

AUGU FUNKCIJAS. AUGU AUGŠANA UN ATTĪSTĪBA. AUGU - VIDES MIJIEDARBĪBA.

Augšanas un diferenciacijas šūnu un bioķīmiskais pamats

Attīstības terminoloģija.

Termins ATTĪSTĪBA plašākā nozīmē apzīmē visas izmaiņas, kas notiek organismā dzīves cikla laikā (piemēram, organisma formas izmaiņas, pārejot no veģetatīvās augšanas uz ziedēšanu). Var runāt arī par atsevišķu orgānu, audu un pat šūnu attīstību (piemēram, lapas attīstība no aizmetņa līdz sarežģītam pieaugušam orgānam).

Attīstības procesu pētīšanā ir divas galvenās pieejas:

- morfoloģiskā
- fizioloģiski - bioķīmiskā

Termins "morfoģenēze" tiek lietots, lai apzīmētu noteiktas formas veidošanos. Forma šajā aspektā nozīmē ne tikai ārējais izskatu, bet arī organizāciju. Morfoģenēze jāanalizē visos auga organizācijas līmeņos: - šūnu strukturālā organizācija; - šūnu organizācija audos; - auga ķermeņa organizācija makroskopiskā līmenī.

ATTĪSTĪBA = augšana + diferenciacija. Termins "augšana" raksturo kvantitatīvas izmaiņas.

Augšana ir šūnas, orgāna vai visa organisma izmēru netagriezeniskas izmaiņas. Termins "diferenciacija" uzsver kvalitatīvas atšķirības starp šūnām, audiem un orgāniem.

Diferenciacijas piemēri ir auga diferenciacija par sakni un dzinumumu, auga pāreja no veģetatīvās uz reprodutīvo fāzi. Arī jebkuru situāciju, kad meristemātiskās šūnas izveido 2 vai vairāku tipu šūnas, audus vai orgānus, kas atšķiras kvalitatīvi, jāapzīmē par diferenciaciju.

Lokalizētas embrionālās zonas - meristēmas.

Augiem raksturīga lokalizēta embrionālo zonu - meristēmu esamība. Ass orgāniem - saknēm un stumbram - raksturīgas apikālās meristēmas, to augšana garumā notiek tikai galotnes zonās. Tās ir nedeterminētās meristēmas, kuras saglabā augšanas spējas ilgstošā laika posmā. Nedeterminētās meristēmas var *nogalināt*, bet tās ir potenciāli nemirstīgas. Citu auga orgānu augšanas zonas (lapas, ziedi, augļi) var saglabāt

embrionālo raksturu tikai ierobežotā laika periodā. Tās ir determinētās meristēmas. To augšanas raksturs līdzīgs dzīvnieku augšanai.

Eksistē arī citi meristēmu klasifikācijas veidi. Dažiem augiem ir arī interkalārās meristēmas, kuras atrodas starp diferencētiem audiem. Piemērs - graudzāles, kurām starposmi un lapu makstis turpina augt no pamatnes pat pēc tam, kad augšējās daļas jau diferencējušās.

Visas augu formu variācijas rada trīs vienkārši notikumi šūnu līmenī:

šūnu dalīšanās

šūnu palielināšanās

šūnas diferenciācija (specializācijas iegūšana).

Šūnu dalīšanās.

Šūnas var dalīties periklināli (jaunais apvalks starp meitšūnām ir paralēls tuvākajai virsmai) un antiklināli (jaunais apvalks ir perpendikulārs tuvākajai virsmai).

CITOKINĒZE: šūnas dalīšanās. 1 šūnas plātnītes veidošanās (simtiem pūslīšu no Goldži sistēmas savienojas kopā, satur polisherīdus). 2 veido vidējo lamellu, to ietver pūslīšu membrānas (veidojas jaunā plazmas membrāna). 3 jaunā primārā šūnapvalka veidošanās (mikrocaurulītes vada Goldži pūslīšu kustību uz šūnas ekvatoru).

Šūnu palielināšanās.

AUGŠANAS KINĒTIKA raksturo augšanas izmaiņas laikā. Veselu orgāniņu augšanu raksturo S-veida līkne.

Organisma izmēru vai svaru attiekot grafika attiecībā pret laiku var iegūt augšanas līkni.

Parasti šī līkne atbilst vienkāršai matemātiskai funkcijai - piemēram, taisnei vai S-veida līknei. Patiesībā metaboliskie un fizikālie procesi, kas izraisa šādu līkni ir pārāk sarežģīti, lai tos varētu izskaidrot ar vienkāršiem modeļiem, tomēr līknes ir noderīgas rezultātu interpolācijai. Idealizēta S-veida līkne raksturīga daudziem viengadīgajiem augiem un atsevišķām viengadīgo un daudzgadīgo augu daļām. Šajā līknē var izdalīt trīs daļas (augšanas primārās fāzes): logaritmiskā fāze, lineārā fāze, novecošanās fāze.

Logaritmiskajā fāzē izmērs eksponenciāli palielinās laikā. Tas nozīmē, ka augšanas ātrums sākumā ir mazāks, bet pakāpeniski pieaug. Ātrums ir proporcionāls organisma izmēram: jo lielāks attiecīgais organisms, jo ātrāk tas aug. Logaritmiskā fāze raksturīga arī vienšūnu organismiem un vienšūnu organismu populācijām.

Lineārajā fāzē izmērs pieaug ar konstantu, parasti maksimālo, ātrumu. Nav skaidrs, vai augšanas ātrums šajā fāzē ir konstants vai arī proporcionāls organisma izmēru pieaugumam. Ja tiek mērīts nezarota stumbra augšanas ātrums, tad lineārā fāze tikai parāda meristēmas darbības nepārtraukto raksturu.

Novecošanās fāze ir raksturīga ar augšanas ātruma samazināšanos kad augs sasniedz briedumu un sāk novecot.

Šādai liknei ir vispārīgs raksturs, tomēr konkrētiem augiem augšanas līknes var ievērojami atšķirties.

Šūnu diferenciacija.

Šūnu līmenī jēdzienu diferenciacija lieto divās dažādās nozīmēs: dažādu specializētu šūnu tipu attīstība orgāna vai audu robežās, apzīmējot tās izmaiņas, kas notiek, meristemātiskajām šūnām pārvēršoties par nobriedušām šūnām, g.k. vakuolizācija un izmēru palielināšanās. Parasti "augu attīstības" kontekstā diferenciacija ir pirmajā nozīmē. Otrajā nozīmē tad lieto terminu "šūnu nobriešana". Nobriešanas procesā šūnās var notikt tikai nelielas strukturālās izmaiņas, piemēram, veidojoties parenhīmas audiem, tā arī ievērojamas izmaiņas - veidojoties ksilēmai un floēmai. Tieši dažādi šūnu nobriešanas veidi arī izraisa diferenciaciju. Bez redzamām izmaiņām, kas saistītas ar diferenciaciju, notiek arī bioķīmiskas izmaiņas.

Ļoti daudzas atšķirības starp dažāda tipa audiem ir saistītas tieši ar šūnapvalka uzbūves īpatnībām. It īpaši, ar sekundārā šūnapvalka izveidošanos.

Viens no būtiskākajiem jautājumiem ir par to, kādi procesi nosaka vienādu šūnu diferenciacijas procesu atšķirības. Jāņem vērā fakts, ka visu šūnu gēni ir identiski, tātad šūnas ir vienādas ne tikai morfoloģiski. Pie šādiem procesiem pieder, pirmkārt, mātšūnas neekvivalenta jeb asimetriska dalīšanās. Tā rezultātā rodas divas meitšūnas, kuru diferenciacijas ceļi kļūst atšķirīgi. Tā piemēram, graudzāļu sakņu veidošanās procesā

atsevišķās epidermālajās šūnās var novērot citoplazmas sabiezināšanos vienā galā, kamēr otrā galā šūna ir vakuolizēta. Mitozes rezultātā šūnapvalks veidojas tā, ka izveidojas divas atšķirīgas šūnas: mazākā šūna ar sabiezinātu citoplazmu, no kuras attīstās saknes matiņš, un lielākā, kas kļūst par parastu epidermālo šūnu. Līdzīga parādība novērojama arī, veidojoties atvārsnītes slēdzējšūnai dažiem viendīgļlapjiem. Ziedputekšņu attīstības laikā var novērot, ka ģeneratīvās šūnas attīstās no tās meitšūnas, kura veidojas no šūnas gala ar sabiezinātu citoplazmu.

Šūnu polaritāte.

Viena no augu tipiskās formas raksturīgajām iezīmēm ir izteiktas gareniskās ass esamība. Atšķirības gar šo asi izpaužās kā dažādu īpašību parādīšanās - piemēram, vienā ass galā ir ziedi, bet otrā sakne. Tātad, ir iespējams definēt tādu īpašību kā polaritāte. Polaritāte gar auga garenisko asi parādās vispirms morfoloģisku atšķirību veidā, taču tā var parādīties arī fizioloģiskajās īpašībās. Piemēram, auksīnu polārais bazipetālais transports dzinumā, vai arī pumpuru reģenerācija vienā spraudņa galā un sakņu veidošanās otrā.

Eksistē arī citi polaritātes veidi. Tā piemēram, lapu dorsoventrālo uzbūvi (atšķirības starp lapu virspusi un apakšpusi) var uzskatīt par vienu no polaritātes formām.

Augstāko augu ķermeņa polarizācija sākas jau no zigotas pirmās neekvivalentās dalīšanās brīža. Tikko polarizācija ir sākusies, tā kļūst praktiski neatgriezeniska. Tā piemēram, kokaugu spraudņiem pumpuri attīstīsies tikai morfoloģiski augšējā galā, bet adventīvās saknes - morfoloģiski apakšējā galā. Tajā pašā laikā, šiem spraudņiem nav nekādu morfoloģisku atšķirību starp augšējo un apakšējo daļu. Tātad, tā ir šī orgāna fizioloģiskā polaritāte, kas nav atkarīga no gravitācijas spēka, jo, apgriežot šos spraudņus otrādi, saknes vienalga veidojas morfoloģiskajā lejasdaļā. Fizioloģiskā polaritāte tātad ir sākotnēji audiem piemītoša īpašība. Reizēm uzskata, ka to nosaka metabolītu vai citu savienojumu gradients stumbrā vai saknē, taču polaritāte saglabājas no sezonas uz sezonu, kā arī miera perioda laikā, kad metabolisma procesi ir palēlināti. Var secināt, ka auksīnu bazipetālais transports un auksīnu gradients ir audu polaritātes rezultāts, nevis tās cēlonis. Sadalot spraudeni mazos gabaliņos, katram no tiem piemīt tāda pat polaritāte kā veselam spraudenim.

Var secināt, ka: stumbra un saknes audu polaritāte ir ārkārtīgi stabila un ir praktiski neatgriezeniska, polaritāte saglabājas pat miera perioda laikā, kad metabolisms ir maz izteikts, audu polaritāte atspoguļo atsevišķu šūnu polaritāti. Izejot no tā, tika pieņemts, ka polaritātei ir jābūt ar kādu pastāvīgu strukturālo pamatu. Šeit var saskatīt analogiju ar magnēta stienīti, kuru dalot gabalos, katrs gabals ir ar magnēta īpašībām. Var postulēt, ka katra polāra orgāna šūna satur polarizētas molekulas, kuras veido zināmu citoskeletu. Tomēr šādas orientācijas esamība pagaidām nav pierādīta.

Šūnu totipotence (reģenerācijas parādība).

Daudzas (bet ne visas) augu šūnas ir totipotentas. Tas nozīmē to, ka neembriogēnai šūnai ir potenciāla spēja iziet dediferenciāciju atpakaļ par embriogēnu šūnu un izveidot pilnīgi jaunu augu, ja ir tam piemēroti apstākļi. Tā piemēram, saknes parenhīmas šūna var sākt dalīties un veidot adventīvo pumpuru un beigās izveidot nobriedušu, ziedošu dzinumumu. Visiem gēniem, kas ir nepieciešami vesela auga izaugšanai, ir jāatrodas šajā diferencētajā saknes šūnā. Tas nenotiktu, ja gēni būtu neatgriezeniski izmainījušies saknes diferenciācijas laikā. Labs totipotences piemērs ir arī kultivētu kallusa audu pārvēršanos par jauniem augiem. Daļēja totipotence parādās, kad no stumbra šūnām attīstās adventīvās saknes, vai arī ksilēma un floēma reģenerējas no ievainotām serdes šūnām. Totipotence ir priekšrocība augiem no tā viedokļa, ka tā dod mehānismu ievainojuma aizdziedināšanai un ir pamatā veģetatīvās pavairošanas iespējai. Katrā šajā totipotences gadījumā vairāku šūnu sadarbības rezultātā veidojas aizmetnis, no kā vēlāk izveidojas veselais augs.

Regulācijas sistēmas augos

No fizioloģiskā viedokļa var izdalīt dažādas augu attīstības un adaptācijas regulācijas sistēmas. Tās parādās dažādos strukturālās organizācijas līmeņos. Var runāt kā par tīri bioķīmiskām regulācijas sistēmām, kas darbojas bioķīmiskā līmenī (fermentu aktivitātes regulācija, membrānu regulācija), tā arī par vispārējām fizioloģiskām regulācijas sistēmām

(hormonālā regulācija un sekundārie pārnēsēji jeb mesendžeri, elektriskās regulācijas sistēma).

Hormoni.

Hormoniem ir kritiskā nozīme noteikt veidu kā augi aug un attīstās. Ja metabolisms piegādā enerģiju un būvelementus augu dzīvei, tad tie ir hormoni, kas regulē augšanas ātrumu atsevišķās auga daļās un integrē šo daļu darbību, veidojot formu, kuru mēs uztveram kā augu. Bez tam, hormoniem ir centrālā nozīme vairošanās procesā.

Jēdziens par augu hormonu.

Augu hormoni ir dabiski sastopamu organisku savienojumu grupa, kuri ietekmē fizioloģiskos procesus zemās koncentrācijās. Ietekmējamie procesi ir pārsvarā augšana, diferenciācija un attīstība, bet var ietekmēt arī citus procesus, piem., atvārsnišu kustības. "Fitohormoni" - sinonīms jēdzienam "augu hormoni", bet to lieto retāk.

"Hormons" - cēlies no grieķu valodas. Lieto dzīvnieku fizioloģijā, lai apzīmētu ķīmisko mesendžeri (signālu pārnēsēju). Sākotnējā lietošana AF saistīta ar zīdītāju hormonu koncepciju. Tas ietver -

lokalizētu sintēzes vietu,

transportu asinsritē uz darbības vietu,

fizioloģiskās atbildes regulāciju mērķaudos ar hormona koncentrācijas izmaiņu.

Līdzīgi tika domāts par auksīnu, kas izraisa augšanas atbildes reakciju attālumā no sintēzes vietas, un tāpēc atbilst definīcijai par transportējamu ķīmisko mesendžeri. Taču tagad ir skaidrs, ka augu hormoni neatbilst prasībām zīdītāju hormonu izpratnē. 1981. gadā tika publicēts A. Trewavas pretrunīgais raksts, kas izsauca šīs koncepcijas pārskatīšanu - par to, ka augu fiziologi centušies atrast pierādījumus augu hormonu atbilstībai tām pašām īpašībām, kas raksturīgas dzīvnieku hormoniem, ka aizmirsuši to unikālās īpašības vadīt augšanu un attīstību. Augu hormonu sintēze var būt lokalizēta (kā tas ir dzīvnieku hormoniem), bet var notikt dažādos audos vai šūnās. Var transportēties un darboties no attāluma, bet tas vienmēr nav tā. Var darboties sintēzes vietā (audi, pat šūna). Kā viens

galējs gadījums varētu būt citokinīns - transportējas no saknēm uz lapām, kur novērš novecošanos un uztur metabolisko aktivitāti, bet otrs kontrastējošs gadījums - etilēns - darbojas tajos audos vai šūnās, kur tas tiek sintezēts. Tātad, ir jāatsakās no transporta kā obligātas augu hormonu īpašības. A. Trewavas - kontrole notiek ne tikai ar koncentrācijas izmaiņu, bet arī ar audu un šūnu jutības izmaiņu pret doto hormonu. Iesaka atteikties no termina "augu hormoni". Nav veiksmīgs arī termins "augu augšanas viela", jo tas uzsver terminu "viela", kā arī parāda šo savienojumu darbību tikai augšanas ietekmēšanā. Termins "augu augšanas regulators" ir precīzāks, bet tas ir uzurpēts agroķīmiskajā rūpniecībā, lai apzīmētu sintētētiskos augšanas regulatorus, kas atšķiras no endogēnajiem augšanas regulatoriem. Patiesībā augu hormonu vienīgā universālā īpašība ir to spēja ietekmēt fizioloģiskos procesus koncentrācijās, kas ir zemākas nekā barības vielām vai vitamīniem. Grieķu nozīme - iekustināt vai stimulēt - tuvāka augu hormonu izpratnei, nekā pašreizējā nozīmē vārda "hormons" nozīme dzīvnieku fizioloģijas kontekstā.

Hormonu darbības pamatprincipi.

- Lai arī katram hormonam var būt savi raksturīgie iedarbības efekti, tam ir arī virkne citu efektu. Tātad, viens hormons var izraisīt daudzas dažādas atbildes reakcijas.
- Hormona izsauktās atbildes reakcijas ir atkarīgas no daudziem faktoriem - citu hormonu klātbūtnes, hormona daudzuma, dažādiem nehormonāliem faktoriem, kā arī no audu jutīguma.
- Hormonālās atbildes reakcijas mainās dažādos apstākļos un dažādos augos.
- Vienu atsevišķu augšanas vai attīstības aspektu var ietekmēt vairāki hormoni.
- Augu hormonu izsauktās atbildes reakcijas ir atkarīgas no hormonu daudzuma proporcijas izmaiņas, nevis tikai no katra atsevišķā hormona klātbūtnes vai iztrūkuma.

Augu hormonu daba, sastopamība un iedarbības efekti.

Auksīns.

Atklāšana.

1880. gadā Jūliuss fon Sakss izvirza pirmo teoriju par savienojumiem, kas kontrolē (vada) augu augšanu. Morfoloģiskās atšķirības starp dažādiem orgāniem ir saistītas ar atbilstošām atšķirībām to materiālajā sastāvā. Šīm atšķirībām ir jāparādās jau iniciācijas periodā. Eksistē orgānus veidojošas vielas, kas pārvietojas dažādā veidā augā un vada augšanu un attīstību. Teorija netika atbalstīta, jo tā laika neprecīzās metodes nedeva iespēju pierādīt jebkādu atšķirību. Tikai pēc pusgadsimta pierādījās šādu līdzīgu savienojumu eksistence. Bez tam, kļūdaini bija pieņēmums par to, ka hormoni ir specifiskas orgānu veidojošas vielas.

Čārlzs Darvins, evolūcijas teorijas pamatlicējs, bija pirmais pētnieks auksīna jautājumā. Viņš interesējās par augu kustībām, it īpaši, fototropismu, un 1880. gadā publicēja grāmatu *Kustību spēks augos*, kurā ietvertie novērojumi bija auksīna atklāšanas pamatā. Darvins izdarīja vienkāršus eksperimentus ar graudzāles *Phalaris* koleoptiliem. Etiolētu dīgstu koleoptilus apgaismoja no vienas puses, novēroja izteiktu izliekšanos gaismas virzienā (pozitīvo fototropismu). Ja koleoptila galu aptina ar foliju, un tikai zemāko daļu apgaismoja, izliekšanās nenotika. Savukārt, aptumšojot apakšējo un apgaismojot augšējo daļu, izliekšanās notika. Bez tam, nogriežot 2.5 līdz 4 mm no gala, nevarēja novērot fototropisko reakciju. No šiem empīriskajiem eksperimentiem Darvins secināja, ka "apgaismojot dīgstus, kāda iedarbība tiek pārvietota no augšējās uz apakšējo daļu, izsaucot apakšējās daļas izliekšanos".

Vairāki pētnieki modificēja Darvina eksperimentus, taču tikai jaunais holandiešu botānikas students no Utrehtas Fricis Vents izdarīja eksperimentus, kas ļāva atklāt auksīnu 1926.-1928. gadā. Atrazdamies dienestā Holandes armijā, Fricis Vents pa naktīm izdarīja eksperimentus sava tēva augu fizioloģijas laboratorijā, lai neatpaliktu no botānikas studijām. Viņā iemīļotais pētījumu objekts bija auzu koleoptili. Šūnu dalīšanās tajos beidzas agri, un pirmās 70 līdz 100 stundas koleoptils aug pārsvarā uz šūnu stiepšanās rēķina. Etiolētu koleoptilu gali tika nogriezti, kas izsauca to augšanas apstāšanos, un novietoti uz 3 % agarā slāņa. Pēc 1 līdz 4 stundām galus noņēma un agaru sagrieza mazos blokus, ko novietoja nogriezto koleoptila galu vietā. Augšana atjaunojās. Sekmīgais rezultāts bija iegūts 1926. gada 17. aprīlī, 3:00 no rīta. Fricis Vents tūlīt steidzās mājās un pamodināja tēvu, lai pavēstītu jaunās ziņas. Tēvs bija dusmīgs par naktsmiera traucējumu un apsoliņa

apskatīt rezultātus no rīta. Atklājuma rezultātus publicēja 1928. gadā.

Asimetriska koleoptilu noliekšanās, novietojot agara bloku, kas bijis kontaktā ar koleoptila galu, asimetriski pie vienas koleoptila puses ir pamatā auksīna biotestam, ko izstrādāja Fricis Vents. Noliekšanās leņķis ir lineāri proporcionāls auksīna aritmētiskajai koncentrācijai (līdz pat apmēram 0.20 ppm).

Vents, lai arī izolēja auksīnu, nebija spējīgs to attīrīt līdz nepieciešamai pakāpei tā ķīmiskai identifikācijai. Bioķimīķi meklēja vielas, kas ir aktīvas auzu koleoptila biotestā no dažādiem bioloģiskiem materiāliem. Utrehtā Kēgls un Hāgen-Smits 1931. gadā ieguva aktīvo vielu "auksīnu A" no cilvēka urīna. Turpmākajās analizēs izolēja gan auksīnu A un B, gan heteroauksīnu. Heteroauksīns izrādījās identisks ar indol-3-etīlkskābi. 1934. gadā to izolēja no rauga, 1935. gadā no *Rhizopus* ģints sēnes. Tikai 1946. gadā pierādīja auksīna esamību augstākajos augos. Auksīns tika ķīmiski sintezēts jau 1904. gadā, bet tam nebija zināma bioloģiskā aktivitāte.

Efeki.

- Šūnu palielināšanās - auksīns stimulē šūnu palielināšanos un stumbra augšanu. Novērojama pozitīva korelācija starp relatīvo auksīna saturu un dažādu orgānu relatīvo augšanu.
- Šūnu dalīšanās - auksīns stimulē š. dalīš. kambijā, un, kopā ar CTK, audu kultūrā.
- Vadaudu diferenciācija - auksīns stimulē floēmas un ksilēmas diferenciāciju.
- Sakņu iniciācija - auksīns stimulē sakņu iniciāciju stumbra spraudņiem, arī sānsakņu attīstību un sakņu diferenciāciju audu kultūrā.
- Tropiskās reakcijas - auksīns mediē tropisko atbildi dzinumiem un saknēm uz gravitāciju un gaismu.
- Apikālā dominēšana - auksīna piegāde no apikālā pumpura apspiež sānpumpuru augšanu.
- Lapu novecošanās - auksīns aizkavē novecošanos.
- Lapu un augļu nobiršana - auksīns var inhibēt vai veicināt (caur etilēnu) lapu un augļu nobiršanu atkarībā no laika un avota atrašanās vietas.

- Augļu aizmešanās un augšana - auksīns inducē šos procesus dažiem augļiem.
- Asimilātu pārvietošanās - asimilātu pārvietošanās pastiprinās virzienā uz auksīna avotu, domājams, ietekmējot floēmu.
- Augļu nogatavošanās - auksīns aizkavē nogatavošanos.
- Ziedēšana - auksīns aktivē bromeliādiem.
- Zieda daļu augšana - stimulē auksīns.
- Sekmē sievišķo ziedu aizmešanos (caur etilēnu).
- Atsevišķos gadījumos (piem., sakņu augšanā) auksīns, īpaši augstā koncentrācijā, auksīns var būt inhibitors. Tas saistīts ar auksīna stimulēto etilēna veidošanos.

Giberelīni.

Atklāšana.

Stāsts par giberelīnu sākās deviņpadsmitā gadsimta pēdējā desmitgadē. 1898. gadā neizglītots Japānas zemnieks nodiktēja grāmatu lauksaimniecībā, kur bija pirmais apraksts rīsu "bakane" slimībai. Raksturīgas šīs slimības iezīmes bija garu, izstieptu augu parādīšanās ar garām, šaurām lapām, to sakņu augšana bija reducēta, augi bija hlorotiski. Tika atklāta slimību izraisošā sēne *Gibberella fujikuroi*. 1926. gadā pētniekam Kurosava izdevās radīt slimības efektu, apstrādājot rīsu un kukurūzas dīgļus ar šūnu vidi no *Gibberella fujikuroi* kultūras. Jabuta no Tokijas universitātes 1935. gadā nosauca aktīvo komponentu no *Gibberella* par giberelīnu. 1938. gadā viņš izolēja giberelīnu kristāliskā veidā. Tikai 1950. gadā šīs publikācijas atklāja ASV un Anglijā. 1955. gadā sākās darbi attīrīšanai un ķīmiskai identifikācijai. 1956. gadā izdevās atklāt giberelīnus kā augstāku augu komponentus.

Efeki.

- Stumbra augšana - GA1 izsauc stumbru hiperelongāciju, stimulējot šūnu dalīšanos un stiepšanos. Tas izraisa garu augu veidošanos (pretstatā punduriem). Pundurformas ir tieši saistītas ar giberelīna deficītu.
- Stiepšanās garās dienas augiem - GA izsauc stumbra elongāciju garas dienas ietekmē.

- Sēklu dīgšanas indukcija - GA var izsaukt dīgšanu seklām, kurām nepieciešama stratifikācija vai gaisma, lai inducētu dīgšanu.
- Fermentu veidošanās dīgšanas laikā - GA stimulē daudzu fermentu veidošanos, piem., amilāzes, dīgstošās graudaugu sēklās.
- Augļu aizmešanās un augšana - var inducēt eksogēna GA pielietošana atsevišķiem augiem.
- Vīrišķo ziedu aizmešanās indukcija.

Citokinīni.

Atklāšana.

Ideja par citokinīnu esamību nāk no domas, ka šūnu dalīšanos inducē specifiski faktori, un tā izteikta jau 1892. gadā. Izrādījās, ka tabakas serdes audu šūnu dalīšanos var inducēt ar tabakas stumbra vadaudu gabaliņu. Sākās savienojumu meklējumi, kuri spējīgi inducēt šūnu dalīšanos. Citokinīnu atklāšana saistāma ar 1955. gadu, kad zinātnieki no Viskonsīnas universitātes no autoklavētas siļķes spermas DNS izolēja "kinetīnu" jeb 6-furfurilaminopurīnu, kurš ļoti aktīvi stimulēja mitozī un šūnu dalīšanos tabakas kallusa audos.

Kinetīna nosaukumā uzsvēta tā spēja izraisīt šūnu dalīšanos jeb citokinēzi. Vēlāk ieteica terminu "kinīni". Taču apmēram tajā pašā laikā dzīvnieku fiziologi ieteica terminu "kinīni", lai apzīmētu polipeptīdu grupu, kuri izsauc gludās muskulatūras kontrakciju stimulāciju. Augu fiziologi ieteica terminus "citokinīni", "fitokinīni", "citonīni", no kuriem tika pieņemts pirmais.

Protams, termins "kinetīns" tiek lietots, lai apzīmētu 6-furfurilaminopurīnu.

Sākotnēji tika konstatēts, ka adenīnam ir viegla stimulējošā ietekme uz šūnu dalīšanos. No tā secināja, ka nukleīnskābes varētu piedalīties faktora bioloģiskajā aktivitātē. Patiesībā kinetīns bija artefakts, jo to saturēja tikai veci DNS paraugi, vai arī karsēti DNS paraugi. Tikai 1963. gadā no negatīviem kukurūzas graudiem (*Zea mays*) izolēja kristāliskā veidā dabisko citokinīnu - zeatīnu. 1968. gadā izdalīja zeatīna ribozīdu kā aktīvo komponentu no kokosriekstu piena, kurš jau 27 gadus bija ticis lietots augu audu kultūru praksē kā augšanu stimulējošs aģents.

Efeki.

- Šūnu dališanās - eksogēna CK lietošana inducē šūnu dališanos audu kultūrā auksīna klātbūtnē. Tas notiek arī endogēni augos, kas inficēti ar fitopatogēnajām baktērijām un veido audzējus. CK klātbūtne audos ar aktīvi dalošām šūnām (augļi, sakņu galiņi) rāda, ka tā varētu būt CK endog. funkcija augos.
- Morfoģeneze - audu kultūrās un tumorā veicina dzinumu iniciāciju. Sūnām inducē pumpuru veidošanos.
- Sānu pumpuru augšana - CK pielietošana vai CK līmeņa pieaugums transgēnos augos ar pastiprinātu CK sintēzi var sekmēt sānu pumpuru attīstību.
- Lapu stiepšanās - uz šūnu palielināšanās pamata. Tas ir mehānisms, kā lapu kopplatība piemērojas, lai kompensētu sakņu augšanu, tā kā CK daudzums, kas nonāk dzinumā, atspoguļo tā daudzumu sakņu sistēmā. Nav novērots transgēniem augiem ar pastiprinātu CK biosintēzi.
- CK novērš lapu novecošanos.
- CK var veicināt atvēršanos atsevišķām sugām.
- Hloroplastu attīstība - CK pielietošana izsauc hlorofila uzkrāšanos un veicina etioplastu pārvēršanos par hloroplastiem.

Etilēns.

Atklāšana.

Par etilēna ietekmi uz augu augšanu var lasīt jau deviņpadsmitā gadsimta zinātniskajā literatūrā. Toreiz tika aprakstīts deggāzes toksiskais efekts uz augiem. 1901.gadā D.Ņeļubovs noteica, ka etilēns ir šīs gāzes aktīvais komponents. Etiolētiem zirņu dīgļiem, kas tika audzēti laboratorijā un atradās kontaktā ar deggāzes piesārņotu gaisu, konstatēja radiālu stublāja pāresnināšanos, to stiepšanās bremzēšanu un ģeotropiskās atbildes trūkumu. 1924. gadā etilēnu identificēja dūmos, kas izdalījās no petrolejas plītīm. Tas bija citronu paātrinātas nogatavošanās iemesls Kalifornijā un etilēns tika atzīts par augļu nogatavošanos iniciējošo aģentu. Trīsdesmitajos gados tika konstatēts, ka augi izdala etilēnu, bet dažādu iemeslu dēļ etilēna pētījumi samazinājās trīsdesmito gadu beigās, un šis periods turpinājās līdz pat piecdesmito gadu beigām. Interese par etilēnu atjaunojās un

palielinājās līdz ar gāzu hromatogrāfa pielietošanas iespējām etilēna pētījumos. Vēl joprojām gāzu hromatogrāfija ir visprecīzākā un visvairāk lietotā etilēna analīzes metode.

Efekti

- Atbrīvošanās no apikālās dominances.
- Dzinumu un sakņu augšana un diferenciācija.
- Adventīvo sakņu veidošanās.
- Lapu un augļu nobiršana.
- Ziedu indukcija atsevišķiem augiem.
- Sievišķo ziedu indukcija.
- Ziedu atvēršanās.
- Ziedu un lapu novecošanās.
- Augļu nogatavošanās.
- Stresa aizsargreakciju fermentu indukcija.

Abscīzskābe (ABA).

Atklāšana.

Abscīzskābes atklāšana saistīta ar divu dažādu fizioloģisku parādību pētīšanu divās laboratorijās. Adikots ar kolēģiem Kalifornijas universitātē Dēvisā no 1961. gada pētīja dabiskos savienojumus, kas ierosina lapu nobiršanu. Velsas Universitātes koledžā Vareins ar līdzstrādniekiem vairāk kā 30 gadus pētīja dabiskos inhibitorus, kas piedalās kokaugu miera perioda regulācijā. Ap 1965. gadu šie divi ceļi noveda pie vienlaicīgas un neatkarīgas abscīzskābes atlāšanas. 1961. gadā kristāliskā veidā izolēja savienojumu no sausām kokvilnas pogaļām, kurš stimulēja kokvilnas ziedlapu nobiršanu, to nosauca par abscizīnu. Tā struktūra noteikta netika. 1963. gadā cita grupa izolēja citu nobiršanu paātrinošu vielu no jauniem kokvilnas augļiem - abscizīnu II. Tajā pašā gadā no bērza lapām izolēja vielu, kas izsauca augošu dīgstu pumpuru ieiešanu miera stāvoklī, to nosauca par dormīnu. 1965. gadā, salīdzinot abscizīna II un dormīna molekulāro masu, infrasarkanos spektrus un kušanas temperatūru, konstatēja, ka šie divi savienojumi ir identiski. Nedaudz vēlāk noteica tā molekulas struktūru un sintezēja šo savienojumu. 1967. gadā vienojās par

nosaukumu "abscīzskābe".

Efekti.

- Atvārsnīšu aizvēršanās - ūdens trūkums izsauc ABA pieaugumu, kas izsauc atvārsnīšu aizvēršanos.
- ABA inhibē dzinumumu augšanu. Var parādīt ūdens stresa efektu.
- ABA inducē rezerves proteīnu sintēzi sēklās.
- ABA pret darbojas GA iedarbībai uz amilāzes sintēzi dīgstošās graudaugu sēklās.
- ABA ietekmē miera stāvokļa atsevišķus aspektus sēklās. Tā nav regulējošais faktors īstajam miera periodam, kas ir miera periods, kura pārtraukšanai nepieciešama zema temperatūra vai gaisma.
- ABA pieaugums ievainojuma rezultātā izsauc gēnu transkripciju, piemēram, proteināzes inhibitoriem, tā kā var darboties kā signāls kukaiņu uzbrukuma gadījumā.

Poliamīni.

Pastāv zināmas pretrunas, vai šos savienojumus var klasificēt kā hormonus. Pirmo reizi tika iekļauti *International Conference of Plant Growth Substances* 1982.g. Galstons klasificē kā hormonus pamatojoties uz to, ka:

* tie ir plaši izplatīti un var regulēt augšanu un attīstību mikromolārā konc.

* augos izmainot to poliamīnu saturu ģenētiski, izmainās attīstība

Šādas īpašības ir vairāk raksturīgas hormoniem, bet ne barības vielām (vitamīniem un aminoskābēm). Poliamīniem ir plašs iedarbības spektrs augos. Tie ir nepieciešami augu augšanai, piemēram, šūnu dalīšanās procesam. Poliamīni ir visās šūnās, tiem nav specifiskas sintēzes vietas.

Jasmonāti (JA).

Pēc pirmā apraksta, ka jasmonskābes metilesteris (metiljasmonāts) ir *Jasminum grandiflorum* un *Rosmarinus officinalis* dabiskās eļļas smaržas viela (1962. gadā), jasmonāti (jasmonskābe un tās metilesteris) konstatēti kā augos plaši izplatīti savienojumi. Atrasti praktiski visos augstākajos augos.

Virkne pierādījumu liecina, ka jasmonāti augos ir endogēni savienojumi ar hormonu funkcijām.

JA inducētās fizioloģiskās izmaiņas.

Visas dažādās atbildes reakcijas uz jasmonātu (gan eksogēnu, gan endogēnu) saistītas ar gēnu ekspresijas izmaiņām. Trīs galveno veidu efekti:

jaunu polipeptīdu sintēzes indukcija, ko apzīmē par JIP - jasmonāta inducētajiem proteīniem;

vairāku polipeptīdu sintēzes selektīva represija, kuri bijuši ekspresēti pirms jasmonāta vai stresa iedarbības;

laikā atpalikusi proteīnu biosintēzes represija, kas parādās ilgstošas JA iedarbības rezultātā vai arī ilgstoši stresotos audos.

JA ietekmē gēnu ekspresiju dažādos līmeņos - gēnu aktivācija un transkripcija, pēctranslācijas RNS procesings un transkriptu stabilitāte, translācija, pēctranslācijas proteīnu modifikācijas un proteīnu degradācija.

JA piedalīšanās kukaiņu un slimību rezistences nodrošināšanā.

JA uzkrājas ievainotos audos un augos, kas apstrādāti ar elicitoriem.

JA aktivē proteīnāzes inhibitoru gēnus, kas aizsargā augus pret kukaiņu bojājumiem.

JA arī inducē pretsēņu proteīnu gēnus.

JA inducē fitoaleksīnu biosintēzi.

JA, ievainošana un elicitori paaugstina lipoksigenāzes aktivitātes ekspresiju.

augu apstrāde ar JA palielina to rezistenci pret sēņu infekcijām.

mutanti ar samazinātu JA biosintēzi ir jutīgāki pret bojājumiem kukaiņu darbības rez.

Nav pārsteigums, ka daudzi proteīni, kas piedalās augu aizsargreakcijās, funkcionē arī kā vegetatīvie rezerves proteīni. Pretēji sēklu rezerves proteīniem, kuriem jāuzglabājas lielā blīvumā gandrīz pilnīgi izžuvušās sēklās, veģetatīvie rezerves proteīni uzkrājas pilnīgi hidratētos audos ar lielām vakuolām. Augiem ir jāuzkrāj ievērojami daudzumi rezerves proteīnu un aizsargproteīnu bez metabolisma ierobežošanas. Šo proteīnu lokalizācija

vakuolās ir ideāla uzglabāšanai. Bez tam, abiem proteīniem jābūt mobilizējamiem par aminoskābēm, kad nepieciešamība uzglabāt rezervei vai aizsardzībai ir beigusies. Tāpēc aizsargproteīni ir ideāli rezerves proteīnu funkciju pildīšanai.

Salicilskābe.

Atklāšana.

Amerikas indiāņi un senie grieķi netakarīgi viens no otra jau gadsimtiem ilgi zināja, ka vītulu miza un lapas palīdz ārstēt drudzi un saaukstēšanos. Tikai 1828. gadā Johans Buhners no Minhēnes izolēja salicilspirta glikozīdu - salicilīnu. 1838. gadā deva nosaukumu - salicilskābe. Sintētisko salicilskābi sāka komerciāli ražot Vācijā 1874. gadā. Aspirīnu, kas bija komerciāls nosaukums acetilsalicilskābei, sāka ražot Baijēra kompānija 1898. gadā. Pieder fenolu savienojumu grupai. Biosintezējas no aminoskābes fenilalanīna.

Efeki.

Salicilskābe ir kalorigēna viela, kas izsauc termogēni *Arum* ģints liljām. Pirmo reizi šo parādību aprakstīja Lamarks 1778. gadā. Novērota arī citās augu ģintīs. Ziedu temperatūra ziedēšanas sākumā paceļas par 14 ° virs vides temperatūras, kas izsauc amīnu un indolu savienojumu pāriešanu gāzveida stāvoklī un spēcīgas nepatīkamas smakas rašanos, kas pievilina apputeksnētājus. 1937. gadā Van Herks uzskatīja, ka tas saistīts ar ūdenī šķīstošas vielas kalorigēna, darbību. Tikai 1987. gadā izdevās šo savienojum izolēt un pierādīt, ka tā ir salicilskābe. Tās darbība saistīta ar cianīda nejutīgā alternatīvā nefosforilējošā elektronu transporta ceļa indukciju (alternatīvā oksidāze).

Varētu būt vispārēja nozīme rezistencē pret patogēniem, jo inducē 'pathogenesis-related proteins, PRPs'. Paldzina ziedu saglabāšanos, inhibē etilēna biosintēzi un sēklu dīgšanu, bloķē ievainojuma atbildi, atgriež ABA efektus. Endogēnās funkcijas jānoskaidro. Piedalās sistēmiski iegūtās rezistences nodrošināšanā pretpatogēnu aizsargreakciju regulācijā.

Vides signāli: uztveršana un atbildes reakcijas.

Augu kustības.

1880. gadā Čārlzs un Frensiss Darvini izdeva darbu *The Power of Movements in Plants*, kur aprakstīja augu kustības, kas bieži tiek izskaidrotas kā to adaptācija videi. Vēl pirms viņiem Jūliuss fon Sakss izgudroja klinostatu, ko var lietot fototropisma un gravitropisma pētījumos. Tā kā augu kustības ir ļoti daudzveidīgas, eksistē dažādi veidi to sistematizēšanai un aprakstīšanai.

Lielāko daļu visu kustību var sadalīt divās grupās: tropismi (no grieķu valodas vārda *trope*, pagriezies), kur vides stimula virziens nosaka kustības virzienu; un nastijas (no grieķu valodas vārda *nastos*, saspiest kopā), kuras izraisa ārēji stimuli, reizēm iedarbojoties uz iekšējo laika mērīšanas mehānismu, bet kur stimula virziens nenosaka kustības virzienu. Gan tropismi gan nastijas ļoti bieži saistīti ar diferencēto neatgriezenisko augšanu, bet tos var izraisīt arī diferencēta un atgriezeniska ūdens uzņemšana īpašās šūnās - motorajās šūnās, kas kopā veido pulvini (spilventiņu).

Tā kā augi neaug tumšā vakuumā, bet ir pakļauti nepārtrauktai vides faktoru iedarbībai, tās parametru izmaiņas izsauc dažādus tropismus un nastijas. Vides izmaiņu, kas izsauc auga kustību sauc par stimulu. Parasti stimulē inducē augā noteiktu procesu, kurš turpinās vēl pēc tam, kad stimulē vairs neeksistē sākotnējā formā. Auga sistēmu, kas uztver stimulu, sauc par receptoru. Kad stimulē ir uztverts, tas pārvēršas citā formā, ko parasti dēvē par signālu, kas izsauc kādu motoro atbildi, kas ir auga kustības patiesais iemesls. Tātad, jebkuras kustības gadījumā ir šie trīs etapi: uztveršana, pārvešana, atbildes reakcija. Atbilstoši šiem etapiem, katras kustības gadījumā ir jāatbild uz sekojošiem jautājumiem.

UZTVERŠANA:

- kā augs vai auga daļa uztver vides stimulu, kas izsauc atbildes reakciju?
- kur augā šis uztveršanas mehānisms ir lokalizēts?
- kāds ir uztveršanas procesa mehānisms?

Atbildes ir grūti noskaidrojamas, jo auga lapas, stumbrs un saknes nav specializēti orgāni atbildei uz kāda stimula iedarbību (kā acis vai ausis zīdītājiem).

PĀRNEŠANA:

- kā tiek pārņemts signāls no uztveršanas vietas uz orgānu, kur notiek kustība?
- kāda ir signāla daba (bioķīmiskas vai biofizikālas izmaiņas)?

ATBILDES REAKCIJA:

► kas notiek kustības brīdī?

Divi būtiski vispārīgi principi attiecībā par augu kustībām ir sekojoši: vienādi mehānismi bieži izraisa dažādas atbildes reakcijas, dažādi mehānismi var izraisīt vienādas atbildes reakcijas dažādos organismos vai arī vienos organismos.