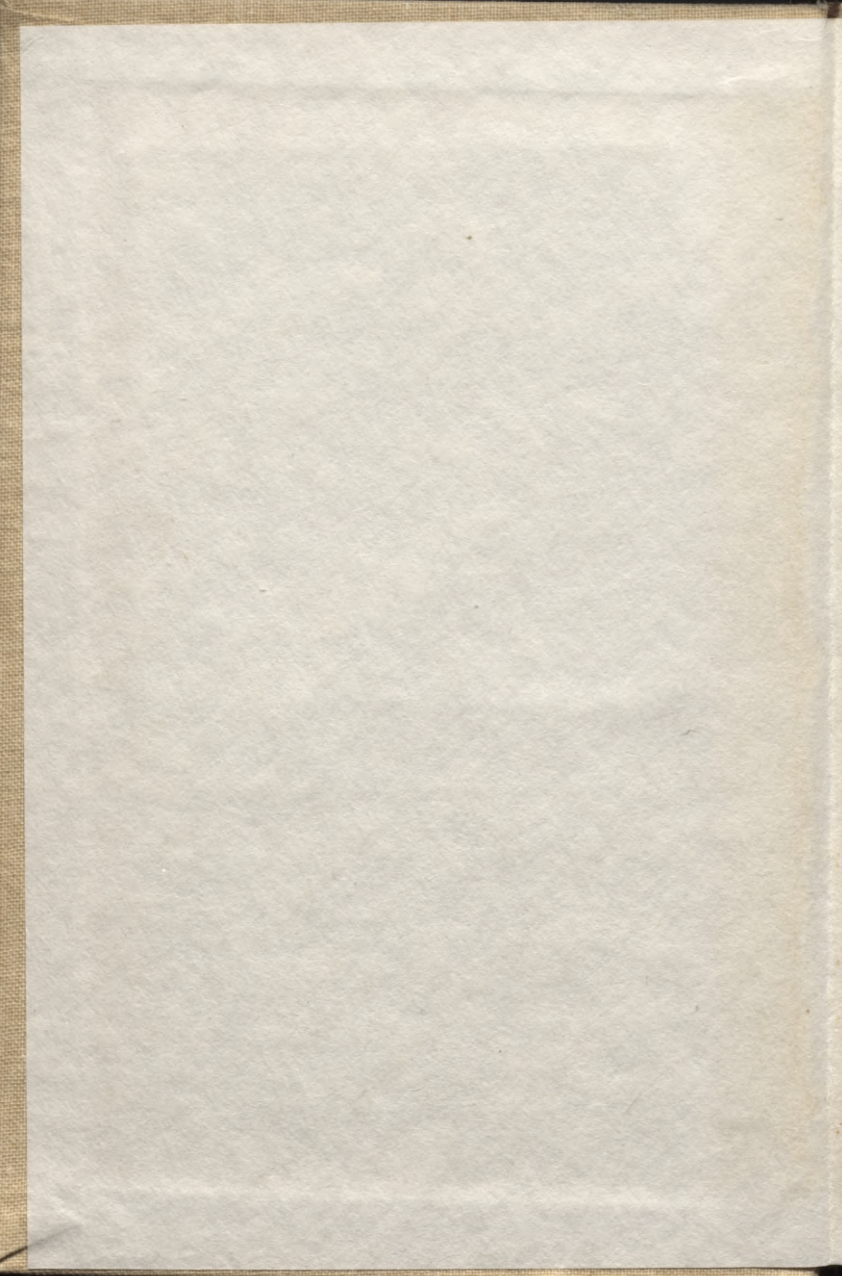


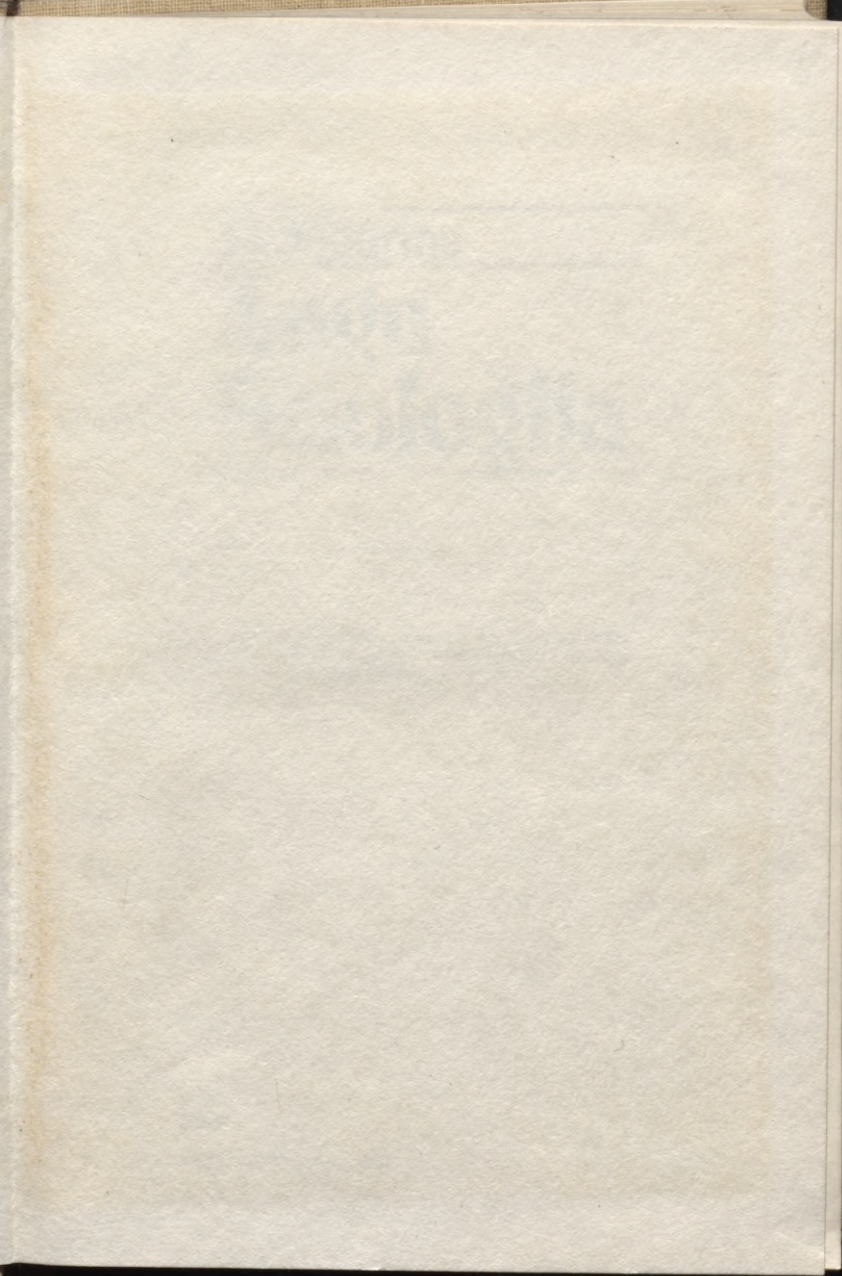
187-4
102

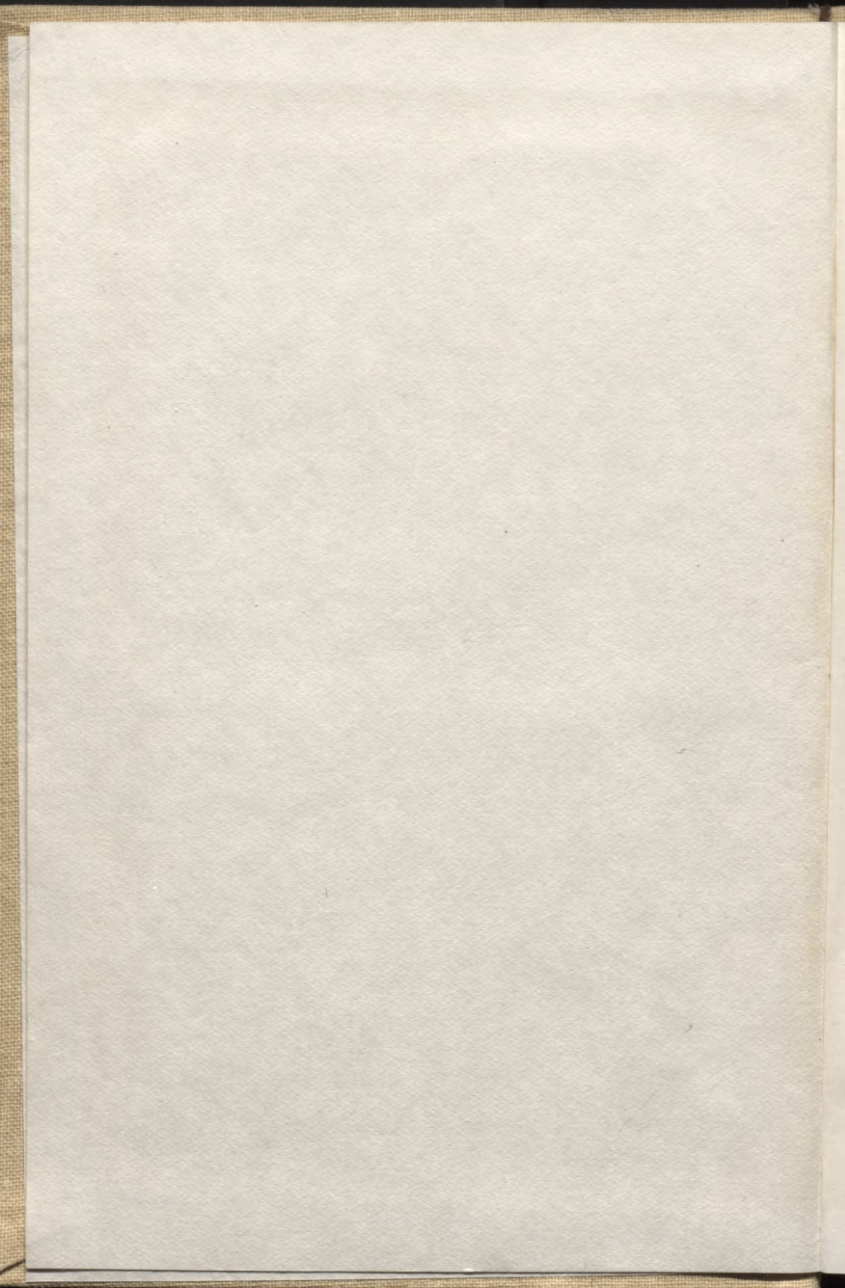


H. Maurina

**Augu
fizioloģija**







87-4
102

L
28

H. Mauriņa

Augu fizioloģija

2. pārstrādātais un papildinātais
izdevums

*Latvijas PSR Augstākās un vidējās speciālās izglītības
ministrija atļāusi lietot par mācību grāmatu Latvijas
PSR augstskolu studentiem*



RĪGA «ZVAIGZNE» 1987

78-0000000000
78-0000000000

В учебнике для студентов высших учебных заведений Латвийской ССР рассмотрены основные вопросы физиологии растений — поступление воды и веществ в клетку, перемещение их в организме растений и использование в физиологических процессах, водный режим растений, минеральное питание, фотосинтез, дыхание, рост и развитие растений и устойчивость их к неблагоприятным условиям существования.

Via aca Latv. PSK
VALSTS BIBLIOTEKA

88 —

3.468

0308055145

Recenzente O. Romanovska

Priekšvārds 2. izdevumam

Pagājuši jau 12 gadi, kopš iznāca šīs grāmatas 1. izdevums — mācību grāmata daudzām studentu paaudzēm, kam bija nepieciešams iepazīties ar augu dzīvi. Šo darbu izmantoja bioloģijas skolotāji, kā arī agronomi, mežkopji un dārzkopji.

Laika gaitā ir radušās jaunas atziņas. To veicinājuši sasniegumi radniecīgajās zinātnēs — bioķīmijā, biofizikā, mikrobioloģijā, molekulārajā bioloģijā u. c. Daudz plašākas tagad ir mūsu zināšanas par fizioloģisko procesu regulāciju, gūti jauni pierādījumi par fitohormonu lomu šajos procesos. Daudz dziļāk un pamatīgāk izpētīta atmosfēras slāpekļa bioloģiskā saistīšana augu un mikroorganismu simbiozes rezultātā. Arī tādi jautājumi kā fotoelpošana un augu izturības fizioloģija mūsu dienās izskaidroti daudz dziļāk un pamatīgāk. Tāpēc šīs grāmatas 2. izdevums tika papildināts ar jauniem datiem. Fizioloģiskie procesi pēc iespējas ilustrēti ar datiem, kas iegūti eksperimentos gan ar lauksaimniecības kultūraugiem, gan ar kokaugiem.

Grāmata sarakstīta pēc universitāšu bioloģijas fakultāšu Augu fizioloģijas kursa pašreizējās programmas. Tā paredzēta kā mācību grāmata P. Stučkas LVU bioloģijas specialitātes studentiem. Ceru, ka to, tāpat kā iepriekšējo izdevumu, izmantos arī nākamie pedagogi, agronomi, mežkopji, kuriem savās studijās arī jāapgūst pamatzināšanas augu fizioloģijā.

AUTORE

AUGU FIZIOLOĢIJA UN TĀS UZDEVUMI

Augu fizioloģija ir zinātne par augu dzīvības procesiem. Tā pēta šo procesu likumsakarības un to atkarību no ārējās vides apstākļiem. Lai augs varētu augt, attīstīties un vairoties, tam nepieciešama vielu un enerģijas maiņa ar apkārtējo vidi. Šī maiņa tiek realizēta asimilācijas un disimilācijas procesos. Tāpēc viens no svarīgākajiem augu fizioloģijā ir jautājums par augu barošanos gan ar oglekli, gan arī ar minerālelementiem.

Autotrofais barošanās veids — oglekļa asimilācija no neorganiskiem savienojumiem un tā izmantošana organisko savienojumu sintēzei ar Saules gaismas starpniecību — piešķir zaļajiem augiem īpašu nozīmi dzīvajā dabā. Šo augu saistītā un transformētā Saules gaismas enerģija tiek izmantota jebkurā dzīvā šūnā. Fotosintēzes procesā augi atmosfērā izdala skābekli, bez kura uz zemeslodes nevarētu eksistēt aerobie organismi.

Apmēram 95% no augu sausnas sastāda fotosintēzes procesā radušies organiskie savienojumi. No dabā plaši sastopamiem izejmateriāliem CO_2 un H_2O augi, izmantojot Saules gaismas enerģiju, sintezē organiskās vielas un akumulē tajās lielu daudzumu enerģijas (uz katriem 10 g oglekļa apmēram 100 kcal). Uz šīs zaļo augu spējas balstās arī nozīmīga tautsaimniecības nozare — lauksaimniecība.

Pirms 10 gadiem Starptautiskās Bioloģiskās programmas ietvaros tika noskaidrota gan augu dabisko, gan mākslīgo sabiedrību (fitocenožu) faktiskā un potenciālā produktivitāte. Izrādījās, ka starp augu faktisko un potenciālo produktivitāti ir liela starpība. No tā izriet secinājums, ka jāmeklē ceļi, kā celt šo faktisko produktivitāti un tuvināt tās līmeni potenciālajai, lai pilnīgāk un racionālāk varētu apmierināt cilvēka vajadzības. Tāpēc arī savvaļas florā gan uz sauszemes, gan ūdensbaseinos cilvēks meklē tādas augu formas, kuras kaut kādā ziņā būtu pārākas par pašlaik izmantojamām formām.

Mūsdienās, izmantojot augu fiziologu izstrādāto audu un šūnu kultūru metodi, arī selekcijas darbs ievērojami paātrinājies. Jaunas šķirnes izaudzēšanai un pārbaudei valsts šķirņu salīdzināšanas tīklā vairs nevajag 15—20 gadus kā agrāk, bet pietiek ar 4—5 gadiem. Šķirņu salīdzinājuma pārbaudi pašlaik izdara vairākām šādā ceļā iegūtām šķirnēm.

Izstrādājot un lietojot vispiemērotāko agrotehniku augu kultivēšanai, cilvēks sagādā augiem vislabvēlīgākos augšanas un attīstības apstākļus, lai tie pēc iespējas pilnīgāk realizētu savas potenciālās iespējas un dotu cilvēkam maksimālo daudzumu produkcijas. Šādos apstākļos iegūtajai produkcijai ir vismazākā pašizmaksa. Tāpēc ir ļoti svarīgi zināt augu vajadzības. Ja nezina, kādas ir šīs vajadzības, ne agronoms, ne biologs nevar tās apmierināt. Selekcionārs nevar izaudzēt jaunas kultūraugu šķirnes ar noteiktām, plānotām vērtīgām īpašībām, ja nezina, kas nosaka šo īpašību veidošanos un attīstību augos. Ne biologs, ne agronoms nevar sekmīgi introducēt kādu vērtīgu augu sugu jaunos audzēšanas rajonos, ja nezina, kādas ir auga dzīves īpatnības tā dzimtenē, kā šis augs izturēsies jaunajos apstākļos un kā mērķtiecīgi izmainīt un novirzīt auga dzīvības procesus vēlamā virzienā. Augu fizioloģija dod vairāk vai mazāk pilnīgas atbildes uz šiem jautājumiem.

Augu fizioloģija pēta šūnu atsevišķo sastāvdaļu (šūnapvalka, citoplazmas, kodola, mitohondriju, ribosomu un citu šūnas organoīdu) uzbūvi un funkcijas, fizioloģiskos procesus, kas saistīti ar vielu uzņemšanu, aizvadišanu un pārvērtībām šūnās, šūnas fermentu sistēmas un to darbību asimilācijas un disimilācijas norisēs, kā arī osmotiskās parādības šūnās. Viena no augu fizioloģijas nozārēm noskaidro augu ūdens režīmu, pētot ūdens uzņemšanu, pārvadišanu un transpirāciju, šo procesu nozīmi augu dzīvē, augu piemērošanos augtenes apstākļiem ar ierobežotu vai pārmērīgu mitrumu. Cita nozare pēta minerālelementu fizioloģisko nozīmi augu organismā, to uzņemšanas mehānismu augos, pārvietošanos, atkārtotu izmantošanu un izdališanu caur saknēm atpakaļ augsnei, tā veidojot mēslošanas līdzekļu izmantošanas fizioloģiskos pamatus.

Liela nozīme tiek pievērsta jautājumiem, kas saistīti ar fotosintēzi. Augu fizioloģija pēta fotosintēzes aparātu — hloroplasta ķīmisko sastāvu un struktūru, pigmentu biosintēzi un to nozīmi, fotosintēzes procesa mehānismu un ķīmismu, kā arī fotosintēzes atkarību no ārējās vides apstākļiem un tās produktivitātes celšanas galvenos ceļus.

Asimilācijai pretējais — disimilācijas process augā ir elpošana. Iepazīstoties ar to, iespējams izsekot enerģijas atbrīvošanās ceļiem auga organismā un dažādām fermentu sistēmām, kas šos ceļus realizē. Elpošanas nozīme izpaužas ļoti svarīgu, labilu starpproduktu izveidošanā, no kuriem augs tālāk var sintezēt visdažādākos organiskos savienojumus.

Atsevišķa augu fizioloģijas nozare pēta augu augšanu un attīstību, kvalitatīvās un kvantitatīvās izmaiņas augu organismā ontogēnēzes laikā, augu orgānu izveidošanos, miera periodu, vairošanos, augu kustības, korelāciju un polaritāti. Augu fizioloģija pēta augu izturību pret dažādiem nelabvēlīgiem augtenes apstākļiem — aukstumu, salu, karstumu, sausumu, pārmērīgu mitrumu, palielinātu sāļu saturu augsnei, kā arī izturību pret slimībām un kaitēkļiem. Tā pēta slimu un atveseļojušos augu fizioloģiskās īpatnības un noskaidro augu imunitātes fizioloģiskos pamatus.

Padomju Savienībā augu fizioloģijas attīstībai tiek pievērsta liela uzmanība. Mūsu zemes centrālā zinātniskā iestāde, kur notiek vis-svarīgākie un vispusīgākie pētījumi augu fizioloģijā, ir PSRS Zinātņu akadēmijas K. Timirjazeva Augu fizioloģijas institūts Maskavā. Attiecīgi augu fizioloģijas pētījumu virzieni tiek attīstīti arī citos PSRS ZA institūtos, piemēram, fotosintēzes, botānikas, biokīmijas, molekulārās bioloģijas institūtā u. c. Augu fizioloģijas pētījumi notiek arī savienoto republiku zinātņu akadēmiju sistēmā — augu fizioloģijas, botānikas un bioloģijas institūtos. Lielu zinātniskās pētniecības darbu augu fizioloģijā veic augstskolu augu fizioloģijas katedru kolektīvi, kā arī lauksaimniecības zinātnisko iestāžu augu fizioloģijas laboratorijas.

Zinātniskie darbi par augu fizioloģijas problēmām tiek publicēti daudzos mūsu zemes periodiskajos izdevumos, piemēram, žurnālos «Физиология растений», «Физиология и биохимия культурных растений», «Биохимия», «Биофизика», «Успехи современной биологии», «Сельскохозяйственная биология», «Известия АН СССР», «Доклады Академии Наук СССР», kā arī zinātnisko iestāžu un augstskolu rakstu krājumos. Ārzemēs nozīmīgākie periodiskie izdevumi, kuros tiek publicēti zinātniskie darbi augu fizioloģijā, ir «Plant Physiology», «Physiologia Plantarum», «Planta», «Protoplasma», «Biologia Plantarum», «American Journal of Botany», «Journal of Experimental Botany» u. c. Dažādos izdevumos publicēto zinātnisko darbu saturs īsumā atreferēts gan mūsu, gan ārzemju referatīvajos žurnālos.

AUGU FIZIOLOĢIJAS VĒSTURISKĀ ATTĪSTĪBA

Augu fizioloģijas kā atsevišķas zinātnes pirmsākumi meklējami 18. gs. beigās, un tos parasti saista ar angļu zinātnieka Dž. Prīstlija, holandieša J. Ingenhauza un Šveices (Zēnēvas) zinātnieku Z. Senebjē un N. Sosīra vārdiem. Savu nosaukumu tā ieguva 1800. gadā, kad iznāca Z. Senebjē grāmata «Augu fizioloģija». Tomēr pirmo literatūrā aprakstīto eksperimentu augu fizioloģijā veicis holandiešis J. Van Helmonts jau 1629. gadā. Māla podā viņš iepildīja 90,7 kg sausas augsnes, iestādīja tur 2,25 km smagu vītola zaru un audzēja to 5 gadus, aplaistot ar lietus ūdeni. Pēc 5 gadiem mēģinājumu likvidēja un nosvēra atsevišķi augsni un izaugušo vītolu. Izrādījās, ka no augsnes zuduši 56,6 g, bet vītola zars pieaudzis par 74,55 kg. Tā kā toreiz nekas nebija zināms par augu barošanas no gaisa, Van Helmonts, neievērojot niecīgo augsnes masas zudumu, secināja, ka vītols veidojis savu masu no ūdens. Tā radās t. s. *augu ūdens barošanās teorija*, kas zinātnē valdīja daudzus gadu desmitus. Kaut gan šī teorija ir kļūdaina, tai savā laikā bija pozitīva nozīme materiālistisko pozīciju stiprināšanā cīņā pret vitālismu.

J. Van Helmonta eksperiments apgāza Aristoteļa uzskatu, ka augi barību no augsnes uzņem komplicētu savienojumu veidā; šī viedokļa ietekmē radās pat t. s. *humosa teorija*. Van Helmonta augu

ūdens barošanās teorija pirmo, ar eksperimenta datiem pamatoto kritiku saņēma 1699. gadā, kad angļu zinātnieks Vudvords konstatēja, ka augi var dzīvot, ja to saknes ievietotas ūdenī. Turklāt augšana straujāk noris augsnes ūdens izvilkumā, lēnāk — upes ūdenī un vēl lēnāk — lietus ūdenī. Šie novērojumi deva pamatu secinājumam, ka materiāls, no kura veidojas augs, ir augsne, nevis ūdens.

Pirmos minējumus par augu barošanos no gaisa izteicis angļu zinātnieks S. Heilss 1727. gadā. Vairākkārt šo domu savos darbos atzīmējis arī M. Lomonosovs. Tomēr kā Heilss, tā Lomonosova darbos šai domai trūka eksperimentāla pamatojuma. Eksperimentālais pamatojums radās pavisam nejauši un nevis botāniķa, kā to varētu gaidīt, bet gan ķīmiķa laboratorijā. Angļu ķīmiķis Dž. Prīstlijs 1771. gadā, pētot gaisa sastāva pārmaiņas slēgtā telpā, degošas sveces vai dzīvnieka uzturēšanās rezultātā, novēroja, ka dzīvnieka vai sveces «sabojāto» gaisu atkal «izlabo» augi, ja tie kādu laiku atrodas šajā telpā. J. Ingenhauzs konstatēja, ka tas notiek tikai gaismā un tikai tādā gadījumā, ja augam ir zaļas lapas.

Z. Senebjē 1782. gadā noskaidroja, ka augi «tiro» gaisu (O_2) izdala tikai «sabojātā» gaisa apstākļos, un pārdroši secināja, ka tādejādi notiek augu barošanās. Šī secinājuma dēļ Z. Senebjē darbus ļoti augstu vērtēja K. Timirjzevs. N. Sosīrs savukārt konstatēja, ka organiskās vielas veidošanai fotosintēzes procesā ir nepieciešams ūdens. Apmēram 100 gadus pēc pirmajiem Dž. Prīstlija mēģinājumiem K. Timirjzevs noskaidroja enerģijas avotu fotosintēzes procesam. 19. gs. tika izziņāti arī citi augu dzīves jautājumi.

Visu 19. gadsimtu viens no centrālajiem augu fizioloģijas jautājumiem bija augu minerālā barošanās. Jau 1804. gadā N. Sosīrs konstatēja, ka augsne apgādā augus ar masas ziņā nelielu, bet augu dzīvei nozīmīgu barības vielu daudzumu. Kaut gan eksperimentālie dati bija precīzi un pārliecinoši, N. Sosīra secinājumi plašu atsaucību neguva. Tikai pēc vairākiem gadu desmitiem atzina un sāka izmantot arī viņa izstrādātās kvantitatīvās metodes augu ķīmiskā sastāva noteikšanai un elpošanas procesa pētīšanai. Liela nozīme pareiza uzskata veidošanā par augu minerālo barošanos bija zinātniskās agronomijas tēva francūža Ž. Busengo, kā arī vācu zinātnieku H. Helrigela, H. Sprengela un citu autoru darbiem. Pelnu elementu piegādes nepieciešamību augiem propagandēja arī vācu ķīmiķis J. Lībigs, lai gan viņš nepareizi uzskatīja, ka slāpeklis augiem nav jāpiegādā. Vēlāk vairāku zinātnieku veikto eksperimentu rezultātā tika pierādīts, ka arī slāpekli, tāpat kā pelnu elementus, augi iegūst no augsnes.

19. gs. beigās K. Timirjzeva skolnieks D. Prjaņišņikovs savos darbos noskaidroja jautājumu par slāpekļa vielu pārvērtībām augos, kā arī slāpekļa avotus. Šajā pašā laikā vairāki zinātnieki izdarīja ievērojamus atklājumus citās augu dzīves jomās. Krievu zinātnieks J. Vočals (1897) noskaidroja ūdens pacelšanās mehānismu un likumsakarības augu stumbrā. J. Borodins (1867) publicēja pirmo lielāko darbu par lapaino dzinum elpošanu. A. Bahs (1897) izstrādāja bioloģiskās oksidācijas teoriju, kurai bija milzīga nozīme elpo-

šanas procesa tālākā noskaidrošanā, M. Cvets (1906) ar paša izstrādāto adsorbcijas metodi sadalīja hlorofila izvilkumu un pierādīja hlorofila *a* un hlorofila *b* esamību augu lapās. Vācu zinātnieks R. Vilšteters (1913) noskaidroja hlorofila ķīmisko formulu. Tātad arī 20. gadsimta sākums iezīmējas ar ievērojamiem atklājumiem augu fizioloģijā. Tiem sekoja daudzi ne mazāk nozīmīgi darbi. I. Mičurins (1917) publicēja darbu, kurā pirmo reizi norādīja uz augu kvalitātīvām pārmaiņām un atšķirībām dažādos ontogēzes etapos. Vācu zinātnieki G. Klebss (1918) un G. Gasners (1918) publicēja ilggaigāgo pētījumu rezultātus par ārējās vides apstākļu ietekmi uz augu attīstību. Tajā pašā laikā parādījās arī padomju zinātnieka N. Maksimova darbi par augu sausumizturību un salizturību. Amerikāņu zinātnieki V. Gārners un H. Allards (1920) atklāja augu fotoperiodismu, holandiešu zinātnieks F. Vents (1928) ieguva no augiem fitohormonu — *auksīnu*. Vēlāk neatkarīgi viens no otra F. Vents un padomju zinātnieks N. Holodnijs izskaidroja augu kustību fizioloģiju.

Augu fizioloģijas attīstībā nozīmīgi ir arī 20. gs. trīsdesmitie gadi, kad tika noskaidrota hlorofila struktūra (vācu zinātnieks H. Fišers), veikti svarīgi pētījumi par elpošanas un fotosintēzes ķīmismu (padomju zinātnieki V. Palladins, S. Kostičevs, A. Bahs, D. Mihlins u. c.), par augu attīstību (G. Klebss, N. Krenke, M. Čailahjans). Pētījumi par elpošanas ķīmismu notiek jau vairāk nekā pusgadsimtu. Tos veikuši daudzi izcili pasaules zinātnieki. Un tomēr tikai pēc 1937. gada tika noskaidrotas un pierādītas reakcijas, kas sastāda Krebsa ciklu. Daudzi elpošanas ķīmisma jautājumi vēl tagad gaida savu atrisinājumu.

20. gs. piecdesmitie gadi augu fizioloģijas pētījumos iezīmējas ar to, ka eksperimentu veikšanai tika lietota arvien pilnīgāka un modernāka tehnika: izmantoti iezīmētie atomi, elektronmikroskopija, fracionētā centrifugēšana, hromatogrāfija, autoradiogrāfija, spektrofotometrija, elektroforēze, mākslīgā klimata laboratorijas utt. Tas deva iespēju iedziļināties tādos augu dzīves noslēpumos, par kādiem iepriekšējās zinātnieku paaudzes varēja tikai sapņot. Fotosintēzi sāka pētīt izolētos hloroplastos un ieguva priekšstatu par hloroplastu ultramikroskopisko struktūru. 1956. gadā amerikāņu zinātnieks M. Kalvins aprakstīja un pierādīja fotosintēzes tumsas reakcijas, 1958.—1960. gadā amerikāņu zinātnieki D. Arnons, A. Trebsts un citi deva shēmu fotosintēzes gaismas reakcijām. Atsevišķu reakciju noskaidrošanā un pierādīšanā lielu darbu veikuši arī padomju zinātnieki A. Tereņins, A. Krasnovskis u. c.

Tātad augu fizioloģija ir samērā jauna zinātne. Tās vecums tikai nedaudz pārsniedz 200 gadus. Šajā laikā izdarīti daudzi atklājumi un noskaidroti būtiski augu dzīves jautājumi gan par struktūras, gan vielu, gan enerģijas maiņu. Pagaidām mūsu rīcībā ir ļoti maz ziņu attiecībā uz informācijas apmaiņu gan augu starpā, gan starp augiem un apkārtējo vidi, bet pētījumi attīstās arī šajā virzienā.

Augu fizioloģijas vēsture rāda, ka atsevišķos tās attīstības etapos gūto secinājumu un vispārinājumu zinātniskā un praktiskā vērtība

ir bijusi atkarīga no tās *metodoloģiskās bāzes*, uz kādas šie secinājumi iegūti. Marksistiskās filozofijas pamatlicēju darbi ir neizsmeļams avots pareiza, materiālistiskā pasaules uzskata veidošanai, bez kura augu fiziologa radošs darbs nav iedomājams. Dialektiskais materiālisms uzskata dzīvību par kvalitatīvi atšķirīgu, īpašu matērijas kustības formu, kas ir nesaraujami saistīta ar citām tās kustības formām. Dabā nav absolūtu robežu starp dzīvo un nedzīvo; šīs robežas ir tikai relatīvas. Augu organisms ir atklāta sistēma, kas var augt, attīstīties un vairoties, tikai realizējot vielu un enerģijas maiņu ar apkārtējo vidi. Arī pašā augā fizioloģiskie procesi atrodas ciešā saistībā un atkarībā cits no cita.

Materiālisma pozīciju nostiprināšanā augu fizioloģijā liela nozīme bija krievu un vēlāk padomju zinātniekam K. Timirjazevam. Viņš pierādīja, ka arī fotosintēzes process pakļauts enerģijas nezūdamības likumam. Jau studiju gados, iepazīnies ar Č. Darvina grāmatu «Sugu izcelšanās», K. Timirjazevs saprata Darvina mācības milzīgo nozīmi un kļuva par vienu no pirmajiem un aktīvākajiem darvinisma propagandētājiem Krievijā. Viņš cīnījās par eksperimentālās morfoloģijas attīstību, jo saskatīja iespēju eksperimentālās morfoloģijas metodes izmantot augu dabas pārveidošanai, dziļi analizēja gan evolūcijas faktorus — iedzimtību, mainību un dabisko izlasi, gan to savstarpējo sakarību. K. Timirjazevs norādīja, ka organisms ipašības un to raksturu nosaka ne tikai apstākļi, kādos noris organisma ontogēnēze, bet arī tie apstākļi, ar kuriem sastapies attiecīgā augu suga vai šķirne savā filogēnēzē. Tādēļ iegūto faktu izskaidrošanai nepieciešama vēsturiska pieeja. Vēsturiskās metodes attīstīšana un lietošana augu fizioloģijā ir K. Timirjazeva nopelns. Viņš bija nenogurstošs un nepārspēts eksperimentētājs un savu eksperimentu veikšanai pats izstrādāja gan metodes, gan ierīces. Eksperimentu bioloģijā K. Timirjazevs centās tuvināt eksperimentam precīzajās zinātnēs — fizikā un ķīmijā. Tomēr viņš uzskatīja, ka ar eksperimentālo metodi vien nepietiek, lai izprastu evolūcijas procesu dzīvajā dabā, jo ne morfoloģija ar savu salīdzinošo metodi, ne fizioloģija ar savu eksperimentālo metodi neaptver visu bioloģiju. Kā vienai, tā otrai no tām nepieciešams vēsturiskās metodes papildinājums.

K. Timirjazevs uzskatīja, ka no augu fizioloģijas viedokļa ļoti svarīgi ir izaudzēt šķirnes ar spēcīgu sakņu sistēmu un palielinātu transpirācijas produktivitāti. Viņš aizstāvēja domu, ka var palielināt transpirācijas produktivitāti, racionāli izmantojot mēslojumus, un uzskatīja, ka lauksaimniecībā jāstrādā ar zinātniskām metodēm, jāizdara veģetācijas izmēģinājumi un jāorganizē fabrikas minerālmēslu ražošanai. Viņš saskatīja arī praktisku nozīmi augu audzēšanai mākslīgā apgaismojumā. K. Timirjazevu pamatoti uzskata par vienu no krievu zinātniskās agronomijas pamatlicējiem.

Daudzas no K. Timirjazeva iecerēm un idejām savos darbos īstenoja viņa skolnieki — padomju augu fiziologi. D. Prjaņišnikovs pētīja slāpekļa vielmaiņu augos un teorētiski pamatoja dažādu slāpekļa avotu priekšrocības augu minerālajā barošanā. Viņš bija ne-

nogurstošs cīnītājs par lauksaimniecības ķimizāciju, par minerālmēslojumu rūpniecības attīstību mūsu zemē. V. Ļubimenko veica nozīmīgus pētījumus fotosintēzes ekoloģijā, noskaidroja saulmiļu un ēnciešu fizioloģiskās īpatnības. A. Rihters pilnveidoja fotosintēzes pētīšanas metodes. N. Maksimovs noskaidroja dažādu sausumizturīgo augu fizioloģiskās atšķirības un eksperimentāli pamatoja gaismas kultūras. Lielu nopelni augu minerālās barošanās dažādu likumsakarību noskaidrošanā ir D. Sabininam, Savukārt V. Razumovs, balstoties uz K. Timirjazeva izstrādāto vēsturisko metodi, pamatoti izskaidroja dažādu augu sugu un šķirņu attīstības īpatnības. Fundamentālus darbus par hlorofila biosintēzi augos veicis T. Godņevs.

Latvijā pirmie pētījumi augu fizioloģijā sākti pēc Latvijas Valsts universitātes nodibināšanas šī gadsimta divdesmitajos gados, kad no Petrogradas Latvijā atgriezās M. Tauja. Vēlāk par LVU Augu fizioloģijas katedras vadītāju no ārzemēm tika uzaicināts prof. O. Trebū. Ierobežoto laboratorijas iespēju dēļ veikti tikai atsevišķi pētījumi par augu vielmaiņas un attīstības jautājumiem. Skaidrota dažu augu audu audzēšana izolētās kultūrās (*M. Tauja*), kā arī augu miera perioda regulēšanas iespējas, izmantojot šim nolūkam siltās peldes un augšanas regulatorus (*A. Veģis*). Ieguldījumu pētījumos par augu dzīvi devuši arī Latvijas agroķīmiķu darbi, jo tajos skaidroti augu minerālās barošanās jautājumi (*P. Kulitāns, K. Bambergs, J. Vitiņš, A. Zemīte*).

Plašs augu fizioloģijas pētniecības darbs mūsu republikā tika izvērsts pēc Lielā Tēvijas kara. Latvijas PSR ZA Bioloģijas institūta zinātnieki akad. J. Peives vadībā sāka pētīt mikroelementu fizioloģisko lomu augos. Institūta zinātnieki pēta arī dažādus fotosintēzes ekoloģiskos jautājumus, fizioloģiski aktīvo vielu iedarbības mehānismus u. c. (*O. Romanovska*). LVU Augu fizioloģijas katedras un Augu attīstības fizioloģijas problēmu laboratorijas kolektīvs pēta augu attīstības fizioloģijas un augšanas jautājumus, pēdējā laikā pievēršoties augu seksualizācijas (dzimuma) eksperimentālai regulēšanai un heterozes fizioloģisko aspektu pētīšanai (*H. Mauriņa*). Patlaban plašu ievēribu gan zinātnieku, gan praktiķu aprindās guvuši LVU augu fiziologu pētījumi par augu adaptāciju aklimatizācijas procesā (*R. Kondratovičs*).

AUGU FIZIOLOĢIJAS METODES

Augu fizioloģija pieder pie eksperimentālajām zinātnēm. Tas nozīmē, ka fizioloģisko norišu pētīšanai galvenais paņēmienš, galvenais ceļš ir *eksperiments* jeb *izmēģinājums*. Pie eksperimentālajām zinātnēm pieder arī fizika un ķīmija. Tomēr fizikas un ķīmijas metodes bez attiecīgām modifikācijām reti var izmantot augu fizioloģijā, jo dzīvos organismos ķīmiskās reakcijas un fizikālie akti noris sarežģītāk nekā nedzīvās vidēs. Piemēram, ūdens iztvaikošana no lapām (transpirācija) notiek citādāk nekā no nedzīviem substrā-

tiem. Normāli funkcionējošā lapā, kas pietiekami apgādāta ar ūdeni, ir apmēram 90% ūdens. Ja lapa daļu ūdens zaudējusi un tajā paliek tikai 60% ūdens, transpirācijas intensitāte ievērojami samazinās — sāk darboties iekšējie ūdens aizturētāji spēki, kas ierobežo ūdens tvaiku veidošanos lapas starpsūnu telpās. Bez tam aizveras arī atvērsmītes, tādējādi noslēdzot ūdens tvaikiem ceļu uz āru. Turpretim iztvaikošana no nedzīva substrāta visu laiku notiek ar vienādu intensitāti līdz pilnīgai substrāta izžūšanai.

Tomēr augu fizioloģijā bieži tiek izmantoti fizikas un ķīmijas likumi, lai izskaidrotu un izprastu vienu vai otru fizioloģisku parādību.

Kā jau iepriekš minēts, visas norises organismā ir savstarpēji cieši saistītas un ietekmē cita citu. Tādēļ, pētot kādu parādību, tā jāizceļ kā atsevišķs nezināmais no pārējo parādību kopuma, tādējādi gūstot pilnīgāku ieskatu par pētāmo procesu vai parādību.

Eksperimentus augu fizioloģijā var iedalīt 3 lielās kategorijās: 1) eksperimenti, kuru mērķis ir izpētīt atsevišķas funkcijas augu organismā; 2) eksperimenti, kuros noskaidro atsevišķu ārējās vides faktoru ietekmi uz funkciju kompleksu, un 3) eksperimenti, kas noskaidro ārējās vides apstākļu kompleksa ietekmi uz augu organismu kā vienotu veselu.

Pirmās kategorijas eksperimenti jeb atsevišķu funkciju noskaidrošana raksturīga augu fizioloģijas zinātnes pirmsākumiem. Eksperimentā tiek izolēta kāda konkrēta funkcija un noskaidrota tās norise gan nemainīgos ārējās vides apstākļos, gan atkarībā no kāda ārējās vides faktora izmaiņām, gan arī atkarībā no kādas citas funkcijas norises. Šādā izolētā veidā var pētīt augu barošanos, elpošanu, augšanu, attīstību, vairošanos. Tādējādi var noskaidrot, piemēram, minerālvielu uzņemšanu ar saknēm atkarībā no temperatūras, substrāta aerācijas vai kāda cita faktora; augu attīstību atkarībā no dienas garuma, temperatūras, gaismas spektrālā sastāva, minerālās barības elementiem; fotosintēzes intensitātes atkarību no kāda ārējās vides faktora izmaiņām utt. Šādos eksperimentos variē tikai pētāmais faktors, visi pārējie faktori paliek nemainīgi. Eksperimentos var noskaidrot arī 2 dažādu fizioloģisko procesu savstarpējo sakarību. Tādā gadījumā eksperimentāli vienu funkciju vai nu izslēdz, vai arī pēc iespējas vājina, bet tajā pašā laikā novēro otro funkciju. Tā iespējams pētīt, piemēram, fotosintēzes un transpirācijas savstarpējo sakarību, sakarību starp minerālvielu uzņemšanu un elpošanu utt. Ja šādos eksperimentos izmanto mūsdienu tehniku un modernās pētniecības metodes, tajos iegūst datus, kuri dod atbildi uz teorētiskiem jautājumiem un palīdz iedziļināties paša procesa būtībā.

Otrās kategorijas eksperimentos uz kāda ārējās vides faktora iedarbību atbildi dod viss augs, dažādu fizioloģisko procesu kopums. Tajos var pētīt, piemēram, dažādu apgaismojuma apstākļu, mitruma, barības vielu satura vai kāda stimulatora ietekmi uz auga fizioloģiskajiem procesiem. Šāda veida eksperimentos bieži gūst no-

zīmīgus rezultātus, uz kuru pamata izstrādā rekomendācijas lauksaimniecības praksei.

Kā pirmās, tā otrās kategorijas eksperimentus parasti iekārto laboratorijās vai augu mājās, kur ir lielākas iespējas regulēt kontrolējamo faktoru.

Trešās kategorijas eksperimentus veic vai nu tieši dabā lauka izmēģinājumos, vai arī speciālās mākslīga klimata laboratorijās, kur iespējams regulēt ārējās vides apstākļu kompleksu. Lauka izmēģinājumi parasti ir ilgstoši un aptver ilgāku augu dzīves periodu. Tie dod nozīmīgus rezultātus gan teorētiskiem, gan praktiskiem secinājumiem.

Mūsdienās grūti pat novilkt stingru robežu starp eksperimentiem laboratorijās un lauka apstākļos. Kā vienā, tā otrā gadījumā fizioloģiskās pētniecības metodes tiek papildinātas ar bioķīmiskām, biofizikālām, citoloģiskām un citām metodēm. Dažādu kategoriju eksperimentos tiek izmantotas iezīmēto atomu metodes, elektronmikroskopija, spektrofotometrija, hromatogrāfija u. c.

Jebkura eksperimenta pamatā jābūt teorētiskam pamatojumam. Ierīkojot eksperimentus kāda jautājuma noskaidrošanai, jāzina, kas līdz šim zinātnē šajā virzienā sasniegts. Jāsastāda darba plāns un aptuveni jāparedz arī rezultāti, jo vismaz aptuveni jāzina, kas ar plānoto darbu tiks noskaidrots. Izmēģinājumu rezultāti parasti dod vairāk materiāla, nekā sākumā paredzēts, bet reizēm ir pretēji gaidītajam. Tādā gadījumā rezultāti rūpīgi jāanalizē, uzmanīgi izsekojot visai eksperimenta gaitai. Nedrīkst šādus rezultātus atmetēt kā nederīgus. Tie sevī var slēpt neparedzētus atklājumus.

Eksperimentu rezultātā tiek iegūts faktiskais materiāls, kas, izmantots jaunu likumsakarību atklāšanā, kļūst par zinātnes sastāvdaļu un bagātina to.

AUGU FIZIOLOĢIJAS SAISTĪBA AR CITĀM ZINĀTNĒM

Augu fizioloģija ir botānikas sastāvdaļa. Tā cieši saistīta ar pārējām botānikas disciplinām — augu anatomiju, morfologiju, sistematiku, augu introdukciju, kā arī ar augu ekoloģiju un citoloģiju. Cieši ir augu fizioloģijas sakari ar ķīmiju un fiziku, it sevišķi ar bioķīmiju un biofiziku — ķīmijas un fizikas disciplinām, kuras pēta fizikālos un ķīmiskos procesus dzīvos organismos. Pēc sava izmēģinājumu darba rakstura un darba tehnikas mūsdienu augu fiziologs maz atšķiras no bioķīmiķa un biofizika. Tikai bioķīmiķim, piemēram, kāda jauna savienojuma vai atsevišķas fermentu darbības detaļas izpēte ir darba galamērķis, turpretim augu fiziologs, izmantojot iegūtos rezultātus, papildus nosaka arī atklātās vai noskaidrotās parādības vietu un nozīmi auga dzīvē saistībā ar citiem dzīvības procesiem — ar augšanu, barošanu, attīstību, vairošanos, izturību u. c. Tādēļ augu fizioloģijas laboratorijas pēc darbā izmantotajām metodēm, ierīcēm un aparatūras ir līdzīgas augu bioķīmijas

laboratorijām. Tikpat ciešām saitēm jābūt arī starp augu fizioloģiju un biofiziku.

Augu fizioloģija saistīta arī ar citām ķīmijas nozarēm, piemēram, organisko un fizikāli koloidālo ķīmiju. Grūti norobežot augu fizioloģijas un agroķīmijas pētījumus. Augu fiziologi, pētot augu minerālo barošanos, gūst agroķīmijai nozīmīgas atziņas, un otrādi, — agroķīmijā, skaidrojot lauksaimniecības augu barošanās jau-tājumus, bagātina ar atziņām augu fizioloģiju. Tā, piemēram, gan agroķīmijā, gan augu fizioloģijā lielu ieguldījumu devuši mūsu zemes zinātnieki D. Prjaņiņņikovs, J. Peive, K. Bambergs, Z. Zurbicis, kā arī francūzis A. Demolons u. c. Augu fizioloģija saistīta arī ar dārzkopību, zemkopību un pārējām agronomijas disciplīnām, jo noder tām par teorētisko bāzi. Ciešas saites to vieno arī ar mežkopību. Daudz kopīga augu fizioloģijai ir ar mikrobioloģiju; nereti mikroorganismiem atklātās likumsakarības vēlāk tiek pierādītas arī augiem.

Mūsdienās zinātne attīstās ļoti strauji. Dažādām zinātņu nozarēm sadarbojoties, izveidojas jaunas zinātņu nozares. Tā, piemēram, pavisam nesen radās molekulārā bioloģija, molekulārā ģenētika, bet pašlaik veidojas arī ģenētiskā fizioloģija, kosmiskā bioloģija, gēnu inženierija, biotehnoloģija u. c.

Zinātnisko pētījumu efektivitātes kāpināšana un iegūto rezultātu ieviešana praksē pašlaik ir viens no aktuālākajiem jautājumiem mūsu zemē. Tādēļ arī augu fiziologiem nepieciešams nemitīgi papildināt savas zināšanas gan augu fizioloģijā, gan arī tās metodoloģiskajā bāzē — dialektiskajā materiālistmā.

Augu fizioloģijas mērķi un uzdevumi

Augu fizioloģijas mērķis ir pilnībā izpētīt procesus, kas nodrošina auga dzīvi visā tās daudzveidībā, — barošanos, augšanu, attīstību, vairošanos, adaptāciju, izturību stresa situācijās, imunitāti utt., lai, vadoties no šīm zināšanām, varētu efektīvi izmantot esošās un iegūt vēl pilnvērtīgākas augu formas, kas apmierinātu cilvēka vajadzības pēc primārās biomasas.

Augu fiziologu tuvākie uzdevumi ceļā uz šo mērķi ir

- 1) augu minerālās barošanās bioķīmisko aspektu noskaidrošana, lai celtu mēslošanas līdzekļu izmantošanas efektivitāti;
- 2) fotosintēzes produktivitātes celšanas ceļu izpēti, lai palielinātu gaismas izmantošanas lietderības koeficientu;
- 3) atmosfēras N_2 bioloģiskā fiksācija un augu loma tajā;
- 4) transpirācijas produktivitātes celšana;
- 5) augu audu un šūnu kultūru vēl plašāka izmantošana;
- 6) augu attīstības molekulāro pamatu izpēti;
- 7) fizioloģisko procesu regulācijas un informācijas apmaiņas izpēti augos u. c.

1. Augu šūnas fizioloģija

1.1. AUGA ORGANISMS KĀ DIALEKTISKA VIENĪBA

Augu valstī sastopama liela formu dažādība. Ir augi, kuru organisms sastāv no vienas vienīgas šūnas. Tajā notiek visi organisma dzīvei nepieciešamie procesi. Augstāk organizēti organismiem atsevišķu uzdevumu veikšanai jau ir specializētu šūnu grupas, kas veido *audus* un *orgānus*.

Auga organisma īpašības nav atsevišķu šūnu vai audu īpašību summa. Šūnas un audi, organizēti augstākajā organismā, rada pilnīgi jaunu kvalitāti. Organisms ir īpaša forma dialektiskajai vienībai starp daļu un veselo. Tā ir sistēma, kurā katra sastāvdaļa pakļauta veselajam. Šī sistēma radusies nesaraucamā saistībā ar apkārtējo vidi.

Augu vielu un enerģijas maiņas pamatā ir 2 dialektiski saistītas, pretrunīgas procesu kategorijas — *asimilācija* un *disimilācija*. Asimilācijā organisms uzņem vielas no ārējās vides, pakļauj tās noteiktām pārvērtībām, izmantojot šim nolūkam fermentu sistēmu, un pārvērš tās par organisma sastāvdaļu. Asimilācijas rezultātā ārējais kļūst par iekšējo, svešais par savējo, neorganiskais par organisko.

Disimilācijā notiek pretējs process — organiskais, iekšējais kļūst par neorganisko un tiek izdalīts apkārtējā vidē. Disimilācijas rezultātā organiskie savienojumi tiek noārdīti, un atbrīvojas tajos saistītā enerģija.

Asimilācija un disimilācija ir vienotā vielmaiņas procesa divas puses, kuras nevar pastāvēt viena bez otras. Disimilācijas pamats ir asimilācija, kura savukārt notiek vienlaikus ar disimilāciju. Disimilācijā noārdās vecais, savu laiku nodzīvojušais, asimilācijā rodas jaunais, organisma dzīvei nepieciešamais. Abas tās kopā ir pamats matērijas kustības formai, ko sauc par *dzīvību*.

Atbilstoši materiālistiskajam priekšstatam par dzīvības izcelšanos *dzīvās vielas organizācija šūnās* ir notikusi noteiktā evolūcijas etapā. Šūnu forma deva iespēju dzīvajai vielai sasniegt lielāku diferenciācijas pakāpi, izveidot noteiktu struktūru, un rezultātā dažādi šūnas struktūrelementi sāka veikt specifiskus uzdevumus. F. Engels raksta, ka «pagāja, jādāmā, gadu tūkstoši, kamēr radās apstākļi, kuros kļuva iespējams nākamais solis uz priekšu, un no šā bezveidīgā

olbaltuma, izveidojoties kodolam un apvalkam, radās pirmā šūna. Bet ar šo pirmo šūnu bija dots arī visas organiskās pasaules formu veidošanās pamats.»*

Vienšūnas organisma dažādi iecirkņi praktiski atrodas vienādos ārējās vides apstākļos. Līdz ar to vienkāršojas arī šāda organisma fizioloģija. Turpretim augstākajiem augiem sakne un virszemes daļas ne tikai ir telpiski atdalītas, bet atrodas un darbojas arī atšķirīgās vidēs: sakne — augsnē, virszemes daļas — gaisā. Tomēr to darbība ir cieši saskāpota.

Vissvarīgākie fizioloģiskie procesi, kas apvienoti asimilācijā un disimilācijā, notiek šūnu protoplastā. Atkarībā no sava ķīmiskā sastāva un struktūras šūnas organoīdi veic dažādas funkcijas. Tā, piemēram, fotosintēzes reakcijas norisinās hloroplastos, vissvarīgākās elpošanas reakcijas notiek mitohondrijos, protoplasta membrāna regulē vielu iekļūšanu šūnā un izdalīšanu no tās. Normāli funkcionējošā šūnā visi procesi notiek saskāpoti. Ļoti svarīga dzīvo šūnu īpašība ir to spēja sintezēt tajās notiekošo procesu regulatorus un katalizatorus — fermentus.

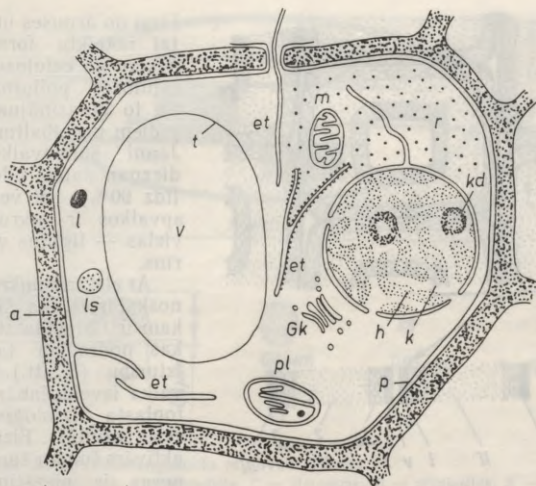
Lai gan daudzšūnu augi sastāv no šūnām, tomēr atsevišķos gadījumos protoplazma tajos nav organizēta šūnu formā, piemēram, putekšņiņās un augļņiņās to attīstības sākuma etapos, arī ievainojumu vietās u. c.

1.2. AUGU ŠUNAS ĶĪMISKAIS SASTĀVS UN STRUKTŪRA

Mūsdienu tehnika un modernās pētniecības metodes devušas iespēju sīki iepazīties ar augu šūnas uzbūvi un noskaidrot tās atsevišķo organoīdu ķīmisko sastāvu. Elektronmikroskopijā iegūtais augu šūnas attēls ievērojami atšķiras no attēla, kas iegūts ar gaismas mikroskopu (1., 2. att.).

Savienojumiem, no kuriem veidota protoplazma, piemīt ļoti svarīga īpašība — spēja veidot arvien komplicētākas struktūras. Tā, piemēram, no Na^+ un Cl^- rodas tikai NaCl kristāli. No atsevišķiem kristāliem var izveidoties vēl *drūza* — kristālu saaugums. Turpretim olbaltumvielu molekulām var izveidoties *pirmējā, otrējā, trešējā* un *ceturtnējā struktūra*. Jo vairāk kādam savienojumam ir šādu iespēju, jo vērtīgāks tas ir no dzīvības formu pilnveidošanās viedokļa. Šajā ziņā ar olbaltumvielām nevar sacensties neviens cits organisks savienojums. Kompleksajiem struktūras veidojumiem, kas sastāv no olbaltumvielām un citiem lielmolekulāriem savienojumiem, piemīt vēl viena raksturīga īpašība — tie spēj attīstīties, pilnveidoties. Šī īpašība acīmredzot bijusi nozīmīga dzīvības rašanās procesā uz zemes. Jādomā, ka citi savienojumu kompleksi ātrāk izsmēla savas attīstības iespējas, nevarēja izveidot struktūras, kas spējīgas radīt regulējošos mehānismus un nodrošināt organisma (vai šūnas) vairošanos.

*Engelss F. Dabas dialektika. — R: LVI, 1952, 17. lpp.

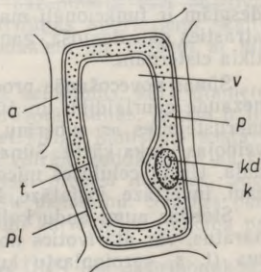


1. att. Augu šūnas uzbūves shēma pēc elektronmikroskopijas attēla:

k — kodols; *kd* — kodoliņš; *h* — hromosoma; *pl* — plastīda; *et* — endoplazmatiskais tīkls; *Gk* — Goldži komplekss; *m* — mitohondrijs; *r* — ribosomas; *v* — vakuola; *a* — šūnapvalks; *t* — tonoplasts; *p* — plazmolemma; *l* — lipīdu garnūla; *ls* — lizosoma.

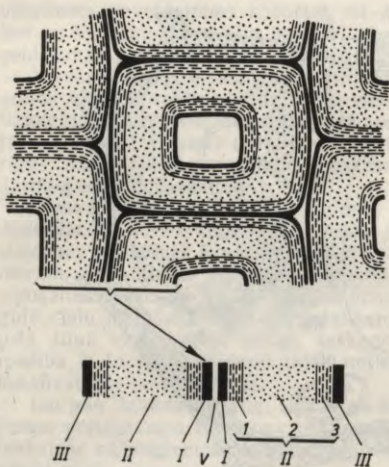
Samērā vienkārši šūnas sastāvā ietilpstošī savienojumi ir ūdens, neorganiskie sāļi, to joni u. c. Sarežģītāki savienojumi ir amini, ogļhidrāti, taukskābes, aminoskābes. Vēl sarežģītāki ir savienojumi, kuri veidojas, iepriekš minētajiem savienojumiem savstarpēji kombinējoties, piemēram, lipīdi, olbaltumvielas, nukleotīdi, nukleīnskābes, glikoproteīdi, hromoproteīdi, dažādi fermenti u. c. Kaut gan šūnā ir ļoti daudz dažādu savienojumu, tomēr visas šūnas sastāvdaļas veido noteiktu sistēmu.

Šūnapvalks ir pirmā augu šūnas sastāvdaļa, kuru atklāja R. Huks jau 17. gs. sešdesmitajos gados. Šūnapvalka norobežotos veidojumus Huks nosauca par *šūnām*. Šūnapvalks aizsargā



2. att. Augu šūnas uzbūves shēma pēc attēla gaismas mikroskopā:

v — vakuola; *p* — protoplazma; *k* — kodols; *kd* — kodoliņš; *a* — šūnapvalks; *t* — tonoplasts; *pl* — plazmolemma.



3. att. Šūnapvalka uzbūves shēma:

V — vidējā plātnīte; I — primārais šūnapvalks, II — sekundārais šūnapvalks, kas sastāv no 3 slāņiem (1, 2, 3); III — terciālais šūnapvalks.

starp plazmolemmu un šūnapvalku, šūnapvalki un starpšūnu telpa. Caur šūnapvalka porām stiepjas plazmodesmas. Tās saista blakus esošās šūnas vienā kopējā sistēmā, ko sauc par simplastu. Gan simplasts, gan apoplasts piedalās vielu transportā. Plazmodesmām ir funkcionāli mainīga struktūra. To desmocaurulītes var atrasties gan ilgstošā, gan pinocitotiskā sasitībā ar endoplazmatiskā tīkla cisternām.

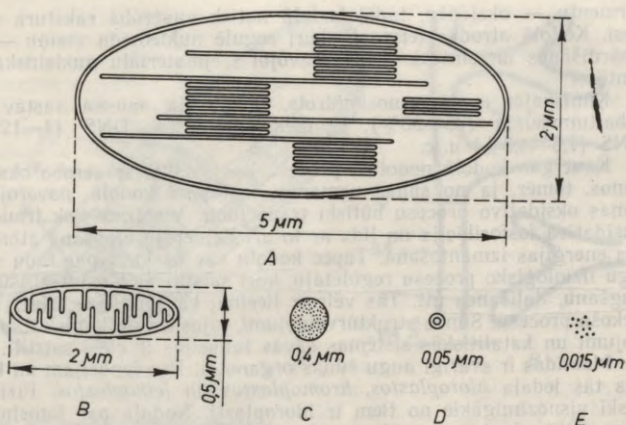
Šūnas novecošanās procesā šūnapvalks, inkrustējoties ar lignīnu, nezaudē caurlaidību un šūna paliek dzīva. Turpretim šūnapvalkam inkrustējoties ar suberīnu, šūna zaudē caurlaidību un atmirst. Tā veidojas koka kārta. Šūnapvalks ir fizioloģiski aktīva šūnas sastāvdaļa. Uz tā celulozes micellu virsmas ir adsorbēti fermenti, piemēram, invertāze, fosfatāze, kam ir nozīme vielu iekļūšanā šūnā.

Sterilās augu audu kultūrās, izmantojot attiecīgus fermentu preparātus, var atbrīvoties no šūnapvalkiem un iegūt kailus protoplastus (t. s. «protoplastu kultūras»), kas no ārpuses klāti tikai ar ārējo membrānu — plazmolemmu. Šādu kailus protoplastus izmanto šūnu inženierijā. Ja nelieto fizioloģisko procesu inhibitorus, tad šādi kaili protoplasti pēc 2 stundām jau ir izveidojuši atkal jaunus šūnapvalkus.

Šūnapvalks ietver protoplazmu, kas sastāv no citoplazmas (hialoplazmas) un šūnas organoīdiem. Tātad protoplazma

šūnu no ārpusē un piešķir tai noteiktu formu. Tas sastāv no celulozes, hemicelulozes, poliuronskābēm un to atvasinājumiem, lipīdiem un olbaltumvielām. Jauni šūnapvalki satur diezgan daudz ūdens (pat līdz 90%), bet vecos šūnapvalkos ir inkrustējošas vielas — lignīns vai suberīns.

Ar elektronmikroskopiju noskaidrots, ka šūnapvalkam ir tīklveida struktūra, kas nodrošina tam lielu izturību (3. att.). Šūnapvalka izveidošanās ir protoplasta fizioloģisko procesu rezultāts. Fizioloģiski aktīvām šūnām šūnapvalka poras ir piesātinātas ar ūdeni un sastāda daļu no apoplasta. Apoplasts ir visa savstarpēji saistītā audu telpa ārpus protoplazmas. Tajā ietilpst telpa



4. att. Augu šūnas organoīdu relatīvais lielums:

A — hloroplasts; B — mitohondrijs; C — sferosoma; D — proplastīda; E — ribosomas.

ir sistēma, kurai ir galvenā nozīme šūnas fizioloģiskajos procesos. Šūnas organoīdi atšķiras cits no cita gan pēc lieluma, gan formas un struktūras, gan arī pēc fizioloģiskajām funkcijām. Vislielākais šūnas organoīds ir kodols (1. un 4. att.).

Šūnas organoīdus izolētā veidā visbiežāk iegūst ar *frakcionēto centrifugēšanu*. Šim nolūkam pagatavo šūnu homogenizātus noteikta blīvuma vidēs un centrifugēšanu izdara pazeminātā (bet pozitīvā) temperatūrā. Pakāpeniski palielinot centrifūgas apgriezienu skaitu, izgulsnē šūnas organoīdus, sākot ar lielākiem un beidzot ar mazākiem.

Kodols ir lodveida vai ovālas formas veidojums, kura diametrs ir 20—30 μm*. Kodols saskatāms arī nekrāsotās šūnās, jo tam ir lielāks blīvums nekā citoplazmai un arī atšķirīgs ķīmiskais sastāvs. Kodolam ir apvalks, un tajā ir viens vai vairāki kodoliņi. Tā kā kodolā nekādi specifiski, intensīvi fizioloģiski procesi nenotiek, augu fiziologi tam līdz šim nav veltījuši īpašu uzmanību. Svarīgs pētījumu objekts tas ir ģenētikā, citoloģijā un karioloģijā (mācībā par šūnas kodolu).

Kodolā koncentrēta gandrīz visa šūnas DNS (dezoksiribonukleīnskābe); kodoliņos ir arī RNS (ribonukleīnskābe). Tajā atrodas arī ribosomas un notiek olbaltumvielu sintēze. No visiem šūnā esošajiem fermentiem kodolā atrodas tikai dehidrogenāzes un daži hidrolītiskie fermenti — aldolāze, enolāze u. c. Tajā nav oksidācijas

* Pēc SI sistēmas, 1 μm (mikrometrs) atbilst $1 \cdot 10^{-6}$ m.

fermentu — oksidāžu, tādēļ kodolā notiek anaeroba rakstura procesi. Kodolā atrodas fermenti, kuri regulē nukleozīdu maiņu — to noārdīšanos un sintēzi, tā sagatavojot izejmateriālu nukleīnskābju sintēzei.

Ķīmiskajās analizēs noskaidrots, ka kodola sausna sastāv no olbaltumvielām (75—90%), lipīdiem (3—11%), DNS (4—12%), RNS (1,5—4,5%) u. c.

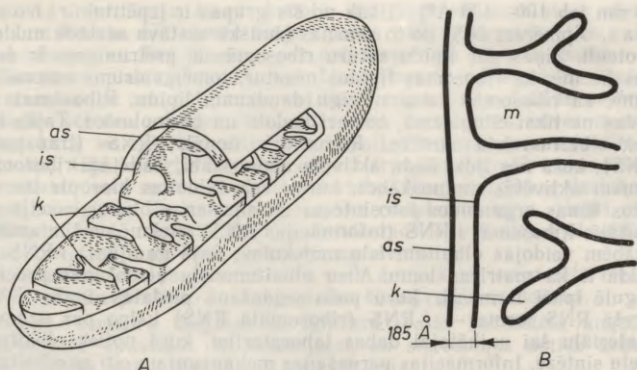
Kaut gan kodolā nenotiek procesi, kas saistīti ar aerobo oksidēšanos, tomēr, ja no šūnas uzmanīgi izpreparē kodolu, novērojami šūnas oksidatīvo procesu būtiski traucējumi. Vispirms tiek traucēta oksidatīvā fosforilācija un līdz ar to arī lietderīgā elpošanā atbrīvotās enerģijas izmantošana. Tāpēc kodolu var uzskatīt par tādu svarīgu fizioloģisko procesu regulētāju, kuri saistīti ar biosintēzi, šūnas augšanu, dalīšanos utt. Tas vēlreiz liecina, ka šūnā nav izolēti noteikto procesu. Šūnas struktūrveidojumi, tajos esošie ķīmiskie savienojumi un katalītiskās sistēmas savās funkcijās ir cieši saistīti.

Plastīdas ir svarīgi augu šūnas organoīdi. Pēc funkcijām un krāsas tās iedala *hloroplastos*, *hromoplastos* un *leikoplastos*. Fizioloģiski visnozīmīgākie no tiem ir hloroplasti. Nodaļā par fotosintēzi tiem veltīta īpaša uzmanība, apskatot gan to ķīmisko sastāvu, gan struktūras īpatnības, gan arī reakcijas, kādas notiek dažādos hloroplastu struktūras veidojumos.

Mitochondriji ir lodveida (diametrs ir apmēram 1 μm) vai ovāli (garums 2—5 μm) šūnas organoīdi ar sarežģītu uzbūvi. Tajos notiek elpošana un oksidatīvā fosforilācija — procesi, kas saistīti ar enerģijas maiņu šūnā, un tādēļ mitochondrijus var uzskatīt par šūnas spēkstacijām. Mitochondrijos notiek Krebsa cikla reakcijas. Tieši tie veidojas ATP (adenozintrifosfāta) molekulas, kurās saistās daļa no elpošanā atbrīvotās enerģijas. No mitochondrijiem ATP molekulas pārvietojas citoplazmā un no turienes tiek transportētas uz citiem šūnas organoīdiem, kur to enerģija tiek izmantota dažādu fizioloģisko procesu norisēm. Mitochondrijos atrodas veselas fermentu sistēmas, turklāt vienas sistēmas darbības galaprodukti nokļūst tieši citu sistēmu darbības sfērā.

Mitochondriju lielums mainās atkarībā no auga dzīves apstākļiem; to ietekmē šūnas osmotiskais spiediens. Šūnā mitochondriji var pārvietoties. Tie novietojas parasti tajos šūnas iecirkņos, kur attiecīgajā brīdī visvairāk vajadzīga enerģija. Vienā šūnā var atrasties daži tūkstoši mitochondriju. No visas protoplazmas masas mitochondriju masa sastāda apmēram 20%. Noskaidrots, ka tajos ir daudz olbaltumvielu (65—70%) un lipīdu (25—30% no sausnas masas). Nukleīnskābju daudzums tajos ir niecīgs (apmēram 0,5%).

J. Grīns, A. Lenindžers un citi zinātnieki pierādījuši, ka mitochondriju funkcija ir cieši saistīta ar to struktūru. Elektronmikroskopiskos pētījumos noskaidrots, ka mitochondriju apvalks sastāv no ārējās un iekšējās membrānas. Abas šīs membrānas veido noteiktā kārtībā sakārtotas olbaltumvielu un lipīdu molekulu kārtas. Iekšējā membrāna izveido krokas — *kristas* jeb *sekstes* (5. att.). Tās atrodas viendabīgā šķīdumā — *matricā*, kura sastāv galvenokārt no



5. att. Mitohondrija uzbūves shēma:

as — ārējā siena; is — iekšējā siena; k — kristas; m — matrica.

olbaltumvielām. Arī matrica var veidot attiecīgu struktūru — granulāru, pavedienvēda u. c. Noteiktos apstākļos mitohondriji var savienoties, bet var arī dalīties un mainīt formu. Tie nav pastāvīgi un nemainīgi veidojumi. Pēc pašreizējām orientējošām ziņām, mitohondriju dzīves ilgums ir apmēram 10 dienas. Tādējādi šūnas notiek nepārtraukta mitohondriju noārdīšanās un jaunveidošanās. Tajos ir fermenti, kas nodrošina taukskābju un organisko skābju noārdīšanos. Ir dati, kas norāda, ka izejmateriāls mitohondriju veidošanai ir šūnas membrānas.

Visas reakcijas, kas norisinās mitohondrijos, var iedalīt 3 grupās: 1) reakcijas, kas raksturīgas Krebsa ciklam; 2) elektronu pārnesšana un 3) oksidatīvā fosforilācija. Līdz šim vēl pilnīgi nav noskaidrots, kā visas šīs reakciju grupas saistītas ar mitohondriju struktūru. Atsevišķus norādījumus par šo saistību dod D. Grīna veikto pētījumu dati, kas iegūti, pakāpeniski noārdot mitohondrijus ar ultraskaņu. Izrādījies, ka īslaicīga mitohondriju apstrāde ar ultraskaņu noārdā mitohondrijus sastāvdaļās, kurām vēl ir neskartas trīskāršās membrānas daļiņas. Šādās daļiņās spēj pārvietoties elektroni un notiek oksidatīvā fosforilācija, turpretim oksidatīvās Krebsa cikla reakcijas te vairs nenotiek. Ilgstošāka mitohondriju apstrāde ar ultraskaņu noārdā arī šos trīskāršās membrānas gabaliņus elementārajās struktūrvienībās, kuras spēj tikai pārnest elektronus.

Mikrosomas ir nozīmīga šūnas struktūras veidojumu grupa, kurā ietilpst vairāki patstāvīgi organoīdi ar specifisku struktūru un specifiskām funkcijām, piemēram, *ribosomas*, *lizosomas*, *lomosomas*, *sferosomas* u. c. Visām tām ir submikroskopiski izmēri (diametrs 10—

40 nm jeb 100—400 Å*). Sikāk no šīs grupas ir izpētītas ribosomas. Apmēram 50% no to sausnas ķīmiskā sastāva sastāda nukleoproteīdi. Ziņas par lipīdu saturu ribosomās ir pretrunīgas. Ir dati, kas liecina, ka ribosomas lipīdus nesatur, tomēr vairums autoru atzīmē, ka ribosomas satur nēcīgu daudzumu lipīdu. Ribosomas atrodas ne tikai citoplazmā, bet arī kodolā un hloroplastos. Tajās notiek olbaltumvielu sintēze. Ribosomās nonāk t-RNS (transporta RNS), kura nes līdzīgu kādu aktivētu aminoskābi. Tādējādi ribosomas uzņem aktivētās aminoskābes, kuras var veidoties hloroplastos un citos šūnas organoīdos fotosintēzes un elpošanas blakusreakciju rezultātā. Ribosomās i-RNS (informācijas RNS) ietekmē no šīm aminoskābēm veidojas olbaltumvielu molekulas. Šajā gadījumā i-RNS izpilda it kā matricas lomu. Visu olbaltumvielu veidošanās procesu regulē īpaši fermenti, kuru pašu veidošanā piedalās īpaša RNS. Trešā RNS forma — r-RNS (ribosomālā RNS) kalpo par uzbūves materiālu šai unikālajai dabas laboratorijai, kurā notiek olbaltumvielu sintēze. Informācijas pārnesšanas mehānismi un citi ar olbaltumvielu sintēzi saistītie jautājumi sīkāk aprakstīti biokīmijas literatūrā.

Tāpat kā visu citu šūnas organoīdu, arī ribosomu fizioloģiskās funkcijas cieši saistītas ar struktūru. Amerikāņu zinātnieki G. Vebsters un S. Uitmans konstatējuši, ka ribosomu struktūras stabilizācijai vajadzīga Mg^{2+} vai citu divvērtīgu katjonu klātbūtne apmēram 0,001 M koncentrācijā. Ja Mg^{2+} koncentrāciju vidē palielina 2 reizes, ribosomas saplūst lielākos struktūras veidojumos — *dimēros*, kuru masa ir 2 reizes lielāka nekā sākotnējām ribosomām. Un otrādi — ja Mg^{2+} koncentrāciju vidē samazina 10 reizes, katra ribosoma sairst 2 subagregātos, kuru lielums ir apmēram 1/3 un 2/3 no sākotnējā ribosomas lieluma. Ja vidē atkal palielina Mg^{2+} koncentrāciju, no subagregātiem veidojas normāla lieluma ribosomas.

Ribosomas subagregātos RNS un olbaltumvielu attiecība ir tāda pati kā sākotnējā ribosomā. Tomēr subagregāta RNS izrādījusies ievērojami jutīgāka pret ribonukleāzi nekā ribosomas RNS. Kaut gan subagregāti satur RNS, tie tomēr nav spējīgi sintezēt olbaltumvielas. Gan dimēriem, gan polisomām šāda spēja ir.

Tā kā Mg^{2+} koncentrācija ir ļoti svarīga ribosomu organizācijai un to struktūras uzturēšanai, likumsakarīgs ir arī Mg samērā lielais daudzums ribosomās. R. Tso konstatējis, ka ribosomās uz katru sausnas gramu ir 0,31 mikromols Mg. Kalcija saturs ribosomās ir 6 reizes mazāks nekā Mg saturs. Pagaidām vēl nav skaidrs, vai abi šie elementi ir visās šūnas ribosomās vienādās attiecībās vai arī dažās pārsvarā ir magnijs un citās — kalcijs.

F. Īnam un R. Bokam, izmantojot dodecilsulfātu un urīnvielu, izdevies noārdīt subagregātus līdz to veidotajām pamatvienībām, kuru molekulmasa ir 12 000. Viņi aprēķinājuši, ka katra ribosoma sastāv no 230 tādām pamatvienībām.

Tā kā ar ribosomās esošo i-RNS acīmredzot tiek tālāk nodota tā

* Pēc SI sistēmas, 1 nm (nanometrs atbilst $1 \cdot 10^{-9}$ m. Agrāk šo mērvienību sauca par milimikronu (mμ). 1 Å (angstrēms) atbilst $1 \cdot 10^{-10}$ m.

ģenētiskā informācija, kas ir kodolā, tad jābūt sakaram starp ribosomu un kodolu. Uz vienas un tās pašas i-RNS var virkņēties vairākas ribosomas. Tad tās sauc par *poliribosomām* jeb *polisomām*.

Šūnas citoplazmā atrodas arī *līzosomas*. Dzīvnieku šūnās tās atrastas jau sen, bet par to, vai tās ir augu šūnās, dažādu autoru uzskatos vēl nav vienprātības. Lizosomu no ārpusē ietver membrāna, kurā ieslēgti hidrolītiskie fermenti. Membrānas caurlaidībai mainoties, tajā ieslēgtie fermenti izkļūst ārpusē un nonāk šūnas citoplazmā, kur veic savu hidrolītisko darbību. Normālai šūnas darbībai ir ļoti svarīgi, lai šo fermentu iekļūšana citoplazmā būtu stingri regulēta, lai tie te nenonāktu tādos daudzumos, kas varētu apdraudēt šūnas dzīvotspēju un šūna pati sevi sagremotu.

Literatūrā ir ziņas par *lomosomām*, kam konstatēts ciešs sakars ar šūnapvalku — tās piedalās šūnapvalka veidošanā.

Sferosomas bagātas ar lipīdiem. Tajās konstatēta augsta fermentatīvā aktivitāte. Ir norādījumi, ka sferosomās notiek taukvielu sintēzes pēdējais etaps — esterifikācija.

Citosomas atrodas tiešā kontaktā ar šūnas iekšējo membrānu sistēmu — endoplazmatisko tīklu. Elaioplasti, kurus sauc arī par *sintesomām*, pēc dažu autoru domām, piedalās olbaltumvielu transportā. Tiem konstatēts sakars ar Goldži kompleksu.

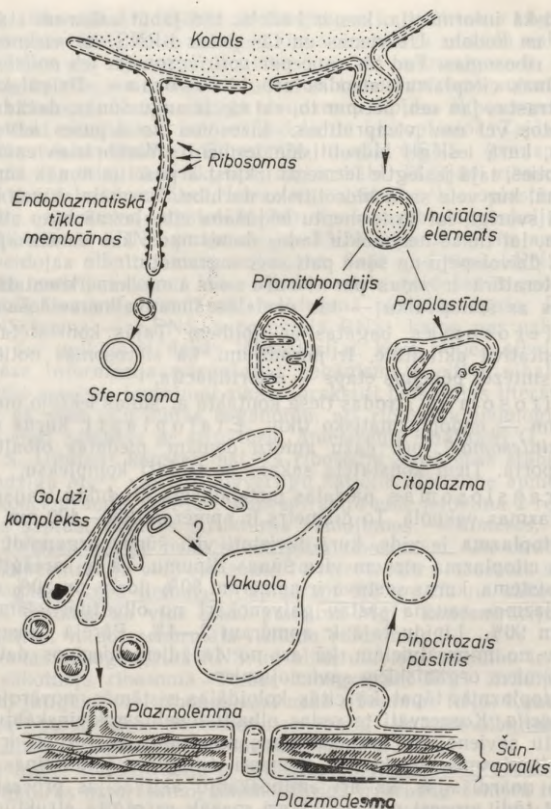
Translomas piedalās metabolisma produktu transportā no citoplazmas vakuolā. To diametrs ir apmēram 200—400 nm.

Citoplazma ir vide, kurā izvietoti visi šūnas organoīdi. Jaunās šūnās citoplazma aizņem visu šūnas tilpumu. Tā ir sarežģīta koloidāla sistēma, kuras sastāvā ir apmēram 80% ūdens un 20% sausas. Citoplazmas sausnā sastāv galvenokārt no olbaltumvielām — apmēram 90%. Lipīdu tajā ir apmēram 2—4%. Pārējā sausnas daļa sastāv no minerālvielām, kā arī no dažādiem niecīgos daudzumos atrodamiem organiskiem savienojumiem.

Citoplazmā, tāpat kā citās koloidālās sistēmās, novērojama koacervācija. Koacervāti te rodas olbaltumvielu, nukleinskābju, lipīdu un citu savienojumu mijiedarbības rezultātā. Koacervāti ir raksturīgi citoplazmas struktūras elementi. Citoplazmā norisinās hidrolītiskās noārdīšanās, kā arī aminoskābju aktivācijas procesi. Acīmredzot tādi procesi var notikt arī mazāk sarežģītā struktūrā, kāda ir raksturīga citoplazmai. Tomēr daži autori norāda, ka citoplazmai var būt arī lamellāra (plāksnveida) struktūra.

Šūnas organoīdu veidošanās pamatmateriāls ir membrāna (6. att.). Membrānas norobežo protoplastu no ārējās vides, kā arī atsevišķus organoīdus pašā šūnā. Tieši membrānām, iespējams, ir bijusi svarīga nozīme dzīvības rašanās procesā uz Zemes. Membrānai vajadzēja norobežot un aizsargāt dzīvās vielas piciņas no iespējamās ārējās kaitīgās iedarbības.

Galvenais uzbūves materiāls membrānu veidošanai ir olbaltumvielas un lipīdi. Ar elektronmikroskopiju izdevies ne vien izmērīt membrānu biezumu, bet arī noskaidrot tās uzbūves īpatnības. Elementārās membrānas uzbūve ir apmēram vienāda visām šūnām —



6. att. Šūnas struktūrelementu ģenēze.

gan augu, gan dzīvnieku, gan arī mikroorganismu šūnām. Tās biežums ir 70—100 Å. Pēc mūsdienu uzskatiem, elementārā membrāna sastāv no 2 olbaltumvielu slāņiem, starp kuriem atrodas 2 lipīdu molekulu kārtas (7. att.). Lipīdu hidroforbie molekulu gali saistīti savā starpā, bet hidrofilie molekulu gali — ar olbaltumvielām. Tā kā šī saistība nav sevišķi stipra, lipīdu kārtas var samērā viegli izskalot. Tomēr membrānas neizjūk, to struktūru nodrošina specifiskas olbaltumvielas, kuru īpašības vēl nav noskaidrotas. A. Leopolds atzīmē, ka membrānu veidotajām olbaltumvielām ir globulāras mo-

lekulas. Daudzām membrānu olbaltumvielām ir fermentu īpašības.

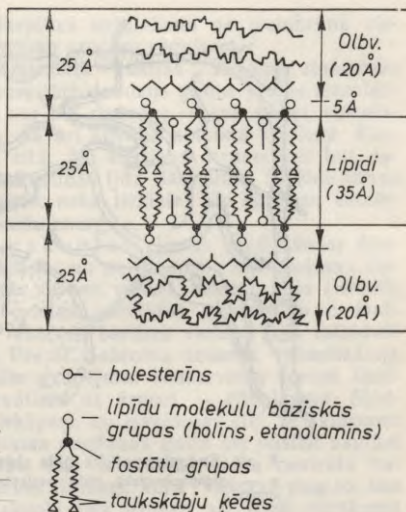
1954. gadā H. Dausons un J. Danieli konstatēja membrānās sīkas, ar ūdeni pildītas poras, kas acīmredzot piedalās membrānas caurlaidības nodrošināšanā. Tomēr šo poru kopējā platība, pēc A. Solomona datiem, ir niecīga — tikai dažas simtdaļas procenta no membrānas virsmas. Tātad membrānu caurlaidību nodrošina citi mehānismi.

Pēdējā laikā noskaidrots, ka membrānu struktūrā ietilpst 3 integrālo olbaltumvielu veidi: 1) olbaltumvielas, kas veido kanālus, caur kuriem joni iel saskaņā ar koncentrācijas gradientu, t. i., pasīvi; 2) attiecīgās ATPāzes, kas darbojas kā jonu sūkņi; 3) olbaltumvielas, kas veido t. s. regulējamus kanālus, kuru caurlaidība atkarīga no īpašu vārstuļu stāvokļa. Ca^{2+} uzņemšana un izdalīšana no šūnas notiek tieši ar šādu kanālu starpniecību.

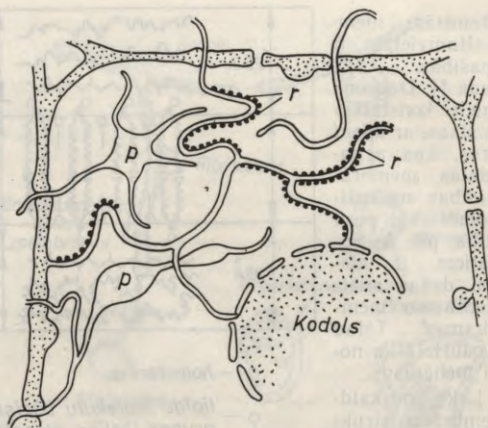
Dažādu šūnas organoīdu membrānas nav pilnīgi vienādas. Tās atšķiras gan ķīmiskā sastāva ziņā, jo satur atšķirīgus fermentus, gan morfoloģiskā ziņā, jo to virsma var būt dažāda — gluda, grumbulaina, krokaina, piemēram, mitohondrijos, hloroplastos.

Pašlaik nav noteiktu ziņu par šūnas membrānu veidošanos. Pēc D. Sabaņina domām, membrānas veidotas no olbaltumvielu un lipīdu molekulu kārtām. Membrānu slāpaino uzbūvi var konstatēt, izmantojot attiecīgas krāsu reakcijas ar osmijskābi vai kālija permanganātu.

Šūnas citoplazma ietver sarežģītu membrānu sistēmu, kuru sauc par *endoplazmatisko tīklu*, *endoplazmatisko retikulu* vai par *ergastoplazmu* (8. att.). Daudzi autori, kuri pētījuši citoplazmas membrānu struktūru, norāda, ka endoplazmatiskā tīkla paplašinājumi ir it kā virsējās membrānas turpinājums šūnas iekšienē. J. Robertsons atzīmē, ka šūnu var uzskatīt par tādu sistēmu, kura sastāv no 3 fāzēm: 1) citoplazmas, 2) endoplazmatiskā tīkla paplašinājumu satura un 3) šūnas membrānām, kuras atdala abas iekšējās fāzes vienu no otras. Saskaņā ar šo uzskatu 2. fāzes viela ir tā, kas atrodas



7. att. Elementārās membrānas uzbūves shēma (pēc Dausona, Danieli, Robertsona).



8. att. Endoplazmatiskā tīkla shēma:

p — endoplazmatiskā tīkla paplašinājumi; *r* — ribosomas.

ārpus šūnas. Savukārt 3. fāzi — šūnas membrānas — var uzskatīt par ārējās membrānas turpinājumu.

Gludās membrānas un pūsliši veido īpašu endoplazmatiskā tīkla sastāvdaļu — *Goldži kompleksu*. Tas nosaukts itāliešu zinātnieka K. Goldži vārdā, kurš to atklāja 1898. gadā kaķa un pūces nervu šūnās. Goldži komplekss ir tā vieta, kur veidojas šūnas membrānas. Goldži komplekss sastāv no īpašiem struktūras veidojumiem — *diktiosomām*.

Endoplazmatiskā tīkla kanāli citoplazmā pārklāti ar mikrosomām, galvenokārt ar ribosomām. Šie kanāli un to paplašinājumi acīmredzot noder vielu un, iespējams, arī elektronu pārvadīšanai no viena šūnas organoīda uz citu, no ārējās membrānas virsmas uz šūnas iekšieni līdz kodolam, kā arī no šūnas uz šūnu. Šūnai diferencējoties, uz endoplazmatiskā tīkla izveidojas daudz ribosomu. Endoplazmatiskā tīkla kanāli iziet cauri plazmodesmām un saista vienotā sistēmā blakusesošās šūnas (simplasts).

No membrānām veidoti šūnas kompartmenti, kuros tiek nodrošināta dažādu reakciju vienlaicīga un netraucēta norise.

Bioloģisko membrānu funkcijas ir daudzveidīgas: 1) vielu aktīvais transports; 2) dažādu vielu molekulu un jonu kopējā un selektīvā caurlaidība; 3) jonu un metabolisma produktu transports šūnas iekšienē starp dažādiem kompartmentiem; 4) piedalīšanās ATP (adenozīntrifosfāta) veidošanā fotosintētiskās un oksidatīvās fosforilācijas procesos; 5) jonu koncentrācijas un nevienmērīga sadalījuma nodrošināšana šūnās attiecībā pret apkārtējo vidi; 6) biopo-

tenciālu veidošana un to starpības uzturēšana uz membrānu virsmām; 7) piedalīšanās fizioloģisko procesu regulācijā.

Citoplazma atrodas nepārtrauktā kustībā. Japāņu zinātnieks N. Kamiya, kurš Osakas universitātē daudzus gadus pētījis citoplazmas kustības, atzīmē, ka tās var būt dažādas — svārstības, cirkulācija, rotācija, strūklu kustība, kā arī kustība noteiktā virzienā. Kustības formas var pāriet cita citā. Arī kustības ātrums var būt dažāds — no tikko novērojamas kustības līdz 1000 $\mu\text{m/s}$. Sīkākie šūnas struktūras elementi kustas ātrāk nekā lielākie. Šīs kustības dzinējspēks ir ATP makroerģisko saišu enerģija.

Šūnai augot, izveidojas vakuolas, kuras piepildās ar šūnsulu. Šūnsula ir dažādu organisku un neorganisku savienojumu šķīdums ūdenī. Tajā ir organiskās skābes, cukuri, aminoskābes (leicīns, tirozīns u. c.), alkaloīdi, miecvielas, antociāni, glikozīdi u. c. Dažreiz šūnsulā atrodamas arī rezerves barības vielas. Tajā izšķīduši arī dažādi neorganiskie sāļi. Pēc D. Sabinina uzskata, vakuolizācija šūnā saistīta ar to, ka liofilie grupējumi koacervātos traucē šķidruma izdalīšanos no koacervātiem uz ārpusi — citoplazmā. Šķidrums izdalās uz koacervāta iekšpusi, un izveidojas sīki, ar šķidrumu pildīti pūslīši. Turpmākajā šūnas augšanas gaitā šie pūslīši saplūst un veidojas lielākas vakuolas, līdz izveidojas viena centrālā vakuola. Vakuola ir šūnas rezerves tilpums, kurā «iemet» visu to, kas protoplazmā kļuvis lieks. Vakuolā tiek iemesti arī šūnā pārākumā esošie joni. Spilgti tas izpaužas, piemēram, attiecībā uz Na^+ . Kādā eksperimentā K/Na attiecība ārējā vidē bijusi 0,3, citoplazmā — 11,0, šūnsulā — 2,8.

Novērojumos konstatēts, ka vakuolas var rasties, atdaloties endoplazmatiskā tīkla cisternām. Jāatzīmē, ka šūnsulā atrodas daudz fermentu, īpaši katabolizējošo. Šūnsulai ir svarīga nozīme osmotiskajās parādībās šūnā.

1.3. PROTOPLAZMA KĀ KOLOIDĀLA SISTĒMA

Pētot šūnas ķīmisko sastāvu, konstatēts, ka kāpostu lapu šūnu protoplazmas sausna satur 63,1% olbaltumvielu, 20,75% lipīdu, 6,45% minerālvielu un 9,70% dažādu nenoteiktu savienojumu (pēc N. Maksimova, 1958). Dzīvā, fizioloģiski aktīvā protoplazmā ir apmēram 80% ūdens. Ūdens veido vidi, kurā notiek šūnas dzīvei raksturīgie fizikāli ķīmiskie procesi. Daudzu reakciju norisēs ūdens ir pilnīgi nepieciešams komponents.

Nepakavējoties sīkāk pie olbaltumvielu un lipīdu molekulu uzbūves īpatnībām, kā arī pie to bioķīmiskā raksturojuma*, jāatzīmē tikai dažas to īpašības, kurām ir sevišķa nozīme šūnā notiekošajos fizioloģiskajos procesos. Olbaltumvielu molekulas satur karboksilgrupas un aminogrupas, tādēļ tām ir ne tikai liela reaģētspēja, bet tās var arī disociēt gan kā skābes, gan kā bāzes un nest gan

* *Ferdmans D.* Bioķīmija. — R.: Zvaigzne, 1971, 15.—53., 93.—105. lpp.

pozitīvus, gan negatīvus lādiņus. Olbaltumvielām ir ļoti liela molekulmasa. Tā, piemēram, ar ultracentrifugēšanas metodi noteikta molekulmasa šādām augos sastopamām olbaltumvielām:

ribonukleāzei	— 12 700
hordeinam (no miežu graudiem)	— 27 500
edestinam (no kaņepju sēklām)	— 310 000
ureāzei (no sojas pupām)	— 480 000

Tā kā olbaltumvielām ir ļoti lielas molekulas, tās, šķīstot ūdenī, veido koloidālus šķīdumus. Tāds šķīdums ir arī protoplazma.

Šķīdumu veidi var būt dažādi.

1. Rupji sasmalcinātās jeb dispersās sistēmās dispersās fāzes daļiņu diametrs ir ne mazāks par 0,1 μm . Šajos šķīdumos dispersā fāze nogulsņējas vai uzpeld virspusē. Šikāk sasmalcinot daļiņas, sistēmas stabilitāte pieaug.

2. Koloidālās sistēmās dispersās fāzes daļiņu diametrs ir 0,1—0,001 μm . Šajos šķīdumos daļiņas sauc arī par micellām.

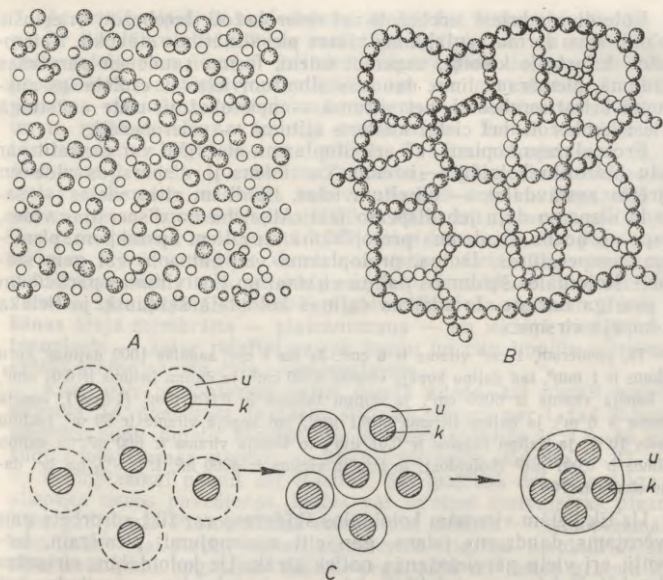
3. Molekulārās jeb jonu dispersās sistēmas ir īstie šķīdumi. To daļiņas ir atsevišķas molekulas vai joni, kuri zaudējuši savstarpējo saistību. Šo šķīdumu stabilitāte ir ļoti liela. Izšķīdinātās vielas atdalīšanai te nepieciešama papildu enerģija vai nu izsaldējot, vai ietvaicējot.

Augu fizioloģijā vislielākā nozīme ir koloidālajiem šķīdumiem, kurus sauc arī par neīstiem šķīdumiem jeb soliem (9. att.), bet, ja daļiņas izšķīdušas ūdenī, — par hidrosolliem. Hidrosolu būtiskā atšķirība no īstiem šķīdumiem ir to attiecības pret sīkporainām augu vai dzīvnieku plēvē. Šīm plēvē koloidālu šķīdumu daļiņas cauri neiet, bet īsto šķīdumu daļiņas iet. Šī īpašība ir pamatā dialīzei, ar kuru koloidālos šķīdumus atbrīvo no elektrolītiem.

Koloidālos šķīdumos, tāpat kā rupjās suspensijās, daļiņas mēdz nest arī noteiktu lādiņu. Tās ir uzlādētas ar pretēju zīmi nekā dispersijas vide. Koloidālās daļiņas var būt hidrofilas vai hidrofobas. Novērojama solvatācija, bet ūdens vidē — hidratācija. Ja daļiņas zaudē lādiņu, it sevišķi, ja tām vēl atņem ūdeni, notiek koagulācija, kas var būt apgriezeniska vai neapgriezeniska. Ipatnēja parādība solos ir koacervācija, kad hidrosols sadalās 2 daļās, bet abas saglabā šķīduma raksturu. Vienu daļu veido šķīdras nogulsnes, kur dispersās fāzes vairāk, otru daļu veido gandrīz tīra dispersijas vide. Koacervātā daļiņas saglabā sev apkārt tikai cieši saistītā ūdens apvalku; difūzais ūdens atdalās. Koacervācija notiek, samazinoties koloīdu hidratācijas pakāpei.

Kompleksie koacervāti rodas, sajaucot pretēji lādētus koloīdus. Daļiņas pievelkas, bet ūdens apvalki neļauj tām saplūst kopā. Šādi koacervāti ir labili. Tie koagulējas, vai nu atņemot ūdeni, vai arī pieliekot elektrolītus un mainot lādiņu.

Koloidāliem šķīdumiem ir īpatnējs gela stāvoklis, kas izveidojas sarecēšanas jeb želatinēšanas rezultātā. Nereti silts koloidālais šķīdums (želejas un galerti) atdziestot zaudē savu šķīdro stāvokli un pāriet cietā stāvoklī, saglabājot trauka formu un arī sevī ielēgto



9. att. Koloidālie šķīdumi:

A — sola stāvoklis; B — gela stāvoklis (želatinizēšanās); C — koacervācija; k — koloidālā daļiņa; u — hidratācijā saistītais ūdens.

ūdeni (pat līdz 90%). Koloidālās daļiņas, kas siltā solā peldējušas brīvi, šķīdumam atdziestot, sāk salipt, veido garas ķēdes, bet no tām — tiklus. Šajos tiklos kā šūnās tiek ieslēgts viss šķīdumā esošais ūdens.

Koloīdu briešanu izraisa hidratācija — koloidālo daļiņu spēja saistīt sev apkārt vairākas H_2O molekulu kārtas. Tā rezultātā koloidālās daļiņas attālinās cita no citas, un koloīda ieņemtais tilpums palielinās. Rodas briešanas spiediens, kura lielums vienlīdzīgs spēkam, kas jāpieliek, lai novērstu briestošā koloīda tilpuma palielināšanos. Koloīdu briešana ir apgriezenisks process. Mainoties daļiņu lādiņa lielumam un palielinoties ārējās vides sūcējspēkam, kā arī citu apstākļu dēļ daļu no hidratācijā saistītā ūdens koloidālās daļiņas vairs nespēj aizturēt un tās no protoplazmas izdalās — vai nu pāriet vakuolā, vai iztvaiko.

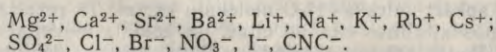
Strauji briešana notiek izžuvušos recekļos, piemēram, izžuvušās sēklās, kur var attīstīties līdz 1000 atmosfērām liels briešanas spiediens.

Koloīdi var briest ierobežoti vai neierobežoti. Ierobežoti briestošie koloīdi savu formu saglabā arī pilnas piesātinātības stāvoklī. Neierobežoti briestošie koloīdi, uzņemot ūdeni, formu zaudē un pārvēršas šķīdumā, piemēram, lime, daudzas olbaltumvielas u. c. Želatīns aukstumā briest ierobežoti, bet siltumā — neierobežoti; ciete aukstumā briest ierobežoti, bet cietes klīsteris siltumā — neierobežoti.

Protoplazmu kopumā, kā arī citoplazmu atsevišķi var uzskatīt par tādu hidrofilu koloidālu sistēmu, kur ūdens ir dispersijas vide un pārējās sastāvdaļas — olbaltumvielas, lipīdi un citas vielas — sastāda disperso daļu jeb disperso fāzi. Atkarībā no dispersijas vides, resp., no ūdens daudzuma protoplazmā un citiem apstākļiem, piemēram, temperatūras, lādiņa, protoplazma var būt sola vai gēla stāvoklī. Koloīdālos šķīdumos daļiņu virsmai un t. s. virsmas parādībām ir svarīga nozīme. Jo sikākas daļiņas koloidālā šķīdumā, jo lielāka to kopējā virsma.

Tā, piemēram, 1 cm^3 virsma ir 6 cm^2 . Ja šis 1 cm^3 sadalās 1000 daļiņās, kuru lielums ir 1 mm^3 , tad daļiņu kopējā virsma ir 60 cm^2 ; ja daļiņu lielums ir $0,01\text{ mm}^3$, to kopējā virsma ir 6000 cm^2 ; ja daļiņu lielums ir $0,001\text{ mm}^3$ ($1\text{ }\mu\text{m}^3$), kopējā virsma ir 6 m^2 ; ja daļiņu lielums ir $0,1\text{ }\mu\text{m}^3$, tad kopējā virsma ir 60 m^2 (daļiņu skaits 10^{15}); ja daļiņu lielums ir $0,01\text{ }\mu\text{m}^3$, to kopējā virsma ir 600 m^2 ; ja daļiņu lielums ir $0,001\text{ }\mu\text{m}^3$ (koloīdos), to kopējā virsma ir 6000 m^2 , t. i., $>1/2\text{ ha}$, bet daļiņu skaits ir 10^{21} .

Uz tik lielām virsmām koloidālos šķīdumos var tikt adsorbēts gan ievērojams daudzums ūdens, gan citi savienojumi, piemēram, fermenti, arī vielu pārvietošanās notiek ātrāk. Uz koloidālām virsmām adsorbētais ūdens — saistītais ūdens — ir nekustīgs un nekalpo arī kā šķīdinātājs. Tā sasālšanas punkts ir zemākā temperatūra, bet vārišanās punkts augstākā temperatūra nekā brīvajam ūdenim. Hidrosolā koloidālās daļiņas parasti uzlādētas negatīvi, bet ūdens — pozitīvi. Adsorbētā ūdens un vienādas zīmes lādiņu dēļ daļiņas nesavienojas un neizgulsnējas. Koagulācija notiek tad, ja daļiņām atņem saistīto ūdeni ar spirtu vai koncentrētu neitrālu sāļu šķīdumu vai arī pieliek attiecīgā daudzumā elektrolītus, kas daļiņām iznīcina lādiņu. Dažādu sāļu spējas izgulsnēt olbaltumvielas atkarīgas kā no katjona, tā arī no anjona. Ne visiem katjoniem un anjoniem ir spējas izgulsnēt olbaltumvielas. Pēc aktivitātes samazināšanās to kārtība ir šāda:



Sis jonu rindas sauc par liotrofām rindām.

Dažādu nelabvēlīgu faktoru ietekmē koloidālās sistēmas, it sevišķi tādas, ko veido olbaltumvielas, var denaturēties; koloīdiem samazinās dispersijas pakāpe. Vārot olbaltumvielas zaudē spēju šķīst ūdenī, to briešanas spējas samazinās, parādās brīvās sulfhidrilgrupas, palielinās olbaltumvielu spēja hidrolizēties fermentu ietekmē, palielinās to stīgriba. Denaturācijas gadījumā izmainās arī olbaltumvielu molekulas forma — fibrillārās olbaltumvielas pārvēršas globulārās u. c.

Turpretim lipīdi ir savienojumi ar brīvām taukskābju ķēdēm. Tie pieder pie hidrofobo koloīdu veidotājiem, tādēļ arī to saites ar olbaltumvielām un ūdeni ir ļoti nestabīlas. Lipīdu daļiņas koloidālajā protoplazmas sistēmā ir kustīgākas un var pārvietoties uz protoplazmas virsmām. Protoplazmas virsmu — membrānu veidošanās un to īpašības vēl nav pilnīgi noskaidrotas. Tomēr konstatēts, ka tās ir relatīvi bagātākas ar lipīdiem. Tas izskaidrojams ar to, ka, jebkurām 2 vidēm (piemēram, šķidrums — gāze, šķidrums — cieta viela) saskaroties, saskares vietā ir vienmēr noteikts daudzums brīvas enerģijas, kura saskaņā ar fizikas likumiem tiecas uz minimumu. Tas rada virsmas spraigumu. Tādēļ visas tās vielas, kas palielina uz virsmas brīvās enerģijas daudzumu (stipri elektrolīti), uz virsmas neuzkrājas, bet virzās uz iekšpusi, turpretim vielas, kas samazina virsmas spraigumu, koncentrējas galvenokārt uz virsmām. Tādēļ arī šūnas ārējā membrāna — plazmolemma — un iekšējā membrāna — tonoplasts — satur relatīvi vairāk lipīdu un citu lipofilu vielu nekā vidējā protoplazmas daļa — mezoplazma.

Kaut gan protoplazma satur daudz ūdens, tai piemīt noteikta stīgrība. Tā, piemēram, ja ūdens stīgrību pieņem par 1, tad šūnsulas stīgrība pupu digstu hipokotīlu parenhīmas šūnās ir 1,9, šo pašu šūnu protoplazmas stīgrība — 24, bet glicerīna stīgrība — 87.

Protoplazmai piemīt arī elastība. Šīs īpašības dēļ tā spējīga izstiepties tievos pavedienos, kādus var novērot konvulsīvas plazmolīzes gadījumā. Protoplazmas membrānu sistēma — endoplazmatiskais tīkls — tai piešķir vēl arī strukturālo stīgrību. Strukturālā stīgrība ievērojami apgrūtina dažādu organoīdu un cietes graudu kustību protoplazmas masā.

Šūnas dzīvībai svarīga nozīme ir arī elektrolītiem. Pievienojot koloidālam šķīdumam tādu elektrolītu, kura pretēji lādētos jonus dispersās daļiņas saista vairāk, daļiņu lādiņš samazinās. Pieliekot elektrolītu attiecīgā koncentrācijā, koloidālās daļiņas var pilnīgi zaudēt lādiņus un sasniegt izoelektrisko punktu (IEP). Ja elektrolītu vēl turpina pievienot šādam koloidālam šķīdumam, tad daļiņas jau iegūst pretējo zīmi. To pašu var panākt, mainot vidē H^+ koncentrāciju, resp., izmainot vides pH. Koloidālo daļiņu elektriskā lādiņa lieluma un zīmes atkarība no pH un no elektrolītu klātbūtnes un koncentrācijas nosaka to milzīgo nozīmi protoplazmas fizioloģiskajos procesos. No koloīdkīmiskā viedokļa protoplazma, kurā pilnīgi trūktu elektrolītu, nevarētu normāli funkcionēt, jo tās koloīdi atrastos ļoti nestabilā stāvoklī. Elektrolīti, tāpat kā H^+ un OH^- , ir pilnīgi nepieciešama protoplazmas sastāvdaļa.

Šūnas koloīdkīmiskā stāvokļa un struktūras uzturēšanai svarīgs ir arī protoplazmas oksidēšanās-reducēšanās potenciāls. Tas ir oksidēšanās-reducēšanās reakciju brīvās enerģijas mērs, kuru nosaka dotās oksidēšanās-reducēšanās sistēmas potenciālu starpība.

Jebkurā apgrīzeniskā oksidēšanās-reducēšanās sistēmā, ja tā atrodas līdzsvara stāvoklī, oksidētā un reducētā viela atrodas noteiktā attiecībā $\left(\begin{smallmatrix} \text{oks.} \\ \text{red.} \end{smallmatrix} \right)$. No šīs attiecības lieluma arī atkarīgs oksidēša-

nās-reducēšanās potenciāla lielums. Oksidēšanās-reducēšanās potenciālu apzīmē ar Eh un izsaka voltos un milivoltos:

$$Eh = E_0 \frac{RT}{nF} \cdot \ln \frac{n_{\text{oks.}}}{n_{\text{red.}}},$$

kur R — gāzu konstante;

T — absolūtā temperatūra;

n — pārvietojušos elektronu daudzums;

F — Faradeja skaitlis*;

E_0 — oksidēšanās-reducēšanās potenciāla standartlielums, kurš novērojams tad, ja sistēmā oksidētā un reducētā forma ir vienlīdzīga.

Oksidēšanās-reducēšanās potenciāla lielums ir atkarīgs no vides pH.

Oksidēšanās-reducēšanās potenciāla tiešai noteikšanai lieto potenciometrus, kuru darbības principus apskata biofizika. Atsevišķā augstāko augu šūnā noteikt Eh ar pašreizējiem instrumentiem nav iespējams, atsevišķos gadījumos tas izdarāms ar lielām grūtībām. Tādēļ augu fizioloģijā šo rādītāju nosaka netieši, aprēķinot milivoltos pēc formulas

$$Eh = 29(rH_2 - 2pH),$$

kur 29 — konstante, kas atkarīga no temperatūras (istabas temperatūrā = 29);

pH — vides reakcija, kuru šūnā nosaka kolorimetriski ar attiecīgiem indikatoriem;

rH_2 — ūdeņraža parciālā spiediena (sistēmā) negatīvais logaritms.

Nosakot rH_2 , jāvadās no tā, ka H_2 un O_2 parciālo spiedienu reizinājums kādā sistēmā ir pastāvīgs lielums:

$$[H_2]^2 \cdot O_2 = 10^{-82}.$$

Ja caur kādu sistēmu pūš H_2 ar 1 atm lielu spiedienu, tad H_2 parciālais spiediens ir 1 atm jeb 10^0 atm, no kurienes $rH_2 = 0$. Ja caur sistēmu pūš O_2 , tad H_2 spiediens sistēmā saskaņā ar vienādojumu ir $[H_2]^2 = 10^{-82}$ jeb $rH_2 = 41$. Tātad rH_2 lielums kādā sistēmā var mainīties no 0 līdz 41. Jo mazāks rH_2 , jo vairāk sistēmā trūkst O_2 . Lielākas rH_2 nozīmes liecina par to, ka sistēma labi aerēta. Ja abu gāzu spiedieni sistēmā vienādi, tad $rH_2 = 27.3$.

Tāpat kā pH, arī rH_2 dzīvā šūnā var noteikt kolorimetriski, izmantojot šim nolūkam attiecīgas krāsvielas, kuras vidē ar noteiktu rH_2 lielumu oksidējas vai reducējas, līdz ar to mainot krāsu vai pārējot bezkrāsaina savienojuma formā.

Ja trūkst skābekļa, protoplazma pāriet šķidrākā stāvoklī — samazinās tās stingrība. Protoplazmas koloīdķīmiskā sastāva izmaiņas sa-

* Faradeja skaitlis (F) vienlīdzīgs vienvērtīgā jonu lādiņa lieluma reizinājumam ar molekulu skaitu gram molekulā.

vukārt izraisa oksidēšanās-reducēšanās potenciāla izmaiņu. Sis potenciāls mainās arī auga augšanas laikā un ir atšķirīgs ne vien dažādiem audiem, bet arī to pašu audu dažāda vecuma šūnām.

Protoplazmai piemīt *kairināmība*, kas, tāpat kā barošanās, attīstība un vairošanās, ir raksturīga dzīvās vielas īpašība. Kairināmība ir šūnas, orgāna vai organisma spēja atbildēt uz kairinājumiem, kuri var būt gan ārēji, piemēram, temperatūra, gaismas un tumsas mija, starojumi, ķīmiskas vielas, elektriskā strāva, mehāniski kairinājumi, gan iekšēji — dažādi paša auga šūnās sintezētie fizioloģiski aktīvie savienojumi, vielmaiņas produkti u. c. Visa organisma vai atsevišķa orgāna kairināmība saistīta ar tā atsevišķu šūnu spēju ne tikai atbildēt uz kairinājumiem, bet arī pārvadīt to no šūnas uz šūnu, tādējādi pārvēršot šo lokālo kairinājumu par vispārēju. Kairināmība parāda organisma aktīvo attieksmi pret ārējo vidi un palīdz tam piemēroties šai videi.

Materiālistiskos pamatus mācībai par kairināmību deva Darvins. Viņš pirmais norādīja, ka augiem kairinājuma uztvērēja zona (*sensory zona*) telpiski attālināta no atbildes zonas (*motorās zonas*). Viņš pirmais izteica domu, ka kairinājumu pārnēs kāda viela, kas pārvietojas augā no augšanas punktiem bazipetālā virzienā. Drīz pēc tam 19. gs. beigās un 20. gs. sākumā parādījās daudzi darbi, kas veltīti augu kairināmības un kustību fizioloģijas pētījumiem, piemēram, krievu zinātnieka J. Votčala, indiešu zinātnieka I. Bozes, vācu zinātnieku J. Saksa un V. Osterhauta darbi. Mūsu dienās ar šiem jautājumiem nodarbojas zinātnieki, kuri pēta *augšanas ritmus* — t. s. *fizioloģisko pulksteni*, piemēram, padomju zinātnieki I. Gunars un J. Krastiņa, franču zinātnieks P. Govodans, vācu zinātnieki E. Binnings, J. Ašofs un F. Būnemans, angļu zinātnieks M. Vilkinss u. c. Noskaidrots, ka kairināmība ir visdažādāko augu kustību pamatā. Dažādi augi nav vienādi jutīgi pret kairinājumiem. Šim atšķirībā ir tikai kvantitatīvs, nevis kvalitatīvs raksturs. Izrādās, ka pat visjutīgākajiem augiem, piemēram, kautrīgajai mimozai (*Mimosa pudica*), kairināmība mainās diennakts laikā — izpaužas diennakts ritms. Pie tam šāds diennakts ritms attiecīgu laiku saglabājas pat nemainīgas temperatūras vai nemainīga apgaismojuma apstākļos.

Kairināmība šūnās saistīta ar *bioelektriskajām parādībām*, ar bioelektrisko potenciālu izveidošanos kairinājumu ietekmē. Jebkurš šūnas iecirknis, kurš saņem kādu kairinājumu, kļūst negatīvi uzlādēts attiecībā pret pārējiem šūnas iecirkņiem, resp., kairinājuma ietekmē izveidojas ķēde, pa kuru sāk plūst stiprāka vai vājāka biostrāva (atkarībā no kairinājuma stipruma). Tāpat atbilde uz kairinājumu un kairinājuma pārvadīšana pamatojas uz šūnā radušos elektropotenciālu starpību. Auga atbilde uz kairinājumu novērojama tikai tad, kad šī biostrāva sasniedz noteiktu stiprumu. Ja šīs biostrāvas stiprums pārsniedz noteiktu robežu, šūnā iestājas kavešanas procesi un šūna uz kairinājumu neatbild. Vēl spēcīgāka kairinājuma ietekmē šūna iet bojā. Tas novērojams, piemēram, herbicīdu lietošanas gadījumos.

1.4. AUGU ŠŪNA KĀ OSMOTISKA SISTĒMA

Šūnas dzīvē, tās vielmaiņas procesos novērojama fizikāla parādība — difūzija. Odenī izšķīdušā veidā, tāpat kā gāzes vai tvaika veidā, viela cenšas ieņemt visu tās rīcībā esošo telpu. Difūzijas ātrums atkarīgs no dažādiem faktoriem: 1) no *vides blīvuma* (gāzēs tā notiek ātrāk nekā šķīdumos vai cietā vidē); 2) no *vielas molekulu lieluma* (lielmolekulāru savienojumu šķīdumos difūzija notiek nesalīdzināmi lēnāk nekā elektrolītu — neorganisko sāļu šķīdumos); 3) no *temperatūras* (paaugstinoties temperatūrai, molekulu kustības ātrums pieaug, līdz ar to difūzija paātrinās); 4) no *elektriskām parādībām vidē* u. c.

Lielā difūzijas aktivitātē piemīt ne tikai neorganisko sāļu joniem, bet arī H^+ un OH^- . Molekulu lielums sevišķi svarīgs neelektrolītiem. Tā, piemēram, disaharīds saharoze difundē ievērojami lēnāk nekā monosaharīds glikoze. Savukārt par glikozi ātrāk difundē glicerīns. Difūzijas ātrumu var izmainīt dažādu vielu klātbūtne vidē. Tā, piemēram, elektrolītu klātbūtnē organisko vielu difūzija paātrinās. Savukārt koloidālo daļiņu klātbūtnē vidē palēnina arī elektrolītu difūziju. Iepriekš jau atzīmēts, ka protoplazma ir sarežģīta koloidāla sistēma, kurā elektrolīti ir neiztrūkstošs komponents. Sakarā ar to šādā heterogēnā vidē arī difūzijas ātrums dažādās šūnas daļās ir atšķirīgs.

Šūnā difundējošās vielas savā ceļā sastop membrānas, kuras tīkla veidā caurauž visu protoplazmas masu, kā arī pārklāj protoplazmu no iekšpuses un no ārpuses. Vielām, ko šūna uzņem no ārpuses un izdala uz ārpusi, jāizklūst caur šīm robežmembrānām. Tē novērojama osmoze. Par *osmozi* sauc izšķīdušu vielu sūkšanos caur puscaurlaidīgām plēvēm. Dīvos dažādas koncentrācijas šķīdumos, kuru vienu no otra atdala šķīporaina plēve, šķīdinātāja daļiņām (molekulām vai joniem) piemīt atšķirīgs brīvās enerģijas daudzums, t. i., šīm daļiņām ir atšķirīga aktivitāte. Jo lielāka ir šķīduma koncentrācija, ja mazāka aktivitāte piemīt šķīdinātāja daļiņām. Visaktivākās ir tīra šķīdinātāja daļiņas, ja tajā nav izšķīdušas nekādas vielas. Ja šķīdinātāju no kādas koncentrācijas šķīduma atdala ar puscaurlaidīgu plēvi, kura laiž cauri tikai šķīdinātāja daļiņas, bet izšķīdušās vielas daļiņas aiztur, tad cauri plēvei sākas šķīdinātāja daļiņu apmaiņa. Pie tam ievērojami aktivākas ir šķīdinātāja daļiņas tajā plēves pusē, kur šķīduma koncentrācija ir 0 vai arī mazāka nekā plēves otrā pusē. Koncentrētākā šķīduma virzienā cauri plēvei virzās daudz vairāk šķīdinātāja daļiņu nekā pretējā virzienā. Lai sasniegtu līdzsvaru, jāierobežo koncentrētākā šķīduma tilpuma palielināšanās. To var izdarīt, pieliekot noteiktu spēku un izdarot spiedienu uz koncentrētāko šķīdumu. Pieliktais spiediens būs vienlīdzīgs ar koncentrētākā šķīduma *osmotisko spiedienu*. Turpretim, ja ļauj koncentrētākā šķīduma tilpumam palielināties, osmozes rezultātā rodas osmotiskais spiediens, kura lielumu var noteikt ar manometru. Osmotiskās parādības pēta *osmometros* (10. att.), kuru darbības principus apskata fizikāli koloidālās ķīmijas kursā.

Jau pagājušā gadsimta beigās osmotiskās parādības daudz pētījis un izdarījis svarīgus atklājumus vācu zinātnieks V. Pīfers. Viņš konstatēja, ka osmotiskais spiediens pieaug tieši proporcionāli šķīduma koncentrācijai un absolūtajai temperatūrai. Tātad arī te ir spēkā Avogadro un Gei-Lisaka likumi, kas fizikālajā ķīmijā apvienoti Vant Hofa likumā.

Pēc *Vant Hofa likuma*, šķīduma osmotiskais spiediens ir vienāds ar spiedienu, kādu attīstītu šķīdinātā viela, ja tā atrastos gāzes vai tvaika veidā tādā pašā tilpumā un tādās pašas temperatūras apstākļos. Tāpēc, aprēķinot osmotisko spiedienu, ko arī parasti izsaka atmosfērās, var lietot *Mendeļejeva—Klapeirona formulu*, kuru lieto spiediena aprēķinos gāzēm:

$$PV=RT,$$

kur P — atmosfēras spiediens;

V — tilpums (litros);

T — absolūtā temperatūra;

R — konstante, kas šķīdumos un gāzēs ir 0,082.

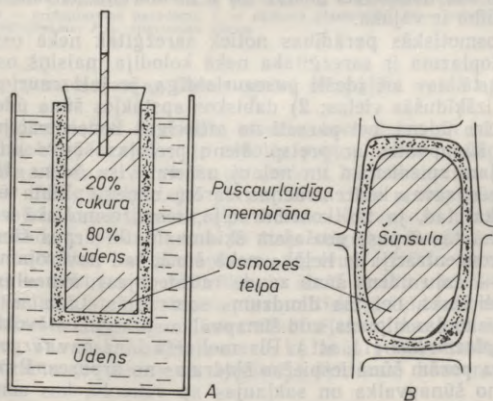
Saskaņā ar šo formulu osmotiskais spiediens, bet gāzēm arī gāzes spiediens koncentrācijā 1 gram molekula litrā 20°C temperatūrā ir viens un tas pats lielums — 22,4 atmosfēras.

Osmotiskā spiediena aprēķināšanai šķīdumos J. Vant Hofis ieteica izmantot nedaudz pārveidotu formulu:

$$P=iCTR,$$

kur P — osmotiskais spiediens (atmofērās);

i — izotoniskais koeficients;



10. att. Augu šūna kā osmometrs:

A — osmometrs; B — augu šūna.

C — šķīduma molārā koncentrācija;

T — absolūtā temperatūra;

R — konstante (0,082).

$$i = 1 + \alpha(n - 1),$$

kur α — elektrolīta disociācijas pakāpe;

n — jonu skaits, kas rodas, disociējot vienai elektrolīta molekulai.

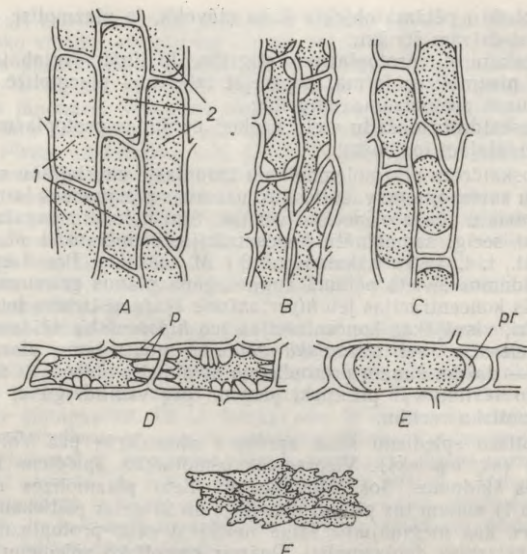
Ja izšķīdusī viela nedisociē, tad $i = 1$.

Identificēt gāzes spiedienu ar osmotisko spiedienu tomēr nevar, kaut arī likumības ir vienādas. Atšķirība ir tā, ka gāzes spiediens novērojams vienmēr, tikko gāze ievietota kādā traukā, bet osmotiskais spiediens, ielejot koncentrētu šķīdumu traukā, nav novērojams. Tas parādās tikai tad, ja šo šķīdumu no šķīdinātāja atdala ar puscaurlaidīgu plēvi.

Kā jau iepriekš minēts, normāli funkcionējošā augu šūnā ir apmēram 80% ūdens. Ūdens uzņemšanā, kā arī ūdens atdošanā liela nozīme ir osmotiskajām parādībām. Šūnas membrānām ir puscaurlaidīgo plēvju īpašības (10. att.). Šādas plēves jau 1867. gadā atklāja vācu zinātnieks M. Traube. Puscaurlaidīgās plēves jeb membrānas laiž cauri ūdeni (šķīdinātāju), bet nelaiž cauri tajā izšķīdušās vielas. Tomēr izrādījās, ka ne augu, ne dzīvnieku valstī nav ideāli puscaurlaidīgu plēvju — tās vairāk vai mazāk laiž cauri arī ūdeni izšķīdušās vielas.

Šūnā notiekošajās osmotiskajās parādībās svarīga nozīme ir protoplazmas ārējai un iekšējai membrānai, t. i., *plazmolemmai* un *tonoplastam*. Konstatēts, ka plazmolemma ir vienkārtaina elementāra membrāna, bet tonoplasts sastāv no 2 membrānu kārtām, tādēļ arī tā caurlaidība ir vājāka.

Šūnā osmotiskās parādības notiek sarežģītāk nekā osmometrā, jo 1) protoplazma ir sarežģītāka nekā kolodija maisiņš osmometrā un turklāt tā nav arī ideāli puscaurlaidīga, jo laiž cauri ūdeni un daļēji arī izšķīdušās vielas; 2) dabiskos apstākļos šūna ūdeni uzsūc nevis no tīra ūdens, bet parasti no attiecīgas koncentrācijas šķīdumiem; 3) šūnapvalks ar pretspiedienu pretojas šūnas attīstītajam osmotiskajam spiedienam un neļauj uzņemt visu ūdens daudzumu, ko šūna pēc savas koncentrācijas varētu uzņemt. Šūna ūdeni var uzņemt tikai tad, ja tās koncentrācija, resp., osmotiskā vērtība, ir lielāka nekā tās ārpusē esošajam šķīdumam. Ja ārpus šūnas esošā šķīduma koncentrācija ir lielāka nekā šūnā, tad novērojama pretēja parādība — daļu ūdens šūna zaudē (atūdeņojas), šūnsulas koncentrācija palielinās, bet tās daudzums samazinās. Līdz ar to samazinās arī vakuolas tilpums, zūd šūnapvalka spraigais stāvoklis un novērojama *plazmolīze* (11. att.). Plazmolizētā šūnā nav *turgora*. Cauri šūnapvalka porām šūnā iespiežas šķidrums no ārpuses. Protoplazma atraujas no šūnapvalka un sakļaujas ap vakuolu, kas samazinājusies. Sākumā šī atrašanās notiek šūnas stūros, vēlāk tā pārņem arī vien lielākus iecirkņus, tad paliek vairs tikai atsevišķi pavedieni, kas saista protoplazmu pie šūnapvalka, bet beigās pārtrūkst arī tie,



11. att. Plazmolīze (sīpola epidermas šūnām) un citorīze (plūškoka serdes šūnām):

A — turgescentas šūnas (1) un šūnas ar robežplazmolīzi (2); B — ieliektā plazmolīze; C — izliektā plazmolīze; D — konvulsīvā plazmolīze; p — protoplazmas pavedieni; E — uzmavu plazmolīze; pr — uzbriedusi protoplazma; F — citorizētas šūnas.

un protoplazma saraujas šūnas centrā noapaļotā veidā ap sarukušo vakuolu.

Plazmolīzei izšķir 3 veidus: ieliektu, konvulsīvo un izliektu plazmolīzi. *Ieliektā plazmolīze* ir tad, ja protoplazma piestiprināta pie šūnapvalka vēl daudzās vietās un veido it kā ieliekumus. *Konvulsīvā plazmolīze* līdzīga ieliektajai plazmolīzei, tikai protoplazmu ar šūnapvalku saista vairs tikai tievi pavedieni. Konvulsīvā plazmolīze novērojama tad, ja protoplazmai ir liela stīgriba. Beigās novērojama *izliektā plazmolīze*, kad protoplazma ieguvusi izliektu formu. Jo protoplazmas konsistence ir šķidrāka, jo ātrāk iestājas izliektā plazmolīze. Ilgāku laiku atstājot šūnas plazmolītiskajā šķīdumā, novērojama *deplazmolīze* — atjaunojas šūnas sākotnējais tilpums un šūnapvalka spraigums. Tas izskaidrojams ar to, ka abās puscaurlaidīgās plēves pusēs šķīdumu (šūnsulas un apkārtējā šķīduma) koncentrācija izlīdzinās.

Plazmolīzi izmanto, lai

1) noskaidrotu protoplazmas un šūnapvalka caurlaidības atšķirības;

2) noteiktu pētāmā objekta šūnu stāvokli, jo plazmolīze novērojama tikai dzīvām šūnām;

3) noskaidrotu protoplazmas stigrību. Jo ilgāk saglabājas konvulsīvās plazmolīzes forma, nepārejot izliektajā plazmolīzē, jo lielāka ir šūnas protoplazmas stigrība;

4) noskaidrotu dažādu vielu ietekmi uz šūnas protoplazmas fizikāli koloidālajām īpašībām;

5) noskaidrotu plazmolemmas un tonoplasta caurlaidību attiecībā pret kādu savienojumu, vadoties pēc uzdeva plazmolīzes formas;

6) noteiktu šūnas osmotisko vērtību. Šim nolūkam pagatavo šķīdumus ar secīgi samazinātu koncentrāciju, piemēram, 1 M, 0,9 M, 0,8 M utt., t. i., katru nākamo par 0,1 M mazāku. Pēc tam visos šajos šķīdumos ievieto pētāmā auga orgāna plānus griezumus. Visaugstākās koncentrācijas jeb *hipertoniskie šķīdumi* izraisa ļoti stipru plazmolīzi, visvājākās koncentrācijas jeb *hipotoniskie šķīdumi* plazmolīzi neizraisa, bet *izotoniskā šķīdumā* novērojams plazmolīzes sākums — dažām šūnām protoplazma atrāvusies stūros. Šī šķīduma osmotisko vērtību var praktiski pieņemt par vienlīdzīgu ar pētāmo šūnu osmotisko vērtību.

Osmotisko spiedienu šūnā aprēķina atmosfērās pēc Vant Hofa formulas (sk. iepriekš). Visprecīzāk osmotiskais spiediens noteikts saharozes šķīdumos. Šos šķīdumus arī lieto plazmolīzes mēģinājumos, jo 1) šūnām tas pilnīgi nekaitīgs un 2) satur pietiekami lielas molekulas, kas mēģinājuma laikā neieklūst caur protoplazmu šūnūlā un neizraisa deplazmolīzi. Dažreiz osmotisko spiedienu šūnām neaprēķina atmosfērās, bet norāda attiecīgā saharozes šķīduma koncentrāciju molos. Šis atmosfērās neaprēķinātais lielums nosaukts par *šūnas osmotisko vērtību*.

Plazmolītiskā metode osmotiskā spiediena noteikšanai ir vienkārša un ērta, tādēļ arī vēl pašlaik to plaši lieto. Tomēr tai ir savi trūkumi, jo 1) koncentrētais šķīdums, kas izraisa plazmolīzi, var iekļūt šūnā un paaugstināt tās osmotisko vērtību; 2) dažām šūnām ir ļoti elastīgi šūnapvalki, un, šūnai zaudējot pat diezgan ievērojamu daudzumu ūdens, protoplazma no šūnapvalka neatraujas.

Osmotiskā spiediena noteikšanai var lietot *krioskopisko metodi*. Šīs metodes pamatā ir šūnsulas sasalšanas punkta noteikšana.

Ir zināms, ka molārā neelektrolītu šķīdumā sasalšanas punkts pazeminās par $-1,86^{\circ}\text{C}$. Paaugstinot šķīduma koncentrāciju, sasalšanas punkts vēl vairāk pazeminās. Zinot, ka molāra šķīduma sasalšanas temperatūra ir $-1,86^{\circ}\text{C}$ un osmotiskais spiediens ir 22,4 atmosfēras, pēc sasalšanas punkta pazeminājuma osmotisko spiedienu jeb osmotisko vērtību jebkuram šķīdumam var aprēķināt pēc formulas

$$P = \frac{d}{1,86} \cdot 22,4,$$

kur P — osmotiskais spiediens;

d — sasalšanas temperatūras pazeminājums.

Bet arī krioskopiskajai metodei ir trūkumi, jo ar to nevar noteikt osmotisko vērtību atsevišķām šūnām vai šūnu grupām, kas ir iespējams ar plazmolītisko metodi. Te nepieciešami daži mililitri sulas, bet, lai to iegūtu, vajadzīgs daudz audu. Audi, piemēram, lapas, iepriekš jānonāvē. Visbiežāk audus nonāvē sasaldējot. Pēc atkausēšanas sulu samērā viegli var iegūt ar apmēram 10–20 atm spiedienu. Pirms saldēšanas sulu filtrē. Sasalšanas punkta pazeminājumu nosaka ar precizitāti līdz 0,01°C.

Krioskopiskā metode arī nedod pilnīgi precīzus datus par šūnu osmotisko vērtību. Kļūdas var rasties tādēļ, ka 1) spiešanas laikā sulā var notikt pārvērtības, kas maina tās osmotisko vērtību; 2) izspiestajā šūnsulā nonāk arī protoplazmas sastāvdaļas.

Kļūdu avoti abās metodēs nav vienādi, tāpēc jānorāda, ar kādu metodi rezultāti iegūti.

Ūdens daļiņu osmotiskā pārvietošanās caur šūnas membrānām novērojama arī tad, ja šūnu ievieto ūdenī vai vājākas koncentrācijas (hipotoniskā) šķīdumā. Tādā gadījumā ūdens iesūcas vakuolā, tās tilpums palielinās un spiež uz protoplazmu. Protoplazma savukārt spiež uz šūnapvalku. Tā kā šūnapvalks ir ierobežoti stiepjams, tas rada pretspiedienu — *turgora spiedienu*. Šūnās, kur novērojams turgora spiediens, ir ierobežota ūdens iekļūšana. Šūnas atrodas *turgescētā stāvoklī* un ieņem savu maksimālo tilpumu, šūnsulas koncentrācija tajās ir iespējami samazinājusies, ūdens uzņemšana vairs nenotiek, jo sasniegts maksimālais turgora spiediens. Šādas šūnas sauc par *turgescētām šūnām*.

1.5. ŠŪNAS SŪCĒJSPEKS UN ŪDENS UZŅĒMŠANA ŠŪNĀ

Pēc N. Maksimova, šūna ir tāds pašregulējošs osmotisks mehānisms, kurš, jo vairāk tam trūkst ūdens, jo vairāk to uzsūc. Šī šūnas īpašība ir ļoti svarīga tās apgādē ar ūdeni. Auga organismā šūnas savstarpēji saistītas un ūdeni var saņemt tikai cita no citas. Tikai ārējām šūnām ir iespējas tieši saskarties ar ūdeni apkārtējā vidē un to uzņemt. Šūnai, kam nav turgora spiediena, ūdeni uzsūc ļoti strauji, un tās sūcējspēks ir vienlīdzīgs šūnas osmotiskajai vērtībai. Šūnai, uzsūcot ūdeni, sūcējspēks pakāpeniski samazinās, jo daļa no šūnas osmotiskā spiediena līdzsvarojas ar turgora spiedienu. Tātad *šūnas sūcējspēks* ir spēks, ar kādu šūna uzsūc ūdeni.

Ja šūna ievietota ūdenī, tās sūcējspēku var aprēķināt pēc formulas

$$S = P - T,$$

kur S — šūnas sūcējspēks;

P — osmotiskais spiediens;

T — turgora spiediens.

Ja šūna ievietota kādā šķīdumā, jāievēro arī šī šķīduma osmotiskā vērtība. Šūnas sūcējspēku tad aprēķina pēc formulas

$$S = P - (p + T),$$

kur p — šķīduma osmotiskā vērtība.

Maksimālo lielumu šūnas sūcējspēks sasniedz tad, ja $T=0$ (plazmolizētās šūnās), turpretim, ja $T=P$, tad $S=0$ (turgescentās šūnās).

Uzsūcot ūdeni, samazinās arī šūnas osmotiskā vērtība, jo gan protoplazma, gan šūnsula atšķaidās ar ūdeni.

Ūdens iekļūšana šūnā un ūdens izdalīšanās no šūnas atkarīga arī no *protoplazmas caurlaidības*. Bet tā var mainīties dažādu vides apstākļu, piemēram, temperatūras, pH, apgaismojuma maiņas, mehānisku kairinājumu, iedarbībā. Ja turgescentai šūnai caurlaidība palielinās, tad daļa ūdens tiek izspiesta uz āru un līdz ar to samazinās šūnas turgors. Šāda parādība novērojama augu kustību — *seismonastiju* gadījumā.

Ūdens sūkšanās šūnā atkarīga arī no protoplazmas elektriskās polarizācijas, jo saskaņā ar to protoplazmā rodas spēki, kas palīdz virzīties ūdenim vakuolas virzienā. Tātad uz šūnapvalku darbojas ne tikai šūnsulas osmotiskais spiediens, bet papildus tam vēl arī pašas protoplazmas spiediens un, ja šūna ir piesātināta ar ūdeni, tad $T \geq P$.

Ja spēku, kas rodas šūnsulas osmotiskā spiediena rezultātā, apzīmē ar P_o , bet elektroosmozes rezultātā radušos osmotisko spiedienu ar P_n , tad piesātinājuma gadījumā

$$T = P_o + P_n.$$

Eksperimentos konstatētā augstākā šūnas osmotiskā vērtība (līdz ar to arī osmotiskais spiediens) ir apmēram 100 atmosfēru. No tā var secināt, ka šūnas sūcējspēks, ko rada osmotiski spēki vien, nevar pārsniegt 100 atmosfēras. Bet no kurienes tad var rasties lielāks sūcējspēks, kas nereti novērojams šūnās? Uz šo jautājumu dod atbildi V. Iljina pētījumi, kuros konstatēts, ka ar šūnu, kas atdod ūdeni apkārtējam lielākas koncentrācijas šķīdumam, notiek citādas pārvērtības nekā ar šūnu, kas savu ūdeni atdod atmosfērai. *Ja šūna ūdeni zaudē šķīdumā*, novērojama plazmolīze, un šūnapvalks zaudē turgoru. Citu izmaiņu šūnai nav. *Ja šūna ūdeni zaudē gaisā*, tad pat pēc pilnīgas turgora zaudēšanas protoplazma neatraujas no šūnapvalka. Šūnas tilpums samazinās, un šūnapvalks sāk deformēties, jo seko sarūkošajai protoplazmai. Tas veido krokas, ieliecas šūnas iekšienē, bet no protoplazmas neatraujas. Šūnapvalka elastības dēļ izveidojas saspringts stāvoklis, jo protoplazmai ir negatīvs spiediens. Protoplazma no šūnapvalka neatraujas tāpēc, ka tam pretojas kohēzijas spēki, kuru lielums ūdenim ir apmēram 300—350 atmosfēras. Šūnās šādā gadījumā novērojama *citorize* (12. att.), kas saistīta ar negatīvo turgoru. Līdz ar to jēdziens par turgora spiedienu iegūst plašāku nozīmi un aptver arī tā negatīvo vērtību, tādēļ $S = P - (-T)$, t. i., $S = P + T$.

Maksimālais negatīvais turgora lielums ir vienāds ar ūdens molekulu kohēzijas spēkiem (apmēram 350 atm). Tomēr šo lielumu nega-

tīvais turgors sasniedz tikai tādā gadījumā, ja šūna, atdodot ūdeni, vēl saglabā savu šķidro stāvokli. Bet, pēc V. Iljina datiem, šūnās, kur sūcējspēks pārsniedz 250 atmosfēras, vakuolas sacietē. Tātad, ja šūnas sūcējspēks pārsniedz 350 atm, t. i., ūdens molekulu kohēzijas spēku lielumu, tad to nosaka *protoplazmas biokoloīdu briešana*.

Sūcējspēka rakstura maiņa — pārēja no viena sūcējspēka mehānisma uz citu — notiek pakāpeniski.

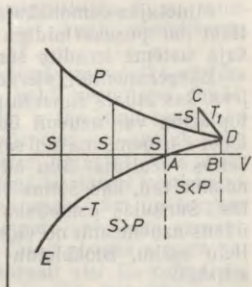
Sūcējspēks šūnā var ne tikai samazināties līdz nullei, bet var kļūt arī negatīvs, ja vienā šūnas pusē kritas osmotiskais spiediens, vai arī tad, ja lokāli tiek izstiepts šūnapvalks, piemēram, šūnās, kas robežojas ar saknes koksnes trahejām. Šajā gadījumā sūcējspēks kļūst negatīvs un šūna ūdeni nevis uzņem, bet izspiež.

Šūnas sūcējspēka S , osmotiskā spiediena P , turgora spiediena T un šūnas tilpuma V savstarpējā sakarība redzama 12. attēlā. Punktā B atzīmētajā stāvoklī šūna ir pilnīgi piesātināta ar ūdeni un tās tilpums sasniedzis maksimumu, $T=P$, tāpēc $S=0$. Zaudējot ūdeni, šūnas tilpums samazinās.

Punktā A atzīmētā stāvoklī $T=0$, bet $S=P$. Ja šūna atrodas hipertonskā šķīdumā, zaudējot ūdeni, vakuolas un protoplasta tilpums samazinās, bet šūnas tilpums nemainās. Ja šūna zaudē ūdeni transpirācijā (gaisā), tad ūdens molekulu savstarpējās pievilksnās dēļ protoplasts no šūnapvalka neatraujas. Šūnapvalks saraujas un sakrokojas ap sarukušo protoplastu. Novērojama citorize, kuras gadījumā T ir negatīvs (likne AE), bet $S=P+T$. S var ne tikai samazināties līdz 0, bet var iegūt arī negatīvu nozīmi. Tas novērojams tad, ja vienā šūnas pusē samazinās P vai arī lokāli izstiepjas šūnapvalks T_1 . Ja novērojams negatīvs S , tad šūna ūdeni nevis uzņem, bet izdala (DC).

Osmotiskās parādības šūnā atkarīgas arī no *elektriskās polarizācijas*. Noskaidrots, ka starp ārējo un iekšējo protoplazmas kārtu pastāv potenciālu starpība, kuras lielums var būt vairākas simtdaļas volta. Bet arī protoplazmas biežums ir niecīgs — nepārsniedz 10 μm , t. i., 0,01 mm. Ja attiecīgā potenciālu starpība ir 0,5 V, tad elektriskā lauka gradients šūnā ir 500 V/cm. Tā kā šūnā lādiņu nesējas daļas un potenciālu rašanās avoti ir nekustīgi, jāpārvietojas ūdenim.

Elektriskie potenciāli uz protoplazmas membrānām tomēr ir ļoti nepastāvīgi. Tie mainās gan atkarībā no auga individuālās attīstības, gan arī no ārējās vides apstākļiem. Galvenais to rašanās avots ir elpošana. Tādēļ arī viegli novērot sakarību starp elpošanu un ūdens uzņemšanu.



12. att. Šūnas sūcējspēka (S), osmotiskā spiediena (P), turgora spiediena (T) un šūnas tilpuma (V) savstarpējā sakarība.

Minētājās osmotiskajās parādībās šūnā protoplazma tika uzskatīta tikai par puscaurlaidīgu plēvi osmozes procesā. Galvenā vieta visā šajā sistēmā ierādīta šūnsulai — osmotiski aktīvam šķidrumam.

Eksperimentāli pierādīts, ka protoplazma nav tikai pasīva barjera, kas atdala šūnsulu no apkārtējā vidē esošā ūdens. Arī pati protoplazma var uzņemt ūdeni gan no āruses, gan arī no šūnsulas. Ūdens uzņemšana un saistīšana protoplazmā notiek biokoloīdu briešanas rezultātā. Šim ūdens uzņemšanas mehānismam sevišķi liela nozīme tad, kad šūnas biokoloīdi ir izžuvuši, piemēram, sausās sēklās. Šūnsulas osmotiskā vērtība nevar nodrošināt sausās sēklās ūdens uzņemšanu no vides, kas to aiztur ar apmēram 1000 atmosfēru lielu spēku. Biokoloīdu briešanas dēļ sausās sēklās šāds spēks attīstās.

Biokoloīdu ūdens aizturošie spēki protoplazmā ir arī viens no transpirāciju regulējošiem mehānismiem. Tam liela nozīme apstākļos, kad augi nav pietiekamā daudzumā apgādāti ar ūdeni.

Biokoloīdu briešanas dēļ ūdeni uzņem jaunas šūnas, kurās vakuola ar šūnsulu vēl nav izveidojusies. Izrādās, ka arī vakuolā tiek uzņemts ūdens ar protoplazmas biokoloīdu aktīvu starpniecību — vispirms tie ūdeni saista, pēc tam atdod.

1.6. ŠŪNAS OSMOTISKO LIELUMU IZMAIŅAS

Dažādu ekoloģisko grupu augiem šūnās ir atšķirīga osmotiskā vērtība. Sauszemes augiem tā ir 5—10—15 atmosfēras, ūdensaugiem saldūdeņos, it sevišķi zemūdens augiem, tā ir tikai 1—3 atmosfēras. Augiem, kas aug sāļainās vai sausās augtenēs, šūnu osmotiskā vērtība ir ļoti liela — sasniedz pat 100 atmosfēru. Jo yairāk šūnsulā ir vielu ar mazu molekulmasu un jo lielāks ir daļiņu skaits šķīdumā (ja vielas procentuālais saturs nemainās), jo lielāka ir arī šūnas osmotiskā vērtība. Sāļainās augtenēs augošo augu šūnsulā šāds savienojums visbiežāk ir nātrijs hlorīds vai citi minerālsāļi, turpretim mūsu klimata joslā augošiem augiem šūnas osmotisko vērtību nosaka galvenokārt šūnsulā izšķīdušās organiskās skābes, cukuri un citi organiskie savienojumi.

Osmotiskās vērtības lielums šūnā nav pastāvīgs. Tas nepārtraukti mainās atkarībā no biokīmiskajiem procesiem, kuri notiek šūnā. Tā, piemēram, cietei hidrolizējoties, rodas cukuri — šķīstoši savienojumi. Līdz ar to šūnsulā palielinās daļiņu skaits un arī šūnas osmotiskā vērtība. Turpretim, ja no cukuriem sintezējas ciete, osmotiskā vērtība šūnā samazinās. Cukuriem nepilnīgi oksidējoties un izveidojoties organiskajām skābēm (ar mazākām molekulām), šūnas osmotiskā vērtība atkal palielinās.

Osmotiskās vērtības maiņām augu šūnās ir pielāgošanās raksturs. Sausās un sāļainās augtenēs lielāka osmotiskā vērtība šūnās labāk nodrošina augus ar ūdeni. V. Dadikins novērojis, ka, augsnes temperatūrai pazeminoties, sakņu šūnās osmotiskā vērtība palielinās. Arī šajā gadījumā tas sekmē augu labāku apgādi ar ūdeni, jo zemas

temperatūras apstākļos ūdens uzņemšana ir apgrūtināta. Šūnu osmotiskās vērtības palielināšanās novērojama arī augu norūdišanās periodā pret zemas temperatūras iedarbību.

Arī viena un tā paša auga dažādu daļu šūnās osmotiskā vērtība ir dažāda. Jaunu lapu šūnās tā ir lielāka nekā vecu lapu šūnās. Jo augstāk kokā piestiprināta lapa, jo lielāka ir tās šūnu osmotiskā vērtība. Līdzīgi tas ir arī ar lapu šūnu sūcējspēku — augstāk kokā esošajām lapām tas ir lielāks. Turgors turpretim parasti lielāks apakšējo lapu šūnās. Ja auga saknes nespēj piegādāt ūdeni pietiekamā daudzumā, tad augšējās lapas sūc ūdeni no apakšējām un turgors apakšējo lapu šūnās samazinās. Līdz ar turgora spiediena samazināšanos novērojama apakšējo lapu višana. Tātad pirmās augam parasti vist apakšējās lapas. Vecākās lapās parasti visi šie osmotisko parādību rādītāji ir zemāki, tādēļ, ja augšs nonāk nelabvēlīgos apstākļos, vecākās lapas atmirst pirmās.

Kā osmotiskā vērtība, tā sūcējspēks šūnās ir mainīgi lielumi. Sevišķi mainīgs ir šūnas sūcējspēks. Tāpēc šūnas vispārīgo īpašību raksturošanai parasti lieto osmotiskās vērtības vidējo lielumu, bet šūnas stāvokļa raksturošanai noteiktā momentā, it sevišķi tad, ja ārējie apstākļi ātri mainās, labāku priekšstatu dod šūnu sūcējspēka lielums.

Šūnas osmotisko procesu fizioloģiskā nozīme ir liela, jo ar tiem saistās ūdens un minerālvielu uzņemšana. Šūnsulas osmotiskais spiediens regulē ūdens pārvietošanos un sadalīšanos augos. Palielinoties šūnas osmotiskajai vērtībai, pazeminās sasalšanas punkts. Tam ir svarīga nozīme augu ziemcietībā. Ar osmotiskām parādībām šūnā saistīts arī tās fermentu stāvoklis. Ja šūnā uzkrājas daudz cukuru un osmotiskā vērtība ir liela, tad tiek traucēts fotosintēzes process, arī augšana. Ja osmotiskā vērtība palielinās līdz 8—10 atmosfērām, kartupeļiem un tomātiem tiek traucēti augšanas procesi. Tas jāievēro, ja augus mākslīgi apūdeņo. Vēl vairāk šūnās tiek nomākti sintēzes procesi, ja osmotiskā vērtība sasniedz 12 atmosfēras.

Augu attīstības gaitā ritmiski izmainās arī osmotiskā vērtība. Šīm izmaiņām ir piemērošanās raksturs. Tā, piemēram, daudzgadīgo augu šūnās rudenos novērojams liels osmotiskā spiediena pieaugums — pat par 100 un 200%. Tā iemesls ir cietes strauja noārdīšanās. Ziemujošos pumpuros un citos orgānos uzkrājas cukuri. Osmotiskā vērtība un sūcējspēks šūnās izmainās ne vien augu ontogēnēzē, bet pat diennakts laikā.

1.7. PROTOPLAZMAS CAURLAIDĪBA

Par *caurlaidību* sauc šūnas fizikāli ķīmisko un fizioloģisko īpašību kopumu, kas nosaka šūnas spēju uzņemt dažādas vielas no apkārtējās vides, kā arī izdalīt tās uz ārējo apkārtējā vidē. Caurlaidību raksturo šūnā uzņemto un no šūnas izdalīto vielu daudzums.

Ilgu laiku vielu iekļūšana šūnās tika apskatīta kā process, kuru nosaka osmozes un difūzijas likumības. Membrānas uzskatīja par

barjerām, kas norobežo šūnu no ārpusē un noslēdz dažādu vielu iekļūšanu šūnā. Bet, tā kā vielas šūnā tomēr iekļūst, tad to izskaidroja ar protoplazmas membrānu fizikāli ķīmiskajām īpašībām, ar vielu molekulu izmēriem, ar membrānu struktūru, ar vielu šķīdību taukos u. c. Tātad pašai protoplazmai un dzīvības procesiem tajā tika ierādīta necīga vieta. Tomēr sāka uzkrāties fakti, kurus no šī viedokļa izskaidrot nevarēja.

Ar iezīmētiem atomiem izdevās noskaidrot, ka protoplazmā var iekļūt ne tikai neorganiskie un organiskie savienojumi ar mazām molekulām, bet arī organiskas vielas ar ļoti lielām molekulām (spirti, cukuri, organiskās skābes, aminoskābes, urīnviela, pat vienkāršās olbaltumvielas, fermenti, antibiotikas, vitamīni u. c.). Turklāt savienojumi, kurus satur šūna, var izdalīties uz āru un pārvietoties no šūnas uz šūnu. Salikti organiskie savienojumi ar lielām molekulām atrodami arī sakņu izdalījumos augsnē. Vielu pārvietošanās no šūnas šūnā ir tik ātra, ka to nevar izskaidrot tikai ar difūzijas likumiem.

Novērots, ka vielas šūnā var iekļūt pret koncentrācijas gradientu, t. i., pretēji osmozei. Arī pret dažādiem, bet ķīmiski visai līdzīgiem joniem un savienojumiem šūnas izturas selektīvi.

Audzējot augus ūdens kultūrās, var novērot, ka augs minerālvielas saista neatkarīgi no ūdens. Vienos un tajos pašos apstākļos dažādi elementi saistās ar atšķirīgu ātrumu un dažādos daudzumos attiecībā pret ūdeni. Anjoni un katjoni šūnās iekļūst ar atšķirīgu ātrumu. Atšķirības novērojamas arī viena un tā paša orgāna audu šūnās, piemēram, augošās saknēs dažādās zonās. Šūnā iekļuvušie joni saistās mezoplazmā vai vakuolā. Tajos protoplazmas iecirkņos, kur tiek fiksēts nātrijs vai litījs, nesaistās kālijs, rubīdijs, cēzijs. Visi minētie fakti liek apskatīt caurlaidību kā protoplazmas aktīvās darbības izpausmi.

Selektīvā caurlaidība, t. i., dažādu vielu dažāda uzņemšana un izdalīšana, raksturīga tikai dzīvām šūnām, dzīvai protoplazmai. Augos novērojama vielu pasīvā un aktīvā saistišana. *Pasīvā saistišana* notiek bez metabolistiskās (elpošanas procesā no substrāta atbrīvotās) enerģijas izmantošanas. Tajā tiek izmantota enerģija, ko augs var saņemt no siltuma difūzijas, no brīvās enerģijas, kas atrodama uz virsmām, kā arī no siltuma enerģijas, ko augs saņem no Saules un izmanto transpirācijā. *Pasīvā saistišana* notiek elektroķīmiskās aktivitātes gradienta virzienā. Vielu *aktīvā saistišana* šūnā notiek ar noteiktu metabolistiskās enerģijas patēriņu pret elektroķīmiskās aktivitātes gradientu.

Vienu un to pašu augu šūnu protoplazmas caurlaidība mainās atkarībā no dzīves apstākļiem (apgaismojuma, temperatūras, pH u. c.). Neapgrīzeniski caurlaidība palielinās, ja šūnās uzkrājas toksiskās vielas — vielmaiņas produkti. Pastāv cieša sakarība starp vielu iekļūšanu šūnās, kā arī izkļūšanu no tām un vielmaiņas procesiem pašā šūnā.

Šķiet, samērā viegli šūnā iekļūst ūdens un minerālsāļi, bet protoplazma pavisam vāji caurlaidīga ir attiecībā pret cukuriem, olbal-

tumvielām, aminoskābēm. Tomēr lapu šūnās, kur notiek fotosintēze, novērojama palielināta caurlaidība attiecībā pret cukuriem — šīs šūnas cukurus aizvada.

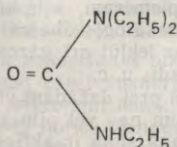
Organiskos savienojumus pēc spējas iekļūt šūnā var iedalīt 2 grupās: 1) polāros un 2) nepolāros savienojumos.

Pie **polārajiem savienojumiem** pieder savienojumi, kuros pārsvarā ir $-\text{OH}$, $-\text{COOH}$, $-\text{NH}_2$, $-\text{CHO}$, $-\text{CH}$, $-\text{CONH}_2$, $-\text{SH}$ un $-\text{SCN}$ grupas, kā arī grupas ar divkārsām un trīskārsām saitēm.

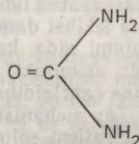
Nepolārie savienojumi ir elektroneitrāli — uz to virsmas nav iecirkņu ar ievērojamām lādiņu atšķirībām. Šiem savienojumiem pārsvarā ir $-\text{CH}_3$, $-\text{C}_2\text{H}_5$, $-\text{C}_4\text{H}_9$, $-\text{C}_6\text{H}_5$ grupas. Tipiski nepolārie savienojumi ir ogļhidrāti. Nepolārie savienojumi iekļūst šūnā relatīvi ātri. Ja polārajos savienojumos polārās grupas apmaina ar nepolārajām, palielinās arī polāro savienojumu spēja iekļūt šūnā.

Daži organiskie savienojumi satur kā polārās, tā nepolārās grupas. To iekļūšana šūnās atkarīga no attiecīgo grupu pārsvara molekulā. Tā, piemēram, etilspirts, kam ir viena $-\text{OH}$ grupa, iekļūst šūnā ļoti ātri, etilēnglikols $\text{OH}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{OH}$ iekļūst šūnā daudz lēnāk, bet glicerīns ar trim $-\text{OH}$ grupām iekļūst vēl lēnāk nekā etilēnglikols.

Izrādījies, ka vielas iekļūšana šūnā atkarīga ne tik daudz no molekulas lieluma, kā no nepolāro grupu daudzuma. Ja glicerīna molekulā $-\text{OH}$ apmaina ar $-\text{CH}_3$ vai $-\text{CH}_2$, tad šāda molekula, kaut gan tā ir lielāka, šūnā iekļūst daudz vieglāk nekā glicerīna molekula. Monometilurīnviela, dimetilurīnviela, trimetilurīnviela un etilurīnviela šūnā iekļūst daudz ātrāk — jau pēc 6 minūtēm — nekā urīnviela, kura šūnā iekļūst apmēram stundas laikā. Trietilurīnviela šūnā iekļūst gandrīz momentāni.



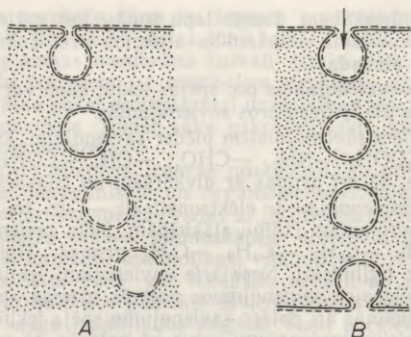
Trietilurīnviela



Urīnviela

Arī organisko skābju iekļūšana šūnā atkarīga nevis no molekulas lieluma, bet no attiecības starp nepolāro un polāro molekulas daļu. Tādēļ arī caurlaidība attiecībā uz organiskajām skābēm pieaug virzienā no skudrskābes HCOOH uz nonānskābi $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_7\text{COOH}$.

Dažādu savienojumu iekļūšana šūnā atkarībā no molekulas nepolaritātes dod teorētisko pamatojumu herbicīdu un insekticīdu sintēzei. No tā izriet, ka herbicīdiem, kas satur vairāk nepolāro grupu, jābūt aktīvākiem, vieglāk jāiekļūst šūnā un ātrāk jāiedarbojas.



13. att. Pinocitoze:

A — pinocitozā pūslīša membrānas sagremošana protoplazma; B — pinocitozā pūslīša pārvietošanās caur protoplazmas slāni.

Turpretim ciņai ar grauzējiem un kukaiņiem jālieto savienojumi, kas augā iekļūst ar grūtībām.

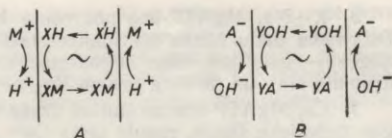
Lielmolekulāru savienojumu iekļūšana šūnā iespējama ar *pino-citozi*. Sis tipiskais amēbas barošanās veids novērojams arī augu šūnām (13. att.).

Neorganisko savienojumu iekļūšana šūnā pakļauta citām likumībām. Te izpaužas šūnas selektivitāte pret attiecīgu katjonu vai anjonu. Šo vielu iekļūšanu ietekmē augšanas procesi, olbaltumvielu sintēze šūnā, elpošana u. c. Vienvērtīgie katjoni un anjoni šūnā iekļūst ātrāk nekā divvērtīgie. Vēl lēnāk šūnā iekļūst trīsvērtīgie katjoni. Stipri disociētās skābes un bāzes, piemēram, sāļsskābe vai kālija hidroksīds, šūnā iekļūst daudz lēnāk nekā ogleksskābe vai amonija hidroksīds. Novērojumi rāda, ka šūnā var iekļūt arī gāzes — skābeklis, oglekļa dioksīds, amonjaks, sērūdeņradis u. c.

Protoplazmas caurlaidība attiecībā pret dažādām vielām ir sarežģīta parādība. Tās mehānisms līdz šim nav vēl pilnīgi izpētīts. Pēc pašreizējiem uzskatiem sāļu uzņemšana šūnā ir aktīvs process. Par tā mehānismu izteiktas dažādas hipotēzes (14. att.). Domā, ka sāļu jonu veidā difundē caur celulozes šūnapvalku, t. i., caur porām, kas pildītas ar ūdeni un sastāda daļu no apoplasta. Uz šūnas virsējās membrānas — plazmolemmas — notiek *jonu apmaiņas adsorbcija*. D. Sabinš uzskata, ka sāļu iekļūšana šūnā notiek 3 fāzēs: 1) ar apmaiņas adsorbciju notiek jonu saistīšana uz plazmolemmas virsmas; 2) ar pārnesejiem saistītie joni pārvietojas mezoplazmā un 3) pārneseji atbrīvojas no joniem, noārdoties labilajām saitēm, un joni iesaistās metabolismā, pārvietojas tālāk uz citām šūnām vai desorbējas vakuolā.

Minerālvielu uzņemšanas pirmajai fāzei ir tikai adsorbcijas raksturs. Adsorbcija notiek ļoti ātri, gandrīz neatkarīgi

no temperatūras, bet tā ir atkarīga no sāļu koncentrācijas šķīdumā un no vides pH. Skābā vidē vāji tiek saistīti katjoni, bet bāziskā vidē — anjoni. Uzņemamās vielas saistīšana notiek kā uz ķīmisko saišu izveidošanās, tā arī uz elektrostātisko pievilkšanās spēku darbības pamatiem. Plazmolemmas virsma parasti uzlādēta negatīvi un tikai atsevišķi iecirkņi pozitīvi. Tādēļ katjonu adsorbēcija notiek ātrāk un vairāk nekā anjonu adsorbēcija. Anjonu adsorbēcija pastiprinās tad, kad uz plazmolemmas virsmas notiek lādiņu zīmes maiņa. Tas var notikt, mainoties vides pH vai arī pēc bagātīgas katjonu adsorbēcijas uz plazmolemmas.



14. att. Vielu uzņemšana membrānās:

A — aktīva katjonu uzņemšana apmaiņas adsorbēcijā;
B — aktīva anjonu uzņemšana apmaiņas adsorbēcijā.

Adsorbēcijas procesā uz adsorbējošās vielas vai ķermeņa virsmas izveidojas vienmolekulāra vielas vai jonu kārtiņa. Uz virsmas to notur 1) elektrostātiskās pievilkšanās spēki, 2) ūdens adsorbēcijā izveidojusies ūdeņraža saite un 3) nepolāro molekulu adsorbēcijā darbojošies Van der Vālsa spēki.

Apmaiņas pamatfons augam ir H^+ , CO_3^{2-} un HCO_3^- , kas nepārtraukti rodas šūnā elpošanas procesā. Sis apstāklis nosaka ciešo sakarību starp elpošanu un minerālvielu uzņemšanu, ko jau apmēram pirms 50 gadiem novēroja angļu zinātnieki D. Hoglends un F. Stjuards, bet pārliecināti savos eksperimentos pierādīja D. Sabiņins un I. Kolosovs. Vēlāk iegūtie dati liecina, ka elpošanai ir arī vēl cita, ne mazāk svarīga nozīme — minerālvielu uzņemšana šūnā, it sevišķi to virzīšana cauri membrānām saistīta ar ATP makroergisko saišu enerģijas izmantošanu. Bet ATP rodas tieši elpošanas procesā oksidatīvās fosforilēšanās rezultātā.

Minerālvielu uzņemšanas otrajā fāzē uz virsmas saistītie katjoni un anjoni izkļūst cauri membrānai un pārvietojas mezoplazmā. Šī fāze norisinās ievērojami lēnāk nekā pirmā. Pirmo fāzi var uzskatīt par fizikālu, jo tā notiek vienādā ātrumā kā uz dzīvām membrānām, tā arī uz nedzīviem adsorbentiem, bet otrā fāze ir fizioloģiska, saistīta ar šūnas fizioloģiskajiem procesiem un jonu sūkņu darbību.

Jonu sūknis ir fermentu sistēma, kas ieslēgta membrānu struktūrā un transformē substrāta ķīmisko enerģiju par katjonu gradienta enerģiju uz membrānas virsmām. Šūnas membrānās sastopamas 3 dažādas ATP-āzes, kuras darbojas kā katjonu sūkņi:

1) K, MgATP-āze (Mg-atkarīgā, K-stimulējamā ATP-āze) nodrošina t. s. H^+ jeb protonu sūkņa darbību, kas izsūc no šūnas H^+ . Sis sūknis ir universāls, plaši izplatīts dažādā veida membrānās, un elektrogēns, izsviežot uz āru H^+ , šūnā neko neienes. Protonu gradienta radītā enerģija var tikt izmantota dažādiem mērķiem, arī ATP veidošanai;

2) $K+Na$, $MgATP$ -āze nodrošina K^+ un Na^+ sūkņa darbību. Dzīvnieku audu šūnās šis sūknis plaši izplatīts. Visplašāk izplatīts augos — halofītos, citos augos mazāk. Tas izgrūž no šūnas pasīvi uzņemto Na^+ un tā vietā uzņem K^+ ;

3) Ca , $MgATP$ -āze no šūnām uzsūc Ca^{2+} . Šis sūknis ir gan augu, gan dzīvnieku šūnās, regulē tajās Ca^{2+} saturu, jo, Ca^{2+} saturam nevēlami pieaugot, tiek traucēta daudzu fermentu darbība.

S. Lebedevs (1982) min piemērus, ka par pārnēsējiem cauri membrānām dažām vielām var kalpot arī Krebsa cikla ketoskābes un lipīdi, īpaši lecītīns. Pārnēsēja molekulas attieksme pret pārnesimo vielu ir tāda pati kā fermenta attieksme pret substrātu. Augstāko augu pārnēsējiem (permeāzēm) atbilstoši pārnēsēji mikroorganismu šūnās nosaukti par jonoforiem.

K^+ transportu cauri membrānai varētu attēlot šādi:

1) $ATP + \text{permeāze} + Na (\text{aktivators}) \longrightarrow Na\text{-permeāze} \sim P + ADP$;

2) $Na\text{-permeāze} \sim P + K^+ \longrightarrow K\text{-permeāze} \sim P + Na^+$;

3) $K\text{-permeāze} \sim P \longrightarrow \text{permeāze} + K^+ + P_n$.

Ir iegūti dati, ka pastāv tieša proporcionalitāte starp ATP -āzes aktivitāti un jonu uzņemšanu.

Tā kā augos uzņemamie joni ir daudz un dažādi, tad arī permeāzes jeb pārnēsēji ir dažādi. Augos ir konstatēti t. s. kanālu un stafešu tipa pārnēsēji. Tos iegūt no membrānām izolētā veidā pagaidām nav izdevies, jo tie ir membrānu struktūras elementi. Ja tos mēģina izolēt no membrānām, tie noārdās.

Minerālvielu uzņemšanas trešajā fāzē citoplazmas iekšienē pārnēsēji pakāpeniski atbrivojas no pārnestajām vielām un atgūst sākotnējo stāvokli. Uzskata, ka jonu atbrivošanās notiek tajos citoplazmas sektoros, kuros ir daudz RNS. Izveidojas uzņemto sāļu brīvo jonu grupas, kas pēc tam var pievilkt ūdeni no ārpusē un izveidot sīkus pūslīšus, kuri saskatāmi elektronmikroskopā. Šie pūslīši satur koncentrētus uzņemto sāļu šķidumus. Sīkajiem pūslīšiem saplūstot ar centrālo vakuolu, var notikt sāļu pārņemšana centrālajā vakuolā. Saskaņā ar šādu viedokli jonu pārņemšanas mehānismam nav jāfunkcionē, kad joni pārvietojas caur tonoplastu. Tomēr arī tonoplastā konstatēti pārnēsēji, kuri funkcionē līdzīgi kā plazmolemmā — ar enerģijas izmantošanu.

Sāļu uzņemšanā šūnā nukleīnskābes piedalās netieši — ar to palīdzību notiek olbaltumvielu sintēze. Konstatēts, ka apgaismošana ar ultravioletajiem stariem un apstrāde ar ribonukleāzi palēnina sāļu uzņemšanas procesu. Šo parādību izskaidro ar to, ka noārdās RNS un tiek kavēta jaunu olbaltumvielu veidošanās. Sāļus saturošie pūslīši var ne vien pārvietoties vienas šūnas citoplazmā, bet caur plazmodesmām var nokļūt arī blakus esošajās šūnās. Jo ātrāk uzņemtie joni iekļaujas metabolismā, jo straujāk notiek to uzņemšana šūnā.

Vācu zinātnieku B. Hubera un K. Heflera rūpīgi veiktie pētījumi 1930. gadā pierādīja, ka protoplazmas caurlaidība attiecībā pret ūdeni ir ļoti maza. Tāpēc protoplazmā ūdens pārvietojas ar ātrumu 30 μm

stundā, kaut gan spiediens vienāds ar 10 m ūdens staba spiedienu. Izrādās, ka vienas dzīvas šūnas protoplazma ūdens kustībai ir tāds pats šķērslis kā 1 m biezs koksnes slānis. Tagad konstatēts, ka membrānu caurlaidība attiecībā pret ūdeni ir 10^{-4} cm/s, t. i., 100 000 reižu mazāka par 75 Å (membrānas biezumā) bieža ūdens slāņa caurlaidību.

Protoplazmas caurlaidība mainās dažādu faktoru ietekmē. Tā, piemēram, palielinoties vidē oglekļa dioksīda koncentrācijai, protoplazmas caurlaidība attiecībā pret ūdeni vēl vairāk samazinās.

Lielu ietekmi uz protoplazmas īpašībām atstāj *vienvērtīgo un divvērtīgo katjonu klātbūtne vidē*. Vienvērtīgie katjoni ne tikai pašķidrina protoplazmu un palielina tās hidratāciju, bet arī padara to caurlaidīgāku. Divvērtīgie katjoni sākumā protoplazmas caurlaidību samazina, bet, šūnai ilgāku laiku atrodoties Ca^{2+} vai cita divvērtīga katjona ietekmē, caurlaidība tomēr palielinās.

Vieniem un tiem pašiem audiem šūnu protoplazmas caurlaidība var mainīties atkarībā no auga dzīves apstākļiem — no vielu koncentrācijas šķīdumā, pH, temperatūras, apgaismojuma. Caurleidība nepagriezeniski palielinās arī tad, kad šūnās uzkrājas toksiskās vielas, šūnu vielmaiņas produkti. Bāzes palielina šādu caurlaidību, skābes to samazina, tomēr ļoti skābā vidē ($\text{pH} \leq 3$) palielinās protoplazmas caurlaidība. To palielina arī mehāniski kairinājumi un ievainojumi.

Protoplazmas caurlaidība stipri atkarīga no *temperatūras*. Robežās starp 0°C un 50°C ik pēc 10°C caurlaidība palielinās 2—3 reizes. Augiem sasilstot un pēc tam atkūstot, protoplazmas caurlaidība ievērojami palielinās, it sevišķi augiem ar vāju salizturību.

Ar *apgaismojumu* un *augu novīšanu* palielina protoplazmas caurlaidību. N. Maksimovs norāda, ka protoplazmas caurlaidības palielināšanās pakāpe sausuma apstākļos var noderēt par augu sausumizturības rādītāju — jo augs sausumizturīgāks, jo mazāk sausuma ietekmē izmainās šūnu protoplazmas caurlaidība.

Protoplazmas caurlaidību ietekmē arī *auga vecuma izmaiņas*. Caurleidības samazināšanās novērojama lapu augšanas laikā, pēc tam tā krasi palielinās. Dažāda protoplazmas caurlaidība novērojama pat vienai un tai pašai lapai dažāda vecuma šūnās.

1.8. BIOKATALĪTISKĀ SISTĒMA UN FERMENTU DARBĪBA AUGU ŠŪNĀS

Protoplazmas sastāvā ietilpst dažādi bioloģiski aktīvi savienojumi, no kuriem svarīgākā nozīme ir *fermentiem*. Šūnā notiek tūkstošiem dažādu biokīmisku reakciju, un visas tās katalizē bioloģiskie katalizatori — fermenti. Bioloģiskā vielmaiņa ir milzīgs, sarežģīts komplekss, kas sastāv no ļoti daudz dažādām reakcijām, turklāt daudzas no tām ir samērā vienkāršas. Šīs reakcijas ķīmiķiem ir ļoti pazīstamas, un tās sekmīgi risina *in vitro* laboratorijas apstākļos. Tādas reakcijas ir oksidēšanās, reducēšanās, hidrolīzes, fosforilīzes, aldolās kondensācijas, aminogrupu un metilgrupu pārveidošanas

reakcijas u. c. Kaut arī tās notiek dzīvās šūnās, tajās nav nekā specifiska, tipiska tikai dzīvam organismam.

A. Oparins atzīmē, ka bioloģiskās vielmaiņas specifiskums pastāv tajā apstākļī, ka dzīvā šūnā šīs reakcijas notiek stingrā kārtībā; tās ir harmoniski saskaņotas, secīgi nomaina cita citu. Reakcijas, kas varētu traucēt citu reakciju norisi, tiek telpiski izolētas īpašās šūnas struktūrās. Turpat lokalizēti arī šīs reakcijas katalizējošie fermenti. Tā, piemēram, fotosintēzi katalizējošie fermenti lokalizēti hloroplastos, pie tam gaismas reakciju fermenti — granās, bet tumšas reakciju fermenti — stromā. Elpošanas aerobās fāzes un Krebsa cikla reakciju fermenti atrodas mitohondrijos, olbaltumvielu sintēzi katalizē fermenti, kas atrodas ribosomās, hidrolītiskie fermenti citoplazmā utt.

Lielākā daļa tikko radušos šūnas metabolītu nokļūst cita fermenta darbības sfērā — kļūst par substrātu citam fermentam un pakļaujas pārvērtībām nākamā reakciju ķēdes posmā. Turpretim dažī metabolīti šūnā uzkrājas zināmā daudzumā un var kļūt par substrātiem dažādiem fermentiem, kas reakcijas virzīs pa atšķirīgiem ceļiem, tāpēc metabolīta izmantošana var būt ikreiz citāda. Šādu metabolītu uzkrāšanos it kā zināma veida krātuvēs jeb rezervuāros sauc par vielmaiņas *puliem*.

Dinamiskais līdzsvars jeb vielu koncentrācija kādā konkrētā pulā var tikt uzturēta tikai tādā gadījumā, ja šo vielu veidošanās un noārdīšanās ātrums ir vienāds. Kopīgu pulu veido, piemēram, pento-zofosfātu cikla reakciju starpprodukti.

Viens un tas pats metabolīts var būt sastopams dažādos pulos, kas atdalīti gan telpiski, gan fizioloģiski. To sauc par *kompartmentāciju*, un to nodrošina membrānas. Kompartimentācijai jeb pulu savstarpējai izolācijai ir svarīga nozīme vielmaiņas regulācijā.

Fermentu darbībai dzīvā šūnā raksturīga darbības saskaņotība, noteikts līdzsvars starp dažādām reakcijām. A. Kursanova izstrādātā *vakuuminfiltrācijas metode* palīdzējusi noskaidrot daudzas fermentu darbības īpatnības dzīvā šūnā, to darbības atkarību no ārējās vides apstākļiem un paša auga bioloģiskajām īpatnībām. Saskaņā ar A. Oparina izstrādāto teoriju fermentatīvo reakciju intensitāte un virziens atkarīgs no fermenta stāvokļa šūnā. Pēc A. Oparina uzskata, daļa fermentu molekulu šūnā var būt adsorbētā stāvoklī uz šūnas struktūras veidojumu virsmas, bet daļa var atrasties desorbētā stāvoklī ūdens šķīdumā. Tā fermenta molekulu daļa, kas atrodas adsorbētā stāvoklī, katalizē reakcijas sintēzes virzienā, turpretim fermenti ūdens šķīdumā veic hidrolītiskās reakcijas. Atkarībā no attiecības starp adsorbēto un šķīdumā esošo fermentu daudzumu šūnā pārsvārā ir vai nu sintēzes, vai hidrolīzes procesi.

Šāds fermentu stāvoklis šūnā nav pastāvīgs, tas var ievērojami mainīties pat ļoti īsā laikā — fermenti no šķīduma var pāriet adsorbētā stāvoklī — un otrādi. Tas notiek, mainoties šūnas biokoloīdu dispersijas pakāpei, ar ko ir saistītas virsmas parādības koloidālos šķīdumos. Tā, piemēram, šūnai nonākot sausumā vai zemas temperatūras apstākļos, koloīdu dispersijas pakāpe samazinās, samazinās

arī koloidālo daļiņu kopējā virsma. Reizē ar to daļa fermentu, kuri iepriekš bija adsorbēti stāvoklī, pāriet šķīdumā. Rezultātā šūnā novērojama hidrolītisko procesu intensitātes palielināšanās — tie ievērojami pārsniedz sintētiskos procesus. Šāds priekšstats ir shematisks un piemērojams ne visu fermentu darbībai, tomēr attiecībā uz amilāzi un dažiem citiem hidrolītiskajiem fermentiem tas ir eksperimentāli pierādīts.

Fermentu adsorbēcija uz daļiņu virsmas nav pilnīgi izpētīta. Adsorbētais ferments no daļiņām nav atdalāms nomazgājot. Dažādu apstākļu ietekme uz dzīvības norisēm tieši saistās ar šo apstākļu ietekmi uz šūnas biokoloīdiem un fermentu darbības īpatnībām.

Fermentu adsorbēcijas procesā uz daļiņu virsmas svarīga nozīme ir elpošanai.

Fotosintēzes rezultātā palielinās skābekļa daudzums, uzlabojas audu elpošana, līdz ar to palielinās arī audu adsorbēcijas spējas, bet savukārt fermentu adsorbēcija pastiprina elpošanu. Tātad abi šie procesi atrodas funkcionālā sakarībā. Eksperimentāli pierādīts, ka labos skābekļa apgādes apstākļos audos pastiprinās sintēzes procesi, kas ir fermentu adsorbēcijas uz koloīdu virsmām rezultāts.

Analogi skābeklim iedarbojas arī dažas citas vielas, ja tās ievada audos. Tās ir vielas, ar kurām var notikt apgriezeniski oksidēšanās-reducēšanās procesi, piemēram, dažādas krāsvielas, askorbīnskābe, hlorogēnskābe, glutations u. c.

Visām šīm vielām ir pazīstamas 2 formas — oksidētā un reducētā, kas viegli pāriet viena otrā, izmainoties vides oksidēšanās-reducēšanās potenciālam. Šīs vielas ielēdžas oksidēšanās-reducēšanās pārvērtību ķēdē un darbojas par udeņraža pārnēsējiem elpojamā materiālā. Līdz ar to pastiprinās elpošanas intensitāte.

Apstākļi, kas nosaka fermenta darbību dzīvā šūnā, grūti salīdzināmi ar apstākļiem, kādos tie darbojas ekstrahēti no audiem un iegūti tīrā veidā. Un tomēr par kāda fermenta katalītisko darbību konkrētā reakcijā droši var spriest pēc tam, kad šī reakcija veikta *in vitro* ārpus šūnas.

Fermentu sintēze šūnā un to darbības īpatnības visumā noteiktas augu iedzimtībā — *genotipā*. Augu piemērošanās dzīves apstākļiem — *mainība* — iespējama tad, ja ir iespējamas atbilstošas izmaiņas fermentu darbībā. No fermentu darbības īpatnībām atkarīgas daudzas augu īpašības — ātraudzība, ražība, izturība u. c.

2. Augu ūdens režīms

2.1. AUGU ŪDENS REŽĪMA IZPĒTES VĒSTURE

Augu ūdens režīma pētījumus pirmais uzsāka angļu botāniķis S. Heilss. Viņš novēroja augu sulošanu un pirmais konstatēja saknes spiedienu. Par šiem jautājumiem S. Heilss rakstīja savā grāmatā «Augu statika», kura iznāca 1727. gadā. 19. gs. tika veikti daudzi pētījumi par osmotiskām parādībām šūnā, kā arī par ūdens iekļūšanu šūnā. Vācu zinātnieks V. Pīfers konstruēja mākslīgas šūnas modeli. Viņa uzskats par augu šūnu kā osmotisku sistēmu, kurā protoplazmai tika piešķirta tikai puscaurlaidīgas plēves nozīme, bija ļoti populārs un ar savu vienkāršību guva daudz piekriktību. Tomēr šie uzskati — gan par ūdens uzņemšanu, gan par tā pārvietošanos augos, tāpat arī par transpirācijas nozīmi — bija visai vienpusīgi un mehānistiski, jo bija radušies, nesaistot ūdens režīmu ar citiem fizioloģiskiem procesiem augā.

Augu ūdens režīma izpētē liela nozīme bija krievu zinātnieku darbiem. Starp tiem īpašu vietu ieņem K. Timirjazeva 1892. gada 26. martā nolasītā lekcija «Augu ciņa ar sausumu», kurā viņš apskatīja transpirācijas fizikālo pusi, transpirācijas nozīmi augu dzīvē, augu spēju regulēt transpirācijas intensitāti, kā arī deva secinājumus, kas izmantojami lauksaimniecības praksei. Šajā lekcijā jautājums par augu ūdens režīmu tika izvirzīts kā svarīga augu fizioloģijas problēma.

Pētījumus par ūdens pārvietošanos veica J. Votčals, par augu sausumizturību — N. Maksimovs, B. Kellers, A. Aleksejevs, G. Zabłuda, F. Skazkins; ūdens režīma jautājumus mežaudzēs pētīja L. Ivanovs.

Pētījumi par augu ūdens režīmu un sausumizturību tiek veikti arī tagad, jo augu ūdens režīms vēl joprojām ir viens no galvenajiem jautājumiem lauksaimniecības augu fizioloģijā. Ļoti lieli labības un citas augkopības produkcijas ieguves rajoni atrodas tādos mūsu valsts apgabalos, kur nokrišņu daudzums ražas veidošanai ir nepietiekams. Šajos rajonos ūdens apgāde lauksaimniecības augu agrotehnikā ir svarīgs noteikums ražas kāpināšanai. Turpretim Baltijas republikās, Baltkrievijā un KPFSR nemelnzemes zonā lielām lauksaimniecībā izmantojamās zemes platībām raksturīgs pārliecīgs mitrums un augu ūdens režīma optimizācijai nepieciešama meliorācija.

2.2. ŪDENS DAUDZUMS UN TĀ STĀVOKLIS AUGOS

Fizioloģiski aktīva šūna sastāv galvenokārt no ūdens. Protoplazmā ūdens ir apmēram 80%, šūnsulā — >90%, šūnapvalkos — >50%. Ja šūna zaudē ūdeni, tajā tiek nomākti fizioloģiskie procesi. Ir ļoti maz augu un to orgānu, kuri var zaudēt ievērojamu daudzumu ūdens un neaiziet bojā. Tādi ir, piemēram, ķērpji, sūnas un arī nogatavojušās sekļas. Tomēr izžuvušā stāvoklī nevienam no tiem nav konstatēta aktīva fizioloģiskā darbība.

Normāli funkcionējošos augos pat nogatavošanās periodā ir liels ūdens daudzums. Tā, piemēram, kukurūzas augs graudu vaska gatavības fāzē satur apmēram 70% ūdens, pļavu un ganību zāle — 75–80% ūdens. Vēl vairāk ūdens ir sulīgos augļos, piemēram, gurķos — apmēram 96%, tomātos — 94%, arbūzos — 92%, ābolos — 84%.

Ūdens daudzums augos mainās. Veģetācijas perioda beigās tas parasti samazinās.

Dzīves laikā augi patērē milzīgu daudzumu ūdens. Vasaras dienās labos transpirācijas apstākļos 1 stundā lapa zaudē vairāk ūdens nekā pati to satur. Tas norāda, ka ūdens plūsma cauri augam ir ļoti intensīva. Konstatēts, ka veģetācijas perioda laikā viens saulgriezes vai kukurūzas augs patērē apmēram 200 kg ūdens, bet pieaudzis bērzs vasaras mēnešos iztvaiko ap 7 t ūdens. Ūdens daudzums, ko veģetācijas periodā iztvaiko mežaudze, ir ļoti liels.

Pēc pētījumiem, kas izdarīti Čkalovas apgabalā, 32 gadus veca priežu-bērzu audze veģetācijas periodā iztvaikojusi 3712 t/ha ūdens. Tādēļ, izcērtot mežu, dažreiz izcirtums pārpurvojas. Pēc A. Vucāna datiem, kas iegūti mūsu republikā, kultivēto ganību zāle, apgādāta pietiekamā daudzumā ar ūdeni mākslīgā lietus veidā, 1967.—1969. gadā no 1. maija līdz 1. oktobrim transpirācijā zaudējusi vidēji 491,2 mm/ha*, t. i., 3,2 mm/ha diennaktī jeb 32 t/ha diennaktī. Neapūdeņojamās ganībās tajā pašā laikā zaudētā ūdens daudzums ir bijis par 70% mazāks, bet arī ganību ražība te bijusi par 88% zemāka nekā apūdeņojamās ganībās.

Ir aprēķināts, ka visu uz sauszemes augošo augstāko augu transpirācijā ik gadus tiek patērēts ap $16 \cdot 10^{12}$ t ūdens. Kultūraugi vien gadā transpirē ap $2,4 \cdot 10^{12}$ t ūdens.

Visu augos esošo ūdeni var iedalīt *saistītajā* un *brīvajā ūdenī*. Saistītais ūdens šūnā sastopams 3 veidos: 1) hemohidratācijā, 2) osmotiski un 3) strukturāli saistītais ūdens.

Protoplazmā vislielāko saistītā ūdens daudzumu sastāda *hemohidratācijā saistītais ūdens*. Tas ir ūdens, ko uz savas virsmas saista koloidālās daļiņas. Tomēr ne visas ūdens molekulas koloidālās daļiņas aiztur ar vienādu spēku. Tādēļ arī saistīto ūdeni iedala *cieši saistītajā* un *vāji saistītajā ūdenī*. Cieši saistītais ir tās ūdens molekulas, kuras koloidālās daļiņas adsorbē tieši uz savas virsmas. Rentģenoskopiskos pētījumos pierādīts, ka šīs uz daļiņu virsmām adsorbētās molekulas ir stingri orientētas saskaņā ar saviem lādiņiem

* Iztvaikotā ūdens daudzumu izsaka arī mm/ha. 1 mm biezs ūdens slānis 1 ha platībā sver 10 t.

un veido it kā vienmolekulāru kārtu. Uz pirmās ūdens molekulu kārtas tiek saistīta nākamā molekulu kārta utt. Tālākās ūdens molekulu kārtas jau veido it kā difūzu ūdens slāni, un tās vairs netiek aizturētas uz daļiņas virsmas ar tik lielu spēku kā pirmās kārtas. Izveidojoties ūdens adsorbcijas slānim uz daļiņu virsmas, izdalās siltums (ap 2000 cal uz 1 molu). Daudz mazāk siltuma izdalās, izveidojoties difūzā ūdens slānim. Siltuma izdalīšanās ūdens adsorbcijā norāda, ka šajā gadījumā, tāpat kā hidrēšanās reakcijās, izveidojas ūdenraža saite.

Osmotiski saistītais ūdens atrodas vakuolā šūnsulas veidā. Jo augstāka šūnsulas koncentrācija, jo vairāk šūnā var būt osmotiski saistīta ūdens.

Strukturāli saistītais ūdens atrodas olbaltumvielu molekulās, kas to aiztur mehāniski. Tas ir t. s. *imobilizācijas ūdens*, ko var saturēt lielmolekulāri savienojumi, kuriem ir trešējā un ceturtējā struktūra.

Saistītajam ūdenim ir citādas īpašības nekā brīvajam ūdenim. Tam ir lielāks blīvums, mazāka siltumietilpība, mazāka dielektriskā konstante — 2,2 (brīvajam ūdenim 81). Saistītais ūdens vairs nedarbojas kā šķīdinātājs, tas sasilst zemākā temperatūrā nekā brīvais ūdens.

Jaunās šūnās un jaunos organismos saistītā ūdens ir vairāk nekā vecos, jo vecās šūnās un vecos organismos koloidu hidrofilītāte ir samazinājusies.

Norūdoties pret nelabvēlīgiem laika apstākļiem (aukstumu, sausumu u. c.), augu šūnās palielinās saistītā ūdens daudzums. Tas daļēji var būt pat rādītājs augu īpašību raksturošanai.

Tā kā saistītais ūdens nedarbojas kā šķīdinātājs, tas nepiedalās arī vielu pārvietošanā un citos ar ūdens maiņu saistītajos procesos. Šajos procesos galvenā loma ir brīvajam ūdenim, kuru šūnas koloidi aiztur ar niecīgu spēku vai neaiztur nemaz. Brīvajam ūdenim piemīt visas ūdenim raksturīgās fizikālās īpašības, kuru dēļ tam ir liela nozīme augu organismā. Šūnā tas veido vidi, kurā norisinās bioloģiskie procesi. Brīvo ūdeni augs patērē gan dažādu reakciju norisēs, gan arī kā dzesinātāju temperatūras regulēšanai šūnās. Brīvo ūdeni šūnas zaudē transpirācijā.

Dzīvās matērijas konstitucionālais ūdens sastāv no saistītā un brīvā ūdens. Abi šie ūdens veidi nepieciešami normālai fizioloģisko procesu norisei.

2.3. ŪDENS FIZIOLOĢISKĀ NOZĪME

Ūdenim piemīt dažas īpašības, kas ļoti atšķiras no citu ķīmisko savienojumu īpašībām. Ūdens un sērūdeņradis ķīmiskā ziņā ir līdzīgi savienojumi — skābeklis un sērs ir 6. grupas elementi, un to mēr ūdens parastos apstākļos ir šķidrums, nevis gāze. Tam raksturīga liela siltumietilpība. Tā, piemēram, ledus kušanas siltums ir 80 cal/g, bet iztvaikošanas siltums — 584 cal/g, tas ir vairāk nekā

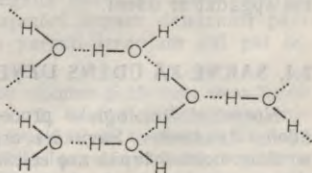
citām pazīstamām vielām. Sakarā ar lielo ūdens daudzumu organismā augs var uzturēt diezgan stabilu temperatūru, jo ūdens temperatūras izmaiņai nepieciešams vairāk siltuma nekā cita veida šķidruma vai cietas vielas temperatūras izmaiņai. Ūdens var iztvaikot jebkuras temperatūras apstākļos, arī zem 0°C . Iztvaikojot ūdeni, augs vajadzības gadījumā var atbrīvoties no liekās enerģijas, jo vasaras karstajās dienās, kad apkārtējās vides temperatūra ir augstāka nekā auga temperatūra, ar siltuma izstarošanu to izdarīt nevar. Ūdens ir labs siltuma vadītājs. Salīdzinājumā ar citiem šķidrumiem tam ir liels virsmas spraigums. Lielāks virsmas spraigums nekā ūdenim ir tikai dzīvsudrabs. Lielajam ūdens virsmas spraigumam auga dzīvē ir svarīga nozīme adsorbcijas procesos, šķīdumu pārvietošanā u.c. Ūdens laiž cauri visus redzamās gaismas un ultravioletos starus. Tas ir ļoti svarīgi fotosintēzē. Ūdens molekulām ir krasi izteikta polaritāte, kas saistīta ar ūdens molekulas uzbūvi. Līnijas, kas savieno ūdeņraža atomu centru ar skābekli, veido $104,5^{\circ}$ leņķi. Līdz ar to katram molekulas galam ir krasi izteikts pozitīvs vai negatīvs lādiņš. Ūdens polaritāte ir pamatā ūdeņraža saišu veidošanai, kam ir svarīga nozīme dzīvās matērijas organizācijā.

Padomju zinātnieks R. Klāsens atzīmē, ka blīvums, virsmas spraigums, elektrovadītspēja un citas ūdens īpašības vājas frekvences un intensitātes magnētiskā lauka ietekmē mainās un uz veselu diennakti iegūst citas īpašības. Reakciju ātrums tādā ūdenī ir citāds, kaut gan ūdens ķīmiskais sastāvs nemainās. Šim apstāklim ir arī praktiska nozīme, jo ar magnētisko lauku apstrādātais ūdens tvaika katlos neveido nosēdumus.

Dzīvības procesi norisinās nevis atmosfērā, bet interfāzē šķidro struktūru koloīdu limenī.

Ūdens molekulas savstarpēji intensīvi saistās, izveidojot dipolus. Daudzām vielām un kristāliem ūdens izraisa molekulu atraušanos un pat sairšanu pretēji lādētos jonus — notiek to šķīšana un disociācija. Svarīga nozīme ir arī ūdens struktūrai. Pirmie norādījumi par ūdens struktūru parādījās jau 1933. gadā. Tagad šis priekšstats pamatos ir pieņemts. Katras H_2O molekulas O atoms veido ar blakusmolekulu 2H atomiem 2 ūdeņraža saites. Veidojas sešstūrains režģis (15. att.). Kristalizēšanās heksagonālā sistēmā ir raksturīga ledum.

Ledum kūstot, kristalizācijas režģis sašķobās, tomēr ūdeņraža saites netiek sarautas. Temperatūrai paaugstinoties līdz 4°C , attālumi starp atomiem samazinās, tāpēc ūdenim šajā temperatūrā ir vislielākais blīvums. Temperatūrai paaugstinoties, atomi H_2O molekulās sāk attālināties, tomēr šis ūdens kristalizācijas režģis vēl saglabājas un pat 15°C temperatūrā vēl konstatējami režģa fragmenti.



15. att. Ūdeņraža saites starp polārajām ūdens molekulām.

Tikai 30—40°C temperatūrā ūdens molekulu kustība tā paātrinās, ka šis izkārtojums izjūk. Kūstoša ledus ūdenim piemīt bioloģiska aktivitāte, kuras ietekmē novērota dažu augu pastiprināta augšana.

Jaunākā laika pētījumos šī ūdens struktūra pārliecinoši pierādīta. Aprēķināts, ka 25°C temperatūrā apmēram puse ūdens molekulu atrodas difūzā stāvoklī, puse veido t. s. asociātus, kas sastāv no vairākām ūdens molekulām, kuras savstarpēji saistītas kristāliskos režģos. Rūpīgie F. Franka (1975) pētījumi parādīja, ka ūdens struktūras veidošanā galvenā loma ir H saitei, kuras garums ir 1,2 Å. Nemitīgi veidojas nelieli asociāti, kuri nosaukti par klasteriem. Tie sastāv no 4—7 molekulām. To dzīves ilgums ir 10^{-10} — 10^{-11} s. Hidratācijas slāni uz koloidālajām daļiņām šūnā var veidot gan difūzās, brīvās ūdens molekulas, gan klasteri. Plūstošie klasteri iziet cauri arī membrānām. Brīvās, difūzās ūdens molekulas ir aktīvākas nekā klasteros saistītās.

Ungāru biokīmiķis A. Sent-Djerdi atzīmē, ka ūdens organisma audos nav tikai vide biokīmisko reakciju norisei, bet kopā ar olbaltumvielām, nukleīnskābēm un pārējiem šūnā esošiem savienojumiem sastāda veselu kompleksu. Pēc viņa uzskata, ūdens spēj pārnest ierosinājuma enerģiju šūnā ievērojamos attālumos. Ūdens molekulas salīdzinājumā ar citām šūnā sastopamo savienojumu molekulām ir necīgas. Aprēķināts, ka darbīgā šūnā uz 1 olbaltumvielu molekulu ir apmēram 18 000 ūdens molekulu.

Organisms pastāvīgi atjauno savu ūdens krājumu. Laiks, kurā notiek visa organismā esošā ūdens apmaiņa, dažādiem organismiem ir dažāds. Tā, piemēram, kaktusiem ir ļoti lielas ūdensaizturošas spējas, to ūdens krājums apmainās apmēram 29 gados. Cilvēka organismā tas notiek apmēram 4 nedēļās. Mezofītos augos, kuri raksturīgi arī mūsu florai, ūdens maiņa notiek vēl ātrāk.

Ūdens nodrošina augu šūnām un audiem turgescentu stāvokli, kas nepieciešams normālai organisma fizioloģijai. Kā jau minēts, ūdenim ir liela nozīme vielu pārveidošanā, fermentu darbībā u. c. Tas darbojas par ūdeņraža donoru fotosintēzes procesā. Elpošanā savukārt notiek ūdens sintēze. Elpošanas procesā ūdens tiek izmantots substrāta oksidēšanai netieši — vispirms substrātam pievienojas ūdens molekula, bet pēc tam ar fermentu palīdzību tiek atņemts ūdeņradis. Ievērojot ūdens milzīgo nozīmi augu dzīvē, saprotams, cik svarīgi, audzējot augus, ir pietiekamā daudzumā un īstā laikā tos apgādāt ar ūdeni.

2.4. SAKNE KĀ ŪDENS UZŅEMSANAS ORGĀNS

Normālai fizioloģisko procesu norisei šūnā nepieciešams liels ūdens daudzums. Savukārt organismā vielas veidošanai un fotosintēzes norisei lapās nepieciešama iespējami plašāka lapu šūnu saskare ar gaisu, no kurienes tiek uzņemts oglekļa dioksīds. Bet, ja šūna saskaras ar gaisu, notiek ūdens iztvaikošana. Šī pretruna augu dzīvē ietekmē augu anatomisko uzbūvi, attiecīgo orgānu apmērus.

Attiecību starp ūdens uzņemšanu un zaudēšanu augos sauc par *ūdens bilanci*. Auga organisms nevar ilgstoši panest deficītu šajā bilancē, t. i., ja ilgāku laiku ūdens atdošana pārsniedz tā uzņemšanu. Izžūšanu līdz gaissausam stāvoklim var panest tikai dažī zemākie augi un augu sēklas.

Ilgajā evolūcijas periodā ūdens deficīta ietekmē augos izveidojusies īpaša anatomiskā struktūra un morfoloģiskās izveides, kuru ietekmē augs līdz noteiktai robežai var izturēt ūdens deficītu vai arī to nemaz nerasniet. Te jāmin 1) *plaša sakņu sistēma*, kas ar savu virsmu labi saistīta ar augsni un pietiekami ātri var uzņemt lielus ūdens daudzumus; 2) *vadaudu un segaudu sistēmas*, kas palīdz ātri pārvadīt ūdeni un pasargāt augu no tā zaudēšanas jau pārvadīšanas laikā, un 3) dažādas *transpirāciju ierobežojošas ierīces*.

Jo labāk attīstīti augu virszemes orgāni, it īpaši lapas, jo to iztvaikotā ūdens daudzums ir lielāks.

Visvienkāršākā ūdens apgāde ir ūdensaugiem. Tiem nav jāaizsargājas no ūdens iztvaikošanas, jo tie aug ūdenī, tādēļ to orgāni nav pārklāti ar korķi vai kutikulu. Šie augi ūdeni var uzņemt ar visu savu virsmu.

Arī uz sauszemes aug augi, kuri var uzņemt ūdeni ar visu savu virsmu, piemēram, ķērpji un sfagnu sūnas. Ūdeni tie uzņem no rasas, miglas vai lietus, bet, kad spīd saule, to tikpat viegli arī zaudē. Pēc tam tiem iestājas miera stāvoklis, apstājas augšana un citi fizioloģiskie procesi tiek ierobežoti līdz minimumam. Tādēļ arī šie augi nerasniedz kaut cik ievērojamus apmērus.

Augstākiem augiem atmosfēras mitrums ir maz pieejams. Lapu un dzinumu virsma klāta ar kutikulu, vecākie koku zari — ar korķa kārtu. Arī caur atvārsnītēm ūdens iesūcas ar grūtībām. Mēģinājumos konstatēts, ka jaunie dzinumi bezlapu stāvoklī nelielos daudzumos var uzņemt ūdeni. Šajā gadījumā ūdens iekļūst pa pumpuru zvīņu spraugām, kā arī caur nokritušo lapu vietās palikušajām rētām. Arī šādai, kā liekas, niecīgai ūdens uzņemšanai koku dzīvē ir liela nozīme. Sevišķi ziemā un agri pavasarī tā piedalās ūdens bilances uzturēšanā vajadzīgajā līmenī.

Ievītušas lapas no ārpuses var uzņemt tikai ap 5% no visa ūdens, ko tās zaudē transpirācijā. Ja transpirācija nenotiek (lapas ievietotas ūdenī), šis ūdens daudzums ir pietiekams, lai lapās atjaunotos stūrgora stāvoklis.

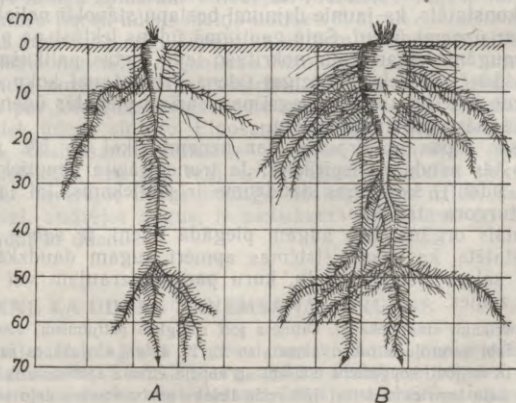
Galvenais orgāns, kas augam piegādā ūdeni, ir *sakne*. Pētījumos konstatēts, ka sakņu sistēmas apmēri augam daudzkārt pārsniedz to sakņu sistēmas daļu, kuru parasti izraujam vai pat izrokam no zemes.

Pēc amerikāņu zinātnieka H. Ditmera ļoti rūpīgiem pētījumiem, viena izolēti auguša un labi sacerojuša rudzu auga visu 1., 2., 3. un 4. pakāpes sakņu kopskaitis bijis 14 miljoni, kopgarums 600 km un kopējā virsma apmēram $\frac{1}{4}$ ha. Auga apakšzemes daļu kopvirsma bijusi 130 reižu lielāka par virszemes daļu kopvirsmu. Vidējais diennakts pieaugums šāda rudzu auga sakņu sistēmai, pēc autora aprēķiniem, bijis 115 000 jaunu sakņu un 119 miljoni jaunu spurgaliņu. Sakņu kopgarums līdz ar to dienā pieauga par 5 km, bet spurgaliņu kopgarums — par 80 km.

Sakņu spurgaliņu kopskaits augam nemainās. To mūžs ir īss; atmirušo vietā veidojas jaunas spurgaliņas, kas aptver arvien jaunus augsnes rajonus. Tirumos normālas biežības sējumos audzējamiem labības augiem sakņu sistēma neizveido tik milzīgus apmērus. Un tomēr arī te izveidotā sakņu masa var būt pat lielāka par 50—60 cnt/ha. Sakņu uzsūcošās virsmas palielināšanā sevišķi liela nozīme ir spurgaliņām, jo t. s. skeleta saknes ir pārklātas ar koka kārtu un zaudējušas savu uzsūcējfunkciju. D. Sabinšins uzsver sakņu sistēmas milzīgo spēju zaroties. Tā, piemēram, viengadīgam ābeles sējenim, kam bijuši tikai 5—7 zari, sakņu skaits sasniedzis 50 000.

Ievērojot sakņu sistēmas milzīgos apmērus, izdarīt pētījumus par to fizioloģiju augsnes apstākļos ir ļoti grūti, tie prasa pat lielu fizisku piepūli, tādēļ nav daudz zinātnieku, kuri ar to nodarbojas. Bez minētajiem amerikāņu zinātnieka H. Dītmera pētījumiem literatūrā vēl sastopami J. Uivera, E. Rasela un citu zinātnieku eksperimentālie dati. Ievērojamus pētījumus par sakņu sistēmas fizioloģijas, it īpaši par augšanas īpatnībām dažādos apstākļos un dažādiem augiem devuši arī krievu un padomju zinātnieki V. Rotmistrovs, I. Krasovska, N. Pavličenko u. c. Latvijā pētījumus par augļu koku sakņu augšanas īpatnībām veic V. Bauskis, viengadīgo kultūraugu sakņu augšanas īpatnības pēta A. Lācis u. c.

Sakņu augšanas ātrums ir ievērojami lielāks par virszemes daļu augšanas ātrumu. Labības augiem 7—10 dienu vecumā saknes sasniedz jau 25—40 cm dziļumu, ievērojami pārsniedzot aramkārtas biežumu. Cerošanas laikā saknes iesniedzas zemē dziļāk par 50 cm, bet ziedēšanas laikā — pat dziļāk par 1 m.



16. att. Cukurbiešu sakņu attīstība:

A — ja mitruma par maz; B — ja mitruma pietiekami daudz.

Sauso augtēņu augiem — *kserofītiem* — sakņu sistēmas attīstībā novērojamas īpatnības. *Sukulentiem* (kaktusiem u. c.) sakņu sistēma plaši izplatās augsnes virskārtā un spēj uztvert pat nelielu nokrišņu ūdens daudzumu. Plānlapainajiem *kserofītiem* (stepju lucernai u. c.) izveidojas ļoti spēcīga sakņu sistēma, kura iesniedzas vairākus metrus dziļi zemē un spēj apgādāt augus ar augsnes dziļākajos slāņos esošo ūdeni.

Pat vienai un tai pašai augu sugai atkarībā no augšanas apstākļiem var būt dažādi attīstīta sakņu sistēma (16. att.). Ja augsnes virskārtā trūkst mitruma, saknes iespiežas dziļākajos slāņos un tur sazarojas.

Vāji attīstīta sakņu sistēma ir mitru un ēnainu mežu pameža augiem. Arī vadaudi tiem relatīvi vājāk attīstīti. Ja izcērt mežu, šiem augiem pastiprinās transpirācija, tie nespēj lapas apgādāt pietiekamā daudzumā ar ūdeni un aiziet bojā.

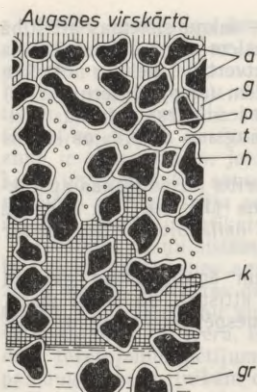
2.5. AUGSNES ŪDENS IZMANTOŠANA AUGIEM

Lai gan ūdens uzņemšanas process ir tieši atkarīgs no ūdens daudzuma augsnē, tomēr maksimālais ūdens daudzums augsnē augiem nebūt nav optimāls, jo auga saknēm ir nepieciešams gaisa skābeklis. Jo vairāk ūdens satur augsne, jo mazāk tajā ir gaisa un skābekļa. Tas neattiecas uz augsnēm ar caurplūstošu ūdeni (dumbbrāji), kur, piemēram, labi aug pat tādi prasīgi augi kā melnalkšņi. Turpretim purvos, kur ūdens ir stāvošs un skābekļa daudzums augsnē nepietiekams, var augt tikai šādiem apstākļiem piemēroti augi, piemēram, niedres, grīši. Sakņu elpošanai vajadzīgais gaisa skābeklis tiem tiek pievadīts ar aerenhīmu (lielu starpšūnu telpu sistēma). Laba aerācija un vienlaikus arī labi mitruma apstākļi augiem ir tikai struktūras augsnē, kur starp drupatām ir pietiekami daudz gaisa, bet pašas drupatas savos kapilāros savukārt saglabā ūdeni.

Visu augsnes ūdeni pēc izmantojamības augiem var iedalīt 1) *augiem pieejamā* un 2) *augiem nepieejamā ūdeni*. Visvieglāk augiem izmantojams gravitācijas ūdens, kas aizpilda augsnes lielās poras un dobumus un zemes gravitācijas spēka ietekmē viegli iesūcas dziļākos slāņos. Augsne šo ūdeni nespēj aizturēt, tāpēc augiem tas viegli izmantojams. Bet augsnē tas ne vienmēr sastopams. To veido pavasaros sniega ūdeni un vasarā nokrišņi (17. att.).

Samērā viegli augi var izmantot arī kapilāro ūdeni, kas aizpilda augsnes sīkās poras — kapilārus. Tas spēj pa kapilāriem pārcelties arī uz augšu. Kapilārais ūdens augsnē saglabājas ilgāk, jo to aiztur kapilaritātes spēki, kas mērijami atmosfēras desmitdaļās. Jo šaurāki ir augsnes kapilāri (māla augsnēs), jo šie spēki ir lielāki.

Augsnē ir arī adsorbētais ūdens. Tas atrodas uz augsnes koloidiem adsorbētā stāvoklī. Šo ūdeni sauc arī par *plēvišu ūdeni*, jo uz augsnes koloidālajām micellām tas veido plēvītēm



17. att. Ūdens augsnē:

a — augsnes daļiņas; *g* — gravitācijas (brīvais) ūdens; *p* — plēviņu ūdens (augiem daļēji pieejams); *t* — ūdens tvaiki; *h* — hidratācijā cieši saistītais ūdens; *k* — kapilārais ūdens; *gr* — gruntsūdens.

līdzīgus adsorbēto daļiņu slāņus. Šis ūdens plēvītes uz micellām sastāv no daudzām ūdens molekulu kārtām. Ūdens, kas veido plēviņu ārējās kārtas, augiem ir pieejams, jo koloidālās daļiņas to saista ar niecīgiem spēkiem. Jo ūdens molekulas atrodas tuvāk micellai, jo ar lielāku spēku tās tiek aizturētas. Iekšējās ūdens molekulu kārtas augi nevar izmantot nemaz.

Higroskopisko ūdeni satur gaissausa augsne. Higroskopiskā ūdens daudzums atkarīgs no augsnes daļiņu lieluma. Rupjās smiltīs, kur daļiņas ir ļoti lielas, higroskopiskais ūdens sastāda apmēram 0,50%, turpretim smagās māla augsnēs, kur daļiņas ir ļoti sīkas, tas ir apmēram 14% no absolūti sausās augsnes masas. Higroskopisko ūdeni augsnes daļiņas aiztur ar lielu spēku — ap 1000 atmosfēru, tādēļ augi to nevar izmantot.

Augsnē ir arī imbibīcijas ūdens, ko saista un aiztur augsnes koloidi briestot. Jo augsnē vairāk ko-

loidālu daļiņu, piemēram, kūdrainās augsnēs, jo vairāk ir imbibīcijas ūdens. Arī to augi nevar izmantot.

Tātad augi var izmantot tikai gravitācijas, kapilāro ūdeni un daļu no plēviņu ūdens. Ja augiem pieejamais ūdens gandrīz viss ir izmantots, tad atlikušo daļu augi uzņem ar lielām grūtībām un iestājas *višana*. Augsnes mitruma pakāpi, kurā augi jau sāk vīst, sauc par *višanas koeficientu* (1. tabula). Višanas koeficienta skaitliskais lielums apmēram vienlīdzīgs ar attiecīgās augsnes 1,5—2 maksimālā higroskopiskuma lielumu. Augsnes mitrumam vēl vairāk samazinoties, augsnē paliek t. s. *nedzīvais ūdens krājums*.

1. tabula

Ūdensietilpība, višanas koeficients un augiem izmantojamā ūdens daudzums dažāda mehāniskā sastāva augsnēs, % no absolūti sausās augsnes masas

Augsnes veids	Pilna ūdensietilpība	Višanas koeficients	Augiem pieejamais ūdens
Rupja smiltis	23,4	0,9	22,5
Smalka smiltis	28,0	2,6	25,4
Mālaina smiltis	33,4	4,8	28,6
Smilšmāls	47,2	9,7	37,5
Māls	64,6	16,2	48,4

Augsnes ūdensietilpība jeb kapacitāte ir ūdens daudzums, ko augsne var aizturēt pilnīga piesātinājuma stāvoklī. Jo augsnes daļiņas sīkākas, jo visi augsnes mitrumu raksturojošie lielumi ir lielāki.

Tātad augi no augsnes var izmantot to ūdeni, ko augsne aiztur ar spēku, kas mazāks par augu sūcējspēku. Viegļās augsnēs tāda ūdens ir apmēram 90%, bet kūdrainās un trūdainās augsnēs — apmēram 75% no visa augsnes ūdens daudzuma.

2.6. SAKŅU UZSŪCĒJA UN SPIEDĒJA DARBĪBA

Augu apgādi ar ūdeni nodrošina 2 dzinējspēku jeb virzītājspēku darbība: 1) sakņu uzsūcēja un spiedēja darbība, ko sauc arī par *apakšējo terminālo dzinējspēku*, un 2) lapu sūcējspēks, kas rodas transpirācijas rezultātā un ko sauc par *augšējo terminālo dzinējspēku*.

Saknēm piemīt spēja uzsūkt ūdeni, iespiest to trahejās un pacelt ievērojamā augstumā. Sakņu šūnas spēj aktīvi spiest ūdeni noteiktā virzienā — caur saknes mizas parenhīmas šūnām centrālā cilindra koksnes trahejās. Par šādu sakņu darbību liecina sulu cirkulācija kokaugos pavasarī, kad saknes spiediena rezultātā ūdens kopā ar minerālvielām un saknē uzkrātajām organiskajām vielām paceļas lielos kokos ievērojamā augstumā. Lapu sūcējspēks šajā laikā nedarbojas, jo kokiem lapu vēl nav. Par sakņu aktīvu darbību ūdens uzņemšanā un spiešanā uz augšu liecina arī gutācija.

Gutācija ir ūdens izdališanās šķidrā veidā caur *hidatodēm* jeb *ūdēns atvārsnītēm*, kuras atrodas lapu galotnēs uz lapu zobīņu smailēm un citur (18. att.). Gutācija novērojama ļoti daudziem augiem, bet it sevišķi tādiem, kuri aug mitrās un siltās vietās. Mūsu floras augiem gutāciju var novērot arī samērā zemā temperatūrā (daži grādi virs 0), tikai jābūt liela gaisa mitrumam, kas kavē ūdens iztvaikošanu transpirācijā. Gutācijā augs atbrīvojas no liekā ūdens, ko tas uzņēmis, tā uzturot nepārtrauktu ūdens plūsmu savā organismā. Ūdensaugos šī ūdens plūsma tiek uzturēta tikai ar gutāciju, jo transpirācija te nenotiek. Gutāciju viegli novērot labības dīgstiem agrās rīta stundās gan laukā, gan izmēģinājuma apstākļos. No istabas augiem gutācija labi izteikta monsterai jeb lietuskokam (*Monstera deliciosa*), it sevišķi pirms lietusa, kad gaisā palielināts mitruma daudzums. Šajā gadījumā gutācija novērojama arī dažiem kokaugiem, piemēram, trauslajam vītolam (*Salix fragilis*).

Augu sulošanu var novērot vi-
siem augiem, ja tikai nav traucēta sakņu



18. att. Gutācija.

fizioloģiskā darbība. Par augu sulošanu sauc ūdens šķīduma (sulas) izdalīšanos no saknēm caur griezumu, ja nogrieztas virszemes daļas. Ūdens šķīdums, kas paceļas pa stumbru uz augšu, satur ar saknēm uzņemtas minerālvielas nepārveidotā vai visbiežāk daļēji pārveidotā veidā, kā arī organiskās vielas, kas bijušas vai nu uzkrātas saknē, vai tur tikušas sintezētas no jauna. Kokaugiem šis šķīdums bagātāks ar organiskiem savienojumiem, turpretim lakstaugiem pat 2/3—3/4 no šķīduma sausnas sastāda minerālvielas. Kokaugu sulā sevišķi daudz organisko vielu ir pavasaros, kad no saknēm uz augšu paceļas uzkrātās rezerves barības vielas. Palielinātā cukura satura dēļ bērzu un kļavu sulas tiek izmantotas dzērienu gatavošanai. Cukura kļavas (*Acer saccharum*) sulā cukura sevišķi daudz — līdz 8%. Sulas sastāvs veģetācijas periodā mainās. Pavasari tā bagātāka ar organiskajām vielām, bet vasarā tajā vairāk neorganisko savienojumu. Pēc J. Krastiņas pētījumiem, augu sulošana pakļauta fizioloģiskiem ritmiem, tādēļ izdalītās sulas daudzums diennaktīs laikā ir mainīgs.

Gutācijā un sulošanā izdalītās sulas sastāvs ievērojami atšķiras (2. tabula). Tas arī saprotams, jo gutācijā sula izdalās no veselīgiem, neievainotiem augiem, vispirms izejot cauri filtrējošu šūnu slānim — *epitēmai*, kas izklāj ūdens atvārsnītes dobumu. Minerālelementi un citi savienojumi, kurus augs izmanto savos fizioloģiskajos procesos, gutācijas sulā atrodami mazākā daudzumā. Turpretim sulošanā izdalās sula, kas paceļas no saknēm uz virszemes daļām, lai nodrošinātu tur normālus fizioloģiskos procesus. Šī sula satur augam nepieciešamās vielas.

2. tabula

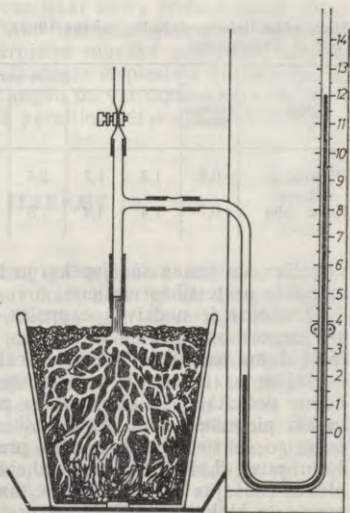
Sulošanas un gutācijas sulas sastāvs

Augi	Minerālelementu koncentrācija sulā (mg/l)					
	Ca ²⁺		K ⁺		PO ₄ ³⁻	
	sulo- šanā	gutā- cijā	sulo- šanā	gutā- cijā	sulo- šanā	gutā- cijā
Magones	332	148	253	17	265	17
Kāposti	901	125	113	13	285	19

Kā gutācija, tā sulošana novērojama tikai tad, ja saknes ir dzīvas, ja tajās notiek normāli fizioloģiskie procesi. Saknes nonāvējot, piemēram, ar indēm, kā arī pārvietojot tās anaerobos apstākļos, tiek traucēta sakņu normāla elpošana un nav novērojama ne gutācija, ne sulošana. Tas nozīmē, ka ūdens uzņemšanai, virzīšanai caur saknes audiem un paceļšanai uz augšu nepieciešama enerģija, kura atbrīvojas elpošanas procesā, izmantojot šim nolūkam elpojamo materiālu — saknēs uzkrātās vai arī no lapām tieši saņemtās organiskās vielas.

Ūdeni aktīvi iespiež trahejās un paceļ augā uz augšu saknes spiediens jeb apakšējais terminālais dzinējspēks. Daudzās labo-

ratorijās veikti pētījumi par saknes spiediena mehānismu. Tomēr vēl līdz šim nav pilnīgi skaidras un pieņemamas teorijas, kas izskaidrotu šo parādību. Jau 1925. gadā veiktie D. Sabinina pētījumi parādīja, ka saknes spiediena pamatā ir *osmotiskās parādības*. Ja sakņu sistēmu ievieto šķīdumā ar lielāku osmotisko vērtību, tad spiediens samazinās, sulošana kļūst lēnāka, līdz kādā attiecīgas koncentrācijas šķīdumā nav vairs novērojama. Izmantojot šos datus, D. Sabininam izdevās aprēķināt, ka saknes spiediena lielums ir 1—3 atmosfēras. Vēlāk saknes spiediena noteikšanai tika izmantots manometrs, uzmontējot to uz nogriezta auga celmiņa un nosakot tieši sakņu sistēmas izspiestās sulas spiedienu (19. att.). Iegūtie dati apstiprināja D. Sabinina agrāk aprēķinātos datus. Saknes spiediena mehānismu D. Sabinins izskaidro ar protoplazmas polaritāti, nevienādo caurlaidību šūnas dažādās pusēs un trahejām pieguļošo šūnu šūnapvalka izstiepšanos traheju pusē. Protoplazmas polaritātes un nevienādas caurlaidības uzturēšana šūnās saistīta ar vielmaiņas procesu nevienmērību dažādos šūnas iecirkņos. Ļoti svarīga nozīme te ir elpošanai un līdz ar to arī elpošanas substrātam šūnās. Augu ilgstošas sulošanas novērojumos konstatēts, ka sulošanas intensitāte pakāpeniski samazinās un pēc dažām dienām izbeidzas pavisam. Tā neatjaunojas arī pēc celmiņa griezuma atjaunošanas. Tas nozīmē, ka sakņu sistēma ir izlietojusi savas barības vielu rezerves un tās elpošana vairs nevar notikt vajadzīgajā intensitātē.



19. att. Saknes spiediena mērīšana ar manometru.

Par ūdens pārvietošanos ar osmozi no spurgaliņām līdz saknes centrālajam cilindram liecina arī pakāpeniski pieaugošais šūnu sūcējspēks (3. tabula).

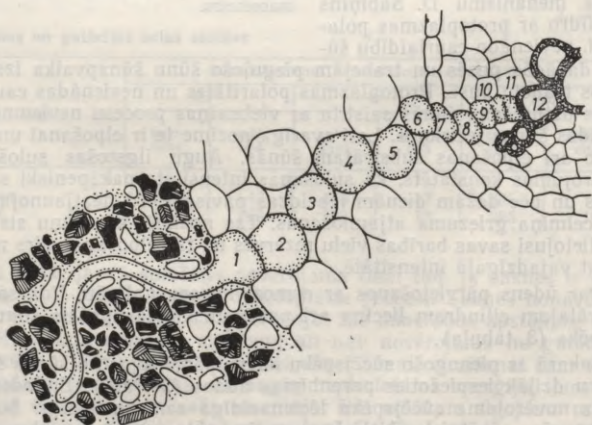
Sakarā ar pieaugošo sūcējspēku ūdens pārvietojas no šūnas šūnā, arvien dziļāk iespiežoties parenhīmas audos (20. att.). Endodermas šūnās novērojama sūcējspēka lēcienveidīga samazināšanās. Šo parādību vācu zinātnieks A. Ūršprungs izskaidro ar to, ka saknes dažādās daļās sūcējspēks ir atšķirīgs — lielāks tas ir uz periferiju vērstās daļas šūnās, bet mazāks — centra virziena šūnās. A. Ūršprungs pieļauj, ka šūnās, kas piekļaujas trahejām, var būt pat

Sūcējspēka lielums dažādās saknes šūnās, atmosfērās
(pēc A. Uršprunga)

Objekti	Epi- dermas šūnās	Mizas parenhīmas šūnās							Endo- dermas šūnās	Kok- snes paren- hīmas šūnās
		1	2	3	4	5	6	7		
<i>Phaseolus</i> saknes	0,9	1,3	1,7	2,0	2,6	3,2	3,6	4,2	1,3	0,8
<i>Vicia faba</i> saknes	0,7	1,4	1,4	1,5	2,1	2,8	3,0	—	1,7	0,9

negatīvs šīs šūnas sūcējspēks, jo tā savu ūdeni var izspiest uz āru mazākās pretestības virzienā.

Trahejas ir nedzīvas caurules, tajās nav protoplazmas un nav arī turgora spiediena. Sūcējspēks tajās vienmēr ir vienlīdzīgs ar to šķīduma osmotisko vērtību. Trahejas spēj uzsūkt ūdeni no blakus esošajām ar ūdeni piesātinātajām šūnām arī tad, ja trahejās nav ūdens deficīta. Uzsūktais ūdens pa trahejām ceļas uz augšu. Trahejām pieguļošo šūnu šūnapvalki ir vairāk izstiepti tieši traheju pusē, jo te tie nesastop tādu pretestību, kāda ir apkārtējo dzīvo šūnu pusē. Lai ūdens no trahejām pieguļošajām šūnām nonāktu blakus esošajās dzīvajās šūnās, tam jāpārvar 2 protoplazmu slāņu — savas un blakus esošās šūnas pretestība. Iepriekš minēts, ka šī pretestība ir ļoti liela. Turpretim, lai ūdens no šīm pieguļošajām šū-



20. att. Ūdens pārvietošanās no saknes spurgaliņas (1) caur saknes parenhīmas šūnām (2—6), endodermu (7), periciklu (8) un centrālā cilindra parenhīmas šūnām (9—11) līdz trahejām (12).

nām nonāktu trahejās, tam jāpārvar tikai viena protoplazmas slāņa (tikai savas šūnas) pretestība. Tātad trahejām pieguļošo šūnu traheju pusē ūdens plūsmai ir ievērojami mazāka pretestība un tur ūdens no šūnas arī tiek izspiests. Trahejās iespiestais ūdens kopā ar tajā izšķīdušajām vielām ceļas uz augšu un var izplūst caur stumbra griezumam sulošanas gadījumā vai pacelties vēl augstāk līdz lapām un izdalīties gutācijā.

2.7. ĀRĒJĀS VIDES APSTĀKĻU IETEKME UZ ŪDENS UZŅEMŠANU

Saknes normālai darbībai raksturīga intensīva augšana un normāla elpošana. Abi šie procesi savukārt atkarīgi no temperatūras, aerācijas, barības vielām, vides reakcijas u. c. Apkārtējā vidē jābūt pietiekamam daudzumam augam pieejamā ūdens. Turklāt svarīgs ir ne tikai ūdens daudzums vidē, bet arī šķīduma koncentrācija, vides reakcija u. c. Bez tam ūdens uzņemšanas ātrums atkarīgs arī no dzīvo šūnu pretestības ūdens uzņemšanai. Jo lielāka šūnas protoplazmas stīgrība, jo lielāka šūnu pretestība ūdens plūsmai. Tātad apstākļi, kas palielina protoplazmas stīgrību, kavē ūdens uzņemšanu, piemēram, zema temperatūra, vienpusīgs divvērtīgo vai trīsvērtīgo katjonu pārkāpums augsnes šķīdumā u. c.

Temperatūras ietekmi uz ūdens uzņemšanu ar saknēm viegli novērot laboratorijas apstākļos. Šim nolūkam var izmantot *potometerus*. Var arī veģetācijas trauku ar visu augu ievietot traukā ar ledu un atdzēsēt sakņu sistēmu. Drīz vien augam parādās višanas pazīmes, kaut gan augsnē ūdens ir pietiekamā daudzumā. Ja temperatūras pazemināšanās nenotiek strauji, augs tai var piemēroties un arī zemas temperatūras apstākļos uzņemt ūdeni un nenovīst. Tā, piemēram, ziemāji un daudzi citi mūsu vietējās floras augi spēj uzņemt ūdeni un augt vēl rudenī un agri pavasarī.

Zema temperatūra kavē ūdens uzņemšanu, 1) palēninot šūnās vielmaiņu, kas ir svarīgs noteikums ūdens plūsmai cauri šūnām; 2) kavējot elpošanu, kuras nozīme ūdens uzņemšanā jau iepriekš atzīmēta; 3) kavējot vai pārtraucot sakņu augšanu, bet jaunu sakņu un spurgaliņu nepārtraukta augšana un uzsūcošās virsmas pastāvīga atjaunošanās ir nepieciešams noteikums ūdens uzņemšanai; 4) palēninot ūdens difūzijas ātrumu; 5) palielinot protoplazmas stīgrību, kura rada ievērojamus, dažkārt pat nepārvaramus šķēršļus ūdens plūsmai. Tā, piemēram, konstatēts, ka siltummiļiem augiem — kokvilnai, melonēm — jau 10—15 °C temperatūrā šūnu protoplazma sarec un rada grūti pārvaramu šķērslī ūdens plūsmai.

Aerācija jeb skābekļa klātbūtne augsnē arī ietekmē ūdens uzņemšanu ar saknēm. Ja vidē trūkst skābekļa, novēro traucējumus ūdens uzņemšanā, kas saistīti ar elpošanas traucējumiem anaerobos apstākļos. Kā jau iepriekš minēts, elpošana ir ne vien process, kas cieši saistīts ar sakņu augšanu, bet bez tās nevar notikt arī ūdens uzņemšana. Audzējot ūdens šķīdumā (ūdens kultūras izmēģinājumos

vai hidroponika dārzkopības praksē), augi obligāti jāvēdina — jāievada šķīdumā skābeklis, pretējā gadījumā augi nīkuļo vai pat iet bojā, jo saknēs tiek traucēti sintēzes procesi, ūdens un minerālielu uzņemšana. Ja vidē trūkst skābekļa, saknēs novērojama anaerobā elpošana, kuras rezultātā uzkrājas toksiski starpprodukti, kas saindē augus.

Skābekļa trūkumam augu augšanas substrātā — augsnē — ir arī vēl netieša negatīva nozīme. Augsnē notiekošie oksidēšanās procesi šādos apstākļos iegūst anaerobu raksturu, kuru rezultātā uzkrājas reducētie organiskie un neorganiskie savienojumi, kā arī toksiski šo procesu starpprodukti. Tie saindē augu saknes. Ir augi, kuriem nekaitē skābekļa trūkums augsnē (niedres, doņi, grīšļi u. c.). Tiem ir ļoti irdena parenhīma — *aerenhīma*, kas apgādā saknes ar skābekli no gaisa.

Augsnes šķīduma koncentrācija un ķīmiskais sastāvs arī ietekmē ūdens uzņemšanu. Tā kā ūdens iekļūšanai augu saknēs ir osmotisks raksturs, tad svarīgi, lai augsnes šķīduma koncentrācija (osmotiskā vērtība) nebūtu augstāka par šūnas osmotisko vērtību. Pretējā gadījumā ūdens sūksies no saknēm uz āru, nevis saknēs, sakņu šūnas plazmolozēsies, augs ūdens trūkumā ies bojā. Augiem piemīt piemērošanās spējas — tie daļēji var palielināt šūnas osmotisko vērtību. To arī novēro augiem, kuri aug sāļainās augsnēs (halofītiem). Tādas spējas tomēr nepiemīt visiem augiem vienādā mērā, un uz tām nevar paļauties, mēslojot kultūraugus. Dodot augsnei pārāk lielas minerālmēslu devas, augsnes šķīduma koncentrācija var tā palielināties, ka izraisa augu bojāeju.

Fizioloģiskais sausums. Ja ūdens vidē ir pietiekami daudz, bet augi nespēj to uzņemt fizioloģisku iemeslu dēļ (traucēta elpošana skābekļa trūkumā vai zemā temperatūrā; zemā temperatūrā stipri palielinājusies protoplazmas stīgriba vai arī protoplazma sarecējusi; ūdens no apkārtējās vides nevar iekļūt šūnās tādēļ, ka tā koncentrācija ir lielāka nekā šūnā), tad šādu parādību sauc par *fizioloģisko sausumu*. Augsnes, kas pietiekamā daudzumā satur augiem pieejamo ūdeni, bet augs to nevar uzņemt fizioloģisku traucējumu dēļ, sauc par *fizioloģiski sausām augsnēm*. Šo jēdzienu literatūrā ieviesa vācu zinātnieks K. Simpers jau 1898. gadā. Kā izriet no iepriekš teiktā, fizioloģiskais sausums ir relatīvs, un visiem augiem tas neiestājas vienādos apstākļos. Tā, piemēram, ziemeļu rajonos augi var uzņemt ūdeni arī zemas temperatūras apstākļos, halofīti spēj augt sāļainās augsnēs, kur augsta augsnes šķīduma koncentrācija.

2.8. TRANSPIRĀCIJA UN TĀS FIZIOLOĢISKĀ NOZĪME

Sauszemes augi savā dzīves laikā patērē lielu daudzumu ūdens. No visa šī daudzuma tikai niecīgu daļu (apmēram 0,2%) augi izmanto sava organisma uzbūvei, bet pārējo daļu (99,8%) iztvaiko. Ūdens iztvaikošana pēc būtības ir fizikāls process. Tomēr iztvaikošanai no dzīvām augu šūnām ir savas raksturīgas īpatnības un tā

pilnībā nepakļaujas iztvaikošanas likumībām. Ūdens iztvaikošanu no augu šūnām sauc par *transpirāciju*. K. Timirjzevs norādīja uz transpirāciju kā augam «nepieciešamu launumu», jo savu apmēru dēļ tā var augu novest līdz bojāejai, bet tās ierobežošana vai pārtraukšana augam var kaitēt.

Sakarā ar autotrofo barošanās veidu organiskās vielas sintēze augos saistīta ar liela oglekļa dioksīda daudzuma uzņemšanu no gaisa. Lai augiem būtu pēc iespējas lielāka saskare ar gaisu un notiktu pilnīgāka oglekļa dioksīda uztveršana lapās, tiem jāveido liela lapu virsma un atvērtnēm jābūt atvērtām. Bet atmosfērā vienmēr novērojams ūdens tvaiku deficīts, tādēļ transpirācija ir neizbēgama. Augu augšanai un attīstībai intensīva transpirācija nebūt nav obligāta. Ūdensaugi izveido lielu zaļo masu bez transpirācijas. Kā zināms, viskrāšņākā augu valsts attīstās tieši tropu joslā, kur liels gaisa mitrums un maza transpirācijas intensitāte. Arī mūsu platuma grādos dārzkopji, audzējot augus siltumnīcās, nodrošina tiem paliecinātu gaisa mitrumu. Tādējādi samazinās transpirācija, bet augu augšanu un attīstību tas netraucē.

1. *Transpirācija pasargā lapas no pārkaršanas saules staros.* Lai ilustrētu teikto, V. Novikovs dod uzskatāmu aprēķinu, izmantojot Meijera un Andersona datus par lapās saistītās enerģijas daudzumu un tās siltuma efektu. Uz katru lapas virsmas kvadrātcimetru pusdienas stundās krit 1,3 cal minūtē. Apmēram 1/2 no šīs enerģijas iziet cauri lapai nesaistīta vai atstarojas, bet 1/2, t. i., apmēram 0,65 cal minūtē, saista katrs lapas kvadrātcimetrs. No šī enerģijas daudzuma tikai 1—3% tiek izmantoti fotosintēzei. Šis lielums ir tik niecīgs, ka, aprēķinot enerģijas daudzumu, ko saņem lapa un kas tajā pārvēršas siltuma enerģijā, to var pat neievērot. Pieņemot, ka lapas kvadrātcimetra masa ir 0,02 g un tās siltumietilpība —

$$0,897, \text{ var aprēķināt, ka lapa ik minūti sasilst par } \frac{0,65}{0,02 \cdot 0,897} =$$

$$= 32,1 \text{ } ^\circ\text{C. Tātad, ja nebūtu transpirācijas, lapa ļoti ātri sasniegtu}$$

$$\text{nāvējošu } 50\text{—}60 \text{ } ^\circ\text{C temperatūru. 1 g ūdens iztvaikošanai vajadzīgas } 584 \text{ cal. Lai uzturētu nemainīgu lapas temperatūru ar ūdens}$$

$$\text{iztvaikošanu vien, lapai vajadzētu transpirēt } \frac{0,65}{584} = 0,0011 \text{ g ūdens}$$

$$\text{minūtē, t. i., } 6,6 \text{ g uz } 100 \text{ cm}^2 \text{ stundā (kā parasti aprēķina transpirācijas intensitāti). Tik liela transpirācijas intensitāte dabā novērojama reti un īslaicīgi. Acīmredzot tas nav vajadzīgs, jo daļu siltuma lapa zaudē izstarojot.}$$

Transpirācijas nozīme lapu temperatūras regulēšanā ir milzīga. Siltumnīcās, kur liels gaisa mitrums un tādēļ transpirācija ierobežota, tiešā saules gaismā novēro augu apdegumus. Transpirējošu un netranspirējošu lapu temperatūras starpība var būt pat 6—7 °C.

2. *Transpirācija uztur augā pastāvīgu ūdens plūsmu.* Tās rezultātā lapās izveidojas pastāvīgs sūcējspēks, kas palīdz lapu šūnām uzsūkt ūdeni no pieguļošajām trahejām un tādējādi sekmē ūdens un tajā izšķīdušo vielu virzīšanos no saknēm pa trahejām uz augšu. Jo

vairāk ūdens augs transpirē, jo vairāk ūdens tas uzsūc. Augšējam terminālajam dzinējspēkam salīdzinājumā ar apakšējo ir lielas priekšrocības. Tas darbojas Saules enerģijas ietekmē, turpretim apakšējo terminālo dzinējspēku rada pats augs savos dzīvības procesos, izmantojot attiecīgu daudzumu organisko vielu.

Ar transpirācijas radīto ūdens plūsmu augos ātri tiek nogādātas patērēšanas vietās saknēs uzņemtas minerālvielas. Šo vielu pārvietošanai ar difūziju vajadzētu ļoti daudz laika un elpošanā atbrīvotās enerģijas.

3. *Transpirācija virszemes daļu šūnās rada attiecīgu nepiesātinājumu ar ūdeni.* Tieši šāds stāvoklis nepieciešams normālu fizioloģisko procesu uzturēšanai. Atmosfērā, kas piesātināta ar ūdens tvaikiem, izaug vāji diferencēti augi — tie viegli sakrīt veldrē. Attīstības procesi tiem kavēti — augi uzzied ar nokavēšanos vai pat neuzzied nemaz.

Lai gan transpirācija ir augam nepieciešams fizioloģisks process, tomēr tās lielos apjomus nosaka nevis auga fizioloģiskās vajadzības, bet gan ārējās vides apstākļi. Evolūcijas gaitā augiem ir radušās dažādas anatomiskas izveidnes, ar kurām augi ierobežo lielos ūdens zudumus. Tā, piemēram, visa auga organisma virsmu sedz ūdeni gandrīz necaurlaidīgā kutikula, bet koku stumbrus un zarus — pat miza ar korķa kārtu. Turklāt kutikula vēl savukārt nereti klāta ar vaska kārtu vai arī izveido dažādus matiņus, zvīņas un citus veidojumus, kas palīdz augam ierobežot transpirāciju. Sauszemes augu tipi pēc to piemērošanās konkrētiem ūdens režīma apstākļiem ir ļoti dažādi un veido *augu ekoloģiskās grupas*.

2.9. TRANSPIRĀCIJAS KVANTITATĪVIE RĀDĪTĀJI

Svarīgākie transpirācijas procesa rādītāji ir transpirācijas intensitāte, augu ūdens krājuma patērēšanas ātrums, transpirācijas produktivitāte, transpirācijas koeficients un relatīvā transpirācija.

Transpirācijas intensitāte ir ūdens daudzums miligramos, ko transpirācijā zaudē katrs 1 dm² lapas stundas laikā. Ja lapas sīkas, adatveida vai sīki šķeltas, tad transpirācijas intensitāti aprēķina nevis lapas laukuma vienībai, bet masas vienībai — 1 g svaigas masas. Diezgan bieži (īpaši agronomiskajā literatūrā), nosakot šī procesa intensitāti, transpirētā ūdens daudzums izteikts gramos un attiecināts uz 1 m² lapu virsmas stundā. Transpirācijas intensitāte dažādiem augiem ir atšķirīga, un pat vienam un tam pašam augam tā var ievērojami mainīties atkarībā no ārējās vides apstākļiem. Lakstaugiem transpirācijas intensitāte izrādījusies visumā augstāka nekā kokaugiem. Sevišķi augsta tā ir nezālēm. Lielākajai daļai augu transpirācijas intensitāte dienā ir 10—250 g/h uz 1 m², bet naktī — 1—20 g/h uz 1 m².

Svarīgs transpirācijas kvantitatīvais rādītājs ir arī *augu ūdens krājuma patērēšanas ātrums*. Tas ir lielums, ko iegūst, salīdzinot laika vienībā zaudēto ūdens daudzumu ar visa auga ūdens dau-

dzumu. To izsaka procentos. Tā, piemēram, ja augs stundas laikā spēj iztērēt 1/10 no sava ūdens krājuma, tā patērēšanas ātrums ir 10%. Dabiskās augsnēs ūdens patērēšanas ātrums svārstās no 10% līdz 80%.

Salīdzinot ūdens daudzumu, ko augs zaudējis ilgākā laika posmā, piemēram, vairākās nedēļās, ar šajā pašā laikā uzkrātās sausas daudzumu, atrod *transpirācijas produktivitāti*. So lielumu izsaka gramos uz kilogramu patērētā ūdens. Transpirācijas produktivitāte var būt 1—8 g, bet mēreni mitra klimata apstākļos tā visbiežāk svārstās ap 2—3 g uz 1 kg patērētā ūdens.

Transpirācijas produktivitātes apgriezto lielumu — ūdens daudzumu gramos, kas patērēts, uzkrājot 1 g sausas, — sauc par *transpirācijas koeficientu*. Transpirācijas koeficients ir 125—1000. Mūsu labības augiem tas ir 600—800, kukurūzai — 200—250.

Uzskatāms priekšstats par transpirācijas lielumu rodas, ja salīdzina transpirācijas intensitāti ar iztvaikošanas intensitāti no brīvas ūdens virsmas. Iegūto lielumu sauc par *relatīvo transpirāciju*. Tā parāda lapas ūdens aizturošo spēku nozīmi iztvaikošanā. Relatīvās transpirācijas skaitliskais lielums visbiežāk ir 0,1—0,5, bet tas var arī sasniegt gandrīz 1, ja ūdens aizturošie spēki ir vāji, vai samazināties līdz pat 0,01 augiem, kam ir speciālas ierīces transpirācijas ierobežošanai.

Transpirācijas kvantitatīvie rādītāji var mainīties atkarībā no ūdens daudzuma augsnē un atmosfērā, no apgaismojuma un minerālielu satura augsnē u. c.

Daudzos A. Ārlanda pētījumos pierādīts, ka *transpirācija pieaug*, 1) ja agrotehnika neatbilst augu prasībām; 2) ja augi slim; 3) ja augsne pārāk irdena vai pārāk blīva; 4) ja kāda minerālelementa trūkst vai tas ir lielā pārākumā pār citiem un 5) ja sēklas iestrādātas pārāk dziļi vai pārāk sekli. Šādos gadījumos salīdzinājumā ar optimālo režīmu transpirācija pieaug par 100% un vairāk. Uz transpirāciju ļoti lielu ietekmi atstāj kālija saturs augsnē.

Transpirācijas intensitāte atkarīga arī no *lapu vecuma*. Lapām novecojot, ūdeni aizturošie spēki šūnās samazinās, līdz ar to transpirācija palielinās. Bet skuju kokiem transpirācijas intensitāte ir lielāka jaunām skujām. N. Krasulina pētījumos noskaidrots, ka jūnijā viengadīgas un divgadīgas priedes skuju transpirē vienādi, jūlijā divgadīgo skuju transpirācija sastāda 60—75%, bet augustā — tikai 25—50% no viengadīgo skuju transpirācijas.

Tātad transpirācijas intensitāte ir atkarīga ne tikai no ārējās vides apstākļiem, bet arī no lapu vecuma un auga bioloģiskajām īpašībām.

Vienam un tam pašam augam atkarībā no augšanas apstākļiem var mainīties arī transpirācijas produktivitāte. Visi faktori, kas veicina transpirāciju, tajā pašā laikā neveicinot fotosintēzi, pazemina transpirācijas produktivitāti. Mitrā gaisā augoši augiem vienmēr ir lielāka transpirācijas produktivitāte nekā sausā gaisā augoši augiem. Zema transpirācijas produktivitāte var būt kā mitrās, tā sausās augsnēs augoši augiem. Mitrās augsnēs augoši augiem

ir intensīva transpirācija, bet sausās augsnēs augošiem augiem ir vāja fotosintēze. Transpirācijas produktivitāte dažādos gaismas apstākļos atkarīga no vispārējās attiecīgā auga *attieksmes pret gaismu*. Gaismu mīlošiem augiem transpirācijas produktivitāte ir lielāka intensīvākā apgaismojumā, bet ēnās augiem — ēnā. Kā vieniem, tā otriem augiem transpirācijas intensitāte līdz ar apgaismojuma pastiprināšanos pieaug.

Transpirācijas produktivitāti stipri ietekmē *minerālvielu saturs augsnē*. Izrādījies, ka nabadzīgās augsnēs vienas sausnas vienības ražošanai augiem jāpatērē daudz vairāk ūdens nekā auglīgās augsnēs. Audzējot augus augu mājās, ārējās vides faktorus var sakombinēt tā, lai transpirācijas produktivitāte būtu vislielākā. Pēc tā jātiecas arī, augus audzējot un kopjot lauka apstākļos.

2.10. TRANSPIRĀCIJAS PĒTĪŠANAS METODES

Tā kā transpirācijā zaudētā ūdens daudzums ir ļoti liels, to konstatēt ir samērā viegli, tādēļ transpirācijas pētīšanas metodes nav sarežģītas. Tās pamatojas uz zaudētā vai uzņemta ūdens daudzuma noteikšanu.

Zaudētā ūdens daudzuma noteikšanai plaši lieto dažādus svara metožu veidus.

1. Lauka apstākļos transpirācijas noteikšanai bieži izmanto L. Ivanova izstrādāto ātrās svēršanas metodi. Šo metodi L. Ivanovs izstrādāja 1918. gadā darbā ar kokaugiem. Metode pamatojas uz to, ka nogrieztā lapa vai dzinums 3—5 minūtes transpirē ar tādu pašu intensitāti kā nenogrieztā, neskartā stāvoklī. Lai nogrieztu lapu varētu pēc iespējas ātri nosvērt, izmanto *Torsija svarus*. Pēc nosvēršanas lapu eksponē tādos pašos apstākļos, kādos tā atradās pirms nogriešanas, un pēc 3 minūtēm nosver otrreiz. Masas zudums ir transpirētā ūdens daudzums. Izmantojot šo metodi, jānosaka, vai augos nav ūdens deficīta, jo tad ūdens, kas atrodas trahejās, ir spraiģā stāvoklī. Pārgriežot lapas vai dzinuma kātu, šie ūdens pavedieni it kā atbrīvojas, lapu šūnu apgāde ar ūdeni uz īsu brīdi uzlabojas un transpirācijas intensitātē novērojams lēcienš. Lai novērstu šo ūdens pavedienu atbrīvošanos un līdz ar to arī lēcienu transpirācijas intensitātē, A. Rihters un vēlāk arī citi autori ieteica lapu vai dzinumu griezt parafīna un vazelīna maisījumā, kura kušanas temperatūra ir 37 °C. Lai iegūtu pēc iespējas objektīvus rezultātus, jābūt pietiekamam atkārtojumu skaitam (8—10).

2. Otrā svara metožu modifikācija ir *transpirometra metode*. Darbam nepieciešama vienkārša ierīce — transpirometrs, ko viegli var pagatavot laboratorijas apstākļos, izmantojot šim nolūkam tērauda stiepli, vizlas plāksnītes, gumijas riņķišus un kobalta hlorīda šķīdumā saslapināta un izžāvēta filtrpapīra ripiņas. Metode pamatojas uz to, ka, uzsūcot ūdens tvaikus, ar kobalta hlorīdu apstrādāts papīrs ne tikai maina krāsu no gaišzilas uz sārtu, bet arī kļūst smagāks. Šo masas starpību konstatē, nosakot transpirometra

masu pirms un pēc ekspozīcijas. Tā kā kobaltpapīra ripiņas laukums ir aprēķināts, nav vairs jānosaka lapas laukums, no kura notikusi transpirācija. Izmantojot datus par transpirometra masas pieaugumu, kobaltpapīra ripiņas laukuma un ekspozīcijas ilgumu, var aprēķināt transpirācijas intensitāti. Strādājot pēc šīs metodes, tāpat kā iepriekšējās metodes gadījumā, jābūt pietiekami liels atkārtojumu skaitam. Metodes priekšrocība ir tā, ka te nosaka transpirāciju no auga neatdalītām lapām. Augs paliek neskarts, un pēc attiecīga laika var atkārtoti noteikt šo rādītāju tai pašai lapai.

3. Vācu zinātnieks A. Årlands izstrādājis metodi transpirācijas noteikšanai, vadoties pēc augu novīšanas. Šo metodi sauc par *vīšanas metodi*. Metode pamatojas uz to, ka augi, kam lielāka transpirācijas intensitāte, ātrāk vīst, ja tie nevar papildināt savus ūdens krājumus. Augu virszemes daļas nogriež, griezuma vietas parafinē. Dažu minūšu laikā augus nogādā konstantas ārējās vides apstākļos, sargā no satricinājumiem un, lai noteiktu transpirācijas intensitāti, sver atkārtoti ar 1—3 minūšu intervālu 30 minūšu ilgā laika posmā. Lielākajai daļai augu šajā laikā jau sākas novīšana. Zaudētā ūdens daudzumu izsaka uz 100 g svaiga auga masas. Augi, kam lielāki ūdeni aizturošie spēki, šajā laikā zaudē mazāk ūdens. Ir arī vēl citas svāra metožu modifikācijas, kas ir sarežģītākas, tādēļ netiek tik plaši lietotas.

Transpirētā ūdens daudzumu mēžaudzēs var noteikt 1) netieši — ar bilances metodi un 2) tieši, nosakot transpirāciju visiem audzē ietilpstošajiem kokiem atsevišķi. Strādājot pēc bilances metodes, mēģinājuma sākumā nosaka augšnes mitrumu mēžaudzē. Jāzina ūdens daudzums, kas nācis mēģinājuma laikā klāt nokrišņu veidā. Mēģinājuma beigās atkal nosaka mitruma daudzumu augsnē. Starpība starp šiem lielumiem rāda, cik daudz ūdens audze zaudējusi noteiktajā laika periodā. Protams, šajā gadījumā grūti konstatēt, kāda loma bijusi gruntsūdeņiem, kā arī to, cik daudz nokrišņu ūdens ir iesūcies augsnē.

Strādājot pēc *tiešās metodes*, nepieciešams noteikt transpirācijas intensitāti katrai audzes koku un krūmu sugai atsevišķi. Pēc tam to pārrēķina uz visiem atsevišķas sugas locekļiem audzē, pareizina ar visu lapu virsmu vai masu audzē vai uz hektāra un beigās rezultātu saskaita. Lai iegūtu iespējami objektīvu un raksturīgu transpirācijas rādītāju katrai sugai, transpirācija jānosaka daudzās atkārtojumos. Visizdevīgākā šim nolūkam izrādījusies L. Ivanova izstrādātā *ātrā svēršanas metode*. L. Ivanovs izstrādājis arī samērā vienkāršu metodi tieši mēžaudžu transpirācijas noteikšanai. Viņš konstatējis, ka koku sugām transpirācija ir atkarīga no gaisa temperatūras. Atliek tikai noteikt transpirāciju dažādās temperatūras apstākļos visām audzē augošajām koku sugām. Zinot katras dienas temperatūru veģetācijas periodā, ir iespējams aprēķināt visas sezonas laikā transpirētā ūdens daudzumu. Protams, jānosaka arī transpirējošā virsma vai masa katrai sugai audzē. Tomēr metodes priekšrocība ir tā, ka ik dienas visu sezonu katrai sugai nav jānosaka transpirācija.

Nosakot transpirāciju pēc uzņemtā ūdens daudzuma, izmanto *potometr*us. Šī metode tomēr nedod pietiekami precīzus rezultātus transpirācijas raksturošanai.

Lai varētu savstarpēji salīdzināt dažādos mēģinājumos iegūtos datus, tie jāattiecina uz kādiem konkrētiem lielumiem. Biežāk aprēķina *transpirācijas intensitāti*.

2.11. ATVĀRSNĪŠU UN KUTIKULĀRĀ TRANSPIRĀCIJA

Tāpat kā iztvaikošana, arī transpirācija notiek tādēļ, ka ūdens molekulām piemīt kinētiskā enerģija un tās atrodas pastāvīgā kustībā. Daļa molekulu, kurām attiecīgā brīdī ir lielāka enerģija, pārvar molekulu savstarpējās pievilkšanās spēkus, virsmas spraiguma spēku un pārvietojas gaisā tvaiku veidā.

Iztvaikošanas intensitāti V var aprēķināt pēc formulas

$$V = K \frac{D}{h} \cdot \frac{p_s - p}{p_o + \alpha},$$

kur K — konstante;

$p_s - p$ — ūdens deficīts, t. i., starpība starp piesātināta tvaika spiedienu p_s attiecīgajā temperatūrā un tvaika spiedienu atmosfērā p virs iztvaikojošā šķidruma attiecīgajā momentā (atm);

D — difūzijas koeficients, izteikts ar difundējošās vielas masu (g vai mg) cm^2/s , ja koncentrācijas gradients ir 1;

h — difūzijas slāņa biezums, kurā tvaika spiediens samazinās no p_s līdz p ;

p_o — atmosfēras spiediens (atm);

α — konstante, kas raksturo iztvaikošanas intensitāti vakuumā (ja $p_o = 0$).

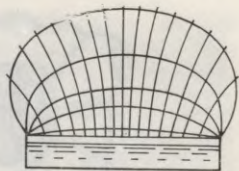
Tomēr šīs formulas izmantošana transpirācijas intensitātes aprēķināšanai nedod apmierinošus rezultātus, jo transpirācija nav iztvaikošana no vaļējas virsmas nekustīgā atmosfērā. Bez tam darbojas arī šūnas ūdens aizturošie spēki.

Lapu no virspuses sedz ūdeni gandrīz necaurlaidīga kutikula, kurā ir speciāli veidojumi — *atvārsnītes*. Tās spēj atvērties un aizvērties. Ja atvārsnītes ir atvērtas, lapas audos, starpsūnu telpās ieplūst gaiss, no kura augs uzņem oglekļa dioksīdu. Bet tajā pašā laikā caur atvērtajām atvārsnītēm uz āru difundē ūdens tvaiki — notiek *atvārsnīšu transpirācija*. Ūdens te neiztvaiko no brīvas virsmas, bet gan caur sīkām atverēm, kuras atrodas uz lapas virsmas attiecīgā attālumā cita no citas. Saskaņā ar Stefana likumu iztvaikošana no ļoti mazām virsmām notiek nevis proporcionāli to laukumam, bet gan diametru summai. Tāpēc dažas nelielas spraugas vai atveres kādā starpsienā, kas atdala iztvaikojošo virsmu no atmosfēras, ātrāk laiž cauri ūdens tvaikus nekā liela virsma, kuras laukums vienāds ar

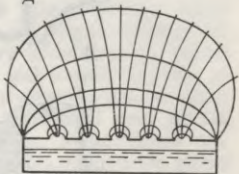
mazo spraugu laukumu summu. Tikai šim atverēm jāatrodas noteiktā attālumā citai no citas. Pie atveru malām tvaiku difūzija notiek ātrāk nekā vidū, jo difundējošās daļiņas cita citu mazāk ietekmē un mazāk traucē to izklišanu telpā. Kopīgais difūzijas ātrums caur sīki caurumotu starpsienu var pat būt tāds pats kā no brīvas ūdens virsmas (21. att.).

Sī J. Stefana atklātā likumsakarība pilnīgi attiecināma arī uz transpirāciju, jo arī atvārsnītes atrodas noteiktā attālumā cita no citas un atvērtā stāvoklī aizņem tikai 1—2% no visas lapas virsmas. To skaits dažādiem augiem ir atšķirīgs un svārstās no 50 līdz 500 uz 1 mm². Iepriekš jau atzīmēts, ka relatīvā transpirācija var būt ļoti liela — tuvojies 1 (iztvaikošanai no brīvas ūdens virsmas). Tas nozīmē, ka ūdens tvaiku difūzijas ātrums caur katru atvārsnīti ir ļoti liels, t. i., apmēram 200 reizu lielāks nekā no brīvas ūdens virsmas.

Atvārsnīšu uzbūves īpatnības apskata augu anatomija. Raksturīga ir to spēja atvērties un aizvērties. Ja atvārsnītes ir aizvērtas, tad ūdens tvaiku difūzijai ceļš uz āru caur atvārsnītēm ir slēgts. Šajā laikā notiek *kutikulārā transpirācija* jeb ūdens iztvaikošana caur kutikulu. Pieaugušām lapām ar labi attīstītu kutikulu kutikulārā transpirācija ir 10—20 reizes vājāka par atvārsnīšu transpirāciju. Jaunām lapām, kā arī augiem, kas auguši mitrās un ēnainās vietās, kutikula ir plāna, neizveidota, tādēļ kutikulārā transpirācija var sasniegt pat 50% no visas transpirācijas. Ir noskaidrots, ka kutikula nav pilnīgi blīvs veidojums, bet tajā ir sīki kanāli. Caur šiem kanāliem var difundēt gan oglekļa dioksīds, gan arī ūdens tvaiki. Tomēr auga vajadzībām šis ceļš ir par mazu un galvenā nozīme kā transpirācijas nodrošināšanā, tā arī oglekļa dioksīda uzņemšanā ir atvārsnītēm.



A



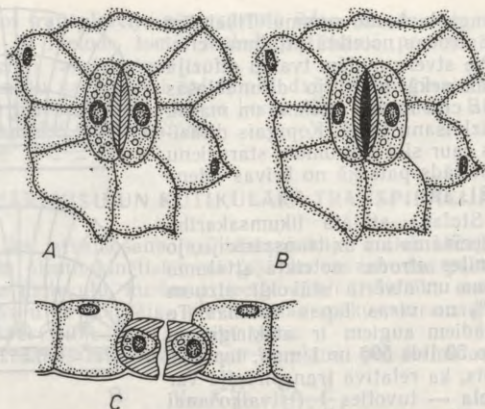
B

21. att. Ūdens molekulu difūzijas shēma:

A — no brīvas ūdens virsmas;
B — caur sīkporainu plēvi.

2.12. ATVĀRSNĪŠU KUSTĪBU FIZIOLOĢIJA

Atvārsnīšu kustības regulē gan ārējie, gan iekšējie apstākļi. Atvārsnīšu slēdzējšūnu šūnapvalks ir nevienādi uzbiezināts. Spraugai pieguļošā šūnapvalka daļa ir bieza, bet pretejā — plāna. Uzņemot ūdeni, šūna piebriest, ārējā plānā šūnapvalka daļa izliecas uz āru, bet iekšējā ieliecas šūnā, un sprauga atveras. Ja šūna zaudē ūdeni, atvārsnītes aizveras (22. att.). Ir arī citi atvārsnīšu tipi, tomēr to atvēršanās un aizvēršanās arvien balstās uz turgora maiņu slēdzējšūnās.



22. att. Atvārsnīte:

A — aizvērta; B — atvērta; C — šķērsgriezumā.

Pamatfaktori, kas nosaka atvārsnīšu kustības, ir *ūdens saturs lapā* un *gaisma*. Ja lapā ūdens ir pietiekami daudz, tad slēdzējšūnas ir piesātinātas ar ūdeni, to šūnapvalki atrodas spraigā stāvoklī un atvārsnītes ir atvērtas. Ūdens trūkuma gadījumā turgors slēdzējšūnās samazinās un atvārsnītes aizveras; aizvērtā stāvoklī tās var palikt ilgu laiku. Gaismā lielākajai daļai augu atvārsnītes atveras, bet tumsā — aizveras. Izrādās, ka atvārsnīšu slēdzējšūnās atšķirībā no citām epidermas šūnām gaismā notiek agrāk veidotās cietes pārvēršanās cukurā, kā arī fotosintēzes rezultātā veidojas cukurs. Cukura uzkrāšanās slēdzējšūnās palielina to osmotisko vērtību salīdzinājumā ar citām apkārt esošajām epidermas šūnām. Līdz ar to slēdzējšūnas ir spējīgas uzņemt ūdeni no blakus esošajām epidermas šūnām un palielināt savu turgoru (*fotoaktīvā atvēršanās*). Atvārsnīšu spraugas paliek atvērtas tik ilgi, kamēr ūdens piegāde ir pietiekama. Ja lapā novērojams ūdens deficīts, kaut arī ir gaisma, atvārsnītes aizveras (*hidroaktīvā aizvēršanās*). Vakarā atvārsnīšu aizvēršanās iemesls ir turgora samazināšanās slēdzējšūnās, jo tumsā cukurs pārvēršas cietē.

Atvārsnīšu kustības ietekmē arī *temperatūra*. Tā, piemēram, paaugstinātas temperatūras apstākļos lakstaugiem novērota atvārsnīšu atvēršanās, kaut gan ir bijis sausums. Izrādās, ka tikusi traucēta cietes sintēze slēdzējšūnās. To pašu var novērot arī paaugstinātas sāļu koncentrācijas ietekmē.

Atvārsnīšu fotoaktīvās atvēršanās būtība pilnībā nav noskaidrota. Pēc B. Rubina uzskata, ogļskābe, ko šūnas izdala elpošanā, tiek saistīta turpat lapā fotosintēzes procesā, kas notiek gaismā. Tā re-

zultātā šūnās palielinās pH (samazinās skābums). Vidē, kur pH tuvs 7, fosforilāzes darbība virzīta cietes noārdīšanās virzienā. Pašreiz fosforilāze tiek uzskatīta par galveno šīs reakcijas regulētāju. Iestājoties tumsai, šūnās palielinās skābā reakcija, bet, ja vides pH ir ap 5, pastiprinās cietes sintēze. Tādējādi vides reakcijas izmaiņas izraisa cietes noārdīšanos vai sintēzi un līdz ar to arī izmaiņas slēdzējšūnu osmotiskajā vērtībā. Rezultātā palielinās vai samazinās to turgors.

Gaismas ietekme uz cietes pārvērtībām ir pilnīgi pretēja atvārsnīšu slēdzējšūnās un lapas mezofila šūnās — apgaismojuma apstākļos, kad atvārsnīšu slēdzējšūnās ciete nav konstatējama, turpat blakus esošajās mezofila šūnās tās var būt ļoti daudz. Japāņu zinātnieks M. Fužino pierādījis, ka atvērtu atvārsnīšu slēdzējšūnās gaismā satur daudz vairāk K^+ nekā tumsā. Iedarbojas jonu sūkņi, kas K^+ pārnes preti koncentrācijas gradientam. Slēdzējšūnās veidojas un noturas augsta K^+ koncentrācija, jo plazmodesmas pāriet «aizvērtā» stāvoklī un noslēdz ceļu K^+ jonu plūsmai pretējā virzienā.

Ir arī trešais regulācijas mehānisms. Tas balstās uz fitohormona inhibitora — abscizskābes (ABS) satura izmaiņām audos. ABS saturam pieaugot, atvārsnītes aizveras, samazinoties — atveras. ABS ietekme saistīta ar tās iedarbību uz fermentiem, kas sintezē vai noārdā cieti slēdzējšūnās. Turpretim, pieaugot fitohormonu — stimulatoru (auksīni, citokinīni) saturam audos, atvārsnītes atveras.

Atvārsnīšu kustības saistītas ar *protoplasmas stīgrības izmaiņām slēdzējšūnās*. Par to liecina atšķirīgās plazmolīzes formas slēdzējšūnās, ja atvārsnītes ir atvērtā vai aizvērtā stāvoklī. Ja atvārsnītes ir atvērtas, slēdzējšūnās var novērot *konvulsīvo plazmolīzi* (liela protoplasmas stīgrība), bet, ja atvārsnītes aizvērtas, — *izliekto plazmolīzi* (maza protoplasmas stīgrība). B. Rubins atzīmē, ka tas acīmredzot saistīts ar ūdeņraža jonu koncentrācijas izmaiņām slēdzējšūnās.

Atvārsnīšu kustības atkarīgas arī no *ūdens satura lapas audos*, t. i., blakus esošajās šūnās. Ja augs atrodas sausuma apstākļos un lapa nav pietiekami apgādāta ar ūdeni, lapu mezofila šūnās novērojams ūdens deficīts un slēdzējšūnās ūdeni vairs nevar uzņemt. Pašas slēdzējšūnas tomēr to zaudē transpirējot, zaudē turgoru un aizveras, kaut gan dienā tām vajadzētu būt vaļā. Tā ir atvārsnīšu hidroaktīvā aizvērsšanās, kas norāda, ka augs cieš no mitruma trūkuma un ka nepieciešama laistīšana.

Atvārsnīšu kustības ietekmē arī *gaismas kvalitatīvais sastāvs*. Apgaismojums, kas sastāv no īsaķiem gaismas viļņiem, vairāk veicina atvārsnīšu atvēršanos nekā garāko gaismas viļņu apgaismojums.

Tātad atvārsnīšu kustības regulē nevis viens faktors, bet gan vesels faktoru komplekss. Ikviens no tiem attiecīgā brīdī var iedarboties kā galvenais faktors un dažādiem augiem izraisīt atšķirīgu atvārsnīšu stāvokli. Tā, piemēram, tuksnešu augiem atvārsnītes ir vaļā

pat ļoti karstās dienās, turpretim lakstaugiem, kas pieder pie mezo-fitu grupas, šādos apstākļos atvārsnītes ir pilnīgi ciet. Tas norāda, ka ar atvārsnīšu kustībām evolūcijas gaitā augs piemēroies īpatnējiem dzīves apstākļiem. Lielai augu grupai — labībām, zālēm, daudziem lakstaugiem un kokaugiem — naktī atvārsnītes vienmēr ir ciet, bet dienā — atkarībā no apstākļiem. Citai augu grupai — tauriņziežiem (āboliņam, lucernai, zirņiem u. c.) — naktī atvārsnīšu stāvoklis atkarīgs no tā, kāds bija dienā: ja dienā tās bija ciet, tad naktī būs vaļā, — un otrādi. Trešajai augu grupai pieder sukulenti, kam naktī atvārsnītes vienmēr ir vaļā, bet dienā — atkarībā no apstākļiem.

Dažādiem augiem ir atšķirīgs ne tikai atvārsnīšu skaits, bet arī to izmēri un atveres laukums (4. tabula). Arī te saskatāma augu piemērošanās dzīves apstākļiem evolūcijas gaitā.

4. tabula

Atvārsnīšu skaits un izmēri dažādiem augiem

Augi	Atvārsnīšu skaits uz mm ²		Atvārsnītes			Kopējais atvērums laukums, % no lapas laukuma
	lapas virs-pusē	lapas apakš-pusē	garums, μm	platums, μm	atvērums laukums, μm ²	
Auzas	25	23	38	8	239	0,98
Kvieši	60	41	38	7	209	0,52
Kukurūza	52	68	19	5	75	0,88
Saulgriezēs	58	156	22	8	136	3,13
Tomāti	12	130	13	6	61	0,85
Pupiņas	40	281	7	3	17	0,54
Ābeles	0	400	14	12	132	5,28

Lai spriestu par *atvārsnīšu stāvokli*, kas dienā parasti ir atkarīgs no augu apgādes ar ūdeni, nosaka to *atvērums pakāpi*. Šim nolūkam var izmantot dažādas metodes. Atvārsnīšu stāvokli var noteikt pēc attiecīgu reaktīvu infiltrācijas caur atvārsnīšu spraugām lapas audos (*Moliša metode*). Reaktīvi, kam ir atšķirīgs virsmas spraigums, iekļūst lapas audos caur dažāda atvērums spraugām. Tā, piemēram, spirts iekļūst lapā tikai caur pilnīgi atvērtām atvārsnītēm, benzols var iekļūt arī caur pusatvērtām atvārsnītēm, bet ksilols iekļūst lapā pat tad, ja atvārsnīšu atvērums ir pavisam niecīgs (ap 1/10 no pilna atvērums). Iekļuvisi lapas audos, šie reaktīvi rada lapā kritošas gaismas staros tumšāku, bet caurejošā gaismā caurspīdīgu plankumu. Tikai tad, ja atvārsnītes ir pilnīgi ciet, neiesūcas neviens no reaktīviem. Izтваikojot no lapas virsmas, tie neatstāj nekādus plankumus. Šī metode ērta laistišanas termiņu noteikšanai.

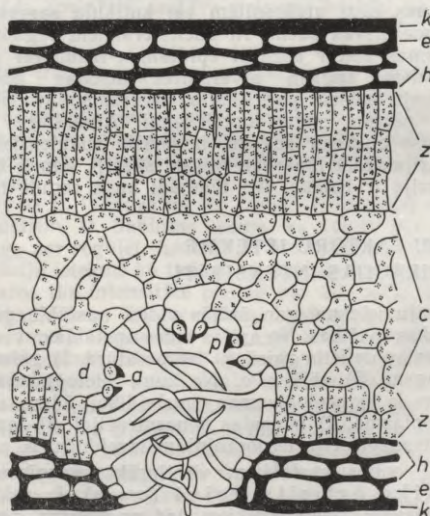
Metodiskajā literatūrā aprakstītas arī citas metodes atvārsnīšu stāvokļa noteikšanai.

2.13. TRANSPIRĀCIJAS REGULĒŠANA

Transpirācija ir salikts process, kas sastāv vismaz no 3 secīgiem etapiem: 1) ūdens tvaiku veidošanās starpšūnu telpās, 2) ūdens tvaiku difūzijas caur atvārsnīšu spraugām vai kutikulu un 3) ūdens tvaiku aizplūšanas no lapas virsmas atmosfērā.

Transpirācijas pirmais etaps notiek lapas iekšienē, lapas audos, kur transpirējošā virsma ir ļoti liela un daudzkārt pārsniedz lapas ārējo virsmu. Sausu augteņu augiem šī iekšējā transpirējošā virsma 20—30 reizes pārsniedz lapu ārējo virsmu, jo šūnas un arī starpšūnu telpas ir sīkas. Mezofītiem (mērenā klimata joslas augiem) iekšējā transpirējošā virsma pārsniedz lapu ārējo virsmu 12—18 reizes, bet augiem, kas aug ēnainās, mitrās vietās (pameža augiem), — 8—10 reizes. So augu lapas ir plānas, ar lielām šūnām, starpšūnu telpas ir plašākas, bet to skaits ir mazāks.

Ūdens tvaiki veidojas uz transpirējošo šūnu virsmas, un, ja ūdens apgāde pietiekama, starpšūnu telpas ir ar tiem piesātinātas. Tikai tad, ja starpšūnu telpām pieguļošajās šūnās parādās ūdens deficīts, ūdens tvaiku veidošanās ir apgrūtināta, jo 1) šūnās pieaug ūdeni



23. att. Oleandra lapas šķērsgriezums:

c — čauganā parenhīma; p — ar matiņiem izklāts padziļinājums; d — starpšūnu telpas (elpošanas) dobumi; a — atvārsnīte; h — kutikula; e — epiderma; h — hipoderma; z — zedeņu parenhīma.

aizturošie spēki un 2) ūdens caur šūnapvalku porām vairs neizspiežas uz āru, bet it kā ievēlās šajās porās iekšā (sākas šūnapvalka iezūšana), palielinās ūdens virsmas spraiguma spēki un ūdens tvaiku veidošanās tiek kavēta. Starpšūnu telpas vairs nav piesātinātas ar ūdens tvaikiem, to spraiguma diference ar ārējo atmosfēru samazinās, reizē ar to samazinās arī ūdens tvaiku difūzijas ātrums caur atvārsnītēm vai kutikulu. Tas ir *transpirācijas regulēšanas iekšējais mehānisms*, kas darbojas neatkarīgi no atvārsnīšu atvēruma.

Svarīgākie faktori, no kuriem atkarīgs transpirācijas pirmais etaps, ir *ūdens daudzums augsnē* un līdz ar to auga apgāde ar ūdeni, kā arī *ūdeni aizturošo spēku lielums lapu transpirējošās šūnās*. Te redzama protoplazmas nozīme transpirācijas regulēšanā.

Transpirācijas otrais etaps — ūdens tvaiku difūzija caur atvārsnītēm vai kutikulu — notiek intensīvāk, ja ir lielāks ūdens tvaiku deficīts gaisā. Tad atmosfēras sūcējspēks ir liels un ūdens molekulas difundē ar lielu ātrumu. Šo transpirācijas etapu augs regulē, daļēji vai pilnīgi aizverot atvārsnītes un izveidojot spēcīgu kutikulu.

Transpirācijas trešo etapu — ūdens tvaiku aizplūšanu no lapas virsmas — augs arī daļēji var regulēt. Ja uz lapas virsmas ir ar ūdens tvaikiem bagāts gaisa slānis, kas neaizplūst, tad ūdens tvaiku difūzijas ātrums caur atvārsnītēm vai kutikulu samazinās. Rezultātā augs zaudē mazāk ūdens. Ar ūdens tvaikiem bagāto gaisa slāni uz lapas virsmas aiztur dažādie epidermas izaugumi (matiņi, zvīņas). Daudziem augiem atvārsnītes atrodas padziļinājumos (23. att.). Skuju kokiem padziļināto atvārsnīšu rindas skujās ir morfoloģiska pazīme sugas noteikšanai. Atvārsnītes iedziļinātas daudziem sauso augtēņu augiem, it sevišķi sukulentiem. Ja ūdens tvaikiem difūzijas ceļā jāpārvar vairāki šķēršļi, kamēr tie nonāk atmosfērā, difūzija ir lēnāka. Arī tādējādi augs regulē transpirāciju.

2.14. DAŽĀDU FAKTORU IETEKME UZ TRANSPIRĀCIJAS INTENSITĀTI

Transpirāciju ietekmē gan ārējās vides apstākļi, gan arī paša auga bioloģiskās īpašības. No ārējās vides apstākļiem visiedarbīgākie ir 1) ūdens tvaiku deficīts gaisā, 2) temperatūra, 3) gaisma, 4) ūdens daudzums augsnē, 5) vējš u. c. No auga bioloģiskajām īpašībām lielākā ietekme ir 1) protoplazmas caurlaidībai, ūdens aizturošajiem spēkiem protoplazmā, 2) šūnsulas koncentrācijai, 3) lapu vecumam, 4) dažādām transpirāciju ierobežojošām izveidnēm u. c.

No ārējās vides apstākļiem visstiprāk transpirāciju ietekmē ūdens tvaiku deficīts gaisā ($p_s - p$). Ja apkārtējā atmosfēra piesātināta ar ūdens tvaikiem, tad ne gaisma, ne siltums, ne kāds cits faktors nespēj izraisīt transpirāciju — ūdens tvaiki difundē caur atvārsnītēm un kutikulu abos virzienos ar vienādu ātrumu, un augs ūdeni nezaudē. Iztvaikošana vai transpirācija var notikt tikai tad, ja pastāv koncentrāciju starpība — ūdens tvaiki pārvietojas no vietas, kur to ir vairāk, uz vietu, kur to ir mazāk. Gaisā

šo ūdens tvaiku deficītu rada Saule. Saules siltums sasilda atmosfēru un palielina tajā ūdens tvaikietilpību.

Temperatūras ietekme uz transpirāciju saistīta ar to, ka, gaisam sasilstot, tajā palielinās ūdens tvaikietilpība, samazinās relatīvais mitrums un palielinās ūdens tvaiku deficīts. Tā, piemēram, ja temperatūra paaugstinās par 5°C gaisā, kur 1 m^3 satur 4 g ūdens, relatīvais gaisa mitrums samazinās no 76% līdz 54% . Tajā pašā laikā atmosfēras sūcējspēks pieaug no 350 atmosfērām līdz 810 atmosfērām. Temperatūrai paaugstinoties, pieaug arī ūdens tvaiku difūzijas ātrums.

Ja gaisā ir ūdens tvaiku deficīts, tad no pārējiem faktoriem transpirāciju visstiprāk ietekmē gaisma. Tā ir enerģijas avots, ko saista zaļās lapas. Saistītās enerģijas pārpalikums pārkarsētu augus, tāpēc no tā atbrīvojas, pārvēršot tvaikos un transpirējot lielus ūdens daudzumus. Tomēr gaisma ietekmē transpirāciju ne tikai kā enerģijas avots. Kā jau atzīmēts, gaismā notiek atvēršņu atvēršanās. Ir dati arī par to, ka gaismā palielinās protoplazmas caurlaidība, izmainās protoplazmas ūdens aizturošie spēki. Protoplazmas nozīmi ūdens aizturēšanā atkarībā no apgaismojuma apstākļiem pētījuši vairāki zinātnieki. Tā, piemēram, L. Ivanovs un M. Tauja (Tilmane) pētījuši dažāda spektrālā sastāva gaismas ietekmi uz dažādu augu transpirācijas intensitāti. Izrādījies, ka lapās, kas ilgāku laiku atradušās sarkani dzeltenās spektra daļas staros, ievērojami ($1,5$ reizes) palielinājusies transpirācijas intensitāte, ja tās pārvietotas zili violetajos staros. Transpirācijas intensitātes pieaugumu zili violetajos spektra staros minētie autori saista tieši ar šo staru ietekmi uz protoplazmas īpašībām, jo no nedzīvām, nonāvētām šūnām ūdens izvaiķošanas ātrums bija vienāds kā sarkani dzeltenajos, tā zili violetajos spektra staros.

Balstoties uz L. Ivanova un M. Taujas (Tilmanes) eksperimentos iegūtajiem datiem, D. Sapiņins secina, ka vairāk par $1/3$ no transpirācijas augš var regulēt, izmantojot protoplazmas īpašības.

Transpirāciju ietekmē kā tiešais, tā izkliedētais apgaismojums. Izkliedētos staros tās intensitāte pieaug par $30\text{--}40\%$, bet tiešos staros — vairākas reizes. Tā, piemēram, J. Viznera mēģinājumos konstatēts, ka tumsā kukurūzai transpirācijas intensitāte bijusi $97\text{ mg}/100\text{ cm}^2$ stundā, izkliedētā gaismā — $114\text{ mg}/100\text{ cm}^2$ stundā, bet tiešā Saules gaismā — $785\text{ mg}/100\text{ cm}^2$ stundā.

N. Maksimovs un viņa līdzstrādnieki jau $20.$ gs. trīsdesmitajos gados noskaidroja, ka transpirācija ļoti atkarīga no ūdens daudzuma augsnē. Ūdens daudzumam samazinoties, samazinās arī transpirācija. Sevišķi spilgti tas izpaužas dienas vidū, kad transpirācija norisinās visintensīvāk. Naktī, kad transpirācija samazinās dažus desmitus reižu, augi, kas pietiekami apgādāti ar ūdeni, transpirē tikai 2 reizes vairāk ūdens nekā tie augi, kuru apgāde ar ūdeni augsnē ir nepietiekama. Turpretim dienas vidū šī starpība ir pat 10 reizes lielāka.

Transpirācijas intensitāti ietekmē vēl j, kamēr tas sasniedz ātrumu $5\text{--}6\text{ m/s}$. Ja vēja ātrums palielinās, transpirāciju tas vairs

nepastiprina. Jau pavisam neliela atmosfēras kustība no lapas virsmas aiznes prom ar ūdens tvaikiem bagātos gaisa slāņus, un difūzija turpinās tālāk. Vējš var ietekmēt tikai transpirācijas trešo etapu.

Transpirāciju ietekmē arī minerālvielu saturs augsnē. Konstatēts, ka nabadzīgās augsnēs augošiem augiem transpirācijas intensitāte ir lielāka nekā auglīgās augsnēs augošiem augiem.

Transpirāciju ietekmē arī paša auga bioloģiskās īpašības — protoplazmas caurlaidība, šūnsulas koncentrācija, ūdeni aizturošie spēki, dažādi epidermas veidojumi un atvārsnišu iedziļināšanās. No augu bioloģiskajām īpašībām vēl jāatzīmē tās kvalitatīvās pārmaiņas, kādas notiek ar augu tā ontogēnēzē, kā arī vecuma izmaiņas lapās. Tā, piemēram, konstatēts, ka transpirācijas intensitāte citādi konstantos apstākļos palielinās augu ziedēšanas laikā un pēc ziedēšanas. Sāvus datus ieguvījis R. Kondratovičs pētījumos ar rododendriem. Ja augiem norauj pumpurus un neļauj uzdziedēt, tad arī transpirācija paliek agrākajā līmenī.

Lapu šūnām novecojot, tajās palielinās protoplazmas stingrība. Šūnās palielinās viegli šķīstošu vielu daudzums, kurām ir maza molekūlmasa. Tās uzkrājas, jo nav izmantotas vielmaiņas procesos lielmolekulāru vielu sintēzei. Novecojušu šūnu protoplazmā biokoloīdu micellām dispersijas pakāpe samazinās, līdz ar to samazinās arī hidratācijā saistītā ūdens daudzums, bet tā pārpalikums tiek no protoplazmas izdalīts. Augam novecojot, var izmainīties šūnsulas osmotiskā vērtība. Jo lielāka ir šūnas osmotiskā vērtība, jo grūtāk šūna atdod ūdeni. Tomēr augu ontogēnēzē šūnsulas osmotiskās vērtības izmaiņas ir mazākas nekā tās, kas rodas, augiem vīstot. Pārāk lielas nozīmes osmotiskās vērtības izmaiņām šūnā tomēr acīmredzot nav, jo, piemēram, tādiem augiem kā kaktusiem raksturīga zema šūnas osmotiskā vērtība un tomēr arī transpirācijas intensitāte ir maza. Šūnas osmotiskās vērtības un sūcēj spēka nozīme galvenokārt izpaužas, radot ūdens plūsmu caur augu organismu.

2.15. TRANSPIRĀCIJAS DIENNAKTS GAITA. VIŠANA

Ja gaisā ir ūdens tvaiku deficīts, tad transpirācija notiek visu diennakti. Transpirācijas intensitāte dienā un naktī ievērojami atšķiras, jo ļoti atšķirīgi dienā un naktī ir tādi transpirāciju ietekmējošie faktori kā gaisma un temperatūra. Izтваikošana no nedzīvām virsmām vai substrātiem naktī tik ievērojami nesamazinās kā transpirācija salīdzinājumā ar šo procesu intensitāti dienā. N. Maksimovs konstatējis, ka izтваikošanas intensitāte no brīvas ūdens virsmas naktī un dienā ir attiecībā 1:2,2, bet transpirācijas intensitāte kukurūzai — 1:25. Tātad transpirācijas intensitāte naktī salīdzinājumā ar izтваikošanu no brīvas ūdens virsmas ir apmēram 10 reizes mazāka.

Transpirācijas dienas gaita visumā atspoguļo to meteoroloģisko faktoru likumsakarīgo izmaiņu gaitu, kas ietekmē transpirāciju. Ja augi necieš no ūdens trūkuma, tad transpirācijas intensitātes likne atspoguļo Saules insolācijas un temperatūras likni dienas laikā, kura maksimumu sasniedz drīz pēc pusdienas un samazinās pievakarē un vakarā. Izlīdzināta transpirācijas intensitāte ar maksimumu dienas vidū novērojama tikai pilnīgi skaidrās dienās, kad ir vienmērīgi meteoroloģiskie faktori un pietiekama ūdens apgāde caur saknēm.

Mainīgos laika apstākļos transpirācija svārstās atkarībā no siltuma un gaismas svārstībām.

Mēreni mitrās un ne pārāk karstās dienās augu transpirācija diezgan labi saskaņota ar ūdens uzņemšanu, tādēļ ūdens bilanci nepārādās ne iztrūkums, ne pārpilnība. Šādi apstākļi pat mūsu mērenajā klimatā novērojami reti. Visbiežāk pusdienas stundās transpirācija pārsniedz ūdens uzņemšanu, un rezultātā augā parādās ūdens deficīts, kura lielums pat pietiekami mitrās augsnes var sasniegt 5—10% no visa ūdens satura augā. Šāds neliels ūdens deficīts augā ir normāla parādība un nelabvēlīgi neietekmē auga fizioloģiskos procesus. Kā atzīmēts iepriekš, tas pat ir vēlams. Normālos mitruma apstākļos šis deficīts vairs nepieaug, jo augs spēj ierobežot transpirācijas intensitāti. Šīs auga spējas tomēr ir ierobežotas. Vēl vairāk palielinoties transpirācijai, kā arī apstākļos, kur ūdens uzņemšana apgrūtināta, iestājas ievērojams deficīts augu ūdens bilanci, un augi *novīst*.

Novīšana sākas ar to, ka auga šūnas zaudē turgoru, rezultātā arī audi un orgāni zaudē turgescenci jeb spraigumu. Pievakarē un vakarā, transpirācijai mazinoties, augs atkal var izlīdzināt savu ūdens bilanci, un turgors atjaunojas. Šajā gadījumā novērojama *islaicīga višana*, kas augam lielu ļaunumu nenodara. Tomēr tās rezultātā samazinās augu raža, jo novītušos augos nenotiek ne fotosintēze, ne augšana.

Ja auga turgescence neatjaunojas vakarā un naktī, bet iepriekšējā dienā radies ūdens deficīts augā saglabājas un nākamajā dienā vēl palielinās, tad novērojama *ilgstoša višana*. Ilgstoša višana, ja tā arī neizraisa auga bojāeju (ja pēc kāda laika augs saņem ūdeni), tad tomēr ļoti ievērojami ietekmē tā sintēzes procesus, augšanu un rezultātā arī ražību. Tas notiek tādēļ, ka

1) *viestošās lapās attīstās ļoti liels sūcējspēks*. Tās spēj atsūkt ūdeni no embrionālajiem audiem stumbru un sakņu galotnēs, no generatīvo orgānu vai sēklu un augļu aizmetņiem. Rezultātā embrionālajos audos augšanas zonās augšana apstājas, bet ziedu un augļu aizmetņi nobirst. Ja pirms novīšanas sākusies sēklu veidošanās, tad višanas rezultātā sēklas izaug sīkas, nepilnvērtīgas;

2) *novītušu lapu šūnās, kā to atzīmē N. Maksimovs, notiek bioloģisko dispersijas pakāpes samazināšanās*, ko var uzskatīt par pirm-sākumu koagulācijai. Rezultātā stipri palielinās protoplazmas caurlaidība. Islaicīgas višanas gadījumā protoplazmas īpašības atkal atjaunojas, turpretim ilgstoša višana rada neapgriezeniskas

pārmaiņas, kuru rezultātā cietušās šūnas var aiziet bojā pat pēc ūdens režīma uzlabošanas;

3) *atmirst spurgaliņas un pat jaunās saknes*, kuru atjaunošanai arī pēc ūdens saņemšanas vajadzīgs laiks un uzbūves materiāls;

4) *lapu fotosintezējošās šūnās tiek bojāti hloroplasti*, kuri tādēļ uz laiku vai pilnīgi zaudē fotosintēzes spējas;

5) *visā auga organismā pastiprinās elpošanas intensitāte*, kura notiek ar mazu lietderības koeficientu. Rezultātā tiek iztērēts liels daudzums organisko vielu, kaut gan augam neizdodas lietderīgi izmantot visu vai lielāko daļu tajās esošās enerģijas.

Tomēr viņanai nav tikai negatīva nozīme auga dzīvē. N. Maksimovs atzīmē, ka novītuši augi daudz mazāk zaudē ūdeni nekā turgescenti augi. Sakarā ar šūnapvalka iežušanu un atvārsnišu aizvēršanos augā transpirācijas intensitāte samazinās apmēram 10 reizi. Tā nereti pasargā augu no pārmērīgiem ūdens zudumiem gadījumos, kad ūdeni grūti piegādāt ar saknēm, un tādējādi palīdz augam izdzīvot īslaicīga sausuma periodos. Augi ierobežo transpirāciju, vasaras vidū samazinot savu lapotni un noņemot daļu lapu. Tāda parādība novērojama sausuma apstākļos dažiem pameža augiem — liepām, lazdām, segliņiem u. c. Dažām koku sugām, kurām cietas, kseromorfas lapas, piemēram, ozoliem, skābaržiem, mahonijām, lauriem, viņana grūti novērojama pat tad, ja tie zaudē samērā lielus ūdens daudzumus. Turpretim ātri novīst ēnas lapas apsēm, alkšņiem, liepām u. c. Ziemā transpirācijas intensitāte ir daudzas reizes mazāka nekā vasarā, jo ziemā ir zema temperatūra un lielāks gaisa mitrums. Tā, piemēram, skuju kokiem ziemā transpirācija sastāda apmēram 1/300 no transpirācijas vasarā, jo spēki, kas ūdeni aiztur skujās, ziemā stipri palielinās. Un tomēr ziemas beigās un pavasara sākumā dažreiz novērojams ūdens deficīts augos. Tā kā ūdens piegāde no sasalušās zemes ziemā praktiski tikpat kā nenotiek, tad augi nereti aiziet bojā. Novērojams t. s. *ziemās sausums*.

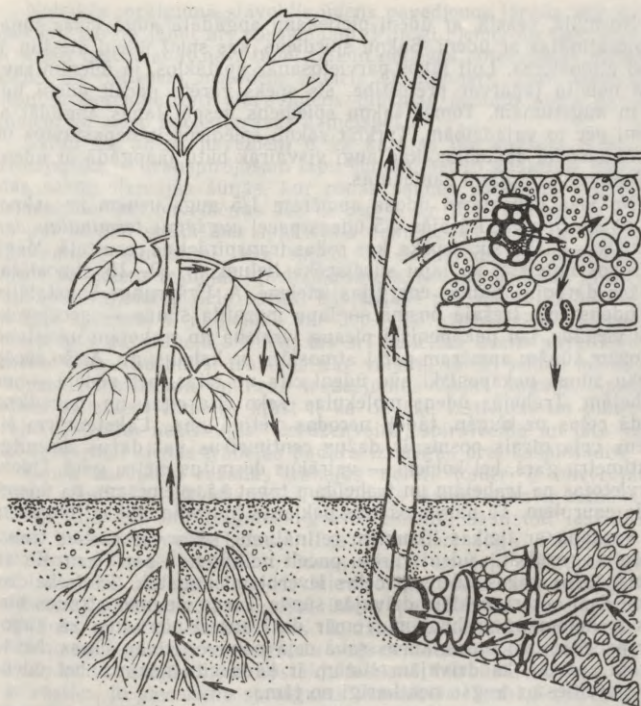
Ar transpirācijas ierobežošanu ūdens trūkuma gadījumos augi piemērojas dzīves apstākļiem, tādējādi pārciešot gan vasaras, gan ziemas sausuma periodus.

2.16. ŪDENS PĀRVIETOŠANĀS AUGOS

Ūdeni augi uzņem ar saknēm, bet transpirācija notiek caur lapām. Abi šie orgāni nereti atrodas diezgan lielā attālumā, kas, piemēram, kokiem var būt vairāki desmiti metru. Ūdens pārvietošanos no saknēm uz lapām sauc par *augšupejošo strāvu*.

Visu ceļu, pa kuru pārvietojas ūdens no augsnes līdz lapu iztvaikojošām šūnām, var iedalīt 3 atsevišķos posmos (24. att.).

Pirmajā posmā ūdens pārvietojas no spurgaliņām vai mikorizas hifu galiem līdz centrālajam cilindram, kur sākas vadaudi. Ūdens pārvietojas pa dzīvām šūnām, tādēļ tā kustība ir ļoti lēna. Bet arī atstatumos te ir niecīgs — tikai dažas desmitdaļas milimetra.



24. att. Ūdens pārvietošanās augos.

Otrajā posmā ūdens pārvietojas pa trahejām un traheidām. Šis ceļa posms ir desmitiem tūkstošu reižu garāks par pirmo, bet toties te ūdens plūst pa nedzīviem elementiem: nedzīvām, tukšām, garām šūnām — *traheidām* vai pa nedzīvu, saplūdušu šūnu rindām — dobām caurulēm ar ļoti retām šķērssienām — *trahejām*.

Ūdens pārvietošanās trešais posms — no vadaudu kūlīšiem lapā caur mezofila šūnām uz starpšūnu telpu — arī ir īss: dažas desmitdaļas milimetra vai ļoti reti — milimetri. Pirmajā un trešajā ceļa posmā ūdens pārvietojas caur dzīvām šūnām ar osmotisko spēku palīdzību. Katrā šūnā te ūdenim jāpārvar protoplazmas pretestība. Pēc A. Ūrsprunga pētījumiem, šī pretestība sastāda apmēram 1 atmosfēru uz katru šī ceļa gabala milimetru.

Normālā, veselā, ar ūdeni pietiekami apgādātā augā visas šūnas ir piesātinātas ar ūdeni. Sakņu spiediens, kas spiež ūdeni augšup, ir 1—3 atmosfēras. Ļoti labos pārvietošanās apstākļos, ja ūdenim savā ceļā nebūtu jāpārvar pretestība, šis spēks varētu pacelt ūdeni līdz 20 m augstumam. Tomēr sakņu spiediens nespēj lapas apgādāt ar ūdeni pēc to vajadzībām. Turklāt sakņu spiediens ir nepastāvīgs un tieši sausuma apstākļos, kad augi visvairāk būtu jāapgādā ar ūdeni, tā lielums ievērojami samazinās.

No visa uzņemamā ūdens apmēram $\frac{1}{5}$ augš uzņem ar saknes *aktīvo sūcējspēku*. Pārējās $\frac{4}{5}$ ūdens paceļ *augšējais terminālais dzinējspēks* — lapu sūcējspēks, kas rodas transpirācijas rezultātā. Mēģinājums noteikts, ka lapu sūcējspēka lielums ir 10—15 atmosfēras un tas darbojas Saules enerģijas ietekmē. A. Ūrsprungs konstatējis, ka ūdens ceļa trešajā posmā — lapu mezofila šūnās — sūcējspēks nav vienāds, bet pakāpeniski pieaug virzienā no trahejām uz iztvaikojošām šūnām apmēram par 1 atmosfēru uz katru šūnu. Ar šo sūcējspēku šūnas pakāpeniski sūc ūdeni cita no citas, bet pēdējā — no trahejām. Trahejās ūdens molekulas seko cita citai un pavediena veidā ceļas uz augšu, tādēļ nerodas retinājums. Lakstaugiem šis ūdens ceļa otrais posms ir dažus centimetrus vai dažus desmitus centimetru garš, bet kokiem — vairākus desmitus metru garš. Ūdens pārvietojas pa trahejām un traheidām tāpat kā, piemēram, pa ūdensvada caurulēm. Tā pārvietošanās pakļauta hidrodinamikas likumiem.

Saskaņā ar fizikas likumiem retinājums, kāds var rasties transpirācijas rezultātā, ūdeni varētu pacelt ne augstāk par 10 m. Kā zināms, lielos kokos ūdens paceļas ievērojami augstāk. Tā izskaidrojumam daži autori meklēja dzīvajās šūnās, kuras vienmēr atrodas blakus trahejām un traheidām. Tomēr daži autori pierādīja, ka augos var pacelties arī indes, kuras savā ceļā nonāvē dzīvās šūnas. No tā varēja secināt, ka dzīvajām šūnām ir kāda cita nozīme, bet ūdens var pacelties uz augšu neatkarīgi no tām.

Krievu zinātnieks J. Votčals ar saviem eksperimentiem jau 1897. gadā pierādīja, ka ūdens horizontāli novietotā koka stumbrā var pārvietoties vienādi gan no morfoloģiskā lejasgala uz augšgalu, gan arī otrādi. Ja te darbotos dzīvās šūnas kā starpdzinēji, tad tas nebūtu iespējams. Tika izteikta doma, ka ūdens molekulu kustību sekme to *kohēzijas spēki*.

H. Diksona, O. Rennera, A. Ūrsprunga un citu zinātnieku rūpīgie pētījumi šī gadsimta pirmajā ceturksnī galīgi nostiprināja uzskatu par ūdens pavedienu saspringto stāvokli trahejās un kohēzijas spēku nozīmi ūdens pārvadīšanā. Tātad ūdens var pārvietoties tik augstu lielos kokos lapu sūcējspēka un ūdens molekulu kohēzijas spēku darbības rezultātā. Šo spēku lielums, kā jau atzīmēts, ir apmēram 350 atmosfēras.

Ūdens pavedienu sprāgaiss stāvoklis trahejās ietekmē arī lapu un dzinumu stāvokli augoša auga organismā. Pārgriežot šos sprāigos ūdens pavedienus, novērojamas lapu un dzinumu kustības — noliekšanās uz leju, it kā novīstot.

Noteikts spraiguma stāvoklis ūdens pavadienos jārada attiecīgam spēkam, kuram jābūt arī nosakāmam. Pilnīgi piemērotu tiešu metožu šī spēka noteikšanai nav, tādēļ jālieto netiešas noteikšanas metodes. Vieni no netiešām metodēm ieteicis O. Renners, kurš konstatēja tiešu proporcionalitāti starp ūdens plūsmas ātrumu augā pa vad-
audiem un starp ūdens strāvas dzinējspēku.

Tātad šie ūdens padeieni it kā karājas pie augšējā terminālā dzinējspēka — transpirējošām lapu šūnām, bet to apakšējie gali balstās sakņu dzīvajās šūnās, kur rodas saknes spiediens. Augšējais dzinējspēks šos padeienus sūc uz augšu ar 10—15 atmosfēru lielu un pat lielāku spēku, bet apakšējais dzinējspēks spiež uz augšu ar apmēram 1 atmosfēru lielu spēku. Ja ūdens apgāde apgrūtināta, ūdens padeiens trahejās kļūst saspringts, bet nepārtrūkst, jo tā pār-raušānai vajadzētu lielu spēku, kas lielāks par ūdens molekulu ko-hēzijas spēkiem, t. i., lielāks par 300—350 atmosfērām. Ūdens ļoti labi pieguļ pie traheju sienām; tas arī palielina ūdens padeienu iz-turību. Gaisa burbuliši trahejās nav vēlami, jo tie sekmē ūdens pa-vedieņu pārtrūkšanu un rada traucējumus ūdens apgādē. Spraigie ūdens padeieni trahejās kļūst it kā tievāki, izstiepjas un tomēr no traheju sienām neatraujas. Gredzenveida, spirālveida un cita veida uzbiezinajumi sienās trahejas padara izturīgas pret saspiešanos.

Gaisa burbulišu rašanās trahejās nereti tomēr ir novērojama. Ūdenī vienmēr ir izšķīdis gaiss. Jo ūdens temperatūra ir zemāka, jo vairāk tajā var būt izšķīdušā gaisa. Ūdenim sasilstot, izšķīdušais gaiss burbulišu veidā izdalās. Tas notiek arī augā. Paceloties no saknēm uz virszemes daļām, ūdens sasilst un daļa izšķīdušā gaisa sāk izdalīties burbulišu veidā. Jāievēro, ka ūdenī, kas atrodas zem spiediena, piemēram, spraigajos ūdens padeienos, var būt vairāk izšķīdušā gaisa un sasilstot tas tik daudz neizdalās. Bet arī šis pa-vedieņu spraigums ir mainīgs. Ja augs ierobežo transpirāciju vai arī tā samazinās ārējās vides apstākļu ietekmē, burbuliši trahejās tomēr var rasties, to padeienu spraigums samazinās. Trahejā radies gaisa burbulītis nonāk līdz porainajai šķērssienai (sietplātnei), kur tas tiek aizturēts. Ar burbulīti aizsprostotajā trahejā ūdens pārvietošanās tiek pārtraukta. So funkciju tikmēr veic neaizsprostotās trahejas. Pie šķērssienas aizturētais gaisa burbulītis izšķīst atkal ūdenī, ja mainās gaisa un ūdens temperatūra, vai arī to uzņem blakus esošās dzīvās šūnas, un ūdens plūsmā trahejā atjaunojas.

Sādi gaisa aizsprosti var rasties trahejās arī tad, ja augu, kurā ir spraigi ūdens padeieni, nogriež gaisā. Atslābstot padeieni ierau-jas dziļāk no griezuma vietas, bet griezuma vietā trahejās iespiežas gaiss. Tādēļ pirms likšanas vāzē griezto ziedu kātiem nepieciešams griezumu atjaunot ūdenī. Tā tiek nogriezti kātu gali ar gaisa aiz-sprosti, atjaunojas nepārtrauktie ūdens padeieni, un ziedi vāzē ilgāk glabājas svaigi. Sī paša iemesla dēļ nav vēlams ziedus griezt pusdienas laikā, kad augos novērojams ūdens deficīts un ūdenspa-vedieni trahejās ir spraigā stāvoklī.

Ziedi vāzē ilgāk paliks svaigi arī tad, ja ūdens, kurā tos ievie-tos, saturēs mazāk izšķīdušā gaisa. To var panākt, 1) ziedus liekot

novāritā un līdz istabas temperatūrai atdzesētā ūdenī, 2) ūdeni paskābinot ar etiškābi vai citronskābi (ja ievietojamajam augam nav negatīva attieksme pret skābu reakciju). Ziedu saglabāšanai mēdz lietot arī specifiskus preparātus. Tie satur inhibitorus (ABS u. c.), kas samazina transpirāciju. Šie preparāti dod gaidītos rezultātus tikai tad, ja ar tiem apstrādā saglabājamās augu daļas tūlīt pēc nogriešanas.

Trahejās tikpat ātri kā ūdens uz augšu paceļas arī indes, kas savā ceļā nonāvē dzīvās šūnas. Tas nozīmē, ka šķidrums pacelšanās uz augšu ir iespējama bez dzīvo šūnu līdzdalības. Dzīvo šūnu līdzdalība šajā procesā tomēr vēlāk parādās netieši. Augā, kur trahejām blakus esošās dzīvās šūnas nonāvētas, drīz vien novērojami ūdens apgādes traucējumi — trahejās rodas gaisa burbuliši, kuri pārtrauc ūdens plūsmu. Acimredzot dzīvo šūnu uzdevums ir pasargāt trahejas no gaisa iekļūšanas un nodrošināt ūdens padeienu nepārtrauktību.

Ūdens plūsmas caurtecēs ātrums arī labos transpirācijas apstākļos ir neliels. Pēc B. Huberta datiem, tas nepārsniedz $100 \text{ cm}^3/\text{cm}^2$ stundā. Ūdens plūsmas ātrums noteikts, sildot stumbru un nosakot ar jutīgiem elektrotermometriem siltā ūdens pacelšanās ātrumu. Iegūtie dati rādījuši, ka šis ātrums nepārsniedz $4,5 \text{ m/h}$. B. Rubins norāda, ka ūdens plūsmas ātrums var būt arī $1\text{—}2 \text{ m/h}$. Lēnāka ūdens plūsma ir skuju kokos — $10\text{—}20 \text{ cm/h}$. Lapu kokos normālos ūdens apgādes apstākļos šis ātrums sasniedz apmēram 200 cm/h . Tomēr visumā ūdens plūsmas ātrums augos ir neliels. Dzīvnieku un cilvēka organismā asinis rit 4000 reižu ātrāk. Nelielo ātrumu, ar kādu ūdens pārvietojas trahejās, spēj nodrošināt arī neliels dzinējspēks. Mērījumi pierādījuši, ka normālu ūdens plūsmas ātrumu augā var uzturēt $0,6\text{—}2 \text{ atm}$ lieli spēki uz 1 m ceļa gabala. Tātad $10\text{—}15 \text{ atm}$ sūcējspēks, kas rodas lapās, ir vajadzīgs tikai dzīvo šūnu pretestības pārvarēšanai ūdens plūsmas $1.$ un $3.$ ceļa posmā, t. i., saknēs un lapās. No kopējās šūnu pretestības ūdens plūsmai šūnapvalka pretestība sastāda tikai apmēram 5% , pārējo pretestību rada protoplazma. Sakņu dzīvo šūnu pretestību ūdens plūsmai pirmais ievēroja N. Maksimovs $1917.$ gadā.

Kokaugos ūdens pārvadišanai ir savas īpatnības. Lakstaugiem stumbra koksnes daļa ar vadaudiem un mehāniskajiem audiem veidojas vienā veģetācijas periodā, turpretim kokaugu koksne veidojas gadu desmitus, pat simtus. Vecākie koksnes audi tiek izslēgti no ūdens pārvadišanas. Traheju spraugās ieaug tillas, tās piepildās ar dažādām inkrustējošām vielām un veido *kodolkoksni*. Pa šiem audiem ūdens nepārvietojas. Tas pārvietojas pa koksnes jaunākajiem audiem — *aplievu*. Pat aplievas dažas iekšējās gadskārtas ūdens pārvadīšanā nepiedalās. Lapu vadaudu kūlīši saistīti tikai ar pēdējās gadskārtas trahejām un traheidām. Ūdens pārvietošanās radiālā un tangenciālā virzienā koka stumbrā notiek ļoti lēni. Ūdens pārvadīšana šķērsvirzienā notiek pa stumbra traheju un traheidu porām. Ūdens pārvietošanās šķērsvirzienā nepieciešama gadījumos, kad mehānisko bojājumu dēļ trahejas ir ievainotas vai arī aizsprostojušās

ar gaisa burbuliņiem un veseli traheju posmi uz kādu laiku izslēgti no ūdens pārvadīšanas.

Koku stumbrs ir ne tikai ceļš, pa kuru ūdens pārvietojas, bet arī rezervuārs, kur uzkrājas un pēc tam tiek izlietots kā ūdens rezerves. Visvairāk ūdens stumbrā ir skuju kokiem, vismazāk — kokiem ar cietām, ādainām lapām. Ūdens daudzums (procentos) vairumam koku sugu pieaug virzienā no apakšas uz augšu un no iekšējās gadskārtas uz ārējām. Ūdens saturs koka stumbrā izmainās gada laikā. Tā, piemēram, pēc L. Ivanova pētījumiem, priedes aplievas daļā vismazākais mitrums ir bijis vasaras mēnešos (no maija līdz septembrim), bet vislielākais — ziemas sākumā; septembrī — 50%, novembrī — 68%. Kodolkoksnē gada laikā mitruma saturs gandrīz nebija mainījies. Bērza stumbrā gada svārstībām turpretim ir citāds raksturs. Te gada laikā atzīmējami 2 maksimumi — maijā un novembrī, kā arī 2 minimumi — ziemas beigās un vasarā. Koksnēs mitruma absolūtie lielumi atkarīgi no meteoroloģiskajiem apstākļiem un koka bioloģiskajām īpatnībām. Tomēr izrādās, ka arī tajos mēnešos, kad koksne satur maksimālo ūdens daudzumu, tā vēl nav ar ūdeni piesātināta.

2.17. AUGU SAUSUMIZTURĪBA

Augiem dzīves laikā dažreiz jāpārcieš arī sausuma periodi — gan atmosfēras, gan augsnes sausums. Augsnes sausums biežāk iestājas tad, ja iepriekšējā ziema bijusi nabaga ar sniegu un ilgāku laiku nav lijis lietus. Atmosfēras sausuma kaitīgā ietekme var izpausties pat pavasaros, kad augsnē mitruma ir pietiekami. Sausvēji ir bieža un bīstama parādība dienvidu apgabalos — tuksnešu, pustuksnešu un stepju joslās. Tā kā valsti ar maizi apgādā galvenokārt stepju un mežu stepju joslas, tad sausuma radītie zaudējumi var būt ļoti lieli.

Pēc N. Maksimova, *sausumizturība* ir augu spēja panest sausumu ar vismazākajiem zaudējumiem savas dzīvības norisēm un līdz ar to ar vismazākajiem ražas zudumiem.

Nodaļā par viņu jau atzīmētas augu augšanai un fizioloģiskiem procesiem nevēlamās fizioloģiskās parādības, kādas novērojamas augos sausuma apstākļos. Sausumizturīgiem augiem šie fizioloģisko procesu traucējumi sausumā ir mazāki, augi tos vieglāk pārcieš un ātrāk atjauno normālās fizioloģiskās funkcijas. Sausumizturīgiem augiem traucējumi iestājas tikai tad, kad tie zaudējuši daudz vairāk ūdens nekā sausumneizturīgie augi. Arī viņu sausumizturīgajiem augiem iestājas vēlāk.

Augu sausumizturība augu ontogēnēzē mainās. Jau pagājušā gadsimta beigās un šī gadsimta sākumā tika novērots, ka augiem attiecībā pret mitrumu ir atsevišķi *kritiskie periodi*. G. Zabluda, F. Skazkins un citi padomju zinātnieki savos darbos noskaidroja, ka augu dzīvē šāds kritiskais periods attiecībā pret ūdens saturu augsnē ir dzimumsūnu veidošanās periods auga ģeneratīvajos orgānos. Ja šajā periodā augos iestājas ilgstoša viņšana, tad izveidojas sterilas

dzimumšūnas, nenotiek apaugļošanās un neveidojas arī sēklas. Labībām tad novērojama *baltvārpainība* — vārpas ir vai nu tukšas, vai pustukšas. Pēc F. Skazkina un D. Sabiņina pētījumiem, sausuma apstākļos rodas traucējumi slāpekļa vielmaiņā.

Ir novērojumi, ka augi, kas pārcietuši sausumu, kļūst sausumizturīgāki. Tā radās pat metodes augu norūdišanai pret sausumu. P. Henkelis un citi autori izstrādāja metodi sēklu pirmssējas norūdišanai — uzbriedušas sēklas atkārtoti 2 vai 3 reizes pakļāva sausuma iedarbībai un pēc tam iesēja. Izaugušie augi bija sausumizturīgāki.

Ilgu laiku zinātnē valdīja vācu zinātnieka A. Simpera uzskats, ka starp augu sausumizturību un transpirācijas intensitāti pastāv noteikta sakarība — jo augam mazāka transpirācijas intensitāte, jo lielāka ir tā sausumizturība. Savus rezultātus A. Simpers ieguva, strādājot ar vienu sausumizturīgo augu grupu — sukulentiem, pie tam tikai ar nogrieztiem zariem. Siem augiem patiešām ir raksturīga zema transpirācijas intensitāte. Kā atzīmē N. Maksimovs, A. Simpera darbos augu salikta īpašība — sausumizturība — tika ļoti vienkāršota, uzskatot to tikai par augu īpašību taupīgi izlietot ūdeni. Tas notika tāpēc, ka A. Simpers noteica tikai transpirāciju, bet neievēroja ūdens uzņemšanu.

N. Maksimova un A. Aleksandrova darbos jau 1914.—1916. gadā tika pierādīts, ka sausumizturīgo augu visu plašo grupu nepavisam neraksturo zema transpirācijas intensitāte. Sausumizturīgi augi ir arī plānlapainie kserofīti, kas ļoti intensīvi transpirē. Lielos ūdens zudumus šie augi kompensē ar uzņemtā ūdens lieliem daudzumiem, kurus nodrošina ļoti plašā, dziļi un tālu ejošā sakņu sistēma. Jau N. Maksimovs savos darbos augu sausumizturību sāka pētīt saistībā ar pārējiem fizioloģiskajiem procesiem augos. Tagad sausumizturība ir gan augu fizioloģijas, gan arī augu bioķīmijas problēma.

Lielu ieguldījumu pētījumos par augu sausumizturību devis padomju zinātnieka V. Zaļenska atklājums, ka starp augu sausumizturību un to anatomisko struktūru pastāv cieša sakarība. Viņa pētījumu rezultātā 1920. gadā formulēts *Zaļenska likums*, kurā teikts, ka lapas anatomiskā struktūra atrodas funkcionālā sakarībā ar šīs lapas attālumu no sakņu sistēmas. Jo augstāk pie stumbra atrodas lapa, jo krasāk tai izpaužas kseromorfās struktūras pazīmes salīdzinājumā ar tām lapām, kas atrodas tuvāk saknēm. Jo augstāk pie stumbra atrodas lapa, jo vairāk tai ir atvārsnišu un jo labāk attīstīti vadaudi — dzīslas. Augstāko stāvu lapām ir sikākas starpsēnu telpas, spēcīgāk attīstīta epiderma un vaska kārtā. Augšējām lapām vienmēr ir spēcīgāk attīstīta zedeņu parenhīma, bet vājāk — čauganā parenhīma. Šo lapu šūnās arī osmotiskā vērtība un šūnu sūcējspēks lielāks nekā apakšējo lapu šūnās. V. Zaļenskis atzīmē, ka augšējās lapas ilgāk paliek dzīvas, kad apakšējās jau atmirušas. Līdz ar to pirmo reizi augu fizioloģijā tika formulēts uzskats par to, ka orgāna kseromorfā struktūra var būt saistīta ar intensīvu transpirāciju un lielu sausumizturību. V. Zaļenskis arī norāda, ka augšējo lapu kseromorfā struktūra veidojusies, tām vienmēr atrodoties ūdens deficītā. Citu

autoru darbos šis likums vēl padziļināts, norādot, ka starp dažādu stāvu lapām pastāv arī bioķīmiskās atšķirības.

Tātad augu kseromorfā struktūra ir īpašība, kas veidojas paša auga dzīvē atkarībā no attiecīgajiem dzīves apstākļiem, ūdens deficīta — *sausuma*, kas tomēr nedrīkst būt pārāk liels un ilgstošs, lai neizraisītu auga bojāeju.

Augu sausumizturība var mainīties arī *minerālelementu ietekmē*. Sausumizturību samazina lielas slāpekļa mēslojuma devas. A. Ārlands noskaidrojis, ka jebkurš minerālelements, atrodoties trūkumā vai pārākumā pār citiem, izraisa pastiprinātu transpirāciju — samazina augu izturību pret sausumu. Pēc M. Škoļņika un tā līdzstrādnieku pētījumiem, liela nozīme augu sausumizturības palielināšanā izrādījušies mikroelementiem.

Augiem nonākot sausumā, mainās to fitohormonu — stimulatoru un inhibitoru attiecības. Samazinās stimulatoru, sevišķi citokinīnu saturs, pieaug abscizskābes (ABS) un etilēna daudzums augos. Tas paātrina augu novecošanos un pat lapu nomešanu.

2.18. DAŽĀDU AUGU GRUPU PIEMĒROŠANĀS ŪDENS REŽIMAM

Augs spēj daļēji regulēt savu ūdens režīmu. Jau K. Timirjazevs atzīmēja dažādo anatomisko izveidņu lielo nozīmi transpirācijas ierobežošanā. Sos K. Timirjazeva norādījumus apstiprinājuši arī jaunākā laika eksperimenti. Pēc viņa uzskata, auga sausumizturība ir aktīvs fizioloģisks process — tā ir auga spēja atbilstoši reaģēt uz sausumu ar tiem līdzekļiem, kas izveidojušies auga organismā sausuma ietekmē.

Ilgu laiku augot noteiktos augtēnes apstākļos, augi piemērojas tiem gan morfoloģiski un anatomiski, gan arī fizioloģiski. Tādēļ visus augus var iedalīt vairākās ekoloģiskās grupās:

- 1) *hidrofīti* — augi, kas aug ūdenī;
- 2) *higrofīti* — augi, kas aug pastāvīgi slapjās vietās;
- 3) *mezofīti* — augi, kas aug vairāk vai mazāk ar mitrumu nodrošinātās vietās;
- 4) *kserofīti* — augi, kas aug augtēnēs, kur bieži novērojams sausums.

Ne higrofīti, ne hidrofīti nav sausumizturīgi. Mezofītu grupā ir tādi augi un augu formas, kas var būt diezgan izturīgi pret sausumu, bet ir arī tādi, kas nav sausumizturīgi. Sausumizturība ir kserofītu raksturīga īpašība. Tomēr sausās augtēnēs aug arī grupa augu, kuriem nepiemīt sausumizturība. Tos sauc par *pseudokserofītiem*.

Vairums mūsu kultūraugu, kā arī meža koki pieder pie mezofītu grupas. No kokiem vistuvāk kserofītiem ir priedes un ozoli. Bet arī tie ir tikai kserofītie mezofīti. Kserofītiem transpirācijas intensitāte ievērojami augstāka (2,5 reizes) nekā tās pašas sugas mezofītu pārstāvjiem. Tā kā kserofīti aug tādos augtēnes apstākļos, kur fotosintēze iespējama ierobežotu laiku, tiem nozīmīgs ir lielais atvārtniņu

skaits. Līdz ar to, protams, palielinās arī transpirācijas intensitāte. Kserofītiem labi attīstītas kutikulas dēļ ļoti niecīga ir kutikulārā transpirācija — $\frac{1}{25}$, bet mezofītiem — $\frac{1}{5}$ — $\frac{1}{2}$ no atvārsnīšu transpirācijas. Tādēļ, ja kserofīti aizver atvārsnītes, tie samazina savu transpirāciju 25 reizes. Kserofītiem atvārsnītes arī ilgāk spēj palikt atvērtā stāvoklī, līdz ar to pagarinās fotosintēzes laiks. Ar aizvērtām atvārsnītēm tie ilgi var saglabāt dzīvotspēju un sausuma apstākļos bojā neaiziet.

Dažas sauso augteņu augu sugas ir ļoti sausumizturīgas. Augu sausumizturības pamatā var būt 1) to aktīva pretošanās izžūšanai, gan palielinot ūdens aizturošos spēkus, gan samazinot transpirāciju; 2) labāka ūdens apgāde; 3) izvairīšanās no sausuma; 4) pasīva pakļaušanās sausumam.

Transpirāciju augi samazina, izveidojot matiņus, vaska kārtu, palielinot ūdens aizturošos spēkus un samazinot atvārsnīšu skaitu. Pie tādiem augiem pieder sukulenti, kā arī matainie un dzelkšņainie kserofīti. Matiņi pasargā arī augus no pārkaršanas saules staros. Tomēr arī matainie kserofīti novīst. Daudziem no tiem ir ļoti spēcīga sakņu sistēma (*Verbascum*, *Stachys*). Daži kserofīti sausumā spēj ierītināt lapas; atvārsnītes tiem atrodas tikai vienā lapas pusē, tāpēc, lapas ierītinot, samazinās transpirācija. Šiem augiem ir bieza kutikula, labi attīstīti mehāniskie audi, kā arī spēcīga sakņu sistēma.

Ipaša augu valsts grupa ir *sukulenti*. Tiem attīstīti biezi, galīgi orgāni, kuros atrodas ūdens rezerves. Dažiem augiem šim nolūkam noder stumbri, bet dažiem — lapas (kaktusi, *Sempervivum*, *Sedum*). Sukulentu sakņu sistēma gan nav dziļa, toties tā izplatīta ļoti plaši augsnes virskārtā. Tas dod iespēju tiem izmantot pat visniecīgākos nokrišņus, kas dziļāk zemē neiesūcas. Šos augus klāj bieza kutikula, tiem ir maz atvārsnīšu, maza iztvaikojošā virsma un lieli ūdens aizturošie spēki. Tādēļ sukulenti ūdeni patērē ļoti lēni. Tie var mēnešiem ilgi iztikt bez ūdens un ar saviem krājumiem nodrošināt pat ziedu attīstību. Tie piemēroti audzēšanai dzīvokļos, kur sauss gaiss.

Daudziem kserofītiem ļoti labi attīstīta arī sakņu sistēma, kas augu ļoti labi spēj apgādāt ar ūdeni. Kamieļzāle (*Alhagi camelorum*) var augt tuksnešainajās augsnēs tikai ļoti spēcīgi attīstītās sakņu sistēmas dēļ, ar kuru tā var uzsūkt ūdeni no dziļiem augsnes slāņiem. Tas ir neliels krūmiņš, kura dziļi zemē esošās saknes diametrs ir 8—10 cm, bet garums — 30 m. Lapas šim augam klātas ar ļoti biezu kutikulu.

Raksturīga sauso augteņu augu grupa ir *efemēri* un *efemeroidi*. Tie ir pseidokserofīti. Šo augu raksturīgākā bioloģiskā pazīme ir ļoti straujā attīstība. Nereti to attīstības cikls nepārsniedz 2—3 nedēļas. Pa lielākai daļai tie veģetē agri pavasarī (*Colchicum* — rudenī). Viengadīgos šīs grupas augus sauc par *efemēriem*, bet daudzgadīgos — par *efemeroidiem* (stepju tulpes). Tātad šie augi attīstās tādos pašos augtēnes apstākļos kā mezofīti, — kad mitruma augsne ir pietiekami daudz. Sausuma periodu tie pānes miera stāvoklī sēklu, sīpolu vai citu sakņu pārveidņu veidā. Tātad arī šie augi izvairās no sausuma.

Kērpji un dažas alģes spēj panest pat pilnīgu izžūšanu līdz gais-sausam stāvoklīm. Šie augi var izžūt vairākkārt un tomēr spēj sa-glabāt dzīvotspēju. Taču pieaugumi tiem ir niecīgi.

Arī mūsu klimata apstākļos veģetācijas perioda laikā nereti no-vērojami īsāki vai garāki sausuma periodi, tādēļ arī mūsu lauksaim-niecības kultūrām svarīga ir sausumizturības problēma. Vienas un tās pašas kultūras dažādas šķirnes sausumu pacieš dažādi. Tā, pie-mēram, N. Sisakjans konstatējis, ka kviešu šķirnēm, kuras neizturī-gākas pret sausumu, ūdens saturs audos vienmēr ir lielāks nekā šķir-nēm, kas ir sausumizturīgākas.

N. Sisakjans pētījis fermentu sintēzes spējas 2 kviešu šķirnēm — 'Lutescens-062', kas ir sausumizturīga, un 'Cezium-0111', kas ir ne-izturīga pret sausumu. Izrādījies, ka sausumizturīgākajai šķirnei fer-mentu sintēzes spējas bijušas novērojamas pat tad, kad augs bija zaudējis 50% no maksimālā ūdens satura. Turpretim sausumneizturi-gajai šķirnei fermentu sintēzes spējas pilnīgi zudušas, jau zaudējot 20% no maksimālā ūdens satura.

No teiktā izriet, ka visizturīgākie pret sausumu ir augi, kas spēj vispilnīgāk izmantot mitrumu, nodrošinot vienlaikus arī vislielākos zaļās masas pieaugumus, kuri spēj no augsnes izmantot visniecī-gākos ūdens krājumus un līdz minimumam samazināt transpirāciju. Kritiskos gadījumos tiem jābūt spējīgiem bez ievērojamiem zaudē-jumiem panest arī lielāku vai mazāku višanu. Tas jāievēro, selek-cionējot sausumizturīgus kultūraugus, audzējot ātraudzīgas un augst-ražīgas šķirnes. Tā, piemēram, izrādījies, ka stāvs lapojums augam dod tikpat lielu ūdens ietaupījumu, cik tas saņemtu ar vienreizēju laistīšanu.

Arī akotainajām un bezakotainajām labību šķirnēm ūdens zudums ir dažāds. Tā, piemēram, konstatēts, ka tās miežu šķirnes, kurām labi attīstīti akoti, zaudē par 40% vairāk ūdens nekā bezakotainās šķirnes.

2.19. APŪDEŅOŠANAS FIZIOLOĢISKIE PAMATI

Sausums nelabvēlīgi ietekmē augu fizioloģiskos procesus, bet ilg-stoša sausuma gadījumā augi pat var iet bojā. No teiktā izriet, ka sekmīga augu audzēšana, resp., lauksaimniecības nozares — aug-kopība un dārzkopība —, sausuma piemeklētos rajonos iespējama tikai tad, ja augus mākslīgi apgādā ar ūdeni. Mūsu zemē šādi rajoni ir Vidusāzijā, Kaukāza republikās, Pievolgā un Ukrainas dienvidos. Ne tikai šajos tipiskajos sausuma rajonos, bet arī Baltijas republikās atsevišķos veģetācijas periodos trūkst mitruma, ja ilgāku laiku nav bijis nokrišņu. Ar pareiziem agrotehnikas paņēmieniem mūsu repub-likas apstākļos nereti var iztikt bez speciālas ūdens piegādes lauk-augu sējumiem. Šādi agrotehniskie paņēmieni ir *savlaicīga sēja*, kad augu attīstības sākumā augsne vēl ir pietiekami daudz pavasara mitruma; *ciņa ar nezālēm*, kas ir ļoti spēcīgi ūdens patērētāji, jo transpirē pat intensīvāk nekā kultūraugi; *rušināšana*, ko nereti sauc

par sauso laistišanu. Rušināšanas rezultātā tiek izjaukti kapilāri augšnes virskārtā, tādējādi ūdens no apakšējiem dziļākajiem slāņiem vairs nevar pacelties līdz augšnes virskārtai un no turienes iztvaikot. Ūdens paceļas līdz irdenajam slānim, kur to var uzņemt augu saknes; *organiskā mēslojuma devas*, kas palielina augsnē saistītā ūdens daudzumu, u. c.

Tomēr ilgākos sausuma periodos ar šiem paņēmieniem vien nepietiek, lai uzturētu vajadzīgā stāvoklī augu ūdens režīmu. Daudzās mūsu republikas saimniecībās, piemēram, Pūres dārzkopības izmēģinājumu stacijā, kolhozā «Lāčplēsis», Rīgas rajona Leņina padomju saimniecībā, Bulduru sovhoztehnikumā, LLA mācību un pētījumu saimniecībās un citās saimniecībās, vajadzības gadījumā izmanto mākslīgā lietus iekārtas. Ūdens piegāde augiem *mākslīgā lietus veidā* ir viens no labākajiem paņēmieniem, jo tas ne tikai uzlabo mikroklimatu virs augu segas, bet neatstāj nelabvēlīgas sekas arī augsnē.

Tipiskos apūdeņojamās lauksaimniecības rajonos, kur ūdens jāpiegādā lielām lauksaimniecības augu sējumu platībām lielos daudzumos un lielos attālumos, lieto citus apūdeņošanas paņēmienus. Tādi ir *lauku aplūdināšana* ar ūdeni uz noteiktu laiku, *ūdens pievadišana pa vagām* (grāvīšiem); *ūdens piegāde pa porainām apakšzemes caurulēm*. Vietās, kur tas ir izdevīgi, izmanto arī *mākslīgo lietu* un citus paņēmienus ūdens piegādei augiem. Vienlaikus piegādājamā ūdens daudzums nedrīkst būt ne pārāk mazs, ne arī pārāk liels. Ja tas ir pārāk mazs, tad ūdens neiesūcas pietiekami dziļi zemē, kur atrodas galvenā sakņu masa, bet sasalpina tikai augšnes virskārtu, tā izraisot virsējās sakņu sistēmas izveidošanos. Vēlāk, virskārtai izžūstot, šīs saknes aiziet bojā, un augi no sausuma cieš vēl vairāk nekā ne-laistīti. Ja vienlaikus piegādājamā ūdens daudzums ir pārāk liels, tad tas iesūcas zemē dziļi un var nonākt līdz dziļākajiem augšnes slāņiem, kas satur palielinātu daudzumu sāļu. Sāļi ūdeni var izšķīst un pacelties līdz aramkārtai, kur sāļu koncentrācija var kļūt pārāk liela un izraisīt nevēlamas pārmaiņas augu fizioloģiskajos procesos.

Apūdeņošanas apstākļos vienmēr ir ļoti svarīgi iztikt ar mazāku ūdens daudzumu, tādēļ it īpaši jāievēro *laistišanas termiņi*. Augiem ūdens jāpiegādā visu veģetācijas periodu vienmērīgi, lai tie nekad nenonāktu ūdens deficītā un viņas dēļ nesamazinātu savu produktivitāti. Jautājumu par vislabāko termiņu ūdens piegādei pētījuši daudzi zinātnieki, jo augu viņas pazīmes nevar uzskatīt par apmierinošu rādītāju. Višana, kaut arī īslaicīga, nelabvēlīgi ietekmē augu augšanu, attīstību un līdz ar to arī ražas veidošanos. Atjaunojoties normāliem ūdens režīma apstākļiem, tikai pēc attiecīga laika atjaunojas normāli fizioloģiskie procesi.

Apūdeņojamo augu ūdens režīma īpatnības atkarīgas no piegādājamā ūdens normu lieluma un biežuma. Pēc I. Krasovskas un F. Skazkina pētījumiem, apūdeņojamos augos vērojamas fizioloģisko procesu izmaiņas ne tikai pirms ūdens saņemšanas, kad tā sāk jau trūkt, bet arī ūdens saņemšanas laikā un īsi pēc tam. Katra laistīšana izraisa augšnes sablīvēšanos. Tā samazina augšnes ūdenscaur-

laidību un ūdensietilpību. Liels ūdens daudzums izmaina augšnes aerāciju, un tas nomāc sakņu darbību. Lapu mezofila šūnās ievērojami palielinās osmotiskais spiediens. Dažkārt notiek atvārsnišu aizvēršanās, un rezultātā samazinās fotosintēze. Tas novērojams ūdens saņemšanas laikā un arī dažas dienas vēl pēc tam. Tādēļ jāizvairās no pārāk biežas laistīšanas ar mazām ūdens devām. Arī lielas ūdens devas, kā jau aizrādīts, attiecīgos apstākļos var izraisīt nevēlamas sekas. Tāpēc svarīgi ir piegādāt augiem ūdeni pietiekamā daudzumā un īstajā laikā.

2.20. LAISTĪŠANAS TERMIŅU FIZIOLOĢISKAIS PAMATOJUMS

Augu višanas sākumu nevar atzīt par apmierinošu rādītāju laistīšanas termiņu noteikšanai. N. Maksimovs, N. Petinovs, V. Sardakovs, A. Kružilins, G. Zablude, D. Skazkins un citi autori ar saviem darbiem palīdzējuši atrast raksturīgākās augu fizioloģiskās pazīmes un rādītājus, pēc kuriem ieteicams orientēties, nosakot laistīšanas termiņus. Tas ir viens no lielākajiem augu fiziologu ieguldījumiem apūdeņojamās lauksaimniecības attīstībā. Par ūdens bilances deficītu augs signalizē ar 3 vienkāršiem un viegli konstatējamiem fizioloģiskiem rādītājiem: 1) ar šūnu sūcēj spēka palielināšanos; 2) ar šūnu osmotiskās vērtības palielināšanos un osmotiskā spiediena samazināšanos; 3) ar atvārsnišu stāvokli.

Sūcēj spēka lielums (atmosfērās) laistīšanas nepieciešamības gadījumā atšķiras dažādiem augiem. Šis lielums mainās arī vienam un tam pašam augam dažādos ontogēnēzes periodos. Sūcēj spēka lieluma nozīmi sevišķi uzsvēris un visvairāk pētījis V. Sardakovs. Sūcēj spēka lielums dažādiem augiem atsevišķos ontogēnēzes periodos ir šāds:

kokvilnai	
pirms ziedēšanas	12 atm
ziedēšanas laikā	14 „
nogatavošanās laikā	16 „
vasaras kviešiem	
cerošanas sākumā	8—9 atm
stiebrošanas—vārpošanas laikā	9—10 „
graudu veidošanās laikā	11—12 „
lucernai	
dīgstu parādīšanās laikā	3—5 atm
pumpurošanās laikā	8—11 „
ziedēšanas laikā	14—18 „

Šūnu sūcēj spēka lielums ir viens no drošākiem un precīzākiem rādītājiem laistīšanas termiņu noteikšanai.

Par pietiekami drošu un ērtu laistīšanas nepieciešamības rādītāju atzīts arī *atvārsnišu stāvoklis*. Atvārsnišu atvēršanās dinamika

dienas laikā atspoguļo augu nodrošinājumu ar ūdeni. Plaši atvērtas atvārsnītes liecina par ļoti labu augu apgādi ar ūdeni. Pakāpeniski samazinoties izmantojamā ūdens daudzumam augsnē, samazinās arī atvārsnišu spraugas. Ūdens trūkmā atvārsnītes vispār neatveras. Pēc N. Petinova pētījumiem, augiem jādod ūdens tad, kad atvārsnišu spraugas vēl nav pilnīgi aizvērušās.

Apūdeņošanas apstākļu augošo augu fizioloģisko procesu gaita ir nevienmērīga. Pēc liknēm, kas attēlo šos procesus, var noteikt, kad notikusi laistīšana. Jau iepriekš atzīmēts, ka laistīšanas laikā un dažas dienas pēc tam novērojami daži traucējumi augu fizioloģiskajos procesos, it sevišķi tad, ja ūdeni pievada, applūdinot visu lauka virsmu. Šis pārmaiņas acīmredzot izraisa osmotiskā spiediena un temperatūras straujā maiņa augu šūnās. Drīz šie traucējumi beidzas, un augi sāk uzrādīt augstu fotosintēzes aktivitāti. Pēc noteikta laika šī aktivitāte sāk samazināties un sasniedz kontroles, t. i., ar ūdeni vienmērīgi apgādātu augu fotosintēzes aktivitātes līmeni. Tā kā laistīšana palielina augu prasības pēc ūdens, tad atkārtotas laistīšanas nokavēšanas rezultātā laistītie augi no sausuma cieš vairāk nekā kontroles augi, kurus nelaista nemaz.

Apūdeņojamā augkopība vai dārzkopība ir ļoti intensīvas lauksaimniecības nozares. Tās prasa lielus materiālo līdzekļu un laika ieguldījumus. Tādēļ arī to ražotajai produkcijai jābūt lielai, lai savukārt maza būtu produkcijas pašizmaksa. Tas nozīmē, ka augi jāapgādā ne tikai ar ūdeni, bet arī ar minerālvielām. Augsnei jābūt aerētai un jāsaturs pietiekami daudz organisko vielu (oglekļa dioksīda avots fotosintēzei).

Laistīšanas normām un termiņiem jāatbilst katra kultūrauga īpatnējām prasībām un īpatnībām ontogēnēzes ciklā. Tā, piemēram, N. Petinovs norāda, ka vasaras kvieši ar ūdeni sevišķi jānodrošina šādos ontogēnēzes periodos:

- 1) ziedkopas aizmetņa diferenciācijas sākumā (pēc F. Kupermanes — III organogēnēzes etaps), kas atbilst cerošanas sākumam;
- 2) putekšņu mātšņu reduktīvās dalīšanās sākumā (VI organogēnēzes etaps), kas atbilst stiebrošanas sākumam;
- 3) dzimumšņu veidošanās laikā (VII un VIII organogēnēzes etapi), kas atbilst vārpošanas sākumam;
- 4) graudu veidošanās periodā (X organogēnēzes etaps), kas atbilst zaļgatavības un piengatavības fāzēm.

Pēc G. Zabludas pētījumiem, arī citām labībām šajās attīstības stadijās un organogēnēzes etapos ir paaugstināta jutība attiecībā pret mitruma saturu augsnē. Tas jāievēro, organizējot augu laistīšanu.

Dažādas labību šķirnes uz laistīšanu reaģē atšķirīgi. Tā, piemēram, sausumizturīgā kviešu šķirne 'Lutescens-062' laistīšanas rezultātā devusi ražas pieaugumu par 65%, bet sausumneizturīgais 'Kviešu—vārpas hibrīds-22850' — par 200%. Apūdeņošanas apstākļos augušo augu pēcnācēju paaudzei arī nepieciešama apūdeņošana. Tādi novērojumi iegūti rajonos, kur lauksaimniecībā plaši tiek iz-

mantota apūdeņošana. Sādi augi tiem sagādātos uzlabotos mitruma un minerālās barošanas apstākļus izmanto daudz pilnīgāk nekā tās pašas šķirnes augi, kuri iegūti no neapūdeņotās vietās auguši vecākiem.

2.21. PĀRMĒRĪGA MITRUMA IETEKME UZ AUGIEM

Augiem kaitīgs ir ne tikai ūdens trūkums, bet arī pārmērīgs mitrums. Iemesls tam ir nevis pats ūdens (augi izaug pat ūdenskultūrās un hidroponikā), bet gan skābekļa trūkums sakņu elpošanai pārmērīgi mitrās augsnēs. Novērojama hipoksija vai anoksija, t. i., skābekļa nepietiekamība vai trūkums.

Pārmērīgs mitrums un skābekļa trūkums augsnē augiem kaitē netieši. Šādās augsnēs pastiprinās anaerobie procesi. Aerobo baktēriju darbība tiek nomākta, toties darbojas anaerobie mikroorganismi, kuri izraisa rūgšanas procesus. Novērojama arī neorganisko (dzelzs u. c.) savienojumu reducēšana. Šo anaerobo procesu rezultātā veidojas *purvu toksīni*, kas vairumam augu ir indīgi. Šādos apstākļos var augt tikai purva augi, kuru saknes pret toksīniem ir nejutīgas un ar skābekli tiek apgādātas no atmosfēras. Šiem augiem stipri attīstītas starpšūnu telpas, kas veido veselu dobumu sistēmu. Visi šie dobumi pildīti ar gaisu (aerenhīma).

No kultūraugiem rīss pārmērīgu mitrumu ne tikai panes, bet attiecīgās attīstības periodos tas pat ir nepieciešams. Tomēr vairums kultūraugu šādās augsnēs normāli attīstās tikai pēc nosusināšanas.

Anaerobos apstākļos rūgšanas procesu rezultātā rodas skābes, kas palielina augsnē ūdeņraža jonu koncentrāciju. Pēc purvu nosusināšanas atjaunojas aerobie procesi un nedaudz palielinās pH, tomēr bieži vien bez speciālas kārķošanas iztikt nevar.

Pēc J. Peives un tā līdzstrādnieku datiem (Latvijās PSR ZA Bioloģijas institūtā), purvu augsnes ir nabadzīgas ar mikroelementiem. It sevišķi izpaužas vara trūkums, tādēļ ieteic nosusinātās purvu augsnēs iestrādāt pirīta izdedžus, kuri satur varu.

Ja kultūraugi īslaicīgi pārplūst ar ūdeni, arī tad novērojamas kaitīgas sekas. Jūtīgākie aiziet bojā — izslikst, mazākjutīgie paliek gan dzīvi, bet nikuļo, tādēļ pārsvaru augšanā un attīstībā iegūst nezāles, kuras pārplūšanu, tāpat kā sausumu, iztur labāk nekā kultūraugi.

Pirmā reakcija uz skābekļa trūkumu augsnē ir mitohondriju uzbrīšana sakņu šūnās. Mitohondriji zaudē matriksu, reducējas kristas. Anoksijai turpinoties ilgāk par 2 stundām, izturīgos augos novērojamas adaptācijas pazīmes: degradēto mitohondriju skaits nepalielinās un vēl pēc 3 stundām tādu vairs nav. Neizturīgiem augiem nav šīs apgriezeniskās reakcijas. Anoksijai turpinoties, tie aiziet bojā. Tiek bojāta arī hloroplastu struktūra. Tas rada traucējumus fotosintēzē. J. Ostapčuks un J. Beļeckā (1985) atzīmē, ka galvenais iemesls augu bojāejai hipoksijas vai anoksijas gadījumā ir traucējumi enerģētiskajā vielmaiņā. V. Poļevojs (1982) norāda, ka

pārliecīgs mitrums, tāpat kā sausums, strauji samazina citokinīnu sintēzi saknēs un virszemes daļu apgādi ar tiem. Dzimumi pārstāj augt. Sākas strauja augu novecošanās, jo palielinās ABS saturs augos.

Kokaugi īslaicīgu pārplūšanu panes viegli. Tā, piemēram, ozolu dīgsti zem ūdens var atrasties pat veselu mēnesi bez jaunām sekām. Priežu dīgsti šādos apstākļos aiziet bojā. Pieauguši koki, arī priedes, īslaicīgu pārplūšanu panes labi.

Pārmērīga augsnes vai gaisa mitruma apstākļos nereti novērojama labības *veldrēšanās*. Veldrēšanās galvenais cēlonis ir pareizas attiecības traucējums starp auga virszemes daļu masu un tā stiebra apakšējās daļas stiprumu. Tas novērojams gadījumos, kad augšana nav harmoniska — stumbrs garumā aug pārāk strauji, turpretim tā augšana resnumā un mehānisko audu veidošanās atpaliek.

Zālaugi spēj pacelt savas vārpas ar augšējiem stiebra posmiem, jo mezglu vietās tie saglabā meristemātiskos audus un spēju augt. Sajā gadījumā novērojama negatīvā ģeotropisma kustība. Lai gan saveldrējušies augi daļēji spēj pacelt uz augšu savus stiebrus un vārpas, raža tiem tomēr ir samazināta. Tādēļ augkopībā vienmēr stingri jāievēro visi tie agrotehniskie pasākumi, kas palīdz izsargāties no veldrēšanās:

- 1) jāregulē ūdens režīms;
- 2) jāizvairās no pārmērīga un vienpusīga slāpekļa mēslojuma, jāievēro līdzsvars arī starp kālija un fosfora daudzumu augsnē;
- 3) jāievēro pareiza iēsējas norma, lai uz katru platības vienību nebūtu pārāk liels augu skaits, kuri savstarpēji cits citu var apēnot un izraisīt etioloģijas pazīmju rašanos;
- 4) jāsej pret veldri izturīgas šķirnes, kuras spēj dot augstas ražas un kurām ir spēcīgi attīstīti mehāniski audi stiebrā, tāpēc tās neveldrējas. Sai īpašībai liela vēriba jāpievērš, arī selekcionējot jaunās šķirnes;
- 5) jāsaģē augi no slimībām vai arī jāaudzē imūnas šķirnes;
- 6) jāapkaro nezāles, kas noēno kultūraugus, kā arī dažādas vījas un tīteņi, kas aptinas ap kultūraugu stiebriem, padara tos smagākus un veicina veldrēšanos.

Lauksaimniecības praksē sāk izmantot arī dažādus sintētiskus preparātus, ar kuriem panāk augiem lielāku izturību pret veldri. No tādiem preparātiem var minēt CCC (hlorholinhlorīdu), etreļu, kampozānu (O. Romanovska).

3. Augu minerālā barošanās

3.1. AUGU MINERĀLĀ BAROŠANĀS KĀ VIENS NO GALVENAJIEM FAKTORIEM AUGU PRODUKTIVITĀTES CELŠANĀ

Mūsu republikā augsnes visumā ir nabadzīgas ar galvenajiem augu minerālās barošanās elementiem. Tā, piemēram, pēc J. Peives, K. Bamberga un A. Zemītes datiem, gandrīz 60% mūsu republikas augsņu ir podzolētas. Tajās kopējā slāpekļa ir vidēji 0,14% (melnzemēs — 2—4%), P_2O_5 — 6,8—7,9 mg/100 g augsnes, bet K_2O — 7,8—9,6 mg/100 g augsnes. Kā liecina J. Peives un viņa līdzstrādnieku dati, mūsu republikas augsnēs bieži vien trūkst arī mikroelementu. Tajā pašā laikā izmēģinājumu dati rāda, ka labs augu nodrošinājums ar P_2O_5 ir tikai tādās augsnēs, kurās tā ir 14—20 mg/100 g augsnes. Tas pats attiecas arī uz nitrātu saturu augsnē. Turpretim ar K_2O augi nodrošināti pietiekami, ja tā daudzums ir 20—40 mg/100 g augsnes.

Starpība starp augsnē esošo un augiem vajadzīgo barības elementu daudzumu norāda, cik svarīga lauksaimniecības augu produktivitātes celšanā mūsu republikas augsnē ir augu minerālās barošanās apstākļu pareiza noregulēšana. Barības elementu deficīts augsnē jānovērš ar dažādiem mēslošanas līdzekļiem. Tādēļ mūsu republikā partijas un valdības lēmumi attiecībā uz lauksaimniecības ķimizāciju ir sevišķi nozīmīgi un aktuāli.

Visi rūpniecībā ražotie minerālmēslojumi pareizi un racionāli jāizmanto augu barošanai, tādēļ liela nozīme ir šo jautājumu noskaidrošanai *praksē*. Šim nolūkam plaši izvērstas darbs lauksaimniecības izmēģinājumu stacijās un pētījumu saimniecībās.

Augu minerālās barošanās jautājumu izpētei ir ļoti svarīga *teorētiskā nozīme*. Pētot dažādu minerālelementu lomu augu dzīvības procesos, to iedarbību uz šiem procesiem, tiek gūtas atbildes uz daudziem jautājumiem, kas skar pašu dzīvības parādību būtību.

Neatliekamais uzdevums bioloģijas zinātnes nozaru pārstāvjiem ir noskaidrot dzīvības parādību būtību un iemācīties regulēt dzīvības procesus. Fizioloģisko procesu regulācija pašlaik izvērzījies par vienu no galvenajām problēmām, kuras atrisināšanai nepieciešams koncentrēt pētnieku spēkus.

3.2. MĀCĪBAS PAR AUGU MINERĀLO BAROŠANOS ATTĪSTĪBA

Pirmsākumi mācībai par augu minerālo barošanos meklējami Senajā Romā. Jau senie romieši, cenšoties iegūt augstākas ražas, lauksaimniecības kultūru audzēšanai izmantoja dažādus mēslošanas līdzekļus, piemēram, kūtmēslus, fekālijas, pelnus, mergeli un pat zālmēslojumu. 16. gadsimta darbos jau atrodamas ziņas par to, ka augu augšanai vajadzīgs sāls. 1563. gadā Bernārs Palisi rakstīja, ka sāls ir pamatā visam dzīvajam un sējumu augšanai. Viņš norādīja, ka kūtmēsliem, ko izved uz lauka, nebūtu nekādas nozīmes, ja tie nesaturētu sāli. Kā mēslošanas līdzekli viņš rekomendēja arī pelnus, jo arī tie satur augu augšanai nepieciešamo sāli. Bet tikai pēc 300 gadiem šie norādījumi ieguva eksperimentālu pierādījumu.

Par augu barošanos daudz rakstīja 17. gs. ķīmiķis J. Glaubers, norādot, ka pelnu elementi un slāpeklis sastāda vienīgo pamatu augu augšanai, un pat ieteica salpetra šķīdumā mērcēt sēklas pirms sējas. Kaut gan 17. gadsimtā valdīja J. Van Helmonta izvirzītā augu ūdens barošanās teorija, kura pamatojās uz viņa eksperimentu, tomēr tajā pašā laikā daudzi zinātnieki norādīja, ka augu augšanai vajadzīgi gan pelnu elementi (sāļi), gan salpetris.

1699. gadā Dž. Vudvords no eksperimenta rezultātiem secināja, ka nevis no ūdens, bet no augsnes veidojas augs, jo no tās augs saņem sev barības vielas. Vudvorda mēģinājums tomēr nenoskaidroja, kuras augsnes sastāvdaļas augs izmanto sev par barību.

Kālija vajadzība augiem pirmo reizi atzīmēta Homa darbā 1756. gadā, bet uz fosfora vajadzību augiem pirmoreiz norādīja Donalds 1795. gadā.

Krievu zinātnieks I. Komovs 1788. gadā grāmatā «Par zemkopību» apskatīja augu barošanās jautājumus un rakstīja arī par humusa teoriju. Tajā atrodami norādījumi par augu barošanos no gaisa.

1792. gadā savā muižā Kalugas guberņā D. Poltorackis iekārtoja lauka izmēģinājumus augu sekām. Šie izmēģinājumi notika 44 gadus pirms francūža Ž. Busengo izmēģinājumiem Behelbronā, kurus parasti uzskata par pirmajiem agronomijas zinātnes vēsturē.

Kaut gan 17. un 18. gs. daudzu autoru darbos izteikti visumā pareizi atzinumi par augu minerālo barošanos, tomēr eksperimentālo datu trūkums zinātnes atziņu propagandas nepilnība bija par iemeslu tam, ka 1800. gadā par pareizu tika atzīta H. Šrādera atbilde uz Berlīnes Zinātņu akadēmijas konkursam izvirzīto jautājumu — no kurienes augos rodas pelnu elementi. Uz šo jautājumu Šraders atbildēja, ka augi barojas ar zemes sulām un ka pelnu elementus tie veido paši. Pelnu elementi rodas augos kā augšanas procesa blakusprodukts. Šis fakts liecina par to, cik nepilnīgi un pretrunīgi tajā laikā bija uzskati par augu minerālo barošanos.

Viens no ievērojamākajiem tā laika augu barošanās pētniekiem bija N. Sosīrs. 1804. gadā savā grāmatā «Augu ķīmiskās analīzes» viņš deva pamatus pareizam priekšstatam par augu minerālo baroša-

nos. Izmantojot ķīmisko analīzi kvantitatīvās metodes, viņš norādīja, ka ūdens un minerālvielas tiek uzņemtas ne tādā daudzumu attiecībā, kādā tās ir barības šķīdumā. Barības elementus augi no šķīduma uzņem selektīvi. N. Sosīrs konstatēja, ka, audzējot augus no sēklas tikai ūdenī vien, pelnu daudzums tajos palielinās ļoti maz. To viņš izskaidroja ar ūdenī iekļuvošo putekļu ietekmi. Tomēr N. Sosīra secinājumi plašu atzinību neguva.

N. Sosīra darbus ļoti augstu vērtēja K. Timirjazevs. Viņš nosauca Sosīru par 19. gadsimta lielāko ķīmiķi fiziologu. Viens no zinātniekiem, kas savos darbos attīstīja tālāk Sosīra idejas, bija Maskavas universitātes profesors M. Pavlovs. Savu eksperimentu rezultātus viņš apkopoja grāmatā «Zemkopības ķīmija», kura iznāca 1825. gadā.

Uzskatus par augu barošanos ar minerālvielām no augsnes atbalstīja un tālāk izstrādāja Ž. Busengo un M. Sprengels. Ž. Busengo savā muižā Elzasā 1836. gadā iekārtoja izmēģinājumus par minerālelementu riņķojumu augsnē un ražā. Laika posmā no 1837. līdz 1839. gadam vācu ķīmiķis M. Sprengels publicēja vairākus rakstus par augu minerālo barošanos. Gan Ž. Busengo, gan arī M. Sprengela darbi deva triecienu A. Tēra izvirzītajai humusa teorijai* un bija liels ieguldījums pareizu uzskatu izveidošanai par augu minerālo barošanos 1838. gadā Getingenas universitātē izsludināja konkursu par pelnu elementu rašanās un to nozīmes noskaidrošanu augu dzīvē. Konkurssam beidzoties, 1842. gadā prēmiju saņēma Vigmans un Polstrofs par iesniegto rezumējumu, ka «augu augšana apstājas, ja tiem netiek doti izšķīdušā veidā pelnu elementi, kurus augi uzņem no zemes».

1840. gadā iznāca vācu ķīmiķa J. Lībiga grāmata «Ķīmija zemkopībā un augu fizioloģijā». J. Lībigs bija augu minerālās barošanas teorijas aizstāvis un propagandētājs, tādēļ ātri vien radās pieprasījums pēc minerālmēslojumiem un sāka veidoties arī minerālmēsļu rūpniecība.

19. gs. piecdesmitajos gados Strassfurtē (Vācijā) tika atklātas kālijsāls atradnes. Kālijsāli no šīm atradnēm sāka lietot izmēģinājumos, bet vēlāk arī lauksaimniecībā. 1861. gadā tika noorganizēta pirmā kālijsāls fabrika. Gandrīz tajā pašā laikā sāka arī fosforu saturošo mēslojumu ražošanu un izmantošanu.

Daudzus gadu desmitus nebija skaidrs jautājums par slāpekļa vajadzību un avotiem augstākajiem augiem. Ž. Busengo savos izmēģinājumos ar precīzām ķīmiskām metodēm pierādīja, ka visi augi, izņemot tauriņziežus, uzņem slāpekli no augsnes. Tauriņzieži uzņem slāpekli no gaisa un padara augsni bagātāku ar šo elementu. Ž. Busengo norādīja, ka kūtmēsļu galvenā vērtība ir to lielais slāpekļa saturs. Ž. Busengo veica arī nozīmīgus pētījumus par slāpekļa savienojumu dinamiku augsnē.

* Pēc humusa teorijas, augi uzņem no augsnes humusu jeb trūdu neizmainītā veidā un izmanto to sava organisma uzbūvei.

Jautājumā par slāpekļa vajadzību augiem neskaidrību ienesa J. Lībīga uzskati. Lai nemazinātos augsnes auglība, J. Lībigs proponēja atgriezt augsnē visus tos elementus un tādā daudzumā, kādā tie tiek aiznesti no lauka ar novāktās ražas pelniem. Bet slāpekļis nav pelnu elements. Tāpēc uz slāpekli J. Lībigs savu ieteikumu neattiecināja. Viņš uzskatīja, ka augi uzņem pietiekamā daudzumā slāpekli no gaisa, kur tas attiecīgā daudzumā vienmēr atrodas saistītā veidā (NH_3 , NO , NO_2). Dažas J. Lībīga kļūdas turpmākajos pētījumos tika vēl vairāk pastiprinātas, un rezultātā tika formulēts t. s. *augšnes auglības samazināšanās likums*. No tā izriet, ka tālāka kāda augšanas faktora devas palielināšana dod arvien mazāku efektu — auglības samazinās. Uz šī likuma balstījās arī T. Maltusa reakcionārā pārapsveikuma teorija. So likumu asi kritizēja V. I. Ļeņins, norādot, ka tas nepavisam nav spēkā tādos gadījumos, kad vienlaikus progresē tehnika un pilnveidojas ražošanas metodes. Augšnes auglības samazināšanās likuma nesamierināms pretrinieks bija D. Mendeļejevs. V. Dokučajeva, P. Kostičeva un citu krievu augsnes pētnieku darbos eksperimentāli šis likums tika apgāzts. Viņi pierādīja, ka augsnes auglība ir salikta īpašība. Tā atkarīga no daudziem savstarpēji saistītiem faktoriem un nepārtraukti var palielināties.

19. gs. vidū par mēslošanas līdzekli sāka lietot nitrātus. Daudzās Eiropas valstīs ievada Čiles salpetri. 1903. un 1904. gadā sākās pirmie mēģinājumi sintētiskā slāpekļa mēslojuma ražošanā, bet 1905. gadā Norvēģijā sākās tā rūpnieciskā ieguve.

Pētītas tika arī augiem izmantojamā slāpekļa formas. Augsnē amonija savienojumiem izrādījās tāda pati vai pat vēl labāka iedarbība nekā nitrātiem. Turpretim ūdens kultūrās, kuras pagājušā gadsimta piecdesmitajos gados tika samērā plaši izmantotas minerālās barošanās jautājumu izpētei, amonija savienojumi parasti deva negatīvus rezultātus. Tikai 19. gs. beigās D. Prjaziņņikovs savos pētījumos noskaidroja, kādiem augiem un kādos apstākļos lietojama slāpekļa attiecīgā forma.

Krievijā plašāki pētījumi par augu barošanos sākās no 1866. gada, kad D. Mendeļejevs noorganizēja augu minerālās barošanās pētījumus ģeogrāfiskā aspektā. Šo pētījumu veikšanā piedalījās arī K. Timirjzevs. Mendeļejevs daudz darba ieguldīja arī minerālmēslu ražošanas noorganizēšanā Krievijā. Pirmā superfosfāta fabrika Krievijā sāka darboties 1868. gadā.

Solikamskas kālija atradnes konstatēja jau 1896. gadā, tomēr šī minerālmēslojuma rūpnieciskā ieguve līdz pirmajam pasaules karam netika organizēta. Čariskajā Krievijā nebija slāpekļa mēslojuma rūpniecības. Pašreizējā minerālmēslojuma ražošana Padomju Savienībā gandrīz pilnīgi izveidota tikai Padomju varas gados.

Daudzu 19. gs. zinātnieku darbos, kuri tika veikti galvenokārt lauksaimniecības izmēģinājumu stacijās un agroķīmijas laboratorijās, noskaidrots, ka augu augšana nav iespējama bez N, P, K, Ca, Mg, Fe, S. Tātad 20. gs. sākumā galvenie principiālie jautājumi par augu minerālo barošanos bija jau vairāk vai mazāk noskaidroti.

3.3. AUGU MINERĀLĀS BAROŠANĀS JAUTĀJUMU PĒTĪŠANAS METODES

Augu minerālās barošanās jautājumu pētīšanai jau vairāk nekā 100 gadus tiek izmantotas lauka un veģetācijas metodes.

Strādājot pēc **lauka metodes**, augus audzē *izmēģinājumu laucīnos*, kuru lielums var būt no dažiem kvadrātmetriem (mikrolauciņi) līdz 60—100 m². Lauciņus iekārto noteiktos augsnes un klimatiskajos apstākļos, izvēloties šim nolūkam augsnes mehāniskā un ķīmiskā sastāva ziņā pēc iespējas vienmērīgu lauku ar izlīdzinātu mikroreljefu. Iespējamās lauka nevienādības ietekmi novērš, iekārtojot katru izmēģinājuma variantu 4—6 atkārtojumos. Lauka izmēģinājumu uzdevumi var būt dažādi, piemēram, noskaidrot, kādos daudzumos, kādā formā un kādās attiecībās jādod attiecīgai lauksaimniecības kultūrai barības elementi konkrētas augsnes apstākļos. Lai iegūtos secinājumus varētu vispārināt, izmēģinājumi jāiekārto dažādās augsnēs un dažādos ģeogrāfiskajos punktos, kur atšķirīgi klimatiskie apstākļi. Katrā eksperimentā jābūt kontrolei, ar kuru salīdzina visos pārējos variantos iegūtos rezultātus.

Lai atšķirīgie mēslošanas režīmi savstarpēji neietekmētu augu augšanu un ražas veidošanos blakus esošos lauciņos, starp lauciņiem parasti atstāj *izolācijas joslu*. Izolācijas joslas augi analizēm netiek izmantoti.

Pēc datiem par augu augšanas ātrumu, fenoloģiskajām fāzēm un augu organoģenēzes etapiem, par lapu virsmas veidošanās un sausas pieaugumu dažādu variantu augiem jau veģetācijas perioda laikā var spriest par dažādu mēslošanas režīmu ietekmi uz augu fizioloģiskajiem procesiem, kā arī par attiecīgo mēslošanas līdzekļu nepieciešamību. Tomēr vissvarīgākie izmēģinājumu rezultāti tiek gūti pēc ražas novākšanas. No lauciņiem novāktu ražu nosver, bet sīkākām ražas struktūras vai ķīmiskajām analizēm izmanto lauciņos ievāktu vidējo paraugu. Lai gūtu pārliecību par eksperimenta rezultātu ticamību, iegūtos datus apstrādā pēc matemātiskajām metodēm.

Lauku izmēģinājumos tiek risināti svarīgi augu minerālās barošanās un citi jautājumi. Daudzas zinātnes atziņas, kas gūtas laboratorijās ar citām pētniecības metodēm, var tikt ieviestas lauksaimniecības praksē tikai ar lauka izmēģinājumu starpniecību.

Veģetācijas metodi izmanto lauka izmēģinājumu papildināšanai un atsevišķu konkrētu uzdevumu atrisināšanai. Atkarībā no izmēģinājuma audzēšanas apstākļiem izšķir 1) augsnes kultūras, 2) smilts kultūras un 3) ūdens kultūras. Šie 3 kultūru veidi ir pamatā visdažādāko veģetācijas metodes modifikāciju izveidošanai, kuru īpatnības, priekšrocības un trūkumi aprakstīti attiecīgajās rokasgrāmatās.

Veģetācijas izmēģinājumos augus audzē traukos. Klasiskajos veģetācijas traukos augsnes un smilts kultūrām var iepildīt apmēram 5 kg absolūti sausas augsnes. Iekārtojot *augšnes kultūras*, visos veģetācijas traukos iepilda vienādu, izsijātu un labi sajauktu augsni, kurai pieliek visus paredzētos minerālelementus attiecīgo savienojumu

veidā. Visos traukos iepilda pēc masas vienādu absolūti sausas augsnes daudzumu. Augsnei nosaka pilnu ūdensietilpību un aprēķina, ar cik lielu daudzumu ūdens jāsamitrina traukā iepildītā augsne, lai tā saturētu 60% no pilnas ūdensietilpības (optimālie mitruma apstākļi kultūraugu augšanai). Arī šajos, tāpat kā jebkuros izmēģinājumos, jāparedz kontroles variants, ar kura datiem vēlāk salīdzina citos variantos iegūtos datus.

Kaut arī visos vienāda lieluma traukos iepilda vienādu daudzumu augsnes, nodrošina vienādu mitruma daudzumu, visus traukus novieto vienādos apgaismojuma un temperatūras apstākļos un arī minerālelementus piegādā visos traukos vienādi, tomēr var novērot, ka augu augšana un attīstība dažādos traukos nedaudz atšķiras. Tas izskaidrojams ar pašu augu bioloģiskajām īpašībām. Tādēļ arī veģetācijas izmēģinājumos jābūt atkarīgojiem — katrā variantā jāparedz 5—10 veģetācijas trauki (atkarībā no augu skaita katrā traukā). Veģetācijas izmēģinājumus veic speciālās veģetācijas mājās.

Pētījumiem par augu minerālo barošanos dažkārt nepieciešama vēl precīzāka pieeja mēģinājumu iekārtošanā. Tā kā augsne ir komplekss barības substrāts augiem, dažu jautājumu noskaidrošana augsnes kultūrās nav iespējama. Tādos gadījumos iekārto *smilts kultūras*. Šim nolūkam traukos iepilda nevis augsni, bet tīras, izskalotas, dažreiz pat vēl arī izdedzinātas kvarca smiltis. Mūsu dienās šim nolūkam izmanto arī polietilēna granulas. Smiltis vai polietilēna granulas kalpo tikai kā substrāts augu nostiprināšanai traukā, visus barības elementus eksperimentators piegādā augam precīzi paredzētos daudzumos. Lai augi neciestu no ūdens trūkuma, jāregulē mitruma saturs substrātā.

Kā augsnes, tā arī smilts kultūrām tiek izmantoti 1) Mitčērliha tipa un 2) Vāgnera tipa veģetācijas trauki.

Mitčērliha tipa veģetācijas traukiem dibenā ir sprauga vai caurumi, pa kuriem var izsūkties liekais ūdens un uzkrāties apakšā paliktajā traukā — paliktņī. Liekais ūdens traukos var rasties no nokrišņiem, jo izmēģinājumos veģetācijas traukos veic nevis slēgtās telpās zem jumta, bet gan atklātos laukumos, kas norobežoti ar stieplu pinuma sienām un jumtu.

Vāgnera tipa veģetācijas traukiem dibenā atveres nav, tādēļ daudz stingrāk jāseko mitruma saturam traukā. Izmēģinājumos šādos traukos var veikt tikai zem jumta — slēgtās veģetācijas mājās. Ūdeni augiem piegādā ar apakšējo un virsējo laistīšanu. Apakšējās laistīšanas vajadzībām gar trauka sienu līdz dibenam atrodas caurule.

Ja eksperimentatora uzdevums ir noskaidrot, kā izmainās auga attieksme pret to vai citu barības elementu, pret barības šķīduma saturu un koncentrāciju dažādos augu ontogēzes etapos, tad augi jāaudzē *ūdens kultūrās*. Ūdens kultūrās izdara pētījumus par mikroelementu nozīmi augu dzīvē, jo ūdeni ir vieglāk attīrīt no attiecīgā mikroelementa nekā citu barības substrātu. Audzējot augus ūdens kultūrās, viegli iespējams izņemt tos ar visām saknēm no barības šķīduma, saknes noskalot un ievietot atkal pavisam cita sastāva

un koncentrācijas barības šķīdumā; viegli arī noteikt šķīdumā palikušo barības elementu daudzumu. Audzējot augus ūdens kultūrās, eksperimenti jāveic tikai zem jumta — slēgtās telpās. Lai augu saknes barības šķīdumā tiktu apgādātas ar pietiekamu daudzumu skābekļa, nepieciešama barības šķīduma aerācija. Jāseko arī barības šķīduma reakcijas (pH) maiņām, kas ūdens kultūrās izpaužas daudz krasāk nekā smilts vai augsnes kultūrās.

Visām šīm augu audzēšanas pamatmetodēm veģetācijas traukos dažādi autori ir izstrādājuši attiecīgas modifikācijas dažādu uzdevumu veikšanai. Smilts un ūdens kultūras ir pamatā tagad jau plaši praksē pazīstamajai metodei — *hidroponikai*. Šajā gadījumā augus audzē augsnes aizvietotājos — substrātos, kuros augi tikai nostiprinās ar saknēm. Barības vielas augiem piegādā aerētu šķīdumu veidā. Kā augsnes aizvietotāju izmanto kūdru, granti, akmeņogļu izdedžus un citus substrātus. Sajos substrātos tik ātri kā augsnē nevairojas augu kaitēkļi un slimību ierosinātāji, bez tam šos substrātus var viegli dezinficēt.

Strādājot gan pēc lauka, gan pēc veģetācijas metodēm, eksperimentators veic arī augu, augsnes un barības šķīduma analīzes laboratorijas apstākļos. Barības elementu uzņemšanas mehānisma, pārvietošanās, iesaistišanās vielmaiņā un citu jautājumu pētīšanā ļoti liela nozīme ir *iezīmētajiem atomiem*. Strādājot ar iezīmētajiem atomiem, iespējams izsekot reakciju gaitai un konstatēt starpproduktus, kuri rodas auga organismā ar pētāmā elementa piedalīšanos. Šādos pētījumos tiek izmantoti ^{32}P , ^{39}K , ^{15}N , kā arī citi minerālelementi. Iezīmēto atomu metode pazīstama jau kopš 1913. gada, kad pirmo reizi to izmantoja ungāru zinātnieks G. Heveši. Ar iezīmēto atomu metodi izdevies noskaidrot daudzus jautājumus, kurus ar citām metodēm noskaidrot nevarēja. Tā, piemēram, izmantojot ^{32}P , noskaidrots, ka jau pirmajā gadā no augsnē ienestajiem minerālmēsliem augi spēj uzņemt 48—68% fosfora. Agrāk, pamatojoties uz ķīmisko analīžu datiem, uzskatīja, ka fosfora minerālmēsļu izmantošana pirmajā gadā nepārsniedz 20—30%. Lietojot iezīmētos atomus, izdevās noskaidrot, ka augi caur lapām spēj ātri ($1/4$ —2 stundās) uzņemt viegli šķīstošos fosfora, kālija un slāpekļa savienojumus. Tas notiek pat tad, ja augsnē šo elementu ir pietiekamā daudzumā. Ar šo metodi izdevies noskaidrot fosfora lomu fotosintēzes un elpošanas procesos, kālija saistību ar olbaltumvielām, hlorofila molekulas dzīves ilgumu, daudzu un dažādu savienojumu sintēzes un noārdīšanās īpatnības auga organismā.

Lauka un veģetācijas metodes izmanto ne tikai minerālās barošanās jautājumu pētīšanai. Ar šīm metodēm skaidro augu augšanas, attīstības, ūdens režīma, fotosintēzes un augu produktivitātes, kā arī augu izturības jautājumus. Salīdzinājumā ar lauka metodēm veģetācijas metodes dod iespēju daudz pilnīgāk kontrolēt un regulēt augu augšanas apstākļus, it sevišķi, ja izmēģinājumus veic mākslīgā klimata laboratorijās (fitotronos).

Dažu speciālu uzdevumu veikšanai tiek izmantotas arī *sterilās kultūras*, augus audzējot sterilos apstākļos un izslēdzot mikroorga-

nismu ieviešanos un vairošanos barības substrātā. Tikai sterilo kultūru apstākļos bija iespējams noskaidrot organisko savienojumu uzņemšanu augu saknēs, kā arī sakņu sistēmas izdalījumus apkārtējā vidē un daudzus jautājumus par augu un mikroorganismu savstarpējām attiecībām.

Atsevišķu jautājumu pētīšanai tiek izmantotas vēl arī *audu* un *šūnu kultūras*.

3.4. MINERĀLELEMENTU FIZIOLOĢISKĀ LOMA AUGOS

Noskaidrots, ka augu sastāvā ietilpst gandrīz visi Mendeļejeva tabulā atrodamie ķīmiskie elementi (5. tabula).

Minerālelementu daudzums augu un dzīvnieku organismos
(pēc V. Vernadska)

5. tabula

Daudzumu dekāde	Masa, %	Elementi	Daudzumu dekāde	Masa %	Elementi
I	10	O, H	VI	10 ⁻⁴	Cu, Ti, Zn, Li, Ba, Br
II	10 ⁰	C			
III	10 ⁻¹	P, Si, K, Ca, N	VII	10 ⁻⁵	F, Rb, Sn, Ni
IV	10 ⁻²	S, Mg, Fe, Na, Cl, Al	VIII— —XIV	10 ⁻⁶ —10 ⁻¹²	As, Mo, Co, I, Ge, Pb, Hg, Ag, Au, Ra
V	10 ⁻³	Mn, B, Sr			

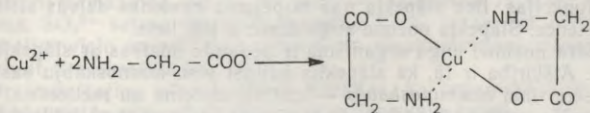
Piezīme. I—IV daudzumu dekādes elementi ir *makroelementi*, V—VII — *mikroelementi* un VIII—XIV — *ultramikroelementi*.

Attīstoties fermentoloģijai, noskaidrots, ka katalītiskās reakcijās ļoti liela nozīme ir metāliem. To ietekme uz šīm reakcijām ir daudzpusīga: 1) tie var ieiet fermentu molekulu aktivajos centros (Cu, Fe, Mo u. c.) un, mainot vērtību, kļūt par elektronu pārnēsājiem; 2) iejot fermenta molekulā un mainot tās konfigurāciju, tie var pārvērst neaktīvās fermentu molekulas par aktīvajām; 3) metāli var kļūt par saistošo «tiltu» starp substrātu un fermentu; 4) var izmainīt fermentatīvās reakcijas līdzsvara konstanti; 5) var piedalīties fermentatīvajā regulācijā, vai nu izmainot attiecību starp fermenta molekulu daudzumu aktīvajā un neaktīvajā formā, vai saistot fermentatīvo reakciju inhibitorus.

Pētot dažādu faktoru iedarbību uz augu augšanu un citiem fizioloģiskajiem procesiem, vācu zinātnieks Bērenss 1954. gadā konstatēja raksturīgu sakarību starp šiem faktoriem. Ja 2 faktori var daļēji viens otru aizvietot, t. i., tie izpilda līdzīgas funkcijas augā, piemēram, kālijs un apgaismojuma intensitāte stimulē organisko vielu pārvietošanos, tad katrs no tiem efektīvāk iedarbojas, ja otrs atrodas zemākā līmenī (vājākā koncentrācijā). Ja faktori darbojas katrs patstāvīgi un viens otru nevar aizstāt, jo katram no tiem ir atšķirīgas funkcijas, piemēram, kālijam un slāpeklim, tad tie labāk iedarbojas uz otra faktora augstāka fona. Līdzīgu sakarību starp barības elementiem jau 1936. gadā bija novērojis padomju zinātnieks Z. Žurbickis. Pēc beļģu zinātnieka M. Omē domām, anjonu savstarpējai iedarbībai ir fizioloģisks raksturs, bet katjonu iedarbībai — fizikāls. Šī iemesla dēļ, iespējams, nemetālu loma augos daudz pilnīgāk noskaidrota nekā metālu (katjonu) loma.

T. Demidenko, A. Aleksejevs, N. Gusevs un citi zinātnieki pierādījuši, ka elektrolīti izmaina protoplazmas koloīdkīmiskās īpašības, koloīdu hidrofilītāti. Tam svarīga nozīme šūnas dzīvības procesos, augu izturībā pret nelabvēlīgiem apstākļiem un normālas fermentu darbības nodrošināšanā.

Pēdējā laikā sekmīgi attīstās mācība par *helātiem*. Pētījumi šajā virzienā ienesuši daudz skaidrības par minerālelementu, it sevišķi metālu nozīmi organismā. Helātu struktūrā ir 1 vai vairāki gredzeni. Metāli piedalās šo gredzenu veidošanā. Organiskā savienojuma molekula, kas ir spējīga veidot helātus, var saturēt vienu vai vairākas aktīvās grupas, kas savukārt saista katjonus. Glikokolam reaģējot ar varu, veidojas komplekss, kur Cu ar N veido koordinācijas saites:



Vara glikolāts

Potenciāli helātu veidotāji izrādījušies ļoti daudzi savienojumi — šūnas komponenti, kas satur hidroksilgrupas, karboksilgrupas, sulfhidrilgrupas, aminogrupas, ketogrupas un tioketogrupas. Tie var būt arī savienojumi ar tioesteru un pirofosfātu saitēm, kā arī daudzi citi savienojumi. Helātveidotāji ir arī aminoskābes, nukleīnskābes un to atvasinājumi, organiskās skābes, augsni, mikroorganismu veidotie toksīni un citi savienojumi. Helātu īpašības ir arī hlorofilam un visiem fermentiem, kas satur metālus. Mācība par helātiem palīdzēja noskaidrot arī daudzu mikroelementu nozīmi augos. Mg un Mn klātbūtne nepieciešama fermentiem — dažādu ķīmisko grupu pārnēsējiem, no kuriem sevišķa nozīme ir fosfoferāzēm — fosforskābes atlikumu pārnēsējiem. Dekarboksilizācijas reakcijās galvenā nozīme ir fermentiem, kuru sastāvā ietilpst Mn; to dažkārt gan var aizvietot arī ar Mg.

Daudzos gadījumos metāli var katalizēt tās pašas reakcijas, ko attiecīgie fermenti, tikai daudz vājāk, piemēram, dzelzs var veikt katalāzes un peroksīdāzes funkcijas, mangāns var katalizēt dekarboksilizāciju, varš — oksidēšanos. Metālu iesaistīšanās fermentu kompleksos daudzkārt (10^3 — 10^7 reizes) paātrina reakcijas un paaugstina fermentu aktivitāti.

Pēc G. Grīna datiem, šūnas organoīdu pelnos atrodas galvenokārt šādi metāli:

ribosomās	— Mg, Ca, Mn
kodolā	— Na, Mg, K, Ca, Fe, Cu
hloroplastos	— Mg, Na, K, Ca, Mn, Fe, Cu, Zn, Mo
mitohondrijos	— Na, Mg, K, Ca, Fe, Cu, Zn
šūnsulā	— Na, Mg, K, Ca
šūnapvalkā	— Si, Ca, Mg, Al

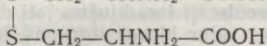
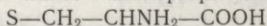
Sāds metālu saturs acīmredzot saistīts ar specifisku fermentu sistēmu lokalizāciju dažādos šūnas organoīdos un struktūrās, kā arī ar tajos notiekošām reakcijām.

No makroelementiem augiem nepieciešamie nemetāli ir slāpeklis, fosfors, sērs un hlors.

Slāpekļa vajadzība augiem atzīmēta visagrāk — jau tad, kad tas vēl nebija atklāts. Slāpeklis pieder pie organogēniem, tādēļ, sadedzinot organisko masu, tas pelnos nepaliek.

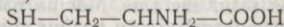
Slāpeklis ir aminoskābju un līdz ar to arī olbaltumvielu sastāvdaļa — 16—18% no olbaltumvielu masas sastāda slāpeklis. Tas ietilpst nukleīnskābēs, fermentos, hlorofilā un daudzos citos savienojumos, no kuriem sastāv organisms un kuri nodrošina tā normālas funkcijas. Bez slāpekļa nav iespējama nevienas dzīvās sistēmas eksistence. Slāpekļa nozīme augu dzīvē ir ļoti liela.

Sēra nozīmei augu organismā ir nedaudz līdzības ar slāpekļa nozīmi. Atšķirība ir tā, ka slāpeklis ietilpst visu aminoskābju sastāvā, bet sērs tikai *tioamīnskābēs* — cistinā, cisteinā un metioninā. Sēru saturošās aminoskābes (visas vai vismaz kāda no tām) ietilpst katrā olbaltumvielu molekulā. No fizioloģiskā viedokļa interesanta aminoskābe ir *cistīns* (β , β' -ditiodi- α -aminopropionskābe):



Cistīns

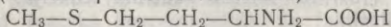
Cistīns satur disulfidgrupu ($-\text{S}-\text{S}-$), kura ļoti viegli reducējas, pievienojot ūdeņradi. Pievienojot 2 atomus H, cistīna molekula sadalās 2 daļās, un izveidojas 2 molekulas *cisteīna*. Katrā no tām ir viena sulfhidrilgrupa ($-\text{SH}$):



Cisteīns

Cisteīnam oksidējoties, $-\text{SH}$ grupa atdod H, un no 2 molekulām cisteīna atkal rodas 1 molekula cistīna. Šīs oksidēšanās-reducēšanās pārvērtības ar cisteīnu un cistīnu veido vienu oksidēšanās-reducēšanās procesu ķēdes locekli augu šūnā. Tās izraisa *Eh* izmaiņas šūnās, kam savukārt ir nozīme proteolītisko fermentu darbības regulēšanā. Oksidēšanās-reducēšanās reakcijās augu organismā svarīga nozīme ir *glutathionam*, kura sastāvā ietilpst cisteīna molekula.

Organismā neaizstājama aminoskābe olbaltumvielu veidošanā ir arī *metionīns* (α -amino- γ -metiltiosviestskābe):



Metionīns

Augi šo aminoskābi spēj sintetēt, turpretim cilvēkam tā jāuzņem gatavā veidā.

Sērs ietilpst KoA (kofermenta A) sastāvā, kā arī citos organiskos savienojumos — tripeptīdā glutathionā, lipolskābē, biotīnā, tiamīnā u. c.

Sēru satur ķiploku un sinepju eļļā. Visvairāk sēra ir augu sēklīs un lapās, bet mazāk — stumbrā un saknēs.

Augi sēru uzņem sērskābes anjona (SO_4^{2-}) veidā. Uzņemts caur saknēm, SO_4^{2-} paceļas pa vadaudiem līdz ar transpirācijas strāvu un nonāk hlorofilu saturošajās lapu šūnās, kur tiek izmantots amino-skābju un tālāk arī olbaltumvielu sintēzei. Pierādīts, ka augi spēj uzņemt sēru arī no organiskajiem savienojumiem — cistīna, cisteīna un metionīna.

Organiskajos savienojumos sērs ir reducētā veidā, tādēļ pēc SO_4^{2-} uzņemšanas augos tas tiek reducēts. Šīs reducēšanas norise nav pilnīgi noskaidrota. Ir dati par to, ka tai tiek izmantota gaismas enerģija. Pēc K. Motesa pētījumiem, tumsā un arī vecās lapās ir vairāk sēra SO_4^{2-} veidā nekā jaunās lapās vai arī lapās, kas atrodas gaismā. Ja sēkla dīgst tumsā, organiskos savienojumos saistītā sēra daudzums samazinās, bet SO_4^{2-} veidā — palielinās. Ja sēkla dīgst gaismā, SO_4^{2-} saturs dīgstos samazinās. Vecās lapās, kur pārsvarā ir olbaltumvielu noārdīšanās procesi, no olbaltumvielām atbrīvojies sērs tūlīt tiek oksidēts līdz SO_4^{2-} .

Ar iezīmētajiem sēra atomiem pierādīts, ka organisko vielu uzkrāšanās vietās sērs atkal pārvēršas organiskajā formā.

Augu un dzīvnieku atliekām augsnē sadaloties, sērs atbrīvojas H_2S veidā. Augi nevar uzņemt H_2S , jo tas tiem ir indīgs. Augiem pieejamā oksidētā formā to pārvērš sēra baktērijas fotoreducijas vai hemosintēzes procesos.

Kaut arī sērs augiem ir pilnīgi nepieciešams, tomēr to piegādāt augsnei ar īpašiem mēslošanas līdzekļiem nav vajadzības, jo 1) tas vajadzīgs nelielos daudzumos; 2) ģipša veidā tas ir kā piejaukums citiem mēslošanas līdzekļiem, it sevišķi superfosfātam; 3) kāliju un amoniju dažkārt piegādā augiem sulfātu veidā.

Ja augiem trūkst sēra, apstājas augšana, lapas kļūst bālas. Sēra pilnīga trūkuma rezultātā lapas kļūst baltas, hlorotiskas, neveidojas hlorofils.

Fosforam ir ļoti svarīga nozīme augu dzīvē. Tas ietilpst saliktajās olbaltumvielās — nukleoproteīdos un nukleīnskābēs, kam svarīga nozīme gan iedzimtības informācijas pārņemšanā, gan arī olbaltumvielu sintēzē. Fosfors piedalās vielu un enerģijas maiņā. Ar to notiek substrāta aktivācija elpošanā un CO_2 akceptoru aktivācija fotosintēzē. Gan elpošanas, gan fotosintēzes reakciju starpprodukti ir fosforu saturoši savienojumi. ATP, ADP, AMP, NADP ir svarīga nozīme enerģijas maiņā organismā. To makroergiskajās saitēs var akumulēt enerģija, kura tiek saistīta fotosintēzes procesā vai atbrīvota elpošanā.

Apmēram puse no visa augā esošā fosfora ir brīvu fosforskābes anjonu veidā. Auga organismā ar fosforu nenotiek tik lielas pārvērtības kā ar sēru, jo fosfors visos savienojumos ieiet oksidētā veidā kā fosforskābes atlikumi — H_2PO_4^- , HPO_4^{2-} vai pat PO_4^{3-} .

Visvairāk fosfora atrodas graudos un sēklās — pat 1% no sausnas masas. Citās augu daļās fosfora ir tikai dažas desmitdaļas procenta. Sēklās un citās rezervēs vielu krātuvēs fosfors visbiežāk tiek uzkrāts kā fosforilēts inozīts — *fitīns*. Augos fitīns sastopams arī sāļu veidā, ko tas veido ar Mg, K vai Ca. Sevišķi daudz fitīna

atrodas graudu aleirona slānī, tādēļ ar to bagāti rupja maluma miltu izstrādājumi.

Fosfors ietilpst arī citu organisko vielu sastāvā, piemēram, fosfatīdos (lipīdu grupas savienojumos), kuriem ir liela nozīme membrānu uzbūvē, kā arī šūnas vielu un enerģijas maiņā. Ar ogļhidrātiem fosforskābe veido esterus, kas ir aktivēta ogļhidrātu forma, kādā ogļhidrāti piedalās vielu un enerģijas maiņā, tiek transportēti pēc vajadzības uz citām augu daļām utt. Fosforskābes un ogļhidrātu esteri šūnā darbojas arī kā buferi, regulējot pH.

Kaut gan fosforam ir liela nozīme vielu un enerģijas maiņā organismā un tas ietilpst daudzos dzīvībai ļoti svarīgos savienojumos, augiem fosfora vajag apmēram 2,5—3 reizes mazāk nekā slāpekļa. Tas acimredzot izskaidrojams tādejādi, ka uzņemto fosforu augs spēj atkārtoti izmantot dažādās augu daļās un dažādos fizioloģiskajos procesos (reutilizācija). Fosfors pēc vajadzības viegli var pārvietoties no vienas auga daļas uz citu, tādēļ no fosfora trūkuma pirmās cieš vecākās lapas un citas vecākās auga daļas.

Augu un dzīvnieku organismajām atliekām sadaloties, fosforskābe atbrīvojas, un neorganisko sāļu veidā augi to atkal var izmantot.

Augi fosforu uzņem ortofosforskābes sāļu veidā. Jau saknēs liela daļa no tā tiek iesaistīta organiskos savienojumos.

Vidējās ražas nodrošināšanai vajadzīgi apmēram 50—80 kg uzņemamā fosfora uz hektāra. Bet, kā jau iepriekš minēts, fosfora izmantošanas efektivitāte nav visai augsta (40—50%). Tas jāievēro, piegādājot augiem fosfora mēslojumu. Fosfors augsnē saistās un pārvietojas ar lielām grūtībām. Tas jānodrošina pamatmēslojumā, jo virsmēslējums ir maz efektīvs. Visbiežāk augiem fosforu piegādā ar superfosfātu, kas satur 18—20% uzņemamā fosfora. Augi spēj uzņemt arī grūti šķīstošos un ūdenī nešķīstošos fosfora savienojumus, jo caur saknēm tie izdala organiskās skābes un fermentu fosfatāzi.

Augiem fosfors vajadzīgs visā dzīves laikā. Ja tā trūkst, ļoti krasi cieš reproduktīvo orgānu attīstība, samazinās sēklu daudzums. Ilgstoša fosfora trūkuma rezultātā tiek kavēta augšana, lapas ieritinās, uz tām izveidojas tumšāki plankumi. Plankumiem raksturīga iesarkana, violeta un brūnganvioleta krāsa. Labības no fosfora trūkuma visvairāk cieš cerošanas un vārpošanas laikā. Sajos ontogēnēzes periodos tās fosforu vairāk arī uzņem.

Hlors augiem nav vajadzīgs lielos daudzumos. Jaunākā laika pētījumos pierādīts, ka tas piedalās fotosintēzes fosforilācijas reakcijās. Augus var izaudzēt bez īpašas hlora piegādes, jo tiem pietiekams ir hlora daudzums, kas atrodas piemaisījumu veidā citos reaktīvos (ja tos vēl īpaši neatbrīvo no Cl). Tomēr daži augi bez hlora attīstās sliktāk, piemēram, griķi un bietes. Vairāk vai mazāk svarīgos savienojumos organismā hlors neietilpst, tomēr nelielos daudzumos tas ir vajadzīgs visu augu attīstībai.

Parastos apstākļos nav vajadzības hloru īpaši piegādāt augiem ar speciāliem mēslošanas līdzekļiem. Hlorīdu veidā tiek dots gan kālijs, gan amonijijs. Hlors piemaisījumu veidā atrodas arī citos mēslošanas līdzekļos.

Silīcijs augu normālai augšanai un attīstībai vajadzīgs pavisam neliels daudzums. Tā kā augsnes šķīdumā vienmēr atrodas attiecīgs daudzums brīvas silīcijskābes, tad augi to var uzņemt. Uzņemtais silīcijs pārvietojas uz virszemes daļām, un dažreiz var novērot tā uzkrāšanos šūnapvalkos. Sevišķi daudz tā uzkrājas zālaugu stiebrros, kur daudziem augiem epidermā ir specializētas silīciju uzkrāšanas šūnas. Ir uzskats, ka silīcijs palielina augu imunitāti — izturību pret slimībām un kaitēkļiem. Svarīga nozīme tam izrādījusies kā aluminija antagonistam, it īpaši stipri skābās vai bāziskās augsnes.

Konstatēts, ka SiO_2 klātbūtne barības vidē samazina Mn, Cu, Fe un Zn uzņemšanu augos. Tāpēc rodas nepieciešamība tos papildus ienest augsnē.

Kālija fizioloģiskā nozīme augos pētīta ļoti plaši. Jau N. Sosīrs 1804. gadā norādīja uz tā nozīmi ogļhidrātu vielmaiņā.

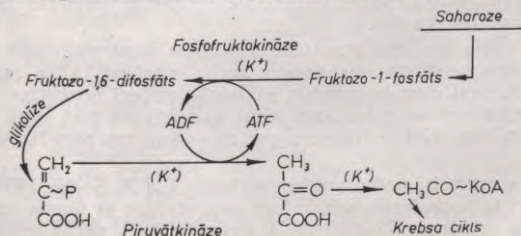
Ar ogļhidrātu pārvērtībām augos cieši saistīta arī slāpekļa vielmaiņa. Pat īslaicīgos mēģinājumos ar dažādu augu dīgstiem novērota slāpekļa pastiprināta uzņemšana kālija klātbūtnē. Sevišķi spilgti tā ietekme uz olbaltumvielu sintēzi izpaužas tad, ja slāpekļa avots ir amonija savienojumi.

Kālija ietekmē palielinās protoplazmas koloīdu dispersijas pakāpe, to hidratācija un līdz ar to arī ūdeni aizturošie spēki šūnā. Augi kļūst sausumizturīgāki. Kālijs veicina asimilātu pārvietošanos no lapām uz izmantošanas vai uzkrāšanas vietām, jo palielina membrānu caurlaidību. Līdz ar to fotosintēzes tālāko gaitu netraucē asimilātu pārmerīga uzkrāšanās lapās.

E. Viskrebenceva (1963) atzīmē kālija piedalīšanos glikolīzes reakcijās (25. att.). Tāpēc kālija trūkums izraisa elpošanas traucējumus. Pētījumos novērota kālija ietekme uz vairāku fermentu aktivitāti, piemēram, acetil-KoA sintetāzi, adenozīntrifosfatāzi, ketoheksokināzi. Ja augiem trūkst kālija, novērojami traucējumi arī slāpekļa un fosfora izmantošanā.

Konstatēts, ka kālijs pozitīvi ietekmē augu augšanu un attīstību. Optimālā apgādē ar kāliju daudziem augiem par dažām dienām paātrina vārpošanu un ziedēšanu, augos palielinās sausnas saturs, ievērojami palielinās arī raža.

Kālijs augiem nepieciešams visā dzīves laikā. Tomēr noskaidrots, ka dažiem augiem dažādos ontogēnēzes periodos prasības pēc kālija



25. att. Kālija piedalīšanās glikolīzes reakcijās.

ir dažādas. Tā, piemēram, cukurbietēm kālijs vajadzīgs īpaši veģetācijas perioda beigās, kad notiek cukura uzkrāšanās saknēs. Citiem augiem sevišķi izteikta vajadzība pēc kālija ir pumpurošanās un ziedēšanas laikā. Pēc V. Novikova, H. Mauriņas, Dž. Fišeres un citu autoru datiem, kālijs augiem ļoti nepieciešams generatīvo orgānu straujas augšanas un dzimumsēnu veidošanās laikā, kad ziedkopās nepieciešama pastiprināta asimilātu pieplūde un kālijs darbojas kā asimilātu pārvietošanās stimulators.

Izteikta vajadzība pēc kālija konstatēta augiem, kas aug lielākos platuma grādos, kur zemāka temperatūra un mazāka gaismas intensitāte.

Kālijs augos atrodas galvenokārt brīvu jonu veidā. No jaunām augu daļām to var izskalot ar ūdeni. Tomēr pētījumos ar iezīmētajiem kālija atomiem pierādīts, ka apmēram 30% kālija augos atrodas uz olbaltumvielu molekulām adsorbētā stāvoklī. Šo adsorbēto kāliju grūti no šūnām izvilkāt pat pēc šūnu nonāvēšanas. Ar pirovīnogskābi, citronskābi, oksālskābi un citām organiskajām skābēm kālijs augos veido sāļus. Ar organiskajām vielām tas neveido saliktus, stabilus savienojumus. Ar to izskaidrojama kālija ārkārtīgi vieglā pārvietošanās augā no vecākām daļām uz jaunākām, kur notiek intensīvāki dzīvības procesi. Tur kālijs tiek atkārtoti izmantots jeb reutilizēts.

Kaut gan notiek kālija reutilizācija, tomēr augi savā dzīves laikā patērē ievērojamus tā daudzumus. Normālas ražas izveidošanai lauksaimniecības kultūrām nepieciešami 100—400 kg/ha izmantojamā kālija. Vairāk tā vajag dārzeņiem, kartupeļiem, cukurbietēm, mazāk — labībām. Kālijs saistās augsnes adsorbcijas kompleksā, tādēļ tik ātri no augsnes neizskalojas. Šī iemesla dēļ vajadzīgo kālija devu var dot pamatmēslojumā. Vajadzības gadījumā to var dot arī virsmēslojuma veidā, jo šķīstošie kālija sāļi augsnei pārvietojas līdz augu saknēm, un augi tos var izmantot.

Visbiežāk augiem kāliju piegādā ar KCl, kas ir 40% kālijsāls sastāvdaļa. Tām kultūrām, kurām ražas kvalitāte cieš no palielināta Cl⁻ daudzuma, kāliju piegādā K₂SO₄ veidā. Labs kālija mēslojums ir arī KNO₃, ko dod intensīvām lauksaimniecības kultūrām galvenokārt kā virsmēslojumu, jo NO₃⁻ no augsnes viegli izskalojas.

Ja augiem trūkst kālija, uz lapu plātnes novērojama raksturīgu brūnganu plankumu parādīšanās. Šie simptomi vispirms konstatējami lapu plātnes malās.

Bieži kālija trūkuma rezultātā izveidojas nepareiza lapu plātnes forma, augos neattīstās mehāniskie audi. Ja trūkst kālija, augļu koķiem un dekoratīviem kokaugiem savlaicīgi rudenī nenobriest koksne un tie ziemā cieš no sala. Augi kļūst uzņēmīgāki pret sēņu izraisītajām slimībām. Kālija trūkuma pazīmes vispirms parādās vecajām lapām.

Kalcija nepieciešamību augiem atzīmēja jau N. Sosīrs 1804. gadā, bet pilnīgi to noskaidroja vēlāk, kad sāka strādāt ar ūdens kultūrām. Jau pirms apmēram 70 gadiem D. Prjaņišņikovs savos izmēģinājumos pierādīja, ka ne tikai ogļhidrāti (kā apgalvoja daudzi autori),

bet arī dīgļlapās uzkrātās olbaltumvielas, sēklām dīgstot, tiek izmantotas daudz ātrāk kalcija klātbūtnē nekā tad, ja kalcija trūkst. Visi vielmaiņas procesi kalcija klātbūtnē norisinās enerģiskāk. Citu autoru darbos pierādīts, ka Ca trūkmā var kaitīgi izpausties Mg vienpusīgā iedarbība uz augu.

Kalcijs atrodas visās šūnas struktūrās un organoīdos. Tas stabilizē ribosomu, mitohondriju un hloroplastu struktūru. Ca^{2+} klātbūtnē novērs citu katjonu, piemēram, H^+ , Na^+ , Mg^{2+} un pat Fe^{2+} un Al^{3+} , vienpusīgo kaitīgo ietekmi (jonu antagonisms). Ca^{2+} saistās šūnas struktūrās un ir mazkustīgs auga organismā, tādēļ, it īpaši vecākās šūnās, tas var uzkrāties lielākos daudzumos. Kā norāda D. Prjaņiņņikovs, vecāku lapu šūnās pārkumā esošā kalcija neitralizēšanai augā veidojas skābeņskābe, kas, reaģējot ar kalciju, dod nešķīstošus kalcija oksalāta kristālus.

Lai gan saknes vienmēr satur mazāk kalcija nekā virszemes daļas, tomēr kalcijam ir svarīga nozīme sakņu sistēmas attīstībā. Audzējot augus (it īpaši tauriņziežus, kas ir prasīgāki attiecībā pret kalciju) ūdens kultūrās bez kalcija, var novērot sakņu sistēmas pārglotošanos un barības šķīduma saduļķošanos. Pēc tam sāk atmirt arī virszemes daļu augšanas konusi un jaunās lapas. Augšana apstājas. Kalcijs ar pektīnvielām veido *kalcija pektātus*, kuri ir starpšūnu vielas sastāvdaļa. Ja kalcija trūkst, šie pektāti neizveidojas, bet pektīnvielas vien šūnas kopā saturēt nespēj. Sevišķi krasi šis process izteikts sakņu augšanas zonās. Apmēram puse no visa kalcija augos atrodas jonu veidā.

Jaunākie pētījumi pierādījuši, ka kalcijs aktivē dažus fermentus — dzintarskābes dehidrogenāzi, pektināzi, fosfatāzes.

No kultūraugiem kalcijs visvairāk nepieciešams pākšaugiem (iznes ap 150 kg/ha). Ziemeļu rajonos, kur pārsvarā skābās augsnes ar mazu kalcija saturu, augiem izveidojas vāja sakņu sistēma. Šādos gadījumos augi, it īpaši tauriņzieži, slukti ziemo. Kalcijs labvēlīgi ietekmē sakņu sistēmas attīstību arī labībām.

Kalcijs uzlabo augsnes fizikāli ķīmiskās īpašības — struktūru, ūdens režīmu, kā arī labvēlīgi ietekmē mikrobioloģiskos procesus augsnē. Tas ietekmē arī citu elementu (B, Mn, Mo u. c.) uzņemšanu un izmantošanu, jo aizkavē to izdalīšanos atpakaļ augsnē. Kalcija klātbūtnē labāk tiek izmantots NH_4^+ nekā NO_3^- .

No teiktā redzams, cik liela nozīme ir augsnes kaļķošanai.

Nātrijs sastopams visu šūnas organoīdu (izņemot ribosomas) pelnos. Noskaidrots, ka tas augu šūnās piedalās «protonu sūkņa» darbības nodrošināšanā. Sevišķi daudz Na ir sāļainās augsnēs (solončakos, soloncos), bet arī mūsu augsnēs tas tiek ienests kā minerālmēslu piemaisījums, piemēram, ar kālijsālim. Augos tas tiek uzņemts galvenokārt pasīvā ceļā nelielā daudzumā. Ir ziņas, ka Na, tāpat kā K, piedalās fotofosforilācijas procesā. Vairāk nekā citi mūsu kultūraugi uz Na klātbūtni pozitīvi reaģē bietes — pieaug ne vien sakņu raža, bet arī cukura saturs bietēs (par 0,5—1%).

Magnijs augu pelnos atrodas ievērojami mazākā daudzumā nekā kālijs, bet, tāpat kā kālijs, tas sastopams galvenokārt tieši jaunākajās,

fizioloģiski aktivākajās augu daļās. Visvairāk tā tomēr ir augu sēklās, kur MgO sasniedz 10—15% no kopējā pelnu daudzuma. Apmēram 10% no visa augā esošā magnija ietilpst hlorofila sastāvā. Tas nepieciešams arī bezhlorofila augiem. Magnijs atrodas visās šūnas struktūrās un organoīdos — arī šūnsulā un šūnapvalkā. K. Magnickis norāda, ka hlorofila sintēzei magnijs tiek izmantots tikai tad, kad visas citas vajadzības pēc tā šūnā ir apmierinātas.

Magnijs aktīvē kināzes — fermentus, kas atšķel fosforskābi no ATP un pārnes to uz cukura molekulu vai kādu tās atvasinājumu, izveidojot esterī un ADP. Mg^{+} katalizē difosfoesteru izveidošanos no heksozomonofosfātiem. Mg^{2+} piedalās arī Krebša cikla reakcijās, aktivējot dehidrogenāzes (izocitronskābes, dzintarskābes un citu substrātu dehidrogenāzes). Magnijs, iespējams, aktīvē kompleksu izveidošanos no substrāta un no fermenta. Uzskata, ka tas ietilpst transferāžu sastāvā. Sēklās tas veido savienojumus ar fitīnu un uzkrājas galvenokārt diglī, kur, sēklām digstot, stimulē šūnu dalīšanos. Magnijs, tāpat kā kalcijs, veido savienojumus ar pektīnvielām. Tam ir svarīga nozīme reproduktīvo orgānu veidošanā; tajos magnija saturs vienmēr ir lielāks nekā citos orgānos.

Mg atrodas gan iežos (dolomītā), gan arī mēslošanas līdzekļos, ar kuriem piegādā augiem citus barības elementus. Pozitīvi uz magnija saturu substrātā reaģē cukurbietes, kurām magnija ietekmē palielinās gan kopražā, gan arī cukura saturs.

Ja augiem trūkst magnija, ievērojami pastiprinās oksidēšanās procesi un apstājas augšana. Parādās īpatnēja lapu hloroze — tās starp dzīslām sāk bālēt vai sārtoties un kļūst raibas.

Dzelzs augos ir ļoti maz — tikai dažas simtdaļas procenta. Augu vajadzību pēc tās konstatēja jau 1843. gadā. Dzelzs trūkums augos izraisa *hlorozi*, ko viegli var pamanīt. Hlorotiskām lapām ir pilnīgi balta vai bāldzeltena krāsa.

Hlorotiskiem augiem apstājas arī augšana. Agrāk domāja, ka dzelzs ietilpst hlorofila sastāvā, bet tagad noskaidrots, ka tā ir oksidēšanās-reducēšanās fermentu sastāvdaļa, no kuriem atkarīga hlorofila sintēze. Dzelzs nepieciešama arī bezhlorofila augiem, jo atrodas citohromu sastāvā. To satur arī elpošanas fermenti — citohromoksidāze, katalāze, peroksidāze, sukcinātdehidrogenāze, $NAD \cdot H_2$ dehidrogenāze, ksantīnoksidāze, aldehīdoksīdāze, kā arī nitrātu reducēšanas fermenti.

Augi var uzņemt dzelzi kā divvērtīgo, tā arī trīsvērtīgo sāļu veidā. Augu organismā tā saistās attiecīgajās šūnu struktūrās un no vienas augu daļas uz citu nepārvietojas. Hlorozes gadījumā, sasalpinot ar dzelzs sāļu šķīdumiem augu lapas, kļūst zaļas tikai šīs sasalpinātās lapas, pārējās paliek hlorotiskas.

Dabiskos apstākļos hloroze parasti novērojama nevis tādēļ, ka augsnē trūktu dzelzs (to satur ieži), bet gan tādēļ, ka bāziskās augsnes reakcijas dēļ tā ir neizmantojama. Tādā gadījumā nepieciešams augiem piegādāt dzelzi, apmiglojot augus ar dzelzs sāļu šķīdumiem. Kā pierādījuši I. Dimzas pētījumi, tādas ir karbonātu augsnes Zemgalē, kur augļu koku jauniešiem dzinumiem nereti novērojama hlo-

roze. Hlorozes novēršanai kalķainās augsnēs par vienu no labākajiem izrādījies helātu tipa dzelzs kompleksais savienojums ar etilēndiamīntetraetīkskābi (FeEDTA). Tā kā šis savienojums šķīst ūdenī, to sekmīgi var izmantot arī hlorotisko augu apmiglošanai.

3.5. MIKROELEMENTI UN TO FIZIOLOĢISKĀ LOMA AUGOS

Izmēģinājumus, kas iekārtoti nevis stikla, bet parafīna, ebonīta vai platīna traukos, kā arī lietojot barības šķīdumu pagatavošanai speciāli attīrītus savienojumus, pierādīts, ka augu dzīvei nepieciešami daudzi minerālelementi pavisam niecīgos daudzumos, tādēļ tos nosauca par *mikroelementiem*. Mikroelementu funkcijas organismā ir dažādas, bet daudzi no tiem ieiet ļoti daudzu fermentu sastāvā. Kādreiz tos pieskaitīja pie stimulatoriem un uzskatīja, ka tie tikai paātrina vai palēnina dzīvības procesus organismā. Tomēr vēlāk izrādījās, ka mikroelementi, kaut arī to saturs augos ir 10^{-3} — $10^{-4}\%$, augiem ir tikpat nepieciešami kā makroelementi. Ja to devas palielina, tie augiem kļūst toksiski. Kā noskaidrots J. Peives un viņa līdzstrādnieku pētījumos, mūsu republikā visbiežāk augiem nepieciešamie (un augsnēs iztrūkstošie) mikroelementi ir mangāns, bors, varš, cinks un molibdēns (6. tabula). Piejūras rajonu vieglajās smiltīs augsnēs nereti trūkst arī kobalta.

6. tabula

Mikroelementu saturs Latvijas PSR augsnēs

Mikroelementi	Daudzums, mg/kg augsnes	Minimālais daudzums, kas vēl nodrošina augu normālu augšanu, mg/kg augsnes
Bors	0,02—2,00	0,3
Cinks	1,00—26,00	2,5
Mangāns	15,00—60,00	10,0
Varš	zīmes—6,00	3,0
Molibdēns	0,02—0,20	0,15

No tabulas datiem redzams, ka tikai mangāna daudzums mūsu republikas augsnēs pārsniedz augiem nepieciešamo minimumu.

Mangāna vajadzība zemākajiem augiem novērota jau 1897. gadā. Vēlākos pētījumos izrādījās, ka šis elements vajadzīgs arī augstākajiem augiem. Dažādiem augiem šī vajadzība ir ļoti atšķirīga (izsakot attiecībā kā 1:400). Mangāna trūkmā augstākiem augiem neveidojas hlorofils — parādās hlorozes pazīmes tāpat kā dzelzs trūkuma gadījumā. Pierādīts, ka mangāns ir II fotosistēmas komponents, kur katalizē H_2O fotolīzi. Mangāna trūkums izraisa arī augšanas apstāšanos. Jau D. Prjaņiņņikovs norādīja, ka tas veicina nitrātu reducēšanos. Tagad noskaidrots, ka mangāns ietilpst hidroksilamīnreduktāzes sastāvā. Uzņemot NO_3^- , tas darbojas kā reducētājs, uzņemot NH_4^+ , — kā oksidētājs. Ja augu barībā daudz slāpekļa,

prasība pēc mangāna palielinās. Jāatzīmē, ka augi, kas bagātāki ar vitamīniem, satur arī vairāk mikroelementu, it sevišķi mangāna. Mangāns atrodas arī daudzu citu fermentu sastāvā. Līdzās magnijam tas ir nepieciešams Krebsa cikla reakciju fermentiem, kā arī fermentiem, kas regulē ogļhidrātu maiņu. Tas ir ribosomās un hloroplastos.

Mangāna trūkums dažkārt novērojams sārmainas reakcijas augsnēs. Tur augsnē esošais mangāns ir augiem neizmantojams, tādēļ tas jāpiegādā, apmiglojot augus ar sāļu šķīdumiem. Augos mangāna satura attiecība pret dzelzs saturu ir $1/2$ — $1/3$. Ja trūkst mangāna, auzām novērojama pelēko plankumu slimība. No pamatnes augu lapas sāk pārklāties ar pelēkzaļiem vai brūnganzaļiem plankumiem. Šie plankumi pakāpeniski savienojas svītrās, un beidzot lapas sāk izlocīties. Ja mangāna joprojām trūkst, skaras kļūst baltas, sterilas. Arī bietēm mangāna trūkumā uz lapām parādās dzeltenī plankumi, lapu apmales ieritinās uz augšu. Zirnīem, ja trūkst mangāna, uz graudiem parādās brūni plankumi; tādi paši plankumi novērojami pat uz digllapu iekšējās virsmas.

Bora nepieciešamība augiem atklāta 1923. gadā. Vieni no pirmajiem tā nozīmi pētījuši J. Bobko un M. Belousovs, bet vēlāk — M. Školņiks un J. Peīve (liniem).

Dažādu augu vajadzība pēc bora ir atšķirīga (0,01—1,0 mg/l barības šķīduma). Sevišķi jutīgi pret bora trūkumu augsnē ir lini un cukurbietes. Bors no vecākiem orgāniem uz jauniem nepārvietojas. Tas nav konstatēts fermentu sastāvā, bet tā trūkumā aktīvās tirozināze un adenozintrifosforilāze, tāpēc bora trūkums rada traucējumus oksidatīvajā fosforilēšanā. Samazinās ATP daudzums. Tas savukārt izraisa traucējumus sintēzes procesos, it sevišķi RNS sintēzē. Konstatēts, ka bors ietekmē arī dehidrogenāžu darbību.

Bora trūkumā tiek kavēta organisko skābju aminēšana. Uzkrājas fenoli vai arī dažādi fenolu vielmaiņas starpprodukti, kuri darbojas kā inhibitori — augu augšanas kavētāji.

Optimālā kalcija un bora attiecība (ekvivalentos) dažādiem augiem ir atšķirīga: cukurbietēm — ap 100, tabakai — ap 200, bet sojai — pat ap 500. Ir novērota cieša sakarība starp augu barošanu ar kalciju un boru.

No bora trūkuma vispirms cieš vadaudu attīstība, tāpēc tiek traucēta vielu pārvietošanās augos.

Bora ietekmē palielinās augu sausumizturība. Tā klātbūtnē pastiprinās katjonu uzņemšana. Svarīga nozīme boram izrādījusies augu apaugļošanās procesā. Ja trūkst bora, uz tauriņziežu saknēm neveidojas gumiņi.

Graudaugiem bora vajag ievērojami mazāk nekā citiem augiem. Bija pat uzskats, ka tas graudaugiem nav vajadzīgs. Udens kultūrās nodrošinot absolūtu bora trūkumu, noskaidrots, ka bez bora mieži attīstās tikai līdz III organoģenēzes etapam, pēc tam vārpu aizmetņi atmirst.

Bora piegāde augiem atstāj labvēlīgu ietekmi kaļķainās augsnēs ar bāzisku reakciju. Tā klātbūtnē šādās augsnēs labāk tiek izmantoti arī citi minerālelementi.

Ja augu barībā trūkst bora, jau ļoti ātri atmirst augšanas konuss un parādās citas raksturīgas pazīmes. Cukurbietes saslīmst ar serdes puvi, ziedkāpostiem ziedu galviņās parādās brūni plankumi un, pārgriežot tās, redzamas brūnas svītras — atmirušie vadaudi. Liniem bora trūkums pastiprina uzņēmību pret baktēriozēm.

Boru augiem piegādā ar boraksu (11% B), borskābi (17% B) vai bordatolitu (12% B) tādos daudzumos, kas nodrošina attiecīgā kultūrauga augšanu un attīstību.

Vara vajadzība augiem konstatēta 1927. gadā. Augos tas irniecīgos daudzumos un tiek patērēts apmēram 10 reizes mazāk nekā bors.

Varu satur oksidēšanās-reducēšanās fermenti — ortodifenoloksidāze (polifenoloksidāze), laktāze, askorbātoksidāze. Sajos fermentos vara saturs ir apmēram 0,20—0,25%. Vēl vairāk tā ir plastocianīnā — 0,58%. Ir norādījumi, ka arī nitrītreduktāze un citohroma *c* oksidāze satur varu. Konstatēts, ka arī daļa no olbaltumvielu molekulām ir saistītas ar varu; tās tad ir stabilākas pret denaturāciju nelabvēlīgos apstākļos. Iespējams, ka tādējādi varš ietekmē augu ziemcietību. Novērots, ka daudzu dekoratīvo augu un augļu koku bojāja ziemošanas laikā notiek tādēļ, ka augsnē trūkst vara. Augus apgādājot ar varu optimālās devās, novērota hlorofila daudzuma palielināšanās un tā lielāka stabilitāte lapās. Ir uzskats, ka varš atrodas to olbaltumvielu sastāvā, kas saistītas ar hlorofilu.

Vara trūkums samazina RNS daudzumu augos, acīmredzot tāpēc apstājas augšana, kokiem novērojama galotņu nokalšana, pārāk stipri izteikta gutācija un uz lapām parādās gaiši plankumi. Kā liecina J. Peives un viņa līdzstrādnieku pētījumi, sevišķi bieži vara trūkumu augiem novēro zemu kūdrainu purvu augsnēs pēc to iekultivēšanas. Vara trūkuma novēršanai šādās augsnēs iestrādā pīrita izdedžus, kuri satur 0,3—0,6% vara. Sēklu apputei lieto AB preparātu, kas satur 0,6% vara, bet sēklas apmiglo ar CuSO_4 šķīdumu. Kā pierādīts L. Lapīnas pētījumos (1972), ja augsne nesatur varu, tad sēklu apstrāde vien ar tā preparātiem nevar augus nodrošināt ar varu visam veģetācijas periodam.

Cinka nepieciešamību pelējuma sēnes *Aspergillus niger* augšanai novēroja jau 1869. gadā. Šī gadsimta trīsdesmitajos gados veiktie precīzie eksperimenti ūdens kultūrās pierādīja, ka tas vajadzīgs arī augstākajiem augiem. Tā trūkums kavē digstu augšanu, jo pastiprinās augsnu oksidēšanās, tiek traucēta ogļhidrātu, fosfora un slāpekļa vielmaiņa. Cinku satur daudzi svarīgi oksidēšanās-reducēšanās fermenti. Visvairāk tā ir alkoholdehidrogenāzē (0,17—0,22% no molekulas masas). Cinku satur arī FGA dehidrogenāze, laktātdehidrogenāze, glutamātdehidrogenāze, kā arī karboanhidrāze, kas regulē CO_2 hidratāciju (nozīme fotosintēzē), un enolāzes. Tas piedalās oksidēšanās-reducēšanās procesos, kas notiek ar sulfhidrilgrupu starpniecību. Cinka trūkums augos samazina RNS, triptofāna un arī heteroauksina daudzumu. Augļu kokiem saīsinās dzinumi — lapas ir sīkas, satuvinātas rozetes veidā. Kukurūzai jau drīz pēc sadīgšanas bālē augšējās lapas. Augsnēs, kur trūkst cinka (visbiežāk neitrālās

karbonātu augsnēs), novērojama arī specifiska citrusaugu slimība. Ja augi bagātīgi apgādāti ar fosforu, palielinās to vajadzība pēc cinka.

Cinku piegādā augiem, tos apmiglojot ar 0,5—1% ZnSO_4 šķīdumu vai arī apstrādājot ar cinka preparātiem sēklas pirms sējas.

Molibdēna vajadzību augiem pierādīja 1939. gadā. Sevišķi jutīgi pret tā trūkumu izrādījās tauriņziežu un arī *Brassica* ģints pārstāvji (kāposti, kolrābi u. c.). Molibdēns tauriņziežiem ietekmē gumiņu veidošanos uz saknēm un gumiņbaktēriju darbību. Tagad ir pierādīts, ka arī labībām, bietēm un citiem augiem ir nepieciešams molibdēns. Ja augiem tā trūkst, lapas kļūst bālas, dzeltenzaļas, bez turgora. Augos tiek traucēta slāpekļa un ūdens maiņa. Molibdēna trūkums rada slāpekļa vielmaiņas traucējumus arī mikroorganismiem. Molibdēna nozīme sevišķi parādās tad, ja slāpekļa avots ir nitrāti, jo molibdēns ietilpst nitrātreduktāzes sastāvā. Tas var būt arī aldehīdoksidāzes un hidroģenāzes sastāvā (dzelzs vietā). Konstatēts, ka molibdēns piedalās arī citohroma *c* reduktāzes uzbūvē, kā arī ksantīnoksidāzes uzbūvē.

Molibdēns uzlabo augu barošanos ar kalciju. Tam sevišķa nozīme skābās augsnēs, kur molibdēns augiem nav izmantojams. Augsnes kalpošana padara to izmantojamu.

Molibdēnu augiem piegādā vai nu ar šķīstošiem molibdēna savienojumiem — $(\text{NH}_4)_2\text{MoO}_4$ (satur 50% Mo), $\text{NH}_4\text{NaMoO}_4$ (satur 36% Mo), vai ienes augsnē Rīgas elektropuldžu rūpnīcas atkritumu veidā (5% Mo). Ar šiem savienojumiem vai nu apstrādā sēklas pirms sējas, vai arī apmiglo augus to augšanas laikā. Ieteic izmantot arī molibdenizētu superfosfātu.

Kobalta nepieciešamība pierādīta vispirms dzīvniekiem (J. Bērziņa un J. Peives pētījumi), jo tas ietilpst vitamīna B_{12} sastāvā. Tagad pierādīts, ka šis elements nepieciešams gumiņbaktēriju un augsnē brīvi dzīvojošo slāpekļa saistītāju baktēriju darbībai. Kobaltam ir nozīme arī augstāko augu dzīvē, jo līdzās magnijam un mangānam tas aktivē fosfoglikomutāzes, oksāleitiķskābes dekarboksilāzes, kā arī malikofermenta darbību. Kobalts veicina peroksīdu noārdīšanos šūnās, tā klātbūtnē palielinās heteroauksīna (IES) iedarbības efekts. Tas palielina arī augu sausumizturību.

Ja augsne satur apmēram 2 mg/kg kobalta, tad augu augšanā traucējumu vēl nav, bet tā saturs augu masā ir pārāk zems, tāpēc, izmantojot to lopbarībai, dzīvniekiem novērojama t. s. *nikuļošanas kaite*. Kobalta piedeva šādos gadījumos palielina lopbarības augu ražas un uzlabo to barības kvalitāti.

Bez jau apskatītajiem elementiem augos atrasti vēl apmēram 60 dažādu citu elementu — Na, Al, Hg, Ni, Cd, Cr u. c. Par to fizioloģisko nozīmi augos ziņu ir ļoti maz. Ir zināms, ka *alumiņi*s var darboties kā katalizators dažādām fermentatīvajām reakcijām, aktivējot askorbātoksidāzi. Tam uzkrājoties ziedos, mainās ziedu krāsa (hortenzijām no sārtas uz cerīnkrāsu vai pat gaišzilu). O. Dobroļubska darbos ir dati par to, ka *dzīvsudrabs*, *niķelis*, *kadmījs* un *hroms* ietekmē vīnogu kvalitāti.

3.6. MINERĀLELEMENTU SATURS DAŽĀDU AUGU AUDOS

Augu pelnu ķīmiskais sastāvs atkarīgs gan no apstākļiem, kādos augi aug, gan no augu bioloģiskajām īpašībām, gan arī no to vecuma. Jo sausāks klimats un ar sāļiem bagātāka augsne, jo pelnos vairāk minerālelementu. Tomēr minerālelementu uzkrāšanās augos nav pasīvs process, jo vienos un tajos pašos apstākļos auguļiem dažādiem augiem pelnu sastāvs ir atšķirīgs. Pat viena un tā paša auga dažādās daļās pelnu sastāvs atšķiras — fizioloģiski aktivākajās daļās vairāk ir magnija un kālija, sēklās daudz fosfora, magnija u. c. Dažādiem augiem nav arī vienādas spējas uzņemt no augsnes tur esošos savienojumus, tādēļ tiem nepieciešami atšķirīgi daudzumi mēslošanas līdzekļu. Tā, piemēram, kartupeļi ir ievērojami prasīgāki attiecībā pret kāliju nekā labības, labībām turpretim vajag vairāk fosfora.

Atšķirīgi ir arī minerālelementu daudzumi, ko no augsnes iznes ar lauksaimniecības kultūru ražām (7. tabula).

7. tabula

Ar ražu iznestais minerālelementu daudzums

Kultūras	Raža, cnt/ha	Daudzums, kg/ha			
		N	P ₂ O ₅	K ₂ O	CaO
Ziemas kvieši	32	125	76	150	61
Vasaras kvieši	32	138	64	195	62
Auzas	25	126	79	129	38
Zirņi	18	123	42	89	151
Kartupeļi	300	151	56	273	128
Cukurbietes	400	165	73	404	101

Ievērojami atšķiras arī pelnu sastāvs dažādu augu dažādām daļām, kuras novāc kā saimniecisko ražu (8. tabula).

8. tabula

Minerālelementu saturs dažādu augu daļu pelnos

Objekti	Pelnu daudzums sausnā, %	Daudzums pelnos, %					
		K ₂ O	CaO	MgO	P ₂ O ₅	SO ₃	SiO ₂
Kviešu graudi	2,1	30,5	2,8	12,0	48,9	1,3	1,5
Sarkanais āboliņš (viss augs ziedēšanas fāzē)	6,9	32,3	34,9	10,9	9,6	3,2	2,7
Kartupeļu bumbuļi	3,8	60,1	2,6	4,9	16,9	6,5	2,0
Tabakas lapas	17,2	29,1	36,0	7,4	4,7	6,1	5,8
Mārrutku saknes	8,5	39,0	10,1	3,7	10,4	24,7	7,2
Veca ozola miza	7,2	4,4	92,8	1,2	0,4	0,3	0,6

No 8. tabulas datiem redzams, ka vislielākais pelnu saturs ir tabakas lapās, bet mazākais — graudos. Vēl mazāk pelnu ir koku koksne (malkā) — apmēram 1%. Krustziežu dzimtas augu rakstu-

rīga pazīme ir liels SO_3 daudzums pelnos. Labību salmu pelnos turpretim daudz ir SiO_2 (40—50%).

Augiem novecojot, tajos uzkrājas kalcījs. Kā rāda tabulas dati, veca ozola mizas pelnos CaO ir vairāk nekā 90%. Ar kalciju bagāti ir arī tauriņziežu pārstāvji.

3.7. MINERĀLELEMENTU UZŅĒMŠANA AUGOS

Augi attīsta milzīgu sakņu sistēmu, kas tos nodrošina ar ūdeni. Ar šo sakņu sistēmu augi uzņem arī minerālelementus. Kā pierādījuši J. Kolosova pētījumi, visa sakņu virsma nav vienādi aktīva un nenodrošina vienādā mērā minerālelementu uzņemšanu. Visaktīvākās šajā ziņā ir jaunās augošās sakņu zonas, kur arī citi fizioloģiskie procesi notiek visintensīvāk (elpošana, sintēzes procesi u. c.). Labībām aktīvākās minerālelementu saistītās izrādījušās sekundārās bārkšsaknes, kuras veidojas no cerošanas mezgla, nevis primārā dīglsakne. Jonu saistīšana notiek galvenokārt saknes augšanas zonas 2 daļās — *stiepšanās* un *diferencēšanās daļā* (spurgaliņu zonā). Saistīto jonu tālākais liktenis atkarīgs no tā, kurā zonas daļā tie saistīti, jo katrā zonas daļā ir atšķirīgi vielmaiņas procesi.

Joni, kas uzņemti stiepšanās daļā, nekavējoties tiek iesaistīti vielmaiņā te notiekošajos sintēzes procesos. Šajās šūnās notiek intensīvi jaunveidošanās procesi — olbaltumvielu, nukleīnskābju, fermentu un fizioloģiski aktīvu savienojumu sintēze.

Augšanas zonas diferencēšanās daļā (sakņu spurgaliņu zonā), kuru uzskata par galveno minerālvielu saistīšanā, olbaltumvielu hidrolīze notiek intensīvāk nekā to sintēze. Tādēļ šajā zonā saistītie joni tiek virzīti galvenokārt neizmainītā veidā tālāk uz trahejām, pa kurām paceļas stumbrā uz auga virszemes daļām neorganiskā veidā.

Minerālvielu saistīšanā izšķir 2 veidus — *metabolisko* un *nemetabolisko*.

Minerālvielu metaboliskajai saistīšanai nepieciešama fizioloģisko procesu (elpošanas, olbaltumvielu un citu savienojumu sintēzes) intensīva norise šūnās un šūnu protoplazmas struktūrelementu piedalīšanās minerālelementu saistīšanā un to tālākā izmantošanā. Uzņemtie joni tiek iesaistīti vielmaiņā. Tie ar organiskajiem savienojumiem veido kompleksus. Lai šis uzņemšanas veids tiktu realizēts, nepieciešama fermentu darbībai atbilstoša temperatūra. Ļoti nozīmīga šim saistīšanas veidam ir elpošana, kas plazmolemmai nodrošina vajadzīgo aktivitāti.

Minerālvielu nemetaboliskā saistīšana novērojama tad, kad vielas šūnā iekļūst neatkarīgi no tajā notiekošajiem fizioloģiskajiem procesiem saskaņā ar koncentrācijas gradientu. Šajā gadījumā vielas iekļūst šūnā vai nu ar difūziju, vai arī ar pinocitozi. Nemetaboliskā vielu iekļūšana šūnās var notikt arī zemā temperatūrā, kā arī apstākļos, kur ar attiecīgiem inhibitoriem ir pavājināta elpošana un olbaltumvielu sintēze. Nokļuvuši šūnā, uzņemtie joni

var tikt iesaistīti metabolisma procesos, bet var arī tikt transportēti tālāk neizmainītā veidā.

Pēc N. Potapova novērojumiem, primārie akceptorī šūnās dažādiem joniem atšķiras. Tā, piemēram, NO_3^- un PO_4^{3-} šūnās saistās ar dažādiem akceptoriem, tādēļ viena jona uzņemšana netraucē vienlaikus arī otra jona uzņemšanu.

Daudzos eksperimentos pierādīts, ka minerālvielas tiek saistītas augu saknēs neatkarīgi no ūdens, t. i., to uzņemšana nav proporcionāla ūdens uzņemšanai. Ja augi aug vājas koncentrācijas šķīdumā, tad relatīvi vairāk tie uzņem minerālvielas nekā ūdeni, un barības šķīduma koncentrācija kļūst vēl vājāka. Ja barības šķīduma koncentrācija ir augstāka, tad relatīvi vairāk tiek uzņemts ūdens un šķīdums kļūst vēl koncentrētāks. No barības šķīdumu maisījuma dažādi sāļi tiek uzņemti ar dažādu ātrumu. Pat viena un tā paša savienojuma anjoni un katjoni tiek uzņemti ar dažādu ātrumu. Šī iemesla dēļ barības šķīdumiem, kurā aug augi, izmainās sastāvs, pie tam visbiežāk augam nelabvēlīgā virzienā. Tas rada nepieciešamību laiku pa laikam (ik pēc 10—15 dienām) ūdens kultūrām mainīt barības šķīdumu.

Augā uzņemtie minerālelementi var iesaistīties stabilos savienojumos, bet var palikt arī brīvu jonu veidā. Tie elementi, kas šūnā atrodas brīvu jonu veidā, var tikt izdalīti no šūnas atpakaļ augsnē apmaiņas adsorbcijas procesā. Biežāk tas ir novērojams veģetācijas perioda beigās, kad, augiem novecojot, daļa tajos esošo minerālelementu tiek izdalīti no auga atpakaļ augsnē.

3.8. AUGSNES REAKCIJAS UN CITU ĀRĒJĀS VIDES APSTĀKĻU IETEKME UZ MINERĀLVIELU UZŅĒMŠANU

Minerālvielu uzņemšanu augu saknēs ievērojami ietekmē *barības šķīduma reakcija*. Dažādu augu attieksme pret vides reakciju augsnē un barības šķīdumā ir atšķirīga, tomēr vairumam kultūraugu optimālais pH ir 6—7 (9. tabula).

9. tabula

Optimālā vides reakcija kultūraugu augšanai

Kultūraugi	pH robežas, kādas augs spēj augt	Optimālais pH
Lupīna	4—6	ap 5
Kartupeļi	4—8	5
Auzas	4—8	5—6
Rudzi	4—7	5—6
Lini	4—7	5—6
Āboliņš	5—8	6—6,5
Zirņi	5—8	6—7
Kvieši	5—8	6—7
Cukurbietes	6—8	7
Lucerna	6—8	7—7,5

H⁺ koncentrācijai barības šķīdumā ir sarežģīta ietekme ne tikai uz minerālvielas uzņemšanu, bet arī uz citiem fizioloģiskajiem procesiem šūnās. Izmainoties pH šūnā, izmainās protoplazmas fizikālās īpašības un līdz ar to arī spēja saistīt uzņemamos minerālelementus. pH ietekmē fermentu darbību šūnā, jo, izmainoties vides reakcijai, mainās reaģējošo sistēmu jonizācija. Svarīga nozīme vides reakcijai ir olbaltumvielu stabilizācijā — vislabākās tās ir izoelektriskajā punktā (IEP).

Barības šķīduma pH izmaiņu ietekmi šūnas spēj daļēji regulēt un tā novērst kaitīgas pH izmaiņas arī pašā šūnā. No barības šķīdumiem, kuriem dažāds pH, augi nevienādi uzņem katjonus un anjonus. Tā ir pH netiešā ietekme uz augiem. No šķīduma, kuram skāba reakcija, vairāk tiek uzņemti anjoni, un barības šķīdums kļūst bāziskāks. No barības šķīduma, kuram ir bāziska vai neitrāla reakcija, pastiprinās katjonu uzņemšana un šķīdums kļūst skābāks. Pat viens un tas pats savienojums, piemēram, NH₄NO₃, atkarībā no barības šķīduma reakcijas var būt fizioloģiski skābs vai fizioloģiski bāzisks. Sevišķi spilgti fizioloģiskais skābums vai fizioloģiskais bāziskums izpaužas savienojumiem, no kuriem augs uzņem vairāk tieši katjonu vai anjonu. Ja pastiprināti tiek uzņemts katjons, tad apmaiņas absorbcijas rezultātā vidē vairāk izdalās H⁺ un rezultātā H⁺ koncentrācija palielinās, piemēram, uzņemot K⁺ no KCl, NH₄ no NH₄Cl, Ca²⁺ un CaSO₄ u. c. Turpretim, ja augs pastiprināti uzņem anjonu, tad H⁺ koncentrācija vidē nepalielinās, bet pat samazinās, un reakcija kļūst bāziska, piemēram, uzņemot NO₃⁻ no NaNO₃ vai pat no Ca(NO₃)₂. NO₃⁻ tiek uzņemts vairāk, un savienojumam izpaužas fizioloģiski bāziskās īpašības.

Kāda savienojuma fizioloģisko skābumu vai bāziskumu nosaka arī tā auga īpašības, kas šo savienojumu izmanto. Tā, piemēram, augiem, kuri patērē daudz kālija (kartupeļiem, cukurbietēm, saulgriezēm), KCl ir fizioloģiski skābs savienojums. Turpretim auzas vai mieži uzņem aptuveni vienādos daudzumos kā K⁺, tā arī Cl⁻, un šis savienojums ir fizioloģiski neitrāls.

pH izmaiņas barības šķīdumā ietekmē Ca, Fe, Mg, Mn, P un citu elementu uzņemšanu. Ja daļa Ca²⁺ augsnes adsorbcijas kompleksā aizvietojas ar H⁺, stipri palielinās Al³⁺, Fe²⁺ un citu smago metālu kaitīgā iedarbība. Bāziskā vidē savukārt samazinās fosforā izmantojamība augiem un kalcijs, magnijs, mangāns, varš, cinks pāriet nešķīstošā formā.

Augsnes vai barības šķīduma (ja augi aug ūdens kultūrās) *aerācija* ir svarīgs ārējās vides faktors, kas ietekmē minerālvielu uzņemšanu. Tas izskaidrojams ar elpošanas nozīmi minerālelementu uzņemšanā. Arī vislabākā aerācija — augsnes irdināšana, barības šķīdumu vēdināšana — parasti tomēr nenodrošina augu saknes ar tādu skābekļa daudzumu, kāds ir atmosfērā. Izrādās, ka saknes var iztikt arī ar mazāku skābekļa daudzumu. Jau 1956. gadā H. Hopkins pierādīja, ka normāli fizioloģiski procesi saknēs var notikt, ja substrātā ir ne mazāk par 3% O₂. Sakņu darbībai kaitīgs ir palielināts (>1%)

CO₂ daudzums substrātā. Tas kavē gan fosfora, gan arī slāpekļa uzņemšanu.

Gaismai ir netieša ietekme uz minerālvielu uzņemšanu, jo tā stimulē organisko vielu pārvietošanos no lapām uz saknēm, kur tās tiek izmantotas gan sakņu augšanai, gan arī elpošanas un biosintēzes procesiem.

Temperatūrai paaugstinoties, sakņu fizioloģiskā aktivitāte pieaug. Dažādu minerālelementu saistišanai metaboliski temperatūras koeficients (Q_{10}) arvien ir augstāks par 2. Tā, piemēram, fosforam tas ir 9. Tikai elementiem, kurus uzņem nemetaboliski, piemēram, nātrijam un bromam, $Q_{10} < 2$. Temperatūra pozitīvi ietekmē gan minerālelementu akceptoru veidošanos šūnā, gan protoplazmas kustības.

Minerālelementu uzņemšana augos visā to dzīves laikā notiek nevienmērīgi. Arī diennakts laikā to uzņemšanā vērojams periodiskums.

3.9. JONU SAVSTARPĒJĀ IEDARBĪBA

Augu normālai augšanai un attīstībai nepieciešama noteikta katjonu un anjonu kombinācija barības šķīdumos. Kā jau atzīmēts, neviens no elementiem nedrīkst iztrūkt un arī to aizstāšanas iespējas ar citiem vai nu nav iespējamās, vai arī ir stipri ierobežotas. Tā, piemēram, dažos augos sēru var daļēji aizstāt ar selēnu; dažiem augiem kālija trūkumā pozitīva ietekme ir nātrijam. Bet negatīvi uz augiem iedarbojas arī tīrs viena sāls šķīdums.

Pirmoreiz atsevišķa jona vienusīgā kaitīgā iedarbība tika novērota dzīvniekiem. Pievienojot kāda sāls šķīdumam citu sāli, vienusīgā kaitīgā attiecīgā jona ietekme tiek mazināta vai pavisam novērsta. Šo parādību nosauca par *jonu antagonismu*. Augu objektiem šo parādību pierādīja V. Osterhauts 1907. gadā.

Maisījumu komponentu savstarpējā iedarbība var izpausties trejādi.

1. *Maisījuma komponentu iedarbības aditivitāte* novērojama tādā gadījumā, ja atsevišķo komponentu iedarbības summa ir vienlīdzīga ar paša maisījuma iedarbību, piemēram, osmozes gadījumā.

2. *Sinērgisms* ir komponentu sadarbība, kur maisījuma viena komponenta klātbūtne stimulē maisījuma cita komponenta iedarbību. Tādēļ šāda maisījuma fizioloģiskais efekts ir lielāks par atsevišķo komponentu iedarbības summu.

3. *Antagonisms* izpaužas pretēji sinērgismam. Šajā gadījumā maisījuma komponentu iedarbības summa ir lielāka par paša maisījuma iedarbību. Tas izskaidrojams ar to, ka viennozīmīgi uzlādētie joni traucē cits cita uzņemšanu.

Katjonu antagonismu ilustrē eksperiments, kas veikts ar ūdensaugu vošēriju. Tā gājusi bojā

destilētā ūdenī — pēc 40 diennaktīm,

NaCl šķīdumā — pēc 15 minūtēm,

$\text{NaCl} + \text{CaCl}_2$ šķīdumā — pēc 21 diennakts,

$\text{NaCl} + \text{KCl}$ šķīdumā — pēc 3 stundām,

$\text{NaCl} + \text{KCl} + \text{CaCl}_2$ šķīdumā — pēc 40 diennaktīm.

Sāļu kopīgā koncentrācija šķīdumos visos gadījumos bijusi vienāda.

Jonu antagonisma izpausmē svarīga nozīme ir katjonu vērtībai. Ja sāļu šķīdumu maisījumā atsevišķa sāls vienpusīgā kaitīgā ietekme izpaužas vismazāk (tā ir nelīdzsvarota ar citu sāļu vienlaicīgo ietekmi), tad tādu maisījumu sauc par *līdzsvarotu šķīdumu*.

Jo lielāka katjona vērtība, jo mazāka attiecīgā katjona relatīvā koncentrācija līdzsvarotā šķīdumā. Tomēr spēja līdzsvaroties nav proporcionāla katjonu vērtībai, tā pieaug ātrāk. Tā, piemēram, nātrija un kalcija attiecība pēc vērtības 1:2, bet pēc līdzsvarošanās — 100:1. Pasaules okeānā vienvērtīgo katjonu attiecība pret divvērtīgajiem katjoniem ir ap 8:1. Vispār var pieņemt, ka augiem sāļu šķīdumi ir līdzsvaroti tad, ja vienvērtīgo katjonu attiecība pret divvērtīgajiem ir apmēram 10:1. Novērojot vienvērtīgo un divvērtīgo katjonu savstarpējo iedarbību atsevišķi, var konstatēt, ka ir tomēr atšķirības to līdzsvarošanās spējā. Tā, piemēram, nātrija un kālija attiecība ir apmēram 1, turpretim kalcija un magnija attiecība nav 1. Novērots, ka kalcijs ir viens no labākajiem antagonistiem vienvērtīgajiem katjoniem.

Ilgu laiku uzskatīja, ka jonu antagonisms uz H^+ neattiecas. Tagad šis uzskats ir mainījies, jo izrādījās, ka tieši H^+ ir visaktīvākais Ca^{2+} antagonists un tam ir svarīga nozīme augšnes fizikāli ķīmisko īpašību regulēšanā.

Katjoniem un anjoniem ir atšķirīga ietekme uz tajā pašā šķīdumā esošo citu jonu uzņemšanu. Arī te izpaužas jonu savstarpējā iedarbība. Jo vairāk jonu kādā šķīdumā, jo sarežģītāka to uzņemšana.

A. Demolons norāda, ka katjonu savstarpējās iedarbības raksturs atkarīgs arī no kultūras, ar kuru strādā. Tā, piemēram, darbā ar kukurūzu un spinātiem novērots izteikts antagonisms starp kāliju un kalciju, auzām tas bija tikko samanāms, turpretim sīpoliem vispār nav konstatēts.

Tātad katjonu antagonismam nav universāls raksturs. Katrā gadījumā tas izpaužas savādāk.

Par anjonu antagonismu datu ir daudz mazāk, un tie ir pretrunīgāki. Te var minēt D. Hoglenda pētījumus par aļģi *nitellu*. Pētot NO_3^- , Cl^- un I^- iekļūšanu šūnās, viņš novēroja to savstarpējo konkurenci. Citu autoru darbos, pētot NO_3^- un PO_4^{3-} iekļūšanu šūnās, iegūti dati liecina nevis par konkurenci, bet gan par aditivitāti vai pat sinerģismu. Līdzīgi dati iegūti arī par NO_3^- un SO_4^{2-} iekļūšanu šūnās.

Ar iezīmētiem atomiem izdevies noskaidrot, ka starp anjoniem parasti nepastāv konkurences attiecības. Tādas novērotas tikai starp tādiem anjoniem, kuriem ir ļoti līdzīgas ķīmiskās īpašības, piemēram,

starp SO_4^{2-} un SeO_4^{2-} vai arī starp Cl^- , I^- , Br^- , F^- . Starp šiem anjoniem novērojams skaidri izteikts antagonisms.

Jonu savstarpējā iedarbība jāievēro, gatavojot barības šķīdumus ūdens kultūrām, hidroponikai un citām vajadzībām. Šiem šķīdumiem jābūt līdzsvarotiem, tajos nedrīkst jau īsā laika sprīdī kaut cik ievērojami izmainīties pH.

3.10. MINERĀLVIELU UZŅĒMŠANAS ATKARĪBA NO AUGU BIOLOĢISKAJĀM ĪPASĪBĀM

Augu spēja uzņemt minerālvielas un arī augu prasības pēc tām dažādiem un arī dažādās augsnēs augošiem augiem atšķiras. Par to liecina šo augu pelnu ķīmiskais saturs. J. Buzanova mēģinājumos smilts kultūrās noskaidrots, ka viena un tā pati cukurbiešu šķirne, audzēta tālāk uz dienvidiem, no tāda paša barības maisījuma saistījusi mazāk K un N, bet vairāk Ca, P un S. Līdzīga sakarība novērota arī, audzējot to augstāk kalnos. Acīmredzot minerālelementu uzņemšanu augos ietekmē apgaismojuma apstākļi.

Novērots arī tas, ka atsevišķām augu sugām ir izteiktāka vajadzība pret kādu no barības elementiem. Tā, piemēram, kartupeļiem un sakņaugiem vairāk vajadzīgs kālijs, labībām — fosfors, augiem, kurus audzē lapu dēļ (kāpostiem, spinātiem, salātiem u. c.), vairāk vajadzīgs slāpeklis. Jau iepriekš atzīmēts, ka dažādas kultūras no augsnes iznes dažādus minerālelementu daudzumus. Tauriņzieži gan padara augsni bagātāku ar slāpekli, bet nabagāku ar citiem minerālelementiem.

Minerālvielu uzņemšana no augsnes ir atkarīga no *augu vecuma*. Jauni augi sliktāk izmanto augsnē saistīto kalciju, bet vieglāk — kāliju. Vecāki augi vieglāk izmanto grūti šķīstošos kalcija un fosfora savienojumus. Sakņaugi pirmajā augšanas gadā fosforu un kāliju uzņem ilgstoši un vienmērīgi. Īsākā laikā tiek uzņemts slāpeklis, bet vēl straujāk — magnijs. Izmēģinājumos noskaidrots, ka cukurbietes jau augusta sākumā bija uzņēmušas 75% no visa N un 80% no visa Mg, ko tās vispār uzņēma visā veģetācijas periodā līdz novākšanai oktobra vidū. Līdzīga aina novērojama arī kartupeļiem. No labībām ilgāk minerālvielas uzņem ziemāji. Slāpekļa un kālija uzņemšanā maksimums tiek sasniegts tūlīt pēc ziedēšanas, bet slāpekli augi turpina uzņemt tikpat intensīvi līdz nogatavošanās fāzei. Ziemāju aktivitāte minerālelementu uzņemšanā ilgst 6—7 mēnešus, vasarājiem šis periods ir ievērojami īsāks — tikai apmēram 2 mēneši. Pākšaugiem minerālelementu uzņemšana ilgst 3—4 mēnešus, jo šiem augiem ar uzziēšanu vēl nebeidzas augšanas periods un ziedēšanas fāze ir gara. Strauji visas vajadzīgās minerālvielas uzņem kaņepes. Pat nezāles kaņepēm šajā ziņā nav līdzvērtīgas konkurentes — tās iznīkst, un labi augošu kaņepju lauks ir tīrs no nezālēm.

Kustīgie minerālelementi (N, P, K, Mg) tiek uzņemti straujāk, nekā notiek to iesaistišanās savienojumos, mazkustīgie (Ca, Fe, B) tiek uzņemti vairāk vai mazāk vienmērīgi.

Minerālvielu uzņemšana augos atkarīga no augu attīstības stāvokļa to ontogenezē. Tā, piemēram, liniem ziedēšanas laikā 10—12 dienās kopīgais pelnu saturs augā divkāršojas, bet N, P un K saturs auga sausnā šajā laikā pieaug pat 3—4 reizes. Līdzīgi dati iegūti arī izmēģinājumos ar citām kultūrām.

Ražojošas zemenes apmēram 3 nedēļas ilgā laika posmā saista $\frac{1}{2}$ no visa veģetācijas periodā saistītā fosfora.

Vasarājiem liela vajadzība pēc fosfora un slāpekļa parādās jau tad, kad notiek vārpas diferenciācija. Ja fosfora šajā laikā trūkst, krasi samazinās graudu raža. Novēlota šo elementu piegāde augiem zudumus nenovērs.

Eksperimentos noskaidrots, ka ar minerālelementiem var izmainīt (palielināt) ēterisko eļļu ieguvu no tehniskajiem augiem. Kultivējot tādus tehniskos augus, kur ēteriskās eļļas iegūst no veģetatīvajām daļām (lapām, dzinumiem), piemēram, piparmētras, gerānijas, lavandas, tie pirms ziedēšanas un ziedēšanas laikā jāmēslo ar slāpekļa mēslojumiem. Tā rezultātā eļļas ieguve palielinās pat par 40—70%; fosfors iedarbojas pretēji. Augiem, kurus audzē eļļas ieguvei no sēklām, piemēram, koriandram, anīsam, pirms ziedēšanas un ziedēšanas laikā slāpekļa mēslojumu nedrīkst dot, jo tad eļļas saturs sēklās samazinās. Slāpekļa mēslojums šiem augiem jādod veģetācijas perioda sākumā. Eļļas veidošanos sēklās tiem pozitīvi ietekmē $MgSO_4$.

Minerālvielu uzņemšanas periodiskuma jautājums svarīgs arī mežsaimniecībā, nevis lai pareizi mēslotu (mežos to dara reti), bet lai pareizi sastādītu mistrojumu mežaudzēs. Izrādās, ka dažādām koku sugām minerālvielu uzņemšanas maksimums ir dažādos laikos. Minerālvielu uzņemšana notiek pat ziemā. Tā, piemēram, egļu minerālvielu maksimumu uzņem periodā no maija vidus līdz jūlija vidum. Pēc tam šis process kļūst ievērojami vājāks. Balteglei minerālvielu uzņemšanas maksimums ir agri pavasarī. Maija vidū tā minerālvielas gandrīz neuzņem. Šis process atkal atjaunojas septembra otrajā pusē. Lapeglei, tāpat kā priedei, intensīva minerālvielu uzņemšana notiek vasaras otrajā pusē. Atšķirībā no priedes lapegle mazāk intensīvi minerālvielas uzņem nepārtraukti visu veģetācijas periodu. Tātad vislabāk mistrojamas lapegle vai priede ar baltegli vai egli, bet nav mistrojama lapegle ar priedi.

3.11. AUGSNE KĀ AUGU BARĪBAS SUBSTRĀTS

Augsnē augu minerālā barošanās noris sarežģītāk nekā ūdens šķīdumos. Tas tādēļ, ka augsnē tikai neliela daļa barības vielu atrodas izšķīdušā veidā augsnes šķīdumā. Lielākā to daļa adsorbēta uz augsnes koloidālo daļiņu virsmas. Daļa augiem vajadzīgo barības vielu atrodas augsnē pilnīgi nešķīstošu savienojumu veidā.

Starp augsni un augu saknēm novērojamas savstarpējas attiecības. Notiek

1) jonu uzņemšana no augsnes šķīduma kopā ar ūdeni difūzijas rezultātā;

2) apmaiņas adsorbcija starp joniem augsnē šķīdumā un joniem uz šūnu koloidu virsmām;

3) adsorbēto jonu apmaiņa starp augsnē adsorbējošo kompleksu un šūnas koloidiem vai nu tiešā saskarē, vai caur augsnē šķīdumu;

4) tādu jonu uzņemšana, kas augsnē šķīdumā nonāk tikai sakņu šķīdināšanās darbības rezultātā.

Minerālvielu uzņemšanā izšķiroša nozīme ir aktīvajai sakņu darbībai (2.—4. attiecību veids).

Augu minerālajā barošanā liela nozīme ir arī *sakņu izdalījumiem*. Svarīgākie no tiem ir H_2CO_3 (elpošanas produkti), organiskās skābes (ābolskābe, citronskābe u. c.), cukuri un pat minerālie savienojumi (agrāk saistītie joni, kas nav tālāk transportēti un izmantoti šūnās vielmaiņā).

Augsnes spēju adsorbēt (saistīt) izšķīdušās vielas sauc par *saistītspēju*, bet augsnes koloidālā daļa, kas nosaka šo spēju, ir *augsnē adsorbējošais komplekss*.

Dažādu vielu saistīšanu augsnē pētījis K. Gedroics. Viņš izšķir 5 augsnes saistīšanas veidus — 1) mehānisko, 2) fizikālo, 3) fizikāli ķīmisko, 4) ķīmisko un 5) bioloģisko saistīšanu.

Mehāniskās saistīšanas gadījumā šķīdumā rupji suspendētās daļiņas augsnē tiek mehāniski aizturētas (kā uz sieta vai uz filtra). *Fizikālā saistīšana* novērojama tikai tad, kad augsnes daļiņu un šķīdumu saskares vietās augsnes daļiņu pievilksnās rezultātā to tuvumā koncentrējas šķīdumā esošo savienojumu molekulas. Augsnē daļiņu tuvumā šķīduma koncentrācija ir lielāka, bet tālāk no daļiņām — mazāka. Dažus jonus, piemēram, Cl^- un NO_3^- , augsnes daļiņas nepievelk, bet it kā atgrūž. Tādēļ šie joni no augsnes viegli izskalojas.

Augsnes adsorbcijas kompleksā vislielākā nozīme ir *fizikāli ķīmiskajai saistīšanai*. Šajā gadījumā notiek ekvivalenta apmaiņas adsorbcija starp joniem uz cietajām augsnes daļiņām un augsnes šķīdumu. Augu barības nepieciešamie augsnes šķīdumā esošie anjoni un katjoni tiek saistīti augsnes adsorbcijas kompleksā un no tās neizskalojas. Šajā procesā piedalās gan organiskā augsnes daļa (humuss), gan arī alumīnija silikātgels, kura bāziskie anjoni spēj apmainīties ar attiecīgu daudzumu anjonu no augsnes šķīduma (apmaiņas bāzu summa).

Augsnes adsorbcijas kompleksā dažādās augsnēs pārsvarā ir dažādi katjoni: sāļās augsnēs — Na^+ , Mg^{2+} , K^+ , nedaudz Ca^{2+} , melnzemēs — Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ , nedaudz H^+ , skābās podzolētajās augsnēs — galvenokārt H^+ , Al^{3+} un nedaudz Ca^{2+} .

Ķīmiskās saistīšanas gadījumos augsnes šķīdumā esošie sāļi ar augsnes savienojumiem veido nešķīstošus vai grūti šķīstošus kompleksus. Tas novērojams, piemēram, ienesot fosfora savienojumus augsnē, kurā daudz kalcija. Izveidojas nešķīstošais $Ca_3(PO_4)_2$. Ķīmiskās saistīšanas veids ir svarīgākais PO_4^{3-} un SO_4^{2-} saistīšanai augsnē.

Bioloģiskajai saistīšanai raksturīgs tas, ka augsnē savienojumi kļūst par barību augsnes mikroorganismiem un tādējādi tiek

novērsta to izskalošanās. Par bioloģisko saistīšanas veidu var uzskatīt arī minerālelementu saistīšanu augu saknēs.

Augsnes adsorbcijas komplekss regulē arī augsnes šķīduma koncentrāciju, novēršot tās pārmērīgu palielināšanos augsnes izžūšanas gadījumā. Ja augsnes adsorbcijas kompleksā ir daudz Al^{3+} un H^+ , tad nelabvēlīgi tiek ietekmēta augu (it sevišķi kviešu, biešu, āboliņa, lucernas u. c.) augšana un attīstība.

Fosfora krājumi augsnē atrodas galvenokārt nešķīstošu vai grūti šķīstošu savienojumu veidā. Tāpēc augu spējai pārvērst fosforu uzņemamā veidā ir ļoti svarīga nozīme. D. Prjaņišņikova un tā līdzstrādnieku pētījumi pierādījuši, ka liela daļa lauksaimniecības kultūru spēj pārvērst fosfora savienojumus uzņemamā veidā. Sakņu izdalīto skābju iedarbībā no $Ca_3(PO_4)_2$ var izveidoties $CaHPO_4$ vai pat $Ca(H_2PO_4)_2$, kas jau ir daļēji vai pat viegli šķīstoši sāļi. Nešķīstošo fosfora savienojumu pārveidošanos šķīstošajos ietekmē arī fizioloģiski skābie savienojumi, piemēram, $(NH_4)_2SO_4$. D. Prjaņišņikova mēģinājumos tika pierādīts, ka labības var izmantot fosforu no fosforītiem, bet tikai tādā gadījumā, ja slāpekli tās saņem $(NH_4)_2SO_4$ veidā. Ja slāpekli tam dod nitrātu veidā, tad fosforītu nešķīstošais fosfors nav augiem izmantojams. Tiešā saskarē ar saknēm, sakņu izdalīto fermentu hidrolītiskās un cita veida darbības rezultātā arī fosfora organiskie savienojumi sadalās, un fosfors kļūst augiem pieejams. Daudzi no sakņu rizosfērā dzīvojošiem mikroorganismiem savas darbības rezultātā izdala organiskās skābes, kas arī palīdz šķīdināt augsnē esošos grūti šķīstošos savienojumus.

3.12. MINERĀLELEMENTU PĀRVIETOŠANĀS AUGOS

Jonu transports augos nav tikai minerālās barošanās procesa sastāvdaļa. Tas saistīts ar vielu, enerģijas un informācijas maiņu organismā.

Šūnā uzņemtie minerālelementi tiek pakļauti 2 pretējiem procesiem: 1) *randomizācijai*, kuras rezultātā tie tiek sadalīti vienmērīgi visā šūnas apjomā (to veicina protoplazmas kustības), un 2) *kompartimentācijai*, kuras dēļ uzņemtie joni tiek pārdalīti nevienmērīgi atkarībā no katra kompartimenta «specializācijas». Galvenie kompartimenti šūnā ir protoplasts un vakuola. Savukārt protoplastā esošie organoīdi katrs veido īpašu kompartmentu.

Šūnās uzņemtie joni, kas nav palikuši saistīti stabilos savienojumos attiecīgos kompartmentos, pārvietojas dziļāk saknes audos gan pa simplastu, gan pa apoplastu. Tas notiek ar t. s. masveida plūsmu, kuras ātrums apmēram 100 reizes pārsniedz difūzijas ātrumu saknes audos.

Sakni no ārpuses sedz rizoderma ar spurgaliņām (26. att.). Jonu uzņemšanu veic spurgaliņas un rizodermā esošās specializētās uzņemšanas šūnas. Ja rizodermu noņem, zem tās esošās mizas parenhīmas šūnas nespēj aktīvi uzņemt jonus. Miza sastāv no vairākām

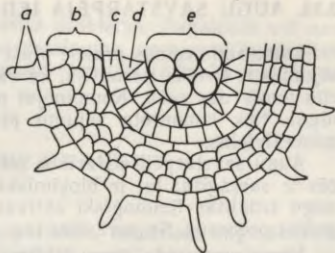
parenhīmas šūnu kārtām. Tās uzdevums — metabolizēt uzņemtos jonus. Zem mizas atrodas endodermas šūnu kārtā ar suberinizētiem šūnapvalkiem. Tikai 1 šūnai no 1000 šūnām endodermā apvalks nav suberinizēts. Tieši šīs šūnas veido vietas, kur jonu transporta ceļš pa apoplastu nepārtrūkst. Ja endodermu var uzskatīt par metabolisko reaktoru, tad pericikla šūnu kārtu, kas atrodas tieši zem endodermas, var pieņemt par kolektoru, kurš savāc uzņemtas vielas un transportē tās horizontāli līdz tam cieši pieguļošajiem centrālā cilindra traukiem, kuros tad aktīvi izgrūž transportējamās vielas. Pericikla un endodermas šūnu kārtas neļauj sulošanas sulai no traukiem spiesties atpakaļ uz āru saknes audos, kur sāļu koncentrācija vienmēr mazāka nekā traukos, tādējādi nodrošinot vienmērīgu saknes spiedienu virzienā uz augšu un sulošanas sulas (kopā ar uzņemtajiem joniem) transportu uz virszemes daļām.

Minerālelementu pārvietošanās augā nenotiek tikai augšupejošā virzienā. Tie no augstāk novietotajām lapām var nokļūt zemāk esošajos ģeneratīvajos orgānos un pat saknēs. Uzskatāmi to var pierādīt ar savienojumiem, kas satur iezīmētos atomus. Ja ar šādiem savienojumiem apsmidzina augu lapas, tad pēc noteikta laika iezīmēto elementu var konstatēt arī citos orgānos. Tas nonāk arī saknēs un no turienes var izdalīties uz āru un nokļūt pat blakusesošajos augos. Pētījumos ar iezīmētajiem fosfora un kālija atomiem 1963. gadā to pierādījuši S. Sains, A. Kašmanovs, A. Motova un citi autori.

Visiem elementiem augā nav vienāds kustīgums. Konstatēts, ka *labi pārvietojas* K, P, N, Cl, S, Na, Rb, *vidēji* — Mg, Zn, Cu, Mn, Mo, *vāji* — Ca, Fe, Sr, B.

Elementi, kas labi pārvietojas pa lūksnes daļas dzīvajām šūnām, vai nu ieiet fizioloģiski aktīvu, nepārtrauktai vielmaiņai pakļautu savienojumu sastāvā (N, P, S), vai arī atrodas augā galvenokārt jonu veidā, kādā arī piedalās fizioloģiskajos procesos (K, Cl, Na). Šos elementus augs var atkārtoti izmantot, resp., reutilizēt. Par *reutilizāciju* sauc vienu un tā paša elementa atkārtotu izmantošanu auga metabolisma procesos. Reutilizācijā izmantojamo elementu saturs vienmēr lielāks jaunākos orgānos — to saturam audos ir bazi-petāls gradients.

Elementiem, kas pa lūksni pārvietojas vāji, raksturīga īpašība ir veidot inertus savienojumus, kurī vecākos orgānos rada it kā šī elementa rezervi. To saturam augā ir akropetāls gradients — vecākos orgānos šo elementu saturs vienmēr ir lielāks nekā jaunākos orgānos.



26. att. Saknes šķērsriezuma shēma:

a — eksoderma ar spurgaliņām; b — mizas parenhīma; c — endoderma; d — pericikls; e — centrālais cilindrs.

3.13. AUGU SAVSTARPĒJĀ IEDARBĪBA FITOCENOZĒS

Lauksaimniecības praksē plaši pazīstami ir mistru sējumi. Šādos sējumos ir lielāka garantija, ka viena komponenta neražas gadījumā cits tomēr dos ražu. Kombinējot mistra attiecīgos komponentus, pilnīgāk tiek izmantota sējumu platība, apgaismojums un augsnes minerālvielas.

Augu savstarpējā iedarbība mistru sējumos un dabiskās fitocenozēs ir sarežģīta; tai ir biķīmisks un fizioloģisks raksturs. Vienu augu izdalītās fizioloģiski aktīvās vielas ietekmē citu augu fizioloģiskos procesus. Šo parādību sauc par *allelopātiju*.

Viena auga izdalījumu ietekme uz citu augu var būt pozitīva vai negatīva. Tā, piemēram, Grieķijas valrieksta (*Juglans regia*) sakņu izdalījumi kavē tomātu, kartupeļu un lucernas augšanu, bet stimulē dažu dekoratīvo krūmu, ogulāju un augļu koku augšanu. Konstatēts, ka valrieksti izdala specifisku fizioloģiski aktīvu savienojumu — *juglonu*. Sintētiski iegūtais juglons uz tomātiem, kartupeļiem un lucernu iedarbojas tieši tāpat kā valrieksta izdalījumi. Citos gadījumos kā fizioloģiski aktīvi izdalījumi konstatēti alkaloidi.

Fizioloģiska aktivitāte ir arī augu lapu un ziedu izdalījumiem. Vāzē ceriņu ziedi, novietoti maijpuķīšu ziedu tuvumā, ātri vien novīst, bet uz mežrožu ziediem maijpuķītes šādu ietekmi neatstāj.

Novērots, ka daži kultūraugi nomāc nezāļu attīstību. Tā, piemēram, biešu laukos nedīgst lauka kokāļa (*Agrostemma githago*) sēklas. Vidusāzijas ganības grišļi (*Carex*) un skarenes (*Poa*) izspiež vībotņu (*Artemisia*) sugas. Arī šajā gadījumā iedarbojas grišļu un skareņu fizioloģiski aktīvie izdalījumi. Līdzīgi nomācoša vai stimulojoša savstarpēja ietekme novērojama starp daudziem augiem. Jau sen labi zināma pozitīva savstarpējā ietekme vīkiem un auzām — *vīķauzu mistrs*, turpretim mistrā ar kukurūzu tauriņzieži kukurūzas augšanu nestimulē.

Daudzu nezāļu kaitīgā ietekme uz kultūraugiem izskaidrojama ar to toksisko izdalījumu fizioloģisko iedarbību. Tā, piemēram, vārpatas (*Agropyron repens*) kaitīgā ietekme uz kultūraugiem novērojama pat ļoti auglīgās un pietiekami mitrās augsnēs, kur konkurence attiecībā uz barības vielām un ūdeni nerodas. Savukārt vārpatas augšanu nomāc griķi. To izdalījumi kaitīgi ietekmē arī kukurūzas augšanu.

A. Grodzinskis atzīmē, ka visaktīvākie ir lapu izdalījumi, bet vismazāk aktīvi — sakņu izdalījumi. Bet, tā kā sakņu izdalījumu masa ir vislielākā, tad tiem ir svarīga nozīme gan pašu augu savstarpējo attiecību izveidošanā, gan it sevišķi augsnes un sakņu rizosfēras mikroorganismu attīstībā.

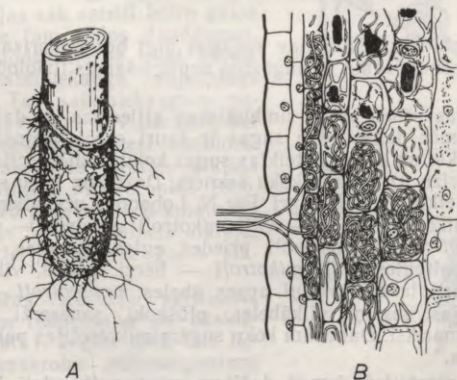
Daudz savu specifisko fizioloģiski aktīvo savienojumu augi nodod cits citam ar gutāciju. Gutācijā izdalītais šķidrums (sula) arvien satur minerālvielas un arī organiskos savienojumus (vājā koncentrācijā).

Līdz šim *allelopātija* ir maz pētīta problēma. Pagaidām vēl nav drošu ziņu ne par augu izdalījumu daudzumu, ne par to kvalitatīvo sastāvu. Tomēr arī līdzšinējo pētījumu rezultāti rāda, ka meklējumi šajā ziņā ir perspektīvi.

3.14. MIKORIZA UN TĀS IETEKME UZ AUGU MINERĀLO BAROŠANOS

Samērā izplatīta un raksturīga parādība daudziem augstākajiem augiem ir mikoriza — sēnes un augstāko augu sakņu simbioze. Izšķir 3 mikorizas veidus: 1) ektotrofo, 2) endotrofo un 3) ektoendotrofo mikorizu. Ektotrofās mikorizas gadījumā sēne saknei apkārt izveido pilnīgi noslēgtu uzmavu un blīvi aptver sakni no visām pusēm. Sakņu spurgaliņas atmirst, un visu barības vielu uzņemšanu veic sēne. Sēne var izveidot vai nu pilnīgi blīvu un gludu, vai arī tūbai līdzīgu uzmavu. Sēnes hifu pavedieni stiepjas apkārt saknei un tikai nedaudz ieaug pašos saknes audos. *Endotrofās mikorizas* gadījumā sēnes hifu pavedieni pilnīgi ieaug saknes mizas šūnās un tikai atsevišķu hifu pavedieni atrodas ārpus saknes. Sakņu spurgaliņas neatmirst (27. att.). Ja šāda audos ieaugusi sēne vēl izveido uzmavu uz saknes virsmas, tad izveidojas *ektoendotrofā mikoriza*. Vairumam mūsu mežu koku raksturīga ektotrofā un ektoendotrofā mikoriza.

Mikorizu atklāja F. Kamenskis 1881. gadā pavisam mazam bezhlороfīla augam, kas sastopams arī mūsu mežos, — lāčtaucei (*Monotropa hypopitys*). Vēlāk sēņu hifu pavedieni tika atrasti arī uz daudzu koku saknēm.



27. att. Mikoriza:

A — ektotrofā; B — endotrofā.

Ar mikorizas starpniecību augi var uzņemt tādus savienojumus, kādus bez mikorizas uzņemt nav iespējams, piemēram, organiskos slāpekļa un fosfora savienojumus. Kokaugi bez mikorizas saņem no augsnes ievērojami mazāk minerālvielu. To var izskaidrot tādējādi, ka 1) sēnes ar saviem izdalījumiem rada skābu reakciju un tā spēj šķīdināt daudzus grūti šķīstošus savienojumus; 2) sēņu izdalītie fermenti sašķel saliktus organiskos savienojumus, sēne tos uzņem un padara arī augiem pieejamus; 3) ektotrofās un ektoendotrofās mikorizas gadījumā palielinās koka sakņu uzsūcošā virsma — hifām ir ilgāks mūžs nekā spurgaliņām; 4) daudzos gadījumos novērojama sēņu hifu hidrolīze augu šūnās un sēņu hifās sastopamās barības vielas izmanto augi. Augu barošanas ar mikorizas sēņu starpniecību sauc par *mikotrofo barošanu*. Sēne savukārt no koka saņem ogļhidrātus, vitamīnus un citas aktīvās vielas, kuras tas sintezē. Mikorizas pozitīvo ietekmi uz augu augšanu pārlicinoši ilustrē 10. tabulas dati.

10. tabula

Mikorizas ietekme uz viengadīgu ozolu sēņu augšanu
(pēc A. Baraneja)

Rādītāji	Sēņiem	
	ar mikorizu	bez mikorizas
Virszemes daļu garums, cm	35,5	17,5
Virszemes daļu masa, g	17,0	3,1
Lapu skaits, gab.	42,0	12,0
Kopējā lapu virsma, cm ²	591,0	98,0
Sakņu masa, g	11,0	4,5

Dažu orhideju sēklas nav spējīgas dīgt bez mikorizas sēņu klātbūtnes, jo sēnes izdala to augšanai nepieciešamās fizioloģiski aktīvās vielas.

Mikorizas sēnes veido simbiotiskas attiecības ar dažādām koku sugām. Tomēr dažas sēņu sugas ir šauri specializējušās un veido mikorizu tikai uz kādas noteiktas sugas koku saknēm, citas turpretim veido mikorizu uz dažādu koku saknēm. Dažādām koku sugām mikoriza nav izteikta vienādi stipri. Pēc N. Lobanova uzskatiem, daļa koku ir stipri mikotrofi, daļa — vāji mikotrofi un daļa — nemikotrofi. *Stipri mikotrofi* koki ir ozoli, priedes, egles, lapegles, dižskābarži, skābarži, baltegles; *vāji mikotrofi* — bērzi, gobas, vikšnas, bumieres, kļavas, lazdas, alkšņi, apses, ābeles; *nemikotrofi* — oši, amorfas, robinijas, segliņi, vilkābeles, plūškoki, sausserži, karagānas, eleagni, tamariksi. Daudzām koku sugām mikotrofijas pakāpe vēl nav noskaidrota.

Tātad, zinot, ka vismaz daži no mūsu mežos ļoti izplatītajiem kokiem ir obligāti mikotrofi, atjaunojot mežaudzes, jā rūpējas arī par mikorizas sēņu ieviešanu augsnē.

3.15. BAKTERIORIZA UN TAURINĒZIEŽU BAROŠANĀS AR SLĀPEKLI

Arī ar mikroorganismiem augi izveido simbiotiskas attiecības — *bakteriorizu* — un barojas *bakteriotrofi*.

Augu sakņu tuvumā izveidojas specifiska zona — *rizosfēra*, kurā mikroorganismu skaits ir 10—100 reizes lielāks nekā pārējā augsnē. Sakņu zonā no saknēm izdalās organiskie savienojumi, kurus izmanto mikroorganismi. Augi ar saknēm savukārt spēj uzņemt mikroorganismu izdalījumus — vitamīnus, fermentus un citus fizioloģiski aktīvus savienojumus. Attiecībā uz minerālelementiem starp mikroorganismiem un augstākajiem augiem dažkārt novērojama pat konkurence.

Rizosfērā var darboties arī gaisa slāpekli saistītājas baktērijas (*Azotobacter*, *Clostridium*), kam ir nozīme augu apgādē ar slāpekli. Visnozīmīgākās no rizosfēras baktērijām ir gumiņbaktērijas (*Rhizobium*), kuras simbiozē ar tauriņziežiem. Šīs baktērijas no augsnes saknē iekļūst caur spurgaliņām vai sānsakņu atzarojumu vietās. Iekļuvušas saknē, tās izraisa šūnapvalku lokālu izšķīšanu un ierosina blakus esošo parenhīmas šūnu strauju dalīšanos. Izveidojas gumiņi. Pats simbiozes sākums un gumiņu veidošanās process augu dzīvē kļūst it kā par vieglu saslimšanu, jo mikroorganismiem šajā laikā raksturīga liela agresivitāte, bet no savas puses augiem tie neko nedod. Vēlāk gumiņos dzīvojošās baktērijas sāk saistīt brīvo gaisa slāpekli, pie tam tādos daudzumos, ka pilnīgi nodrošina ne tikai savas, bet arī saimniekauga vajadzības (28. att.). Tad saimniekaugam gumiņbaktērijas vairs nav parazīti, bet gan ļoti izdevīgi partneri simbiozē.

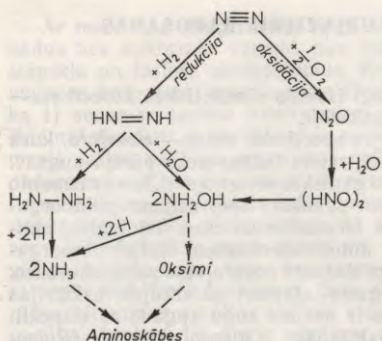
Gumiņbaktērijas pirmais atklāja krievu zinātnieks M. Voronins 1866. gadā. Pēc 20 gadiem vācu zinātnieki H. Helrīgels un H. Vulfārts atklāja, ka šīs baktērijas saista gaisa slāpekli.

Atmosfēras slāpekļa saistīšana iespējama ar reducēšanu un oksidēšanu (29. att.). Iegūti dati, kas liecina, ka anaerobie mikroorganismi (*Clostridium*) slāpekli saista ar ferredoksīna kā H_2 pārnēsēja starpniecību. Izveidojas NH_3 , ko var konstatēt,



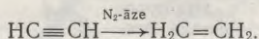
28. att. Smilšu kultūrā izaudzēta soja:

pa kreisi — bez gumiņbaktērijām, pa labi — inficēta ar gumiņbaktērijām.



29. att. Gaisa slāpekļa saistīšanas shēma.

Par tās substrātu var būt arī kāds cits savienojums ar trīskāršām saitēm. Sis apstākļi devis iespēju izstrādāt vienkāršu un ērtu N_2 -āzes aktivitātes noteikšanas metodi, kuras pamatā ir etilēna iegūšana no acetilēna:



N_2 -āze ir obligāts anaerobs. O_2 klātbūtnē ferments sabrūk, jo noārdās Mo bloks tā molekulā.

Aktīva gumiņa audu šūnas pildītas ar bakteroīdiem, kam apkārt ir kapsulas. Kapsulām apkārt ir augu izcelsmes robežmembrānas. Sis kapsulu robežmembrānas satur leghemoglobīnu, kura uzdevums ir «atfiltrēt» O_2 un nodrošināt kapsulā anaerobus apstākļus. Septiņdesmito gadu beigās no lupīnas gumiņiem H. Žizņevskai izdevās iegūt leghemoglobīnu tīrā, kristāliskā veidā un pierādīt, ka tas ir simbiozes produkts. Tagad ir noskaidrota arī leghemoglobīna struktūra. Tā molekula satur hēmu, kuras centrā ir Fe.

Atmosfērā vienas N_2 molekulas saistīšanai jāpatērē 12 ATP molekulas, un tas ir energoietilpīgs process.

Gumiņbaktērijas saimniekaugu apgādā ar slāpekli, bet pašas tās savukārt saņem no saimniekauga ogļhidrātus un citus oglekļa asimilācijas produktus.

Gumiņbaktērijas ir specifiskas. To dažādās rases ir pielāgojušās simbiotiskām attiecībām ar noteiktām tauriņziežu sugām, piemēram, zirņu un lauka pupu rase, lucernas rase, lupīnas rase, āboliņa rase u. c. (30. att.).

Pēc saimniekauga novākšanas gumiņbaktērijas paliek ar auga saknēm augsnē un kļūst par brīvi dzīvojošām augsnes baktērijām. Tādā veidā tās atmosfēras N_2 nesaista — tām nav kapsulu ar leghemoglobīnu saturošu membrānu. No gada gadā šo baktēriju skaits

strādājot ar $^{15}N_2$. Gan oksidēšanas, gan reducēšanas gadījumā atmosfēras N_2 saistīšanu katalizē ferments nitrogēnāze (N_2 -āze), ko atklāja 1966. gadā. Fermenta molekulas masa ir 350 000. Tas sastāv no 2 subvienībām, kuras abas kopā satur 32 atomus Fe, 2 atomus Mo, 24 atomus S. Fermenta molekulas aktivajā centrā vēl ir Mg atoms, kas katalizē ATP makroergiskās saites saraušanu un enerģijas atbrīvošanu. Reducēšanas reakcijām nepieciešamais H tiek piegādāts e^- un H^+ veidā caur $Fe \rightarrow Fe \rightarrow Mo$. N_2 -āze nav šauri specifiska.



30. att. Gumiņbaktērijas tauriņziežu gumiņos:

A — lucernas gumiņš šķersgriezumā; B — atsevišķa gumiņa šūna ar baktērijām; C — bakterioidi; D — baktēriju iekļūšana saknē caur sakņu spurgaliņām.

augsnē samazinās, tādēļ, iesējot tauriņziežus šādā laukā pēc vairākiem gadiem, nepieciešams rūpēties par attiecīgo gumiņbaktēriju ienesšanu augsnē. Ar baktēriju tirkultūru — *nitraginu* — iespējams augsnē ievadīt visaktīvākās gumiņbaktērijas rases. Noskaidrots, ka *nitragins* palielina attiecīgās kultūras ražu apmēram par 20%.

Ar tauriņziežu atliekām augsnē paliek ievērojams daudzums slāpekļa. Pēc D. Prjaņišņikova atzinuma, 1 ha laba ābolaļa, kas pietiekami apgādāts ar kāliju un fosforu, gadā var uzkrāt 150—160 kg N, bet lucerna un lupiņa — pat vēl vairāk. Citu autoru darbos iegūti dati, ka ar gumiņbaktērijām uzkrātā slāpekļa daudzums ir ievērojami mazāks.

Gumiņi veidojas arī citu mikroorganismu un augstāko augu simbiozes rezultātā. Tā, piemēram, uz alkšņu saknēm lielu ilggadīgu gumiņu veidošanos izraisa aktinomicētes. Arī te notiek slāpekļa saistīšana. Šāda veida gumiņi sastopami arī uz *eleagna* (*Eleagnus angustifolia*), uz smiltsērķšķa (*Hippophae rhamnoides*) un citu augu saknēm. Tam ļoti liela nozīme slāpekļa apgādē, ja augi aug nabadzīgās augsnēs. Šo augu gumiņos leghemoglobīna nav. N_2 -āzes darbībai nepieciešamos anaerobos apstākļus vairāk vai mazāk nodrošina gumiņu blīvie, necaurlaidīgie apvalki.

Pirms 10 gadiem Brazīlijā tika atklāta vēl viena mikroorganismu grupa — *azospirillas* (*Azospirillum lipoferum*), kuras dzīvo uz graudzāļu, tajā skaitā arī uz labību (kviešu, kukurūzas) saknēm un arī saista brīvo atmosfēras N_2 . Šo mikroorganismu N_2 -āzes darbībai nepieciešamos anaerobos apstākļus nodrošina gļotas, ko augs

bagātīgi izdala uz sakņu virsmas. Sajās gļotās azospirillas tiek «iepakotas» un tādējādi pasargātas no O_2 ietekmes. Šim nolūkam kalpo arī ļoti aktīvā citohromu sistēma, kas darbojas minētajos mikroorganismos.

Pastāv arī simbiozes komponentu savstarpējās «pazīšanas» problēma. Augu šūnas veido lektīnus — specifiskas olbaltumvielas, kas, savienojoties ar noteiktiem oglehidrātiem, rada kompleksus. Savukārt gumiņbaktēriju šūnapvalkos ir šo oglehidrātu kompleksu receptori.

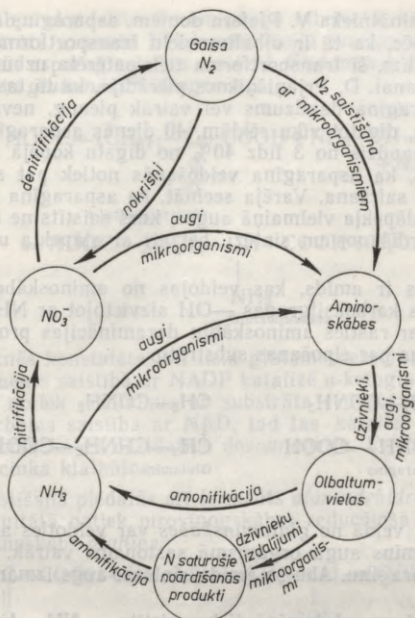
Atmosfēras N_2 saistītājiem mikroorganismiem dabā ir ļoti liela nozīme. To saistītā N_2 daudzums ir apmēram 4 reizes lielāks nekā rūpnieciski saistītā N_2 daudzums gada laikā.

3.16. SLĀPEKĻA AVOTI UN SLĀPEKLI SATUROŠO SAVIENOJUMU PĀRVERTĪBAS AUGOS

Augi ļoti jutīgi reaģē uz slāpekļa trūkumu un pārpilnību augsnē. Tas ir pilnīgi saprotams, zinot, cik liela nozīme slāpeklim ir auga organisma uzbūvē (apmēram 1,5% no augu sausas sastāda slāpekļlis) un tā dzīvības procesu norisēs. Lai gan atmosfērā slāpekļa ir vairāk nekā visu citu gaisa sastāvdaļu kopā (sausā gaisā ir 75,6% N_2 pēc masas vai 78% pēc tilpuma, 20,9% O_2 un 0,03% CO_2), tomēr gaisa slāpekli augi nespēj izmantot. No gaisa slāpekļa krājumiem tiem izmantojams tikai tas niecīgais daudzums, kas gaisā atrodas NH_3 un NO_2 veidā un kas ar nokrišņiem nonāk augsnē. Pēc ģeofiziskā gada pētījumiem, šādā veidā augsnē nonākušā slāpekļa daudzums ir tikai 5—7 kg/ha, retos gadījumos — ap 10 kg/ha gadā. Bet, kā jau atzīmēts, augu normālai augšanai un attīstībai vajag daudz vairāk slāpekļa (31. att.).

Arī augsnē apmēram 98% no esošā slāpekļa atrodas neizmantojamā veidā. Tie ir salikti organiski savienojumi, no kuriem uzņemts slāpekli pirms to noārdīšanās nav iespējams. Tikai ļoti bagātās melnzemes augsnēs augiem pieejamā slāpekļa ir apmēram 200 kg/ha. Šāds daudzums var nodrošināt diezgan labas kultūraugu ražas. Nabadzīgās augsnēs izmantojamā slāpekļa ir 3—4 reizes mazāk nekā melnzemēs. Jāatzīmē, ka ne viss augiem izmantojamais slāpekļlis nonāk augu rīcībā, jo daļa aizskalojas un daļa tiek zaudēta denitrifikācijas procesā. Pretēji šiem dabiskajiem zudumiem darbojas slāpekļa saistītās baktērijas, kuras spēj saistīt brīvo gaisa slāpekli un ieslēgt to organisko savienojumu ciklā. Slāpekļa krājumus augsnē papildina arī minerālmēsli.

Ik gadus ar lauksaimniecības produkciju no kultūraugu sējumu platībām tiek iznesti 100—110 miljoni tonnu slāpekļa. Ķīmiskā rūpniecība visā pasaulē pašlaik ražo apmēram 25 miljonus tonnu slāpekļa savienojumu gadā. Tātad apmēram 85 miljoni tonnu jāsedz ar organiskajiem mēsliem, kā arī jāizmanto slāpekļa bioloģiskā saisti-



31. att. Slāpekļa aprite dabā.

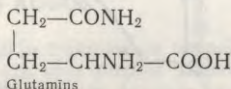
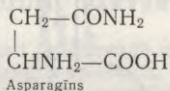
šana. Slāpekļa daudzums, ko ik gadus atdod atpakaļ augsnei uz katru sējumu platības hektāru, ir uzskatāms rādītājs valsts lauksaimniecības attīstībai.

Minerālmēslos slāpekļi var būt kā amonija sāļu, tā arī nitrātu veidā. Tā kā augos tas atrodas reducētā veidā, pagājušajā gadsimtā vairums zinātnieku uzskatīja, ka nozīmīgāki augu barībā ir amonija savienojumi. Kad sāka eksperimentēt ar ūdens kultūrām, izrādījās, ka nitrāti kā slāpekļa avots augiem ir labāki (tolaik nezināja, ka ūdens kultūru barības šķīdumos izmainās pH, it sevišķi tajos gadījumos, kad par slāpekļa avotu izmantoti amonija savienojumi).

To, ka abas slāpekļa formas attiecīgos apstākļos augi var izmantot par slāpekļa avotu, jau norādīja franču zinātnieks Ž. Busengo. Pilnīgi savos darbos to pierādīja K. Timirjazeva skolnieks D. Prjaņiņikovs 1895. gadā. Pētot olbaltumvielu pārvērtības dīgstošās sēklās, viņš novēroja, ka ar olbaltumvielām bagātās sēklās dīgšanas laikā uzkrājas ļoti daudz asparagīna.

Pēc vācu zinātnieka V. Pfefera domām, asparagīns digstošās sēklās rodas tāpēc, ka tā ir olbaltumvielu transportforma. Veidojoties jaunajam dīglim, šī transportforma tiek patērēta uzbūves olbaltumvielu sintezešanai. D. Prjaņišņikovs pierādīja, ka tā tas nav. Sēklām dīgstot, asparagīna daudzums vēl vairāk pieaug, nevis samazinās. Tā, piemēram, dīgstot vīķu sēklām, 40 dienās asparagīna daudzums tajās bija pieaudzis no 3 līdz 40% no dīgstu kopējā slāpekļa. Bez tam izrādījās, ka asparagīna veidošanās notiek pat straujāk nekā olbaltumvielu sairšana. Varēja secināt, ka asparagīna veidošanās ir īpašs posms slāpekļa vielmaiņā augos, kurš saistīts ne tikai ar olbaltumvielu noārdīšanos un sintēzi, bet arī ar slāpekļa uzņemšanu no ārējās vides.

Asparagīns ir amīds, kas veidojas no aminoskābes *asparagīnskābes*, vienas karboksilgrupas —OH aizvietojot ar NH_2 . Dzīvās šūnās — NH_2 var rasties aminoskābju dezaminācijas procesā, kad tās tiek izmantotas par elpošanas substrātu.



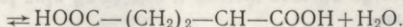
Tādā pašā veidā no *glutamīnskābes* var veidoties amīds — *glutamīns*. Glutamīns augu organismā sastopams vairāk. Tas ir kustīgāks par asparagīnu. Abu šo amīdu sintēzei augš izmanto ATP enerģiju.

Asparagīnā un glutamīnā tiek saistīts — NH_2 , kas atbrīvojas olbaltumvielu maiņā. No dzīvnieku organismiem tas tiek izdalīts ar urīnvielu. Mākslīgi traucējot augos asparagīna veidošanos, V. Butkevičam izdevās pierādīt, ka augos tas uzkrājas NH_3 veidā, kas paliek nesaistīts un izdalās.

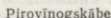
Barojot dīgstus tumsā ar NH_4^+ , Prjaņišņikovs novēroja asparagīna sintēzi ar uzņemto slāpekli. Bet šajā gadījumā bija ļoti svarīga ogļhidrātu klātbūtne dīgstos. Ja augos ogļhidrātu trūkst, asparagīns neveidojas, šūnās uzkrājas NH_3 un saindē augus. Tātad ogļhidrātiem slāpekļa vielmaiņā augos ir ļoti liela nozīme.

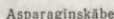
Ja sēklās ogļhidrāti ir pārsvarā pār olbaltumvielām ($\text{C} > \text{N}$), to dīgstiem labs slāpekļa avots ir amonija savienojumi. Tā, piemēram, graudaugu sēklās $\text{C}:\text{N}=6:1$. Šīs sēklas arī tumsā ļoti dīgst, izmantojot par slāpekļa avotu amonija savienojumus. Zirņi un vīķi tumsā var izmantot amonija savienojumus tikai tad, ja tiek neitrālizēts barības šķīduma fizioloģiskais skābums.

Lupīnas sēklās $\text{C}:\text{N} = -0,6:1$. Šīm sēklām dīgstot tumsā, dīgstos konstatējams asparagīns, bet, dodot augiem amonija savienojumus, slāpekklis netiek izmantots ogļhidrātu nepietiekamības dēļ. Tātad dīgstu attiecība pret NH_4^+ atkarīga no ogļhidrātu rezerves, kas var nodrošināt amīdu normālu sintēzi.

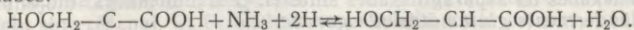
$$+ \text{NADP}$$


NH_4^+ saistīšanās piedalās arī ferments *alanindehidrogenāze*, kuras darbības rezultātā notiek pirovīnogskābes reducējošā aminēšana un veidojas aminoskābe *alanīns*:


$$\text{HOOC}-\text{CH}=\text{CH}-\text{COOH} + \text{NH}_3 \rightleftharpoons \text{HOOC}-\text{CH}_2-\text{CH}-\text{COOH}.$$

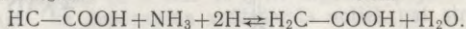
$$\text{HOOC}-\text{CH}_2-\text{C}-\text{COOH} + \text{NH}_3 + 2\text{H} \rightleftharpoons$$


Konstatēta arī *serina* veidošanās no oksipirovīnogskābes reducējošās aminēšanas rezultātā, kā arī *glicīna* veidošanās no glioksālskābes:



Oksipirovīnogskābe

Serīns



Glioksāliskābe

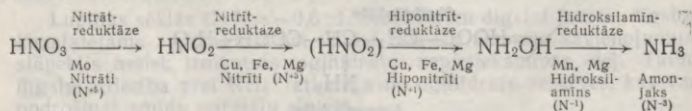
Glicīns

Tagad pierādīts vēl viens ceļš, kādā NH_4^+ augos tiek iesaistīts organiskajos savienojumos. Tas ir reakciju cikls, kurā veidojas citrulīns, arginīns, ornitīns un urīnviela. Šo ciklu sauc par *ornitīna ciklu*.

Padomju zinātnieki A. Braunšteins un M. Kricmane 1937. gadā augos atklāja *pāraminēšanās reakciju*. Šajā reakcijā $-\text{NH}_2$ grupas no aminoskābes vai tās amīda tiek pārnestas uz ketoskābēm, no kurām visnozīmīgākās ir jau minētās oksāleilskābe un α -ketoglutārskābe. Izrādījies, ka divvērtīgās skābes daudz vieglāk saistās ar $-\text{NH}_2$ grupām nekā vienvērtīgās. Bet tās arī viegli atdod savu $-\text{NH}_2$ grupu citām ketoskābēm. Šī reakcija notiek fermentu *aminoferāžu* jeb *transamināžu* ietekmē. Šo fermentu koferments ir vitamīna B_6 fosforilētā forma — *piridoksālfosfāts*.

Aminoferāzes vispirms tika konstatētas dzīvnieku valsts objektos, kur to darbībai pāraminēšanās reakcijās ir tikpat liela nozīme kā augu valstī. Pāraminēšanās reakciju rezultātā veidojas visas pārējās aminoskābes.

Atšķirībā no amonija savienojumiem nitrāti augiem nav indīgi arī lielākās koncentrācijās. Dažos augos, piemēram, tabakā, griķos, cukurbietēs, balandās, var uzkrāties diezgan liela nitrātu koncentrācija bez jebkādam kaitīgām sekām. Tomēr normālos apstākļos uzņemtie nitrāti nekavējoties tiek pakļauti pārvērtībām. Visos organiskajos savienojumos slāpekļis atrodas reducētā formā. Mēģinājumos konstatēts, ka, barojot augu dīgļstus ar nitrātiem, to audos arī uzkrājas asparagīns un veidojas olbaltumvielas. Augos, kas nav varējuši veidot asparagīnu ogļhidrātu trūkuma dēļ, pierādīta NH_3 rašanās arī tad, ja augus baro ar nitrātiem. Šādos gadījumos lielākā nitrātu koncentrācijā var novērot pat NH_3 izdalīšanos uz āru caur saknēm. T. Andrejeva noskaidrojusi, ka nitrātu reducēšanās ļoti intensīvi norisinās lapās, kur notiek fotosintēze. Nitrātu reducēšanās te notiek fotosintēzes starpproduktu (reducētā ferredoksīna) ietekmē. Nitrātu starpprodukti ir *nitrīts* un *hidroksilamīns*:



Eksperimentos noskaidrots, ka slāpekļa vielu sintēzei gaisma nemaz nav vajadzīga, tādēļ NO_3^- reducēšana un slāpekļa vielu tālākā sintēze var notikt jebkurā auga orgānā. Ja ogļhidrātu ir pietiekami daudz, sintēze notiek tieši saknēs. Atšķirībā no NH_4^+ asimilācijas nitrātu asimilācija var notikt arī šūnās, kur mazāka oglekļa un slāpekļa attiecība (C:N).

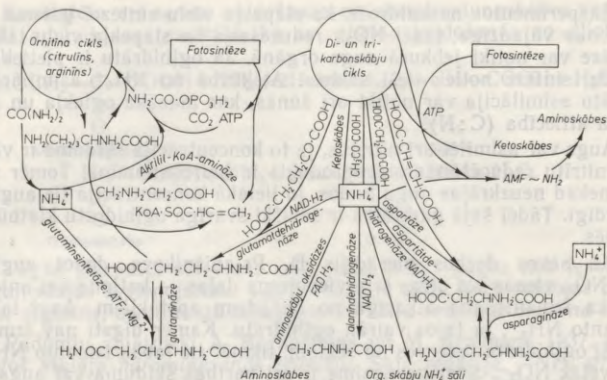
Augs var asimilēt arī nitrītus, ja to koncentrācija šķīdumā ir vāja. Arī nitrītu reducēšanās starpprodukts ir hidroksilamīns. Tomēr nitrīti nekad neuzkrājas augu audos, jo lielākā koncentrācijā tie augiem ir indīgi. Tādēļ šajā gadījumā ir sevišķi svarīga ogļhidrātu klātbūtne saknēs.

Kā savos darbos pierādījis D. Prjaņišņikovs, dodot augiem NH_4NO_3 , vienas vai otras šī savienojuma daļas — katjona vai anjona labāka izmantošana atkarīga no dažādiem apstākļiem. Augi labāk izmanto NH_4^+ , ja tajos vairāk ogļhidrātu. Kamēr digsti nav izmantojuši ogļhidrātu rezerves no sēklām, tikmēr tie labāk izmanto NH_4^+ , bet vēlāk NO_3^- . Svarīga nozīme ir arī barības šķīduma vai augsnes pH, sāls koncentrācijai, mēģinājuma ilgumam un citiem apstākļiem. Neitrālā un vāji bāziskā vidē labāk tiek izmantots NH_4^+ , turpretim skābā vidē un it sevišķi, ja sāls koncentrācija ir paaugstināta, pārsvaru gūst NO_3^- saistīšana. Svarīga nozīme izrādījusies arī dažu citu katjonu, piemēram, K^+ un Ca^{2+} klātbūtnei. Ca^{2+} klātbūtne veicina NH_4^+ uzņemšanu, bet K^+ — NO_3^- uzņemšanu.

D. Prjaņišņikovam un viņa skolniekiem izdevās atrisināt šo svarīgo augu barošanās jautājumu un pierādīt abu slāpekļa formu fizioloģisko līdzvērtību. Tomēr jaunākā laika uzskati atkal lielāku nozīmi augu dzīvē piešķir NO_3^- . D. Prjaņišņikova pētījumi deva pamatu ne tikai mēslošanas sistēmas izstrādāšanai lauksaimniecības augiem, bet tie ienesa skaidrību arī minerālmēslojumu ķīmiskajā rūpniecībā. Plaši sāka organizēt sintētisko amonija savienojumu ražošanu, jo tā prasa mazāku elektroenerģijas patēriņu. Amonija savienojumu autotrofās izmantošanas shēma (32. att.) dod ieskatu par augos uzņemtā slāpekļa tālāko izmantošanu.

Augu attiecības pret slāpekli saturošajiem organiskajiem savienojumiem varēja sākt pētīt tikai tad, kad izmēģinājumu darbā tika ieviestas sterilās augu kultūras. Arī to veica D. Prjaņišņikova laboratorijā viņa līdzstrādnieki J. Sulovs un G. Petrovs. Tika pierādīts, ka augi spēj saistīt ar saknēm dažus slāpekli saturošos organiskos savienojumus, piemēram, urīnvielu, asparagīnu, arginīnu un pat peptonus (olbaltumvielu skaldproduktus). Saknēs iekļūst arī citas ūdenī šķīstošas aminoskābes. Tomēr pozitīvu ietekmi uz augu augšanu, pēc līdzšinējo pētījumu datiem, atstājušas tikai asparagīnskābe un glutamīnskābe — svarīgākās no primārajām aminoskābēm. No visiem slāpekli saturošajiem organiskajiem savienojumiem augi vislabāk izmanto urīnvielu. To kā efektīvu mēslošanas līdzekli lieto intensīvām lauksaimniecības kultūrām.

Olbaltumvielu primārajā sintēzē augos svarīgs starpposms ir amīdu — asparagīna un glutamīna izveidošanās. To, ka dienā lapās



32. att. Amonija savienojumu autotrofās izmantošanas shēma.

var sintezētīs olbaltumvielas, novēroja jau V. Sapožņikovs 1890. gadā. Eksperimentāli to izdevās pierādīt tikai 1952.—1955. gadā A. Ņičiporovičam un tā līdzstrādniekiem, izmantojot iezīmētos atomus un hromatogrāfiju.

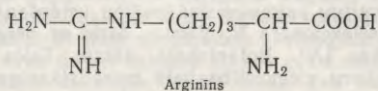
3.17. SAKNE KĀ SINTĒZES ORGĀNS

Uzņemtas minerālvielas daļēji jau tiek pārveidotas saknēs. Kā iepriekš atzīmēts, saknēs notiek nitrātu reducēšanās, slāpekļa, fosfora un citu elementu daļēja iesaistīšanās organiskajos savienojumos.

Viens no pirmajiem zinātniekiem, kas sāka pievērst uzmanību saknei kā sintēzes orgānam, bija I. Mičurins. Viņa darbos ar dažādiem potējumiem, veģetatīviem hibrīdiem, mērķtiecīgu audzēšanu un citām metodēm tika konstatēta neapšaubāma sakņu sintētiskā un fenotipa veidojošā darbība. Izrādījās, ka daudzas augu īpašības, piemēram, augļu garša, krāsa, forma, kā arī koku lapu forma lielā mērā atkarīga no sakņu sintētiskās darbības — no tā, uz kāda potcelma saknēm aug uzturētais šķirnes augļu koks.

Vadoties no šiem novērojumiem, Mičurins izstrādāja *sakņu mentora metodi*. Pirmo eksperimentālo darbu, kurā tika pierādīta sakņu sistēmas sintētiskā darbība, veica J. Bikovs. Viņš analizēja sulu, kas paceļas uz augšu no saknēm (sulošanās), un konstatēja, ka attiecībā uz NH_4^+ , NO_3^- un NO_2^- saturu sulā vērojamas izmaiņas. Sulā šie savienojumi nav atrodami tādos pašos daudzumos, kādos tie tiek uzņemti no barības šķīdumiem. Vēlāk citu autoru eksperimentos 1936. gadā tika konstatēts, ka kukurūzas augiem, kas iepriekš slāpekli nav saņēmuši, uzņemot pēc tam slāpekli, tas viss turpat saknēs

ticis pārstrādāts organiskā formā. Normālos slāpekļa barošanās apstākļos kukurūzas saknēs organiskā formā pārvērtās 50—70% no uzņemtajiem slāpekļa savienojumiem. Līdzīgi novērojumi gūti arī darbos ar citām kultūrām — tomātiem, gurķiem, kartupeļiem, kaņepēm. Pēc N. Potapova datiem, 15—30% no organiskā slāpekļa, kas paceļas no saknēm uz augšu, ir aminoskābju veidā. A. Kursanovs ar līdzstrādniekiem augu sulā konstatējuši 10 aminoskābes, J. Kolosovs — 11, bet N. Potapovs — pat 13 aminoskābes. Analizējot kukurūzas sulu, N. Potapovs noteicis dažādu aminoskābju kvalitatīvo saturu. No noteiktajām aminoskābēm 50,0% sastādīja arginīns, 16,9% — asparagīns (amīds), 10,9% — alanīns, 7,1% — leicīns, 6,3% — valīns, 5,0% — glutamīnskābe un 3,8% — asparagīnskābe.



Dažādu aminoskābju saturs sulošanas sulā izmainās atkarībā no dienas stundas, augu vecuma un citiem apstākļiem. Tomēr arginīna visos gadījumos ir bijis vairāk par citām aminoskābēm.

Kukurūzas sulā N. Potapovs konstatējis vēl polipeptīdus, kā arī kumarīnu, piridoksīnu un hinonu tipa savienojumus. V. Kretovičs ķirbju sulošanas sulā atradis arī olbaltumvielas. Pēc to hidrolīzes izdevās identificēt 16 aminoskābes.

J. Kolosovs konstatējis, ka arī uzņemtais fosfors daļēji iesaistās organiskos savienojumos jau saknēs. Saskaņā ar N. Potapova iegūtajiem datiem (ar kukurūzu, ķirbjiem, saulgriezēm, kartupeļiem u. c.), apmēram 20% no uzņemtā fosfora pārvietojas no saknēm uz augšu organiskā formā.

Pētījumos ar uzpotējumiem iegūti dati arī par citu organisko savienojumu sintēzi saknēs. Interesanti ir A. Smuka un V. Iljina pētījumi par nikotīna sintēzi tabakas saknēs. Uzpotējot tabaku uz citu *Nicotiana* sugu vai pavisam uz citu ģinšu augu saknēm, tabakas lapās nikotīns netika konstatēts. Tā, piemēram, uzpotējot iegūti augi ar tomātu saknēm un tabakas lapām. Tabakas lapās šajā gadījumā nav bijis nikotīna. Bet, ja uz tabakas saknēm uzpotēja tomātus, bebrukārkliņu vai nakteni (*Solanum* ģints pārstāvjus), to lapas saturēja nikotīnu. Tā tika pierādīts, ka tabakas lapās nikotīns netiek sintezēts. Šos datus apstiprināja ASV zinātnieks H. Dausons, strādājot ar audu kultūrām.

Vēlāk tika noskaidrota sakņu nozīme kaučuka sintēzē kaučuku saturošos augos un arī saharozes sintēzē cukurbietēs. Izrādījās, ka tauriņziežu inficēšanās ar gūtnbaktērijām ir atkarīga nevis no pašiem augiem, bet tieši no šo augu sakņu īpašībām. Uzpotējot tauriņziežu saknēm citu augu virszemes daļas, uz saknēm tāpat notiek gūtnu veidošanās un gaisa slāpekļa saistīšana.

Sakņu sistēmai ir svarīga nozīme fermentu darbības aktivēšanā un pat hlorofila veidošanā lapās, kā arī augšanas regulatoru un

fizioloģiski ļoti aktīvu savienojumu — *citokinīnu* sintēzē. A. Kursanovs ar līdzstrādniekiem pierādījuši, ka saknes spēj saistīt CO_2 un ielēgt to vielmaiņā, kā arī uzņemt no karbonātiem CO_3^{2-} .

Sakņu sistēma ietekmē arī augu augšanu un attīstību. Tā, piemēram, uz punduru potcelmiem uzpotētās lielaudzīgās augļu koku šķirnes izaug par punduru augļu kokiem. Šo ietekmi izmanto augļkopībā un dekoratīvajā dārzkopībā.

Sakņu sistēmas meristemātisko audu gabaliņi audu sterilajās kultūrās var augt gadiem ilgi un dot ievērojamus pieaugumus. Tas nav novērojams virszemes daļu meristemātisku audu kultūrām. To dzīves laiks ir daudz īsāks.

Sakņu sistēmai ir svarīga nozīme arī augu ātraudzības, ziemcietības un citu svarīgu saimniecisku īpašību veidošanā. Mūsu republikā pazīstami selekcionāra V. Vārnas darbi ar persikiem un aprikozēm P. Stučkas LVU Botāniskajā dārzā. Tajos pierādīts, ka persiku un aprikozu ziemcietība lielā mērā atkarīga no izraudzītā potcelma.

Daudzi augi veido gaisa saknes, piemēram, monstera, gumijkoks, kukurūza u. c. Gaisa saknēm nav nozīmes kā minerālvielu un ūdens uztvērējām (vai šī nozīme ir pavisam niecīga), tomēr, ja tās nogriež, augu augšanā rodas traucējumi. Tas nozīmē, ka augam tās ir sintēzes orgāns, kurā rodas fizioloģiski aktīvi savienojumi. Jau D. Sabīņins atzīmēja, ka saknēs veidojas nukleīnskābju vielmaiņas starpprodukti, kam ir fizioloģiski aktīvo vielu īpašības. Tagad tas ir pierādīts.

3.18. KULTIVĒJAMO AUGU UN MINERĀLMESLOJUMA NOZĪME AUGSNES AUGLĪBAS PALIELINĀŠANĀ

Augsnes auglība ir augsnes spēja nodrošināt kultūraugu ražas. Dabiskā augsnes veidošanās procesa sākuma stadijās augsnes auglība var mainīties pozitīvā vai negatīvā virzienā atkarībā no tā, kā izmainās dabiskie augsnes veidošanās faktori, un it sevišķi atkarībā no tā, kādi augi aug augsnē. Ja augsni pareizi apstrādā un izmanto, augsnes auglība ne tikai saglabājas, bet pat palielinās.

Zinātnes un tehnikas attīstība un to sasniegumu plaša izmantošana, meliorācija, apūdeņošana, mēslošanas līdzekļu lietošana, kalpošana un pareizas augu sekas paver lielas iespējas augsnes auglības celšanā. D. Prjaņiņņikovs atzīmē, ka pāreja no zemkopības 3 lauku sistēmas uz augu maiņas sistēmu 19. gs. vidū sekmēja kviešu ražu celšanos no 7 cnt/ha līdz 13—15,5 cnt/ha. Minerālmēsli, it sevišķi slāpekļa mēsli lietošana, augu slimību, kaitēkļu un nezāļu apkarošana 20. gs. vēl vairāk intensificēja lauksaimniecību. Visā tā rezultātā kviešu ražas pieauga līdz 25—30 cnt/ha, un mūsu dienās nevienu nepārsteidz pat 100 cnt/ha graudaugu raža.

Minerālvielu daudzums, kas tiek ienests gadā uz katru sējumu platības hektāru, dažādās valstīs ir stipri atšķirīgs. Arī kultūraugu ražas ir tikpat atšķirīgas. Te novērojama visciešākā pozitīvā korelā-

cija. Arī mūsu zemē ir pierādīts, ka rekordražu iegūšanai augsnē jāienes lieli minerālelementu daudzumi. Tā, piemēram, 1000 cnt/ha cukurbiešu ražas iegūšanai nepieciešams tās apgādāt ar minerālelementiem, lai tās varētu uzkrāt 600 kg N, 150 kg P_2O_5 un 600 kg K_2O . Pie tam, kā atzīmēja V. Viljamss, nevis augsne jāmēslo, bet gan augi jābaro. Tādēļ, dodot augiem šādus lielus minerālelementu daudzumus, jāpazīst kultivējamais augs, jāzina, kad ir katra minerālelementa uzņemšanas maksimums un kad tie ir augiem mazāk vajadzīgi vai kad tie pat izdalās uz āru.

Lai piegādātu augiem lielus minerālelementu daudzumus, svarīga nozīme ir *papildmēslojumam*, jo 1) visi minerālmēsli, kas doti reizē ar sēju vai pirms tās, var palielināt augsnes šķīduma koncentrāciju virs kritiskās. Tas kavē sēklu dīgšanu un augu augšanu. Augi var pat aiziet bojā; 2) daļa no dotajiem savienojumiem, ko augi nespēj izmantot savas dzīves sākumā un kas grūti saistās vai pavisam nesaistās augsnēs, izskalojas. Tādēļ vēlāk, kad augiem palielinās vajadzība pēc šiem elementiem, it sevišķi pēc slāpekļa, augsnē to vairs nav; 3) visā dzīves laikā augiem nav vienādas prasības attiecībā pret tiem vai citiem minerālelementiem, tādēļ augu barošanai jāpieiet dialektiski. Ievērojot visu teikto, augu pareizu barošanu vislabāk izdarīt, izmantojot papildmēslojumu, kā to paredz intensīvā tehnoloģija.

Minerālmēsļu izmantošanas efektivitātes palielināšanai sāk lietot vielas, kas aktivizē augu šūnu membrānu darbību. Tās ir jonoforu tipa vielas, piemēram, valinomicīns, gramicidīns, nistatīns, dimetilsulfoksīds u. c. S. Ļebedevs (1982) min piemēru, kā cukurbietēm lauka apstākļos pēc apmīģošanas ar 2,5—5% dimetilsulfoksīda šķīdumu bijusi novērojama daudz intensīvāka nitrātu un fosfātu uzņemšana un transports augā, kā arī asimilātu transports no lapām uz saknēm. Rezultātā par 5—10 cnt/ha palielinājies iegūtā cukura daudzums (salīdzinot ar kontroli).

Augsnes auglības celšanā liela nozīme ir augstražīgām lauksaimniecības kultūrām — tauriņziežiem, rušināmaugiem, dārzeniņiem u. c. Šo kultūru labvēlīgā ietekme uz augsnes auglību izskaidrojama ar vairākiem apstākļiem.

1. *Tauriņzieži* uzkrāj gaisa slāpekli. Ar dziļi zemē ieaugušo un plašo sakņu sistēmu tie uznes augsnes augšējos slāņos dziļākajos slāņos ieskalotās barības vielas. Tādējādi aramkārtā, kurā paliek tauriņziežu sakņu masa, tiek padarīta bagātāka arī ar citiem elementiem, ne tikai ar slāpekli. Tauriņzieži spēj šķīdināt un uzņemt grūti šķīstošos fosforu savienojumus, kuri daļēji paliek tauriņziežu atliekās. Pēc šo atlieku sadalīšanās fosforu var izmantot pēckultūru augi.

2. *Rušināmaugu* labvēlīgā ietekme uz augsnes auglību izskaidrojama ar to, ka rušināmaugu augstu ražu nodrošināšanai tiek ienesti augsnē diezgan lieli minerālmēsļu un citu mēslošanas līdzekļu daudzumi. Attiecīgā kultūra tos visus neizmanto (daļa fosfora un kālija paliek augsnē saistītā veidā), daļa mēslojuma paliek pēckultūrām.

3. Šo augu pareizā kopšanā svarīga ir *irdināšana*, kuras rezultātā uzlabojas augsnes aerācija un tiek stimulēti labvēlīgi mikrobioloģiskie procesi augsnē.

4. Minēto kultūru audzēšanas agrotehnika ietver regulāru *ciņu ar nezālēm*. Labi koptos un augstāžīgos rušināmaugu un tauriņziežu laukos nav nezāļu. Sie lauki vēl ir tīri arī pēckultūrām.

5. Visi šie kultūraugi izveido *lielu sakņu masu*, kas, palikusi augsnē, bagātina to ar organiskajām vielām. Daļu minerālmēsļu šīm kultūrām augsnē ievada vai nu pirms sējas, vai reizē ar sēju, izmantojot kombinētās sējmašīnas, ar kurām mēslojums tiek iestrādāts dziļāk par sēklu. Ar šādām mašīnām reizē ar sēklu iestrādā ne tikai fosfora mēslojumu, bet arī kālija un slāpekļa mēslojumu. Sajaukt ar sēklu un izsēt reizē drikst tikai superfosfātu; ar citiem minerālmēsliem sēklu jaukt nedrīkst, jo tas var traucēt sēklu dīgšanu.

3.19. MINERĀLVIELU UZŅĒMŠANA CAUR LAPĀM

1843. gadā J. Grijs konstatēja, ka augi var uzņemt minerālelementus arī ar lapām un stumbriem. Apmēram šajā pašā laikā Z. Busengo izmantoja dzelzs sāļu šķīdumus hlorotisko augu apmiglošanai, lai izārstētu tos no hlorozes.

Mūsu zemē pirmos mēģinājumus par minerālvielu uzņemšanu caur lapām veica 20. gs. sākumā D. Prjaņišņikova laboratorijā M. Domantovičs un P. Žeļeznovs. Mēģinājumos tika noskaidrots, ka kālija un magnija savienojumu uzņemšana caur lapām iespējama, tomēr tā nevar pilnībā aizstāt augu minerālo barošanos caur saknēm.

1932. gadā Ukrainā (Harkovā u. c.) F. Mackova vadībā sāka sistematiskus pētījumus par augu minerālo barošanos caur lapām. Tajos noskaidroja dažādu sāļu iekļūšanu lapas audu šūnās.

Minerālvielu uzņemšanai caur lapām vispiemērotākā izrādījusies 1—4% šķīduma koncentrācija. Tagad pierādīts, ka N savienojumu koncentrācija, ko lieto augu apmiglošanai, var būt arī daudz lielāka. Ar iezīmētiem atomiem un autoradiogrāfiju konstatēts, ka jonu iekļūšanas ātrums lapas audos ir atkarīgs no sāls sastāva šķīdumā.

Darbā ar cukurbiešu lapām noskaidrots, ka

K ⁺ no KNO ₃	šķīduma iekļūst	šūnās	pēc	1 stundas,
K ⁺ no KCl	"	"	"	1/2 stundas,
Mg ²⁺ no MgSO ₄	"	"	"	1/2 stundas,
Mg ²⁺ no MgCl	"	"	"	15 minūtēm.

Slāpeklis no nitrātiem iekļūst šūnās pēc 15 minūtēm, bet no amonija sāļiem — apmēram pēc 2 stundām. Fosfors no KH₂PO₄ iekļūst šūnās pēc 1 stundas. Vienā laikā no viena šķīduma kālijs iekļūst šūnās lielākā daudzumā nekā fosfors. Fosfors labāk tiek uzņemts no šķīduma, kam ir skāba reakcija. Šķīduma reakcija ir svarīga arī kat-

jonu saistīšanā. Tā, piemēram, no šķīduma, kura pH 3, kāliju augšņem daudz lēnāk nekā no bāziska šķīduma, kura pH 8,2.

Minerālelementu saistīšanas mehānisms lapu dzīvījās šūnās ir tāds pats kā sakņu šūnās. Noskaidrots, ka vielas lapas audos iekļūst nevis caur atvēršņēm, kā to domāja agrāk, bet caur kutikulu. Iespējams, ka lapas epidermas šūnu plazmodesmas ir tās vietas, caur kurām uz lapām nonākušās vielas iekļūst šūnās. S. Ļebedevs (1982) atzīmē, ka lapu epidermas šūnām ir milzīgs ļoti siku plazmodesmu daudzums — 8 000—10 000 vienai šūnai. Tās novietotas tieši zem kutikulas un pat iestiepjas kutikulā. Lapām novecojot, epidermas šūnām plazmodesmu daudzums samazinās.

Kā noskaidrots ar radioautogrāfiju un ķīmiskajām metodēm, caur lapām uzņemtie elementi vai nu pārvietojas tālāk uz citām augu daļām (kustīgie elementi), vai arī paliek turpat lapās un tiek iesaistīti vielu un enerģijas maiņas procesos. Ar P^{32} izdevies noskaidrot, ka fosfora izmantošana ir daudz efektīvāka, ja to uzņem caur lapām, jo tad tiek izmantoti apmēram 95% no visa fosfora daudzuma. Caur saknēm tik augstu fosfora uzņemšanas lietderību nevar sasniegt.

Minerālvielu uzņemšana caur lapām neizraisa nekādus traucējumus augu normālajā vielmaiņā un sintēzes procesos. Tā, piemēram, nikotīna sintēze tabakas saknēs notiek arī tad, ja augi slāpekli saņem tikai caur lapām. J. Jakuškins izmēģinājumos pierādījis, ka, 3—4 nedēļas pirms novākšanas apmīgļojot cukurbietes ar fosfora vai kālija sāļu šķīdumiem, pastiprinās asimilātu aizplūšana no lapām uz saknēm. Tāpēc saknēs palielinās cukura saturs (pat par 1% no masas), kā arī sakņu raža.

Pašlaik augu barošanu caur lapām lauksaimniecībā izmanto plaši, jo graudu ražošanas intensīvajai tehnoloģijai speciālisti ieteic N virsmēsļojumu veģetācijas laikā dot tikai šķīdrā veidā, izsmidzinot to uz augu lapām attiecīgajos augu organoģenēzes etapos. Lai tad, kad augus apsmidzina ar traktorvīlkmes smidzinātājiem, nebojātu augu segu, jau sēšanas laikā atstāj t. s. tehnoloģiskās sļiedes, pa kurām pārvietojas traktori, izdarot laukā papildmēsļošanu un citus kopšanas darbus.

Intensīvās tehnoloģijas vajadzībām nepieciešams ātri iedarbīgs N papildmēsļojuma avots. Agrāk plaši lietotais amonjakūdens šim nolūkam neder. Tam stipri sārmaina reakcija, tāpēc rodas lapu apdegumi. Vispiemērotākais izrādījis karbamīna — $CO(NH_2)_2$ un amonija salpetra — NH_4NO_3 šķīdumu maisījums (KAS). Abi minētie komponenti, vienlaikus šķīstot ūdenī, veicina viens otra šķīšanu. Abus tos ņem tilpumu attiecībā 1:1 un pievieno ūdenim tadā daudzumā, lai iegūtu nepieciešamās koncentrācijas šķīdumu.

Izmantojot virsmēsļojumiem KAS šķīdumu, var panākt augstāku iestrādes vienmērību, var precīzi iedot arī nelielas N devas (piemēram, 20 cnt/ha). KAS šķīdumiem var precīzi un vienmērīgi piejaukt herbicīdus, augšanas regulētājus, augu aizsardzības līdzekļus un vienā paņēmienā visu šo agroķīmikāliju kompleksu izmīgļot uz augiem (P. Briedis, A. Bīrgelis, T. Rūķis u. c., 1986).

Tātad ir atrisināti šī augu barošanas paņēmiena gan bioloģiskie, gan ekonomiskie jautājumi. Tomēr, kaut arī augu barošana caur lapām attiecīgos attīstības etapos ir efektīva, tā nevar pilnībā aizstāt augu barošanu caur saknēm vienmērīgi visu laiku.

3.20. FIZIOLOĢISKO PROCESU IZMAIŅAS SĀLAINĀS AUGSNĒS AUGOŠIEM AUGIEM

Augsnēs var būt ne tikai tādi sāļi, ko augi izmanto savai barībai, bet arī sāļi, kurus augi barībā neizmanto vai arī izmanto tikai nēcīgos daudzumos. Šie sāļi, uzkrājoties augsnē lielākā koncentrācijā, augiem var būt kaitīgi. Tādi sāļi ir NaCl , Na_2SO_4 un Na_2CO_3 . Kaitīgu ietekmi uz augiem atstāj arī kalcija un magnija sāļi, ja tie uzkrājas augsnē lielākā daudzumā. Augsnes, kas satur šos sāļus vairāk par 1% no augsnes masas, sauc par *solončakiem*. *Solonci* ir sāļainas augsnes, kurās vairāk par 20% no augsnes adsorbcijas tilpuma aizņem nātrijs. Šādas augsnes parasti ir apvidos, kur maz nokrišņu. Udens ar izšķīdušajiem sāļiem paceļas uz augšu, un, ūdenim iztvaikojot, sāļi uzkrājas aramkārtā.

Sāļainās augsnēs var augt tikai tādi augi, kas šādiem apstākļiem piemērojušies, jo augsnes šķīduma koncentrācija ir augsta. Parastie mezofīti te cieš no fizioloģiskā sausuma. Turpretim sāļo augteņu augiem — halofītiem — šūnās raksturīga augsta osmotiskā vērtība, kas var nodrošināt apmēram 100 atm lielu sūcēj spēku. Pēc B. Kellera pētījumiem, dažiem halofītu tipiem šo augsto šūnsulas koncentrāciju nodrošina neorganiskie sāļi, attiecībā pret kuriem šai augu grupai ir palielināta caurlaidība šūnās. Citai augu grupai augsto šūnsulas koncentrāciju nodrošina organiskās skābes, cukuri un citi organiskie savienojumi, jo attiecībā pret neorganiskajiem sāļiem šo augu šūnas ir maz caurlaidīgas.

Anatomiskā un morfoloģiskā struktūra halofītiem ir kseromorfa. Tiem, tāpat kā kserofītiem, ir dažādas transpirāciju ierobežojošas ierīces. Daži halofīti atgādina sukulentus. Halofītu fizioloģiskās īpašības pētījuši B. Kellers, A. Rihters, P. Henkelis, B. Stroganovs, A. Sahovs u. c. Viņi arī noskaidrojuši bojāejas iemeslus mezofītiem, ja tie aug sāļās augtenēs.

Pēc B. Kellera pētījumiem, daži halofīti šūnsulā spēj uzkrāt ļoti daudz sāls. Tā, piemēram, *Atriplex convertifolia* šūnsula saturējusi 7% sāls (70 g litrā). Šo augu protoplazma spēj panest lielu NaCl vai Na_2SO_4 koncentrāciju šūnā un nezaudēt saistīto ūdeni.

Cita halofītu grupa sāļi gan uzņem savā organismā, bet izdala to caur īpašām porām zaros un lapās. Tādi ir *Eleagnus* un *Tamarix* ģints pārstāvji.

Uzņemtie sāļi halofītos var saistīties ar šūnas olbaltumvielām un tādējādi kļūt šūnai nekaitīgi. Šim nolūkam var tikt izmantoti arī fotosintēzes un elpošanas reakciju starpprodukti.

Piemērojoties sāļām augtenēm, augos paaugstinās protoplazmas koloidu dispersijas pakāpe un hidrofilītāte.

Sāļiem uzkrājoties parasto augu (nehalofitu) šūnās, tiek traucēti vielmaiņas procesi, kā arī enerģijas maiņa. Substrātam oksidējoties, atbrīvotā enerģija uzkrājas ATP makroergiskajās saitēs, jo oksidatīvā fosforilēšanās traucēta. Pēc B. Stroganova datiem, tiek traucēta proteināžu darbība, tādēļ olbaltumvielu sintēze ir nomākta. Rezultātā audos uzkrājas aminoskābes un citi slāpekļa vielmaiņas starpprodukti, kuri attiecīgā koncentrācijā var kļūt augiem indīgi. Arginīna dekarboksilizācijas rezultātā rodas putrescīns, kam ir toksiska iedarbība uz augiem sāļās augsnes.

Palielināts sāļu saturs augsnē neizturīgos augos izraisa «stresa» situāciju. Tas rada novirzes fitohormonu attiecībās. Samazinās auksīnu, giberelīnu un it sevišķi citokinīnu saturs, bet pieaug ABS un etilēna veidošanās, kas pat vēl neizaugušos auga orgānos paātrina novecošanās procesus.

Vairākām paaudzēm augot sāļās augtenēs, augi piemērojas šiem apstākļiem, jo to vielmaiņa var attiecīgi izmainīties.

P. Henkeļa un B. Stroganova pētījumi parādījuši, ka augus iespējams «norūdīt» pret palielināta sāls satura kaitīgo iedarbību. Šim nolūkam sēklas pirms sējas uzbriedina vai nu 3% NaCl šķīdumā, vai 0,25% $MgSO_4$ šķīdumā (atkarībā no tā, vai augsnē pārākumā ir hlorīdi vai sulfāti), pēc tam ļauj šķīdumam nožūt un izsēj. No šādām sēklām izaugušajiem augiem ir lielāka sālsizturība.

4. Fotosintēze

4.1. FOTOSINTĒZES NOZĪME UN APJOMI DABĀ

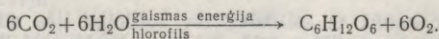
Jau N. Sosīrs atzīmēja, ka augu sausnā ir tikai 5% pelnu, bet 95% no tās sastāda organiskās vielas, kuras veido 4 organogēni, t. i., ogleklis — 45%, skābeklis — 42%, ūdeņradis — 6,5% un slāpeklis — 1,5% no sausas masas. No visiem elementiem augu sausnā visvairāk ir oglekļa.

Atkarībā no oglekļa uzņemšanas veida organismus iedala 1) heterotrofos un 2) autotrofos organismos. *Heterotrofie organismi* oglekli uzņem no organiskiem savienojumiem un barojas ar organiskajām vielām. *Autotrofie organismi* uzņem neorganisko oglekli vai nu CO_2 , vai CO_3^{2-} veidā un organiskās vielas sintezē paši, izmantojot gaismu vai ķīmisko enerģiju. Ir vēl t. s. *miksotrofie organismi*, kuri oglekli uzņem autotrofā ceļā, tomēr tiem nepieciešams savu barību papildināt arī ar jau gatavām organiskām vielām. No augstākiem augiem šai grupai pieder kukaiņēdāji.

Sis organismu iedalījums tomēr ir relatīvs. Attiecīgos apstākļos arī autotrofie organismi spēj izmantot organiskās vielas. Zaļie augi var nedaudz uzņemt un izmantot oglekli arī no organiskajiem savienojumiem. Savukārt CO_2 spēj saistīt visi dzīvi organismi neatkarīgi no gaismas apstākļiem. Tikai šādas CO_2 saistīšanas rezultātā neveidojas ar enerģiju bagātāki savienojumi.

Viskrasāk autotrofija izteikta augstākajiem augiem, kuriem raksturīga fotosintēze. Par *fotosintēzi* sauc organisko vielu veidošanos no CO_2 un H_2O gaismā hlorofilu saturošajās augu daļās. Šis procesa rezultātā rodas ar enerģiju bagāti savienojumi, kuru kopīgā īpašība ir to spēja degt vai arī oksidēties organismā elpošanas procesā un atbrīvot tajos saistīto enerģiju.

Fotosintēzes summārais vienādojums raksturo procesa izejproduktus un galaproduktus, nevis tā būtību.



Tas parāda fotosintēzes procesa milzīgo nozīmi dabā, jo tajā 1) tiek saistīta gaismas enerģija un pārveidota organisko vielu ķīmisko saišu

enerģijas formā; 2) tiek sintezētas organiskās vielas un 3) tiek izdalīts skābeklis.

Pēc aptuveniem datiem, organiskajās vielās saistītā oglekļa krājumi uz Zemes sastāda $6 \cdot 10^{15}$ tonnas. Akmeņogļu, naftas un deggāzes krājumi ir apmēram 10 000 miljardu (10^{13}) tonnu. Fotosintēzes rezultātā atmosfērā izveidojās skābeklis — radās apstākļi aerobo organismu evolūcijai. Pēc A. Ničiporoviča aprēķiniem, atmosfērā ir apmēram $1,5 \cdot 10^{15}$ tonnu O_2 . Šis daudzums ir ļoti tuvs tam O_2 daudzumam, kāds varēja rasties fotosintēzes procesā, izveidojot iepriekš minēto ($6 \cdot 10^{15}$ tonnu) organiski saistītā oglekļa daudzumu. Šī sakarība netieši norāda uz O_2 rašanos atmosfērā fotosintēzes procesā.

Starptautiskās bioloģiskās programmas ietvaros veiktie pētījumi precizējuši datus par biomasas daudzumu, kas rodas fotosintēzē gada laikā. Izteikts sausnā, šis daudzums sastāda apmēram 100 miljardus (10^{11}) tonnu. Apmēram puse no šī daudzuma veidojas jūrās un okeānos, bet otra puse — uz sauszemes. Pēc dažu autoru domām, uz sauszemes tomēr veidojas vairāk biomasas nekā ūdensbaseinos.

10^{11} tonnās biomasas tiek akumulētas $450 \cdot 10^{15}$ kcal enerģijas. Tomēr jāievēro, ka lietderības koeficients, ar kādu augi izmanto fotosintēzē pigmentu saistīto gaismas enerģiju, ir mazs. No $2,5 \cdot 10^{20}$ kcal fotosintētiski aktivās radiācijas (FAR), ko augi ik gadus saņem no Saules, to fotosintēzē izveidotajos organiskajos savienojumos saista tikai $450 \cdot 10^{15}$ kcal, t. i., apmēram 0,2%.

No sauszemes augiem galveno produkcijas daudzumu fotosintēzē dod meži — $28,4 \cdot 10^9$ tonnu, saistot tajā $11,4 \cdot 10^{16}$ kcal enerģijas. Pļavās un ganībās ik gadus veidojas $10,4 \cdot 10^9$ tonnu biomasas, bet kultūraugu aizņemtajos tīrumos — $8,7 \cdot 10^9$ tonnu, pieņemot, ka vidēji tie uz katra hektāra izveido apmēram 6 tonnas biomasas. Tuksnešos, pustuksnešos un pilsētu aizņemtajos rajonos, kas sastāda apmēram 36% no visas sauszemes ($54,2$ miljoni kvadrātkilometru), veidojas $5,4 \cdot 10^9$ tonnu biomasas gadā. Fotosintēzes ziņā pilnīgi neproduktīvi ir polārie apgabali un Antarktīda.

No Saules enerģijas, kas krīt uz Zemi, sauszeme saņem $1,4 \cdot 10^{20}$ kcal, bet ūdens virsma — $3,6 \cdot 10^{20}$ kcal. Ūdenī apstākļi fotosintēzei visumā ir sliktāki nekā uz sauszemes, jo augšējos, labi apgaismotajos ūdens slāņos ir pārāk mazs slāpekļa un fosfora saturs. Ar šiem minerālelementiem bagātāki ir piekrastes ūdeņi, kur intensīvāk notiek organisko vielu noārdīšanās mikroorganismu darbības rezultātā. Atklātās jūrās un okeānos organiskās atliekas nogrimst un sadalās, ja fotosintēzei gaismas ir par maz. Vietās, kur ar barības elementiem bagātie dziļāko slāņu ūdeņi uzplūst uz augšu (Kalifornijas un Peru tuvumā, joslā uz ziemeļiem no Antarktīdas), veidojas rajoni ar ļoti bagātu ūdensaugu veģetāciju.

Aprēķināts, ka 4—5 gados «augu zaļajai laboratorijai» iziet viss atmosfērā esošais CO_2 daudzums.

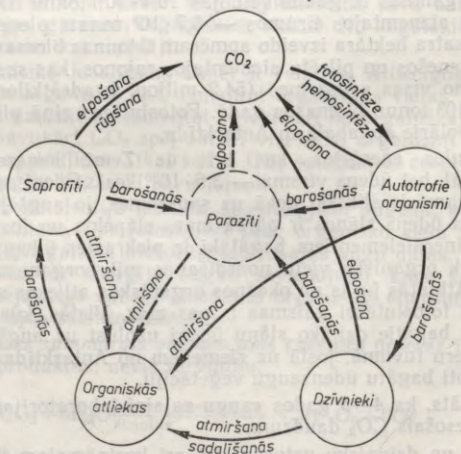
Cilvēku un dzīvnieku uzturam, kā arī kurināmajam ik gadus no tā organisko vielu daudzuma, ko ražo sauszemes augi, tiek patērēts ap 3,5%. Daudz mazāk tiek patērēts ūdensaugu saražoto organisko

vielu; pārtikā galvenokārt izmanto sekundāro produkciju — zivis, vēžveidīgos un citus dzīvnieku valsts produktus.

Akadēmiķis V. Vernadskis norāda, ka uz mūsu planētas pilnīgi viss brīvais skābeklis, kā arī ūdenī izšķīdušais skābeklis radies dzīvības procesā. Pagaidām nav zināms neviens tāds gadījums, kad O_2 izdalītos ievērojamā daudzumā kāda cita ķīmiska procesa rezultātā, kas būtu neatkarīgs no dzīvības. Bet ir zināmi tūkstoši ķīmisko procesu uz Zemes, kuros brīvais O_2 tiek saistīts. Tomēr O_2 daudzums biosfērā neizmainās. Šādu skābekļa daudzuma pastāvību nodrošina zaļo augu darbība. Tas vien jau parāda zaļo augu milzīgo nozīmi uz mūsu planētas (33. att.).

Pēdējos gados konstatēts, ka augšējos atmosfēras slāņos notiek H_2O disociācija, bet nav noskaidrots, kā tā ietekmē O_2 bilanci atmosfērā.

Lai iegūtu 40 cnt/ha kviešu graudu ražu, augiem nepieciešams sintezēt 10—11 t biomasas uz hektāru. Šim nolūkam augiem jāsaista apmēram 20 t CO_2 , jāizdala apmēram 15 t O_2 , jāuzņem no augsnes 500—600 kg minerālvieļu un jāpatērē 3000 t ūdens. Fotosintēzes nodrošināšanai jāsaista apmēram 40 miljoni kilokaloriju Saules enerģijas. Lauksaimniecības kultūras pasaulē aizņem apmēram 1,45 miljardus hektāru (14,5 miljoni kvadrātkilometru), no kuriem iegūtā kopējā biomasa ir 8,7 miljardi tonnu. No šī biomasas daudzuma pārstrādātā veidā tiek iegūti apmēram 530 miljoni tonnu vērtīgu pārtikas produktu.



33. att. Oglekļa aprite dabā.

Fotosintēzes nozīme dabā ir milzīga, jo tās rezultātā

1) notiek organisko vielu daudzuma nepārtraukta papildināšana uz zemeslodes;

2) tiek saistīts un uzkrāts milzīgs daudzums kosmiskās Saules enerģijas;

3) atmosfērā tiek saglabāts noteikts O_2 līmenis, kas nodrošina aerobo organismu elpošanu un eksistenci;

4) notiek CO_2 saistīšana un tiek novērsta tā uzkrāšanās atmosfērā.

4.2. OGLEKĻA ASIMILĀCIJAS TIPI UN TO SĀKARS AR ORGANISKĀS PASAULES EVOLŪCIJU

Mūsdienu fotosintezējošie organismi ir aerobi un autotrofi. Pēc A. Oparina teorijas, pirmatnējie organismi ir bijuši anaerobi un heterotrofi. Fotosintezējošo organismu izveidošanās notikusi vēlākos organismu evolūcijas periodos. Pēc D. Sapožņikova uzskatiem, azoiskajā (arheozojā) ērā vēl nebija nekādu dzīvu organismu. Organisko savienojumu veidošanās tad bija iespējama ūdensbaseinos tikai abiogēni. Atmosfērā nebija CO_2 un O_2 . Pēc tam radās pirmie dzīvie organismi, kuru uzbūve un barošanās bija ļoti vienkārša. Fermentu un citu regulētāju sistēmas bija primitīvas, tādēļ tie uzņēma no apkārtējās vides gatavus organiskos savienojumus un bez ievērojamām pārmaiņām asimilēja tos. Veidot organiskos savienojumus no neorganiskajiem tie nespēja. Šie dzīvie organismi barojās heterotrofi. Reizē ar organismu evolūciju notika arī fermentu pilnveidošanās, bet organismi ar pilnīgākām fermentu sistēmām bija dzīvotspējīgāki. Pirmatnējai organiskajai vielai sairstot, izdalījās CO_2 . Radās organismi, kuri spēja saistīt CO_2 sākumā heterotrofi, bet vēlāk jau spēja arī izmantot sintēzes procesos. CO_2 iesaistīšanās vielmaiņā padarīja iespējamu arī organisko vielu izmantošanu par enerģijas avotu. Neorganiskos savienojumus oksidējot, ieguva enerģiju, ko savukārt izmantoja jaunu organisko vielu sintēzei no neorganiskiem savienojumiem. Šādus organismus D. Sapožņikovs nosauca par *hemoreducētājiem*. Hemoreducētāju darbības rezultātā atmosfērā samazinājās CO_2 daudzums, un tā kļuva caurspīdīgāka. Zemes virsma saņēma vairāk gaismas, jo samazinājās mākoņainība.

Oglekļa dioksīds saista infrasarkanos siltuma starus, tāpēc, samazinoties tā saturam atmosfērā, samazinās siltuma staru absorbcija gaisā. Tas izmainīja siltuma režīmu uz Zemes.

Nākamais solis autotrofā barošanās veida evolūcijā bija *fotoredukcijas rašanās*. Šis process saistīts ar gaismas sensibilizatoru — pigmentu izveidošanos attiecīgo organismu šūnās. Izveidojās fermentu sistēma, kas varēja regulēt saistītās gaismas enerģijas transformēšanu ķīmiskās enerģijas formā.

Organisko savienojumu degradācijas procesā radās H_2S , kas uzkrājās pat atmosfērā, bet fotoredukcijā šis H_2S tika izmantots par H_2 donoru, vienlaikus oksidējot sērū.

Nākamais etaps bija *fotosintēzes rašanās*. Organisko vielu sintēzei enerģijas avots, tāpat kā iepriekšējā etapā, bija pigmentu saistītā gaismas enerģija, bet H_2 donors jau bija H_2O . Līdz ar to atmosfērā sāka uzkrāties brīvais O_2 , ko veido zaļie augi fotosintēzes procesā. Vēl tagad dažas zilaļģes atkarībā no apstākļiem (anaerobi vai aerobi) var veikt gan fotoredukcijas, gan fotosintēzes procesus. Atmosfērā radies O_2 nodrošināja aerobo organismu tālāku evolūciju (11. tabula).

Hemosintēze acīmredzot radusies vēlāk par fotosintēzi, jo tās norisei vajadzīgs O_2 , kas radās fotosintēzes procesā.

11. tabula

Vielmaiņas tipu evolūcija

Vielmaiņas tipi	Organismi, kas piedalījās vielmaiņā	Vielmaiņu raksturojošā reakcija	Vides apstākļi un to pārmaiņas
—	Dzīvības nav	C savienojumu komplicēšanās	Sarežģītāku organisko savienojumu abioģenā rašanās
—	Dzīvības veidošanās	Koacervātu stadija	Rodas vielmaiņa
CO_2 heterotrofa saistīšana — vienkāršākais vielmaiņas tips	Primārie heterotrofi, kuriem ir universāls raksturs	$C_6H_{12}O_6 + 6H_2O \rightarrow$ $6CO_2 + 12H_2 + Q;$ $Q + 6CO_2 + 12H_2 \rightarrow$ $C_6H_{12}O_6 + 6H_2O$	CO_2 uzkrāšanās. Rodas C riņķojums. CO_2 koncentrācija turpina pieaugt. CO_2 iesaistās vielmaiņā. Uzkrājas sulfāti
Hemoredukcija	S un C reducētājas baktērijas	1) $H_2SO_4 + 4H_2 \rightarrow$ $H_2S + 4H_2O + Q;$ $Q + mCO_2 + nH_2 \rightarrow$ $(C_6H_{12}O_6)_x;$ 2) $S + H_2 \rightarrow H_2S + Q;$ $Q + mCO_2 + nH_2 \rightarrow$ $(C_6H_{12}O_6)_x$	Pieaug gaismas intensitāte uz Zemes. Organismos veidojas pigmenti. Samazinās brīvā CO_2 daudzums. Uzkrājas H_2S
Fotoredukcija	Zaļās sērbaktērijas un purpurbaktērijas	$12CO_2 + 12H_2O +$ $+ 6H_2S + \text{gaismas} \rightarrow$ $2C_6H_{12}O_6 + 6H_2SO_4$	Pakāpeniski izveidojas apstākļi aerobiozei, jo dažiem fotoreducētajiem parādās spēja fotosintezēt. H_2S pakāpeniski no atmosfēras izzūd
Fotosintēze	Primārie fotosintezētāji. Vēlāk augstākie zaļie augi	$6CO_2 + 12H_2O +$ $+ \text{gaismas} \rightarrow$ hlrofils $C_6H_{12}O_6 + 6O_2 + 6H_2O$	Pakāpeniski pieaug O_2 koncentrācija atmosfērā. Rodas dzīvība uz sauszemes

4.3. FOTOSINTĒZES ATKĻĀŠANAS VĒSTURE

Priekšstati par augu barošanas no gaisa minējumu veidā atrodamai daudz agrāk nekā eksperimentālie darbi par šo jautājumu. Jau 1727. gadā S. Heilss atzīmēja, ka augi zināmā mērā varētu baroties no gaisa caur lapām. Arī M. Lomonosovs 1753. gadā savā darbā «Vārds par parādībām gaisā» un 1761. gadā darbā «Vārds par zemes slāņiem» rakstīja par augu barošanas no gaisa.

Tālākā zinātnes attīstība deva ievērojamus atklājumus fizikā un ķīmijā. Tika pētītas gāzes. Angļu ķīmiķis Dž. Pristlijs atklāja vairākas gāzes — NO, NO₂, HNO₃, HCl. Viņš pētīja, kādas izmaiņas notiek gaisā, ja dzīvnieki elpojot to «saboja», un kas notiek ar gaisa sastāvdaļām, ja gaisā deg svece. Blakus pelei, kura zem stikla zvana «sabojātā gaisā» sāka nobeigties, viņš iemeta zaļu mētras zariņu. Pēc kāda laika pele sāka staigāt. Mēģinājumu Pristlijs atkārtoja daudreiz, bet rezultāti bija vienādi. Par tiem 1772. gadā viņš ziņoja Anglijas Karaliskajai biedrībai.

Sis atklājums pievērsa arī citu zinātnieku uzmanību, un tie eksperimentu atkārtoja. Pēc eksperimenta zviedrs K. Sēle 1773. gadā rakstīja, ka augi tāpat «boja gaisu» kā dzīvnieki. Ar to viņš apgāza Pristlija uzskatus. Dažus gadus pēc tam Vīnē strādājošais holandietis ārsts J. Ingenhauzs ieradās Londonā pie Pristlija, lai iepazītos ar viņa mēģinājumiem. Nostrādājis vienu sezonu Pristlija laboratorijā, Ingenhauzs 1779. gadā publicēja savu traktātu, kurā izskaidroja Pristlija un Sēles eksperimentu pretrunas. Izrādījās, ka augi var «izlabot» vai «sabojāt» gaisu atkarībā no apstākļiem. Tumsā augi «boja» gaisu tāpat kā dzīvnieki, bet gaismā «izlabo» to. Pie tam svarīgs te ir nevis viss augs, bet tikai zaļās lapas un citas augu zaļās daļas.

Jautājumam par augu barošanas no gaisa pievērsās arī šveicietis Ž. Senebjē. Savu eksperimentu rezultātā viņš nāca pie slēdziena, ka augi savāc kaut kādu degošu vielu no «sabojātā gaisa», izdala «tīru gaisu», bet šo degošo sastāvdaļu saista sevī. Viņš atzīmēja, ka šajā gadījumā notiek augu barošanās. Tātad Senebjē bija principiāli jauna — autotrofā barošanās veida atklājējs. 1783. gadā viņš atklāja oglekļa riņķojumu dabā, kaut gan pašu oglekli neatklāja. Gadu vēlāk francūzis A. Lavuazjē atklāja CO₂. Senebjē darbus un viņa secinājumus ļoti augstu novērtēja K. Timirjazevs.

Tomēr neviens no minētajiem pētniekiem netika ievērojis, ka fotosintēzes procesa norisei ir nepieciešams ūdens. Šo fotosintēzes vienādojuma locekli, izmantojot precīzas svara metodes savos eksperimentos, atklāja šveicietis N. Sosīrs. Pirmo reizi pasaulē Sosīrs uzrakstīja fotosintēzes vienādojumu, kuru izmantojam arī šodien:

oglekļa dioksīds + ūdens + $\begin{matrix} \text{zaļie augi} \\ \text{gaismā} \end{matrix} \rightarrow$ organiskā viela + skābeklis.

N. Sosīrs (1804) pirmais rakstīja, ka augi CO₂ uzņem no gaisa, nevis no augsnes vai ūdens, kā domāja vairums pētnieku, jo gaisā CO₂ ir mazāk nekā augsnē vai ūdenī. Sosīrs atklāja arī, ka saistītā

CO_2 un izdalītā O_2 tilpumi ir vienādi. Viņš pirmais pievērsa uzmanību tam, ka CO_2 saturs augu vajadzībām ir par mazu, ka augi daudz labāk veido organisko masu un aug tad, ja CO_2 saturu gaisā palielina pat līdz 8% no gaisa tilpuma. Turpretim, ja CO_2 saturs gaisā sasniedz 20%, augos tiek kavēti fizioloģiskie procesi.

Tālākajos eksperimentos nepieciešams bija pierādīt, ka augi spēj baroties ar CO_2 , kas ir gaisā niecīgā daudzumā. Šāds pierādījums 1840. gadā ieguva francūzis Ž. Busengo savos ļoti precīzajos eksperimentos. Viņš pierādīja, ka fotosintēzes procesu pietiekami precīzi var konstatēt arī, lietojot nogrieztas lapas un pat lapu gabaliņus.

Neviens no minētajiem zinātniekiem neatklāja pilnīgi fotosintēzes procesu un nenoskaidroja tā būtību. To veica apmēram 30 gadu laikā kopējiem spēkiem vairāki zinātnieki. Katrs no viņiem fotosintēzes summārajā vienādojumā ierakstīja kādu locekli. 19. gs. pirmajā pusē fotosintēzes teorija netika papildināta ar jauniem atklājumiem vai principiāli vērtīgiem eksperimentāliem darbiem. Vēl neizprasta palika gaismas nozīme fotosintēzes procesā.

1836. gadā Č. Dobeni, izmantojot krāsaino ekrānu metodi, pierādīja, ka CO_2 sadalīšana zaļajās lapās un tā asimilācija var notikt dažādās baltās gaismas spektra daļās. Tomēr viņa darba metodiskās kļūdas noveda viņu pie nepareiziem secinājumiem. Viņš uzskatīja, ka fotosintēzes intensitāte ir proporcionāla gaismas spilgtuma pakāpei. Šim viedoklim vēlāk pievienojās arī fiziķis Dž. Drēpers un botāniķis J. Sakss. Šo uzskatu aizstāvis bija arī vācu fiziologs V. Pfeifers. Tā kā zaļā lapa visspilgtākos dzeltenos starus saista niecīgos daudzumos un tie iziet cauri lapai gandrīz pilnīgi saglabājuši savu enerģijas krājumu, tad šiem zinātniekiem radās uzskats, ka fotosintēzes process nepakļaujas enerģijas nezūdamības likumam. Šo kļūdu fiziologu secinājumus izmantoja vitālisti.

Pretēji vitālistiem daži zinātnieki, piemēram, R. Maijers (1845) un H. Helmhols (1854), izteica un aizstāvēja savu viedokli, ka fotosintēzes procesā notiek Saules enerģijas uzkrāšana. Izejot no vispārējā enerģijas nezūdamības likuma, viņi uzskatīja par pilnīgi neapšaubāmu tiešo sakarību starp gaismas absorbcijas intensitātes un fotosintēzes enerģiju. Tomēr tad vēl neviena eksperimentatora rīcībā nebija datu, kas apstiprinātu šo sakarību. Tāds bija stāvoklis mācībā par fotosintēzi, kad savu zinātnisko darbību sāka K. Timirjazevs.

K. Timirjazevs uzskatīja, ka ar gaismas absorbciju saistītais fotosintēzes process nevar būt atkarīgs no gaismas staru spilgtuma. Viņš rakstīja, ka gaismas enerģijai, kas lapās veic zināmu darbu, ir jāpatērējas — jāpazūd kā gaismas enerģijas veidam. Tie stari, kas iziet lapai cauri neaizturēti, acimredzot nevar veikt arī nekādu ķīmisku darbu. Apgalvot pretējo nozīmētu noliegt enerģijas nezūdamības likumu.

K. Timirjazevs saprata, ka neapgāžamus eksperimentālos datus varēs gūt tikai monohromatiskā spektrā un ka galvenais cēlonis vācu autoru nepareizajiem rezultātiem un secinājumiem ir netīra spektra izmantošana eksperimentos. Izstrādājot jaunu fotosintēzes noteikšanas metodi (sīkos eudiometrus) un nosakot šī procesa inten-

sitāti dažādu spektra daļu tiros monohromatiskos staros, viņš pierādīja, ka pastāv cieša sakarība starp gaismas enerģijas krājumu attiecīgās spektra daļas staros un šī apgaismojuma ķīmisko iedarbību. K. Timirjazevs pirmais arī ieguva pilnu hlorofila spektrogrammu un pierādīja, ka fotosintēzes process balstās uz enerģijas nezūdamības likumu, kā arī uz pirmo fotoķīmijas likumu. Viņš pirmais uzsvēra gaismas sensibilizācijas nozīmi fotosintēzē, pirmais jēdzienu «gaisma» aizvietoja ar jēdzienu «gaismas enerģija». Izmantojot vēsturisko metodi, K. Timirjazevs centās izskaidrot, kādēļ tieši hlorofils ar savām specifiskajām optiskajām īpašībām tik plaši izplatīts autotrofos organismos. Viņš pievērsa lielu uzmanību fotosintēzes pētīšanai dabiskos apstākļos un šim nolūkam izstrādāja speciālu aparātūru. Viņa izstrādātās metodes kļuva par prototipu daudzām mūsdienu metodēm.

Vienlaikus ar pētījumiem par fotosintēzi tika veikti arī lapas pigmentu ķīmiskā sastāva un struktūras pētījumi. Pirmo reizi hlorofila izvilcums no lapām ieguva 1818. gadā, bet tikai apmēram pēc 100 gadiem vācu zinātniekam R. Vilšteteram izdevās noskaidrot tā ķīmisko sastāvu. Hlorofila sarežģītās struktūras pētījumi prasīja vēl daudzus darba gadus, un tikai mūsu gadsimta trīsdesmitajos gados to izdevās noskaidrot vācu zinātniekam H. Fišeram. Hlorofilu ķīmiski sintezēja 1960. gadā VFR zinātnieks M. Štrells un ASV zinātnieks R. Vudvords.

Jaunas iespējas fotosintēzes pētīšanā pavēra moderno pētniecības metožu izmantošana (iezīmētie atomi, spektrofotometrija, hromatogrāfija, elektronmikroskopija u. c.). Tā, piemēram, izmantojot iezīmēto skābekli ^{18}O , A. Vinogradovs un R. Teiss 1941. gadā konstatēja, ka O_2 avots fotosintēzē ir H_2O . Tātad gaiss fotosintēzē tiek izmantota nevis CO_2 , bet gan H_2O sadalīšanai. Ar ^{14}C savukārt izdevās izsekot reakcijām un starpproduktiem, kas saistīti ar CO_2 reducēšanu un organisko vielu — fotosintēzes galaproduktu — izveidošanu.

4.4. FOTOSINTĒZES APARĀTA UZBOVE.

HLOROPLASTI, TO ĶĪMISKAIS SASTĀVS UN STRUKTŪRA

Augu barošanās no gaisa notiek caur lapām. Caur lapām izplūst milzīgs daudzums gaisa, kas nodrošina auga vajadzības pēc oglekļa.

1 ha cukurbiešu intensīvas fotosintēzes laikā dienā uzkrāj ap 200—300 kg sausas. Tās veidošanai lapām jāsaista apmēram 250 kg CO_2 . 1 litrā gaisa ir tikai apmēram 0,5 mg CO_2 , tādēļ, lai iegūtu šo CO_2 daudzumu, lapām jāpārstrādā 500 miljoni litru, t. i., $1/2$ miljona kubikmetru gaisa. So milzīgo darba apjomu nodrošina lapu lielā uztverošā virsma. Uz 1 ha augoši kultūraugi, piemēram, labības, ziedēšanas laikā lapu virsma optimālos apstākļos ir apmēram 40 000—60 000 m², t. i., 4—6 ha lapu uz 1 ha sējuma platības. So attiecību sauc par lapu laukuma indeksu. Lapu sakārtojums daudzos stāvos nodrošina pēc iespējas pilnīgāku Saules

gaismas uztveršanu. Ja lapu laukums uz hektāra ir mazāks, tad gaismas tiek uztverta nepilnīgi; ja lapu laukums ir lielāks par optimālo, augi cits citu noēno, nepilnīgi attīstās mehāniskie audi un apakšējās lapas nepietiekamā apgaismojumā atmirst.

Lapu ārējā virsma tomēr vēl neatspoguļo CO_2 un gaismas enerģiju uztverošo virsmu. Iepriekš jau minēts, ka lapu iekšējā virsma daudzkārt pārsniedz ārējo (mezofītiem 12—18 reizes). Lapu iekšējo virsmu veido starpšūnu telpu sistēma, kuras vēdināšanu nodrošina atvārsnītes. Ja atvārsnītes ir atvērtas, tad CO_2 iekļūšanu šūnā un pārvietošanos līdz hloroplastiem, kuros notiek fotosintēze, nosaka galvenokārt lapas mezofila šūnu pretestība CO_2 difūzijai.

Lapu mezofila šūnās, kas veido gan zedeņu, gan čaugano parenhīmu, atrodas *hloroplasti* — plastīdas, kuras satur zaļo pigmentu — *hlorofilu*. Nereti hloroplasti atrodami arī citās augu daļās — stumbrā, pat koku mizā un bumbuļos, kas veidojušies gaismā. Arī šajos gadījumos hloroplasti izpilda savu pamatfunkciju — tajos notiek fotosintēzes process.

Fotosintēzes procesā, veidojoties organiskajiem savienojumiem, rodas vesela rinda aktīvu starpproduktu, kuri viegli varētu oksidēties. Šajā procesā rodas arī brīvs O_2 , tādēļ jābūt ļoti labi organizētai fotosintēzes «laboratorijai», lai šie komponenti netraucētu reakcijai norisēt līdz galam.

Jau 1921. gadā V. Ļubimenko rakstīja, ka nākotnes pētījumu smaguma centrs jāpārnēs uz plastīdu fizikāli ķīmisko struktūru un tikai pēc tās noskaidrošanas var gaidīt jaunu un izšķirošu progresu fotosintēzes ķīmisma izpētē.

Augstāko augu hloroplasti parasti ir diskveida vai elipsveida. Tie atrodas zedeņu un čauganās parenhīmas šūnu citoplazmā. Gaismas ietekmē hloroplasti var mainīt savu stāvokli un pārvietoties (viegli novērot elodeju lapās mikroskopā). Hloroplastu diametrs ir 3—7 μm . Atklātās, saulainās vietās augu hloroplasti ir sīkāki, bet to skaits 1 šūnā ir lielāks nekā ēnā augošiem augiem. Hloroplasti sastāda apmēram 20—30% no kopējās lapu sausas. Vienā šūnā hloroplastu skaits var būt no dažiem desmitiem līdz 100 vai pat 500.

Alģēs ir dažādas formas hloroplasti — lentveida, zvaigžņveida vai arī diskveida. Tie ir lieli, nereti šūnā ir viens liels hloroplasts. Zilālģēs un fotosintēzošās baktērijās nav diferencētu hloroplastu. Arī fotosintēzes process te notiek citādi.

Hloroplastu no ārpusē ietver *membrāna*. Tās biezums kukurūzas hloroplastiem ir 20 nm, gurķu hloroplastiem — 10 nm. Membrānā ir *poras*. Hloroplastus no pārējām šūnas sastāvdaļām visbiežāk mūsu dienās izolē ar *frakcionēto centrifugēšanu*.

Hloroplastu un citoplazmas ķīmiskais sastāvs ir atšķirīgs. Hloroplasti satur ap 75% ūdens un ap 25% sausas. Apmēram pusi no hloroplastu sausas sastāda olbaltumvielas (35—55%), daudz tajā ir arī lipīdu (20—45%). Citoplazmas sausnā olbaltumvielu ir 90—95%, turpretim lipīdu — tikai 2—4% (10 reizes mazāk nekā hloroplastos). Apmēram tikpat daudz lipīdu ir arī mitohondrijos. Kā hlo-

roplastos, tā mitohondrijos notiek ar enerģijas maiņu saistītie procesi (fotosintēze un elpošana). Acīmredzot tiem ir sakars ar augsto lipīdu saturu šajos organoīdos.

N. Sisakjans un M. Cerņaks biešu lapu un sakņu hloroplastos konstatējuši arī diezgan daudz nukleīnskābju (RNS un DNS) — 0,5—3,5% no sausnas masas. 10—12% no hloroplastu sausnas sastāda rezerves vielas (cukuri, ciete u. c.) un ap 10% — minerālelementi. S. Ļebedevs atzīmē, ka hloroplastos minerālelementu ir 2,5 reizes mazāk nekā vidēji lapas audos. Tomēr izrādās, ka hloroplastos koncentrēts ap 80% no visas lapās esošās dzelzs, 65—70% cinka un ap 50% vara. Hloroplasti bagāti arī ar Mg, Ca, P, Na, Cl un S.

N. Sisakjana un A. Kobjakovas eksperimentos noskaidrots, ka hloroplastos atrodas daudz dažādu fermentu. Vispirms jāmin ribulozodifosfātkarboksilāze un fosfoenolpiruvātkarboksilāze — fermenti, kas nodrošina CO₂ iesaistīšanu fotosintēzē. Te ir ne tikai Fe un Cu saturošie oksidēšanās-reducēšanās fermenti (katalāze, peroksidāze), bet arī dažādi hidrolītiskie fermenti (invertāze, proteāzes, hlorofilāze), bez tam vēl fosfoglukomutāze, CO₂ anhidrāze u. c. Hloroplastus var uzskatīt par īstiem fermentīvās darbības centriem. Tie ir autonomi sintēzes organoīdi, kuros veidojas ne tikai tādi fotosintēzes produkti kā ogļhidrāti, bet arī aminoskābes, organiskās skābes, lipīdi. Hloroplastos veidojas arī pigmenti, tajos atrodamās ribosomas nodrošina olbaltumvielu sintēzi, kam nereti ir fermentu īpašības. Arī leikoplastos ir dažādi fermenti, kuri nodrošina cietes, eļļu un citu vielu sintēzi šajos organoīdos.

Hloroplasti satur arī *vitāminus*. Pēc A. Večera datiem, C vitamīna hloroplastos ir 4—5 reizes mazāk, bet taukos šķīstošo vitamīnu vairāk nekā vidēji lapas audos. Hloroplastos ir daudz karotīna, ergosterīna, U un K vitamīna.

Viena no svarīgākajām hloroplastu sastāvdaļām ir *hlorofils*.

Hloroplasta struktūra nodrošina telpisku izolāciju dažādām atšķirīgām fotosintēzes reakcijām un pasargā no nevēlamas reaģēšanas dažādus fotosintēzes reakciju starpproduktus.

Jau K. Timirjazevs, novērojot hloroplastus mikroskopā sarkanā gaismā, saskatīja uz to virsmas melnus punktiņus. Vēlāk citi autori konstatēja, ka hloroplastu pamatmasa ir bezkrāsaina *stroma*, kurā atrodas pigmentus saturošas *granulas* jeb *granās*. Nesen ar elektronmikroskopiju un citām metodēm izdevies noskaidrot hloroplastu struktūras īpatnības. Granas ir cilindrvēida; to diametrs 0,5—1 μm un garums 0,4—0,6 μm. Sausos preparātos noteikts, ka granu tilpums ir apmēram 0,05 μm³. Turpretim visa hloroplasta tilpums ir apmēram 45—50 μm³. No hloroplasta masas granas sastāda apmēram 15%. To skaits pieaugušu lapu hloroplastos ir 10—200. Granas savukārt sastāv no īpašiem struktūras veidojumiem — *lamellām*. Tās pirmo reizi elektronmikroskopā izdevās saskatīt A. Frei-Vislingam 1949. gadā. Katrā granā ir 10—20 lamellu (pēc S. Ļebedeva pētījumiem — pāra skaitlis). Katra lamella sastāv no blīvākas augšējās un apakšējās membrānas. Abas šīs membrānas ar malām savienotas un veido it kā saplacinātu maisiņu. Šo veidojumu sauc par *tila-*

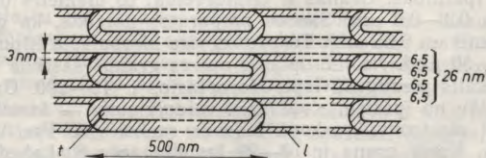
koidu (34. att.). *Aspidistras* hloroplastu granās tilakoīdu biezums ir apmēram 7 μm .

Konstatēts, ka dažām algēm hloroplastos nav granu, bet ir tikai nesakārtoti tilakoīdi. 1953. gadā zviedrs H. Leijons pierādīja, ka pat vienas un tās pašas augu sugas hloroplastos var atrast gan granulāru, gan tikai lamellāru struktūru. Noskaidrots, ka, hloroplastiem veidojoties, vispirms rodas lamellas, bet, to skaitam pieaugot, sāk veidoties tilakoīdi un no tiem — granas. S. Ļebedeva, A. Mazē, A. Silajevas un citu autoru darbos noskaidrots, ka starp granām stromā pastāv lamellāra saistība. Granu un stromas attiecības hloroplastos var mainīties. Tā, piemēram, pilnā Saules apgaismojumā kukurūzas lapu šūnās stroma sastādījaniecīgu hloroplasta daļu, bet, ja apgaismojums bija $\frac{1}{3}$ no pilna apgaismojuma, tad stroma sastādīja $\frac{1}{2}$ no hloroplasta masas.

Eiglēnas (*Euglena gracilis*) šūnā ir 8—12 hloroplastu. Sajos hloroplastos granas nav diferencētas, bet lamellas atrodas hloroplastā brīvā veidā. To ir ap 20. Līdz ar to hloroplastu var uzskatīt par vienu lielu granu ar 20 lamellām. Tumsā eiglēnas šūnā samazinās hlorofila saturs un izzūd pat lamellas. Gaismā hlorofila saturs palielinās, veidojas lamellas un sākas fotosintēze. Tātad par fotosintēzes aparāta pamatelementu var uzskatīt lamellas. Ja hloroplastā ir lamellas, kaut arī nav diferencētu granu, fotosintēze notiek, turpretim, ja lamellu nav, fotosintēze nenotiek.

Amerikāņu zinātnieki R. Parks un N. Pons 1963. gadā novēroja granu tilokoidiem un daļēji arī starpgranu lamellām graudainu virsmas struktūru. To radīja sfēriski veidojumi, kuru diametrs ir apmēram 20 nm un augstums 10 nm. Šos veidojumus nosauca par kvantosomām. Uz membrānām tās izvietotas precīzās rindās. Konstatēts, ka katra kvantosoma satur 230 hlorofila molekulas, ap 600 lipīdu molekulu (no kurām 48—50 jābūt sulfolipīdu molekulām), 48 karotinoīdu un 46 hinonu (plastohinona) molekulas. Viena atsevišķa kvantosoma fotosintēzes gaismas reakcijas veikt tomēr nevar. To var kvantosomu «kolektīvs», kas sastāv no vismaz 6 kvantosomām.

Arī stroma nav vienveidīga. Tajā var konstatēt centrus ar īpašu struktūru, kur izvietotas ribosomas. Dažkārt šie centri ar ribosomām novietojas uz granu tilakoīdu galiem.

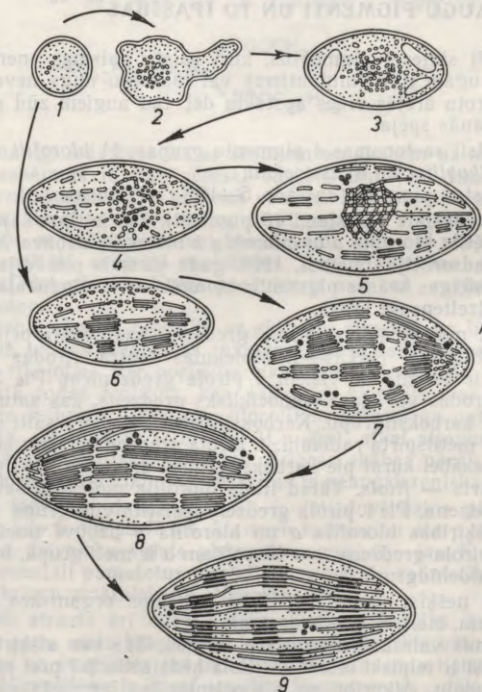


34. att. Lamellu uzbūves shēma:

t — tilakoīds; l — lamella.

Hloroplastos atrodas arī lipīdu globulas. Tās satur olbaltumvielas, karotinoīdus un plastohinonu. Globulu skaits hloroplastos ir mainīgs — to vienmēr ir vairāk sliktos fotosintēzes apstākļos.

Padomju zinātnieka A. Tabencka ilggadīgie pētījumi pierādīja, ka hloroplastu struktūra jāuzskata nevis par statisku un nemainīgu, bet par dinamisku sistēmu. Dažāda vecuma cukurbiēšu lapās viņš atrada šūnas ar dažāda lieluma un dažādas uzbūves hloroplastiem. Viņš secināja, ka hloroplastu veidošanās ir cieši saistīta ar organisma un to orgānu attīstību. Hloroplastu lielums un struktūra mainās dažādu ārējās vides apstākļu ietekmē. Pavisam sīki hloroplasti ar nediferencētu struktūru ir jaunās lapās. Izaugušās lapās hloroplasti ir normāli izveidoti, ar augu sugai un apgaismojumam atbilstošu granu skaitu. Lapām novecojot, novērojama hloroplastu destrukcija (35. att.).



35. att. Hloroplasta attīstības shēma:

1, 6–9 — normāla attīstības gaita; 1–5 — attīstība tumsā.

A. Aleksandrovs un citi padomju zinātnieki izteikuši domas, ka bez tiešām fotosintēzes reakcijām hloroplasti var veikt arī citus uzdevumus. Tā, S. Ļebedevs (1982) atzīmē, ka hlorofils piedalās ne tikai fotosintēzes procesā. Tā nozīme pierādīta arī citu fizioloģisko procesu norisē — augu morfoģenēzē, fotoperiodisma reakcijā, sēkļu dīgšanas un augšanas procesos, ģeneratīvās vairošanās procesā un, iespējams, arī tādās augu kustībās kā fototaksijas un tropismi. Karotinoīdu loma pierādīta fotosintēzē, morfoģenēzē, augu kustībās, apaugļošanās procesā.

Ir norādījumi par hloroplastu struktūras izmaiņām kokaugos to ziemošanas laikā. Izrādījies, ka ziemcietīgiem augiem hloroplastu struktūra ir stabilāka. Ziemcietīgākiem augiem ziemas periodā mizā ir lielāks hlorofila saturs.

4.5. ZAĻO AUGU PIGMENTI UN TO ĪPAŠĪBAS

Augi spēj sintezēt pigmentus, kuri saista gaismas enerģiju. Ja šīs spējas augam nav (mutantiem) vai hlorofilu augs nevar sintezēt nepiemērotu ārējās vides apstākļu dēļ, tad augiem zūd arī autofototrofās barošanās spēja.

Augu valstī sastopamas 4 pigmentu grupas: 1) *hlorofili*, 2) *karotinoīdi*, 3) *fikobilīni* un 4) *antociāni*.

Hloroplastos pigmenti sastāda 5—10% no sausnas.

Hlorofili. Pašlaik pazīstami 10 pigmenti, kas ietilpst šajā grupā. Vislabāk izpētīta hlorofila *a* un hlorofila *b* molekulu uzbūve. M. Cvets, izmantojot adsorbcijas metodi, 1906. gadā pirmais pierādīja, ka augos ir 2 atšķirīgas krāsas pigmenti: *hlorofils a* — zilganzaļā un *hlorofils b* — dzeltenzaļā krāsā.

Hlorofila molekulā ir 4 pirola gredzeni, kas savstarpēji saistīti ar metīna tiltniņiem ($=CH-$). Molekulas centrā atrodas magnija atoms, kas ir saistīts ar visiem 4 pirola gredzeniem. Pie 3. pirola gredzena atrodas vēl viens homociklisks gredzens, kas satur karbonilgrupu un karboksilgrupu. Karboksilgrupa ar estera saiti saista šo gredzenu ar metilspirta radikālu. 4. pirola gredzenam sānu ķēdē atrodas propionskābe, kurai pie karboksilgrupas ar estera saiti pievienojies otrs spirts — *fitols*. Tātad fitols hlorofila molekulā saistīts pie 4. pirola gredzena. Pie 1. pirola gredzena saistīta vinilgrupa ($-CH=CH_2$). Atšķirības hlorofila *a* un hlorofila *b* uzbūvē novērojamas tieši pie 2. pirola gredzena, kur hlorofilam *a* ir metilgrupa, bet hlorofilam *b* — aldehīdgrupa.

Hlorofili nešķīst ūdenī, bet šķīst neitrālos organiskos šķīdinātājos — spirtā, ēterī, benzīnā, acetona u. c.

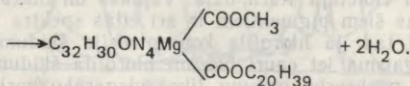
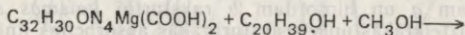
Pazīstamas vairākas hlorofila *a* formas. Tās var atšķirt pēc tā, cik lielā leņķī ir telpiski orientēta fitola ķēde attiecībā pret molekulas porfirīna kodolu. Atkarībā no šīs orientācijas izmainās pat hlorofila optiskās īpašības — gaismas viļņu absorbcijas maksimums novirzās uz garāko viļņu pusi.

Bakteriohlorofīls, kas atrodas baktērijās, no augstāko augu hlorofila atšķiras ar to, ka tam pie 1. pirola gredzena vinilgrupas vietā

ir acilgrupa ($\text{—}\overset{\text{O}}{\underset{\text{||}}{\text{C}}}\text{—CH}_3$) un pie 2. pirola gredzena 3. un 4. C atoms ir hidrēts. Baktērijās atrodas bakteriohlorofīls *a* un bakteriohlorofīls *b*.

Hlorofila molekulas porfirīna ciklā kopējais divkārsu saišu skaits ir 10. Tās ir konjugētas. Šo saišu, kā arī Mg klātbūtnes dēļ hlorofilam ir zaļa krāsa.

No ķīmiskā viedokļa hlorofila molekula ir salikts esters: divvērtīgai hlorofilīnskābei abas karboksilgrupas ir saistītas ar 2 dažādiem spirtiem — fitolu un metanolu.



Uzmanīgi iedarbojoties ar sārmu un skābju uz hlorofila molekulu, iespējams to pakāpeniski sašķelt. Tādējādi tika noskaidrota arī hlorofila molekulas ķīmiskā uzbūve. Iedarbojoties ar sārmu šķīdumiem, hlorofila estera saites pārziepojas — atšķēlas spirti. Hlorofilīnskābe ar attiecīgiem katjoniem veido sāļus — ziepes. Šīs reakcijas rezultātā centrālā molekulas daļa (porfirīna cikls) netiek skarta, tādēļ pārziepošanās produkti ir zaļi un saglabājas pat to fluorescence.

Iedarbojoties uz hlorofilu ar skābju, atkarībā no lietotās skābes stipruma un tās iedarbības rakstura iegūst dažādus produktus. Uzmanīgi rīkojoties, var porfirīna cikla centrā esošo Mg aizstāt ar H. Rezultātā rodas *feofitīns*, kas, tāpat kā hlorofils, var būt *a* un *b*. Feofitīns ir brūns. Tam nav hlorofilam raksturīgo optisko īpašību. Feofitīnā, aizstājot H ar metālu (Cu, Zn), atkal atjaunojas hlorofila zaļā krāsa un optiskās īpašības. Stipras skābes pārāk dziļi noārdā hlorofila porfirīna ciklu, un reakcijas ir neapgrīzeniskas.

Pēc ķīmiskās dabas hlorofili ir ļoti tuvi asins pigmentam — *hēmam*, kas ir Fe porfirīns. Uz tuvu radniecību starp svarīgākajiem augu un dzīvnieku valsts pigmentiem norādīja jau K. Timirjazevs. Eksperimentāli pamatots pierādījums par šo radniecību 1897. gadā ieguva krievu zinātnieks M. Nenckis.

Hēms atrasts arī augu valsts objektos. Izrādās, ka tauriņziežu gumiņu audu sārtā krāsu rada leghemoglobīna klātbūtne.

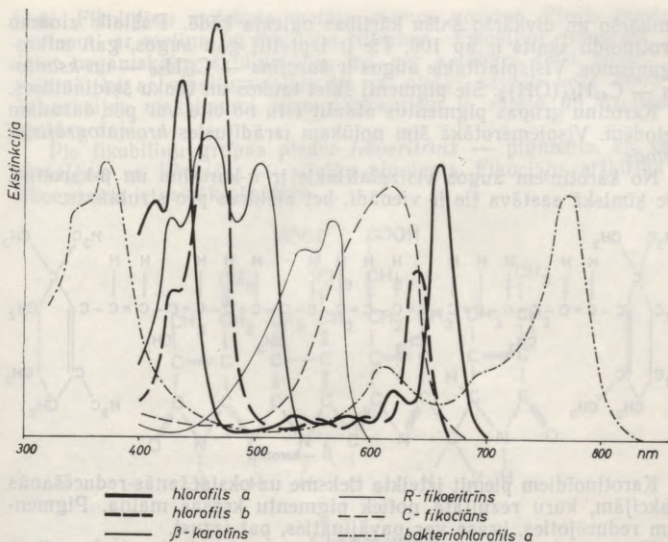
Viena no svarīgākajām hlorofilu īpašībām ir to lielā optiskā aktivitāte. Hlorofilu ir krasi izteikta *fluorescences spēja*. Tā ir īslai-cīga gaismas izstarošana, kas beidzas, ja fluorescējošā viela pati netiek apgaismota. Fluorescence ir viens no tiem veidiem, kā hloro-

filis realizē saistīto gaismas enerģiju — saistītie gaismas kvanti tiek atkal izstaroti, bet jau ar mazāku enerģijas krājumu un lielāku viļņa garumu. Tāpēc arī hlorofils vienmēr fluorescē sarkanas krāsas gaismu ar nedaudz lielāku viļņa garumu nekā absorbē. Ir novērots, ka hlorofils *a in vitro* fluorescences veidā var izstarot ap $\frac{1}{3}$ no saistītās enerģijas. Fluorescence vairāk izteikta ir hlorofilam izvilkumos nekā hlorofilam saistītā veidā zaļajās lapās. Dzīvajās sistēmās ieslēgto pigmentu fluorescences pavājināšanās, iespējams, izskaidrojama ar to, ka fluorescēto gaismu saista pigmentu formas, kas spēj saistīt gaismu ar lielāku viļņa garumu nekā hlorofils, piemēram, P₇₀₀ u. c. Evolūcijas gaitā pigmenti piemērojušies iespējami labāk saglabāt absorbēto gaismas enerģiju. Fluorescence nav vienāda visā augu dzīves laikā. Tā mainās atkarībā no ārējiem un iekšējiem faktoriem.

Hlorofilam *a* un hlorofilam *b* raksturīgi *gaismas absorbcijas spektri*. Visizteiktākās un visraksturīgākās absorbcijas līnijas tiem ir sarkanajā un zili violetajā staru daļā. Vājākas un mazāk izteiktas absorbcijas līnijas šiem pigmentiem ir arī citās spektra daļās. Tās saskatāmas tikai tad, ja hlorofila koncentrācija šķīdumā ir liela, vai arī tad, ja gaisma iet cauri biežam hlorofila šķīduma slānim. Hlorofils nemaz neabsorbē gaismu tikai visgarāko sarkano staru daļā. Hlorofilam *a* un hlorofilam *b* ir atšķirīgi gaismas staru absorbcijas maksimumi: hlorofilam *a* sarkanajā spektra daļā absorbcijas maksimums atrodas tuvu pie 660 nm viļņu garuma, turpretim hlorofila *b* — pie 640 nm. Zili violetajā spektra daļā hlorofilam *a* absorbcijas maksimums atrodas 440 nm viļņu garuma rajonā, bet hlorofilam *b* — pie 460 nm. Pie tam hlorofils *a* intensīvāk saista sarkanos starus nekā hlorofils *b*, bet zili violetos — otrādi. Tātad hlorofilam *a* absorbcijas līnijas it kā nobīdītas vairāk uz spektra galiem, bet hlorofilam *b* — uz centru. Tas dod iespēju augam pilnīgāk uztvert spektrālā sastāva ziņā mainīgo apgaismojumu (36. att.).

Dažādos šķīdinātajos izvilkumos hlorofiliem gaismas absorbcijas maksimumi nedaudz atšķiras. Tas atkarīgs no tā, vai šķīdinātais saturs vai nesatur polārās grupas. Ja šķīdinātais satur polārās grupas (visbiežāk ūdeni), tad starp hlorofila molekulām un šķīdinātāja polārajām grupām var veidoties kompleksi. Amerikāņu zinātnieks J. Franks jau 1958. gadā atzīmēja, ka ūdens molekulas ar ūdeņraža saitēm ir saistītas ar 2 N atomiem, bet Mg atoms novirzās no centra porfirīna gredzenā divu pārējo N atomu virzienā. Tā rezultātā izmainās lādiņu sadalījums porfirīna gredzenā, izraisot arī noteiktu gaismas absorbcijas maksimuma novirzi. Ja hlorofils atrodas lapā, tā gaismas absorbcijas maksimums nobīdīts garāko viļņu virzienā. Tā, piemēram, hlorofilam *a* acetona izvilkumā absorbcijas maksimums spektra sarkanajā daļā ir 655 nm, bet no lapas neizvilkta stāvoklī — 681 nm (37. att.).

Hlorofila spēju absorbēt gaismu dažādās spektra daļās izskaidro ar dažāda rakstura ķīmiskajām saitēm tā molekulā. Pēc uzbūves vienkārši savienojumi, kā arī savienojumi ar vientipiskām saitēm gaismas starus saista šaurā spektra joslā ar maksimumu vienā viļņu garuma

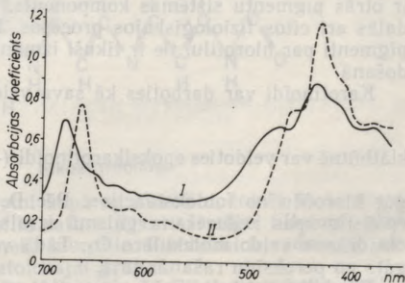


36. att. Pigmentu selektīvā gaismas absorbcija.

diapazonā. Hlorofila molekulā cieši saistītie elektroni saista īsākos (zili violetos) starus, turpretim elektroni ar lielāku kustības brīvību molekulā — vājāk saistītie — saista starus ar garāku viļņu garumu. Šo elektronu ierosināšanai vajadzīgi kvanti ar mazāku enerģijas krājumu. Hlorofils neabsorbē starus, kuriem kvantu lielums ir pārāk mazs. Tas acīmredzot ir nepietiekams fotosintēzes reakcijām.

Hlorofila gaismas enerģijas absorbcijas maksimumi sakrīt ar fotosintēzes intensitātes maksimumiem.

Karotinoīdu grupā ietilpst pigmenti ar dzeltenu, oranžu un gandrīz sarkanu krāsu. Pēc ķīmiskā sastāva tie ir nepiesātināti oglekļa. Pigmentu krāsa atkarīga no



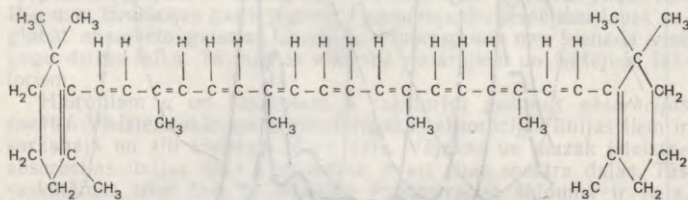
37. att. Gaismas absorbcija:

I — natīvs hlorofils; II — hlorofils acetona šķīdumā.

vienkāršo un divkāršo saišu kārtības oglekļa ķēdē. Pašlaik zināmo karotinoīdu skaits ir ap 100. Tie ir izplatīti gan augos, gan mikroorganismos. Visizplatītākie augos ir *karotīns* — $C_{40}H_{56}$ — un *ksantofils* — $C_{40}H_{54}(OH)_2$. Šie pigmenti šķīst taukos un tauku šķīdinātājos.

Karotīnu grupas pigmentus atdalīt citu no cita var pēc dažādām metodēm. Vispiemērotākā šim nolūkam izrādījusies *hromatogrāfiskā metode*.

No karotīniem augos visizplatītākie ir α -karotīns un β -karotīns. Pēc ķīmiskā sastāva tie ir vienādi, bet atšķiras pēc struktūras.



β - karotīns

Karotinoīdiem piemīt izteikta tieksme uz oksidēšanās-reducēšanās reakcijām, kuru rezultātā notiek pigmentu krāsas maiņa. Pigmentiem reducējoties, krāsa var pavājināties, pat izzust.

Karotinoīdu šķīdumiem ir 1—3 gaismas absorbcijas joslas zilajā un zaļajā spektra daļā. D. Sapožņikovs uzskata, ka karotinoīdi piedalās CO_2 fotoreducijas procesā. Ir novērojumi, ka karotīns gaismā oksidējas un izveidojas ksantofils, bet tumsas fāzē tas atkal reģenerējas. Ar to var izskaidrot abu šo pigmentu saturs diezgan lielo pastāvību un nemainību lapas pigmentu sastāvā.

Pēc A. Tereņina domām, dzelteno pigmentu saistītā gaismas enerģija fotosintēzē tiek izmantota ar hlorofila starpniecību — tie savu saistīto enerģiju nodod hlorofilam. Tagad pierādīts, ka karotinoīdi ir otrās pigmentu sistēmas komponents. Kā iepriekš minēts, tie piedalās arī citos fizioloģiskajos procesos. Būdami filoģenētiski vecāki pigmenti par hlorofilu, tie ir tikuši izmantoti hlorofila molekulas veidošanā.

Karotinoīdi var darboties kā sava veida buferis — gaismā un O_2

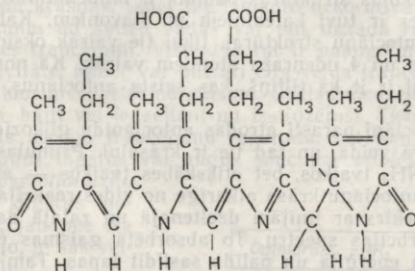
klātbūtnē var veidoties epoksikarotinoīdi ($-\overset{\text{O}}{\underset{\text{O}}{\text{C}-\text{C}}}-$), kas var aizsar-

gāt hlorofilu no fotooksidācijas. Pēc D. Sapožņikova domām, šīs epoksilgrupas reducēšana gaismā izraisa H_2O veidošanos, bet tās oksidēšana veido molekulāro O_2 . Tādā veidā hloroplasts tiek pasargāts no peroksīdu rašanās tajā.

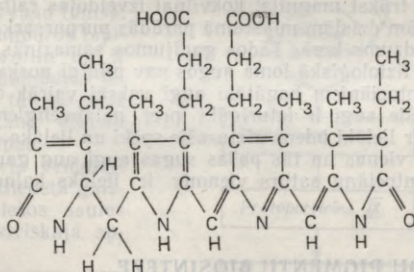
Fikobilīni ietilpst īpašā pigmentu grupā. Tie sastopami kopā ar hlorofilu sārtaļģēs un zilaļģēs. Arī šo pigmentu molekulas pamatā ir 4 pirola gredzeni, kas tomēr nav saistīti ciklā, bet izvērsti vaļējā

ķēdē. Fikobilīnu molekula metāla atomus nesatur. Pirola gredzeni savienoti ar metīna un metilēna tiltiņiem. Fikobilīni fluorescē, nešķīst organiskajos šķīdinātājos, bet pēc autolīzes šķīst ūdenī. Tas nozīmē, ka ar olbaltumvielām tie vēl ciešāk saistīti nekā hlorofils. Absorbēcijas maksimumi šiem pigmentiem ir zaļajā un dzeltenajā spektra daļā.

Pie fikobilīnu grupas pieder *fikoeritrīns* — pigments, ko satur sārtaļģes, un *fikociāns* — zilaļģu pigments. Fikociāns atšķirībā no fikoeritrīna ir vairāk oksidēts.



Fikocianobilīns



Fikoeritrobilīns

Fikobilīni arvien atrodami kopā ar hlorofilu, tomēr saturs parasti ir mazāks nekā hlorofila saturs. Tikai sārtaļģei *filloforai* fikobilīnu ir 4—6 reizes vairāk nekā hlorofila. Fikobilīni ir radniecīgi aknu pigmenta bilirubīna hromatoforajai grupai.

Amerikāņu zinātnieki F. Hakso un L. Blinkss noskaidrojuši, ka gaisma, ko absorbē sārtaļģu sarkanais pigments fikoeritrīns, fotosintēzē tiek izmantota ar lielāku lietderības koeficientu nekā tā

gaisma, ko absorbē hlorofils. Viņi secina, ka fikobilīni spēj bez hlorofila starpniecības transformēt gaismas enerģiju ķīmiskajā.

Par fikobilīnu fizioloģisko nozīmi pētījumu vēl ir samērā maz.

Antociāni atrodas augu zaļo lapu šūnu šūnsulā. Tie ir visplašāk sastopamie pigmenti augu valstī. Ūdenī antociāni šķīst un veido īstos šķīdumus. Tie absorbē gaismas starus. Daudzi no šiem pigmentiem ir jau iegūti sintētiski. Antociāni fotosintēzē nepiedalās.

Pēc ķīmiskā sastāva un uzbūves antociāni ir glikozīdi, kuros glikozes, galaktozes un ramnozes atlikumi saistīti ar krāsainu aglikonu. To molekulas struktūras pamatā ir *antocianidīni*, kas pēc ķīmiskās uzbūves ir tuvi katehīniem un flavoniem. Katehīnu struktūra līdzīga antociānu struktūrai, tikai tie vairāk oksidēti un satur par 4 skābekļa un 4 ūdeņraža atomiem vairāk. Kā norāda V. Kretovičs, katehīni ir it kā tilpīņš, kas saista antociānus, flavonus un miecvielas.

Sūnās antociāni parasti atrodas antocianīdu glikozīdu veidā, bet nereti arī brīvā veidā, un tad tie ir krāsaini. Primulas sārtie ziedi kļūst violeti NH_3 tvaikos, bet etiķskābes tvaikos — atkal sarkani. Tas rāda, ka antociānu krāsa atkarīga no vides reakcijas. Antociānu absorbcijas spektrs ar līnijām dzeltenajā un zaļajā daļā papildina hlorofila absorbcijas spektru. To absorbētā gaismas enerģija pārvešas siltuma enerģijā un palīdz sasildīt lapas. Tam liela nozīme zemā temperatūrā. Tad arī antociānu saturs augos ir lielāks. Šo uzkrāšanos veicina gaisma, zema temperatūra, ievainojumi, dažkārt arī traucējumi minerālās barošanās procesā. Daudziem kultūraugiem, ja trūkst kālija vai fosfora, uz lapām parādās plankumi, kuros daudz antociānu. Ja trūkst magnija, kokvilnai izveidojas raibas lapas, kur starp tumšzaļām dzislām mikstumā parādās purpursarkani plankumi. Hlorofila daudzums lapās šādos gadījumos samazinās.

Antociānu fizioloģiskā loma augos nav pilnīgi noskaidrota. Novērots, ka ar antociāniem bagātāki augi uzkrāj vairāk cukuru. Antociānus saturošie augi ir izturīgāki pret nelabvēlīgiem apstākļiem. Šādos augos ir lielāki ūdens aizturošie spēki un lielāka šūnsulas koncentrācija. Ja vienas un tās pašas sugas augi aug gan kalnos, gan ielejās, tad antociānu saturs vienmēr ir lielāks kalnos augošajos augos.

4.6. PLASTIDU PIGMENTU BIOSINTĒZE

Hlorofilu biosintēze augos notiek tikai tad, ja tai ir visi nepieciešamie faktori — kā iekšējie, tā ārējie. No *iekšējiem faktoriem* hlorofila sintēzei nepieciešama 1) auga iedzimtā spēja veidot hlorofilu un 2) fizioloģiska rakstura traucējumu trūkums. No *ārējās vides faktoriem* hlorofila sintēzei nepieciešama 1) gaisma, 2) temperatūra, 3) gaisa skābeklis, 4) dzelzs sāļi augiem izmantojamā veidā un 5) pietiekams daudzums citu minerālelementu.

Kukurūzas, cukurbiešu un arī labības laukos dažreiz var novērot dīgstus, kuri sasnieguši jau 3. īstās lapas fāzi, tomēr vēl ir pilnīgi

balti, bez jebkādam hlorofila pazīmēm. Siem augiem trūkst vai nu iedzintās, vai fizioloģiskās spējas veidot hlorofilu, tādēļ tie, izmantojuši rezerves barības vielas no sēklas un šo spēju neieguvuši, neizbēgami aiziet bojā. Šādu parādību, kur augs nespēj veidot hlorofilu iekšējo traucējumu dēļ, sauc par *albinismu*, bet albinisma rezultātā izveidojušos baltos augus — par *albiniem augiem*.

Dažreiz albinisms nav pilnīgs, bet tikai daļējs. Tad izveidojas augi ar raibām lapām — zaļajām hlorofilu saturošajām lapām ir albinas svītras, apmales vai plankumi. Nereti šādas augu formas ir interesantas un krāšņas, tādēļ tās izmanto dekoratīvajā dārzkopībā. Albīno plankumu un svītru vietās var būt dažāda rakstura hlorofila biosintēzes traucējumi. Visbiežāk tur ir paaugstināta oksidatīvo fermentu aktivitāte, tomēr var būt arī cita veida traucējumi.

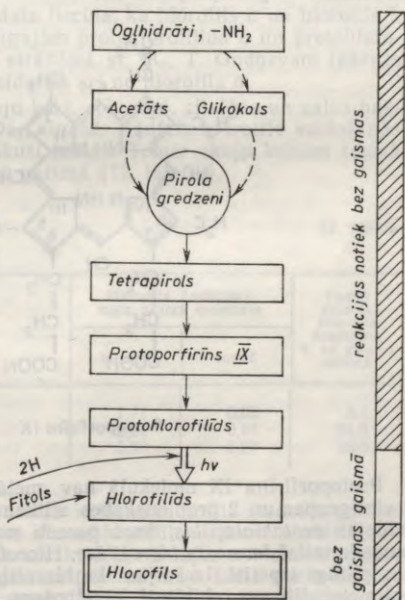
Hlorofila biosintēzi ietekmē *gaisma*. Sēklas diedzējot tumsā, dīgsti izaug bāli, balti vai iedzelteni un izstīdzējuši. Tiem hlorofils neveidojas nevis iekšējo traucējumu rezultātā, bet gan gaismas trūkuma dēļ. Šādus dīgstus vai augus sauc par *etiolētiem*, bet pašu parādību — par *etiolāciju*.

Ja etiolētus dīgstus novieto gaismā, jau pēc īsa brīža tie sazaļo, jo sāk veidoties hlorofils.

Etiolācija novērojama arī tādā gadījumā, ja dīgstus vai augu daļas, kurās ir hlorofils, uz ilgāku laiku pārvieto tumsā. Ziemojošos pumpuros lapas satur hlorofilu un ir zaļas, bet, ja pumpurus izplaucē tumsā, tad no šiem pumpuriem izaug etiolēti dzinumi un lapas.

Hlorofils var veidoties kā vājā un izkliedētā gaismā, tā arī tiešos saules staros un elektriskajā apgaismojumā.

K. Timirjazevs un N. Monteverde noskaidrojuši, ka tumsā veidojas savienojums, kas uzskatāms par hlorofila priekšteci. K. Timirjazevs to nosauca par *protofilinu*, N. Monteverde — par *protohlorofilu* (šis nosaukums tiek lietots literatūrā). Protohlorofils satur par 2 H atomiem



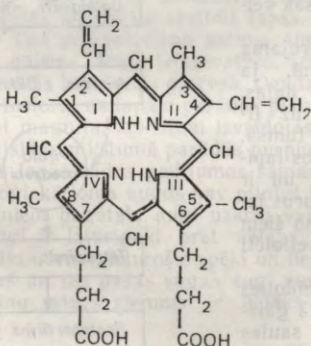
38. att. Hlorofila biosintēzes shēma.

mazāk nekā hlorofilis. Šo H atomu trūkst pie 7. un 8. oglekļa atoma 4. pirola gredzenā. Gaismā tie pievienojas oglekļa atomiem, tātad notiek reducēšanās.

Hlorofila veidošanās notiek 2 fāzēs — tumsas un gaismas fāzē (38. att.). Noskaidrots, ka hlorofila biosintēzē svarīgs posms ir *protoporfirīna IX* izveidošanās.

No protoporfirīna IX tālākais biosintēzes ceļš sazarojas. Atzarojums, kura sastāvā ir magnijs, rezultātā dod *hlorofilu*, bet atzarojums ar dzelzi — *hēmu*. Hēms veido prostētisko grupu daudziem oksidēšanās-reducēšanās fermentiem — katalāzei, peroksidāzei, citohromoksidāzei, citohromiem.

Izejmateriāls hlorofila veidošanai ir *ogļhidrāti*. Tiem oksidējoties elpošanas ciklā, rodas *acetāti*, *dzintarskābe*, var izveidoties arī *glikokols* jeb *glicīns* (aminoetiķskābe). Sukcīnilkofermentam A reaģējot ar glikokolu, veidojas α -amino- β -ketoadipīnskābe, bet tālāk no tās — 2 molekulas *aminolevulīnskābes*. Divām aminoskābes molekulām kondensējoties, izveidojas *pirols*. 4 pirola gredzeniem apvienojoties noslēgtā ciklā, izveidojas *uroporfirīns*, bet no tā tālākajās pārvērtībās — *protoporfirīns IX*.



Protoporfirīns IX

Protoporfirīna IX molekulā nav metāla, bet ir 4 metilgrupas, 2 vinilgrupas un 2 propionskābes atlikumi. No protoporfirīna IX izveidojas *protohlorofilīds*, kurš parasti neuzkrājas. Hlorofila veidošanos katalizē ferments *hlorofilāze*. Hlorofila biosintēzes fermenti vēl nav pilnīgi izpētīti. Izrādījies, ka hlorofila biosintēzi kavē tādi paši antimetabolīti un inhibitori kā elpošanu (zema temperatūra, indes u. c.). O₂ trūkums ietekmē tieši hlorofila pirmo veidošanās fāzi — protofilīda izveidošanos. Etiolēti dīgsti sazaļot var arī bez skā-

bekļa un zemā temperatūrā. Gaismas izmantošanas produktivitāte hlorofila sintēzei ievērojami palielinās, ja augus apgaismo ar pārtrauktu, nevis nepārtrauktu apgaismojumu. Tas pierādīts J. Hjubenetes pētījumos. Pēc T. Godņeva datiem, hlorofila biosintēze sastāv no 12 secīgām reakcijām.

Hlorofila biosintēze nav tieši saistīta ar fotosintēzi. Tā noris neatkarīgi, bet tai ir vajadzīgi fotosintēzes produkti — vai nu rezerves vielu veidā, vai arī tikko sintezēti ogļhidrāti.

Pēc T. Godņeva uzskatiem, hlorofila molekulas hidroforbā daļa — fitola ķēde — veidojas no karotinoīdu ogļūdeņražu ķēdes. Konstatēts, ka ^{14}C hlorofila molekulā iesaistās vēlāk nekā fotosintēzes produktos: hlorofila *a* molekulās to var konstatēt tikai pēc 5—6 dienām, bet hlorofilā *b* — vēl vēlāk. Par to, ka pigmentu biosintēze nav tieši saistīta ar fotosintēzi, liecina arī citi eksperimenti. Tā, piemēram, zemā temperatūrā (-14°C) fotosintēze ziemzaļo augu lapās notiek, bet hlorofila biosintēze nenotiek. Ar fotosintēzē notiekošo apgriezenisko fotoķīmisko reakciju norisi saistīta hlorofila molekulu noārdīšanās. Bet šis process notiek arī tumsā, kad fotosintēze ir pilnīgi izslēgta.

Vairums eksperimentālo datu liecina, ka hlorofils *a* un hlorofils *b* veidojas patstāvīgi no attiecīgajām protohlorofilīda *a* un protohlorofilīda *b* molekulām. Tomēr, strādājot ar ^{14}C , T. Godņevam izdevās pierādīt, ka hlorofils *b* var veidoties arī no hlorofila *a*.

Daži augi, piemēram, skuju koki, sporaugi, zilaļģes un zaļās baktērijas, spēj veidot hlorofilu arī tumsā. Kādreiz hlorofila veidošanās Zemes virsū, iespējams, notikusi tumsā. Tomēr skuju kokiem tumsā veidojas mazāk hlorofila nekā gaismā (12. tabula).

12. tabula

Hlorofila veidošanās skuju kokiem

Koku sugas	Hlorofila daudzums mg/g svaigā materiāla		Tumsā veidotā hlorofila daudzums, % no gaismā veidotā
	gaismā	tumsā	
Sībīrijas lapegle	1,77	0,06	3,4
Parastā priele	2,24	0,47	21,0
Parastā egle	3,89	1,27	33,0

Arī gaismas spektrālais sastāvs ietekmē hlorofila veidošanos. Tomēr jebkuros monohromatiskos staros hlorofila biosintēze notiek vājāk nekā baltajā gaismā. Intensīvāk tā noris tajos monohromatiskās gaismas staros, kurus šis pigments pats absorbē. Liela nozīme ir arī apgaismojuma ilgumam un intensitātei. Mēģinājumos noskaidrots, ka augu spēja hlorofila biosintēzei izmantot intensīvāku apgaismojumu rodas pakāpeniski paša apgaismojuma ietekmē.

Hlorofila veidošanos ietekmē arī *temperatūra*. Padomju zinātnieci J. Hjuvenete pierādījis, ka temperatūras pazemināšanās kavē tieši hlorofila veidošanās pirmo fāzi. Turpretim protohlorofila fotoķīmiskā pārvēršanās par hlorofilu var notikt arī pazeminātas temperatūras apstākļos un bez gaisa O_2 klātbūtnes. Jau 19. gs. vidū tika konstatēts, ka minimālā temperatūra augu sazaļošanai ir 3—11°C. Temperatūrai paaugstinoties, paātrinās arī hlorofila veidošanās. Dažādiem augiem temperatūras minimums hlorofila veidošanai ir atšķirīgs. Tā, piemēram, ziemāji var veidot hlorofilu 3°C temperatūrā, turpretim gurķi, ilgstoši atrodoties temperatūrā, kas zemāka par 10°C, jau dzeltē, jo rodas hlorofila biosintēzes traucējumi. Pēc J. Hjuvenetes datiem, optimālā temperatūra mūsu augu sazaļošanai ir 26—30°C. Viņas veiktajā eksperimentā etiolētie kviešu dīgsti 11°C temperatūrā 24 stundu laikā veidojuši 311 mg hlorofila 1 kg lapu, bet 2°C temperatūrā tikpat ilgā laikā — 13,4 mg hlorofila 1 kg lapu. Tātad arī augiem, kuri hlorofilu var veidot zemā temperatūrā, šis pigments sintezējas daudz straujāk, ja temperatūra ir augstāka.

Ļoti liela ietekme uz hlorofila veidošanos ir *minerālās barošanās apstākļiem*. Ja augi nespēj veidot hlorofilu kāda minerālelementa trūkuma vai nepieejamības gadījumā, tad tādu parādību sauc par *hlorozi*, bet hlorozes rezultātā izveidojušos bālos augus — par *hlorotiskiem augiem*. Vairāk nekā pirms 100 gadiem konstatēta un plaši pazīstama ir dzelzs trūkuma izraisītā hloroze. Piegādājot augiem dzelzs sāļus barības šķīdumā vai apmiglojuma veidā, augiem šis hlorozes veids pazūd, un tie sazaļo. Hloroze var parādīties arī S, Mn, Mg un citu elementu trūkuma gadījumā. Hlorofila sintēze strauji samazinās, ja augiem trūkst slāpekļa.

Eksperimentos ar iezīmētiem atomiem pierādīts, ka augos notiek nepārtraukta hlorofila noārdīšanās un jaunveidošanās. Jaunos augos šī hlorofila apmaiņa notiek īsā laika posmā, bet vecākos augos — garākā. Jaunākās lapas tumsā hlorofilu zaudē daudz ātrāk nekā vecās. Dažādiem augiem šis ātrums atšķiras. Aprēķināts, ka labībām vārpošanas fāzē viss hlorofils atjaunojas augā 8 dienu laikā.

Pēc A. Krasnovska datiem, kas iegūti ar zaļot sākušiem etiolētiem kartupeļu dīgstiem, hloroplastos pastāv vairākas hlorofila formas. Daļa molekulu ir jaunas, daļa — vecas. Jaunās molekulas gaismas enerģiju absorbē aktīvāk, bet vecās molekulas darbojas ar jauno palīdzību. Pēc A. Krasnovska domām, jaunās, tikko sintezētās hlorofila molekulas pārstāvētas monomēru formā. Vēlāk tās satuvinās un agregējas, bet tieši agregētā veidā hlorofils veic gaismas enerģijas transformāciju. Nepārtrauktā hlorofila molekulu jaunveidošanās nodrošina lapās dažādu hlorofila molekulu formu esamību. Jaunveidotajām, monomērajām hlorofila molekulām novērojams absorbcijas maksimums 670 nm viļņos, bet vecām, agregētām molekulām — 678 nm. Veģetācijas perioda sākumā jaunu, augošu augu lapās monomēru formā ir 20—30% hlorofila, bet veģetācijas perioda beigās tikai 3—6%. Arī fotosintēzes intensitāte jaunās lapās ir ievērojami augstāka nekā vecās lapās.

Dzelteno pigmentu molekulas struktūras pamatā ir izo-



prēns $\text{CH}_2=\text{C}-\text{CH}=\text{CH}_2$. Tas atrodas arī ēteriskajās eļļās, fitolā, kaučukā esošo terpēnu uzbūves pamatā. Izoprēna molekulām polimerizējoties (līdz $\text{C}_{40}\text{H}_{56}$), rodas *karotinoīdi*, bet vēl tālāk polimerizējoties, — *kaučuks* $(\text{C}_5\text{H}_8)_x$. Izmantojot iezīmētos atomus, izdevies pierādīt, ka izejmateriāls dzelteno pigmentu sintēzei ir *ogļhidrāti*. Elpošanas procesā no ogļhidrātiem rodas *acetāts*, kuru augi var izmantot par izejmateriālu terpēnu sintēzei. Karotinoīdu biosintēze augos nav vēl pilnīgi noskaidrota. Ir zināms, ka visi augi, kam ir uzkrāts pietiekams daudzums rezerves vielu, spēj veidot karotinoīdus tumsā. Tomēr gaismā sintezēto pigmentu daudzums ir lielāks. Dzeltēnie pigmenti pavasarī pirmie izveidojas un rudeni pēdējie noārdās.

4.7. PIGMENTU SAISTĪBA

AR CITIEM HLOROPLASTA KOMPONENTIEM

Pigmenti plastidās ir saistīti ar citiem plastīdu komponentiem.

Domu par pigmentu saistību ar olbaltumvielām viens no pirmajiem izteica M. Cvets, bet eksperimentāli to 1921. gadā pierādīja V. Ļubimenko. Viņš ekstrahēja hlorofilu no aspidistras ar ūdeni un novēroja, ka šim ekstraktam ir daudz kopēju īpašību ar olbaltumvielu šķīdumiem (koagulācija u. c.). V. Ļubimenko secināja, ka dzīvā šūnā hlorofils saistīts ar olbaltumvielām, tāpēc atšķiras no hlorofila, ko parasti iegūst organisko šķīdinātāju izvilkmumos. Šūnās esošo hlorofilu, kas saistīts ar olbaltumvielām, V. Ļubimenko ieteica nosaukt par *dabisko hlorofilu*. Dabiskā hlorofila gaismas absorbcijas maksimums novirzīts uz garākiem viļņiem un atrodas apmēram 680 nm viļņu garuma rajonā.

Nav iespējams hlorofilu ekstrahēt no absolūti sausām lapām ar šķīdinātājiem, kas nesatur ūdeni. Jāpielej neliels ūdens, lai notiktu šī kompleksa hidrolīze un atdalīties pigments pārietu šķīdinātājā. Eksperimentos konstatēts, ka jaunās lapās hlorofils ar olbaltumvielām saistīts vājāk nekā vecajās.

Par olbaltumvielu — pigmentu nesēju īpašībām pagaidām ir maz datu. Noskaidrots, ka hloroplastu olbaltumvielām raksturīga lielāka reducēšanās spēja nekā citoplazmas olbaltumvielām. Olbaltumvielas, kas saistītas ar hlorofilu, zaudē spēju reaģēt ar oksidētājiem. Pastāv uzskats, ka hlorofila saistība ar olbaltumvielām realizējas caur pirola N atomu, kas saistās ar olbaltumvielu —COOH grupām. Tādējādi olbaltumvielu molekulu ķēdes novietotas perpendikulāri porfīrīna ciklam. Ir iespējama arī Mg atoma saistība ar olbaltumvielu bāziskajām grupām. Tādējādi dabiskais hlorofils atgādina fermentu, kura nesēja ir olbaltumviela, bet aktīvā grupa — hlorofils.

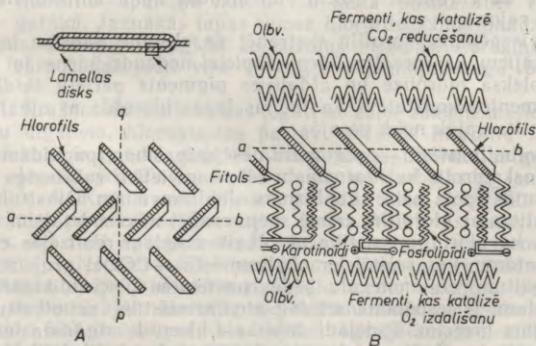
Ar pigmentiem saistītajā lipoproteīdu kompleksā specifiskas ir tikai olbaltumvielas un pigmenti, jo lipīdi te ir ļoti dažādi — monogalaktozīdi glicerīdi, digalaktozīdi glicerīdi, lecitīns, sulfolipīdi u. c.

Eksperimentos noskaidrots, ka saites starp olbaltumvielām un hlorofilu nav sevišķi ciešas. Palielinot šķīdinātāja koncentrāciju (no 60% līdz 85% acetona), saites tiek pārrautas un pigments izšķīst. Hemoglobīnā uz katru olbaltumvielu molekulu, kuras molekulmasa 66 000, ir 4 hēma molekulas, bet attiecības starp olbaltumvielām un hlorofilu nav tik stingras un noteiktas. Tās izmainās augu individuālās attīstības laikā. Vidēji ar 1 olbaltumvielu molekulu, kuras molekulmasa 17 000, ir saistītas 3—10 molekulas hlorofila un 15—25 molekulas lipīdu. Saskaņā ar A. Krasnovska novērojumiem, optiski aktīvs un fotosintēzē tieši piedalās tas hlorofils, kas saistīts kompleksā ar lipoproteīdiem un atrodas granu perifērijā. Granu centrālajā daļā hlorofils ir koloidālā stāvoklī. To uzskata par rezerves formu, kas attiecīgos apstākļos viegli var pāriet fotoaktīvā stāvoklī.

Pigmentu olbaltumvielu un lipīdu savstarpējais izvietojums parādīts 39. attēlā.

Pastāv uzskats, ka granās hlorofila molekulas atrodas monomolekulārās membrānas veidā uz robežvirsmas starp olbaltumvielu un lipīdu molekulu kārtām. Hidrofilais hlorofila molekulas gals, ko veido porfirīna cikls, saistās ar olbaltumvielām, bet hidrofobais fitola ķēdes gals — ar lipīdiem. Kompleksā saistīti arī dzeltenie pigmenti, un šie kompleksi veido kvantosomu pamatu. Katra kvantosoma sastāv no 230 hlorofila molekulām, apmēram 600 dažādu lipīdu molekulām, no kurām 48—50 ir sulfolipīdu molekulas, 48 — karotinoīdu un 46 — hinonu savienojumu (plastohinona) molekulas.

Daudzpusīgā pigmentu sistēma nodrošina augu spēju piemēroties dažādiem apgaismojuma apstākļiem. Vidēji augos hlorofila a



39. att. Pigmentu izvietojums hloroplasta lamellās:

A — skats no augšas (augšējā zīmējuma daļā ar rāmīti un bultiņu atzīmēts lamellas iecirknis, kas zīmējumā B ir palielināts); B — lamellas vertikāls griezumais taisnes *ab* virzienā (skats no punkta *p*).

daudzuma attiecība pret hlorofila *b* daudzumu ir 3, bet šāda attiecība novērojama tikai īsi pirms ziedēšanas un ziedēšanas laikā. Ontogēnēzes sākumā šī attiecība ir 2—2,5, tātad hlorofila *b* daudzums ir relatīvi lielāks. Tāda pati hlorofila daudzuma attiecība ir ēnas augiem, kuriem hlorofila *b* saturs ir lielāks nekā saulmīļiem vai saulainās vietās augošiem augiem. Tādēļ arī hlorofilu *b* sauc par ēnas augu hlorofilu. Apgaismojums, ko saņem apēnojumā augošie augi, ir relatīvi bagātāks ar spektra vidējās daļas stariem. Kā jau atzīmēts, hlorofila *b* gaismas absorbcijas līnijas ir novirzītas uz spektra vidējo daļu.

Ipatnējiem apgaismojuma apstākļiem piemērojušies aļģu pigmentu sistēma. Ūdens virsējos slāņos, kur apgaismojuma apstākļi ir normāli, atrodas zaļalģes, kurām pārsvarā ir augstāko augu hlorofils; dziļāk aug brūnalģes, bet visdziļāk — sārtaļģes. Kā jau minēts, sārtaļģēs kopā ar hlorofilu ir daudz fikoeritrīna, kuram gaismas absorbcijas līnijas atrodas zaļajā spektra daļā. Cauri biežam ūdens slānim spēj izspiesties tikai zaļie stari, tāpēc arī ūdens izskatās zaļš. Tāpēc augi te saņem t. s. zaļās ēnas gaismu un tiem ir pilnīgi nepieciešams pigments, kas spēj saistīt zaļās krāsas gaismas starus un tādējādi apgādāt fotosintēzes procesu ar gaismas enerģiju.

Augu pigmentu sistēmas piemērošanos apgaismojuma apstākļiem sauc par *hromatisko adaptāciju*.

4.8. PIGMENTU LOMA FOTOSINTĒZĒ

K. Timirjazeva, A. Tereņina, A. Krasnovska, V. Jevstignejeva un citu padomju zinātnieku darbos pierādīts, ka fotosintēzes procesa būtības pamatā ir 3 fotoķīmijas pamatlīkumi:

- 1) fotoķīmisko efektu izraisa tikai tie gaismas stari, kuri tiek absorbēti ar sensibilizatoru starpniecību;
- 2) fotoķīmiskais efekts ir tieši proporcionāls absorbētās gaismas enerģijas daudzumam;
- 3) ķīmiskajām norisēm tiek patērēts tikai noteikts daudzums (procenti) no absorbētās gaismas enerģijas.

Fotosintēzes procesā kā sensibilizatori darbojas pigmenti. Pigmentu krāsu nosaka tādas krāsas stari, ko pigmenti neabsorbē vai atstaro. Tā kā hlorofils gandrīz neabsorbē visspilgtākos — zaļos un dzeltenos starus, kā arī visgarākos sarkanos starus, tad tā krāsu nosaka šo staru sajaukums.

Visu organisko pigmentu, to skaitā arī hlorofila un karotinoīdu molekulas satur konjugētas divkārsās saites. Katra ķīmiskā saite molekulā nozīmē elektronu pāri. Divkārsās saites gadījumā diviem blakus esošiem C atomiem ir kopīgi 4 valences elektroni. Divi no šiem elektroniem veido lokalizēto δ saiti un pārējie divi — π saiti. Šos π saites veidotājus elektronus sauc par π elektroniem vai rezonanses elektroniem. Tie var pārvietoties pa visu C atomu ķēdi pigmenta molekulā. Sakarā ar to molekula iegūst papildu stabilitāti.

Sie rezonanses elektroni gaismas kvantu ietekmē ierosinās un pāriet π^* stāvoklī. Šajā procesā gaismas kvants pazūd, bet ierosinātais π^* elektrons iegūst papildu enerģiju.

Hlorofila molekulā konjugētās saites veido noslēgtu ciklu, pa kuru daudz ērtāk var riņķot elektroni nekā, piemēram, karotīna molekulas ķēdē, kur tāda noslēgta cikla nav. Brīvi riņķojošos π elektronus hlorofila molekulā spēj ierosināt sarkanās gaismas kvanti.

Diviem elektroniem, kas atrodas molekulā uz vienas orbitāles, jābūt ar pretējiem spiniem (*spins* — attiecīgās elementārdaļiņas kustības moments, kas ietver sevī ātrumu un virzienu), ko apzīmē $+\frac{1}{2}$ un $-\frac{1}{2}$. Tāpēc vienas orbitāles elektronu pāra rezumējošais spins = 0. Ja visu orbitāļu elektroni tādā veidā sapāroti, tad molekulai nav rezumējošā magnētiskā momenta un tā ir *pamata singleta stāvoklī*. Ja molekulai ir nesapārotu elektronu pāris, kuru spini vērsti nevis pretējos, bet vienā virzienā, tad to rezumējošais spins var būt $+1$; 0 vai -1 . Tas atbilst 3 dažādiem enerģētiskiem līmeņiem. Atrodoties jebkurā no šiem līmeņiem, molekula ir tripleta stāvoklī.

Neierosinātā pigmenta molekulā elektroni ieņem orbitāles ar vismazāko enerģētisko līmeni. Tā kā tās elektroni ir sapāroti, tad tai ir pamata singleta stāvoklis. Gaismas kvants, krītot uz hlorofila molekulu, paceļ kādu no tās π elektroniem citā orbitālē ar augstāku enerģētisko līmeni (π^*). Ja elektrona spins nemainās, tad molekula iegūst ierosināto singleta stāvokli, bet, ja spins mainās, tad — tripleta stāvokli.

Ar pigmenta molekulu, kas atrodas ierosinātā singleta stāvoklī, var noteikt šādas pārvērtības: 1) π^* elektrons var atgriezties sākuma stāvoklī (π), atbrīvojoties no gaismas kvanta ar fluorescenci; 2) šo kvantu π^* elektrons var nodot citai molekulai; 3) var mainīties π elektrona spins un molekula nonāk tripleta stāvoklī. Šis molekulas stāvoklis salīdzinājumā ar ierosināto singleta stāvokli ir zemākā enerģētiskā līmenī, toties ilgstošāks, jo, lai molekula iegūtu savu sākuma stāvokli, elektrona spinam vēlreiz jāmainās. Ierosinātā singleta stāvoklī molekulas dzīves ilgums ir 10^{-8} — 10^{-11} , bet tripleta stāvoklī 10^{-3} s. Tāpēc tripleta stāvoklī pigmenta molekula var veikt fotoķīmisku reakciju.

Pēc vācu zinātnieku H. Gafrona un K. Voula aprēķiniem, katra hlorofila molekula absorbē 1 gaismas kvantu vidēji 8 minūtes. N. Jakuškina (1980) konstatējusi, ka tas var notikt 0,1 sekundē. Arī tas ir 1000 reizes lēnāk, nekā notiek 1 fotoķīmiskās reakcijas stadija granā.

Fotosintēzes reakcijas var notikt ātri un nepārtraukti tāpēc, ka tajās piedalās daudzas pigmentu molekulas. Gaismas kvanti, ko saistījušas šīs daudzās molekulas, tiek nodoti no molekulās uz molekulu un migrē reakcijas centra virzienā.

Pašreizējie uzskati par gaismas izmantošanu fotosintēzē balstās uz gaismas kvantu teoriju. Saskaņā ar šo teoriju katra vielas molekula fotoķīmiskās reakcijas norisei saista 1 kvantu. Kvantom jābūt ar tik lielu enerģijas krājumu, lai tas būtu pietiekams attiecīgās reakcijas norisei. Ja kvantam ir mazāks enerģijas krājums, tad at-

tiecīgā reakcija var nenotikt. Ja kvants ir lielāks par vajadzīgo, tad reakcija notiek, tikai enerģija tiek patērēta nelietderīgi, jo lietderīgi tiek izmantota tikai daļa no kvanta. Uztverēja molekula nevar uzkrāt vairāku mazu kvantu enerģiju.

Lai notiktu fotoķīmiskās reakcijas, katrai molekulai jāsaņem viens pietiekami liels kvants, bet molekulu skaitam, kāds ir grammolekulā — $6,023 \cdot 10^{23}$ (Avogadro skaitlis), jāsaņem arī tikpat liels kvantu daudzums. Tik daudz kvantu satur ievērojamu enerģijas krājumu, ko mēri kalorijās. Enerģijas krājumu, ko satur $6,023 \cdot 10^{23}$ kvanti, sauc par *einšteinu*. Kvantu lielums enerģijas daudzuma ziņā dažādas krāsas gaismai ir atšķirīgs. Jo lielāks ir gaismas viļņa garums, jo mazāk enerģijas satur šis gaismas kvants, un otrādi, — apgaismojums ar īsāku gaismas viļņa garumu satur lielākus, ar enerģiju bagātākus gaismas kvantus, un šādos staros var notikt arī tādas reakcijas, kam vajadzīgs vairāk enerģijas (13. tabula).

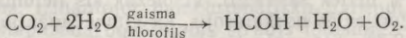
13. tabula

Enerģijas daudzums dažādas krāsas gaismas staros

Apgaismojuma krāsa	Gaismas viļņa garums, nm	Aptuvenus enerģijas daudzums 1 einsteīnā	
		kcal	kJ
Sarkanais	647—740	40	176
Oranžais	585—647	44	194
Dzeltenais	550—585	48	207
Zaļais	491—550	58	231
Zilais	424—491	62	261
Violetais	400—424	72	292

Tātad viena un tā paša enerģijas daudzuma pārvešana sarkanajos staros notiek ar lielāku kvantu skaitu nekā zilajos vai it sevišķi violetajos staros. Ja sarkano staru kvantu lielums ir atbilstošs attiecīgās fotoķīmiskās reakcijas prasībām, tad sarkanajos staros var notikt vairāk šādu reakciju un tās noris ar lielāku gaismas izmantošanas lietderības koeficientu. Mazāks ir enerģijas pārpalikums, kas pāriet siltuma veidā.

Vienādojums vienas CO₂ molekulas reducēšanai fotosintēzē ir šāds:



Tātad CO₂ molekulas reducēšanai nepieciešami 4 H atomi, kas tiek iegūti no 2 H₂O molekulām. 2 H atomi ar CO₂ skābekļa atomu veido atkal H₂O, bet pārējie 2 H atomi tiek izmantoti HCOH veidošanai, kas ir 1/6 no heksozes molekulas. H₂O skābeklis tiek izdalīts atmosfērā.

1923. gadā vācu zinātnieki O. Vārburgs un E. Negeleins konstatēja, ka uz katru fotosintēzē izdalīto O₂ molekulu vajadzīgi 4 kvanti. Citu zinātnieku aprēķinos šis kvantu skaits bija 8—12.

Kvantu daudzumu, kas nepieciešams vienas CO_2 molekulas reducēšanai, sauc par *kvantu patēriņu*. Tā lielums ir 8—12 kvanti.

CO_2 molekulu skaitu, kas reaģē ar 1 kvantu, sauc par *kvantu rezultātu*. Tā lielums ir 0,08—0,12.

1 grammolekula glikozes $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$ satur 674 kcal enerģijas. Tātad uz katru gramatomu C, ko satur heksozes molekula, ir akumulētas 112,3 kcal enerģijas. Lai reducētu CO_2 līdz līmenim, kāds ir ogļhidrātos, vajadzīgi 4H atomi. Tātad uz katru H atomu jāsaista 112,3:4=28 kcal. Sarkanās gaismas kvanta enerģija, ko hlorofils absorbē visvairāk, uz 1 grammolekulu ir ap 40 kcal. Kvantu patēriņš, ko noteica O. Vārburgs, ir 4 kvanti. Tātad $40 \times 4 = 160$ kcal, no kurām ķīmiskās enerģijas veidā tiek transformētas 112,3 kcal. Gaismas enerģijas izmantošanas lietderības koeficients ir apmēram 70%. Ja kvantu patēriņš ir 8, tad gaismas izmantošanas lietderības koeficients sarkanajos staros ir ap 35%.

Baltajā gaismā 1 einšteins satur vidēji 50 kcal. Ja kvantu patēriņš ir vidēji 10, tad gaismas izmantošanas lietderības koeficients baltajā gaismā ir

$$\begin{array}{rcl} 50 \cdot 10 = 500 \text{ kcal} & 500 \text{ kcal} & - 100\% \\ 112 & \text{,,} & - x \\ \hline x = \frac{100 \cdot 112}{500} = 22,4\% \end{array}$$

Zinātnei nav pazīstama neviena reakcija, kura notiktu ārpus augu dzīvās šūnas un kurā būtu iespējams gaismas enerģiju pārvērst ķīmiskajā vismaz ar 10% lietderības koeficientu.

Augu potenciālās iespējas izmantot monohromatisko apgaismojumu ar lietderības koeficientu 40—60% norāda, ka hloroplasti ir ļoti piemēroti fotoķīmisko reakciju veikšanai. Dabiskos augtēnes apstākļos augu lielās potenciālās iespējas netiek izmantotas.

Lapa saista apmēram 85—90% no visas enerģijas, kas uz tās krīt; 10—15% enerģijas no lapām atstarojas vai iziet cauri nesaistītā veidā. Ap 90% visas lapā saistītās enerģijas pāriet siltuma enerģijas formā un izkļiedējas vai tiek patērēta transpirācijā. Sevišķi labos fotosintēzes apstākļos ap 10% no visas auga saistītās enerģijas tiek saistīta organiskajos savienojumos ķīmiskās enerģijas veidā. Parasti tomēr šie 10% netiek sasniegti. Visbiežāk šis lielums ir 1—3%, retāk 5%. K. Purijevičs noskaidrojis, ka kļavu lapās lietderīgi tiek izmantoti 0,6—2,7%, bet saulgriezēs — ap 4,5% no visas auga saistītās enerģijas.

4.9. FOTOSINTĒZES GAIŠMAS REAKCIJAS

Ilgu laiku zinātnē valdīja uzskats, ka visbūtiskākās fotosintēzē ir CO_2 saistīšanas un reducēšanas reakcijas. Jēdziens *fotosintēze* tika identificēts ar jēdzienu *oglekļa asimilācija*. Tādēļ arī tās reakcijas,

kas ir saistītas ar oglekļa asimilāciju, tika pētītas daudz vairāk. Strādājot ar iezīmētiem atomiem, izdevās noskaidrot, ka CO_2 asimilācija var notikt arī heterotrofos organismos un ka tai gaisma nemaz nav vajadzīga. Tikai tad CO_2 saistīšanas rezultātā neveidojas ar enerģiju bagātāki savienojumi.

K. Timirjazevs pirmais eksperimentāli pierādīja, ka fotosintēze ir salikts process. Viņš novēroja, ka tās intensitāte ne vienmēr ir proporcionāla gaismas intensitātei. Pastiprinoties apgaismojumam, iestājas «piesātinājums» ar gaismu un fotosintēzes intensitāte tālāk vairs nepalielinās. Tāpēc fotosintēzes procesā vājāks apgaismojums tiek izmantots ar lielāku lietderības koeficientu nekā intensīvs apgaismojums. Ja fotosintēze būtu tikai fotoķīmiska reakcija vien, tad šāda sakarība nebūtu novērojama. Pirmais uz šīm bioķīmiskajām jeb tumsas reakcijām jau 20. gs. sākumā norādīja angļu zinātnieks F. Blekmens, tāpēc tās vēl ilgi sauca par *Blekmēna reakcijām*. Strādājot pulsējošā apgaismojumā, kur īsi apgaismojuma periodi mainījās ar īsiem tumsas periodiem, V. Ļubimenko 1910. gadā konstatēja, ka fotosintēzes produktivitāte, pārrēķinot to uz apgaismojuma vienību, pulsējošā apgaismojumā ir lielāka nekā nepārtrauktā apgaismojumā. Ja tumsas periods ir pietiekami īslaicīgs, tad fotosintēzes process pat netiek pārtraukts un tās intensitāte nemainās.

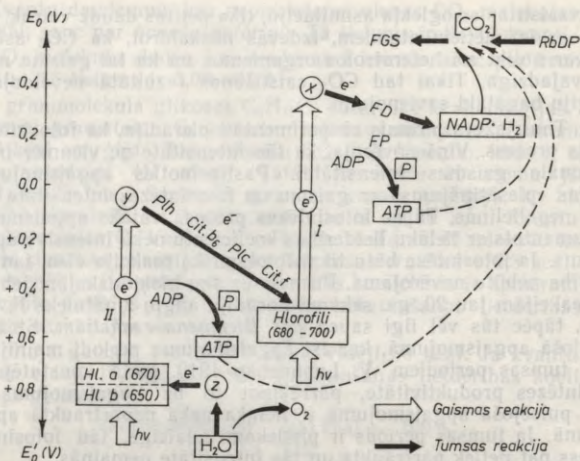
1932. gadā amerikāņu zinātnieki R. Emersons un V. Arnolds eksperimentāli pierādīja, ka fotosintēzes gaismas reakcijas, kas ir maz atkarīgas no temperatūras, ilgst 10^{-5} s, bet tumsas reakciju ilgums 25°C temperatūrā bija 0,02 sekundes.

Tātad fotosintēze ir salikts process, kurā likumsakarīgi saistītas gaismas un tumsas reakcijas. Pēc pašreizējiem datiem, gaismas reakciju ilgums ir apmēram 0,0001 s un tumsas reakciju ilgums — 0,02 s. Fotosintēzes ātrumu ierobežo ilgāk noritošās tumsas reakcijas.

Gaismas reakcijas ir vairākas:

- 1) gaismas kvantu saistīšana hlorofila molekulās un ierosināto molekulu izveidošanās (sk. 173.—175. lpp.);
 - 2) elektronu pārvešana no ierosinātajām hlorofila molekulām caur pārnēsēju rindu uz akceptoriem, kas ir hloroplasta sastāvdaļa;
 - 3) hlorofila molekulas reģenerācija;
 - 4) saistītās enerģijas izmantošana $\text{NAD} \cdot \text{H}_2$ un ATP veidošanai.
- Sīs reakcijas seko cita citai.

R. Emersons, izmantojot monohromatisku gaismu, novēroja, ka 680—700 nm diapazonā novērojams straujš fotosintēzes intensitātes kritums, lai gan hlorofils šajā gaismas viļņu diapazonā vēl absorbē gaismas kvantus. Pievienojot šim apgaismojumam gaismu ar viļņa garumu 650 nm, tika konstatēts straujš fotosintēzes intensitātes pieaugums. Sakarā ar šiem novērojumiem 1957. gadā R. Emersons izteica domu, ka gaismas fāzē notiek reakcijas, kurās piedalās 2 pigmentu sistēmas. Vēlāk tika atklāts, ka hlorofilam *a* ir 2 formas, kas atšķiras ar adsorbcijas maksimumiem dažāda garuma gaismas viļņos — 680 un 670 nm. Hlorofils *a*-680, pigments P-700, plastocianīns, citohromi *b₆* un *f* sastāda 1. pigmentu sistēmu. Hlorofils



40. att. Fotosintēzes reakciju un necikliskās fosforilācijas shēma (pēc Arnona):

Plh — plastohinons; Cit — citohroms; Plc — plastocianīns; Hl — hlorofils; FD — ferredoksīns; FP — flavoproteīns; X, Y, Z — hipotētiskie elektronu (e^-) akceptori; P — neorganiskais fosfors.

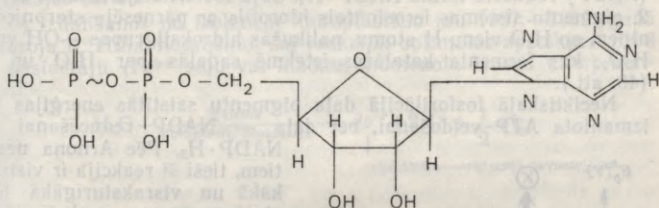
a-670, citohroms b_{559} , hlorofils b , karotinoīdi un hloroplastos esošo Mn savienojumu lielākā daļa sastāda 2. pigmentu sistēmu. Izmantojot dažādu autoru darbus, abu pigmentu sistēmu savstarpējā saistība tiek attēlota shēmas veidā, kurā norādīta arī elektronu pārvešana (40. att.). Ievērojot abu pigmentu sistēmu reducēšanās-oksidēšanās potenciālu diapazonus, par iespējamo jāuzskata 2. pigmentu sistēma. 1. pigmentu sistēma turpretim noved gaismas fāzes reakcijas līdz galam — līdz galaprodukta $NADP \cdot H_2$ izveidošanai. Fotosintēzējošos hloroplastos abas šīs pigmentu sistēmas darbojas vienlaikus.

Ir uzskats, ka 2. pigmentu sistēma iedarbojas arī uz ūdens molekulu ar ierosinātā hlorofila palīdzību. 1. pigmentu sistēmā ierosinātais hlorofils elektronu (e^-) nodod kādam hipotētiskam savienojumam, kam E_h ir tuvs — 0,43 V. Šim savienojumam jābūt spējīgam nodot elektronu tālāk nākamajam akceptoram — ferredoksīnam ar $E_h = 0,432$ V. Ferredoksīns ir olbaltumviela, kas satur Fe un $-SH$; tā molekulmasa ir apmēram 13000. 1. pigmentu sistēma ir aktīva E_h intervālā no +0,4 V līdz -0,43 V. Normālu fotosintēzes procesu hidroģēna nepārtraukta e^- plūsma starp abām pigmentu sistēmām. 2. pigmentu sistēmā hlorofila reducēšanai e^- tiek saņemts no H_2O molekulas, bet 1. sistēmā — no Y. Tā kā E_h starpība te sastāda ap 0,43 V, tad e^- tiek pārņemts pakāpeniski caur pārnēsēju rindu. 1. e^-

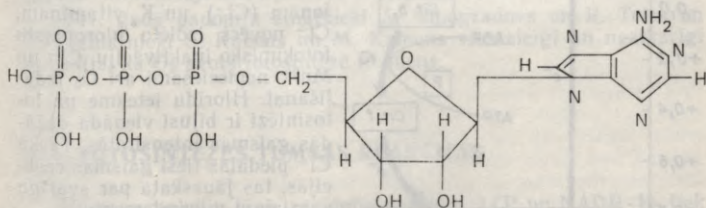
pārvešanā piedalās ap 300 pigmentu molekulu katrā pigmentu sistēmā. Kooperētās pigmentu molekulas darbojas kā gaismas kvantu savācēji, tādējādi nodrošinot nepārtrauktu e^- plūsmu uz reakciju centru, kur notiek enerģijas transformācija.

Nepārtrauktā e^- plūsma no 2. uz 1. pigmentu sistēmu nodrošina 1. pigmentu sistēmas nepārtrauktu darbu un $\text{NADP} \cdot \text{H}_2$ izveidošanos. Tā kā e^- pārvietošanās notiek caur pārnēsēju rindu, kuri cits no cita atšķiras ar nelielu starpību reducēšanās-oksidēšanās potenciālos, tad tiek nodrošināta taupīga enerģijas izmantošana ATP molekulu veidošanai.

Hlorofila molekulas reģenerācija notiek ar 2. pigmentu sistēmas palīdzību, kura, iedarbojoties uz ūdens molekulu, to oksidē, jo atņem skābeklim e^- . Šo e^- uz oksidēto (reģenerēto) hlorofila molekulu pārnēs kāds pārnēsējs Z, kura raksturs vēl nav noskaidrots. Reģenerētā hlorofila molekula atkal ir spējīga absorbēt gaismu.



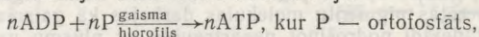
Adenoīndifosfāts (ADP)



Adenoīntrifosfāts (ATP)

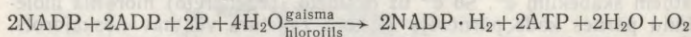
Fotosintēzes gaismas reakciju fāzē notiek arī fotosintētiskā fosforilācija, fotofosforilācija jeb ATP veidošanās. Tā var būt cikliska un necikliska.

1. Cikliskajā fotofosforilācijā



visa saistītā gaismas enerģija tiek izmantota makroergisko saišu veidošanai ATP molekulās. Tajā darbojas tikai 1. pigmentu sistēma, kuras gaismas ierosinātās hlorofila molekulas e^- tiek paceltas augstā enerģētiskā līmenī un spēj reducēt ferredoksīnu, kam $Eh = -0,43 \text{ V}$. Reducētā veidā šis savienojums kļūst par e^- donoru, kuri ar pārnesēju — citohromu c , citohromu f un citu palīdzību atkal atgriežas atpakaļ hlorofila molekulā, un cikls noslēdzas. Šajā e^- atgriešanās ceļā tiek sintezēta ATP no ADP un neorganiskā fosfora (41. att.).

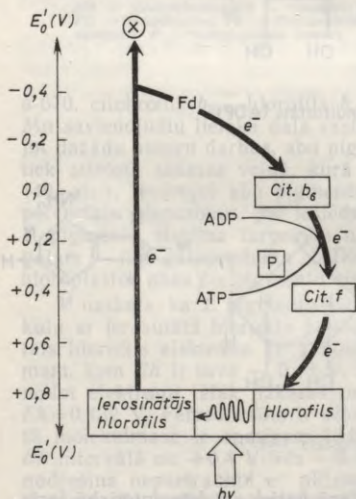
2. Necikliskajā fotofosforilācijā



reizē ar ATP izveidojas arī nikotīnamīdadenīndinukleotīdfosfāta (NADP) reducētā forma $\text{NADP} \cdot \text{H}_2$. Šajā fosforilācijā izdalās arī O_2 . 2. pigmentu sistēmas ierosinātais hlorofils ar pārnesēju starpniecību atņem no H_2O vienu H atomu, palikušās hidroksilgrupas $-\text{OH}$ veido H_2O_2 , kas fermenta katalāzes ietekmē sadalās par H_2O un O_2 (40. att.).

Necikliskajā fosforilācijā daļa pigmentu saistītās enerģijas tiek izmantota ATP veidošanai, bet daļa — NADP reducēšanai par $\text{NADP} \cdot \text{H}_2$. Pēc Arnona uzskatiem, tieši šī reakcija ir vistipiskākā un visraksturīgākā fotosintēzes procesa reakcija, jo te notiek kā reducētu, tā arī ar enerģiju bagātu savienojumu veidošanās. Konstatēts, ka necikliskajā fotosintētiskajā fosforilācijā svarīga nozīme ir hlora jonam (Cl^-) un K vitamīnam. Cl^- novērš izolēto hloroplastu fotoķīmisko inaktivāciju, Cl^- un Mn^{2+} nepieciešami arī O_2 izdalīšanai. Hlorīdu ietekme uz fotosintēzi ir bijusi vienāda dažādās gaismas intensitātēs. Tā kā Cl^- piedalās tieši gaismas reakcijās, tas jāuzskata par svarīgu zaļo augu mikroelementu.

Vēl ir novērojama arī t. s. pseidocikliskā fosforilācija. Tā norisinās tāpat kā necikliskā fosforilācija — ar abu pigmentu sistēmu palīdzību. Tomēr šajā gadījumā nevar novērot O_2 izdalīšanos, jo tas saista e^- , re-



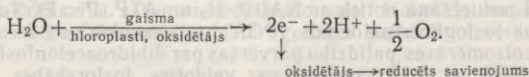
41. att. Cikliskās fosforilācijas shēma (pēc Arnona).

ducējas, izveidojot H_2O . Šajā procesā kā kofaktori darbojas hinoni un flavīnadenīndehidrogenāzes.

Visu šo reakciju norisei gaisma nepieciešama tikai pašā pirmajā etapā. Elektronu pārnesšana cauri pārnesēju ķēdei vairs nav gaismas reakcija.

Pagaidām nav pilnībā noskaidrots, kā notiek hlorofila saistītās gaismas enerģijas akumulēšana ATP molekulās. Par vienu no visvairāk atzītajām tiek uzskatīta angļu zinātnieka P. Mitčela hemiosmotiskā hipotēze. Saskaņā ar šo hipotēzi ļoti svarīga loma fotosintētiskās fosforilācijas norisē ir tilakoīdu membrānām, kurās perpendikulāri virsmām noteiktā secībā izvietoti elektronu pārnesēji. Notiek nepārtraukta e^- pārnesšana cauri membrānai. Tiek pārnesti arī protoni, veidojas H^+ gradients, un starp abām membrānām pusēm izveidojas potenciālu starpība, kas rada spriegumu. Izveidojoties ATP molekulām, šis spriegums izlādējas, elektroķīmiskā enerģija transformējas par ķīmisko enerģiju un akumulējas ATP molekulu makroergiskajās saitēs.

O_2 izdalīšanos no izolētiem hloroplastiem jau 1937.—1939. gadā novēroja R. Hills, nodrošinot šai reakcijai optimālos apstākļus: pH 8 un oksidētāju (Fe^{3+} sāļu vai hinonu, indofenolu krāsas u. c.) klātbūtni.



R. Hills savā eksperimentā pierādīja, ka fotosintēzes reakcijas var pētīt izolētos hloroplastos.

Hilla reakcijas intensitāte izolētos hloroplastos tiek izmantota kā tests, lai noteiktu dažādu faktoru (apgaismojuma, temperatūras, dažādu vielu klātbūtnes) ietekmi uz O_2 izdalīšanos fotosintēzē.

1941. gadā padomju zinātnieki A. Vinogradovs un R. Teiss un ASV zinātnieki S. Rubens un M. Kamens vienlaicīgi un neatkarīgi pierādīja, ka O_2 avots fotosintēzē ir ūdens.

4.10. FOTOSINTĒZES TUMSAS REAKCIJAS

Gaismas reakciju fāzē izveidotie produkti ATP un $\text{NADP} \cdot \text{H}_2$ tiek izmantoti tajās fotosintēzes reakcijās, kuru norisei gaisma nav vajadzīga, t. i., *tumsas reakcijās*. Tas noskaidrots eksperimentā ar izolētiem hloroplastiem, kur pēc gaismas reakciju norises granas tika atdalītas no stromas, iepriekš hloroplastus noārdot hipotoniskā šķīdumā un pēc tam atcentrifugējot. Izrādījās, ka stroma spēj CO_2 asimilēt tumsā. Turpretim, ja šajā sistēmā trūka $\text{NADP} \cdot \text{H}_2$ un ATP, tad CO_2 saistīšana un tālākā redukcija nenotika.

Otrā eksperimenta variantā izolētajai hloroplastu stromai pievienoja NADP·H₂ un ATP, kas bija iegūti no pavisam citiem objektiem — no dzīvnieku audiem un CO₂. Trešajā eksperimenta variantā strādāja ar normāliem hloroplastiem, kas saturēja kā stromu, tā grašas. Šie hloroplasti saņēma gan apgaismojumu, gan ¹⁴CO₂.

Pēc noteikta ekspozīcijas laika eksperimentu likvidēja un noskaidroja, kādos savienojumos atrodams ¹⁴C. Izrādījās, ka visos eksperimenta variantos ¹⁴C atrodams vienos un tajos pašos savienojumos — fosfoglicerīnāldehīdā (PGA) un fosforskābes cukura esteros.

Līdzīgi rezultāti iegūti arī citā eksperimentā, kurā izmantoti nevis izolēti hloroplasti, bet gan aļģe *Scenedesmus*. Šis objekts eksponēts gaismā 5 s, dodot tam šajā laikā ¹⁴CO₂. Pēc tam mēģinājums likvidēts un ar hromatogrāfiju un radioautogrāfiju konstatēts, ka 87% no visa ¹⁴C atrodas fosfoglicerīnskābes (PGS), 10% fosfopirovīnogskābes un 3% ābolskābes sastāvā. Ja ekspozīcija ilgusi 50—60 s, tad ¹⁴C jau bijis atrodams glikolskābē, pirovīnogskābē, saharozē, triozofosfātos, asparagīnskābē, alanīnā, glikokolā un pat olbaltumvielās.

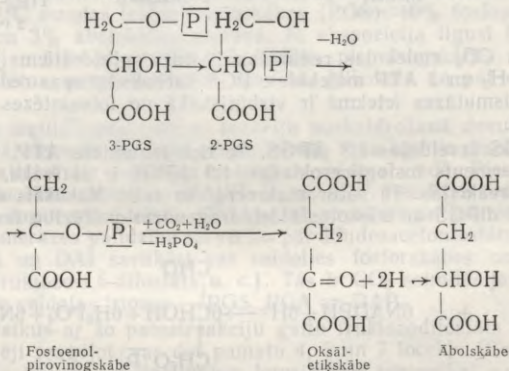
Lielu ieguldījumu tumsas reakciju noskaidrošanā devuši amerikāņu zinātnieka M. Kalvina eksperimenti. Viņa iegūtie rezultāti deva iespēju attēlot šīs reakcijas noslēgtas shēmas veidā. Pierādīts, ka PGS reducēšana notiek ar NADP·H₂ un ATP. Pēc PGS reducēšanas rodas fosfoglicerīnāldehīds (PGA), tas savukārt ar fermenta fosfortriozizomerāzes palīdzību pārvēršas par dihidroacetonfosfātu (DAP). No PGA un DAP savukārt var veidoties fosforskābes un cukuru esteri (fruktozo-1,6-difosfāts u. c.). Tas ir CO₂ asimilācijas t. s. C₃ tips, jo te veidojas triozes — PGS, PGA un DAP.

Vienlaikus ar šo pamatreakciju gaitu fruktozodifosfāts un PGA, savstarpēji reaģējot, var dot pamatu 4, 5 un 7 locekļu C savienojumiem. No šādiem savienojumiem fotosintēzes turpmākai gaitai īpaši svarīgi ir sedoheptuloze, ribuloze un to esteri. No tiem rodas 1,5 difosforibuloze, kura atkal var darboties kā CO₂ akceptors turpmākajā fotosintēzes gaitā. M. Kalvins un daudzi citi uzskata, ka fotosintēzes procesam ir ciklisks raksturs.

Eksperimentos novērots, ka, objektu apgaismojot, ribulozodifosfāta saturs tajā krasi samazinās, bet PGS saturs tikpat strauji pieaug. Tas norāda, ka ribulozodifosfāts ir tiešs PGS priekštecis. Ja trūkst NADP·H₂, tad PGS uzkrājas. Ja atmosfērā nav CO₂, bet ir gaisma, tad ribulozodifosfāts uzkrājas, bet PGS pakāpeniski pazūd. Ribulozodifosfātam kā CO₂ akceptoram raksturīgs tas, ka tā struktūra nevar saslēgties ar skābekļa tiltiņu, kā tas iespējams citu cukuru fosforesteriem, piemēram, fruktozodifosfātam. Ribulozodifosfāta karbonilgrupa saglabājas brīva, tāpēc šis savienojums viegli var pāriet enolformā un divkāršās saites vietā pievienot CO₂ karboksilācijas rezultātā. Šo reakciju katalizē ferments ribulozodifosfātkarboksilāze, kas var darboties arī kā oksigenāze (sk. 190. lpp.). Šī fermenta pilns nosaukums ir 3-fosfo-D-glicerātkarboksilāze (dimerizējošā) KF4.1.1.39.

ferments transketolāze, un rezultātā izveidojas pirmā pentoze — ribulozofosfāts. Kad no F-6-P tiek atšķelts minētais fragments (C_2), pāri paliek eritrozofosfāts ar 4 C locekļiem molekulā. Eritrozofosfāts kondensējas ar ceturto PGA molekulu, un izveidojas sedoheptulozodifosfāts (C_7), kurš zaudē vienu fosforskābes atlikumu un pārvēršas par sedoheptulozofosfātu. Notiek vēl viena transketolāzes reakcija, kuras rezultātā C_2 tiek pārnests uz piekto PGA molekulu, veidojot vēl 2 pentožu molekulas. Pēc pārveidošanās par ribulozi un fosforilācijas tās kļūst par CO_2 akceptoriem, un cikls sākas no jauna.

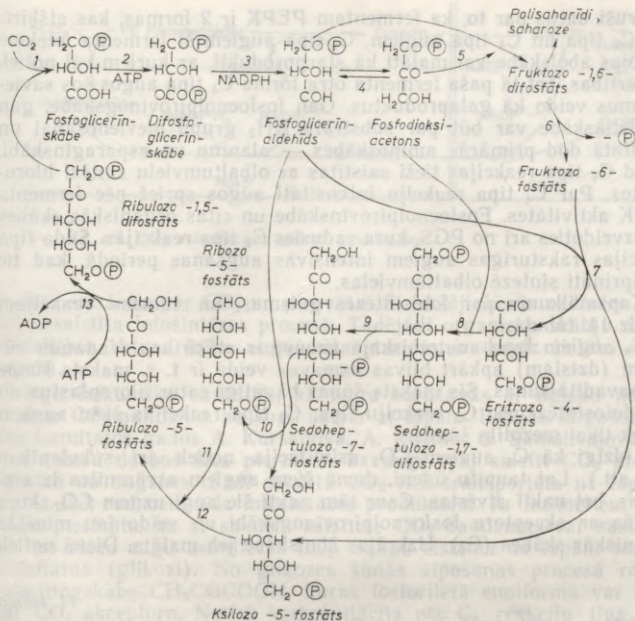
Konstatēts, ka 70—85% no visas CO_2 , ko augi asimilē fotosintēzē, iziet caur Kalvina cikla jeb C_3 reakcijām. Pārējais CO_2 daudzums tiek iesaistīts C_4 tipa reakcijās ar fosfoenolpirovīnogskābes un fermenta fosfoenolpiruvātkarboksilāzes (PEPK) palīdzību.



Radušos organisko skābju karboksilgrupas var tikt reducētas ($COOH \rightarrow CHO$) ar fotosintēzes gaismas reakciju produktu palīdzību līdz ogļhidrātiem. CO_2 fiksācija un reducēšana C_3 tipa reakcijās saistīta ar mazāku ATP enerģijas patēriņu nekā C_4 tipa reakcijās (42. att.).

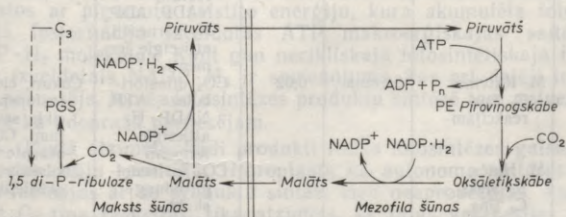
1960. gadā J. Karpilovs Moldāvijā, pētot fotosintēzes produktus kukurūzai, konstatēja, ka fotosintēze šim augam notiek citādi. Par to liecina fotosintēzes produkti — organiskās skābes.

1967. gadā amerikāņu zinātnieki M. Hetčs, K. Sleks un H. Johansons atzīmēja šīs C_4 tipa reakcijas kā galvenās CO_2 asimilācijā cukurniedrēm. Vēlāk tika konstatēts, ka C_4 tipa reakcijās CO_2 iesaistās arī kukurūzai, sorgo un citiem, it īpaši tropu un subtropu augiem (43. att.). Pēdējos 3 gados daudzi zinātnieki skaidrojuši fizioloģiskās un biokīmiskās atšķirības augiem ar C_3 un C_4 tipa reakcijām fotosintēzē. Šiem augiem atšķirības konstatējamas jau anatomiskajā uzbūvē. Tā, piemēram, franču zinātnieks S. Parsevo (1973) norāda, ka ceļš, kāds jānoiet CO_2 līdz reakciju centriem C_3 tipa augiem, ir apmēram 10 reizes garāks nekā C_4 tipa augiem.



42. att. C_3 tipa reakciju shēma.

Vienos un tajos pašos apstākļos transpirācijas koeficients C_4 tipa augiem ir augstāks nekā C_3 tipa augiem. Amerikāņi M. Hetčs un K. Osmonds (1972), balstoties uz datiem par fizioloģiskām un bioķīmiskām atšķirībām, izdara secinājumu, ka C_3 tipa augi ir evolūcionāri vecāki par C_4 tipa augiem. K. Osmonds kopā ar I. Tingu (1973)



43. att. CO_2 asimilācijas shēma C_4 augiem.

ieguvuši datus par to, ka fermentam PEPK ir 2 formas, kas atšķirīgas C_3 tipa un C_4 tipa augiem. C_4 tipa augiem šī fermenta ietekmē veidojas ābolskābe vai malāti kā starpprodukti, ar kuriem vēl notiek pārvērtības, bet tā paša fermenta otra forma C_3 tipa augos šos savienojumus veido kā galaproduktus. Gan fosfoenolpirovīnogskābe, gan oksāletīķskābe var būt par substrātu NH_2 grupu pievienošanai un rezultātā dod primārās aminoskābes — alanīnu un asparagīnskābi. Tātad C_4 tipa reakcijas tieši saistītas ar olbaltumvielu sintēzi hloroplastos. Par C_4 tipa reakciju intensitāti augos spriež pēc fermenta PEPK aktivitātes. Fosfoenolpirovīnogskābe un citas organiskās skābes var izveidoties arī no PGS, kura radusies C_3 tipa reakcijās. Šāda tipa reakcijas raksturīgas augiem intensīvas augšanas periodā, kad tie pastiprināti sintezē olbaltumvielas.

Kopsavilkumu par fotosintēzes gaismas un tumsas reakcijām sniedz 14. tabula.

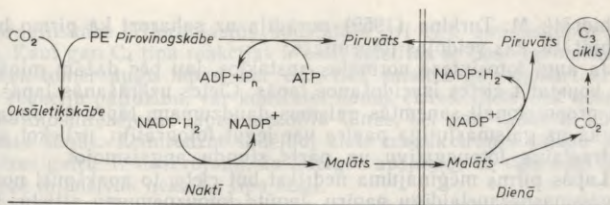
C_4 augiem lapu anatomiskajā uzbūvē ir atšķirības. Vadaudu kūlišiem (dzīslām) apkārt blīvas uzmavas veidā ir t. s. maksts šūnas jeb pavadītājšūnas. Šīs maksts šūnas bagātīgi satur hloroplastus un veic fotosintēzi pēc C_3 reakciju tipa. C_4 tipa reakcijas šiem augiem notiek tikai mezofila šūnās.

Līdzīgi kā C_4 augiem CO_2 asimilācija notiek arī sukulentiem (44. att.). Lai taupītu ūdeni, dienā šiem augiem atvārsnītes ir aizvērtas, bet naktī atvērtas. Caur tām naktī šie augi uzņem CO_2 , kura saistās ar akceptoru fosfoenolpirovīnogskābi un veido jau minētās organiskās skābes (C_4). Uzkrājas ābolskābe jeb malāts. Dienā notiek

14. tabula

Fotosintēzes gaismas un tumsas reakciju atšķirības

Reakcijas	Pilnīgāko aprakstu autors	Reakciju		Reakcijās	
		vieta	ilgums (s)	piedalās	rodas
Gaismas	D. Arnons	Granas	0,0001	Gaismas, hlorofīls, H_2O , neorganiskie fosfāti, NADP, ADP, H_2 pārnēsēji, attiecīgie fermenti	O_2 , H_2O , NADP · H_2 , ATP
Tumsas	M. Kalvins C_3 tipa reakcijām	Stroma	0,02	CO_2 difosforibuloze, ATP, NADP · H_2 attiecīgie fermenti	Cukuri, ciete, fosfopentožu cikla savienojumi, CO_2 akceptori
	M. Hetčs, K. Sleks C_4 tipa reakcijām			CO_2 fosfoenolpirovīnogskābe, attiecīgie fermenti (PEPK u. c.)	Ābolskābe, oksāletīķskābe



44. att. CO_2 asimilācijas shēma sukulentiem.

malāta sairšana par CO_2 un piruvātu. Šī iekšēji šūnās radusies CO_2 tiek iesaistīta fotosintēzes procesā. Tādējādi organisko skābju, īpaši ābolskābes saturs šajos augos rīta stundās ir daudz lielāks nekā vakarā.

Ilgu laiku tika uzskatīts, ka augu barošanās ar oglekli notiek tikai ar CO_2 palīdzību, ko augs uztver ar lapām. Bet jau šī gadsimta piecdesmitajos gados A. Kursanova, A. Kuzina, G. Samohvalova un citu autoru darbos tika pierādīts, ka augi spēj saistīt CO_2 arī ar saknēm no augsnes. Šādi saistītā CO_2 tiek transportēta uz lapām, kur tā tiek reducēta līdz fotosintēzes produktiem. Ar iezīmētiem atomiem pierādīts, ka ar saknēm saistītās CO_2 daudzums var sastādīt 5% no visas augu asimilētās CO_2 . Sakņu sistēma no lapām saņem asimilātus (glikozi). No glikozes šūnās elpošanas procesā rodas pirovīnogskābe CH_3COCOOH , kuras fosforilētā enolforma var kļūt par CO_2 akceptoru. Notiek karboksilācija pēc C_4 reakciju tipa, un rodas ābolskābe, kura pārvietojas no saknēm uz lapām un tur var tikt iesaistīta reducēšanas reakcijās, izmantojot fotosintētiskajā fosforilācijā radušos ATP un $\text{NADP}\cdot\text{H}_2$.

4.11. FOTOSINTĒZES PRIMĀRIE PRODUKTI

Fotosintēzes primārie produkti ir vielas, kas tiek sintezētas hloroplastos ar pigmentu saistīto enerģiju, kura akumulēta fotosintētiskajā fosforilācijā izveidotās ATP makroergiskajās saitēs un $\text{NADP}\cdot\text{H}_2$ molekulās. Kaut gan necikliskajā fotosintētiskajā fosforilācijā izveidotais $\text{NADP}\cdot\text{H}_2$ ir savienojums, kas arī daļēji ir enerģijas pārnēsētājs, tomēr fotosintēzes produktu sintēzē tam galvenā nozīme ir kā ūdeņraža pārnēsējam.

13. tabulā atzīmēts, kādi produkti rodas fotosintēzes gaismas un tumsas reakciju rezultātā. Hloroplasta kā autonoma sintēzes organoīda funkcijas ar šo produktu sintēzi vien neaprobežojas. Apskatot C_3 un C_4 tipa reakcijas, tika atzīmēts, ka tajās var rasties vesela rinda starpproduktu, kā arī tādi galaprodukti, kas var kalpot par substrātiem citu savienojumu sintēzei hloroplastos, piemēram,

ogļhidrāti. M. Turkina (1959) norādīja uz saharozi kā pirmo brīvo ogļhidrātu, kas veidojas fotosintēzē.

Ja augi fotosintēzē normālos apstākļos, jau pēc dažām minūtēm var konstatēt cietes izveidošanos lapās. Cietes uzkrāšanās lapās notiek proporcionāli saņemtās gaismas daudzumam, tāpēc uz auga lapas kā uz gaismasjutīga papīra var iegūt fotogrāfiju, uzliekot virsū kontrastainu fotonegativu un pāris stundu apgaismojot.

Lapās pirms mēģinājuma nedrīkst būt ciete, to apakšpusi nosedz ar gaismasnecaurīdīgu papīru. Iegūto fotouzņēmumu attīsta, lapu nonāvējot, spirtā atbrīvojot no pigmentiem un ievietojot kālija jodīdā šķīdumā.

Jaunās, augošās lapās primārie CO₂ redukcijas produkti vispirms tiek izmantoti olbaltumvielu sintēzei. Ogļhidrāti uzkrājas tikai tad, kad olbaltumvielu sintēzes vajadzības ir apmierinātas.

Jau 1890. gadā V. Sapožņikovs rakstīja, ka fotosintēzē radušos asimilātu sastāvs nav pastāvīgs. Viņš atzīmēja, ka liela nozīme te ir auga apgādei ar slāpekli. Ja auga barībā trūkst slāpekļa, tad veidojas ogļhidrāti, bet, ja slāpekļa netrūkst, tad ievērojama daļa primāro fotosintēzes produktu ir slāpekli saturošie savienojumi. Salīdzinot fotosintēzes procesā sintezēto ogļhidrātu daudzumu ar šajā periodā saistīto CO₂ daudzumu, V. Sapožņikovs vienmēr konstatēja ogļhidrātu iztrūkumu. Atkarībā no auga apgādes ar slāpekli šis iztrūkums bija 5—35% no visa asimilētā oglekļa. Tālākajos šī autora pētījumos ar vīnogulāju lapām konstatēts, ka olbaltumvielas var sastādīt 30% un pat vairāk no visām sintezētajām organiskajām vielām. Atsevišķos gadījumos slāpekļa lielā pārkāpumā pavisam nav konstatēti ogļhidrāti; visi asimilāti bijuši olbaltumvielas.

F. Krašepiņņikova, K. Purijeviča, V. Tausona un citu autoru darbos iegūtie rezultāti liecināja, ka tikai 2/3 no fotosintēzes produktiem normālos apstākļos uzkrājas ogļhidrātu veidā, 1/3 asimilātu bijuši vairāk reducēti savienojumi nekā ogļhidrāti. Ogļhidrātu uzkrājas vairāk, ja augus mazāk apgādāja ar slāpekli, ja bija intensīvāks apgaismojums, ja ilgstošāk notika fotosintēze.

Pēc N. Voskresenskas iegūtajiem datiem (1950—1956), kukurūzai un saulgriežiem fotosintēzes produktivitāte sarkanajos staros ir augstāka nekā zilajos staros. Sausnas uzkrāšanās intensitāte tām neskrīt ar ogļhidrātu uzkrāšanās intensitāti. Vismazāk ogļhidrātu ir tad, kad augus apgaismo ar īsāku viļņu apgaismojumu. Bet slāpekli saturošo savienojumu, to skaitā arī olbaltumvielu, uzkrāšanās vislabāk noris tieši zili violetajos staros. Šādā apgaismojumā intensīvāk sintezētas arī organiskās skābes.

Fotosintēzes primāro produktu raksturs ir atkarīgs no auga bioloģiskajām īpašībām. Eksperimentos ar ¹⁴C konstatēts, ka visvairāk šī iezīmētā ¹⁴C olbaltumvielu frakcijā ir bijis koksagīza lapās, bet kāļiem un tabakai — ogļhidrātu frakcijā.

Kā C₃ tipa, tā it sevišķi C₄ tipa reakcijās rodas tādi savienojumi, kas var kļūt par akceptoriem —NH₂ grupām un veidot aminoskābes. Tā, piemēram, pievienojot —NH₂ grupu fosfoenolpirovīnogskābei, rodas alanīns, bet, ja šī grupa pievienojas oksāleilīnskābei, rodas

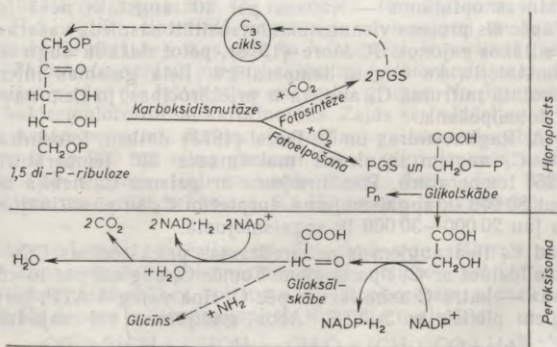
asparagināskābe. Hloroplastos konstatēta arī citu aminoskābju sintēze. Kaut gan C_4 tipa reakcijas ir cieši saistītas ar tiešu aminoskābju sintēzi, tomēr augu lapās, kur CO_2 tiek saistīta galvenokārt ar C_4 tipa reakciju palīdzību, var konstatēt daudz cietes. Ciete tiek uzkrāta nevis fotosintezējošās lapas mezofila šūnās, bet gan vadauda kūlišu maksts šūnās. Acimredzot tādējādi ciete mazāk traucē tālāko fotosintēzes gaitu. Ir novērojumi, ka līdzīgos apstākļos C_4 tipa augi fotosintēzē intensīvāk nekā C_3 tipa augi.

Ar pigmentu absorbētās gaismas enerģijas palīdzību radušies savienojumi — ATP un $NADP \cdot H_2$ lapās tiek izmantoti arī NO_3^- un SO_4^{2-} reducēšanai, lai pēc tam tos izmantotu hloroplastos notiekošajos biosintēzes procesos.

Fotosintēzes produktu pētišanu hloroplastos atvieglo tas, ka tajos nenotiek elpošana ar tai raksturīgajām reakcijām un starpproduktu izveidošanos.

4.12. FOTOELPOŠANA

Hloroplastos notiek arī ar fotosintēzes procesu saistīta, gaismas aktivēta O_2 reducēšana. Te tiek izmantots tas O_2 , ko fotosintezējošā šūna saista fotoelpošanā jeb gaismaselpošanā (nosaukumu devis H. Gafrons 1960. gadā; 45. att.). N. Voskresenska jau 1965. gadā secināja, ka O_2 saistīšana gaismā būtiski atšķiras no O_2 uzņemšanas tumsā parastajā elpošanas procesā. Gaismā fotosintezējošās šūnās saistītā O_2 daudzums sastāv no 2 lielumiem — no O_2 , ko šūna saistījusi parastajā elpošanā, un no O_2 , kas uzņemts fotoelpošanā. Šo 2 tipu O_2 saistīšana notiek dažādās šūnas daļās. Gaismā O_2 uzņemšana pēc elpošanas tipa tiek nomākta, turpretim O_2 uzņemšanu fotoelpošanā gaismā tieši ierosina. Pieaugot gaismas intensitātei, šis process pastiprinās un notiek tajos spektra staros, ko saista hlorofils.



45. att. Fotoelpošanas reakciju shēma.

Tā intensitāte atkarīga no fotoķīmiskā reducētāja daudzuma un reducēšanās-oksidēšanās fermentu aktivitātes hloroplastos. Fotoelpošanā daļa tikko asimilētā oglekļa tiek zaudēta, starpproduktiem atkal oksidējoties. Pēc dažu autoru novērojumiem šī zaudējumu daļa var sasniegt pat 50—70%.

Ja ribulozodifosfātkarboksilāze — oksigenāze — darbojas kā karboksilāze, tad akceptoram pievienojas CO_2 un reakcijas iet pa tipisko fotosintēzes C_3 reakciju ceļu. Ja šis ferments darbojas kā oksigenāze, tad akceptors 1,5 difosforibuloze sadalās 2 nevienlīdzīgās daļās — rodas 1 fosfoglicerīnskābe un 1 fosfoglikolskābe, kura, zaudējot fosforskābes atlikumu, pārveidojas par glikolskābi. Dažām aļģēm šī glikolskābe var izdalīties pat uz āru no šūnas un uzkrāties barības šķīdumā. Augstākiem augiem šī glikolskābe viegli pārvietojas cauri hloroplasta membrānām un nokļūst hloroplasta tuvumā vienmēr esošajās peroksisomās. Te glikolskābe oksidējas, atdodot 2H NADP^+ saturošai dehidrogenāzei, un pārveidojas par glioksālskābi. Pēdējā var kļūt par akceptoru NH_2 grupai, ko tā saņem no glutamīnskābes pāraminēšanās reakcijā, piedaloties fermentam glutamātglioksalāta-aminotransferāzei. Šīs reakcijas rezultātā izveidojas glicīns, kas tiek izmantots hlorofila un arī olbaltumvielu sintēzē. Tā var oksidēties arī līdz CO_2 un H_2O .

C_4 augiem (kukurūzai, cukurniedrēm u. c.) fotoelpošana nav konstatēta. Lapu mezofila šūnās šiem augiem nav peroksisomu. Iespējams, ka šiem augiem nelielā mērā (iekšējo vajadzību segšanai) notiek fotoelpošana vadaudu maksts šūnās, kurās hloroplastu tuvumā ir atrastas sīkas peroksisomas nelielā skaitā.

Uz tumsas elpošanas intensitāti, kas notiek mitohondrijos, O_2 daudzums gaisā praktiski iespaidu gandrīz neatstāj, ja tā koncentrācija nenokrit zem 5%. Turpretim fotoelpošanas intensitāte stipri samazinās, tiklīdz kaut nedaudz samazinās O_2 spiediens gaisā. Tas pats notiek, arī palielinoties CO_2 spiedienam. Fotoelpošanai ir augsts temperatūras optimums — vismaz par 10° augstāks nekā fotosintēzei. Tāpēc šis process visaugstāko intensitāti sasniedz vasaras vidū, kā arī siltākos rajonos. P. More (1978), pētot dažādu augu fotosintēzi, konstatējis, ka augstā temperatūrā, lielā gaismas intensitātē un ierobežotā mitrumā C_4 augiem ir priekšrocības, jo tiem nav novērojama fotoelpošana.

Pēc A. Raghavendras un V. Daza (1978) datiem, fotosintēzes intensitātē C_4 augiem sasniedza maksimumu 35° temperatūrā, bet C_3 — 25° temperatūrā. Piesātinājums ar gaismu C_4 nebija novērojams pat 80 000 lk apgaismojumā, turpretim C_3 šo piesātinājumu sasniedza jau 20 000—30 000 lk apgaismojumā.

Tātad C_4 tipa augiem ir acimredzamas priekšrocības CO_2 asimilācijā, salīdzinot ar C_3 tipa augiem. Tomēr C_4 augiem par to «dārgāk jāmaksā» — katra C asimilācijai pēc C_4 tipa vajag 5 ATP, turpretim C_3 augiem pietiek ar 3 ATP. Abos gadījumos vēl vajadzīgs pa $2\text{NADP} \cdot \text{H}_2$.

Ir mēģināts C_3 augiem inhibēt fotoelpošanu ar ķīmiskām vielām, kā arī iegūt mutantus, kam karboksidismutāzei oksigenāzes darbība

būtu nomākta. Abos gadījumos izrādījies, ka augi no tā cieš. Šo daudzos gadījumos pārmērīgi intensīvo fotoelpošanu C_3 augiem varētu mēģināt mazināt selekcijas ceļā, izaudzējot šķirnes ar vājāk izteiktu fotoelpošanu.

4.13. BAKTĒRIJU FOTOSINTĒZE UN HEMOSINTĒZE

Augstāko augu fotosintēze nav vienīgais process, kurā no CO_2 veidojas organiskās vielas. Tai līdzīgi procesi dabā ir baktēriju fotosintēze jeb fotoreducija un hemosintēze.

Baktēriju fotosintēzei ir šādas īpašības:

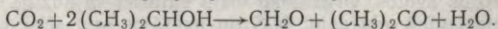
- 1) tā notiek anaerobos apstākļos bakteriohlorofila saistītās gaismas enerģijas ietekmē;
- 2) tajā neizdalās O_2 un
- 3) reducētās CO_2 daudzums atbilst oksidētā H_2 donora daudzumam.

Atšķirība starp baktēriju un augstāko augu fotosintēzi izpaužas arī oksidētās pigmentu sistēmas reģenerācijas veidā, jo te notiek tikai cikliskā fotosintētiskā fosforilācija. Baktēriju fotosintēzi sauc par *fotoreducēšanu*.

C. Van Nils baktēriju fotosintēzi uzskata par sajūgtu oksidēšanās-reducēšanās procesu, kas notiek ar absorbētās gaismas enerģijas palīdzību. Pēc viņa domām, arī baktēriju fotosintēzē ir gaismas un tumšas reakciju fāzes. Saistītā enerģija tiek izmantota H_2O sašķelšanai, bet H_2 no šejienes tiek virzīts CO_2 reducēšanai. Pēc Van Nila uzskatiem, baktēriju fotosintēze no zaļo augu fotosintēzes atšķiras ar to, ka zaļo augu fotosintēzē ūdens $-OH$ grupas savienojas kopā un veido H_2O_2 , kas katalāzes ietekmē tālāk sadalās par H_2O un O_2 . Bet baktēriju fotosintēzē šī hidroksilgrupu reducēšana notiek ar H_2 palīdzību, ko baktērijas ņem no citiem savienojumiem — H_2 donoriem. Tāpēc baktēriju fotosintēzē O_2 neizdalās. Par H_2 donoru visbiežāk kalpo H_2S , sulfīti, tiosulfāti, organiskie savienojumi un brīvais H_2 .

Tipiskākie pārstāvji, kas veic šo fotosintēzi, ir sarkanās sērbaktērijas (*Thiorhodaceae*) un purpurbaktērijas (*Athiorhodaceae*). Abas šīs baktērijas pieder pie fakultatīvo anaerobu grupas. No pigmentiem tās satur bakteriohlorofilu un karotinoīdus. Zaļās sērbaktērijas satur pigmentu *bakterioviridīnu*. Bakteriohlorofilam gaismas absorbcijas maksimums ir ap 900 nm viļņa garumu. Tie ir viļņi, ko mēs vairs neuztveram kā gaismu (infrasarkanie stari). Tātad šīm baktērijām fotosintēze var notikt arī tumsā. Kā H_2 donoru tās visbiežāk izmanto H_2S .

Athiorhodaceae baktērijas no *Thiorhodaceae* atšķiras ar to, ka nespēj izmantot sēra savienojumus kā H_2 donorus, bet izmanto CH_4 , alifātiskās rindas skābes, spirtus u. c. Tā, piemēram, vienai baktēriju grupai H_2 donors ir izopropilspirts. Reakcija noris šādi:



Dažas baktērijas var izmantot arī molekulāro H_2 .

H. Gafrons (1940) konstatējis, ka dažas zaļalģes (*Scenedesmus*, *Raphidium*, *Chlamydomonas*, *Ulva* u. c.), ja tās novieto vājā apgaismojumā ilgāku laiku anaerobos apstākļos H_2 un CO_2 atmosfērā, pārtrauc O_2 izdalīšanu gaismā un CO_2 reducē pēc fotoreducijas tipa, izmantojot H_2 . Šīs alģes var uzskatīt par pāreju starp zaļajiem fotosintēzošiem augiem un baktērijām, kas veic fotoreduciju. Fotoreducējošās baktērijas atbrīvo ūdenskrātuves no H_2S .

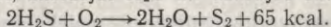
Sie H. Gafrona novērojumi liecina par fotosintēzes adaptāciju. Augstākajos augos atkarībā no vides apstākļiem pats fotosintēzes process paātrinās vai palēninās, bet alģēm tas var piemēroties. Šādas adaptācijas gadījumā vidē bez CO_2 izdalās molekulārais H_2 . H. Gafrons eksperimentos ar alģēm (1942) novēroja H_2 izdalīšanos N_2 atmosfērā gaismā un tumsā. H_2 izdalīšanās ātrums tumsā bija niecīgs, bet gaismā — liels. Pie tam dažas vielas, piemēram, dinitrofenols, tumsā šo izdalīšanos traucēja, bet gaismā — pat veicināja. H. Gafrons secināja, ka H_2 izdalīšanās tumsā notiek fermentatīvo reakciju rezultātā, bet gaismā — fotoķīmisko reakciju rezultātā. Ja vidē ievada CO_2 , tad šūnas normāli fotosintezē un H_2 neizdalās. Fotoreducijas adaptācija nav novērota hlorellai. Adaptācijas ilgums atkarīgs no temperatūras. Zemā temperatūrā pāreja uz fotoreduciju notiek lēni, augstā — ātrāk. Fotoreducijas iestāšanos izskaidro ar aktīvo dehidrogenāžu izveidošanos vai ar parasto dehidrogenāžu aktivāciju. Šo alģu fotosintēzes aparāta adaptācijas dēļ tās var CO_2 saistīt un reducēt tumsā un anaerobos apstākļos, ja tikai vidē ir H_2 .

Izteiktas domas, ka karotinoīdi, ko satur fotosintēzošās baktērijas, savu saistīto enerģiju nodod bakteriohlorofilam un tas tālāk pārvērš to ķīmiskās enerģijas veidā.

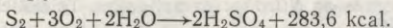
Pastāv uzskats, ka fotoreducija ir filoģenētiski vecāks process par fotosintēzi un radusies uz Zemes jau tad, kad atmosfērai vēl bija reducējošas īpašības. Šī procesa rašanās un līdz ar to neorganiskā CO_2 iesaistīšanās vielmaiņā bija nozīmīga tālākā dzīvības attīstībā uz Zemes. Šis process uz Zemes tomēr neieņēma galveno vietu vairāku iemeslu dēļ, piemēram, H_2 donori bija specifiski, maz izplatīti, ķīmiski mazāk pastāvīgi, bioloģiski maz aktīvi savienojumi.

Tālākais etaps autotrofijas attīstībā jau bija augstāko augu fotosintēze.

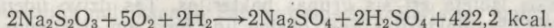
Ir arī aerobu baktēriju grupa, kas pigmentus nesatur, bet var dzīvot neorganiskā vidē un baroties ar CO_2 . Organisko vielu sintēzi tās veic ar enerģiju, ko iegūst, oksidējot apkārtējā vidē atrodošos savienojumus. Tie ir vai nu NH_4^+ , H_2S , Fe^{2+} , vai citi reducēti savienojumi. Tā kā sintēzei te tiek izmantota ķīmiskā enerģija, tad šo procesu sauc par *hemosintēzi*. Hemosintēzi atklāja S. Vinogradskis 1887. gadā un izolēja hemosintezētājas baktērijas. Pirmais pētāmais objekts viņam bija bezkrāsainā baktērija *Beggiatoa*. Tā dzīvo siltos, H_2S saturošos avotos. Organisko vielu sintēzei vajadzīgo enerģiju šī baktērija iegūst, oksidējot H_2S un uzkrājot sevī sērū:



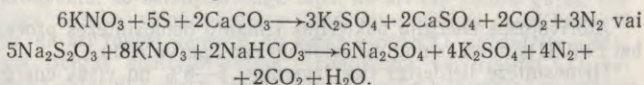
Ja H_2S krājums vidē izsīcis, baktērija oksidē uzkrāto sēru un atkal iegūst enerģiju:



H_2S oksidēšana par H_2SO_4 sastāv no rindas atsevišķu etapu, kur katrs nākamais savienojums rodas iepriekšējās oksidēšanās rezultātā. Daļa H_2 oksidējas ar molekulāro O_2 , bet daļa H_2 tiek izmantota CO_2 reducēšanai. Šim procesam vajadzīgo enerģiju baktērija iegūst no H_2 oksidēšanas ar O_2 . *Thiobacillus thiooxidans* oksidē tieši vidē sastopamo sēru pēc tās pašas reakcijas. Turpretim *Thiobacillus thioarus* oksidē tiosulfātus līdz sulfātiem vai sērskābei:



Sērbaktērija *Thiobacillus denitrificans* oksidē sēru vai tiosulfātus ar nitrātu skābekli, bet N_2 izdalās:



Thiobacillus thiooxidans sastopama augsnē, kas satur brīvu sēru un fosforītus. Šī baktērija oksidē sēru par H_2SO_4 un darbojas pat vidē, kurā H_2SO_4 koncentrācija ir 5%. Sintezējot organiskos savienojumus, tā savā organismā ievērojamā daudzumā uzkrāj cukuru fosforu esterus. Šos savienojumus tā var izmantot CO_2 reducēšanai tad, kad vidē trūkst sēra. Tādā gadījumā apkārtējā vidē izdalās fosforskābe.

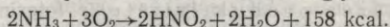
H_2S izmantošanas efektivitāte hemosintēzes procesā bezkrāsainām baktērijām ir 10—15 reizes mazāka nekā purpura sērbaktērijām, kas veic fotoredukciju ar Saules enerģijas palīdzību.

Ir arī tādas hemosintezētājas baktērijas, kas enerģiju iegūst, oksidējot dažādus organiskos savienojumus vai neorganiskus C savienojumus, piemēram, CO , CH_4 . Te ogleklis netiek izmantots par oglekļa avotu, bet gan par oksidējamo materiālu.

Iegūtās enerģijas izmantošanas mehānisms vēl maz izpētīts. Nav pilnīgi skaidrs jautājums arī par ūdeņraža avotu. Tas var būt H_2O , bet hidroksilu (OH^-) reducēšanai H tiek iegūts no citiem savienojumiem, jo O_2 neizdalās.

Hemosintezētāju grupā svarīgu vietu ieņem S. Vinogradska atklātās nitrificētājas baktērijas, kas ir obligāti autotrofas. Šo baktēriju darbībai liela nozīme augsnē bioloģiskajos procesos, kas notiek kūtsmēslos, kā arī augu dzīvē. Izolētas tīrkultūru veidā, tās var augt tikai minerālā vidē.

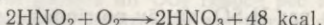
S. Vinogradskis noskaidroja, ka nitrifikācijas procesam ir 2 fāzes. Katrā no šīm fāzēm darbojas īpaši mikroorganismi. 1. fāzē notiek NH_3 oksidēšana par HNO_2 un izdalās enerģija:



Šo reakciju veic *Nitrosomonas* un *Nitrococcus*. Atbrīvojušos enerģiju tās izmanto hemosintēzei. Šīs baktērijas ir sevišķi jutīgas pret

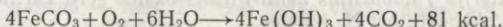
organisko vielu klātbūtni vidē. To attīstība apstājas, ja vidē ir kaut 0,025% cukura vai peptona.

2. fāze norisinās ar *Nitrobacter* palīdzību. Te notiek HNO_2 oksidēšana par HNO_3 :



Izdalītā enerģija arī te tiek izmantota hemosintēzei. Abu grupu baktērijām sadarbojoties, gaistošais NH_3 tiek oksidēts un pārveidots augiem viegli uzņemamā nitrātu formā.

Pie hemosintezētājām baktērijām pieder arī dzelzs baktērijas, piemēram, *Leptothrix ochraceae*, *Spirophyllum ferrugineum* u. c. S. Vinogradskis izolēja arī šīs grupas baktērijas. Tās dzīvo ūdenī, kas satur Fe^{2+} . Šīs baktērijas Fe^{2+} oksidē līdz Fe^{3+} , un atbrīvojas enerģija:



Atbrīvojušos enerģiju baktērijas izmanto hemosintēzes procesam, bet Fe(OH)_3 nosēžas nogulu veidā un rada purva rūdu.

Hemosintēzē lietderīgi tiek izmantoti 5—6% no visas enerģijas, kas atbrīvojas attiecīgajā ķīmiskajā reakcijā.

Svarīgs posms hemosintēzes reakciju mehānismā un enerģijas pārveidā ir ar enerģiju bagātu fosforilētu savienojumu izveidošana.

CO_2 iesaistās caur akceptoriem, iespējams, ar ketoskābju starpniecību, veidojoties jaunām karboksilgrupām. Tādā veidā CO_2 iesaista arī daudzi heterotrofie organismi.

Hemosintezētājiem dabā ir ievērojama nozīme. Īpaša loma ir nitrifikatoriem, kas piedalās augsnes auglības celšanā.

4.14. FOTOSINTĒZES KVANTITATIVIE RĀDĪTĀJI UN TO NOTEIKŠANA

Fotosintēzes procesu raksturo tās kvantitatīvie rādītāji, no kuriem kā svarīgākie un biežāk izmantojamie jāatzīmē fotosintēzes intensitāte un fotosintēzes produktivitāte.

Fotosintēzes intensitāti raksturo saistītās CO_2 daudzums miligramos uz 1 dm^2 lapu virsmas 1 stundā. Dažreiz šo lielumu attiecina arī uz 1 m^2 lapu virsmas. Ja lapu laukuma noteikšana sagādā grūtības, tad asimilētās CO_2 daudzumu miligramos attiecina uz svaigu lapu vai sausnas masu. Vidējais fotosintēzes intensitātes lielums ir 10—20 $\text{mg CO}_2/\text{dm}^2 \text{ h}$. Eksperimenta apstākļos sasniegts arī daudz lielāks rādītājs — 60—80 $\text{mg CO}_2/\text{dm}^2 \text{ h}$. Augi ar šādu intensitāti fotosintēzē īsu laiku. Pat speciālos eksperimenta apstākļos jau pēc pāris stundām intensitāte atkal samazinās, saasinējot attiecīgai augu sugai raksturīgo lielumu.

Fotosintēzes produktivitāte ir fotosintēzē izveidoto organisko vielu masa gramos uz 1 m^2 lapu laukuma diennaktī. Fotosintēzes produktivitāte ir organisko vielu daudzums, kas augā palicis pāri pēc elpošanā izmantoto vielu noārdīšanas. Labos fotosintēzes

apstākļos 1 stundā vasaras dienā augs uz katru savu lapu virsmas m^2 sintezē 1—2 g sausas.

Fotosintēzes vidējā produktivitāte ir 4—6 g/m^2 diennaktī. Atkarībā no fotosintēzes apstākļiem tā var sasniegt arī 12—15 g/m^2 diennaktī. Jo vairāk stundas diennaktī augs spēj fotosintezēt, jo augstāka ir produktivitāte.

Fotosintēzes intensitātes noteikšanai ir izstrādātas dažādas metodes, kuras pamatojas uz dažādu fotosintēzes vienādojuma locekļu kvantitatīvo noteikšanu. Nosakot fotosintēzes intensitāti, visbiežāk tiek skaidrots asimilētās CO_2 daudzums.

Caur sūkšanas metode ir viena no vecākām metodēm CO_2 daudzuma noteikšanai. Tās pamatus izstrādāja un lietoja savos eksperimentos jau Ž. Busengo. Aparatūrā ietilpst 1) kamera, kur ievieto lapu vai dzinumus, 2) CO_2 saistītājs cilindrs un 3) aspirators. CO_2 daudzumu, ko saistījusi auga lapa, kā arī tās saturu gaisā, kur aug augs, nosaka, vienāodus gaisa daudzumus izsūcot cauri kamerai ar lapu, kā arī tukšai kamerai un gaisā esošo CO_2 saistot $Ba(OH)_2$ šķīdumā. Beigās, attitrējot sārma pārpalikumu, var uzzināt CO_2 saturu gaisā. Starpība starp abiem rezultātiem ir fotosintēzē saistītais CO_2 daudzums.

Lai auga lapai kamerā nodrošinātu pietiekamu daudzumu CO_2 , gaisu cauri kamerai sūc ar tādu ātrumu, lai katrs cm^2 lapas virsmas saņemtu 1 litru gaisa stundā.

A. Ničiporoviča un A. Okanenko pētījumos šī caursūkšanas metode vienkāršota, ierīkojot paštitrēšanos. Saistītājā cilindrā, caur kuru tiek sūkts gaiss, ielej noteiktu daudzumu vājas koncentrācijas sārma šķīduma ar pH indikatoru. CO_2 kopā ar gaisu, izejot cauri saistītājam cilindram, neitralizē sārma līdz noteiktam pH, ko nosaka ekspozīcijas beigās.

Citas šīs metodes modifikācijās caursūkšanu izdara nevis ar aspiratoru, bet citādi. Sārma saistītās CO_2 daudzumu nosaka elektrometriski pēc sārma elektrovadāmības (*konduktometriskā metode*).

Caur sūkšanas metode vēl modificēta arī tādējādi, ka gaiss, kas ir izgājis cauri kamerai ar lapu, tiek laists cauri otrai kamerai ar infrasarkanu staru kūli. Tā kā CO_2 ir labs infrasarkanu staru saistītājs, tad pēc šīs saistišanas pakāpes spriež par CO_2 daudzumu gaisā, kas izgājis cauri kamerai ar lapu. Šāda veida gāzu analizatori mūsu dienās tiek uzskatīti par visjutīgākajiem aparātiem CO_2 noteikšanai. Tos izmanto ne tikai fotosintēzes pētījumos, ar tiem nosaka CO_2 saturu arī siltumnīcu gaisā. Tas ir sevišķi svarīgi, kad siltumnīcās augiem papildus piegādā CO_2 .

Izmantojot fotosintēzes intensitātes noteikšanai abas pēdējās caursūkšanas metodes modifikācijas, var automātiski reģistrēt fotosintēzes gaitu jebkurā laika sprīdī un ar jebkuru intervālu.

Cita metožu grupa izstrādāta asimilētās CO_2 noteikšanai slēgtos traukos — kolbās vai lielās slēgtās asimilācijas kamerās. Metodes cita no citas atšķiras ar CO_2 noteikšanas paņēmieni šajos traukos. To var izdarīt, pēc asimilācijas pārpalikušo CO_2 saistot sārma un sārma pārpalikumu attitrējot ar skābi (*Ivanova—Kosovičas*

metode) vai ielejot neredz NaHCO_3 0,001 *n* šķīduma ar indikatoru, kurš maina krāsu atkarībā no šķīduma pH. Šķīduma pH savukārt mainās atkarībā no CO_2 satura kolbas gaisā. Nosakot pH šķīdumā mēģinājuma sākumā un beigās, kā arī atzīmējot temperatūru, var pēc tabulām atrast CO_2 saturu kolbas gaisā mēģinājuma sākumā un beigās. Nosaka kolbā ievietotās lapas laukumu un pēc iegūtajiem datiem aprēķina fotosintēzes intensitāti (*Olvika—Cellera metode*).

Lai noteiktu pH kolbā, izmanto skalas mēģeņu komplektu, kas ir viegli pārnesams lauka apstākļos.

Nosakot fotosintēzes intensitāti slēgtos traukos, pareizi jāizvēlas gan kolbā ievietojamās lapas lielums, gan ekspozīcijas laiks. Tā, piemēram, 1 dm^2 liela lapa ar fotosintēzes intensitāti 10 mg/dm^2 stundā 1 l tilpuma kolbā fotosintēzēs tikai 3 minūtes, jo tad visa CO_2 būs saistīta. Praktiski fotosintēze jau vairs nenotiek, kad CO_2 palicis 1/5—1/6 no normālā satura (no 0,57 mg l gaisa), jo fotosintēze ar elpošanu nolidzsvarojas uz vienādi zema līmeņa, t. i., tiek sasniegts CO_2 kompensācijas punkts un priekšstatu par fotosintēzes intensitāti iegūt nevar. Tas ir galvenais šo metožu trūkums. Bet, ņemot lapu ar mazu virsmu un piemērotu ekspozīcijas laiku, šīs metodes ir ērtas lietošanai un salīdzinošām vajadzībām dod pieņemamus rezultātus.

Rezultātus ar augstu precizitāti var iegūt, strādājot pēc gāzometriskām metodēm. Vistipiskākā gāzometriskā metode ir *Vārburga manometru metode*, ar kuru pēc gāzes spiediena izmaiņām nosaka saistītās CO_2 un izdalītā O_2 daudzumu (61. att.).

Primitīva ir t. s. *burbulišu skaitīšanas metode*, pēc kuras arī nosaka izdalītā O_2 daudzumu ūdensaugiem. Pēdējā laikā, pētot fotosintēzes intensitāti ūdensaugiem, izmanto citu metodi, kur izdalītā O_2 daudzumu nosaka, titrējot ūdeni ar skābekli saistītajām vielām (*Vinklera metode*).

Izdalītā O_2 noteikšanai izmanto arī polarogrāfus ar platīna elektrodēm, kā arī masspektrometru, it sevišķi darbā ar iezīmēto $^{18}\text{O}_2$, kas nav radioaktīvs.

Cita fotosintēzes pētīšanas metožu grupa balstās uz organiskās masas pieauguma noteikšanu noteiktā laika sprīdī. Plaši pazīstama ir *Saksa lapas pušu metode*. Tā balstās uz to, ka lapas plātne, ja tajā sakrājas asimilācijas produkti, kļūst smagāka. Mēģinājumam izvēlas pēc iespējas simetriskas lapas. No vienas lapas puses izgriež gabaliņus ar noteiktu laukumu, nekavējoties izžāvē un precīzi nosaka to masu. Dabot masu ar laukumu, iegūst lapas laukuma vienības masu. Pēc dažām ekspozīcijas stundām to pašu izdara ar otru lapas pusi. No masas pieauguma, salīdzinot ar pirmo lapas pusi, aprēķina sausnas pieaugumu uz lapas laukuma vienību. Jāievēro, ka mēģinājuma beigās lapā atrodas ne gluži visi asimilāti. Daļa no tiem ir izmantota elpošanā, daļa ir aizplūduši prom uz citām auga daļām. So zudumu noteikšanai paralēli izdara vēl vienu mēģinājumu ar citu simetrisku lapu. Tikai šoreiz otru lapas pusi nevis eksponē gaismā, bet aptumšo. Fotosintēze tad nenotiek, bet elpošanas un pārvietošanās dēļ radušos zudumus var

konstatēt pēc lapas laukuma masas samazināšanās. Abos mēģinājumos iegūtos rezultātus saskaitot, iegūst īsto masas pieaugumu fotosintēzē.

Šī metode ir diezgan ērta lietošanai lauka apstākļos, tikai liela paraugu daudzuma apstrāde prasa daudz laika. Neērtības sagādā arī tas, ka izgrieztie lapu gabaliņi nekavējoties jāfiksē un jāžāvē. Lai no šīm neērtībām izvairītos, metode ir modificēta un organisko vielu pieaugumu nosaka pēc organiskā oglekļa daudzuma palielināšanās. Organisko oglekli nosaka ķīmiski (*Tjurina metode*).

Pēdējā laikā arvien biežāk fotosintēzes intensitātes noteikšanai izmanto *iezīmēto atomu metodi* ar $^{14}\text{CO}_2$. Pēc šīs metodes var pētīt ne tikai CO_2 saistīšanu fotosintēzes procesā, bet, izmantojot hromatogrāfiju un citas metodes, var pētīt arī fotosintēzes reakciju starpproduktus un fotosintēzes primāros produktus.

Fotosintēzes produktivitātes noteikšanai izvēlas 2 vienādu augu grupas ar 10—50 augiem katrā. Vienu augu grupu novāc un analizē mēģinājuma sākumā, nosakot augu kopējo sausnas masu un lapu laukumu. Mēģinājuma beigās, t. i., pēc 5—10 dienām novāc otru augu grupu un nosaka to sausnas masu un lapu laukumu. Fotosintēzes produktivitāti aprēķina pēc formulas:

$$F = \frac{V_2 - V_1}{\frac{1}{2} (L_1 + L_2) T},$$

kur F — fotosintēzes produktivitāte (g/m^2 diennaktī);
 V_1 — augu sausnas masa mēģinājuma sākumā (g);
 V_2 — „ „ „ „ „ „ beigās (g);
 L_1 — augu lapu laukums mēģinājuma sākumā (m^2);
 L_2 — „ „ „ „ „ „ beigās (m^2);
 T — mēģinājuma ilgums (diennaktīs).

Sausnas pieaugums radies uz fotosintēzes (95%) un minerālvielu uzņemšanas (5%) rēķina. Zudumus elpošanā, kā arī atmirušās un nobirušās lapas bieži vien šajā gadījumā neievēro.

4.15. FOTOSINTĒZES ATKARĪBA NO ĀRĒJAS VIDES APSTĀKĻIEM

Fotosintēzes procesa atkarība no ārējās vides apstākļiem izskaidrojama ar to, ka CO_2 , gaismu un H_2O fotosintēzei augs saņem no ārējās vides; arī fermentu darbību ietekmē ārējās vides apstākļi.

CO_2 daudzums gaisā ir 0,03% no tilpuma. Ja CO_2 daudzums samazinās, samazinās arī fotosintēzes intensitāte. Sakarā ar gaisa kustībām augiem dabiskās augtēnēs pieplūst svaigs gaiss, kas satur normālu daudzumu CO_2 . Ļoti rāmā laikā augu segā dažreiz novērojams arī CO_2 deficīts gaisā. Ja CO_2 daudzumu gaisā palielina, tad sākumā novērojama strauja fotosintēzes intensitātes palielināšanās.

Palielinot CO_2 daudzumu 2 reizes, arī fotosintēzes intensitāte palielinās 2 reizes. Paaugstinot CO_2 daudzumu vēl vairāk, proporcionalitāti vairs nenovēro. Tā, piemēram, ja CO_2 daudzums gaisā pieaug 10 reizes, fotosintēzes intensitāte palielinās 4 reizes. Fotosintēzes intensitātes palielināšanās novērojama, palielinot CO_2 daudzumu līdz 5—8%. Ja CO_2 daudzums gaisā pieaug vēl vairāk, augi jau sāk no tā ciest un fotosintēzes intensitāte strauji samazinās.

Augsne CO_2 daudzums 10—15 reizes pārsniedz CO_2 daudzumu gaisā. Šī daļiņā spiediena starpība ir par iemeslu CO_2 difūzijai no augsnes gaisā. CO_2 ir smagāka par gaisu, tādēļ tuvāk pie augsnes virsmas tās ir vairāk.

H. Lundegards noskaidroja, ka mežā augsnei pieguļošā slānī CO_2 daudzums ir ap 0,08%. Tropos virs augsnes CO_2 daudzums ir vēl lielāks — dienā 0,1% un naktī pat 0,2—0,25%. Tas nodrošina ēnietīgo augu fotosintēzi. Paceļoties pa vertikāli (kalnos), CO_2 daudzums gaisā samazinās. Īpatnēja ir augu barošanās ar oglekli augstu kalnos, jo te CO_2 daudzums gaisā ir pavisam niecīgs — ap 0,006%, t. i., 0,1 mg/l. Te, iespējams, ir lielāka augu apgāde ar CO_2 caur saknēm. Parastos apstākļos tādu CO_2 daudzumu atmosfērā uzskata par minimumu fotosintēzes norisei. Tās maksimums ir 2—5%.

Lauksaimniecības kultūru sējumi labos fotosintēzes apstākļos diennaktī saista vidēji 250—400 kg CO_2 /ha. Lai to nodrošinātu, cauri augu segai ik dienas 1 ha platībā jāpārvietojas 3—4 miljoniem m^3 gaisa. Normālos apstākļos tas tiek realizēts ar horizontālām un vertikālām gaisa kustībām. Ja vēja ātrums ir tikai 0,5 m/min, arī tad dienas laikā lapas 1 ha platībā tiek nodrošinātas ar 3,6 miljoniem tonnu gaisa, t. i., ar 1800 kg CO_2 . Tāds daudzums ir pietiekams intensīvas fotosintēzes veikšanai.

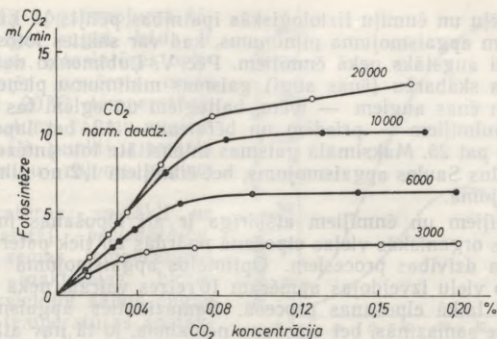
CO_2 daudzumam gaisā pieaugot, labāk tiek izmantoti arī pārējie ārējās vides faktori, piemēram, apgaismojums (46. att.).

Pēdējos gados lauksaimniecības praksē (lecektis, siltumnīcās un pat atklātā laukā) augus sāk speciāli apgādāt ar CO_2 .

Gaismai fotosintēzes procesā ir sevišķi liela nozīme. Tā tieši ietekmē pigmentu veidošanos un gaismas reakcijas, bet netieši arī tumsas reakcijas.

Jau K. Timirjzevs noskaidroja fotosintēzes atkarību no *apgaismojuma intensitātes*. Izrādījās, ka fotosintēzes palielināšanās ir proporcionāla apgaismojuma intensitātes pieaugumam tikai tik ilgi, kamēr tas sasniedz apmēram 1/5 no pilna Saules apgaismojuma intensitātes. Tālāk pieaugums samazinās, sasniedzot maksimumu gaismā, kas ir apmēram 1/2 no apgaismojuma tiešos Saules staros. K. Timirjzevs to izskaidroja ar to, ka šādos apstākļos tiek sasniegta jau pilna CO_2 disociācija.

J. Reinkes eksperimentos jau pagājušā gadsimta beigās konstatēts, ka apgaismojumā, kas pārsniedz Saules apgaismojuma intensitāti līdz 16 reizēm, fotosintēzes intensitāte nemainās. Apgaismojumam pieaugot vēl vairāk, fotosintēze pavājinās, noārdās hlorofils un lapas zaudē zaļo krāsu.



46. att. CO_2 koncentrācijas ietekme uz kviešu dīgstu fotosintēzes intensitāti atkarībā no apgaismojuma intensitātes. Skaitļi virs līknēm — gaismas intensitāte, izteikta luksos.

Dažādiem augiem apgaismojuma intensitātes robeža, pie kādas novērojama visaktīvākā fotosintēze, ir atšķirīga. Vislielākās atšķirības šajā ziņā ir saulmīļiem jeb gaismas augiem un ēnmiļiem jeb ēnas augiem.

Saulmīļi aug atklātās vietās un nepanes pat vismazāko apēnojumu. Saulmīļu lapām ir citāda anatomiskā uzbūve nekā ēnmiļu lapām. Tās atšķiras arī ar fizioloģisko procesu aktivitāti.

Saulmīļiem

1. Lapu izmēri ir mazāki, bet lapas ir biezākas.
2. Labi attīstīta zedeņu parenhīma; tajā 2 vai 3 šūnu kārtas.
3. Plaša, labi attīstīta starpšūnu telpu sistēma, tāpēc lapu iekšējā virsma pārsniedz ārējo virsmu 25—30 reizes.
4. Lapām spēcīgi attīstīta kutikula ar biezu vaska kārtu, liels atvērtniņu skaits uz lapas laukuma vienību.
5. Lapām biezs dzislojums.
6. Hlorofila saturs šūnās ir mazāks, bet lielāka ir hlorofila *a* un hlorofila *b* attiecība.
7. Visi fizioloģiskie procesi, to skaitā arī fotosintēze, elpošana, transpirācija notiek intensīvāk.

Ēnmiļiem

1. Lapas lielas, bet plānas.
2. Zedeņu parenhīma vājāk attīstīta; tai viena šūnu kārta.
3. Starpšūnu telpu sistēma nav tik labi izveidota; iekšējā virsma pārsniedz ārējo virsmu 8—12 reizes.
4. Lapām kutikula plāna, mazs atvērtniņu skaits uz lapas laukuma vienību.
5. Lapām rets dzislojums.
6. Hlorofila saturs šūnās ir lielāks, bet mazāka ir hlorofila *a* un hlorofila *b* attiecība; hlorofila *b* ir relatīvi vairāk.
7. Fizioloģiskie procesi notiek mazāk intensīvi.

Saulmiļu un ēnmiļu fizioloģiskās īpatnības pētījis V. Ļubimenko. Saulmiļiem apgaismojuma minimums, kad var sākties fotosintēze, ir ievērojami augstāks nekā ēnmiļiem. Pēc V. Ļubimenko datiem, piemēram, ja skābaržu (ēnas augi) gaismas minimumu pieņem par 1, tad citiem ēnas augiem — ivēm, balteglēm un eglēm tas ir 2, tur, pretim saulmiļiem — priedēm un bērziem — 12, bet lapeglēm un robīnijām pat 25. Maksimālā gaismas intensitāte fotosintēzei saulmiļiem ir pilns Saules apgaismojums, bet ēnmiļiem 1/2 no pilna Saules apgaismojuma.

Saulmiļiem un ēnmiļiem atšķirīga ir arī elpošanas intensitāte. Sintezētās organiskās vielas elpošanā noārdās un tiek patērētas paša organisma dzīvības procesiem. Optimālos apgaismojuma apstākļos organisko vielu izveidojas apmēram 10 reizes vairāk, nekā patērējas tajā pašā laikā elpošanas procesā. Samazinoties apgaismojumam, fotosintēze samazinās, bet elpošana nemainās, jo tā nav atkarīga no apgaismojuma apstākļiem. Vēl vairāk samazinoties apgaismojumam, var iestāties tāds moments, kad fotosintēze un elpošana notiek ar vienādu intensitāti, t. i., cik organisko vielu laika vienībā izveidojas, tikpat arī noārdās, un nav novērojama ne CO₂ saistīšana, ne izdališanās. Apgaismojuma, temperatūras un citu apstākļu kombināciju, kurā nav novērojama ne CO₂ saistīšana, ne izdališanās, sauc par *kompensācijas punktu*. Kompensācijas punkts jāievēro, audzējot augus mākslīgā, nepietiekami intensīvā apgaismojumā. Kompensācijas punkts saulmiļiem un ēnmiļiem ir atšķirīgs. Ēnas augiem tas iestājas zemākā apgaismojuma intensitātē, saulmiļiem — augstākā. Lapām 25°C temperatūrā elpošanas intensitāte kompensācijas punktā ir ap 1—3 mg CO₂/dm² stundā. Tātad arī fotosintēze ir tāda pati. Siltumnīcās, temperatūrai paaugstinoties, ātri palielinās elpošanas intensitāte, bet, apgaismojumam nepalielinoties, fotosintēzes intensitāte nepieaug. Palielinoties apgaismojumam, fotosintēzes intensitāte ātrāk pieaug saulmiļiem nekā ēnmiļiem.

Fotosintēzes intensitāti ietekmē arī gaismas spektrālais sastāvs, jo hlorofils selektīvi absorbē gaismu ar dažādu viļņu garumu (sk. (162. lpp.).

Temperatūra. Mērenā klimatā augošie augi sāk fotosintezēt, ja temperatūra ir nedaudz augstāka par 0°C. N. Maksimovs, L. Ivanovs, O. Cellers un citi autori novērojuši, ka ziemzaļiem augiem fotosintēze notiek arī temperatūrā, kas zemāka par 0°C. Paaugstinoties temperatūrai par 10°C robežās līdz 35—37°C, fotosintēzes intensitāte palielinās 2—3 reizes (atkarībā no augu sugas). Temperatūrai vēl vairāk paaugstinoties, novērojama jau fotosintēzes depresija. Fotosintēze beidzas, ja temperatūra sasniedz 40—45°C.

Attiecībā uz temperatūru fotosintēzei izšķir 3 kardinālos punktus:
minimums 0—5—10°C;
optimums 25—35°C;
maksimums 40—50°C.

Tā, piemēram, V. Ļubimenko konstatējis, ka optimālā temperatūra robīnijas fotosintēzei ir 35°C, bērziem 25°C, bet liepām 30°C.

Ļoti spilgtā apgaismojumā tādai ēncietīgai sugai, kāda ir parastā liepa, fotosintēzes optimums tomēr novērots nevis 30°C, bet 20°C temperatūrā. Ziemeļu platuma rajonu augiem visi kardinālie punkti ir zemāki nekā dienvidu rajonu augiem (47. att.).

Temperatūras apstākļi uz augiem atstāj *pēcdarbību*. Ilgstošas zemas temperatūras iedarbībā inaktīvās hloroplasti. Pārvietojot šādus augus optimālās temperatūras apstākļos, vēl kādu laiku novērojama zema fotosintēzes intensitāte, kamēr hloroplasti aktivitāti atgūst. Augiem kaitīga arī pārkaršana. Ja ūdens netrūkst un gaisā ir mitruma deficīts, tad palielinās transpirācija un augi nepārkarst.

Temperatūras ietekme uz fotosintēzi ir sarežģīta, jo tā ietekmē arī citus fizioloģiskos procesus. Tās ietekme uz fotosintēzes procesu sevišķi izpaužas, palielinoties apgaismojumam. A. Ņičiporovičs to izskaidro tā, ka katra no fotosintēzes sistēmām — fotoķīmiskā un fermentatīvā — kaut arī cieši saistītas, tomēr dažādi izmainās atkarībā no ārējās vides apstākļiem. Fotosintēzes intensitāte vairāk atkarīga no temperatūras tieši intensīva apgaismojuma apstākļos.

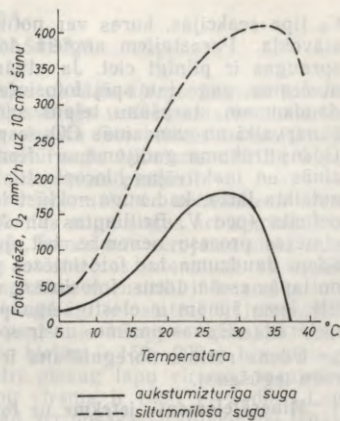
Paaugstinoties temperatūrai, paātrinās gāzu difūzijas ātrums, kas savukārt veicina fotosintēzes procesu.

Ūdens fotosintēzes procesā ir

- 1) ūdeņraža devējs;
- 2) šķīdinātājs (CO_2 iekļūst šūnās izšķīdušā veidā);
- 3) uztur fotosintēzējošās šūnas turgescētā stāvoklī, kāds nepieciešams šī procesa norisei;
- 4) nepieciešams fermentu darbībai un
- 5) atvārsnīšu atvērtā stāvokļa nodrošināšanai.

Lai gaišajās dienas stundās augs varētu fotosintezēt, atvārsnītēm jābūt atvērtām.

Tikai sukulenti ir izņēmums. Tie dienā fotosintezē arī tad, ja asimilācijas orgānos atvārsnītes ir aizvērtas, jo izmanto naktī saistīto CO_2 , kas fiksēta ābolskābē (malātā) un oksāletīkskābē kā C_4 augiem. Dienā šīs skābes dekarboksilējas un atbrīvotā CO_2 tiek izmantota



47. att. Fotosintēzes intensitātes atkarība no temperatūras.

C₃ tipa reakcijās, kuras var notikt šūnās neatkarīgi no atvārsnišu stāvokļa. Parastajiem augiem fotosintēze nenotiek, ja atvārsnišu spraugas ir pilnīgi ciet. Ja atvārsnītes atvērtas par 1/8 no pilna atvēruma, augs jau spēj fotosintezēt ar pilnu jaudu. Ūdens tvaiku daudzumam starpsēnu telpās samazinoties, iezūst piegulošo šūnu šūnapvalki un samazinās CO₂ iespējas iekļūt fotosintezējošās šūnās. Ūdens trūkuma gadījumā arī fermentu sintēzes spējas krasi samazinās un inaktivējas hloroplasti. To aktivitāte atjaunojas tikai pēc noteikta laika, kad augs nokļūst labvēlīgos apstākļos. Neliels ūdens deficīts (pēc V. Brilliantas un A. Aleksejeva datiem) lapās fotosintēzes procesu nenomāc, bet, ja lapas zaudē 10—12% no sava ūdens daudzuma, tad fotosintēzes process samazinās. Ja zaudēti 20% no lapās esošā ūdens, fotosintēze vairs nenotiek. Izpēmums ir kserofīti, kuru šūnām ir elastīgi šūnapvalki. Tie arī šādos apstākļos vēl neuzrāda višanas pazīmes un ir spējīgi fotosintezēt.

Ūdens režīma noregulēšana ir svarīgs priekšnoteikums augstu ražu iegūšanai.

Minerālelementu ietekme uz fotosintēzi. Ogļhidrāti un citi savienojumi, kuri rodas, ogļhidrātiem oksidējoties vai reducējoties (organiskās skābes, lipīdi), minerālelementus nesatur. Tomēr fotosintēzes process ir stipri atkarīgs arī no minerālās barošanās apstākļiem. Šī ietekme var izpausties dažādā veidā:

1) var tikt izmainītas asimilējošo šūnu fizikāli koloidālās īpašības (K, Ca, Na u. c.); regulēts atvārsnišu stāvoklis (K);

2) var tikt aktivēta fermentu darbība (K, P, Fe, Mn, Cu, Zn, Mg, Ca, Mo u. c.);

3) var tikt aktivēta primāro asimilācijas produktu pārvietošanās no lapām uz patērēšanas vietām, neļaujot tiem uzkrāties lapās;

4) minerālelementi var stimulēt fotosintēzes procesu, palielinot hlorofila saturu (N, Mg, Fe).

Vairākos mēģinājumos iegūti pozitīvi rezultāti, apmiglojot augus ar ļoti vājiem cinka un vara sāļu šķīdumiem.

N. Voskresenska kālija pozitīvo ietekmi uz fotosintēzes procesu izskaidro ar to, ka kālijs stimulē fotosintēzē radušos ogļhidrātu pārvērtības un transportu prom no lapām.

Fotosintēzes reakcijās svarīga nozīme ir fosfora savienojumiem, jo visi starpprodukti gan gaismas, gan tumsas reakcijās ir saistīti ar fosforu. Tādēļ normāla apgāde ar fosforu ir svarīgs noteikums fotosintēzes procesa norisei.

Lielu ietekmi uz fotosintēzes procesu atstāj slāpekļis. Pietiekama augu apgāde ar slāpekli nodrošina hlorofila daudzuma palielināšanos lapās (lapas tumši zaļas) un aktīvu hloroplastu darbību. Slāpekļis stimulē olbaltumvielu sintēzi augos, un tā rezultātā tiek novērsta cietes pārmērīga uzkrāšana hloroplastos. Tiek stimulēti augšanas procesi un asimilātu izmantošana lapu un citu orgānu jaunveidošanai. Daudzi autori savos darbos pierādījuši, ka slāpekļa virsmēslējums paaugstina fotosintēzes intensitāti.

4.16. FOTOSINTEZES ATKARĪBA NO AUGA BIOLOĢISKAJĀM ĪPAŠĪBĀM

Vienos un tajos pašos apstākļos dažādu šķirņu augiem fotosintēzes intensitāte ir dažāda. Tādēļ svarīgs uzdevums selekcionāriem ir izveidot kultūraugu šķirnes ar augstu fotosintēzes intensitāti un produktivitāti. Tādi ir daudzu kultūraugu heterozie hibrīdi, kurus mūsu dienās lauksaimniecībā izmanto arvien plašāk.

Dažādu augu sugu pārstāvjiem fotosintētiskā aktivitāte ir atšķirīga. Lielas atšķirības uzrāda dažādas augu sugas arī augšanas un asimilātu patērēšanas ātruma ziņā. Tomēr nav vērojama cieša sakarība starp augšanas ātrumu un fotosintēzes intensitāti. Ir zināmi gadījumi, kad augiem ar mazu augšanas intensitāti ir intensīva fotosintēze, un otrādi, piemēram, koksagīzam fotosintēze ir intensīvāka nekā bietēm vai kartupeļiem, bet augšanas temps — gausāks. Viena auga sausas masa kartupeļiem un bietēm ir 150—200 g, bet koksagīzam tikai daži gramī. Bietēm ātri pieaug lapu virsma, sasniedzot 40—60 dm², bet koksagīzam lapu virsma ir tikai 1—2 dm². Lapu virsma kā fotosintēzes aparāts tad arī nosaka straujāku vai lēnāku augšanu un rezultātā arī ražu. Augsta fotosintēzes intensitāte raksturīga ne tikai koksagīzam, bet arī saulgriežēm un daudziem kalnu, stepju un sauso augtņu augiem, kuriem izteikta kseromorfa struktūra. Augstāka fotosintēzes aktivitāte raksturīga augiem, kas pieder pie augstāk diferencētām un organizētām dzimtām, piemēram, *Asteraceae*, kā arī tiem augiem, kuri sintezē reducētākus savienojumus par oghlīdrātiem (eļļas, kaučuku u. c.). Isāko gaismas viļņu radiācija un citi apstākļi kalnos un sausajos dienvidu rajonos iedarbojas kavējoši uz augšanu, bet tie augiem ir augstas sintēzes spējas. Acimredzot tādēļ daudzi kalnu un sauso augtņu augi ir tehniski svarīgi augi, kuri satur vērtīgus, augsti reducētus savienojumus (ēteriskās eļļas, kaučuku u. c.). Augsta fotosintēzes intensitāte raksturīga augiem, kuriem asimilāti neuzkrājas fotosintezējošās šūnās, bet tiek no tām aizvadīti.

Augiem, kuriem *lielāks hlorofila saturs*, lielākas ir potenciālās iespējas attīstīt augstāku fotosintēzes intensitāti. Tomēr tieša proporcionālitate nav novērojama. Par to liecina arī *asimilācijas skaitlis*, kas ir laika vienībā saistītās CO₂ daudzums uz hlorofila daudzuma vienību. Izrādās, ka augiem, kuru lapās ir mazāk hlorofila (gaišākas lapas), šis skaitlis ir lielāks nekā augiem, kuros ir vairāk hlorofila (tumšākas lapas). Mēģinājumā ar pupiņām iegūtie rezultāti apkopoti 15. tabulā.

Tātad, hlorofila saturam palielinoties 22 reizes, fotosintēzes intensitāte palielinās tikai 2,2 reizes. Asimilācijas skaitlis tajā pašā laikā samazinās 10 reizes. Viss hlorofila daudzums fotosintēzē netiek izmantots, daļa paliek it kā rezerves formā.

Fotosintēzes intensitāti ietekmē arī *augu vecums un to attīstības stāvoklis*. Pavisam jaunās lapās fotosintēze ir samērā zema. Pieaugušās lapās tā ilgstoši var būt augstā līmenī, bet, lapām novecojot, atkal samazinās. V. Katunskis noskaidrojis, ka daudziem augiem foto-

Asimilācijas skaits augiem ar dažādu hlorofila saturu

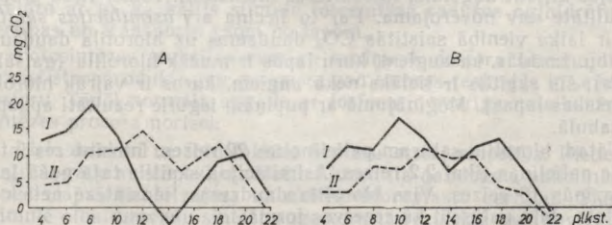
Etiolētu augu ekspozīcijas ilgums gaismā	Lapu krāsa	Hlorofila saturš lapās (mg/10 g svaiga materiāla)	Fotosintēzes intensitāte (mg CO ₂ /10 g svaiga materiāla)	Asimilācijas skaits
6 stundas	Zaigandzeltena	0,7	91	133
2 dienas	Dzeltenzaļa	8,0	192	24
4 dienas	Spilgti zaļa	15,6	208	13,3

sintēze pakāpeniski pieaug līdz pat ziedēšanai. Ziedēšanas laikā tās intensitāte samazinās, bet sēklu veidošanās laikā atkal pieaug. Raksturīga bioloģiska īpašība visiem augiem ir tā, ka fotosintēzes intensitāte veģetācijas perioda vidū var būt vislielākā un šādā stāvoklī saglabāties ilgāku laiku. Līdz ar to lēnaudzīgie viengadīgie augi salīdzinājumā ar ātraudzīgajiem iegūst priekšrocības ražas veidošanā.

4.17. FOTOSINTĒZES DIENAS GAITA.

DAŽĀDU FAKTORU MIJIEDARBĪBA FOTOSINTĒZĒ

Fotosintēzi ietekmē gan atsevišķi ārējās vides faktori, gan viss faktoru komplekss. Ja visi ārējās vides faktori ir pietiekamā daudzumā vai, vēl labāk, ja tie atrodas optimumā, tad fotosintēzes process var norisēt no rīta gaismas līdz vakara tumsai. Izmēģinājumi pierādījuši, ka fotosintēzes process var norisināties arī visu diennakti bez pārtraukuma, ja augu nakti apgaismo, vai nepārtrauktas dienas apstākļos, kādi ir aiz polārā loka. Pēc S. Kostičeva pētījumiem, aiz polārā loka augošo augu uzkrātā masa maz atšķiras no mērenā klimata joslā augošo augu uzkrātās masas. Acīmredzot īsais veģetāci-



48. att. Fotosintēzes dienas gaita:

A — karsta, saulaina diena; B — apmākusies diena; I — augi ar tumšzaļām lapām; II — augi ar gaišzaļām lapām.

jas periods te tiek kompensēts ar iespēju fotosintezēt visu diennakti. Mūsu apstākļos dienas laikā fotosintēzes intensitāte ir mainīga, jo mainās arī ārējās vides faktori, no kuriem tā atkarīga. Ja datus par fotosintēzes intensitāti attēlo grafiski, tad var redzēt, ka dažos gadījumos un dažiem augiem šī likne paceļas pakāpeniski, savu maksimumu sasniedzot ap pusdienas laiku, pēc tam tā atkal pamazām noslīd (48. att.). Turpretim citiem augiem vai arī citādos ārējās vides apstākļos augošiem augiem fotosintēzes intensitāti raksturojošā likne uzrāda divus pacēlumus — vienu priekšpusdienā, otru — pēcpusdienā. Pusdienas laikā fotosintēzes process ievērojami samazinās vai pat pavisam tiek pārtraukts. Fotosintēzes gaitu dienā ļoti stipri ietekmē ūdens apgāde. Iestājoties ūdens deficitam pusdienas stundās, atvērtnes tiek aizvērtas, un fotosintēze vairs nenotiek arī dienas otrajā pusē. Ilgstoša sausuma apstākļos atvērtnes atveras uz pavisam īsu laiku rīta stundās. Fotosintēzes procesu var kavēt arī augsta temperatūra, kas novērojama pusdienas stundās, sevišķi lapās ar lielu hlorofila saturu, vai arī ūdens deficīta gadījumā. Fotosintēzes procesu traucē arī lapās uzkrājušies asimilāti, kas nespēj pārvietoties uz to izmantošanas vietām.

Dienā ievērojami mainās gaismas intensitāte, tās spektrālais sastāvs, mitruma apstākļi, temperatūra un citi apstākļi. Fotosintēze maksimumu var sasniegt tikai tad, ja visi ārējās vides faktori ir optimumā. Turpretim, ja kāds no faktoriem ir minimumā vai tuvu tam, tad fotosintēze tiek ierobežota. Tātad minimumā esošais faktors ierobežo arī pārējo, optimumā esošo faktoru pilnīgu izmantošanu. Šī sakarība nosaukta par *ierobežojošo faktoru likumu*.

Ierobežojošo faktoru likumam piemīt mehānisks raksturs, jo no tā izriet, ka, kādam faktoram atrodoties minimumā, nekāda pārējo faktoru pastiprināšana vairs procesu nevar paātrināt. Tomēr novērojumi pierādījuši, ka atsevišķu faktoru ierobežojošā darbība tikai aizkavē, bet neaptur pārējo optimumā vai tuvu tam esošo faktoru darbību. CO_2 difūzijas ātrumu lapās ietekmē ne tikai CO_2 koncentrācija gaisā, bet arī temperatūra. Fotosintezējošo šūnu apgādi ar CO_2 nodrošina ne tikai CO_2 saturs gaisā, bet arī ūdens. Gaismas minimums fotosintēzei atkarīgs arī no temperatūras, CO_2 satura gaisā un citiem apstākļiem. Tā, piemēram, ja fotosintēzei apgaismojums un mitrums ir optimumā, CO_2 daudzums ir zem optimuma, bet temperatūra gandrīz minimāla, fotosintēzes intensitāte nevar sasniegt maksimumu, jo pēdējie 2 faktori to ierobežo. Lai aktivētu fotosintēzes procesu, acīmredzot vispirms jāpaaugstina temperatūra, jo šis faktors ir gandrīz minimumā. Bet, ja, nemainot temperatūru, palielina CO_2 saturu gaisā, tad tomēr arī fotosintēzes intensitāte nedaudz palielinās. Tālāku tās palielināšanos ierobežo nepietiekamā temperatūra. Ja paaugstina temperatūru, tad jauniecīga CO_2 daudzuma palielināšana ievērojami cel fotosintēzes intensitāti.

Mūsu apstākļos fotosintēzi ierobežojošie faktori kultūraugu sējumos visbiežāk ir zema temperatūra, mitruma trūkums, kas nereti novērojams pusdienas stundās, un minerālelementu trūkums augsnē.

4.18. FOTOSINTĒZES PRODUKTIVITĀTES CELŠANAS GALVENIE CEĻI

Vienlaikus ar fotosintēzi augs elpo, patērējot 15—25% fotosintēzē veidoto organisko vielu. Tādēļ augu produktivitāte — to ražas lielums — ir atkarīgs ne tikai no fotosintēzes intensitātes, bet arī no elpošanas. Svarīgs ir augu orgānu apjoms (darbīgo šūnu skaits tajos) un laiks, kurā notiek abi šie procesi. L. Ivanovs šo sakarību attēlojis vienādojumā:

$$M+m=fPT-aP'T',$$

- kur M — auga izveidotās bioloģiskās masas daudzums;
 m — atbīras (veģetācijas perioda laikā nobirušās lapas, zariņi, augļu aizmetņi u. c.);
 f — fotosintēzes intensitāte;
 P — fotosintēzes aparāta lielums (lapu masa);
 T — laiks, kurā notikusi fotosintēze;
 a — elpošanas intensitāte;
 P' — elpošanas aparāta lielums (visa auga masa);
 T' — laiks, kurā notikusi elpošana.

Fotosintēzes intensitāti izmainīt ir samērā grūti. Kaut arī, kā atzīmēts iepriekš, fotosintēzes potenciālās iespējas ir 5—10 reizes lielākas, nekā praktiski realizējas dabā, tomēr, uzlabojot fotosintēzes apstākļus, tā palielinās tikai 1,5—2 reizes. Biežāk šādos gadījumos novērojama fotosintēzes aparāta palielināšanās nekā fotosintēzes intensitātes celšanās. Rekordražas iegūtas apstākļos, kad fotosintēze notikusi ar intensitāti 20—25 mg CO₂/dm² stundā, nodrošinot fotosintēzes produktivitāti 12—15 g sausas diennaktī uz 1 m² lapu virsmas. Maksimālās augšanas laikā šie lielumi nodrošināja 500 kg sausas pieaugumu diennaktī uz 1 ha. Uzlabojot augu bioloģiskās īpašības ar selekciju, šo lielumu var vēl vairāk palielināt.

Fotosintēzes produktivitāti var celt arī, palielinot fotosintēzes aparāta lielumu, t. i., vai nu palielinot augu skaitu uz platības vienību, vai arī audzējot augus ar lielāku un stāvāku lapojumu, respektīvi, izveidojot attiecīgu cenozes struktūru. Augu skaitu uz platības vienību regulē ar izsējas normām. Atsevišķu augu lapu virsma atkarīga no augu augšanas ātruma un augšanas apstākļiem veģetācijas perioda pirmajā pusē.

Optimālos minerālās barošanās, mitruma un CO₂ apstākļos kopējā lapu virsma uz 1 ha augošiem augiem var sasniegt pat 5—6 ha (50 000—60 000 m²). Tāda biežība tomēr dažām sugām uzrāda jau specifisku negatīvu ietekmi. Pēc P. Belikova pētījumiem, sojai šādā sējuma biežībā atmirst apakšējās pākstis, kas dod galveno ražas daļu. Augu pārmērīgā apēnošanās kartupeļiem un cukurbietēm pazemina ražas kvalitāti — samazinās cietes saturs bumbuļos un cukura saturs cukurbietēs.

Fotosintēzes produktivitāti var celt, arī palielinot laiku, kurā notiek fotosintēze. Raksturīgs piemērs te ir ikgadējais koksnes pieaugums lapu un skuju kokiem. Kaut arī fotosintēzes intensitāte skuju kokiem vienmēr ir zemāka nekā lapu kokiem, tomēr koksnes pieaugums caurmērā gadā tiem ir apmēram vienāds. Tas izskaidrojams ar to, ka skuju kokiem ir daudz ilgāks fotosintēzes laiks nekā lapu kokiem. Arī hlorellas speciālajām kultūrām ir daudz garāks veģetācijas periods nekā jebkuram viengadīgam kultūraugam. Lauka apstākļos kultūraugiem fotosintēzes laiku var paildzināt, nokārtojot mitruma apstākļus un izslēdzot fotosintēzes aparāta bezdarbību pusdienas laikā ūdens trūkuma dēļ.

Fotosintēzes laiku kultūraugiem var paildzināt, arī audzējot tos ziemas periodā siltumnīcās un izmantojot šim nolūkam mākslīgā apgaismojuma iekārtas (augu gaismas kultūras).

Elpošanas intensitāti samazināt ne vienmēr ir izdevīgi, jo tā ir svarīgākais dzīvības process. Un tomēr par to jādomā tad, kad augi aug vājā apgaismojumā (ziemā siltumnīcās). Temperatūrai paaugstinoties, fotosintēze nevar pastiprināties gaismas trūkuma dēļ (vai arī tas notiek pavisam nedaudz), bet elpošana pieaug un rodas liels organisko vielu patēriņš elpošanā bez lietderīgas atbrīvotās enerģijas izmantošanas. Elpošanas aparāta lielumu un elpošanas ilgumu samazināt nevar, jo nepārtraukti elpo visas auga dzīvās šūnas. Dažos gadījumos tas tomēr ir iespējams, piemēram, ja augus galotņo, izlauž pazarītes, apcērp krūmus, retina koku vainagus u. c.

Viens no speciāliem paņēmieniem organiskās masas ieguves palielināšanai ir speciālu aļģu kultūru kultivēšana. Aļģu dzīvei atbilstoši ārējās vides apstākļi, kā arī pašu aļģu uzbūve un to fizioloģiskās īpašības ir pamats augstai fotosintēzes produktivitātei. Siem organismiem ir strauji augšanas un vairošanās tempi, asimilāti tiek izmantoti tajās pašās šūnās, tādēļ produktivitāte ir augsta.

Aļģes kultivē suspensijas veidā caurtekoša ūdens baseinos ar tādu aprēķinu, lai slānis nebūtu biezs, bet visa ūdens virsma būtu nosegta ar šūnām. Suspensijai jānodrošina visi fotosintēzei nepieciešamie faktori — gaisma, CO_2 , temperatūra, minerālelementi. Šūnu dalīšanās suspensijās notiek ik pēc 10—24 stundām. Suspensija no baseina pakāpeniski notek uz īpaša filtra. Aļģes tiek atfiltrētas, bet filtrātam piegādā iztrūkstošās minerālvielas un atgriež to atpakaļ baseinā. Filtrēšanas ātrumam jābūt tādām, lai atfiltrētos tik liela aļģu masa, kāda pieaug attiecīgajā laika sprīdī ūdens baseinā.

Viens no visbiežāk kultivējamiem augiem šādās iekārtās ir hlorella. Hlorella raksturīga ar to, ka tās ķīmiskais sastāvs izmainās atkarībā no barības šķiduma sastāva. Līdz ar to rodas iespēja iegūt masu, kas ir relatīvi bagātāka ar olbaltumvielām, lipīdiem, vitamīniem un ogļhidrātiem. Iegūtā organiskā masa ir viendabīga. Hlorellas kultūra pašlaik ir plaši izplatīta, un ar to daudz strādā ASV, mūsu valsts Vidusāzijas republikās, Baltkrievijas PSR. Hlorellu masu izmanto pārtikas rūpniecībā un citur arī citās valstīs. Dažādas hlorellu kultūras aspektus skaidro arī mūsu ZA Bioloģijas institūta (V. Upītis).

Rīgas rajona padomju saimniecībā «Ķekava» kopš 1980. g. darbojas hlorellu cehs, kurā ik dienas tiek iegūts 1,5 tonnas hlorellu suspensijas mājdzīvnieku barības devu bagātināšanai.

Pētījumos noskaidrots, ka hlorella pieder pie ēnas augu grupas, tādēļ tai samērā ātri iestājas piesātinājums ar gaismu. Līdz ar to gaismas izmantošanas lietderības koeficients tai, tāpat kā sauszemes augiem, ir 1—3%, visbiežāk ap 1,5%. Tomēr ir arī tādas hlorellas rases, kurām gaismas izmantošanas lietderības koeficients ir $\geq 10\%$. Tādēļ pašlaik notiek intensīvs selekcijas darbs un šī auga fizioloģisko īpatnību noskaidrošana. Gaismas izmantošanas lietderības koeficients palielinās arī tad, ja cauri suspensijai pūš gaisu, kas bagātināts ar CO_2 , ja lieto sastāva ziņā visizdevīgākos barības šķīdumus, uztur baseinā optimālo temperatūru, maisa suspensiju un audzē aktīvākas hlorellas rases.

Izmantojot 10% no saņemtās Saules enerģijas sintēzes procesiem un saistot tos organiskajās vielās, 1 ha platībā 1 diennaktī hlorella var uzkrāt ap 360 kg sausas biomasas. Ārzemju autori kā rekordskaitļus hlorellas kultūras ražībai min 70 g/m², t. i., 700 kg/ha sausas biomasas diennaktī. Tas ir iespējams tad, ja Saules enerģijas izmantošanas lietderības koeficients ir 23,5%.

Tā kā hlorella spēj viegli panest pārslodzes, bezsvara stāvokli, kosmisko un rentgena starojumu, to izmanto kosmosa kuģos. Pašlaik tiek aprēķinātas platības, kas jāaizņem ar hlorellu, lai visi zemeslodes iedzīvotāji tiktu nodrošināti ar olbaltumvielām, taukvielām un pat ar tehnisko enerģiju. Tiek veikti pētījumi par hlorellas izmantošanu piesārņoto ūdeņu attīrīšanai. Tehniskajā mikrobioloģijā mikroorganismu barotnēm izmanto daudz vērtīgu produktu, ko iegūst no augstākiem augiem. To vietā varētu izmantot alģu ražoto biomasu.

Kā hlorellas, tā arī citu alģu kultūras ir interesantas kā teorētiķiem — bioloģiem, tā arī praktiķiem — lauksaimniecības un rūpniecības darbiniekiem. Bioloģiem tā parāda iespēju plašos apmēros palielināt Saules enerģijas izmantošanas lietderības koeficientu, bet praktiķiem dod iespēju īsā laikā un lēti iegūt daudz organisko vielu izejmateriāla gan cilvēku uzturam, gan lopbarībai, gan tehniskām vajadzībām. Šādas kultūras varētu kultivēt dienviņu rajonos — tukšnešos un pustuksnešos, kur sauszemes augus nevar audzēt ūdens trūkuma dēļ. Ūdensaugi turpretim transpirācijā nezaudē ūdeni, un var iegūt daudz biomasas ar to pašu ūdens daudzumu, kas sākotnēji bijis baseinā, ja novērš tā iztvaikošanu.

4.19. AUGU GAIŠMAS KULTŪRAS

Augu fotosintēzes spējas mākslīgā apgaismojumā novērotas jau pagājušajā gadsimtā. Pirmie plašākie eksperimenti šajā virzienā tika veikti N. Maksimova vadībā Vissavienības Augkopības institūta (ВИР) Augu fizioloģijas laboratorijā Ļeņingradā šī gadsimta trīs-

desmitajos gados. Vēlākajos gados tika noskaidrots, ka augu normāla augšana un pietiekami intensīva organiskās masas uzkrāšana var notikt, ja fotosintētiski aktīvās radiācijas intensitāte ir 10 000—15 000 luksī, t. i., 50 000—100 000 ergi/cm² sekundē. Tāda gaismas intensitāte sasniedzama arī mākslīgā apgaismojumā.

Vispirms augu audzēšanai mākslīgā apgaismojumā tika lietots kvēlspuldžu apgaismojums ar jaudu 500 W/m² apgaismojamās platības. Ja augs saņem 350—450 W/m² apgaismojumu, tad tas var fotosintezēt ar intensitāti 10—12 mg CO₂/dm² stundā.

Audzējot augus gaismas kultūrā, jā rūpējas par to, lai apgaismojums, ko augi saņem, būtu pilnvērtīgs arī spektrālā sastāva ziņā. Māksligam apgaismojumam visplašāk tiek izmantotas kvēlspuldzes un luminiscentās jeb dienasgaismas spuldzes, kā arī ДРЛФ-400.

Ļeņingradas Agrofizikas institūtā B. Maškova iekārtotajās gaismas kultūrās gaismas avots ir spoguļkvēlspuldzes, kuras novietotas virs augiem caurspīdīgās ūdens vannās. Kvēlspuldžu jauda ir tik liela, ka nav vajadzīgs vairs nekāds cits siltuma avots. Vienā šādā gaismas kultūru iekārtā, pēc B. Maškova datiem, var izaudzēt 6 tomātu ražas gadā, jo 52—60 dienās tomātu augļi ienākas, tiek novākti un iestādīti jauni augi. Stādi izaug 15—16 dienās. 1 m² šādas iekārtas dod ap 30 kg augļu, tāpat gada laikā iegūtā raža ir 180 kg/m² tomātu augļu. Pārreķinot uz hektāru, tas ir 1800 tonnas. Redīsa un kāposta hibrīds šajās iekārtās gadā devis 21 ražu — 200 kg/m². Dārzenų audzēšana kļuvusi rūpnieciska nozare, kas vairs nav atkarīga no laika apstākļiem. Tomēr šādas iekārtas nav izplatījušās, jo elektroenerģija ir samērā dārga.

Gaismas kultūru vajadzībām jāselekcione ātraudzīgākas augu šķirnes ar mazākām prasībām attiecībā pret gaismas intensitāti. Augiem gaismas kultūrās jābūt ļoti labi apgādātiem ar visiem pārējiem fotosintēzei un augšanai nepieciešamajiem faktoriem, it sevišķi ar CO₂.

Plaši gaismas kultūras izmanto praksē tomātu, gurķu un citu augu stādu audzēšanai. Sēklas iesēj decembrī, līdz februārim dēstus audzē ar papildapgaismojumu, tad izstāda siltumnīcās paliekošā vietā. Martā jau ievāc pirmo ražu. Pēc izstādīšanas paliekošā vietā stādus papildus vairs neapgaismo. Izmantojot papildapgaismojumu, ražu var iegūt par 3—4 nedēļām agrāk nekā bez papildapgaismojuma. Bez tam iegūtā raža ir par 30—40% augstāka.

Gaismas kultūrās audzē arī puķes — nelķes, leļķojas, hortenzijas, cinerārijas u. c. J. Ļebedeva pētījusi papildapgaismojuma izmantošanas iespējas leļķoju, cinerāriju un hortenziju kultūrā. Papildapgaismojumā puķes uzziedējušas un sasniegušas tirgus gatavību par 3—4 nedēļām ātrāk nekā bez papildapgaismojuma. Ziedi bijuši arī augstākas kvalitātes.

Gaismas kultūrām ir liela nozīme arī zinātniskajā darbā, jo tās nodrošina izpētes materiāla ieguvī jebkurā gadalaikā un vajadzīgajā vecumā. Selekcionāri gaismas kultūrās gadā var izaudzēt vairākas augu paaudzes un tādējādi paātrināt selekcijas darbu.

4.20. ASIMILĀTU PĀRVIETOŠANĀS AUGOS

Fotosintēzē radušās organiskās vielas tikai daļēji tiek patērētas turpat uz vietas. Vairums to tiek pārvietotas no lapām uz citām augu daļām, kur tās tiek vai nu patērētas, vai uzkrātas rezervē. Daudz organisko vielu — asimilātu — patērē augšanas konusi, saknes, kambijs, augļi un sēklas.

Vienlaikus ar organisko vielu sintēzi lapās notiek arī to transportēšana uz patērēšanas vietām. Par to var pārliecināties, nosakot sintezēto asimilātu daudzumu ar lapas pušu metodi no auga nogrieztām un nenogrieztām lapām (sk. 196. lpp.). Jau pēc dažu stundu ilgas fotosintēzes nogrieztām lapām sausnas daudzums uz platības vienību ir apmēram 2 reizes lielāks nekā nenogrieztām lapām. Asimilātu uzkrāšanās nogrieztās lapās sāk traucēt tālāko fotosintēzes gaitu, un tā vairs nevar notikt ar pilnu jaudu.

Rudenī, tuvojoties lapkritim, no lapām aizplūst arī ciešāk saistītie savienojumi, jo lapu šūnas noveco un daļēji noārdās konstitucionālās vielas. Tādēļ nokritušās lapas izrādās daudz nabagākas ar P, N, K nekā jaunās lapas. Turpretim kalcija savienojumi paliek lapās. Līdzīga aina novērojama arī viengadīgiem augiem, kad tie noveco.

Organisko vielu pārvietošanās virziens arvien vērsts uz to pusi, kur notiek intensīva šo asimilātu patērēšana, uz atraģējošām zonām.

Organisko vielu pārvietošanos pētījis T. Mesons ar līdzstrādniekiem, kā arī citi. T. Mesons savus pētījumus izdarīja ar kokvilnu. Kokvilna izrādījusies piemērots objekts, jo tai ir lieli apmēri un stumbrs ātri pārkoksņējas.

Mūsu dienās ievērojamākie pētījumi veikti A. Kursanova laboratorijā, izmantojot ceļtekas un cukurbiešu vadaudu kūlīšus un to atsevišķos elementus.

T. Mesona un tā līdzstrādnieku pētījumu rezultātā tika noskaidrots, ka organiskās vielas pārvietojas izšķīdušā veidā. Saliktie, nešķīstošie savienojumi hidrolizējas. Lielākā daļa organisko savienojumu pārvietojas pa vadaudu lūksnes daļu virzienā uz leju. Bet arī augšupejošā virzienā pa sietstobriem un trahejām var pārvietoties organiskās vielas. Atkarībā no gadalaika organisko vielu pārvietošanās virziens un ātrums var būt dažādi. Citu autoru pētījumos konstatēts, ka organiskās vielas nedaudz pārvietojas arī ziemā. Kokiem lejupējošo organisko vielu plūsma viegli novērojama ar gredzenošanu. Virs gredzena izveidojas uzbriedums, bet zem gredzena koksnes pieaugums tiek pārtraukts. Atmirst sakņu sistēma. Organiskās vielas ar grūtībām pārvietojas arī radiālā un tangenciālā virzienā. Pa trahejām un traheidām organiskās vielas pārvietojas tikai augšupejošā virzienā, galvenokārt pavasarī. Ar iezīmēto atomu metodēm noskaidrots, ka dažādas vielas var pārvietoties pa lūksni vienlaikus dažādos virzienos, piemēram, slāpekli saturošās organiskās vielas — uz augšu, bet cukuri — uz leju.

Dienā labos fotosintēzes apstākļos lapās uzkrājas daudz ogļhidrātu. Tāds pats ogļhidrātu pieaugums novērojams arī stumbūrā, tikai 2—3 stundas vēlāk. To transports sākas hloroplastos.

Organisko vielu pārvietošanās mehānisms ir sarežģīts. Ir novērojumi, ka vielu pārvietošanās notiek, sekojot koncentrācijas gradientiem — attiecīgo savienojumu mazāk ir tajās vietās, uz kurieni tie pārvietojas, bet vairāk tajās vietās, no kurienes tie pārvietojas. T. Mešons un E. Maskels atsevišķi noteica ogļhidrātu formas un konstatēja, ka lapās monosaharīdu koncentrācija vienmēr bijusi lielāka nekā dzislās (vadaudu kūlīšos), bet dzislās savukārt lielāka nekā mizā. Viņi secināja, ka monosaharīdi ir ogļhidrātu transportforma līdz mizai. Tālāk tie veido saharozi (disaharīdu), kas ir šo savienojumu transportforma pa vadaudiem. Nonakusi bumbuloš, sēklās un citās uzkrāšanas vietās, saharoze atkal skaldās monocukuros, kuri tiek izmantoti cietes, citu polisaharīdu un dažādu sekundāro savienojumu sintēzei.

Ir uzskats, ka lūksnē saharoze veidojas nevis sietstobros, bet pavadītājšūnās. Pretējā virzienā saharoze neplūst, jo parenhīmas šūnas attiecībā pret to ir necaurīdīgas.

Strādājot ar kokvilnu, iegūti līdzīgi novērojumi arī par slāpekli saturošo vielu pārvietošanos. Arī tām lūksnē sastopami vairāki savienojumi, kas ir transportformas, piemēram, asparagīns, glutamīns. Novērots, ka pa lūksni lejupejošā virzienā pārvietojas arī minerālelementi — kālijs, fosfors, magnijs, bet kalcijs nepārvietojas.

Par galveno dzinēj spēku vielu pārvietošanai agrāk uzskatīja difūziju. Tagad konstatēts, ka vielu pārvietošanās notiek apmēram 40 000 reižu ātrāk par šo vielu iespējamo difūzijas ātrumu šķidrums. Tās ātrums tuvojas gāzu difūzijas ātrumam. Aprēķināts, ka absolūti nekustīgā ūdenī no 10% saharozes šķīduma 1 mg cukura 1 m attālumā ar difūziju pārvietojas 2 gados un 7 mēnešos, bet ūdenī šķīstošām olbaltumvielām šim nolūkam vajadzētu pat 14 gadus. Pēc pašreizējiem uzskatiem, organisko vielu pārvietošanās nenotiek vis pa sietstobru vakuolām, bet gan pa to protoplazmu.

Pēc A. Kursanova uzskatiem (1976), vielu transports sastāv no 3 pamatsistēmām: 1) asimilātu izgrūšana vai izspiešana no fotosintezējošām šūnām, 2) transporta sistēma — lūksnes vadaudi, 3) atrāģējošie centri vai zonas — meristēmas vai uzkrājējaudi. Visu šo sistēmu darbības pamatā ir metabolisma procesi. Ātrums, ar kādu vielas pārvietojas pa saiststobriem, ir 8—88 cm/h. Vielu pārvietošanās pa dzīvajām lūksnes daļas vadaudu šūnām notiek ar adsorbcijas palīdzību.

Izrādījies, ka sietstobru šūnu protoplazma spēj adsorbēt uz savu koloidālo un strukturālo daļiņu virsmām izšķīdušās vielas daļiņas. Pie tam dažādu šūnu adsorbcijas spējas ir dažādas, augšanas laikā tās ievērojami izmainās. Kā norāda A. Kursanovs, organisko vielu pārvietošanās saistīta arī ar sietstobru šūnu, it īpaši ar pavadītājšūnu ļoti intensīvo elpošanu. Tā, piemēram, cukurbiešu, ceļteku un citu augu vadaudu kūlīšu elpošanas intensitāte ir līdzīga dīgstošo sēkļu elpošanas intensitātei. Ļoti intensīvi elpo arī karaganas viengadīgo dzinumu lūksne. Tas norāda, ka vadaudu lūksnes elementiem ir ļoti intensīva vielmaiņa un tos nevar uzskatīt par pasīviem vielu pārvadītājiem. A. Kursanovs novērojis, ka, nākot saskarē ar

saharozes šķīdumu, lūksnes šūnās strauji pieaug elpošanas intensitāte. Acīmredzot saharozes pārvietošanai vajadzīgs daudz enerģijas. Turpretim, traucējot elpošanu (ar inhibitoriem), tiek vienlaikus kavēta arī vielu pārvietošana.

Noskaidrots, ka lūksnē notiek ne tikai organisko vielu pārvietošanās, bet arī pārvērtības. Tā, piemēram, pārvietošanās laikā lūksnē notiek cukura fosforilēšanās, izomerizācija, glikozes pārvērtības fruktozē un saharozes sintēze. Daži autori izteikuši domas, ka saharoze nepārvietojas tirā veidā, bet gan veidojas fosforskābes esteri vai arī kompleksi savienojumi ar boru un citiem minerālelementiem.

Auga ontogēnēzes laikā organisko vielu plūsmas virziens izmainās atkarībā no tā, kādi orgāni veidojas un kur notiek šo vielu patērišana. Liela nozīme ir *auksīniem*. Ja apaugļošanās nenotiek, auksīni neproducējas, auglis neaizmetas. Ar sintētiskiem regulatoriem izdodas kompensēt auga dabisko fitohormonu iztrūkumu un novirzīt asimilātu plūsmu vēlamā virzienā.

Organisko vielu pārvietošanās mehānisms un citi ar to saistītie jautājumi prasa vēl tālākus pētījumus, kuros izmantojamas iezīmēto atomu un citas modernas metodes.

5. Elpošana

5.1. ELPOŠANAS BIOLOĢISKĀ NOZĪME

Elpošana ir reakciju kopums, kuru rezultātā notiek organisko vielu — elpošanas substrāta — pilnīga vai daļēja oksidācija ar gaisa O_2 . Ja elpošanas substrāts ir ogļhidrāti vai eļļas, tad pilnīgas oksidācijas rezultātā rodas CO_2 un H_2O . Nepilnīgas oksidācijas rezultātā šūnā var uzkrāties organiskās skābes un citi starpprodukti.

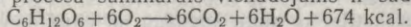
Organisko vielu ķīmiskajās saitēs akumulētā enerģija elpošanas procesā pakāpeniski tiek atbrīvota, un daļa no tās tiek izmantota universāla bioloģiskā «kurināmā» — ATP molekulu izveidošanai.

Organisko vielu noārdīšana jeb disimilācija, kura realizējas elpošanas procesā, ir cieši saistīta ar citiem fizioloģiskajiem procesiem: jonu uzņemšanu un transportu, augšanas un attīstības procesiem, augu kustībām, asimilātu transportu, sakņu spiedienu u. c. Vienlaikus ar elpošanas substrātu noārdīšanos turpat šūnās notiek arī citu organisko vielu sintēze, kurai tiek izmantoti noārdīšanā izveidojušies aktīvie starpprodukti. Reizē ar elpošanas substrāta oksidāciju notiek arī šī procesa starpproduktu reducēšana, kondensācija, polimerizācija un citas pārvērtības, kuru norisei savukārt tiek izmantota elpošanā atbrīvotā enerģija. Tādēļ elpošanas procesu var uzskatīt par vissvarīgāko dzīvības procesu, kurš nepārtraukti notiek ikvienā dzīvā šūnā.

Elpošana ir raksturīgs rādītājs, pēc kura var spriest par dzīvības procesu intensitāti organismā vai atsevišķā šūnā. Inhibējot elpošanu, tiek traucēti arī citi fizioloģiskie procesi — minerālvielu uzņemšana un to pārvietošanās pa dzīvajām šūnām, olbaltumvielu un pigmentu sintēze, organisko vielu transports, augšana u. c. Tas nozīmē, ka visos šajos procesos tiek izmantota vai nu tikai elpošanā atbrīvotā enerģija, vai arī elpošanas reakciju aktīvie starpprodukti.

Augos var sintezēties ļoti daudz visdažādāko, kvalitatīvi atšķirīgu organisko savienojumu. Elpošanas process var norisināties dažādi, līdz ar to arī aktīvie starpprodukti ir kvalitatīvi atšķirīgi un var tikt izmantoti ļoti dažādu savienojumu sintēzei.

Elpošanas procesa summārais vienādojums ir šāds:



Tas parāda tikai sākuma un gala produktus, tādus, kādi tie izveidojas arī degšanas gadījumā. Enerģijas daudzums, ko satur heksozes

molekula, tikai sadegot atbrīvojas pilnīgi viss un izdalās siltuma enerģijas veidā. Elpojot apmēram 45% no šīs enerģijas neatbrīvojas siltuma enerģijas veidā un neizdalās, bet gan tiek saistīti ATP molekulu makroergiskajās saitēs. Tieši šī makroergisko saišu enerģija ir tas enerģijas avots, ar kura palīdzību tiek segts enerģijas patēriņš auga dzīvības procesos.

Siltuma enerģijas veidā izdalās apmēram 55% no substrātā (heksozē — pēc summārā vienādojuma) esošās enerģijas. Šis izdalītā siltuma daudzums ir pietiekams, lai ar jutīgiem termometriem varētu konstatēt temperatūras paaugstināšanos, ja elpošanas intensitāte palielinās, piemēram, augu slimības gadījumos.

Elpošana no degšanas vēl atšķiras ar to, ka elpošanā darbojas daudz bioloģisko katalizatoru — fermentu un vairums elpošanas reakciju ir apgriezeniskas. Elpošanas bioloģiskā nozīme ir ļoti liela, jo

1) šajā procesā atbrīvojas enerģija, ko augs var izmantot pēc vajadzības;

2) tajā izveidojas ļoti dažādi starpprodukti ar augstu reakciju aktivitāti, kuriem svarīga nozīme sintēzes procesos, piemēram, pirovīnogskābe, oksāletīkskābe, α -ketoglutarīnskābe, kas spēj aminēties un veidot primārās aminoskābes. Izveidojas acetaldehīds un acetilkoferments A, kam ir liela nozīme lipīdu maiņā. Elpošanas procesā rodas arī pentozes, kas piedalās nukleīnskābju sintēzē un arī fotosintēzes procesā kā CO_2 akceptori. Izveidojas šikīmskābe, kas kļūst par pamatu ciklisko savienojumu sintēzei, utt.;

3) elpošanas procesā augs uzņem O_2 , kas tādējādi iesaistās vielmaiņas procesos. Izveidojas organiskās skābes un citi oksidēti savienojumi;

4) no elpošanas procesa īpatnībām un rakstura ir atkarīgas protoplazmas adsorbcijas spējas, bet tas savukārt nosaka fermentu darbības īpatnības. Ar elpošanu cieši saistīts oksidēšanās-reducēšanās potenciāls (Eh) un pH šūnās;

5) no elpošanas atkarīgas daudzas bioloģiski un saimnieciski svarīgas augu īpašības — uzkrāto organisko savienojumu raksturs (eļļas, kaučuks u. c.), veģetācijas perioda ilgums u. c.;

6) svarīga nozīme elpošanas procesam ir augu imunitātes veidošanā (augu izturībā pret slimībām un kaitēkļiem). Elpošanas procesā tiek iznīcināti arī toksīni, kas radušies augu šūnās parazītu darbības rezultātā.

Tātad elpošana nav process, kurā augs iegūst tikai enerģiju vien. Tam ir daudzpusīga nozīme auga dzīvē.

5.2. MĀCIBA PAR ELPOŠANU, VESTURISKĀ ATTĪSTĪBA

Gandrīz līdz 18. gs. otrajai pusei valdīja uzskats, ka augi atšķirībā no dzīvniekiem neelpo, jo nebija novērots, ka tie ieelpotu un izelpotu. Tika uzskatīts, ka augu augšanu un citus dzīvības procesus regulē kāda augstāka vara. Tikai atsevišķi zinātnieki iebilda, ka šāds uzskats ir nezinātnisks.

Pirmo reizi par augu elpošanu savos darbos rakstīja spāņu zinātnieks M. Servets 16. gs. Apmēram tajā laikā sāka noskaidrot, kā augos rodas un pārveidojas vielas, ko tie satur. Pētījumu rezultātā radās *flogistona teorija*, kura valdīja apmēram 200 gadus. Saskaņā ar šo teoriju degšanu un organismu elpošanu izskaidroja ar īpašas bezsvara un neredzamas vielas — *flogistona* klātbūtni. Kaut arī flogistona teorija savos pamatos bija nepareiza, tā sāka atbrīvot ķīmiju no alķīmijas, jo zinātnieki centās atklāt un izpētīt šo vielu.

18. gs. septiņdesmito gadu beigās franču ķīmiķis A. Lavuazjē, pamatojoties uz M. Lomonosova atklāto vielas nezūdamības likumu, izpētīja degšanas un elpošanas procesus, ar to galīgi apgāžot flogistona teoriju. A. Lavuazjē pierādīja, ka degšana ir ātri noritīga ķīmiska reakcija. Elpošanu viņš nosauca par *lēnu degšanu*.

Pirmais elpošanas procesu augiem novēroja zviedru ķīmiķis K. Šele, pārbaudot Dž. Priestlija mēģinājumus.

18. gs. beigās un 19. gs. daudzi zinātnieki domāja, ka naktī izdalās tā CO_2 , kas saistīta dienā, bet palikusi neizmantota fotosintēzē. Tāds uzskats bija arī vācu zinātniekam J. Libigam. Bet N. Sosīrs pierādīja, ka dīgstošas sēklas elpo, tāpat kā dzīvnieki saistot O_2 un izdalot CO_2 un H_2O . Viņš arī diezgan precīzi noteica elpošanas koeficientu $\text{CO}_2 : \text{O}_2$.

N. Sosīrs noskaidroja, ka eļļas sēklas saista vairāk O_2 nekā izdala CO_2 , tādēļ tām elpošanas koeficients ir mazāks par 1, kā arī to, ka dīgstošas sēklas zaudē daļu masas. Viņš pētīja arī dažādu augu daļu — lapu, sakņu, stumbru, ziedkopu, pumpuru elpošanas intensitāti. N. Sosīrs nāca pie slēdziena, ka dažādas augu daļas no savas masas zaudē tik, cik sver to izdalītais CO_2 daudzums. Viņš konstatēja, ka auga jaunās daļas elpo daudz intensīvāk nekā vecās, it sevišķi tādas, kas jau pārtraukušas augšanu. Ļoti intensīvi O_2 saista ziedkopas, to temperatūra vienmēr ir augstāka nekā citām auga daļām.

Kaut gan N. Sosīrs ieguva ļoti pārliecinošus faktus par augu elpošanu, tomēr vēl pat līdz 19. gs. vidum daudzi šo procesu neatzina.

Nozīmīgs darbs par augu elpošanu bija J. Borodina izstrādātā maģistra disertācija, kas tika izdota 1867. gadā. Sajā darbā «Fizioloģiskie pētījumi par lapotu dzinumu elpošanu» J. Borodins pierādīja sakarību starp elpošanas intensitāti tumsā un uzkrāto asimilātu daudzumu gaismā. Viņš pirmais izteica domu, ka elpošanas procesā var notikt arī olbaltumvielu noārdīšanās. To saturs audos atjaunojas, olbaltumvielām atkal sintezējoties no ogļhidrātiem. J. Borodins izstrādāja elpošanas procesa pētīšanas metodisko pusi.

Lielu vērību augu elpošanai un tās pētīšanas metodikai pievērsa K. Timirjzevs.

Franču mikrobiologs L. Pastērs norādīja, ka augstāko augu īslai-cīga anaerobā elpošana (substrāta nepilnīga oksidācija vidē bez gaisa O_2) ir līdzīga rauga sēņu izraisītajai spirta rūgšanai un citu mikroorganismu anaerobajai elpošanai. Kā pierādījumu tam Pastērs minēja anaerobās elpošanas laikā augu audos radušos spirtu. Pastēra

atklājums bija ne tikai sākums šī sarežģītā procesa dziļākai pētīšanai, bet arī jauna pieeja tā izskaidrošanai. Tomēr zināšanas par rūgšanu šajā laikā bija nepilnīgas.

Krievu zinātniece M. Manaseina (1871, 1872) pirmo reizi eksperimentāli pierādīja, ka rūgšanu izraisa kādas vielas, kas atrodamas rauga šūnās, un tā nav pašu rauga šūnu dzīvības procesu rezultāts. Viņa novēroja, ka rūgšanu var izraisīt arī nonāvētas rauga šūnas. Rauga šūnas viņa saberza ar kalnu kristāla šķembām, un šī saberztā masa izraisīja strauju rūgšanas procesu. Tomēr Manaseinas pētījumi palika neievēroti, un viņas atklājuma prioritāte tika pierakstīta vāciešiem brāļiem E. un H. Bihneriem, kuri gan pavisam citā nolūkā veica līdzīgus pētījumus un ieguva līdzīgus secinājumus ievērojami vēlāk — 1897. gadā. Fermentu, kas atrodams rauga šūnās un izraisa rūgšanu, viņi nosauca par *zimāzi*. Tagad zināms, ka tas nav viens ferments, bet vesels fermentu komplekss. Sis Bihneru atklājums deva stipru triecienu vitālistiem.

Kad bija atklāts ferments *zimāze*, kas izraisa spirta rūgšanu cukura šķīdumos, un *oksidāzes*, kuras obligātas augu sulu oksidācijai, daudzi zinātnieki izteica domu, ka augu aerobā elpošana ir tādu fermentu darbības rezultāts, kuri līdzīgi oksidāzēm.

Elpošanas un rūgšanas ķīmisma noskaidrošanā lieli nopelni ir krievu un padomju zinātniekiem A. Baham, V. Palladinam, S. Kostičevam, L. Ivanovam, A. Oparinam, D. Mihlinam u. c.

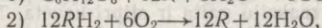
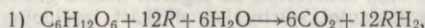
Domu par to, ka elpošana ir līdzīga lēnai degšanai, pirmais noraidīja A. Bahs, jo tad organismā būtu lieli enerģijas zudumi un ievērojami celtos temperatūra, bet tas nenotiek. Acimredzot organismā notiek pakāpeniska organisko vielu oksidācija. Daži no organismā esošiem savienojumiem ir autoksidabli un spēj oksidēties ar neaktīvo gaisa O_2 , t. i., var notikt to pašoksidācija. Radušies peroksīdi ir visai nestabili un pakļaujas tālākām pārvērtībām. A. Baha secinājumi par to, ka ir vairākas peroksīdu grupas, ka oksidācija ar peroksīdu izveidošanos ir raksturīga tikai tādām organiskajām vielām, kam ir divkārsas un trīskārsas saites, mūsu dienās ir pilnīgi apstiprinājušies. Autoksidablās vielas var darboties kā katalizatori, kā oksidācijas reakciju paātrinātāji. Organisma šūnās, šķeloties izveidotajiem peroksīdveida savienojumiem, rodas aktīvs skābeklis. Šī skābekļa pārnesejs uz savienojumiem, kas nevar paši oksidēties, ir peroksidāze. Bet organismā ir vielas, piemēram, cukuri, kas nevar oksidēties arī ar aktivētu skābekli. Pēc A. Baha domām, tad tiek izmantots ūdens. Oksidējot cukurus vai citas vielas, kas nav spējīgas pašas oksidēties, ūdens saskaldās H^+ un OH^- . Viela, kas nav autoksidabla, oksidējas ar hidroksilu, bet pārpalikušais H^+ pievienojas kādam akceptoram. A. Bahs savu darbu «Par peroksīdu lomu lēnās oksidācijas procesos» publicēja 1897. gadā un tajā izvirzīja autoksidācijas teoriju. Gandrīz vienlaikus (mēnesi vēlāk) līdzīgu teoriju izvirzīja arī vācietis A. Englers, tādēļ to sauc par *Baha—Englera autoksidācijas teoriju*.

Jautājumu par O_2 aktivāciju oksidācijas procesos pētīja arī O. Vārburgs. Jau 1926. gadā viņš ievēroja, ka liela nozīme oksidācijas

procesos ir dzelzij un to saturošajiem organiskajiem savienojumiem, kā arī pašas šūnas struktūrai, tādēļ veica pētījumus par šūnu organoīdu struktūru.

Tajā pašā laikā, kad Vārburgs uzskatīja par svarīgāko oksidācijas procesos O_2 aktivēšanu, vācu zinātnieks H. Vilands, pamatojoties uz savu eksperimentu datiem, apgalvoja, ka oksidācijas procesos svarīgāka ir ūdeņraža aktivācija un pārvešana no substrāta uz citu substrātu un beigās pat uz gaisa O_2 . Vēlāk tika nokaidrots, ka substrāta oksidācija var notikt dažādi, gan pievienojot O_2 , gan atņemot H_2 .

Elpošanas procesu iekšējo norišu mehānismu daudz pētījis un guvis svarīgus secinājumus krievu un vēlāk padomju fiziologs V. Palladins. Radoši attīstot tālāk Baha teoriju, Palladins uzsvēra polifenolu (cikliskās struktūras savienojumu) nozīmi elpošanā. Šos savienojumus viņš nosauca par *elpošanas pigmentiem*. Oksidētā stāvoklī tie ir krāsaini, bet reducējoties krāsu zaudē. Palladins izstrādāja 2 vienādojumus, kuri raksturo atsevišķas fāzes elpošanas procesā:



kur R — hromogēni, kas saista un pārnes H pie O_2 .

Atšķirībā no Vilanda Palladins uzskatīja, ka notiek arī O_2 aktivācija. No Palladina dotās shēmas izriet, ka elpošana ir salikts, nepārtraukts daudzpakāpju oksidēšanās-reducēšanās process, kam sākuma fāze ir anaeroba.

A. Oparina un citu zinātnieku darbi apstiprināja arī Palladina uzskatus par aktīvu savienojumu piedalīšanos elpošanas starpreakcijās.

Ļoti liela nozīme cukura sašķelšanas ķīmisma noskaidrošanā 1904. gadā bija L. Ivanova atklājumam, ka anaerobajai noārdīšanai tiek pakļauta nevis tīra cukura molekula, bet gan tās fosforskābes esteris. Viņš noskaidroja, ka pastāv sakarība starp fosforilētā un rūgšanā izmantotā cukura daudzumu. Vēlākos pētījumos izrādījās, ka fosfāti pat 20—30 reizes paātrina cukura izmantošanu rūgšanā.

S. Kostičevs, K. Neibergs, O. Meierhofs noskaidroja spirta rūgšanas galvenos etapus un konstatēja rūgšanas starpproduktus — glicerinaldehīdu, pirovinogskābi un acetaldehīdu. Parasti šie starpprodukti neuzkrājas, bet tūlīt tiek tālāk pārstrādāti. Tos var konstatēt ar īpašām pētniecības metodēm (ar inhibitoriem un izotopiem).

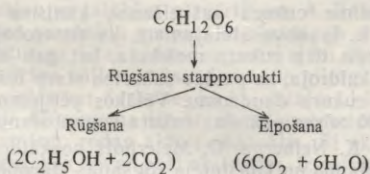
Pētot digstošo sēklu izdalīto siltumu, L. Doijers jau 1915. gadā atzīmēja, ka tikai daļa no tās enerģijas, ko satur elpošanas substrāts, izdalās siltuma veidā. Daļa tās, pie tam reizēm diezgan ievērojama daļa, tiek patērēta paša auga vajadzībām, kas saistītas ar augšanu un jaunveidošanās procesiem. Trīsdesmito gadu sākumā V. Engelhardts konstatēja, ka O_2 uzņemšana šūnās saistīta vienlaikus ar fosforilētu savienojumu izveidošanos. Ar to tika likti pamati oksidatīvās fosforilēšanās atklāšanai. Oksidatīvā fosforilēšanās pirmo reizi

tika pierādīta V. Belicera un T. Cibakovas darbā 1939. gadā, bet apstiprinājumu guva S. Očoa darbā 1943. gadā. Pirmie priekšstati par fosfora savienojumu makroergiskajām saitēm atrodami H. Kalkara un F. Lipmana darbos (1941).

5.3. SAKARS STARP ELPOŠANAS ANAEROBO UN AEROBO FĀZI. RŪGŠANAS VEIDI

Ievērojamu ieguldījumu pētījumos par elpošanas ķīmismu deva S. Kostičeva pētījumi par elpošanas anaerobo fāzi (1907) un aerobo fāzi (1911). Viņš uzskatīja, ka anaerobā fāze ir aerobās elpošanas būtiska sastāvdaļa. Pētot etilspirta nozīmi augu elpošanā, Kostičevs secināja, ka spirta rūgšana ir elpošanas pirmā fāze normālajā augu elpošanas procesā. Tomēr atšķirībā no citiem tā laika autoriem (V. Pfefera, J. Vortmana u. c.) Kostičevs uzskatīja, ka pirmajā elpošanas fāzē neizveidojas spirts, kas tiktu pakļauts aerobajai oksidācijai, bet gan nepastāvīgi, labili spirta rūgšanas starpprodukti. Viņš konstatēja, ka digstoši kviešu graudi nav spējīgi pārstrādāt un izmantot spirtu, kas dažkārt izveidojas arī aerobās elpošanas gadījumā, ja reakciju gaita ir stipri kavēta. Tālākām pārvērtībām tiek pakļauti tieši aktīvie starpprodukti.

S. Kostičevs izstrādāja teoriju par ģenētisko sakaru starp elpošanas un rūgšanas procesiem. Pētot elpošanas un rūgšanas ķīmismu, viņš konstatēja vienādas substrāta pārvērtības šo procesu sākumā. Ar inhibitoriem viņš pārtrauca reakciju gaitu dažādos etapos un panāca starpproduktu uzkrāšanos. Tādējādi viņš, piemēram, konstatēja acetaldehīdu kā priekšpēdējo starpproduktu spirta rūgšanā. S. Kostičeva uzskatus par ģenētisko sakaru starp rūgšanu un elpošanu attēlo viņa paša dotā shēma:



O. Meijerhofs norādīja, ka var būt arī vēl trešais — resintēzes ceļš rūgšanas starpproduktu pārvērtībām, t. i., ja reakcijas pagriežas pretējā virzienā un atkal tiek sintezēta heksoze.

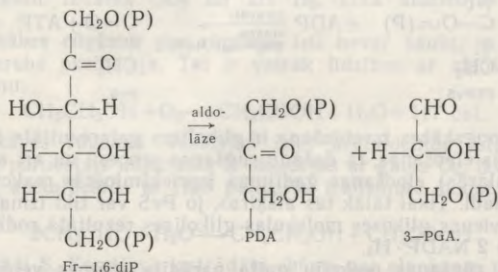
Pamatojoties uz V. Palladina, S. Kostičeva un citu autoru darbos iegūtajiem datiem, elpošanas procesā izšķiramas šādas reakcijas fāzes:

1) substrāta aktivācija ar fosfora palīdzību — no neaktīvas heksozes izveidojas fruktozo-furanozo-1,6-difosfāts;

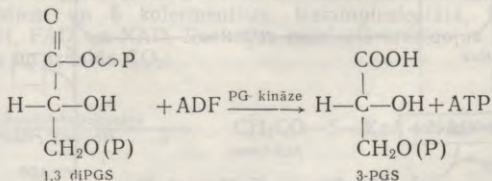
2) glikolīze jeb aktivētās heksozes sadalīšanās divās fosfotriozēs, kas ir aktīvi reakciju starpprodukti. Ar attiecīgo fermentu palīdzību no tiem izveidojas pirovīnogskābe;

3) pirovīnogskābes oksidēšana ar gaisa O_2 , kurā piedalās oksidāzes.

Heksozes aktivācijā tās molekulai pievienojas fosforskābes atlikums no ATP. Reakcijas norisei vajadzīgs Mg^{2+} , un to veic ferments heksokināze. Pēc tam, pateicoties fermenta fosglikoizomerāzes darbībai, notiek izomerizācijas reakcija un no glikozo-6-fosfāta izveidojas fruktozo-6-fosfāts. Pēc tam, izmantojot ATP, notiek vēl viena fosforilācija un, piedaloties fermentam fosfofruktokināzei, izveidojas fruktozo-1,6-difosfāts. Šis savienojums kļūst par substrātu fermentam aldolāzei ar brīvām SH— grupām, un reakcijas rezultātā izveidojas divas triozes: fosfodioksiacetons (PDA) un 3-fosfoglicerīnaldehīds (PGA):

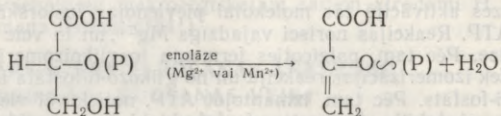


PDA fermenta triozofosfātizomerāzes ietekmē pārvēršas par 3-PGA, no kura fermenta glicerāldehīd-3-fosfātdehidrogenāzes ietekmē izveidojas 1,3-difosfoglicerīnskābe (PGS). Šī reakcija ir sarežģīta, jo vienlaicīgi ar oksidāciju, kur aldehīdgrupas vietā izveidojas karboksilgrupa, notiek arī fosforilācija ar neorganiskā fosfora izmantošanu. Tā kā šī reakcija ir eksergoniska, tad izdalītā enerģija tiek izmantota makroerģiskās saites veidošanai. Arī minētais ferments, kas katalizē šo reakciju, ir salikts un sastāv no 4 subvienībām. Katra no tām satur apmēram 220 aminoskābju atlikumus. Arī šis ferments satur SH— grupas, kā arī kofermentu NAD. Turpmākajā reakciju etapā no 1,3 di-PGS fermenta fosfoglicerātkināzes ietekmē, piedaloties ADP molekulai, izveidojas 3 PGS un ATP:

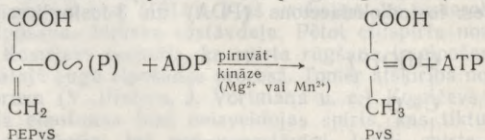


Tālāk no 3 PGS izveidojas 2 PGS. Šo reakciju katalizē ferments fosfogliceromutāze Mg^{2+} klātbūtnē. Pēc tam notiek PGS dehidratācija. To katalizē ferments enolāze Mg^{2+} vai Mn^{2+} klātbūtnē.

Izveidojas fosfoenolpirovīnogskābe ar makroergisko saiti, jo notiek enerģijas pārdalīšanās molekulā:



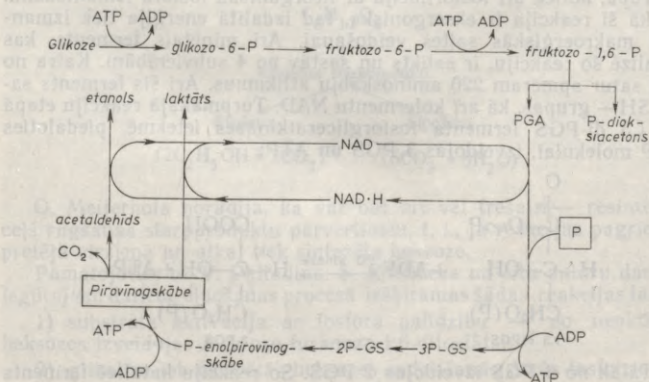
Pēc tam piruvātkināze Mg^{2+} vai Mn^{2+} klātbūtnē pārnēs fosfāta grupu uz ADP. Izveidojas ATP un pirovīnogskābe (PvS):



Pirovīnogskābes izveidošana ir glikolīzes galarezultāts (49. att.). Kā aerobās elpošanas, tā dažādu rūgšanas procesu un arī anaerobās (intracelulārās) elpošanas gadījumā iepriekšminētās reakcijas norisinās vienādi. Tikai tālāk tās atšķiras, jo PvS var tikt izmantota dažādi. No vienas glikozes molekulas glikolīzes rezultātā rodas 2 PvS, 4 ATP un 2 $\text{NADP} \cdot \text{H}_2$.

Spirta rūgšanas reakciju gaita parādīta shēmas veidā 49. attēlā.

Atkarībā no tā, kas notiek ar pirovīnogskābi un 1,3-difosfoglicerīnskābei atņemto H_2 , izšķir vēl citus rūgšanas veidus ar attiecīgiem galaproduktiem.



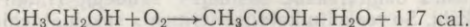
49. att. Glikolīzes cikla reakciju shēma.

Tipiskajā pienskābes rūgšanā pirovīnogskābe netiek dekarboksilēta, tai pievienojas $\text{NAD} \cdot \text{H}_2$ pārnestsais H_2 un rodas pienskābes molekula, bet NAD atbrīvojas. Reakciju katalizē ferments laktātdihidrogenāze.

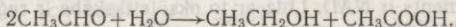
Netipiskajā pienskābes rūgšanā daļa pirovīnogskābes dekarboksilējas un izveidojas CO_2 un acetaldehīds, no kura savukārt daļēji izveidojas spirts, daļēji etiķskābe, bet lielākā daļa pirovīnogskābes, uzņemot $\text{NAD} \cdot \text{H}_2$ pārnesto ūdeņradi, izveido pienskābes molekulu. Tādēļ šajā rūgšanas veidā ir vislielākais galaproduktu skaits.

Sviestskābes rūgšanā pirovīnogskābe dekarboksilējas, izveidojas acetaldehīds, kurš tomēr neuzņem $\text{NAD} \cdot \text{H}_2$ pārnesto ūdeņradi, bet aldolās kondensācijas ceļā 2 acetaldehīda molekulas rada sviestskābes molekulu. Izdalās CO_2 un arī H_2 , kurš atbrīvojas tieši no $\text{NAD} \cdot \text{H}_2$.

Etiķskābes rūgšanu par rūgšanu īsti nevar saukt, jo te notiek spirta aerobā oksidācija. Tai ir vairāk līdzības ar elpošanu nekā ar rūgšanu:



Etiķskābes rūgšanā reakcijas iziet acetaldehīda stadiju, bet $\text{NAD} \cdot \text{H}_2$ pārnestsais ūdeņradis te oksidējas ar gaisa O_2 , izveidojoties H_2O , bet acetaldehīds ar H_2O palīdzību transmutē, dodot spirtu un etiķskābi:

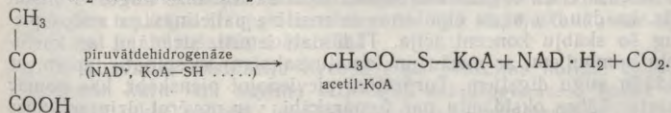


Tādējādi S. Kostičeva izstrādātā shēma par elpošanas un dažādu rūgšanas veidu ģenētisko sakaru pilnībā ir pierādīta.

5.4. PIROVINOĢSKĀBES AEROBĀ OKSIDĀCIJA. ELPOŠANAS FERMENTI

Arī pirovīnogskābes aerobajā oksidācijā var izšķirt vairākus reakciju etapus: 1) oksidatīvā dekarboksilācija, 3) Krebsa cikla reakcijas, 3) no substrāta atņemtā un pārnestā ūdeņraža oksidācija ar gaisa O_2 un ūdens sintēze.

1. Pirovīnogskābes oksidatīvo dekarboksilāciju katalizē ferments piruvātdihidrogenāze. Tā ir vesela fermentu sistēma, kas sastāv no 3 fermentiem un 5 kofermentiem: tiamīnpirofosfāta, lipolskābes, KoA-SH , FAD un NAD . Reakcijas rezultātā izveidojas acetil-KoA, $\text{NAD} \cdot \text{H}_2$ un izdalās CO_2 :



2. Acetil-KoA kondensējas ar oksaetiķskābi, un veidojas citronskābe, bet KoA-SH atbrīvojas. Šo reakciju katalizē ferments citrātsintetāze.

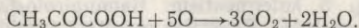
Citronskābei tiek atņemts ūdens, un tā pārveidojas par cisakonišķābi, pēc tam tā, saņemot ūdeni, pārveidojas par izocitronskābi un kļūst par substrātu izocitrātdehidrogenāzei, kuras koferments ir NAD^+ . Šīs reakcijas norisei vajag Mg^{2+} vai Mn^{2+} . Izveidojas oksāldzintarskābe, ar kuru notiek dekarboksilācijas reakcija, kuras rezultātā izdalās CO_2 un izveidojas α -ketoglutārskābe, kurai ir vairs tikai 5 C atomi un 2 karboksilgrupas. Tad arī α -ketoglutārskābe dekarboksilācijas reakcijā zaudē CO_2 , tādējādi zaudējot pēdējo C, kas bija saņemts no glikolīzes cikla. Arī šī dekarboksilācija ir oksidatīva, un to katalizē multiferments ketoglutaratdehidrogenāze, kuras sastāvā ir 5 kofermenti: tiamīnpirofosfāts, lipolskābe, KoA, FAD un NAD. Šajā reakcijā rodas ne tikai CO_2 , bet arī sukcinil-KoA, kurš reakcijas turpinājumā sašķeļas par dzintarskābi un KoA-SH. Šajā reakcijā izdalās enerģija, kura tiek akumulēta ATP makroergiskajā saitē. Te notiek tā saucamā substrātfosforilācija atšķirībā no kofermentu fosforilācijas, kas notiek daudz biežāk.

Izveidojusies dzintarskābe oksidējas, zaudējot H, un pārvēršas par fumārskābi. Šo reakciju katalizē ferments sukcinātdehidrogenāze, kuras koferments ir FAD. Ar fumarāzes palīdzību pievienojot ūdens molekulu dubultsaites vietā, fumārskābe pārvēršas par ābolskābi jeb malātu. Zaudējot 2 H oksidācijas reakcijā, ābolskābe pārvēršas par oksāletiķskābi. Šo reakciju katalizē ferments malātdehidrogenāze, kuras koferments ir NAD. Līdz ar to oksāletiķskābe ir reģenerējusies un cikls var sākties no jauna.

Tātad, norisinoties pilnam Krebsa ciklam, reakcijās izdalās 2CO_2 , izveidojas 3NADH_2 un IFADH_2 un substrātfosforilācijas rezultātā — 1 ATP.

Krebsa cikla reakciju shēma tika izstrādāta 1953. gadā. Šī cikla reakcijas raksturīgas ar to, ka tajās rodas rinda aktīvu starpproduktu — organiskās skābes, kuras savukārt var būt par izejmateriālu dažādām sintēzes reakcijām. Dažas no šīm skābēm spēj piesaistīt aminogrupu un veidot primārās aminoskābes, piemēram, no pirovīnogskābes var veidoties serīns, no pirovīnogskābes enolformas — alanīns, no α -ketoglutārskābes — glutamīnskābe, no fumārskābes un oksāletiķskābes — asparagīnskābe (50. att.).

Pirovīnogskābes aerobās oksidācijas summārais vienādojums parāda, ka tajā nepieciešami 5O atomi:



Krebsa cikla organiskās skābes bieži sastopamas augos. Konstatēts, ka daudzu augu elpošanas intensitāte palielinās, ja audos pieaug šo skābju koncentrācija. Tādi dati iegūti, strādājot ar kartupeļu bumbuļiem, ar miežu un tomātu saknēm, ar spinātu lapām, ar dažādu augu dīgstiem. Turpretim, pievienojot pienskābi, kas nomāc dzintarskābes oksidāciju par fumārskābi, var novērot dzintarskābes koncentrācijas palielināšanos šūnās. Dzintarskābes saturs šūnās palielinās arī tad, ja substrātam pievieno citronskābi vai α -ketoglutārskābi.

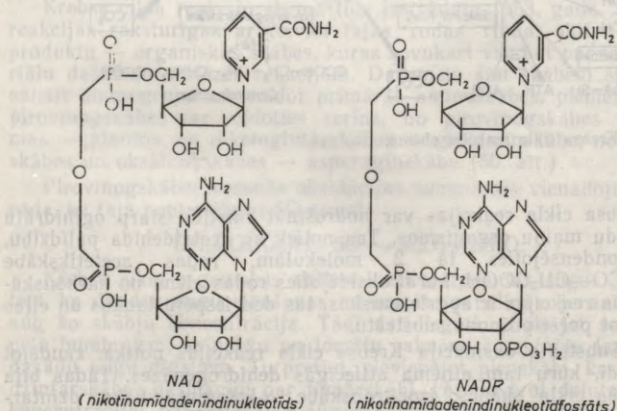
dēšanās potenciāli. Pārnesēju ķēdi sastāda fermenti, ko sauc par oksidoreduktāzēm.

Pirovīnogskābes aerobās oksidācijas ciklā piedalās daudzi fermenti — gan *dehidrogenāzes*, gan *oksidāzes*. Pēc iedarbības rakstura dehidrogenāzes iedalās aerobajās un anaerobajās. *Aerobās dehidrogenāzes* H_2 var pārnest uz gaisa O_2 , bet *anaerobās dehidrogenāzes* to nodod kādam akceptoram, kas var būt kāda cita dehidrogenāze vai arī kāds savienojums, kas ir H_2 pārnesējs. Visas dehidrogenāzes ir divkomponentu fermenti — proteīdi. To specifiskumu nosaka olbaltumvielas jeb nesēja daba, un to kofermenti var būt NAD, NADP vai flavīna savienojums (51., 52. att.). Dehidrogenāzes, kas satur NAD vai NADP, pieder pie anaerobajām dehidrogenāzēm, un tās nevar pārnest H_2 tieši uz gaisa O_2 . To var izdarīt aerobās dehidrogenāzes, kurām aktīvā grupa ir flavīnsavienojums. Flavoproteīdu aktīvo grupu veido riboflavīns.

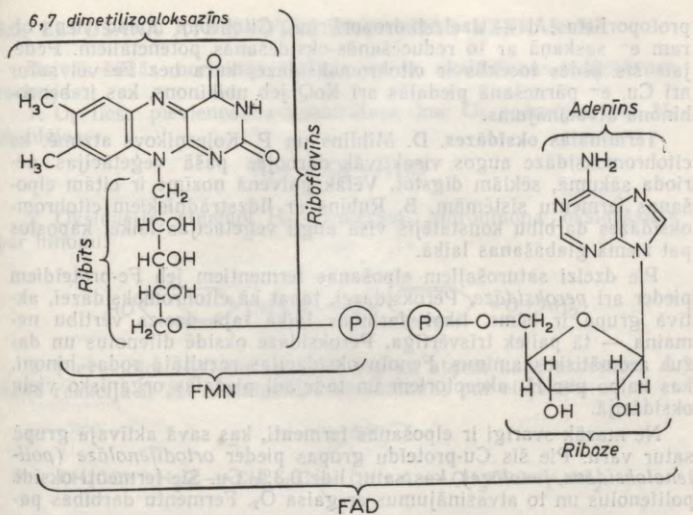
NAD un NADP kofermenti ar savu apofermentu saistīti ar SH—grupām un metālu joniem. Atkarībā no olbaltumvielas nesēja pašlaik izšķir ap 150 dažādas anaerobās dehidrogenāzes.

Arī flavīna savienojumus saturošo dehidrogenāžu ir daudz, arī to specifiskumu nosaka olbaltumviela — nesējs. Šo fermentu kofermenti ir vai nu flavīnadenīdinukleotīds (FAD), vai flavīnmononukleotīds (FMN), kas ir B_2 vitamīna — riboflavīna atvasinājumi (52. att.).

Udeņraža pārnesēju ķēdē svarīga loma ir arī citohromiem, kurus 1933. gadā atklāja D. Keilins.



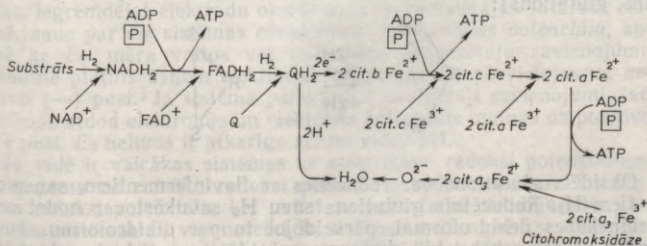
51. att. Anaerobo dehidrogenāžu kofermenti.



52. att. Flavīnmononukleotīds (FMN) un flavīnadenīdinukleotīds (FAD).

Saskaņā ar saviem reducēšanās-oksidēšanās potenciāliem citohromi ūdeņraža pārnēsēju ķēdē ieņem vietu aiz FAD dehidrogenāzēm (53. att.).

Citohromu prostētisko grupu veido Fe—porfirīni, kuri pie olbaltumvielas nesēja saistīti ar cisteīna S atoma palīdzību. Ir pazīstami ap 20 citohromi, kurus iedala 4 klasēs — a, b, c, d — atkarībā no tā, kurš no Fe—porfirīnu atvasinājumiem veido prostētisko grupu. Tā, piemēram, citohromiem a tas ir dzelzsformilporfirīns, b — dzelzs-



53. att. Ūdeņraža un elektronu pārnešana ar citohromu sistēmas palīdzību.

protoporfirīns, d — dzelzshidroporfirīns. Citohromi nodod viens otram e^- saskaņā ar to reducēšanās-oksidēšanās potenciāliem. Pēdējais šīs ķēdes loceklis ir citohromoksidāze, kura bez Fe vēl satur arī Cu. e^- pārvešanā piedalās arī KoQ jeb ubihinons, kas ir benzo-hinona atvasinājums.

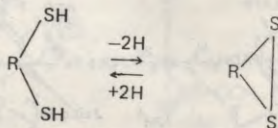
Terminālās oksidāzes. D. Mihlins un P. Koļesņikovs atzīmē, ka citohromoksidāze augos visaktīvāk darbojas pašā veģetācijas perioda sākumā, sēklām digstot. Vēlāk galvenā nozīme ir citām elpošanas fermentu sistēmām. B. Rubins ar līdzstrādniekiem citohromoksidāzes darbību konstatējis visā augu veģetācijas laikā, kāpostos pat ziemā glabāšanas laikā.

Pie dzelzi saturošajiem elpošanas fermentiem jeb Fe-proteīdiem pieder arī *peroksidāze*. Peroksidāzei, tāpat kā citohromoksidāzei, aktīvā grupa ir hēms, tikai darbības laikā tajā dzelzs vērtību nemaina — tā paliek trīsvērtīga. Peroksidāze oksidē difenolus un dažus aromātiskos amīnus. Fenolu oksidācijas rezultātā rodas hinoni, kas kalpo par H_2 akceptoriem un tādējādi piedalās organisko vielu oksidācijā.

Ne mazāk svarīgi ir elpošanas fermenti, kas savā aktīvajā grupā satur varu. Pie šīs Cu-proteīdu grupas pieder *ortodifenolāze* (*polifenoloksidāze*, *fenolāze*), kas satur līdz 0,3% Cu. Šie fermenti oksidē polifenolus un to atvasinājumus ar gaisa O_2 . Fermentu darbības pamatā ir Cu vērtības maiņa ($Cu^{2+} + e^- \rightleftharpoons Cu^+$). Fermentu aktivitāte ir

proporcionāla vara saturam. Polifenolu sistēmai augu elpošanā ir liela nozīme. Pieaugušos augos apmēram puse no O_2 , ko augš uzņem, iet caur šo sistēmu.

Pie varu saturošajām oksidāzēm, kas plaši sastopamas zaļajos augos, pieder arī *askorbātoksidāze* (*askorbinoksidāze*). Ar šī fermenta palīdzību askorbīnskābe oksidējas ar gaisa O_2 . Tas var notikt arī netieši, piedaloties hinoniem vai citiem oksidētiem savienojumiem. Elektronu pārvešana šajā sistēmā notiek ar tādu savienojumu palīdzību, kuru sastāvā ir $-S-S-$ vai $-SH$ grupas (cistīns, cisteīns, glutatīns):

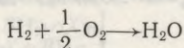


Oksidēts glutatīns var reducēties ar flavīnfermentiem, saņemot no tiem H_2 . Reducētais glutatīns savu H_2 savukārt var nodot askorbīnskābes dehidroformai, pārveidojot to par dihidroformu. Turpretim askorbīnskābes dihidroformas oksidācija notiek ar askorbāt-oksīdāzes palīdzību. Askorbīnskābi var oksidēt arī citohromoksidāze un polifenoloksidāze.

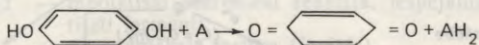
5.5. ELPOŠANĀ ATBRĪVOTĀS ENERĢIJAS UZKRĀŠANA

Dzīvās šūnās norisinās dažāda veida oksidēšanas-reducēšanas reakcijas.

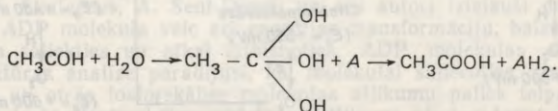
1. O_2 tieša pievienošana substrātam, kur O_2 reducējas, bet H_2 oksidējas:



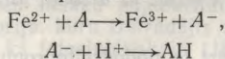
2. Oksidācija, atņemot H_2 , piemēram, hidrohinona oksidēšanās par hinonu:



3. Pievienojot H_2O un zaudējot H_2 , ko atņem kāds akceptors A. Šāda reakcija ir arī acetaldehīda oksidēšanās par etiķskābi:



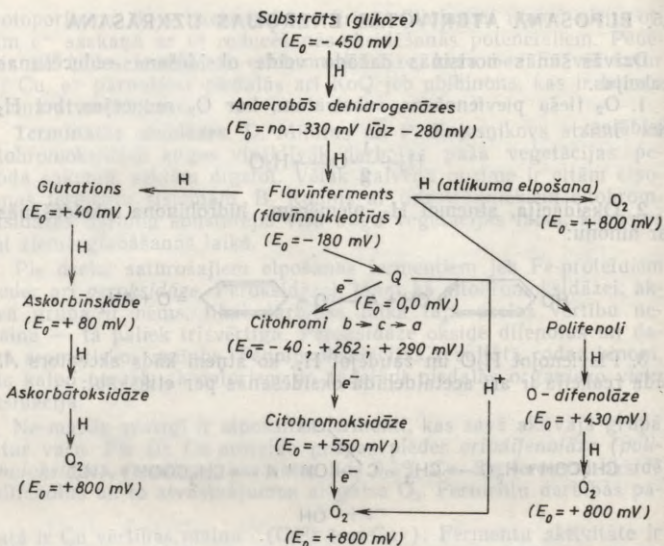
4. No oksidējamā elementa var tikt atņemts elektrons, līdz ar to palielinās elementa vērtība, piemēram:



Šāda tipa reakcijas bioloģiskos objektos ir plaši izplatītas.

Jo augstāka vielas redukcijas pakāpe, jo lielāka ir tās tieksme atdot elektronus (oksidēties). Izmērot elektronu «spiedienu», var noteikt to tieksmi oksidēties. Par «spiediena» rādītāju pieņemts attiecīgajā sistēmā iegremdētā platīna elektroda potenciāls. Potenciālu, kas rodas, iegremdējot elektrodu oksidētājus un reducētājus saturošā sistēmā, sauc par šīs sistēmas *oksidēšanās-reducēšanās potenciālu*, apzīmē ar E_0 , mēra voltos vai milivoltos. Reducētāju savienojumu klātbūtnē platīns uzņem elektronus un potenciāls pārvietojas uz negatīvo (—) pusi. Ja sistēmā pārsvarā ir oksidētāji savienojumi, tad elektrods atdod elektronus un elektroda potenciāls mainās uz pozitīvo (+) pusi. E_0 lielums ir atkarīgs arī no vides pH.

Ja vidē ir vairākas sistēmas ar atšķirīgiem redoksi potenciāliem, tad sistēma ar zemāko redoksi potenciālu reducē sistēmu ar augstāku redoksi potenciālu, bet pati tajā pašā laikā oksidējas. Pēc attiecīgās sistēmas E_0 var noteikt šo sistēmu secību redoksi reakcijās. Anaerobām dehidrogenāzēm ir viszemākais redoksi potenciāls, tādēļ tās ir pirmie ūdeņraža akceptori elpošanas procesā. Uzņemto ūdeņradi anaerobās dehidrogenāzes var nodot flavīnfermentam, kam ir



54. att. Ūdeņraža pārnesšana elpošanā pa dažādām pārnēsēju sistēmām.

augstāks E_0 . Tas savukārt to nodod citohromu sistēmai, kam ir vēl augstāks E_0 , vai arī kādai citai no iepriekš minētajām elpošanas fermentu sistēmām, kuru komponentiem arī ir pakāpeniski pieaugoši E_0 . Tātad dažādu elpošanas fermentatīvo sistēmu komponentu stingro un nemainīgo kārtību nosaka to redoksi potenciāls.

Kā jau minēts, ūdeņraža un elektronu pārnesšana var notikt arī ar citu pārnēsēju sistēmu palīdzību, tādā gadījumā nevis citohromoksidāze, bet citas terminālās oksidāzes veic H_2O sintēzi.

Dažādu pārnēsēju reducēšanās-oksidēšanās potenciāliem ir liela nozīme oksidatīvās fosforilācijas reakcijās — ATP izveidošanā un elpošanā atbrīvotās enerģijas iesaistišanā ATP makroergiskajās saitēs (54. att.).

Ūdeņraža un skābekļa potenciālu starpība ir 1230 mV, tādēļ, tiem savstarpēji reaģējot, uzreiz atbrīvojas daudz enerģijas (sprāgstošā gāze). Lai atbrīvotos tāds daudzums enerģijas, kāds vajadzīgs 1 makroergiskās saites veidošanai ATP molekulā, kuras lielums pēc jaunākiem datiem ir 6800—6900 cal, reaģējošo redoksi sistēmu potenciāliem jāatšķiras par 260 mV. Tādēļ, pārnēsot elektronu pāri no ūdeņraža uz skābekli, teorētiski varētu izveidoties 5 makroergiskās saites, t. i., varētu izveidoties 5 ATP molekulas. Praktiski tomēr iz-

nākums nav tik liels, jo acīmredzot reaģējošo sistēmu redoksi potenciālu starpība ir lielāka.

ATP veidošanās notiek pakāpeniski. Tajā piedalās elektronu pārnēsēji un hipotētiski starpnieki, kuru daba vēl nav noskaidrota. Balstoties uz F. Lipmana, E. Sleitera, A. Lenindžera un citu autoru pētījumiem, ATP veidošanās pakāpeniskās reakcijas var attēlot šādi:

- 1) $AH_2 + B + X \rightleftharpoons A + BH_2 \sim X$;
- 2) $BH_2 \sim X + Y \rightleftharpoons X \sim Y + BH_2$;
- 3) $X \sim Y + P \rightleftharpoons Y \sim P + X$;
- 4) $Y \sim P + ADP \rightleftharpoons Y + ADP \cdot P (ATP)$,

kur A un B — e^- pārnēsēji;

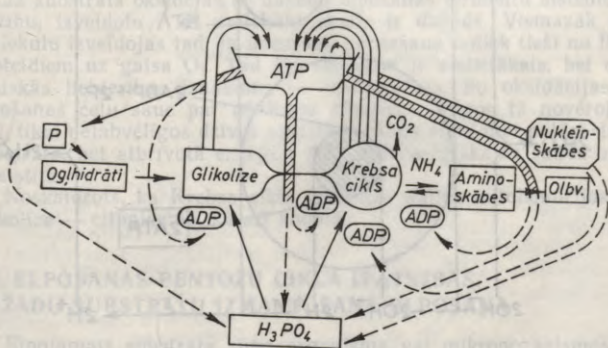
X un Y — hipotētiski starpnieki reakcijā, iespējams — fosforilēti fermenti;

P — neorganiskais fosfors (fosfāts).

Ja ūdeņraža un elektronu pārnēsēja ir citohromu sistēma, tad 3 vietās ir iespējama ATP izveidošanās. Tas redzams shēmā (53. att.).

V. Skulačevs, A. Sent-Djerdi un citi autori izteikuši domu, ka pati ADP molekula veic arī enerģijas transformāciju, balstoties uz spēju saliekties un atkal iztaisnoties. ADP molekulas elektronu struktūras analīze parādījusi, ka, molekulai saliecoties, starp adenīnu un otrās fosforskābes molekulas atlikumu paliek telpa, atbilstoša trešās fosforskābes molekulas atlikuma pievienošanai. Izveidojas ATP un vēl viena makroergiskā saite. Šādu saliektu ATP molekulu var salīdzināt ar uzvilktu atsperi.

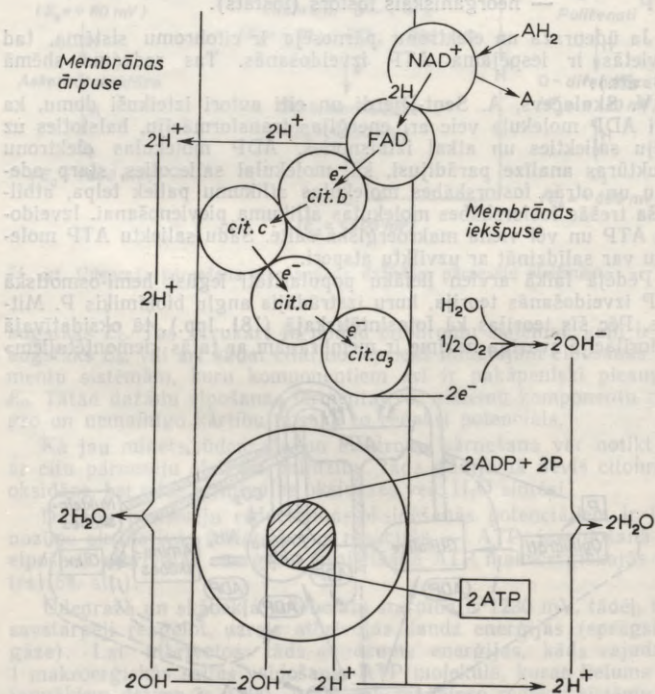
Pēdējā laikā arvien lielāku popularitāti iegūst hemi-osmotiskā ATP izveidošanās teorija, kuru izstrādājis angļu biokīmiķis P. Mitčels. Pēc šīs teorijas kā fotosintētiskajā (181. lpp.), tā oksidatīvajā fosforilācijā svarīga nozīme ir membrānām ar tajās «iemontētajiem»



55. att. ATP veidošanās un izmantošanas shēma.

H^+ un e^- pārnēsējiem, NAD un FAD dehidrogenāzes no attiecīgā substrāta atņem H . Tas tiek pārnests līdz pat citohromiem. Citohromi pārnēs tikai e^- . H^+ tiek iznests no mitohondrija ārpusē, kur pieaug H^+ koncentrācija un rodas pH gradients. Membrāna kļūst polarizēta, jo membrānas ārpusē pieaug H^+ koncentrācija, bet iekšpusē OH^- . Šīs membrānas potenciāls kļūst par enerģijas avotu ATP sintēzei, ko katalizē membrānā lokalizētā ATP-āze. Šajā reakcijā rodas arī ūdens. Ja tas no reakcijas sfēras tiek aizvadīts, tad ATP sintēze var notikt ar lielu ātrumu. Tā kā pastāv pH gradients abās membrānas pusēs, tad OH^- nokļūst arī ārpusē, bet H^+ iekšpusē membrānai. Tas veicina H_2O molekulu sintēzi un aizvadišanu no reakciju sfēras (56. att.).

Cik lielā mērā substrāta oksidācija saistīta ar fosforilāciju, norāda fosforilācijas koeficients P/O, kur P ir saistīta neorganiskā



56. att. ATP veidošanās shēma saskaņā ar P. Mitčela hemiosmotisko teoriju.

fosfora daudzums, bet O — elpošanā uzņemtā skābekļa daudzums. Viena elektrona (e^-) pāra pārvešana uz O saistīta ar 3 fosforilācijas reakcijām ($ADP + P_n \rightarrow ATP$) (55. att.), tātad te $P/O=3$. Bet var būt gadījumi, ka, substrātam oksidējoties, fosforilācija nenotiek (sautsums, slimības u. c.), tad $P/O=0$. Ja H^+ un e^- pārvešana nenotiek ar citohromu, bet gan citu pārnēsēju sistēmu palīdzību, tad arī P/O būs <3 .

Ja reizē ar substrāta oksidāciju nenotiek fosforilācija, tad enerģija netiek saistīta makroergiskos savienojumos un visbiežāk izdalās siltuma veidā, bet tā var tikt arī izmantota, piemēram, jonu transportam.

Pilnīgi oksidējoties 1 molekulai glikozes, var izveidoties līdz 38 ATP molekulas, tad enerģiskās lietderības jeb produktivitātes rādītājs ir 45%, bet 55% no visas elpošanas substrāta akumulētās ķīmisko saišu enerģijas tiek zaudēts siltuma enerģijas veidā. Dažādos glikozes oksidācijas etapos veidojas dažāds ATP molekulu skaits.

Glikozes oksidācijas etapi	ATP (molekulu skaits)
Glikozes aktivācija	-2
Elpošanas anaerobā fāze	+8
Enolāzes stadija	+2
Pirovīnogskābe-citronskābe	+6
Izocitronskābe-oksāldzintarskābe	+6
α -ketoglutarātskābe-dzintarskābe	+8
Dzintarskābe-fumārskābe	+4
Ābolskābe-oksāletilēnskābe	+6
Kopā	+38

Ja substrāts oksidējas ar dažādu elpošanas fermentu sistēmu palīdzību, izveidoto ATP molekulu skaits ir dažāds. Vismazāk ATP molekulu izveidojas tad, ja ūdeņraža pārvešana notiek tieši no flavoproteīdiem uz gaisa O_2 . Tad šis «lēciens» ir vislielākais, bet enerģētiskās lietderības iznākums — vismazākais. Šo oksidācijas jeb elpošanas ceļu sauc par *atlikuma elpošanu*. Augos tā novērojama reti, tikai nelabvēlīgos dzīves apstākļos. Augs elpošanai patērē daudz substrāta, bet atbrīvotā enerģija ATP makroergiskajās saitēs netiek iesaistīta.

Noskaidrots, ka Krebsa cikla reakcijas notiek mitohondrijos, bet glikolīze — citoplazmā, kā arī kodolā.

5.6. ELPOŠANAS PENTOŽU CIKLA IPATNĪBAS. DAŽĀDU SUBSTRĀTU IZMANTOŠANA ELPOŠANĀ

Elpojamaais substrāts auga organismā vai mikroorganismos var oksidēties arī ar citu fermentu sistēmu palīdzību. Augos no tiem sastopams viens oksidācijas ceļš, kuram ir dažādi nosaukumi —

tiešā jeb apotomā heksozes noārdīšanās, heksozomonofosfātu šunts, pentozomonofosfātu ceļš vai elpošanas pentožu cikls.

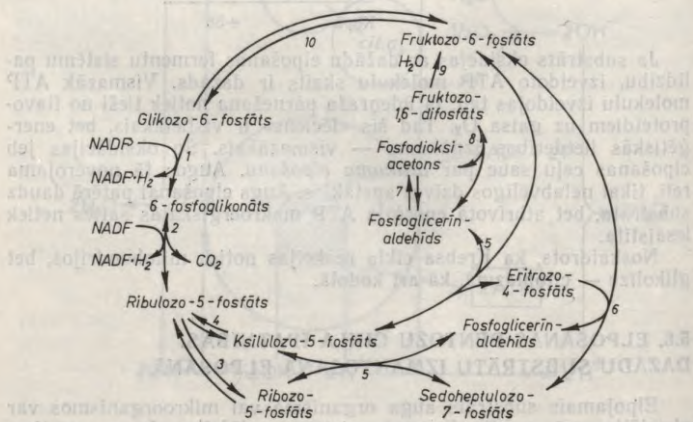
O. Vārburgs jau 1936. gadā novēroja, ka glikozo-6-fosfāts var oksidēties par 6-fosfoglikonskābi, ja šajā reakcijā piedalās ferments ar NADP aktīvajā grupā. F. Dikenss 1938. gadā novēroja, ka no 6-fosfoglikonskābes dekarboksilizācijā veidojas pentozes fosforesteris. V. Engelhards šo oksidācijas ceļu nosauca par apotomo heksozes noārdīšanos (heksozes oglekļu ķēdei tiek atdalīts galējais loceklis) atšķirībā no dihotomās heksozes noārdīšanās (heksozes oglekļu ķēde tiek pārdalīta tieši uz pusēm).

Glikozes noārdīšanās pentožu ciklā arī notiek daudzas reakcijas, kurās piedalās īpaši fermenti un izveidojas specifiski starpprodukti (57. att.).

Pentožu ciklā pārvērtībām tiek pakļauts vairums substrāta — no katrām 6 glikozes molekulām tikai 1 oksidējas līdz galam, bet 5 tiek sintezētas no jauna. Tātad vienlaikus ar noārdīšanos ļoti intensīvi notiek arī sintēzes reakcijas. Pēc A. Stola datiem, to var attēlot ar šādām reakcijām:

- 1) $6C_6H_{12}O_6 + 6H_2O + 6NADP \rightleftharpoons 6C_6H_{12}O_7 + 6NADP \cdot H_2$;
- 2) $6C_6H_{12}O_7 + 6NADP \rightleftharpoons 6C_5H_{10}O_5 + 6CO_2 + 6NADP \cdot H_2$;
- 3) $4C_5H_{10}O_5 \rightarrow 2C_7H_{14}O_7 + 2C_3H_6O_3 \rightleftharpoons 2C_6H_{12}O_6 + 2C_4H_8O_4$;
- 4) $2C_5H_{10}O_5 \rightleftharpoons 2C_3H_6O_3 + 2C_2H_4O_2$;
- 5) $2C_4H_8O_4 + 2C_2H_4O_2 \rightleftharpoons 2C_6H_{12}O_6$;
- 6) $2C_3H_6O_3 \rightarrow C_6H_{12}O_6$.

No glikozo-6-P fermenta glikozo-6-P dehidrogenāzes (ar kofermentu NADP) ietekmē izveidojas fosfoglikonskābe, kura, zaudējot CO_2 , de-



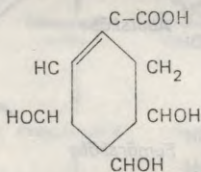
57. att. Elpošanas pentožu cikla reakciju shēma.

karboksilācijas rezultātā pārveidojas par ribulozo-5-P. Šo reakciju katalizē ferments fosfoglikonātdehidrogenāze, kam koferments ir NADP. Viena ribulozo-5-P molekula fermenta epimerāzes ietekmē pārvēršas par ksilulozo-5-P. Otra ribulozo-5-P molekula fermenta fosfopentoizomerāzes ietekmē pārveidojas par ribozo-5-P. Ksilulozo-5-P reaģē ar ribozo-5-P transketolāzes ietekmē, un rezultātā rodas sedoheptulozo-7-P un PGA. Ja pēc tam abi šie savienojumi savstarpēji reaģē, izveidojas fruktozo-6-P un eritrozofosfāts. Fruktozo-6-P var izomerizēties par glikozo-6-P, bet eritrozofosfāts ar ribulozo-5-P var savukārt veidot glikozo-6-P un PGA.

Sis elpošanas ceļš augā ir galvenais avots pentožu veidošanai. Pentozes pēc tam tiek izmantotas nukleinskābju sintēzei, darbojas par CO_2 akceptoriem fotosintēzē, no tām tiek sintezēti pentozāni un daudzi citi augos sastopami savienojumi.

Pentožu cikla 3. reakcijā izveidojas heptoze. Ja tā zaudē 2 ūdens molekulas, tā var izveidot savienojumu ar ciklisku struktūru, kuru sauc par *šikīmskābi*. Sis savienojums ir ļoti nozīmīgs sintēzes procesos, jo var būt par pamatu citu šādas struktūras savienojumu veidošanai, piemēram, triptofāna, bet pēc tam arī indolil-3-etīkskābes (IES), tirozīna, fenilalanīna, kā arī polifenolu, miecvielu, hinonu un citu veidošanai.

Tātad elpošana augos var norisināties dažādi. Tas nodrošina ne tikai auga pielāgošanos dažādiem dzīves apstākļiem un padara auga organismu plastiskāku, bet nodrošina arī lielu daudzumu atšķirīgu starpproduktu, kas nepieciešami visdažādāko savienojumu sintēzei augos.



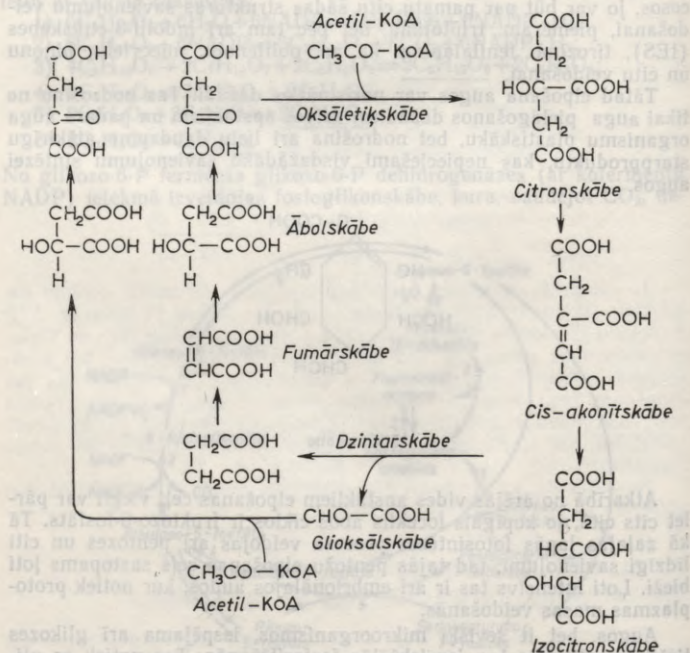
Šikīmskābe

Atkarībā no ārējās vides apstākļiem elpošanas ceļi viegli var pārlet cits citā, jo kopīgais loceklis abos ciklos ir fruktozo-6-fosfāts. Tā kā zaļajās lapās fotosintēzes procesā veidojas arī pentozes un citi līdzīgi savienojumi, tad tajās pentožu elpošanas ceļš sastopams ļoti bieži. Ļoti intensīvs tas ir arī embrionālajos audos, kur notiek protoplazmas masas veidošanās.

Augos, bet it sevišķi mikroorganismos, iespējama arī glikozes tiešā noārdīšanās bez iepriekšējās fosforilēšanās. Tas notiek ar glikonskābes starpniecību un fermenta *glikooksidāzes* līdzdalību.

Olbaltumvielas elpošanā tiek izmantotas tad, ja trūkst parastā elpošanas substrāta — ogļhidrātu, kā arī olbaltumvielām bagātās sēklās digšanas laikā. Olbaltumvielas tiek hidrolizētas, bet radušās aminoskābes — dezaminētas. Izveidojušās organiskās ketoskābes iekļaujas elpošanas ceļu reakcijās un oksidējas. Aminogrupas savukārt tiek saistītas primāro aminoskābju sintēzē. Šūnās notiek nepārtraukta olbaltumvielu maiņa — vienlaikus notiek gan to noārdīšanās, gan sintēze. Arī aminoskābju oksidācija var notikt pa dažādiem ceļiem.

Ļoti bieži digstošās sēklās kā elpošanas substrāts tiek izmantoti lipīdi, jo ap 90% augstāko augu sēklās kā rezerves vielas tiek uzkrātas eļļas. Kā rezerves vielām tām ir vairākas priekšrocības salīdzinājumā ar ogļhidrātiem: 1) tās ir šķidrās, tādēļ ļoti labi piepilda rezerves vielu tvertnes; 2) tās ir reducētāki savienojumi — viena masas vienība satur lielāku enerģijas krājumu (1 g ogļhidrātu — 4 cal, 1 g eļļu — 9,2 cal) un 3) eļļu saturošās sēklas ir vieglākas, tādēļ tās vieglāk izplata vējš.

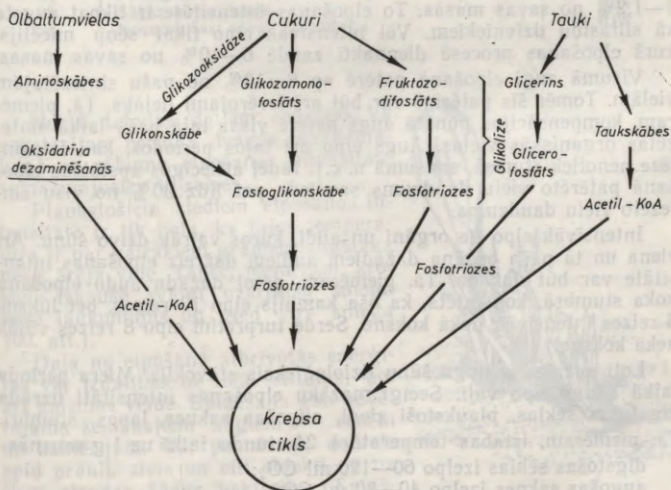


58. att. Glioksalāta cikla reakciju shēma.

N. Ivanovs un A. Jermakovs (1931) konstatēja, ka eļļu saturošās sēklās dīgšanas periodā vienlaikus samazinās eļļas saturs un palielinās cukura saturs. Tagad pierādīts, ka tas notiek ar *glioksalāta cikla reakcijām* un attiecīgo starpproduktu izveidošanos (58. att.). Te svarīga nozīme izrādījusies acetil-KoA. Divas molekulas acetil-KoA malatsintēzes ietekmē veido oksāletīkskābi. No oksāletīkskābes fosfoenolpiruvātkarbokināzes ietekmē, izmantojot ATP makroergiskās saites un neorganisko fosforu, izveidojas fosfoenolpirovīnskābe un CO₂. No fosfoenolpirovīnskābes pēc triozofosfātu stadijas izveidojas cukuri. Šī cikla reakcijas notiek glioksisomās. Glioksalāta cikls konstatēts ne tikai dīgstošās sēklās, kas satur eļļu, bet arī mikroorganismos, kuri par vienīgo oglekļa avotu izmanto etiķskābi.

Glioksalāta ciklu pirmo reizi aprakstīja H. Kornbergs un H. Krebss 1957. gadā. Tajā pašā gadā tika izvirzīta cita ideja par iespējamo ceļu acetil-KoA tālākajām pārvērtībām. Šajā gadījumā, 2 acetil-KoA molekulām kondensējoties, veidojas dzintarskābe, kas, tāpat kā oksāletīkskābe, var tikt pakļauta Krebsa cikla oksidācijas reakcijām (59. att.).

KoA var aktivēt ne tikai etiķskābi, bet arī citas karbonskābes. KoA ir universāla katalītiska sistēma. Ar tā starpniecību notiek arī sintēzes procesi, kur veidojas savienojumi ar garāku oglekļa ķēdi.

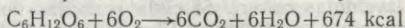


59. att. Dažādu substrātu izmantošana elpošanā.

5.7. ELPOŠANAS KVANTITATĪVIE RĀDĪTĀJI UN TO NOTEIKŠANA

Elpošanas procesu raksturo saistītā O_2 daudzums, pētāmā objekta masas zudums jeb elpošanā patērētā substrāta daudzums, izdalītās CO_2 daudzums un atbrīvotā enerģija. Jo intensīvāk notiek elpošana, jo šie rādītāji ir lielāki.

Elpošanas svarīgākais kvantitatīvais rādītājs ir elpošanas intensitāte. Elpošanas summārais vienādojums



rāda, ka ogļhidrātu noārdīšanās gadījumā saistītā O_2 un izdalītās CO_2 daudzums ir vienāds, tādēļ elpošanas koeficients, t. i., $CO_2 : O_2$, ir 1. Šajā gadījumā, nosakot izdalītās CO_2 daudzumu, arī iegūs tikpat lielu elpošanas intensitātes rādītāju, kā nosakot saistītā O_2 daudzumu. Tā kā elpošanai visbiežāk tiek izmantoti tieši ogļhidrāti, bet CO_2 noteikšana ir vienkāršāka nekā O_2 noteikšana, tad visbiežāk elpošanas intensitāti raksturo ar to CO_2 miligramu vai mililitru daudzumu, ko pētāmā objekta masas vienība (1 g sausnas) elpošanas procesā izdala laika vienībā (1 stundā vai 1 diennaktī).

Visa auga elpošanas intensitāti nevar raksturot ar kaut kādu vienu lielumu, jo elpošanas intensitāte ir atšķirīga dažādās auga daļās. Tā izmainās arī auga ontogēnēzē. Visintensīvāk elpo digstošās sēklas. Dīgšanas laikā elpošanas procesā tās zaudē diennaktī 1—1,2% no savas masas. To elpošanas intensitāte ir tikpat augsta kā siltasiņu dzīvniekiem. Vēl intensīvāk elpo tikai sēņu micēlijs, kurš elpošanas procesā diennaktī zaudē 6—10% no savas masas.

Visumā augi elpošanā patērē ap 6—10% no pašu sintezētajām vielām. Tomēr šis patēriņš var būt arī ievērojami lielāks. Tā, piemēram, kompensācijas punkta augš patērē visas tajā pašā laikā sintezētās organiskās vielas. Augs elpo arī tajos periodos, kad fotosintēze nenotiek (tumsā, sausumā u. c.), tādēļ attiecīgos apstākļos elpošanā patērēto vielu daudzums sasniedz pat līdz 30% no visu sintezēto vielu daudzuma.

Intensīvāk elpo tie orgāni un audi, kuros vairāk dzīvo šūnu. Arī viena un tā paša orgāna dažādiem audiem dažreiz elpošanas intensitāte var būt dažāda. Tā, piemēram, pētot dažādu audu elpošanu koka stumbrā, konstatēts, ka oša kambijs elpo 10 reizes, bet lūksne 5 reizes intensīvāk nekā koksne, Serde turpretim elpo 8 reizes vājāk nekā koksne.

Ļoti svarīgs ir auga šūnu fizioloģiskais stāvoklis. Miera perioda laikā šūnas elpo vāji. Secīgi mazāku elpošanas intensitāti uzrāda dīgstošās sēklas, plaukstoši ziedi, augošās saknes, lapas, stumbri.

Tā, piemēram, istabas temperatūrā 24 stundu laikā uz 1 g sausnas dīgstošās sēklas izelpo 60—120 ml CO_2 ;

augošās saknes izelpo 40—80 ml CO_2 ;

plaukstoši lapu pumpuri izelpo 35—70 ml CO_2 ;

pieaugušās lapas izelpo 12—24 ml CO_2 .

Atšķirīga elpošanas intensitāte ir arī pieaugušajām lapām, kurām dažāda anatomiskā struktūra. Lapas ar kseromorfu struktūru elpo intensīvāk nekā lapas, kas veidojušās apēnojumā. Saulmīli vispār elpo intensīvāk nekā ēnmiļi.

Elpošanas intensitāte mainās arī auga ontogēnēzes laikā. Attiecīgā organogēnēzes etapā visintensīvāk elpo tie orgāni, kuru augšana tajā laikā notiek visintensīvāk. Augošanas lapas elpo 2—10 reizes intensīvāk nekā vecās lapas. Atsevišķos gadījumos elpošanas intensitāte jaunām lapām sasniedz 20 mg/dm² stundā. Šāda elpošanas intensitāte nodrošina CO₂ izdalīšanos pat gaismā, jo pārsniedz fotosintēzes intensitāti. Straujš elpošanas intensitātes palielinājums novērojams augu ziedēšanas laikā, kā arī augļu veidošanās un ienākšanās periodā.

16. tabula

Dažāda vecuma lapu elpošanas intensitāte

vecums (dienās)	Lapu	Elpošanas intensitāte (CO ₂ mg/g lapu sausnas stundā)
	raksturojums	
22	Jaunas, augošas	3
36	Tikko sasniegušas normālo lielumu	0,81
50	Pieaugušas	0,46
64	Pieaugušas	0,34
99	Sākas novecošanās	0,25
136	Novecojušas; sākas destrukcija	0,08

No 16. tabulas datiem redzams, ka veģetācijas perioda beigās salīdzinājumā ar sākumu elpošanas intensitāte samazinājusies 40 reizes.

Plaukstošiem ziediem elpošanas intensitāte ir tik liela, ka tajos temperatūra ir par vairākiem grādiem augstāka nekā ārējā vidē. Tāpēc, piemēram, krokusi izkausē svaigi uzkrituša sniega segā laukumiņus un zied virs sniega (60. att.).

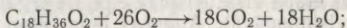
Daļa no elpošanā atbrīvotās enerģijas var izdalīties ne tikai siltuma, bet arī gaismas veidā. Spīdēšana gan novērojama zemākajiem augiem — sēnēm un baktērijām. Tā, piemēram, dažreiz spīd prauli, zivis un citi objekti, ja uz tiem atrodas šādas baktērijas. Spīdēšana var būt arī dažu organismu izdalīto vielu autoksidācijas rezultāts.



60. att. Ziedoši krokusi izkausē sniegu.

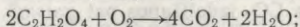
Elpošanas koeficients (EK) var būt arī lielāks vai mazāks par 1. Tam var būt dažādi iemesli.

1. Ja *elpošanas substrāta redukcijas pakāpe* ir lielāka nekā ogļhidrātiem, tad elpošanas koeficients ir <1 , bet, ja elpošanā tiek izmantoti oksidētāki savienojumi, tad elpošanas koeficients ir >1 , piemēram:



Stearīnskābe

$$\text{EK} = 18(\text{CO}_2) : 26(\text{O}_2) = 0,69;$$



Oksālskābe

$$\text{EK} = 4(\text{CO}_2) : (\text{O}_2) = 4.$$

Elpošanas koeficients ir <1 arī tad, ja par elpošanas substrātu tiek izmantotas olbaltumvielas.

Arī sēklām, kas satur eļļu, dīgšanas sākumā elpošanas koeficients ir apmēram 1, jo elpošanā tiek izmantotas nelielas ogļhidrātu rezerves. Pēc 1 vai 2 dienām no dīgšanas sākuma elpošanas koeficients jau ir 0,3—0,4, jo daļa saistītā O_2 tiek izmantota ogļhidrātu sintēzei no eļļām. Tikai pēc vairākām dienām elpošanas koeficients kļūst stabils (0,7—0,8).

2. Elpošanas koeficients ir atkarīgs arī no *aerācijas*. Ja elpošana notiek apstākļos, kur apgrūtināta O_2 piekļūšana, tad vienlaikus ar aerobo elpošanu notiek arī anaerobā elpošana, kas ir līdzīga spirta rūgšanai. Šajā gadījumā bez O_2 saistīšanas izdalās CO_2 un elpošanas koeficients ir >1 .

Ja dīgstošus kviešu graudus ievieto ūdenī, to elpošanas koeficients palielinās no 0,99 līdz 7,5. Elpošanas koeficients mainās arī auga ontogēnēzes laikā.

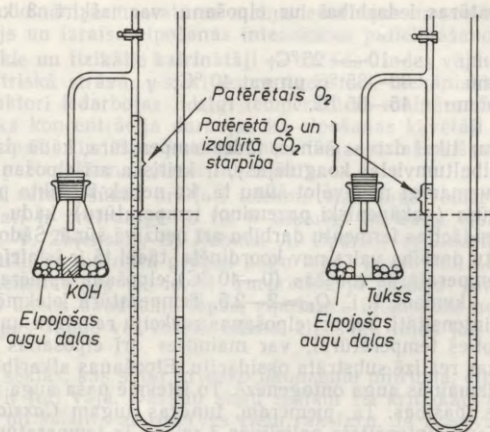
3. Elpošanas koeficientu ietekmē *substrāta oksidēšanas reakciju īpatnības*. Elpošanas koeficients ir mazāks tad, ja oksidācija nenotiek līdz galam un izveidojas nevis CO_2 , bet par elpošanas substrātu oksidētāki savienojumi, piemēram, organiskās skābes, kas veidojas, cukuriem daļēji oksidējoties.

Ja elpošanas koeficients ir <1 , enerģētiskais iznākums no substrāta oksidācijas ir lielāks nekā tad, ja EK ir >1 .

Elpošanas intensitātes noteikšanai izstrādātas daudzas metodes, kuras galvenokārt pamatojas uz O_2 un CO_2 satura izmaiņu noteikšanu apkārtējā vidē.

Izdalītās CO_2 daudzumu nosaka, vai nu saistot to sārmā un pēc tam titrējot (*Ivanova metode*), vai arī ar indikatoru nosakot pH mēģinājuma sākumā un mēģinājuma beigās (*Olvika—Cellera metode*). Vajadzīgos lielumus atrod pēc tabulām un aprēķina elpošanas intensitāti. CO_2 satura izmaiņas vidē var noteikt pēc tādām pašām metodēm, pēc kurām nosaka fotosintēzes intensitāti (sk. 196. lpp.).

Vispilnīgākā un biežāk izmantotā metode elpošanas pētīšanai ir *Vārburga manometru metode* (61. att.). Ar šīs metodes palī-



61. att. Elpošanas intensitātes noteikšana. Vārburga aparāta manometru un trauciņu shematisks zīmējums.

dzību var noteikt kā izdalītās CO_2 , tā arī saistītā O_2 daudzumu. Attiecīgo gāzu satura izmaiņas slēgtā sistēmā nosaka pēc to spiediena izmaiņām, ko konstatē ar manometru. Jo intensīvāk norisinās elpošana, jo vairāk tiek saistīts O_2 un izdalīts CO_2 . Ja sistēmā spiediens nemainās, tad $\text{EK}=1$, bet, ja spiediens izmainās uz vienu vai uz otru pusi, tad EK ir lielāks vai mazāks par 1. Nosakot izdalītās CO_2 daudzumu, sistēmā jābūt CO_2 saistītājam sārmam.

Elpošanas intensitātes un oksidatīvās fosforilācijas noteikšanai izmanto arī polarogrāfijas metodi. Tai ir augsta jutība, un darbam ar šo metodi nevajag daudz laika. Līdz ar to iespējams izsekot pētāmo procesu dinamikai. Darbam nepieciešams polarogrāfs ar platīna un sudraba hlorīda elektrodiem. Polarogrāfa sagatavošana darbam, darba gaita, rezultātu iegūšana un interpretācija apskatīta metodiskajā literatūrā.

5.8. ELPOŠANAS ATKARĪBA NO ĀRĒJAS VIDES APSTĀKĻIEM

Elpošanas intensitāte ir atkarīga no paša auga bioloģiskajām īpašībām (augšanas procesu intensitātes, auga vecuma, tā attīstības stāvokļa, auga fizioloģiskās aktivitātes u. c.). Kā process, kas sastāv no rindas fermentatīvo reakciju, tā lielā mērā ir atkarīga arī no ārējās vides apstākļiem — temperatūras, aerācijas, fizikālas un ķīmiskas iedarbības u. c.

Temperatūras iedarbībai uz elpošanu var izšķirt 3 kardinālos punktus:

minimumu	— 10—— 25 °C;
optimumu	30—35 °C un pat 40 °C;
maksimumu	45—55 °C.

Elpot var tikai dzīvas šūnas, tādēļ temperatūra, kādā dzīvā šūna iet bojā (olbaltumvielas koagulējas), ir kritiska arī elpošanas procesam. Ļoti uzmanīgi nonāvējot šūnu tā, ka netiek izjaukta protoplazmas struktūra (pakāpeniski pazeminot temperatūru), kādu laiku var novērot oksidācijas fermentu darbību arī nedzīvā šūnā. Šādos apstākļos fermentu darbība vairs nav koordinēta, tādēļ tā ir īslaicīga. Fizioloģiskās temperatūras robežās (0—40 °C) elpošana apmēram atbilst Vant Hofa likumam, t. i., $Q_{10}=2-2,5$. Temperatūra ietekmē ne tikai elpošanas intensitāti, bet arī elpošanas reakciju raksturu un to kvalitāti. Mainoties temperatūrai, var mainīties arī elpošanas fermentu sistēmas, kas realizē substrāta oksidāciju. Elpošanas atkarība no temperatūras izmainās auga ontogēnēzē. To ietekmē paša auga iedzimtās bioloģiskās īpašības. Tā, piemēram, tundras augam *Cassiope tetragona* elpošanas intensitāte palielinās 3 reizes, ja temperatūra paaugstinās no 10 °C līdz 20 °C, bet, ja tā paaugstinās no 30 °C līdz 40 °C, elpošanas intensitāte palielinās tikai 1,7 reizes. Ziemas kviešiem ziedēšanas laikā (30. VI) attiecīgas temperatūras apstākļos elpošanas intensitāte palielinājusies 1,68 un 2,2 reizes. Tātad ziemeļu augi salīdzinājumā ar mērenā klimata augiem daudz straujāk reaģē uz zemas temperatūras paaugstināšanos.

N. Maksimovs (1903) noskaidroja, ka ziemojošās augu daļās elpošana konstatējama pat — 25 °C temperatūrā. Strādājot ar ziemzālām augu formām, to konstatēja arī vācu zinātnieks O. Cellers (1951). Turpretim skujas, kuras ziemā elpo — 25 °C temperatūrā, vasarā — 4 °C temperatūrā jau nosalst un izbeidz elpošanu.

Maksimālā temperatūra dažādu grupu augu elpošanai ir 45—55 °C. Tā atstāj ietekmi uz protoplazmas struktūras elementiem, it sevišķi uz olbaltumvielām, ar kuru normālo stāvokli dzīvā šūnā nesaraunami saistīts elpošanas process.

Lai noskaidrotu elpošanas optimālo temperatūru, jāievēro ekspozīcijas ilgums. Ilgākā ekspozīcijā tā vienmēr ir zemāka nekā īslaicīgā ekspozīcijā. 50—55 °C temperatūrā elpošana ievērojami pastiprinās, taču tikai uz īsu laiku, tūlīt pēc tam tā samazinās un izbeidzas (tas ir temperatūras maksimums). Ilgstoši augstā līmenī elpošana notiek 35 °C temperatūrā. Tātad tā ir arī optimāla temperatūra. Jāievēro, ka te ir runa nevis par apkārtējā gaisa temperatūru, bet gan par elpojošā objekta audu temperatūru. Kā jau atzīmēts, augs savu audu temperatūru regulē ar transpirāciju.

Evolūcijas laikā augi piemērojušies veģetācijas perioda temperatūras īpatnībām. Jau 1899. gadā V. Palladins konstatēja, ka elpošanas intensitāte pastiprinās, ja temperatūra svārstās, kaut arī svārstības nav lielas un nepārsniedz elpošanai atbilstošās robežas. Pēc

ši autora domām, temperatūras maiņa iedarbojas uz protoplazmu kā kairinātājs un izraisa elpošanas intensitātes palielināšanos.

Ķīmiskie un fizikālie kairinātāji — dažādas indes vājā koncentrācijā, elektriskā strāva, γ -stari un rentgenstari, mehāniskie bojājumi un citi faktori iedarbojas līdzīgi temperatūras maiņām. Šie kairinātāji lielākā koncentrācijā darbojas kā elpošanas kavētāji. Dažus no tiem, it īpaši ķīmiskos kairinātājus, izmanto atsevišķu fermentu darbības pārtraukšanai (tie ir inhibitori).

Odens saturs šūnās arī ļoti ietekmē elpošanu. Tomēr pētījumos iegūtie dati ir pretrunīgi, jo tie ir atkarīgi no augu bioloģiskajām īpašībām. V. Zaļenskis, B. Rubins, A. Oparins ar līdzstrādniekiem konstatējuši, ka mezofītu grupas augu lapās ievērojami pieaug elpošanas intensitāte, ja tās ievīst. Turpretim, ja elodeja zaudē $\frac{2}{3}$ no sākotnējā ūdens daudzuma lapās, elpošanas intensitāte nepalielinās, un, ja lapas zaudē vēl vairāk ūdens, elpošana tajās jau sāk samazināties.

Augu sēklās, kas satur kritisko daudzumu mitruma, elpošanas intensitāte ir ļoti vāja. Dažādu augu sēklām šis kritiskais mitrums ir atšķirīgs un saistīts ar rezerves vielu raksturu. Ja rezerves vielas ir ogļhidrāti, tad kritiskais mitrums ir 12—14%, ja eļļas, tad 8—9%. Sēklas glabājot, stingri jāievēro kritiskais mitrums, kas noteikts valsts standartos.

Labību sēklām, kurās ir 12% mitruma, elpošanas intensitāte ir ap 1,5 mg CO₂/kg stundā. Pat neliels mitruma pieaugums sēklās — no 12% uz 14—15% pastiprina elpošanu 4—5 reizes. Ja ūdens saturs sēklās pieaug līdz 30—35%, tad elpošanas intensitāte salīdzinājumā ar sākotnējo palielinās apmēram 10 000 reizi un sēklas sāk dīgt.

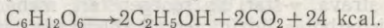
V. Kretovičs pētījumos noskaidrojis, ka no mitruma satura sēklās atkarīga arī elpošanas procesa optimālā temperatūra. Jo zemāks mitruma saturs sēklās, jo augstāka ir elpošanas un dīgšanas optimālā temperatūra. Tā, piemēram, sēklām, kurās ir 17% mitruma, optimālā elpošanas temperatūra ir 50°C. Pieaugot mitrumam, optimālā elpošanas temperatūra pazeminās. Augstā temperatūrā pat samērā sausas sēklas (14—15% mitruma) kļūst mitras, jo, elpošanai pastiprinoties, izdalās ne tikai siltums, bet arī mitrums, kas savukārt izraisa tālāku elpošanas pastiprināšanos. Sekas kļūst par cēloni jaunam darbības kāpinājumam.

Mitruma, tāpat kā temperatūras, ietekme uz elpošanu atkarīga no auga vecuma un tā fizioloģiskajām īpašībām, no fizioloģiskā stāvokļa. Jaunās auga daļās ievīšana stipri palielina elpošanas intensitāti, bet vecās auga daļās tajās pašās robežās elpošanas intensitāte var pat neizmainīties.

Skābekļa daudzums apkārtējā vidē arī ietekmē elpošanas intensitāti. Elpošanas process noris normāli tikai tad, kad šūnām nepārtraukti piegādā skābekli no apkārtējās vides. Tomēr izrādās, ka augi turpina izdalīt CO₂ arī anaerobos apstākļos. Šādā gadījumā audos uzkrājas spirts. To novēroja jau L. Pastērs. Tā ir *intramolekulāra*

jeb *anaerobā elpošana*. Pēc S. Kostičeva un B. Rubina uzskatiem, pareizāk to būtu saukt par *anaerobo oksidāciju*.

Anaerobo elpošanu attēlo ar spirta rūgšanas vienādojumu:



Rūgšanu Pastērs nosauca par dzīvi O_2 trūkumā. Augstākajiem augiem tā var turpināties tikai īsu laiku. Ja bojāejas moments vēl nav sasniegts, tad augi, nonākuši normālas aerācijas apstākļos, atkal atjauno savu dzīvotspēju.

Anaerobajā elpošanā enerģijas ieguvums ir niecīgs, bet tajā tiek iztērēts daudz elpojamā substrāta. Turklāt audos uzkrājas kaitīgi starpprodukti un spirts, kura klātbūtnē dzīvajās šūnās notiek neap-griezeniskas pārvērtības ar šūnas olbaltumvielām un citiem struktūru veidojošiem savienojumiem.

Anaerobajā elpošanā neizveidojas tie starpprodukti, kurus augi izmanto sintēzes procesos. Tomēr augstākie augi īslaicīgu atrašanos anaerobos apstākļos panes bez ļaunām sekām. Arī te ir nozīme auga bioloģiskajām īpašībām.

Ja ārējās vides apstākļi ir nemainīgi, aerobās elpošanas intensitāte ir apmēram vienāda, bet anaerobās elpošanas intensitāte pakāpeniski samazinās. Kopējais CO_2 daudzums, ko izdala augstāko augu dīgsti anaerobajā elpošanā, ir apmēram vienāds dažādos temperatūras apstākļos. No temperatūras atkarīgs tikai ilgums, kādā dīgsti spēj izturēt šo anaerobo elpošanu, piemēram, zirņu dīgsti

20°C — 9 stundas;

30°C — 6 stundas;

40°C — 5 stundas.

Kopējais CO_2 daudzums, kas tajā pašā laikā izdalījies, ir bijis attiecīgi 154, 159 un 159 mg.

Spirta rūgšana un anaerobā elpošana nebūt nav identiski procesi.

Rūgšanā $\frac{\text{spirts}}{\text{CO}_2} = \frac{92}{88} = 1,04$. Dažādos augos anaerobās elpošanas rezultātā šī attiecība ir <1, nereti 0,2—0,4—0,9.

Lielā ietekme uz spirta un izdalītās CO_2 attiecību ir ogļhidrātu saturam šūnās. Jo audi ir bagātāki ar ogļhidrātiem, jo attiecība tu-vāka spirta rūgšanas galaproduktu attiecībai.

Stingras robežas starp anaerobo un aerobo elpošanu nav. Gandrīz vienmēr augļos un citos sulīgos orgānos, pat tādos, kas ar O_2 ir labi apgādāti, kā arī intensīvi augošās saknēs vienlaikus ar aerobo elpošanu notiek arī anaerobā elpošana. Izveidojies spirts ar organisma-jām skābēm dod esterus, kam ir svarīga nozīme augļu smaržas un garšas veidošanā. Labi aerētās augu daļās O_2 optimums elpošanai ir 20%. Audos, kur aerācija ir sliktāka, arī šis optimums ir zemāks.

Elpošanas pamattipu lielā mērā nosaka *temperatūra*. No tempe-ratūras atkarīgi ne tikai elpošanas procesa kvantitatīvie rādītāji, bet arī tās kvalitatīvais raksturs un tās atsevišķo posmu savstarpējās attiecības.

Tāpat anaerobo elpošanu nevar uzskatīt par augiem kaitīgu procesu. Nelielā apjomā tā notiek arī normāli funkcionējošos augos un augiem ir pat nepieciešama.

CO₂ daudzumam apkārtējā vidē palielinoties, tā iedarbojas kā ķīmiskais kairinātājs, kas pastiprina elpošanu. Ja CO₂ daudzums gaisā sasniedz 20%, elpošana izbeidzas un augi nonāk anabiozes stāvoklī.

Gaismas un elpošanas sakarība pētīta vēl nepietiekami. Kompensācijas punkta noskaidrošana liecina par to, ka elpošanas intensitāte ir diezgan liela arī zaļajās lapās gaismā. Iegūtie dati liecina, ka gaisma ietekmē elpošanu, un šī ietekme ir atkarīga gan no gaismas intensitātes, gan no tās spektrālā sastāva.

Pret gaismu jutīgajās ēnas lapās pat īslaicīgā tiešās saules apgaismojumā 3—4 reizes pieaug elpošanas intensitāte. Gaismas stimulojošā ietekme šajā gadījumā saglabājas vairākas stundas. Visaktīvākie kairinātāji izrādījušies stari ar īsāku viļņu garumu (300—500 nm). Samazinoties viļņu garumam, to iedarbības efekts pieaug.

Gaismas ietekmē lapās rodas aktīvi reducētāji, piemēram, askorbīnskābe un citi. Izmainās organisko skābju saturs. Parasti audu reducējošās spējas pieaug dienā un samazinās naktī, bet skābju saturs — otrādi.

Gaismā lapās notiek *fotoelpošana*, kas ir O₂ uzņemšanai atšķirīgs process un nav līdzīgs parastajai elpošanai (sk. 189. lpp.).

Elpojamā substrāta daudzums šūnās arī ietekmē elpošanu. Visparastākais un vieglāk izmantojamais elpojamais substrāts ir *ogļhidrāti*. Jau pagājušajā gadsimtā I. Borodins pierādīja, ka lapās pēc to paturēšanas tumsā un atbrīvošanās no asimilātiem samazinās elpošanas intensitāte.

Kaut gan dārzeņos uzglabāšanas laikā ogļhidrātu ir daudz, dārzeņu elpošanas intensitāte tomēr ir zema. Daži autori to izskaidro ar to, ka cukuri atrodas šūnsulā un gandrīz necaurlaidīgais tonoplasts tos norobežo no protoplazmas. Citi autori uzskata, ka dārzeņu šūnās elpošanu kavē īpašas vielas — bioloģiski inhibitori, elpošanas kavētāji.

5.9. ELPOŠANAS UN CITU FIZIOLOĢISKO PROCESU REGULĀCIJA

Augu fizioloģisko procesu regulācija var notikt dažādos līmeņos un ar dažādu mehānismu palīdzību. Izšķir šādus regulācijas veidus:

- 1) gēnu regulācija,
- 2) fermentatīvā regulācija,
- 3) regulācija ar metabolītu palīdzību.

Ikvienas regulācijas mehānismi saistīti ar reakciju pārslēgšanu no viena ceļa uz citu. Regulāciju var izraisīt vai ierosināt dažādi gan iekšējie, gan ārējie faktori. Iekšējie faktori ir gēni, hormoni, inhibitori un citi metabolīti, kas nereti ir reakciju galaprodukti vai kādu reakciju ciklu starpprodukti. Tie zināmos apstākļos var

uzkrāties šūnās un ietekmēt reakciju gaitu — tās inhibēt vai pāvērst citā virzienā.

No ārējiem faktoriem regulācijā svarīga loma ir arī neorganisko jonu sastāvam barības vidē, gaismai, temperatūrai, aerācijai u. c.

Augu organismos regulācija veidota vienkāršāk nekā dzīvnieku organismos. Augiem ir tikai hormonālā sistēma, nervu sistēmas nav. Ar fitohormonu un to sintētisko analoģu palīdzību var panākt «miksas», bet dziļas izmaiņas augu fizioloģiskajos procesos (augšanā, attīstībā, reģenerācijā u. c.).

Dažāda veida regulācijas mehānismi auga organismā darbojas vienlaicīgi. Tādējādi tiek nodrošināta gan lēni, gan strauji noritošo procesu regulācija.

5.9.1. GĒNU REGULĀCIJA

Šī regulācija ieprogrammēta organisma genotipā, kurš mantots iedzimtības ceļā no iepriekšējās paaudzes. Tā nosaka fermentu sintēzi, kā arī kvalitatīvās pārmaiņas auga organismā, kas novērojamas tā ontogēnēzē.

Ar gēnu regulāciju var izmainīt auga ķīmisko sastāvu. Tikai izmainot genotipu, izdodas iegūt jaunas augu šķirnes ar ievērojami atšķirīgu ķīmisko sastāvu — palielinātu olbaltumvielu vai kādas konkrētas aminoskābes saturu labības graudos vai lopbarības kultūru zaļajā masā; palielinātu eļļas saturu eļļas augos vai cietes saturu kartupeļos utt.

Nedaudz augu ķīmisko sastāvu var pārveidot arī ar citu regulācijas mehānismu palīdzību, bet šādas izmaiņas nepārmantojas nākošajā paaudzē.

Fotosintēzes intensitāte kādai augu sugai vai šķirnei noteiktos ārējās vides apstākļos ir samērā stabils rādītājs. Optimizējot minerālo barošanos un citus ārējās vides apstākļus, no kā ir atkarīga fotosintēze, var nelielā mērā — par dažiem līdz dažiem desmitiem procentu — kāpināt šo rādītāju. Daudz jūtāmāk uz šādu apstākļu optimizāciju augs atbild, pastiprināti veidojot fotosintēzes aparātu (lapu virsmu). Tikai izmainot genotipu — izaudzējot jaunas, augst-ražīgas augu šķirnes vai radot heterozos hibrīdus —, fotosintēzes intensitāti var kāpināt pat par simts un vairāk procentiem.

Lielāka vai mazāka augu izturība pret nelabvēlīgiem ārējās vides apstākļiem, imunitāte pret augu slimībām ir raksturīgas kādas šķirnes īpašības. Nelielā mērā šīs īpašības var regulēt arī citi regulācijas mehānismi, tomēr galvenais arī šajā gadījumā ir gēnu regulācija. Tāpēc jaunas šķirnes un hibrīdus ar augstu izturību un imunitāti izdodas izveidot tikai ar ģenētiskām metodēm, izmainot augu genotipu.

Te minēti tikai daži piemēri, kur acīmredzami izpaužas gēnu regulējošā darbība. Lai par to pārliecinātos, nav vajadzīgas pat īpašas pētniecības metodes. Toties ļoti smalkas un precīzas pētniecības metodes bija vajadzīgas, lai kaut cik iedziļinātos un daudz maz izprastu

ģēnu regulācijas mehānismu. Šie jautājumi ir molekulārās bioloģijas un molekulārās ģenētikas pētījumu loks. Augu fizioloģija pēta galvenokārt pārējos fizioloģisko procesu regulācijas veidus.

5.9.2. FERMENTU REGULĀCIJA

Fermentu regulācija skar tikai viena fermenta darbību. Tā norisinās ātri (sekundes daļās). Ģēnu regulācija skar vienlaicīgi daudz fermentu darbību un norisinās lēni. Sūnas dzīve atkarīga no tā, kādi fermenti funkcionē. Fermentatīvā regulācija var notikt

- 1) pašu fermentu biosintēzes līmeni;
- 2) regulējot fermentu aktivitāti.

Fermentu biosintēzes indukcija

Inducējamie fermenti atrodami visās fermentu grupās. Viens no visvairāk pētītajiem induktoriem ir laktoze. Tā vienlaicīgi var inducēt 3 fermentu sintēzi: 1) β -galaktozidpermeāzi, ar kuras palīdzību laktoze iekļūst šūnā, 2) β -galaktozidāzi, kas šķel laktozi par galaktozi un glikozi, 3) acetiltransferāzi. Starp augstāko augu inducējamajiem fermentiem minama nitrātreduktāze, timidīnkināze. Ja šūnā iekļūst NH_4^+ , tad nitrātreduktāzes un nitrītreduktāzes sintēze tiks bloķēta, bet ieslēgsies citu fermentu — glutamātsintēzes un glutamādehidrogenāzes sintēze.

Fermentu sintēzes indukcija var notikt ne tikai ar substrāta palīdzību, bet arī citādā ceļā. Tā, piemēram, α -amilāzes un citu hidrolāžu sintēzi graudzāļu sēklās un citos orgānos var inducēt giberelīns, difosforibulozokarboksilāzes veidošanos inducē gaiss. Gan substrāti, gan metabolīti var kalpot gan par fermentu sintēzes induktoriem, gan par esošo fermentu aktivatoriem.

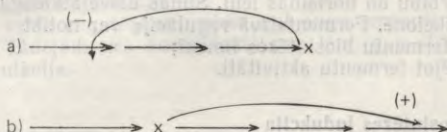
Noteiktās attīstības stadijās raksturīgi attiecīgi fermenti. Šajā ziņā sevišķi raksturīgs objekts ir sēklas. Tajās katram rezerves olbaltumvielu veidam ir savi fermenti, kuri ieslēdzas pēc kārtas. Uz šo fermentu sintēzi attiecas diferenciālā ģēnu regulācija.

Fermentu darbības regulācija var notikt arī tādējādi, ka neaktīvie zīmogēni pārvēršas aktīvos fermentos. Šī reakcija var būt apgriezeniska. Jēdziens «zīmogēns» šajā gadījumā ietver gan vēl nepilnīgi «nokomplektētas» fermentu molekulas, gan jau pilnīgi gatavas, bet vēl neaktīvas molekulas, kas šūnā var būt ar olbaltumvielām saistītā stāvoklī vai adsorbētas uz membrānām utt.

β -amilāze graudzāļu sēklās inaktivēta uzkrāējādu nedzīvajās šūnās endospermā. So inaktivāciju nodrošina saistība ar olbaltumvielām ar disulfidsaīšu palīdzību. Dīgšanas sākumā no dzīvajām aleirona slāņa šūnām endospermā difundē reducējošie savienojumi, kas šīs disulfidsaītes noārda, veidojot sulfhidrilgrupas. Rezultātā β -amilāze aktivējas un var piedalīties rezerves cietes hidrolīzē. Kā iepriekš redzējām, pavisam cits mehānisms ir α -amilāzes aktivācijai. Tās indukcija notiek ar giberelīna palīdzību.

Izosteriskie un allosteriskie efekti

Fermentu regulācijā daudz lielāka nozīme nekā zīmogēnu pārvēršanai par aktīviem fermentiem ir t. s. efektoru iedarbībai. Efektori visbiežāk ir metabolīti — vielmaiņas produkti. Saistoties ar fermentu molekulām, šie efektori var vai nu palielināt (aktivatori), vai samazināt (inhibitori) fermentu aktivitāti. Tāpēc pamatā ir 2 regulācijas principi:

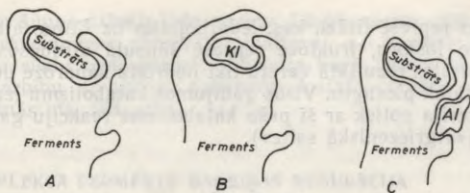


a) metabolīts x pēc atgriezeniskās saites principa, darbodamies kā negatīvais efektors, bremzē pats savu sintēzi,

b) metabolīts x pozitīvā efektora lomā paātrina savu paša pārvēršanos aktīvā formā. Abiem regulācijas principiem ir vienāds mērķis — pasargāt šūnu no fermenta uzkrāšanās tajā pārāk lielā koncentrācijā. Ja kāds no metabolītiem iekļūst šūnā no ārpusēs, tad, darbojoties attiecīgajai regulācijai pēc atgriezeniskās saites principa, šī savienojuma (šajā gadījumā fermenta) sintēze šūnā tiek pārtraukta vai saskaņā ar otro regulācijas principu (uzbudinājuma princips) viela vai ferments paātrināti pārstrādājas, noārdās.

Efektors var iedarboties uz fermenta molekulu — saistīties ar tā katalītisko centru, kā arī mazliet izmainīt tā struktūru (izosteriskais efekts) vai izmainīt fermenta molekulas trešējo struktūru (allosteriskais efekts). Allosteriskā regulācija tiek uzskatīta par vienu no galvenajiem mehānismiem fermentu darbības regulēšanā.

Fermentā ir aktīvais centrs un allosteriskais centrs, kas viens no otra ir telpiski atdalīti. Kā veidoti allosteriskie centri, nav īsti noskaidrots. Evolucionāri tie ir jaunāki par fermentu molekulām. Parasti tie sastopami inducējamajiem fermentiem. Visu allosterisko fermentu molekulas (ar dažiem izņēmumiem) veido polipeptīdu ķēdes. Ja oligomērā molekula sastāv no dažādu polipeptīdu ķēdēm, tad tās sintēzi regulē vairāki strukturālie gēni. Allosteriskie efektori — mazas vielu molekulas, kas strukturāli pat nav līdzīgas substrātam, — var saistīties ar stereospecifisko fermentu centru. Rezultātā fermenta aktivitāte var palielināties vai samazināties, vai pavisam izzust. Tādas ietekmes mehānismu, kur aktīvais, katalītiskais centrs fermentam nav skarts, izskaidro ar to, ka izmainās fermenta molekulas telpiskā struktūra, kā arī polipeptīdu pamatvienību attiecības fermenta molekulā. Vienu allosterisko fermentu var regulēt dažādi efektori. Pie tam viens efektors var aktivizēt, otrs inhibēt. Sīkāk allosterisko fermentu darbības izmaiņas efektoru ietekmē izpētītas mikroorganismos.



62. att. Izosteriskās (B) un allosteriskās (C) fermenta darbības inhibēšanas shematiskais attēls:

A — ferments aktīvā stāvoklī; B un C — ferments neaktīvā stāvoklī; KI — konkurējošais inhibitors — iedarbojas uz fermenta katalītiskā centra struktūru; AI — allosteriskais inhibitors — izmaina fermenta molekulas trešējo struktūru.

Allosterisko fermentu regulācija notiek ātri, tā ir apgriezeniska. Efektoram saistoties ar allosterisko centru, izmainās katalītiskā centra struktūra.

Allosteriskie fermenti var atrasties 2 dažādos molekulas konformācijas stāvokļos, kas atšķiras pēc katalītiskā centra struktūras. Līdz ar to šīm molekulām ir atšķirīgas iespējas saistīties ar substrātu un nodrošināt reakciju gaitu. Dažāda būs arī fermenta aktivitāte.

Izosterisko efektu novēro tādā gadījumā, ja regulējamā fermenta efektora un substrāta molekulas, uz ko ferments iedarbojas, ir līdzīgas lieluma un formas ziņā, tāpēc efektors bez jebkādam izmaiņām var saistīties ar katalītisko centru un apstādināt tālāko reakcijas gaitu. Šajā gadījumā substrāts un efektors konkurē attiecībā uz fermenta molekulu. Te sastopamies ar t. s. konkurējošo inhibēšanu, jo efektors figurē kā ar substrātu konkurējošais inhibitors.

Konkurējošās inhibēšanas klasisks piemērs: sukcinātdehidrogenāzes iedarbības kavēšanai ar malonskābi ($\text{HOOC}-\text{CH}_2-\text{COOH}$). Ar malonskābes palīdzību izdodas apstādināt visu Krebsa ciklu (62. att.).

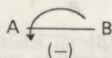
Fermentu represija (inhibēšana, inaktivācija)

Fermentu represiju var novērot anabolisma procesos, kur tā ražotie reakcijas galaprodukti nomāc fermenta aktivitāti. Līdz ar to šī produkta veidošanās tiek pārtraukta. Tā, piemēram, arginīns, sasniedzis zināmu koncentrāciju, var represēt visu to 8 fermentu darbību, kas veic tā sintēzi.

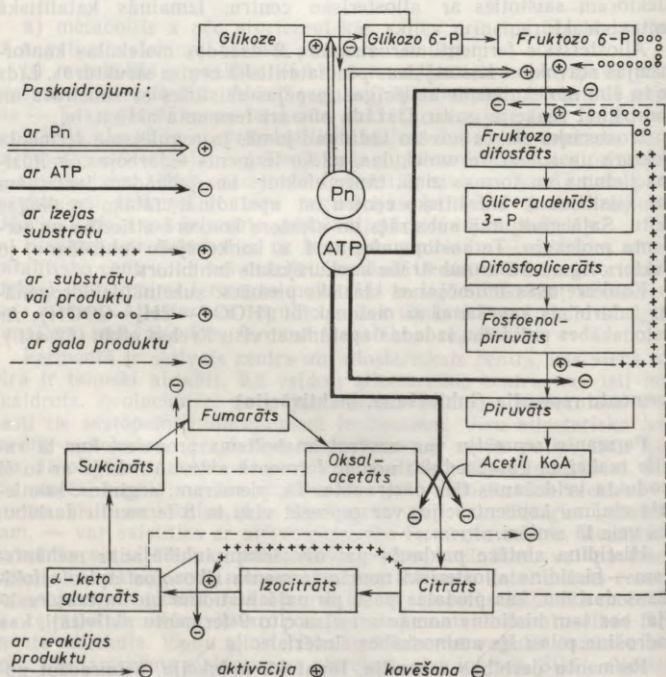
Histidīna sintēze pakļauta pat divkārtšam inhibēšanas mehānismam — histidīns allosteriski nomāc fermenta ribozofosfātpirofosokināzes darbību, kas piedalās pašā pirmajā histidīna biosintēzes reakcijā, bez tam histidīns nomāc arī visu citu 9 fermentu aktivitāti, kas nodrošina pilnu šīs aminoskābes sintēzi.

Fermentu darbības represija, tāpat kā indukcija, acīmredzot notiek visos dzīvos organismos. Tomēr augstākajos augos šis process maz izpētīts. Ir dati par to, ka amonija joni represē nitrātreduktāzi,

fosfāta jons represē fitāzi, kas, iedarbojoties uz fitīnu, atbrīvo no tā neorganisko fosforu, fruktoze represē šūnsulā atrodošos invertāzi, kuras aktivitātes rezultātā varētu tikt noārdīta saharoze un fruktozes saturs vēl tālāk pieaugtu. Visos gadījumos katabolismu izraisošo fermentu represija notiek ar šī paša katabolisma reakciju galaproduktu palīdzību («atgriezeniskā saite»).



Šīs regulācijas nozīme fizioloģiskajos procesos ir ļoti liela, jo tā nedod iespēju pārmērīgi uzkrāties kādas reakcijas produktiem reakcijas vidē. Šīs regulācijas veids darbojas arī neapgriezeniskās reak-



63. att. Fermentu darbības regulācija glikolīzes un Krebsa ciklā (pēc E. Liberta).

cijās, kam šūnas dzīvē ir liela nozīme. Tā, piemēram, glikozo-6-fosfāts nomāc heksokināzes aktivitāti; maltoze — α -amilāzes aktivitāti graudzāļu sēklu endospermā; saharoze kavē fermenta saharozofosfatāzes darbību (reakciju: saharoze—fosfāts→saharoze+P) cukurniedru šūnās utt. (63. att.).

5.93. KOMPLEKSĀ FERMENTU DARBĪBAS REGULĀCIJA ELPOŠANAS PROCESA

Pateicoties elpošanas kontroles mehānismiem un regulācijai ar substrātu palīdzību, elpošana ir viens no vislabāk un stabilāk neregulētajiem procesiem. Ļoti svarīga nozīme šajā regulācijā ir attiecībai $ATP:ADP+P_n$. Ja ir augsta endergonisko reakciju aktivitāte, ATP tiek brīvi izmantota, atbrīvojot ADP un P_n . Savukārt, P_n (neorganiskais fosfors) aktivē glikolīzi trīs vietās: heksokināzes, fosfofruktokināzes un glicerāldehid-3-fosfāt-dehidrogenāzes darbību. Tajā pašā laikā P_n klātbūtne inhibē konkurējošo pentožu ciklu arī ar triju fermentu palīdzību, kuru aktivitāte ir atkarīga no P_n klātbūtnes — tas darbojas uz šiem fermentiem kā inhibitors. Šie fermenti ir glikozo-6-fosfātdehidrogenāze, transketolāze un transaldolāze.

Ja neorganiskā fosfora (P_n) vidē ir maz, glikolīze tiek nomākta un tiek aktivizēts pentozofosfātu cikls. Tā rezultātā uzkrājas $NADP \cdot H + H^+$ un pentozes, kas tiek izmantotas reducējošiem procesiem un nukleīnskābju sintēzei.

Kā jau atzīmēts, augsta P_n koncentrācija aktivē glikolīzi un substrāta oksidāciju ar Krebsa cikla palīdzību. Tas nodrošina ar vajadzīgo daudzumu enerģijas to patērējošos procesus. Tajā pašā laikā ATP pārkums vidē trīs vietās inhibē glikolīzi un Krebsa ciklu. Tie ir fermenti fosfofruktokināze, piruvātkināze un citrātsintetāze. Bez tam atsevišķas reakcijas glikolīzes un Krebsa ciklos saistītas ar aktivatoru un inhibitoru iedarbību — izmainot vienu reakciju ātrumu (ar ATP vai P_n), drīz tiek skartas arī citas reakcijas un līdz ar to izmaiņas visas fermentu sistēmas darbība.

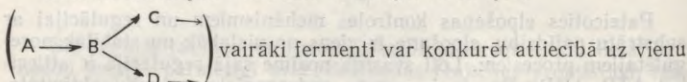
Allosteriskā fosfofruktokināzes inhibēšana ar citrātskābi telpiski neaprobežojas tikai ar mitohondriju membrānu vien, tāpēc var kalpot par pamatu kopīgā citrātskābes pula izveidošanai mitohondrijos un citoplazmā. Jāpiezīmē, ka ATP bremsē fosfofruktokināzes darbību tikai tad, ja tā atrodas šūnā lielā koncentrācijā. Ja turpretī tās koncentrācija ir maza, ATP kalpo par substrātu šim pašam fermentam.

Šūnās, kur ir iespējama gan aerobā, gan anaerobā elpošana (raugi, augi, dzīvnieki), ievērojami samazinās glikozes noārdīšanās ātrums gaisa O_2 klātbūtnē (Pastēra efekts). Vienlaicīgi samazinās CO_2 izdalīšanās, pieaug heksozofosfātu saturs. Iemesls tam ir straujā ATP satura palielināšanās un ADP un P_n satura samazināšanās, sākoties aerobajai elpošanai. Ja vidē ir oksidatīvās fosforilācijas inhibitori, tad Pastēra efekts nav novērojams.

Vairāku fotosintēzes procesa reakciju fermentu aktivators ir gaismā. Tikai pagaidām nav skaidrs, ar kāda mehānisma palīdzību šī gaismā tiek izmantota. Tā, piemēram, ferments, kas katalizē karboksilāciju Kalvina reakciju ciklā, tiek aktivēts ar gaismu, un visaktīvākie šajā ziņā izrādījušies stari ar viļņa garumu 325 nm.

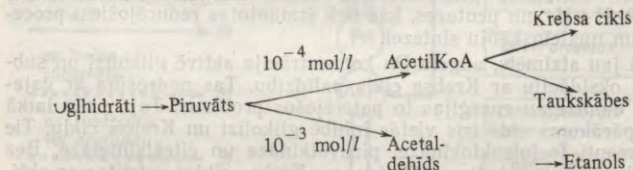
Viskrasāk regulācija izteikta to fermentu darbībai, kas regulē t. s. «dakšu» reakcijas, t. i., krustpunktos, no kuriem atzarojas dažādas iespējamās reakcijas. Šis ir vislētākās reakcijas, kas veido sazarotu ķēdi.

«Dakšu» reakcijas vietās, kur reakcijas sazarojas,



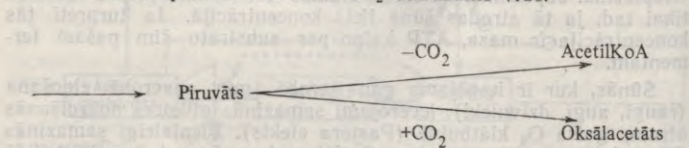
un to pašu substrātu. Šādā gadījumā kāds no atzarojumiem gūst virsroku, pārējiem tajā pašā laikā palēninoties vai pat izslēdzoties. Pēc kāda laika var notikt pārslēgšanās uz citu ceļu, jo aktīvās ķēdes reakciju produkti var sākt darboties inhibējoši uz saviem fermentiem.

«Dakšu» reakcijās tālākā ceļa izvēli var noteikt substrāta daudzums, kas kopīgs vairākiem fermentiem. Tā, piemēram, ja piruvāta daudzums rauga šūnās sastāda 10^{-4} mol/l, tad reakcija tālāk iet caur AcetilKoA, ja koncentrācija lielāka — 10^{-3} mol/l, tad — caur acetaldehīdu uz etanolu.



Tātad, ja substrāta mazāk un tas nav spējis uzkrāties lielākā koncentrācijā, tad tālāk reakcija iet caur AcetilKoA, respektīvi, oksidatīvo dekarboksilāciju, bet, ja substrāta ir daudz, šī reakcija notiek caur dekarboksilāciju uz spirta izveidošanos.

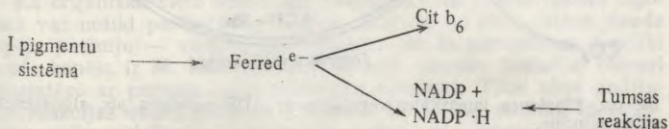
So dažādo ceļu izvēli var ietekmēt ne tikai substrāta daudzums «dakšu» reakcijas krustojumā, bet arī ārējās vides faktors vai arī tāds metabolīts plašā nozīmē kā CO_2 daudzums vidē.



Ja CO_2 daudzums vidē ir mazs, tad piruvāts pakļaujas pārvērtībam pa oksidatīvās dekarboksilācijas ceļu. Turpretī, ja vidē ir daudz

CO₂, piruvāts kļūst par akceptoru ogļskābajai gāzei un izveidojas oksālacetāts. Zaļajos augos šī veida reakcija notiek galvenokārt naktī, kad audi bagātina ar CO₂, jo tā netiek saistīta fotosintēzes procesā.

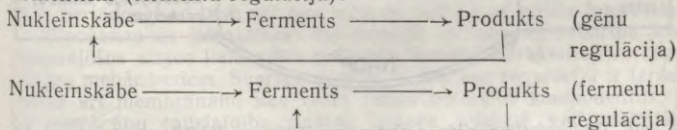
Kā zināms, fotosintētiskā fosforilācija var notikt 2 veidos — vai nu pa neciklisko, ja e⁻ no reducētā ferredoksīna virzās caur NADP, vai pa ciklisko, ja tas iet caur citohromu b₆. Attiecīgo veidu nosaka NADP, kas te nonāk no tumšas reakcijām, kur tas ir oksidējies.



Kaut gan fotosintētisko fosforilāciju inducē gaismā, tomēr NADP var kļūt par regulatoru, kurš pagriež fosforilācijas ceļu vienā vai otrā virzienā.

5.9.4. REGULĀCIJA AR METABOLĪTU PALĪDZĪBU PĒC ATGRIEZENISKĀS SAITES PRINCIPA

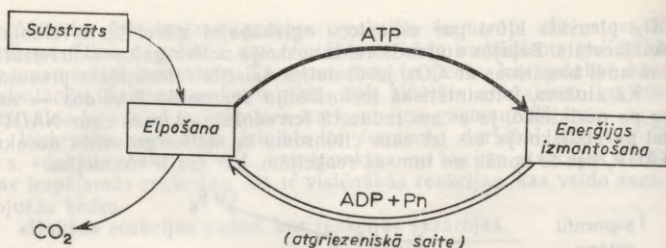
Vairāki šādas regulācijas piemēri minēti jau iepriekš. Regulācija pēc atgriezeniskās saites principa dod iespēju izveidot tādu pašregulāciju, ka redukcijas produkts ietekmē visu savstarpēji saistīto reakciju ķēdi vai nu caur nukleīnskābēm (ģēnu regulācija), vai caur fermentiem (fermentu regulācija).



Pēc šī regulācijas veida principa savstarpēji saistīto reakciju ķēdes tālākais posms ar saviem produktiem iedarbojas uz kādu no iepriekšējiem šīs ķēdes posmiem.

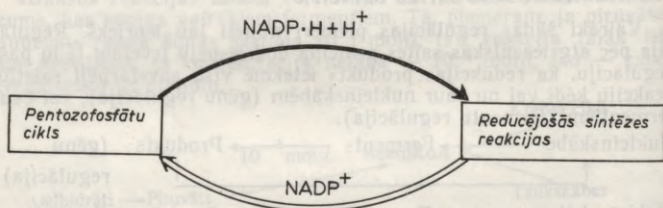
Raksturīgs piemērs regulācijai pēc atgriezeniskās saites principa ar metabolītu palīdzību ir elpošanas intensitātes regulācija ar ADP daudzumu. Šī savienojuma daudzums šūnās pieaug tad, ja organismā intensīvi notiek reakcijas, kurās tiek izmantota enerģija — endergoniskas reakcijas. Šādas reakcijas ir, piemēram, dažādu vielu sintēze, transports, vielu uzņemšana u. c. Šādu reakciju nodrošināšanai ar enerģiju tiek tērētas ATP molekulu makroergiskās saites, bet rezultātā pieaug ADP un Pn saturs reakciju vidē. To ietekmē elpošanas intensitāte pieaug un tiek ģenerēts vairāk ATP. «Pieprasījums» regulē «piedāvājumu» (64. att.).

Pēc šī principa — «pieprasījums regulē piedāvājumu» — tiek regulēta elpošana pa pentožu cikla reakciju ceļu. Šajā gadījumā regulatora loma pieder NADP, jo šis koferments ieiet divu fermentu — dehidrogenāžu sastāvā, kas darbojas tieši pentožu cikla reakcijās. NADP koncentrācija šūnās pieaug tad, ja notiek intensīvas reducējo-



64. att. Elpošanas intensitātes regulācija ar ADP palīdzību pēc atgriezeniskās saites principa.

šās reakcijas ar H izmantošanu, ko pārnesešas minētās reducētās dehidrogenāzes. Tādas reakcijas ir, piemēram, nukleīnskābju, olbaltumvielu un citu savienojumu sintēze, kas notiek vienlaicīgi ar šo vielu redukciju (65. att.).



65. att. Pentozofosfātu cikla reakciju regulācija ar NADP pēc atgriezeniskās saites principa.

Notiek arī Krebsa cikla reakciju regulācija pēc atgriezeniskās saites principa. Ja enerģija tiek tērēta maz, tad mazāk veidojas oksālētiskābes, tātad mazāk veidojas arī citronskābes, ar ko šis cikls sākas. Tādā gadījumā AcetilKoA tiek tērēts citiem nolūkiem, respektīvi, biosintēzes reakcijās. Bet šīs reakcijas savukārt ir endergoniskas, līdz ar to pieaug enerģijas patēriņš un pieaug arī oksālētiskābes daudzums, kas pāvērs AcetilKoA uz Krebsa ciklu.

5.9.5. ELPOŠANAS SAKARS AR FOTOSINTEZI

Kā fotosintēzē, tā arī elpošanā svarīga nozīme ir ūdenim. Fotosintēzē tas kalpo par H_2 donoru. Ar šī H_2 palīdzību tiek reducēta akceptoru saistītā CO_2 tumsas reakcijās. O_2 izdalās atmosfērā. Elpošanā ūdens kalpo par skābekļa devēju substrāta oksidācijai, turpre-

tim H_2 uztver pārnēsēji — dehidrogenāzes, kas to pārnēs uz gaisa O_2 un nodrošina H_2O sintēzi.

Kā fotosintēzē, tā elpošanā svarīga nozīme ir porfirīnu grupas savienojumiem — fotosintēzē Mg-porfirīniem, elpošanā Fe-porfirīniem. Ar gaismas enerģiju aktivētie Mg-porfirīni (hlorofili) piedalās ūdens oksidācijā (fotosintēzē), bet Fe-porfirīni piedalās elektrona pārnēsānā elpošanas procesā (citohromu sistēma, citohromoksidāze).

Kā organisko vielu veidošana fotosintēzē, tā to noārdīšana elpošanā var notikt pa dažādiem ceļiem. Dažiem no šiem ceļiem daudz kopēju pazīmju — vienādi starpprodukti un to pārvērtības. Sevišķi daudz kopēja ir M. Kalvina izstrādātajai tumsas reakciju shēmai fotosintēzē ar pentožu cikla reakcijām elpošanā. Tikai abos gadījumos reakcijas notiek pretējos virzienos. No tā var secināt, ka organisko vielu veidošanās un enerģijas uzkrāšanās procesi ir nedalāmi saistīti ar šo vielu noārdīšanu un enerģijas atbrīvošanu.

Kā fotosintēzē, tā elpošanā notiek ATP veidošanās — fotosintētiskā un oksidatīvā fosforilācija.

Ne tikai fotosintēze, bet arī elpošana apgādā augu ar plastisko un enerģētisko materiālu. Atšķirīga ir tikai šo plastisko vielu forma un enerģijas veids. Fotosintēzē augi barojas ar oglekļa neorganisko formu, bet elpošana nodrošina tiem vispusīgu oglekļa savienojumu izmantošanu. Barošanās un tālāka oglekļa organisko savienojumu izmantošana, kā arī tajos saistītās ķīmiskās enerģijas atbrīvošana ir svarīgs barošanās veids ne tikai heterotrofiem, bet arī autotrofiem organismiem. Šis barošanās veids arī augstākajiem augiem ir vienīgais periods, kad tiem vēl nav lapu un kad nevar notikt fotosintēze.

Elpošanas un fotosintēzes savstarpējā saistība un sakarība fotosintēzējošos augos lielā mērā pakļauta iepriekš aprakstītajiem regulācijas mehānismiem. Svarīga nozīme šo procesu regulācijā ir izrādījusies arī membrānām, kas veido šūnās noteiktus komponentus, jo šo membrānu caurlaidība zināmu faktoru ietekmē var mainīties. Iepriekš jau tika minēts (sk. 50. lpp.), ka viens un tas pats metabolīts var būt sastopams dažādos pulos, kas viens no otra atdalīti gan telpiski, gan fizioloģiski, kā tas ir, piemēram, ar ATP/ADP.

Ja, piemēram, fotosintēzējošai šūnai būtu viens vienīgs ATP/ADP puls, tad fotosintēzes gadījumā, kad notiek intensīva ATP veidošanās, fotosintētiskajā fosforilācijā tiktu stipri nomākta elpošana (atgriezeniskās saites princips).

Tomēr šāda parādība novērojama tikai zilaļģēm, kam nav diferencētu hloroplastu. Turpretī zalaļģēm, kas pieder pie eikariotiem, kā arī augstākajiem augiem, hloroplastos ir īpašs ADP/ATP puls, kas ir izolēts no mitohondriju ADP/ATP pula.

Metabolīti, kas spēj pārvārtēt kompartmentu barjeras, kļūst par apvienojošiem, sasaistošiem elementiem starp dažādu kompartmentu puliem. Tā, piemēram, hloroplastu membrāna ir caurlaidīga pret fosfoglicerīnskābi (PGS). Intensīvas fotosintēzes gadījumā pastiprinās PGS reducēšana par glicerāldehīd-3-fosfātu, pastiprinās PGS pieplūdots hloroplastiem no citoplazmas, kur notiek glikolīze, bet tajā pašā laikā tiek kavētas Krebssa cikla reakcijas, jo tām trūkst substrāta.

Izsekojot ar ^{14}C fotosintēzes produktu sadalījumam, var novērot, ka Kalvina reakciju ciklā izveidojušies cukuru fosforesteri paliek hloroplastos, turpreti, ja fotosintēzes produkti ir aminoskābes — alanīns, serīns, glutamīns, asparagīns, tad tām izveidojas 2 puli — viens hloroplastos, otrs citoplazmā.

Kukurūzas saknēs konstatēti divi citronskābes puli. Viens no tiem ir samērā inerts attiecībā uz vielmaiņu. Šī pula apjoms pieaug, šūnām novecojot, jo te citronskābe atrodas šūnu vakuolās. Otrs puls ir mitohondrijos, tas ir aktīvs un piedalās elpošanas procesā.

Dažos gadījumos grūti pateikt, vai attiecīgais metabolītu puls saistīts ar kādām diferencētām šūnu struktūrām. Tā, piemēram, rauga šūnās ir divi aminoskābju puli. Viens no tiem ir «ārējais» — tas atrodas līdzsvarā ar apkārtējo vidi. Otru — «iekšējo» — izmanto olbaltumvielu sintēzei. Šie dažādie, atšķirīgie vienu un to pašu metabolītu puli dod iespēju izskaidrot dažādās nozīmes, kādas ir vienai un tai pašai vielai vielmaiņas procesā. Nereti tas ir atkarīgs no tā, vai viela uzņemta no ārpusē, vai radusies endogēni pašā šūnā.

Tā kā kompartmentu barjerām — membrānām var mainīties caurlaidība, tad kompartmentācija var kļūt par svarīgu vielmaiņas regulācijas veidu. Novērojama, piemēram, mitohondriju membrānas saraušanās, ko izraisa paaugstināta ATP koncentrācija (maza enerģijas patēriņa pazīme). Saraušanās rezultātā membrāna kļūst mazāk caurlaidīga, palēninās glikolīzes produktu iekļūšana mitohondrijos un līdz ar to arī tālāka ATP sintēze. Tas ir otrs elpošanas procesa kontroles mehānisms.

Fizioloģisko procesu regulācijā piedalās arī minerālelementi, gan ieejot fermentu sastāvā, gan veidojot attiecīgās šūnu fizikāli ķīmiskās īpašības. Piemēram, ja šūnā kālija ir mazāk par 20 mM, tā nevar dzīvot, jo ar kālija klātbūtni saistīta 60 fermentu darbība. Vakuolā vienmēr ir zināms K pārākums, kas vajadzības gadījumā var pāriet plazmā. Lai augšana būtu normāla, vajag apmēram 160 mM K šūnā.

6. Augu augšanas un attīstības fizioloģija

6.1. VISPĀRĪGS PRIEKŠSTATS PAR AUGU AUGŠANU UN ATTĪSTĪBU

Augšana un attīstība ir vieni no svarīgākajiem augu dzīvības procesiem, kas realizē augu potenciālās spējas primārās biomasas un saimnieciskās ražas veidošanā, augu vairošanos, kā arī turpina attiecīgās sugas filoģenēzi.

Augšana ir organisma struktūrelementu jaunveidošanās process, kas bieži saistīts ar organisma masas un izmēru palielināšanos. Par augu augšanu liecina 1) auga orgānu izmēru palielināšanās; 2) orgānu skaita palielināšanās; 3) šūnu skaita pieaugums; 4) šūnu tilpuma palielināšanās; 5) protoplazmas un šūnapvalka masas palielināšanās un 6) auga sausnas daudzuma pieaugums (masas pieaugums).

Atsevišķs rādītājs var arī neliecināt par augšanu. Tā, piemēram, sēklai dīgstot, tās masa samazinās, jo enerģētiskajos procesos tiek iztērētas barības vielas. Bet uz to rēķina veidojas jaunas šūnas un pieaug protoplazmas masa jaunajā dīgstā. Notiek augšana. Augšana nav auga sausnas kopīgā daudzuma pieaugums, t. i., masas pieaugums, ja tas saistīts ar sēklu nogatavošanos un rezerves vielu uzkrāšanos. Ja šūnu tilpuma palielināšanās ir apgriezeniska, saistīta ar turgora maiņu, tad tā arī nav augšana. Augšanas procesā šī izmēru un masas palielināšanās ir neapgriezeniska. Augiem ģeneratīvo orgānu veidošanās un straujas augšanas laikā mainās augšanas raksturs. Rezultātā kopējā auga masa var pat samazināties.

Attīstība ir to kvalitatīvo pārmaiņu rinda auga organismā, ko augs iziet visā savā individuālās dzīves laikā, sākot ar zigotas izveidošanos pēc olšūnas apaugļošanās un beidzot ar indivīda atmiršanu. Šīs kvalitatīvās pārmaiņas rada ne tikai fizioloģisko procesu attiecīgās izmaiņas, bet arī raksturīgas anatomiskās un morfoloģiskās pazīmes, kuras likumsakarīgi veidojas visā auga dzīves laikā (ontogēnēzē).

Reproduktīvā attīstība ir noteiktu kvalitatīvo izmaiņu kopums auga organismā, kas nosaka pāreju no veģetatīvo orgānu veidošanas

uz ģeneratīvo orgānu diferenciāciju vai arī uz citāda veida (veģetatīvo) vairošanās orgānu izveidošanu. Par *ģeneratīvo attīstību* sauc kvalitatīvās izmaiņas, kas nosaka tieši ģeneratīvo orgānu izveidošanu, augu dzimumvairošanos vai ģeneratīvo vairošanos.

Reproduktīvās vairošanās kvalitatīvo pārmaiņu rindā svarīga nozīme ir *determinācijas periodiem* (pēc D. Sapiņina) jeb *sagatavošanas fāzei* (pēc A. Sapegina). Sajā laikā organisma meristēmās rodas nepieciešamie priekšnoteikumi, iekšējie apstākļi attiecīgu orgānu vai tā daļu izveidošanai, t. i., *organogēnēzei* (*realizācijas fāzei* — pēc A. Sapegina). Determināciju un organogēnēzi, kas tai seko, nosaka ģenētisko, fizioloģisko (auga iekšējo) un ārējās vides apstākļu kopums.

Attīstība ir cieši saistīta ar augšanu un notiek vienlaikus ar to. Var teikt, ka augšana ir vissvarīgākā attīstības pazīme. Atkarībā no apstākļiem vienā un tajā pašā organismā attīstības un augšanas procesus attiecība var būt dažāda. Augi, kuri intensīvi aug, dažos gadījumos attīstās lēni, un otrādi. Tomēr, ja augšana nemaz nenotiek (sausās sēklās), arī attīstība nenotiek.

Ja augi aug dabiskos apstākļos, tiem realizējas filoģenēzē izveidotais un iedzimtībā mantotais normālais augšanas un attīstības ritms. Augiem šādos gadījumos novērojama normāla augšana un attīstība. Izveidojas augu indivīdi, tipiski savas sugas pārstāvji, bez novirzēm no normas. Tomēr precīzāki pētījumi rāda, ka arī šādos apstākļos novērojamas pretrunas starp attīstību un augšanu. Tā, piemēram, viengadīgiem augiem, kuriem galotnē veidojas ziedkopa, attīstoties ģeneratīviem orgāniem, tiek kavēta veģetatīvo daļu augšana. Kokaugiem, kam sēklu ražošanā novērojams periodiskums, gados, kad nav sēklu ražas, novērojama intensīvāka veģetatīvo daļu augšana utt. Augi, kuru augšanas procesi ir normāli, bet attīstība kaut kādu apstākļu dēļ ir kavēta, izveido daudzus vienveidīgus veģetatīvos orgānus (dzinumus un lapas), bet ģeneratīvo orgānu veidošana tiek aizkavēta. Punduraugu formām novērojama pretēja parādība — augšanas procesi tiem noris lēni, turpretim attīstība notiek normāli. Visās šajās norisēs svarīga loma ir fitohormoniem — augšanas regulētājiem.

Augu augšanas un attīstības savstarpējās iedarbības izpausmes dažādiem augiem ir dažādas.

Ja pēc vienreizējas ģeneratīvo orgānu izveidošanas un sēklu nogatavošanas mātesaugšs aiziet bojā, tad attiecīgais augs pieder pie *monokarpiem augiem*. Vairums augu pēc pirmās sēklu ražas izveidošanas spēj turpināt augšanu, veidot jaunus veģetatīvos un ģeneratīvos orgānus un savā ontogēnēzē atkārtoti dot daudzas sēklu ražas. Šādus augus sauc par *polikarpiem augiem*.

Monokarpi augi ir ne tikai viengadīgie un divgadīgie, bet arī daži daudzgadīgie augi, piemēram, agaves, kas savā dzimtenē uzzied 8—10 gadu vecumā. Mūsu botānisko dārzu augu mājās tās uzzied dažu desmitu gadu vecumā.

Pie monokarpiem augiem pieder

1) efemēri;

2) viengadīgie augi (labības — vasarāji un ziemāji, kartupeļi, daudzi tauriņzieži u. c.);

3) divgadīgie augi (sakņaugi, kāposti, sīpoli u. c.);

4) daudzgadīgie augi (agaves, dažas palmu sugas u. c.).

Polikarpo augu grupa ir plaša. Pie tās pieder gan tādi augi, kas spēj uzdziedēt jau pirmajā gadā, gan tādi, kas uzdzied pēc vairākiem gadu desmitiem. Polikarpi ir augi, kas uzdzied

1) jau pirmajā dzīves gadā (plavas timotiņš un citas vasarāju tipa stiebrzāles);

2) otrajā dzīves gadā (lucernas, daudzgadīgā lupīna, esparsete u. c.);

3) trešajā dzīves gadā (ogulāji);

4) 8.—12. dzīves gadā (ābeles, bumbieres u. c.);

5) 25.—30. dzīves gadā (liepas, kļavas u. c.);

6) 40.—60. dzīves gadā (ozoli, lapegles u. c.).

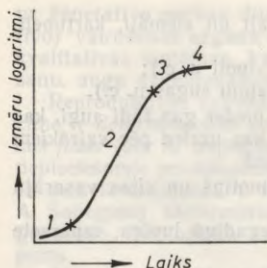
Liela ietekme uz augu augšanu un attīstību ir ārējās vides apstākļiem, jo attiecīgā augu suga veidojusies noteiktā ārējās vides apstākļu kompleksā. Ja kāds no šī apstākļu kompleksa komponentiem izmainās, piemēram, augus introducējot jaunās audzēšanas rajonos, tad augu augšanā un attīstībā rodas novirzes no normas. Dažreiz izjūk līdzsvars starp augšanu un attīstību — augs gan aug, bet attīstība ir kavēta un veģetācijas periodā tas vēl neuzdzied. Ļoti nozīmīgi ārējās vides faktori, kas ietekmē augu augšanu un attīstību, ir temperatūra, apgaismojuma intensitāte, dienas garums, mitruma apstākļi, minerālelementu kvalitatīvais un kvantitatīvais sastāvs barības vidē u. c. Tomēr galvenais augu augšanas un attīstības regulētājs ir paša auga iedzimtība un mantotais hormonālās regulācijas tips.

6.2. AUGU AUGŠANAS RAKSTUROJUMS

Visa auga organisma augšana kopumā notiek, augot atsevišķiem orgāniem, kam pamatā savukārt ir embrionālo šūnu dalīšanās. Šūnu dalīšanās notiek embrionālajos audos. Tādi audi — *meristēmas* — atrodas sakņu un vasu galotnēs, kur arī notiek sakņu un vasu augšanas garumā. Resnumā saknes un stumbrs aug ar kambija palīdzību. Graudaugiem meristēmas atrodas pie stiebra mezgliem, bet lapai — pie kāta. Pēc meristemātisko šūnu dalīšanās rodas 2 meitšūnas. Viena no meitšūnām paliek meristemātiska, otra diferenciējas tālāk. Vielmaiņas specifika meristemātiskajās šūnās pagaidām nav pietiekami izpētīta. Nav skaidri arī tie faktori, kuri nosaka šīs otrās meitšūnas diferenciācijas virzienu un raksturu. Šūnu diferenciācijas problēma pašlaik ir daudzu zinātnieku uzmanības centrā.

Noskaidrots, ka elpošanas koeficients meristemātiskajās šūnās ir > 1 . Tas nozīmē, ka tajās notiek anaerobā elpošana.

Augu un dzīvnieku organismiem, kā arī to orgāniem un mikroorganismu kultūrām raksturīgs *lielais augšanas periods*, kuru ievēroja



66. att. Likne, kas raksturo lielo augšanas periodu:

1 — lag-fāze; 2 — logaritmiskās augšanas fāze; 3 — augšanas samazināšanās fāze; 4 — stacionārā stāvokļa fāze.

vācu zinātnieks J. Sakss pagājušā gadsimta beigās. To var attēlot ar S veida likni (66. att.), kas rāda, ka šis periods sastāv no 4 atšķirīgām fāzēm. Atsevišķo fāžu ilgums atkarīgs no iekšējiem un ārējiem faktoriem.

Lag-fāzes laikā notiek it kā sagatavošanās intensīvajai augšanai nākamajā fāzē. Lag-fāzes ilgumu palielina fitohormonu iztrūkums vai pārpilnība, inhibitoru klātbūtne, O_2 trūkums vidē, nepiemērota temperatūra, barības vielu trūkums un citi apstākļi.

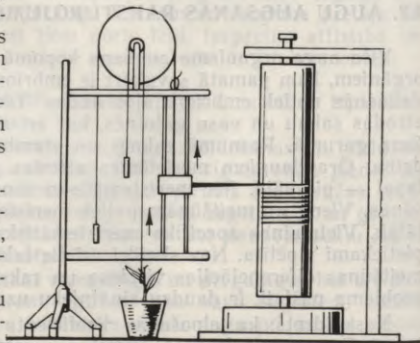
Logaritmiskās augšanas fāzes laikā šūnās notiek intensīvi sintēzes procesi, kuros veidojas kā šūnu uzbūves materiāls, tā arī augšanu regulētās vielas.

Augšanas samazināšanās fāzē iestāšanos izraisa inhibitoru un citu inaktivējošo agentu uzkrāšanās augošajā orgānā (vai mikroorganismu kultūrā). Sajā laikā attiecīgais orgāns jau ir sasniedzis gandrīz normālus, attiecīgajai augu sugai un augšanas apstākļiem raksturīgus izmērus. Augšanas samazināšanās fāze pāriet nākamajā fāzē tad, kad šie izmēri ir sasniegti.

Stacionārā stāvokļa fāzes (vairāk nekā iepriekšējo fāžu) iestāšanos nosaka attiecīgā organisma ģenētiskais kods.

Augšanas ātrums dažādām augu sugām ir atšķirīgs. Ar dažādu ātrumu aug viena un tā paša auga dažādi orgāni. Liels augšanas ātrums ir graudzāļu putekšņīcu kātiņiem. Zieda atvēršanās laikā tie izaug ar ātrumu apmēram 5 mm/min. Bambuku dīgstu lineārās augšanas ātrums ir apmēram 1 mm/min. Ķirbjaugu dīgstiem šis ātrums ir apmēram 0,1 mm/min. Augiem lineārās augšanas ātrums vidēji ir 0,005 mm/min.

Augšanas mērīšanas metodes ir dažādas un atkarīgas no tā, kādu orgānu augšana jā mēra. Stumbra vai dziņumu (vasu) pieaugumu garumā visvienkāršāk izmērīt ar mērlentu vai lineālu pēc noteiktiem laika intervāliem. Jo ātrāka ir



67. att. Auksanogrāfs.

augšana, jo mazākiem jābūt mērīšanas intervāliem. Šim nolūkam var izmantot arī fotografēšanu, augšanu var uzņemt kinolentē, kas ir daudz precīzāks paņēmieni tās ātruma izpētei.

Pieauguma mērīšanai ir arī speciāla aparatūra — *auksanometri* un *auksanogrāfi* (67. att.). Augu galotnei piesien tievu pavedienu, kura otrā galā ir neliels atsvars. Pavedienu pārmet pār horizontālu asi, uz kuras atrodas vai nu rādītājs, vai rakstāmriks. Atsevišķos gadījumos, kad īsā laikā jānosaka niecīgi pieaugumi, lieto horizontālo mikroskopu, kas konstatē pieaugumu pat par 0,1 mm.

Stumbra pieaugumu resnumā noteikt grūtāk, jo tas mainās arī atkarībā no ūdens satura tajā. Organisma vai atsevišķa orgāna pieaugumu attiecīgā laika sprīdī var raksturot arī ar sausnas masas pieaugumu.

Augšanas ātrumu raksturo 2 rādītāji.

1. Ipatnējais augšanas ātrums ir vidējais auga pieaugums noteiktā laika vienībā. To aprēķina pēc formulas:

$$r = \frac{\lg \frac{W_1}{W_0} \cdot 2,3026}{t},$$

kur r — īpatnējais augšanas ātrums;

W_0 — sausnas masa mēģinājuma sākumā;

W_1 — sausnas masa mēģinājuma beigās;

t — laiks.

2. Relatīvais augšanas ātrums parāda pieaugumu procentos no visa auga (vai orgāna) sākuma masas, garuma vai tilpuma. To aprēķina pēc formulas:

$$R = \frac{(W_2 - W_0) \cdot 100}{W_0},$$

kur R — relatīvais augšanas ātrums;

W_2 — auga vai orgāna sausnas masa, tilpums vai citi izmēri attiecīgajā brīdī;

W_0 — tas pats rādītājs mēģinājuma sākumā.

6.3. AUGU ŠONU AUGŠANAS FĀZES

Šņu augšanas procesā var izšķirt 3 augšanas fāzes: 1) *embrionālo*, 2) *stiepšanās* un 3) *iekšējās diferencēšanās fāzi*.

Embrionālās augšanas fāzes laikā notiek šņu dalīšanās, t. i., šņu skaita pieaugums un augšana galvenokārt uz protoplazmas un tās organoīdu rēķina. Šūnas pēc tilpuma ir mazas, tajās nav vakuolu. Sasniedzot noteiktu lielumu, tās atkal dalās. Meristemātisko šņu skaits tomēr nepalielinās, jo puse meitšņu pāriet stiepšanās fāzē.

Stiepšanās fāzes laikā šūnās veidojas vakuolas, kas piepildās ar šūnsulu. Notiek arī šūnapvalka plastiskā stiepšanās, tajā no iekšpuses iespiežoties arvien jaunām celulozes molekulām. Arī stiepšanās

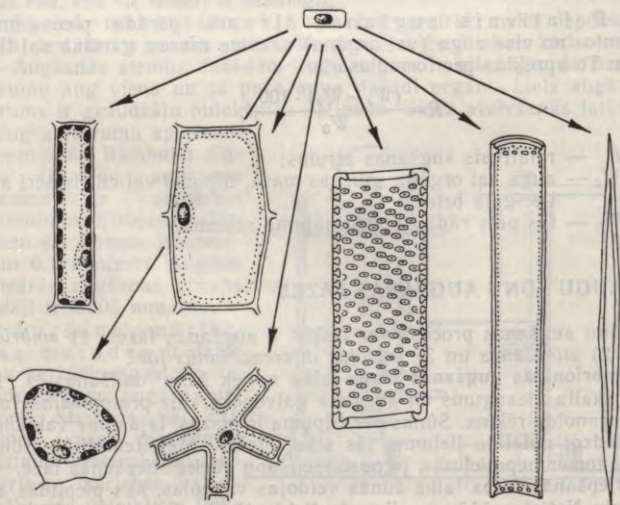
fāzes laikā pieaug protoplazmas masa un šūnas tilpums palielinās apmēram 20—30 un pat 100 reizes salīdzinājumā ar tilpumu embrionālās fāzes laikā.

Iekšējās diferencēšanās fāzē notiek šūnu diferencēšanās un specializēšanās dažādu uzdevumu veikšanai. Veidojas parenhīmas, mezofila, epidermas, mehānisko audu, vadaudu un citas šūnas (68. att.). Arī šīs fāzes laikā var notikt izmaiņas ar šūnapvalku. Vajadzības gadījumā tas var uzbiezināties, var izmainīties arī šūnas saturs, palielinoties plastīdu daudzumam un veidojoties hloroplastiem (lapu un citu zaļo daļu šūnās).

No stiepšanās fāzē 2 blakus bijušām pilnīgi vienādām šūnām diferenciacijas fāzē var izveidoties 2 pavisam atšķirīgas šūnas. Apstākļi, kas izraisa šūnu diferenciaciju, vēl nav noskaidroti.

Pēdējos gados daudzi zinātnieki pievērsušies jautājumam par vielmaiņas īpatnībām šūnās dažādās augšanas fāzēs (N. Potapovs, V. Konarevs, R. Brauns, P. Kramers). Pierādīts, ka šūnu augšana ir cieši saistīta ar nukleīnskābju vielmaiņu (16. tabula).

16. tabulas dati rāda, ka, rēķinot uz masas vienību, ar nukleīnskābēm bagātākas ir embrionālās zonas (meristēmas) šūnas. Tās satur 2/3 no visa RNS daudzuma augšanas zonā. Pēc V. Konareva datiem, šajā zonā vairāk ir arī DNS. Turpretim N. Potapova un N. Obručevas pētījumos, pārrēķinot uz 1 šūnu, ar olbaltumvielām un nukleīnskābēm bagātākas izrādās stiepšanās zonas šūnas. So vielu



68. att. Šūnu diferencēšanās no vienveidīgām meristēmas šūnām.

palielinātā koncentrācija attiecīgu augšanas zonu šūnās saistīta ar jaunveidošanās procesiem, ar konstitucionālo olbaltumvielu sintēzi u. c.

16. tabula

Olbaltumvielu un nukleīnskābju daudzums un elpošanas intensitāte dažādās kukurūzas sakņu augšanas zonās daļās, %
(pieņemot rādītājus meristēmā par 100%)

Saknes augšanas zonas daļas	Uz 1 g svaiga materiāla			Uz 1 šūnu		
	olbaltumvielas	RNS	elpošanas intensitāte	olbaltumvielas	RNS	elpošanas intensitāte
Meristēmas	100	100	100	100	100	100
Stiepšanās	19	24	45	186	258	445
Diferenciācijas	20	13	34	205	220	325

6.4. VITAMĪNU TIPĀ AUGŠANAS REGULATORU NOZĪME EMBRIONĀLĀS AUGŠANAS PROCESOS

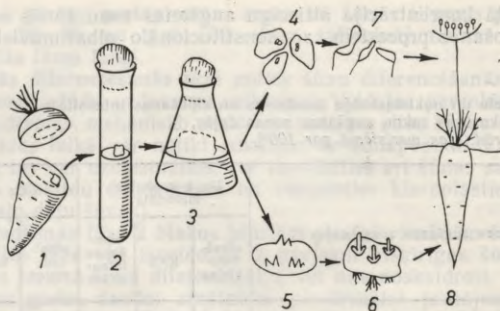
Augu audu kultūras

Augu augšanas procesos svarīga nozīme ir fizioloģiski aktīvām vielām, kuras sauc par *augšanas regulatoriem*. Šo vielu atklāšana ietekmēja materiālistiskā uzskata uzvaru pār vitālistisko, kas izskaidroja augšanas norises kā nemateriālas.

Augos meristemātiskās šūnas ir saistītas ar pārējām augu daļām, kas materiāli nodrošina to dalīšanos. Izolētās audu kultūrās šo materiālo nodrošinājumu dod barības vide.

Šūnu dalīšanos var izraisīt *hormoni* un citi ķīmiskie savienojumi, piemēram, G. Haberlanda atklātā *traumatīnskābe* $\text{COOH}-\text{CH}=\text{CH}-(\text{CH}_2)_8\text{COOH}$. Tā sintezēta arī ķīmiski un darbojas kā aktīvs mitozes stimulators. Augā tā veidojas ievainojumu vietās, pat no adatas dūriena. Šūnu dalīšanos stimulē *citokinīni* — *kinetīns* un tā atvasinājumi, kā arī *leikoantociāni*. Tādi savienojumi ir arī *pantotēnskābe*, *aminobenzoskābe*, *piridoksīns*, *folijskābe*, *mezoīnozīts*, *cisteīns*, *triptofāns*, *hipoksantīns*, *ksantīns*. Embrionālo audu šūnas vienmēr ir bagātas ar šiem savienojumiem. Konstatēti arī šūnu dalīšanās inhibitori, piemēram, CO, cianīdi, dinitrobenzols, daži herbicīdi, kolhicīns (izmanto ģenētikā poliploīdo formu iegūšanai) u. c.

Embrionālās augšanas (šūnu dalīšanās) regulatoru nozīme tika noskaidrota eksperimentos ar *audu kultūrām*. Audu vai šūnu kultūru metode tiek izmantota augu fizioloģijā speciālu pētniecības uzdevumu veikšanai. Tā dod iespēju izolētā veidā kultivēt virszemes daļu vai sakņu meristemātisko audu gabaliņus. Kultivēšanu veic sterilās barības vidēs mēģenēs, kolbās vai Petri traukos. Barības videi jā satur minerālelementi un dažādas organiskās vielas, it īpaši cukuri.



69. att. Burkānu audu kultūru iegūšanas un organogēzes shēma (pēc R. Butenko, 1964):

1 — burkāna sakne; 2 — sterilā barotnē pārvietots audu gabaliņš; 3 — jaunā barotnē pārvietota embrionālo audu masa; 4 — šūnu kultūru suspensija; 5, 6 — organogēzes fāzes; 7 — dīgļveida struktūru veidošanās; 8 — vesela auga reģenerācija.

Audu kultivēšana, pārvietošana jaunā barības vidē jāveic pilnīgi sterilos apstākļos, jo audu kultūrām pagatavotā barotne ir piemērota arī dažādu mikroorganismu augšanai (69. att.). Piemērotā barības vidē, kuru pēc vajadzības maina, un sterilos apstākļos audu kultūras no augu saknēm var augt gadiem, pat gadu desmitiem un izveidot ļoti lielus masas pieaugumus.

Tagad ir iegūti arī citu augu daļu audu un šūnu celmi, kas atbilstīga sastāva barotnēs var augt gadu desmitiem ilgi. Valstīs, kur izmanto audu kultūru metodi dažādu teorētisko un praktisko uzdevumu risināšanai, izveidoti īpaši muzeji, kur saglabā interesantākos un nozīmīgākos augu audu celmus. Šāds muzejs, pateicoties profesores R. Butenko iniciatīvai, ir izveidots arī PSRS ZA K. A. Timirjazeva Augu fizioloģijas institūtā.

Ar audu kultūru metodes palīdzību ir noskaidroti daudzi teorētiski nozīmīgi un praktiski svarīgi jautājumi par augu augšanu un dažādu faktoru ietekmi uz augšanu. Tādējādi tika noskaidrots, ka normāla šūnu augšana notiek tad, ja barotnēs bez minerālvielām, cukuriem un aminoskābēm atrodas arī augšanas regulētājas vielas. Ja audu kultūrām ir optimāli augšanas apstākļi, tad, piemēram, sakņu gabaliņu augšanas ātrums var sasniegt 7 mm diennaktī. Sterilā barības vidē sakņu gabaliņi var augt tikai tad, ja tur nēcīgā daudzumā (koncentrācijā 1:10 milj.) ir tiamīns (B_1 vitamīns). Daudzu augu sakņu augšanai nepieciešamas arī vēl citas vielas, piemēram, tomātu saknēm — piridoksīns (B_6 vitamīns), tauriņziežu saknēm — nikotīnskābe (PP vitamīns).

Visi šie savienojumi ir B grupas vitamīni. Parasti tie sintezējas augu lapās un pārvietojas uz citām augu daļām pa dzīvām šūnām. Tiamīna sintēzei nepieciešama gaisma. Tumsā tas neveidojas. Visi

minētie B grupas vitamīni veido dažu svarīgu fermentu aktīvās grupas. Tiamīns tiamīnpirofosfāta veidā atrodas elpošanas fermenta *karboksilāzes* sastāvā un veido tās aktīvo grupu, bet piridoksīns — aminoskābju sintezētāja fermenta *transamināzes* aktīvo grupu. Nikotīnskābe ir elpošanas fermentu — H_2 pārnēsēju — *dehidrogenāzu* sastāvdaļa. Vitamīni regulē organisma vispārējo vielmaiņu, bet hormoni — atsevišķas organisma funkcijas. Tātad minētajiem savienojumiem ir gan vitamīnu, gan hormonu īpašības.

Mēģinājumos noskaidrojies, ka augu pārējo orgānu augšanai sterilās kultūrās vajadzīgi vēl arī citi savienojumi. Tā, piemēram, nogrieztas zirņu lapas tikai tad sasniedz normālu lielumu un diferenciāciju, ja barības vidē atrodas pieaugušu zirņu lapu ekstrakts. Frakcionējot konstatēts, ka šāds ekstrakts satur purīna bāzes, adenīnu, hipoksantīnu. Tie ir vai nu nukleīnskābju vielmaiņas starpprodukti, vai arī veido dažu fermentu aktīvās grupas.

Tomātu augļu augšanai nepieciešams tomātu augļu ekstrakts.

Sūnu dalīšanos pozitīvi ietekmē arī indolil-3-etilskābe (IES) un citi augsīnu grupas savienojumi.

Mūsu dienās augu audu kultūras ir kļuvušas par biotehnoloģijas sastāvdaļu. Šis kultūras palīdz risināt problēmas, kas saistītas ar augu atveseļošanu no vīrusslimībām, ar tām veic mikroklonēšanu, tās izmanto selekcijas darbā un, risinot sūnu inženierijas jautājumus, iegūst noteikta ķīmiska sastāva biomasu, kuru tālāk izmanto dažādu farmakoloģijā nozīmīgu savienojumu iegūšanai u. c.

6.5. FITOHORMONI UN DABISKIE AUGŠANAS INHIBITORI

Par fitohormoniem sauc pašu augu sintezētos fizioloģiski aktīvos savienojumus, kuri piedalās augu fizioloģisko procesu regulēšanā. Pašlaik pazīstamie fitohormoni iedalās 5 grupās: 1) augsīni (hetero- augsīns u. c.), 2) giberelīni, 3) citokinīni (kinetīns, zeatīns u. c.), 4) abscizskābe un 5) etilēns.

Kavējoša ietekme uz augšanas un citiem fizioloģiskiem procesiem ir arī dažādiem fenolu grupas savienojumiem, kuri daudzās augu sugās ir plaši pārstāvēti. Līdzīgas īpašības atzīmējamas arī benzoskābei, salicilskābei, kumarīnam, skopoletīnam u. c. Visiem šiem savienojumiem tomēr nav tik universāls raksturs un tik vispārēja izplatība augu valstī, kā tas ir abscizskābei un tās atvasinājumiem un etilēnam, kuri vairumā gadījumu mūsu floras pārstāvjos darbojas kā inhibitori — augšanas un citu fizioloģisko procesu kavētāji.

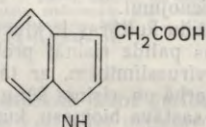
6.5.1. AUKSINI

Pētot augu ģeotropismu, ukraiņu zinātnieks N. Holodnijs 1918. gadā secināja, ka augu augšanas procesos izšķiroša nozīme ir hormoniem, kurus veido vases un sakņu galotņu augšanas konusus meristēmas. Šie hormoni, izveidojušies iekšējās sekrēcijas ceļā

meristemātiskajās šūnās, pēc tam pārvietojas uz stiepšanās zonas šūnām, kur regulē auga atbildes reakciju uz vienpusīgo Zemes gravitācijas spēka kairinājumu. 1924.—1928. gadā N. Holodnijs izstrādāja hipotēzi par hormonu nozīmi tropismu parādībās. Apmēram vienlaicīgi līdzīgas idejas izteica un tām pierādījumus ieguva holandietis F. Vents (1926.—1928. g.).

Holodnija—Venta tropismu hormonālā teorija ieguva plašu atzīnību un pievērsa daudzu zinātnieku interesi pētījumiem par augu hormoniem. Tika konstatēts, ka augi vai nu paši sintezē nepieciešamos fitohormonus, vai arī uzņem no augsnes mikroorganismu izstrādātos fizioloģiski aktīvos savienojumus.

A. Hāgena—Šmita, Dž. Bonnera un citu amerikāņu zinātnieku pēdējo gadu pētījumos iegūtie dati liecina, ka tieši IES (indolil-3-etīl-skābe) ir visizplatītākais augsīnu grupas savienojums augos (vecais nosaukums — heteroaugsīns). Nav pierādīts, ka augos būtu arī *auksīns a* un *auksīns b*, kurus 1935. gadā no dzīvnieku urīna un kukurūzas eļļas ieguva vācu zinātnieks F. Kegls.



β - indolil-3-etīlskābe,
(IES)

IES veidošanās ir saistīta ar augšanas intensitāti. Daudz IES veidojas tieši augošos augšanas konusus. No augšanas konusiem tas pārvietojas augā pa dzīvajām šūnām — lūksni un kambiju.

Dzīvnieku un cilvēku audos, urīnā, siekalās atrodas augsīni. Tiek uzskatīts, ka tie nokļūst ar augu valsts pārtikas produktiem. IES sintēzi augos pozitīvi ietekmē bagātīgs slāpekļa mēslojums un apgaismojums, kurā vairāk garāko gaismas viļņu.

IES daudzums ir atšķirīgs ne tikai dažādos augos, piemēram, kukurūzas graudu endospermā — 105 mg/kg svaiga materiāla, kviešu graudu endospermā — 22, bet rīsu endospermā — 0,25 mg/kg svaiga materiāla, bet arī viena un tā paša auga dažādos orgānos. Visvairāk tā ir dīgstu galotnēs. Jaunās lapās IES ir apmēram 6 reizes mazāk nekā augšanas konusus, bet pieaugušās lapās šī starpība sasniedz pat 40 reizes.

Nevienmērīgo sadalījumu izskaidro ar to, ka IES tiek patērēta augšanas procesos. Lapās veidojas tās priekštecis — *triptofāns*, kas pārvietojas uz augšanas konusiem, kur no tā veidojas IES. Ja augšanas konusu nogriež, IES saturs augā strauji samazinās. M. Moisejeva noskaidrojusi, ka ziemas periodā IES pārvietojas akropetālā virzienā (no saknēm un stumbra uz augšu, uz pumpuriem), turpre-

tim vasarā šai plūsmai ir pretējs — bazipetāls virziens. Auksīnu pārvietošanās ātrums atkarīgs no elpošanas intensitātes, temperatūras, apgaismojuma un citiem apstākļiem.

Mūsdienās tiek sintezēti un lietoti dažādi fizioloģisko procesu regulatori, starp kuriem ir arī IES atvasinājumi. Daži no tiem, piemēram, fenilheteroauksīns un β -indolil- γ -sviestskābe uzrāda vēl lielāku fizioloģisko aktivitāti nekā IES. Fizioloģiska aktivitāte konstatēta dažiem savienojumiem, kuri satur sulfhidrilgrupu, kā arī daudziem fenoksi- un naftil-savienojumiem, piemēram, 2,4D (2,4-dihlorfenoksi-etīlskābe), α -naftiletīlskābei, šo skābju sāļiem un citiem savienojumiem.

Augu audos atrasti arī citi auksīnu grupas savienojumi, piemēram, indolil-3-acetaldehīds, indolil-3-acetonitrils, indolil-3-pirovinogskābe, indolil-3-glikolskābe, indolil-3-pienskābe, IES metilesteri un etilesteri, 5-hidroksi-IES, kā arī triptofāns, triptamīns, triptofols, 5-hidroksitriptamīns (serotonīns). Kā atzīmē V. Poļevs (1982), audos, kur tie var pārvērsties par IES, tie uzrāda fizioloģisko aktivitāti.

Audos IES sastopama gan brīvā, gan ar olbaltumvielām, glikozīdiem vai peptīdiem saistītā veidā. Tieši saistītā veidā audos tās parasti ir vairāk. Fizioloģiski aktīva ir brīvā IES forma. IES šūnās iekļūst pasīvā, t. i., difūzijas ceļā, kura aktivizējas, ja audos pieaug H^+ koncentrācija. Turpretim IES sekrēcija no šūnām, kur tā veidojusies, uz āru notiek, pateicoties specifisku permeāžu darbībai (Poļevs, 1982).

Jau sen atzīmēta IES un tās ķīmisko analoģu daudzpusīgā fizioloģiskā iedarbība. Kā atzīmē K. Dorflings (1985), molekulārā līmenī šī iedarbība izpaužas 3 virzienos:

- 1) aktivizē olbaltumvielu sintēzi;
- 2) ietekmē fermentu aktivitāti;
- 3) izmaina membrānu transporta īpašības.

Ļoti būtiska ir arī auksīnu spēja izraisīt pastiprinātu protonu izdalīšanos no šūnām cauri membrānām (aktivizē t. s. «protonu sūkni»). To var novērot jau pirmajās minūtēs pēc audu apstrādes ar vājiem (ap $10^{-6}M$) auksīnu šķīdumiem, kam jau pēc dažām minūtēm seko augšanas aktivizācija. Šis ir t. s. ātrās reakcijas. Bez tam auksīni izraisa arī lēnās reakcijas, kas norisinās nevis dažās minūtēs, bet dažās stundās. Šo lēno reakciju laikā notiek to gēnu ekspresijas inducēšana, kas atbildīgi par šūnu stiepšanās fāzes realizāciju.

IES un to analoģu darbība atkarīga no šo vielu koncentrācijas audos. Koncentrācijai pieaugot, stimulējošo ietekmi nomaina kavējošā. IES un tās analoģi — auksīni

1) palielina šūnapvalka plastisko stiepšanos; padara brīvākas saites starp celulozes micellām šūnapvalkā. Līdz ar to šūnas izstiepjas vieglāk un var uzsūkt vairāk ūdens;

2) palielina membrānu caurlaidību attiecībā pret ūdeni;

3) izmaina protoplazmas fizikālās īpašības (samazina stīgrību);

4) ietekmē enerģētisko procesu apstākļus (stimulē ATP veidošanos);

5) stimulē sintēzes procesus, it sevišķi olbaltumvielu sintēzi, nukleīnskābju veidošanos, kā arī šūnapvalka veidotāju komponentu biosintēzi.

Ja augos pārsvarā ir vielas ar zemu redoksi potenciālu, tad IES iedarbības efektivitāte palielinās. Ja šūnā pārsvarā ir vielas ar augstu redoksi potenciālu, tad šī iedarbība ir vāja. Izteiktas domas, ka IES aktivitāte atkarīga no tās spējas veidot *helātus*. Novērots, ka Ca^{2+} traucē šūnapvalka izstiepšanos. Helāti saista Ca^{2+} , novēršot tā traucējošo darbību. IES ietekmē vielmaiņu ne tikai citoplazmā, bet arī kodolā, tādējādi veicinot šūnu dalīšanos. Tā aktivē nukleīnskābju, it sevišķi RNS sintēzi, kā arī oksidatīvo fosforilāciju. R. Butenko uzskata, ka augšanas, bet it sevišķi šūnu diferenciācijas procesos liela nozīme ir savstarpējai saistībai starp nukleīnskābju un IES vielmaiņu.

IES kavē askorbīnskābes oksidāciju un tās pāriešanu dehidroformā, kura inhibē augšanu.

Tā kā IES fizioloģisko aktivitāti nosaka tās saistība ar olbaltumvielām, tad savienojumi, kuri spēj konkurēt ar IES attiecībā uz olbaltumvielām, var likvidēt auksīnu stimulējošo iedarbību, piemēram, kumarīns, skopoletīns u. c.

IES satura noteikšanai gatavo auga materiāla izvilkumu sēra ēterī vai verdošā metanolā, to koncentrē un pēc tam, izmantojot papīra vai plānslāņa hromatogrāfiju, atdala no citiem savienojumiem. No identificētās hromatogrammas zonas gatavo eluātu, ko tālāk izmanto darbā ar biotestiem. Ar šīs metodes palīdzību var noteikt $3 \cdot 10^{-6} \div 3 \cdot 10^{-4}$ M IES. Daudz jutīgāka ir specifiskā spektrofotometriskā metode, kura neprasa sevišķi rūpīgu šķīduma attīrīšanu un spēj uzrādīt IES koncentrācijā $10^{-8} \div 10^{-7}$ M. Ir izstrādāta arī gāzu hromatogrāfijas metode IES noteikšanai ar vēl augstāku jutību.

6.5.2. GIBERELINI

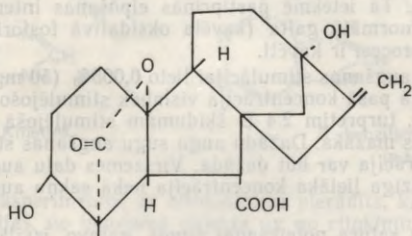
Šīs grupas fitohormonu atklāšana un izpēte ir notikusi apmēram vienlaicīgi ar auksīniem Japānā.

Valstis, kur kopš seniem laikiem audzē rīsu, tika novērota t. s. «trako dzinumu» slimība.

1898. g. japāņu zinātnieks Hori noskaidroja, ka šo slimību izraisa sēne *Gibberella fujikuroi*. 1926. gadā E. Kurosava pierādīja, ka barotne, kurā augusi šī sēne, arī pēc filtrēšanas un novārišanas spēj izraisīt minēto slimību.

1938. gadā T. Jabuta no barotnes, kur augusi sēne, ieguva kristālisku preparātu, kuru nosauca par giberelīnu. Pēc tam šie darbi uz desmit gadiem tika pārtraukti, un tikai 1955. gadā angļu zinātnieks B. Kross vēlreiz ieguva giberelīna kristālisko preparātu un noskaid-

roja tā ķīmisko formulu, bet 1959. gadā atšifrēja arī tā sarežģīto struktūrformulu. Tagad augos atrasts ap 60 dažādu giberelīnu. Visplašāk pārstāvēta un visbiežāk arī lieto *giberelskābe* (A_3), kuras formula ir $C_{19}H_{22}O_6$. Tā ir tetracikliskā dehidrosilaktonskābe ar 8 asimetriskiem C atomiem. Giberelīnam ir vairāk par 250 optisko izomēru. Tagad to iegūst sintētiski. Giberelīnu ietekme uz augiem ir mazāk specifiska un daudzpusīgāka nekā auksīniem. Giberelīni



Giberelskābe (A_3)

- 1) darbojas lielākā koncentrāciju diapazonā nekā IES,
- 2) vāji stimulē koleoptīļu augšanu, bet stipri — īsto lapu augšanu, palielinot tām garuma un platuma attiecību,
- 3) stipri ietekmē stumbru stiepšanos garumā, jo stimulē šūnu dalīšanos un šūnu augšanas stiepšanās fāzi; stimulē IES veidošanos un transportu,
- 4) izraisa lapu etiolāciju, jo kavē hlorofila veidošanos,
- 5) ietekmē pundurformu augšanu, rezultātā izaug normāli vai lieli augi,
- 6) pārtrauc bumbuļu miera periodu, bet pagarina miera periodu kokaugiem, ja tie ar giberelīnu apstrādāti rudenī,
- 7) nestimulē kallusa un sakņu veidošanos spraudņiem,
- 8) stimulē garās dienas augu ziedēšanu.

Giberelīnu lieto miglojuma veidā uz lapām vai arī pilienu veidā uz augšanas konusiem.

Giberelīna stimulējošā ietekme saistīta ar tā spējam inhibēt *auksinoksidāzi* — fermentu, kas oksidē un noārda IES, tāpēc audos palielinās auksīna saturs.

Raksturīga ir giberelīna ietekme uz augu lineāro augšanu. Pēc M. Cailahjana pētījumiem, ar giberelīnu apstrādāto augu garums pārsniedzis neapstrādāto augu garumu par 150—200%. O. Sitņikova konstatējusi, ka giberelīna ietekmē nav mainījušās šūnas osmotiskās īpašības, bet izmainījusies (samazinājusies) protoplazmas stīgrība un elastība. Tieši šīs protoplazmas īpašības ir svarīgas fizioloģisko procesu norisei. Citi autori konstatējuši, ka giberelīna

ietekmē augā palielinās ogļhidrātu un olbaltumvielu saturs, pastiprinās minerālvielu uzņemšana. D. Morgāns norāda, ka hlorofila daudzuma samazināšanās giberelīna ietekmē novērojama tikai gadījumos, kad augs nav pietiekami apgādāts ar slāpekli.

Pēc S. Grebinska datiem, augu augšanas stimulācija ar giberelīnu ir efektīva tikai tad, ja arī pārējie augšanas faktori (minerālā barošana, mitrums, gaiss un it sevišķi siltums) ir optimumā. Augšanai nelabvēlīgos apstākļos giberelīns augos izraisa patoloģiskas izmaiņas. Tā ietekmē pastiprinās elpošanas intensitāte, bet ir traucēta tās normālā gaita (kavēta oksidatīvā fosforilācija), tāpēc arī sintēzes procesi ir kavēti.

Visbiežāk augšanas stimulācijai lieto 0,005% (50 mg/l) giberelīna šķīdumu. Tādā pašā koncentrācijā vislabāk stimulējošo iedarbību uzrāda arī IES, turpretim 2,4 D šķīdumam stimulējošā koncentrācija ir 5—10 reizes mazāka. Dažādu augu sugu augšanas stimulēšanai šo vielu koncentrācija var būt dažāda. Virszemes daļu augšanas stimulēšanai vajadzīga lielāka koncentrācija nekā sakņu augšanas stimulēšanai.

Giberelīnu satura noteikšanai augos gatavo izvilkmumu etanolā, metanolā vai buferšķīdumos. Seko diezgan sarežģīta šķīduma attīrīšana no piemaisījumiem, koncentrēšana un papīra vai plānslāņa hromatogrāfija. Pēc tās joslu identificēšanas pagatavo eluātu, ko izmanto giberelīna satura noteikšanai ar biotestiem. Par biotestiem izmanto kukurūzas dīgstu atgriezumus, pundurzirņu dīgstus, miežu graudu pusītes, kas nesatur dīgļi. Pedējā gadījumā par giberelīnu daudzumu un aktivitāti spriež pēc α -amilāzes darbības — cietes hidrolīzes par cukuriem.

No fizikāli ķīmiskajām metodēm giberelīna noteikšanai visbiežāk lieto gāzu hromatogrāfiju. Šajā gadījumā nav nepieciešams veikt garo un sarežģīto šķīdumu attīrīšanas un koncentrēšanas darbu.

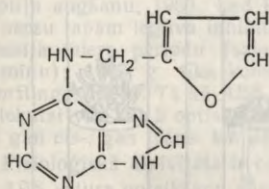
Giberelīni, tāpat kā IES, augos var būt gan brīvā, gan saistītā veidā. Saistītie giberelīni ir neaktīvi vai ar vāju aktivitāti.

Giberelīni veidojas augu hloroplastos vai proplastidās no priekšteča mevalonāta. Tie tiek transportēti gan pa koksnes, gan pa lūksnes vadu elementiem.

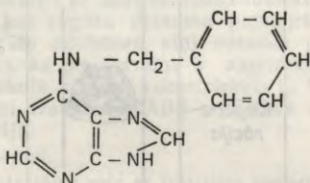
6.5.3. CITOKINĪNI

Citokinīni savu nosaukumu ieguvuši, pateicoties to spējam stimulēt šūnu dalīšanos (citokinēzi). Jau pirms apmēram 40 gadiem MVU profesors D. Sabinšins izteica domu, ka augu šūnu dalīšanos stimulē kādi vēl nenoskaidroti nukleīnskābju vielmaiņas produkti. 1955. gadā šo šūnu dalīšanās faktoru kā DNS degradācijas produktu tirā veidā ieguva ASV zinātnieki K. Millers, F. Skugs, M. fon Zalcs un F. Strongss. Viņi noskaidroja, ka tas ir 6-furfurilaminopurīns, un nosauca to par kinetīnu. Vēlāk tas tika iegūts arī ķīmiskās sintēzes ceļā. D. Letams 1963. gadā no negatīviem kukurūzas graudiem

iegūva citu šīs grupas savienojumu, kuru nosauca par zeatīnu. Tagad noskaidrots, ka kinetīns, zeatīns, kā arī to analogi plaši izplatīti augos. Tā, piemēram, viens no šiem analogiem — 6-benzilaminopurīns (BAP) uzrāda pat lielāku fizioloģisko aktivitāti nekā kinetīns.



Kinetīns



6 - benzilaminopurīns
(BAP)

Daudzos eksperimentos ar citokinīniem pierādīts, ka atkarībā no to koncentrācijas, no lietojamā objekta un no citokinīnu un augsu attiecības tie var

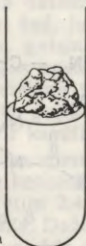
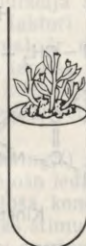
- 1) stimulēt šūnu dalīšanos;
- 2) aktivēt šūnu stiepšanos;
- 3) veicināt šūnu, audu un orgānu diferencēšanos;
- 4) pagarināt orgānu, piemēram, lapu, mūžu.

Noskaidrots, ka citokinīni var būt tRNS komponenti (Dorflings, 1985); tādējādi iespējama to piedalīšanās olbaltumvielu sintēzē.

Citokinīni regulē augu organogēzi. To sevišķi labi var novērot veselu augu reģenerācijā no audu kultūrām (70. att.). Ar citokinīnu palīdzību izdevies pārtraukt pumpuru, bumbuļu un sēklu miera periodu. Tie piedalās augu vecuma izmaiņu regulēšanā un arī jau izaugušo orgānu, it sevišķi lapu, vielmaiņā. Citokinīni veidojas saknēs, tādēļ viņu iedarbībā izpaužas arī sakņu ietekme uz fizioloģiskajiem procesiem, kas notiek virszemes daļās. O. Kulajevas darbos konstatēts, ka citokinīni, tāpat kā citi fitohormoni, nav specifiski augu sugām. No saknēm ar sulošanas sulu uz augšu paceļas citokinīnu tipa vielas, kas nonāk lapās un piedalās tur notiekošo vielmaiņas procesu hormonālajā regulēšanā. Citokinīnu daudzums sulā mainās dažādos ontogēzes periodos. O. Kulajeva (1971) noskaidrojusi, ka citokinīni stimulē olbaltumvielu sintēzi kā lapās, tā arī izolētos hloroplastos, jo aktivē RNS sintēzi.

Citokinīnus lieto vēl mazākās koncentrācijās nekā jebkuru no iepriekš minētajiem fitohormoniem. Gatavojot barotnes audu kultūrām, citokinīnus, visbiežāk kinetīnu, pievieno tikai 0,5—1 kg/l.

Lai iegūtu 1 mg zeatīna, franču zinātnieks D. Letams pārstrādāja 70 kg negatavu kukurūzas sēklu. Izrādās, ka daudz citokinīnu ir augošās sēklās un augļos. Citās augu daļās to ir daudz mazāk. Sakarā ar to citokinīnu daudzuma tieša noteikšana pēc ķīmiskām metodēm ir ļoti apgrūtināta. Bieži šim nolūkam izmanto bioloģiskos

IES	3×10^{-6}	3×10^{-6}	3×10^{-8}
Kinetīns	2×10^{-7}	2×10^{-8}	1×10^{-6}
Reģenerācija			
	A	B	C

70. att. Sakņu un virszemes daļu reģenerācija audu kultūrās atkarībā no fitohormonu koncentrācijas:

A — embrionālo audu augšana; B — sakņu veidošanās un augšana; C — virszemes daļu aizmetņu veidošanās un augšana.

testus — audus vai orgānus, kas paši šos savienojumus nesintezē, bet saņem no citiem orgāniem, piemēram, tabakas stumbra serdes audu kultūras, sojas dīgļlapu kallusu, miežu lapu gabaliņus, kur citokinīnu klātbūtnē tiek aizkavēta hlorofila noārdīšanās u. c.

Izvilumus no augu materiāla gatavo 70—95% etanolā, etilacetātā vai metanolā, pēc tam tos attīra kolonnās ar sefadesku, katjonītiem vai anjonītiem (atkarībā no šķīduma reakcijas), ar aktivēto ogli un citādi un tālāk izmanto vai nu papīra, vai plānslāņa hromatogrāfiju. Pēc hromatogrammu joslu identificēšanas vajadzīgo eluē un izmanto tālākai noteikšanai ar biotestiem vai arī ar instrumentālām, fizikāli ķīmiskām metodēm, piemēram, infrasarkanā spektrofotometriju, gāzu hromatogrāfiju, maspektrometriju.

Citokinīni augos ir gan brīvā, gan saistītā veidā. Fizioloģiski aktīvi ir brīvie trans-izomēri.

Par citokinīnu sintēzi pilnīgi drošu ziņu nav. Acīmredzot tie tomēr ir nukleīnskābju vielmaiņas produkti. K. Dorflings (1985) min vēl arī citu iespējamo to biosintēzes ceļu, kad adenīnam tiek pievienota sānu ķēde. Tā kā zeatīnam šī sānu ķēde sastāv no 5 C atomiem, tas liek domāt, ka tā veidojusies izoprēna vielmaiņas procesā. Zeatīna noārdīšanos shematiski var attēlot šādi:

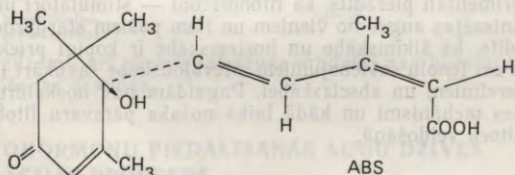
zeatīns → adenīns → hipoksantīns → ksantīns
 urīnviela ← alantoinskābe ← urīnskābe ←
 galaprodukts

6.5.4. ABCIZSKĀBE (ABS)

Abcizskābes atklāšanā un tās ķīmiskās struktūras noskaidrošanā veiksmīgi un nozīmīgi bijuši šādi gadi: 1949., kad T. Hembergs no snaudošiem kļavas pumpuriem ieguva vielu, kas nomāca auzu koleoptiļu augšanu; 1963., kad P. Horings ar saviem līdzstrādniekiem no bērzu lapām ieguva inhibitoru, kas augošu dzinumumu pumpuriem izraisīja miera periodu (savu iegūto inhibitoru viņi nosauca par dormīnu); 1967. g. tika konstatēts, ka šis dormīns ir abcizskābe (Dorflings, 1985). Tā kā ABS molekulā ir viens asimetriskais C, tad molekulai var būt 2 optiskie izomēri. Dabiskajai ABS sānu ķēde var būt gan cis-, gan trans- konfigurācijā.

Fizioloģiskā aktivitāte ir cis- formai.

ABS saturu noteikšanu augu materiālos veic ar līdzīgām metodēm kā citu fitohormonu noteikšanu: gatavo izvilkmus, tos attīra, sadala ar hromatogrāfijas palīdzību, identificētās joslas eluē un ar biotestu vai fizikāli ķīmisko metožu palīdzību nosaka ABS saturu ņemtajā paraugā. Kā biotestu izmanto atvārsnīšu aizvēršanos ABS klātbūtnē. Šī metode dod iespēju noteikt 10^{-8} — 10^{-4} M ABS. Dažkārt ABS noteikšanai izmanto arī tās antitranspiranta īpašības, tās spēju nomākt α -amilāzes sintēzi graudzāļu sēklās.



No fizikāli ķīmiskajām metodēm ABS noteikšanai izmanto UV spektrometriju, gāzu hromatogrāfiju, masspektrometriju.

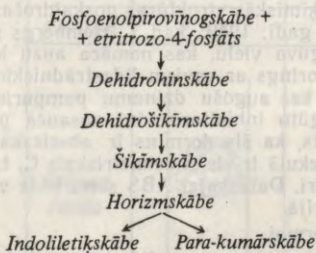
ABS biosintēzē tiek izmantota mevalonskābe. V. Poļevs (1982) min arī citu ceļu, kur šim nolūkam tiek izmantoti karotinoīdu noārdīšanās produkti. Kā starpprodukts tad veidojas ksantoksīns.

ABS augos var pārvietoties kā bazipetālā, tā akropetālā virzienā. ABS sintezējas šūnu citoplazmā gan lapās, gan saknēs. Samērā daudz to var atrast hloroplastos.

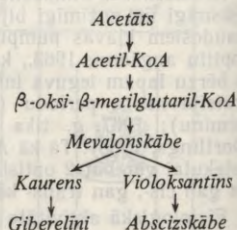
ABS regulē augšanas un morfoģenēzes procesus, uzrādot inhibējošu ietekmi koncentrācijā 0,05—0,5 mkg/ml. Svarīga nozīme tai izrādījusies augļu nogatavošanās periodā un augu pārejā miera periodā. ABS veicina lapu un augļu nomešanu, piedalās ģeotropisma reakcijā. Iepriekš atzīmētā ABS īpašība samazināt augu transpirāciju — tā darbojas kā antitranspirants.

Ir uzskats, ka ABS darbība vērsta uz gēnu un membrānu aktivitātes regulāciju.

1. Indolu un fenolu savienojumi



2. Giberelīni un abscizskābe



Inhibitori pavājina elpošanu (vispār — enerģētisko vielmaiņu) un fitohormonu aktivitāti. Fenolu grupas inhibitori iedarbojas galvenokārt uz fermentu aktivitāti, bet abscizskābe inhibē pašu fermentu sintēzi, kā arī kavē šūnu dalīšanos, nukleīnskābju sintēzi un giberelīnu veidošanos.

Etiolētos dīgstos augšanas inhibitori nav konstatējami. Apgaismojot šādus dīgstus, sāk veidoties inhibitori. Tas izraisa līdzsvara iestāšanos starp stiepšanās un diferenciācijas fāzēm augšanā.

Eksperimentāli pierādīts, ka fitohormoni — stimulatori un inhibitori — sintezējas augos no vieniem un tiem pašiem starpproduktiem.

Pierādīts, ka šikīmskābe un horizmskābe ir kopīgi priekšteči kā indolu, tā arī fenolu savienojumiem. Mevalonskābe savukārt ir priekštecis giberelīniem un abscizskābei. Pagaidām nav noskaidrots, kādi regulācijas mehānismi un kādā laikā nosaka pārsvaru fitohormonu vai inhibitoru veidošanā.

6.5.5. ETILENS

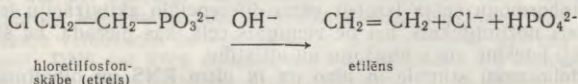
Pirmo reizi etilēna (C_2H_4) ietekmi uz augu augšanu novēroja D. Nelubovs 1901. gadā, bet tikai sešdesmitajos gados to sāka uzskatīt par fitohormonu. Tas ir vienīgais gāzveidīgais augšanas regulators. Niecīgā koncentrācijā (0,001—0,1 mkl/l) tas spējīgs kavēt augu augšanu vai izmainīt tās raksturu, paātrināt augļu nogatavošanos. Etilēnu sintezē ne tikai augstākie un zemākie augi, bet arī sēnes un baktērijas. Augstākos augos etilēna veidošanās atkarīga no to attīstības stadijas. Etilēna biosintēze ievērojami palielinās, lapām novecojot un augļiem nobriestot. Izejmateriāls tā sintēzei ir metionīns:

ATP
 metionīns → S-adenozilmetionīns → 1-aminociklopropān-1-karbonskābe → etilēns.

Reakcija ir endergoniska, notiek gaismā, tās norisei nepieciešama ATP, kas sākumā aktivē metionīnu, pārvēršot to par S-adenozilmetionīnu.

Ir izteiktas domas, ka fermentu sistēma, kas nodrošina etilēna sintēzi, atrodas šūnu plazmolemmā. Tā kā etilēns ir gāze, tad tā pārvietošanās augā notiek difūzijas ceļā.

Etilēna noteikšanai izmanto gāzu hromatogrāfiju. Kaut gan parasti etilēnu pieskaita pie inhibitoriem, tomēr tā ietekme uz augu fizioloģiskiem procesiem ir vispusīgāka. Tā, piemēram, rīsa dīgstu augšanu tas ietekmē stimulējoši. Etilēnu uzskata par specifisku novecošanās hormonu. Tas veicina lapu nobiršanu, augļu nogatavošanos, pumpuru miera perioda iestāšanos. Ļoti būtiska ietekme etilēnam ir stresa situācijās, kad augs, nonācis nelabvēlīgos apstākļos, ir spiests strauji izmainīt savu hormonālo un vispārējo vielmaiņu. Etilēna biosintēzi audos pavada straujš elpošanas intensitātes pieaugums. Etilēna ietekmē novērojama lapu epinastija. Tas kavē IES pārvietošanos, darbojas kā IES antagonists koleoptiļu stiepšanās procesā. Kavējot stumbra stiepšanos garumā, tas stimulē tā parestināšanos un mehānisko audu diferenciāciju. Tieši šī etilēna īpašība kļuva par pamatu etilēnveidotāju pretveldres preparātu ražošanai un plašai izmantošanai lauksaimniecībā. Šie preparāti — etrels, etefons, kampozāns, gidrels un citi, sairstot augā un ūdenī, veido etilēnu:



Kā redzams, arī pārējie sairstšanas produkti nav bīstami un nerada piesārņošanas draudus.

6.6. FITOHORMONU PIEDALĪŠANĀS AUGU DZĪVES REGULĀCIJAS PROCESOS

Visiem fitohormoniem ir kopēja īpašība — tie mazos daudzumos sintezējas pašos augos, pārvietojas pa augiem un augšanas zonās izraisa asimilātu (būvmateriāla) pieplūdi. Gan fitohormoni, gan inhibitori piedalās orgānu savstarpējās, korelatīvās iedarbības regulācijā. Dažos gadījumos induktors, iekams izraisa diferenciāciju, dod «grūdienu» uz šūnu dalīšanos.

Par šūnu stiepšanās fāzes induktoriem tiek uzskatīti apeksa pH un augsni gradienti. Fitohormonu koncentrācija vai attiecības var arī nepiedalīties regulācijā, pārejot uz stiepšanos. Stiepšanās augšana saistīta ar ievērojamu šūnsulas paskābināšanos.

Vispārliedzošākais piemērs, kas liecina par gēnu aktivāciju ar hormoniem, ir α -amilāzes indukcija graudzāļu sēklās ar giberelīna palīdzību. Sēklām dīgstot, šis ferments katalizē rezerves cietes hidrolīzi. Giberelīns izraisa šī fermenta veidošanos dzīvājās aleirona kārtas šūnās, no kurienes tas difundē endospermā, kur ir uzkrāta ciete. Dabiskos apstākļos giberelīns veidojas sēklas dīgļīti, eksperimenta apstākļos tas var tikt piegādāts no ārpuses. Pētījumos ar ^{14}C un ^3H

izotopiem parādīts, ka α -amilāze veidojas no jauna, nevis aktivējās esošā. Pagaidām nav noskaidrots, vai giberelīns iedarbojas uz transkripciju un izraisa mRNS sintēzi, kas nepieciešama α -amilāzes veidošanai, vai šī ietekme izpaužas uz translāciju, bet transkripciju izraisa pēc atgriezeniskās saites principa. Katrā ziņā šī gēnu aktivācija ir diferenciāla: reizē ar α -amilāzi giberelīns inducē arī ribonukleāzes un proteāzes, bet neinducē, piemēram, nitrātreduktāzi, toties to inducē citokinīni.

Selektīvā gēnu aktivācija novērojama arī auksīnu un citokinīnu ietekmē. Tā, piemēram, citokinīni inducē izocitrātlāzes, proteīnāžu (endopeptidāžu), nitrātreduktāzes un citu veidošanos. Auksīni inducē fermentus, kas sintezē celulozi, invertāzi u. c. Auksīni un citokinīni inducē arī DNS-polimerāzi, tādējādi stimulējot DNS sintēzi. Ar indukciju izraisītās reakcijas raksturs atkarīgs gan no hormona, gan no gēnu modeļa akceptējošā šūnā. Piemēram, giberelīns α -amilāzi inducē tikai nogatavojušos sēklu aleirona šūnu kārtā. Pupiņu hipokotila šūnās α -amilāzes veidošanos inducē citokinīni. Pavisam jaunos rīsa dīgstos citokinīni inducē fosfoglikonādehidrogenāzi, bet vecākos šīs sugas augos tas pats hormons inducē pavisam citus fermentus: ribulozodifosfātkarboksilāzi un triozofosfādehidrogenāzi.

Fitohormonu spēja izraisīt gēnu diferenciālo aktivizāciju ir varbūt pats nozīmīgākais, bet ne vienīgais ceļš, kas pierāda, kā šie regulētāji ietekmē augu augšanu un attīstību.

Fitohormoni stimulē *in vivo* un *in vitro* RNS un olbaltumvielu sintēzi pat izolētos šūnu kodolos. Ir iegūti šīs ietekmes eksperimentālie pierādījumi katram fitohormonam atsevišķi. Pēc apstrādes ar fitohormoniem RNS molekulā izmainās bāzu sastāvs. Arī tas norāda uz hormoniem kā gēnu diferenciālās aktivācijas aģentiem.

Fitohormonu darbības sistematiskajai izpētei izmanto dažādus inhibitorus: ribonukleāzi, aktinomicīnu (RNS sintēzes inhibitori), puromicīnu (olbaltumvielu sintēzes inhibitori). Pielietojot šos inhibitorus tāpat kā elpošanas indes, fitohormonu inducējošā darbība tiek pārtraukta. Ir dati, kuri liecina par to, ka piemēram, giberelīns tāpat ietekmē augu augšanu un attīstību kā RNS, kura ekstrahēta no audiem, kas bijuši apstrādāti ar giberelīnu. (Objekts — topinambūra bumbuļi.)

Fitohormoniem raksturīgs tas, ka tie iedarbojas nevis uz kādu vienu fermentu, bet gan uz veselu programmu. Fitohormoni regulē lielās programmas, nevis atsevišķas reakcijas, kā tas notiek citu metabolītu ietekmē. Fitohormoni bieži vien darbojas tieši sintēzes vietās. Citādi tas ir dzīvnieku organismos. Tur hormoni pārvietojas lielos attālumos.

Katrs fitohormons ir polifunkcionāls. Tie ir dabiski vielmaiņas regulētāji. Konstatēts, ka fitohormoni palielina hromatīna matricaktivitāti. Piemēram, ķirbju dīgļlapās citokinīnu ietekmē rodas vairāk polisomu un tās ir aktīvākas.

V. Poļevoja eksperimentos iegūti dati par fitohormonu ietekmi uz membrānām. Tas attiecas gan uz IES, gan uz citokinīniem. Jau pēc 2 minūtēm no citokinīnu saņemšanas šūnas pastiprināti uzņem ūdeni.

Fitohormonu regulējošā iedarbība ir atkarīga no

- 1) hormona specifiskuma uz kādu procesu un tā koncentrācijas audos;
- 2) objekta specifiskuma (piemēram, novecošanās procesus graudzāļu lapās aizkavē citokinīni, bet kokaugu lapās — IES);
- 3) objekta gatavības «saprast hormonu valodu». Ontoģenēzē augu audi vai šūnas pakāpeniski iegūst šo gatavību;
- 4) kādu citu vielu trūkuma, kuru dēļ reakcija nenotiek;
- 5) kādu citu nehormonālu faktoru traucējumiem.

Izolētā hromatinā var inducēt RNS veidošanos ar fitohormonu (citokinīnu, augsīnu) palīdzību tikai tādā gadījumā, ja reaģējošajai sistēmai pievieno olbaltumvielas.

Darbos ar augu objektiem ir iegūti dati par fitohormonu saistīšanos ar histoniem. Novērots, ka giberelīns palielina DNS molekulu aktivitāti mRNS molekulu veidošanā, bet augsīni pastiprina RNS-polimerāzes darbību.

Fitohormoniem ir regulējoša ietekme arī translācijas līmenī, stimulējot transkripciju pēc atgriezeniskās saites principa. Izteiktas domas par augsīnu un giberelīnu stabilizējošo ietekmi uz mRNS, inducējot amilāzi aleirona slāņa šūnās. Novērota arī tiešā augsīnu un citokinīnu ietekme uz olbaltumvielu sintēzi. Citokinīni var izraisīt bumbulu veidošanos kartupeļiem. Arī šīnī gadījumā galvenā nozīme ir nevis DNS vai RNS sintēzei, bet gan olbaltumvielu sintēzei. Fitohormonu ietekmes mehānisms uz translāciju nav skaidrs.

Konstatēts, ka augsīnu inducētā augšanas paātrināšanās stiešanās zonā rodas jau pēc 1—2 minūtēm, t. i., apmēram vienlaicīgi ar augsīnu iekļūšanu šūnā. Acīmredzot augsīni neietekmē gēnu regulācijas mehānismu — tas būtu pārāk gauss.

Kā jau atzīmēts, augsīni spēj izraisīt pastiprinātu H^+ izdalīšanos cauri membrānām, aktivē ATP-āzes membrānās, audos paskābina vides reakciju. Toties fitohormonu ietekme uz attīstību norisinās gausi. Tai vajadzīgas dažas stundas, pat dažas diennaktis, līdz parādās šīs ietekmes rezultāti. Tas ir laiks, kas ir pilnīgi pietiekošs gēnu diferenciālajai aktivācijai.

Gain augu, gan dzīvnieku hormoni darbojas, domājams, ar alloesterisko olbaltumvielu starpniecību. Alloesteriskās olbaltumvielas ir represori vai modulatori gēnu aktivācijā. Alloesteriskie fermenti darbojas fermentu aktivācijā, alloesteriskās olbaltumvielas (permeāzes) — vielu transportā cauri membrānām. Alloesteriskās olbaltumvielas atrodamas arī šūnapvalkos. No to klātbūtnes atkarīga šūnapvalku elastība, kam ir nozīme šūnu augšanā stiešanās fāzē.

Līdzīgi stimulatoriem arī inhibitori, piemēram, abscizskābe, var piedalīties gēnu diferenciālajā regulācijā. Gēnu aktivācijas ķēde $DNS \rightarrow mRNS \rightarrow \text{ferments} \rightarrow \text{efekts}$ var tikt pārrauta ar abscizskābes palīdzību vairākās vietās. Abscizskābe nomāc visu veidu RNS sintēzi gan *in vitro*, gan *in vivo*. Kā stimulatori, tā inhibitori tiek sintezēti no kopējiem metabolisma priekštečiem. Tāpēc var pieņemt, ka augšanas regulācijas sākumā etapi tiek realizēti uz šo regulatoru biosintēzes līmeņa.

Kā jau atzīmēts, šikīmiskābe un horizmskābe ir kopīgi priekšteči kā indolu, tā fenolu savienojumiem. Bet mevalonskābe un dimetilallilpirofosfāts ir giberelīnu un abscizskābes sintēzes kopīgie starpprodukti, no kuriem reakcijas var sazaroties vai nu stimulatoru, vai inhibitoru sintēzes virzienā. Augu aktīvās augšanas laikā veidojas stimulatori. Tas notiek, reakcijām virzoties pa noteiktiem «dakšu zariem». Rudenī stimulatoru sintēzes ceļi tiek kavēti. Iespējams, ka katrs fitohormons darbojas pēc atgriezeniskās saites principa uz allostēriskā fermenta centru, kur notiek fitohormona priekšteča sintēze. Iespējami arī citi fitohormonu sintēzes kavēšanas mehānismi.

Fenolu un terpēnu dabas inhibitoru veidošanās induktors ir garās dienas fotoperiods, abscizskābei tas ir īsā diena. Inhibitori veidojas hloroplastos, bet uzkrājas šūnsulā. Inhibitori iedarbojas uz enerģētisko vielmaiņu. Fenoli iedarbojas uz fermentu aktivitāti, bet abscizskābe — uz fermentu sintēzi. Abscizskābe nomāc šūnu dalīšanos, nukleīnskābju un fermentu sintēzi, giberelīna veidošanos.

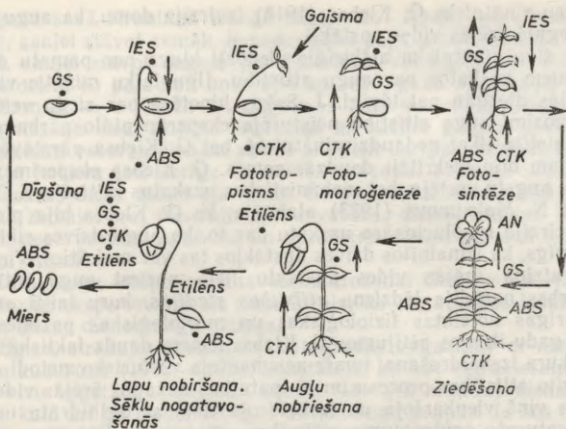
Fenolu grupas inhibitoriem un abscizskābei ir kopējas īpašības: tie nomāc augšanas procesus, kurus stimulē jebkuri augšanas stimulatori. Tie nav specifiski antifitohormonālie savienojumi. Acīmredzot tie neiedarbojas uz primārajām hormonālajām reakcijām, bet gan uz vispārējiem kardinālajiem metabolisma posmiem, bez kuriem nav iespējams neviens augšanas process.

Atvārsnišu atvēršanos un aizvēršanos arī regulē fitohormoni un inhibitori. Konstatēts, ka, pieaugot abscizskābes saturam, atvārsnītes aizveras, bet tās atveras benziladenīna vai IES ietekmē.

6.7. FITOHORMONI AUGU ONTOĢENĒZĒ

Auga ontogēnēze sākas ar sēklas uzdīgšanu. Ar šo brīdi sāk veidoties arī fitohormonu sistēma. Dīgstošā sēklā fitohormonu veidošanās centrs ir dīglītis. No tā fitohormoni (giberelīns) pārvietojas uz endospermu un tur inducē hidrolītisko fermentu (α -amilāzes) sintēzi, kas rezerves vielas pārvērš šķīstošos, jaunajam dīgstam viegli izmantojamos savienojumos.

Pirmais fitohormons atbrīvo it kā slūžas citu hormonu veidošanās vai aktivizēšanās ceļā. Sie citi fitohormoni varēja atrasties sēklās vai dusošos auga orgānos saistītā, neaktīvā vai arī savu priekšteču veidā. Turpinoties dīgšanas procesam, pastiprināti aug sakne un tad arī virszemes daļa. Šo orgānu orientāciju telpā veic IES un ABS. IES veidojas koleoptilē, bet ABS — saknes galotnēs. Etiolētos dīgstos inhibitori neveidojas. Dīgstam nonākot virs zemes, tas saņem spēcīgu induktoru gaismas veidā un reaģē uz to ar fotomorfoģenēzes procesiem. Sūnu straujā stiepšanās koleoptilē (graudzālēm) vai hipokotilā (divdīgļlapjiem) tiek nobremzēta, sākas šūnu un audu diferenciācijas procesi, kuru rezultātā izveidojas paresnināts stumbrs, mehāniskie audi tajā un lapas. Lapās sāk veidoties ne tikai asimilāti — auga organisma uzbūvei un tā dzīvības procesu uzturēšanai nepieciešamie savienojumi, bet arī giberelīni, ABS, fenoli. Savukārt



71. att. Fitohormonu sistēmas izmaiņas auga ontogēnēzē.

GS — giberelīni, IES — indoliletišķābe (heteroauksīns), ctk — citokinīni, ABS — abscizskābe, AN — antezīni (pēc V. Keifeli un L. Prusakovas, 1935).

hloroplastu darbību un hlorofila stabilitāti ietekmē no saknēm saņemtie citokinīni. Pieaugušās lapas zaudē atraģējošās spējas, jo stimulatoru ietekmi tajās nomaina inhibitoru darbība. Tās vairs neaug un kļūst par asimilātu eksportētājām. Svarīga loma lapu darbībā ir ABS. Tās saturam pieaugot, var tikt nomākti lapās noritošie procesi — fotosintēze, transpirācija, elpošana. Kā jau iepriekš minēts, ABS piedalās arī atvārsnišu stāvokļa regulācijā (71. att.).

Kamēr augs atrodas vienā un tajā pašā kvalitatīvajā stāvoklī, tas veido arī vienveidīgus (metamēros) orgānus. Auga lapās un citās auga daļās tiek uzkrātas rezerves barības vielas. Augā darbojas viena un tā pati ģenētiskā programma — veģetatīvo daļu veidošanas programma. Bet tad pienāk laiks, kad augs pāriet jaunā kvalitatīvā stāvoklī, jo tiek ieslēgta jauna programma (ģeneratīvo orgānu veidošana). Jautājums, kā tas notiek, jau sen nodarbina augu attīstības fizioloģijas pētniekus.

6.8. PRIEKŠSTATU PAR AUGU ATTĪSTĪBU VĒSTURISKS APSKATS

Viens no pirmajiem uz augu attīstības fizioloģisko raksturu norādīja vācu fiziologs J. Sakss (1863). Pēc viņa domām, augu ziedēšanu izraisa speciāla ziedu veidotāja viela, kas nelielos daudzumos veidojas augu lapās.

Vācu zinātnieks G. Klebss (1918) izvirzīja domu, ka augu attīstību regulē ārējās vides apstākļi.

So divu zinātnieku atšķirīgie viedokļi kļuva par pamatu diviem virzieniem uzskatos par augu attīstību. Ilgu laiku minētie virzieni attīstījās diezgan patstāvīgi. J. Saksa hipotēze par ziedu veidotāju vielu nozīmi auga attīstībā neizturēja eksperimentālo pārbaudi, un to atbalstīja tikai nedaudzi zinātnieki, bet G. Klebsa pārstāvētajam virzienam bija piekritēji daudzās zemēs. G. Klebsa eksperimentālos darbus augstu vērtēja, bet mehānistiskos uzskatus kritizēja K. Timirjazevs. N. Maksimovs (1933) atzīmēja, ka G. Klebss bija pirmais, kas izvirzīja revolucionāro uzskatu par to, ka augu dzīves cikls nav nemainīgs, ka izmainītos dzīves apstākļos tas var mainīties. Viņš pirmais atzina ārējās vides apstākļu lielo nozīmi auga attīstībā. G. Klebss norādīja jēdzienu *attīstības stadijas*, kuru laikā augiem raksturīgas noteiktas fizioloģiskas un morfoloģiskas pazīmes.

30 gadu ilgajos pētījumos G. Klebss ieguva daudz faktiskā materiāla, kura izskaidrošanai tomēr neizmantoja vēsturisko metodi. Augu sarežģīto attīstības procesu un tā īpatnības dažādos ārējās vides apstākļos viņš vienkāršoja un izskaidroja tikai ar ogļhidrātu un slāpekli saturošo savienojumu attiecības atšķirībām. Pēc viņa priekšstatiem, attīstības stadijas ir apgriezeniskas. Attīstības stadiju iziešanai nepieciešamos faktorus G. Klebss iedalīja vispārējos un speciālos faktorus, kurus uzskatīja par savstarpēji aizvietojamiem. K. Timirjazevs viņu nosauca par eksperimentālās metodes pamatlīcēju augu attīstības pētījumos.

Citi zinātnieki mēģināja izskaidrot atšķirības ziemāju un vasarāju labību attīstībā. A. Sudzilovskis (1890) darbā ar ziemas rudziem secināja, ka ziemājiem pašā attīstības sākumā nepieciešama zemas temperatūras iedarbība. Ar eksperimentāliem datiem pamatotu atbildi uz šo jautājumu deva vācu zinātnieks G. Gassners, kurš 1918. gadā publicētajā darbā aprakstīja ziemāju *aukstās diedzēšanas metodi*. Viņš norādīja, ka ziemāji attīstās normāli, ja pavasarī iesēj zemā, bet pozitīvā temperatūrā (tuvu 0°C) izdiedzētās sēklas. Vēlāk šo metodi pārbaudīja N. Maksimovs Ļeņingradā un konstatēja, ka rezultāti ir pozitīvi tikai aukstos un vēlos pavasaros, kad aukstumā izdiedzētās sēklas iesēj neiesilušā augsnē. Turpretim aukstumā diedzētās un siltā augsnē iesētās sēklas aukstuma devu saņem tikai dīgšanas laikā, un tā ir nepietiekama augu normālas attīstības nodrošināšanai tekošajā veģetācijas periodā.

1920. gadā amerikāņu zinātnieki V. Gārners un H. Allards publicēja darbu, kurā aprakstīja savos eksperimentos atklāto, toreiz vēl nezināmo parādību, ka augi reaģē uz fotoperiodu, t. i., uz attiecību starp dienas un nakts garumu. Šo parādību nosauca par fotoperiodismu. Šis atklājums, tāpat kā daudzi citi, neradās «no nekā». Tam bija priekšatklājumi, kas pieder dažādiem zinātniekiem. Kā vienu no tiem parasti min francūzi M. Turnuā, kurš 1912. gadā publicēja darbu par gaismas ietekmi uz japāņu apiņu un kaņepju ziedēšanu. Mūsu zemes literatūrā kā vienu no fotoperiodisma priekšatklājumu autoriem min V. Kovaļevski (1884) un K. Timirjazevu, kurš

1903. gadā savā Kruniāna lekcijā teicis: «... Ilgāks apgaismojuma periods, saulei stāvot zemāk, ir noderīgāks augu attīstībai nekā īsāks periods, saulei stāvot augstu pie debesīm.» Vēl agrāk par minētajiem autoriem šo parādību novērojis un 1859. gadā aprakstījis Krišjānis Barons: «... Kauču šīs augšanas laiks pie mums tik īss un mūsu gaiss ne visai mīlīgs, taču viņš ar savām garām, audzelīga spēka pilnām vasaras dienām zemes augļiem un īpaši labībai, liniem un skuju kokiem ļoti derīgs un zemes kopšanai sekmīgs ... Mūsu garo vasaras dienu labad pie mums tie paši stādi īsākā laikā gata-vojas kā zemāku pret dienvidiem, kur vasaras dienas īsākas.» Te, kā redzam, nepārprotami novērota un aprakstīta dienas garuma ietekme uz augu attīstību.

Dažādu augu fotoperiodisma noskaidrošanai Gärners un Allards veica daudz eksperimentu un noskaidroja, ka augu sugas iedalāmas īsās vai garās dienas augu grupās.

S. Egīzs, strādājot Puškinā (Ļeņingradas apgabālā) ar dzelteno soju un kukurūzu (1923—1926), konstatēja, ka nav nepieciešams šos augus visu veģetācijas periodu audzēt īsās (12 stundu) dienas apstākļos, kaut arī tie pieder pie īsās dienas augu grupas. Ja šos augus attīstības sākumā 10—12 dienas audzē īsajā (12 stundu) dienā, tie turpmāk attīstās normāli, t. i., uzzied un nogatavina sēklas. Šī parādība tika pārbaudīta eksperimentos arī ar citiem augiem un nosaukta par *fotoperiodisko pēciedarbību* jeb *fotoperiodisko indukciju*. Līdz ar to tika noraidīti V. Gärnera un H. Allarda uzskati, ka īsās dienas augiem 12 stundu fotoperiods nepieciešams līdz pat ziedēšanai.

I. Mičurins darbos, kas saistīti ar augļu koku selekciju, pārliecināti pierādīja, ka noteiktu jaunā organisma īpašību attīstība notiek pakāpeniski saskaņā ar kvalitatīvām pārmaiņām organismā dažādos ontogēnēzes periodos. Viņš konstatēja, ka dažādos ontogēnēzes periodos augu normālai attīstībai vajadzīgi atšķirīgi ārējās vides apstākļi un arī organisma piemērošanās spēja ārējai videi visos attīstības periodos nav vienāda.

Ar modernām pētniecības metodēm iegūtie eksperimentālie dati apstiprina kvalitatīvās atšķirības augu organismā dažādos to ontogēnēzes periodos neatkarīgi no tā, kā dažādi autori nosauc šos periodus, piemēram, M. Čailahjans — par *periodiem*, G. Zablude — par *fāzēm*.

Tomēr viengadīgo un divgadīgo augu (vairums kultūraugu ir viengadīgi vai divgadīgi) attīstības raksturošanai, šķiet, vispiemērotākais šo kvalitatīvi atšķirīgo attīstības periodu nosaukums ir *stadija*. Katrai no tām raksturīga kāda īpašu, tai atbilstošu orgānu, audu vai šūnu struktūru izveidošanās. Katrā no tām realizējas noteiktas attiecības starp attīstības un augšanas procesiem. Tāpēc auga ontogēnēzē liela nozīme ir augšanas regulatoriem — gan stimulatoriem, gan inhibitoriem, kuru veidošanos augos inducē ārējie, bet realizē iekšējie faktori.

Pēdējo gadu sasniegumi molekulārajā bioloģijā, biokīmijā, ģenētikā un citās zinātņu nozarēs dod iespēju jaunā aspektā aplūkot arī ārējās vides apstākļu ietekmi uz augu attīstību. Pēc S. Grebinska

definīcijas, ontogēnēze ir organisma ģenētiskās informācijas pakāpeniskas realizācijas process. Ne visa ģenētiskā informācija, ko satur šūnas, tiek realizēta organisma fenotipā. Daļa informācijas atrodas cieši nobloķētā stāvoklī. Debloķējot vai atbrīvojot daļu ģenētiskās informācijas, tā var sākt darboties un izraisīt arī attiecīgās fenotipiskās pārmaiņas organismā. Tomēr auga dzīvi nenosaka iedzimtība vien. Augs, tāpat kā katra atklāta sistēma, ir cieši saistīts ar apkārtējo vidi. Attiecīgi ārējās vides apstākļi, kuriem ir izšķiroša nozīme attiecīgās attīstības stadijas norisē, var darboties kā noteiktas ģenētiskās informācijas daļas debloķētāji. Tā rezultātā augā turpinās diferenciacijas procesi un var rasties jaunas, agrāk organismā nebijušas šūnu struktūras, audi utt. Tā, piemēram, jarovizācijas laikā kā debloķētājs faktors darbojas zemā temperatūra, vēlāk — noteikta ilguma fotoperiods utt. Norises, ko organismā izraisa tieši šie faktori attiecīgo stadiju laikā, izrādās, var izraisīt arī citādā veidā, piemēram, ar giberelinu, ar nukleīnskābju vielmaiņas starpproduktiem u. c.

6.9. ĀRĒJĀS VIDES APSTĀKĻU IETEKME UZ AUGU AUGŠANU UN ATTĪSTĪBU

Neatkarīgi no stimulatoriem augu augšanu un attīstību stipri ietekmē ārējās vides apstākļi. Ja tie ir nelabvēlīgi, šie procesi ir kavēti un ar stimulatoriem tos nevar pastiprināt. Tos ietekmē 1) *klimatiskie apstākļi* (siltums, mitrums, gaiss, gaiss u. c.), 2) *edafiskie apstākļi* (augšnes struktūra, tās mehāniskais un ķīmiskais sastāvs) un 3) *biotiskie apstākļi* (mikroorganismi, kā arī citi augu un dzīvnieku valsts organismi). Ja augi aug dabiskos apstākļos, šie faktori iedarbojas kompleksi. Lauksaimniecības kultūru augstu ražu iegūšanai cenšas izstrādāt tādu agrotehniku, kura var nodrošināt visus šos faktoros pēc iespējas optimālā līmenī.

6.9.1. TEMPERATŪRA

Augšanai, tāpat kā citiem fizioloģiskiem procesiem, raksturīgs *temperatūras minimums, optimums un maksimums*. Vairumam mērenās joslas augu temperatūras minimums ir ap 5°C. Ja temperatūra paaugstinās līdz 30°C, augšanas intensitāte pieaug, bet, ja tā ir augstāka par 30°C, augšanas procesi tiek kavēti. Apmēram 40—45°C temperatūrā augšana pilnīgi apstājas. Dažādām augu sugām kardinālie punkti ir dažādi (17. tabula). Arī vienai un tai pašai sugai dažādos attīstības etapos kardinālie punkti ir atšķirīgi (sk. 183. lpp.). Mērenās joslas augi viegli panes temperatūru, kas ir zemāka par augšanas minimumu, tikai tad tie neaug. Ja temperatūra ir augstāka par maksimumu, augi ātri aiziet bojā. Zema temperatūra daļēji ir par iemeslu tam, ka ziemeļos tundrā izaug neliela izmēra augi.

Dažādu augu augšanai nepieciešamā temperatūra

Augi	Temperatūra (°C)		
	minimālā	optimālā	maksimālā
Kvieši, rudzi, auzas	0—5	25—31	31—37
Saulgriezes	5—10	31—37	40—44
Lupīnas	5—10	27—33	38—44
Kukurūza, sāre, soja	8—12	37—44	44—50

No 17. tabulas datiem redzams, ka 1) vienas sugas temperatūras maksimums ir vienāds ar citas sugas temperatūras optimumu; 2) dažādiem augiem, kuriem vienāds temperatūras minimums, var būt dažāds temperatūras optimums; 3) visiem minētajiem augiem intervāls starp temperatūras minimumu un optimumu ir lielāks nekā starp temperatūras optimumu un maksimumu.

Sakņu augšanai vajag mazāk siltuma nekā virszemes daļu augšanai, piemēram, zirņu sakņu augšanai temperatūras minimums ir 2°C. Augsti temperatūras kardinālie punkti ir kokvilnai un rīsam — minimums 12—14°C un maksimums 46—50°C, bet sēnei *Aspergillus fumigatus* — minimums 15°C un maksimums 60°C. Uz zemeslodes nekur dabā nav novērojami tādi temperatūras apstākļi, kur nevārētu augt atsevišķi floras pārstāvji. Karstajos avotos, kur temperatūra ir ap 80°C, tomēr dzīvo dažas termofilās baktērijas un zilaļģes, bet Austrumsībirijā, kur ziemā temperatūra nokrīt līdz -50°C un vēl zemāk, tomēr sastopamas ap 200 augu sugas, kas tur normāli aug un attīstās. Tik zemā temperatūrā, protams, augšana nenotiek, bet augi ir ļoti izturīgi pret salu.

Temperatūrai paaugstinoties no minimuma līdz maksimumam, visās temperatūras robežās augšanas aktivācija nav vienāda. Tā, piemēram, zirņu sakņu augšanas intensitāte, temperatūrai paaugstinoties no 0°C līdz 10°C, palielinās 9 reizes, robežās starp 10°C un 20°C — 2,5 reizes, bet robežās starp 18°C un 28°C — tikai 1,9 reizes.

Mazāk siltuma augiem vajag dīgšanas fāzē, bet visvairāk — pirms ziedēšanas. Izņēmums ir augi, kas uzzied pavasarī vēl pirms lapu plaukšanas, piemēram, lazdas, kārkli, vītoli, apses, parastā kļava, mālļepes, vizbulītes u. c.

Var būt arī gadījumi, kad temperatūra ir labvēlīga augšanai, bet tajā pašā laikā nav labvēlīga auga attīstībai (jarovizācija). Līdz ar to jāizšķir *fizioloģiskais augšanas optimums*, kad vislabāk notiek augšanas procesi, un *harmoniskais augšanas optimums*, kad augšanas procesi saistīti un saskaņoti ar attīstības procesiem, līdz ar to nodrošinot harmonisku augu augšanu un attīstību.

Temperatūras ietekme uz augu attīstību ir pētīta ļoti daudz, jo ir izrādījies, ka daudzu augu (galvenokārt kokaugu) sēklas nemaz nespēj dīgt, ja nav izgājušas stratifikāciju, t. i., ja tās nav saņēmušas

noteiktu zemas temperatūras (no 0° līdz +3—+5°C) devu labas aerācijas apstākļos. Citu augu sēklas gan sadīgst arī jebkurā fizioloģiski aktīvās temperatūras (no +5° līdz 40°C) diapazonā, bet jaunajiem augiem ir jāsaņem nepieciešamā aukstuma deva, t. i., jāiziet jarovizācija, lai tie varētu normāli tālāk attīstīties, t. i., veidot generatīvos orgānus. Sai augu grupai pieder daudz augu sugu ziemāju formas, divgadīgie un daļa arī daudzgadīgo augu. Arī jarovizācijai, tāpat kā stratifikācijai, nepieciešama zema temperatūra (no 0° līdz 5°C) un labi aerācijas apstākļi. Atšķirība šo procesu starpā ir tāda, ka stratifikācija nepieciešama, lai sēklas spētu dīgt, bet jarovizācija notiek jau sadīgušās sēklās vai arī jaunos augos. Ir veikts daudz pētījumu, lai noskaidrotu, kādas norises sēklās un augos ierosina, kādu fermentu rašanos vai bioķīmiskās reakcijas inducē zema temperatūra. Izrādījies, ka stratifikācijas laikā sēklās samazinās ABS un stipri pieaug stimulatoru — giberelīnu un citokinīnu saturs. Jarovizācijas laikā audos palielinās stimulatoru, sevišķi auksīnu saturs, lipoproteīdu izoelektriskais punkts (IEP) novirzās uz skābo pusi. Sūnās pieaug koloidu adsorbcijas spējas, palielinās nukleīnskābju, sevišķi RNS saturs. Jarovizācija neizraisa tūlītēju augu uzdziedēšanu. Tā veic it kā zināmu sagatavošanas darbu. Augi, kuriem attīstības programmas realizēšanai obligāti nepieciešama jarovizācija, tikai to izgājuši, kļūst spējīgi uzņemt induktorus turpmākajam ontogēnēzes procesam.

Kā stratifikācijai, tā jarovizācijai ir spilgti izteikta augu adaptācija konkrētiem dzīves apstākļiem. Stratifikācijas nepieciešamība novērš sēklu sadīgšanu neistā laikā, kad jaunajiem dīgstiem draudētu bojāeja. Jarovizācijas laikā dīgstos vai jaunajos augos augšanas procesi ir stipri ierobežoti, jo augos ir zems augšanas stimulatoru saturs. Zema temperatūra un citi fizikāli ķīmiskie procesi šūnās var nodrošināt ļoti vāju augšanas tempu. Tāpēc arī tām ziemāju šķirnēm, kuras ir veidojušās ziemeļrietumu rajonos, kas raksturīgi ar siltām ziemām, gariem rudeniem un pavasariem, jarovizācijas stadija ir gara — sasniedz pat 2 un vairāk mēnešus. Tā kā zemās temperatūras ietekmi uz augiem jarovizācijas laikā var aizstāt ar giberelīna piedevu, tad acīmredzot zemā temperatūra inducē šī fitohormona veidošanos. Tā ir visbūtiskākā jarovizācijas nozīme.

Augi jarovizācijas laikā spēj veidot tikai veģetatīvo orgānu aizmetņus un nodrošināt to ļoti lēnu augšanu. Pēc F. Kupermanes izstrādātās 12 organogēnēzes etapu skalas (sk. 195. lpp.), augi jarovizācijas laikā iziet tikai I un II organogēnēzes etapu. Stratifikācijas ilgums un temperatūra tās laikā dažādām augu sugām ir dažādi. Pat vienas un tās pašas sugas augu sēklām, kas ievāktas dažādos ģeogrāfiskos apgabalos, nepieciešams dažāds stratifikācijas ilgums un temperatūra. Liepu, segliņu, ošu sēklām stratifikācijas ilgums apmēram 0°C temperatūrā ir 5—6 mēneši, ābeļu, bumbieru sēklām 5—8°C temperatūrā — 2—3 mēneši, bet plūmēm un ķiršiem 2—10°C — 4—6 mēneši. Stratifikācijas substrātam jānodrošina sēklas gan ar mitrumu, gan ar gaisu O₂. Ja stratifikāciju pārtrauc ar siltuma periodu, var notikt *reversija* — atgriešanās atpakaļ sākuma stāvoklī, kad sēk-

las atkal no jauna iegūst miera periodu un tām no jauna jāiziet viss stratifikācijas laiks.

Visu iepriekš minēto iemeslu dēļ daudzu augu sēklas nesadīgst vairākus gadus, kaut arī dīgšanai apstākļi ir piemēroti. Šī parādība acīmredzot sastopama tādēļ, ka daudzām kokaugu sugām sēklu ražošanā novērojams periodiskums ar vairākus gadus ilgu periodu. Līdz nākamajam sēklu ražošanas gadam sēklas, atradušās zemē vairākus gadus, beidzot tomēr sadīgst.

Temperatūras ietekme uz augu attīstību neaprobežojas tikai ar jarovizāciju vien. Temperatūra ir svarīgs fermentu regulācijas faktors (sk. 240. lpp.). Tā var darboties kā noteiktu fermentu veidošanās induktors un biokīmisko reakciju norises aktivizētājs. Tāpēc tajos attīstības etapos, kad augos notiek sevišķi intensīvi augšanas vai asimilātu transporta, jaunu šūnu audu un struktūru veidošanās procesi, optimālai temperatūrai šo procesu norises laikā ir visai būtiska nozīme. Tā, piemēram, ļoti atkarīga no temperatūras apstākļiem ir augu attīstība V un VI organoģenēzes etapu laikā, kad veidojas putekšņu mātšūnas. Mūsu pētījumos noskaidrots, ka kukurūzai šo etapu laikā attīstības procesi nenorisinās, ja temperatūra ir 14°C vai zemāka. P. Fedins, pētot papriku, konstatējis, ka šī auga normālai attīstībai minētajos etapos vajag vismaz 17°C temperatūru. Kad izveidojušies jaunie putekšņi, temperatūra var būt arī zemāka, jo ziedēšana un apaugļošanās noris normāli. Augļu aizmetņi šai kultūrai aug pat 12°C temperatūrā. Arī eksperimentos ar labībām konstatēts, ka minēto etapu laikā to attīstībā svarīga nozīme ir temperatūrai.

6.9.2. GAISMA

Gaismas ietekme uz augšanu var būt *tieša* un *netieša*. Ir uzskats, ka tiešā gaismas ietekme uz augšanu notiek ar fitohroma palīdzību (sk. 285. lpp.).

Gaisma tieši pašiem augšanas procesiem nav nepieciešama, jo gan sēklas, gan sīpoli un bumbuli var sadīgt un noteiktu laiku augt arī tumsā. Tas novērojams pagrabos, kā arī iesējot vai iestādot šīs auga daļas zemē. Konstatēts, ka tumsā augšanas procesi notiek straujāk nekā gaismā. Pētot gaismas inhibējošo darbību uz augšanu, H. Šibaoka izolēja savienojumu, kura iedarbības mehānisms saistīts ar —SH saturošo savienojumu oksidāciju. Šī savienojuma sintēze un transports apgaismojumā tiek stipri aktivēts. Tomēr, ilgāku laiku augot tumsā, jau novērojami vielmaiņas traucējumi. Tumsā augu-šiem izstīdzējušiem kartupeļiem stumbra posmi ir nesamērīgi gari, lapas iedzeltenbālas, neattīstītas. Tādus augus sauc par *etiolētiem*. Pilnīga etiolācija novērojama tikai tumsā, daļēji — arī vājā apgaismojumā. Daļēji etiolētiem augiem stumbri ir tievi, izstīdzējuši, lapas bāli zaļas. Tādos gadījumos, piemēram, labības ir ļoti neizturīgas pret veldri. Tātad gaismai ir svarīga formatīva nozīme augu augšanā. Gaisma augšanu ietekmē ne tikai kvantitatīvi, bet arī kvalitatīvi. Vislielākā formatīvā ietekme uz augšanu ir zilajiem, zili violetajiem

un ultravioletajiem stariem. Pilnīga vai daļēja etioloģija novērojama vienmēr, kad augiem trūkst tieši šīs spektra daļas staru. Toties šūnu augšanas un stiepšanās fāze ir ilgāka. Šūnu diferenciācija ir ne tikai aizkavēta, tā nenotiek līdz galam — mehāniskie audi un vadaudi paliek nediferencēti, to šūnām ir plānas sienas. Vājā apgaismojumā arī lapas mezofils ir vāji diferencēts. Lapu plātne ir mazāka, bet kāts garāks. Apēnojot stumbru vienmērīgi no visām pusēm, tas stiepijas uz augšu, bet vienpusīgā apgaismojumā tas tiecas pretī gaismai (*phototropisms*, sk. 318. lpp.). Kā jau atzīmēts, tumšā neveidojas inhibitori, kuru klātbūtne nelielos daudzumos nodrošina normālu šūnu diferenciāciju.

Gaismai ir ļoti liela netieša ietekme uz augšanu, jo gaismā veidojas asimilāti, kas tiek patērēti augšanai. Augšana tumšā var notikt tikai tik ilgi, kamēr sēklā vai kādā citā auga daļā vēl ir rezerves vielas. Ja nav gaismas, notiek lapu un zaru atmiršana mežaudzēs — novērojama stumbru tīrīšanās.

Augiem labākā apgaismojumā arī sakņu sistēma attīstās labāk, jo tie saņem no lapām vairāk barības vielu. Labāk attīstīta sakņu sistēma savukārt labvēlīgi ietekmē virszemes daļu augšanu, jo labāk apgādā augus ar minerālvielām un ūdeni.

N. Krasinskis eksperimentos ar gurķiem, redīsiem, kukurūzu un citiem augiem konstatēja, ka, pastiprinoties apgaismojumam, pieaug audu reducējošās spējas un redoksi potenciāls samazinās. Tas saistīts gan ar sintēzes procesu pastiprināšanos vispār, gan ar augšanu, it sevišķi ar šūnu diferenciāciju.

N. Maksimova un līdzstrādnieku pētījumos konstatēts, ka liela ir gaismas netieša ietekme uz sakņu augšanu. Strādājot ar pupiņām (*Phaseolus*), iegūti dati, kas liecina, ka, uzlabojoties gaismas apstākļiem, sakņu pieaugums ir daudz lielāks (20 reizes salīdzinājumā ar sākuma masu) nekā virszemes daļu pieaugums (3,5 reizes salīdzinājumā ar sākuma masu). Acīmredzot arī te gaismai ir nozīme kā faktoram, kas ietekmē asimilātu pārvietošanos no lapām uz patērēšanas vietām (šajā gadījumā uz saknēm).

Parasti dabā novērojama gaismas un temperatūras vienlaicīga ietekme uz augšanu. Dabiskos apstākļos Saule ir reizē gaismas un siltuma avots. Pastiprinoties apgaismojumam, paaugstinās arī temperatūra, tomēr ne vienmēr un ne visur. Mūsu platuma grādos intensīvs apgaismojums ir agri pavasarī, ziemēlu apgabalos nepārtraukts apgaismojums ir vasarā, bet temperatūra tur ir samērā zema. Tas novērojams arī kalnos.

Ja siltuma ir pietiekami daudz, augi ātrāk aug naktī, tomēr arī ne vienmēr. Ziemeļu rajonos augšana naktīs tiek kavēta, bet dienvidu rajonos tā tiek kavēta dienā. Augstu kalnos augšanas apstākļi nav labvēlīgi ne naktī (zema temperatūra), ne dienā (spēcīgs apgaismojums), tādēļ arī augi te nerasniedz lielu augumu. Stumbri tiem ir īsāki, lapas mazākas, sēdošas.

Gaismai ir ļoti liela ietekme arī uz augu attīstību. M. Čailahjans, B. Moškova un citi augu attīstības iekšējo mehānismu pētnieki daudz

strādājuši, lai atklātu augu fotoperiodisma reakcijas fizioloģisko būtību. Viņi pētījuši augu attīstības gaismas un tālākās stadijas, kas noved augus līdz ziedēšanai. Noskaidrots, ka augu fotoperiodisma reakcijai nepieciešams fotosintēzes aparāts, respektīvi, zaļās lapas. Fotoperiodisma reakcija norisinās arī tad, ja fotosintēzes produktus — cukurus, Krebsa cikla organiskās skābes, askorbīnskābes dihidroformu, cisteīnu un glutationu augam piegādā mākslīgi, bet fotosintēzi inhibē. Fotoperiodisma reakcijā un vienlaikus ar to notiekošajos morfoģenēzes procesos nozīmīgs ir S. Hendrika un V. Batlera (ASV) 1959.—1960. gadā atklātais *fitohroms* — augu pigments, kam var būt 2 formas — ar gaismas absorbcijas maksimumu 660 nm un 730 nm viļņu garuma diapazonos.

Ekspierimentāli pierādīta arī fotoperiodisma reakcijas ciešā sakarība ar elpošanu. Garās un īsās dienas grupu augiem, augot nelabvēlīgos dienas garuma apstākļos, novērojamas atšķirīgas elpošanas izmaiņas. Sevišķi jutīga šajā ziņā izrādījusies terminālo oksidāžu darbība.

Garās dienas augu normāla ziedēšana garās dienas fotoperioda apstākļos saistīta ar pastiprinātu oglehidrātu vielmaiņu. Elpošanā tiem raksturīga pastiprināta metālus saturošo oksidāžu aktivitāte. Īsās dienas augu normāla ziedēšana īsās dienas fotoperioda apstākļos turpretim saistīta ar pastiprinātu slāpekļa savienojumu vielmaiņu un lielāku atlikuma elpošanas intensitāti. Īsās un garās dienas augu vielmaiņā gaismas stadijas laikā novērojamas arī citas atšķirības. Tā, piemēram, apgādājot augus ar kinetīnu, adenīnu un citiem nukleīnskābju metabolītiem, īsās dienas augiem tiek panākta attīstības paātrināšana — tie ātrāk uzzied, bet garās dienas augiem attīstība tiek kavēta. Tas atbilst konstatētajam faktam, ka īsās dienas augiem īsās dienas apstākļos ir palielināts nukleīnskābju saturs, turpretim garās dienas augiem ar ziedēšanu saistīts palielināts augsnes saturs. Tādēļ arī to attīstību īsās dienas apstākļos daļēji var paātrināt, apstrādājot augus ar dabiskiem vai mākslīgiem augšanas regulatoriem stimulējošās devās.

M. Cailahjans uzskata, ka ziedēšanu dažādu grupu augiem regulē īpašas vielas — *ziedēšanas hormoni*, kas veidojas augos to attīstībai labvēlīgos apstākļos. Pēc viņa domām, ziedu veidotājs hormons sastāv no 2 vielu grupām, kas sintezējas lapās. Vienu no šo vielu grupām veido *giberelīni*. Tie nepieciešami ziednešu (ziedkopas ass, ziedkāta u. c.) veidošanai. Otra vielu grupa nepieciešama pašu ziedu veidošanai. Šo hipotētisko vielu grupu viņš nosauca par *antezīniem*. Pēc Cailahjana domām, garās dienas augi nezied īsās dienas apstākļos tādēļ, ka tiem trūkst giberelīnu, bet īsās dienas augi nezied garās dienas apstākļos tādēļ, ka tiem neveidojas antezīni (72. att.).

Jau Gārners un Allards savu pētījumu rezultātā visus augus iedalīja 3 grupās atkarībā no tā, kāda tiem ir attieksme pret fotoperiodu:

a) garās dienas augiem normālai attīstībai vajadzīga diena, kas garāka par 12 stundām (optimāli — 16—18 stundas), bet var būt arī nepārtraukts apgaismojums. Pie šīs grupas pieder labības, lupīna, sinepes, lini, dilles, rudbekijas, lefkojas u. c.;

	Īsā diena	Garā diena
Garās dienas augi	nezied, jo trūkst GA 	zied 
Īsās dienas augi	zied 	nezied, jo trūkst AN 

72. att. Īsās un garās dienas augi atbilstoša un neatbilstoša fotoperioda apstākļos:
GA — giberelīni, AN — antezīni.

b) īsās dienas augiem ar fotoperiodisma reakciju saistītie attīstības procesi notiek tumsā, tādēļ to normālai attīstībai vajadzīgais tumsas periods ir 12 stundas un pat vairāk. Mūsu republikā audzējamie īsās dienas augi ir kukurūza, sāre, soja, asteres, krizantēmas u. c.;

c) neitrālie augi vienādi labi attīstās kā garās, tā īsās dienas apstākļos. Pat vasaras un ziemas kviešu šķirnes, ko audzē Indijā un Dienvidamerikā, pieder pie neitrālo augu grupas. Izteiktas domas, ka arī neitrālie augi pieder pie garās vai īsās dienas augu grupām. Tikai tie ir šo grupu galējās formas — vai nu tādi, kas sek-

mīgi var attīstīties, ja garā diena ir minimāli īsa, vai arī tādi, kuru attīstībai pietiekami ir minimāli īsi tumsas periodi (10—8 st.).

Eksperimentāli pierādīts, ka fotoperiodisma reakcijas receptorie orgāni ir lapas. Laika sprādis no dažām dienām līdz 3—4 nedēļām, kad augos novērojama šī reakcija, tiek saukts arī par gaismas stadiju. Kad augi šo stadiju ir izgājuši, tiem mainās attieksme pret fotoperiodu. Daudziem augiem vispār zūd reakcija uz fotoperiodiem, dažām sugām parādās vairāk vai mazāk izteikta reakcija uz cita veida fotoperiodu.

Par to, ka fotoperiodisma reakcijas laikā liela nozīme ir fotosintēzei un tās produktiem, liecina arī tas, ka svarīga loma šajā laikā ir arī gaismas spektrālajam sastāvam. Garās dienas augi šajā laikā labāk attīstās, ja tie saņem apgaismojumu ar lielāku viļņu garumu, īsās dienas augi — otrādi.

Fotoperiodisma reakcijas laikā augos norisinās III un IV organoģenēzes etapi, kuru laikā veidojas ziedneša un visu zieda daļu aizmetņi, tātad pilnīgi jauna kvalitāte — tādu audu un šūnu pirms tam auga organismā nebija. Šajā laikā augšana aktivizējas, tāpēc radušies ģeneratīvo orgānu aizmetņi fotoperiodisma reakcijas laikā ievērojami palielinās un, kad visas zieda daļas jau ir diferencētas, augā beidzas fotoperiodisma reakcija un sākas nākošais organoģenēzes etaps. V un VI organoģenēzes etapu laikā putekšņnīcās veidojas primārais un sekundārais arhesporijs — putekšņu mātšūnas. Tās ir pilnīgi jaunas kvalitātes šūnas, kādu organismā agrāk nebija. Šajā laikā augs vēl turpina reaģēt uz gaismas spektrālo sastāvu. Acīmredzot tas izskaidrojams ar to, ka šajā attīstības stadijā augam nepieciešami noteiktas kvalitātes asimilāti — garās dienas augiem vajag vairāk ogļhidrātu, īsās dienas augiem — olbaltumvielu. Kā jau minēts (sk. 188. lpp.), gaismas spektrālais sastāvs ietekmē fotosintēzes produktu raksturu. Bez tam, kā tas ir pierādīts, apgaismojumā ar garāku viļņa garumu sintezējas vairāk giberelinu, kam šajā laikā ir būtiska nozīme, jo pastiprinās linerārā augšana — augi stiebro.

Gaismas intensitāte. V. Novikova un viņa līdzstrādnieku darbos jau piecdesmitajos gados tika pierādīts, ka šim faktoram augu attīstībā ir būtiska nozīme VII un VIII organoģenēzes etapa laikā, kad veidojas haploīdās dzimumšūnas un notiek ļoti strauja visas ziedkopas augšana. Šis periods augu attīstībā tika nosaukts par kritisko. Tātad arī kritiskā perioda laikā augos veidojas atšķirīgas, agrāk augā nebijušas šūnas — haploīdās dzimumšūnas. Ja šajā laikā augi saņem vāju apgaismojumu (apmākušās dienas), tad izveidojušos ziedos dzimumšūnas paliek neattīstītas un ziedi kļūst sterili. Šādos apstākļos augam fertili ir tikai daži ziedkopas ziedi. Tā rezultātā labībā novērojama raksturīga vārpu robainība. Daļēja sterilitāte novērojama arī tomātu, ābolu un citu augu ziedkopās — ievērojami samazinās sēklu vai augļu raža.

Kritiskā perioda laikā augiem raksturīgi *intensīvi augšanas procesi*; strauji aug ziedkopas. Eksperimentos ar kviešiem, rudziem un kukurūzu konstatēts, ka 8—10 dienu laikā no VII etapa sākuma

sausnas saturs ģeneratīvajos orgānos pieaug apmēram 10—20 reizes. Tas nozīmē, ka asimilātu pārvietošanās no lapām uz ģeneratīvajiem orgāniem (patērēšanas vietām) notiek ļoti strauji. Gaisma stimulē asimilātu transportu no lapām. Vājā apgaismojumā šis transports tiek kavēts, tādēļ arī ziedkopās ogļhidrātu daudzums ir mazāks. Tas rada traucējumus vielmaiņā, it sevišķi olbaltumvielu sintēzē. Pieaug amīnu slāpekļa saturs, kas var radīt saindēšanos. Putekšņmaciņos neattīstās vīrišķās dzimumšūnas (H. Mauriņa, 1954.).

Mēģinājumi ar citiem paņēmieniem stimulēt asimilātu pārvietošanos no lapām uz ģeneratīvajiem orgāniem šīs stadijas laikā ir devuši pozitīvus rezultātus. Viens no tādiem paņēmieniem ir augu apmiglošana ar vājiem (1%) kālija sāļu šķīdumiem.

T. Sapkina (1955) konstatējusi, ka vāja apgaismojuma dēļ sēklu raža sarkanā āboliņa dažādām formām samazinājusies par 18—48%. Pret gaismas intensitāti jutīgā kritiskā perioda ilgums kā pirmā, tā otrā gada āboliņam bijis 10—12 dienas. Tomātiem (pēc Z. Sanguinas datiem) šis periods ir vēl īsāks. Ja tomāti šajā laikā atrodas vājā apgaismojumā tikai 8 dienas, raža pirmajiem ķekariem samazinās par 60—70%. Pat otrajiem ķekariem raža samazinās par 20—50% salīdzinājumā ar kontroles augiem, kas visu laiku atradušies normālā apgaismojumā.

6.9.3. AUGSNES UN GAISA MITRUMS

Ūdens ir viens no svarīgākajiem augšanas faktoriem, jo katra fizioloģiski aktīva šūna satur apmēram 80% ūdens. Augšanas procesu izbeigšanās, piemēram, rudenī, vienmēr ir saistīta ar atbrīvošanos no liekā ūdens. Augšana veģetācijas perioda laikā normāli notiek tikai tad, ja ūdens apgāde nav traucēta.

Ūdens deficīts sevišķi traucē augšanas 2. fāzi (stiepšanos). Ja trūkst ūdens, vēl neizaugušās šūnas sāk diferencēties. Lapām ievīstot, palielinās to sūcējspēks un lapas sāk atņemt ūdeni pat augšanas konusiem un stiepšanās zonām. Pieaugumu samazināšanās notiek kā uz šūnu skaita samazināšanās, tā arī uz traucētas šūnu stiepšanās rēķina.

Kā tagad noskaidrots, ūdens deficīts augā izraisa pastiprinātu inhibitoru veidošanos. Rodas vairāk etilēna un it sevišķi ABS. Pēdējā, darbodamās kā antitranspirants, palīdz augam ierobežot transpirāciju, toties sākas augšanas inhibēšana.

Ļoti labos mitruma apstākļos šūnas izaug lielas, bet to diferenciācija notiek vājāk. Tādas šūnas ir ūdensaugiem. Līdzīga parādība novērojama arī tad, ja augus audzē siltumnīcās un lecektīs, kur mitruma daudzums parasti ir liels.

Mitruma arī augu attīstībai ir nozīmīgs faktors visos organoģenēzes etapos. Ļoti spilgtus rezultātus darbā ar labībām ieguvis G. Zablude, kurš pierādījis, kādu ietekmi uz augu produktivitāti atstāj sausums dažādos labību attīstības etapos, ko viņš nosaucis par

fāzēm: I fāze aptver I un II organoģenēzes etapu; II fāzē ietilpst III un IV etaps; III fāzē ir V un VI etaps; IV fāzē — VII un VIII etaps; V fāzē — IX un X etaps; VI fāzē — XI un XII etaps (pēc Kupermanes). Izrādījās, ka starp fāzēm (pēc G. Zabłudā apzīmējuma) var likt nevienlīdzības zīmes:

$$I < II > III > IV < V < VI.$$

Tātad augiem lielāka sausumizturība ir III un IV organoģenēzes etapa laikā, kad notiek ziedkopas un ziedu veidošanās, bet vismazākā — kritiskajā periodā, kad augos veidojas dzimumšūnas.

Islaicīgs augšnes sausums manāmi neizmaina augu attīstības tempus, bet kavē augšanas procesus un negatīvi ietekmē to orgānu veidošanos, kuri attīstās sausuma laikā. Visvairāk no sausuma cieš tie augu orgāni, kas, sausumam iestājoties, tikko sākuši veidoties. Tādēļ, sekojot augu organoģenēzei un konstatējot, kurā no etapiem iestājas sausums, var iepriekš paredzēt, kā tas ietekmēs ražu.

Pēc F. Skazkina pētījumiem, ja sausums iestājas dzimumšūnu veidošanās laikā, novērojama kopējā sausnas daudzuma samazināšanās augā. Sausums šajā periodā negatīvi ietekmē ne tikai ģeneratīvo orgānu veidošanos, bet kavē arī visa auga attīstību. Fotosintēzē rodas traucējumi vai arī tā pilnīgi izbeidzas. Līdz ar to samazinās kopējais ogļhidrātu daudzums augā (elpošana nebeidzas); samazinās olbaltumvielu, bet palielinās aminoskābju saturs ģeneratīvajos orgānos. F. Skazkins izsaka domu, ka tas var būt iemesls ziedu sterilitātei un atmiršanai.

6.9.4. AERĀCIJA UN MINERĀLELEMENTU SATURS AUGSNE

Aerācija ir nozīmīgs augšanas faktors, kas nodrošina normālu elpošanas procesu. Sēklu dīgšanai vajag relatīvi mazāk O_2 nekā pieaugušu augu augšanai. Arī saknes (kā heterotrofais auga orgāns) var iztikt ar mazāku O_2 daudzumu augšnes gaisā, bet O_2 samazināšana atmosfērā vairāk kavē tieši sakņu augšanu. Dažādām augu sugām vajadzība pēc O_2 ir dažāda, piemēram, rīsam vajag mazāk O_2 nekā kviešiem, bet tomātu saknes ir sevišķi prasīgas pēc O_2 augšnes gaisā, tām vajag apmēram 16% O_2 no gaisa sastāva. Rīsa augšanai pietiekami, ja augšnes gaisā ir 3% O_2 . Rīsa dīgsti aug labāk, ja gaisā ir 0,2% O_2 nekā normāls O_2 saturs.

Novērots, ka visaktīvāk augšana notiek audos, kuros zemāks redoksi potenciāls, pazemināta oksidatīvo fermentu aktivitāte, samazināta terminālo oksidāžu darbība, jo elpošanas reakciju starpprodukti tiek izmantoti kā uzbūves materiāls jaunveidošanās procesos.

Stimulējot atsevišķa orgāna augšanu ar fitohormoniem vai to ķīmiskiem analogiem, redoksi potenciāls šī auga orgānos samazinās.

Iepriekš tika atzīmēts, ka aerācija ir svarīgs faktors arī sēklu stratifikācijas un dīgstu jarovizācijas procesos. Anoksija (O_2

trūkums) arī citos attīstības etapos izraisa novirzes fitohormonu normālajās attiecībās par labu inhibitoriem.

Minerālelementu saturam augsnē ir svarīga nozīme augšanas procesos. Tāpēc, trūkstot jebkuram no barības elementiem, augšana apstājas. Minerālelementu specifiskā fizioloģiskā nozīme apskatīta iepriekš (sk. 113. lpp.).

Minerālās barošanās apstākļi ietekmē arī augu attīstību.

Sen zināms fakts, ka vienpusīgs slāpekļa mēslojums paildzina augu attīstības juvenālo periodu kā viengadīgiem, tā daudzgadīgiem augiem. Tiem izveidojas liela veģetatīvā masa, bet generatīvo orgānu attīstība aizkavējas.

Ja sēklās ir pietiekami lielas barības vielu rezerves, augi tās var izmantot jarovizācijas norisēm. Tādēļ iespējama mākslīgā jarovizācija tikko iedīgušā sēklas materiālā. Divgadīgiem augiem (dārzeņu kultūrām) jarovizācijas norises notiek nevis sēklās, bet citās augu daļās, kur arī ir uzkrātas bagātīgas barības vielu rezerves. Minerālelementus šajā laikā augi neuzņem.

Minerālelementiem, it īpaši slāpeklim un fosforam, ir svarīga nozīme III—IV etapa laikā. Labības augiem vārpiņu skaits vārpā stipri atkarīgs no slāpekļa un fosfora attiecības šajā laikā. Ja slāpeklis ir pārsvarā, organoģenēzes norise kļūst lēnāka, bet augšana aktivējas, jo palielinās arī IES saturs augā. Rezultātā vārpiņu skaits vārpā un līdz ar to tās potenciālā produktivitāte pieaug. Augi tikai tad attīstās normāli un realizē dotajos apstākļos iespējamo produktivitāti, ja slāpekli tie var saņemt vienmērīgi visu pirmsziedēšanas organoģenēzes etapu laikā.

Arī fosfors, tāpat kā slāpeklis, augiem kļūst nepieciešams, tiklīdz tie ir iztērējuši sēklā uzkrātās rezerves. Tāpēc jau pirmo, bet it sevišķi III un IV organoģenēzes etapu laikā augi jāapgādā ar fosforu. Tātad slāpeklis un fosfors augiem nepieciešams galvenokārt veģetācijas perioda pirmajā pusē. Augu prasības pēc kālija fotoperiodisma reakcijas laikā augos vēl ir nelielas, bet tās strauji palielinās pēc šīs reakcijas izbeigšanās. Visu minēto minerālelementu uzņemšana augos veģetācijas periodā nav vienmērīga. Novērojami minimumi un maksimumi. I. Podvalkovas pētījumos ar kviešiem noskaidrots, ka fosfora uzņemšanas pirmais maksimums sakrīt ar augu fotoperiodisma laiku, kad augos veidojas ziedkopas un ziedu aizmetņi. Uzņemot slāpekli un kāliju, pirmais maksimums novērojams mazliet vēlāk —, kad putekšņmaciņos veidojas primārais un sekundārais arhesporijs (V un VI organoģenēzes etapi), sākas stiebrošana — auga stumbrs strauji aug garumā.

Otrais maksimums visu triju minēto minerālelementu uzņemšanā parādās augu ziedēšanas laikā, kad notiek apaugļošanās un sāk veidoties sēklas.

Arī mikroelementiem augu attīstībā ir svarīga nozīme. Tomēr līdzšinējos datus, kas iegūti pētījumos par mikroelementu nozīmi augu dzīvē, parasti nav ievērots augu attīstības stāvoklis, tādēļ no šī viedokļa tos izmantot grūti.

6.10. AUGU ONTOĢENĒZES LIKUMSAKARĪBAS MICURINA DARBOS. KRENKES TEORIJA

Strādājot ar augļu kokiem, Mičurins novēroja, ka visā dzīves laikā kokaugi uz ārējās vides apstākļiem nereaģē vienādi. Viņš izšķīra vairākus kvalitatīvi atšķirīgus ontogēnēzes periodus:

1) *sēklu veidošanās (embrionālo) periodu* — no apaugļošanās līdz sēklas atdalīšanās laikam no mātesauga;

2) *juvenālo (bērnības un jaunības) periodu*, kas sākas no sēklu sadīgšanas un turpinās līdz sējeņu pirmajai ziedēšanai;

3) *pakāpeniska nobrieduma periodu*, kas aptver 3—5 pirmos sēklu vai augļu ražošanas gadus;

4) *brieduma periodu*, kas atbilst visintensīvākajai veģetatīvajai augšanai un visspēcīgākajai sēklu vai augļu ražošanai. Daudzām kokaugu sugām šis periods aptver ilgstošu laika posmu;

5) *novecošanās un sabrukšanas periodus*, kam raksturīga augšanas un sēklu ražošanas pavājināšanās, pilnīga izbeigšanās un augu atmiršana.

Mičurins atzīmēja, ka juvenālajā periodā augiem piemīt *plastiskums* — tie spēj piemēroties ārējās vides apstākļiem, bet šajā laikā nespēj veidot ziedus un sēklas. Pakāpeniskā nobrieduma periods sākas ar ziedēšanu un pirmo sēklu vai augļu ražu. Plastiskums samazinās, bet augs iegūst spēju veidot ģeneratīvos orgānus, ražot augļus un sēklas. Tā kā plastiskums vēl nav zudis, selekcionārs var iejaukties un auga īpašības izmainīt pēc saviem ieskatiem. Mičurins izmantoja tieši šo periodu, lai uzlabotu augļu īpašības savām selekcionējamām šķirnēm. Brieduma periodā augļu un sēklu ražas ir maksimālas, bet augiem ievērojami zudis plastiskums, to īpašības ietekmēt vairs neizdodas. Novecošanās periodā auga organismā pakāpeniski sākas sabrukšanas procesi, augšana notiek lēni un tikai atsevišķās vietās. Augļu un sēklu ražošana samazinās, augi cieš no slimībām un kaitēkļiem. Šiem Mičurina novērojumiem par auga ontogēnēzes periodu raksturīgākajām pazīmēm un to īpatnībām ir liela teorētiskā un praktiskā nozīme selekcijas darbā, augu veģetatīvajā pavairošanā u. c. A. Daņilovs centies noskaidrot ontogēnēzes periodu ilgumu dažādiem kokiem (18. tabula).

Sos Mičurina ontogēnēzes attīstības periodus M. Čailahjans izmantoja vispārējās augu ontogēnēzes teorijas veidošanai. Viņš atzīmē, ka visi šie periodi piemīt jebkuram augam neatkarīgi no tā dzīves ilguma. Tie izšķirami arī viengadīgo augu ontogēnēzē, tikai ir attiecīgi īsāki. Pēc M. Čailahjana uzskata, šie periodi attiecas arī uz augiem, kuri vairojas veģetatīvi. Šādiem augiem embrionālais attīstības periods norisinās veģetatīvās vairošanās orgānu pumpuros (gumos, bumbuļos, saknēs u. c.). Jaunības periods tiem sākas ar šo pumpuru sadīgšanu — ar jaunā auga augšanas sākumu; pakāpeniskās nobriešanas periods — ar jaunu veģetatīvās vairošanās orgānu aizmetņu izveidošanos; brieduma periods aptver pilnīgu šo

Ontoģenēzes periodu ilgums kokiem (gados)

Koki	Ontoģenēzes periodi		
	juvenālais	brieduma	novecošanās
Priedes	20—30	30—80	80—100
Egles	40—60	60—100	100
Bērzi	20—25	25—60	60
Apses	15—25	25—50	50

veģetatīvās vairošanās orgānu nogatavošanos un nobriešanu. Šim periodam seko novecošanās un sabrukuma periods, kura laikā mātes-augs noveco un atmirst.

Katram periodam raksturīga fitohormonu — stimulatoru un inhibitoru — savstarpējā attiecība (71. att.). Tāpēc katram periodam raksturīgas arī savas īpatnējās anatomiskās, morfoloģiskās un arī fizioloģiskās pazīmes. Pagaidām nav tādu bioķīmisko metožu, ar kuru palīdzību varētu noteikt augu viena kvalitatīvi atšķirīga attīstības perioda pāreju citā. Tādēļ par galveno kritēriju tiek izmantots morfoloģisko pazīmju kopums, pēc kura parādīšanās var spriest par tā vai cita attīstības perioda iestāšanos. Novecošanās periodu tomēr grūti raksturot ar kādām īpašām augu morfoloģiskajām pazīmēm. Šim periodam raksturīgas dažas fizioloģiskas izmaiņas auga organizmā, piemēram, kavēta konstitucionālo olbaltumvielu biosintēze, samazinās protoplazmas stīgriba, bet palielinās caurlaidība; pieaug fermentu hidrolītiskā aktivitāte, samazinās ūdeni aizturošie spēki, pavājinās fotosintēzes un elpošanas intensitāte, samazinās hlorofila daudzums, plastidās sākas destruktijas procesi; novērojama kalcija uzkrāšanās šūnās, toties kālija un magnija daudzums samazinās. M. Cailahjans atzīmē, ka veģetatīvā augšana, tāpat arī ģeneratīvā attīstība un veģetatīvā vairošanās, ietver sevī kā kvalitatīvi atšķirīgu formu un struktūru veidošanos, tā arī šo formu un struktūru kvantitatīvo augšanu.

Attīstot Mičurina mācību par augu vecuma izmaiņu nozīmi ontoģenēzē, N. Krenke (1940) izstrādāja teoriju par *augu ciklisko novecošanos un atjaunošanos*. Viņš novēroja, ka vecuma izmaiņas izpaužas ar fizioloģiski bioķīmiskajām un morfoloģiskajām pazīmēm. Galveno uzmanību viņš pievērsa tieši ar augu vecumu saistītajām morfoloģiskajām pazīmēm. Augu ontoģenēzi N. Krenke apskata kā procesu, kurā nepārtraukti tiek iztērēta augu potenciālā dzīvotspēja, ko organisms mantojis savā iedzimtībā. Ontoģenēzes laikā notiek nepārtraukta novecošanās un atjaunošanās procesu maiņa. Atjaunošanās raksturīga ar to, ka norisinās jaunu savienojumu un struktūru veidošanās process. N. Krenke izšķir pašu organisma vecumu un atsevišķu tā orgānu vecumu. Tikko sākas jaunā organisma dzīve, sākas arī tā novecošanās. Visintensīvāk novecošanās noris agrās bērnības fāzēs, kā arī lielā vecumā. Jo garāks jaunības periods, jo garāka visa indivīda dzīve ar visiem tās periodiem.

N. Krenke ar vecumu saprata nevis auga vai auga daļas kalendāro vecumu, bet gan to dzīvotspējas potenciālu, kas šim organismam vai orgānam piemīt attiecīgajā momentā. Organismi vai orgāni ar vienādu kalendāro vecumu var būt atšķirīgi pēc savas dzīvotspējas pakāpes. Vairāk novecojis ir organisms vai orgāns, kuram dotajā momentā ir mazāka dzīvotspēja. Tādēļ N. Krenke ieteica izšķirt 2 jēdzienus — *vecumu* un *novecošanās*.

N. Krenke atzīmēja, ka novecošanās un atjaunošanās procesu ātrums atkarīgs arī no ārējās vides faktoru ietekmes. Tie apstākļi, kas stimulē novecošanos, aizkavē atjaunošanos, un otrādi. Izmēģinājumos pierādīts, ka slāpekļa bagātīgas devas aiztur novecošanās procesus un ilgi saglabā auga jaunību. Fosfora pārākums turpretim paātrina novecošanos. Arī dažādos mitruma apstākļos novecošanās un atjaunošanās procesi norisinās atšķirīgi. Nepietiekams mitruma daudzums paātrina novecošanos un līdz ar to arī augļu vai sēklu veidošanu. Turpretim, pastiprināti laistot, augus ilgāk var uzturēt jaunības stāvoklī — tie spēj izveidot lielāku zaļo masu un dot lielāku ražu. Arī augu ātraudzību un lēnaudzību no N. Krenkes teorijas viedokļa nosaka vispārīga novecošanās un atjaunošanās procesu gaita.

N. Krenkes novērotajos novecošanās un atjaunošanās periodos, to raksturojumā un secībā zināmu skaidrību ienes mūsdienās uzkrātās zināšanas par fitohormonu — stimulatoru un inhibitoru — aktivitātes periodiskumu. Labi zināma, piemēram, etilēna inhibējošā ietekme uz atjaunošanās procesiem. Šī inhibitora ietekmē notiek strauji novecošanās procesi. Turpretim IES un citokinīnu ietekmē augos iespējama atjaunošanās procesu atsākšanās un norise.

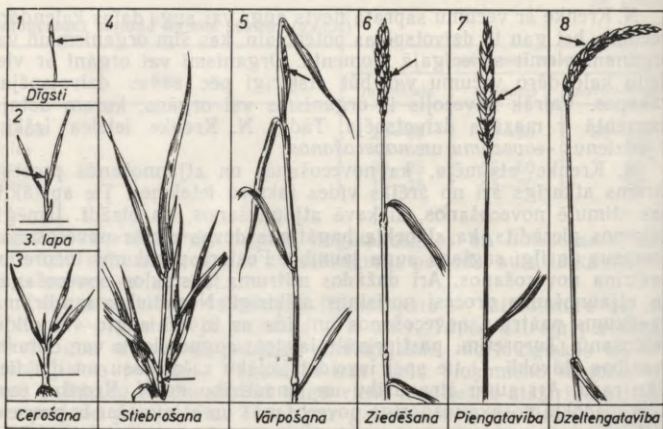
6.11. ZIEDAUGU FENOLOĢISKĀS FĀZES UN ORGANOĢENĒSES ETAPI PĒC F. KUPERMANES

Viens no populārākajiem augu attīstības stāvokļa rādītājiem šobrīd ir *fenoloģiskās fāzes*, kuras atzīmē pēc ārēji labi redzamām morfoloģiskām pazīmēm. *G r a u d a u g u* fenoloģiskās fāzes ir sēklu dīgšana, dīgsti, 3. istā lapa, cerošana, stiebrošana, vārpošana, ziedēšana, piengatavība, vaskgatavība un pilngatavība (73. att.).

L a k s t a u g i e m izšķir sēklu dīgšanas, dīgstu parādīšanās, īsto lapu pāra parādīšanās, stumbra zarošanās, stumbra stiepšanās, ziedkopas veidošanās, pumpurošanās, ziedēšanas, sēklu veidošanās un nogatavošanās fāzes (74. att.).

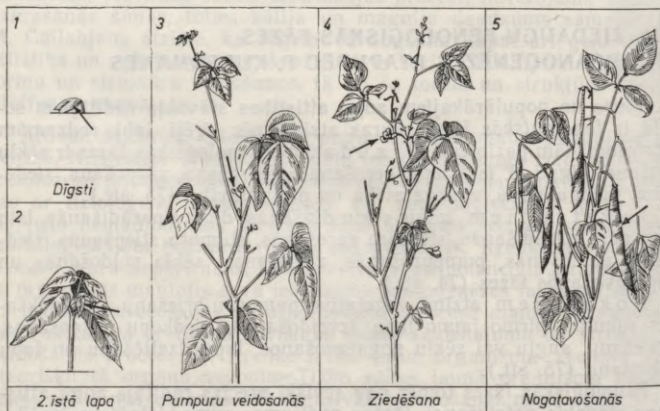
K o k a u g i e m atzīmē veģetatīvo pumpuru briešanu, to plaukšanas sākumu, pirmo jauno lapu izveidošanos, ziedkopu veidošanos, ziedēšanu, augļu vai sēklu nogatavošanos, lapu dzeltēšanu un lapu nobīršanu (75. att.).

Fenoloģiskās fāzes tomēr nav sevišķi precīzs rādītājs augu attīstības stāvokļa noteikšanai. Dažos gadījumos augu bioloģisko īpašību vai ārējās vides apstākļu dēļ var iztrūkt cerošanas fāze. Pie tam visiem augiem nav vienāda arī fenoloģisko fāžu secība, piemēram,



73. att. Kviešu fenoloģiskās fāzes.

mieži vārpo pēc tam, kad ir noziedējuši un apaugļojušies. Tādēļ datus, kas iegūti, balstoties uz fenoloģiskajām fāzēm dažādos eksperimentos, ne vienmēr var salīdzināt.



74. att. Pupiņu fenoloģiskās fāzes.



75. att. Tatārijas kļavas attīstības fāzes un organogēnēzes etapi:

1 — zars ar pumpuriem; 1a — pumpurs; 2 — III organogēnēzes etaps; 2a, 2b — ziedkopas ass formēšanās; 3 — IV organogēnēzes etapa sākums; 4 — ziedkopa pirms ziedēšanas, IV — organogēnēzes etapa pāreja V etapā (galotnes ziedu kausa diferenciēšanās sākums); 5 — ziedkopas galotnes ziedi V organogēnēzes etapā, ziedkopas sānzaru ziedi IV etapā; 6 — VI organogēnēzes etaps; 6a — atvērts vīrišķā tipa zieds; 6b — atvērts sievišķā tipa zieds; 7 — sievišķā tipa zieds VII, VIII organogēnēzes etaps; 8 — divdzimumu zieds VII, VIII organogēnēzes etapā; 9 — vīrišķā tipa zieds VII, VIII organogēnēzes etapā; k — augšanas konuss; gk — galotnes augšanas konuss; d — ziedkopas daivu augšanas konuss; ap — apziednis; p — putekšņlapa; ks — kausis; v — vainags; vl — vainaglapas; a — auglencia.

Daudz precīzāk augu attīstības stāvokli rāda *organogēnēzes etapi*. Organogēnēze ir auga orgānu un visu to raksturīgo struktūru un funkciju pakāpeniska izveidošanās. F. Kupermane ziedaugu organogēnēzi iedala 12 pamatetapos. Viņa uzsver, ka organogēnēzes etapi atspoguļo ne tikai augu morfoloģiskās pazīmes, bet ar tiem saistītas arī organisma struktūras kvalitatīvās izmaiņas. F. Kupermane izstrādājusi *bioloģiskās kontroles metodi*, kuru plaši lieto lauksaimniecībā gan mūsu zemē, gan ārzemēs, lai jebkurā brīdī noteiktu augu attīstības stāvokli.

I organogēnēzes etapa laikā augšanas konusā notiekošo kvalitatīvo pārmaiņu rezultātā no primārās meristēmas veidojas specializētu šūnu grupas, no kurām turpmākajā gaitā izveidojas virszemes daļu — lapu un sāndzinumu aizmetņi.

II organoģenēzes etapa laikā augšanas konuss veido jau atšķirīgus aizmetņus. Diferencējas vidējo lapu aizmetņi un stumbra posmi. Lapu aizmetņu padusēs diferencējas dzinumus — otrās pakāpes asu aizmetņi. Tātad šī etapa laikā sakarā ar samērā intensīviem augšanas procesiem tiek likts pamats gan posmu skaitam, gan stumbra zarošanās raksturam. Ja augšanas procesi šajā laikā tiek paātrināti, tad var panākt auga habitusa izmaiņas — izveidojas lielāks lapu skaits, vairāk sāndzinumu, novērojama intensīvāka stumbra zarošanās utt. Tas pats novērojams arī gadījumos, kad augiem ir aizkavēta jarovizācijas stadija.

III organoģenēzes etapa laikā diferencējas ziedkopas. Atkarībā no augu sugas tas notiek vai nu lapu žāklēs, vai galvenā stumbra augšanas konusā. Novērojama intensīva lapu augšana; to aizmetņi bija izveidoti jau pirmo etapu laikā. Aizkavējot attīstību III organoģenēzes etapa laikā, palielinās ziedkopas ass locekļu skaits un vārpās vārpiņu skaits.

IV organoģenēzes etapa laikā uz galvenās ziedkopas ass parādās 2. pakāpes asu aizmetņi (zarošanās). Vārpās veidojas vārpiņu aizmetņi. Ja attīstība notiek strauji vai arī augšanai nelabvēlīgos apstākļos (nepiemērota temperatūra, ūdens trūkums), ziedu skaits ziedkopā strauji samazinās. Piemērotos augšanas apstākļos, it sevišķi, ja kavēta attīstība (nepiemērots fotoperiods), var izveidoties ļoti lielas, ziediem bagātas ziedkopas, žuburainas vārpas u. c.

Tātad no augšanas procesu intensitātes III un IV etapa laikā (gaismas stadijā) atkarīgs ziedkopas lielums. Un otrādi — pēc pieaugušā auga ziedkopas formas un lieluma var spriest par to, kādi ir bijuši augšanas apstākļi augam III un IV organoģenēzes etapa laikā. Ja IV etapā augu attīstības gaita tiek kavēta, augšana notiek intensīvi, var novērot ziedkopas elementu pārveidnes — sedzējorgāni (plēksnes) pārveidojas un izaug par normālām, īstām lapām, ziedkopas 2. pakāpes ass izaug par dzinumiem, ziedkopas galvenās ass locekļi — par posmiem utt. IV organoģenēzes etapa laikā aug lapas, veidojas fotosintēzes aparāts, bet etapa beigās jau sāk pagarināties vidējie posmi — sākas stiebrošana (labībām).

V organoģenēzes etapa laikā notiek zieda daļu veidošanās. Aug apziedņa aizmetņi (labībām — ziedu plēksnes). Ja attīstības procesi šajā laikā kavēti, bet augšana notiek intensīvi, tad veidojas pildītie ziedi, jo šī etapa laikā diferencējas vainaglapas (putekšnicas diferencējas agrāk). Var izveidoties arī vairāk auglāpu, var rasties citas morfoloģiskas izmaiņas, kas saistītas ar zieda daļām un apziedni. Turpinās lapu augšana, notiek vidējo posmu stiebrošanās garumā.

VI organoģenēzes etaps raksturīgs ar mikrosporoģenēzi un megasporoģenēzi. Veidojas vīrišķo un sievišķo dzimumsūnu mātšūnas. Šī etapa laikā zieda daļas visumā jau noformējušas, notiek to tālāka augšana — izmēru palielināšanās un sausnas uzkrāšanās. Aug augšējās lapas, sāk stiepties augšējie posmi.

VI organoģenēzes etapa beigās un VII etapa sākumā notiek putekšņu mātšūnu reduktīvā dalīšanās. Izveidojas putekšņu tetrā-

des. Veidojas arī olšūnas aparāts. Notiek strauji augšanas procesi ziedkopās un intensīva sausas uzkrāšanās. Līdz šim laikam apziednis atradās aizmetņu stāvoklī, VII etapā vainaglapas izstiepjas un iegūst raksturīgo krāsu. Vairumam labību šī etapa laikā notiek vārpošana un reizē arī augšējo posmu stiepšanās. Galvenā stumbra lapu aparāts labībām izveidots pilnīgi.

VIII organoģenēzes etapā pilnīgi izveidojas visi zieda orgāni. Dzimumšūnas sasniedz briedumu. Augšanas procesi ir kavēti. Augs sagatavojies ziedēšanai.

IX organoģenēzes etapā augi zied un apaugļojas. Augšanas procesi ir kavēti.

X organoģenēzes etapā atjaunojas augšanas procesi. Pastiprināti jaunveidošanās procesi šī etapa laikā nodrošina sugai raksturīgu sēklu vai augļu izveidošanos.

XI organoģenēzes etapā notiek barības vielu uzkrāšanās jaunajā dīgļī vai sēklā. Augšanas procesi turpinās. Šī etapa laikā izveidojas dīgļis.

XII organoģenēzes etapā sēklā uzkrātās barības vielas pārveidojas par rezerves vielām un piepilda endospermas vai dīgļlapu šūnas.

Augiem, kuri turpina augt arī pēc pirmās ziedkopas izveidošanās (tomāti, griķi u. c.), augstāk veidojas jaunas ziedkopas un tajās atkal novērojami visi attiecīgie organoģenēzes etapi. Šādiem augiem par attīstības stāvokli konkrētā momentā tomēr spriež pēc pirmajā ziedkopā novērojamām pazīmēm un konstatētajiem etapiem.

Augiem, kuri vairojas ģeneratīvi, šie organoģenēzes etapi viegli izšķirami, jo ģeneratīvie orgāni tiem visiem sastāv no vienādām struktūrām un audiem, kuru veidošanās secība arī ir vienāda. Dažādiem augiem atšķirīgs var būt tikai etapu ilgums. Atsevišķu augu sugu ziedos attiecīgi orgāni var neveidoties, piemēram, neveidojas apziednis, dažiem augiem neveidojas ziedkopa, bet gan atsevišķs zieds uz īpaša ziedneša utt.

Saimnieciskā raža, ko iegūst no lauksaimniecības augiem, sastāv no dažādiem augu orgāniem — sēklām, lapām vai sakņu un stumbru pārveidnēm (gumi, bumbuli). Lai noteiktu augu saimniecisko produktivitāti, tiek izdarīta ražas struktūrelementu analīze. Tā parāda, kā realizējusies augšanas un attīstības procesu savstarpējā sakarība augu ontogēnēzē.

Jo intensīvāk notikuši augšanas procesi atsevišķu etapu laikā, jo vairāk ir orgānu, kuru aizmetņi šo etapu laikā diferencējās; lielāka ir to orgānu masa un izmēri, kuri attiecīgo etapu laikā auga. Ražas struktūrelementu analīzē var noteikt dažādus rādītājus. Bieži nosaka visa auga vai tikai stumbra garumu, svaigā materiāla masu, lapu skaitu un masu, stumbra posmu skaitu un to garumu, vārvas garumu, vārpiņu un graudu skaitu vārpā, pēc tam var noteikt vārpu robainības procentu, graudu absolūto masu u. c. Analizējot citus augus, izvēlas citus ražas struktūras rādītājus.

6.12. DIVGADĪGO AUGU UN KOKAUGU ATTĪSTĪBAS ĪPATNĪBAS

Divgadīgie augi pirmajā dzīves gadā izveido veģetatīvos orgānus — sakni un lapas, bet otrajā gadā arī ģeneratīvos orgānus un sēklas. Pie šīs augu grupas pieder daudzi plaši pazīstami dārzeņi — kāposti, bietes, burkāni, rutki u. c. Šo augu attīstības īpatnība ir gara jarovizācijas stadija, ko tie nevar iziet iedīgušu sēklu veidā, bet iziet tad, kad uzkrājuši noteiktu daudzumu barības vielu. Dabiskos apstākļos (savvaļā) šīs grupas augi pirmajā gadā aug apakšējā stāvā — zem virsaulgiem, izveido lapu rozeti un uzkrāj daudz rezerves barības vielu. Pārziemojuši tie jau agri pavasarī izmanto uzkrātās rezerves vielas, lai izveidotu jaunas lapas, saknes, kā arī ģeneratīvos orgānus. Jarovizācijas stadijas ilgums ir 2—3 mēneši. Uzglabājot pagrabos vai dārzeņu glabātavās 2—5°C temperatūrā, dārzeņos notiek jarovizācijai raksturīgās norises, izveidojas ģeneratīvo orgānu attīstību regulējošie fitohormoni, tāpēc otrajā dzīves gadā tie spēj izveidot ziedus un sēklas.

Jarovizācijas stadijas iziešanai ne vienmēr vajadzīgs tik liels daudzums barības vielu, kādu augi uzkrāj savas dzīves pirmajā veģetācijas periodā. Ja cukurbiešu vai galda biešu stādus 50 vai 60 dienas patur 2,3—5°C temperatūrā, tie neveido sakņaugus, bet pirmajā gadā jau izveido ziedus un sēklas. Vasarās, kas seko ilgstošiem un vēsiem pavasariem, nereti cukurbiešu vai galda biešu laukos var redzēt daudz ziedošu augu. Šādos apstākļos jarovizāciju iziet tikai daļa augu. Burkāni stādu veidā jarovizēties nespēj. Sīpolu stādi, ja tos audzē no sēklām, ar 5—10 lapām jarovizējas 3—5°C temperatūrā 4 mēnešus. Turpretim ziemā, uzglabājot sīpolus, jarovizācija notiek 2 mēnešos. Atsevišķām sīpolu šķirnēm jarovizācijas stadija ir vēl īsāka. Ja sīpolus uzglabā istabas temperatūrā, tie neiziet jarovizāciju, un tāpēc, iestādīti pavasarī, tie atkal veido tikai veģetatīvos orgānus (saimniecisko ražu).

Fotoperiodisma reakcija šiem augiem nav izteikta tik spilgti kā viengadīgiem augiem. Literatūrā sastopami norādījumi, ka divgadīgo augu attīstība labāk notiek garās dienas apstākļos. Bet ir arī novērojumi, ka šie augi pēc jarovizācijas iziešanas ziedus var izveidot pat tumsā uz uzkrāto rezerves vielu rēķina. Tomēr fertilas dzimumšūnas tumsā veidotajos ziedos neattīstās. Arī šo augu normālu dzimumšūnu attīstībai (VI un VIII organoģenēzes etapi) vajadzīga pietiekami liela gaismas intensitāte.

Kokaugu attīstībā raksturīgs ir ilgstošs juvenālais periods. Tā ilgums dažādām kokaugu sugām ir dažāds (18. tabula) — no dažiem gadiem (persikiem un aprikozēm) līdz 40—60 gadiem (eglēm). Juvenālajā periodā augi nespēj veidot ģeneratīvos orgānus. Kokaugu attīstībā nav izdevies konstatēt jarovizācijas un gaismas stadijas, kaut gan arī šo augu attīstībā ir nozīme gan zemas temperatūras iedarbībai, gan fotoperiodiem. Pāreju no juvenālā perioda uz pakāpeniska nobrieduma periodu, kad augi iegūst spēju veidot ģeneratīvos orgānus, šiem augiem acīmredzot regulē galvenokārt iek-

šieji faktori — uzkrāto barības vielu daudzums, no kā atkarīga arī šūnsulas koncentrācija veģetatīvajos orgānos, augā veidoto fitohormonu — stimulatoru un inhibitoru savstarpējās attiecības, kustīgo un mazkustīgo minerālelementu saturs un attiecība šūnās u. c. Ārējās vides faktori ietekmē visus iepriekš minētos iekšējos fizioloģiskos faktorus, tāpēc arī tie ir nozīmīgi kokaugu attīstībā. Bez tam ārējās vides apstākļu periodiskas maiņas kokaugiem izraisa noteiktus augšanas ritmus, kas savukārt ietekmē šo augu attīstību.

A. Jablokovs, L. Sergejevs un citi autori kokaugu attīstībā izšķir *lielo attīstības ciklu* (no sēklas līdz auga atmiršanai) un *mazo attīstības ciklu*, kurš atkārtojas ik gadus un kuru iziet kārtējā pieauguma veģetatīvie un ģeneratīvie pumpuri. Kokaugu lielais attīstības cikls sastāv no tiem attīstības periodiem, ko šo augu ontogēnēzē konstatēja un raksturoja Mičurins (sk. 191. lpp.). Mazajā attīstības ciklā, ko iziet kārtējā pieauguma pumpuri, izšķirami F. Kupermanes aprakstītie organogēnēzes etapi.

Daudzu kokaugu (ābeļu, bumbieru, kauleņaugu u. c.) sēklas dīgst tikai tad, ja tās ilgāku laiku (1,5—3 mēnešus) atradušās zemā temperatūrā, attiecīga mitruma un aerācijas apstākļos. Sajā laikā notiek sēklu *stratifikācija*, un tās iegūst dīgtpēju. Kaut arī stratifikācijai un jarovizācijai apstākļu komplekss ir vienāds, tomēr abas šīs norises vienlaikus notikt nevar. Stratifikācija notiek pirms sēklu dīgšanas. Turpretim jarovizācija var notikt tikai sadīgušām sēklām.

M. Cailahjans norāda, ka ikgadējā ziedpumpuru diferenciācija kokaugiem ir atkarīga no sezonas meteoroloģiskajiem apstākļiem — temperatūras, gaismas intensitātes, fotoperiodu ilguma, mitruma, kā arī no minerālās barošanās apstākļiem. Sevišķi nozīmīga kokaugu attīstībā ir pāreja no juvenālā perioda uz pakāpeniskā nobrieduma periodu, kad augs iegūst spēju veidot ģeneratīvos orgānus. Pēc tam šī spēja paliek un tiek realizēta atkarībā no augu sugas vai nu katru gadu, vai periodiski — ar noteiktiem pārtraukumiem. Ziemājiem jarovizācijai raksturīgās attīstības norises notiek augšanas konusus, bet kokaugiem ģeneratīvie pumpuri ziemo un saņem vajadzīgo aukstuma devu dažādos organogēnēzes etapos — pat ar izveidotiem putekšņiem (agri pavasarī ziedošām sugām).

6.13. FIZIOLOĢISKO PROCESU IPATNĪBAS ZIEDĒŠANAS LAIKĀ

Ziedēšanas laikā (IX organogēnēzes etapā) notiek augu apputeksnēšanās un apaugļošanās. Agri pavasarī ziedošie augi iepriekšējā veģetācijas periodā uzkrāj barības vielu rezerves, vasarā un rudenī ziedošiem augiem šīs rezerves veidojas tekošajā veģetācijas periodā.

Ziedēšanas laikā augos novērojamas raksturīgas fizioloģiskas izmaiņas. Ne tikai ģeneratīvajos, bet arī veģetatīvajos orgānos palielinās elpošanas intensitāte.

Mūsu eksperimentā kukurūzas 'Minusika' augu lapās VII organoģenēzes etapa laikā elpošanas intensitāte bija vidēji 4,26, bet ziedēšanas laikā 7,92 mg CO₂/100 cm² stundā, šķirnes 'Voronežas-76' augu lapās attiecīgie lielumi bija 3,78 un 5,90 mg CO₂/100 cm² stundā. Peroksidāzes un polifenoloksidāzes aktivitāte šo augu lapās ziedēšanas laikā salīdzinājumā ar VII organoģenēzes etapu palielinājās 2,5 reizes.

Pēc Dž. Fišeres (1964) datiem, pupām (*Vicia faba*) ziedēšanas laikā palielinājusies fotosintēzes tirā produktivitāte — V un VI organoģenēzes etapa laikā tā bijusi vidēji 5,27, VII un VIII etapa laikā — 5,75, bet ziedēšanas (IX etapa) laikā — 6,69 g/m² diennaktī.

Ziedēšanas laikā ģeneratīvajos orgānos ievērojami pieaug arī auga sausnas daudzums.

Eksperimentā ar pupām viena auga sausnas saturs VII organoģenēzes etapa laikā bija vidēji 1,63 g, bet ziedēšanas laikā — 8,50 g. VII etapa laikā lapas saturēja 68,0%, stumbri 30,4% un ģeneratīvie orgāni 1,6% no visa auga sausnas daudzuma, bet ziedēšanas laikā lapās bija tikai 49%, turpretim stumbros 44,8% un ģeneratīvos orgānos 6,2% no visa auga sausnas. Tas nozīmē, ka notikusi intensīva asimilātu pārvietošanās no lapām uz ģeneratīvajiem orgāniem.

Ziedēšanas laikā šūnās samazinās ūdensaizturošie spēki un palielinās protoplazmas caurlaidība. Tāpēc palielinās arī transpirācija. Bez tam lapās šajā laikā palielinās hlorofila daudzums. Kukurūzas 'Minusika' lapās VII etapa laikā bija vidēji 164,3, bet ziedēšanas laikā jau 208,8 mg hlorofila/100 g svaigo lapu. Arī C vitamīna saturs lapās ziedēšanas laikā pieaug apmēram 1,5 reizes salīdzinājumā ar VII organoģenēzes etapu, kad notiek dzimumšūnu veidošanās.

Ziedēšanai visraksturīgākās fizioloģiskās norises notiek tieši ziedos, kur norisinās apaugļošanās process un tam sekojošā sēklaizmetņu augšana un embrionālā attīstība.

Fertilu dzimumšūnu attīstība un apaugļošanās process saistīts ar asimilātu pastiprinātu pieplūdumu ziedos. Bez tam ziedos ir arī augsta elpošanas intensitāte. E. Marē (1946) novēroja, ka asimilātu pieplūdums kastrētiem ziediem ir daudz mazāks nekā normāliem.

Putekšņi, nonākot uz tās pašas sugas vai tuvu radniecīgu sugu ziedu driksnas, sāk dīgt, pārplīst putekšņa ārējais apvalks (*ekzina*), bet iekšējais apvalks izvirzās uz āru un ieurbjas driksnas audos. Putekšņa digstobrs turpina augt un stājas metaboliskās attiecībās ar driksnas, irbuļa un vēlāk auglenicās audiem, caur kuriem tas virzās. No šo attiecību rakstura atkarīgi apaugļošanās rezultāti. Kā to pierādījuši I. Polakova (1949) un J. Britikova (1954) iegūtie dati, pēc apputeksnēšanās irbuļa augšējā daļā palielinās cietes un saharozes, bet samazinās monosaharīdu saturs. Tajā irbuļa posmā, caur kuru attiecīgajā brīdī virzās augošais digstobrs, novērojama pastiprināta olbaltumvielu sintēze. Putekšņa digšanas laikā irbulī palielinās katjonu un B grupas vitamīnu, it sevišķi PP vitamīna saturs. Irbuļa šūnās palielinās osmotiskā vērtība.

Tā paša auga putekšņi (pašapputes gadījumā) fermentatīvos procesus driksnā un irbulī aktivē mazāk nekā cita auga putekšņi. Tāpēc pašapputes gadījumā (svešapputes augiem) fizioloģisko procesu aktivitāte augā ir mazāka nekā svešapputes gadījumā. Pašapputes rezultātā šiem augiem veidojas sēklas ar mazāku dzīvotspēju.

Daudzi autori atzīmē, ka liela nozīme sekmīgā apaugļošanās norisē ir fizioloģiskajām un biokīmiskajām atšķirībām starp putekšņu šūnām un driksnas un irbuļa audiem. Pašapputes gadījumā nereti šīs atšķirības ir nepietiekamas. I. Molčāns (1964) atzīmē, ka svešapputes augiem ģeneratīvo orgānu atšķirības ir vājāk izteiktas nekā pašapputes augiem. Tāpēc, lai svešapputes augi apaugļotos, vajadzīga cita auga putekšņu stimulējošā iedarbība. Pēc I. Molčāna novērojumiem, ja rudzu pašapputei izmanto tā paša auga putekšņus maisījumā ar saulgriežu putekšņiem, sēklaizmetņos pēc apaugļošanās ir lielāka fizioloģiskā aktivitāte — intensīvāk pieplūst minerālelementi, veidojas vairāk aminoskābju, IES un cietes nekā pēc pašapputes tikai ar rudzu putekšņiem.

Pēc apaugļošanās sēklaizmetņos ievērojami palielinās nukleīnskābju, it sevišķi RNS saturs, jo nukleīnskābēm liela nozīme šūnu augšanas procesos. G. Kostandi (1973) novērojis, ka kviešu sēklaizmetņi svešapputes rezultātā satur par 29,8% vairāk nukleīnskābju nekā tad, ja notikusi pašappute. Tipiskiem svešapputes augiem, piemēram, pupām un rudziem, šī starpība bijusi vēl lielāka — attiecīgi 73,9% un 148,6%.

Pēc apaugļošanās polifenoloksidāzes aktivitāte samazinās neatkarīgi no apputes veida, bet citohromoksidāzes aktivitāte palielinās.

Jau V. Katunskis 1936. gadā atzīmēja, ka auglenīcas producē *auksinus*. J. Heslops-Harisons (1957) konstatēja, ka auksīniem ir ļoti liela nozīme orhideju apaugļošanās procesā un tālākā zigotas attīstībā. 1933. gadā tika atzīmēta bora pozitīvā ietekme uz putekšņu dīgšanu, dīgstobru augšanu un apaugļošanās, it sevišķi tas novērojams paaugstinātas temperatūras apstākļos. Putekšņu dīgšanu un dīgstobru augšanu stimulē arī kalcija klātbūtne, bet nestimulē auksīnu vai giberelīnu papildu piegāde. Tas izskaidrojams ar to, ka gan putekšņi, gan sievišķā zieda daļa satur daudz auksīnu un giberelīnu. Bora nozīme apaugļošanās procesā izpaužas ogļhidrātu maiņas regulēšanā, O₂ uzņemšanas un oksidācijas procesu stimulēšanā. Bors nepieciešams arī pektīnvielu sintēzei strauji augošajiem putekšņu dīgstobriem. Putekšņa aktīvais, augošais gals turpina virzīties uz priekšu arī tad, ja to no iepriekš izveidotā, garā dīgstobra atdala. Tas nozīmē, ka augšanai nepieciešamo enerģētisko un uzbūves materiālu tas var saņemt no irbuļa audiem.

Driksnā un irbulī ir daudz fosfora savienojumu, kuru koncentrācija pieaug auglenīcas virzienā.

Putekšņos ir augsta osmotiskā vērtība. Tā nereti atbilst pat 30% saharozes šķīduma osmotiskajai vērtībai. Tas jāievēro, putekšņus diedzējot mākslīgā vidē. Putekšņos ir daudz aminoskābju, pat līdz 35% no sausnas. Tajos atrodamas visas zināmās aminoskābes, gan brīvas, gan arī saistītas olbaltumvielās. Olbaltumvielas putekšņos nav

sevišķi lielmolekulāras — to molekulmasa ir apmēram 5000. Nogatavošanās laikā tajos daudz cietes, bet entomofilo augu nogatavojušos putekšņos, kas izbirst no putekšņmaciņiem, ciete vairs nav konstatējama, toties daudz ir cukuru. Anemofilo augu nogatavojušies putekšņi satur arī vēl cieti. Putekšņos bieži vien ir daudz karotinoīdu un flavonu. Tajos atrodas fermenti fosfatāze, amilāze, invertāze un redoksi fermenti. Konstatēts, ka fertīlie putekšņi vienmēr satur prolinu, turpretim sterīlie putekšņi to nesatur. Sterīlos putekšņos raksturīgs palielināts asparagīna un alanīna saturs.

Daudzu autoru pētījumu rezultāti liecina par to, ka apaugļošanās procesā liela nozīme ir putekšņu un auglenīcu šūnu reducēšanās-oksidēšanās potenciālu starpībai.

V. Ostapenko pēdējos gados pierādījis, ka sievišķās un vīrišķās generatīvās sfēras redoksi potenciālu starpība var būt šķērslis apaugļošanai. Mūsu eksperimentos pierādīts, ka putekšņu redoksi potenciāls atkarīgs no augu augšanas apstākļiem. To var ietekmēt arī, augus apstrādājot ar ķīmiskiem savienojumiem vai fizikāliem aģentiem, kas augos pastiprina reducēšanas vai oksidēšanas procesus.

Pēc putekšņu nokļūšanas uz drīksnas paiet 6—24 stundas, kamēr notiek divkārsā apaugļošanās. Šī laika ilgumu ietekmē gan auga suga, gan apputes veids, gan arī ārējās vides apstākļi.

6.14. AUGU DZIMUMU DIFERENCIĀCIJA

Liela nozīme sekmīgā apaugļošanās norisē ir fizioloģiskajām un bioķīmiskajām atšķirībām starp putekšņu šūnām, no vienas puses, un drīksnas, irbuļa un sevišķi olšūnas aparāta šūnām, no otras puses. Šī noteikuma nodrošinājums dabā daudzām augu sugām (pat dzimtām!) atrisināts tādējādi, ka tiek veidoti noteiktā dzimuma ģeneratīvie orgāni — sievišķie un vīrišķie ziedi. Vienmājas augiem šie atšķirīgā dzimuma ziedi novietojas uz viena un tā paša auga (kukurūzai, ķirbjaugiem, lazdām u. c.), divmāju — uz dažādiem augiem (kaņepēm, spinātiem, smiltsērķšķiem u. c.). Noskaidrots, ka ap 70% augstāko ziedaugu sugu ir hermafrodīti, t. i., ar ziediem, kuros ir gan putekšņi, gan auglenīcas. Ap 5% augu sugu ir divmājnieki, no atlikušajām liela daļa pieder vienmājniekiem. Daļa sugu uzrāda dažādas pārejas formas seksuālo tipu ziņā — to dzimums nav stingri noteikts un pastāvīgs, jo atkarībā no augšanas apstākļiem vai augu vecuma to sievišķajos ziedos var veidoties normāli attīstītas putekšņīcas ar putekšņiem, bet vīrišķajos ziedos — auglenīca ar olšūnas aparātu. Tātad iespējama viendzimuma ziedu pārvēršanās par hermafrodītiem ziediem.

Novērojumi rāda, ka augu dzimumu neregulē tik precīzi ģenētiskie un hormonālie mehānismi kā dzīvniekiem. Augu dzimuma diferenciācijā liela nozīme ir ārējās vides apstākļiem. Vairumā gadījumu dzimuma diferenciāciju tomēr nosaka iedzimtība. Tāpēc arī ir izdevies selekcionēt sievišķā vai vīrišķā tipa šķirnes gurķiem, kabačiem, tomātiem un citām kultūrām.

Daudzām augu sugām dažādu dzimumu pārstāvji atšķiras ar hromosomu sastāvu. Sievišķajiem īpatņiem šādā gadījuma hromosomu komplektā ir hromosomu pāris $X-X$, vīrišķajiem — $X-Y$. Tomēr daudzām divmājnieku sugām šie hromosomu pāri nav atrasti. Bet tas neliecina par vāju dzimuma diferenciaciju.

Augu dzimuma dimorfisms atspoguļojas arī fizioloģisko un bioķīmisko īpašību un procesu atšķirībās. Divmāju sugu vīrišķajiem īpatņiem raksturīgs lielāks kālija saturs virszemes daļās nekā saknēs. Tajos ir relatīvi vairāk brīvā un viegli saistītā ūdens, kaut gan kopsummā ūdens saturs tajos mazāks. Fotosintēze tiem notiek intensīvāk ontogēnēzes sākumā, kamēr vēl tikai veidojas ģeneratīvie orgāni. Tiem ir intensīvāka elpošana nekā sievišķajiem īpatņiem, toties mazāka izturība pret dažādiem nelabvēlīgiem faktoriem.

Bioķīmiskā satura ziņā vīrišķie eksemplāri atšķiras ar palielinātu dažu aminoskābju, īpaši arginīna un alanīna, kā arī brīvo NH_2 grupu saturu, tiem piemīt lielāka spēja saistīt skābes, augstāks pH un olbaltumvielu IEP, tie satur vairāk giberelīnu. Vīrišķajos augos ziedēšanas laikā reakciju norisei raksturīgs katabolisma pārsvars pār anabolismu.

Sievišķajiem īpatņiem raksturīgs lielāks kopējais ūdens un cukuru saturs, augstākas audu reducējošās spējas, lielāks minerālelementu — N, P un K saturs nekā vīrišķajiem īpatņiem. To saknes ir bagātākas ar K nekā virszemes daļas. Sākot ar ziedēšanu, tālāk ontogēnēzes otrajā pusē, šiem augiem intensīvāk noris fotosintēze, tie jutīgāk regulē transpirāciju; ievainojumi tiem izraisa intensīvāku atbildes reakciju ar pastiprinātu elpošanu. Sievišķajiem īpatņiem ir lielākas reģenerācijas spējas un izturība pret nelabvēlīgiem apstākļiem nekā vīrišķajiem īpatņiem. Tajos ir arī lielāks augsņu un citokinīnu saturs. Citokinīni, kā zināms, veidojas galvenokārt saknēs, bet palielināts augsņu saturs stimulē etilēna veidošanos augos. Sievišķajiem augiem raksturīgs palielināts dažu aminoskābju, sevišķi prolīna, histidīna un tirozīna saturs. Tie ir bagātāki ar plastīdu pigmentiem — hlorofilu un it sevišķi ar karotinoīdiem.

Augi ontogēnēzes sākumā ir biseksuāli. Pat divmājniekiem noteikta dzimuma pazīmes parādās tikai ģeneratīvo orgānu attīstības sākumā — visbiežāk V organogēnēzes etapā. Ja augu attīstībā ir novirzes no normas, pretējā dzimuma zieda daļas var attīstīties tālāk un veidot normālas dzimumšūnas, tādējādi viendzimuma ziedu pārvēršot par hermafrodītu. Tādā gadījumā, piemēram, kukurūzas vīrišķo ziedu skarā veidojas graudi. Augu dzimuma diferenciacijas laiks (III—V organogēnēzes etapi) tiek izmantots, lai iegūtu vēlāmā dzimuma augus vai nu augstākas produktivitātes nodrošināšanai, vai augu izmantošanai citiem nolūkiem, kur jāreķinās ar augu seksualizāciju.

Lai paaugstinātu augļu un sēkļu ražu, ir svarīgi ražojošiem augiem pastiprināt sievišķo seksualizāciju. Praksē tam izmanto dažādus paņēmienus: dzimumdiferenciacijas sākumā augus apstrādā ar tādiem ķīmiskiem savienojumiem, kuri pastiprina sievišķajam dzimumam raksturīgās fizioloģiskās norises. Tādi savienojumi ir,

piemēram, KMnO_4 , C_2H_4 un to producējošie savienojumi — etrēls, gidrēls, kampozāns, kā arī etilēna biosintēzes priekštecis — metionīns.

Klimatisko un edafisko apstākļu — minerālās barošanās, mitruma apstākļu, temperatūras, apgaismojuma intensitātes un kvalitātes un citu ietekmi uz augu seksualizāciju acimredzot var izskaidrot ar netiešo ietekmi. Šo apstākļu komplekss inducē vai nu giberelinu veidošanos — tad pastiprinās vīrišķā seksualizācija vai auksīnu un citokinīnu veidošanos, kas savukārt izraisa intensīvāku etilēna (C_2H_4) biosintēzi — pastiprinās sievišķā seksualizācija.

Pētot fizioloģiskās un biokīmiskās īpatnības kukurūzai ar pastiprinātu vīrišķo vai sievišķo seksualizāciju, mūsu eksperimentos tika noskaidrots (H. Mauriņa, 1965), ka šie augi lielā mērā atgādina pašapputes līnijas, kuras izmanto par vecākaugiem heterozu, augsti produktīvu hibrīdu iegūšanai. Līdzīgam nolūkam izmantojot augus ar vienā vai otrā virzienā pastiprinātu seksualizāciju, pie tam izteikti sieviškos ņemot par mātesaugiem, bet vīriškos — par tēvaugiem (aputeksnētājiem), rezultāti bija līdzīgi — pēcnācēji ātrāk auga, bija produktīvāki, izturīgāki pret nelabvēlīgiem apstākļiem.

Pašapputes līniju izveidošana, atlase, krustošanas kombināciju pārbaude un piemērotāko izvēle heterozo hibrīdu iegūšanai ilgst daudzus gadus. Turpretim augus ar vēlamo seksualizāciju, kuri savu īpašību dēļ nosaukti par pašapputes līniju fizioloģiskajām fenokopijām, iegūst tajā pašā veģetācijas periodā, kad tos izmanto par vecākaugiem. Sajā gadījumā arī paši vecākaugi ir pietiekami augstražīgi, ko nevar teikt par pašapputes līnijām.

6.15. SĒKLU UN AUGĻU VEIDOŠANĀS UN TO UZGLABĀŠANAS FIZIOLOĢIJA

Pēc ziedēšanas un apaugļošanās (IX organoģenēzes etaps) hermafrodito un vienmājas augu, kā arī divmāju sievišķo īpatņu dzīvē sākas paaugstinātas fizioloģiskās aktivitātes periods. Divmāju augu vīrišķajiem īpatņiem dzīve beidzas ar ziedēšanu. Tie izpildījuši savu bioloģisko funkciju sugas saglabāšanā, strauji noveco un atmirst.

Sēklu un augļu veidošanos vairumā gadījumu stimulē apaugļošanās. Dažkārt to var inducēt arī straujas ārējās vides apstākļu izmaiņas, piemēram, īsās dienas fotoperiods, zema temperatūra, spilgts apgaismojums. Ja augļu veidošanās notikusi bez apaugļošanās, tad tie izaug bez sēklām (tie ir partenokarpi). Ja apaugļošanās nav notikusi un augļu aizmetņi neattīstās par partenokarpiem augļiem, tad tie nobirst.

Augļu attīstības sākumā pēc apaugļošanās sēklu un augļu aizmetņos novērojama fitohormonu — giberelinu, auksīnu un citokinīnu samācība, palielināšanās. Tie kļūst par atrāģējošiem centriem un sāk strauji augt. Neapaugļoto augļu aizmetņu apstrāde ar minētajiem fitohormoniem tomātiem, ķirbjaugiem, vinogulājiem un citiem izraisa partenokarpo augļu veidošanos.

Putekšņi ir bagātīgs visu fitohormonu avots. Tie var inducēt fitohormonu veidošanos arī augļaižmetnī. Visaktīvākais fitohormonu producents ir sēklas, kas attīstās no sēklaizmetņiem. Tāpēc, jo lielāks ir sēklu skaits auglī, jo lielāks var izaugt arī pats auglis.

Augļos veidojas arī ABS un etilēns. To saturs, augļiem augot, pakāpeniski pieaug. Etilēna izdalīšanā novērojami 2 maksimumi: pirmais — drīz pēc apaugļošanās vienlaicīgi ar neapaugloto aizmetņu nobiršanu; otrs — augļu nogatavošanās sākumā. Kā atzīmē K. Dorfings (1985), ABS loma ir daudzpusīga. Tā regulē augļu augšanas izbeigšanos, nogatavošanās sākumu, sēklu dīgļu ieeju miera periodā un augļu nobiršanu (to atdalīšanos no mātesauga).

Viengadīgo augu sēklās tiek uzkrātas rezerves barības vielas nākamās paaudzes dīgstiem. Daudzgadīgiem augiem rezerves vielu glabātavas pašu augu vajadzībām atrodas gan saknēs, gan mizā, gan citu orgānu dzīvajās šūnās. Tās nodrošina jaunu lapu izveidošanos pavasarī un daļēji arī vasu augšanu.

Rezerves vielas ir pasīvas, tās nepiedalās (vai arī piedalās nedaudz) fizioloģiskajos procesos. Vajadzības gadījumā augs viegli ar fermentu palīdzību var mobilizēt tās un izmantot vai nu jaunu šūnu veidošanai (augšanai), vai enerģijas iegūšanai — kā substrātu elpošanā.

Kā rezerves vielas augs var uzkrāt 1) ogļhidrātus (cieti, hemicelulozi, saharozi, monosaharīdus u. c.); 2) lipīdus (dažādas eļļas) un 3) olbaltumvielas (proteīnus).

Asimilāti šķīstošo savienojumu veidā no lapām pārvietojas uz uzkrājējorgāniem. Uzkrājējorgānu šūnās šīs vielas tiek pārveidotas attiecīgā rezerves vielu formā. Tā, piemēram, nogatavojoties riekstiem, 5 mēnešu laikā tajos eļļu daudzums pieaug 20 reizes, bet ogļhidrātu daudzums samazinās 7 reizes. Sēklās uzkrājas sausna un tiek izdalīts ūdens. Pēc S. Ivanova datiem, nogatavošanās laikā sēklās izmainās pat eļļu raksturs. Sākumā tās ir bagātākas ar piesātinātajām taukskābēm, bet vēlāk — ar nepiesātinātajām. Nogatavošanās beigās sēklas ir piepildītas ar neitrālām taukvielām (eļļām). Nogatavošanās laikā sēklās izmainās arī fermentu aktivitāte. Tā, piemēram, kukurūzas sēklās laikā no piengatavības līdz vaska gatavības fāzei samazinās fermentu aktivitāte — α -amilāzei no 6,2 līdz 0, β -amilāzei no 24,9 līdz 1,4, lipāzei no 18,1 līdz 2,0.

Sēklās nogatavošanās laikā pieaug arī minerālelementu, galvenokārt fosfora un magnija daudzums, bet kālija daudzums pakāpeniski samazinās.

Arī augļos nogatavošanās laikā uzkrājas barības vielas. Tām ir nozīme sēklu izplatīšanā. Augļos uzkrājas cukuri, organiskās skābes, esteri un citas vielas, kas augļiem piešķir īpatnējo garšu un smaržu. Augļu un sēklu nogatavošanās parasti ir vienlaicīga. Augļiem augot, to šūnās no lapām saņemtie asimilāti uzkrājas cietes veidā. Šūnas ir daudzšķautņainas, ar pektātu palīdzību cieši saistītas savā starpā. Tās satur pektīnvielas, miecvielas, daudz organisko skābju. Augļu konsistence ir cieta, miecvielu dēļ to garša velkoša. Augļiem nogatavojoties, visu šo vielu saturs samazinās, bet cukuru saturs pieaug.

Pektināžu darbības rezultātā saistība starp šūnām kļūst vājāka, šūnu forma noapaļojas. Elpošanas intensitāte kļūst vājāka. Izmainās arī elpošanas raksturs. Tā kļūst daļēji anaeroba, palielinās elpošanas koeficients. Rodas neliels daudzums spirta, kurš, reaģējot ar organiskajām skābēm, veido esterus. Nogatavojušies augļi iegūst raksturīgu smaržu.

Ziemas šķirņu augļos šīs pārvērtības notiek glabāšanas laikā. Nogatavojušos augļus glabājot vēl ilgāk, sākas autolīzes process. Sūnapvalks noārdās, izveidojas bezšūnu masa, kurā turpina darboties proteolītiskie fermenti. Šādi pārgatavojušies augļi kļūst par barišas substrātu dažādām mikroskopiskām sēnēm.

Augļi ilgāk uzglabājas vēdinātās telpās, kur zema temperatūra. Zemā temperatūrā fermentu darbība ir vājāka un fizioloģiskie procesi noris lēnāk.

Sēklas sulīgo augļu iekšienē nesadīgst jo, lai iegūtu dīgtspēju, tām nepieciešama stratifikācija. Ķirbjaugu sēklas nesadīgst augļos tādēļ, ka augļa mikstumā ir dīgšanu kavējošas vielas — lielākā daudzumā uzkrātie augšanas inhibitori. Dīgšanu kavē arī mikstuma šūnu augstā osmotiskā vērtība. Dažreiz novērojama sēklu sadīgšana arbūzos un melonēs. Tas notiek tad, ja atsevišķu iemeslu dēļ augļa mikstumā nav izveidojies attiecīgais augšanas inhibitors.

Darzes rezerves vielas uzkrājas tāpat kā sēklās, jo arī tās šīm vielām jānodrošina jaunā auga attīstība nākamajā pavasarī. Galvenais rezerves vielu daudzums tajos tiek uzkrāts visbiežāk cietes vai cukuru veidā.

Bumbuļu, sakņuogu, gumu un citu veģetatīvās vairošanās orgānu augšana novērojama tikai ziemas beigās vai pavasarī, kad miera periodu tie jau ir izgājuši. Kaut gan ūdens saturs šo orgānu šūnās ir liels, augšana tomēr nenotiek, jo uzkrāti inhibitori, šūnu membrānu caurlaidība samazināta un fermentu darbība vāja. Miera periods turpinās ilgāk, ja bumbuļus, gumus un saknes glabā 1—3°C temperatūrā. Pēc noteikta laika arī zemā temperatūrā šūnās notiek attiecīgas kvalitatīvas pārmaiņas — palielinās šūnu membrānu caurlaidība, stimulatoru, vispirms giberelīna, daudzums, samazinās inhibitoru daudzums, sākas rezerves vielu mobilizācijas process fermentu darbības rezultātā un arī augšana.

6.16. FIZIOLOĢISKIE RITMI AUGOS

Augu fizioloģiskie procesi, to skaitā arī augšana, nenotiek visā veģetācijas periodā vienmērīgi. Tam par iemeslu ir gan periodiska ārējās vides apstākļu maiņa (gadalaiki, diennakts ritmi), gan arī pašu augu bioloģiskās īpašības.

Jau 1932. gadā O. Dekandols novēroja, ka kautrīgās mimozas lapas izdara ritmiskas kustības periodā, kas ilgst 22—23 stundas. Kustības bija novērojamas arī nemainīgos ārējās vides apstākļos, tātad tām ir kādi iekšēji cēloņi.

Pēdējā laikā šo fizioloģisko ritmu pētīšanai pievērš lielu uzmanību. Fizioloģiskajiem ritmiem var būt dažāds ilgums — no dažām

minūtēm līdz dažiem gadiem. Tie novērojami kā augu, tā dzīvnieku valstī. Tagad atzīst, ka dzīvjiem organismiem piemīt iekšēja spēja izmērīt laiku, t. i., *bioloģiskais pulkstenis*, kas ļauj organismam uzturēt fizioloģisko procesu ritmus pat nemainīgos ārējās vides apstākļos. Šie ritmi ir pamatā arī putnu un kukaiņu dzīves īpatnībām, migrācijai u. c.

Pagaidām maz izpētīti faktori, kuri nosaka fizioloģiskos ritmus ar īsāku periodu. Dabā nav likumsakarīgu periodisku izmaiņu ar dažu minūšu vai pat stundu ilgiem periodiem. Tādēļ šo ritmu cēloņi un regulācija jāmeklē pašu dzīvo organismu bioloģiskajās īpašībās. Šajā ziņā interesi izraisa viena visiem dzīvjiem organismiem kopīga īpašība — *kairināmība*.

Uzskata, ka fizioloģiskos procesus ar gada periodiem regulē foto-periodi, kas ik gadus mainās ļoti precīzi un atkārtojas vienā un tajā pašā laikā. Dzīvie organismi izšķir gadalaikus, pamatojoties uz foto-periodisma reakciju. Tātad fotoperiodisma reakcija, tāpat kā bioloģiskais pulkstenis, pieder pie hronometrijas parādībām augu organismā.

Mūsu zemē augu fizioloģiskos ritmus pētījuši I. Gunārs un J. Krastiņa Timirjazeva Lauksaimniecības akadēmijā Maskavā. J. Krastiņa ritmus ar īsu periodu iedala 1) ritmos ar vairāku stundu ilgiem periodiem un 2) ritmos ar periodiem, kuri mazāki par 1 stundu (pulsācija).

Ritmi ar 2—4 stundu gariem periodiem konstatēti šūnu plazmas stīgribas izmaiņām, augu kustībām un brīvā un saistītā ūdens izmaiņām, kā arī jonu saistišanai saknēs. Kālija un kalcija saistišanā ritmi mainās —, kad kālija saistišanā ir maksimums, tad kalcija saistišanā minimums — un otrādi.

Pulsācijas ritms novērots transpirācijai, elpošanai, fotosintēzei, atvārsnīšu kustībām, bioelektriskajām parādībām un plazmodesmu kustībām (saraušanās un izstiepšanās). J. Krastiņai izdevies novērot pulsāciju arī saknes spiediena darbībā, kurā ritma ilgums bijis apmēram 50 minūtes. Dažādām augu sugām šis ritms bijis apmēram vienāds.

Vācu zinātnieks E. Binnings uzskata, ka ritmus ar īsiem periodiem nosaka dzīvā organisma kairināmības ritmiskums. Organisms uz to atbild ar ritmiskām fizioloģisko procesu izmaiņām. Tāds nepārtraukts kairinātājs var būt arī barības šķīdums, kurā augs aug. Konstatēts, ka vienvērtīgie katjoni ir spēcīgāki kairinātāji nekā divvērtīgie. Kairinot mieturaļģes *Nitella* šūnas ar elektrisko strāvu, izdevies mākslīgi izraisīt fizioloģiskos ritmus.

Īpašā grupā tiek izdalīti *diennakts ritmi*. Ritmus, kas tikai saglabājas, diennakts laikā mainoties ārējās vides apstākļiem, sauc par *eksogēnajiem ritmiem*. *Endogēnie ritmi* noteiktu laiku var saglabāties arī konstantos apstākļos. Augos sastopami abi šo ritmu veidi. Eksogēnie ritmi novērojami, piemēram, gutācijai, bet endogēnie — lapu, ziedu atvārsnīšu un hloroplastu kustībām, augu sulošanas ātrumam, šūnu dalīšanās procesam, transpirācijai, ūdens uzņemšanai ar saknēm, asimilātu aizplūšanai no lapām, jonu saistišanai ar saknēm,

elpošanai un fotosintēzes tumsas reakcijām, sporu veidošanai un bioluminiscencei. Ja augus ilgāku laiku audzē konstantos, pilnīgi nemainīgos apstākļos, tad ar laiku tomēr pamazām izdzīst šie endogēnie ritmi — tiek izjaukts to stingrais periodiskums. Ja augus kaut vai vienu reizi kairina ar diennaktij raksturīgākajām gaismas vai temperatūras izmaiņām, ritmi atkal atjaunojas un turpinās kādu laiku arī nemainīgos apstākļos.

Konstantos apstākļos diennakts ritma ilgums var nedaudz atšķirties no 24 stundu ritma, kuru sauc par *sirkadisko ritmu*. Sirkadiskie ritmi augiem ir iedzimstoši. Šos sirkadiskos, endogēnos ritmus ar 24 stundu ilgumiem periodiem kontrolē bioloģiskais pulkstenis.

Pēc E. Binninga uzskatiem, bioloģiskais pulkstenis darbojas līdzīgi oscilatoram. Šī bioloģiskā oscilatora fāzes stāvokli (uzlādēšanas vai izlādēšanas) nosaka ārējie faktori — gaismas un tumsas maiņas vai augstas un zemas temperatūras svārstības.

Normālā diennakts gaismas un tumsas režīmā oscilatora izlādēšanās maksimums iestājas 4—6 stundas pēc apgaismojuma sākuma, bet uzlādēšanās maksimums — apmēram pēc 16—18 stundām no apgaismojuma sākuma. Pazeminātais oscilatora stāvoklis sakrīt ar pirmajām 12 stundām no apgaismojuma sākuma (pirmais pusperiods), bet paaugstinātais — ar otrajām 12 stundām (otrais pusperiods). Organisma funkciju norisei svarīgs ir oscilatora sprieguma līmenis, tādēļ pirmajā pusperiodā maksimumu sasniedz vienas fizioloģiskās funkcijas, bet otrajā pusperiodā — citas. Organisma reakcija uz ārējās vides kairinājumiem ir atkarīga no bioloģiskā oscilatora sprieguma līmeņa.

Oscilatora svārstību periods ir samērā neatkarīgs no temperatūras. Tas nodrošina tā darbības precizitāti. Tomēr stipri zemā temperatūrā, kura ir minimums augšanai, tas nedarbojas.

J. Krastiņš pētījumos konstatēts, ka pupiņām 12 stundu garas dienas apstākļos kālija saistīšanas maksimums ir gaišā perioda otrajā pusē, bet minimums — tumsas perioda pirmajā vai otrajā pusē (atkarībā no auga attīstības stāvokļa). Šim ritmam ir endogēns raksturs.

Konstatēti ritmi arī aminoskābju sintēzei saknēs. Dienā sulošanas sulā ir lielāka aminoskābju koncentrācija. Arī sulas daudzums, kas paceļas uz augšu, ir lielāks. Visskaidrāk izteikti ritmi novērojami asparagīnskābēs, cistīnā, alanīnā, lizīnā un glutamīnā sintēzē. Neolbaltumvielu slāpekļa maksimums sulošanas sulā konstatēts tumsas perioda vidū, bet minimums — gaismas perioda vidū.

Pēc vācu zinātnieka E. Binninga uzskatiem, bioloģiskais pulkstenis saistīts ar augu fotoperiodisma reakciju.

Izmēģinājumi ar īsās dienas augiem parādīja, ka šo augu attīstība tiek traucēta, ja kaut uz īsu brīdi augus apgaismo otrajā pusperiodā, it sevišķi šī otrā pusperioda vidū. Garās dienas augiem papildapgaismojums maksimālo efektu dod otrā pusperioda vidū (oscilatora maksimālā uzlādēšanās laikā).

Ja augus ilgstoši audzē nemainīgos apstākļos, tiem tiek traucēti normāli fizioloģiskie procesi. Tomātiem parādās hloroze, uz lapām

rodas nekrotiski plankumi, kavēta augšana un attīstība, palielinās neorganiskā fosfora un kālija saturs. Gurķiem samazinās fotosintēzes intensitāte, kā arī lapu virsma un auga garums. Nemainīgs apgaismojums visas minētās nevēlamās parādības neizraisa tad, ja temperatūra ritmiski mainās. Nozīmīgas ir arī gaismas intensitātes ritmiskās maiņas (nakti vājāks apgaismojums).

Tāpat augu normāliem dzīvības procesiem nepieciešami tādi ārējās vides apstākļi, kas palīdz regulēt fizioloģiskos ritmus augu organismā.

6.17. AUGU NOVECOŠANĀS UN MIERA PERIODS

Monokarpiem augiem mātesaugā reizē ar sēklu un augļu nogatavošanos notiek novecošanās procesi, kas noslēdzas ar auga atmiršanu. Tomēr ne visos gadījumos novecošanās procesi noved pie auga atmiršanas — tie notiek arī daudzgadīgos, polikarpos augos, kuriem laiku pa laikam noveco un atmirst kādi metamērie orgāni (piemēram, lapas), bet tad veidojas atkal no jauna.

Visvairāk novecošanās procesi pēti lapās, ziedos un augļos. Novecošanās procesus izraisa un pastiprina citokinīnu satura samazināšanās augā. Eksperimentos pierādīts, ka pat izolētās lapās novecošanās procesus var aizkavēt un apturēt, tās papildus apgādājot ar citokinīniem. Ir konstatētas arī tādas augu sugas, kurām novecošanās procesus aizkavē nevis citokinīni, bet giberelīni un augsīni, piemēram, cūkpienēm, skābenēm — giberelīni, ķiršiem — augsīni (IES). Novecošanās procesus izraisa un paātrina ABS un etilēns (sk. 271. lpp.).

Novecošanās un lapkritis jeb lapu nomešana ir savstarpēji cieši saistītas parādības. To aizkavē augsīni, bet stimulē etilēns. ABS nozīmē lapu nomešanā nav droši pierādīta. Pirms lapu nomešanas kātiņa šūnu atdalītājslānī, kas atrodas lapas kātiņā pamatnē un sastāv no sīkām, šķērsām novietotām šūnām, notiek citolītiska rakstura pārmaiņas. Kamēr lapas kātiņš pietiekoši apgādāts ar augsīniem, šādas pārmaiņas nenotiek. Bet tieši pirms lapu nomešanas augsīnu saturs augā, to skaitā arī lapu kātiņos, samazinās, bet tajā pašā laikā minētajā šūnu slānī pastiprinās celulāžu un pektināžu darbība, kas saīdina un sašķīdina šī slāņa šūnapvalkus. Līdz ar to kļūst iespējama lapu atdalīšanās no mātesauga jau niecīgas vēja pūsmas ietekmē.

Ja mūsu vietējās floras lapu kokus rudenī pirms lapu nomešanas pārvieto siltumnīcā vai istabā, lapas tiem nokrīt ievērojami vēlāk — decembrī, janvārī. Tropiskajā joslā mūsu lapu koki ar laiku kļūst mūžzaļi un gada laikā pamazām vienmērīgi apmaina savas lapas.

Periodiskumu augu augšanā un attīstībā izraisa mērenā klimata joslai raksturīgās gada laiku maiņas. Gada laikā augu dzīvē mainās periodi ar intensīvu un vāju augšanu, kā arī citiem fizioloģiskiem procesiem. Periodu, kad fizioloģiskie procesi notiek vāji un augšana nav novērojama, sauc par *miera periodu*. Miera periods ir normāls organisma fizioloģiskais stāvoklis. Tā īpatnības atkarīgas no augu

sugas un no apstākļiem, kādos attiecīgā suga veidojusies evolūcijas procesā. Miera perioda laikā augs labāk panes nelabvēlīgos ārējās vides apstākļus (sausumu, salu, karstumu). Miera periodam izšķir 3 etapus: 1) *sagatavošanās*, 2) *dziļo* jeb *fizioloģisko* un 3) *piespiedu miera perioda etapu*.

Kokaugiem dzinumi aug garumā samērā neilgu laiku. Augšanu nomaina miera periods. Izveidotie pumpuri lapu žāklēs un galotnē paliek miera stāvoklī līdz nākamā gada pavasarim. Tomēr šis miera stāvoklis pumpuros ir relatīvs, jo ziemā tajos notiek gan vielmaiņa, gan palēnināti augšanas un diferencēšanās procesi. Pumpuros palielinās sausas un minerālvielu daudzums.

Sagatavošanās etapa laikā pumpurus var viegli «uzmodināt». Ja dzinumam vasaras vidū norauj lapas, tad pumpuri sāk augt un veidot vājus dzinumus. Ja lapas norauj vasaras beigās, pumpuri «neuzmostas», tiem jau ir sācies dziļā miera perioda etaps. To «uzmodināšanai» no dziļā miera perioda etapa vajadzīga zemas temperatūras iedarbība (ilgāku vai īsāku laiku atkarībā no sugas). Vairumam kokaugu sugu dziļā miera perioda etaps beidzas jau ziemas pirmajā pusē. Līdz pavasarim pumpuri atrodas piespiedu miera stāvoklī un neaug tikai tādēļ, ka nav piemēroti ārējās vides apstākļi. Piespiedu miera perioda etapa laikā pumpuros notiek diezgan intensīvi biokīmiskie procesi. J. Celnikere noskaidrojusi, ka ābeļu pumpuru embrionālajos audos miera perioda laikā ievērojami pieaug nukleoproteīdu daudzums, kas intensīvas augšanas laikā parasti stipri samazinās. Arī sēklās, beidzoties miera periodam un sākoties dīgšanai, novērojama aktīva nukleīnskābju sintēze. Pēc V. Konareva datiem, sēklās šajā laikā RNS daudzums pieaug vairākas reizes. Novērota arī pretēja sakarība: traucējot nukleīnskābju sintēzi, augs ātrāk ieiet miera periodā. To var izdarīt ar dažādiem ķīmiskiem aģentiem, ar radioaktīvo starojumu utt. (sk. 313. lpp.).

Miera perioda laikā ir samazināta protoplazmas hidrofilītāte un kopējais ūdens saturs šūnā. Protoplazmā palielinās lipīdu un fosfatīdu daudzums. Samazinās protoplazmas caurlaidība attiecībā uz elektrolītiem un organiskajām vielām. P. Henkeļa pētījumos konstatēts, ka miera perioda laikā pumpuru, kā arī sēklu dīgļa šūnās novērojama protoplazmas norobežošanās. Fizioloģisko procesu aktivitāte tajās ir zema. Pēc miera perioda šī protoplazmas norobežošanās beidzas, atjaunojas tās hidrofilītāte un ūdens saturs, samazinās stīgrība un eļļu saturs. Šūnās pastiprinās hidrolītiskie procesi un elpošana.

Konstatēts, ka augu daļās un orgānos — pumpuros, dzinumos, vegetatīvās vairošanās orgānos, sēklās, kuros iestājas miera periods, ir palielināts ABS saturs. Miera periodu izdodas pārtraukt, apstrādājot šos orgānus ar stimulatoriem — giberelīnu un citokinīnu. Tātad arī šajā gadījumā attiecīgie fitohormoni var aizstāt zemas temperatūras ietekmi uz dusošajiem augu orgāniem.

Dažos gadījumos var novērot pumpuru plaukšanu, augšanu un pat ziedēšanu tekošā gada rudenī (uzzied ābeles, ķirši u. c.). Tam

par iemeslu bieži vien ir dažādas novirzes tekošā veģetācijas perioda meteoroloģiskajos apstākļos.

Arī tropiskās joslas tipiskiem augiem novērojams periodiskums augšanā — veģetatīvās augšanas periodi mainās ar miera periodiem — viena koka vainaga dažādi zari pēc kārtas zied un nogatavina augļus. Tātad miera periods augiem ir fizioloģiski nepieciešams neatkarīgi no laika apstākļiem.

Miera periods raksturīgs ne tikai daudzgadīgiem augiem, bet arī viengadīgiem augiem, kuri to iziet sēklās. Daudzu augu sēklām ir nepieciešams *pēcbriedes periods*. Ja sēklas atrodas miera stāvoklī un pēcbriedes periodu vēl nav izgājušas, tās nedīgst, kaut arī ir visi dīgšanai nepieciešamie apstākļi — siltums, mitrums un gaiss.

Dažādu augu sugu sēklu miera perioda pamatā ir dažādi iemesli. Miera periods ir bioloģiska piemērošanās ārējās vides apstākļiem. Rudenī sadīguši, jaunie sējeņi ziemā aizietu bojā.

Dažādu augu sēklas tūlīt pēc ienākšanās nedīgst tādēļ, ka sēklapvalks vai augļapvalks ir ūdens un gāzu necaurlaidīgs. Sēklas dīgst tikai tad, kad apvalkā notikuši noteikti sairšanas procesi un tas kļūvis caurlaidīgs. Tādas sēklas ir, piemēram, robīnijai un gledičijai. Necaurlaidīgs apvalks traucē arī CO_2 izdalīšanu, kas uzkrājas sēklās un iedarbojas anestezējoši, piemēram, daudzu nezāļu sēklas var atrasties zemē vairākus gadus un nedīgt. Augsni apstrādājot, tās uzvērs virspusē, sēklapvalks kļūst caurlaidīgs, un nezāles sadīgst.

Dažu augu sēklām ir ļoti biezs un stiprs, bet tomēr caurlaidīgs sēklapvalks. Tas traucē dīgšanu, jo dīgsts nespēj to pārplēst. Sēklas ar cietiem un necaurlaidīgiem apvalkiem ieteic mehāniski ievainot — *skarificēt*.

Dažu augu sēklas dīgst tikai tad, kad noteiktu laiku tās atradušās zemas temperatūras apstākļos. Miera perioda laikā notiek vielu pārvērtības — hidrolīze, kā arī oksidatīvie procesi ar gaisa O_2 klātbūtni.

M. Nikolajevas eksperimentos noskaidrots, ka daudzu augu sēklām dīgšanu kavē tajās uzkrājusies ABS. Sēklas glabājot, tās līmenis samazinās un sēklas iegūst spēju dīgt.

6.18. MIERA PERIODA REGULĒŠANA

Gan zinātnes, gan prakses vajadzībām nereti nākas augiem izmainīt miera perioda ilgumu. Dažreiz nepieciešams miera periodu pārtraukt, dažreiz — to paildzināt.

Dažos gadījumos var novērot, ka augi līdz pat rudenim saglabā augstu fizioloģisko aktivitāti, tie nepārtrauc augšanu, sagaida ziemu nesagatavojušies un ziemā nereti aiziet bojā. Šādos gadījumos jau vasaras beigās (augustā, septembra sākumā) jāpalīdz augiem pāriet miera stāvoklī. Augšanu var kavēt, neapgādājot augu ar pietiekamu mitruma daudzumu. Uz augiem tas tomēr atstāj nevēlamu ietekmi. Viegļāk augi panes temperatūras pazeminājumu kopā ar īsās dienas fotoperiodu. Turpretim papildapgaismojums paildzina miera perioda

iestāšanos. To veicina arī attiecīgs minerālās barošanās režīms — jāierobežo slāpekļa daudzums augu barībā. Šim nolūkam iesaka izmantot arī ķīmiskos savienojumus, kas samazina audu reducējošās spējas un ierobežo augšanu.

Dažreiz nepieciešams paildzināt miera periodu dzinumiem, kurus pavasarī paredzēts izmantot kokveida spraudeņu vai potzaru ieguvei. Ja šos dzinumus ietin, tā pasargājot no izžūšanas, un novieto tumšā, vēsā pagrabā, miera periods paildzinās par 1—2 mēnešiem.

Miera perioda saīsināšanu panāk ar siltuma un mitruma iedarbību. Bieži to izmanto ceriņu, kreimeņu un citu dekoratīvo augu uzziedināšanai ziemā. Viens no paņēmieniem, kā pumpuriem pārtraukt miera periodu, ir *siltās peldes*. Dzinumus 9—12 stundas tur ūdens vannā 37—39°C temperatūrā. Tā apstrādātiem dzinumiem jau pēc dažām dienām sāk plaukt pumpuri; tikai jāraugās, lai notiktu etioloģija.

Lai saīsinātu miera periodu, dzinumus var apstrādāt ar *ētera tvaikiem*. Šim nolūkam tos ievieto hermētiski slēgtā traukā istabas temperatūrā uz 24—48 stundām, kurā uz 1 l gaisa ir 0,5 ml ētera.

Siltuma vai ētera tvaiku iedarbība ir stingri lokalizēta — pumpuri plaukst tikai tam zaram, kas saņēmis attiecīgo apstrādi. Pārējos zaros turpinās miera periods.

Miera perioda pārtraukšanai pumpuriem var lietot arī *augšanas regulatorus* — IES, β -indolilsviestskābi, giberelīnu u. c.

Visi šeit minētie paņēmieni iedarbojas uz augiem dziļā miera perioda etapā, bet uz augiem piespiedu miera perioda etapā tie iedarbojas ļoti maz. Augiem piespiedu miera perioda etapa laikā vajadzīgi tikai augšanai piemēroti apstākļi — siltums, mitrums, gaiss un gaismas. Speciāli iedarbības paņēmieni augos vai to daļās paātrina fermentu darbību un stimulē elpošanu.

Dažreiz nepieciešams pārtraukt miera periodu kartupeļu bumbuļiem, lai tos tūlīt pēc novākšanas izmantotu kā sēklas materiālu otras ražas izaudzēšanai tajā pašā gadā. Kartupeļu bumbuļu miera perioda pārtraukšanai ieteic izmantot *etilēnhlorhidrīnu*. Tos iemērc 4% etilēnhlorhidrīna šķīdumā uz 5—30 minūtēm un pēc tam 24 stundas patur slēgtā traukā. Bumbuļi pēc iestādišanas zemē tūlīt sāk dīgt. Izmanto arī apstrādi ar giberelīnu.

Kartupeļiem miera periodu var pārtraukt arī ar *siltumu*. Bumbuļus 17—22 dienas patur termostātā 30°C temperatūrā vai arī ik pēc 8 dienām maina 30°C un 1—2°C temperatūru (pēdējā reizē 30°C). Šim paņēmienam nepieciešamas 3 nedēļas laika, tādēļ tas nav tik izdevīgs.

6.19. AUGŠANAS REGULATORU IZMANTOŠANA LAUKSAIMNIECībā

Augšanas regulatoru iedarbības raksturs ir atkarīgs no koncentrācijas, kādā tos lieto. Vājā koncentrācijā tie darbojas kā stimulatori, vidējā koncentrācijā tie var aizkavēt augšanu, piemēram, kartupeļu



76. att. Sakņu veidošanās stimulēšana ar heteroauksīnu *Ilex* spraudeņiem:
A — kontrole; B — spraudeņi mērcēti heteroauksīna šķīdumā (1 : 2500)

un sakņu augu sadīgšanu pagrabos, pumpuru plaukšanu pavasaros, ziedēšanu, sakņu augšanu, bet lielā koncentrācijā tie var pilnīgi iznīcināt augus, tādējādi izpaužot herbicīdo iedarbību.

Augšanas stimulēšana. Augu augšanas potenciālās iespējas dabiskos apstākļos parasti līdz galam netiek realizētas. Tādēļ tiek meklēti dažādi paņēmieni augšanas stimulācijai. Šim nolūkam izmanto gan dabiskos, gan sintētiskos fizioloģiski aktīvos savienojumus, gan arī radioaktīvo starojumu (76. att.).

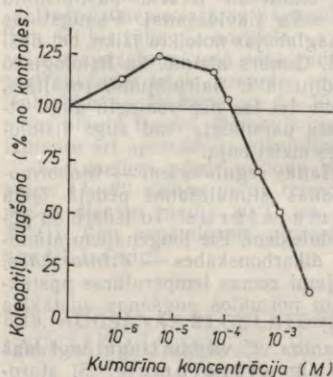
Iedarbība ar jebkuru no augšanas stimulatoriem līdz noteiktai pakāpei izjauc augu normālo dzīves ritmu un izraisa pastiprinātu fermentu darbību šīs iejaukšanās seku likvidēšanai. Paaugstinās vispārējais vielmaiņas līmenis, kas saglabājas noteiktu laiku, bet dažreiz pat visu veģetācijas periodu. I. Gunārs atzīmē, ka fizioloģisko procesu aktivācija stimulācijas gadījumā ir kairinājuma rezultāts. Kairinājumam tomēr jābūt tik lielam, lai tas nepārsniegtu auga atbildes reakcijas robežu. Ja šī robeža pārsniegta, tad auga fizioloģiskie procesi tiek kavēti vai arī augs aiziet bojā.

Bez jau iepriekš minētajiem augšanas regulatoriem — fitohormoniem (IES, giberelīna u. c.) augšanas stimulēšanai pēdējā laikā sāk izmantot arī biogēnos stimulatorus. To iedarbību pētījis A. Blagoveščenskis ar līdzstrādniekiem. Pie biogēnajiem stimulatoriem pieder dažas Krebsa cikla dikarbonskābes — *dzintarskābe*, *fumārskābe*, *ābolskābe*. Šie savienojumi zemas temperatūras apstākļos var uzkrāties audos un pēc tam normālos augšanas apstākļos stimulēt augā fizioloģiskos procesus.

Pēdējā laikā tiek pievērsta uzmanība vēl vienam augu augšanas stimulatoram — radioaktīvajam starojumam. Šī starojuma veidi ir 1) *korpuskulārais* (α -daļiņas, protoni, neitroni u. c.) un 2) *elektromagnētisko viļņu* (γ -stari, rentgenstari) starojums. Dažāda ir šo starojumu enerģija un iespiešanās spēja augu audos. Visdziļāk

spēj iespīesties γ -stari un rentgenstari, kā arī neitronu starojums. Šo staru bioloģiskā iedarbība pamatojas uz to jonizācijas blīvumu un tiek noteikta ar to jonu pāru skaitu, kas veidojas dzīvajās šūnās, kad cauri tām iziet attiecīgais starojums. Tas var radīt gan lielmolekulāro savienojumu, gan ūdens jonizāciju. Veidojas brīvie radikāļi. Starojums var iedarboties uz šūnas struktūrelementiem tieši vai netieši. Tieša iedarbība novērojama tad, kad lielmolekulārie savienojumi paši jonizējas, veidojot aktīvus brīvos radikāļus. Netieša iedarbība notiek ar ūdens starpniecību, kas jonizējas tiešu staru ietekmē un pēc tam iedarbojas uz šūnas lielmolekulārajiem savienojumiem un struktūrām. Uzskata, ka tiešais efekts novērojams tādos šūnas struktūrelementos, kur daudz lielmolekulāru savienojumu, t. i., *hromosomās* (kodolā). Citoplazmā biežāk novērojams netiešais iedarbības veids. Vairāki autori noskaidrojuši, ka starojumu ietekmē izmainās attiecības starp purīna un pirimidīna bāzēm DNS un RNS molekulās. Sakarā ar to organismā sāk sintezēties netipiskas olbaltumvielas, kas iedarbojas kā toksiskas vielas. Ja šīs toksiskās vielas izveidojas nelielā daudzumā (maza apstarojuma deva), tad tās darbojas kā kairinātāji un izraisa organismā pastiprinātu atbildes reakciju — novērojams stimulējošs efekts. Turpretim, ja toksiskās vielas veidojas lielākā koncentrācijā, tad šis kairinājums var pārsniegt organisma atbildes reakcijas robežas — organisms saindējas un var aiziet bojā. Fotosintēzes intensitāte starojuma ietekmē izmainās mazāk, tādēļ var uzkrāties ogļhidrāti, augos novērojams palielināts C vitamīna saturs u. c.

Seklu pirmssējas apstarošana ar mazām (500—1000 rentgenu) γ -staru devām mūsu republikā jau tiek lietota praksē ar nolūku sti-



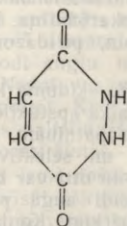
77. att. Kumarīna ietekme uz augu augšanu atkarībā no koncentrācijas.

mulēt augu augšanu, palielināt cukura saturu cukurbietēs u. c. Tādos veģetācijas periodos, kad citi augu augšanas faktori ir optimumā, šis stimulācijas paņēmieni dod pozitīvus rezultātus.

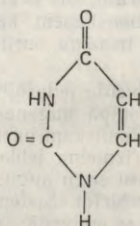
Augšanas kavēšana. Ja fitohormonus vai sintētiskos augšanas regulatorus izmanto lielākās devās, tad var novērot augšanas un citu fizioloģisko procesu kavēšanu (77. att.). Šo parādību izmanto praksē, lai aizturētu augšanu pēc vajadzības. Tā, piemēram, nevēlama parādība ir pārāk agri (jau ziemas vidū) kartupeļu sadīgšana glabātavās. Dīgstot kartupeļi patērē lielas barības vielu rezerves, izaug asnos un zaudē kvalitāti kā pārtikas līdzeklis. Nav vēlama

pārāk agri sadīgšana pat sēklas kartupeļiem. Agri pavasarī pagrabos novērojama arī citu dārzeņu sadīgšana.

Kartupeļu un citu dārzeņu dīgšanas kavēšanai glabātavās izmanto dažādus paņēmienus. Tos apstrādā ar ķīmiskiem fizioloģiski aktīviem savienojumiem, apstaro ar γ -stariem.



MSH
(maleīnskābes
hidrazīds)



Uracils

Viens no kartupeļu dīgšanas kavētājiem ir MSH (*maleīnskābes hidrazīds*). Tas sintezēts jau 1895. gadā, bet apmēram 50 gadus palicis neievērots. Mūsu gadsimta 50.—60. gados ar to veikti daudzi eksperimenti. MSH izmanto pat zālienu kopšanai, jo tas kavē zāles ataugšanu. Odenī tas šķīst slikti, bet organiskos šķīdinātājos — labi.

MSH saistās ar fermentiem vai citiem fizioloģiski aktīviem savienojumiem un traucē to piedalīšanos bioķīmiskos procesos. MSH fizioloģisko aktivitāti izskaidro ar tā molekulas līdzību uracila molekulai, tādēļ organismā tas var darboties kā uracila antimetabolīts un traucēt RNS un olbaltumvielu sintēzi. MSH pavājina elpošanu, kā arī samazina ortodifenolāzes, askorbātoksīdāzes un peroksīdāzes aktivitāti. Riboflavīns un uracils savukārt novērš MSH ietekmi. Ukrainā tika veikti ražošanas izmēģinājumi, kuros cukurbiešu un kartupeļu laukus 2—3 nedēļas pirms novākšanas apstrādāja ar MSH 9 kg/ha (vājā šķīdumā). Kā no apstrādātiem, tā arī no neapstrādātiem laukiem novāko ražu glabāja vienādos apstākļos. Pēc 5 mēnešu uzglabāšanas ar MSH apstrādātajās cukurbietēs cukura zudums bija 5,4% no sākotnējā daudzuma, bet neapstrādātajās (kontroles) cukurbietēs — 10,6%. Kartupeļos attiecīgi cietes zudumi bija 6,5% un 12,6% no sākotnējā cietes daudzuma.

Augšanas kavēšanai izmanto arī citus ķīmiskos savienojumus. Kā jau minēts, izmanto arī γ -starus. 8 kilorentģenus liela apstarojuma deva aizkavē kartupeļu dīgšanu pat ilgāk par gadu.

Augšanas regulatoru herbicīdā darbība tiek izmantota cīņai ar nezālēm kultūraugu laukos. Kā atzīmē A. Lejiņš (1986), tā ir nepieciešama, izmantojot intensīvo tehnoloģiju kultūraugu audzēšanā.

Nezāļu apkarošanu ar ķīmiskiem līdzekļiem var veikt operatīvi attiecīgajos augu organoģenēzes etapos.

Ķīmisko līdzekļu izmantošana nezāļu apkarošanai jau sen pazīstama. Agrāk izmantoja maz efektīvos neorganiskos savienojumus: NaNO_3 , $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ u. c. Tagad šim nolūkam lieto ap 150 dažādu organisko preparātu, kas ir atvasinājumi no hlorfenoksiskābēm, hloralifātiskām karbonskābēm, karbamīna, tiokarbamīna, hlorbenzoiskābes, simetriskā triazīna, urīnvielas, fenolu, piridazonu un citiem savienojumiem.

Jebkura herbicīda iedarbība atkarīga no šķīduma koncentrācijas, augu attīstības etapa, augsnes īpašībām, laika apstākļiem, augu morfoloģiskām, anatomiskām un fizioloģiskām īpatnībām. Izšķir vispārējos herbicīdus (iznīcina jebkurus augus) un selektīvos herbicīdus (iznīcina noteiktu sugu augus). Kā vieni, tā otri var būt sistēmiskie un kontakta herbicīdi. Sistēmiskie herbicīdi augā pārvietojas un nonāk līdz savas galvenās iedarbības mērķim. Kontakta herbicīdi nepārvietojas un izraisa auga daļu atmiršanu saskares vietās. Ar tiem apmīglojot augus, jāraugās, lai visa virsma būtu vienmērīgi saslāpināta. Virszemes daļas atmirst, bet saknes — ne.

F. Kaļiņins (1984) pašlaik izmantojamos herbicīdus iedala 6 grupās pēc to iedarbības rakstura:

1) bloķē fotosintēzi. Tie ir simazīns, atrazīns, urīnvielas un piridazona atvasinājumi (arī fenazons);

2) nomāc elpošanu — fenoksiskābju, fenolu un piridīnu atvasinājumi (2,4D; 2M—4H; dikvats u. c.);

3) bloķē nukleīnskābju biosintēzi un šūnu dalīšanos — karbamāti (tillams, eptams, betanāls u. c.);

4) izjauc fitohormonu bilanci un traucē to pārvietošanos — benzoiskābes un pikolīnskābes atvasinājumi (amibens, banvels, 2—KF);

5) bloķē svarīgus metabolisma ceļus (randons, difenilamīds, THA, dantols, dalapons u. c.);

6) kombinēta iedarbība — hlorfenoksiskābju atvasinājumi (baza-grāns, banlens, diamets, diaprens), simetriskā triazīna atvasinājumi (agelons, gezarans 3617, kamparols, karagards) un atvasinājumi no citu savienojumu grupām (dazons, dalūrs).

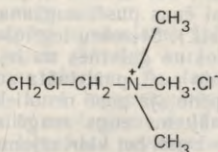
Agronomiskajā literatūrā tiek dota attiecīgā metodika dažādu herbicīdu izmantošanai konkrētos apstākļos.

Fizioloģiski aktīvos savienojumus — defoliantus lieto lapu nokrišanas paātrināšanai, bet desikantus — lapu un citu virszemes daļu ātrākai izžūšanai, lai sekmētu mehanizētu ražas novākšanu (kokvilnai, lupīnai u. c.). Kā defolianti darbojas magnija hlorāts, kālija ciānamīds un kalcija ciānamīds u. c. Tie izraisa traucējumus augu ūdens režīmā un citos vielmaiņas procesos.

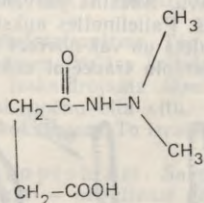
Desikantus un citus herbicīdus izmanto arī mežsaimniecībā cīņā ar mazvērtīgiem kokaugiemi. Izkaltušus krūmus vieglāk novākt mehānizēti.

Augļu nogatavošanās paātrināšanai arī izmanto augšanas regulatorus. Šī gadsimta divdesmito gadu sākumā F. Denni konstatēja, ka *etilēns* (C_2H_4) paātrina augļu nogatavošanos. Tā lietojamās koncentrācijas ir 1:10 000 vai pat 1:100 000. Hermētiskā kamerā no balona pievada etilēnu, pēc 24—48 stundām kameru vēdina, bet pēc tam atkal ievada etilēnu. Kamerā visu laiku jābūt 18—21°C temperatūrai. Šādos apstākļos negatavi novākti bumbieri nogatavojas apmēram pēc 4—5 dienām, tomāti pēc 6—8 dienām. Ja Rakitins izstrādājis metodi augļu nogatavināšanas plašai lietošanai tautas saimniecībā. Negatīvus novāktus augļus var ilgāk uzglabāt un vieglāk transportēt. Kad tie nogādāti patērišanas vietā, tos nogatavina. Etilēns palielina šūnas caurlaidību, tā rezultātā pastiprinās oksidatīvie procesi šūnās.

Retardantu izmantošana. Lauksaimniecībā kā augšanas regulatorus pašlaik visplašāk pielieto retardantus. 1960. g. N. Tolberga laboratorijā tika sintezēts hlorholinhlorīds, kas mūsu zemē pazīstams ar apzīmējumu CCC vai TUR. Preparātā TUR ir 60% darbīgās vielas, kura augā iekļūst caur saknēm, bet var iekļūt arī caur lapām. Augos tas pārvietojas uz apikālajām un interkalārajām meristēmām un tur uzkrājas. Lineārās augšanas kavēšana CCC ietekmē novērojama jebkurā organoģenēzes etapā. Tā iedarbības rezultātā stumbrs neizaug tik garš, bet tā resnums palielinās. Tā kā pieaug arī sakņu sistēmas tilpums, tad augi iegūst izturību pret veldri. Ir novērots, ka retardantu ietekmē palielinās arī augu izturība pret nelabvēlīgiem apstākļiem — tie kļūst izturīgāki pret salu, sausumu, palielinās to imunitāte pret slimībām (Kefeli, 1985), jo izmainās auksīnu un fenolsavienojumu līmenis audos. Līdzīga iedarbība ir arī citam retardantam — alāram. Abi šie retardanti nomāc giberelīnu sintēzi.



hlorholinhlorīds (CCC)



alārs

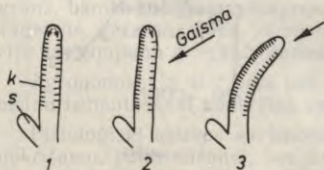
Par vienu no visizplatītākiem retardantiem mūsu dienās ir kļuvuši fosfonskābes savienojumi: etrels, gidrels, kampozāns (skat. 273. lpp.). Kampozāna darbību labību veldrēšanās novēršanai Latvijas PSR pārbauda ZA Bioloģijas institūta zinātnieki O. Romanovskas vadībā.

6.20. AUGU KUSTĪBAS

Visi augu orgāni — zari, saknes, augļi, ziedi —, neatdalīti no organisma, spēj mainīt savu stāvokli telpā — izdarīt kustības. Augu kustības ir augu organisma reakcija uz ārējās vides kairinājumiem. Kustības ir augu dzīvo šūnu darbības rezultāts. Parasti tās saistītas vai nu ar šūnu turgora maiņu, vai ar šūnu augšanas procesiem. Ne katru auga orgānu pārvietošanos telpā, kas ir saistīta ar augšanu, var saukt par kustībām. Tā, piemēram, auga galotnes vai saknes augšanu taisnā virzienā nesauc par kustību, ja tikai augot šīs daļas neizliecas. Par augu kustībām neuzskata arī lapu plātnes vai vainaglapu palielināšanos augšanas rezultātā, ja augot tie savu stāvokli telpā nemaina.

Pirmos pētījumus par augu kustībām, kuri deva tām materiālistisku izskaidrojumu, veica Č. Darvins. Savu pētījumu rezultātus viņš publicēja 1880. gadā darbā «Augu kustības spējas». Šis darbs ir pamats arī tagadējiem uzskatiem par augu kustībām. Galvenie spēki, kas nosaka auga augšanu telpā, ir *gaisma* un *zemes pievilkšanas spēks*. Ja augu apgaismo tikai no vienas puses, bet otra puse paliek ēnā, tad spilgti izpaužas gaismas ietekme uz abu stumbra galotnes pušu augšanu. Apēnotā puse aug ievērojami straujāk par apgaismoto pusi, un stumbra galotne izliecas uz gaismas pusi.

Tropismi. Augu kustības, ko izraisa vienpusīgs kairinājums, sauc par *tropismiem*. Ja vienpusīgs kairinājums ir gaisma, tad tās izraisīto augu kustību sauc par *fitotropismu*. Pēc Holodnija—Venta teorijas, tropismus izskaidro ar nevienmērīgu auksīna sadalījumu auga stumbrā vienpusīga kairinājuma ietekmē. Ja auga stumbrs saņem vienpusīgu apgaismojumu, notiek stumbra šūnu polarizācija. Apgaismotajā pusē šūnas iegūst negatīvu lādiņu, bet ēnas pusē — pozitīvu. Auksīns pārvietojas pa ēnas pusi, kur šūnām ir pozitīvs lādiņš. Palielinoties auksīna koncentrācijai ēnas pusē, augšana tiek stimulēta un var novērot izliekšanos (78. att.). Stumbru iegriežot un ar staniolu traucējot auksīna pārvietošanos no galotnes uz leju pa



78. att. Auksīna nevienmērīgs sadalījums augā un fototropisms:

k — koleoptile; s — sēkla; 1 — koleoptile tumsā aug vertikāli, auksīns tajā sadalīts vienmērīgi; 2 — koleoptiles vienpusīgs apgaismojums izraisa auksīna nevienmērīgu sadalījumu; 3 — auksīna nevienmērīgā sadalījuma rezultātā koleoptile izliecas uz gaismas pusi (pozitīvais fototropisms).

apēnoto pusi, paātrināta augšana apēnotajā pusē nenotiek. Uz kairinājumu augs reaģē stiepšanās zonā, bet kairinājumu uzņem ar augšanas konusu. To var novērot, ja jaunu etioloģu sāres digstu galotnes nosedz ar staniolu uzmaivām. Uz vienpusīgu apgaismojumu reaģē tikai tie digsti, kam epikotils palicis nenosēgts. Tātad apgaismotā augšanas konusā tiek izstrādāts vai arī aktivēts auksīns, kas pārvietojas pa apēnoto pusi uz leju un izraisa paātrinātu augšanu — šūnu izstiepšanos. Pēc

K. Dorflinga (1985) domām, divdīgļlapjiem pozitīvā fototropisma reakciju izraisa augšanas kavēšana apgaismotajā pusē ABS atvasinājuma inhibitora ksantoksīna ietekmē, kura koncentrācija audos ir palielināta tieši apgaismotajā pusē. Jauni augi vairāk reaģē uz vienpusīgiem kairinājumiem; ar vecumu šī īpašība pavājinās. Ne visi spektra stari uzrāda vienādu fototropisku iedarbību. Vismazākā ietekme ir sarkanajiem stariem. Staru iedarbība pieaug virzienā uz zilo spektra daļu, bet maksimumu uzrāda zili violetie spektra stari. Tālāko staru iedarbība atkal samazinās. Ja augu vienpusīgi apgaismo, pēc tam šo apgaismojumu pārtrauc un augu pārvieto tumsā, tad arī tumsā novērojama izliekšanās uz bijušā gaismas avota pusi. Liekšanās sākas pēc noteikta laika, kuru sauc par *reakcijas laiku*. Visīsāko apgaismojuma laiku, kāds nepieciešams, lai notiktu ar aci saskatāma reakcija, sauc par *prezentācijas laiku*. Izrādās, ka prezentācijas laiks tieši atkarīgs no apgaismojuma intensitātes. Jo vājāks apgaismojums, jo nepieciešams ilgāks prezentācijas laiks. Abu šo lielumu reizinājums (gaismas intensitāte $\times$ prezentācijas laiks) ir pastāvīgs lielums.

Eksperimentāli konstatēts, ka auzu dīgstiem, ja gaismas intensitāte ir 0,00085 luksi, vajadzīgs 6 stundas ilgs prezentācijas laiks. Abu lielumu reizinājums šajā gadījumā ir 18,8 (gaismas daudzums metrsvecēs sekundē), bet, ja gaismas intensitāte ir 1902 luksi, prezentācijas laiks ir tikai 0,01 sekunde. Vienam no šiem lielumiem apmēram 2 miljoni reižu palielinoties, otrs lielums samazinās un reizinājums ir 19,0. Reakcija uz apgaismojumu iestājas apmēram vienlaikus kā vienā, tā otrā gadījumā pēc noteikta reakcijas laika.

Augu izliekšanos kairinājuma virzienā sauc par *pozitīvo fototropismu*, bet var būt arī *negatīvais fototropisms*, kad auga daļas liecas prom no gaismas. Negatīvais fototropisms ir spilgti izteikts dažu augu saknēm.

Lapām novērojams *šķērtstropisms* jeb *diafototropisms*. Tās vienmēr ieņem stāvokli, kurā lapu plātne ir perpendikulāra krītošajiem gaismas stariem. Ar lapu fototropismu izskaidrojama *lapu mozaika*, kurā lapas izkārtotas tā, ka mazāk noēno cita citu. Lapu mozaika novērojama daudziem ēncietīgiem kokaugiem. To izraisa dzinuma lapu kātu nevienmērīga augšana.

Loti liela nozīme auga dzīvē ir *ģeotropismam*. Saknei ir izteikts *pozitīvais ģeotropisms*, bet stumbram — *negatīvais ģeotropisms* (79. att.). Lai arī kādā stāvoklī sēkla iesēta zemē vai iestādīta (kartupeļu bumbulis), vienmēr asns dīgst uz augšu, bet sakne aug uz leju. Arī regulējošās hormonālās sistēmas katrā auga daļā ir atšķirīgas. Izrādās, ka gan saknes, gan virszemes daļās zemes pievilkšanas spēku uztver ar abu galotņu šūnās esošo amiloplastu, t. s. statolītu palīdzību. Apstrādājot sakņu galotnes ar giberelīnu, tajās samazinās statolītu daudzums — pavājinās arī ģeotropiskā reakcija. Zemes pievilkšanas spēka iedarbībā statolīti pārvietojas šūnās un izraisa kairinājumu šūnas membrānās, tai skaitā arī plazmolemmā. Šī kairinājuma rezultātā virszemes daļās notiek IES orientēta

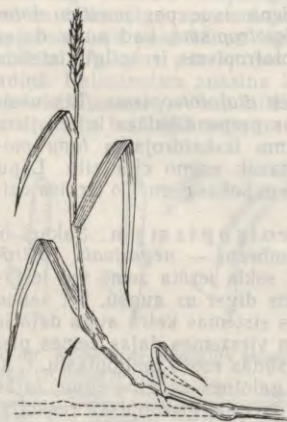
pārvietošanās zemes pievilkšanas spēka virzienā, kur saņemts statolitu kairinājums. Tas ir pierādīts darbos ar iezīmētu IES. Sakņu pozitīvo ģeotropismu nevar izskaidrot ar IES nevienmērīgu pārvietošanos, jo saknēs IES atrodas daudz zemākā koncentrācijā par optimālo. Tagad ir pierādīts, ka sakņu galotnēs tieši zem uznavas sintezējas augšanas inhibitori, kuri pēc tam pārvietojas saknes kakla virzienā. Zemes pievilkšanas spēka radītais kairinājums, ko uztver statolīti, novirza inhibitoru plūsmu šī kairinājuma virzienā, tāpēc tie koncentrējas uz leju vērstajā saknes pusē un izraisa augšanas kavēšanu. Horizontālā stāvoklī augam izliekšanās var notikt tikai stumbra un saknes augšanas joslās. Pie zemes pieliekts augšs izliecas tikai ar galotni, kur notiek augšana. Labībām meristēmas audi ir katrā posmā pie mezgliem, tām ilgi turpinās interkalārā augšana. Tādēļ veldrē sakritusi labība spēj mezglu vietās pacelties uz augšu. N. Holodnijs konstatējis, ka augi ar nogrieztām augšanas konusiem uz zemes pievilkšanas spēku nereaģē. Saknei vai stumbram nogrieztā augšanas konusu uzliekot atpakaļ, apmainot vietām saknes un stumbra augšanas konusus vai arī pieliekot no citiem augiem nogrieztus konusus, reakcija uz zemes pievilkšanas spēku atkal atjaunojas.

Ar fototropiskām un ģeotropiskām kustībām augi lapas pacel augstāk no zemes, tā nodrošinot labākus fotosintēzes apstākļus. Sakņu pozitīvā ģeotropisma rezultātā augi nostiprinās zemē un ieaug dziļākos slāņos. Viena un tā paša auga daļām ģeotropisms nav izteikts vienādi. Zari iegūst izteiktāku reakciju uz zemes pievilkšanas spēku tikai tad, ja nogriež galotni. Vājāk izteikts ģeotropisms ir arī ložņājošiem un kāpelējošiem augiem, kuriem uz augšanu nepaceļas stumbrs, bet gan tikai lapas un ziedus vai augļus nesošie zari.

Dažādām augu daļām (lapām un it sevišķi zemesstumbriem) piemīt *šķērsģeotropisms* — tie aug perpendikulāri zemes pievilkšanās spēkam.

Uz zemes pievilkšanas spēku reaģē arī zemākie augi, piemēram, sēnes. Cepurišu sēnes mežā un arī pelējumu sēnes uz dažādiem substrātiem auglķermeņus virza uz augšu no micēlija, dažreiz, ja vajadzīgs, veidojot pat dažādus izliekumus. Pie tam auglķermeņa himēniju slānis arvien ir virzīts uz leju. Vertikāli augošiem kokiem piepes veidojas šķērsām pie stumbra, bet guļošiem kokiem — gariniski pie stumbra.

Augu orgāni reaģē arī uz vienus pusīgiem temperatūras, mitruma, ķīmisko vielu un mehāniskiem kairinājumiem. Atkarībā no šiem kairi-



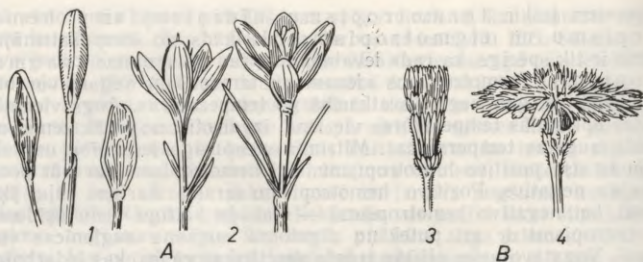
79. att. Negatīvais ģeotropisms labībai.

nājumiem izšķir termotropismu, hidrotropismu, hemotropismu un tigmotropismu. Ja kāds no šiem kairinājumiem ir tik spēcīgs, ka rada ievainojumu, tad novērojams traumotropisms. Termotropisms vienam un tam pašam augam var būt gan pozitīvs, gan negatīvs atkarībā no temperatūras. Augs vienmēr tiecas optimālās temperatūras virzienā, izvairoties no pārāk zemas un pārāk augstas temperatūras. Mitruma vienpusīga iedarbība uz saknēm izraisa pozitīvo hidrotropismu. Arī hemotropisms var būt pozitīvs un negatīvs. Pozitīvo hemotropismu izraisa barības sāļu šķīdumi, bet negatīvo hemotropismu — dažādu kaitīgu vielu šķīdumi. Hemotropisms ir arī putekšņu dīgstobra augšana auglējās virzienā. Nogatavojusies olšūna izdala specifiskas vielas, kas iedarbojas uz dīgstošiem putekšņiem un izraisa vai nu pozitīvu, vai negatīvu hemotropismu.

Stumbrā un saknes augšanas konusi ir jutīgi pret mehāniskiem kairinājumiem. Sevišķi jutīgi šai ziņā ir kāpēlejošo augu pielapju un stumbru izaugumi un pārveidnes, kā arī vītņaugu stumbri. Stumbra pusē, ar kuru augs pieskaras pie balsta, notiek augšanas kavēšana, bet pretējā pusē — augšanas paātrināšanās. Vītņaugu vītņu kustības pamatā ir riņķveida nutācija, kas vairāk vai mazāk raksturīga visu augu augšanas konusiem. Augot tie veido diezgan pāreizu griezes kustību. To viegli novērot, ja augšanu uzņem kinofilmā. Kinofilmā augšanas kustības var paātrināt, un tās kļūst viegli saskatāmas. Vītņaugiem šī riņķveida nutācija izteikta sevišķi spilgti, un tai ir liela bioloģiska nozīme. Vītņaugi apvijas tikai ap vertikāliem vai gandrīz vertikāliem balstiem. Tas norāda, ka arī šo augu dzīvī svarīga nozīme ir zemes pievilkšanas spēkiem.

Nastijas ir augu kustības, ko izraisa kairinājumi, kas iedarbojas vienmērīgi no visām pusēm, piemēram, tumsas iestāšanās, temperatūras pazemināšanās vai paaugstināšanās u. c. Augu lapām var būt kā tropismi (sk. 319. lpp.), tā arī nastijas. Vispusīga apgaismojuma vai temperatūras ietekmē attiecīgi novērojamas termonastijas vai fotonastijas. Ja iedarbojas abi šie faktori reizē, kā, piemēram, vakaros, tad novērojamas niktinastijas. Niktinastiju kustības novērojamas robiniju, āboliņu un citu tauriņziežu lapām vakaros pēc saules rieta. Šo kustību pamatā ir nevienmērīga turgora maiņa lapu kātā. Izrādās, ka kāta apakšpusē turgors mainās nevienādi, tāpēc kāts izliecas uz augšu vai uz leju, sakļaujot vai atverot lapiņas. Sakļāvušās lapiņas naktī zaudē mazāk siltuma, tādēļ mazāk atdziest. Niktinastiskās kustības novērojamas arī augiem ar vienkāršām lapām, piemēram, balandām, griķiem u. c. Lapu nolaišanos — epinastijas vai pacelšanos uz augšu — hiponastijas izraisa nevienmērīga turgora maiņa lapu kāta apakšpusē un virspusē, bet tās var būt arī nevienmērīgas augšanas rezultāts.

Gaismas un temperatūras izmaiņas vakaros izraisa arī kauslapu un vainaglapu kustības (80. att.). Siltā istabā ienests neatvēries tulpes zieds jau pēc dažām minūtēm atveras, bet pēc kāda laika turgors apziedņa lapu abās pusēs izlīdzinās un zieds atkal aizveras. Niktinastiskās kustības raksturīgas daudziem ziediem, pie tam dažī,



80. att. Termonastijas krokusiem (A) un fotonastijas cūkpienēm (B):
1 — aukstumā; 2 — siltumā; 3 — tumsā; 4 — gaismā.

iestājoties tumsai un pazeminoties temperatūrai, aizveras. Tādi ziedi ir, piemēram, cūkpienei, ūdensrozei u. c. Bet ir arī augi, kuriem ziedi atveras pēc saules rieta un no rīta aizveras (matiolas, puķtabaka u. c.). Lai gan niktinastiskās kustības izraisa vienlaicīga gaismas un temperatūras iedarbība, tomēr gaismai, šķiet, ir lielāka nozīme. Apmākušās un krēslainās dienās ziedu stāvoklis ir tāds pats kā nakti.

Vienas no interesantākajām un mazāk izprotamajām kustībām augu valstī ir seismonastijas. Tās ir kustības, ar kādām daži augi reaģē uz nelieliem satricinājumiem un pat uz pieskārieniem. Viskrasāk izteiktas seismonastijas ir kautrīgajai mimozai (*Mimosa pudica*). Pieskaroties vienu no lapiņām, visas viena zara lapiņas 1—2 minūšu laikā sakļaujas un nolaižas (81. att.). Uz stiprākiem satricinājumiem reaģē arī robīnijas lapas. Seismonastiskais kairinājums palielina protoplazmas caurlaidību, rezultātā ūdens izspiežas no šūnulas šūnstarpu telpā un kātiņa apakšpusē turgors samazinās. Seismonastiskā kairinājuma impulss tiek pārraidīts ļoti ātri — 15—22 mm/s. Šāds kustības ātrums augu valstī ir ļoti liels. Seismonastisko kustību bioloģiskā nozīme nav noskaidrota.



81. att. Seismonastijas kautrīgajai mimozai.

Higroskopiskās kustības ir fizikālas kustības, kas novērojamas sausiem augļiem, kad tie izkaisa sēklas. Sakaltusi, nogatavojušies

karaganas pāksts ar troksni pārsprāgst, abas pāksts puses spirāliski izliecas un vienlaikus izkaisa sēklas. Arī skuju koku čiekuru zvīņas izžūstot izliecas un sēklas izbirst.

Taksis ir aktīvas kustības, kas piemīt zemākajiem, galvenokārt vienšūnas augiem, kuri ar saknēm vai rizoīdiem nav piestiprinājušies pie noteikta substrāta, bet brīvi dzīvo ūdenī. Šie organismi var brīvi ūdenī pārvietoties ar viciņu palīdzību. Pārejot no dzīves ūdenī uz sauszemi, augu valsts pārstāvji zaudējuši pārvietošanās spējas. Tomēr dažu augu, piemēram, paparžu, viriškās dzimumšūnas saglabājušas aktīvās kustības spējas. So augu spermatozoidi ūdenī pārvietojas un apaugļo olšūnas.

Visbiežāk novērojamās kustības ir **fototaksis** un **hemotaksis**, kas var būt pozitīvas vai negatīvas. Ja aļģu ūdens kultūras pilienu novieto mikroskopā redzes laukā un vienpusīgi apgaismo, novērojams **pozitīvais fototaksis** — aļģes pārvietojas uz koncentrējas apgaismotajā pusē. Apgaismojot preparātu ar ļoti spilgtu gaismu, aļģēm novērojams **negatīvais fototaksis**.

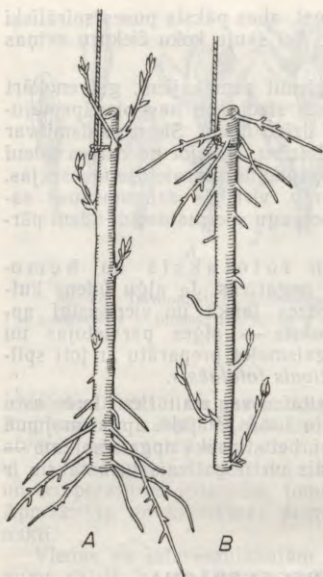
Atkarībā no apgaismojuma intensitātes var mainīties hloroplastu stāvoklis augstāko augu lapu mezofila šūnās. Vājākā apgaismojumā tie vērsti pret gaismu ar plakano pusi, bet stiprākā apgaismojumā — ar šaurāko malu (šķautni). Pozitīvais un negatīvais hemotaksis ir nozīmīgi mikroorganismu dzīvē.

6.21. KORELĀCIJA, POLARITĀTE, REĢENERĀCIJA

Pētot dažādus fizioloģiskos procesus augos (fotosintēzi, transpirāciju, elpošanu), bieži vien izmanto lapu, sakņu vai citu orgānu audu gabaliņus. Var rasties nepareizs priekšstats, ka auga orgāni ir autonomi un funkcionē neatkarīgi cits no cita. Istenībā to darbība ir cieši saistīta, un visi kopā tie veido veselu sistēmu — auga organismu.

Korelācija ir auga orgānu savstarpējā iedarbība, kas izpaužas augšanas procesos. *Trofisko korelāciju* regulē vispārēja tipa metabolīti. Tā novērojama sakarībā starp sakņu un virszemes daļu. Spēcīga sakņu sistēma attīstās tikai tad, ja arī virszemes daļas labi attīstītas un pietiekami apgādā saknes ar asimilātiem. Šāda sakņu sistēma savukārt labāk apgādā virszemes daļas ar ūdeni un minerālvielām un vēl vairāk sekmē to augšanu. *Hormonālo korelāciju* regulē fitohormoni. Tā novērojama starp galotnes un sānzaru augšanas konusiem. Galotne aug vertikāli, bet sānzari ar stumbru veido noteiktu leņķi. Ja galotni nogriež vai ievaino, tad kāds no sānzariem (retāk vairāki reizē) aug vertikāli uz augšu un izpilda galotnes funkcijas.

Galotne aizvien ir bagātāka ar augšanas stimulatoriem — IES un citokinīniem, tāpēc darbojas kā atraģējošais centrs un novirza asimilātu un minerālvielu transportu savā virzienā. Ja dusošos



82. att. Augu polaritāte:

A — spraudenis normālā stāvoklī; B — spraudenis apgriezta stāvoklī.

atradīsies, arvien morfoloģiskajā lejas galā izaugs saknes un morfoloģiskajā augšgalā — vasas. Tas norāda, ka auga organisma daļas (vasas) abos galos šūnas nav kvalitatīvi vienādas (82. att.).

Lielu nozīmi polaritātei augu augšanā un attīstībā piešķir G. Molotkovskis. Zemes gravitācija un magnētiskais lauks, kas nemitīgi un vienpusīgi iedarbojas uz augiem, atstāj ietekmi uz to uzbūvi un funkcijām ne tikai organismu, bet arī šūnu līmenī.

Reģenerācija ir augu spēja atjaunot zaudētos orgānus. Jebkura reģenerācijas procesa pamatā ir šūnu spēja dediferencēties un kļūt par embrionālajām šūnām. Pēc tam no šīm embrionālajām jeb meristemātiskajām šūnām veidojas iztrūkstošie orgāni, kamēr tiek atjaunots vesels auga organisms. Auga organisma reģenerācija notiek sterilajās kultūrās, kad tas izveidojas no meristemātiskajiem audiem vai no atsevišķas šūnas augu šūnu kultūrā (69. att.).

Uz augu reģenerācijas un restitūcijas spējām pamatojas augu veģetatīvā pavairošana. Tā, piemēram, kartupeļus, zemenes vai ogulājus pavairo ar sēklām tikai selekcijas nolūkos, parasti tos pavairo tikai veģetatīvi.

sānpumpurus apgādā ar minētajiem stimulatoriem, tie sāk augt. Sevišķi nozīmīgi galotnes dominēšanā ir citokinīni.

Saknes galotne arī uzrāda kāvējošu ietekmi uz sānsakņu augšanu. Sānsaknes parasti veidojas tikai zināmā attālumā no galotnes. Ja to nogriež, sānsaknes veidojas līdz pat griezuma vietai. Nogrieztu saknes galotni nevar aizvietot ar IES, kura tieši veicina sānsakņu veidošanos, bet ar citokinīniem — var. To iedarbība uz sakņu hormonālo korelāciju ir līdzīga saknes galotnes iedarbībai.

Polaritāte ir auga īpašība sava organisma pretējos galos attīstīt anatomiski un morfoloģiski atšķirīgus orgānus. Pēc V. Kefeli definējuma (1973), tā ir specifiska struktūru un procesu orientācija telpā, kas rada morfofizioloģiskos gradientus un izpaužas atšķirībās pretējos šūnu, audu, orgānu vai visa organisma galos. Tā novērojama jau dīglī un saglabājas visa auga dzīves laikā. Ja no dzinumiem pagatavo spraudņus un novieto tos mitrā kamerā, tad neatkarīgi no stāvokļa, kādā tie tur

Veģetatīvās vairošanās veidi ir dažādi. Augus pavairo 1) ar auga daļām, kurām ir gan virszemes daļas, gan saknes vai to aizmetņi (krūmu dališana, vairošana ar sakņu atvasēm un noliektņiem); 2) ar auga daļām, kurām nav visu orgānu, bet kurus tās izveido pašas (pavairošana ar sakņu un virszemes daļu spraudņiem); 3) ar potēšanu un acošanu. Sajā gadījumā spraudenis (zars vai pumpurs) sakņu sistēmu neveido, saaug ar potcelmu un izmanto tā sakņu sistēmu; 4) mikroklonēšanu sterilajās kultūrās; 5) ar meristēmām.

Dažiem augiem ir tik lielas reģenerācijas spējas, ka tiem var iesakņoties un izveidot vasu pumpurus pat atsevišķas lapas vai lapu gabaliņi. Tādi augi ir, piemēram, begonijas, ķērsas (*Cardamine*), tomāti, hiacintes u. c.

7. Augu izturības fizioloģija

7.1. AUGU IZTURĪBA

KĀ VĒSTURISKI IZVEIDOJUSIES AUGU ĪPAŠĪBA PIEMĒROTIES ATTIECĪGAJIEM DZĪVES APSTĀKĻIEM

Pētot jebkuru fizioloģisku procesu augā, viegli konstatēt, ka to stipri ietekmē ārējās vides apstākļi. Ne tikai atsevišķi fizioloģiski procesi, bet arī visa augu dzīve ir cieši saistīta ar to vides apstākļu kompleksu, kurā attiecīgā auga suga veidojusies. Tieši no vides apstākļu kompleksa atkarīga organisma iedzimtības realizēšanās. Tomēr, ja šie apstākļi krasi novirzās uz vienu vai uz otru pusi no vidējā, tad normālā fizioloģisko procesu gaita augā tiek traucēta vai arī augi aiziet bojā. Bez iedzimtības organismiem piemīt arī mainība, kuras rezultātā daļa augu attīsta izturību pret konkrētiem nelabvēlīgiem dzīves apstākļiem. *Augu izturība* ir to spēja pretoties kaitīgai ārējo apstākļu iedarbībai, pēc iespējas minimāli zaudējot savu dzīvotspēju.

Dažādos rajonos augošiem augiem dzīves laikā nākas sastapties ar šādiem ekstrēmiem apstākļiem:

- 1) vai nu pārāk zemu, vai pārāk augstu temperatūru;
- 2) nepietiekami mazu gaismas daudzumu;
- 3) ūdens trūkumu vai pārpilnību;
- 4) šķīstošo sāļu pārāk lielu koncentrāciju augsnē;
- 5) ar indīgām gāzēm piesārņotu atmosfēru;
- 6) ar slimībām un kaitēkļiem.

Attiecīgi pret šiem apstākļiem augiem izveidojas aukstumizturība, salizturība, ziemcietība, karstumizturība, ģenietība, sausumizturība, izturība pret dūmiem un gāzēm, imunitāte. Liels mūsu zemes augu fiziologu ieguldījums ir pētījumos par šiem dažādajiem augu izturības veidiem, par augu mainības palielināšanu un izturīgāku augu formu un šķirņu izaudzēšanu. Vairāk nekā 30 gadus salizturības un sausumizturības pētījumiem veltījis N. Maksimovs. Ievērojamu ieguldījumu darbā par augu salizturību, aukstumizturību un ziemcietību devuši I. Tumanovs, I. Vasiļjevs, L. Sergejevs, P. Henkelis. Sausumizturības jautājumus pētījuši A. Aleksejevs, G. Zablude, F. Skazkins, P. Henkelis. Par sālsizturību nozīmīgi darbi ir B. Kelleram, A. Rihteram, L. Sergejevam, K. Sergejevai. Augu izturību pret

dūmiem un indīgām gāzēm atmosfērā pētījuši N. Krasinskis, V. Anti-povs u. c. Par augu imunitāti un slima auga fizioloģiju pētījumus veikuši K. Suhorukovs, B. Rubins, J. Arcihovska, T. Fedotova u. c.

Augu sausumizturība un pārmērīga mitruma ietekme uz augu apskatīta nodaļā par augu ūdens režīmu (sk. 87. un 95. lpp.). *Augu sālsizturība* apskatīta nodaļā par augu minerālo barošanos (sk. 146. lpp.). *Ēncietība* raksturīga ēnas augiem, kuru fizioloģiskās īpatnības raksturotas nodaļā par fotosintēzi (sk. 198. lpp.).

Nonākot jebkuru nelabvēlīgo dzīves apstākļu ietekmē, augos rodas stresa situācija. Attiecīgais nelabvēlīgais faktors darbojas kā kairinātājs un izraisa augā atbildes reakciju (sk. 313. lpp.). Ar redulācijas mehānismu palīdzību atbildes reakcijas dziļums un virziens tiek regulēts tā, lai augs pēc iespējas ilgāk paliktu dzīvs. Fizioloģisko procesu regulācijā liela nozīme fitohormoniem. Konstatēts, ka augos stresa situācijās izmainās fitohormonu attiecības. Visos gadījumos samazinās stimulatoru — auksīnu, giberelīnu un it sevišķi citokinīnu biosintēze. Tāpēc augšana tiek kavēta. Toties pieaug ABS un etilēna veidošanās. Daudzos gadījumos pieaug arī fenolu saturs augos. ABS tiek uzskatīta par stresa hormonu (Dorflings, 1985). ABS līmenis augos sāk pieaugt, pirms parādās redzamas stresa pazīmes, piemēram, višana. ABS nav specifiska kādam augu izturības veidam, tā palielina augu izturību jebkurā stresa situācijā. Stress inducē etilēnsintēzējošo fermentu veidošanos un darbību šūnu plazmolemmā. Daži zinātnieki etilēnu uzskata par stresa hormonu. Pastiprināta etilēna izdalīšanās veicina stresa situācijās bojāto orgānu nomešanu.

7.2. AUGU KARSTUMIZTURĪBA

Augu karstumizturība ir cieši saistīta ar sausumizturību, jo augi audu pārkaršanas novēršanai pastiprina transpirāciju.

Vairums mērenā klimata augu nepanes temperatūru, kas augstāka par 45—50°C. Ja audos ir šāda temperatūra, jau pēc 1—2 stundām augi aiziet bojā. Starp augstākajiem augiem nav termofilo organismu, kas varētu ilgstoši dzīvot 60—70°C temperatūrā, bet ir pārstāvji ar palielinātu karstumizturību. Vislielākā karstumizturība ir sukulentiem. Islaicīgi tie var izturēt pat 60—65°C temperatūru. Arī ķirbjaugiem ir lielāka karstumizturība nekā citiem kultūraugiem. Kartumizturīgo augu šūnās protoplazma ir izturīgāka pret koagulāciju paaugstinātas temperatūras apstākļos. Sukulentu šūnās protoplazmai ir lielāka stīgriba nekā mezofītu šūnās. Tā, piemēram, kaktusu šūnās hloroplastu pārvietošanās protoplazmā, centrifugējot to ar 3000—3500 apgriezieniem minūtē, novērota pēc 15 minūtem, turpretim pupu lapu šūnās, centrifugējot ar 1500 apgriezieniem minūtē, tā novērojama jau pēc 4 minūtem.

Sukulentu šūnās 60—65% ūdens atrodas saistītā veidā, bet mezofītu šūnās saistītā veidā ir tikai 30—40% ūdens. Karstumizturīgie

augi arī paaugstinātas temperatūras apstākļos saglabā sintēzes spējas, un tajos neuzkrājas kaitīgie vielmaiņas starpprodukti. Pēc V. Altergota datiem, karstuma apstākļos augos notiek pastiprināta olbaltumvielu un aminoskābju noārdīšanās, tāpēc audos uzkrājas amonjaks. Bet, kā jau atzīmēts, amonjaka uzkrāšanās audos ir kaitīga; tas saindē augus.

Karstumizturīgos augos karstuma apstākļos novērota elpošanas koeficienta samazināšanās. Audos pieaug organisko skābju saturs, un tās darbojas par amonjaka akceptoriem. Pastāv uzskats, ka augu karstumizturību varētu palielināt, augu audus mākslīgi bagātinot ar organiskajām skābēm. Karstumizturību augos palielina arī mikroelementu cinka, alumīnija un bora piegāde.

N. Satarovas pētījumos konstatēts, ka tulpju karstumizturība atkarīga no temperatūras, kādā tulpju sīpoli atradušies miera perioda laikā. Ja temperatūra šajā laikā bijusi 25°C, tad augi uzrādījuši palielinātu karstumizturību, turpretim 5°C temperatūrā miera perioda laikā karstumizturību nav izveidojuši.

7.3. AUGU AUKSTUMIZTURĪBA

Augu aukstumizturība ir to spēja panest aukstumu — zemu, bet vēl pozitīvu temperatūru — bez kaitīgām sekām.

Mērenā klimata augi ir aukstumizturīgāki, jo, temperatūrai pazeminoties līdz 0°C, tie bojā neaiziet. Tropiskās joslas augiem aukstumizturības nav. Tā, piemēram, kakaokoks aiziet bojā jau 8°C temperatūrā. Aukstumneizturīgi ir arī citi dienviņu augi, piemēram, gurķi, tomāti, kukurūza, baklažāni, paprika u. c.

Jau pagājušajā gadsimtā J. Sakss konstatēja, ka, atdzesējot tabakas, pupiņu, ķirbju un citus augus 5—2,5°C temperatūrā, tie jau pēc 8—10 stundām novīst, kaut gan ūdens apgāde bija normāla. S. Ivanova un V. Zolkeviča eksperimentu rezultāti nostiprināja uzskatu, ka aukstumneizturīgiem augiem zemas temperatūras apstākļos novērojami vielmaiņas traucējumi, nenotiek fotosintēzes process, lapās samazinās ūdens daudzums, tiek traucēta saskaņotība starp sintēzes un hidrolīzes procesiem, kavēti sintēzes procesi un augšana.

Daudziem tropu augiem fotosintēze izbeidzas 5°C temperatūrā. Pārvietojot šos augus normālos temperatūras apstākļos, tā atjaunojas tikai pēc diennakts. Turpretim aukstumizturīgiem augiem aukstuma dēļ pārtrauktā fotosintēze atjaunojas jau pēc 1—2 stundām.

Pēc P. Henkeļa un S. Kušpīrenko datiem, aukstumneizturīgiem augiem zemas temperatūras apstākļos stipri pieaug protoplazmas stīgrība. Tā kā protoplazmas stīgrība nav pastāvīga ontogēnēzes laikā, tad tieši tajos periodos, kad stīgrība ir mazāka, aukstumizturība ir lielāka. Noskaidrots arī, ka aukstumneizturīgiem augiem atdzesēšana izmainījusi fermentu aktivitāti un elpošanas intensitāti daudz vairāk nekā aukstumizturīgiem augiem.

P. Henkelis ieteic uzbriedušas sēklas pirms sējas 15—20 dienas turēt mainīgas temperatūras apstākļos (-2 — -2°C 16 stundas un 15 — 18°C 8 stundas). Tādējādi palielinās augu aukstumizturība.

7.4. AUGU SALIZTURĪBA

Salizturība ir augu spēja bez bojājumiem izturēt zemu negatīvu temperatūru un pēc sala izbeigšanās normāli turpināt savus fizioloģiskos procesus. Ja zemas temperatūras iedarbībā aiziet bojā kaut vai daļa no šūnām, tad tādu temperatūru sauc par *nāvējošu*.

Audiem sasalstot, notiek šūnu atūdeņošanās. Veidojas ledus kristāli gan šūnstarpu telpās (jo tur ūdens satur maz izšķīdušu vielu), gan uz šūnapvalka virsmas, kas it kā izsūc visu pieejamo, brīvo un viegli saistīto ūdeni no šūnas. Ja temperatūra pazeminās strauji, tad ledus kristāli veidojas arī šūnā. Šūnsula, zaudējot ūdeni, kļūst arvien koncentrētāka un protoplazma necaurīdīgāka. Pēc N. Maksimova uzskatiem, šūnas no sala iet bojā tādēļ, ka šūnstarpu telpās izveidojušies ledus kristāli spiež uz protoplazmu un mehāniski to kairina. Šis kairinājums var būt tik liels, ka šūnas protoplazma neapgriezeniski koagulē. Ledus spiediens uz šūnām var būt liels, jo ledus daudzums, kas izveidojas šūnstarpu telpās, var daudzkārt pārsniegt pašu šūnu tilpumu, it sevišķi gadījumos, kad šūnas satur daudz ūdens. Ja šūnās nav daudz ūdens, tad arī sasalstot tās ūdeni daudz nezaudē, un ledus daudzums šūnstarpu telpās ir neliels; arī spiediens uz protoplazmu ir neliels, un šūnas viegli panes zemu temperatūru. Temperatūras nāvējošā ietekme uz šūnām ir lielāka, ja temperatūra ir zemāka, ja tā straujāk pazeminās, ja tā ilgāk pastāv un ja straujāk audi atkūst pēc sasalšanas. Piemēram, ja

temperatūra	izsalušie pumpuri ķiršiem (%)
pazeminās lēni līdz -12°C , ātri no -12°C līdz -20°C	15
„ ātri „ „ lēni „ „ „ „	75
„ ātri līdz -20°C	96
„ lēni „ „	3

Strauji atkūstot, audi zaudē daudz ūdens, kurš iztvaiko, ja šūnas nepaspēj to uzņemt atpakaļ. Vielas, kuras palielina šūnas izturību pret zemas temperatūras iedarbību, sauc par *aizsargvielām*. Tādas vielas ir glikoze, saharoze un eļļas. Sevišķi ietekmīgas ir eļļas, jo tās nesasalst. Daudziem kokiem ziemā rezerves ciete pārvēršas eļļās. Aizsargvielas šūnās pazemina sasalšanas punktu un izmaina šūnas bioloģisko īpašības. Šūnu salizturība palielinās, ja tajās samazinās brīvā ūdens daudzums, bet palielinās saistītā ūdens daudzums.

Augu salizturība ir cieši saistīta ar augšanas procesiem, bet augšana savukārt — ar audu reducējošām spējām. Reducēšanās-oksīdē-

šanās procesos svarīga nozīme ir glutatīnam, cisteīnam, askorbīnskābei un citiem savienojumiem, kas viegli oksidējas un reducējas. Tādēļ var novērot sakarību starp augu salizturību un šo procesu aktivatoru saturu augos.

Stiepšanās fāzē šūnas ir visjutīgākās pret salu. Tās satur daudz brīvā ūdens un labilus protoplazmas koloidus. Mazāk jutīgas tās ir embrionālās augšanas fāzē. Salizturību samazina arī skāba reakcija audos.

Pēc I. Tumanova pētījumiem, *lauksaimniecības kultūraugu norūdišanās pret aukstumu* norisinās 2 fāzēs. Pirmās fāzes laikā augi savās šūnās uzkrāj ogļhidrātus, bet otrās fāzes laikā samazinās brīvā ūdens daudzums. Šūnās palielinās hidrofilo koloidu daudzums un attiecīgi pieaug arī koloidos saistītā ūdens daudzums.

Pirmā fāze norisinās rudenī labos fotosintēzes apstākļos, kad nakts ir vēsas, un tādēļ elpošanā daudz asimilātu nenoārdās. Zemā temperatūra ierobežo augšanu, kurā arī tiek izmantoti asimilāti, tāpēc asimilāti uzkrājas.

Otrās fāzes laikā pārveidojas, izmainās protoplazmas fizikāli koloidālās īpašības, tajā relatīvi palielinās saistītā un samazinās brīvā ūdens daudzums. Šūnas biokoloidu ūdens aizturošie spēki samazinās, tādēļ samazinās kopējais ūdens saturs. Protoplazmas stīgrība palielinās, bet caurlaidība samazinās. Uz protoplazmas virsmas membrānām palielinās lipīdu daudzums. Šūnās samazinās nukleīnskābju un heteroauksina saturs. Tā rezultātā tiek pavājināta fizioloģisko procesu aktivitāte, kāda raksturīga miera periodam, kad augu salizturība ir vislielākā. Augu salizturību var palielināt, aktivējot norūdišanās fāzu norisi.

S. Pankratova (1977), strādājot ar ziemas kviešiem, noskaidroja, ka rudenī, temperatūrai pazeminoties, notiek izmaiņas membrānu lipīdu sastāvā un to vielmaiņā. Uzkrājas fosfolipīdi, īpaši fosfatidilholīns un fosfatidiletanolamīns. Palielinās membrānu lipīdu kompleksa nepiesātinātības pakāpe, jo abi minētie savienojumi bagāti ar nepiesātinātām taukskābēm. Palielinās membrānu izturība pret zemu temperatūru ietekmi.

Augu salizturības pētīšanai lieto gan tiešās, gan netiešās metodes. Pēc *tiešajām pētīšanas metodēm* nosaka negatīvās temperatūras ietekmi uz auga šūnām tieši, pēc *netiešajām metodēm* pēta tās auga īpašības, no kurām visvairāk atkarīga augu salizturība.

Sala bojājumi pēc izskata atgādina apdegumus. Apsalušās lapas izskatās novītušas un gaisā ātri izžūst. Atmirst kambījs, miza viegli atlobās no koksnes, arī koksne iegūst tumšu nokrāsu. Viena un tā paša auga dažādu orgānu salizturība ir dažāda un atkarīga kā no kalendārā vecuma, tā arī no stadiālās attīstības stāvokļa. Citām kokaugu sugām pret salu ir jutīgāki ziedi, citām — saknes vai virszemes daļas. Samērā liela salizturība ir visu augu sēklām. Tām digstot, salizturība strauji samazinās. Arī pumpuriem plaukšanas laikā salizturība samazinās. Augu salizturību palielina vecuma izmaiņas. Vasarā jaunie dzinumi nosalst jau -2 — -3°C temperatūrā, bet ziemā tie panes -30°C un pat -40°C salu, ja laikā izbeigusies aug-

šana, dzinumi nobrieduši, pārkoksnējušies un labi attīstīti segaudi — korka kārtā.

Ziemājiem vislielākā salizturība ir jarovizācijas laikā. Atsākoties intensīvai augšanai, salizturība stipri samazinās. Visi agrotehniskie pasākumi, kas veicina kokaugu dzinumu augšanas ātrāku izbeigšanos un to nobriešanu, kā arī ziemāju norūdišanās fāzu normālu norisi, veicina arī salizturības palielināšanos.

Koku stumbri visumā ir salizturīgi, bet tomēr dažos gadījumos ļoti zemā temperatūrā stumbrā rodas ledus lielā daudzumā, kas rada t. s. *sala plaisas*. Stumbrā šīs gareniskās plaisas dažreiz sasniedz pat vairāku metru garumu un 1—3 cm dziļumu. Dažreiz tās var sasniegt pat serdi.

Ja pret salu neizturīga ir sakņu sistēma, tad attiecīgiem augiem par potcelmiem lieto mežņus, kuriem sakņu sistēma ir salizturīga. Nelabvēlīgu zemās temperatūras ietekmi uz augiem var novērst, 1) aizsargājot augus; 2) palielinot pašu augu izturību ar agrotehniskiem pasākumiem; 3) kultivējot tādus augus, kam piemīt palielināta salizturība un 4) selekcionējot jaunas salizturīgas šķirnes.

7.5. AUGU ZIEMCIETĪBA

Ja augs spēj panest zemu temperatūru, tad tas vēl nenozīmē, ka augs ir ziemcietīgs. Ziemšanas laikā uz augiem iedarbojas arī cita rakstura nelabvēlīgi apstākļi, kuru dēļ tie var aiziet bojā, t. i., 1) *izcilāšana*, 2) *izsušana*, 3) *izslikšana* un 4) *nokālšana*.

Izcilāšana visbiežāk novērojama gadījumos, kad ūdens, sasalstot augsnes spraugās, izplešas un paceļ augsnes virsējo slāni. Saknes, kas nostiprinājušās zemē, tiek sarautas. Cerošanas mezgls paceļas uz augšu un pavasarī ātri izžūst, jo sarautās saknes nespēj piegādāt ūdeni. Sējumus var glābt savlaicīga pieveļšana, vajadzības gadījumā arī virsmēslojums, jo cerošanas mezgls ir spējīgs veidot jaunus saknes, jaunus dzinumus un lapas. Biežāk izcilāšana notiek tad, ja sasalušai augsnei bijusi atkususi virskārta un ūdens iesūcies līdz sasalumam. Virskārtai atkārtoti sasalstot, sasalst arī ūdens un virskārtu paceļ uz augšu.

Izsušana izraisa augu bojāeju zem sniega segas, ja tā ir pārklājusi nesasalušu augsni. Zem sniega segas temperatūra var būt augstāka par 0°C visu ziemu, tādēļ augsne nesasalst. Augiem (laktstaugiem, kokaugu sēņiem u. c.) šādos apstākļos saglabājas diezgan intensīva elpošana, bet fotosintēze notikt nevar vai arī notiek ļoti vāji, jo apgaismojums par vāju un temperatūra par zemu. Elpošanā tiek iztērētas augu barības vielu rezerves, tie novājinās un zaudē norūdišanās fāzes iegūto salizturību. Dažreiz šī novājināšanās ir tik liela, ka augi aiziet bojā — notiek to izsušana. Jo mazāk temperatūra ierobežo augu elpošanu un citus fizioloģiskos procesus, jo vairāk tiem draud izsušana.

Izslikšana notiek tad, kad augi ilgāku laiku atrodas zem ūdens. Stāvošā ūdenī tiek iztērēts O₂, un augi aiziet bojā tā trūkuma

dēļ. Kādu laiku gan vēl notiek anaerobā elpošana. Tās rezultātā veidojas spirts, kas, uzkrājies noteiktā koncentrācijā, nāvējoši iedarbojas uz dzīvajām šūnām. Spirtu kvantitatīvi var konstatēt pelņu ūdenī, kas kādu laiku pārklāj augu segu.

Izcilāšana, izsušana un izslikšana visbīstamākās ir tieši lauksaimniecības kultūraugiem.

Nokāļšana novērojama kokaugiem, kam virszemes daļas ziemā atrodas virs sniega segas. Kaut gan transpirācija ziemā ir daudzreiz mazāka nekā vasarā, tomēr tā notiek un auga ūdens rezerves nepātraukti tiek samazinātas. Turpretim ūdens piegāde caur saknēm nenotiek, jo zeme sasalusi. Novērojams t. s. *ziemas sausums*. Transpirācijas ierobežošanai ziemā augi izveido pabiezinājumus uz šūnu ārsienām, uz pumpuru zviņu virsmas izdalās sveķi, nokritušo lapu rētām pāri izveidojas korķa šūnu kārtā. Kokaugu stumbrs ir ūdens rezervuārs. Jauniem kociņiem, kuriem ūdenskrājums ir niecīgs, draud ātrāka bojāeja no ūdens zaudējuma. Daudzus augus pasargā biežā sniega sega un atkušņi, kuru ūdeni tie daļēji var uzņemt. Ziemas sausums visbiežāk novērojams pavasaros, kad palielinās dienas garums, gaismas intensitāte un paaugstinās temperatūra, bet sakņu aktīvā darbība vēl nav sākusies.

Augu ziemcietību var palielināt dažādi agrotehniskie pasākumi, piemēram, pareiza augsnes apstrāde un sējas termiņu izvēle. Augu minerālajai barošanai jāveicina normāla norūdišanās fāzu norise, bet kokaugiem — dzinum nobriešana. Ziemāju laukos jānovērš kustošā sniega pelņu izveidošanās. Augļu koki, kā arī neizturīgākie dekoratīvie kokaugi pavasarī jākalķo. Jāselekcionē augu šķirnes ar vietējiem apstākļiem piemērotu, pietiekami augstu ziemcietību.

7.6. AUGU IZTURĪBA PRET PALIELINĀTU KAITĪGO GĀZU UN DŪMU SATURU GAISĀ

Sakarā ar pastiprinātu pilsētu celtniecību un jaunu industriālo centru veidošanos aktuāls kļūst jautājums par augu izturību ar dūmiem un gāzēm piesārņotā atmosfērā. Pētījumi rāda, ka ne visas augu sugas vienādi panes dažādu gāzu un dūmu piemaisījumu atmosfēras gaisam. Kā liecina N. Krasinska un viņa līdzstrādnieku pētījumi, augiem viskaitīgākās gāzes ir SO_2 un SO_3 . Šīs gāzes lielos daudzumos izplūst caur fabriku dūmeņiem, piejaucas atmosfēras gaisam un iekļūst caur atvērtnēm lapu mezofila šūnās. Tajās no šīm gāzēm un ūdens veidojas sērskābe un sērskābe. Kā viena, tā otra no šīm skābēm iedarbojas nāvējoši, it sevišķi uz hlorofilu saturošām šūnām. Kaitīgo gāzu ietekmē hlorofilu saturošās šūnas zaudē fotosintēzes spējas, tiek traucēta fermentu normāla darbība un mainās šūnu protoplazmas caurlaidība. Ja sēra dioksīds ilgstoši iedarbojas uz lapu mezofila šūnām, lapas kļūst brūnas vai sarkanbrūnas un atmirst. Šādas atmirušas lapas dažreiz paliek kokos arī ziemā. Ja kaitīgā iedarbība ilgst 2—3 gadus, koki aiziet bojā.

Ļoti neizturīgi pret kaitīgo gāzu saturu gaisā ir parastā kļava, ceriņi, zirgkastaņi, irbenes, bērzi, parastais osis. Diezgan izturīga ir Kanādas apse, vīksna, robīnija, amorfa, liepas, ošlapu kļava. Visumā lapu koki pret gāzēm ir izturīgāki nekā skuju koki, jo, noņemot lapas, augs daļēji atbrīvojas no kaitīgajiem elementiem. Pēc J. Kņazevas pētījumiem, no zālaugiem izturīgākā ir cietā skarene. V. Antipovs ieteic zālājiem arī ložņu vārpatu, bezakotu lācauzu, parasto kamolzāli, pļavas timotiņu, sarkano āboliņu. Fabriku tuvumā zālājiem nepieciešama rūpīgāka kopšana, tie jāatjauno ik pēc 3 vai 4 gadiem.

Caur rūpnīcu dūmeņiem un automašīnu motoru sadegušo gāzu izplūdes caurulēm gaisā nonāk ne tikai liels daudzums SO_2 un SO_3 , bet arī dažādas citas gāzes, starp kurām nozīmīgākās ir NO un NO_2 . NO_2 samērā labi šķīst ūdenī un HNO_3 veidā nonāk augsnē, kur papildina augiem pieejamā slāpekļa krājumu. Tādējādi dažās vietās gada laikā augsne no gaisa saņem pat līdz 20 kg/ha nitrātu slāpekļa. Galvenais NO_2 un NO avots ir automašīnu dzinēji, kuros šīs gāzes rodas attiecībā 5:95. Tātad tikai apmēram $1/20$ ir labi šķīstošais NO_2 . NO ūdenī šķīst 4000 reižu vājāk nekā NO_2 . Uz katru ceļa kilometru automašīna izdala 10 kg NO. Aprēķināts, ka Losandželosā, kur brauc apmēram 4 miljoni automašīnu, veidojas ap 1000 t NO dienā. NO ir ozona (O_3) veidošanās katalizators. Pieļaujamā ozona koncentrācija ķīmisko rūpnīcu gaisā ir 0,1 mg/m³. Tā ir 3 reizes mazāka nekā zilskābes koncentrācija. Tas norāda palielinātas ozona koncentrācijas nāvējošo ietekmi uz dzīvniekiem. Jau 0,2 mg O_3 kubikmetrā gaisa rada gaisā smagu, nepatīkamu smaku, bet 0,35 mg/m³ izraisa acu gļotādu iekaisumu. Pagaidām trūkst ziņu, ar kādām patoloģiskām pārmaiņām sākas nāvējošā ietekme uz augiem, ja gaisā ir palielināta O_3 koncentrācija.

Dabā ozons veidojas ultravioleto (253 nm) staru ietekmē. Tā kā atmosfērai ir adsorbējošas īpašības, visīsākie līdz zemes virsai nonākošie stari ir 285 nm gari. Īsākie stari tiek aizturēti stratosfērā. Tāpēc arī apmēram 30 km augstumā O_3 ir 0,001%. Tāds ozona daudzums nonāvētu gan augus, gan dzīvniekus.

Piesārņojot gaisu ar NO, pilsētās kļuvusi iespējama O_3 veidošanās arī virs zemes. Rodas t. s. *fotokīmiskais smogs*. Tas ir apmēram 28 reizes toksiskāks nekā sākotnējais gāzu maisījums, kas radījis šo smogu. Ja pilsētā iet bojā augi, tas nozīmē, ka tās gaiss ir kaitīgs arī cilvēkiem. Tāpēc arī tagad zinātnei ir svarīgs uzdevums — atbrīvot atmosfēru no šiem kaitīgajiem piemaisījumiem.

Augu sugas izturību pret gāzēm nosaka

1) *lapu eksistēšanas ilgums*. Tā, piemēram, skuju koki, kuru skujām daudz ilgāks mūžs nekā lapu koku lapām, ir mazāk izturīgi pret gāzēm nekā lapu koki;

2) *atvārsnišu aparāta darbība*. Tādas augu sugas, kuru atvārsnītes ilgāku laiku paliek atvērtā stāvoklī, ir mazāk izturīgas pret gāzēm, jo tad vairāk iespēju gāzēm lielākā daudzumā iekļūt lapu audos;

3) *šūnu spēja neitralizēt iekļuvušās gāzes*;

4) *šūnu spēja pretoties uzkrājušos kaitīgo gāzu iedarbībai*.

Pēc V. Antipova pētījumiem, tās augu sugas, kas jau dabiski bagātākas ar sēru, vairāk sēra var uzņemt arī no atmosfēras un ir izturīgākas pret kaitīgo SO_2 iedarbību. Viņš konstatējis, ka augā sērs var uzkrāties bez ļaunām sekām 2,3 reizes vairāk, nekā augs to satur dabiskos, normālos augšanas apstākļos. Pēc šī autora datiem, viens no augu neizturības rādītājiem ir *fenoloģisko fāzu novirzīšanās* — pavasarī tās nokavējas, bet rudenī iestājas agrāk. Tāpēc piesārņotas atmosfēras apstākļos augu veģetācijas periods saīsinās, samazinās kokaugu pieaugumi un uzkrāto barības vielu daudzums. Tā, piemēram, piesārņotā atmosfērā karaganai veģetācijas periods saīsinājies par 2 mēnešiem, parastajai ievai — par 46 dienām, viksnai — par 41 dienu, āra bērzam un parastajai liepai — par 20—25 dienām.

Izturība un pretošanās spēja kaitīgo gāzu iedarbībai nav vēl izstrādājusies augu filogēnēzē, kā, piemēram, izturība pret sala vai sausuma iedarbību. Tāds faktors kā *kaitīgo gāzu iedarbība* ir samērā jauns — viena no modernā ķīmijas laikmeta ēnas pusēm.

7.7. AUGSTĀKO AUGU IZTURĪBA PRET PATOĢĒNIEM MIKROORGANISMIEM

Dzīvajā dabā starp organismiem var būt dažādas savstarpējās attiecības, kuru galējās formas ir *simbioze* un *parazitisms*. Parasti augu valstī šāda veida savstarpējās attiecības nodibinās starp sistemātiski tālu grupu pārstāvjiem — starp autotrofiem un heterotrofiem organismiem, starp augstākajiem augiem un mikroorganismiem u. c.

Simbiozes piemēri ir *mikoriza* un *bakterioriza* (sk. 129., 131. lpp.). Sastopami arī tādi simbiozes gadījumi, kur abi organismi ir heterotrofi, piemēram, rauga sēnes un pienskābes baktērijas (kefirā).

Parazitisms ir tāds 2 organismu kopdzīves veids, kurā viens no tiem dzīvo uz otra rēķina. Parazitiskais organisms barojas ar vielām, ko saņem tieši no dzīvā organisma šūnām. Bieži vien šīs kopdzīves rezultātā parazitiskā organisma upuris (saimniekaugs) aiziet bojā. Visos gadījumos parazitisms izpaužas kā saimniekauga saslīmšana.

Mikroorganismi, kas izraisa augstāko augu slimības, pēc sava barošanās veida var būt dažādi parazīti.

Destruktīvie parazīti izraisa pilnīgu saimniekauga atmiršanu un pēc tam barojas ar beigtā organisma atliekām, kļūstot par saprofītiem.

Sabalansējošie jeb *saskaņojošie parazīti* saskaņo savas vajadzības ar saimniekauga iespējām un ne vienmēr izraisa tā bojāeju. Šie parazīti var būt *obligāti saskaņojošie*, kas barojas tikai ar dzīva saimniekauga vielām, un *fakultatīvi saskaņojošie*, kuriem ir jaukta tipa barošanās. Dabā starp šīm grupām stingru robežu nav. Parazīts,

kuram ontogēnēzes sākumā ir viens barošanās tips, ontogēnēzes beigās var pāriet uz citādu barošanos. Gandrīz visi parazīti savā dzīvē iziet saprofītu stadiju.

Attīstāmajies saimniekauga organismā, parazīti veido svešas olbaltumvielas, kuras darbojas kā *toksīni*. Dažreiz parazīti, pārejot saprofītu stadijā, uzrāda šauru specializāciju. Tā, piemēram, *Botrytis* sēnes var dzīvot tikai pašu sēņu toksīnu nonāvētos audos. Citādā veidā nonāvētos audos šī sēne neattīstās.

Dažādu parazītisko organismu izdalīto toksīnu ķīmiskais sastāvs ir dažāds. Visbiežāk tās ir olbaltumvielas vai to skaldprodukti, nereti ar samērā lielu amonjaka daudzumu. Dažu sēņu izdalītajos toksīnos konstatēti arī spirti, aldehīdi, acetons, dažādas organiskās skābes u. c. Toksīnu sastāvā parasti ir arī fermenti ar augstu fizioloģisko aktivitāti. Toksīnu sastāvs atkarīgs ne tikai no parazīta bioloģiskajām īpašībām, bet arī no saimniekauga ķīmiskā sastāva un citiem apstākļiem.

Dažas sēnes sintezē arī augam derīgas, augšanu stimulējošas vielas. Tā, piemēram, sēne *Gibberella fujikuroi* sintezē giberelīnu — augu augšanas un attīstības stimulatoru. Augšanu stimulē arī pangu veidotāji toksīni. Mikroorganismi var izdalīt vielas, kas iedarbojas nāvējoši uz citiem mikroorganismiem. Tādas vielas ir *antibiotikas*, kuras izmanto medicīnā.

Parazīta agresivitāte un auga sasilšana atkarīga ne tikai no abu šo komponentu bioloģiskajām īpašībām, bet arī no ārējās vides apstākļiem, kuros šīs bioloģiskās īpašības realizējas. Viena un tā pati sēne *Gibberella saubinetii* atkarībā no temperatūras dažādi inficē kviešus un kukurūzu. Kukurūzu tā inficē zemas, kviešus — augstas temperatūras apstākļos. Šī parādība saistīta nevis ar sēnes atšķirīgajām prasībām attiecībā pret temperatūru, bet gan ar saimniekaugu pretošanās spējām, jo kukurūzai šīs pretošanās spējas ir mazākas zemā temperatūrā, bet kviešiem — augstā temperatūrā. Visbiežāk augi sasilst tādos temperatūras apstākļos, kādos tie uzrāda vismazāko pretestību. Parasti šī temperatūra nebūt nav optimālā paša parazīta attīstībai.

Arī *gaisma* ietekmē augu izturību pret slimībām. Dažādas milt-rasu sēnes un nakteņu fitofora augus daudz vairāk apdraud, ja apgaismojums ir vājāks. Uz rūsām tas tomēr neattiecas. Augu izturību ietekmē arī *fotoperiods*. Novērots, ka īsās dienas apstākļos kartupeļu izturība pret nakteņu fitoforas un tomātu — pret sēnes *Cladosporium fulvum* iedarbību ievērojami samazinās.

Minerālās barošanās apstākļi, gaisa *mitrums* un *ūdens daudzums* augos arī ietekmē augu izturību. Ja kāda elementa, it sevišķi slāpekļa trūkst, izturība samazinās.

Svarīgs ir arī *ģeogrāfiskais rajons*, kurā augi aug. Ir speciālas ģeogrāfiskās parazītu rases, kas bīstamas galvenokārt savā rajonā.

Parazītiem piemīt ievērojamas spējas piemēroties gan ārējās vides apstākļiem, gan arī saimniekaugiem. Bieži novērots, ka šķirnes, kas selekcionētas kā imūnas pret attiecīgām slimībām, pēc kāda laika

tomēr saslimst, jo arī slimību izraisītāji parazīti izveidojuši jaunas, agresīvākas rases.

Augu un dzīvnieku organismu imunitātes parādībām ir gan kopējas, gan atšķirīgas iezīmes. Kā augu, tā arī dzīvnieku organisms spēj aktīvi izstrādāt imunitāti, attīstīt attiecīgos vielmaiņas procesus, kas pretojas slimības izraisītājam un neitralizē tā izveidotos toksīnus.

Atšķirības uzrāda augu un dzīvnieku šūnu šūnapvalku ķīmiskais sastāvs. Augiem tie sastāv galvenokārt no polisaharīdiem, bet dzīvniekiem — no albuminoidiem. Tādēļ daudzas baktērijas, kuru fermentu kompleksā nav citolītisko fermentu, nevar izraisīt slimības augu organismā. Turpretim sēņu izraisītās slimības augu valstī sastopamas daudz biežāk, jo dzīvnieku organismā to micēlija attīstību traucē gan nepiemērotā vides reakcija, gan organisma paaugstinātā temperatūra.

Arī infekcijas izplatīšanās ātrums un ceļi augu un dzīvnieku organismā ir atšķirīgi. Dzīvnieku organismā to izplatīšanos sekmē asinis un limfa. Augu organismā parazītam pašam jānokļūst no šūnas šūnā.

Augs nebūt nav absolūti bezspēcīgs cīņā pret slimībām. Slimību izraisītāji saimniekauga šūnās izraisa atbildes reakciju. No šīs atbildes reakcijas apjoma un rakstura var secināt, vai augs ir izturīgs vai nav izturīgs pret slimību un cik liela ir auga imunitāte. Tātad imunitāte nav pasīva, bet gan aktīva īpašība, kas izveidojusies augam cīņā ar parazītu. Visumā augu imunitāte nav atkarīga no atsevišķām vielām augu šūnās, kā to agrāk uzskatīja. Tikai retos gadījumos var novērot, ka slimības attīstību traucē attiecīgi savienojumi (alkaloīdi, glikozīdi, ēteriskās eļļas u. c.) šūnās.

Jau 1928.—1930. gadā B. Tokins konstatēja, ka daudzu augu audi spēj izdalīt vielas, kas aktīvi iedarbojas uz baktērijām un sēnēm un nonāvē tās. Šīs vielas sauc par *fitoncīdiem* (mikroorganismu nāvētājiem). Visaktīvāk fitoncīdi izdalās tieši audu mehāniskās ievainošanas brīdī. Fitoncīdu ietekme nav šauri specializēta. Tie ir spējīgi nonāvēt daudzus mikroorganismus, pat tādus, kas nemaz neizraisa attiecīgo augu saslimšanu. Fitoncīdu nozīme augu imunitātes parādībās līdz šim vēl nav pilnīgi izpētīta.

Augiem sēņu izraisīto slimību attīstībā var izšķirt vairākus etapus: 1) *sporu sadīgšanu*, 2) *hifu iespiešanos augu audos* un 3) *kontakta nodibināšanos starp parazītu un saimniekaugu*.

Saimniekaugs var saslimt tikai tad, ja visi šie etapi noris slimībai vēlamā virzienā un neviens no tiem netiek traucēts.

Sporas sadīgst, ja šūnu caurlaidība ir pietiekami liela un no šūnas uz āru iziet kaut vai minimālais daudzums dīgšanai nepieciešamo organisko savienojumu, t. s. *infekcijas piliens*. Dažu pret infekcijām izturīgu šķirņu augiem raksturīga mazāka šūnu caurlaidība. Infekcijas pilienā konstatēti dažādi fizioloģiski aktīvi savienojumi, nukleīnskābju bāzes, minerālsāļi un citi savienojumi, tādēļ tiek stimulēta arī hifu tālākā augšana. Konstatēts, ka hifu augšana infekcijas pilienā notiek 20—25 reizes ātrāk nekā destilētā ūdenī.

Hifu iespīšanās saimniekauga audos atkarīga no audu mehāniskajām īpašībām — parenhīmas audu šūnu biežuma, šūnapvalka rakstura u. c. Ja hifas nevar pārvarēt šo auga pretestību, tad augs nenaslimst. Saimniekauga audos parazīti bieži iekļūst caur virsmas mehānisko bojājumu, ievainojumu vietām, kā arī caur atvārsnīšu spraugām. Augu šūnapvalku pretestību parazītiem palīdz pārvarēt pektīnvielu un šūnapvalka citu elementu noārdītāji fermenti. Slimībai palīdz arī paša auga fermenti, kuru aktivitāti palielina slimības ierosinātāju veidotie toksīni.

Abi pirmie etapi var notikt kā uz imūno, tā uz neimūno augu virsmas un audos. Slimības izraisītāja agresijas rezultātus nosaka pēdējais etaps, kurā notiek *ciņa starp saimniekaugu un parazītu*. Šajā etapā izpaužas specifiskums kā no parazīta, tā no saimniekauga puses — parazīts rada toksīnus, saimniekaugs pastiprina oksidatīvos procesus un neitralizē tos; parazīts noārda šūnapvalkus, saimniekaugs rada jaunus mehāniskus šķēršļus, jaunus šūnu sabiezinājumus; parazīts izmanto šūnās esošās vielas sev par barību, saimniekaugs saindē šo barību utt. Dažreiz imunitāte tiek sasniegta ar to, ka atmirst šūna, kurā iekļuvis parazīts. Reizē ar to atmirst arī parazīts, un tādējādi tiek ierobežota tā izplatīšanās. Ja augs nav imūns un tā pretestība slimības ierosinātajam ir maza, tad augs nespēj aizsargāties un saslimst.

Ja augu slimības izraisa baktērijas, kas neveido sporas, tad 1. etaps — sporu sadīgšana — atkrit. Baktērijas iekļūst auga audos caur atvārsnītēm vai auga ievainojumiem.

Augu valstī izplatītas arī *vīrusu izraisītās slimības*. Fitopatogēnie vīrusi sastāv no RNS un olbaltumvielām. Tabakas mozaikas vīrusa rentgenstrukturālā analīze parādījusi, ka vīrusa centrālo daļu sastāda RNS molekula, kas atrodas olbaltumvielu apvalkā. RNS molekulai ir spirāles veids, kuras solis 23Å, diametrs 80Å un molekulmasa $2 \cdot 10^6$. Olbaltumvielu apvalks sargā RNS molekulas struktūru.

Augu šūnās vīrusi iekļūst caur ievainotiem šūnapvalkiem. Sākumā tie adsorbējas uz plazmolemmas, bet pēc tam iekļūst šūnā un izmaina tajā nukleīnskābju normālu sintēzi. Vīrusi vairojas saimniekauga dzīvajās šūnās. Par saslimšanu ar vīrussslimībām var spriest pēc augu dažādām ārējām pazīmēm — uz lapām parādās zaļu un iedzeltenu vai iepelēku plankumu mozaikveida izkārtojums. Dažas vīrussslimības izraisa vienmērīgu lapu dzeltēšanu vai pundurainību — augam izveidojas pundura forma. Vīrussslimiem augiem ir traucēta cietes aizvadišana no lapām — tās īpatnēji brakšķ un viegli lūst, jo ir trauslas. Augu augšana tiek kavēta. Dekoratīviem augiem vīrussslimību rezultātā izveidojas kropli ziedi, lapas ieritinās, čokurojas. Labos augšanas apstākļos vīrussslimību izpausme augiem ir mazāka (Siliņš, 1986).

Veselos augus ar vīrusiem visbiežāk inficē laputis un citi sūcēji — augu kaitēkļi. Tos var pārnest arī cilvēks, ievainojot augus vai, piemēram, gatavojot sēklas materiālu un griežot ar vienu nazi kā veselos kartupeļu bumbuļus, tā arī inficētos bumbuļus.

Pēc I. Zolas pētījumiem Priekuļu selekcijas stacijā (1970), vīrus-slimo labību augi atpaliek no veselajiem augiem gan augšanā, gan attīstībā — attiecīgās fenoloģiskās fāzes tiem sākas 2—7 dienas vēlāk un graudu raža ir par 25—35% mazāka nekā veselajiem augiem.

7.8. SLIMA AUGA FIZIOLOĢIJAS IPATNĪBAS

Heterotrofais parazīts ne tikai patērē saimniekauga barības vielas, bet ar saviem izdalītajiem toksīniem ietekmē arī tā fizioloģiskos procesus, pat šūnas atsevišķus organoīdus un šūnas koloidu struktūru. *Palielinās šūnu protoplazmas caurlaidība*, tāpēc augs zaudē daudz vairāk ūdens, palielinās neorganisko sāļu un organisko savienojumu eksoosmoze no šūnām. Tā, piemēram, eksperimentā novērots, ka kviešu lapām, kas inficētas ar rūsū, organisko savienojumu eksoosmoze palielinājusies par 500% salīdzinājumā ar kontroli. Šūnās pastiprinās skābā reakcija, dažreiz pH sasniedz pat 1—2. Transpirētā ūdens daudzums slimiem augiem palielinās, tiek *traucēta atvārsnišu darbība*. Daudzu slimību rezultātā transpirācija var arī samazināties, jo rodas traucējumi ūdens apgādē gan nenormālas sakņu darbības dēļ, gan vadaudu aizsprostošanās dēļ. Slimības, kas saistītas ar traucētu ūdens apgādi un augu novīšanu, sastopamas biežāk dienvidu rajonos.

Slimos augos novērojama *fotosintēzes depresija*. Samazinās asimilācijas virsma, jo daļa lapu atmirst; arī palikušajām lapām bieži vien ir brūni plankumi. Tiek bojāti hloroplasti, samazinās hlorofila daudzums. Tiek traucētas fotosintēzes tumsas reakcijas un asimilātu pārvietošanās no lapām uz patērešanas vietām. Lieli traucējumi novērojami ogļhidrātu un slāpekļa savienojumu maiņā.

V. Peresipkins ar līdzstrādniekiem (1973) atzīmē, ka zirņiem, kas saslimuši ar fuzariozi dīgstu fāzē, cukura saturs ir 2 reizes mazāks nekā veselīem augiem. Sevišķi krasi samazinās disaharīdu daudzums. Arī hlorofila un askorbīnskābes slimajiem augiem ir ievērojami mazāk nekā veselajiem. Ziedēšanas laikā slimajiem augiem ir 2—3 reizes mazāks sausnas saturs nekā veselajiem. Slimā augā stipri pieaug ne tikai parazīta, bet arī paša saimniekauga fermentu hidrolītiskā aktivitāte. Slāpekļa vielmaiņa slimos augos visbiežāk raksturīga ar to, ka samazinās olbaltumvielu, bet pieaug brīvo aminoskābju un NH_3 daudzums.

Slimajiem augiem da lielākajai daļai novērojama *pastiprināta elpošana*. Tikai ļoti stipras infekcijas gadījumā elpošanas intensitāte tiem ir mazāka nekā veselajiem augiem. Elpošanas intensitātes uzliesmojums parasti novērojams infekcijas sākumā. Slimībai progresējot, tā samazinās un dažkārt ir tikai apmēram 20% no veselo augu elpošanas intensitātes, tad elpošana izbeidzas un augs aiziet bojā. Parazīta dzīvē šajā laikā noslēdzas noteikts attīstības cikls — *izveidojas sporas*.

Imūno un neimūno augu reakcija uz infekciju cieši saistīta ar specifiskām īpatnībām to oksidācijas procesu sistēmās. A. Bahs viens

no pirmajiem vērša uzmanību uz elpošanas nozīmi augu imunitātes veidošanā. Viņš izteica domu, ka

1) pastiprināti oksidācijas procesi samazina kā parazīta, tā saimniekauga hidrolītisko fermentu aktivitāti, tādējādi apgrūtinot parazīta barošanos auga audos;

2) pastiprināti oksidācijas procesi neitralizē parazīta izstrādātos toksīnus;

3) oksidācijas procesu starpprodukti un atbrīvotā enerģija var tikt izmantota, lai atjaunotu parazīta bojātos šūnapvalkus un radītu tam ceļā mehāniskus šķēršļus, tādējādi ierobežojot tā izplatīšanos;

4) fenolu oksidācijas rezultātā veidojas hinoni, bet tie savukārt var iedarboties kā fungicīdi vai bakteriocīdi. Hinoni nereti padara parazīta barībai neizmantojamus arī citus saimniekauga savienojumus. Tādējādi saimniekauga radītie ķīmiskie šķēršļi bieži traucē tālāku infekcijas izplatīšanos, taču nereti to pastiprināta uzkrāšanās šūnā ir par iemeslu pašas šūnas bojāejai. Fenolu grupas savienojumi augā var rasties, noārdoties glikozīdiem, esteriem, miecvielām u. c.

Saslimšanas gadījumā elpošanas intensitātes uzliesmojums neizturīgākiem augiem ir mazāks. Imūnām šķirnēm paaugstināta elpošanas intensitāte novērojama ilgāku laiku, nereti pat vēl pēc infekcijas likvidēšanas.

Dažādiem elpošanas fermentiem ir dažāda izturība pret parazīta radītiem toksīniem. Visizturīgākie ir flavoproteīdi, kuru aktivitāte imūnām formām infekcijas gadījumā ievērojami palielinās. No metālu saturošajām oksidāzēm izturīgākās ir varu, nevis dzelzi saturošās. No varu saturošajām oksidāzēm izturīgāka ir *ortodifenoloksidāze*, no dzelzi saturošajām — *peroksidāze*. Tā, piemēram, ar fužāriozī slimiem zirņiem ortodifenoloksidāzes un peroksidāzes aktivitāte ir 2—2,5 reizes lielāka nekā veselīem zirņiem.

Oksidācijas procesus mākslīgi samazinot ar elpošanas indēm, samazinās augu izturību.

Neizturīgiem augiem jau pašā infekcijas sākumā tiek *nomākta oksidatīvā fosforilācija*. Imūniem augiem turpretim reizē ar elpošanas intensitātes pieaugumu pastiprinās arī oksidatīvā fosforilācija. Palielinās fosfora un skābekļa attiecība salīdzinājumā ar veselīem, neinficētiem augiem.

Pasākumu kompleksā cīņai ar augu slimībām ļoti svarīga nozīme ir selekcijas darbam imūnu šķirņu izveidošanā. Daudziem kultūraugiem jau izaudzētas tādas šķirnes, kas neslimo ar visbiežāk sastopamākajām un bīstamākajām slimībām, piemēram, ērkšķogu šķirnes, kas izturīgas pret miltrasu, upeņu šķirnes, kas neslimo ar virālo pildziedainību, pret fitoftorozī un parasto kraupi izturīgas kartupeļu šķirnes utt. Ar agrotehniskajiem pasākumiem iespējams palielināt pašu augu dabisko izturību pret slimībām. Novērots, ka visbiežāk saslimst novājināti augi, kuriem kādu iemeslu dēļ ir traucēti

augšanas procesi. Tas var būt minerālelementu trūkums vai vienpusība minerālajā barošanā, pārmērīgs mitruma daudzums, vājš apgaismojums, nepiemērota temperatūra u. c. Tādēļ pasākumi, kas veicina augu normālu augšanu un attīstību, palielina arī to izturību pret slimībām. Tomēr pieredze rāda, ka saslimst vai cieš no kaiteklīm arī labi attīstīti un normāli augoši augi.

Datu par augu izturības fizioloģiju pret kaiteklīm (entomofaunas pārstāvjiem) ir ļoti maz. Pēc A. Rupā pētījumiem, no kaiteklīm mazāk cieš introducēti augi, kas jaunajos audzēšanas rajonos aug samērā neilgu laiku — līdz 100 gadiem. Konstatēts, ka uz katrām 10 vietējām kokaugu sugām vidēji ir 19,6 laputu sugas, turpretim uz 10 introducētām sugām ir tikai 5,8 dažādas laputu sugas.

Augu izturības fizioloģiju pret kaiteklīm (entomofaunas pārstāvjiem) ir ļoti maz. Pēc A. Rupā pētījumiem, no kaiteklīm mazāk cieš introducēti augi, kas jaunajos audzēšanas rajonos aug samērā neilgu laiku — līdz 100 gadiem. Konstatēts, ka uz katrām 10 vietējām kokaugu sugām vidēji ir 19,6 laputu sugas, turpretim uz 10 introducētām sugām ir tikai 5,8 dažādas laputu sugas.

Augu izturības fizioloģiju pret kaiteklīm (entomofaunas pārstāvjiem) ir ļoti maz. Pēc A. Rupā pētījumiem, no kaiteklīm mazāk cieš introducēti augi, kas jaunajos audzēšanas rajonos aug samērā neilgu laiku — līdz 100 gadiem. Konstatēts, ka uz katrām 10 vietējām kokaugu sugām vidēji ir 19,6 laputu sugas, turpretim uz 10 introducētām sugām ir tikai 5,8 dažādas laputu sugas.

Augu izturības fizioloģiju pret kaiteklīm (entomofaunas pārstāvjiem) ir ļoti maz. Pēc A. Rupā pētījumiem, no kaiteklīm mazāk cieš introducēti augi, kas jaunajos audzēšanas rajonos aug samērā neilgu laiku — līdz 100 gadiem. Konstatēts, ka uz katrām 10 vietējām kokaugu sugām vidēji ir 19,6 laputu sugas, turpretim uz 10 introducētām sugām ir tikai 5,8 dažādas laputu sugas.

Noslēgums

Jau F. Engelss atzīmēja, ka dabaszinātnes dialektiski atspoguļo visu dzīvās dabas kā viena veselā sistēmu, tomēr pagaidām vēl nav atbildes uz visbūtiskāko jautājumu — *kā no nedzīvās materiālas veidojas dzīvā*. Tāpēc joprojām viena no galvenajām problēmām, kas jārisina biologiēm, ir dzīvības parādību būtības izpēte.

Mūsdienās intensīvi attīstās molekulārā fizioloģija, tiek pētīta materiālas informācija molekulārā līmenī. Biologi — biokيميكي, mikrobiologi, fiziologi, botāniķi, zoologi veic pētījumus citos līmeņos, tiem jānoskaidro materiālas informācija nākamajās tās organizācijas pakāpēs jeb līmeņos — šūnu, organismu un cenožu līmenī. Nākotnes uzdevums ir bioloģiskā materiālas kustības veida atklāšana, noteikšana, izmēģināšana, organismu iedzimtības un attīstības mērķtiecīga vadīšana. Ja šie atklājumi notiks vēl šajā gadsimtā, tad to varēs saukt par *bioloģijas gadsimtu*.

Ļoti svarīga ir augu fizioloģijas kā zinātnes tālākā attīstība arī no tīri praktiskā viedokļa, jo tā ir agronomijas un mežsaimniecības teorētiskais pamats. Katrs sasniegums augu fizioloģijā pēc ieviešanas praksē ir atnesis lielu labumu tautas saimniecībai. Daudzi agrotehniskie un mežsaimnieciskie paņēmieni tiek izmantoti praksē tīri empīriski, jo nav zināms to zinātniskais pamatojums, bet bez tā nav iespējama tālāka šo paņēmieni pilnveidošana.

Intensīvi tiek pētītas membrānu īpašības, kā arī augu šūnu diferenciācijas problēmas. Tiek skaidrota arī fermentu un dažādu augšanas regulatoru biosintēze un mijiedarbība. Tomēr nav zināms, kā notiek šūnu un audu diferenciācijas regulēšana, kāds ir šīs regulēšanas mehānisms. Pavisam īsa vēsture ir ģenētiskās fizioloģijas attīstībai.

Visos aspektos vēl nav noskaidrots, kā augiem diferenciācijas virišķais vai sievišķais dzimums. Pētījumus vēl gaida jautājumi par augu minerālo barošanu, par atsevišķu minerālelementu fizioloģisko nozīmi, it sevišķi sakarā ar minerālās barošanās optimizāciju, ražu programmēšanu un ESM izmantošanu šajā jomā.

Nozīmīgi pētījumi tiek veikti par pigmentu biosintēzi un to piedalīšanos gaisma enerģijas saistīšanā un transformēšanā, par fotosintētiskās fosforilācijas produktu veidošanos un izmantošanu, par akceptoru veidošanos CO₂ saistīšanai u. c. Šo jautājumu noskaidrošana pavērtu jaunus ceļus fotosintēzes produktivitātes celšanai.

Notiek atsevišķu fotosintēzes reakciju modificēšana, to izpēti modeļsistēmās un pat mēģinājumi tās izmantot praktiskām vajadzībām.

«Uzvaras gājienu» uzsākuši fitohormoni. Ne tikai zinātnes, bet arī jau prakses vajadzībām tiek izmantoti augsīni, giberelīni, bet it sevišķi etilēnproducētāji savienojumi — etrēls, gidrēls, kampozāns u. c. Citokininus savukārt plaši pielieto augu audu kultūras, kas mūsu dienās arvien vairāk tiek izmantotas mikroklonēšanai, augu atveseļošanai no vīrusslimībām un citām vajadzībām. Atrasta kopēja valoda arī jautājumā par augu attīstību, jo jebkuri ārējās vides apstākļi var ietekmēt augu attīstību tikai ar iekšējo regulācijas mehānismu palīdzību.

Tiek izvērsti un padziļināti arī pētījumi par augu izturību, it sevišķi sakarā ar to produktivitātes celšanu, augstvērtīgu šķirņu selekciju, jaunu sugu un augu formu introdukciju.

Aizvēruši augu fizioloģijas vispārīgā kursa pēdējo lappusi, nākamās lappuses jau vēršim pašā dabā. Neatlaidīgiem un pacietīgiem pētniekiem daba uztic savus noslēpumus.

leteicamā literatūra

1. *Ferdmans D.* Bioķīmija. — R., 1971. — 664 lpp.
2. Fotosintēzes pētīšana sējumos (Metodes un to izmantošana). — R., 1970. — 160 lpp.
3. *Konstantinovs A.* Vispārīgā citoloģija. — R., 1969. — 304 lpp.
4. *Mauriņa H.* Augu fizioloģija. — R.: Zvaigzne, 1974. — 352 lpp.
5. *Millers A.* Vispārīgā radiobioloģija. — R., 1977. — 278 lpp.
6. *Müntz K.* Stoffwechsel der Pflanzen. — Berlin, 1976. — 464 S.
7. *Salisbury F. B., Ross C. W.* Plant Physiology Sec. Edition. Wadsworth Publishing Company, Inc. Belmont, California. — 1978. — 422 p.
8. Биология развития растений / Под ред. М. Х. Чайлахян. — М., 1975. — 230 с.
9. *Бутенко Р. Г.* Культура изолированных тканей и физиология морфогенеза растений. — М., 1964. — 236 с.
10. *Бутенко Р. Г.* Экспериментальный морфогенез и дифференциация в культуре клеток растений. — М.: Наука, 1975. — 51 с.
11. *Власюк П. А.* Биологические элементы в жизнедеятельности растений. — Киев, 1969. — 513 с.
12. *Годнев Т. Н.* Хлорофилл, его строение и образование в растении. — Минск, 1963. — 319 с.
13. *Гродзинский А. М., Гродзинский Д. М.* Краткий справочник по физиологии растений. — Киев, 1973. — 570 с.
14. *Гупало П. И., Скрипчинский В. В.* Физиология индивидуального развития растений. — М., 1971. — 222 с.
15. *Дёрфлинг К.* Гормоны растений. Системный подход. — М.: Мир, 1985. — 300 с.
16. Доклады Ереванского симпозиума по онтогенезу высших растений. — Ереван, 1966. — 206 с.
17. *Кулаева О. Н.* Цитокинины, их структура и функции. — М.: Наука, 1973. — 230 с.
18. *Курсанов А. Л.* Транспорт ассимилятов в растении. — М.: Наука, 1976. — 646 с.
19. *Лебедев С. И.* Физиология растений. — М.: Колос, 1982. — 463 с.
20. *Леопольд А.* Рост и развитие растений. — М., 1968. — 462 с.
21. *Максимов Н. А.* Краткий курс физиологии растений. — М., 1958. — 560 с.
22. *Михлин Д. М.* Биохимия клеточного дыхания. — М., 1960. — 416 с.
23. *Ничипорович А. А.* Физиология фотосинтеза. — М.: Наука, 1982.

24. Опарин А. И. Жизнь, ее природа, происхождение и развитие. — М., 1968. — 171 с.
25. Полевой В. В. Фитогормоны. — Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1982. — 248 с.
26. Рост растений. Первичные механизмы. / Отв. ред. В. И. Кефели. — М.: Наука, 1978. — 288 с.
27. Рубин Б. А., Ладыгина М. Е. Энзимология и биология дыхания растений. — М., 1966. — 283 с.
28. Рубин Б. А. Биохимия и физиология иммунитета растений. — М.: Высш. школа, 1975. — 320 с.
29. Рубин Б. А. Биохимия и физиология фотосинтеза. — М., 1977. — 326 с.
30. Рубин Б. А. Курс физиологии растений. — М.: Высш. школа, 1976. — 576 с.
31. Рубин Б. А. Проблемы физиологии в современном растениеводстве. — М.: Колос, 1979. — 302 с.
32. Сабинин Д. А. Избранные труды по минеральному питанию растений. — М.: Наука, 1971. — 512 с.
33. Сапожников Д. И. Пигменты пластид зеленых растений и методика их исследования. — М., 1964.
34. Слейтер Р. Водный режим растений. — М., 1970. — 325 с.
35. Структура и функция живой клетки / Под ред. и предисловием чл. корр. АН СССР Г. М. Франка. — М., 1964. — 231 с.
36. Тимирязев К. А. Избр. соч.: В 3-т. — М., 1948.
37. Физиология сельскохозяйственных растений: В 3-т. — М., 1967, 1968.
38. Фрей-Висслинг А., Мюлеталер К. Ультраструктура растительной клетки. — М., 1968. — 453 с.
39. Хит О. Фотосинтез. — М.: Мир, 1972. — 314 с.
40. Чайка М. Т., Савченко Г. Е. Биосинтез хлорофилла в процессе развития пластид. — Минск: Наука и техника, 1981. — 168 с.
41. Чайлахян М. Х., Хрянин В. Н. Пол растений и его гормональная регуляция. — М.: Наука, 1982. — 169 с.

Alfabētiskais rādītājs

- Ābolskābe 125, 182, 184, 186, 223
 Abscizskābe 75, 89, 271, 275, 276, 309, 327
 Absorbciija, gaismas viļņu, 160, 162
 Acetaldehīds 214, 217, 218, 220, 221
 Acetilkoferments A (Acetil--KoA) 109, 214, 235, 250, 272
 Acetil--KoA sintetāze 109
 Acetilgrupa 161
 Acetiltransferāze 245
 Acošana 325
 Adenīns 263
 Adenozīntrifosfatāze 25, 47, 109
 Adenozīndifosfāts (ADP) 107, 179
 Adenozīnmonofosfāts (AMP) 107
 Adenozīntrifosfāta izmantošana 231
 — veidošanās 229, 320
 Adenozīntrifosfāts (ATP) 20, 26, 107, 228, 229, 171—181, 252
 Aditivitāte 121
 Adsorbciija, fermentu, 18, 50, 51
 Aerenhīma 59, 66, 95
 Agelons 316
 Aizsargvielas 329
 Alanīndehidrogenāze 137
 Alanīns 137, 186, 192, 222, 308
 Albinie augi 167
 Albinisms 167
 Aldehidoksidāze 112, 116
 Aldolāze 19, 219
 Aleirona slānis 245
 Alkaloidi 27
 Alkoholdehidrogenāze 115
 Allelopātija 128
 Allosteriskais centrs 246
 — efekts 246, 247, 275
 Alumīnijs, augos 116
 Aļģu speciālās kultūras 207
 Amibens 316
 Amilāze 51
 Amiloplasti 319
 Aminēšanas reakcijas 222
 Amīni 17
 Aminobenzoskābe 261
 α-amino-β-ketoapipīnskābe 168
 Aminoferāzes 138
 Aminolevulīnskābe 168
 Aminoskābes 17, 22, 27, 106, 139, 235, 301, 308
 Anabioze 243
 Anaerobā elpošana 220, 242
 Angstrēms (mērvienība) 22, 337
 Anoksija 289
 Antezīni 285, 286
 Antibiotikas 335
 Antimetabolīti 168
 Antociāni 27, 160, 166
 Antocianidīni 166
 Aplieva 86
 Apoplasts 18, 126, 127
 Apotomā heksozes noārdīšanās 232
 Apūdepošanas fizioloģiskie pamati 91
 — paņēmieni 92
 Ārējās vides apstākļu ietekme uz aug-
 šanu 280
 Arginīns 139, 141
 Asimilācija 6, 15, 16
 Asimilācijas skaitlis 204
 Asimilātu pārvietošanās augos 18, 210
 Askorbātoksīdāze 18, 116, 226
 Askorbīnskābe 226, 308
 Asparagīns 135, 136, 139
 Asparagīnskābe 136, 137, 182, 189, 222
 Aspartāze 137
 Atgriezeniskā saite 248, 276
 Atlikuma elpošana 231
 Atvērsmiņu aizvēršanās 74
 — atvēršanās 74
 — kustību fizioloģija 73
 — stāvokļa noteikšana 76
 Atvārsnītes 67, 72, 77, 205, 276, 277
 Audi 15
 Audu adsorbciijas spējas 51
 — ekstrakti 263
 — kultūras 5, 104, 261, 324, 342
 Augļu nogatavošanās paātrināšana 317
 — uzglabāšanas fizioloģiskie pamati 306
 Augsnes adsorbējošais komplekss 125
 — auglība 100

- ūdensietilpība 61
- Augšanas atkarība no augsnes un gaisa mitruma 288
- ātrums audu kultūrās 262
- — ipatnējais 259
- — relatīvais 259
- ipatnības organoģenēzes etapos 295—297
- kavešana 314
- mērīšanas metodes 258
- regulatori 261, 312, 341
- regulatoru izmantošana 212
- — veidošanās shēma 272
- ritmi 33
- Augšupejošā strāva 82
- Augu aklimatizācija 11
- audzēšana augsnes kultūrās 101
- — smilts kultūrās 101
- — sterilās kultūrās 18, 103
- — ūdens kultūrās 101
- augšana 6, 13, 101, 244, 255, 257
- augšanas inhibitori 271—273
- — — kumarīni 272, 276
- — — terpēnu grupas savienojumi 272, 276
- — periodiskums 307, 309
- — stimulēšana 313
- attīstība 6, 9, 13, 244, 255, 342
- — generatīvā 256
- — reprodutīvā 255
- attīstībai nepieciešamie faktori 280
- attīstības stadijas 279, 287, 298
- — — jarovizācijas 282, 290, 298
- — — gaismas 285, 298
- cikliskā novecošanās un atjaunošanās 292
- dzimuma diferenciācija 11, 302, 341
- ekoloģiskās grupas 63
- — — hidrofiti 89
- — — higrofiti 89
- — — kserofiti 59, 89
- — — mezofiti 89
- fizioloģija 5
- fizioloģijas mērķi un uzdevumi 14
- — metodoloģiskā bāze 9
- — periodiskie izdevumi 7
- — pētniecības iestādes 7
- — sakars ar citām zinātnēm 13, 14
- gaismas kultūras 11, 208
- imunitāte 6, 336
- introdukcija 6, 257, 342
- izturība 6, 51, 326, 342
- — aukstumizturība 328
- — ģenētība 198, 327
- — karstumizturība 327, 328
- — pret dūmiem un gāzēm 332—334
- — — patogēniem mikroorganismiem 334
- — — salizturība 9, 329
- — sālsizturība 146, 147, 327
- — sausumizturība 9, 49, 87, 326

- — — ziemcietība 43, 331
- kustības 6, 9, 33, 160, 318
- minerālā barošanās 8, 11, 97
- — — caur lapām 144, 145
- minerālās barošanās pētīšanas metodes 101
- novecošanās 291—293, 309
- ontogēnēzes periodi 291
- produktivitāte 5
- rezerves vielas 305
- saslimšanas etapi 336, 337
- sulošana 61
- šūnu augšanas fāzes 259
- — — — — diferencēšanās 260, 284, 341
- — — organoidi 6
- — — polarizācija 318
- — — uzbūves shēma 17
- ūdens barošanās teorija 7
- — režīms 6, 52
- vīrusslimības 337
- Auksanogrāfi 258, 259
- Auksanometri 259
- Auksīni 9, 212, 263, 264, 274, 301, 309, 318, 342
- Auksīnoksīdāze 267
- Autoksīdablie savienojumi 216
- Autoksīdācija 237
- Autoksīdācijas teorija 216
- Autoradiogrāfija 9, 144
- Autotrofie organismi 148, 153
- Azospirillas 133
- Baktēriju fotosintēze 191
- Bakteriohlorofils 161, 191
- Bakterioriza 131, 334
- Bakterioviridins 191
- Baltvārpainība 88
- Banlens 316
- Banvels 316
- Bazagrāns 316
- BAP (6-benzilaminopurīns) 269
- Benzoskābes atvasinājumi 316
- Betanāls 316
- Bilances metode 71
- Bilirubīns 165
- Bioelektriskās parādības 33, 307
- Biogēnie stimulatori 313
- Biokoloīdu briešana 41
- Bioloģiskā saistīšana, augsnes, 125
- Bioloģiskais oscilators 308
- pulkstenis 308
- Bioloģiskās kontroles metode 295
- oksidācijas teorija 8
- Bioloģiskie testi 270
- Biopotenciāli 26, 27
- Biotehnoloģija 14, 263
- Biotīns 106
- Blekmēna reakcijas 177
- Bora nepieciešamība augiem 114

Briešanas spiediens 29

- C₃ tipa augi 184, 185
- C₄ tipa augi 184, 185
- C₃ tips CO₂ asimilācijā 182, 185
- C₄ tips CO₂ asimilācijā 184, 185
- Caurlaidība 43, 49, 332
- selektīvā 44
- Cauršūšanas metode 195
- Celuloze 18
- Cinka vajadzība augiem 115
- Cis-akonitskābe 222
- Cisteīns 106, 261, 329
- Cistīns 106, 308
- Citohroma c oksidāze 116, 226
- Citohromi 134, 177, 225
- Citohromu klases 225
- Citohromoksidāze 112, 226
- Citokinīni 142, 261, 268, 274, 293, 342
- Citokinīnu lietojamās koncentrācijas 269
- Citorīze 37, 40
- Citoplazma 18, 19, 20, 23, 25, 30
- Citoplazmas kustības 27
- Citosomas 23
- Citrātsintetāze 221
- Citronskābe 125, 222, 223
- CO₂ anhidrāze 157
- asimilācija sukulentiem 186, 187
- kompensācijas punkts 196, 200
- Cukuri 27, 42, 235

«Dakšu» reakcijas 250, 276

- Dalapons 316
- Dalūrs 316
- Dantols 316
- Dazons 316
- Dārzu uzglabāšanas fizioloģiskie pamati 306
- Defolianti 316
- Dehidrogenāzes 19, 112, 224, 263
- aerobās 224
- anaerobās 224
- Dekarboksilācija 221, 222
- Dekarboksilēšanas reakcijas 222
- Denaturācija 30
- Deplazmolīze 37
- Desikanti 316
- Desmocaurulītes 18
- Destrukcija, hloroplastu, 159
- Determinācija 256
- Dialīze 28
- Diamets 316
- Diaprens 316
- Difenilamīds 316
- Difosfoglicerīnskābe (PGS) 219
- Difosforibuloze 186
- Difūzija 34, 211

- Digalaktosidoglicerīdi 171
- Diennakts ritmi, fizioloģiskie, 307
- Dikarbonskābju reakciju cikls 140, 223
- Diktiosomas 26
- Dikvāts 316
- Dimēri, ribosomu, 22
- Disimilācija 6, 15, 16
- Dispersā fāze 28
- Dispersijas vide 28
- 2,4 D 316
- DNS (dezoksiribonukleīnskābe) 19, 20
- Dzelzs nozīme augos 112
- Dzintarskābe 168, 222, 223

- Edestīns 28
- Efektorī 246
- Efemēri 90, 256
- Efemeroidi 90
- Einšteins (mērvienība) 175, 176
- Eksperimentālā morfoloģija 10
- Eksperimenta augu fizioloģijā 11—13
- Eksogēnie ritmi 307
- Eksoosmoze 338
- Ekzīna 300
- Elaioplasti 23
- Elektriskā polarizācija 41
- Elektroforēze 9
- Elektrolīti 31
- Elektroni, valences, 173
- rezonanses 173
- Elektronu pārvešanas reakcijas 21, 177
- Elektronmikroskopija 9, 13, 16, 18, 20, 23, 155
- Elementārā membrāna 25
- Elļas 234, 235, 329
- Elpošana 6, 63, 213, 277, 307
- anaerobā 220, 242, 306
- Elpošanā atbrīvotās enerģijas uzkrāšana 227
- Elpošanas aerobā fāze 219, 221
- atkarība no ārējās vides apstākļiem 239
- bioloģiskā nozīme 214
- fermenti 221
- intensitāte 236
- koeficients 238, 239, 306
- kvantitatīvie rādītāji 236
- pentožu cikls 231
- pētīšanas metodes 238
- sakars ar fotosintēzi 252
- substrāti 234, 243
- un rūgšanas ģenētiskais sakars 218
- Endoderma 63, 127
- Endogēnie ritmi 307
- Endoplazmatiskais tīkls 18, 25, 26, 31
- Enmīji 11, 199
- Enolāzes 19, 115, 220
- Epidermas izaugumi 77
- Epimerāze 233
- Epitēma 62

- Epoksīdgrupa 164
 Eptams 316
 Ergastoplazma 25
 Eritrozo-4-fosfāts 184
 Esteri 160, 182, 339
 Etiķskābe 221
 Etiķskābes rūgšana 221
 Etilēndiamintetraetiķskābe (EDTA) 113
 Etilēnhlorhidrīns 312
 Etilēna lietojamās koncentrācijas 317
 — fizioloģiskā iedarbība 273
 Etilēns 272, 305, 309, 317, 327
 Etiolācija 167, 312
 Etiolēti augi 167, 283
 Etrēls 342
 Evolūcijas faktors — dabiskā izlase 10
 — — ledzimtība 10
 — — mainība 10

 Fenazons 316
 Fenilalanīns 233
 Fenoli 270, 276, 327, 339
 Fenotips 280
 Fenoloģiskās fāzes 101, 293, 334
 Feofitīns 161
 Fermenti 16, 17, 49, 157, 341
 Fermentoloģija 104
 Fermentu biosintēzes indukcija 245
 — represija (inaktivācija) 247
 Ferredoksīns 178
 Fikobilīni 160, 164
 Fikociāns 165
 Fikoeritrīns 165
 Filoģenēze 9, 256
 Fitīns 107
 Fitoforoze 335, 339
 Fitohormoni 9, 147, 244, 256, 293, 299, 327, 342
 — augu ontogēnēzē 276
 — augsni 263, 275
 — citokinīni 268, 274
 — giberelīni 266, 273, 274
 Fitohroms 285
 Fitols 160
 Fitoncīdi 336
 Fitotrons (mākslīgā klimata laboratorija) 9, 103
 Fizikālā saistīšana, augsnes, 125
 Fizikāli ķīmiskā saistīšana, augsnes, 125
 Fizioloģiskais pulkstenis 33, 308
 — sausums 60
 Fizioloģiskās fenokopijas 304
 Fizioloģisko procesu regulācija 27, 243
 Fizioloģiski aktīvās vielas 11
 — bāzisks šķīdums 120
 — skābs šķīdums 120
 Fizioloģiskie ritmi 306—309
 Flavinferments (FAD) 221, 222, 225

 Flavoni 302
 Flavoproteīdi 224
 Flogistona teorija 215
 Fluorescence 161
 Folijskābe 261
 Fosfatāze 18, 108, 302
 Fosfatīdi 108
 Fosfatidiletanolamīns 330
 Fosfatidilholīns 330
 Fosfodioksiacetons (PDA) 219
 Fosfoenolpiruvātkarbokināze 235
 Fosfoenolpiruvātkarboksilāze (PEPK) 157, 184, 186
 Fosfoenolpirovīnogskābe 184, 198, 220, 272
 Fosfoferāzes 105
 Fosfoglicerātkināze 219
 Fosfogliceromutāze 157, 219
 Fosfoglikonskābe 232, 235
 Fosfoglikoizomerāze 219
 Fosfofruktokināze 219
 Fosfora nozīme augos 107
 Fosforilācija, oksidatīvā, 228, 253
 Fosfotrioze 218, 235
 Fosfotrioizomerāze 181, 219
 Fotoelpošana 189, 243
 Fotofosforilācija 180
 — cikliskā 180, 179
 — necikliskā 178, 179, 180
 Fotokīmiskais smogs 333
 Fotoperiodiskā indukcija 279
 — reakcija 285
 Fotoperiodisms 9, 278, 279
 Fotoperiods 276, 285, 335
 Fotoredukcija 107, 151, 152, 191
 Fotosintētiski aktīvā radiācija 209
 Fotosintēze 5, 6, 148, 277
 Fotosintēzes adaptācija 192
 — atkarība no ārējās vides apstākļiem 197
 — — — augu vecuma 203
 — — — hlorofila saturs 203
 — dienas gaita 204
 — ekoloģija 11
 — intensitāte 194
 — intensitātes noteikšanas metodes 195
 — primārie produkti 187
 — produktivitāte 194, 197, 341
 — produktivitātes celšana 206
 — reakcijas, gaismas, 9, 177
 — — tumsas 9, 177, 181
 Fototaksis 160, 321
 Fototropisms, negatīvais, 318, 319
 — pozitīvais 284, 318
 Frakcionētā centrifugēšana 9, 19, 156
 Fruktozo-1,6-difosfāts 219
 — 6-fosfāts 219
 — furanozo-1,6-difosfāts 218
 Fumarāze 222

- Insekticīdi 45
 Interkalārā augšana 320
 Intramolekulārā elpošana 141
 Invertāze 18, 157
 Istie šķidumi 28
 Isās dienas augi 286, 287
 Izcilāšana 331
 Izmēģinājumi 11
 Izocitrādehidrogenāze 222
 Izocitronskābe 222
 Izoelektriskais punkts (IEP) 31, 120, 282
 Izolācijas josla 101
 Izolētie hloroplasti 9, 181
 Izoprens 171
 Izosteriskais efekts 246, 247
 Izotoniskais šķidums 38
 Izslīkšana 95, 331
 Izusušana 331
 Izvairošanas invensitāte 72

 Jarovizācijas stadija 282, 290
 — stadijas ilgums 282
 Jonu antagonisms 111, 121, 122
 — apmaiņas adsorbēcija 47
 — saistīšana 307
 — savstarpējā iedarbība 121
 Juglons 128
 Juvenālais periods 298

 Kairināmība 33, 307
 Kalcija nepieciešamība augiem 110
 Kālija nepieciešamība augiem 109, 254
 Kamparols 316
 Kampozāns 342
 Karagards 316
 Karbamāti 316
 Karboanhidrāze 115
 Karboksidismutāze 189
 Karboksilāze 263
 Karioloģija 19
 Karotinoidi 158, 160, 163, 171, 191, 302
 Karotīns 164
 KAS šķidums 145
 Katalāze 112, 157
 Katehīni 166
 Kaučuks 171
 α -ketoglutarādehidrogenāze 222
 α -ketoglutariskābe 137, 222, 223, 231
 Ketoheksokināze 109
 2-KF 316
 Kināzes 112
 Kinētins 261, 263, 268, 269, 285
 Koacervācija 23
 Koacervāti 27
 Koagulācija 28, 30
 Kobalta nepieciešamība augiem 116
 Kodoliņi 19
 Kodolokoksne 86
 Kodols, šūnas, 19, 24, 105
 Koferments A (KoA) 106, 221
 Kohēzijas spēki 84
 Kokaugu attīstības īpatnības 298
 Koloidālie šķidumi 28—30
 Koloidi, ierobežoti briestošie, 30
 — neierobežoti briestošie 30
 Kompartmentācija 50, 126
 Kompartimenti 26
 Kompensācijas punkts 200, 236, 243
 Kondensācijas reakcijas 213
 Konduktometriskā metode 195
 Kontrole izmēģinājumos 101, 102
 Korelācija, trofiskā, 323
 — hormonālā 323
 Kosmiskā bioloģija 14
 Kraupis 339
 Krebsa cikla reakcijas 21, 50, 112, 114, 223, 247, 248
 Krioskopiskā metode 38
 Kristas 20
 Kritiskais mitrums sēklās 241
 Kritiskie periodi 87, 287
 Krūmu dališana 325
 Ksantīnoksīdāze 112, 116
 Ksantīns 261
 Ksantofīls 164
 Kserofīti 59, 89, 90, 147, 202
 Kseromorfa struktūra 147, 203
 Ksilulozo-5-fosfāts 231
 Kvanti, gaismas, 175
 Kvantosomas 158, 172
 Kvantu patēriņš 176
 — rezultāts 176
 Kumarīns 266

 Ķīmiskā saistīšana, augsnes, 125

 Laistīšanas termiņi 93
 — termiņu fizioloģiskie rādītāji 93
 Laktādehidrogenāze 115, 221
 Laktoze 245
 Lamellas 158
 Lauka metode izmēģinājumos 13, 101
 Lecitīns 171
 Leghemoglobīns 132, 161
 Leicīns 27
 Leikoantociāni 261
 Leikoplasti 20, 157
 Lielais augšanas periods 257
 Līdzsvarotie šķidumi 122
 Lignīns 18
 Liotrofās rindas 30
 Lipīdi 17, 18, 20, 22, 23, 27, 31, 182, 330
 Lipolskābe 106, 221
 Lizīns 308
 Lizosomas 21, 23
 Lomosomas 21, 23

2M-4H 316
 Magnija nozīme augos 111
 Makroergiskie savienojumi 107
 Malātsintēze 235
 Maleīnskābes hidrazīds (MSH) 315
 Malikoferments 116
 Malātdehidrogenāze 222
 Malonskābe 247
 Mangāna vajadzība augiem 113
 Matrica 20, 21
 Mākslīgais lietus 92
 Mehāniskā saistīšana augsnē 125
 Membrānas 23, 341
 Membrānās regulējamie kanāli 25
 Membrānu biežums 24
 — funkcijas 26
 — caurlaidība 25
 — uzbūves shēma 25
 Meristēmas 257
 Meristemātiskie audi 320
 Metanols 160, 161
 Metionīns 106
 Mezofīti 89
 Mezoīnoīds 261
 Mezoplasma 30
 Miecvielas 27, 233
 Miera perioda etapi 310
 — — paildzināšana 311
 — — pārtraukšana 11, 310
 — — regulēšana 311
 — periods 309
 Mikorīza 129, 334
 Mikotrofā barošanās 130
 Mikroelementi 113, 202
 Mikroklonēšana 325
 Mikrosomas 21
 Miksotrofie organismi 148
 Miltrasa 339
 Minerālelementu fizioloģiskā loma au-
 gos 104, 341
 — saturs dažādās augu daļās 117
 — saistīšana, metaboliskā, 118
 — — nemetaboliskā 118
 Minerālelementu uzņemšanas 1. fāze 46
 — — 2. fāze 47
 — — 3. fāze 48
 — — maksimumi 290
 Mitērlīha tipa veģetācijas trauki 102
 Mitohondriji 16, 20, 21, 50, 105, 111
 Molekulas singleta stāvoklis 174
 — tripleta stāvoklis 174
 Molekulārā bioloģija 14
 — ģenētika 14
 Molibdēna vajadzība augiem 116
 Monogalaktozīdi glicerīdi 171
 Monokarpie augi 256
 Morfogēnēze 160

NAD (nikotinamīdadenīdinukleotīds)
 219, 221, 224
 NAD · H₂ 221
 NADP (nikotinamīdadenīdinukleotid-
 fosfāts) 107, 224, 232, 251, 252
 NADP · H₂ 178, 180—182, 187, 251,
 252
 — dehidrogenāze 112
 Nanometrs 22
 Nastijas 321
 Nastiju fizioloģija 321, 322
 Nātrijs augos 111
 Nedzīvais ūdens krājums 60
 Neitrālie augi 286
 Nepolārie savienojumi 45
 Nikotīnskābe (PP vitamīns) 262
 Nitragīns 133
 Nitrātreduktāze 116, 138, 245, 247
 Nitrītreduktāze 138
 Nitrātu redukcija 138
 Nitrificētās baktērijas 193
 Nitrogēnāze (N₂-āze) 132
 Norūdišanās pret salu 330
 Nukleīnskābes 17, 20, 107, 157, 214,
 310
 Nukleoproteīdi 22, 107, 310
 Nukleotīdi 17
 Nukleozīdi 20
 Nutācijas 321

 Oglekļa asimilācija 176
 — asimilācijas tipi 151
 Ogļhidrāti 17, 108, 171, 210
 Oksāldzintarskābe 222
 Oksāleilīkskābe 184, 186, 214, 221, 222
 Oksidatīvā fosforilācija 20, 21, 339
 Oksidāzes 20, 216, 224, 226
 Oksidēšanās-reducēšanās (redoksi) po-
 tenciāls 31, 178, 214, 223, 225, 227,
 266, 289, 302
 Oksipirovīnogskābe 138
 Olbaltumvielu izmantošana elpošanā
 234
 — molekulas 28
 — struktūra 16
 Ontogēnēze 6, 9, 43, 255, 276
 Ontogēnēzes periodi 94, 291
 Orbitāle 174
 Orgāni 15
 Organiskās skābes 21, 27, 42
 Organogēni 106
 Organogēnēze 256
 Organogēnēzes etapi 101, 114, 282,
 283, 287, 289, 295—298, 303
 Organoidi, šūnas, 16
 Organisma plastiskums 291
 Ortodifenoloksidāze 115, 226
 Ortodifenolāze 226, 339
 Osmīskābe 34, 35
 Osmometri 34, 35

Osmotiskā vērtība, šūnas, 38, 42
— — šķiduma 39
Osmotiskās parādības šūnā 27, 63
Osmoze 34, 63

PGA-dehidrogenāze 115
Pantotēnskābe 261
Parazīti, destruktīvie, 334
— sabalansējošie (saskaņojošie) 334
— — fakultatīvi 334
— — obligāti 334
Parazitisms 334
Parenhimas audi 260
Papildmēslojums 143
Pārmērīgas mitruma ietekme uz augiem 95
Pēcbriedes periods 311
Pelnu elementi 8
Pentozāni 233
Pentozes 214, 232
Pentozomonofosfātu ceļš 232
Pericikls 64, 127
Permeāzes 48, 275
Peroksidāze 112, 157, 226, 339
Peroksīdi 216
Peroksisomas 189, 190
pH 32, 189, 190, 214, 303, 338
Pienskābe 221
Pienskābes rūgšana 221
Pigments P-700 177
Pigmentu saistība ar olbaltumvielām 171, 172
— selektīvā gaismas absorbcija 163
— sistēma, 1., 177, 178
— — 2. 177, 178
Pikolīnskābes atvasinājumi 316
Pinocitoze 46
Piridoksālfosfāts 138
Piridoksīns 261, 262
Pirols 160, 167, 168, 171
Pirovinogskābe 137, 182, 187, 218, 250
Pirovinogskābes aerobā oksidācija 221—224
Piruvātdehidrogenāze 221
Plastocianīns 115, 178
Plastohinons 178
Plastidas 20
Plastīdu pigmentu biosintēze 166
Plazmodesmas 18, 24, 26, 145
Plazmolemma 18, 24, 30, 36,
Plazmolīze 36, 40
— ieliektā 37
— izliektā 37
— konvulsīvā 37
Polārie savienojumi 45
Polaritāte 6, 324
Polifenoli 226
Polifenoloksidāze 115, 226
Polikarpie augi 255

Polimerizācija 213
Polisomas (poliribosomas) 22, 23
Poliuronkābes 18
Porfīrina cikls 161, 171
Potēšana 325
Potometrs 65, 72
Prezentācijas laiks 319
Prolīns 303
Protofilīns 168
Protoplasts 16, 18
Protoplastu kultūras 18
Protoplazma 16, 18, 30, 42, 52
Protoplazmas biokoloīdu briešana 41
— caurlaidība 40, 43, 46, 49, 338
— elastība 31
— kairināmība 33
— kustības 27
— norobežošanās 310
— stīgriba 31, 307, 327, 330
Protohlorofīls 167, 168
Protoporfīrīns IX 168
Pseudokserofīti 89, 90
Purvu toksīni 95
Puscaurlaidīgās plēves 35
Putekšņu dīgšana 300
— bioķīmiskais raksturojums 301

Radioaktīvais starojums, elektromagnētiskais, 313
— — korpuskulārais 313
Randomizācija 126
Randons 316
Ražas struktūras elementi 297
Reakcijas laiks 319
Regulācija, fizioloģisko procesu, 243
— gēnu 243, 244
— fermentatīvā 243, 245
— ar metabolītu palīdzību 243, 251
Reģenerācija 244, 270, 324
Restitūcija 324
Reutilizācija 108, 110, 127
Reversija 282
Rezerves vielas 284, 305
rH₂ 32
Ribonukleāze 22, 28
Ribonukleīnskābes 19, 20, 48, 274, 337
— i-RNS (informācijas) 22
— r-RNS (ribosomālā) 22
— t-RNS (transporta) 22
Ribosomas 19, 21, 24, 26, 50, 105, 114
Ribozo-5-fosfāts 157, 158, 233
Ribuloze 182, 184
Ribulozodifosfātkarboksilāze 157, 182, 245
— — oksigenāze 182, 190
Ribulozo-5-fosfāts 233
— 1,5-difosfāts 182
Rizoderma 126
Rizosfēra 126, 131
Rūgšana, spirta, 220
— pienskābes, netipiskā 221

— — tipiskā 221
 — sviestskābes 221
 Saharoze 182, 211, 300, 301
 Saistītais ūdens 30
 Saistīspējas veidi, augšnes, 125
 Sakne 57
 Saknes, gaisa, 142
 Saknes diferenciēšanās zona 118
 — spiediens 62, 307
 Saknes stiepšanās zona 118
 Sakņu augšanas ātrums 58
 — izdalījumi 125, 126
 Sala plaisas 331
 Salizturība 9, 329
 Saulmīļi 11, 199
 Saulmīļu lapu anatomiskā uzbūve 199
 Sausumizturība 9, 49, 87, 326
 Sausums 89
 — fizioloģiskais 66
 — ziemas 82
 Sedoheptuloze 184
 Sedoheptulozo-7-fosfāts 184
 Seismonastijas 40, 322
 Seklu uzglabāšanas fizioloģiskie pa-
 mati 305
 Sekstes 20
 Sēra nozīme augos 106
 Serīns 138, 222
 Sferosomas 21—24
 Sietplātnes nozīme 85
 Silīcija vajadzība augiem 109
 Siltās peldes 312
 Simazīns 316
 Simbioze 334
 Simetriskā triazīna atvasinājumi 316
 Simplasts 18, 26, 126
 Sinergisms 121
 Sintesomas 23
 Sirkadiskie ritmi 308
 Skarifikācija 311
 Skopoletīns 266
 Skudrskābe 45
 Slāpekļa vielmaiņa augos 10, 134
 Slima auga fizioloģiskās īpatnības 338
 Smilts kultūras 101, 102
 Solonci 146
 Solončaki 146
 Spektrofluorometrija 266
 Spektrofotometrija 9, 13, 155
 Spins, elektronu, 174
 Spraudņi 325
 Starptautiskā Bioloģiskā programma 5
 Statolīti 319
 Sterilās kultūras 103, 139
 Stratifikācija 281, 282, 299
 Stiepšanās fāze augšanā 259
 Stroma 53, 157, 158
 Suberīns 18
 Sukcinātdehidrogenāze 112, 222, 247

Sukcinilkoferments 166, 222
 Sukulenti 59, 88, 90, 201
 Sulfāti 107, 193
 Sulfolipīdi 158, 172
 Sviestskābe 221

Sikimskābe 214, 233
 Skīdums, izotoniskais, 38
 — hipertonskais 38
 — hipotoniskais 38
 Skīdumu veidi 28
 Sūnapvalks 17, 18, 23, 105
 Sūna 17
 Sūnas caurlaidība 18, 63
 — elektriskā polarizācija 41
 — ķīmiskais sastāvs 16, 27
 — organoīdi 18, 19
 — osmotiskā vērtība 38, 42, 80
 — sūcējspēks 39, 43
 Sūnsula 27, 35, 105
 Sūnu augšana 20, 259
 — dalīšanās hormoni 261
 — kultūras 5, 104
 — inženierija 18

Taksis 323
 Tauskābes 17, 21, 31, 235
 — nepiesātinātās 305, 330
 — piesātinātās 305
 Temperatūras ietekme uz augšanu 280,
 290
 Terminālais dzinējspēks, apakšējais, 61,
 62
 — — augšējais 61, 84
 THA 316
 Tiamīns 106, 262
 Tiamīnpirofosfāts 221
 Tillams 316
 Tillas 86
 Tilakoids 157, 181
 Timidīnkināze 245
 Tioamīnoskābes 106
 Tiourīnviela 106
 Tiosulfāti 193
 Tirozīns 27
 Toksīni 335
 Tonoplasts 30, 36
 Torsija svāri 70
 Traheidas 83, 86
 Trahejas 63, 64, 83, 85, 86
 Transamināzes 138, 263
 Transferāzes 112
 Transketolāze 184
 Translomas 23
 Transpirācija 6, 66, 277
 — atvēršanās 72
 — kutikulārā 73
 — relatīvā 69
 Transpirācijas atkarība no ārējās vides
 apstākļiem 78

- — — auga bioloģiskajām īpašībām 80
- diennakts gaita 80
- etapi 77
- intensitāte 68—70, 72
- koeficients 69
- kvantitatīvie rādītāji 68
- noteikšanas metodes 68, 70
- produktivitāte 10, 69
- regulēšana 77
- Transpirometri 70
- Traumatinskābe 261
- Trikarbonskābju reakciju cikls 223
- Triozofosfādehidrogenāze 183
- Triozofosfātizomerāze 183
- Triptofāns 115, 261, 264
- Tropismi 160, 318, 321
- Tropismu bioloģiskā nozīme 320
- fizioloģija 318—320
- Tumsas reakcijas fotosintēzē 177, 181
- Turgescentas šūnas 39, 56
- Turgora spiediens 39
- Turgors 36, 39
- Odeni aizturošie spēki 41
- Udensaugi 57
- Udens, augiem nepieejamais, 59
 - pieejamais 59
 - augsnē adsorbētais 59
 - brīvais 53, 307, 329
 - gravitācijas 59
 - higroskopiskais 60
 - imbibīcijas 60
 - imobilizācijas 54
 - kapilārais 59
 - plēvišu 59
 - saistītais 53, 307, 329
 - — hemohidrātācijā 53
 - osmotiski 53, 54
 - — strukturāli 53, 54
 - apmaiņa augos 56
 - asociāti, klasteri 56
 - bilance 57
 - daudzums augā 53
 - fizioloģiskā nozīme 54
 - formas augos 307
 - iekļūšana šūnā 48
 - iztvaikošanas siltums 54
 - krājuma patērišanas ātrums 68
 - kultūras 102, 103

- kušanas siltums 54
- nedzīvais krājums 60
- pārvietošanās augos 64, 82
- plūsmas ātrums augā 86
- saturs koka stumburā 87
- Ultracentrifugēšana 28
- Uracils 315
- Ureāze 28
- Urinviela 139
- Uroporfirīns 168
- Uzkrājējorgāni 305

- Vakuola 24, 27
- Valences elektroni 173
- Vakuuminfiltrācijas metode 50
- Vara vajadzība augiem 115
- Vasa 324
- Vāgnera tipa veģetācijas trauki 102
- Veģetācijas metode 101, 102
- Veldrēšanās 96
- Vēsturiskā metode 10, 11
- Vielmaiņas puli 50, 253, 254
- tipu evolūcija 152
- Vielu gradients, akropetālais, 127
- — bazipetālais 127
- iekļūšana šūnā 43
- uzņemšana šūnā, aktivā, 44
- — pasīvā 44
- Vienšūnas organismi 16
- Vinilgrupa 160
- Virālā pilnziedainība 339
- Virsmas parādības koloidos 30, 50
- spraigums 31
- Vitamīni 157, 262, 300
- Višana 60, 80
- ilgstošā 81
- īslaicīgā 81
- Višanas koeficients 60
- metode 71

- Zajenska likums 88
- Zeatīns 269
- Zigota 255, 301
- Ziedēšana 299
- Ziedēšanas hormoni 285
- Ziema sausums 82, 332
- Ziemcietība, augu, 331
- Zimāze 216
- Zimogēni 245

Saturs

Priekšvārds	2. izdevumam	3
Ievads		5
Augu fizioloģija un tās uzdevumi		5
Augu fizioloģijas vēsturiskā attīstība		7
Augu fizioloģijas metodes		11
Augu fizioloģijas saistība ar citām zinātnēm		13
Augu fizioloģijas mērķi un uzdevumi		14
1. Augu šūnas fizioloģija		15
1.1. Auga organisms kā dialektiska vienība		15
1.2. Augu šūnas ķīmiskais sastāvs un struktūra		16
1.3. Protoplazma kā koloidāla sistēma		27
1.4. Auga šūna kā osmotiska sistēma		34
1.5. Šūnas sūcējspēks un ūdens uzņemšana šūnā		39
1.6. Šūnas osmotisko lielumu izmaiņas		42
1.7. Protoplazmas caurlaidība		43
1.8. Biokatalītiskā sistēma un fermentu darbība augu šūnās		49
2. Augu ūdens režīms		52
2.1. Augu ūdens režīma izpētes vēsture		52
2.2. Ūdens daudzums un tā stāvoklis augos		53
2.3. Ūdens fizioloģiskā nozīme		54
2.4. Sakne kā ūdens uzņemšanas orgāns		56
2.5. Augsnes ūdens izmantošana augiem		59
2.6. Sakņu uzsūcēja un spiedēja darbība		61
2.7. Ārējās vides apstākļu ietekme uz ūdens uzņemšanu		65
2.8. Transpirācija un tās fizioloģiskā nozīme		66
2.9. Transpirācijas kvantitatīvie rādītāji		68
2.10. Transpirācijas pētīšanas metodes		70
2.11. Atvārsnišu un kutikulārā transpirācija		72
2.12. Atvārsnišu kustību fizioloģija		73
2.13. Transpirācijas regulēšana		77
2.14. Dažādu faktoru ietekme uz transpirācijas intensitāti		78
2.15. Transpirācijas diennakts gaita. Višana		80
2.16. Ūdens pārvietošanās augos		82

2.17. Augu sausumizturība	87
2.18. Dažādu augu grupu piemērošanās ūdens režīmam	89
2.19. Apūdeņošanas fizioloģiskie pamati	91
2.20. Laistīšanas termiņu fizioloģisks pamatojums	93
2.21. Pārmērīga mitruma ietekme uz augiem	95

3. Augu minerālā barošanās 97

3.1. Augu minerālā barošanās kā viens no galvenajiem faktoriem augu produktivitātes celšanā	97
3.2. Mācības par augu minerālo barošanos attīstība	98
3.3. Augu minerālās barošanās jautājumu pētīšanas metodes	101
3.4. Minerālelementu fizioloģiskā loma augos	104
3.5. Mikroelementi un to fizioloģiskā loma augos	105
3.6. Minerālelementu saturs dažādu augu audos	117
3.7. Minerālelementu uzņemšana augos	118
3.8. Augsnes reakcijas un citu ārējās vides apstākļu ietekme uz minerālvielu uzņemšanu	119
3.9. Jonu savstarpējā iedarbība	121
3.10. Minerālvielu uzņemšanas atkarība no augu bioloģiskajām īpašībām	123
3.11. Augsne kā augu barības substrāts	124
3.12. Minerālelementu pārvietošanās augos	126
3.13. Augu savstarpējā iedarbība fitocenozeros	128
3.14. Mikoriza un tās ietekme uz augu minerālo barošanos	129
3.15. Bakterioriza un tauriņziežu barošanās ar slāpekli	131
3.16. Slāpekļa avoti un slāpekli saturošo savienojumu pārvērtības augos	134
3.17. Sakne kā sintēzes orgāns	140
3.18. Kultivējamo augu un minerālmēslojuma nozīme augsnes auglības palielināšanā	142
3.19. Minerālvielu uzņemšana caur lapām	144
3.20. Fizioloģisko procesu izmaiņas sāļainās augsnēs augošiem augiem	146

4. Fotosintēze 148

4.1. Fotosintēzes nozīme un apjomi dabā	148
4.2. Oglekļa asimilācijas tipi un to sakars ar organiskās pasaules evolūciju	151
4.3. Fotosintēzes atklāšanas vēsture	153
4.4. Fotosintēzes aparāta uzbūve. Hloroplasti, to ķīmiskais sastāvs un struktūra	155
4.5. Zaļo augu pigmenti un to īpašības	160
4.6. Plastīdu pigmentu biosintēze	166
4.7. Pigmentu saistība ar citiem hloroplasta komponentiem	171
4.8. Pigmentu loma fotosintēzē	173
4.9. Fotosintēzes gaismas reakcijas	176
4.10. Fotosintēzes tumsas reakcijas	181
4.11. Fotosintēzes primārie produkti	187
4.12. Fotoelpošana	189
4.13. Baktēriju fotosintēze un hemosintēze	191
4.14. Fotosintēzes kvantitatīvie rādītāji un to noteikšana	194

4.15. Fotosintēzes atkarība no ārējās vides apstākļiem	197
4.16. Fotosintēzes atkarība no auga bioloģiskajām īpašībām	203
4.17. Fotosintēzes dienas gaita. Dažādu faktoru mijiedarbība fotosintēzē	204
4.18. Fotosintēzes produktivitātes celšanas galvenie ceļi	206
4.19. Augu gaismas kultūras	208
4.20. Asimilātu pārvietošanās augos	210

5. Elpošana

5.1. Elpošanas bioloģiskā nozīme	213
5.2. Mācība par elpošanu. Vēsturiskā attīstība	214
5.3. Sakars starp elpošanas anaerobo un aerobo fāzi. Rūgšanas veidi	218
5.4. Pirovīnogskābes aerobā oksidācija. Elpošanas fermenti	221
5.5. Elpošanā atbrīvotās enerģijas uzkrāšana	227
5.6. Elpošanas pentožu cikla īpatnības. Dažādu substrātu izmantošana elpošanā	231
5.7. Elpošanas kvantitatīvie rādītāji un to noteikšana	236
5.8. Elpošanas atkarība no ārējās vides apstākļiem	239
5.9. Elpošanas un citu fizioloģisko procesu regulācija	243
5.9.1. Ģēnu regulācija	244
5.9.2. Fermentu regulācija	245
Fermentu biosintēzes indukcija	245
Izosteriskie un allostēriskie efekti	246
Fermentu represija (inhibēšana, inaktivācija)	247
5.9.3. Kompleksā fermentu darbības regulācija elpošanas procesā	249
5.9.4. Regulācija ar metabolītu palīdzību pēc atgriezeniskās saites principa	251
5.9.5. Elpošanas sakars ar fotosintēzi	252

6. Augu augšanas un attīstības fizioloģija

6.1. Vispārīgs priekšstats par augu augšanu un attīstību	255
6.2. Augu augšanas raksturojums	257
6.3. Augu šūnu augšanas fāzes	259
6.4. Vitamīnu tipa augšanas regulatoru nozīme embrionālās augšanas procesos	261
Augu audu kultūras	261
6.5. Fitohormoni un dabiskie augšanas inhibitori	263
6.5.1. Auksinī	263
6.5.2. Gibberelīni	266
6.5.3. Citokinīni	268
6.5.4. Abscizskābe (ABS)	271
6.5.5. Etilēns	272
6.6. Fitohormonu piedalīšanās augu dzīves regulācijas procesos	273
6.7. Fitohormoni augu ontogēnēzē	276
6.8. Priekšstatu par augu attīstību vēsturisks apskats	277
6.9. Ārējās vides apstākļu ietekme uz augu augšanu un attīstību	280
6.9.1. Temperatūra	280
6.9.2. Gaisma	283

6.9.3. Augsnes un gaisa mitrums	288
6.9.4. Aerācija un minerālelementu saturs augsnē	289
6.10. Augu ontogēzes galvenās likumsakarības Mičurina darbos. Krenkes teorija	291
6.11. Ziedaugu fenoloģiskās fāzes un organogēzes etapi pēc F. Kupermanes	293
6.12. Divgadīgo augu un kokaugu attīstības īpatnības	298
6.13. Fizioloģisko procesu īpatnības ziedēšanas laikā	299
6.14. Augu dzimumu diferenciācija	302
6.15. Sēkļu un augļu veidošanās un to uzglabāšanas fizioloģija	304
6.16. Fizioloģiskie ritmi augos	306
6.17. Augu novecošanās un miera periods	309
6.18. Miera perioda regulēšana	311
6.19. Augšanas regulatoru izmantošana lauksaimniecībā	312
6.20. Augu kustības	318
6.21. Korelācija, polaritāte, reģenerācija	323

7. Augu izturības fizioloģija	326
--	------------

7.1. Augu izturība kā vēsturiski izveidojusies augu īpašība piemēroties attiecīgajiem dzīves apstākļiem	326
7.2. Augu karstumizturība	327
7.3. Augu aukstumizturība	328
7.4. Augu salizturība	329
7.5. Augu ziemcietība	331
7.6. Augu izturība pret palielinātu kaitīgo gāzu un dūmu saturu gaisā	332
7.7. Augstāko augu izturība pret patogēniem mikroorganismiem	334
7.8. Slima auga fizioloģijas īpatnības	337
Noslēgums	340
Ieteicamā literatūra	343
Alfabētiskais rādītājs	345

Хелена Мауриня

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Второе, переработанное
и дополненное издание

Допущено Министерством высшего и среднего
специального образования Латвийской ССР
в качестве учебника для студентов
высших учебных заведений Латвийской ССР

Рига «Звайгзне» 1987

На латышском языке

69.3. Augums un gaisa mitrums

69.4. Aterija un aortas sistēmas cirkulācija

6.10. Augu patstāvīgās galvenās daudzskaitliskās Māksl. darbs. Krasas teorija

6.11. Ziedu fizioloģiskā līmeņa un orgāniskās cirkulācijas pēc E. Kupermanes

6.12. Dabiskā augu un koku attīstības īpašības

6.13. Fizioloģiskā procesa īpašības izvērtēšanas līmeņa

6.14. Augu dzīvības diferenciācija

6.15. Sēkļa un augu veidošanās un to uzturēšanas fizioloģija

6.16. Fizioloģiskā cirkulācija

6.17. Augu cirkulācija un miera periods

6.18. Miera perioda regulācija

6.19. Augu cirkulācija un miera periods

6.20. Augu cirkulācija

6.21. Koronācija, cirkulācija

Helēna Mauriņa

AUGU FIZIOLOĢIJA

Otrais pārstrādātais un papildinātais izdevums

Vāku zīm. N. Ivanova. Redaktore A. Hudjakova. Māksl. redaktore A. Meiere. Tehn. redaktore Dz. Skvarnaviča. Korektore Z. Senkova

IE № 2670

7. Augu izturība

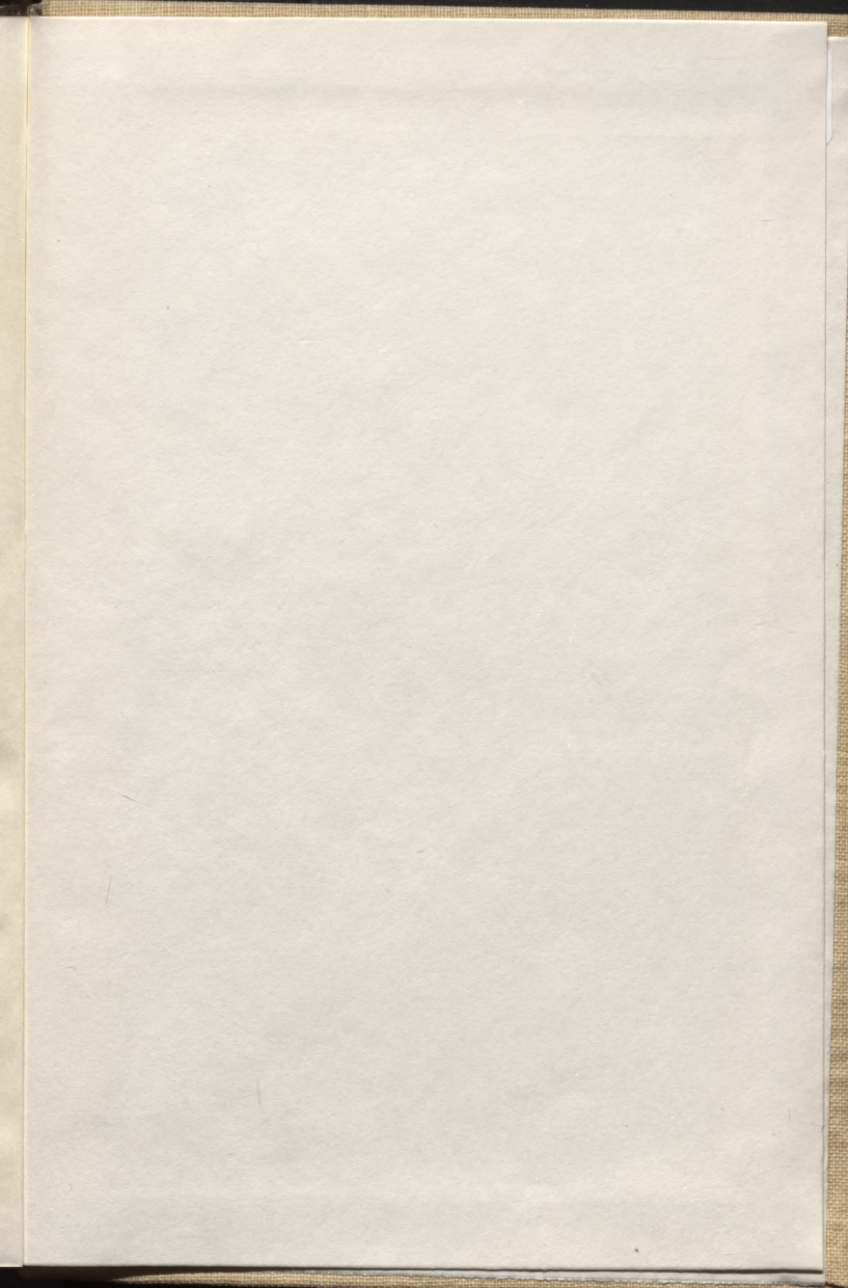
7.1. Augu izturība pret slimībām
7.2. Augu izturība pret kaitēdņiem
7.3. Augu izturība pret saules starojumu
7.4. Augu izturība pret vēja spēku
7.5. Augu izturība pret siltuma stresu
7.6. Augu izturība pret aukstuma stresu
7.7. Augu izturība pret mitruma stresu
7.8. Augu izturība pret sāļuma stresu

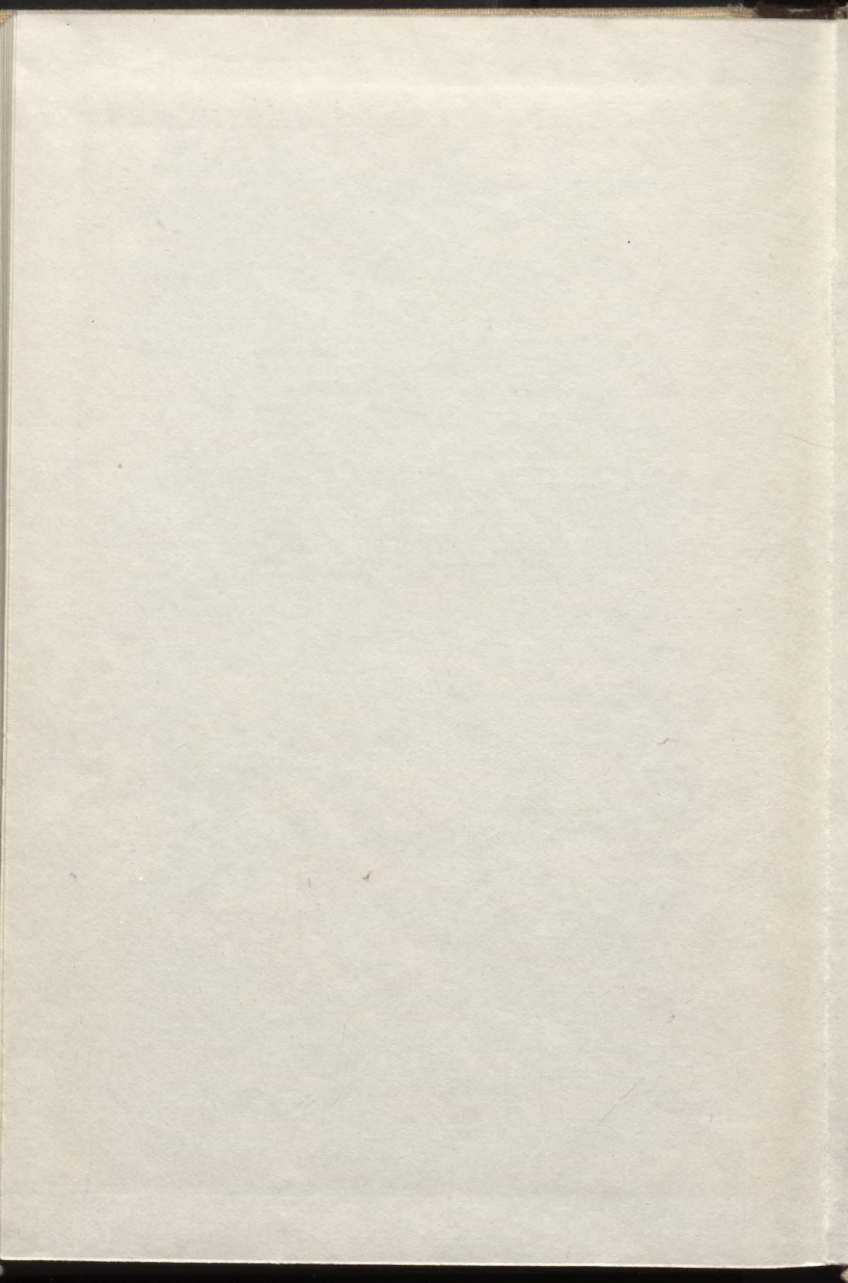
Notikumi

Notikumi literatūrā

Atbilstošais risinājums

2





LATVIJAS NACIONĀLĀ BIBLIOTĒKA



0308055145

