti protonu sūkņi, un pieaugošā skābes koncentrācija šūnapvalkā noārda atsevišķas celulozes mikrofibrillu šķērssaites, dodot iespēju šūnai stiepties.
 - 4) Goldži kompleksā atdalās pūslīši, kuri satur materiālu jauna šūnapvalka veidošanai.
 - 5) Signāla transdukcijas mehānisms aktivē DNS saistītājproteīnus, kas inducē specifisku gēnu transkripciju.
 - 6) Visu iepriekšminēto procesu rezultātā sintezējas šūnas augšanai nepieciešami proteīni.