

Transporta sistēmas augā

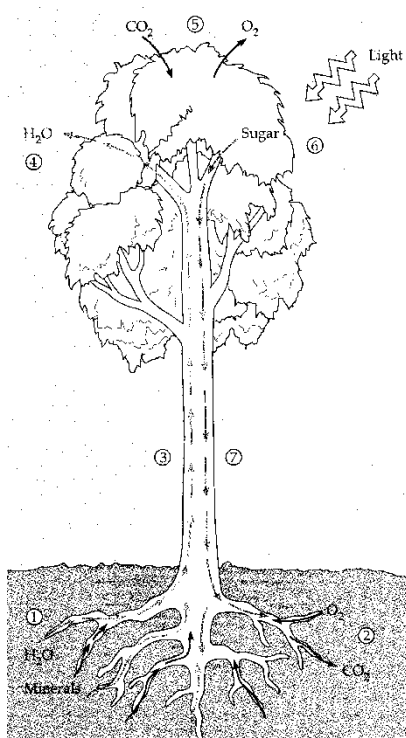
Sauszemes augu priekšteči, kas acīmredzot bijušas aļģes, dzīvoja ūdens vidē, kurā bija izšķīdušas minerālvielas un visām šo augu šūnām gan ūdens, gan arī minerālvielas bija pieejamas pietiekamā daudzumā. Evolucionārā augu pāreja uz dzīvi sauszemē bija saistīta ar augu organisma diferenciaciju **saknēs**, kas ūdeni un tajā izšķīdušās minerālvielas uzņem no augsnes, vienlaikus nostiprinoties tajā, un **vasā**, kurai no atmosfēras jāuztver saules gaisma un atmosfēras CO_2 . Šāds organisma uzbūves plānojums ļauj augiem dzīvot vidē, kurā ķīmiskie resursi ir sadalīti starp augsni un gaisu - divām dažādām vidēm. Tomēr augu saistība ar šīm vidēm radīja jaunu morfoloģisku problēmu - nepieciešamību transportēt vielas un to šķīdumus starp saknēm un vasu, turklāt bieži vien ļoti lielos attālos (dažu eikaliptu un apšu sugu pārstāvji sasniedz 100 un vairāk metru augstumu). Augiem attālos orgānus saista vadaudu sistēma, pa kuru šķīdumi tiek transportēti pa visu augu. Saknes uzņem minerālvielu ūdens šķīdumus un iespiež tos koksnes vadaudos, kas tos tālāk transportē augšup. Cukuru šķīdumi, kas izveidojušies fotosintēzes procesā, no lapām uz patēriņa un uzkrāšanās vietām tiek transportēti pa lūksnes vadaudiem. Auga eksistence ir pilnībā atkarīga no orgānu spējas integrēt auga specializēto daļu funkcijas.

1. ŪDENS UN TAJĀ IZŠĶĪDUŠO VIELU TRANSPORTA TRĪS LĪMEŅI AUGĀ: ŠŪNU, ORGĀNU UN ORGANISMA LĪMENIS

Vielu transports augā notiek trīs līmeņos:

1. vielu uzņemšana un izdalīšana, ko veic atsevišķas šūnas, piemēram, minerālvielu ūdens šķīduma uzņemšana ar sakņu šūnām
2. vielu tuvais transports starp šūnām audu un orgānu līmenī, piemēram, cukuru šķīdumu transports no lapas mezofila šūnām uz lūksnes sietstobriem
3. vielu tālais transports pa lūksnes un koksnes vadaudiem auga organisma līmenī

Visu auga transporta funkciju vispārīga shēma parādīta 1.1.attēlā.



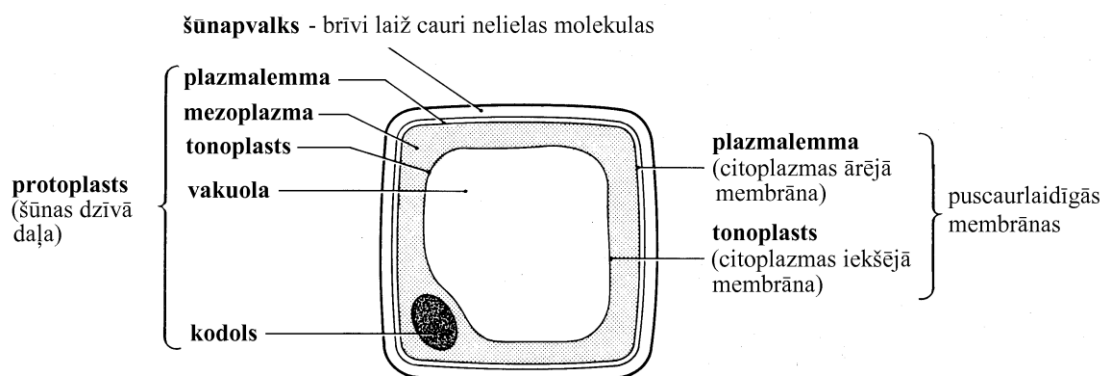
1.1.attēls. Transports augā. (Izmainīts no *Campbell, 1996*).

1 - saknes uzņem no augsnes ūdeni ar tajā izšķīdušajām minerālvielām, 2 - saknes arī elpo - no augsnes tās uzņem O_2 un izdala CO_2 , - šī gāzu maiņa nodrošina sakņu šūnu elpošanu, 3 - ūdens minerālvielu šķīdumi no saknēm tiek transportēti nepieciešamo CO_2 un izdala atmosfērā O_2 , 6 - fotosintēzes augšupejošā plūsmā pa koksnes vadaudu elementiem, 4 - transpirācija - ūdens iztvaikošana caur lapu virsmu (galvenokārt caur atvārsnītēm) - lapās nodrošina sūcējspēku, kas palīdz transportēt ūdeni augšupejošā plūsmā, 5 - lapās notiek gāzu maiņa caur atvārsnītēm - tās uzņem fotosintēzei procesā lapās sintezējas cukuri un šie cukuri 7 - tiek transportēti pa lūksnes vadaudiem no lapām uz patērēšanas un uzkrāšanas vietām augā.

1.1. Transports šūnu līmenī

Izšķīdušās vielas transportu starp šūnu un šūnu apņemošo šķidrumu regulē augu šūnas plazmas membrānas **puscaurlaidība** jeb **selektīvā caurlaidība**.

Augu šūnas puscaurlaidīgās membrānas ir parādītas 1.2.attēlā. Šūnapvalks parasti brīvi laiž cauri nelielas molekulas - tas nav osmotiska barjera. Vecākām šūnām parasti ir viena liela centrālā vakuola, kas pildīta ar šūnsulu, kam liela nozīme osmotisko procesu regulēšanā šūnā. Šūnas svarīgākās puscaurlaidīgās membrānas ir plazmalemma un tonoplasts. Auga ūdens režīma regulēšanā plazmalemma, mezoplazma un tonoplasts darbojas kā vienota sistēma.



1.2.attēls. Tipiskas augu šūnas puscaurlaidīgās membrānas. (Plazmalemma shēmā attēlota atrauti no šūnapvalka, lai abas daļas varētu atzīmēt). (Izmainīts no *Green, Stout, Taylor, 1990*).

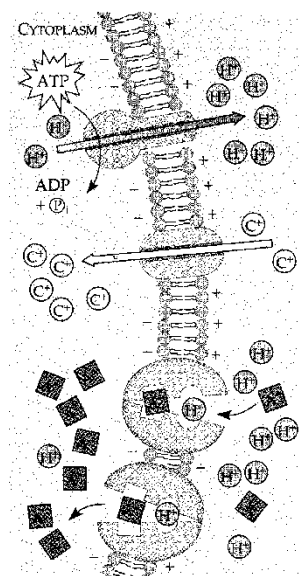
Pasīvais transports

Izšķīdušajai vielai ir tieksme difundēt koncentrācijas gradienta virzienā un, ja šī difūzija notiek cauri membrānai, tad šo procesu sauc par **pasīvo transportu**, jo tas notiek, šūnai tieši nepatērējot metabolisko enerģiju. Vairums izšķīdušo vielu caur membrānām gan difundē ļoti lēni, ja vien to transportu neveic īpaši **transporta proteīni**, kas ieslēgti membrānā. Daži no tiem funkcionē kā specifiski **pārnēsējproteīni**, kuri veicina difūziju, selektīvi saistot izšķīdušo vielu membrānas vienā pusē un atbrīvojot to membrānas otrā pusē. Citi transporta proteīni funkcionē kā **selektīvie kanāli** - atšķirībā no pārnēsējproteīniem, kas fiziski transportē izšķīdušās vielas, selektīvie kanāli veido vienkāršus selektīvus ceļus cauri membrānai. Piemēram, vairumam augu šūnu membrānās ir kālija kanāli, kas laiž cauri kālija jonus (K^+), bet nelaiž cauri līdzīgus jonus, kā nātriju (Na^+). Daži kanāli ir **regulējami**, t.i., noteikti vides faktori var likt šiem kanāliem aizvērties vai atvērties. Piemēram, regulējamie K^+ kanāli atvārsnīšu slēdzējšūnās nosaka atvārsnīšu atvēršanos un aizvēršanos.

Aktīvais transports

Par **aktīvo transportu** sauc izšķīdušo vielu sūkņēšanu cauri membrānai pretēji to koncentrācijas gradientam. Par aktīvo transportu to sauc tādēļ, ka šūnai jāpatērē metaboliskā enerģija (parasti ATP formā), lai izšķīdušo vielu transportētu pretēji virzienam, kādā difundē izšķīdusī viela. Liela nozīme aktīvajā transportā ir **protonu sūkņim** (1.3.attēls), kurš hidrolizē ATP un izdalījušos enerģiju izmanto, lai izsūkņētu protonus (H^+) no šūnas. Tā rezultātā veidojas protonu gradients (starpība), kad H^+ koncentrācija ārpus šūnas ir lielāka, nekā šūnā. Šis gradients (starpība) faktiski ir uzkrātās enerģijas veids, jo H^+ joni tiecas difundēt atpakaļvirzienā (uz šūnu). Tā kā protonu sūkņa darbība saistīta ar pozitīvā lādiņa pārvietošanos ārpus šūnas, tā darbības rezultātā veidojas **membrānu potenciāls**. Membrānu

potenciāls ir elektriskā lādiņa starpība starp citoplazmu un ārpusšūnas šķidrumu. Protonu sūkņa darbības rezultātā auga šūna iegūst negatīvu lādiņu attiecībā pret šūnu apņemšo šķidrumu. Šo sprieguma starpību sauc par membrānu potenciālu, jo tā būtībā ir potenciālās (uzkrātās) enerģijas veids, ko augs jebkurā brīdī var izmantot, lai veiktu darbu. Augu šūnas izmanto protonu gradientā un membrānu potenciālā uzkrāto enerģiju, lai transportētu izšķīdušās vielas (1.3.attēls)



1.3.attēls. Izšķīdušo vielu hemiosmotiskais šūnu transporta modelis. (Izmainīts no *Campbell, 1996*).

A - Izšķīdušo vielu transportu cauri auga šūnas plazmas membrānai netieši nodrošina protonu sūkņi, kas uztur spriegumu (membrānu potenciālu) un protonu transmembrānas gradientu.

B - Membrānu potenciāls nodrošina katjonu, kā K^+ , iekļūšanu šūnā.

C - Šūna var izmantot protonu gradientā uzkrāto enerģiju, lai uzņemtu anjonus, kā NO_3^- , pretēji to elektroķīmiskajam gradientam (aktīvais transports). Transporta proteīns sajūdz anjonu iekļūšanu un uzkrāšanu šūnā ar protonu difūziju šūnā. Šis transporta mehānisms ir daļa no vispārīgās hemiosmozes teorijas, kas uzsver protonu transmembrānas gradienta vispusīgo lomu šūnas bioenerģētikā.

Vienā gadījumā enerģiju saknes šūnas, piemēram, izmanto, lai no augsnes uzņemtu kālija jonus. Tā kā kālija joni ir pozitīvi lādēti un šūnas iekšpuse ir negatīvi lādēta attiecībā pret ārpusi, membrānu potenciāls ļauj šūnā iekļūt K^+ joniem. Tā kā K^+ difundē elektroķīmiskā gradienta virzienā, tad šāda veida jonu iekļūšanu šūnā jāuzskata par pasīvo transportu (1.2.attēls B). Savukārt protonu (H^+) aktīvais transports uztur membrānu potenciālu (1.2.attēls A), nodrošinot K^+ jonu uzkrāšanos šūnā. Citos gadījumos protonu sūkņa darbības rezultātā uzkrājusies enerģija var tikt izmantota, lai transportētu izšķīdušās vielas pretēji to elektroķīmiskajam gradientam. Piemēram, daudzi anjoni, kā nitrātsjons (NO_3^-), šūnā iekļūst caur pārnēsējiem, caur kuriem šūnā iekļūst arī protoni (H^+) (1.2.attēls C). Šādu transporta mehānismu sauc par **kotransportu**. Šajā gadījumā transporta proteīns sajūdz protonu difūziju caur membrānu pa to elektroķīmisko gradientu ar NO_3^- jonu difūziju caur membrānu pretēji to elektroķīmiskajam gradientam. Šāds mehānisms tiek izmantots arī, piemēram, lai auga šūnas uzņemtu saharozi, protoniem iekļūstot šajās šūnās to gradienta virzienā.

Ūdens potenciāls un osmoze

Šūna uzņem vai izdala ūdeni **osmozes** ceļā, t.i., pasīvā transporta ceļā caur membrānu. Kā var zināt, kādā virzienā notiks osmoze, ja šūna atrodas noteiktas koncentrācijas šķīdumā? Dzīvnieku šūnas gadījumā tas ir zināms - ūdens osmotiski pārvietosies no hipotoniskā šķīduma uz hipertotonisko šķīdumu. Augu šūnas gadījumā ūdens pārvietošanos turklāt vēl noteiks arī šūnapvalka fizisks spiediens. Šo abu faktoru kombinēto šķīduma koncentrācijas un spiediena efektu raksturo **ūdens potenciāls** (ψ). Jāatceras, ka ūdens caur membrānu vienmēr plūdis virzienā no šķīduma ar augstāku ūdens potenciālu uz šķīdumu ar zemāku ψ . Piemēram, ja šūna tiek ievietota šķīdumā ar lielāku ψ nekā šūnā, ūdens osmotiskās uzņemšanas rezultātā

šūnas tilpums palielināsies. Ūdens potenciāls raksturo ūdens spēju veikt darbu, tam plūstot virzienā no lielāka ψ uz mazāku ψ .

Ūdens potenciālu mēra **megapaskālos** - MPa (1 MPa ~10 atm. 1 atm = 1 kg/cm²). Salīdzināšanai - automašīnas riepi spiediens ir 0.18...0.20 MPa, bet mājas ūdensvadā - 0.20...0.30 MPa.

Tīram ūdenim nenoslēgtā traukā $\psi = 0$ MPa. Izšķīdinot ūdenī jebkuru vielu, ψ samazinās un, zinot, ka ūdens $\psi = 0$ MPa, var teikt, ka jebkuram šķīdumam nenoslēgtā traukā $\psi < 0$ MPa, tātad jebkura šķīduma ψ ir negatīvs. Piemēram, jebkura 0.1 molāra (M) šķīduma ūdens potenciāls ir -0.23 MPa. Ja šo šķīdumu atdala no tīra ūdens ar puscaurlaidīgu membrānu, ūdens osmozes ceļā pārvietosies šķīduma virzienā, t.i., virzienā no augstāka ψ (0 MPa) uz zemāku ψ (-0.23 MPa). Tātad, ņemot vērā šo apstākli, var domāt, ka ūdens plūdis virzienā no hipotoniska uz hipertonusu šķīdumu. Bet pagaidām vēl nav ņemts vērā fiziskais šūnapvalka spiediens.

Atšķirībā no apgrieztās proporcionalitātes starp ψ un šķīduma koncentrāciju, ūdens potenciāls ir tieši proporcionāls spiedienam; palielinoties spiedienam, palielinās arī ψ (piemērs - medicīniskā šļirce - virzuļa spiešanas rezultātā ūdens tiek izšļākts pa adatas atveri).

Ja šķīdums no tīra ūdens ir atdalīts ar puscaurlaidīgu membrānu, ārējais spiediens uz šķīdumu samazina tā spēju uzņemt caur membrānu ūdeni. Patiesībā pat, palielinot ārējo spiedienu uz šķīdumu, ūdens no šķīduma caur puscaurlaidīgo membrānu tiek spiests tīrā ūdens virzienā. Pastāv arī iespēja, veidoties ūdens vai šķīduma negatīvajam spiedienam (piemēram, velkot atpakaļ virzuli, negatīvais spiediens šļircē liek šķīdumam caur adatu iekļūt atpakaļ šļircē).

Spiediena starpības izraisītu ūdens pārvietošanos starp divām vietām sauc par **masveida plūsmu** (piemērs dabā - ūdens plūšana upē, lietus līšana, ūdens pārvietošanās pa koksnes vadaudiem). Masveida plūsma notiek daudz ātrāk nekā vienkārša difūzija - ūdens pārvietošanās, ko nosaka atšķirīgas šķīdumu koncentrācijas.

Spiediena un šķīduma koncentrācijas kombinēto ietekmi uz ūdens potenciālu raksturo sekojošs vienādojums:

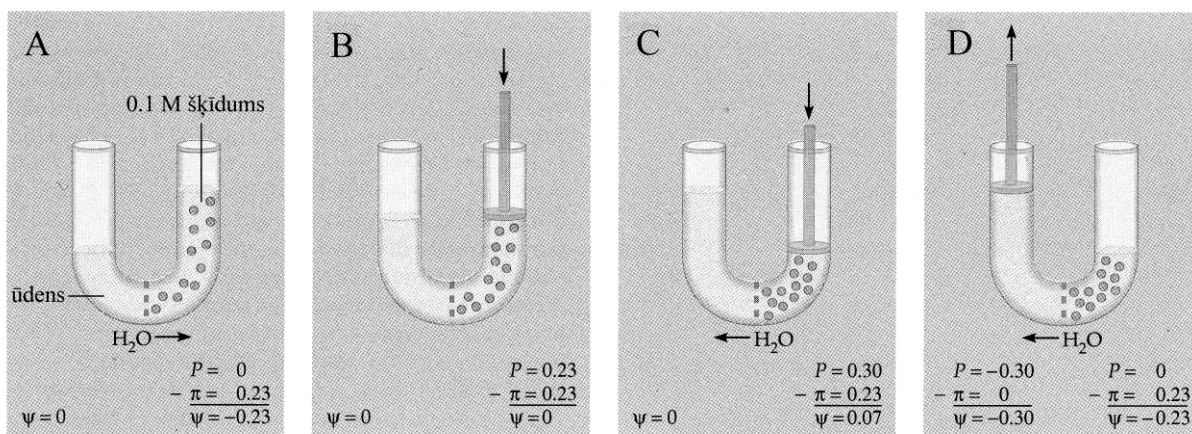
$$\psi = \psi_P + \psi_S, \text{ kur}$$

ψ_P – **spiediena potenciāls** (fizisks spiediens uz šķīdumu),

ψ_S – **šķīduma potenciāls** (proporcionāls šķīduma koncentrācijai; ψ_S dažkārt sauc arī par osmotisko potenciālu).

Spiediens uz šķīdumu (ψ_P) var būt gan pozitīvs, gan arī negatīvs (piemēri ar šļirci). Atšķirībā no tā, izšķīdušas vielas potenciāls (ψ_S) vienmēr ir negatīvs, un, jo lielāka ir šķīduma koncentrācija, jo negatīvāks ir ψ_S .

Aprakstītā vienādojuma funkcionēšanu paskaidro 1.4.attēls.



1.4.attēls. Ūdens potenciāls un ūdens pārvietošanās: mehāniskais modelis. (Izmainīts no *Campbell, 1996*).

Ūdens plūst caur puscaurlaidīgo membrānu virzienā no lielākā ūdens potenciāla uz mazāko. Ūdens potenciāls (ψ) tīram ūdenim neslēgtā traukā ir 0 MPa. Izšķīdinot ūdenī kādu vielu, ψ samazinās - kļūst negatīvs; fizisks spiediens ūdens potenciālu palielina. Zinot spiediena potenciālu (ψ_P) un šķīduma potenciālu (jeb osmotisko potenciālu ψ_S), var aprēķināt ūdens potenciālu: $\psi = \psi_P + \psi_S$.

A - U-veida caurulē ar puscaurlaidīgu membrānu ir atdalīts tīrs ūdens no 0.1 M šķīduma, kurā izšķīdušās vielas daļiņas nespēj izkļūt cauri membrānai. Ūdens osmozes rezultātā sūksies šķīduma virzienā, palielinot tā tilpumu (uzrādītās ψ un ψ_S vērtības atbilst stāvoklim, pirms ūdens sācis pārvietoties).

B - Ja ar virzuli spiež uz šķīdumu, lai saglabātu iepriekšējo šķīduma potenciāla vērtību un palielinātu ūdens potenciālu līdz 0, nekāda pārvietošanās caur membrānu novērojama nebūs.

C - Ja spiedienu palielina, ūdeni no šķīduma var iespiest caur membrānu atpakaļ tīrā ūdens daļā.

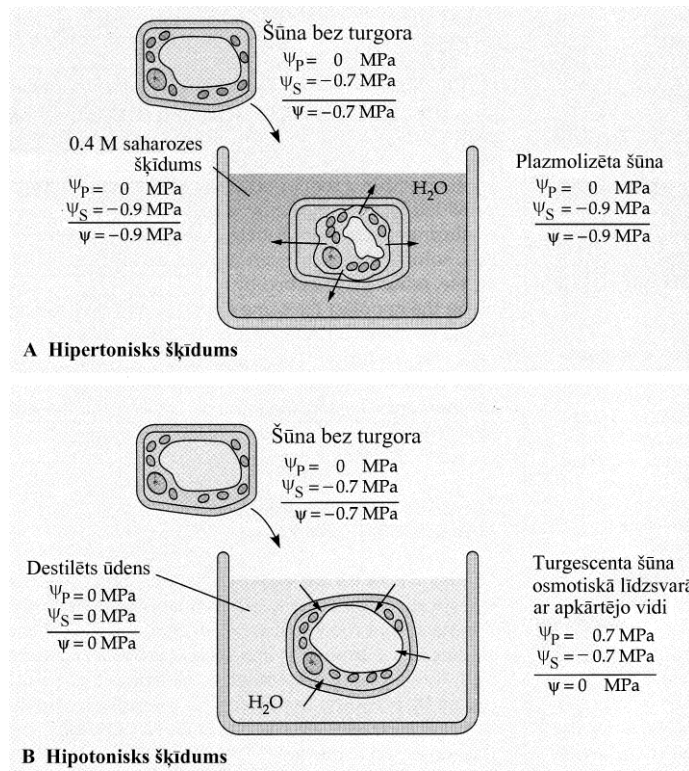
D - Negatīvais spiediens samazina ūdens potenciālu.

0.1 M šķīdumam ψ_S ir -0.23 MPa. Tādējādi, ja netiek pielikts nekāds fiziskais spiediens, ($\psi_P=0$), ūdens potenciāls 0.1 M šķīdumam ir -0.23 MPa:

$$\psi = \psi_P + \psi_S = 0 + (-0.23) = -0.23$$

Pieliekot šķīdumam fizisku spēku - +0.23 MPa lielu spiedienu, ūdens potenciāls palielinās no -0.23 MPa uz 0 MPa ($\psi = 0.23 - 0.23 = 0$ MPa). Ja starp šo šķīdumu un ūdeni atrodas puscaurlaidīgā membrāna, ūdens apmaiņa starp abām šķīduma pusēm nenotiks. Palielinot ψ_P līdz 0.3 MPa, šķīduma ūdens potenciāls būs 0.07 MPa ($\psi = 0.3 - 0.23 = 0.07$ MPa) un ūdens no šķīduma caur puscaurlaidīgo membrānu masveida plūsmā pārvietosies atpakaļ tīrā ūdens virzienā. Tātad - vēlreiz atgādinot - ūdens caur membrānu vienmēr pārvietosies virzienā no lielākā uz mazāko ūdens potenciālu.

Iepriekš aprakstīto var attiecināt uz dzīvu augu šūnu. Šūna bez turgora ($\psi_P = 0$) tiek ievietota šķīdumā, kura koncentrācija lielāka, nekā šūnsulas koncentrācija (1.5.attēls A). Tā kā ārējā šķīduma ūdens potenciāls ir mazāks (negatīvāks), nekā šūnsulai, šūna osmozes ceļā zaudē ūdeni - vakuolas tilpumam samazinoties, tā rauj sev līdzī citoplazmu, kas atraujas no šūnapvalka - sākas **plazmolīze**. Ja to pašu sākotnējo šūnu ievieto destilētā ūdenī (1.5.attēls B),



1.5.attēls. Ūdens pārvietošanās augu šūnā. (Izmainīts no Campbell, 1996).

Divos eksperimentos šūna bez turgora tiek no izotoniskas vides ievietota hipertonskā un hipotoniskā vidē.

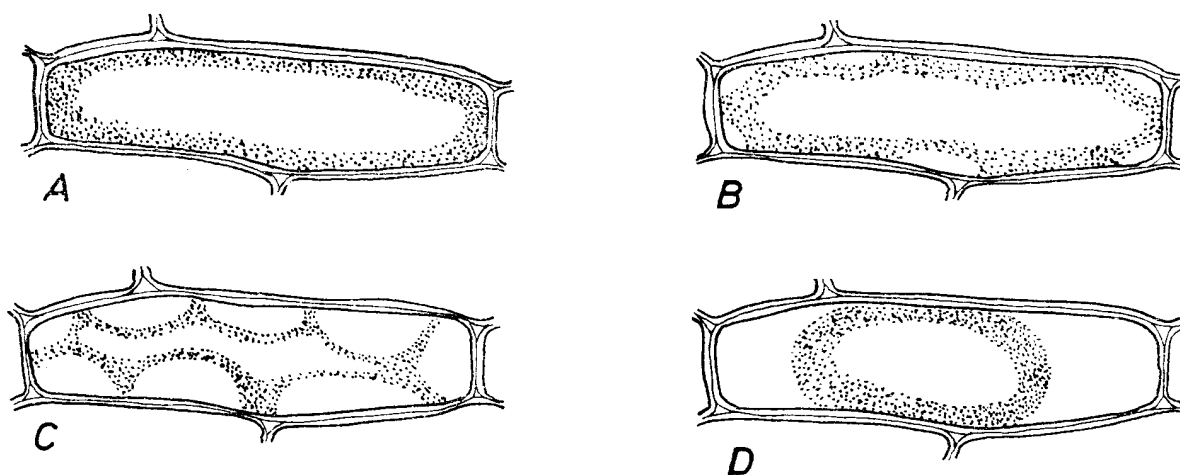
A - Hipertoniskā vidē šūnai sākotnēji ir lielāks ūdens potenciāls, šūna zaudē ūdeni - notiek plazmolīze. Kad plazmolīze ir notikusi, ψ šūnā un ārpus šūnas ir vienādi.

B - Hipotoniskā vidē šūnai sākotnēji ir mazāks ūdens potenciāls. Šūna osmozes ceļā uzņem ūdeni un kļūst turgescenta. Brīdī, kad ūdens iekļūšana šūnā līdzsvarojas ar šūnapvalka pretspiedienu, ψ šūnā un ārpus šūnas ir vienādi. Turgescentas šūnas nodrošina augu nepārkoksneto daļu stingrību. Ja šūnas zaudē turgoru, augs novīst.

šūnai būs zemāks ūdens potenciāls, jo šūnsula ir šķīdums, un šūna osmozes ceļā uzņems ūdeni. Šūna piebriedīs, citoplazma sāks spiest uz šūnapvalku, radot **turgora spiedienu**. Elastīgais šūnapvalks rada pretspiedienu. Brīdī, kad šis šūnapvalka spiediens ir pietiekams, lai neļautu šūnā vairs iekļūt ūdenim, ψ_P un ψ_S kļūst vienādi - ψ ir 0 MPa. Ir sasniegts osmotisks līdzsvars (kaut arī koncentrācija abpus membrānai [citoplazmai] var arī nebūt vienāda).

Plazmolīze un deplazmolīze

Šūnai nokļūstot hipertonskā šķīdumā, tā osmozes ceļā caur plazmalemmu zaudē ūdeni (1.2.attēls). Vispirms ūdeni zaudē mezoplazma, bet pēc tam vakuola caur tonoplastu. Vakuolas tilpums samazinās un šūnās dzīvā daļa - protoplasts - raujas tai līdzī, noteiktā brīdī atraujoties no šūnapvalka. Šo procesu sauc par **plazmolīzi**, bet pašu šūnu - par **plazmolizētu šūnu**. Plazmolīzei izšķir vairākas stadijas (1.6.attēls). Vispirms protoplasts no šūnapvalka atraujas



1.6.attēls. Plazmolīzes formas.

A - šūna pirms plazmolīzes, B - robežplazmolīze, C - ieliektā plazmolīze, D - izliektā plazmolīze.

atsevišķās vietās - tā ir **robežplazmolīze** (1.6.attēls, B). Nākamā stadija ir **ieliektā plazmolīze**, kad protoplastam izveidojušies ieliekumi (1.6.attēls, C). Pēdējā plazmolīzes stadija ir **izliektā plazmolīze**, kad protoplasts pilnīgi atraujas no šūnapvalka, noapaļojas un paliek šūnas vidū vai pie šūnas malas (1.6.attēls, D). Ja mezoplazma ir ļoti viskoza, staipīga, dažkārt var novērot arī starpformu starp ieliektu un izliektu plazmolīzi - **konvulsīvo plazmolīzi**, kad protoplastu ar šūnapvalku saista atsevišķi citoplazmas pavedieni.

Plazmolīzi var novērot tikai dzīvās šūnās. Ja plazmolizētas šūnas ievieto hipotoniskā šķīdumā, var notikt plazmolīzei pretējs process - **deplazmolīze** - šūna uzsūc ūdeni no hipotoniskā šķīduma, šūnsulas un vides koncentrācija izlīdzinās un šūna atgūst savu sākotnējo stāvokli.

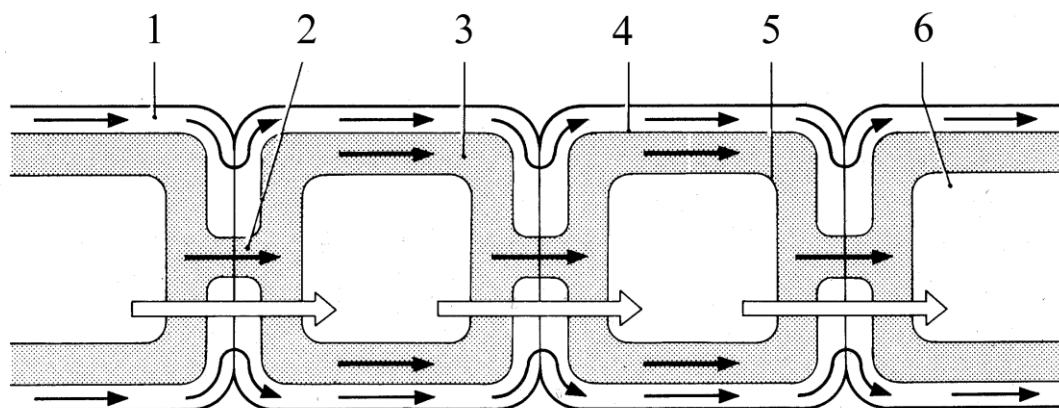
1.2.Tuvais (laterālais) transports audu un orgānu līmenī

Pēc tam, kad sakņu šūnas no augsnes ir uzņēmušas ūdeni ar tajā izšķīdušajām minerālvielām, tās tālāk jāaizvada lūdz vadaudiem, kas parasti izvietojušies saknes centrālajā daļā - centrālajā cilindrā. Šādu tuvo transportu dažkārt sauc arī par laterālo jeb radiālo transportu.

Iespējami trīs vielu laterālā transporta veidi (1.7.attēls), kas atšķiras pēc to ceļa lokalizācijas šūnā - pa apoplastu vai simplastu.

Apoplasts ir vienota augu audu telpa ārpus protoplasta. Apoplasts ir sistēma, ko veido telpa starp plazmalemmu un šūnapvalku, šūnapvalki un starpšūnu telpa. Apoplasts ir audu nedzīvā daļa t.sk. arī šūnapvalki.

Simplasts ir vienota protoplasta sistēma augos, kuras nepārtrauktību nodrošina plazmodesmas. Simplasts ir audu dzīvā daļa.



- A** —→ transports pa apoplastu (pa šūnapvalkiem)
B —→ transports pa simplastu (pa citoplazmu un plazmodesmām)
C ⇨ transports pa vakuolām un citoplazmu

1.7.attēls. Trīs laterālā transporta ceļi augu audos un orgānos. (Izmainīts no *Green, Stout, Taylor, 1990*).

1 - šūnapvalks, 2 - plazmodesma, 3 - mezoplazma, 4 - plazmalemma, 5 - tonoplasts, 6 - vakuola

A - transports pa apoplastu saistīts ar vielu pārvietošanos galvenokārt pa šūnapvalku un starpšūnu telpām, B - pēc iekļūšanas šūnā vielas var tālāk tikt transportētas pa simplastu, C - ūdens ar tajā izšķīdušajām vielām var tikt transportēts radiālā virzienā šķērsojot šūnapvalkus, citoplazmu un vakuolas.

Vielu **transportu pa apoplastu** notiek galvenokārt pa šūnapvalku un starpšūnu telpām (1.7.attēls, A).

Pēc iekļūšanas šūnā vielas var tālāk tikt **transportētas pa simplastu** (1.7.attēls, B). Šo transporta veidu nodrošina vienota augu audu protoplastu sistēma, arī plazmodesmas.

Ūdens ar tajā izšķīdušajām vielām var tikt transportēts radiālā virzienā, šķērsojot šūnapvalkus, citoplazmu un vakuolas - šo laterālā transporta ceļu sauc par **vakuolāro transportu** (1.7.attēls, C).

Šķērsojot augu orgānus radiālā virzienā, ūdens un tajā izšķīdušās vielas vienlaikus var pārvietoties pa visiem 3 transporta ceļiem. Piemēram, saknes šūnu uzņemtie minerālvielu šķīdumi parasti vispirms pārvietojas pa apoplastu, bet vēlāk - pa simplastu. Koncentrāciju starpības izraisītā difūzija un spiediena starpības izraisītā masveida plūsma nodrošina vielu tuvu transportu augu audu un orgānu līmenī.

1.3.Tālais transports

Difūzija ir pārāk lēns process, lai notiktu vielu apmaiņa starp tādiem auga orgāniem kā sakne un lapa, kas nereti atrodas vairāku desmitu metru attālumā viens no otra.

Vielu tālais transports notiek pa specializētiem vadaudiem - vadaudu šūnām vai to sistēmām, kas ir specializējušies transporta funkciju veikšanai un tādēļ šīs vadaudu šūnas parasti ir izstieptas. Vielu transportu pa specializētajiem vadaudiem dažkārt sauc arī par **translokāciju**.

Vaskulāro augu vadaudi ir specializēti un tos sauc par **koksni (ksilēmu)** un **lūksni (floēmu)**. Pa koksni no saknēm augšupejošā plūsmā tiek transportēti galvenokārt ūdens, minerālvielas, mazliet organiskā slāpekļa, kā arī fitohormoni. Pa lūksni pārvietojas dažādi organisko un neorganisko vielu šķīdumi, galvenokārt virzienā no lapām uz citām auga daļām.

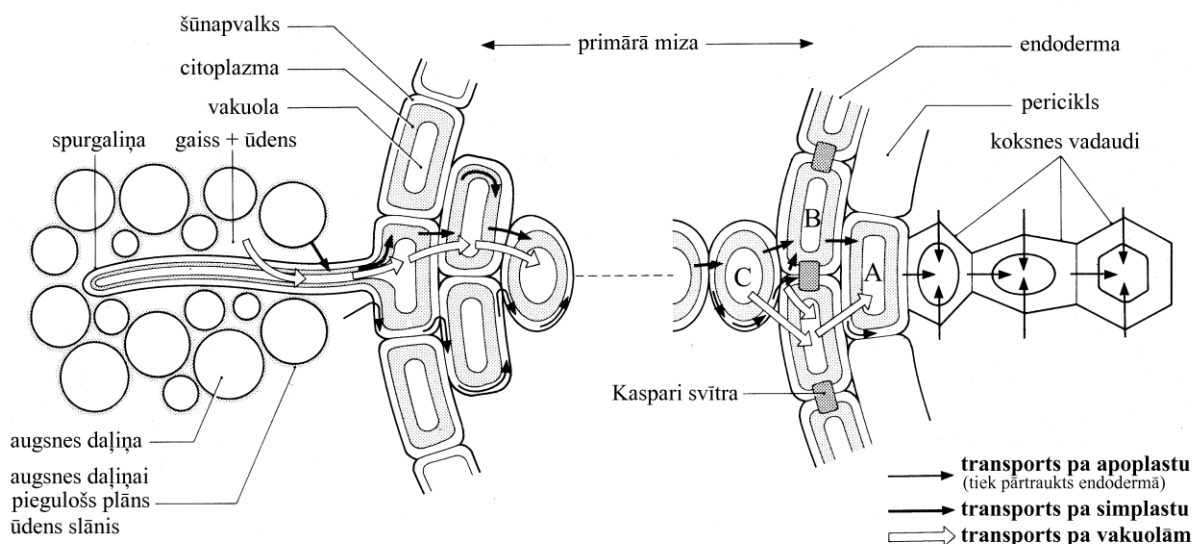
Aplams ir apgalvojums: pa koksni augšupejošā plūsma tiek transportēts minerālvielu ūdens šķīdums, bet pa lūksni lejupejošā plūsmā - organisko vielu šķīdumi. Pavasarī pa kokaugu koksnes vadaudiem pārvietojas cukuru šķīdumi (bērzu sulas) un tikpat labi pa sietstobriem nepieciešamības gadījumā var pārvietoties minerālvielu šķīdumi.

Tālais transports būtībā ir masveida plūsmas piemērs dabā, ko nodrošina spiediena starpība. Lūksnē, piemēram, vienā sietstobra galā veidojas hidrostatiskais spiediens, kas šķīdumus aizspiež uz otru sietstobra galu. Koksnes vadaudos ir negatīvais spiediens, kurš arī nodrošina tālo transportu. Negatīvo spiedienu koksnes vadaudos rada transpirācija - fizioloģiski regulēta ūdens iztvaikošana caur lapas virsmu, tādējādi nodrošinot šķīdumu celšanos augšup (augšējais terminālais dzinējspēks). Tomēr ūdens augā iekļūst caur sakni un ūdens pārvietošanos nosaka arī saknes spiediens (apakšējais terminālais dzinējspēks).

Tālā transporta pētīšanai augā ir liela praktiska nozīme - piemēram, tādējādi var uzzināt, kā augā iekļūst un pārvietojas herbicīdi, fungicīdi, augšanas regulatori un minerālvielas, un izstrādāt paņēmienus, kā šos savienojumus un to darbību vērst vēlamā virzienā.

2. SAKNE - ŪDENS UZŅEMŠANAS ORGĀNS

Ūdens ar tajā izšķīdušajām minerālvielām augā iekļūst caur sakņu segaudu šūnām, tālāk pārvietojas caur primāro mizu, caur endodermu iekļūst centrālajā cilindrā, kur izvietojušies saknes vadaudi. Koksnes vadaudos šķīdumus pārtver tālā transporta sistēmas. Aprakstīto ūdens ceļu izskaidro 2.1.attēls.



2.1. Ūdens un minerālvielu iekļūšana saknē un laterālais transports līdz saknes vadaudiem. (Izmainīts no Green, Stout, Taylor, 1990).

Ūdeni augs uzņem galvenokārt, bet ne tikai, ar spurgaliņām, kas atrodas saknes uzsūcējzonā. Spurgaliņas ir saknes epidermas vienšūnas izaugumi, kas stipri palielina saknes absorbējošo virsmu, kontaktējoties ar augsnes daļiņām.

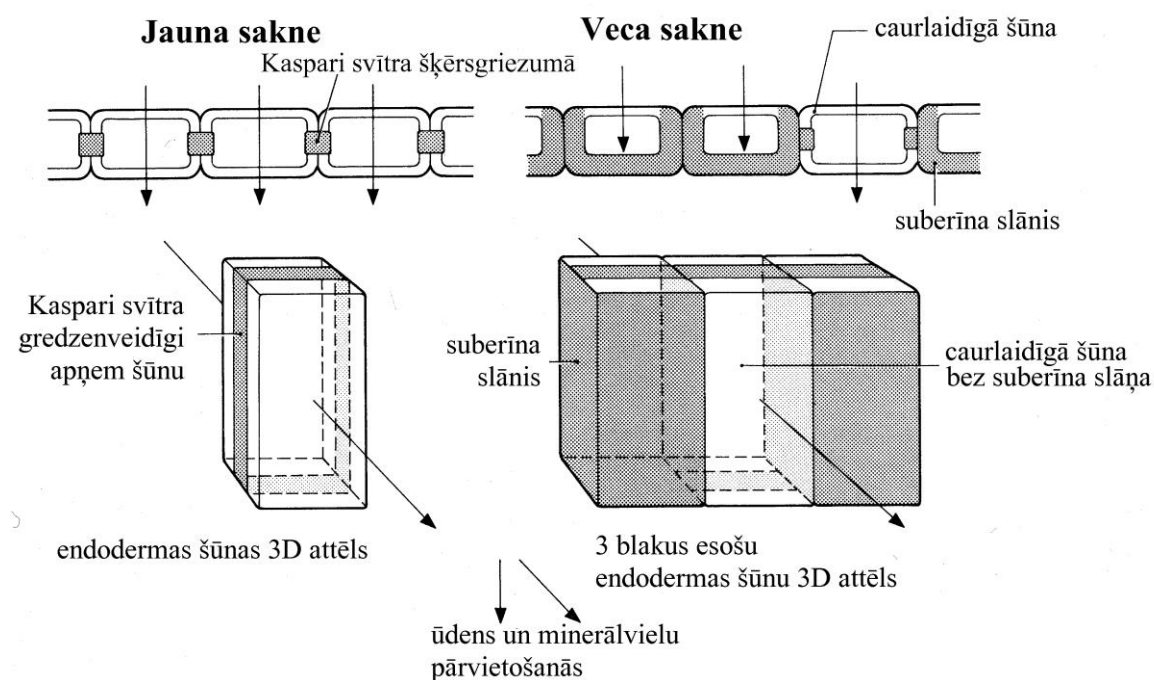
2.1.attēlā shematiski parādīts ūdens transporta ceļš pa sakni radiālā virzienā. Saknē pastāv ūdens potenciāla gradients starp lielāku potenciālu saknes uzsūcējzonā un mazāku koksnes vadaudiem pieguļošajās šūnās. Šo gradientu nodrošina:

1. ūdens augšupejošā plūsma pa koksnes vadaudiem, negatīvā spiediena veidošanās koksnē, tādējādi pazeminot koksnes vadaudos plūstošā ūdens šķīduma ūdens potenciālu
2. koksnes vadaudos plūstošā ūdens šķīduma potenciāls ir zemāks (negatīvāks), nekā minerālvielu šķīdumam augsnē

Ūdenim plūstot augšup pa koksnes vadaudiem, tas tiek ņemts no šiem vadaudiem pieguļošajām šūnām, piemēram, šūnas A (2.1.attēls). Šūnai A zaudējot ūdeni, tās ūdens potenciāls samazinās un ūdens tajā iekļūst osmozes ceļā no šūnas B. Līdz ar to samazinās šūnas B ūdens potenciāls un ūdens tajā iekļūst no šūnas C un tā tas turpinās līdz pat saknes epidermai ar spurgaliņām uzsūcējzonā.

Minerālvielu šķīdumam augsnē ir lielāks ūdens potenciāls nekā saknes epidermas šūnām ar spurgaliņām un, tāpēc ūdens saknē iekļūst osmozes ceļā. Lielākā daļa minerālvielu ūdens šķīdumu vispirms pārvietojas pa apoplastu, tādējādi nokļūstot primārajā mizā. Šķīdumiem pārvietojoties, iespējama to transporta ceļa maiņa - daļa var pārvietoties arī pa simplastu (2.1.attēls). Tādējādi minerālvielu šķīdumiem jāšķērso plazmas membrāna, kurai piemīt izvēles caurlaidība. Šāds kontroles mehānisms augam nepieciešams, lai regulētu sāļu pārvietošanos un, iespējams, lai augs aizsargātos no toksisku savienojumu un fitopatogēnu iekļūšanas auga vadaudos.

Ja pa apoplastu transportētie šķīdumi nokļūst līdz endodermas slānim, tie sastopas ar ūdens necaurlaidīgu barjeru, ko veido īpaši šūnapvalku suberinizēti uzbiezinājumi - **Kaspari svītras**, kas gredzenveidīgi apņem šūnas (2.2.attēls). Kaspari svītras neļauj turpināties transportam pa apoplastu - visi vielu šķīdumi centrālajā cilindrā iekļūst tikai caur simplastu -



2.2.attēls. Saknes endoderma un Kaspari svītras. (Izmainīts no Green, Stout, Taylor, 1990).

tātad, vadaudos iekļūst tikai augam vēlamas vielas vajadzīgā koncentrācijā (2.1.attēls). Tātad, ja vielas auga dzīvajā daļā - simplastā - neiekļūst jau primārajā mizā, tas notiek endodermas šūnās, vai arī nenotiek nemaz.

Vecākām saknēm šūnapvalka suberinizācija notiek vēl intensīvāk, un endodermas šūnām izveidojas U-veidā uzbiezināti ūdens necaurļaidīgi šūnapvalki (2.2.attēls). Lai vielas iekļūtu centrālajā cilindrā, endodermā atsevišķas šūnas ir saglabājušās bez šiem suberinizētajiem uzbiezinājumiem - tās ir caurlaidīgās šūnas, kuras endodermā izvietojušās iepretim koksnes vadaudu elementiem - traheīdām un trahejām.

Pēdējais transporta posms ir vielu iekļūšana koksnes vadaudos. Tā kā koksnes vadaudu elementiem nav protoplasta un šūnapvalki ir nedzīvi, tad tie pieskaitāmi apoplastam - seko vielu transporta veida maiņa no simplasta uz apoplastu. Šī pāreja notiek gan difūzijas, gan arī aktīvā transporta ceļā, un ūdens ar tajā izšķīdušajām minerālvielām var brīvi iekļūt trahejās un traheīdās.

3. FAKTORI, KAS NODROŠINA TRANSPORTU KOKSNES VADAUDOS

Vielu šķīdumi pa koksnes vadaudiem vidēji pārvietojas ar ātrumu ~ 15 m/st. Lapu sazarotais dzīslrojums nodrošina koksnes vadaudu piekļūšanu ļoti tuvu katrai lapu mezofila šūnai un lapu funkcionēšana ir pilnībā atkarīga no šīs ūdens piegādes sistēmas. Neticami lielu ūdens daudzumu augs zaudē **transpirācijas** rezultātā. Transpirācija ir ūdens iztvaikošana no dzīvajām augu šūnām - tas ir fizioloģisks process, ko regulē pats augs. Pētījumi rāda, ka vidēji liela kļava vasarā transpirācijas rezultātā zaudē ~200 l ūdens stundā. Ja transpirācijā zaudēto ūdens daudzumu augs nespēj uzņemt ar saknēm, tas vīst un iet bojā.

Kas nodrošina ūdens pacelšanos stumbrā pa koksnes vadaudiem?

3.1. Saknes spiediens

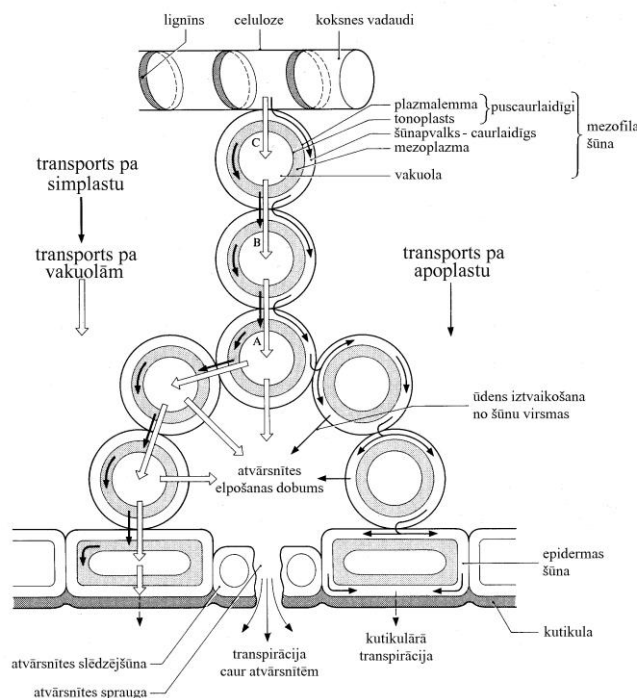
Naktī, kad transpirācija ir ļoti vāja, saknes šūnas joprojām patērē enerģiju, lai iesūknētu minerālvielu jonus koksnes vadaudos. Endoderma ar suberinizētajiem šūnapvalkiem apņem centrālo cilindru un veido anatomisku barjeru šo jonu izkļūšanai no centrālā cilindra. Minerālvielu uzkrāšanās centrālajā cilindrā pazemina tā ūdens potenciālu un ūdens, radot pozitīvu spiedienu, sāk celties augšup pa koksnes vadaudiem. Šo spēku, ar kuru sakne iespiež ūdens minerālvielu šķīdumus koksnes vadaudos, sauc par **saknes spiedienu**.

Saknes spiediena ietekmē dažkārt novērojama **gutācija** - lapu galos parādās mazi ūdens pilieniņi. Šī parādība novērojama, kad augs uzņem vairāk ūdens, nekā transpirē un caur īpašiem veidojumiem **hidatodēm** jeb **ūdēns atvārsnītēm** atbrīvojas no liekā ūdens.

Tomēr saknes spiedienu nevar uzskatīt par galveno ūdens virzītājspēku koksnes vadaudos - daudziem augiem (lieliem kokaugiem) saknes spiediena vispār nav. Vairumam augu ūdens koksnes vadaudos netiek vis spiests no apakšas (no saknes), bet gan vilkts no augšas (to veic lapas).

3.2. Transpirācija - augšējais terminālais dzinējspēks

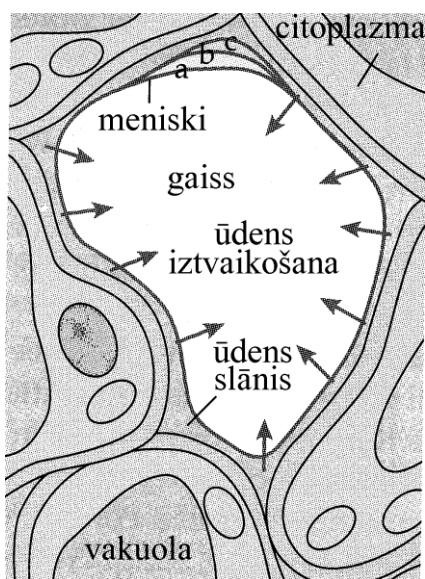
Atvārsnītes ir īpaši mikroskopiski veidojumi lapu epidermā, kas nodrošina transpirāciju un gāzu maiņu ar apkārtējo vidi. Atvārsnītes sprauga savieno atvārsnītes elpošanas dobumu ar apkārtējo vidi, savukārt elpošanas dobums ir saistīts ar visu starpšūnu telpas sistēmu lapas čauganajā parenhīmā (3.1.attēls). Gaiss šajā telpā ir piesātināts ar ūdens tvaikiem, jo atrodas



3.1.attēls. Ūdens pārvietošanās lapā un transpirācija. (Izmainīts no *Green, Stout, Taylor, 1990*).

blakus šūnapvalkiem. Mērenā klimata apstākļos gaiss ārpusē parasti ir sausāks nekā atvārsnītes elpošanas dobumā - atmosfērā ir mazāka ūdens koncentrācija, nekā lapas iekšpusē. Tāpēc ūdens tvaiki difundē koncentrācijas gradienta virzienā - lapas zaudē ūdeni caur atvārsnītēm. Tas arī ir process, ko sauc par **transpirāciju**.

Transpirācijas kā augšējā terminālā dzinēj spēka darbība ir saistīta ar negatīva spiediena (spraiguma) veidošanos lapā, ko izraisa unikālas ūdens fizikālās īpašības. Iztvaikošana no plānā ūdens slāņa, kas apņem mezofila šūnas, kompensē transpirācijas rezultātā radušos ūdens deficītu. Atlikušais ūdens **adhēzijas** rezultātā cieši turas pie hidrofobā šūnapvalka, tomēr ūdens **kohēzijas** spēki neļauj palielināties plānslāņa virsmas laukumam - veidojas **virsmas spraigums**. Ūdens adhēzijas pie šūnapvalka un virsmas spraiguma kombinācijas rezultātā ūdens slāņa virsma, kas apņem mezofila šūnas, ieliecas - veidojas menisks (3.2.attēls).



3.2.attēls. Iztvaikošana no ūdens plānslāņa, kas apņem lapas mezofila šūnas. (Izmainīts no *Campbell, 1996*).

Ūdenim difundējot no čauganās parenhīmas starpšūnu telpas atmosfērā, notiek iztvaikošana no ūdens plānslāņa, kas apņem lapas mezofila šūnas. Plānajam ūdens slānim veidojas ieliekta virsma jeb menisks, kas transpirācijai pastiprinoties, ieliecas arvien vairāk. Meniskam raksturīgs virsmas spraigums, kurš ir apgriezti proporcionāls meniska virsmas rādiusam. Spraigums ir negatīvais spiediens - tas velk ūdeni no vietām, kur tā hidrostatiskais spiediens ir lielāks. Starpšūnu telpas izklājošā ūdens slāņa negatīvais spiediens (spraigums) ir transpirācijas vilcēj spēka galvenais fizikālais pamatojums. Spraigums velk ūdeni no koksnes vadaudiem un cauri mezofila šūnām atvārsnītes virzienā.

Tādējādi plānajam ūdens slānītim, kas apņem mezofila šūnas, ir negatīvs spiediens (par atmosfēras spiedienu zemāks spiediens). Jo vairāk ieliecas meniski, jo negatīvāks kļūst spiediens. Šis negatīvais spiediens ir tas, kas „velk” ūdeni lapas koksnes vadaudos, cauri mezofila šūnām, un virzienā uz atvārsnīti, caur kuras spraugu tas izkļūst atmosfērā.

4. ATVĀRSNĪTES - MEHĀNISMS, KAS REGULĒ TRANSPIRĀCIJAS - FOTOSINTĒZES LĪDZSVARU

Lapa dienā var transpirēt vairāk ūdens, nekā pati sver. Tomēr jāatceras, ka tai vienlaikus jāveic vairākas funkcijas - gan jātranspirē, gan arī jāregulē gāzu maiņa - lapa ir galvenais fotosintēzes orgāns un fotosintēzes gaitā caur lapām augs uzņem CO₂ un izdala O₂.

Lai sintezētu organiskās vielas, lapai nepieciešama gaisma, kā arī no atmosfēras jāuzņem CO₂. Šajā procesā kā blakusprodukts izdalās skābeklis, kurš no lapas difundē caur atvārsnītēm. Starpšūnu telpa starp čauganās parenhīmas šūnām palielina absorbējošo virsmu, caur kuru augs uzņem CO₂ un šī virsma var būt pat 10...30 reizes lielāka, nekā lapas virsma, ko mēs redzam. Šī lapas anatomiskā īpatnība ir pielāgojums vienlaicīgai fotosintēzes intensitātes palielināšanai, palielinot iekšējo absorbējošo virsmu, un transpirējošās virsmas palielināšanai. Apmēram 90 % visa transpirējošā ūdens augs izdala caur atvārsnītēm, kaut arī tās veido tikai 1...2 % no lapas kopējās virsmas. Tomēr daļu ūdens augs transpirē arī caur kutikulu - lapas vaskveida apsarmi (3.1.attēls).

4.1. Transpirācijas - fotosintēzes līdzsvars

Lai novērtētu, cik efektīvi augs izmanto ūdeni, tiek aprēķināts transpirācijas/fotosintēzes koeficients - lielums, kas norāda patērētā ūdens daudzumu, lai 1 g CO₂ fotosintēzes procesā iekļautos organiskajos savienojumos. Šis lielums vidēji ir 600:1, t.i., uz katru gramu CO₂, kas tiek izmantots ogļhidrātu sintēzei, augs transpirē 600 g ūdens. Kukurūza un citi C₄ tipa augi ūdeni izmanto racionālāk - tiem transpirācijas/fotosintēzes koeficients ir 300:1

Piegādājot lapām ūdeni, transpirācijas plūsma vienlaikus transportē minerālvielas un citus ūdenī izšķīdušos savienojumus no saknes uz vasu - stumbru, zariem, lapām, ziediem. Transpirācija nodrošina arī lapas virsmas atdzišanu, padarot tās temperatūru pat par 10...15⁰C zemāku salīdzinājumā ar apkārtnes gaisa temperatūru. Tādējādi tiek novērsta fotosintēzes, kā arī citu lapas metabolisma procesu katalizējošo enzīmu darbības inhibēšana.

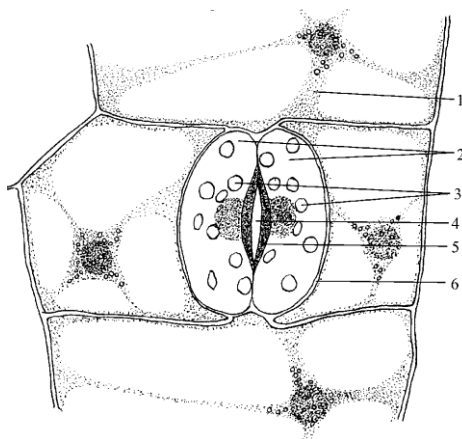
Kamēr vien augs ar saknēm no augsnes var uzņemt ūdens daudzumu, ko tas ir zaudējis fotosintēzes procesā, visi dzīvības procesi normāli turpinās. Tiklīdz augs vairs nespēj no augsnes uzņemt pietiekami daudz ūdens (piemēram, ja tā ir izžuvusi), lapas sāk vīst, jo tās šūnās samazinās turgora spiediens.

Transpirācijas intensitāte vislielākā ir sausās, siltās, saulainās, vējainās dienās, jo tie ir vides faktori, kas palielina ūdens iztvaikošanu. Tomēr augi nav bezspēcīgi šo apstākļu priekšā - galvenais transpirācijas/fotosintēzes attiecību regulējošais mehānisms augā ir atvārsnītes - to atvēršanās un aizvēršanās.

4.2. Atvārsnīšu uzbūve un kustību fizioloģija

Augā gāzu maiņu un transpirāciju regulē īpaši mikroskopiski veidojumi - atvārsnītes. Tipiska atvārsnīte sastāv no:

1. divām slēdzējšūnām,
2. atvārsnītes spraugas,
3. elpošanas dobuma (4.1.attēls).

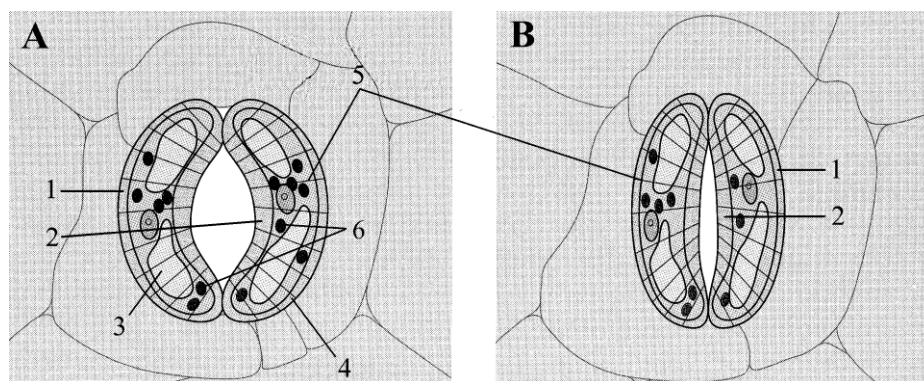


4.1.attēls. Lapas epiderma un atvārsnīte (*Zebrina pendula*):

1 - epidermas šūna, 2 - atvārsnītes slēdzējšūnas, 3 - hloroplasti, 4 - atvārsnītes sprauga, 5 - slēdzējšūnas iekšējais šūnapvalks, 6 - slēdzējšūnas ārējais šūnapvalks.

Slēdzējšūnas divdīgļlapjiem ir nierveida (4.1.attēls, 2), savukārt viendīgļlapjiem raksturīgs atvārsnīšu tips ar hantelveida slēdzējšūnu formu. Atvārsnītes slēdzējšūnas ir mazākas par apkārt esošajām epidermas šūnām. Slēdzējšūnas atrodas viena otrai pretī ar ieliektajiem šūnapvalkiem. Tā kā ieliektie šūnapvalki vērsti pret atvārsnītes spraugu (4.1.attēls, 4), tad tos sauc par iekšējiem šūnapvalkiem (4.1.attēls, 5). Slēdzējšūnu iekšējie šūnapvalki ir stipri uzbiezināti salīdzinājumā ar ārējiem (4.1.attēls, 6). Atšķirībā no epidermas šūnām atvārsnīšu slēdzējšūnas satur hloroplastus (4.1.attēls, 3).

Atvārsnītes slēdzējšūnas regulē atvārsnītes atvērumu (spraugas platumu), mainot formu (4.2.attēls). Atvārsnītes slēdzējšūnām osmotiski uzņemot ūdeni, palielinās to turgors, tomēr sprauga nevis aizveras, bet gan atveras. Šo atvēršanos turgora palielināšanās rezultātā nosaka slēdzējšūnu nevienmērīgi uzbiezinātais šūnapvalks un radiāli orientētās celulozes mikrofibrillas. Šūnām zaudējot ūdeni, to turgors samazinās un atvārsnītes sprauga aizveras.



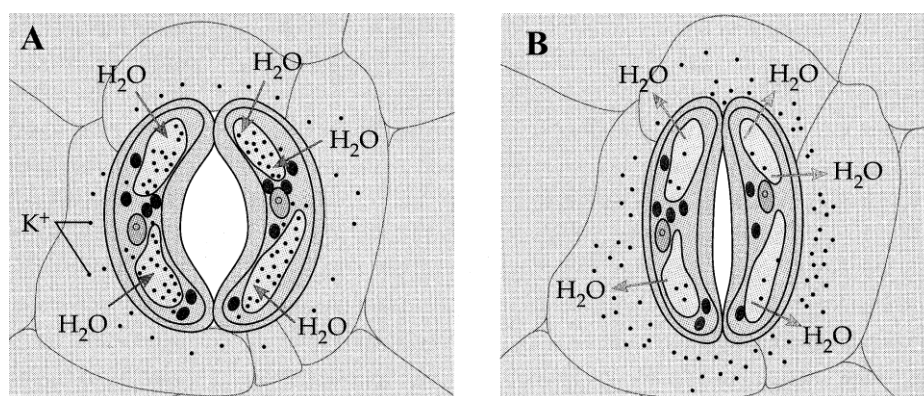
4.2.attēls. Atvārsnītes atvēršanās un aizvēršanās, mainoties slēdzējšūnu formai. (Izmainīts no *Campbell, 1996*).

A - turgescentas slēdzējšūnas - atvārsnīte atvērta, B - šūnas bez turgora - atvārsnīte aizvērta.

1 - ārējais šūnapvalks, 2 - iekšējais šūnapvalks, 3 - vakuola, 4 - atvārsnītes slēdzējšūna, 5 - radiāli orientētas celulozes mikrofibrillas, 6 - hloroplasti. (Izmainīts no *Campbell, 1996*).

Atvārsnītes atvēršanos un aizvēršanos nodrošina citoloģiski anatomiskās īpatnības - radiāli orientētās celulozes mikrofibrillas šūnapvalkos, kā arī atvārsnītes slēdzējšūnu nevienmērīgi uzbiezinātais šūnapvalks un fizioloģiskais pielāgojums - hloroplastu atrašanās slēdzējšūnās. Ūdens uzņemšana vai zaudēšana nosaka slēdzējšūnu formas maiņu un līdz ar to atvārsnītes spraugas palielināšanos vai samazināšanos - mehānismu, kas ietekmē fotosintēzes intensitāti un kontrolē transpirāciju.

Kā zināms, atvārsnītes atvēršanos un aizvēršanos nosaka turgora spiediena izmaiņas atvārsnītes slēdzējšūnās. Savukārt turgora spiedienu izmaina kālija jonu (K^+) iekļūšana slēdzējšūnās vai izkļūšana no tām. Atvārsnīte atveras, kad slēdzējšūnas aktīvi akumulē K^+ jonus no blakus esošajām epidermas šūnām (4.3.attēls). Rezultātā slēdzējšūnas ūdens potenciāls kļūst negatīvāks, tās osmotiski uzņem ūdeni un kļūst turgescentas. K^+ un ūdens



4.3.attēls. Kālija jonu nozīme atvārsnītes atvēršanās un aizvēršanās procesā.

A - turgescentas slēdzējšūnas - atvārsnīte atvērta, B - šūnas bez turgora - atvārsnīte aizvērta.

Kālija jonu (K^+) transports cauri plazmalemai un tonoplastam izmaina slēdzējšūnu turgoru. Slēdzējšūnās uzkrājoties kālija joniem, pazeminās šūnas ūdens potenciāls un tās osmotiski uzņem ūdeni. Šūnas kļūst turgescentas. Kālija joniem izkļūstot no šūnām, atvārsnīte aizveras. uzkrājas galvenokārt vakuolās un tādējādi arī tonoplasts piedalās atvārsnīšu atvēršanās un aizvēršanās mehānisma regulēšanā.

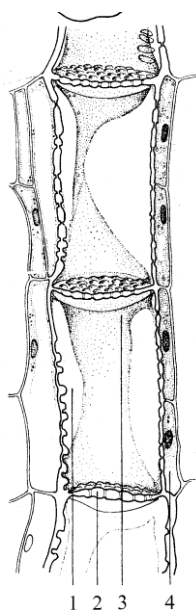
K^+ pārvietošanās cauri slēdzējšūnu membrānai, iespējams, ir saistīta ar protonu sūkņa darbību, kas rada membrānu potenciālu. Atvārsnīšu atvēršanās korelē ar protonu (H^+) aktīvo transportu no slēdzējšūnām. Radies spriegums (membrānu potenciāls) nodrošina K^+ iekļūšanu šūnā caur specifiskiem jonu kanāliem membrānā (1.3.attēls).

Atvārsnītes parasti atveras dienā un aizveras naktī, tādējādi augu aizsargājot no nevajadzīgas ūdens zaudēšanas laikā, kad ir pārāk tumšs, lai notiktu fotosintēzes gaismas reakcijas. Svarīgs pielāgojums atvārsnīšu funkcionēšanai ir hloroplastu klātbūtne slēdzējšūnās. Fotosintēzes gaismas reakcijās, kā zināms, veidojas ATP, kurš ir nepieciešams protonu (H^+) aktīvajam transportam.

Atvārsnīšu aizvēršanos un atvēršanos nosaka arī slēdzējšūnu iekšējais pulkstenis, kurš funkcionē neatkarīgi no apgaismojuma. Tā darbības mehānisms vēl nav noskaidrots.

5. TRANSPORTS LŪKSNĒ

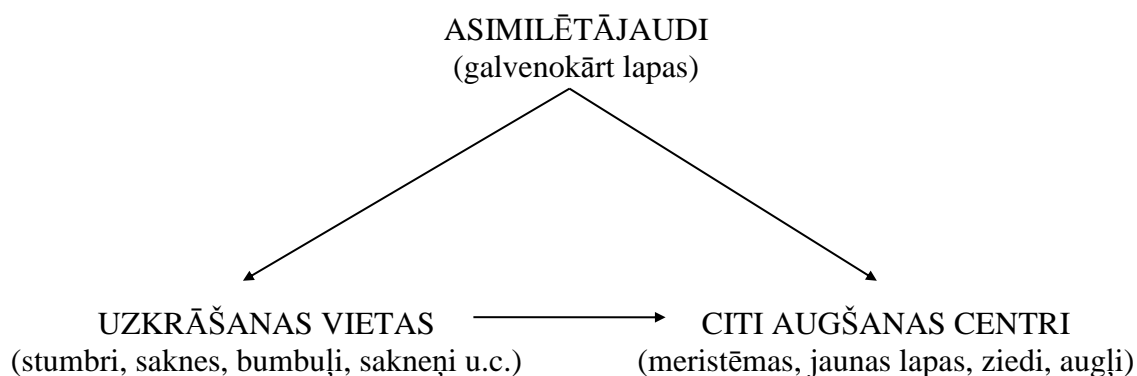
Šķīdumi pa koksnes vadaudiem tiek transportēti galvenokārt augšupejošā plūsmā. Fotosintēzē radušās organiskās vielas augā tiek transportētas pa lūksnes vadaudiem. Segsēkļiem ir izveidojušies īpaši lūksnes vadaudu elementi - **sietstobri**, kuri sastāv no atsevišķiem cits virs cita sakārtotiem sietstobru posmiem. Starp posmiem atrodas sietplātnītes - poraini šūnapvalki, caur kuriem vielu šķīdumi pārvietojas no viena posma uz nākamo (5.1.attēls).



5.1.attēls. Sietstobra uzbūve. (Izmainīts no *Braune, Leman, Taubert, 1999*).

1 - sietstobra posms, 2 - sietplātnīte, 3 - citoplazma, 4 - pavadītājšūna

Šķīdums, kas pārvietojas pa lūksnes vadaudiem, būtiski atšķiras no šķīduma, kas tiek transportēts pa koksni. Tas ir galvenokārt cukuru (pārsvarā disaharīda - saharozes) šķīdums. Saharozes koncentrācija tajā var sasniegt 30 %, tomēr tajā var būt izšķīdušas arī minerālvielas, aminoskābes un hormoni, kas augā tiek transportēti no vienas vietas uz citu. Atšķirībā no koksnes vadaudos plūstošā šķīduma vienvirziena kustības (uz augšu), vielas pa lūksnes vadaudiem var pārvietoties dažādos virzienos (5.2.attēls). Tas saistīts ar cukuru avota

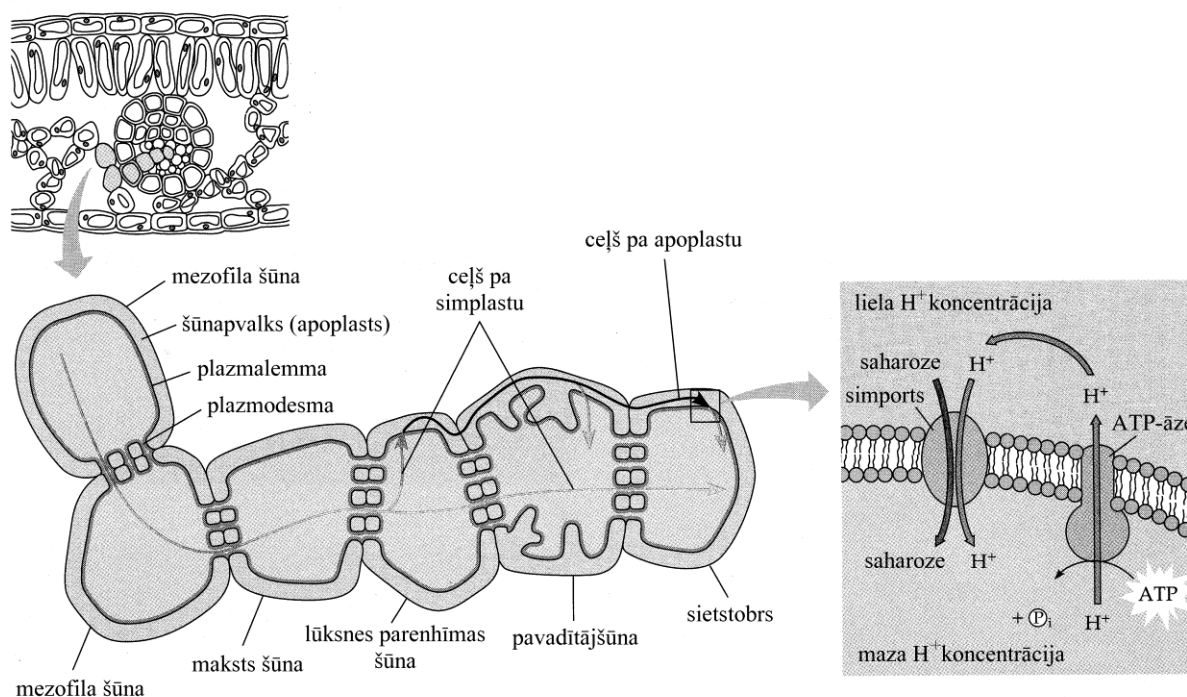


5.2.attēls. Organisko vielu šķīdumu pārvietošanās augā.

atrašanos dažādās augs vietās. Cukuri var tikt transportēti no fotosintēzes vietas vai arī no cietes uzkrāšanas vietas, kur tā vispirms tiek šķelta.

5.1. Vielu iekļūšana lūksnes vadaudos

Lai nokļūtu patērēšanas un uzkrāšanas vietās, cukuriem vispirms jāiekļūst lūksnes vadaudos - sietstobros. Ir augu sugas (piemēram, piparmētras), kam saharoze no mezofila šūnām līdz sietstobriem tiek transportēta tikai pa simplastu, nokļūstot no šūnas šūnā caur plazmodesmām, bet citām sugām saharoze līdz sietstobriem nokļūst kombinētā ceļā - gan pa apoplastu, gan arī pa simplastu (5.3.attēls). Piemēram, kukurūzas lapās saharoze pa simplastu difundē no mezofila šūnām mazās lapu dzīslīnās. Liela daļa cukuru pēc tam no šūnu dzīvā satura iekļūst apoplastā sietstobru un pavadītājšūnu tuvumā. Šo saharozi lūksnes vadaudi no apoplasta akumulē caur plazmodesmām. Dažām pavadītājšūnām ir raksturīgi iekšējie šūnapvalka



5.3.attēls. Saharozes iekļūšana lūksnes vadaudos. (Izmainīts no Campbell, 1996).

Mezofilā sintezējusies saharoze līdz lūksnes vadaudiem var pārvietoties pa simplastu. Dažām augu sugām saharozes transports netālu no sietstobriem pāriet no simplasta uz apoplastu un aktīvi uzkrājas sietstobrā un pavadītājšūnu apoplastā. Dažām pavadītājšūnām var būt iekšējie šūnapvalka izaugumi, kas palielina virsmas laukumu šķīdumu transportam

Saharozes iekļūšanu (aktīvo transportu) sietstobros un pavadītājšūnās nodrošina hemiosmotiskais mehānisms. Protonu sūknis (ATP-āze) rada protonu (H^+) gradientu, kas nodrošina saharozes iekļūšanu sietstobrā caur membrānas proteīnu (simportu), kas saharozes transportu sajūdz ar protonu (H^+) iekļūšanu atpakaļ šūnā.

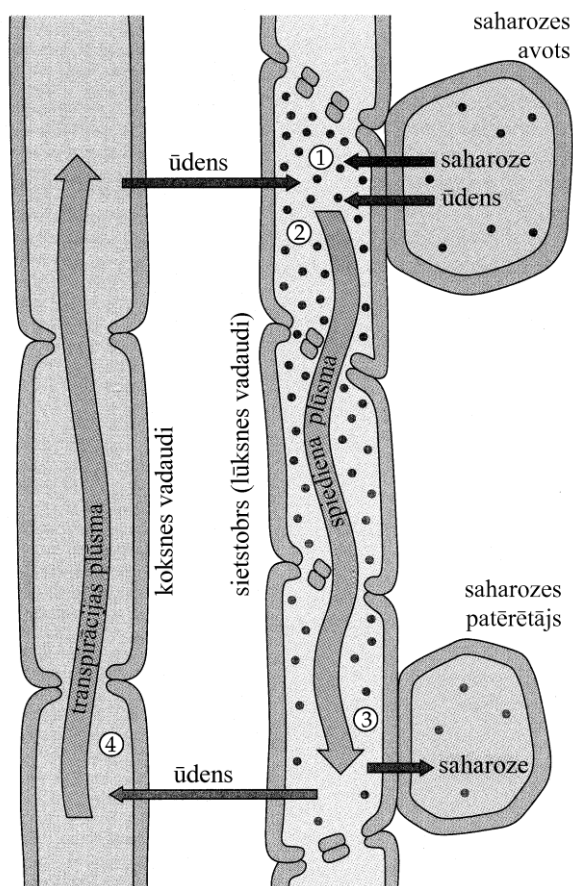
izaugumi, kas palielina šūnas iekšējo virsmu, lai veicinātu izšķīdušo vielu apmaiņu starp apoplastu un simplastu.

Kukurūzai un daudziem citiem augiem saharozes šķīduma koncentrācija sietstobros pārsniedz tā koncentrāciju mezofila šūnās 2...3 reizes tāpēc šis process var notikt tikai patērējot enerģiju - tas ir vielu aktīvais transports. Saharozes iekļūšanu sietstobros nodrošina protonu sūknis (5.3.attēls). Protonu sūknis, kam enerģiju piegādā ATP, rada protonu gradientu abpus šūnas membrānas. Citi membrānas proteīni izmanto šo enerģiju, lai sajūgtu saharozes iekļūšanu šūnā ar protonu transportu to koncentrācijas gradienta virzienā (atpakaļ šūnā).

Līdzīgā veidā notiek saharozes transports no sietstobriem, lai iekļūtu saharozes patēriņa vai uzkrāšanas vietās (šūnās).

5.2.Transporta pa lūksnes vadaudiem

Vielu šķīdumi pa lūksnes vadaudiem pārvietojas ar ātrumu apmēram 1 m/stundā, kas ir daudz ātrāk, nekā vielām pārvietojoties difūzijas ceļā. Ūdens ar tajā izšķīdušajām vielām pa sietstobriem pārvietojas masveida plūsmā, ko nodrošina spiediena starpība. Palielinoties cukuru koncentrācijai to avota tuvumā, sietstobros samazinās ūdens potenciāls un cukuri



5.4.attēls. Saharozes pārvietošanās pa lūksnes vadaudiem. (Izmainīts no *Campbell, 1996*).

1 - cukuru iekļūšana sietstobrā pie cukuru avota samazina ūdens potenciālu sietstobrā. Tādējādi sietstobri osmozes ceļā no apkārtējām šūnām uzņem ūdeni.

2 - šis ūdens absorbcijas rezultātā rodas hidrostatiskais spiediens, kas liek šķīdumam pārvietoties pa vadaudiem

3 - koncentrācijas gradientu sietstobrā likvidē cukuru patērētājšūnas, kas aktīvā transporta ceļā uzņem cukurus. Šajā posmā no sietstobriem tiek uzņemts arī ūdens. Cukuri patērētājšūnās neuzkrājas, jo tie vai nu iekļaujas metabolismā, vai arī no tiem sintezējas ciete.

4 - ūdens pa koksnes vadaudiem tiek transportēts no cukuru patērētāja uz to sintēzes vietām.

iekļūst tajos (5.4.attēls). Sietstobrā rodas hidrostatiskais spiediens, turklāt spiediens ir lielāks cukuru avota tuvumā. Cukuru patērētāja tuvumā spiediens samazinās, ūdenim pārvietojoties uz koksnes vadaudiem (5.4.attēls. 3). Spiediena palielināšanās vienā sietstobra galā (avots) un samazināšanās otrā galā (patērētājs) rada spiediena starpību, un tādējādi ūdens ar tajā izšķīdušajiem cukuriem tiek transportēts pa augu. Ūdeni no cukuru patērētāja uz avotu atpakaļ transportē koksnes vadaudi.