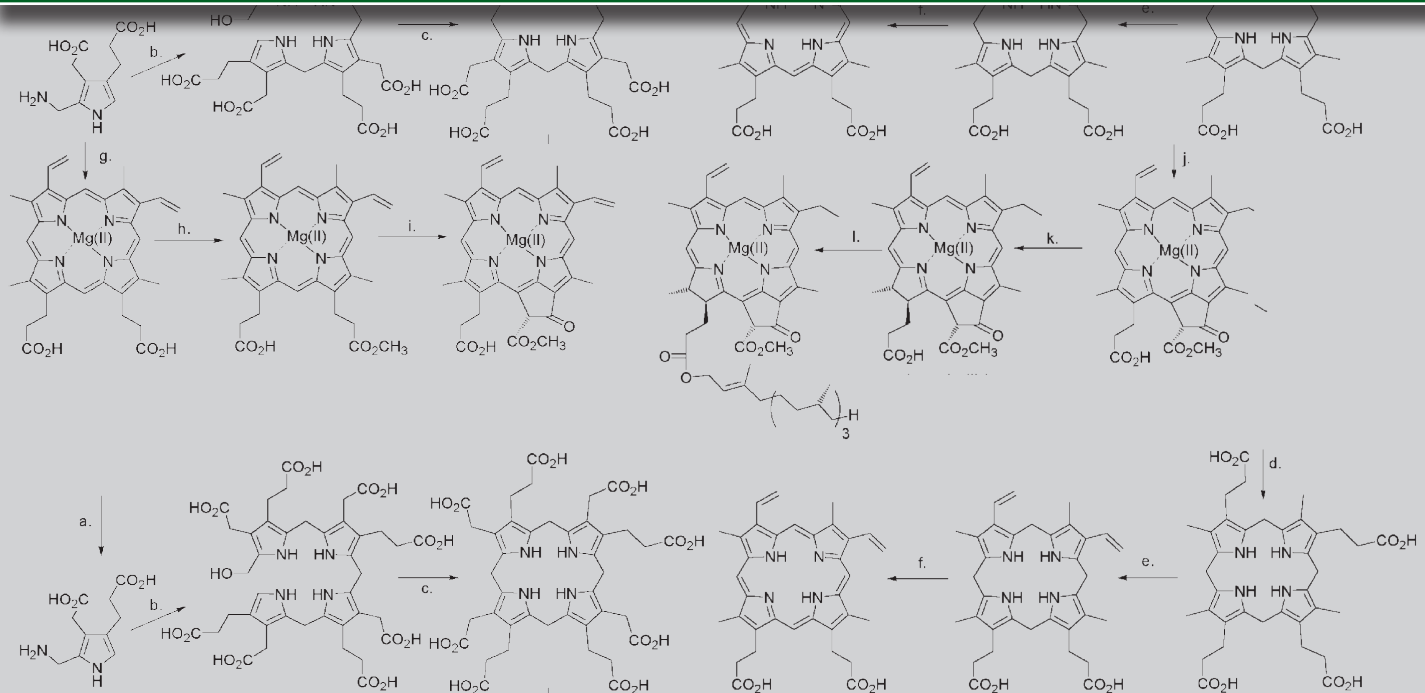
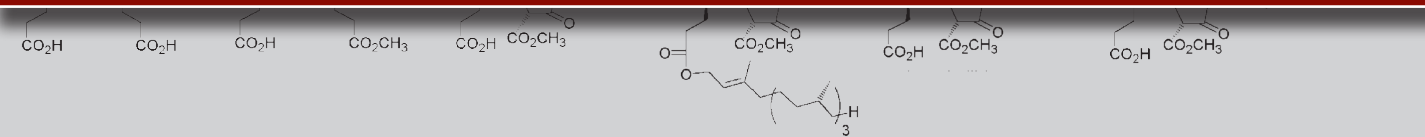




# AUGU FIZIOLOGIJA



Ģederts Ieviņš



## VII. AUGU FIZIOLOĢISKĀ ADAPTĀCIJA

7.1. Vides heterogenitāte – resursi un apstākļi	10 000
7.1.1. Resursi un apstākļi	
7.1.2. Vides heterogenitāte laikā un telpā	
7.1.3. Jēdziens par stresu	
7.2. Variabilitāte un fenotipiskais plastiskums	
7.3. Endogēnais oksidatīvais stress	
7.4. Atbildes reakcijas un aizsardzība	25 000
7.4.1. Izturības pamatmehānismi	
7.4.2. Ķīmiskā pretestība	
7.4.2.1. Proteīni	
7.4.2.2. Mazmolekulārie savienojumi	
7.4.3. Ierosinātā un pastāvīgā aizsardzība (iegūtā un pastāvīgā izturība)	
7.5. Augu adaptācijas mainīgiem abiotiskās vides apstākļiem	40 000
7.5.1. Ūdens: augsnes un gaisa mitrums	
7.5.2. Sausums	
7.5.3. Applūšana	
7.5.4. Gaisa mitrums	
7.5.2. Elektromagnētiskā radiācija: gaisma un UV starojums	
7.5.2. Palielināta fotosintētiski aktīvās radiācijas intensitāte	
7.5.3. Gaismas trūkums	
7.5.3.1. Etiolācija	
7.5.3.2. Ēnas izvairīšanās un ēnas tolerance	
7.5.4. UV starojums	
7.5.3. Temperatūra	
7.5.4. Ikdienas temperatūras izmaiņas	
7.5.5. Karstums	
7.5.6. Aukstums	
7.5.7. Sals	
7.5.4. Mehāniskās iedarbības	
7.5.5. Augsnes sastāvs (?)	
7.5.5.1. Augsnes sāļums	
7.5.5.2. Smagie metāli	
7.5.5.3. Augi – metālu hiperakumulatori	
7.5.6. Gaisa sastāvs	
7.5.6.1. O <sub>2</sub> un CO <sub>2</sub>	
7.5.6.2. Slāpekļa oksīdi	
7.5.6.3. Ozons	
7.6. Augu mijiedarbība ar citiem organismiem	30 000



- 7.6.1. Auga-auga mijietekme
  - 7.6.1.1. Epifiti
  - 7.6.1.2. Parazīti
  - 7.6.1.3. Allelopātija
- 7.6.2. Patogēni
- 7.6.3. Augēdāji
- 7.6.4. Neoplazmu veidotāji
- 7.6.5. Simbionti un endofiti
  - 7.6.5.1. Slāpekļa fiksētājas baktērijas
  - 7.6.5.2. Mikorizas sēnes
  - 7.6.5.3. Endofiti
- 7.6.6. Apputeksnētāji
- 7.6.7. Labvēlīgie augsnes mikroorganismi

Nerediģēts materiāls

## AUGU FIZIOLOĢISKĀ ADAPTĀCIJA

Ir viennozīmīgi skaidrs, ka augu mijiedarbība ar vidi, tās daudzveidīgajiem apstākļiem, saistībā ar konkrēto sugu genotipu, nosaka augu indivīdu funkcionēšanas īpatnības. Augu fizioloģijas zināšanu praktiskās pielietojšanas kontekstā, piemēram, lauksaimniecībā, ir pierasts runāt par jebkādiem suboptimāliem vides apstākļiem, kas samazina kultūraugu ražu, kā par stresa faktoriem. Līdz ar to, augu fizioloģijas funkcija ir dot zināšanas par šo stresa faktoru iespējamo negatīvo ietekmi uz augiem, minimālo un maksimālo ietekmes intensitāti, iespējamām aizsargreakcijām u.c. līdzīgiem jautājumiem, kas kopā veido kultūraugu izturības fizioloģijas sadaļu.

Tomēr, augu fizioloģijas objekts ir ne tikai kultūraugi, jo, ierobežojot izpētes objektu tikai ar mazāko daļu augu sugu daudzveidības, var nepamanīt daudzas būtiskas īpašības, kas ir nepieciešamas to funkciju izpratnei mainīgā vidē. Lai cik paradoksāli arī nebūtu, bet galvenais modeļaugš mūsdienās ir ismūžīgs viengadīgais rudērālais augs *Arabidopsis thaliana*, kurš par tādu kļuvis galvenokārt praktisku apsvērumu dēļ (viegli audzējams kontrolētos apstākļos, ir neliels genoms, savvaļā sastopam dažādi ekotipi, viegli veidot mutantus). Sprotams, ka arī *A. thaliana* specifiskās dzīves stratēģijas dēļ nevar dot atbildes uz daudziem augu-vides mijiedarbības jautājumiem.

No otras puses, jautājumam “Kāpēc augi aug tur, kur tie aug?” ir sena vēsture dažādos botānikas apakšvirzienos. Viena no ekoloģijas apakšnozarēm, t.s. paredzošā ekoloģija, pēta, vai augu sugas ar konkrētām īpašībām varēs izdzīvot situācijā ar noteiktu vides apstākļu kopumu. Tomēr, lai arī ir vispārzināms, ka vides faktoru kopums nosaka gan augu sugu izplatību, gan individuālo augu attīstību, vēsturiski vairāk uzmanība pievērsta tieši pašiem vides faktoriem, nevis augu atbildes reakciju mehānismiem uz šo faktoru intensitātes izmaiņām. No augu fizioloģijas viedokļa, augstāk uzdoto jautājumu varētu formulēt sekojoši: “Kādas morfoloģiskās un fizioloģiskās īpašības (pielāgojumi jeb adaptācijas) ir nepieciešamas augam, lai veiksmīgi augtu un vairotos dotajā vietā vai konkrētajos vides apstākļos?” Zināšanas par augu morfoloģiskajām un bioķīmiskajām īpašībām, kas nepieciešamas to efektīvai funkcionēšanai attiecībā uz noteiktu apstākļu kopumu, principā var dot iespēju saprast gan augu sabiedrību sastāvu, gan paredzēt veģetācijas izmaiņas klimata mainības rezultātā, gan arī, veidot pamatu izpratnei par praktiskiem pasākumiem kultūraugu optimālākai audzēšanai pasaules pārtikas problēmu risināšanas kontekstā.

## 7.1. VIDES HETEROGENITĀTE, STRESS UN PIELĀGOŠANĀS

Augus ietverošo fizisko vidi veido gan dažādi ķīmiskie un fizikālie faktori, gan citi to tuvumā mītošie organismi. Telpiski vidi var iedalīt atmosfērā (gaiss), hidrosfērā (ūdens) un pedosfērā (zeme vai augsne), taču biežāk konkrētās vides īpašības izmanto, lai definētu augu ģeogrāfijas vienību biotopu jeb augteni vai organismu apvienību biocenozi. Būtiskākais no augu fizioloģijas viedokļa ir tas, ka vides apstākļi attiecībā uz dažādu faktoru intensitāti ir mainīgi pēc definīcijas.

Augu prasības attiecībā uz augšanas vidi un tai piemītošajām īpašībām saistītas pirmkārt ar universālām uz oglekļa savienojumiem balstītas dzīvības prasībām. Otrkārt, augi kā indivīdi nespēj mainīt savu atrašanās vietu un tāpēc nevar izvairīties no nelabvēlīgas vides apstākļu izmaiņas. Augi arī nespēj aktīvi regulēt ķermeņa temperatūru, toties spēj uzturēt ievērojami augstāku audu ūdens saturu nekā apkārtējā vidē. Treškārt, augi ir autotrofi organismi, kas izmanto Saules gaismu, lai iegūtu enerģiju no metaboliskajām reakcijām caur fotosintēzi.

### 7.1.1. Resursi un apstākļi

Visus vides faktoros, kas var ietekmēt augus, vai arī, kas ir nepieciešami augu eksistencei, var iedalīt resursos un apstākļos. Resursus parasti definē kā faktoros, kuri tiek patērēti, un, līdz ar to, tos nevar izmantot atkārtoti. Būtiska īpatnība ir tā, ka dzīvie organismi konkurē par resursu izmantošanu. Tomēr, atsevišķos gadījumos, resursi ir pieejami vidē tik lielā daudzumā (koncentrācijā), ka konkurence par to izmantošanu praktiski nepastāv, un tā tas ir gan  $O_2$ , gan  $CO_2$  gadījumā. Neraugoties uz to, gan  $O_2$ , gan  $CO_2$  var būtiski ierobežot augu augšanu īpašās situācijās, piemēram, augiem atrodoties ūdens vidē vai arī, specifiskos audos. Būtiska konkurence pastāv par telpu gan augsnē, gan virs zemes, tomēr telpa netiek "patērēta" tiešā nozīmē un to var izmantot atkārtoti. Gaisma ir plaši pieejama uz Zemes virsmas, taču tās intensitāte un kvalitāte būtiski mainās atkarībā no klimata apstākļiem, diennakts laika un sezonas, bet augi ar savu lapotni konkurē par gaismas uztveršanu.

Principā, augiem kā uz oglekļa savienojumu daudzveidības pamata veidotiem organismiem, ir tādas pašas galvenās "prasības" pret vides faktoriem (abiotiskajiem faktoriem), kā citām dzīvajām būtnēm. Pirmkārt, oglekļa savienojumu universāls šķīdinātājs ir ūdens, ko augi uzņem no augsnes, un lielākā daļa enzimatisko reakciju notiek ūdens vidē, kas veido šūnu citoplazmas fāzi. Ūdens piedalās arī bioķīmiskajās reakcijās kā substrāts vai produkts un ir arī elektronu galējais akceptors fotosintēzē, un tas ir arī protonu (ūdeņraža jonu) principiālais avots. Specifiski augiem, ūdens iztvaikošana

caur lapu atvārsnītēm ir daļa no mehānisma, kas nodrošina tālo transportu auga organismā. Otrkārt, visizplatītākais elements dzīvajos organismos ir ogleklis, un augi to iegūst, ieslēdzot caur atvārsnītēm uzņemto  $CO_2$  organisko savienojumu skeletos. Šūnu elpošanā un citos procesos vajadzīgais skābeklis arī nonāk augā caur atvārsnītēm, bet visus citus nepieciešamos elementus (N, P, K u.c.) augi iegūst jonu veidā no augsnes. Treškārt, fotosintēzes fotoķīmisko reakciju darbināšanai ir nepieciešama gaisma, un tā, atkarībā no kvalitatīvajām īpašībām, darbojas arī kā signāls attīstības procesu regulācijā. Ceturtkārt, lai nodrošinātu ūdens šķidro stāvokli, kā arī uzturētu makromolekulas aktīvā stāvoklī, nepieciešama noteikta vides temperatūra. Piektkārt, augiem ir nepieciešams atbilstošs substrāts (augšne) sakņu nostiprināšanai un ūdens un minerālvielu uzņemšanai, kā arī, telpa augsnē un virs zemes atbilstoši sakņu un dzinumam izvietojumam. Bez šiem minētajiem faktoriem, augiem nepieciešams arī noteikts atmosfēras spiediens un gravitācijas spēks, taču šie apstākļi ir vienādi piemēroti augu vajadzībām uz visas Zemes virsmas.

Bez tam, ir visai daudz citu fizikāli-ķīmisko faktoru, kas tiešā veidā augu funkcionēšanai nav nepieciešami, un drīzāk ir ar nelabvēlīgu ietekmi, un tie var būt gan dabiski, gan cilvēka radīti (antropogēni). No šādiem dabiskajiem faktoriem ir jāmin ultravioletais B starojums, kas ir bīstams dzīvībai, bet pret kuru augi spēj aizsargāties izvairoties no tā vai absorbējot to. Savukārt, antropogēnas izcelsmes nelabvēlīga faktora piemērs ir ozona saturs atmosfēras zemākajos slāņos, kas rodas fotoķīmisko procesu rezultātā no automašīnu



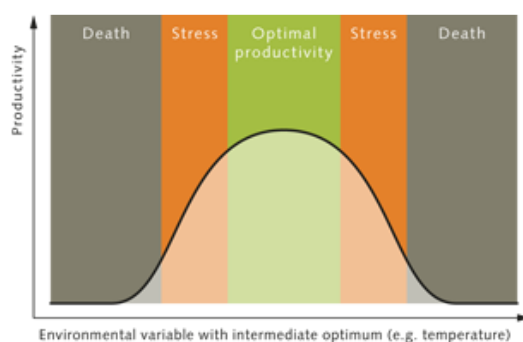
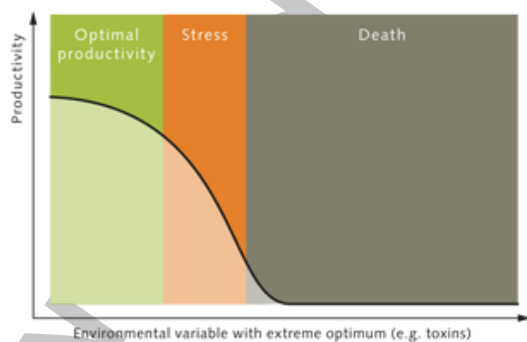
izplūdes gāzēm un citiem gaisa piesārņojuma komponentiem. Paaugstināts nebiogēno smago metālu saturs augsnē var būt gan dabisku, gan antropogēnu procesu izraisīts.

Attiecībā uz citiem dzīvajiem organismiem (biotiskie faktori), augiem evolūcijas procesā izveidojušās atšķirīga veida mijiedarbības ar dažādu grupu pārstāvjiem. Ar dažiem tās ir savstarpēji izdevīgas (mutuālistiskas), kā piemēram, mikorizu veidojošo sēņu un augu sadarbības gadījumā vai apputeksnētāju kukaiņu un ziedošo augu gadījumā. Ar citiem šai mijiedarbībai ir negatīva ietekme uz augu, kā piemēram, mikrobiālo patogēnu un augēdāju kukaiņu gadījumā. Atsevišķu iedarbību raksturs līdz galam vēl nav izprasts, kā piemēram, attiecībā uz mikrobiālajiem endofītiem un gallus (pangas) veidojošajiem posmkājiem. Dažos gadījumos augs gūst vienusēju labumu, kā piemēram, kukaiņēdāji augi un mikoparazitiskie augi. Atsevišķas augu sugas var parazitēt arī uz citiem augiem, gūstot no šīs mijiedarbības vienusēju labumu.

Attiecībā uz augiem nepieciešamo faktoru intensitāti (fizikālu faktoru gadījumā) vai koncentrāciju (ķīmisku faktoru gadījumā) pastāv noteikts optimālā daudzuma diapazons, kas konkrētajam augam ir nepieciešams visefektīvākajai funkcionēšanai (0.–0. attēls). Mazāks vai lielāks daudzums ārpus šī optimālā diapazona (suboptimāls daudzums) var izraisīt auga augšanas un attīstības samazinājumu, bet kritiskās minimālās un maksimālās vērtības nav piemērotas augu eksistencei un izraisa to bojāeju. Konkrētais sakarības raksturs jebkura faktora

gadījumā būs atkarīgs no auga ģenētiski noteiktās spējas pielāgoties tā izmaiņām. Jāņem arī vērā, ka pat viena individuālā organisma dažādiem procesiem var būt nepieciešams atšķirīgs vienu un tā paša faktora intensitātes optimums. Attiecībā uz augiem nevajadzīgajiem faktoriem, to daudzuma pieaugums līdz noteiktai sliekšņa vērtībai neizsauc nekādas izmaiņas augos, bet tālāka palielinājuma rezultātā negatīvā ietekme pakāpeniski pieaug, līdz izraisa auga bojāeju (0.–0. attēls).

Reālajā situācijā dabā, agroekosistēmā un arī t.s. kontrolētajos apstākļos siltumnīcā vai audzēšanas kamerā uz augu iedarbojas vesels vides faktoru kopums, un daudzi no tiem var nebūt optimuma zonā. Bez tam, dažādiem faktoriem var būt gan antagoniska, gan sinerģiska iedarbība uz konkrēto augu, gan iedarbības veidam, gan intensitātei mainoties atkarībā no citu faktoru intensitātes. Ņemot vērā sarežģīto mijiedarbību starp vides faktoriem kā resursiem un apstākļiem, vietā aizrādīt uz kādu plaši izplatītu, taču kļūdainu pieņēmumu, ka slikta augu augšana vienmēr saistīta ar nepieciešamo resursu trūkumu. Līdzīgi tam, augšanai uzlabojoties, parasti pieņem, ka ir uzlabojusies auga apgāde ar resursiem. Tomēr, lielāko daļu vides faktoru intensitātes izmaiņu augu spēj uztvert kā signālu, kas var izraisīt noteiktas fizioloģiskās izmaiņas, ietverot arī augšanas inhibēšanu vai aktivāciju. Viens šāds piemērs ir saistīts ar kāpu augu reakciju uz apbēšanu ar smiltīm, kad tumsā nonākušajos dzinumos notiek hormonu līdzsvara izmaiņas, kas izsauc fotosintēzes gēnu apspiešanu vienlaicīgi ar šūnu dališanās un stiepšanās veicināšanu.



**7.–1. attēls.** Parastās priedes (*Pinus sylvestris*) pieauguši indivīdi, kas parāda būtisku fenotipisko plastiskumu dažādās augšanas vidēs. A, mežā; B, purvā; C, atklātā vietā.

### 7.1.2. Vides heterogenitāte laikā un telpā

Vides faktoru heterogenitāte ir viena no fundamentālākajām apkārtējās vides īpašībām ar visbūtiskākajām sekām attiecībā uz dzīvajiem organismiem, tai skaitā, augiem. Heterogenitāte kā atšķirīgas dažādu faktoru intensitātes novērojama gan laikā, gan telpā. Abu veidu heterogenitāte parādās visdažādākajos līmeņos, no mikrofluktuācijām (minūšu laikā) un mikrotelpas atšķirībām (centimetru attālumā) līdz liela mēroga svārstībām (gadi un tūkstoši kilometru). Kopumā, vides heterogenitāte ir radījusi skaidri izteiktu dzīvo būtņu organizāciju laikā un telpā, izpaužoties kā darbības diennakts ritmiskums, no vienas puses, un dažādu telpisko struktūru (mikrobiotopi, biotopi, biomi, ekotipi u.c.) rašanos. Kā jau analizēts iepriekš, organismu bioķīmiskās un fizioloģiskās īpatnības atļauj tiem optimāli darboties tikai noteiktā vides faktoru intensitātes diapazonā, kas ir salīdzinoši šaurs, salīdzinot ar dabā iespējamām variācijām, tāpēc ir svarīgi saprast faktoru izmaiņu raksturu un tās iespējamās sekas.

Vides heterogenitāti laikā var definēt kā atbilstošu fizikālo un ķīmisko faktoru (resursu un apstākļu) secīgas izmaiņas auga tiešajā apkārtnē. Heterogenitātei laikā piemīt dažādas īpašības jeb aspekti – tā ir konkrētā faktora amplitūda (cik daudz?), frekvence (cik bieži?) un ilgums (cik ilgi?). Būtiski arī, vai noteikta veida izmaiņu iestāšanās kaut kāda laika perioda robežās ir neizbēgama un vai to iestāšanās notiek ar zināmu periodiskumu, tātad, to iestāšanās laiks ir “paredzams”. “Paredzamība” ir ļoti būtiska iespējamās pielāgošanās kontekstā, jo tikai tādām specifiskām vides faktora izmaiņām, kas atkārtojas pietiekami bieži un noteiktā laikā, ir iespējams izstrādāt pielāgošanās mehānismus (0.–0. tabula).

Izteiktākās vides faktoru izmaiņas laikā pamatā notiek divu atšķirīgu globālu astronomisku sistēmu iespaidā, un tās ir diennakts izmaiņas un sezonālās (annuālās) svārstības. Vides faktoru stingri paredzamās diennakts svārstības ir saistītas ar Zemes apgriešanos ap savu asi 24 h laikā un gaismas izmaiņām kā tiešām sekām no šī procesa. Citu faktoru (temperatūra utml.) diennakts svārstības ir sekundāras un saistītas ar apgaismojuma izmaiņām. Parasti pieņemts uzskatīt, ka diennakts izmaiņas ir

vienīgais īslaicīgo vides faktoru svārstību veids, taču izmaiņas var notikt arī daudz īsākā laikā, piemēram, grūti “paredzamā” mākoņu segas veidošanās un tās biežums, kas ietekmē veģetāciju sasniedzot fotosintētiski aktīvās radiācijas daudzumu, augšnes un objektu temperatūru u.c. Gaisa temperatūra var mainīties arī citu faktoru, piemēram, nokrišņu ietekmē.

Sezonālās izmaiņas izraisa Zemes riņķošana apkārt Saulei un Zemes rotācijas ass izmaiņas attiecībā pret orbītu un tās saistītas ar gaismas un temperatūras svārstībām mērenajos un arktiskajos apgabalos, kā arī, nokrišņu daudzuma periodisku maiņu subtropu un tropu apgabalos. Dienas apgaismotās daļas garuma (fotoperioda) gada variācijas ir īpaši izteiktas mērenajā joslā, kur veģetācijas sezonas laikā tā mainās no 12 h (marta beigās) līdz 18 h (jūnija beigās), kam seko 12 h (septembra beigās), vietai, kas atrodas 60° platumā. Polārajos apgabalos (uz ziemeļiem un dienvidiem no atbilstošā Polārā loka) diennakts gaismas perioda ilgums ir 24 h vismaz uz vienu diennakti, un attiecīgi tālāk uz ziemeļiem un dienvidiem šis ilgums palielinās. Tomēr, ne visu resursu pieejamības heterogenitāti laikā nosaka fizikāli faktori. Tā piemēram, pieejamās gaismas daudzumu ietekmē arī blakus esošā veģetācija un tai var būt izteikti sezonāls raksturs, mainoties koku aplapojumam un lakstaugu garumam.

Eksistē arī lielāka perioda vides īpašību izmaiņas, kas saistītas gan ar fizikāliem faktoriem (piemēram, Mēness ietekmētās plūdmaiņu intensitātes, kas notiek ar 27 dienu ciklu, kā arī, Saules aktivitātes 10 gadu cikli), gan globāli biosfēras procesi ar ciklisku raksturu. Šeit jāpieskaita arī t.s. globālās klimata izmaiņas, kas saistītas gan ar dabiskajiem klimata cikliem, gan antropogēno ietekmi.

Vides heterogenitāte telpā lielā mērogā saistāma ar atšķirīgiem klimata faktoriem ģeogrāfiski dažādās Zemes daļās, veidojot klimata zonas (tropu, subtropu, mērenā, arktiskā) un biomas (0.–0. tabula). Savukārt, klimata telpiskās atšķirības pārsvarā ir saistītas ar dažādo Saules enerģijas daudzumu, ko saņem Zemes dažādas daļas, kā arī, ar atmosfēras un okeānu straumju cirkulāciju, kas darbojas kā temperatūras un mitruma pārnēsēji. Mazākā telpas mērogā, arī veģetācijai ir būtiska ietekme uz lokālajiem klimata apstākļiem, it

**7.-1. tabula.** Dažādu sugu augu aukstumizturība, ko raksturo augstākā temperatūra, kas var izraisīt to bojājumus

Piemērs	Veids	Periodiskums	Amplitūda	Paredzamība	Laika paredzamība	Pielāgotība
Gaisma/mākoņi	neregulāra	< 24 h	augsta	absolūta vai augsta	nē	augsta
Sauļes gaisma	regulāra	24 h	±	absolūta	jā	augstākā
Paisums/bēgums	regulāra	diennakts	augsta	absolūta	jā	augstākā
	regulāra	mēnesis	augsta	absolūta	jā	augstākā
Sals rudenī	regulāra	sezona	augsta	absolūta	nē	augstākā
Sezonas vētras	neregulāra (?)	sezona	augsta	augsta	nē	?
Apbēšana ar smiltīm	neregulāra (?)		vidēja	augsta	nē	augsta
Augsnes erozija	neregulāra (?)		vidēja	augsta	nē	augsta
Ugunsgrēks	neregulāra		augsta	zema	nē	nav / augsta
Nobradāšana	neregulāra		vidēja	zema	nē	nav / augsta
Vulkāna izvirdums	neregulāra		augsta	zema	nē	nav

īpaši, telpiski izolētos veģētācijas kompleksos (ekosistēmās un biotopos), un tas notiek caur sarežģītu atgriezeniskās saites mehānismu. Augstums virs jūras līmeņa, reljefs un citi ģeoloģiska rakstura parametri būtiski ietekmē vides īpašības un var radīt ievērojamas izmaiņas arī vienas klimata zonas robežās. Maza mēroga vides heterogenitāte (mikroklimats), kas saistīts galvenokārt ar augšanas vides topogrāfiju un citu organismu klātbūtni, būtiski ietekmē individuālus augus un to grupas. Tieši ar mikrovides heterogenitātei var izskaidrot dažādu augu sugu vienlaicīgu eksistenci (koeksistenci) viena veģētācijas tipa (biotopa) robežās, kas neizraisa labāk adaptētās sugas selektīvas konkurences radītu vienas sugas dominanci. Dažas augu īpašības ar adaptīvu nozīmi ir vērstas uz veiksmīgu izdzīvošanu tieši mikrovides heterogenitātes apstākļos, piemēram, klonalitāte kā iespēja pielāgoties resursu (ūdens un minerālvielu) nevienmērīgam sadalījumam augsnē.

Biotiskie faktori (citu organismu iespējamā klātbūtne), kas potenciāli var ietekmēt augus (konkurējošie augi, augēdāji, simbionti, apputekšnetāji u.c.), to daudzuma un aktivitātes

aspektā, arī fluktuē laikā un telpā, pakļaujoties sarežģītu abiotisko un biotisko mijiedarbību ietekmei, un to parādīšanās periodiskums ir “paredzams” tikai kontekstā ar visu to ietekmējošo vides apstākļu kompleksu.

Ne visa vides heterogenitāte ir funkcionāla attiecībā pret augu, jo ne visas faktoru izmaiņas vai atšķirības augi ir spējīgi uztvert un, arī uztveršanas gadījumā, tās var neradīt ne tiešu ietekmi uz auga struktūrām, ne arī kontrolētas gēnu ekspresijas izmaiņas auga audos. Tātad, vides informācijai var būt dažāda kvalitāte, un ir būtiski eksperimentāli atšķirot funkcionāli nozīmīgo informāciju no “vides trokšņa”. Pat periodiski mainīgs vides faktors ar skaidri izteiktu izmaiņu veidu var būt neitrāls attiecībā pret augu, jo faktoru neitralitāte attiecībā pret augiem pati par sevi nerada biotopa homogenitāti.

### 7.1.3. Jēdziens par stresu augu bioloģijā

Ne tikai bioloģijā kopumā, bet arī augu fizioloģijā un ar to saistītajos zinātniskajos virzienos terminu “stress” lieto visai plaši, iespējams, pat pārāk

**7.-1. tabula.** Dažādu sugu augu aukstumizturība, ko raksturo augstākā temperatūra, kas var izraisīt to bojājumus

Telpas mērogs	Faktori	Attālumi	Rezultāts
Ģeogrāfiskās (klimata) zonas	temperatūra, gaisma, sezonālitate, mitrums	1000-km	biomi
Lokālās klimata zonas	augšne, mitrums, gaisma, biotiskie faktori	km, 100-m	ekosistēmas, biotopi
Mikrovides heterogenitāte	augšne, temperatūra, gaisma, biotiskie faktori	10-m, cm	sugu koeksistence

Vides heterogenitāte, plastiskums un adaptācijas



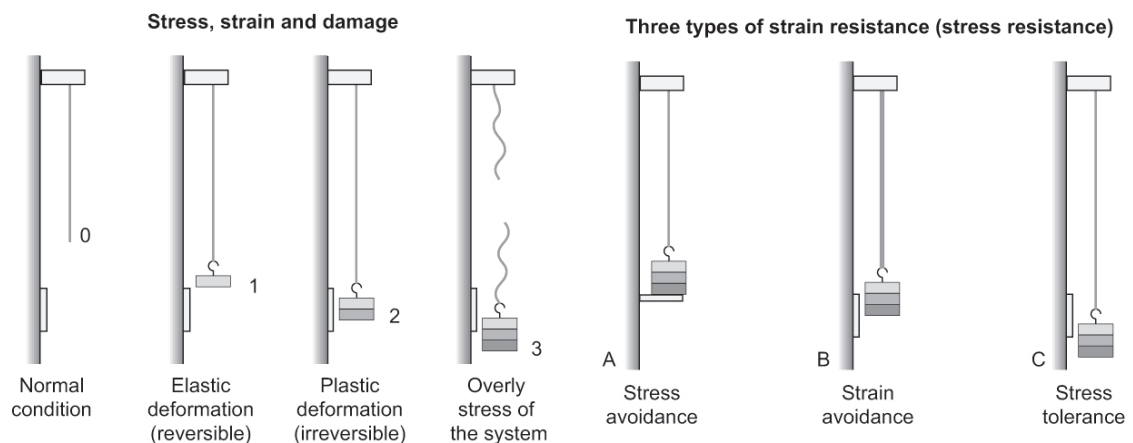
plaši, pie tam, neiedziļinoties konkrētā definīcijā. Kā jau minēts 7.–1. pielikumā, stress ar nozīmi “spriegums” varētu būt izmantojams kā analogija augu atbildes reakciju aprakstīšanai nelabvēlīgiem vides apstākļiem, jo ne zīdītāju endokrinoloģijas (ģenerālais adaptācijas sindroms), ne emocionālā stresa (eustress un distress) teorijas augiem tiešā veidā nav izmantojamas. Tomēr, neraugoties uz precīzas, vispārpieņemtas stresa definīcijas iztrūkumu augu fizioloģijā, šis jēdziens tiek plaši lietots ne tikai kā sinonīms nelabvēlīgu apstākļu apzīmēšanai, bet arī dažādu iepriekšminēto teoriju pielāgošanai attiecībā uz augiem.

Pirmais stresa koncepciju mehānikas izpratnē attiecībā uz augiem izmantoja LEVITT 1972. gadā, savā monogrāfijā “Responses of Plants to Environmental Stresses” aprakstot vides stresa ietekmi uz augiem. LEVITT salīdzina stresa faktoru ar ārējo spēku, kas vispirms izraisa ķermeņa atgriezenisku (elastisku) deformāciju, kam, spēka intensitātei turpinot pieaugt, seko neatgriezeniska (plastiska) deformācija. Spēkam pārsniedzot kādu noteiktu robežu, notiek pārslodze un ķermenis salūzt (0.–0. attēls). Atšķirība starp bioloģisko un mehānisko stresu ir divos aspektos: (1) tā kā augs var izveidot barjeras starp savu dzīvo vielu un vides stresu, tas ir jāmēra nevis spēka, bet gan enerģijas vienībās; (2) tā kā stress augiem var būt saistīts ar ievainojumu rašanos (netagriezeniska jeb plastiska deformācija), tas jādefinē kā jebkurš vides faktors,

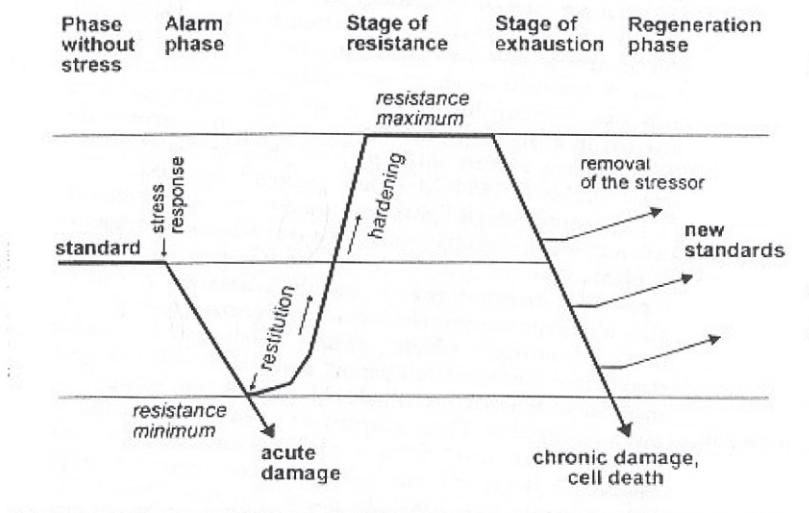
kas var radīt potenciāli ievainojošo spriedzi dzīvajā organismā.

LARCHER grāmatā “Physiological Plant Ecology” izveidoja jaunu stresa koncepciju, pamatojoties uz SELYE un LEVITT idejām, atdalot labvēlīgā (eustress) un nelabvēlīgā (distress) ietekmi. Viens no augu stresa pētījumu pionieri HELMUTH LICHTENTHALER izmantoja LARCHER idejas un ģenerālās adaptācijas sindroma modeli, lai radītu stresa sindroma atbildes modeli augos (0.–0. attēls). LARCHER un LICHTENTHALER modelis definē tās pašas trīs zināmās fāzes, kā adaptācijas sindroma modeli, bet nepaskaidrojot, kādas specifiskas auga atbildes reakciju izmaiņas notiek šo fāžu pārejās. Interesantākais šajā modelī ir tas, ka tiek definēta “maksimālās rezistences” stadija, kas itkā pārsniedz “normālo” fizioloģiju jeb homeostāzi. Lai arī var saprast, ka šeit patiesībā domāts ierosināts regulācijas sistēmu stāvoklis, un šķītamais darbības optimalitātes palielinājums parādās tikai attiecībā uz nelabvēlīgā faktora ietekmi, kāda tā būtu bez atbilstošas pielāgošanās, šāds grafiks liek domāt, ka “nedaudz” nelabvēlīgi apstākļi ir optimālāki nekā pilnībā labvēlīgi apstākļi. LICHTENTHALER vēl “pielej eļļu uguni”, sakot: “A mild stress may activate cell metabolism, increase the physiological activity of a plant, and does not cause any damaging effects even at a long duration. Such a mild stress is favourable for plants.”

Citu autoru darbos var atrast dažādas variācijas



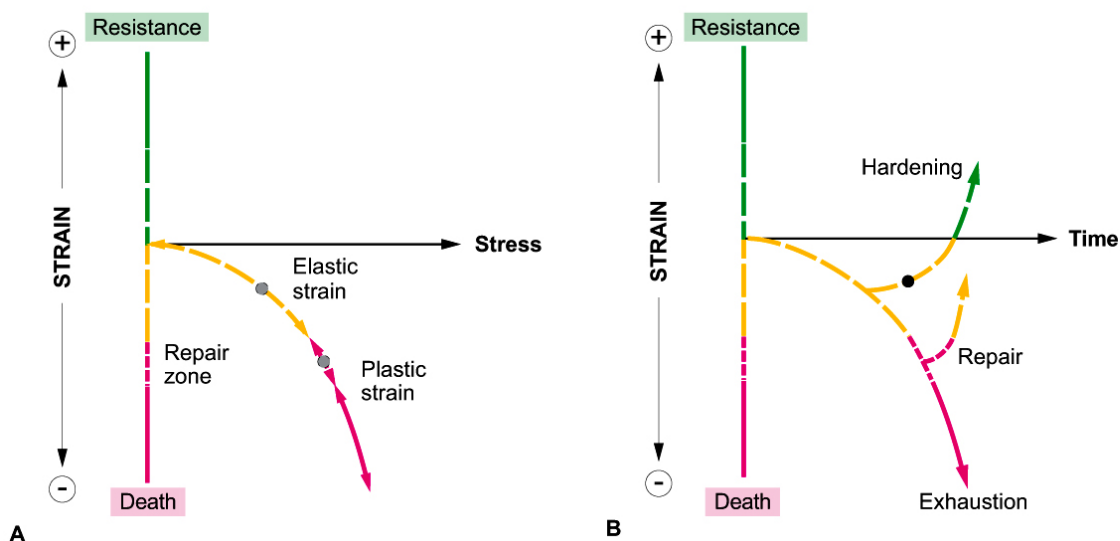
5.–1. attēls. JÁNOS (HANS) HUGO BRUNO SELYE (1907–1982), ungāru izcelsmes kanādiešu endokrinologs, vispārējā adaptācijas sindroma teorijas radītājs.



**5.-1. attēls.** JÁNOS (HANS) HUGO BRUNO SELYE (1907–1982), ungāru izcelsmes kanādiešu endokrinologs, vispārējā adaptācijas sindroma teorijas radītājs.

gan par mehāniskā, gan endokrinoloģiskā, gan emocionālā modeļa izmantošanu augu pielāgošanās teorijas skaidrojumos (0.-0. attēls). Augiem atbilstošāku stres modeļi, ņemot vērā konkrētas metabolisma īpatnības nelabyvēlīgos

apstākļos saistībā ar skābekļa aktivācijas procesiem, mēģināja radīt ERICH ELSTNER. Pamatojoties uz metabolisma prevalējošo reakciju un to iespējamās regulācijas izmaiņām, ELSTNER nodedinēja “stresa punktu”, ko raksturo pāreja no paplašināta, taču

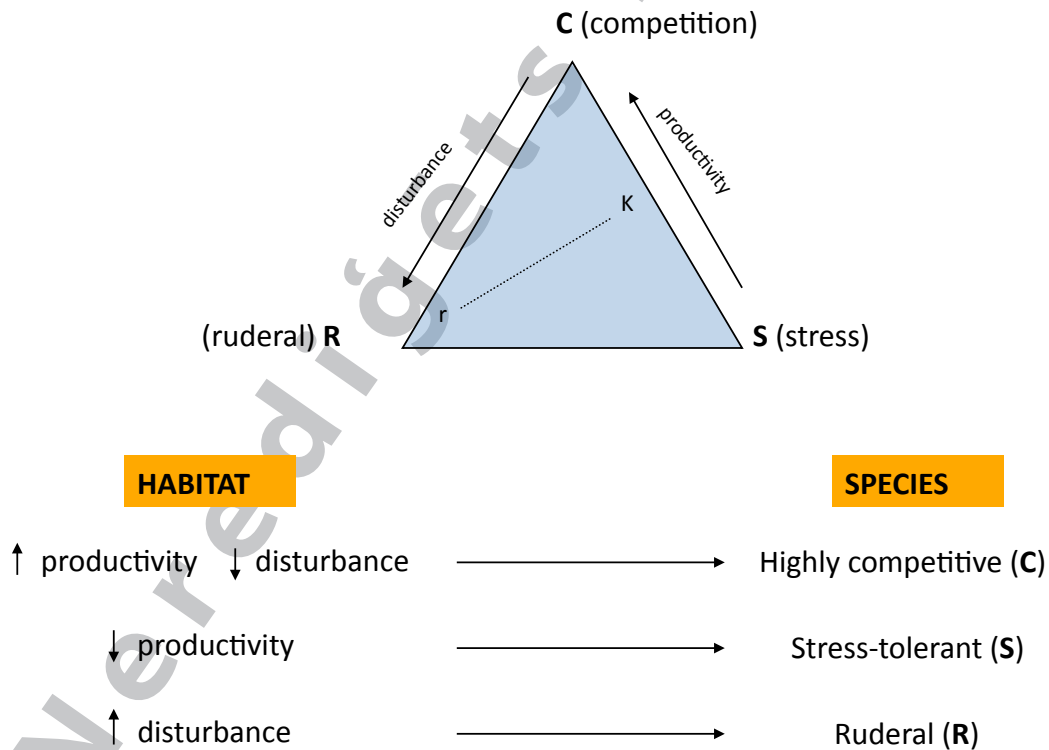


**5.-1. attēls.** JÁNOS (HANS) HUGO BRUNO SELYE (1907–1982), ungāru izcelsmes kanādiešu endokrinologs, vispārējā adaptācijas sindroma teorijas radītājs.

pilnībā atgriezeniska metabolisma uz bojātu un daļēji neatgriezenisku metabolismu. Lai arī šī ideja tālāk nav tikusi attīstīta, ir skaidrs, ka patiesībā šeit ir runa par līdzsvaru starp auga vadītājām (ģēnu ekspresijas) izmaiņām un nelabvēlīgā faktora tiešo destruktīvo ietekmi, kā arī, aizsargreakciju autotoksicitāti utml., kas tālāk ir analizēta sadaļā 0.0.0. “Paplašinātais metabolisms” ELSTNER modeļa gadījumā patiesībā ir tas pats, kas “maksimālā rezistence” LICHTENTHALER modeļi, kurš nav nepieciešams optimālos apstākļos, bet nelabvēlīgu apstākļu ietekmē dod iespēju aizsargāt iekšējo vidi un cīnīties ar to izraisītajām sekām.

Interesanta teorētiskā augu stresa idejas attīstība notika augu ekoloģijā saistībā ar J. PHILIP GRIME formulēto augu stratēģiju teoriju. Terminu “stress” kā fizioloģisku augu reakciju uz resursu trūkumu GRIME pretnostatīja terminam “traucējumi” (angl. *disturbance*). Iespējams, ka apzīmējums “traucējumi” sākotnēji nācis no ainavu ekoloģijas, kur tas apzīmē jebkādu notikumu (dabisku procesu), kas būtiski

izmaina sistēmas variācijas veidu (heterogenitāti) attiecībā gan uz struktūru, gan funkciju. Līdz ar to, stress GRIME izpratnē ir “ārēji apstākļi, kas ierobežo sausās masas veidošanos”, bet traucējumi – “augu biomasas destrukcija ārēja abiotiska, biotiska vai antropogēna faktora ietekmē”. Analizējot konkrētas dabiskās augu sabiedrības, GRIME nonāca pie secinājuma, ka tās atšķiras pēc šo divu faktoru grupu relatīvā daudzuma tajās, bet atbilstoši tam, augus var pieskaitīt vienai no trijām stratēģijām (0.–0. attēls). Zemu traucējumu un zema stresa (liela produktivitāte) apstākļos aug konkurenti, bet stresa tolerantie augi aug zemu traucējumu un liela stresa (zema produktivitāte) apstākļos. Abās situācijās nav novērojami biomasas zudumi. Savukārt, augstu traucējumu un zema stresa (liela produktivitāte, liels biomasas zudums) situācijā aug augi ar ruderālo stratēģiju. GRIME uzskata, ka augstu traucējumu un augsta stresa apstākļos neviena suga nespēj izdzīvot, tāpēc arī nav šādai situācijai atbilstošas stratēģijas.



5.–1. attēls. JÁNOS (HANS) HUGO BRUNO SELYE (1907–1982), ungāru izcelsmes kanādiešu endokrinologs, vispārējā adaptācijas sindroma teorijas radītājs.

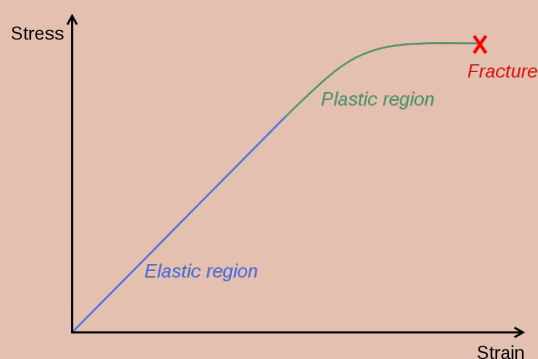


## Pielikums 7–1. JĒDZIENA “STRESS” ATTĪSTĪBA DAŽĀDĀS NOZARĒS

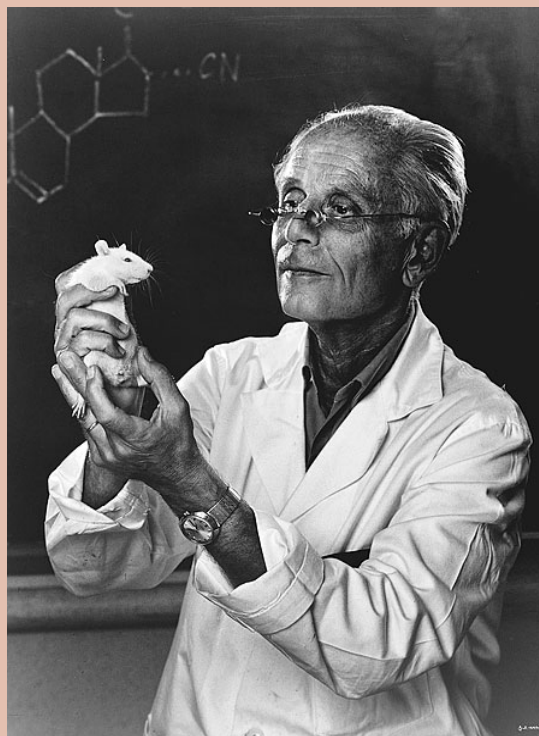
Termina “stress” sākotnējā specifiskā lietojuma sfēra ir fizika, mehānikas apakšnozare, kur stresu definē kā fizikālu lielumu (spēks uz laukuma vienību), kas izsaka iekšējo spēku, kādu cita uz citu rada blakus esošas daļiņas makroskopiski viendabīgā materiālā. Savukārt, stress izraisa spriegumu (angl. *strain*), kas ir normalizēts deformācijas mērs, kas parāda daļiņu nobīdi attiecībā pret sākotnējiem izmēriem. Līdz ar to, sprieguma jēdziens ir ļoti būtisks objektu iespējamās deformācijas aprakstīšanā, tos pakļaujot ārējā spēka ietekmei. Stresa un sprieguma attiecību īpatnības konkrētajam objektam, kas saistītas ar tā materiālo sastāvu, ļauj prognozēt elastisko deformāciju iespējas un pāreju uz plastisko deformāciju, kam seko objekta salūšana (0.–0. attēls).

Bez tam, jēdzienu “stress” lieto arī citās nozarēs, piemēram, lingvistikā, lai raksturotu uzsvāru jeb akcentu kā noteiktu zilbju uzsvēršanu vārdā vai noteiktu vārdu uzsvēršanu teikumā.

Mūsdienās visplašākā termina “stress” lietošanas joma zinātnē ir medicīna un bioloģija, un tas kļuvis arī par vispārlietotu sadzīvisku terminu jebkādas negatīvas ietekmes apzīmēšanai. Pirmais, kas sāka izmantot šo jēdzinu bioloģijā, bija HANS SELYE, ungāru endokrinologs, kurš strādāja Kanādā (0.–0. attēls). Cita starpā, SELYE uzskata par vienu no pasaules ražīgākajiem zinātniekiem, jo viņš ir vairāk nekā 1700 zinātnisko rakstu, 15 monogrāfiju un 7 populārzinātnisku grāmatu autors. Objektivitātes dēļ jāatzīmē, ka ilgu laiku HANS SELYE strādāja kā ASV lielāko tabakas ražošanas kompāniju konsultants, saņēma lielu finansējumu saviem pētījumiem no ražotājiem un arī piedalījās smēķēšanu veicinošās kampaņās.

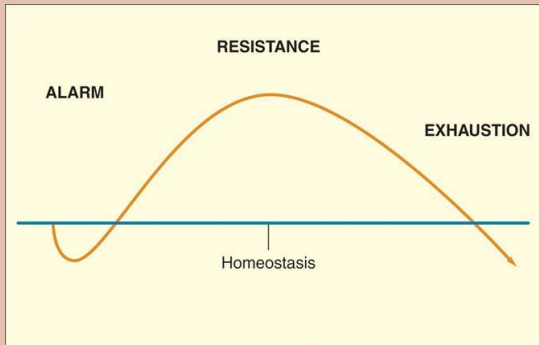


5.–1. attēls. Eksperimentālā iekārta ksilēmas sulas pārvietošanās pētījumiem.



5.–1. attēls. JÁNOS (HANS) HUGO BRUNO SELYE (1907–1982), ungāru izcelsmes kanādiešu endokrinologs, vispārējā adaptācijas sindroma teorijas radītājs.

SELYE atklāja un aprakstīja vispārējo adaptācijas sindromu (angl. *general adaptation syndrome*) endokrinoloģijā kā nespecifisku zīdītāju organisma hormonālās sistēmas reakciju uz kaitīgu vielu ietekmi. Sindromu raksturo organisma hormonālo dziedzeru pāreja uz trauksmes (angl. *alarm*) stadiju 5 līdz 48 h pēc iedarbības saņemšanas, kam seko rezistences fāze (angl. *resistance*). Trauksmes stadijas laikā notiek endokrīno dziedzeru samazināšanās, temperatūras kritums, gremošanas sistēmas eroziju veidošanās u.c., bet rezistences fāzi raksturo ķermeņa svara pieauguma apstāšanās, adrenotropiskās sistēmas aktivēšanās, gonadotropās sistēmas apstāšanās u.c. Ja iedarbība turpinās ilgstoši (1 līdz 3 mēneši), atjaunojas 1. fāzes simptomi un sākas izsīkuma fāze (angl. *exhaustion*), kas var izraisīt organisma bojāeju. Vēlāk SELYE nedefinēja vispārējās adaptācijas sindromu kā akūtu, nespecifisku, vispārēju organisma atbildes reakciju uz dažādu aģentu (aukstums, ķirurģiska iejaukšanās, muskuļu pārpūlēšana, toksisku savienojumu



5.-1. attēls. Eksperimentālā iekārta ksilēmas sulas pārvietošanās pētījumiem.

subletālas devas) izraisītiem bojājumiem. Savā pirmajā zinātniskajā publikācijā par šo tēmu “A syndrom produced by diverse nocuous agents” žurnālā *The Journal of Neuropsychiatry and Clinical Neurosciences* 1936. gadā SELYE neizmantoja terminu “stress”, bet sāka lietot to vēlāk. Patiesībā SELYE vēlējās norādīt uz analogiju starp kaitīgās ietekmes izraisīto hormonālās sistēmas aktivācijas pakāpi organismā un mehāniskā spēka izsaukto iekšējo spriegumu fiziskā ķermenī (angl. *strain*), taču, pilnībā nepārvaldīdams angļu valodu, izvēlējās nepareizo terminu (angl. *stress*). SELYE ir atbildīgs arī par termina “stress” lietošanas sfēras paplašinājumu no endokrinoloģijas uz psiholoģiju, un tālāk tas tika pārņemts arī dažādās bioloģijas apakšnozarēs, apzīmējot vispārēju organisma reakciju uz nelabvēlīgu apstākļu ietekmi. Vēl vairāk visu sarežģīja tas, ka par stresu sāka saukt

ne tikai organisma atbildes reakciju, bet arī pašus faktoros, kas to izraisa, lai gan, pēc būtības, tie būtu jādēvē par stresoriem.

Psiholoģijā stresu saista nevis ar ārējo ietekmi kā tādu, bet gan ar cilvēka emocionālo reakciju uz šo ietekmi, lietojot jēdzienu “emocionālais stress”. Šī iemesla dēļ arī sāka atšķirt eustresu (pozitīvais stress, izraisa pozitīvu emocionālo reakciju) un distresu (negatīvais stress, izraisa negatīvu emocionālo reakciju).

Tātad, principā, vēloties izmantot analogiju no mehānikas, analizējot organisma atbildes reakciju kapacitāti, būtu jāizmanto jēdziens “strain”. Ņemot vērā tradicionālo stresa izmantošanu endokrinoloģijā un psiholoģijā, cik loģiski ir izmantot to citās bioloģijas nozarēs, piemēram, augu fizioloģijā? Jāņem vērā, ka augi pēc definīcijas nevar piedzīvot ne ģenerālo adaptācijas sindromu (jo tiek nav endokrīnās sistēmas, kas būtu analoga zīdītājiem), ne emocionālo stresu (jo tiem nav centrālās nervu sistēmas un arī emociju). Faktiski, attiecībā uz augiem, par stresu apzīmē suboptimālus apstākļus un šo apstākļu ietekmi vai arī augu atbildes reakciju uz tiem, parasti tuvāk nenorādot, kas tieši tiek domāts. Eksperimentālajā augu fizioloģijā stress gluži vienkārši ir jebkādi voluntāri izmainīti vides faktori, kuriem, pēc autoru domām, vajadzētu būt ar nelabvēlīgu ietekmi.

Šis grāmatas ietveros ir mēģināts nopamatot to, ka augu zinātnē pilnībā var iztikt bez termina “stress” lietošanas, tā vietā runājot par “nelabvēlīgiem” vai “suboptimāliem” vides faktoriem. Tomēr, pakļaujoties valdošajām tradīcijām, atsevišķās vietās šis termins ir izmantots kā sinonīms iepriekšminētajām parādībām.

Lai arī GRIME teorija guvusi plašu praktisku pielietojumu augu ekoloģijas pētījumos kā līdz šim pilnīgākā teorija, kas pamato augu grupējumu no funkcionālā viedokļa, no augu fizioloģijas skatupunkta tā nav visai veiksmīga. Pirmkārt, daudzi pētnieki mēģina pārnest GRIME teoriju uz individuāliem augiem, taču, pēc definīcijas, tā darbojas tikai augu sabiedrību līmenī. Tomēr, galvenā problēma ir siastīta ar itkā savstarpēji izslēdzošo terminu “stress” un “traucējumi” lietošanu. Šāds dalījums, acīmredzams, saistīts ar hipotēzi, ka stresa faktori (resursu trūkums) darbojas fizioloģiskajā līmenī, samazinot augu augšanu, bet traucējumi tikai izraisa augu bojāeju un to saīta samazināšanos. Lai akceptētu šādu iedalījumu, būtu

jāanalizē augu spējas uztvert abu veidu faktoros un reaģēt uz tiem. Kā skaidrots arī šajā grāmatā, augi spēj uztvert lielāku daļu vides faktoru izmaiņu fizioloģiskā līmenī, ieskaitot patogēnus, augēdājus un dažādas antropogēnas ietekmes, kas iespējami var izraisīt to kopējās biomasas samazināšanos, tāpēc šādam iedalījumam nav fizioloģiska pamata. Pat tādu faktoru ietekmi, kas izraisa pilnīgu un strauju augu bojāeju var uztvert citi populācijā augošie augi caur gaistošajiem organiskajiem savienojumiem, kas izdalās no žūstošajiem augiem.

Neraugoties uz ārkārtīgi plašo termina lietošanu visdažādākajās ar augiem saistīto zinātnisko pētījumu sfērās, joprojām turpinās diskusijas par to, kādas vides faktoru izmaiņas var attiecināt

uz "stresu". Viena no šādām diskusijām ir starp ekoloģiem un veģetācijas zinātniekiem, ņemot vērā termina īpašo nozīmi galveno veģetācijas īpašību raksturošanā. Dažādu dabisko biotopu, kur aug daudzu savvaļas augu sugu indivīdi, raksturošana par "stresspilniem" un "ekstrēmiem" skaidri parāda vienu galējo viedokli. No otras puses, jau HARTMUTH LICHTENTHALER savā stresa teorijā skaidroja, ka šo terminu nedrīkst lietot attiecībā uz nelielām metabolisma (fotosintēze, transpirācija, elopšaana) izmaiņām, kas rodas, piemēram, no ikdienišķām Saules gaismas svārstībām mākoņu dēļ, vai arī, nelielām temperatūras un gaisa mitruma svārstībām. Tik tiešām, ņemot vērā vides faktoru universālo heterogēno raksturu, kas analizēts iepriekš, var postulēt, ka savvaļas augi dabiskajos biotopos sava areāla robežās tiešām ir spējīgi pielāgoties (ir adaptējušies) tur raksturīgajām vides faktoru izmaiņām un nepieciešamības gadījumā veic atbilstošus metabolisma un morfoloģijas pārkārtojumus caur attiecīgo gēnu ekspresiju, iegūstot konkrētajam apstākļu kompleksam optimālu fenotipu. Līdzīgu viedokli izsaka arī citi zinātnieki, uzskatot, ka stress dabiskajā vidē ir retums un saistīts ar katastrofiskiem notikumiem, piemēram, antropogēno ietekmi vai zemestrīcēm un zemes nobrukumiem. Tājā pašā laikā, kultūraugi stresa situāciju varētu piedzīvot biežāk, jo tie bieži tiek kultivēti ārpus sava dabiskā izcelsmes areāla, un tiem zudušas daudzas sākotnēji piemērotās ar aizsardzību saistītās īpašības.

Lai pamatotu iespēju pilnībā atteikties no termina "stress" attiecībā uz augiem vai arī izmantot to vienkārši kā sinonīmu nelabvēlīgu vides apstākļu apzīmēšanai, nākamajās nodaļās analizēts augu fenotipiskais plastiskums un augu atbildes reakcijas uz mainīgiem vides apstākļiem.

#### 7.1.4. Variabilitāte, fenotipiskais plastiskums un adaptācijas

Aplūkojot jebkādas brīvi izvēlētās augu sugas pieaugušus indivīdus, var pamanīt virkni kopīgu iezīmju, kas raksturo praktiski jebkuras sugas augu – tā ir galveno pazemes un virszemes daļu esamība, no kurām saknes un lapas ir būtiskākie aspekti. Tomēr, ļoti daudzas pazīmes ir atšķirīgas gan starp vienas sugas indivīdiem, gan arī viena indivīda

robežās, un tās var novērot gan vienādos, gan arī atšķirīgos apstākļos augošiem vienas sugas augiem. Tas attiecas gan uz lapu skaitu un izmēriem, gan dzinumumu skaitu un garumu lakstaugiem, stumbra garumu un zaru skaitu kokaugiem utt. Atšķirības novērojamas arī indivīdu attīstībā, kas gan labāk pamanāms agrīnās stadijās. Auga morfoloģija ir daļa no tā fenotipa, bet kopumā fenotips sastāv no visām raksturīgajām īpašībām jeb pazīmēm visos bioloģiskās organizācijas līmeņos – bioķīmiskajā, anatomiskajā, morfoloģiskajā, attīstības, fizioloģiskajā utt. Principā fenotipu nosaka genotips, taču patiesībā konkrētais fenotips radies, mijiedarbojoties iedzimtībai ar konkrēto vides apstākļu kopumu. Savā ziņā, genotips iezīmē robežas, kuru iekšpusē vide izveido konkrētās sugas indivīda fenotipu. Tātad, fenotips ir plastisks, un šis plastiskums parādās attiecībā uz dažādu vides apstākļu kompleksu. Var arī teikt, ka fenotipiskais plastiskums ir ģenētiski determinēta variabilitāte kā pielāgošanās mehānisms vides heterogenitātei.

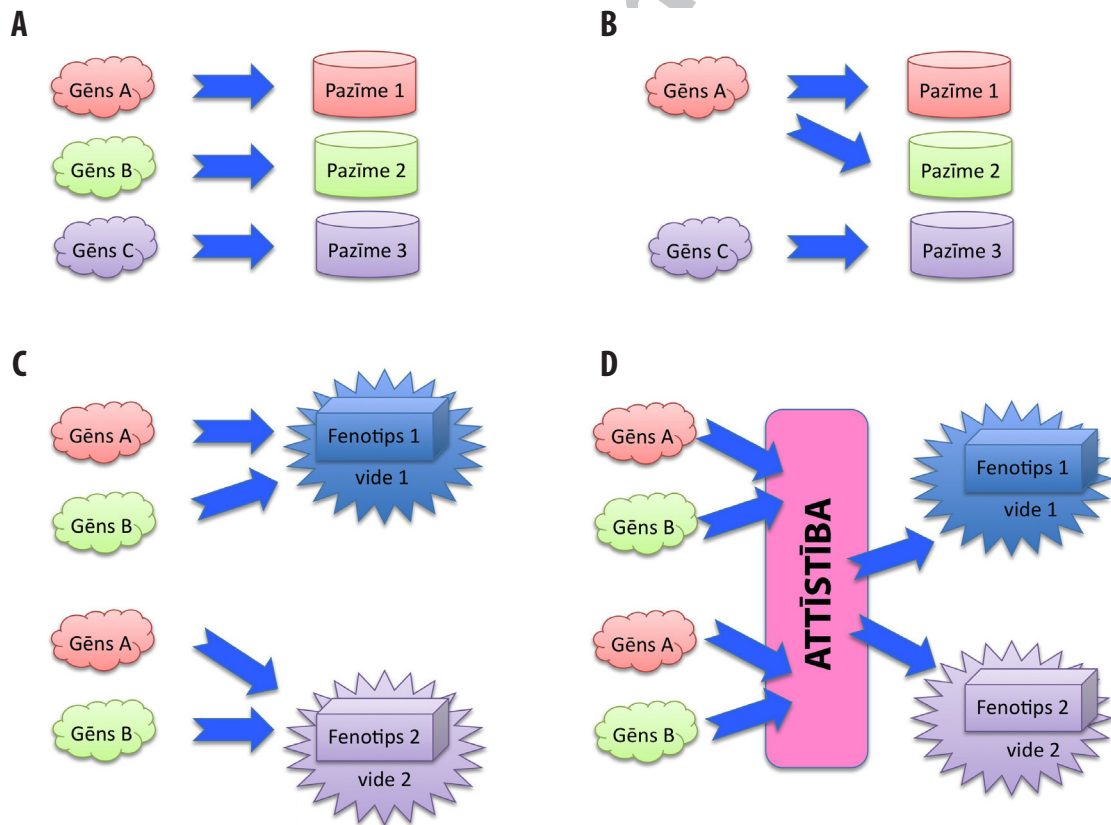
Pirms tālākas fenotipiskā plastiskuma nozīmes analīzes augu fizioloģiskās pielāgošanās reakcijās, būtu jāatbild uz jautājumu, ar ko tad ir saistītas atšķirības starp ģenētiski vienādiem indivīdiem, kas auguši vienādos apstākļos. Šīs atšķirības ir viegli izmērāmas un izsakāmas kā konkrētās pazīmes variācijas koeficients, un tās var būt visai būtiskas. Tā piemēram, no sēklām audzētu septiņas dienas vecu kāpostu dīgstu lapu platuma un garuma variācijas koeficients dažādu dīgstu grupām ir attiecīgi no 13 līdz 21% un no 11 līdz 14%, un hipokotila garumam – 15%. Salīdzinot savā starpā atsevišķu grupu vidējos rādītājus, šo pazīmju variācijas koeficienti ir attiecīgi 7, 6 un 3%. Līdzīga variabilitāte parādās arī attiecībā uz atsevišķu lapu un individuālu augu bioķīmiskajām pazīmēm. Piemēram, individuālu skuju pāru masa priežu individuālā divgadīgā sējeņa viena gada dzinuma robežās ir ar variācijas koeficientu 20%, bet šo pašu skuju pāru etilēna izdalīšanās intensitātes variācijas koeficients ir 47%. Jādomā, ka augu morfoloģisko un bioķīmisko īpašību variabilitāte ir viena no augu organismu pamatīpašībām, līdzīgi kā polaritāte, totipotence un bioloģiskais pulkstenis. Bieži vien uzskata, ka vienkārša pazīmju bioloģiskā variabilitāte ir "bioloģiskais troksnis" vai "attīstības troksnis" bez īpašas bioloģiskās nozīmes. Tomēr,



interesanti atzīmēt, ka variabilitāti ietekmē vides apstākļu izmaiņa, un šī ietekme ir variabla pati par sevi attiecībā gan uz amplitūdu, gan virzienu, kā arī, atkarībā no attīstības stadijas. Par variabilitāti izraisošajiem mehānismiem ir izteikti dažādi pieņēmumi un tā tiek saistīta gan ar nejaušām variācijām un šūnas komponentu fluktuācijām atbilstoši termodinamikas principiem, gan ar iekšējās vides variācijām un arī ar mikrovides mikroheterogenitāti. Eksistē arī videokļi, ka variabilitāti izraisa fenotipa traucējumi nestabila ģenētiskā materiāla dēļ, vai arī, ka variācija atspoguļo nepieciešamās precizitātes pakāpes robežas, pieņemot, ka regulācijas mehānismi, kas nodrošina dažādu pazīmju precizitāti paši par sevi ir mazefektīvi vai dārgi no enerģētiskā un resursu viedokļa, un augsta īpašību kvantitātes precizitāte konkrētajam organismam nedod nekādas funkcionālas priekšrocības.

Tātad, jebkurā konkrētajā gadījumā, salīdzinot jebkurus divus augus, atšķirības starp tiem pēc jebkuras mūs interesējošās pazīmes būs saistītas ar vienu vai vairākiem no sekojošiem iemesliem: (1) ģenētiskas atšķirības starp augiem (dažādu sugu, šķirņu, ekotipu pārstāvji), bet vienādu genotipu gadījumā – (2) atšķirības vecumā vai attīstības pakāpē; (3) ar dažādu apstākļu kompleksu ietekmi saistītas fenotipa īpašības; (4) bioloģiskā variabilitāte. Vēl viens atšķirību iemesls, kas gan nav dabisks, ir saistīts ar izmērāmo parametru mērīšanas procesa kļūdām, kuras palielinās, pieaugot izmantotās metodes sarežģītībai un palielinoties ar augu materiālu veikto manipulāciju apjomam.

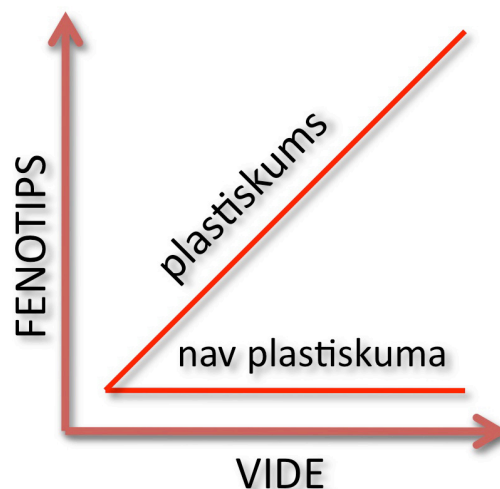
Atgriežoties pie fenotipiskā plastiskuma, ģenētiskā pamata, jāatzīmē, ka sākotnēji tika uzskatīts, ka katrs gēns atbild par vienas organisma pazīmes izpausmi (0.–0. attēls A). Pēc tam



**7.–1. attēls.** Parastās priedes (*Pinus sylvestris*) pieauguši indivīdi, kas parāda būtisku fenotipisko plastiskumu dažādās augšanas vidēs. A, gēns pret pazīmi; B, pleiotropija; C, epistāze; D, epiģenētika.

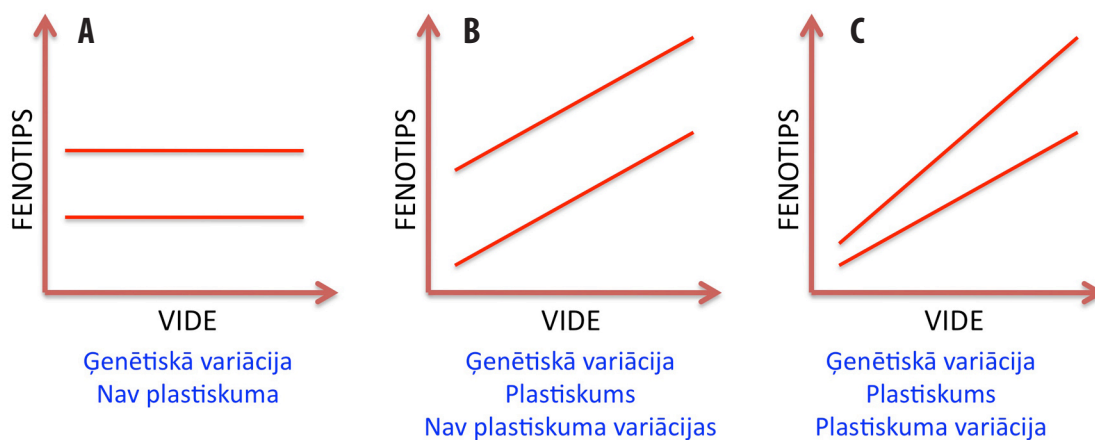
noskaidrojās, ka viens atsevišķs gēns var ietekmēt vairākas, šķietami nesaistītas, fenotipiskās pazīmes (0.–0. attēls B). Šāda pleiotropiska gēna mutācijas gadījumā ietekme var parādīties uz vairākām pazīmēm. Par epistāzi runā gadījumā, kad viena gēna ietekme uz fenotipu ir atkarīga no viena vai vairāku modificējošo gēnu klātbūtnes, pie tam, gēnu mijiedarbība nav vienkārši to darbības apvienošana (0.–0. attēls C). Būtiski, ka epistātisku mijiedarbību var ietekmēt arī vides īpašību atšķirības. Visbeidzot, epiģenētiskā gēnu ekspresijas teorija paredz, ka individa attīstība kā rezultāts tā mijiedarbībai ar vidi, var principiāli ietekmēt gēnu aktivitāti un ekspresiju (0.–0. attēls D). Tā rezultātā, dažados apstākļos var rasties genotipa atšķirīgs fenotips. Sprotams, ka epiģenētiskās izmaiņas var tikai aktivēt vai apspiest noteiktus gēnus, nemainot DNA sekvenci.

Potenciāli plastiskās īpašības izpausmes veidu konkrētā vides faktora intensitātes diapazonā raksturo reakcijas norma. Attēlojot grafiski, reakcijas norma ir līdzīga grafikiem, kas parāda vides apstākļu optimalitāti attiecībā uz augšanu, reprodukciju vai citu augu veikspējas parametru, taču šajā gadījumā vides faktora intensitāti parāda attiecībā pret konkrētās īpašības izpausmes intensitāti (0.–0. attēls). Salīdzinot divu populāciju reakciju normas, ir iespējams atšķirt lokālo ģenētisko adaptāciju no fenotipiskā plastiskuma (0.–0. attēls).



**5.–1. attēls.** Eksperimentālā iekārta ksilēmas sulas pārvietošanās pētījumiem.

Fenotipiskā plastiskuma būtiskākā īpašība ir tā iespējamā adaptivitāte. Lai saprastu adaptivitātes jēdzienu, ir vispirms jāsaprot, kā iespējams noteikt augu darbības efektivitāti. Bieži uzskata, ka liels individuālā auga izmērs korelē ar tā efektivitāti, tāpēc arī augu biomasas dažādus aspektus mēdz izmantot kā produktivitātes rādītājus. Viennozīmīgi, ka galējais jebkuras sugas augu efektivitātes mērs jebkuros apstākļos ir to atstāto pēcnācēju daudzums. Ekoloģijā lieto terminu “fitness”, ko



**7.–1. attēls.** Augu atbildes reakcijas kā fenotipiskā plastiskuma izpausmes caur gēnu ekspresiju (zaļais taisnstūris) un vides izmaiņu tiešās mijiedarbības neregulētu strukturālo un ķīmisko izmaiņu (zilais taisnstūris) mijiedarbība hipotētiska vides faktora vairāk vai mazāk labvēlīgu izmaiņu rezultātā.

Vides heterogenitāte, plastiskums un adaptācijas

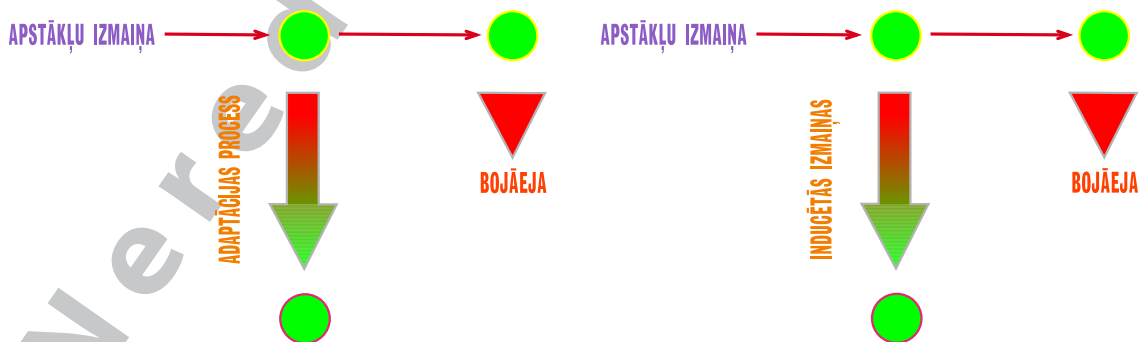
**7.–1. tabula.** Augu pazīmju variēšana saistībā ar vides heterogenitāti laikā

	Konstanti apstākļi	Ritmiski mainīgi apstākļi, fluktuācijas	Mainīgi apstākļi	Apstākļu lokālās vai globālās izmaiņas
<b>Atšķirību avots</b>	Bioloģiskā variabilitāte	Fluktuējošas (bioķīmiskās) īpašības	Fenotipiskais plastiskums	Ar ģenotipu saistītas atšķirības
<b>Limenis iespējamā funkcionālā nozīme</b>	Indivīdi un to daļas Attīstības troksnis, pārmērīga regulācija	Indivīdi un to grupas Saskaņošana ar endogēnajiem ritmiem, fizioloģiskā adaptācija caur pielāgošanos	Populācijas Adaptīvais plastiskums, fenotipiskā adaptācija	Sugas, pasugas, ekotipi Ģenētiskā adaptācija

varētu aptuveni tulkot kā spēju funkcionēt vai veiktspēju, bet to parasti mēra kā individuālo augu saražoto sēklu daudzumu. Tomēr, ļoti daudzu augu gadījumā, kuriem raksturīga klonālā augšana vai citi veģetatīvas vairošanās veidi, šāda parametra izmantošana novedīs pie kļūdainiem rezultātiem. Cits termins “vigor”, ko varētu aptuveni tulkot kā vitalitāti, tiek izmantots, lai uzsvērtu indivīdu veselīgo stāvokli, t.i., pārsvarā domājot patogēnu un augēdāju iztrūkumu. No auga fizioloģijas viedokļa, par funkcionālās efektivitātes rādītāju varētu kalpot auga fotosintēzes intensitāte, jo, kā zināms, tieši fotosintēzes produktivitāte nosaka auga spēju veidot biomasu un reproducēties.

No evolūcijas viedokļa, “adaptācija” ir gan process, gan īpašība. Adaptācija kā process evolūcijas kontekstā ir fenotipiska variācija, kas palielina tās nesēja organisma funkcionālo efektivitāti, salīdzinājumā ar citiem populācijas organismiem. Evolucionārā ģenētika un ekoloģija pēta adaptācijas tieši no šī viedokļa. Adaptācija kā īpašība ir jau minētā adaptācijas procesa konkrēts gala rezultāts. Augu fiziologi un ekofiziologi

izmanto terminu “adaptācija” arī ārpus evolūcijas kā jebkuru īpašību, kas saistīta ar pielāgošanos vides apstākļiem, definējot adaptācijas kā iedzimstošas izmaiņas fizioloģiskajās vai attīstības īpašībās, kas uzlabo organisma funkcionālo efektivitāti tā dzīves vidē. Protams, vārds “izmaiņas” norāda uz kādu citu organismu, kura pielāgošanās spēja konkrētajā situācijā ir zemāka. Ir iespējams definēt adaptācijas arī tikai no konkrētās sugas pašreizējā stāvokļa viedokļa, neakcentējot evolūcijas kontekstu, un tad adaptācija ir augam raksturīga morfoloģiska, bioķīmiska vai fizioloģiska īpašība (pazīme), kas nodrošina tā maksimāli iespējamo funkcionālo efektivitāti noteiktos apstākļos. Ja adaptīvās īpašības tiek iegūtas vides apstākļu izmaiņu rezultātā, tad adaptācija ir arī process (ar atbilstošu regulatīvo un funkcionālo mehānismu), kura laikā šī īpašība tiek inducēta. Zināmā mērā, fizioloģiskās adaptācijas process indivīda dzīves laikā ir līdzīgs sugas evolūcijas laikā notiekošajai adaptācijai, mainoties apstākļiem, jo bez atbilstoša mehānisma esamības pielāgošanās nenotiek un attiecīgi indivīds vai suga iet bojā (0.–0. attēls).

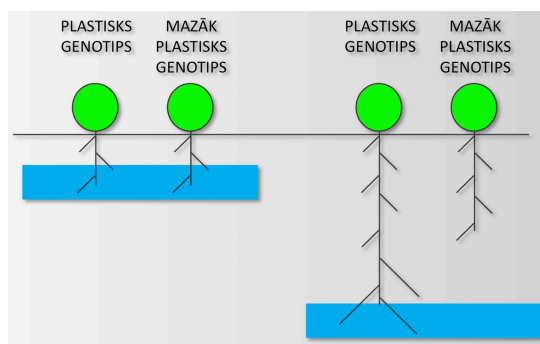


**7.–1. attēls.** Parastās priedes (*Pinus sylvestris*) pieauguši indivīdi, kas parāda būtisku fenotipisko plastiskumu dažādās augšanas vidēs. A, mežā; B, purvā; C, atklātā vietā.

Liela daļa zinātnieku uzskata, ka terminu “adaptācija” var lietot tikai evolūcijas kontekstā, bet attiecībā uz individu, kuram piemīt īpašības ar adaptīvu raksturu, kas tiek iegūtas apstākļu izmaiņu rezultātā caur fenotipisko plastiskumu, jālieto termins “aklimācija” jeb individuālā pielāgošanās (acclimation). Tomēr, jāņem vērā, ka potenciāli adaptīva īpašība var būt konstitutīvi ekspresēta vai arī jau inducēta konkrētajā individā citas apstākļu izmaiņas rezultātā, un tad šī īpašība tiek pilnībā izslēgta no definīcijas. Cits izplatīts viedoklis ir, ka “īstās adaptācijas” notiek tikai morfoloģiskā līmenī, bet bioķīmiskās vai šūnu līmenī noteikto adaptācijas jāsauca par aklimāciju. Var piekrist, ka attiecībā uz norisi laikā un izraisošajiem mehānismiem, pastāv lielas atšķirības starp morfoloģiskajām un bioķīmiskajām adaptācijām, taču abi veidi tiek vadīti caur gēnu ekspresiju kā rezultāts no noteiktu vides faktoru izmaiņām, tāpēc nav loģiska iemesla uzskatīt tos par dažādām parādībām.

Adaptācijas jeb pielāgojumi ir tās organismu (tajā skaitā, augu) īpašības, kas veicina to darbības efektivitāti konkrētajos apstākļos. Tā kā augi ir aktīvi pārvietoties nespējīgi organismi, tiem nav spēju reaģēt uz apstākļu izmaiņu ar uzvedības izmaiņu, tāpēc augi šim nolūkam izmanto vienīgi iekšējās bioķīmiskās un ārējās formas (morfoloģiskās) izmaiņas. Pielāgošanās izmaiņām konkrētās sugas populācijas līmenī ir iespējama ar divu atšķirīgu mehānismu starpniecību. Pirmkārt, fenotipiski plastiska genotipa gadījumā notiek atbilstošas fizioloģiskās adaptācijas reakcijas un indivīdi pielāgojas atbilstošajiem apstākļiem. Otrkārt, ja genotips nav pietiekami plastisks, lai varētu optimāli reaģēt uz izmaiņu ar fizioloģisko adaptāciju palīdzību, apstākļu izmaiņa var novest pie specializēta genotipa rašanās, kas ir piemērots šaurākam vides faktoru diapazonam, t.i., ir specializētāks.

Fenotipiskais plastiskums var uzlabot dažādu auga darbības efektivitātes aspektus, un tādā gadījumā tas ir uzskatāms par adaptīvu. Tā piemēram, divas sugas ar atšķirīgu plastiskuma pakāpi attiecībā uz sakņu augšanu būs ar identisku spēju iegūt ūdeni, ja ūdens būs viegli pieejams (0.–0. attēls). Situācijā, kad gruntsūdens līmenis pazeminās, plastiskākā suga būs spējīga izaudzēt



7.–1. attēls. Parastās priedes (*Pinus sylvestris*) pieauguši indivīdi, kas parāda būtis

garākas saknes un iegūt nepieciešamo resursu, kamēr mazāk plastiskā suga to nespēs. Tātad, sakņu garuma fenotipiskais plastiskums šajā gadījumā ir adaptīva īpašība, jo dod sugai būtiskas priekšrocības heterogēnas vides apstākļos. Parasti gan jebkura konkrētā atbildes reakcija uz apstākļu izmaiņu sastāv gan no adaptīva, gan neadaptīva augu īpašību rakstura izmaiņām. Ir jāsaprot, ka ne visu veidu vides heterogenitāte izraisa adaptīva fenotipiskā plastiskuma rašanos, kā jau norādīts sadaļā 7.1.2. No otras puses, ideja par vides apstākļu kompleksam “optimālo fenotipu” izraisa domu, ka ilgstošā laika periodā dažādām sugām konkrētos apstākļos vajadzētu rasties vienādu pazīmju kompleksam, vai, vismaz vienādām galvenajām īpašībām, kas saistītas ar adaptācijām pret dominējošajiem apstākļiem un bioloģiskajiem faktoriem. Faktu tālākā analīze turpmākajās sadaļās gan liecina, ka augiem eksistē atšķirīgi mehānismi, kā panākt iekšējās vides aizsardzību viena un tā paša vides faktora nelabvēlīgu izmaiņu rezultātā, vai arī, kā pretoties biotisko aģentu darbībai.

Kādreiz dominēja uzskats, ka optimāla vides apstākļu kompleksa gadījumā organisms izveidos t.s. “optimālo fenotipu”, pieņemot, ka jebkāda novirze no šī fenotipa būs ar negatīvām sekām attiecībā uz tā augšanu, produktivitāti utt. Ir skaidrs, ka fenotipiskais plastiskums izraisa dažādu optimālo fenotipu rašanos atšķirīgos vides apstākļu kompleksos. Katrai konkrētajai sugai maksimāli efektīvu fenotipu, kas funkcionāli vislabāk atbilst konkrētajiem apstākļiem, rada noteikta funkcionālo īpašību kombinācija. Augu sugas ar ģenētiski noteiktu plašāku pastiskumu

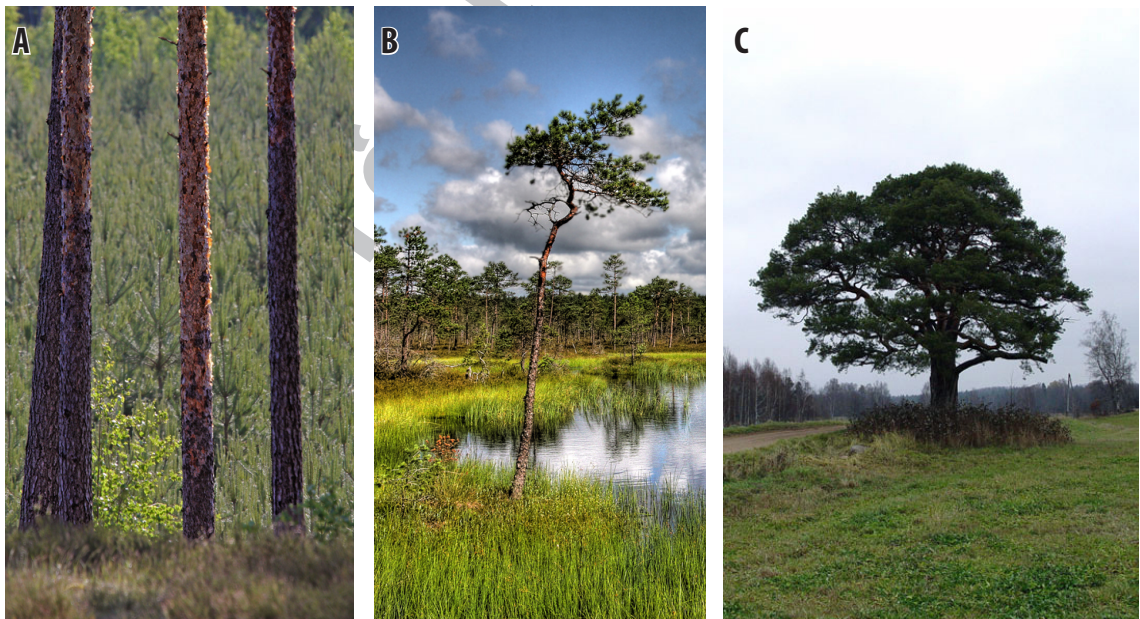


teorētiski varēs radīt vairāk atšķirīgu fenotipu veidu, kas kopumā būs piemēroti plašākam apstākļu diapazonam (vides ģenerālisti), salīdzinot ar fenotipiski konservatīvām sugām, kuras varēs optimāli augt specifiskākos vides apstākļos (vides speciālisti). Stratēģija, kas pretēja fenotipiskajam plastiskumam, ir t.s. lokālā (ģenētiskā) adaptācija, kad suga vai tās ekotips pielāgojas šauram specifiskam apstākļu diapazonam ar neliela fenotipiskā plastiskuma starpniecību. Tomēr, lokālā adaptācija un fenotipiskais plastiskums nav pretrunīgas un izslēdzošas īpašības. Arī attiecībā uz maza mēroga mikrovides heterogenitāti, ko parasti saista ar pielāgošanos caur fenotipisko plastiskumu, ir parādīta lokālo adaptāciju esamība. Uzskata, ka lokālā ģenētiskā adaptācija ir saistīta ar zemu gēnu plūsmu starp sugas indivīdiem. Tomēr, jādomā, ka adaptīvā fenotipiskā plastiskuma augstās funkcionālās izmaksas var novērst to rašanos pat situācijā, kad gēnu plūsma ir salīdzinoši augsta, veicinot lokālās adaptācijas attīstīšanos.

Tipisks fenotipiskā plastiskuma piemērs, kas raksturīgs Latvijai, ir parastās priedes (*Pinus sylvestris*) spēja augt izteikti dažādos biotopos (mežs, purvs un pļava) un veidot tur morfoloģiski krasi atšķirīgus fenotipus (0.–0. attēls). Priedei

kopumā ir ļoti plašs areāls un tā attālākajās daļās suga ģenētiski ir visai dažāda, pielāgojoties atšķirīgajiem vides apstākļiem ar lokālās adaptācijas palīdzību. Tomēr, vienas ģeogrāfiskās zonas robežās priede var aizņemt dažādas augšanas nišas tieši ar adaptīvā fenotipiskā plastiskuma palīdzību.

Viennozīmīgi, ka fenotipiskais plastiskums nav “adaptācijas mehānisms”, kā norāda vairāki autori, bet gan viens no fizioloģiskajiem principiem, kas ir pamatā konkrētiem adaptācijas mehānismiem. Galvenais iemesls ir tas, ka auga īpašību atkarība no vides apstākļu kompleksa ir tikai relatīva, ņemot vērā genotipa uzliktos ierobežojumus. Gluži tāpat, genotips nosaka arī fenotipiskā plastiskuma pakāpi, veidojot nepārtrauktu, plūstošu pāreju starp fenotipisko plastiskumu un lokālo ģenētisko adaptāciju. Patiesībā plastiskums var būt arī antiadaptīvs, jo atsevišķos gadījumos var nevis veicināt, bet gan ierobežot auga funkcionālo efektivitāti. Plastiskuma rašanos ierobežo arī ģenētiskā korelācija starp noteiktām augu pazīmēm, kas veicina integrēta fenotipa rašanos. Fenotipiskās integrācijas līmenis var arī mainīties atkarībā no vides apstākļiem, un vairāku nelabvēlīgu faktoru kopums var radīt fenotipiskās integrācijas palielināšanos.



**7.–1. attēls.** Parastās priedes (*Pinus sylvestris*) pieauguši indivīdi, kas parāda būtisku fenotipisko plastiskumu dažādās augšanas vidēs. A, mežā; B, purvā; C, atklātā vietā.



No augu fizioloģijas veidokļa, adaptācijas (adaptīvās reakcijas) ir parādības, kas regulāri notiek individuālā organisma dzīves laikā un tās ir cieši saistītas ar vide heterogenitāti gan laikā, gan telpā. Saprotams, ka homogēnā vidē nebūtu nepieciešamas adaptētās spējīgas īpašības, jo resursi un apstākļi būtu nemainīgi un fenotips būtu tiem piemērots. Atbilstoši šai koncepcijai, fizioloģiskās adaptācijas notiek tad, kad iestājas noteiktas vides apstākļu kompleksa izmaiņas (parasti dēvētas par "stresu"). No šī veidokļa, adaptācija ir identiska ar inducētajām atbildes reakcijām, kas tuvāk apskatītas sadaļā 0.0.0., jo apstākļu izmaiņa izraisa zināmas iekšējās izmaiņas gan signālu, gan atbildes reakciju līmeni. Arī adaptīvās īpašības mainās laikā un telpā, principā atbilstot vides heterogenitātei. No šī veidokļa, ar adaptācijām saistītās regulāri fluktuējošās īpašības ir gan diurnālas (atbilst diennakts ritmam), gan sezonālas. Diurnāli fluktuējošas adaptīvas īpašības piemērs ir fotosintēzes aparāta pielāgošanās dienas/nakts izmaiņām, bet sezonālas – veģetatīvo pumpuru pielāgošanās ziemas salam mērenajā joslā. Šī veida adaptāciju varētu dēvēt par "apsteidzošo adaptāciju", jo, lai arī tās ir inducētas izmaiņas, tām jānotiek vēl pirms notiek konkrētās vides faktoru izmaiņas, kurām tās pielāgojas. Šīs īpatnības dēļ signālam, kas ierosina apsteidzošas adaptācijas iestāšanos, jābūt atšķirīgam no mainīgā faktora. Sala gadījumā šāds

signāls ir dienas garuma samazināšanās, kas iniciē sala pielāgošanās pirmo fāzi pumpuros. Tikai pēc sala iestāšanās pumpuri iegūst pilnu sala izturību. Savukārt, diennakts pielāgošanās gadījumā regulācija saistīta ar endogēno cirkādo pulksteni, kas ģenerē diennakts izmaiņas apsteidzošus signālus.

Ja vides apstākļu izmaiņas ir ar augstu paredzamības pakāpi, bet nav paredzams to eistāšanās precīzs laiks, kā tas ir, piemēram, ar gaismas intensitātes samazināšanos mākoņu ietekmē, atbilstošās fotosintēzes aparāta adaptācijas var apzīmēt par "stimulēto adaptāciju". Šajā gadījumā atbilstošās vides apstākļu izmaiņas darbojas kā signāli. Īpašs adaptācijas gadījums ir t.s. "pakāpeniskā adaptācija", kas notiek ar līdzīga mehānisma starpniecību kā norūdišanās (*hardening*). Faktiski tas ir īpašs stimulētās adaptācijas veids, kad faktora intensitātes pakāpenisks pieaugums izraisa metabolisku izmaiņu sēriju, kas ir nepieciešama tolerances iegūšanai. "Pakāpeniskums" šajā gadījumā nozīmē nepieciešamību saņemt vairākus signālus, atsevišķos gadījumos, ar pieaugošu intensitāti. Vides faktors, kas izraisa adaptāciju var arī būt atšķirīgs no tā faktora, kura izmaiņai organisms pielāgojas. Šajā gadījumā runā par krustenisko toleranci jeb izturību.

## 7.2. ATBILDES REAKCIJAS, IZVAIRĪŠANĀS UN AIZSARDZĪBA

Lai varētu izprast, kas ir pamatā augu bioķīmisko un morfoloģisko īpašību izmaiņai konkrētu mainīgu vides apstākļu ietekmē un kāda ir šo izmaiņu iespējamā adaptīvā nozīme, vispirms nepieciešams analizēt, kas var notikt augā pēc šādas izmaiņas rašanās to augšanas vidē. Līdztekus faktora nelabvēlīgo izmaiņu tiešajai ietekmei, augs viennozīmīgi spēj uztvert atbilstošās izmaiņas un to intensitāti, un, piedaloties atbilstošai signālu pārneses sistēmai, notiek atbildes gēnu ekspresija. Šo gēnu produktiem var būt visdažādākās funkcijas, kas vērstas gan uz metabolisma pielāgošanu, iekšējās vides aizsardzību, augšanas un attīstības izmaiņām, vai pretestības reakcijām biotiskās ietekmes gadījumā.

Jautājumi par augu reakciju uz vides apstākļu izmaiņām vienmēr jāanalizē pietiekami specifiskā līmenī. Pirmkārt, attiecībā par konkrēto augu, ir jāsaprot, vai tas ir vietējās savvaļas floras pārstāvis dabiskos apstākļos, vai arī invazīvais augs vai kultūraugs, un kāda ir tā izcelsmes vieta. Otrkārt, jānoskaidro apstākļu izmaiņu raksturs – vai tie potenciāli kļūst augam labvēlīgāki vai nelabvēlīgāki. Treškārt, dokumentējot noteiktas anatomiskās, morfoloģiskās, bioķīmiskās un fizioloģiskās izmaiņas, ir jāsaprot, vai tās ir aktīvas un kontrolētas auga gēnu ekspresijas izmaiņu rezultāts, vai arī saistītas ar vides faktora tiešo ietekmi. Ceturtkārt, kontrolēto auga izmaiņu gadījumā jāizvērtē to raksturs – vai tās ir iespējami adaptīvas un saistītas ar iekšējās vides aizsardzību abiotiskās un biotiskās ietekmes gadījumā, vai pretestību biotiskās ietekmes gadījumā.

### 7.2.1. Atbildes reakcijas mainīgiem vides apstākļiem

Kas notiek augā pēc tam, kad mainās vides apstākļi? Eksistē daļēji sadzīvīvs viedoklis, ka negatīvu vides apstākļu izmaiņu gadījumā augu bojājumi notiek tiešās nelabvēlīgā faktora ietekmes rezultātā, inhibējoties metabolismam un sadaloties šūnu struktūrām. Tā rezultātā, mazāk izturīgi indivīdi iet bojā. Reālistiskāk tomēr būtu pieņemt, ka augos notiek arī kaut kādas kontrolētas iekšējās izmaiņas pēc tam, kad tie uztver atbilstošā faktora intensitātes maiņu. Šādā gadījumā varētu paredzēt iekššūnas un tālo signālu pārneses sistēmu aktivāciju, kam seko daudzveidīgas auga atbildes reakcijas gan bioķīmiskajā, gan morfoloģiskajā līmenī, kas notiek caur atbilstošo gēnu ekspresiju un kas kopumā uzlabo auga spēju veiksmīgi funkcionēt nelabvēlīgajos apstākļos. Ilgstoša ietekme var izraisīt regulētu atsevišķu auga daļu novecošanos. Salīdzinoši intensīvas nelabvēlīgās izmaiņas gadījumā, kā arī, neelabvēlīgajiem apstākļiem pastāvot ilgstoši, var novērot arī tiešus vai netiešus šūnu struktūru un audu bojājumus. Iespējamo bioķīmisko un strukturālo izmaiņu veidi augā pēc nelabvēlīgas vides apstākļu izmaiņas apkopoti 7.–0. tabulā. Bojājumus var radīt ne tikai pats vides faktors, bet arī auga sintezēto aizsardzības savienojumu paštoksiskums, izmainītā metabolisma produktu toksiskums u.c. netieši

mehānismi, piemēram, nelabvēlīgās ietekmes izraisīto brīvo radikāļu un aktīvā skābekļa formu veidošanās intensitātes pieaugums. Ļoti bieži suboptimālu apstākļu rezultātā radies negatīvais efekts ir saistīts nevis ar faktora tiešo ietekmi, bet gan ar kontrolētu fotosintēzes samazināšanos un enerģētisko izmaksu palielināšanos aizsardzībai. Jāņem arī vērā, ka principā vides apstākļi var mainīties arī optimalitātes virzienā, tātad, vides heterogenitāte var radīt arī viennozīmīgi pozitīvas auga atbildes reakcijas.

Augu atbildes reakcijas uz vides apstākļu izmaiņu notiek dažādos laika mērogos. Metaboliska koriģēšana ir iespējama dažu minūšu laikā bez gēnu ekspresijas starpniecības un ietver enzīmātisko reakciju aktivatoru vai supresoru molekulu atbrīvošanu. Līdzīgā ātrumā notiek arī dažādu fotosistēmu kompleksu konformācijas izmaiņas kā atbildes reakcija fotosintētiski aktīvās radiācijas izmaiņām. Arī membrānu īpašības var mainīties salīdzinoši īsā laikā, mainoties to proteīnu īpašībām caur atbilstošām modifikācijām. Kalcija atkarīgo signālu kaskāžu darbība šūnā ir tiešas sekas no vides vai hormonālo signālu piesaistīšanās atbilstošiem membrānu receptoriem un tā var tikt inicēta ļoti īsā laikā. Arī no fosfolipāzēm atkarīgā membrānu taukskābju atbrīvošanās notiek pēc atbilstošo receptoru aktivācijas un rada ātru hormonālo signālu pārnesi. Ar gēnu ekspresiju un proteīnu sintēzi de novo saistītās atbildes reakcijas šūnās var

**1.–3. tabula.** Iespējamie auga iekšējo izmaiņu veidi pēc nelabvēlīgas vides apstākļu izmaiņas

	1	2	3	4	5	6	7
<b>Veids</b>	<b>Regulatīvās</b>	<b>Aizsardzības tiešās</b>	<b>Aizsardzības netiešās</b>	<b>Aizsardzības blakus</b>	<b>Labošanas</b>	<b>Faktoru tiešās</b>	<b>Faktoru netiešās</b>
<b>Izmaiņu veids</b>	Tiešas izmaiņas uztveršanas un signālsistēmu darbības rezultātā	Tiešā aizsardzība	Augšanas un fotosintēzes lejupregulācija	Aizsardzības blakus ietekme	Bojājumu labošana	Bojājumi	Bojājumi
<b>Raksturs</b>	letver konstitutīvas signālu sistēmas un jaunu signālus caur gēnu ekspresiju	Izturības un pretestības reakcijas	Resursu pārdale aizsardzībai	Izmainītā metabolisma toksisku galaproduktu uzkrāšanās	Makromolekulu labošana, sintēze <i>de novo</i>	Tieša nelabvēlīgo faktoru ietekme uz šūnas makromolekulām, enzīmu reakcijām u.c.	Brīvo radikāļu reakciju un aktīvā skābekļa formu pieaugums
<b>Iespējamā regulācija</b>	Vides signāla tieša ietekme	Regulēts	Regulēts	Nav tieši regulēts	Regulēts	Neregulēts	Neregulēts
<b>Rezultāts</b>	+	+	+–	–	+	–	–
	Paplašināta regulācija	Palielināta aizsardzība	Atkarībā no ilguma, resursu trūkums ilgstošas ietekmes gadījumā	Metaboliski bojājumi	Funkciju daļēja atjaunošanās	Struktūru bojājumi	Struktūru bojājumi

sākties mazāk nekā 10 min laikā. Tā piemēram, ievainojuma inducētā etilēna sintēzes aktivācija, kas atkarīga no vairāku etilēna biosintēzes enzīmu gēnu ekspresijas un atbilstošu proteīnu sintēzes, novērojama jau 10 līdz 15 min laikā. Ar augšanu un attīstību saistītā ietekme var parādīties dažādos laikos pēc nelabvēlīgas ietekmes sākuma. Tā piemēram, paaugstināta sāļuma izsaukta šūnu stiepšanās inhibēšana notiek jau dažu minūšu laikā, bet konstanti samazināta dzinumu un sakņu augšana kā raksturīga atbildes reakcija uz sāļumu parādās vairākas dienas vai nedēļas pēc iedarbības sākuma.

Jāsaprot, ka vides apstākļu izmaiņu izraisītās sekas, kas izpaužas kā izdzīvošana, samazināta veiktspēja vai bojāeja, galvenokārt ir atkarīgas no genotipa iespējamās adaptācijas spējas konkrētajām izmaiņām (7.–0. tabula). Analizējot dažādas situācijas – jau augošus augus, kas piedzīvo apstākļu izmaiņu, dīgstošas sēklas, kuras nonākušas apstākļos, kas atšķiras no mātesauga

augšanas apstākļiem, klonālā auga rametas jaunos mikrovides apstākļos vai kultūraugus – ir redzams, ka, neraugoties uz objektu īpatnībām un nelielām atšķirībām rezultātā, principiālais mehānisms visos gadījumos ir vienāds. Funkcionālās veiktspējas saglabāšana un indivīdu izdzīvošana ir atkarīga no ģenētiski noteiktas, evolūcijas ceļā iegūtās genotipa spējas efektīvi pielāgoties (fizioloģiski adaptēties) konkrētajiem apstākļiem caur bioķīmiskām (iekšējām), morfoloģiskām vai fenoloģiskām (ārējām) izmaiņām.

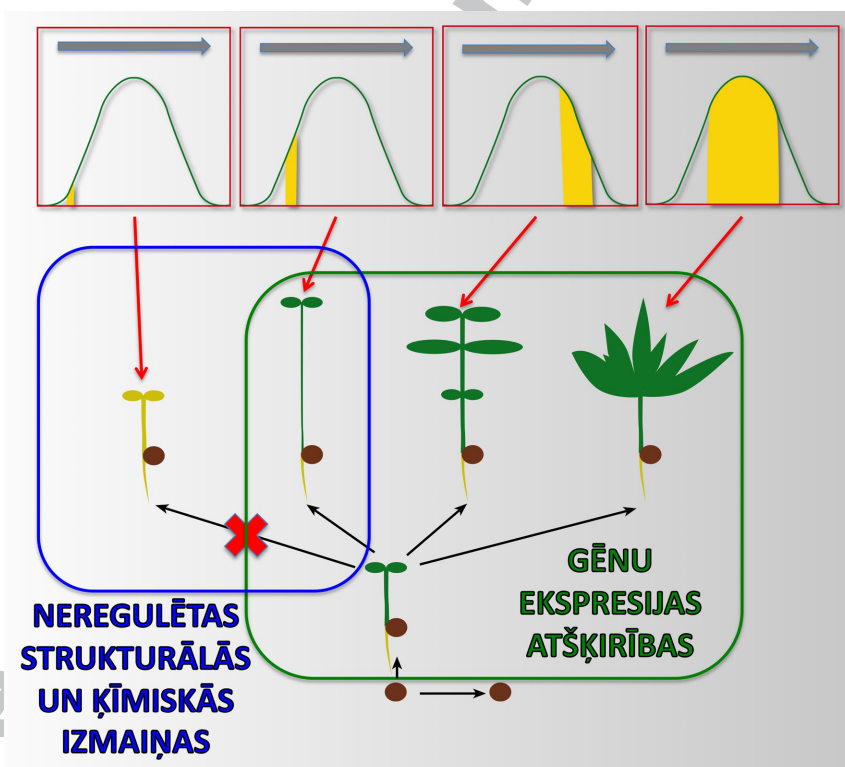
Uzsverot tieši morfoloģiskās atbildes reakcijas atkarībā no nepieciešamā vides faktora kvalitātes jeb optimalitātes, konkrētās auga izmaiņas attīstības laikā var aplūkot kā fenotipiskā plastiskuma un vides faktora tiešās negatīvās ietekmes kopējo rezultātu (7.–0. attēls). Mainoties faktora intensitātes diapazonam no optimāla uz mazāk optimālu, auga morfoloģisko izmaiņu rezultāts būs atkarīgs gan no konkrētā faktora funkcionālās nozīmes attiecībā uz augu, gan no citiem ar paša faktora īpatnībām

**7.-1. tabula.** Augu pazīmju variēšana saistībā ar vides heterogenitāti laikā

Objekts	Ietekme	Genotipa iespējamā evolucionārā adaptācija	Savstarpēji izslēdzoši rezultāti
Augošs indivīds dabiskajā vidē konkrēta apstākļu kopuma ietekmē Dīgstoša sēkla	Regulāra vai neregulāra vides faktora nelabvēlīga izmaiņa	Jā	Pielāgojas un izdzīvo
		Daļēji	Daļēji pielāgojas, samazināta veiktspēja
	Nē	let bojā	
	Nē	Veido atbilstošu fenotipu	
Klonālā augs jaunveidotās rāmetas	Lokāla vides faktoru nelabvēlīga izmaiņa	Jā	Daļēji pielāgojas, samazināta veiktspēja
		Daļēji	Nedīgst vai neattīstās
		Nē	Fizioloģiskā integrācija
Kultūraugs	Vides kvalitātes izmaiņa	Jā	Fizioloģiskā integrācija
		Daļēji	Veido jaunu rāmetu
		Jā	Augsta raža
		Nē	Ražas samazinājums Funkciju zudums, bojāeja

saistītiem apstākļiem, piemēram, izmaiņu virziena. Faktora intensitātei sasniedzot galējās robežas attiecībā pret augs funkcijām, tiešās un arī netiešās

nelabvēlīgās izmaiņās acīmredzami sāk prevalēt, un palielinās augs bojāejas iespēja. Gadījumos, kad mainās tāda vides faktora intensitāte, kas augam

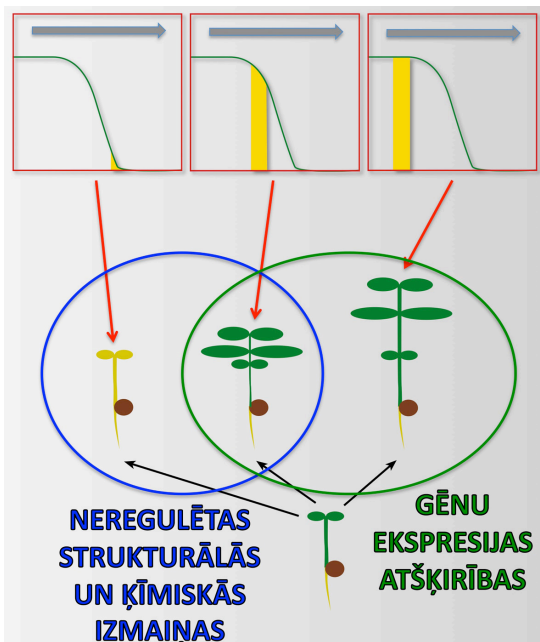


**7.-1. attēls.** Augu atbildes reakcijas kā fenotipiskā plastiskuma iizpaušmes caur gēnu ekspresiju (zaļais taisnstūris) un vides izmaiņu tiešās mijiedarbības neregulētu strukturālo un ķīmisko izmaiņu (zilais taisnstūris) mijiedarbība hipotētiska vides faktora vairāk vai mazāk labvēlīgu izmaiņu rezultātā.

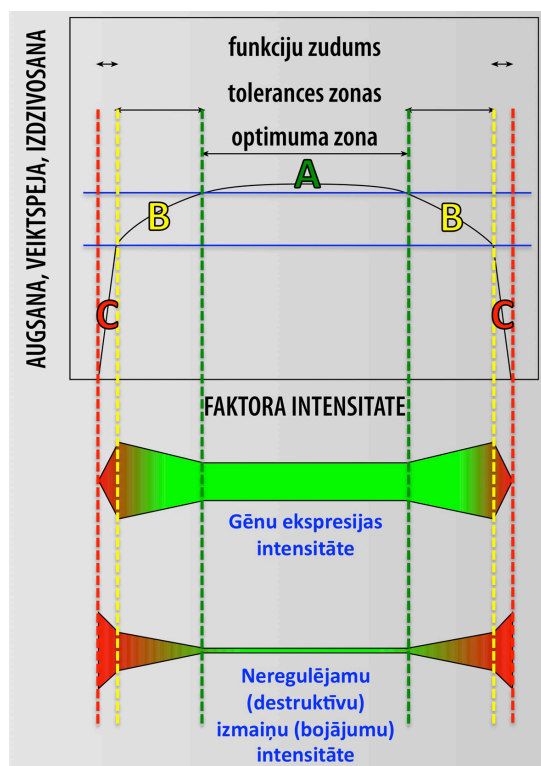
Atbildes reakcijas, izvairīšanās un aizsardzība

nav funkcionāli nepieciešams, pēc zināmas sliekšņa intensitātes sasniegšanas negatīvā ietekme tiešo faktora izraisīto izmaiņu dēļ ātri sāk prevalēt pār aizsargreakcijām (7.–0. attēls) . Tomēr, atsevišķos gadījumos, kad runa ir par dabiskiem, nevis antropogēniem faktoriem, augu spēja aizsargāties pret to ietekmi var būt ievērojama.

Viennozīmīgi redzams, ka augā notiekošo izmaiņu un atbildes reakciju raksturs skaidri mainās atkarībā no konkrētā vides faktora “optimalitātes” pakāpes, tāpēc ir iespējams veidot sistēmu šo sakarību aprakstīšanai, vides faktora intensitātei mainoties negatīvā virzienā (7.–0. attēls, 7.–0. tabula, saistībā ar datiem 7.–0. tabulā). Šim nolūkam auga veiktspējas atkarības no faktora intensitātes grafikā izdala trīs zonas, kuras raksturo atšķirīga gēnu ekspresijas un neregulējamu bojājuma tipa izmaiņu intensitāte. Optimuma zonā (A) faktora izmaiņu intensitāte nav tiešā veidā saistīta ar būtiskām gēnu ekspresijas izmaiņām, jo nepieciešamā adaptācija notiek uz metaboliskās pielāgošanās rēķina. Destruktīvās



**7.–1. attēls.** Augu aizsardzības caur gēnu ekspresiju (zaļais ovāls) un tiešās mijiedarbības neregulētu strukturālo un ķīmisko izmaiņu (zilais ovāls) mijiedarbība hipotētiska augiem nevajadzīga vides faktora intensitātes izmaiņu rezultātā.



**7.–1. attēls.** Augu aizsardzības caur gēnu ekspresiju (zaļais ovāls) un tiešās mijiedarbības neregulētu strukturālo un ķīmisko izmaiņu (zilais ovāls) mijiedarbība hipotētiska augiem nevajadzīga vides faktora intensitātes izmaiņu rezultātā.

izmaiņas praktiski nav novērojamas. Optimuma zona var būt salīdzinoši šaurāka vai plašāka un tas ir atkarīgs no faktora veida un tā mijiedarbības ar auga komponentiem. Faktora intensitātei pārsniedzot noteikta sliekšņa robežu (iespējami gan samazināšanās, gan palielināšanās virzienā), atbildes reakcijas nonāk tolerances zonā (B), ko raksturo ar signālu pārnesei un aizsargreakcijām saistīto gēnu ekspresijas pastiprināšanās. Līdz ar to, metabolisms paplašinās, bet fizioloģiskā veiktspēja samazinās, jo resursi tiek novirzīti aizsardzībai. Tolerances zonas beigas un pāreju uz funkciju zuduma zonu (C) iezīmē auga aizsargreakciju nespēja novērst tiešos vai netiešos bojājumus, kam seko strauja gēnu ekspresijas intensitātes samazināšanās (arī saistībā ar uzturēšanas un pamatfunkcijām) un neregulējamo reakciju dominānce metabolismā. Augam nevajadzīga nelabvēlīgā faktora gadījumā



**7.-1. tabula.** Augu pazīmju variēšana saistībā ar vides heterogenitāti laikā

	<b>A, optimuma zona</b>	<b>B, tolerances zona</b>	<b>C, funkciju zuduma zona</b>
Vides kvalitāte	optimāli apstākļi	suboptimāli līdz ciešami apstākļi	bojājoši ("stresa") apstākļi
Veiktspēja	maksimālā (optimālā)	vidēja līdz zema	ierobežota izdzīvošana
Vairošanās spēja	maksimāla	vidēja līdz zema vai paaugstināta	nav vairošanās
Biomases pieaugums	maksimāls	vidējs līdz zems	nav vai ārkārtīgi zems
Gēnu ekspresija	normāla	pastiprināta	samazināta vai nav
Destruktīvo izmaiņu intensitāte	minimāla vai nav	palielināta	maksimāla

sakarībai būs asimetrisks raksturs, jo negatīvās izmaiņas tādā gadījumā izraisīs faktora intensitātes palielināšanās.

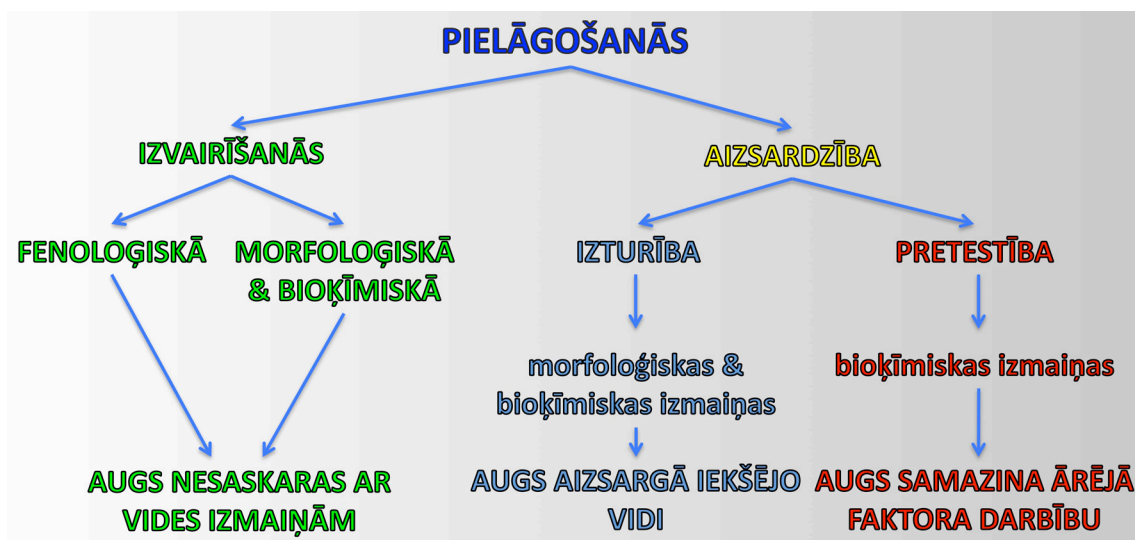
**7.2.2. Izvairīšanās un aizsardzība**

Divas principiāli atšķirīgas augu pielāgošanās stratēģijas attiecībā uz nelabvēlīgajiem apstākļiem ir izvairīšanās un aizsardzība (7.-0. attēls). Augi var izvairīties no ekspozīcijas potenciāli nelabvēlīgiem apstākļiem, izmantojot fenoloģiska rakstura pielāgošanos, vai arī ar tādu morfoloģisko (retāk, arī bioķīmisko) īpašību starpniecību, kas minimizē iespējamo ekspozīciju šiem apstākļiem. Augu izvairīšanās ar fenoloģiskas pielāgošanās starpniecību notiek, pabeidzot dzīves ciklu (viengadīgo augu gadījumā) vai nonākot miera stāvoklī (daudzgadīgo augu gadījumā), pirms "paredzamo" nelabvēlīgo izmaiņu iestāšanās. Tā piemēram, efemērie viengadīgie augi subtropu tuksneša apstākļos uzdzīst līdz ar lietus sezonas sākšanos, uzkrāj nepieciešamos ogļhidrātus fotosintēzes procesā un pabeidz dzīves ciklu ar sēklu ražošanu un bojāeju 5 līdz 6 nedēļu laikā. Daudzgadīgajiem efemēriem sezonālā sausuma perioda sākšanās inducē virszemes daļu bojāeju un pazemes veģetatīvo struktūru pāreju miera periodā. Līdz ar to, efemērās sugas pārcieš nelabvēlīgo vides apstākļu periodu vai nu miera stāvoklī esošu sēklu vai veģetatīvo pumpuru formā. Mērenās joslas daudzgadīgo lakstaugu pārziemošana augsnē veģetatīvo pumpuru vai citu struktūru veidā arī ir līdzīgs izvairīšanās process. Izvairīšanās no ekspozīcijas nelabvēlīgajiem vides apstākļiem ar augu morfoloģisko vai bioķīmisko īpašību starpniecību ir daudzveidīgākas faktoru un stratēģiju ziņā. Vienkāršākie piemēri varētu būt garu mietsakņu veidošanās ūdens trūkuma apstākļos, kas ļauj sasniegt gruntsūdeni vai ūdeni

uzkrājošu stumbru pārveidņu un lapu attīstība (sukulence). Sarežģītāki izvairīšanās mehānismi notiek fotosintēzes aparātā pielāgojoties gaismas intensitātes izmaiņām, kur tie vienmēr notiek kopā ar tipiskām aizsardzības reakcijām. Par fotosintezējošu lapu mezofila šūnu izvairīšanos no ultravioletā starojuma ekspozīcijas varētu uzskatīt arī starojumu pārtverošo flavonoīdu savienojumu uzkrāšanos epidermā vai gaismu atstarojošas vaska kristālu kārtiņas veidošanos uz lapu virsmas. Jāatzīmē, ka daudzos gadījumos ir grūti vai pat neiespējami izšķirt, vai konkrētais adaptācijas veids pieskaitāms izvairīšanās kategorijai vai arī aizsardzībai, kā tas ir, piemēram, kaktusu gadījumā.

Augu aizsardzības stratēģija ir saistīta ar auga spēju veidot tādu fenotipu, kas uzlabo funkcionālo veiktspēju nelabvēlīgas vides apstākļu izmaiņas situācijā. Aizsardzības reakcijas (protective responses, protection) var būt divu veidu, atkarībā no to darbības mērķa. Ja mērķis ir aizsargāt auga iekšējo vidi nelabvēlīgā faktora ietekmes gadījumā, vienlaicīgi saglabājot funkcionālo veiktspēju, tad runā par izturības reakcijām (resistance vai tolerance). Izturības reakcijas saistītas gan ar morfoloģiskām, gan bioķīmiskām īpašībām. Ja aizsardzības reakcijas mērķis ir samazināt ārējā faktora darbību, tad tādas apzīmē par pretestības reakcijām, un tās parādās tikai attiecībā uz biotiskajiem vides faktoriem, t.i., augu mijiedarbībā ar citiem dzīvajiem organismiem. Pretestības reakcijas notiek bioķīmiskajā limenī, augā sintezējoties ķīmiskajiem savienojumiem, kas, nonākot kontaktā ar svešo organismu (saskaroties ar to vai arī pēc apēšanas) rada nelabvēlīgas sekas. Ar pretestību saistītie savienojumi var būt antibiotiskas vielas, antinutritīvi faktori u.c. kā tuvāk apskatīts sadaļā 0.0.0.0.

Zināmā mērā, pretestības stratēģija (angl. *defense*) ir līdzīga iepriekš aprakstītajam



7.–1. attēls. Augu pielāgošanās reakciju klasifikācija.

izvairīšanās mehānismam, jo efektīvas pretestības reakcijas gadījumā auga ekspozīcija nelabvēlīgajam faktoram (patogēnu un augēdāju darbības intensitāte) samazināsies. Skaidrības labad jāatzīmē, ka pretestības funkcijas var pildīt arī konkrētas morfoloģiskās īpašības, piemēram, dzelkšņu esamība uz virsmas vai mehāniski cieta kutikula, kas novērš auga vai tā daļu izmantošanu par barības objektu. Tomēr, šajā gadījumā tā var pieskaitīt arī pie izvairīšanās reakcijām, jo, pretstatā bioķīmisko pretestības savienojumu darbībai, reāls kontakts ar bīstamo organismu nenotiek.

Būtiski saprast, ka aizsardzības reakcijas prasa auga resursu mobilizāciju un pārvirzīšanu no augšanas un attīstības procesu nodrošināšanas konkrēto aizsargsavienojumu sintēzei vai aizsargstruktūru veidošanai. Šī iemesla dēļ, augiem

nelabvēlīgā situācijā parasti novērojams samazināts augšanas ātrums, bet aizsardzības reakciju indukciju parasti pavada fotosintēzes intensitātes samazināšanās. Jautājums par aizsardzības izmaksām ir visai sarežģīts un tālāk detalizēti analizēts netiks. Jāpiemin vienīgi, ka, no resursu un enerģētisko izmaksu viedokļa, aizsardzības reakciju uzturēšana ir izdevīga tikai situācijā, kad nelabvēlīgo apstākļu iestāšanās jau ir notikusi vai arī tā ir ticami “paredzama”, par ko var liecināt netiešas pazīmes. Šī iemesla dēļ, augiem pārsvarā raksturīgas inducējamās aizsargreakcijas, kuru laikā konkrētās īpašības tiek iegūtas caur atbilstošo gēnu ekspresiju vai arī notiek jau esošu ar aizsardzību saistītu īpašību intensitātes vai izpausmes pakāpes pastiprināšanās.

## 7.3. SKĀBEKĻA AKTIVĀCIJA UN ENDOĢĒNAIS OKSIDATĪVAIS STRESS

Skābeklis Zemes atmosfērā parādījās pirms 2.2 miljardiem gadu, kad grupa organismu, senās cianobaktērijas, pārgāja uz fotosintēzi kā elektronu donoru izmantojot ūdeni. Molekulārais skābeklis ( $O_2$ ) ir potenciāli toksisks savienojums, jo tā diviem nesapārotajiem elektroniem ir vienādi spini. Līdz ar to, skābeklis pievieno elektronus pa vienam, šajā procesā veidojoties aktīvajām skābekļa formām (ASF), kas ir ļoti reaģētspējīgi savienojumi. Skābeklim pamazām uzkrājoties Zemes atmosfērā, visiem dzīvajiem organismiem izveidojās pielāgojumi dzīvei skābekļa vidē, ietverot gan tā izmantošanu par galējo elektronu akceptoru šūnu elpošanas reakcijās slāpekļa vietā, gan ASF detoksifikāciju ar antioksidatīvo sistēmu starpniecību, kas novērš bioloģisko makromolekulu (proteīnu, nukleīnskābju un lipīdu) bojājumus.

Pretsatā sākotnēji izplatītajam viedoklim, ka ASF veidošanās neizbēgami rada oksidatīvo stresu augu audos, pēdējā desmitgadē uzkrājas arvien vairāk informācijas par to, ka ASF darbojas kā būtiski šūnu signāltiklu komponenti, kas piedalās augu attīstības un atbildes reakciju regulācijā uz ārējās un iekšējās vides izmaiņām. Tā piemēram, ASF piedalās atvāršanās regulācijā, programmētās šūnu bojāejas indukcijā, hipersensitīvās atbildes reakcijās u.c. fizioloģiskajos procesos. Ūdeņraža peroksīds ( $H_2O_2$ ) kā stabilākā ASF var būt universāls aizsardzības gēnu ekspresijas induktors gan lokāli, gan sistēmiski.

### 7.3.1. Skābekļa potenciālais tokiskums un aktīvās skābekļa formas

Lai labāk saprastu skābekļa potenciālo toksiskumu, to var salīdzināt ar slāpekli (7.-0. attēls). Abi savienojumi normālā temperatūrā ir gāzes, kuru molekulu veido divi atomi (diatomiskas molekulas). Slāpeklim ir trīs nesapāroti elektroni, bet to spinu izkārtojums veido īpaši noturīgo trīskāršo saiti, padarot  $N_2$  par slikti reaģētspējīgu savienojumu. Skābekļa divi nesapārotie elektroni ar vienādiem spiniem padara to par diradikāli, kas principā ir stabils, bet var pievienot pa vienam elektronam, veidojot radikāli, un tāpēc tas ir potenciāli ļoti reaģētspējīgs, saņemot nesapārotus

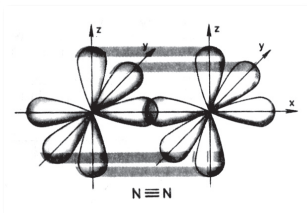
elektronus no radikāļiem vai singletām molekulām, piemēram, pārejas metāliem. Citiem vārdiem sakot,  $O_2$  ir tripleta molekula, jo tā var pastāvēt trīs stāvokļos attiecībā pret magnētisko lauku – vai nu abi spini orientēti magnētiskā lauka virzienā, vai arī abi orientēti pretēji magnētiskajam laukam, vai arī katrs spins savā virzienā.

Molekulārajam skābeklim secīgi pievienojot pa vienam elektronam (skābekļa vienelektrona redukcija), var novērot secīgu ASF rašanos (superoksīda anjona radikālis jeb superoksīds, ūdeņraža peroksīds, hidroksilradikālis), beigās izveidojoties ķīmiski stabilam savienojumam, ūdenim (7.-0. attēls).

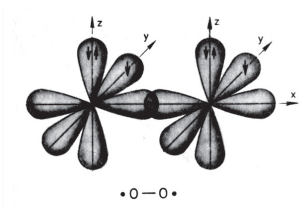
Superoksīda anjona radikālis jeb superoksīds



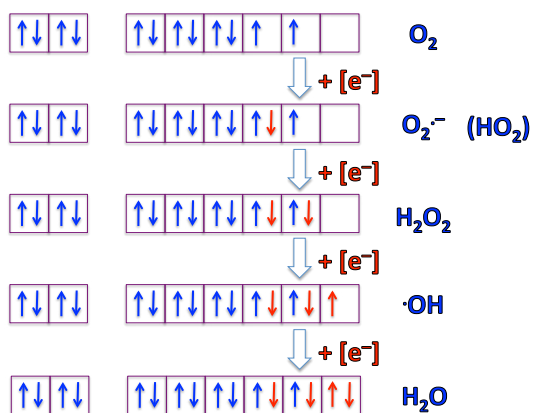
$N_2$



$O_2$



7.-1. attēls. Molekulārā slāpekļa ( $N_2$ ) un skābekļa ( $O_2$ ) kvantu īpašību salīdzinājums.



**7.-1. attēls.** Molekulārā skābekļa secīga vienelektrona redukcija, veidojoties superoksīda anjona radikālim ( $O_2^-$ ), ūdeņraža peroksīdam ( $H_2O_2$ ), hidroksilradikālim ( $\cdot OH$ ), ūdenim ( $H_2O$ ).

( $O_2^-$ ) ir viena no primārajām ASF bioloģiskajās sistēmās. Superoksīdam raksturīga spontāna disproporcionēšanas reakcija ( $O_2^- + O_2^- + 2H^+ = H_2O_2 + O_2$ ), kas ir atkarīga no pH, un tās maksimālais ātrums ir pie pH 4.8. Paaugstinoties pH, superoksīda spontānās disproporcionēšanas ātrums samazinās par kārtu uz katru pH vienību. Augstā pH superoksīda eksistences ilgums ir palielināts. Superoksīdam ģenerējoties tilakoīdu membrānā, kā tas ir fotoprodukcijas gadījumā FSI, superoksīda anjonam ir palielināts eksistences ilgums, kas atļauj iespējamo superoksīda atkarīgo elektronu plūsmu pa FSI. Tā kā superoksīda disproporcija ir bimolekulāra reakcija, tā miera stāvokļa koncentrācija ir atkarīga no tā veidošanās ātruma. Kad miera stāvokļa koncentrācija ir 1  $\mu M$ , tā vidējais difūzijas attālums ir apmēram 10  $\mu M$ . Tomēr, enzīms superoksīdismutāze samazina miera stāvokļa koncentrāciju par vairākām kārtām, tāpēc arī difūzijas attālums samazinās. Faktiskā  $O_2^-$  miera stāvokļa koncentrācija hloroplastos ir zem 3 nM un vidējais eksistences ilgums ir 50  $\mu s$  un vidējais difūzijas attālums 320 nm, kas ir mazāk kā viena desmitā daļa no hloroplasta lieluma.

Ūdeņraža peroksīds ( $H_2O_2$ ) ir visstabilākā ASF ar salīdzinoši lielu potenciālo eksistences ilgumu bioloģiskajās sistēmās, tomēr tas ir spēcīgs oksidētājs. Būtiski, ka  $H_2O_2$  var difundēt no veidošanās vietas, un tas ir transportējams savienojums un tāpēc var darboties kā lokālais un sublokālais signāls.  $H_2O_2$

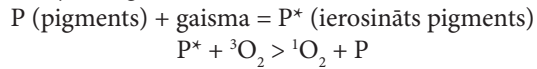
veidojas superoksīda disproporcionēšanas rezultātā vai arī ar specifisku enzīmu starpniecību. Augos eksistē vairākas enzīmu sistēmas, kas sadala  $H_2O_2$ , piemēram, askorbīnskābes peroksīdāze un katalāze.

Hidroksilradikālis ( $\cdot OH$ ) ir diatomiska molekula ar ļoti augstu reaģētspēju un tāpēc īsu eksistences laiku bioloģiskajā vidē ( $10^{-9}$  s). Bioloģiskajās sistēmās hidroksilradikālis parasti veidojas,  $H_2O_2$  vai lipīdu hidroperoksīdiem reaģējot ar pārejas metāliem, piemēram, ar Fe Hābera-Weisa (HABER-WEISS) reakcijā. Potenciāli  $\cdot OH$  var reaģēt ar dažāda veida makromolekulām (ogļhidrāti, nukleīnskābes, lipīdi, aminoskābes). Augstās reaģētspējas dēļ  $\cdot OH$  nevar sadalīt enzīmātiski, tāpēc tā detoksifikācijai nepieciešami mazmolekulārie antioksidanti. Galvenā spontānā hidroksilradikāla sadalīšanās ir caur ūdeņraža peroksīda veidošanos ( $\cdot OH + \cdot OH = H_2O_2$ ), un tas notiek ar lielu ātrumu. Tomēr, tā kā hidroksilradikālis ir augsti reaktīvs ar jebkuriem šūnas komponentiem, kas sastopami augstākā koncentrācijā par hidroksilradikāla koncentrāciju, reālo hidroksilradikāla difūzijas ātrumu un difūzijas attālumu nosaka pamatā tā mijiedarbība ar šūnas komponentiem. Hidroksilradikālim veidojoties vietā, kur šūnas komponentu koncentrācija ir 100 mM, vidējais eksistences ilgums ir tikai  $10^{-7}$  sekundes un vidējais difūzijas attālums ir 4.5 nm. Tas nozīmē, ka gan singletais skābeklis, gan hidroksilradikālis mijiedrobojas ar šūnas komponentiem rašanās vietā pirms to difūzijas. Attiecībā uz proteīniem, šīs aktīvās skābekļa formas iedarbojas ar specifisku aminoskābes palieku rašanās vietā. Tā kā  $\cdot OH$  pārtveršanas iespējas ir ierobežotas, bioloģiskajās sistēmās tā veidošanas iespēja ir samazināta līdz minimumam, darbojoties efektīvai  $H_2O_2$  sadalošai enzīmātiskajai sistēmai un izslēdzot iespējamo  $H_2O_2$  kontaktu ar pārejas metāliem.

Cita veida ASF, piemēram, singletais skābeklis, nav saistīts ar molekulārā skābekļa vienelektrona redukciju, bet ar skābekļa ierosinātā stāvokļa veidošanos, tam reaģējot ar enerģētiski ierosinātām molekulām.

Singletais skābeklis ( $^1O_2$ ) ir molekulārā skābekļa elektroniski ierosinātais stāvoklis, kas ir mazāk stabils nekā tripletā stāvokļa skābeklis un tāpēc ir ievērojami reaģētspējīgāks. Gaismas ierosinātais singletais hlorofils FSII var (1) nodot elektronus

pārneses ķēdei, (2) izstarot enerģiju fluorescences veidā vai (3) pārvērsties tripletajā stāvoklī. Tripletais hlorofils tad arī ir tas, kas iedarbojas ar pamatstāvokļa tripleto molekulāro skābekli, veidojot singlto skābekli.

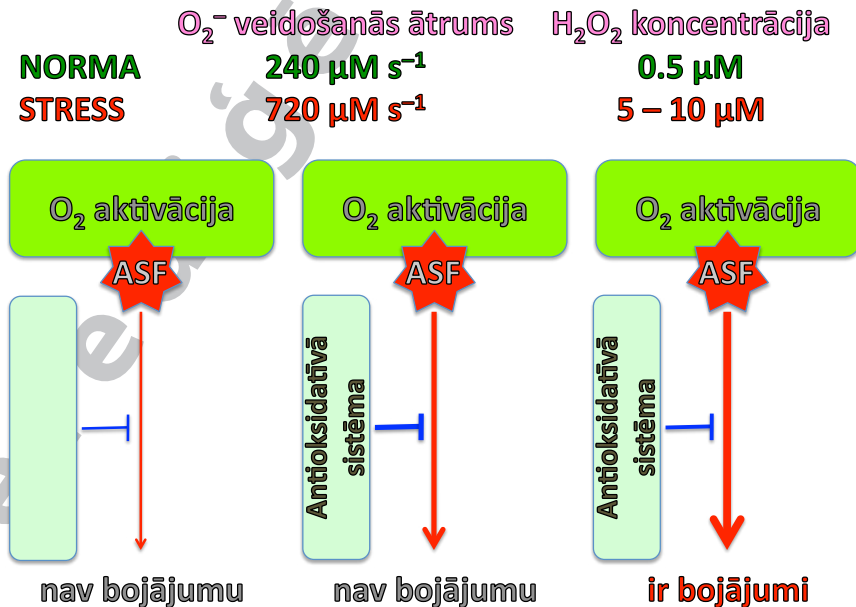


Gāzu fāzē  ${}^1\text{O}_2$  var eksistēt 72 min, bet šķidrums tā dzīves ilgums ir būtiski mazāks, mikrosekunžu vai pat nanosekunžu intervālā, jo tas mijiedarbojas ar uzšķīdušajām vielām. Vidējais difūzijas attālums singletajam skābeklim ūdenī ir 82 nm. Tā kā šūnas komponenti ir viskozi (olbaltumvielu koncentrācija stromā ir virs 20%), reālais difūzijas attālums ir mazāks. Tā kā singletais skābeklis iedarbojas ne tikai ar ūdeni, bet arī ar šūnas komponentiem ar ātrumu, ko kontrolē difūzija, reālais difūzijas attālums ir vēl mazāks. Singlto skābekli pārtver mazmolekulārie antioksidanti (piemēram, karotenoīdi hloroplastu membrānās) tā rašanās vietā. Ir divas stratēģijas aizsardzībai pret singlto skābekli tilakoīdu membrānās: (1) gaismas savācošās sistēmas regulācija tādā veidā, lai līdz minimumam samazinātu tripletā hlorofila veidošanos; (2) ātra tripletā hlorofila un  ${}^1\text{O}_2$  pārtveršana ar molekulārajiem pārtvērējiem. Ir divi galvenie mehānismi, kas samazina tripletā hlorofila

eksistences ilgumu: pirmais ir fotokīmiskās reakcijas, ko ierobežo elektronu transporta ķēdes kontrolēta kapacitāte, bet otrais process ietver liekās ierosinātās enerģijas termisko izkliedi, kas atgriež ierosināto hlorofila pamata stāvoklī. Termālās reakcijas izkliedei ir būtiska nozīme fotoaizsardzībā, jo tā ierobežo pirmā stabila elektronu akceptora redukcijas ātrumu FSII.

### 7.3.2. Skābekļa aktivācijas reakciju lokalizācija

Aktīvā skābekļa formu (ASF) veidošanās notiek arī "normāla" metabolisma laikā un tās intensitāte pastiprinās nelabvēlīgu vides apstākļu ietekmē (7.–0. attēls). Tā kā evolūcijas procesā augiem izveidojusies spēja līdzsvarot ASF veidošanos un antioksidatīvās aizsardzības sistēmu kapacitāti, optimālos apstākļos ASF veidošanās ātrums ir atbilstošs antioksidatīvās sistēmas spējai sadalīt ASF. Antioksidatīvās sistēmas enzīmu gēnu ekspresija inducējas nelabvēlīgas apstākļu izmaiņas rezultātā, un tāpēc augi līdz zināmai robežai spēj līdzsvarot arī suboptimālu apstākļu izsaukto ASF veidošanos pieaugumu. Tikai pēc tam, kad ASF veidošanās ātrums pārsniedz antioksidatīvās sistēmas kapacitāti, sākas ASF uzkrāšanās audos un



7.–1. attēls. Molekulārā slāpekļa ( $\text{N}_2$ ) un skābekļa ( $\text{O}_2$ ) kvantu īpašību salīdzinājums.



iestājas t.s. endogēnā oksidatīvā stresa stāvoklis.

ASF veidošanās notiek lielākajā daļā šūnas kompartmentu, taču galvenā tās daļa fotosintezējošās šūnās ir saistīta ar fotosintēzi, kā arī, citām elektronu pārnesei sistēmām, piemēram, mitohondrijiem (7.-0. tabula). Elektronu pārnesei hloroplastu FSI ir pietiekami negatīvs elektroķīmiskais potenciāls, lai nodotu elektronus uz  $O_2$ , izraisot  $O_2^-$  veidošanos t.s. Mēlera (MEHLER) reakcijā. Lielākā daļā elektronu nāk no reducētā ferrodoksīna. FSII izveidoto superoksīda radikāli dismutē par  $H_2O_2$  hloroplastu Cu-Zn-superoksīda dismutāze, bet  $H_2O_2$  sadala askorbāta peroksidāze. Tā kā superoksīda veidošanās novērojama arī izolētos tilakoīdos, var secināt, ka šajā procesā piedalās reduktanti, kas saistīti ar membrānām. Daļēji sagraujot membrānu struktūru ar deterģentiem, skābekļa fotoredukcijas ātrums ievērojami samazinās, kas norāda uz FSI reakcijas centra supermolekulārās struktūras un tā elektronu donoru un akceptoru piedalīšanos superoksīda produkcijā. Molekulārā skābekļa fotoredukcija pirmo reizi tika parādīta 1951. gadā apgaismotos hloroplastos katalāzes un etanola klātbūtnē, kas veidoja acetaldehīdu. Tomēr, līdz superoksīda veidošanās atklāšanai 1970.-tajos gados tika uzskatīts, ka skābekļa redukcijas produkts ir ūdeņraža peroksīds. Mēlera reakcija notiek konkurējoši ar NADPH veidošanos, kas nozīmē to, ka  $O_2$  konkurē ar  $NADP^+$  par elektroniem no FSI. Uzskata, ka intensīvā gaismā pat 30% no kopējā FSI elektronu daudzuma var tikt izmantoti Mēlera-askorbāta peroksidāzes ceļā. Savukārt, FSII raksturīga singletā skābekļa veidošanās, kas notiek

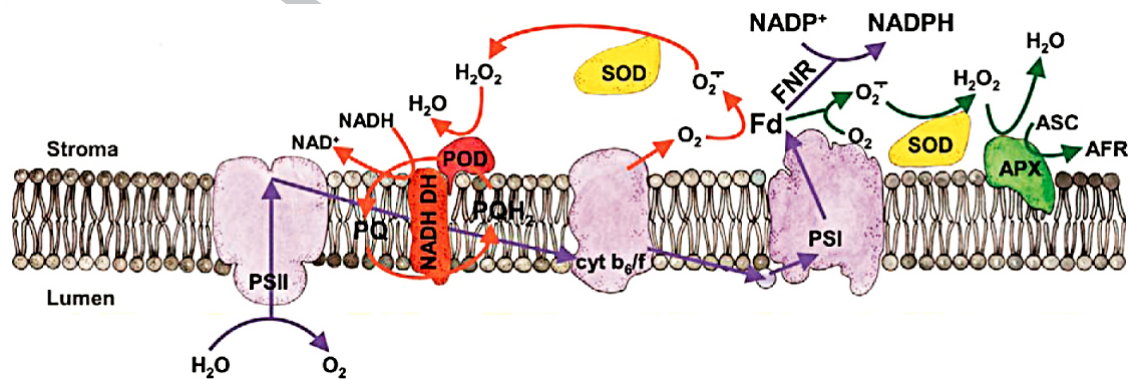
**7.-1. tabula.** Aktīvo skābekļa formu (ASF) veidošanās reakcijas un to lokalizācija

Process	Lokalizācija	ASF veids
Fotosintēzes ET & PSI, PSII	Hloroplasts	$O_2^-$
Elpošanas ET	Mitohondrijs	$O_2^-$
Glikolāta oksidāze	Peroksisoma	$H_2O_2$
Ierosināts hlorofils	Hloroplasts	$O_2^-$
NADPH oksidāze	Plazmas mem.	$O_2^-$
Taukskābju $\beta$ -oksidācija	Peroksisoma	$H_2O_2$
Skābeņskābes oksidāze	Apoplasts	$H_2O_2$
Ksantīna oksidāze	Peroksisoma	$H_2O_2$ $O_2^-$
Peroksidāze (Mn <sup>2+</sup> , NADH)	Šūnapvalks	$H_2O_2$ $O_2^-$
Aminu oksidāze	Apoplasts	$H_2O_2$

caur reakcijas centra hlorofila  $P_{680}$  tripleto stāvokli.

Lielākajai daļai  $C_3$  augu sugu  $H_2O_2$  veidojas arī fotosintētiskajā oglekļa ciklā peroksisomās. Rubisco oksigenācijas reakcija veido glikolātu, kurš no hloroplastiem nonāk peroksisomās un oksidējas, veidojoties glioksilātam un  $H_2O_2$ . Līdz ar to, no fotosintēzes atkarīgā aktīvākā ASF veidošanās vieta var būt tieši peroksisomas. Jāņem vērā, ka taukskābju  $\beta$ -oksidācija, kas notiek peroksisomās, arī veido ASF.

Augu mitohondriji, salīdzinot ar dzīvnieku mitohondrijiem, ir mazāk būtiska skābekļa aktivēšanās vieta. Alternatīvais elpošanas ceļš, kas darbojas stresa situācijās vai novecojošos audos, veido nevis aktīvo skābekli, bet gan izdala siltumu. Saistībā ar mitohondriju elektronu pārnesei ķēdi var veidoties  $O_2^-$ ,  $H_2O_2$  un  $\cdot OH$ . NADH dehidrogenāzes flavoproteīnu apgabals var tieši reducēt  $O_2$  par  $O_2^-$ , sekojoši rodas  $H_2O_2$ . Tomēr, parasti  $H_2O_2$  veidošanās ātrums mitohondrijos



**7.-1. attēls.** Molekulārā slāpekļa ( $N_2$ ) un skābekļa ( $O_2$ ) kvantu īpašību salīdzinājums.

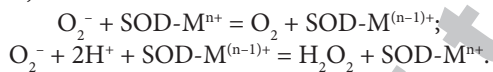
(182 līdz 216 nmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) ir būtiski mazāks par tā veidošanos hloroplastos (4030 nmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>), bet peroksisomās tas var būt visaugstākais (10 000 nmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>).

ASF veidošanās notiek arī apoplastā, kur šūnapvalka peroksidāze katalizē NADH oksidāciju, veidojot O<sub>2</sub><sup>-</sup> vienlaicīgi ar H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> izmantošanu. Bez tam, plazmatiskās membrānas NADPH oksidāze ir būtisks H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> avots apoplastā.

Endogēnā oksidatīvā stresa komponenti ir arī lipīdu peroksīdi un hidroperoksīdi, kuru veidošanos var ierosināt gan pārejas metāli, gan ASF un enzīma lipoksigenāzes reakcija. Lipīdu peroksīdi var tālāk ierosināt brīvo radikāļu ķēžu reakcijas, būtiski ietekmējot membrānu caurlaidību.

### 7.3.3. Enzimātiskā antioksidatīvā sistēma

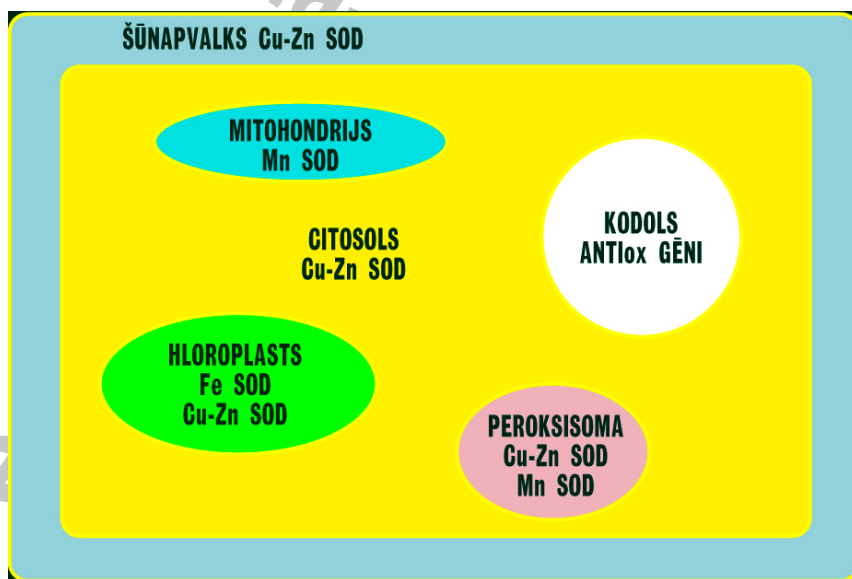
Superoksīda pārvēršanos par H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> katalizē enzīms superoksīda dismutāze (SOD). Ir zināmas trīs veidu SOD, kas atšķiras pēc metāla, kas atrodas molekulu prostētiskajā centrā. Šis metāls var būt Cu-Zn, Mn vai Fe. Visu trīs veidu SOD katalizē superoksīda anjonu disproporcionēšanu pēc sekojoša redukcijas-oksidācijas cikla, kur M<sup>n+</sup> ir Cu<sup>2+</sup>, Mn<sup>3+</sup> un Fe<sup>3+</sup>:



Šīs reakcijas notiek ar vienādiem ātrumiem. Nejauša superoksīda anjona saduršanās ar prostētiskā metāla saitū SOD molekulās (tikai 0.1 % no kopējā virsmas laukuma molekulā ar izmēru 30- līdz 40 kDa) nav būtiska, lai izskaidrotu novēroto disproporcionēšanas ātrumu. Substrāts, superoksīda anjons, piesaistās metāla saitā ar pozitīvi lādētām aminoskābju paliekām. Pretēji spontānajai superoksīda disproporcionēšanas reakcijai, kuras pH maksimums ir ļoti šaurs (pie pH 4.8), SOD katalizētajai disproporcionēšanai ir plašs pH optimums (pH 4 līdz 9 Cu,Zn-SOD un pH 6 līdz 8 Mn-SOD un Fe-SOD).

Šāds reakcijas mehānisms nodrošina augstu katalītiskās reakcijas ātrumu un samazina superoksīda stabilā stāvokļa koncentrāciju hloroplastos vismaz par četrām kārtām. Ja bez SOD superoksīda koncentrācija ir 22 μM, tad SOD klātbūtnē (koncentrācija stromā 50 μM) superoksīda stabilā stāvokļa koncentrācija samazinās līdz 2.4 nM.

SOD pirmo reizi izolēta 1938. gadā no vērša asinīm kā zaļais vara proteīns, par kura bioloģisko funkciju tika uzskatīta vara uzglabāšana. Sekojošajos gados ferments tika dažādi saukts par eritrokupreīnu, indofenola oksidāzi, tetrazolija oksidāzi. Fermenta katalītiskā funkcija tika atklāta 1969. gadā. Izrādījās, ka SOD ir plaši sastopams



7.-1. attēls. Superoksīddismutāzes (SOD) dažādo formu loklizācija šūnā.

visos skābekli patērējošajos organismos, gaisa tolerantajos anaerobos un dažos obligātajos anaerobos.

Visas SOD ir multimēri metālproteīni. Fe-SOD ir dimērs ferments, kas sastopams prokariotos un augu hloroplastos. Mn-SOD sastāv no identiskām subvienībām vai nu dimēriskā vai tetramēriskā konfigurācijā. Augos sastopams mitohondriju matriksā, arī glioksisomās un peroksisomās (membrānas ārējā pusē). Augu Cu-Zn-SOD ir dimērs, lokalizēts citozolā un sastāv no divām identiskām subvienībām. Bez tam, Cu-Zn-SOD ir lokalizēta arī hloroplastu stromā, un atrasta arī mitohondriju matriksā, peroksisomu matriksā un glioksisomās.

Lai noskaidrotu hloroplastu Cu-Zn-SOD precīzu lokalizāciju šūnās, veikti eksperimenti ar spinātu lapām. Lapām atdala apakšējo epidermu, tās segmentus saldē šķidrā propānā, kas ātri sasaldē apakšējā mezofila šūnas bez ledus kristālu veidošanās tajās. Lapas pārnes šķidrā slāpekli un fiksē glutāraldehidā divas dienas  $-80^{\circ}\text{C}$  temperatūrā, tad lēcieneidā paaugstina temperatūru līdz istabas temperatūrai. Šādas metodes pielietošana dod iespēju saskatīt intaktus hloroplastus. Audu sekcijas imunoloģiski iezīmē ar antivielām pret hloroplastu Cu-Zn-SOD pēc imunozelta metodes. Var redzēt, ka Cu-Zn-SOD nav vienmērīgi lokalizēta stromā. Apmēram 70% no imunozelta daļiņām atrodas 5 nm attālumā no tilakoīdu membrānas virsmas stromas pusē. Savukārt, 40% no šīm daļiņām atrodas granu tilakoīdu galos un uz šķautnēm, bet 60% – stromas tilakoīdu stromas pusē. Tikai neliels daudzums daļiņu lokalizētas lūmenā vai stromā, kā arī uz granu tilakoīdu saskares virsmām. Salīdzinot šo SOD lokalizāciju ar datiem par FSI kompleksa atrašanos uz stromas tilakoīdiem un arī granu tilakoīdu membrānu stromas pusēm, bet FSII atrašanos uz granu tilakoīdu saskares virsmām, var secināt, ka vismaz 70% Cu-Zn-SOD ir lokalizēta kopā ar FSI kompleksiem.

Fizioloģiskās funkcijas un enzīma ekspresijas regulācija atsevišķām SOD formām vislabāk izpētītas tabakas augos. Visas trīs formas ir sastopamas tabakai, un tās kodē kodola gēni, bet to produkti ir lokalizēti dažādos kompartmentos – Mn-SOD ir mitohondrijos, Fe-SOD hloroplastos, bet Cu-Zn-SOD gan citozolā, gan hloroplastos.

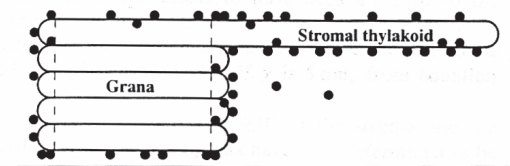
SOD atrašanās peroksisomās vai ārpus šūnām līdz šim nav tabakai nav atrasta.

Dati liecina par to, ka sakarā ar fotofosforilāciju mitohondriju superoksīda veidošanās nav īpaši svarīga fotosintētiskos audos. Fakts, ka Mn-SOD aktivitāte ir relatīvi zema salīdzinājumā ar hloroplastu un citozola SOD aktivitāti to apstiprina. Tas tomēr neizslēdz iespēju, ka Mn-SOD ir būtiska pretoksidatīvās sistēmas sastāvdaļa īpaša tipa šūnās, piemēram, atvārsnītēs un floēmas šūnās, vai arī tādos vides apstākļos, kas stimulē mitohondriju metabolismu.

Fe-SOD tabakas lapās ir nozīmīga forma, bet tā neparādās nosakāmā līmenī citās augu sugās (egle, kukurūza, pupas). Tā kā FeS-OD nav sastopama raugos un mugūrkaulniekos un pamatojoties uz sekvenču līdzību starp augu un ciānbaktēriju FeSOD, tiek uzskatīts, ka SodB gēnu augi ieguvuši no hloroplastu priekštečiem endosimbiozes procesā ar sekojošu gēna pārņemšanu uz kodolu. Līdz ar to ir jāparedz, ka no evolūcijas viedokļa Fe-SOD ir bijusi sastopama hloroplastos pirms Cu-Zn-SOD, tā kā šī forma pēc izcelsmes ir eikariotiska. Rodas jautājums, kāpēc augos attīstījusies otra hloroplastu SOD izoforma un kāpēc atsevišķām sugām šī otra forma ir aizvietojusi pirmo, saglabājoties paralēli kopā ar pirmo citām sugām. Ir vispārpieņemts uzskats, ka hloroplastu SOD galvenā funkcija ir superoksīda pārtveršana, kas veidojas elektronu

**Table 1** Distribution of the gold particles specific for chloroplastic CuZn-SOD within spinach chloroplasts

Compartment	Distribution (%)
"In stroma"	27.1
"On thylakoid" Total	72.9
{ Stromal thylakoids	41.9
{ Grana thylakoids	31.0
{ Margins exposed to stroma	8.6
{ Ends exposed to stroma	19.6
{ Not exposed to stroma	2.7



**7.-1. attēls.** Superoksīddismutāzes (SOD) dažādo formu lokalizācija šūnā.

pārplūšanas rezultātā uz skābekli FSI reducējošajā saitā. Pierādījumi liecina, ka tabakai šo funkciju pilda FSOD, nevis Cu-Zn-SOD. Tabakas lapās FeSOD aktivitāte ir atrodama visos dažāda vecuma fotosintezējošos audos relatīvi nemainīgā līmenī. Pretēji tam, hloroplastu Cu-Zn-SOD ir augstā līmenī tikai pašās jaunākajās lapās un nokrīt zem noteikšanas sliekšņa pilnīgi nobriedušās lapās. Tātad, hloroplastu Cu-Zn-SOD ekspresija nekorelē ar fotosintētisko aktivitāti. Bez tam, vienai tabakas šķirnei atrasta negatīva korelācija starp gaismas intensitāti un hloroplastu Cu-Zn-SOD aktivitāti. Tālāks apstiprinājums Fe-SOD dalībai superoksīda pārtveršanā fotosintēzes laikā saistīts ar eksperimentiem, kuros fotosintēzē radušos superoksīda daudzumu samazināja ar ķīmiska savienojuma palīdzību, kurš aizsargā elektronus akceptējošā hinona reoksidāciju. Eksperimenti parāda, ka šādi apstrādātās lapās samazinās FeSOD mRNA līmenis un tā indukcijas ātrums.

Hloroplastu Cu-Zn-SOD tabakai ir nosakāmā līmenī tikai nenobriedušās lapās. Līdzīgi tas ir arī tomāta lapās. Hloroplastu Cu-Zn-SOD ekspresijas atkarība no attīstības pakāpes nav detalizēti izpētīta citās sugās, kas satur Fe-SOD. Tāpēc patlaban nav skaidrs, vai hloroplastu Cu-Zn-SOD ekspresijas veids ir specifisks dažām *Solanum* ģints sugām, vai arī tā ir visu Fe-SOD saturošo augu vispārīga īpašība. Dažām Fe-SOD saturošām sugām (*Arabidopsis*, sinepes, pupas, citrusi) Fe-SOD ir galvenā SOD izoforma lapās. Tomēr, tādiem augiem kā zirņi Fe-SOD līmenis ir daudz zemāks nekā hloroplastu Cu-Zn-SOD, kas norāda, ka hloroplastu Cu-Zn-SOD piedalās fotosintētiskā superoksīda pārtveršanā. Domājams, ka Fe-SOD un hloroplastu Cu-Zn-SOD funkcijas var mainīties dažādām sugām.

Nekādi citi procesi hloroplastos, izņemot fotosintēzi nav atrasti, kas varētu ģenerēt superoksīdu pietiekamā līmenī, kam būtu nepieciešama īpaša SOD izoforma. Hloroplastu Cu-Zn-SOD inducē fotosintēzi inhibējoši herbicīdi, mehāniska ievainošana, etilēns, etiolētu dīgstu apgaismošana. Tomātiem ilgstošs sausuma stress neietekmē hloroplastu Cu-Zn-SOD ekspresiju. Ņemot vērā dominējošo ekspresiju lapās un indukciju stresa ietekmē var pieņemt, ka hloroplastu Cu-Zn-SOD piedalās kādā biosintētiskajā procesā, kas saistīts ar šūnu augšanu

un bojājumu izlabošanu. Var domāt, ka šī funkcija ir saistīta ar fotosintētiskā aparāta veidošanos, tā kā elektronu plūsma uz skābekli varētu būt augstāka fotosistēmās, kur dažādi elektronu pārnēsētāji vēl nav pilnībā sakārtoti. Bez tam, hloroplastu Cu-Zn-SOD varētu būt iesaistīta plastīdu taukskābju biosintēzē. Ībrīd vēl nav aprakstīta superoksīda veidošanās plastīdu taukskābju biosintēzes laikā, tomēr, iespējams kandidāts ir stearoil-acil pārnēsēšanas proteīna desaturāze, jo tās aktivitātei nepieciešams gan ferredoksīns, gan arī skābeklis, bet ferredoksīns ir labi zināms superoksīda avots fotosintētiskā elektronu transporta laikā.

Citoplazmas Cu-Zn-SOD parasti ir vislielākā SOD aktivitāte tabakas lapu ekstraktos, izņemot vecākas lapas, kur FeS-OD ir dominējošā izoforma. Pārsteidzoši maz ir informācijas par šūnas procesiem, kuros piedalās citozola Cu-Zn-SOD. Ir vispār pieņemts uzskats, ka NADPH-citohroma P-450 reduktāzes piedalās superoksīda veidošanā augu citozolā, bet nav eksperimentālu pierādījumu šai hipotēzei. NADPH-citohroma P<sub>450</sub> reduktāze piedalās daudzās augu sekundārā metabolisma reakcijās, atbilstoši tam, citozola Cu-Zn-SOD varētu būt dažādas funkcijas šūnā, pretēji organellu SOD, kur katras organellas SOD saistīta ar vienu galveno superoksīdu veidojošo procesu. Metabolisma ceļi ar citohroma P<sub>450</sub> enzīmu piedalīšanos ir lignīna, suberīna, kutīna, flavonoīdu, kumarīnu, terpenoīdu un alkaloīdu biosintēze. Tā kā daudzus no šiem ceļiem aktivē stress (ievainošana, patogēni, smagie metāli u.c.), daudzas citohroma P<sub>450</sub> enzīmu aktivitātes var būt iesaistītas stresa atbildes reakcijās.

Citozola Cu-Zn-SOD gēnu ekspresija tabakai ir labi izpētīta, tā būtiski mainās dažādās stresa situācijās. Citozola Cu-Zn-SOD ekspresiju aktivē fotosintēzi inhibējošais herbicīds parakvats, siltuma šoks, aukstums, ozons, sāļu stress. Citoplazmas Cu-Zn-SOD kodē viens gēns. Parādīts, ka gēna promotora indukcija ar parakvatu lapā visstiprāk notiek palisādes parenhīmā un vadaudu šūnās. Bez tam, citozola gēnu inducē tiolu molekulas (sulfhidrilgrupu antioksidanti reducētais glutations, cisteīns, ditiotreitols; bet oksidētajam formām nav efekta), kas rāda, ka enzīma ekspresija atrodas redoks līmeņa kontrolē. Ir zināms, ka reducētā glutations līmenis pieaug dažādās stresa situācijās – ozona, sēra dioksīda, siltuma šoka un

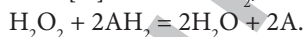
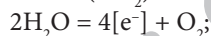


sausuma ietekmē. Tātad, bez tiešām antioksidanta funkcijām, glutations stresa situācijās varētu būt arī stresa regulēto gēnu aktivators.

Pētot citozola Cu-Zn-SOD ekspresiju dažādos tabakas audos, atklāts, ka augstākie ekspresijas līmeņi ir ziedos un lapās, bet zemāki stumbros un saknēs. Visstiprākā ekspresija konstatēta lapu un stumbru floēmas šūnās, ovārijos un putekšņos, pigmentētajos ziedlapu audos, un ziedu vadaudos. Visi šie rezultāti rāda, ka citozola Cu-Zn-SOD atrodas stingrā attīstības un vides kontrolē.

Peroksisomu Cu-Zn-SOD vislabāk izpētīta arbūzu dīgstu dīgļlapās. Tā sastāda apmēram 18% no kopējās SOD aktivitātes. Svarīga attīrīta enzīma īpašība ir termiskā stabilitāte un nejutīgums pret ūdeņraža peroksīda inaktivāciju. Šīs SOD formas antivielas reaģēja ar citām augu CuZnSOD, bet neatpazīna augu MnSOD, ne arī baktēriju FeSOD. Pārsteidzoši, ka peroksisomu CuZnSOD antivielas reaģēja ar vērša eritrocītu un aknu CuZnSOD. Varētu domāt, ka aktīvā skābekļa metabolisms ir kopīga īpašība visu eikariotu peroksisomām. Līdz ar to, CuZnSOD funkcija peroksisomās varētu būt šo organellu aizsardzība pret tur ģenerētajiem toksiskajiem skābekļa savienojumiem. Tā piemēram, tā varētu būt peroksisomās lokalizētās katalāzes aizsardzība pret superoksīda radikāļiem.

Novērojumi liecina, ka hloroplastos ūdeņraža peroksīda sadalīšana nenotiek pēc disproporcionēšanas mehānisma, bet tas tiek reducēts par ūdeni ar peroksidācijas reakciju, lietojot fotoreduktantu ( $AH_2$ ):



Augstākajos augos  $AH_2$  ir identificēts par askorbīnskābi. Askorbāts ir sastopams hloroplastos apmēram 10 mM koncentrācijā kopā ar askorbāt-specifisku peroksidāzi.

Līdz ar plašu pievēršanos augu fizioloģijas pētījumu pielietošanai vides piesārņojuma problēmu pētījumos, pedējās desmitgadēs uzkrājies ievērojams informācijas daudzums par askorbāta peroksidāzes īpašajām funkcijām augos. Askorbāta funkcijas augos nebija skaidras līdz pat astone desmito gadu sākumam, kad tika parādīts, ka vismaz viena no tām ir saistīta ar augu šūnu aizsardzību pret oksidatīvajiem vai

fotooksidatīvajiem bojajumiem, pārtverot ūdeņraža peroksīdu ar askorbāta peroksidāzes starpniecību. Attīstoties augu molekulārajai bioloģijai, hipotēze par askorbāta peroksidāzes īpašo vietu peroksidāžu sistēmā ir pilnībā apstiprinājusies.

Atbilstoši pedējo gadu pētījumiem, visas peroksidāzes sadalās divas grupās, atkarībā no to fizioloģiskās funkcijas: (a) peroksidāzes, kuru oksidētiem elektronu donoru produktiem ir noteiktas fizioloģiskās funkcijas augā, un (b) peroksidāzes, kuru funkcija ir pārtvert ūdeņraža peroksīdu vai organiskos peroksīdus.

Pirmās grupas peroksidāzes, kuras apzīmē par gvajakola peroksidāzēm (atbilstoši noteikšanā plaši lietotam ūdeņraža donoram) katalizē fizioloģiski svarīgas reakcijas. Ūdeņraža peroksīds vai organiskie peroksīdi, kas nepieciešami šā tipa peroksidāžu reakcijām, veidojas efektīvi regulētās viena ( $O_2^-$  veidojošās) vai divu elektronu ( $H_2O_2$  veidojošās) oksidāžu reakcijās vides un šūnu signālu ietekmē, kas nepieļauj peroksīdu parprodukciju. Otrās grupas peroksidāzes pieadālās ūdeņraža peroksīda un organisko peroksīdu pārtveršanā. Kā piemērus šai grupai var minēt glutaciona peroksidāzi zīdītājiem, citohroma *c* peroksidāzi ragam un NADH peroksidāzi prokariotiem. Tomēr,  $H_2O_2$  pārtverošas peroksidāzes, kuras izmanto glutacionu, citohromu *c* vai piridīna nukleotīdus augos nav konstatētas, bet aprakstīto funkciju izpilda askorbāta-specifiska peroksidāze.

Salīdzinot molekulārās un fermentatīvās īpašības divu augu peroksidāžu (gvajakola peroksidāze un askorbāta peroksidāze) un rauga citohroma *c* peroksidāzes starpā, var secināt, ka augu askorbāta peroksidāzei un sēņu citohroma *c* peroksidāzei ir daudz vairāk kopīgu īpašību, nekā augu askorbāta peroksidāzei un gvajakola peroksidāzei, un ka tās evolūcijas gaitā ir cēlušās no kopēja priekšteča. Tā piemēram, pretēji gvajakola peroksidāzei, kura ir glikoproteīns, ne askorbāta, ne citohroma *c* peroksidāze nav glikozilēta. Primārās struktūras proksimālā histidīna apgabals parāda sekvenču homoloģiju visu trīs peroksidāžu starpā, taču homoloģijas pakape starp askorbāta peroksidāzi un citohroma *c* peroksidāzi ir lielāka, nekā starp askorbāta un gvajakola peroksidāzēm no augiem. Arī jutīguma ziņā pret tiola reaģentiem, kā arī reakcijas katalītiskajos mehānismos ir vairāk



līdzības askorbāta un citohroma *c* peroksidāzēm.

Askorbāta peroksidāze ir atrasta ne tikai hloroplastos, bet arī citozolā dažādās izoformās. Citozoliskajiem izozīmiem, kas izolatīvi izolēti no Arabidopsis un nav tranzitēptīda, lai piesaistītos šūnas organellām, tāpēc par to lokalizācijas vietu var uzskatīt citozolu, bet nevis mitohondrijus. Tātad, citozola askorbāta peroksidāze pārtver ūdeņraža peroksīdu, kurš ģenerējas citozolā. Hloroplastu izozīms ir lokalizēts stroma šķīstošā veidā, bet stromas tilakoidos – ar membrānām saistītā formā. Amino-terminālā apgabala aminoskābju sekvences tilakoīdu askorbāta peroksidāzei no spināta un stromas askorbāta peroksidāzei no tējas parāda augstu savstarpējās homoloģijas pakāpi, bet zemu homoloģiju ar citozola formām. Savukārt, citozola un stromas askorbāta peroksidāzei ir homologas sekvences proksimālā un distālā histidīna tuvumā.

No reakciju katalīzes viedokļa, askorbāta peroksidāzi raksturo augsts specifiskums pret askorbīnskābi kā elektronu donoru, kas ir īpaši izteikts tilakoīdu un stromas fermentu gadījumā. Citozoliskā forma bez askorbāta katalīzē arī fenolu oksidāciju. Visu askorbāta peroksidāzes izozīmu inhibēšana ar tiolus modificējošiem reaģentiem (hloromerkuribenzoāts u.c.) ir no klasiskās gvajakola peroksidāzes atšķirīga īpašība. Bez tam, visu askorbāta peroksidāzes formu aktivitāte tiek apspiesta ditiotreitola, *p*-aminofenola, hidroksurīnvielas un hidroksilamīna klātbūtnē, kas nav novērots gvajakola peroksidāzes gadījumā.

Viens no iemesliem, kāpēc askorbāta peroksidāze netika atklāta ilgu laiku, ir tās nestabilitāte bez askorbīnskābes klātbūtnes *in vitro*. Apmēram 50% no tilakoīdu un stromas askorbāta peroksidāzes aktivitātes zūd 15 sekunžu laikā, bet no citozola askorbāta peroksidāzes aktivitātes – 60 minūšu laikā. Inaktivāciju novērš skābekļa izslēgšana no vides, un daļēji arī katalīzes pievienošana. Taču pat anaerobos apstākļos  $H_2O_2$  pievienošana nanomolārā daudzumā inaktivē tilakoīdu askorbāta peroksidāzi. Īda īpašība nav konstatēta ne citohroma *c* peroksidāzei, ne gvajakola peroksidāzei.

Askorbāta peroksidāzei askorbīnskābe ir visefektīvākais elektronu donors, bet hloroplastu un citozola formas var katalīzēt gvajakola oksidēšanu, lai arī ar intensitāti, kas ir tikai 5% (hloroplastu

peroksidāzei) vai 25% (citozola peroksidāzei) no askorbāta oksidēšanas intensitātes.

Dažādi atmosfēras gāzveida piesārņojuma veidi, kā piemēram, slāpekļa oksīdi ( $NO$ ,  $NO_2$ ), ozons ( $O_3$ ) un sēra dioksīds ( $SO_2$ ) izmaina augu šūnās līdzsvaru starp aktīvā skābekļa veidošanos un uztveršanu. Piesārņojuma inducēto endogēno oksidatīvo stresu pavada ievērojams askorbīnskābes satura pieaugums, kā novērots skujukoku skujās un vaskulāro augu lapās.

Līdztekus tam, parasti novērojams paralēls askorbāta peroksidāzes aktivitātes pieaugums piesārņojuma rezultātā. Tomēr, atsevišķos gadījumos šāda aktivācija nav novērota. No otras puses,  $H_2O_2$ , kas ir viens no endogēnā oksidatīvā stresa būtiskiem aģentiem, pielietots eksogēni, izraisa askorbāta peroksidāzes aktivitātes pieaugumu, vienlaikus inhibējot katalāzi. Arī citu stresa veidu atbildes reakcijas (temperatūras, sausuma u.c.), kuru laikā notiek aktīvā skābekļa formu pieaugums, raksturīgas ar askorbāta peroksidāzes aktivāciju.

Gaisma kā attīstības faktors izsauc askorbāta peroksidāzes aktivāciju caur fitohroma darbību neatkarīgi no fotosintēzes procesa norises. Tomēr, gaismas kā stresa faktora inductīvā darbība uz askorbāta peroksidāzes aktivitāti ir tieši saistīta ar fotooksidatīvo stresu. Aktīvo skābekļa formu fotoģenerācija pastiprinās, ja augi, kuri atrodas augstas gaismas intensitātes apstākļos, tiek pakļauti vides stresa iedarbībai. Šādā situācijā palielinās absorbētās gaismas enerģijas izmantošana fotosintētiskajai  $CO_2$  fiksācijai, bet ierobežotais  $NADP^+$  daudzums elektronu uzņemšanai no FSI izsauc pastiprinātu  $O_2$  aktivāciju. Askorbāta peroksidāzes pieaugums šādos gadījumos ir tieši saistīts ar augu aizsarg sistēmu un rezistences reakcijām, it īpaši, nelabvēlīgos minerālās barošanās apstākļos atsevišķu elementu trūkuma gadījumā.

Pretēji visai plaši dokumentētajai askorbāta peroksidāzes nozīmei stresa aizsargreakcijās, literatūrā atrodams visai maz informācijas par askorbāta peroksidāzes izmaiņām normāla augu metabolisma gaitā. Pēc analogijas ar stresa situācijām, kas izsauc pastiprinātu skābekļa aktivēšanos ar sekojošu askorbāta peroksidāzes aktivitātes pieaugumu, varētu domāt, ka, norisinoties tiem fizioloģiskajiem procesiem,

kas raksturojas ar intensīvu aktivētā skābekļa formu veidošanos, notiek arī paralēls askorbāta peroksidāzes aktivitātes pieaugums.

Tā kā sēklu dīgšanas agras stadijas, sākot jau ar sēklu uzbriešanu, ir saistītas ar skābekļa patēriņa pieaugumu un mitohondriālās elpošanas intensitātes palielināšanos, būtu jānovēro arī askorbāta peroksidāzes indukcija šo procesu gaitā. Īo pieņēmumu apstiprina eksperimenti ar dīgstošām kukurūzas un kviešu sēklām. Sausās sēklās askorbāta peroksidāzes aktivitāte nav atrodama, vai arī tās līmenis ir ļoti zems. Sausas sēklas nesatur arī askorbātu. Dīgšanas laikā askorbāta peroksidāzes aktivitāte pieaug vidēji 10 līdz 30 reizes 24 līdz 48 h no uzbriešanas sākuma. Arī vēlākās augšanas stadijās novērojamas fizioloģiski nozīmīgas askorbāta peroksidāzes aktivitātes izmaiņas. Tā piemēram, Vicia faba sēklu attīstības laikā novērota augsta askorbāta peroksidāzes aktivitāte šūnās, kuras atrodas dalīšanās un stiepšanās stadijā.

Pārsteidzoši maz informācijas atrodams par askorbāta peroksidāzes indukcijas regulāciju. Par fitohormonu piedalīšanos šajā procesā var spriest visai netieši pēc zināmas paralelītātes starp askorbāta peroksidāzes aktivitāti un etilēna veidošanos, kā arī no visai ierobežotiem datiem par eksogēnās abcizīskābes un etilēnproducentu induktīvo ietekmi. Var pieņemt, ka induktīvais faktors ir arī peroksidāzes substrāti –  $H_2O_2$  vai askorbīnskābe, it īpaši tāpēc, ka eksogēnais  $H_2O_2$  var izsaukt askorbāta peroksidāzes aktivitātes pieaugumu. Tomēr, tajā pašā laikā  $H_2O_2$  ir arī askorbāta peroksidāzi inaktivējošs aģents gan in vitro, gan in vivo. Jāatzīmē arī, ka aizsargmehānismu attīstība augos stresa ietekmē sastāv no divām fāzēm: (1) ātra antioksidantu substrātu pieauguma un (2) lēna antioksidatīvo fermentu aktivitātes pieauguma.

Nav arī zināms, kādi molekulārie mehānismi nodrošina askorbāta peroksidāzes indukciju. Var domāt, ka šajā procesā notiek askorbāta peroksidāzes gēna ekspresija, par ko liecina transkriptu daudzuma ievērojams pieaugums stresa iedarbības rezultātā. Tā kā askorbāta peroksidāzes aktivitātes pieaugums parasti ir paralēls enzīma olbaltuma daudzuma pieaugumam, var pieņemt, ka indukcija notiek tieši proteīna sintēzes līmenī un nav saistīta ar pēctranslācijas modifikācijām.

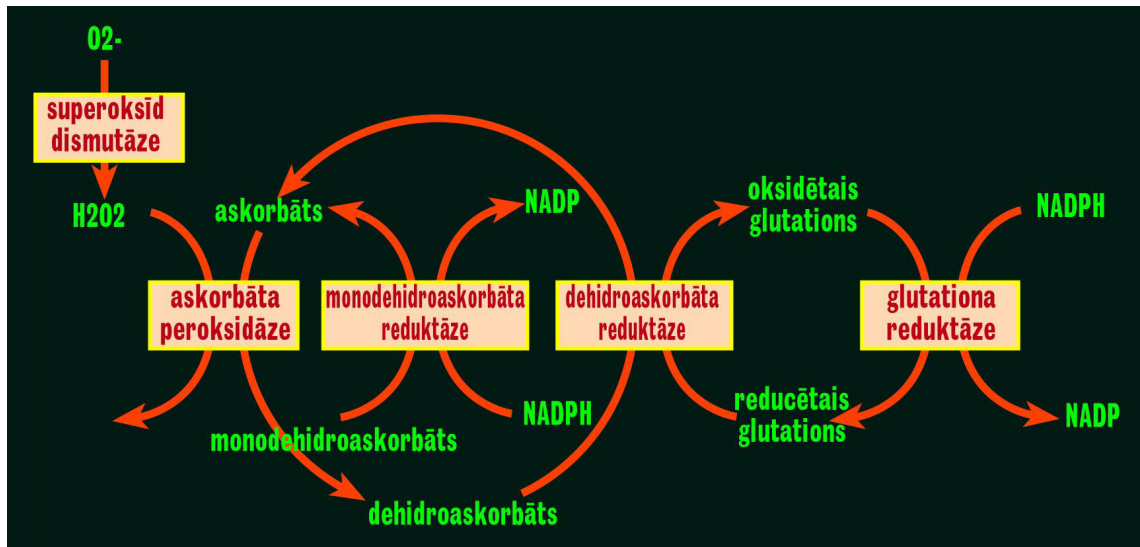
Tomēr, dati par askorbāta peroksidāzes gēna ekspresiju redīsos sāļu stresa iedarbības rezultātā rāda, ka mRNS līmenis nemainās ne lapās, ne saknēs, kamēr fermenta aktivitāte ievērojami paaugstinās sāļu iedarbībā vairāku dienu laikā. Tas liecina par to, ka askorbāta peroksidāzes pieaugums sāļu ietekmē notiek posttranskripcijas līmenī.

Jaunākie dati liecina, ka, līdzīgi kā tas ir ar *SOD* gēna ekspresijas indukciju, arī askorbāta peroksidāze var tikt inducēta, izmainoties glutaciona saturam un tā redoksstatusam. Zemas gaismas apstākļos eksogēnais reducētais glutatons izsauc *APX1* transkriptu līmeņa pazemināšanos, bet augstas gaismas apstākļos novērš mRNA pieaugumu *APX1* un *APX2*. Tas liecina, ka eksogēnā reducētā glutaciona uzņēmšana novērš endogēnā glutaciona pula redoksa līmeņa krišanos lapu diskos augstas gaismas apstākļos, neizsaucot pozitīvā regulējošā signāla pārnesi.

Būtisks ir arī atklājums par to, ka salicilskābe un dihloroisonikotīnskābe, savienojumi, kas inducē augu aizsargmehānismus caur noteiktu gēnu ekspresiju, inhibē askorbāta peroksidāzes aktivitāti tabakas augiem. Pie tam, salicilskābes analoģu spēja inhibēt askorbāta peroksidāzi korelē ar šo savienojumu spēju inducēt aizsardzības gēnus un palielināt rezistenci pret tabakas mozaikas vīrusu. Iespējams, ka šāda parādība ir saistīta ar nepieciešamību saglabāt augstā līmenī udeņraža peroksīda saturu, kurš var darboties kā tālākais aizsargsistēmas induktors.

Lai varētu nodrošināt efektīvu peroksidāzes atkarīgās pārtveršanas sistēmas darbību, ir nepieciešama askorbāta reģenerācijas sistēma. Lai arī askorbīnskābes koncentrācija hloroplastos ir relatīvi augsta, to var nooksidēt 80 s laikā, rēķinot pēc udeņraža peroksīda rašanās ātruma.

Monodehidroaskorbāts (MDHA) ir reakcijas produkts askorbāta peroksidāzes reakcijā. Tas ir parastais nosaukums askorbāta brīvajam radikālim. Tas ir netipisks radikālis, jo nereaģē ar skābekli, un tas nevar iesākt peroksidatīvo reakciju kaskādi, kā tipiskie radikāļi. MDHA var būt elektronu akceptors fotosintēzē (kā terminālais oksidants fotosintētiskajā elektronu pārnesei ķēdē) un plazmas membrānās. MDHA var iesaistīties vēl divu veidu reakcijās - var reducēties ar fermenta MDHA reduktāzes palīdzību stromā piedaloties NADPH,



7.–1. attēls. Superoksīddismutāzes (SOD) dažādo formu loklizācija šūnā.

vai tilakoīdos ar ferredoksīna starpniecību; vai arī var disproporcionēt par dehidroaskorbātu (DHA) un askorbātu. Dehidroaskorbāts reciklējas par askorbātu ar DHA reduktāzes piedalīšanos. Šis ferments lieto reducēto glutatīonu. Glutatīona oksidētās formas redukcija notiek ar NADPH atkarīgā fermenta glutatīonreduktāzes starpniecību.

MDHA mijiedarbojas ar reducēto ferredoksīnu:  $MDHA + Fd_{red} = askorbāts + Fd$ . Reakcija ir ļoti ātra, un proporcija starp MDHA reakciju un  $NADP^+$  reakciju ar reducēto ferredoksīnu ir apmēram 40, kas rāda, ka MDHA fotoredukcijai hloroplastos ir priekšrocība. Pievienojot intaktiem hloroplastiem ūdeņraža peroksīdu, oglekļa dioksīda fotosintētiskā fiksācija pārtraucas, kamēr ūdeņraža peroksīds tiek fotoreducēts, ko izraisa askorbāta peroksīdāzes ģenerētā MDHA augstā reaktivitāte ar reducēto ferredoksīnu.

Askorbāta reģenerāciju no MDHA katalizē FAD ferments, MDHA reduktāze, izmantojot NADPH par elektronu donoru:  $2MDHA + NADPH = 2 askorbāti + NADP^+$ . Kinētiskā analīze parāda, ka enzīms vispirms reducējas ar NADPH, un reducētais enzīms nodod elektronus uz MDHA ar divām secīgām vienelektrona pārejām, ar FAD semihinonu kā starpsavienojumu. Enzīms atrasts arī nefotosintētiskos audos. MDHA reduktāze ir lokalizēta stromā šķīstošā formā koncentrācijā 2 līdz 10  $\mu M$ , kas atļauj MDHA koncentrācijas

samazināšanos no 50  $\mu M$  uz 0.1  $\mu M$ , ja tā rašanās ātrums ir 240  $\mu M s^{-1}$ .

MDHA reduktāzes aktivitāte ir augstāka audos, kas patērē askorbātu lielos daudzumos. Bez tam, gan MDHA reduktāzes ekspresija, gan aktivitāte pieaug stresa apstākļos, kad notiek arī askorbāta oksidācijas palielināšanās. Varētu domāt, ka MDHA reduktāze vajadzīga tikai askorbāta reģenerācijai. Tomēr dati rāda, ka, bloķējot askorbāta biosintēzi metaboliski aktīvos audos, askorbāta daudzums dažu stundu laikā nokrīt līdz ļoti zēmam līmenim, neraugoties uz paaugstināto MDHA reduktāzes līmeni šajos audos. Tātad, askorbāta uzturēšanai reducētā formā ir nepieciešama tā biosintēze. Līdz ar to, var paredzēt citas MDHA reduktāzes funkcijas. Kad šī enzīma aktivitāte ir augsta, mazs MDHA daudzums tiek disproporcionēts un attiecīgi neveidojas DHA. Īūnas DHA satura pieaugumam var būt noteiktas sekas, jo tas ir dažādu fermentu un metabolisko ceļu inhibitori. Tāpēc var domāt, ka MDHA funkcija ir tieši saistīta ar DHA rašanās bremzēšanu. Šis enzīms ir lokalizēts visos kompartmentos, kur tiek patērēts askorbāts, izņemot šūnapvalku.

MDHA, ko ģenerē ar tilakoīdiem saistītā askorbāta peroksīdāze tilakoīdu membrānu perifērajā daļā var tikt reducēta ar ferredoksīnu pirms tā difūzijas stromā. Pat ja MDHA reduktāze atrodas tilakoīdu membrānu perifērijā, tā nevar katalizēt MDHA redukciju, jo samazinās

NADP<sup>+</sup> fotoreducija reducētā ferredoksīna ātras oksidācijas rezultātā ar MDHA. Bez tam,  $K_M$  līmenis NADH ir zemāks (4.6 μM), nekā NADPH (23 μM). Tāpēc, var domāt, ka tilakoīdos ģenerēto MDHA reducē fotoreducētais ferredoksīns. MDHA reduktāze stromā reducē to MDHA, kas nav reducēts ferredoksīnu vai arī tiek ģenerēts stromā.

Jāatzīmē, ka MDHA veidojas arī citās reakcijās bez askorbāta peroksīdāzes, piemēram, askorbāta reakcijā ar tokoferola radikāli, superoksīdu, hidroksilradikāli, organiskajiem radikāļiem un tiil radikāli. Bez tam, ja askorbāts nodod elektronus elektronu transporta sistēmai, tiek ģenerēts MDHA. Askorbāts piedalās violoksantīna deepoksidēšanā par zeaksantīnu ksantofila ciklā un palīdz termiskajai enerģijas izkliedēšanai stipras gaismas stresa apstākļos. Īajā reakcijā arī rodas MDHA.

MDHA disproporcionēšanas reakcija par askorbātu un dehidroaskorbātu (DHA) ir atkarīga no pH:  $MDA + MDA = \text{askorbāts} + DHA$ . Ja MDHA nereducējas par askorbātu ne ar reducēto ferredoksīnu, ne ar NADPH MDHA reduktāzes reakcijā, disproporcionēšanas reakcijā veidojas DHA.

Tiola enzīms DHA reduktāze ir atrasta hloroplastu stromā, tas reģenerē askorbātu sekojošā reakcijā, izmantojot par elektronu donoru GSH:  $DHA + 2GSH = \text{askorbāts} + GSSG$ . Tomēr, atsevišķi pētījumi apšaubā specifiskas DHA reduktāzes esamību. Parādīts, ka trīs proteīni no hloroplastiem ar DHA reduktāzes aktivitāti reaģē ar antielām pret tioredoksīnu vai proteāzes inhibitoru, un šiem proteīniem ir DHA reduktāzes aktivitāte *in vitro* apstākļos. Tāpēc uzskata, ka DHA nevar veidoties šūnas metabolisma reakcijās. Nav būtiski vai ir specifisks ferments ar DHA aktivitāti, vai arī šī aktivitāte ir sekundāra dažādiem proteīniem, bet būtisks ir fakts, ka šūnas var veiksmīgi augt vidē, kas satur DHA, izrādot tikai īslaicīgu un pārejošu augšanas inhibēšanu.

Glutaciona reduktāze ir flavoproteīnu saturoša NADPH atkarīga oksidoreduktāze, kas satopama gan eikariotos, gan prokariotos. Augos uztur glutaciona pūlu reducētā stāvoklī. Glutations (glutamīl-cisteinil-glicīns) ir galvenais mazmolekulārais tiolu savienojums augos.

Glutaciona reduktāze eksistē vairākās izoformās. *Picea rubens* divas glutaciona reduktāze

izoformas atšķiras pēc N-gala sekvencēm un varētu būt dažādu gēnu produkti. Zirņos aastoņas izoformas. Ferments var būt lokalizēts hloroplastos, mitohondrijos un citozolā.

Dažādās stresa situācijās novērojama glutaciona reduktāzes aktivitātes palielināšanās - ūdens deficīts, herbicīdu iedarbība, gaisa piesārņojums. Enzīma aktivitātes pieaugums ne vienmēr korelē ar proteīna vai mRNA līmeņa pieaugumu. Stresa iedarbībā mainās glutaciona reduktāzes izoformu sadalījums dažādos kompartmentos. Iespējams, ka atsevišķu glutaciona reduktāzes formu stimulācija ir specifiska noteiktam stresa veidam.

Zirņos viens gēns kodē hloroplastu/mitohondriju glutaciona reduktāzi, bet otrs - citozola fermentu, jo tam nav tranzitpeptīda, kas nepieciešams transportam un piesaistīšanai plastidām. Sekvenču līmenī gēni un atbilstošie proteīni ir homologi par 53%, bet aktīvā centra sekvenču motīvi ir identiski. Antivielas pret plastīdu glutaciona reduktāzi pazīst arī citozola glutaciona reduktāzes proteīnu. Stresa iedarbībā plastīdu glutaciona reduktāzes transkriptu līmenis nemainās, bet citozola glutaciona reduktāzes transkriptu līmenis pieaug pēcstresa periodā (10-kārtīgs pieaugums pēc sausuma stresa). Tas ir loģiski no tā viedokļa, ka hloroplastos nepārtraukti notiek skābekļa aktivācijas process, un glutaciona reduktāzes aktivitāte nepieciešama nepārtraukti augstā līmenī.

Sarkanās egles skujās atrastas trīs glutaciona reduktāzes izoformas, no kurām divas ir specifiskas attiecībā uz audu aukstumizturību - viena forma ir specifiska ziemai, un otra vasarai, bet trešā forma nosakāma aktīvā stāvoklī visu gadu. Ziemas glutaciona reduktāzes antivielas nereaģē ar universālās glutaciona reduktāzes antielām. Arī sekvenču analīze liecina, ka tās ir dažādu gēnu produkti.

Katalāze no ķīmiskā viedokļa ir tetramērs dzelzs porfirīna proteīns, kas katalizē ūdeņraža peroksīda dismutēšanu par ūdeni un skābekli. Nav atklāts neviens tāds daudzšūnu organisms, kuram nebūtu vismaz neliela katalāzes aktivitāte. Visiem aerobajiem organismiem nepieciešama aizsardzība pret skābekļa aktīvajām formām, kas ģenerējas mitohondriju elektronu transportā un taukskābju beta oksidācijā. Augiem, kuru sēklas satur eļļu,

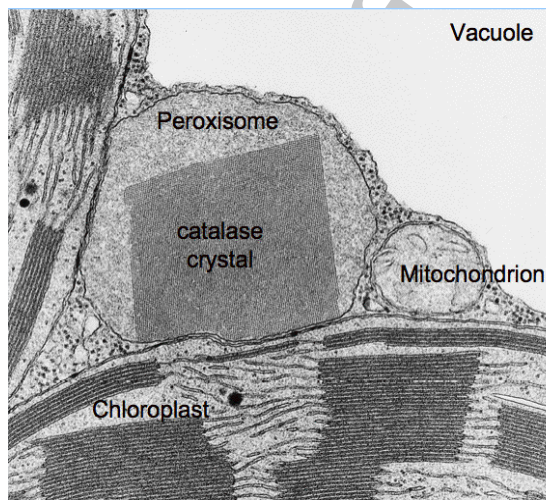


rezerves triglicerīdu hidrolīzei seko taukskābju beta oksidācija, kas norisinās specializētās peroksisomās – glioksisomās. Glioksisomu katalāzei ir būtiska nozīme ūdeņraža peroksīda sadalīšanā, kas rodas taukskābju  $\beta$ -oksidācijā. Otra būtiska katalāzes metaboliskā funkcija augos saistīta ar fotosintēzes procesu, kad peroksisomālā katalāze sadala ūdeņraža peroksīdu, kas rodas glikolāta oksidēšanā fotoelpošanas laikā.

Arvien pieaugošs informācijas daudzums liecina, ka katalāzei ir dažādas funkcijas dažādos augu audos dažādās attīstības stadijās. Pretēji dzīvniekiem, kam katalāzi kodē viens gēns, daudziem augiem ir vairāki katalāzes izofermenti, ko kodē gēnu ģimene.

Lielākā daļa izpētīto augu katalāžu ir lokalizētas peroksisomās, atsevišķas – mitohondrijos. Precīzākā metode ir imunoloģiska noteikšana elektronu mikroskopiskajos griezumos. Otra iespēja ir noteikt tos strukturālos domēnus, kas ir atbildīgi par piesaistīšanos noteiktam šūnas kompartmentam. Daudziem peroksisomu proteīniem ir raksturīgs tripeptīds Ser-Arg-Leu molekulas karboksilgala tuvumā, kurš nepieciešams proteīnu nosūtīšanai uz peroksisomām (t.s. peroksisomu tranzīta sekvenca, PTS1). Ir arī zināma līdzīga sekvenca amino gala tuvumā, PTS2. Daudzām augu katalāzēm ir atrasta PTS1, kas rāda to iespējamo saistību ar peroksisomām, bet tas nav absolūts pierādījums.

Katalāzes gēnu ekspresijas molekulārā analīze



7.-1. attēls. Superoksiddismutāzes (SOD) dažādo formu lokalizācija šūnā.

pilnībā veikta divdīgļlapjiem kokvilnai, tabakai, Arabidopsis, un viendīgļlapim kukurūzai. Šo datu salīdzināšana parāda izteiktu sakritību attiecībā uz katalāzes ekspresijas organizāciju šajos dažādajos augos.

Pirmās grupas katalāzes raksturo augsts ekspresijas līmenis lapās. Šī ekspresija ir atkarīga no gaismas, un ir visizteiktākā fotosintezējošās šūnās, kas rāda ka tieši šīs katalāzes piedalās  $H_2O_2$  pārtveršanā, kas rodas fotoelpošanas procesā. Šo katalāzes formu pozitīvi regulē gaisma. Bez tam, šīs grupas katalāzēm varētu būt arī citas funkcijas, jo to ekspresija nav ierobežota tikai ar zaļajiem audiem.

Otrās grupas katalāzes ekspresētas pieaugušos augos, bet ar visaugstāko līmeni vadaudos. Kukurūzas attiecīgā forma lokalizēta mitohondrijos, bet nav skaidrs vai tā ir šīs grupas vispārēja īpašība.

Trešās grupas katalāzes ir visaugstākajā līmenī sēklās un jaunos dīgstos, un to nav vēlākās attīstības stadijās, taču tieši šīs grupas katalāzes ir tās, kas pieaug novecošanās laikā. Šīs grupas enzīma funkcija ir tā  $H_2O_2$  detoksificēšanā, kas veidojas taukskābju sadalīšanās laikā glioksisomās.

Salīdzinot divu  $H_2O_2$  pārtverošo enzīmu katalāzes un askorbāta peroksidāzes darbību, var secināt, ka katalāze efektīvi darbosies tikai salīdzinoši augstā  $H_2O_2$  koncentrācijā, jo tās  $K_m = 25$  mM. Askorbāta peroksidāzes  $K_m$  askorbīnskābei ir 480 līdz 490  $\mu M$ , bet  $H_2O_2 - 25 \mu M$ , tātad, tā būs efektīva arī zemā  $H_2O_2$  koncentrācijā. Jāņem arī vērā, ka katalāze darbojas pēc dismutāzes principa un nepatērē reducējošo spēku, bet askorbāta peroksidāzes darbībai nepieciešama dehidroaskorbāta reģenerācija caur reducētā glutatona un NADH patēriņu.

Vairāk kā citi enzīmi, tieši katalāze ir viens no galvenajiem, ko ļoti spēcīgi ietekmē gaisma. Katalāzes fotooksidatīvā inaktivācija tika atklāta jau 1950. gadā. Šī parādība novērota vairākām augu sugām, un to var uzskatīt par vispārēju īpašību. Katalāzes fotoinaktivācija sakrīt ar augstas fotoelpošanas apstākļiem, un fermenta zudumu kompensācijai nepieciešama nepārtraukta tā sintēze no jauna. Katalāzes fotoinaktivācija saistībā ar fotosistēmas II fotoinhibēšanu novērojama arī zemās temperatūrās, karstuma stresa apstākļos.

Katalāzes inaktivācija novērota daudzām aukstuma jutīgām un tolerantām sugām



temperatūrās zem 10 °C, bet pie 15 °C inaktivācija notiek tikai aukstuma jutīgajām sugām. Tomēr, katalāzes inaktivācija dažām sugām neizsauc vienlaicīgu ūdeņraža peroksīda un organisko peroksīdu koncentrācijas pieaugumu. Paralēli tam, samazinās arī katalāzes transkripta līmenis, kas atjaunojas pēc atgriešanās normālas temperatūras apstākļos. Augos, kas ir pakāpeniski pieradināti aukstumam, katalāzes inaktivācija ir mazāk izteikta.

Karstuma šoks (40 °C temperatūras iedarbība 4 h ilgumā) izsauc gan fotosintēzes fotoinhibēšanu, gan katalāzes fotoinaktivāciju. Paralēli tam, novērojams H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> līmeņa pieaugums. Atgriežoties pie normālas temperatūras, fotosintēze daļēji atjaunojas, bet katalāzes aktivitāte turpina samazināties visu turpmāko 24 h laikā. Tas ir saistīts ar diferencētām izmaiņām katalāzes izofermentu ekspresijā. Tabakai *Cat1* un *Cat2* transkripta līmeņi samazinās pēc 5 h ekspozīcijas pie 37 °C, bet ātri atjaunojas pēc atgriešanās normālā temperatūrā. Savukārt, *Cat3* transkripti ir zemā līmenī gan karstuma šoka laikā, gan arī periodā pēc tā.

### 7.3.4. Mazmolekulārie antioksidanti

Augos sastopami dažādi savienojumi, kas var darboties kā mazmolekulārie antioksidanti. Lielākā daļa šo savienojumu piedalās arī citās augu metabolisma reakcijās. Mazmolekulārie antioksidanti darbojas kā konkurējošas mērķa molekulas, parasti reģenerējamas. Hloroplastu stromā svarīgākie ūdens fāzes antioksidanti ir askorbāts un glutations, sastopami milimolārās koncentrācijās. Mazmolekulārajiem antioksidantiem ir īpaša nozīme visagresīvāko aktīvo skābekļa formu pārtveršanā ( $\bullet$ OH), kurus nevar detoksificēt enzimatiski. Tomēr evolūcijas stratēģija pret  $\bullet$ OH tiecas ierobežot to veidošanos, samazinot priekšteču savienojumu daudzumu un sekvēstējot pārejas metālu jonus, lai tie nevarētu piedalīties Fentona reakcijā. Plašāk izpētītas augos ir divu mazmolekulāro antioksidantu, askorbīnskābes un gluattiona funkcijas.

Askorbāts un askorbāta peroksidāze ir universāli visiem fotosintētiskajiem eikariotiem. No prokariotiem, askorbāta peroksidāze parādās dažām cianobaktērijām. Askorbāts šūnā lokalizēts citozolā, hloroplastos, vakuolās, mitohondrijos

un šūnapvalkā. Askorbāts sintezējas tikai dažos kompartmentos, domājams, tikai mitohondrijos un citozolā. Pretēji tam, askorbāts tiek patērēts visā šūnā. Dažādām sugām un dažādos augšanas apstākļos absolūtais askorbāta saturs ievērojami mainās. Tomēr zināmas askorbīnskābes proporcijas dažādos šūnas kompartmentos. Citozolā tā ir visaugstākā (30 līdz 60 mM), seko hloroplasti ar 10 mM, apoplazmiskā telpa (1 līdz 5 mM), vakuola (0.6 līdz 3 mM). Šie dati nav pretrunā ar askorbāta transportu no citozola uz citiem ar membrānu ierobežotiem kompartmentiem, ko nodrošina elektroķīmiskais gradients. Hidrofilās askorbāta molekulas pārvietošanai cauri šūnas membrānai nepieciešama atbilstošas transporta sistēmas esamība, jo pie fizioloģiska pH askorbāts ir galvenokārt anjona formā un ir grūti pārvietojams cauri membrānai. Askorbāta transports ar specifisku pārnēsēju palīdzību pirmo reizi tika parādīts spinātu hloroplastos. Jaunākie rezultāti rāda, ka tas pats pārnēsētājs darbojas arī askorbāta un DHA pārveidāšanā pāri hloroplasta membrānai un tas nav saistīts ar cukuru ko-transportu. Izpētīts arī askorbāta transports cauri plazmas membrānai. Plazmas membrānā eksistē askorbāta transporta sistēma ar pārnēsēju palīdzību, ko vada elektroķīmiskais gradients. Šī pati sistēma transportē arī DHA. Kinētiskie pētījumi liecina, ka šie divi substrāti nekonkurē par vienu un to pašu piesaistīšanās vietu. Šūnapvalkā askorbātu patērē gan procesi, kas korelē ar šūnapvalka augšanu un diferenciaciju, gan arī aizsargmehānismi pret piesārņotājiem. Šeit nav AFR reduktāzes un DHA reduktāzes, tātad veidotajam DHA jāšķērso plazmas membrāna un jānonāk citoplazmā, kur reģenerējas askorbāts. Tātad, askorbāta/DHA apmaiņas sistēma uztur augstu askorbāta līmeni un askorbāta/DHA redokststāvokli šūnapvalkā. Mazāk pētīts ir askorbāta transports cauri tonoplasta membrānai. Iespējams, ka tas notiek vienkāršas difūzijas ceļā, jo to neietekmē membrānu transporta inhibitori un tam nav piesātinājuma kinētikas. Nav skaidrs, vai askorbāts pārvietojas tieši vai arī vispirms tiek oksidēts par DHA.

Askorbāta reducējošās īpašības saistītas ar enediola grupu C2/3 pozīcijā. Skābes īpašības izraisa hidroksilgrupas jonizācija C3 pozīcijā. Askorbāta oksidācija izveido MDA radikāli. MDA

disproporcionējas par askorbātu un DHA. DHA ir nestabils pie pH virs 7, tā kā ir nepieciešams uzturēt kopējo askorbāta daudzumu reducētā stāvoklī, lai aizkavētu ātru tā zudumu. Normālos apstākļos askorbāta pūls ir reducēts par 90%. To panāk ar divu fermentu - monodehidroaskorbāta reduktāzes un dehidroaskorbāta reduktāzes - palīdzību.

Askorbāta bioķīmiskās funkcijas var iedalīt četrās grupās. (1) Askorbīnskābe kā antioksidants. Askorbāts ātri reaģē ar superoksīdu, singleto skābekli, ozonu un ūdeņraža peroksīdu. Tādējādi, askorbāts darbojas kā antioksidants aktīvā skābekļa formu pārtveršanā. Bez tam, askorbāts piedalās lipofiliskā antioksidanta  $\alpha$ -tokoferola (vitamīns E) reģenerācijā no  $\alpha$ -hromanoksila radikāļa. (2) Askorbīnskābe kā enzīmu kofaktors. Askorbāts ir kofaktors virknei hidroksilāžu, piemēram, prolil- un lizil- hidroksilāzēm, kas piedalās hidroksiprolīna un hidroksilizīna sintēzē. Ar hidroksiprolīnu bagātinātie proteīni, tādi kā ekstensīns, ir šūnapvalka struktūras proteīni. Askorbāts nepieciešams arī etilēnveidojošajam fermentam, kurš ir homologs pēc sekvences askorbāta atkarīgajām hidroksilāzēm.

(3) Askorbīnskābe elektronu transportā. Askorbāts ir *in vitro* elektronu donors fotosintētiskajā un mitohondriālajā elektronu transportā, MDA var darboties kā elektronu akceptors no PSII arī *in vivo*, un var darboties gan kā elektronu donors, gan kā akceptors transmembrānu elektronu transportā. (4) Askorbīnskābe oksalātu un tartrātu sintēzē. Askorbāts tiek sadalīts, veidojot oksalātus un tartrātus. Citi metaboliskie ceļi arī sintezē oksalātu, bet askorbāts ir galvenais tartrātu avots vīnogās.

Tripeptīds glutations ( $\gamma$ -glutamīl-cisteinil-glicīns) ir visbūtiskākais organiskā sēra savienojums augos, izņemot to organisko sēru, kas ir proteīnu sastāvā. Normālos apstākļos glutations ir reducētā stāvoklī (GSH), un tikai neliela daļa ir oksidētā stāvoklī (GSSG). Glutaciona funkcijas augu šūnās ir sekojošas: tas reducētā sēra uzglabāšanas forma, regulē sēra izvietojumu starp dažādiem orgāniem, ir gēnu ekspresijas regulators, darbojas kā substrāts GSH-transferāzēm, kas konjugē bīstamus ksenobiotiķus, piedalās šūnas cikla redoksregulācijā, nepieciešams askorbāta reģenerācija.

## HIDROFĪLIE (sastopami ūdens fāzē)

Glutations  
Askorbāts  
Cisteīns  
Urikskābe  
Fitīnskābe  
Fitohelatīni  
Flavonoīdi (kvercētīns, rutīns)  
Kumarīni  
Kanēļskābes (ferulskābe, kafijskābe)  
Polifenoli (lignīni, tannīni)

## HIDROFOBIE (sastopami šūnas membrānās)

Tokoferoli  
Tokotrienoli  
Karotenoīdi  
Ksantofili  
Ubihinols  
Bilirubīns  
Flavonoīdi  
Alkilrezorcīnoli  
Vitamīns D

**Lokalizēti vietās, kur iespējama aktīvā skābekļa formu veidošanās.**

7.-1. attēls. Superoksīddismutāzes (SOD) dažādo formu lokalizācija šūnā.

Šūnas redoksstāvoklis ir būtisks metabolisma endogēnais regulators. Tā tieši ietekmē metabolismu, kā arī vada noteiktu gēnu ekspresiju un aktivē augu transkripcijas faktorus. Normālos apstākļos 90 līdz 99% kopējā glutatona ir reducētā formā. Oksidētā glutatona īpatsvars (GSSG, glutatona disulfīds) var pieaugt spēcīga stresa rezultātā. Glutations spējīgs izmainīt šūnas redokslīdzsvaru, jo ir augstā koncentrācijā. Atsevišķos audos un noteiktās attīstības stadijās glutatona saturs var būt zems, bet lapu hloroplastos glutatona koncentrācija ir līdz pat 10 mM, ar līdzīgu koncentrāciju citozolā. Oksidētais glutatons var inaktivēt fermentus, veidojoties jauktajiem disulfīdiem. Lai no tā izvairītos, tiek uzturēta augsta reducētā/oksidētā glutatona attiecība. Stresa rezultātā šai proporcijai samazinoties, lapas metabolisms, galvenokārt CO<sub>2</sub> fiksācija, var ievērojami ciest no jaukto disulfīdu veidošanās.

GSH un GSH atkarīgajiem procesiem ir būtiska nozīme auga-patogēna attiecībās. GSH selektīvi izsauc aizsardzības gēnu aktivāciju. Tā piemēram, fitoaleksīnu uzkrāšanās notiek ar šūnas redoksa līdzsvara starpniecību. Fitoaleksīnu sintēzes gēnu regulējošajā daļā (promotoros) atklāti elementi, kas reaģē uz GSH. Sēņu elisitoru iedarbībā palielinās kopējais GSH līmenis. Arī vairāku glutatona atkarīgo fermentu aktivitātes (glutaciontransferāze, glutatona peroksidāze) palielinās elisitoru inducētā oksidatīvā uzliesmojuma laikā.

Glutatona kopējā daudzuma izmaiņas vai arī pārbīde GSSG/GSH proporcijā stresa atbildes reakciju laikā notiek dažādos līmeņos un tam ir būtiska ietekme uz auga spēju detoksificēt kaitīgus metabolisma blakusproduktus. Tāpēc stresa laikā ir nepieciešama pastiprināta glutatona biosintēze.

## 7.4. AUGU ADAPTĀCIJAS MAINĪGIEM ABIOTISKĀS VIDES APSTĀKĻIEM

No evolūcijas veidokļa, "adaptācija" ir process, kura rezultātā sugas iegūst noteiktas, ģenētiski determinētas īpašības, kas palielina sugas indivīdu un visas sugas izdzīvošanas/konkurences spēju. Tāpēc to dēvē arī par ģenētisko adaptāciju. Savukārt, inducēto procesu, kas ir atkarīgs no noteiktu gēnu ekspresijas un kura rezultātā individuālais augs iegūst spēju pielāgoties noteiktam vides apstākļu kompleksam, parasti dēvē par aklimāciju (angl. *acclimation*) vai norūdišanos (angl. *hardening*). No augu fizioloģijas viedokļa, aklimācija ir ģenētiskās adaptācijas realizācija laikā un telpā heterogēnā vidē ar fizioloģisko (anatomisko, bioķīmisko, morfoloģisko) izmaiņu starpniecību. Līdz ar to, ir loģiski apzīmēt evolūcijas rezultātā iegūtās inducējamās reakcijas uz vides apstākļu izmaiņu un to realizācijas procesu par fizioloģiskajām adaptācijām. Jēdziens "adaptīvās īpašības" ir attiecināms gan uz ģenētiskās adaptācijas procesu, gan uz fizioloģiskās adaptācijas procesu, un lielākajā daļā gadījumu šīs īpašības ir identiskas. Tomēr, pastāv šķietama pretruna starp abiem līmeņiem tajā aspektā, ka fizioloģiskās adaptācijas gadījumā tiek uzsvērta īpašību inducējamība vides faktoru izmaiņas rezultātā, bet ģenētiskās adaptīvās īpašības itkā var būt gan konstitutīvas, gan inducējamās. Pretrunu var novērst, analizējot auga īpašību ekspresiju indivīda ontogēnēzē, ko vada vides apstākļi, realizējoties caur genotipu mijiedarbībā ar endogēnajiem faktoriem. No šī veidokļa, arī šķietami konstitutīvas īpašības tiek iegūtas indivīda dzīves laikā noteiktu mijiedarbību rezultātā, augam attīstoties no sēklas par dīgstu un tālāk par reproducēties kompetentu indivīdu. Līdz ar to, pilnīgi visas indivīda īpašības, neatkarīgi no to iespējamā adaptīvā rakstura, tiek iegūtas dzīves laikā, un, tātad, ir inducējamās pēc definīcijas. Jāņem arī vērā dinamiskās attiecības starp iepriekš analizēto fenotipiskā plastiskuma parādību un fizioloģiskajām adaptācijām, jo ne viss plastiskums ir adaptīvs un ne visas adaptācijas ir plastiskas, t.i., tām ir atšķirīga reakcijas norma. Summējot iepriekš teikto, fizioloģiskās adaptācijas ir ģenētiski determinētas un radušās sugas evolūcijas procesā, bet tās izpaužas indivīdu līmenī, mijiedarbojoties ar noteiktu apstākļu kombināciju.

Šajā nodaļā apskatītas tās fizioloģiskās īpašības ar adaptīvu nozīmi (adaptācijas), kuras augi izmanto, lai pielāgotos mainīgiem abiotiskās vides apstākļiem – izmaiņām ūdens pieejamībā (no augsnes izžūšanas līdz pilnīgai applūšanai), samazinātam un palielinātam gaismas daudzumam (ietverot arī ultravioleto radiāciju), temperatūras svārstībām, palielinātam dažādu ķīmisko savienojumu saturam augsnē, gaisa piesārņojumam, mehāniskajām iedarbībām, apbēršanai ar smiltīm un augsnes erozijai, un ugunsgrēkiem.

## 7.4.1. ŪDENS: AUGSNES MITRUMS

Vairākas ūdens fizikālās un ķīmiskās īpašības padarījušas to par galveno ķīmisko savienojumu dzīvo organismu, un it īpaši, augu, dzīvības funkciju nodrošināšanā. Atsevišķa ūdens molekula ir izteikti polarizēta, jo skābekļa atoms ir negatīvi lādēts, bet ūdeņraža atomi – pozitīvi. Spēja izveidot četras ūdeņraža saites uz vienu ūdens molekulu izraisa stipru pievilkšanos starp ūdens molekulām un, sekojoši, virsmas spriegumu un kapilaritāti. Kā polāra molekula ūdens ir universāls oglekļa savienojumu šķīdinātājs. Šūnu komponenti atrodas izšķīdušā stāvoklī un darbojas ūdens vidē, un to īpašības lielā mērā atkarīgas no mijiedarbības ar ūdeni. No otras puses, taukskābes kā nepolāri savienojumi nesajaucas ar ūdeni un ūdens-lipīdu mijiedarbības gadījumā veido amfifilu sistēmu, kas pamatojas uz atšķirīgo hidrofilītāti-hidrofobitāti dažādos lipīdu molekulas galos un izveido raksturīgo membrānu struktūru. Augiem ūdens plūsma no saknēm uz virszemes daļām un iztvaikošana caur lapām (transpirācija) nodrošina ksilēmas transporta sistēmas funkcionēšanu.

Atkarībā no augu sugu spējas pielāgoties eksistencei augtenēs ar atšķirīgu ūdens pieejamību, izdalītas vairākas ekoloģiskās grupas. Lielākā daļa augu sugu ir mezofīti, kas aug apstākļos (augsnēs) ar vidēju ūdens pieejamību. Kserofīti ir tās sugas, kam attīstījušies īpaši pielāgojumi, kas nodrošina izturību sausos apstākļos vai apstākļos ar periodisku ūdens pieejamību. Savukārt, hidrofiti (ūdensaugi) ir augi, kas dzīvo tieši saskarē ar ūdens vidi un ir vairāk vai mazāk iegremdējušies tajā. Reizēm izdala arī higrofitus kā tās sugas, kam raksturīgi pielāgojumi dzīvei konstanti pārmitrā vai applūdušā augsnē, bet kas nav ūdensaugi. Katrai ekoloģiskajai grupai piederošajām sugām ir attīstījušās specifiskas adaptīvas īpašības (anatomiskas, morfoloģiskas, bioķīmiskas un fizioloģiskas), kas nodrošina optimālo funkcionēšanu konkrētajos ūdens pieejamības apstākļos. Atšķirīgu ekoloģisko grupu augu sugu morfoloģiskās adaptācijas dažādai ūdens pieejamībai tuvāk analizētas 0.0.0. sadaļā. Būtiski atzīmēt, ka izdzīvošanas stratēģijas dažādām grupām ir principiāli atšķirīgas. Tā piemēram, kserofītiem jānodrošina ūdens saglabāšana un jāsamazina transpirācija, bet hidrofitiem jāspēj izdzīvot samazinātas skābekļa un CO<sub>2</sub> pieejamības apstākļos.

Tā kā lielākā daļa kultūraugu ir tieši mezofītiskas sugas, tad gan sausuma, gan augsnes applūšanas atbildes reakcijas pārsvarā izpētītas mezofītiem. Jāņem vērā, ka citu ekoloģisko grupu augiem šīs reakcijas var būtiski atšķirties, ņemot vērā dažādo adaptīvo reakciju raksturu un to intensitāti. Dehidratācija jeb ūdens zudums audos un šūnās ir galvenās kaitīgās sekas no augsnes sausuma. Jāatzīmē, ka dehidratācijas rašanās ir raksturīga arī citiem nelabvēlīgu vides apstākļu veidiem, paaugstinātam augsnes sāļumam un salam, tāpēc daudzi iekšējās vides aizsardzības mehānismi, kas saistīti ar pielāgošanos eksistencei samazināta ūdens satura apstākļos šūnās ir kopīgi adaptācijām pret sausumu, sāļumu un salu. Līdz ar to, daudzu aizsargproteīnu gēnu ekspresija ir būtiska visu šo adaptāciju sastāvdaļa. No otras puses, augi sausumu bieži vien piedzīvo vienlaicīgi ar citiem nelabvēlīgiem apstākļiem, piemēram, karstumu un augstas intensitātes gaismu vai ultravioleto starojumu. Tāpēc dažādas adaptācijas, it īpaši, morfoloģiskās, ir vērstas gan uz aizsardzību pret ūdens zudumu, gan arī temperatūru un spilgtu gaismu.

No praktiskā viedokļa, augu sausumizturības pētījumiem ir liela nozīme, lai iespējami uzlabotu kultūraugu izturību. Ir zināms, ka 25.3% visu lauksaimniecībā izmantoto zemes platību ir pārlietu sausas, un tas rada 40.8% ražas zudumu. No otras puses, būtiska ir arī izturība pret pārmitru augsni, kāda ir 15.7% visu lauksaimniecībā izmantoto platību, kas rada globālos ražas zudumus 16.4% apmērā.

### 7.4.1.1. Sausums

Lielākā daļa augu uzkrāj savos audos ūdeni ievērojami lielākā koncentrācijā nekā tas ir apkārtējā vidē (0.–0. tabula). Izņēmums ir t.s. poikilohidriskie augi, piemēram, briofīti un ķerpji, kuru iekšējais ūdens saturs ir tieši atkarīgs no ūdens satura vidē, kur tie lokalizēti. Daudzi poikilohidriskie augi var

izturēt vidēji stipru dehidratāciju vai pat pilnīgu izžūšanu un turpināt normālu funkcionēšanu pēc ūdens satura atjaunošanās. Pretstatā tam, sauszemes vaskulārie augi ir homoihidriski – to audi ir apgādāti ar vairāk vai mazāk izteiktu barjeru ūdens brīvai apmaiņai ar vidi, tomēr tiem ir nepārtraukti jācīnās ar ūdens potenciālu izlīdzināšanās iespēju starp augu un vidi, un tas



**7.–1. tabula.** Ūdens stauris dažādos augu audos % no to svaigās masas

Augu daļa	Relatīvais daudzums (%)
Sulīgie augļi	85 –95
Koksne	50
Gatavas sēklas	5 – 15
Gatavas eļļu uzglabājošās sēklas	5 – 7
Sakņu audi	70 –95
Lakstaugu stumbru audi	60 –70
Sulīgas lapas	80 –90

attiecas gan uz augsni, kurā atrodas saknes, gan arī gaisu, kas aptver auga virszemes daļas. Līdztekus ar spēju uzturēt paaugstinātu ūdens saturu, vaskulārie augi (traheofīti) ir zaudējuši spēju paciest pilnīgu izžūšanu. Tomēr, atsevišķas vaskulāro augu sugas ir arī poikilohidriskas un tie ir t.s. atdzimšanas augi (angl. *resurrection plants*). Praktiski neviena augu suga tīrā veidā neatbilst šiem tipiem. Tā piemēram, daudzām briofītu sugām ir struktūras, kas veicina ūdens saglabāšanu. Būtiska fizioloģiskais īpašība ūdens pieejamības aspektā ir t.s. ūdens izmantošanas efektivitāte (angl. *water use efficiency*), kas parāda, cik daudz ūdens tiek transpirēts, lai fiksētu vienu vienību oglekļa organisko savienojumveidā. Parasti ausgtāka ūdens izmantošanas efektivitāte nozīmē

arī labāku izturību pret ūdens zudumiem gan sausuma, gan augsnes sāļuma rezultātā. Tipiskām  $C_3$  sugām šis lielums ir 450 līdz 950 g ūdens uz 1 g oglekļa, bet  $C_4$  un CAM sugām ūdens izmantošanas efektivitāte ir būtiski augstāka, attiecīgi 250 līdz 350 un 150 līdz 600 g ūdens uz 1 g oglekļa.

Daļa augu nav īpaši izturīgi pret sausumu augu un šūnu līmenī, bet izvairās no tā ar dažādu fenoloģisku vai morfoloģisku pielāgojumu palīdzību. Viena no sausuma izvairīšanās stratēģijām saistīta ar t.s. efemerālajiem augiem, kuriem raksturīgs īss dzīves cikls un kuri aug konkrētā sezonas laikā, kad pieejami nepieciešamie resursi (0.–0. attēls). Tuksneša efemerāli ir viengadīgās sugas, kuru dzīves cikls no sēklu sadīgšanas līdz sēklu nogatavošanai notiek apmēram sešu nedēļu laikā. Sēklām raksturīgs miera periods, kas saistīts ar dīgšanas inhibitoru uzkrāšanos sēklapvalkā, un to pārtraukt var tikai pietiekami ilga lietus perioda izraisīta inhibitoru izskalošanās. Līdz ar to, sēklas sadīgst nevis pēc īslaicīga lietus, bet tikai pēc sezonai raksturīgām ilgstošām lietavām, kas nodrošina pietiekamu augsnes mitrumu vairākas nedēļas. Tuksneša efemerālajām sugām raksturīgs liels augšanas ātrums, ko nodrošina augsta fotosintēzes un transpirācijas intensitāte.



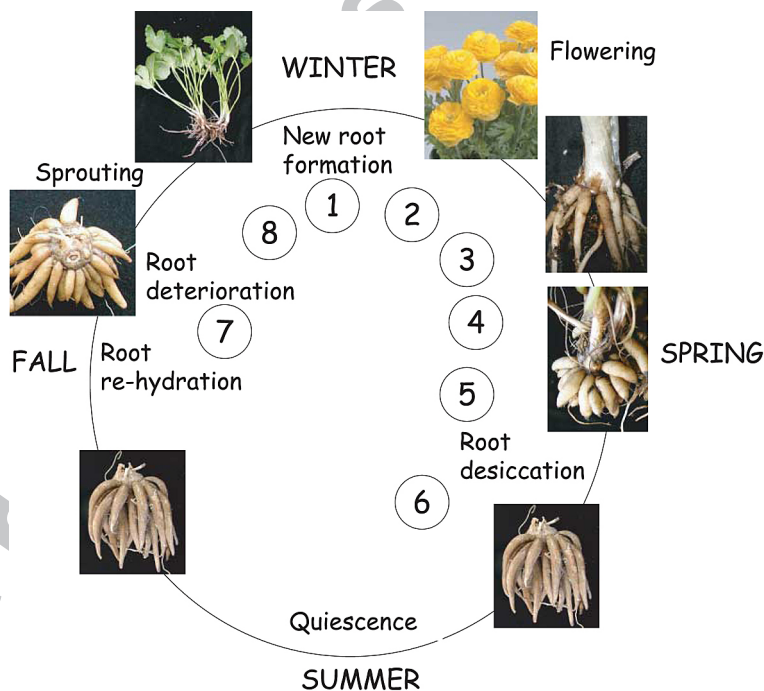
**7.–1. attēls.** Ziedoši pavasara efemerālie augi Namaqualand Goegap dabas rezervātā Noord-Kaap provincē Dienvidāfrikas republikā. Attēls no Wikipedia. Autors WINFRIED BRUENKEN.

Līdzīga stratēģija raksturīga arī tropu un subtropu joslas daudzgadīgajiem augiem, kuri sausuma ietekmē samazina lapotnes lielumu, nometot visas vai daļu lapu. Šiem augiem nav raksturīgas ūdens saglabāšanas stratēģijas vai fizioloģiskas adaptācijas sausumam, bet noteikta ilguma sausuma periods inducē lapu nobiršanu un miera stāvokļa iestāšanos. Atsevišķas sugas, piemēram, *Fouquieria splendens* no Ziemeļamerikas tuksnešiem, nomet un ataudzē lapas pat sešas reizes gadā. Sākoties lietus periodam, parasti nepieciešas 2 līdz 4 nedēļas, līdz lapotne pilnīgi atjaunojas.

Citiem sauso augteņu augiem (fretofītiem) raksturīga ārkārtīgi dziļa sakņu sistēma. Tā piemēram, tauriņziežu dzimtas koks *Prosopis glandulosa* var augt Nāves ielejā Mohāves tuksnesī Kalifornijā, ASV, kur gada nokrišņu līmenis ir tikai 5 cm. Auga saknes sniedzas līdz 20 m dziļumā, aizsniedzot gruntsūdeni un izvairoties no sausuma, nodrošinot salīdzinoši augstu fotosintēzes un transpirācijas intensitāti.

Pretstatā viengadīgajiem efemēriem, geofīti spēj pielāgoties sezonālajam sausumam un karstumam, izmantojot pazemes orgānus, kas uzkrāj specifiskas

rezerves vielas. Šādi savienojumi var būt gan ogļhidrāti (ciete, šķīstošie cukuri, glikomannāni, fruktāns), gan rezerves proteīni. Sausās un karstās vasaras laikā geofīti zaudē virszemes daļas un atjauno augšānu pazemē vai arī virszemē tikai rudenī, kad augsnes mitrums palielinās. Pretstatā lielākajai daļai geofītu, kuru pazemes struktūras (sīpoli un sakņeņi) izvairās no sausuma, saglabājot ievērojamas ūdens rezerves sausuma periodā, un tajos notiek arī organoģenēzes procesi, dažu augu apakšzemes struktūras ir izturīgas pret izžūšanu. Īstā izžūšanas izturība ir aprakstīta vairāku *Oxalis* sugu bumbuļiem, kā arī, *Anemone coronaria* un *Ranunculus asiaticus*. *Ranunculus asiaticus* uzskata par atdzimšanas geofītu, jo tam katru gadu pavasarī pēc ziedēšanas veidojas viengadīgas saknes, kas uzkrāj cieti (7.–0. attēls). Pretstatā citiem geofītiem, kuru pazemes orgāni satur līdz 70% ūdens, *R. asiaticus* saknes izžūst līdz 8 – 10% ūdens saturam, vienlaicīgi saglabājot fizioloģisko integritāti. Rehidrācijas laikā sekundārie šūnapvalki strauji paplašinās, domājams, tur loklizētajam pektīnam piesaistot ūdeni. Izmantojot sakņu rezerves virszemes daļu augšanai, sakņu šūnapvalki



7.–1. attēls. Ūdens zuduma ietekme uz *Selaginella tamariscina* augu morfoloģiju izžūšanas laikā un atjaunošanās pēc dehidrācijas salīdzinot ar kontroles augiem (augšējā rindā). Attēls no [0].

Ūdens: augsnes mitrums

degradējas un tās iet bojā, bet jauno viengadīgo sakņu attīstība sākas pēc ziedēšanas.

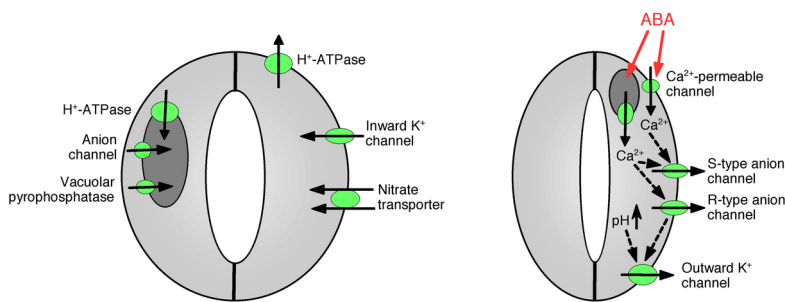
Mezofiti spēj daļēji izvairīties no ūdens zuduma audos pat būtiski samazināta augsnes ūdens satura apstākļos. Varētu domāt, ka atvārsnītes aizveras vai nu samazināta lapu turgora un/vai ūdens potenciāla krituma dēļ, vai arī, atmosfērā ar zemu relatīvo mitrumu. Tomēr, atvārsnīšu reakcija ir vairāk saistīta nevis ar lapu ūdens saturu, bet gan ar ūdens koncentrāciju augsnē, kuras samazināšanās izraisa abscīzskābes sintēzi saknēs un tās transportu pa ksilēmu uz lapām, lapu ūdens saturam sākotnēji saglabājoties nemainīgam. Iespējama arī situācija, kad augiem strauji žūstošā augsnē jau var novērot augšanas ātruma samazināšanos, bet lapās saglabājas nemainīgs ūdens saturs. Sākotnējie pētījumi sadalīto sakņu modeļsistēmā parādīja, ka abscīzskābes koncentrācija pieaug tikai tajā sakņu daļā, kas atrodas sausuma apstākļos, bet nepieaug mitrā augsnē esošajā daļā. Būtiski, ka abscīzskābes koncentrācija konkrētajā sakņu daļā korelē ar ūdens potenciālu tajā augsnes daļā, kur šīs saknes atrodas. Abscīzskābes biosintēzi saknēs veicina arī augsnes sablīvēšanās, slāpekļa trūkums, paaugstināts sāļums u.c. faktori, bet slāpekļa trūkums, sārmaina reakcija un augsnes applūšana to samazina. Atkarībā no auga sugas, arī elektriskie un hidrauliskie signāli var ietekmēt atvārsnīšu regulāciju saistībā ar mainīgu augsnes mitrumu.

Abscīzskābe no ksilēmas nonāk atvārsnīšu slēdzējšūnās gan pasīvas difūzijas ceļā, gan specifisku transportieru darbības rezultātā. Šūnās abscīzskābe ierosina signālu pārnese ceļa darbību, kam seko aktivā skābekļa formu veidošanās pieaugums un citoplazmas  $Ca^{2+}$  koncentrācijas palielināšanās.

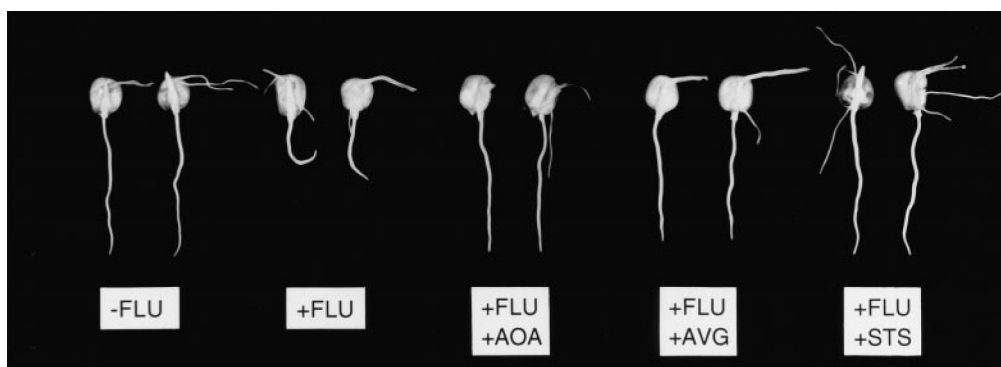
Tālāk seko divu veidu anjonu kanālu aktivācija, S-veida lēnās pastāvīgās aktivācijas un R-veida ātrās īslaicīgās aktivācijas, un anjonu izplūde no šūnas izraisa plazmatiskās membrānas depolarizāciju. Tā rezultātā, samazinās ieplūdes  $K^+$  kanālu un  $H^+$ -ATP-āzes darbība, bet palielinās izplūdes  $K^+$  kanālu darbība. Anjonu un  $K^+$  strauja aizplūšana ārā no slēdzējšūnas izraisa osmotisku ūdens aizplūšanu un sekojošu turgora samazināšanos abās slēdzējšūnās, kas liek atvārsnītei aizvērties (7.–0. attēls).

Abscīzskābei ir arī citas funkcijas bez atvārsnīšu aizvēšanās indukcijas sausuma apstākļos. Augiem, kas aug žūstošā augsnē, saknēs lokalizētā abscīzskābe novērš sausuma inducēto primāro sakņu stiepšanās inhibēšanu. Apstrādājot kukurūzas dīgļstus ar abscīzskābes inhibitoru fluridonu, var novērot sakņu stiepšanās inhibēšanu vienlaicīgi ar etilēna veidošanās ātruma pieaugumu (7.–0. attēls). Fluridona ietekmi var novērst, izmantojot etilēna sintēzes un/vai darbības inhibitorus, kas rāda, ka abscīzskābes uzkrāšanās inhibē etilēna sintēzi sakņu šūnās, novēršot tā negatīvo ietekmi uz sakņu augšanu.

Augsnes sausums izraisa būtiskas izmaiņas gan gēnu ekspresijā, gan metabolisma norisēs un augu augšanā. Izmaiņas noteik dažados laika mērogos, no sekundēm (proteīnu fosforilācijas stāvokļa izmaiņas) līdz minūtēm un stundām (augšanas ātruma sākotnējā samazināšanās, gēnu ekspresijas izmaiņas) un, visbeidzot, vairākām dienām (ilgstošas augšanas izmaiņas un novecošanās). Abscīzskābes ietekme uz gēnu ekspresiju ir saistīta ar tās receptora kompleksa daļu SnRK2, kas aktivē ABF/AREB transkripcijas faktorus caur to fosforilāciju, kam seko dažādu gēnu ekspresijas



7.–1. attēls. A, atdzimšanas ūdensaugs *Chamaegigas intrepidus*. Attēls no <http://southernafricanplants.info/>. B, kopskats ar izžūstošu ūdensbaseinu. Attēls no <http://www.fotocommunity.de/pc/pc/display/27190836>. Autors ANITA MAIR.



**7.–1. attēls.** A, atdzimšanas ūdensaugšs *Chamaeigigas intrepidus*. Attēls no <http://southernafricanplants.info/>. B, kopskats ar izžūstošu ūdensbaseinu. Attēls no <http://www.fotocommunity.de/pc/pc/display/27190836>. Autors ANITA MAIR.

indukcija. Citi transkripcijas faktori, piemēram, DST, inducē  $H_2O_2$  homeostāzē iesaistīto proteīnu gēnu ekspresiju, bet NFYA5 piedalās atvērtnišu darbības kontrolē.

Mezofītiem kopumā raksturīga vidēja izturība pret ūdens zudumu audos, kā arī, tiem piemīt atsevišķas adaptīvās reakcijas uz ūdens satura samazināšanos augsnē. Šādu izturības pakāpi var panākt, lokāli aizsargājot funkcionāli būtiskākos šūnas komponentus – membrānas, proteīnus un DNA – pret ūdens zudumu, veidojot apstākļus, kad ap tiem saglabājas neliels ūdens molekulu slānītis. Gan pret izžūšanu izturīgās, gan jutīgās augu sugas ražo organiskos osmoprotektantus (saharozē, polioli, glicinabetaīns, prolīns), t.s. savietojamos osmolītus, kas darbojas kā membrānu un makromolekulu aizsargātāji mērena ūdens zuduma gadījumā. Šie savienojumi veido aizsargslāni ap molekulu struktūrām, ļaujot saglabāt to hidratāciju. Šajā procesā piedalās arī LEA (angl. *late embryogenesis abundant*) proteīni, kuri ir ārkārtīgi hidrofilī un ontoģenēzes laikā uzkrājas sēklās un putekšņos. Viena LEA proteīnu grupa ir dehidrīni (LEA II vai LEA D-11, kuri ir universāli ūdens trūkuma laikā dažādos organismos sintezēti proteīni. Dehidrīni ir lokalizēti citoplazmā, kodolā un hloroplastos, kur tie iespējami saistās ar dažādām makromolekulu struktūrām (no nukleoproteīnu kompleksiem līdz endomembrānām). Dehidrīniem raksturīga specifiska molekulas uzbūve, kurā ir daudz glicīna atlieku, bet nav cisteīnu un triptofāna, kā arī, amfifātisku  $\alpha$ -cilpu klātbūtne. Tas liecina, ka dehidrīni var darboties kā virsmas aktīvas

vielas, inhibējot makromolekulu koagulāciju un saglabājot to strukturālo integritāti. Dehidrīniem ir arī Ca piesaistošā aktivitāte, un tie var darboties gan kā jonu saistītāji, gan brīvo radikālu pārtvērēji.

Būtiska metabolisma īpatnība sausuma laikā, līdzīgi kā citu nelabvēlīgo vides faktoru izmaiņu ietekmē, ir aktīvā skābekļa formu koncentrācijas pieaugums. Vislielākā aktīvā skābekļa formu veidošanās intensitāte ūdens trūkuma laikā ir hloroplastā. Atvērtnēm aizveroties ūdens taupīšanas nolūkā,  $CO_2$  piegāde uz hloroplastiem ir ierobežota, un tas izraisa oglekļa fiksācijas intensitātes samazināšanos, kas, savukārt, noved pie liekās uztvertās gaismas radītās enerģijas uzkrāšanās, kas izraisa tiešu skābekļa aktivāciju PSI un FSII. Pret izžūšanu izturīgajiem augiem būtiski aizsardzības komponenti pret aktīvo skābekļa formu rašanos un darbību ir saistīti ar aizsargājošo pigmentu koncentrācijas pieaugumu hloroplastos un antioksidatīvo enzimatisko sistēmu aktivāciju gēnu ekspresijas līmenī.

Vesela auga līmenī ūdens trūkuma izturības stratēģija izpaužas kā programmētas lapu novecošanās iniciācija, kopumā samazinot indivīda lapu laukumu un, līdz ar to, transpirācijas ūdens zudumus. Tādējādi, audos esošais ūdens tiek efektīvi remobilizēts un izmantots auga izdzīvošanai kritisko orgānu funkcionālo procesu uzturēšanai. Lapu novecošanās sausuma ietekmē esošiem augiem atkarībā no sugas var būt pakāpeniska, sākot ar vecākajām lapām, vai arī sinhrona. Novecošanās iniciācijas fāzē inducējošais signāls ir lapu abscizskābes pieaugums, bet zems



citokinīnu limenis nodrošina novecošanās procesa attīstību. Reorganizācijas fāzē sākotnējie notikumi ir fotosintēzes intensitātes samazināšanās un hlorofila molekulu sadalīšanās, kam seko barības vielu remobilizācija un šūnas ultrastruktūras izmaiņas, to starpā, arī hloroplastu membrānu sadalīšanās. Atsevišķām sugām etilēns veicina hlorofila sadalīšanos un remobilizāciju. Būtiska pozitīva nozīme procesa regulācijā varētu būt aktivā skābekļa formu veidošanās intensitātes pieaugumam, līdzīgi kā citos gadījumos, kad notiek programmētā šūnu bojāeja. Novecošanās nobeiguma fāzē notiek šūnu integritātes zudums un to bojāeja.

Vienīgie pilnībā pret izžūšanu izturīgie traheofīti ir t.s. atdzimšanas augi. Briofītiem un ķērpjiem izturība pret pazeminātu audu ūdens saturu ir saistīta ar konstitutīvu iekšējās vides aizsardzību, nodrošinot augstu šķīstošo cukuru saturu un antioksidatīvās sistēmas kapacitāti līdztekus ar fotosintēzes aizsardzības mehānismiem, tāpēc tie var pārciest arī ļoti strauju izžūšanu. Rehidrācijas laikā notiek aizsardzība uz inducēto molekulārās labošanas mehānismu pamata. Pretstatā tam, pret izžūšanu izturīgie vaskulārie augi izmanto modificēto izžūšanas stratēģiju, endogēni vadot pakāpeniskas izžūšanas procesu ar abscizskābes starpniecību, pasargājot šūnu integritāti un novēršot mehāniskos un oksidatīvos bojājumus. Divas stratēģijas modifikācijas ir saistītas ar to, vai žūstot notiek hlorofila destrukcija ar sekojošu sintēzi no jauna dehidratācijas laikā (poikilohlorofillie augi), vai arī vismaz daļa hlorofila un arī hloroplastu ultrastruktūra saglabājas arī izžūšanas laikā (homoiohlorofillie augi). Poikilohlorofillie augi ir labāk pasargāti no iespējamā oksidatīvā stresa sekām izžūšanas un dehidrācijas laikā, bet homoiohlorofillie augi aizsargājas pret gaismas enerģijas iespējamo negatīvo ietekmi, sarītinot vai saliecot lapas un uzkrājot lapās antocianīnu aizsargsavienojumus.

Atdzimšanas augi sastopami gan starp paparžaugiem, gan viendīgļlapjiem un divdīgļlapjiem segsēkļiem, bet to nav starp kailsēkļiem. Kopumā identificētas apmēram 330 šādas sugas, no piecām paparžaugu, trīs divdīgļlapju (Gesneriaceae, Myrothamnaceae, Scrophulariaceae) un piecām viendīgļlapju

(Boryaceae, Cyperaceae, Poaceae, Schizaeaceae, Velloziaceae) dzimtām. Bez tam, viena kaktusu dzimtas suga (*Blossfeldia liliputiana*) ir unikāls sukulenta atdzimšanas auga gadījums. Lielākā daļa atdzimšanas augu sugu (90%) aizņem specifisku ekoloģisko nišu dienvidu puslodes tropu un subtropu joslā uz klintīm, bet dažas sugas sastopamas arī mērenākos reģionos. Būtiska to īpatnība ir spēja paciest tikai salīdzinoši lēnu izžūšanu, ja ūdens zaudēšanas ātrums ir liels, tie ir tikpat jutīgi pret dehidrāciju kā tipiski mezofīti, jo ir nepieciešams noteikts laiks adaptīvo īpašību inducēšanai caur atbilstošu gēnu ekspresiju un proteīnu sintēzi. Nepieciešam izžūšanas palēninājumu nodrošina dažādi morfoloģiski un fizioloģiski pielāgojumi, piemēram, lapas ar biezu kutīna slāni vai attīstītu sklerenhīmu. Viens no labāk izpētītajiem atdzimšanas augiem ir *Craterostigma plantagineum*, kas iegūst izžūšanas izturību, ja ūdens zudums notiek ar ātrumu mazāku par 15% 24 līdz 48 h laikā. Lielākajai daļai atdzimšanas augu izžūšanas procesa ilgums nedrīkst būt ātrāks par 12 h, bet dažām sugām var būt nepieciešamas vairākas dienas. Tomēr, *Chamaegigas intrepidus*, kas ir atdzimstošs ūdensaugs, var izžūt 4 līdz 5 stundu laikā, atrasties tādā stāvoklī 4.5 mēnešus, un atgūt pilnu metabolisko aktivitāti pēc mazāk nekā 2 h rehidrācijas. *C. inrepidus* aug Namibijā, īslaicīgos seklos ūdensbaseinos, kas veidojas uz granīta klintīm un piepildās ar ūdeni un izžūst 15 līdz 20 reizes gadā (7.–0. attēls).

Interesanti, ka traheofītiskajiem atdzimšanas augiem izžūšanas procesā nenovēro lapu novecošanos un bojāeju, kā tas ir tipisku mezofītu vai kserofītu gadījumā. Graudzāļu dzimtas (Poaceae) augs *Sprobolus stapfianus* no Dienvidāfrikas var izturēt pat divu gadus 2% relatīvā mitruma stāvoklī, saglabājot līdz 40% no sākotnējā hlorofila daudzuma, tāpēc tās ir labi atšķiramas no bojāgājušām lapām, kuras praktiski nesatur hlorofilu.

*Blossfeldia liliputiana* ir mazākie kaktusu dzimtas augi (10 mm diametrā) un tie aug klinšu spraugās sausajos dienvidu Bolīvijas un ziemeļu Argentīnas apgabalos (7.–0. attēls). Augiem raksturīgs CAM fotosintēzes metabolisms un tiem ir vismazākais atvārsnišu daudzums no visiem sauszemes autotrofajiem augiem – 0.6 uz mm<sup>2</sup>.





**7.–1. attēls.** A, atdzimšanas ūdensaugš *Chamaeigigas intrepidus*. Attēls no <http://southernafricanplants.info/>. B, kopskats ar izžūstošu ūdensbaseinu. Attēls no <http://www.fotocommunity.de/pc/pc/display/27190836>. Autors ANITA MAIR.

Tiem nav kseromorfajiem globulārajiem kaktusiem raksturīgo adaptīvo pazīmju (uzbiezināta kutikula, uzbiezināti ārējie šūnapvalki, uzbiezināts hipodermas slānis). Ūdens trūkuma apstākļos *B. liliputiana* indivīdi var zaudēt pat 80% no ķermeņa masas un palikt tādā stāvoklī vismaz gadu, pēc tam veiksmīgi atjaunojot fizioloģisko aktivitāti.

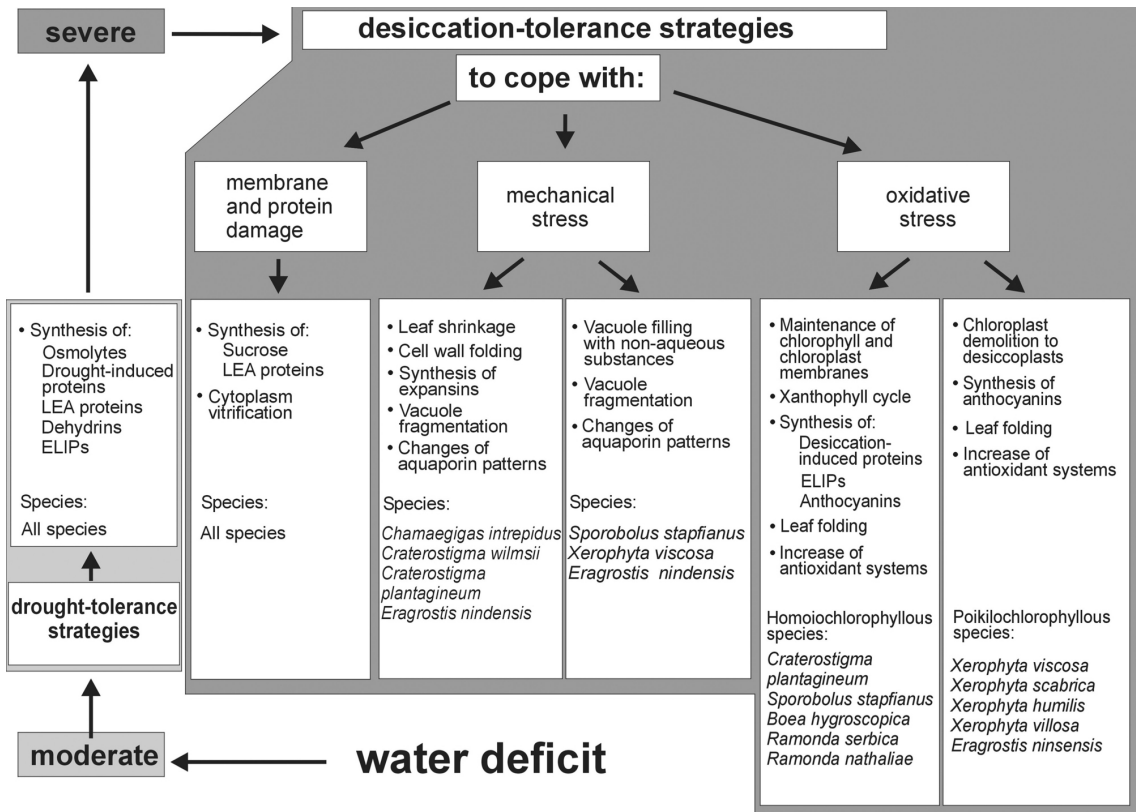
Šūnu izžūšanas laikā vispārējo izturību varētu paaugstināt vai nu samazinot ar ūdens trūkumu saistīto bojājumu samazināšanās pakāpi, vai arī izmantojot efektīvas bojājumu labošanas sistēmas. Traheofītiem lielākā daļa šo mehānismu nav konstitutīvi piemītoši, bet inducējas izžūstošos audos caur atbilstošu gēnu ekspresiju, tāpēc izžūšanas ātrums ir būtisks dehidrācijas izturības iegūšanā. Žūstošās šūnās jau pirmo stundu laikā notiek vairāk nekā 100 gēnu ekspresija un tajās uzkrājas proteīnu/mRNA kompleksi. Lielākā daļa sintezēto proteīnu ir specifiski izžūšanas procesam, un šos pilnībā funkcionāli neidentificētos proteīnus apzīmē par hidrīniem vai rehidrīniem. Dažu proteīnu funkcijas ir noskaidrotas, piemēram, sūnai *Tortula ruralis* rehidrīns pēc sekvenču līdzības ir poliubikvitīns, kas piedalās proteīnu degradācijā. Bez tam, ļoti daudzi proteīni ir LEA proteīni. Kopumā visus izžūšanas inducētos gēnus var iedalīt piecās grupās pēc to iespējamām funkcijām: (1) savietojamo osmolītu (cukuri u.c.) sintēzes enzīmi un antioksidatīvās sistēmas enzīmi; (2) stabilizējošie proteīni; (3) membrānu proteīni, kas piedalās transporta procesos; (4) regulējošie proteīni (transkripcijas faktori un signālu pārnese komponenti); (5) proteīni ar nenoskaidrotu fimckiju. Atdzimšanas augu izžūšanas izturības mehānismi apkopoti 0.–0. attēlā.

Atdzimšanas augu ūdens zuduma aizsardzības pirmā stadija ir līdzīga tai, kāda tā ir mezofītiem augiem – membrānu un makromolekulu hidratācijas lokāla saglabāšana ar dažādu aizsargsavienojumu palīdzību. Otrā stadija sākas, kad ūdens daudzums samazinās līdz mazāk nekā 30% no svaigās masas un kad lokālās hidratācijas pasākumi kļūst mazefektīvi. Šajā laikā sāk darboties t.s. ūdens aizvietošanas mehānisms, kurā piedalās nereducējošie cukuri, galvenokārt, disaharīdi. Izzūdošās ūdens molekulas uz proteīnu un membrānu virsmas aizvieto molekulas, kas ar polārajām grupām veido ūdeņraža saites. Membrānu gadījumā tas novērš to pāreju no šķidrā stāvokļa gēla stāvoklī. Tādējādi saglabājas dubultslāņa struktūra, novēršot membrānu sūces, kas var veidoties rehidratācijas laikā. Proteīniem



**7.–1. attēls.** Kaktusu dzimtas atdzimšanas augi *Blossfeldia liliputiana*. Attēls no [http://www.richtstatt.de/gymnos\\_v3/](http://www.richtstatt.de/gymnos_v3/). Autors VOLKER SCHÄDLICH.

**Ūdens: augsnes mitrums**



7.–1. attēls. A, atdzimšanas ūdensaugš *Chamaeigigas intrepidus*. Attēls no <http://southernafricanplants.info/>. B, kopskats ar izžūstošu ūdensbaseinu. Attēls no <http://www.fotocommunity.de/pc/pc/display/27190836>. Autors ANITA MAIR.

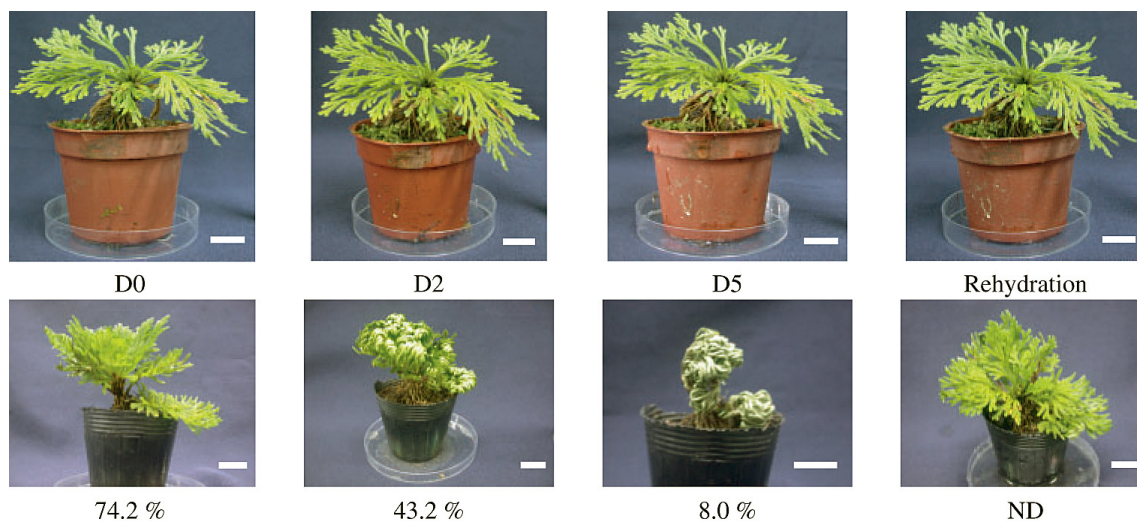
ūdeņraža grupu saglabāšana uz to virsmas ar cukuru starpniecību atļauj saglabāt funkcionāli pareizu maromolekulu izvietojumu. Visbeidzot, ekstremālā ūdens zuduma stadijā, krasi samazinās molekulu kustīgums un citoplazma nonāk vitrificētā stāvoklī, kas ir amorfs un metastabils stiklveida stāvoklis. Galvenā nozīme šajā procesā ir nereducējošajiem cukuriem un LEA proteīniem, kas veido savstarpējas ūdeņraža saites.

Membrānu aizsardzību pret ūdens zudumu var nodrošināt izmaiņas taukskābju piesātinājuma (vienkāršo saišu daudzuma) pakāpē. Primitīvajam traheofitam, atdzimšanas augam *Selaginella tamariscina* (7.–0. attēls) membrānu fosfolipīdu piesātinājuma pakāpe ir zema (0.31 gan normālā, gan dehidrētā stāvoklī), kas izraisa zemāku fāzes pārejas temperatūru un novērš gēla veidošanos membrānu izžūšanas laikā. Līdzīgs mehānisms ir novērots arī pret izžūšanu izturīgajām sūnām (0.4

*Tortula ruralis*) un segsēkļu sēklām (0.19 līdz 0.29). Tā piemēram, *Acer platanoides* sēkļu nobriešanas laikā to membrānu taukskābju piesātinājuma pakāpe samazinās no 0.97 līdz 0.26. Citām augstāko atdzimšanas augu sugām novēro pretējo efektu, fosfolipīdu taukskābju piesātinājuma pakāpei palielinoties izžūšanas laikā no 0.39 uz 0.47 (*Sporobolus stapfianus*) un no 0.9 uz 2.3 (*Ramonda serbica*), kas norāda uz citu aizsargmehānismu darbību.

Dehidrētā audu stāvoklī augsts šķīstošo cukuru (disaharīdu vai oligosaharīdu) saturs rada ļoti viskozu šūnas iekšējo vidi. Gan izturīgajām sūnām, gan primitīvajam atdzimšanas augam *Selaginella tamariscina* novērots augsts ogļhidrātu saturs (attiecīgi trehaloze un saharoze), > 100 mg g<sup>-1</sup>. Savukārt, *Selaginella lepidophylla* hidratētā stāvoklī uzkrāj trehalozi (125 mg g<sup>-1</sup>), bet, līdz ar izžūšanu, trehalozes koncentrācija samazinās un



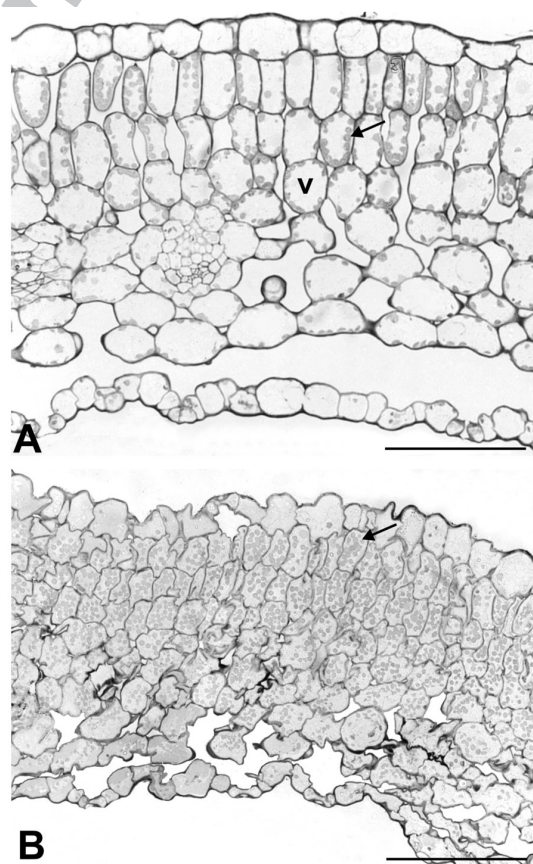


**7.-1. attēls.** Ūdens zuduma ietekme uz *Selaginella tamariscina* augu morfoloģiju izžūšanas laikā un atjaunošanās pēc dehidrācijas salīdzinot ar kontroles augiem (augšējā rindā). Attēls no [0].

palielinās saharozes koncentrācija. Attīstītākajiem atdzimšanas augiem, piemēram, *Craterostigma plantagineum*, lapās hidratētā stāvoklī ir daudz 2-oktulozes ( $430 \text{ mg g}^{-1}$ ) un maz saharozes ( $25 \text{ mg g}^{-1}$ ). Līdz ar lapu izžūšanu, 2-oktulozes daudzums smazinās līdz  $17 \text{ mg g}^{-1}$ ), bet saharozes daudzums pieaug līdz  $374 \text{ mg g}^{-1}$ .

Atsevišķa atdzimšanas augu problēma ir nepieciešamība saglabāt šūnas integritāti situācijā, kad ūdens zudums izsauc centrālās vakuolas saraušanos, kam seko sprieguma palielināšanās starp plazmatisko membrānu un šūnapvalku, kas var radīt to atdalīšanos vienlaicīgi ar plazmodesmu saraušanu, izraisot mehānisko stresu. Šādā gadījumā šūnu bojāeja rehidrācijas procesā būtu neizbēgama, tāpēc atdzimšanas augiem izveidojušās stratēģijas šīs problēmas novēršanai. Viena iespēja ir šūnapvalku salocīšanās, kas novērš negatīva turgora spiediena veidošanos un izsauc visas šūnas saraušanos (0.–0. attēls). Šajā gadījumā lapas epiderma sačokurojas, bet lapas virsmas laukums samazinās līdz mazāk

**7.-1. attēls.** Homoiohlorofilozā atdzimšanas auga *Ramonda nathaliae* lapu šķērs griezumā gaismas mikroskopā. A, pilnībā apūdeņotās lapas, kuru šūnas ir paplašinātas ar lielu centrālo vakuolu (v) un hloroplastiem šūnu perifērijā (bulta). B, žūstoša lapa, šūnas ir sarāvušās, vakuolas nav saskatāmas, plastīdas izvietotas visā citoplazmā (bulta). Nogriežņi  $100 \mu\text{m}$ . Attēls no [0].



nekā 15%, salīdzinot ar pilnībā apūdeņotu stāvokli. Atdzimšanas ūdens augam *Chamaeigigas intrepidus* notiek lapu garuma samazināšanās par vairāk nekā 80%, un tas var notikt uz sarauties spējīgu ksilēmas elementu, šauru un elastīgu šūnapvalku un plašu spirālveida elementu klātbūtnes rēķina. Šādas īpatnības ir saistītas arī ar specifisku šūnapvalku ķīmisko sastāvu, palielinoties neesterificēto pektīnu un ksiloglikānu proporcijai, kā arī proteīnu ekspansīnu klātbūtnē. Otra iespēja ir līdzīga ūdens aizvietošanas stratēģijai, kad aminoskābju, nelielu proteīnu un šķīstošo nereducējošo cukuru uzkrāšanās šūnās ļauj saglabāt iepriekšējo šūnas tilpumu arī izžuvušā stāvoklī. Šajā procesā centrālā vakuola sadalās vairākās daļās, notiekot tonoplasta membrānas sintēzei *de novo*. Aprakstītās stratēģijas nav savstarpēji izslēdzošas un var notikt viena auga dažados augos vienlaicīgi.

Kā jau minēts iepriekš, ūdens trūkuma apstākļos audos strauji pieaug aktīvā skābekļa formu veidošanās intensitāte. Atdzimšanas augiem raksturīgas divas stratēģijas aizsardzībai pret iespējamo oksidatīvo stresu. Homoiohlorofillās sugas saglabā hloroplastus un to membrānas intaktā stāvoklī, aizsargājot tās no oksidatīvajiem bojājumiem. Līdz ar to, tiem ir iespējams ātri atjaunot fotosintēzi pēc rehidrācijas. Galvenās stratēģijas, kas tiek izmantotas šim nolūkam, ir aktīvā skābekļa veidošanās iespējas samazināšana, samazinot gaismas uztveršanu hlorofilos ar lapas saritināšanās palīdzību, kā arī, sintezējot lielu daudzumu antociānu, kas maskē hlorofila molekulas, atstāro gaismu un darbojas arī kā antioksidanti. Bez tam, violaksantīna deepoksidācija par zeaksantīnu palielina ierosinājuma enerģijas izkliedēšanu siltuma veidā. Pretstatā tam, poikilohlorofillās sugas izžūšanas laikā sadala hlorofila molekulas un zaudē arī hloroplastu iekšējo struktūru, tādējādi likvidējot šo aktīvā skābekļa formu veidošanās avotu. Tā rezultātā, degradējoties tilakoīdu struktūrai, veidojas t.s. desikoplasti. Tomēr, šīm sugām fotosintēzes atjaunošanās pēc rehidrācijas ir daudz lēnāka. Neraugoties uz šo stratēģiju atšķirībām, abu veidu augu sugām aktivējas dažādas antioksidatīvās sistēmas, kas ietver gan tipiskos superoksīdu un ūdeņraža peroksīdu sadalošos enzīmus, gan peroksiredoksīnus, kas darbojas uz hidroperoksīdiem.

Atdzimšanas augu izžūšanas izturības iegūšanai nepieciešamo gēnu lielākās daļas ekspresijai nepieciešama abscīzskābes darbība. Parasti šo augu lapās izžūšanas laika abscīzskābes koncentrācija pieaug 3 līdz 7 reizes, bet *Chamaeigigas intrepidus* gadījumā, šis pieaugums ir 20-kārtīgs. No otras puses, apstrāde ar eksogēno abscīzskābi var inducēt dehidrācijas aktivāciju caur atbilstošu gēnu ekspresiju un proteīnu sintēzi. Saknes ir būtiskas procesa regulācijā, jo žūstoši augi ar bojātām saknēm nav spējīgi iegūt izžūšanas izturību. Tomēr, varētu domāt, ka abscīzskābe nav vienīgais nepieciešamais signāls šajā procesā. *Sporobolus stapfianus* dehidrācijas izsauktās gēnu ekspresijas izmaiņas notiek vēl pirms abscīzskābes koncentrācijas pieauguma sākšanās, bet eksogēnā abscīzskābe nevar izsaukt izžūšanas izturību atdalītās auga lapās.

#### 7.4.1.2. Applūšana

Iepriekšējā sadaļa bija veltīta jautājumiem par augu pielāgojumiem eksistencei ūdens trūkuma apstākļos. Taču, tāpat kā ar citiem faktoriem, arī attiecībā uz ūdens saturu augsnē ir spēkā sakarība, ka arī pārāk liels tā daudzums var radīt problēmas un šādās vietās augošiem augiem nepieciešamas īpašas adaptācijas. No sadzīvīskā viedokļa, sākumā varētu likties, ka pārliets ūdens saturs nevarētu radīt problēmas, jo tas taču nevar būt toksisks. Patiesībā jautājums primāri ir saistīts ar būtiski samazināto skābekļa un citu gāzu difūzijas ātrumu ūdenī, salīdzinot ar gaisu, kā arī, ar dažādām sekundārām izmaiņām augsnes īpašībās tā rezultātā. Lai aprakstītu nelabvēlīgo apstākļu ietekmi saistībā ar ūdens satura palielināšanos augsnē, izmanto dažādus terminus – ar ūdeni pārsātināta augsne (*waterlogged soil*), augsnes applūšana (*soil flooding*) un augu applūdināšana (*plant submergence*). Lai arī visi šie termini attiecas uz vienu principiālu problēmu, tie arī apzīmē kvantitatīvi un kvalitatīvi atšķirīgas pārmērīga ūdens daudzuma ietekmes pakāpes. Ar ūdeni pārsātinātas augsnes gadījumā tikai saknes vai daļa sakņu sistēmas ir apgrūtinātas gāzu maiņas apstākļos, bet augsnes applūšanas gadījumā ūdens līmenis ir vismaz sasniedzis augsnes virskārtu un gāzu maiņa notiek starp gaisa un ūdens fāzi, nevis gaisa un augsnes fāzi kā

iepriekšējā gadījumā. Savukārt, augu applūdināšana nozīmē, ka arī lielākā daļa auga virszemes daļu atrodas ūdens vidē.

Augu izturība pret pārmērīgu ūdens daudzumu augsnē funkcionālā līmenī ir spēja pielāgoties hipoksijai (ierobežots skābekļa daudzums) un anoksijai (skābekļa trūkums). Tomēr, skābekļa samazināšanās sekas, kas rodas augšnes applūšanas dēļ, kā arī, atbilstošie augu pielāgojumi tiks apskatīti šajā sadaļā, un tikai citas situācijas, kur var rasties skābekļa trūkums, piemēram, uzglabāšanas audos ar augstu tilpuma/virsmas attiecību, aplūkotās sadaļā 7.3.6. par gaisa sastāvu. Lielākā daļa kultūraugu ir ļoti jutīgi pret augšnes applūšanas izsaukto sakņu zonas hipoksiju un anoksiju, kā arī, pret pilnīgu applūdināšanu. Vienīgais izņēmums ir rīsu (*Oryza sativa*) t.s. dziļūdens šķirnes, ko audzē applūdinātā stāvoklī (vairāk nekā 50 cm dziļā ūdenī) vismaz mēnesi. Mitrāju augu sugas, piemēram, *Rumex palustris*, savukārt, ir labi pielāgojušās augšnes applūšanai un pat pilnīgai augu applūdināšanai (0.–0. attēls). Īslaicīgā augu adaptācija aplūdušā augsnē saistīta ar anaerobiskā metabolisma veicināšanu sakņu audos, bet ilgstoša pielāgošanās pārsvarā notiek uz inducējamu morfoloģisku īpašību rēķina, veidojoties sakņu aerenhīmai, pagarinoties strumbriem un lapu kātiem, vedojot adventīvās saknes, palielinot sakņu porainību, ko var uzskatīt par izvairīšanās stratēģijas izpausmēm.

Normālos apstākļos augsnē ir tāds pats skābekļa saturs kā atmosfērā – apmēram 21%. Skābeklis ir nepieciešams augu saknēm šūnu elpošanas nodrošināšanai, kur tas darbojas kā elektronu akceptors. Labi drenētā augsnē 10 līdz 30% kopējā tilpuma veido ar gaisu pildītas poras, bet augu sakņu gāzu maiņa aerētās augsnēs notiek difūzijas ceļā no augšnes porām. Augu un mikroorganismu patērētā skābekļa atjaunošanos nodrošina efektīva apmaiņa starp augšni un atmosfēru atmosfērā. Palielinoties ūdens saturam augsnē, skābeklis izšķīst ūdenī un poru daudzums strauji samazinās. Skābekļa difūzija palēninās 10 000 reizes, salīdzinot ar gaisu. Drīz pēc augšnes applūšanas sākuma augi un augšnes mikroorganismi izlieto tajā palikušo skābekli, pakāpeniski attīstoties hipoksiskiem (mazāk nekā 3 mg O<sub>2</sub> L<sup>-1</sup>) un arī anoksiskiem (anaerobiozes) apstākļiem.

Skābekļa patērēšanas ātrums ir atkarīgs no



**7.–1. attēls.** Kukaiņēdājs augs *Nepenthes rajah* no Kinabalu kalna Borneo, kurniegt 3 litrus. Attēls no Wikipedia.

dažādiem augšnes faktoriem – tās temperatūras, organiskās vielas daudzuma, augšnes redokspotenciāla u.c. Jau hipoksiskos apstākļos sākas fakultatīvo anaerobo mikroorganismu darbība, kas izraisa vairāku minerālelementu reducēto formu uzkrāšanos. Līdz ar pilnīgu skābekļa patēriņu, savairojušies anaerobie mikroorganismi izmanto nitrātus, Fe<sup>3+</sup>, sulfātus un CO<sub>2</sub> kā terminālos elektronu akceptorus elpošanas un redoksreakcijās. tā rezultātā, reducētās formas uzkrājas augsnē, samazinot tās redokspotenciālu. Tas, savukārt, samazina slāpekļa pieejamību augiem, jo notiek intensīva denitrifikācija, NH<sub>4</sub><sup>+</sup> veidošanās, kurš var saistīties ar augšnes atjonu apmaiņas kompleksu. No otras puses, Mn, Fe un S reducētās formas var izraisīt toksiskus efektus augu audos, tām mijiedarbojoties ar makromolekulām. Vairāki minerāli reducētā augsnē (P, K, Mn, Ca) ir

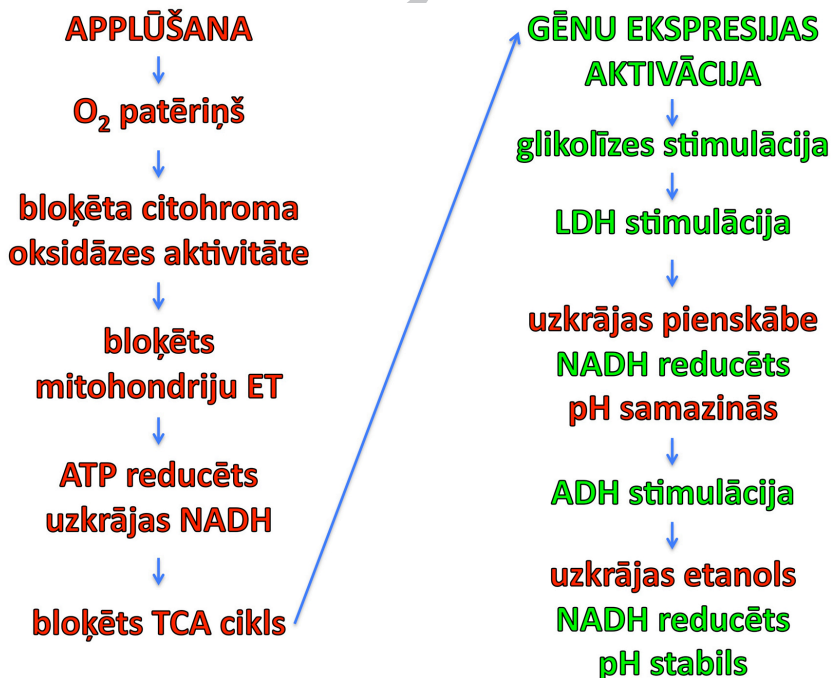


labāk pieejami augiem, un palielinās to uzņemšanas intensitāte saknēs.

Domājams, ka ūdens daudzuma pieauguma augsnē uztveršana ir saistīta ar pieejamā skābekļa daudzuma samazināšanos sakņu audos ar elpošanas elektronu pārnese komponentu, redoksstāvokļa sensoru vai citu mehānismu starpniecību, kas analizēta sadaļā 6.3.6. Tālākā signālu pārnese notiek ar  $\text{Ca}^{2+}$ -atkarīgās sistēmas starpniecību. No augu hormoniem, kas varētu piedalīties applūšanas atbildes regulācijā, vislabāk izpētītais ir etilēns. Etilēna biosintēzes ātrums būtiski palielinās applūdušu augu audos vai arī hipoksijas ietekmē, inducējoties 1-aminociklopropān-1-karoboksilskābes (ACC) sintēzes gēna ekspresijai, un izveidojies etilēna priekštecis ACC uzkrājas saknēs, jo tā pārvēršanai par etilēnu ACC oksidāzes reakcijā nepieciešams skābeklis, kurš nav pietiekamā daudzumā. Palielinās ACC transports uz dzinumiem, kur, skābekļa pieejamības apstākļos, tas pārvēršas par etilēnu un var izraisīt izteiktu lapu epinastiju. Etilēna veidošanās pieaugums izraisa vairāku applūšanas adaptāciju saistītu augu īpašību indukciju – dzinumumu vai lapu kātu stiepšanos, gaisa

telpu (aerenhīmas) attīstību, sānsakņu veidošanos. Pretstatā tipiskiem uz sauszemes augošiem augiem, kam etilēns izraisa lineārās augšanas inhibēšanu un radiālās augšanas pastiprināšanos, kā arī lapu novīšanu un sačokurošanos, applūšanai adaptētām sugām etilēns ir tiešais signāls, kas ierosina šūnu stiepšanos un orgānu pagarināšanos. Iespējama arī citu hormonu (abscizskābe, giberelīni, citokinīni, auksīns) piedalīšanās applūšanas adaptācijas reakciju regulācijā. Etilēna pieaugums apspiež abscizskābes sintēzi un veicina tās sadalīšanos, bet abscizskābes koncentrācijas samazināšanās stimulē aktīvo giberelīna formu sintēzi. Interesanti, ka applūšanas gadījumā giberelīns darbojas kā etilēna jutību palielinošs faktors un veicina no etilēna darbības atkarīgo dzinumumu stiepšanos, kā novērots, piemēram, dziļūdens risu gadījumā. Citas giberelīna funkcijas applūdušos augos saistītas ar šūnu cikla regulācijas gēnu ekspresijas izmaiņām, veicinot šūnu dalīšanos, kā arī, cietes sadalīšanās enzīmu gēnu aktivāciju.

Metaboliskās pielāgošanās anaerobiozei notikumu secība parādīta 7.–0. attēlā. Normālas skābekļa pieejamības apstākļos galvenais ATP avots



7.–1. attēls. Kukaiņēdājs augs *Nepenthes rajah* no Kinabalu kalna Borneo, kurniegt 3 litrus. Attēls no Wikipedia.

augu šūnās ir oksidatīvā fosforilācija, bet  $\text{NAD}^+$  avots ir pārsvarā šūnu elpošanas trikarbonskābju cikls. Samazinoties pieejamā skābekļa koncentrācijai audos (hipoksija) metabolisms sāk daļēji izmantot arī anaerobās elpošanas procesus (glikolīzi citoplazmā) ATP iegūšanai, bet daļa  $\text{NAD}^+$  tiek reģenerēta etanola vai pienskābes fermentācijā. Pretējā gadījumā, ATP/ADP attiecība strauji samazinās un pietrūkst  $\text{NAD}^+$  tālākai redukcijai. Anoksijas apstākļos vienīgā iespēja daļēji atjaunot elpošanas norisi ir glikolīze kā ATP vienīgais avots, bet  $\text{NADH}$  var oksidēt tikai laktāta dehidrogenāzes vai alkohola dehidrogenāzes reakcijā. Šāda ceļa neefektivitāti raksturo iegūtie 2 līdz 4 moli ATP uz molu heksozes savienojumu, salīdzinot ar 30 līdz 36 moliem ATP mitohondriālās elpošanas rezultātā. Gan alkohola dehidrogenāzes, gan iepriekšējā enzīma, piruvāta dekarboksilāzes, aktivitāte pieaug skābekļa trūkuma apstākļos caur atbilstošu gēnu ekspresijas indukciju. Dažas augu sugas hipoksijas apstākļos spēj ražot gan etanolu, gan pienskābi. Pienskābes veidošanās izraisa strauju citopazmas paskābināšanos, kas var izraisīt šūnu bojāeju, tāpēc etanola fermentācija ir labāks, lai arī tomēr īslaicīgs, risinājums enerģijas ieguvei. Tomēr, parasti applūdinātos augos nenovēro etanola pieaugošu uzkrāšanos, jo, iespējams, notiek tā difūzija apkārtējā vidē caur saknēm. Lai ilgstoši saglabātu funkcionāli aktīvu sakņu stāvokli anoksijas situācijā, nepieciešama nepārtraukta glikolīzē izmantojamo ogļhidrātu piegāde no aug virszemes daļām.

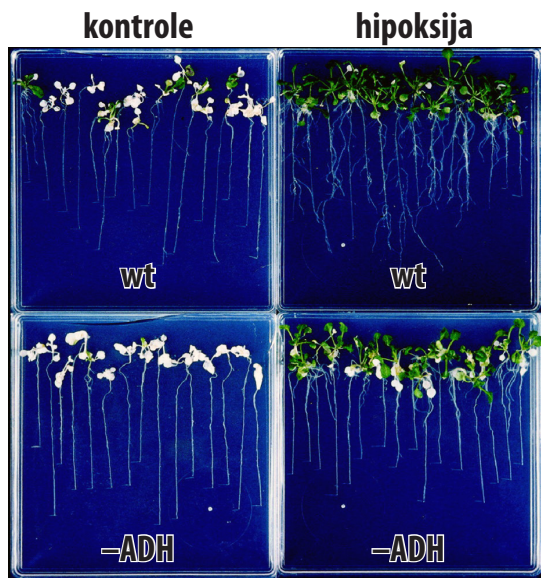
Šūnu metaboliskās pielāgošanās nozīmi adaptācijā apstiprina fakts, ka pret applūdināšanu izturīgo risu šķirņu hromosomās ir atrasts kvantitatīvās pazīmes lokuss *Sub1* (*Submergence 1*), kurā lokalizēti trīs gēni, kas kodē etilēna atbildes faktoros. Viena šī gēna (*Sub1A-1*) ekspresija pret applūdināšanu jutīgas risu šķirnes augos izraisa applūdināšanas izturības pieaugumu vienlaicīgi ar alkohola dehidrogenāzes gēna ekspresijas palielināšanos (7.-0. attēls). Savukārt, *Arabidopsis* augiem ekspozīcija 5%  $\text{O}_2$  atmosfērā attīsta izturību pret hipoksiju (0.1%  $\text{O}_2$ ), bet ne pret anoksiju (7.-0. attēls). Mutantiem augiem, kam ir alkohola dehidrogenāzes deficīts, hipoksijas izturība parādās tikai dzinumos, bet ne saknēs.

Dažādiem dabiskajiem biotipiem ir raksturīga



7.-1. attēls. Kukaiņēdājs augs *Nepenthes rajah* no Kinabalu kalna Borneo, kurniegt 3 litrus. Attēls no Wikipedia.

periodiska vai regulāra applūšana ar ūdeni dažādā intensitātē un ilgumā. Bieži vien jūru piekrastē esošie biotipi applūst ar sālsūdeni, kas pielāgošanos diviem nelabvēlīgajiem vides faktoriem (applūšanai un sāļumam) padara vēl sarežģītāku. Iespējama arī situācija, kad augam nepieciešami pielāgojumi gan applūšanas, gan sausuma pārciešanai, jo pilnīgas auga applūdināšanas stāvoklim var sekot ilgstoši



7.-1. attēls. Kukaiņēdājs augs *Nepenthes rajah* no Kinabalu kalna Borneo, kurniegt 3 litrus. Attēls no Wikipedia.

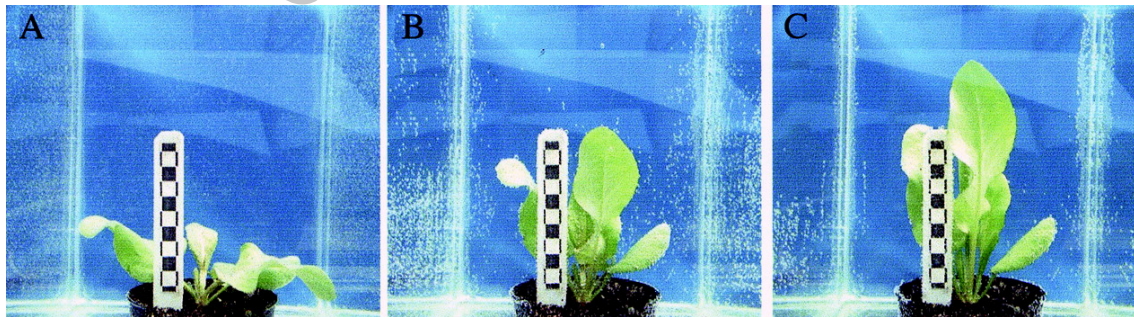
sausuma periodi. Šādi apstākļi veidojas piekrastes mitrājos, kur izturīgākās sugas, piemēram, *Eleocharis cellulosa*, var pārciest vairāk nekā četrus mēnešus pilnībā appludinātā stāvoklī un pēc tam veiksmīgi atjaunot visas funkcijas. Audzējot *E. cellulosa* augus 80 nedēļas 7 un 54 cm dziļā ūdenī, konstatēts, ka dziļākā ūdenī augošajiem augiem ir mazāks skaits tievāku un garāku dzinumu (84.7 cm), mazāk rametu un mazāka kopējā biomasa, bet salīdzinoši lielāka dzinumu biomasa attiecībā pret sakņu un sakņu biomasa. Interesanti, ka abos ūdens dziļumos augošajiem augiem virs ūdens līmeņa esošās dzinuma daļas garums ir vienāds (31 līdz 32 cm), neraugoties uz to, ka seklā ūdenī augu kopējais garums ir tikai 38.7 cm. Straujas ūdens līmeņa samazināšanās gadījumā esošie dzinumi strauji iet bojā 1 līdz 10 dienu laikā, atkarībā no to vecuma, un izaug jauni, kas atbilst esošajam ūdens līmenim. Savukārt, ūdens līmenim ceļoties, notiek esošo dzinumu pagarināšanās.

Dzinumu vai lapu kātu strauja stiepšanās indukcija, augiem nonākot zem ūdens, nav raksturīga tikai sugām, kas pielāgojušās periodiskai applūšanai, bet arī ūdens augu sugām ar lapām vai ziediem, kas peld uz ūdens virsmas. Tas, vai atbildes reakcija notiks stumbra posmos vai arī lapu kātos, ir atkarīgs no auga dominējošās augšana sformas un tā attīstības stadijas. Rozetes veidojošajiem augiem lapu kātu pagarināšanās saistīta ar hiponastisku lapas augšanu, kas maina tās orientāciju no horizontālas uz vertikālu, kā, piemēram, *Rumex palustris* gadījumā (7.–0. attēls). Zem ūdens izaugušās lapas parasti ir plānākas un tām ir lielāka virsma attiecībā pret masu. Epidermas šūnu šūnapvalki ir plānāki, bet hloroplasti izvietoti tuvāk epidermai. Citai pret applūdināšanu izturīgajai

sugai *Ranunculus repens* applūšanas stāvoklī veidojas dalītas lapas, kas palielina gāzu maiņas virsmu un uzlabo fotosintēzi zem ūdens.

Īpaši svarīga ir spēja atjaunot fotosintētisko aktivitāti, jo fotosintēzes redukcija pilnīgas applūdināšanas rezultātā ir viena no galvenajām fizioloģiskajām problēmām. Pārmērīga mitruma apstākļos samazinās sakņu hidrauliskā vadītspēja, ūdens uzņemšana un arī transpirācijas intensitāte. Atvārsnišu daļēja aizvēšanās kavē  $\text{CO}_2$  uzņemšanu un negatīvi ietekmē tā asimilāciju fotosintēzē. Salīdzinot dažādas applūšanas izturības kokaugu sugas un šķirnes, kurām nav īpašu fizioloģisku vai morfoloģisku pielāgojumu, pēc to spējas uzturēt aktīvu fotosintēzi applūdušā stāvoklī, konstatēts, ka lapu bojājumi parādās tikai tiem genotipiem, kas nespēj nodrošināt fotosintēzes aktivitātes uzturēšanu. Pie tam, negatīvā ietekme nav saistīta primāri ar atvārsnišu darbības ierobežojumiem, bet gan ar nespēju regulēt fotosintēzes elektronu plūsmu atbilstoši gaismu savācošo kompleksu efektivitātei PSII. Liekajai enerģijai atbrīvojoties antenu sistēmās, tā izraisa aktīvā skābekļa formu veidošanās pastiprināšanos un gaismu savācošo kompleksu bojājumus. Pretēji tam, izturīgie genotipi spēj adaptēt elektronu plūsmas darbību fotosistēmās, neradot oksidatīvos bojājumus un fotosintēzes intensitātes samazināšanos.

Tā kā ūdens vidē gāzu difūzija ir kritiski samazināta, applūdinātu augu izdzīvošanai būtu svarīgas tādas īpašības, kas veicina iekšējo gāzu difūziju starp neapplūdinātajām un applūdinātajām daļām. Pie šādām īpašībām pieder aerenhīmas audu klātbūtne stumbrā un saknēs, kas izveido savstarpēji saistītu sistēmu gāzveida savienojumu difūzijai. Aerenhīma var veidoties jau individuālā



7.–1. attēls. Kukaiņēdājs augs *Nepenthes rajah* no Kinabalu kalna Borneo, kurniegt 3 litrus. Attēls no Wikipedia.

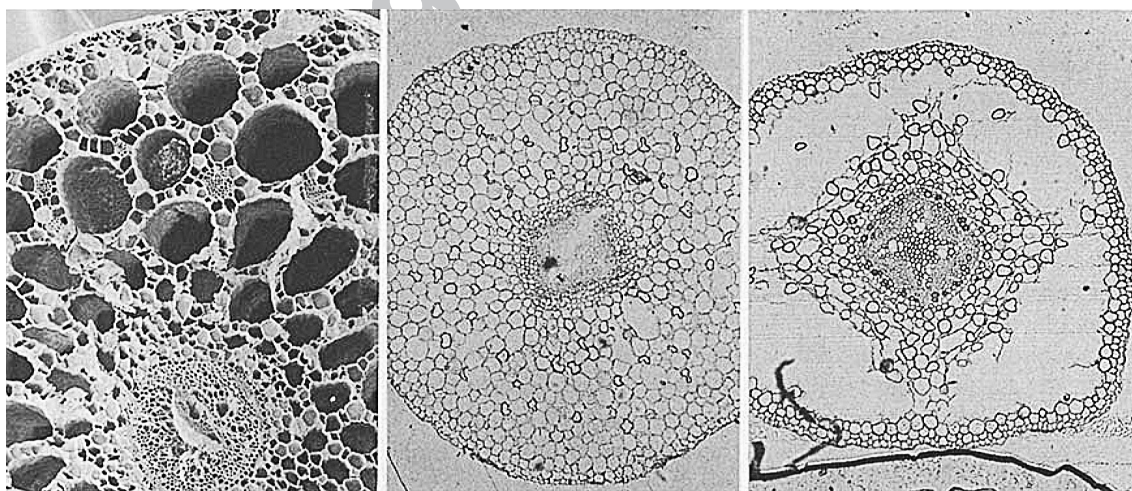


auga attīstības laikā vai arī tās veidošanos jau esošajos diferenciētajos audos inducē ūdens satura pieaugums augsnē un augu aplūdināšana. Atšķirīgi aerenhīmas veidošanās fizioloģiskie procesi izraisa dažādu aerenhīmas formu veidošanos. Šizogēnā aerenhīma veidojas, pirms tam savienotām šūnām atdaloties, bet lizigēnā aerenhīma veidojas programmētās šūnu bojāejas rezultātā (7.–0. attēls). Aprakstīts arī trešais aerenhīmas veidošanās mehānisms, šūnu dalīšanās un palielināšanās rezultātā veidojoties starpšūnu telpām, bet bez to fiziskas atdalīšanās vai bojāejas, un to apzīmē par ekspansigēno aerenhīmu. Pat vienas sugas augu dažādos orgānos var būt pārstāvēti vairāki aerenhīmas tipi. Aerenhīmas veidošanos caur programmētās šūnu bojāejas mehānismu (lizigēnā aerenhīma) inducē zema skābekļa koncentrācija caur etilēna kā hormonālā signāla darbību.

Hidrofiti lakstaugi ir sekundāri pielāgojušies pastāvīgai dzīvei ūdens vidē, saglabājot vairākas sauszemes augu īpašības. Apmēram 7.5% divdīgļlapju un 11% viendīgļlapju sugu var pieskaitīt ūdensaugiem. Hidrofitus (ūdensaugus) iedala vairākās grupās atkarībā no to tipiskā izvietojuma ūdensbaseinā. Vairāku ģinšu (*Wolffia*, *Lemna*, *Pistia*, *Spirodella*, *Azolla*, *Salvinia*, *Eichornia* u.c.) sugu pārstāvji ir brīvi peldoši augi, kuri, atrodoties uz ūdensbaseina virsmas, ir kontaktā gan ar ūdeni, gan gaisu, bet to parasti vāji attīstītās vai neattīstītās saknes nesasniedz substrātu. Savukārt, substrātā neiesakņojušies augi var būt arī pilnībā

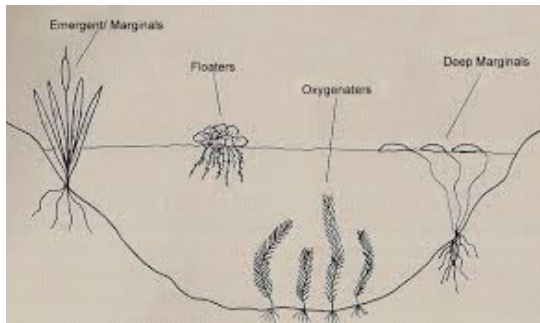
iegremdēti ūdenī, nesaskaroties ar gaisu, un tie ir *Ceratophyllum*, *Utricularia*, *Najas* u.c. ģinšu pārstāvji. Pārējo hidrofitu grupu individu saknes ir ieaugušas substrātā, bet dzinumi ir ieņemt dažādu tipisko stāvokli ūdenī. Pilnībā ūdenī iegremdēti augi ir *Hydrilla*, *Potamogeton*, *Valsneria*, *Chara* un *Isoetes* ģintīs. *Nymphaea*, *Nelumbo*, *Trapa*, *Marsilea* un *Aponogeton* sugu augu lapām raksturīgi gari kāti un tās peld uz ūdens virsmas. Augiem, kas tipiski aug seklā ūdenī, dzinumi ir daļēji vai reizēm pilnīgi eksponēti gaisā un tādas ir sugas no *Ranunculus*, *Sagittaria*, *Limnophila* un *Monochoria* ģintīm. Reizēm šīs pēdējās grupas sugas (it īpaši, *Cyperus*, *Rumex*, *Scirpus*, *Typha* u.c.) apzīmē par hifrofitiem jeb mitrāju augiem, jo to dzinumi var pilnībā atrasties gaisa vidē.

Tā kā ūdens ir pieejams neierobežotā daudzumā, ūdensaugu sakņu sistēma parasti ir mazattīstīta. Arī ūdenī izšķīdušo minerālvielu uzņemšana ar visu dzinuma virsmu ūdenī iegremdētajiem augiem ir iespējama minerālās barošanās mehānisms, lai arī augi ar saknēm substrātā parasti uzņem minerālvielas no sedimenta. Brīvi peldošajām sugām no *Wolffia*, *Salvinia* un *Ceratophyllum* ģintīm sakņu parasti nav. Saknes bieži ir adventīvas un ar vāji attīstītām sānsaknēm. Ūdensaugi visbiežāk vairojas un izplatās veģetatīvi ar rizomiem, stoloniem, stumbra un sakņu bumbuļiem utml. Ūdenī iegremdētajām formām ziedi novērojami ļoti reti, parasti tie veidojas uz ūdens virsmas un augļi nogatavojas zem ūdens.



7.–1. attēls. Šizogēnā (A, B) un lizigēnā (C) aerenhīma. Attēls no [0].

Ūdens: augsnes mitrums



7.–1. attēls. Kukaiņēdājs augs *Nepenthes rajah* no Kinabalu kalna Borneo, kurniegt 3 litrus. Attēls no Wikipedia.

Lapu kutikula ūdensaugiem ir vāji attīstīta vai arī tās nav. Ūdenī pilnībā iegremdētajām lapām nav arī atvārsnišu, bet gāzu maiņa notiek caur epidermas šūnām. Uz ūdens virsmas peldošajām lapām atvārsnītes izvietotas tikai to virspusē. Gan dzinumiem, gan saknēm raksturīga labi attīstīta aerenhīma, kas daļēji nodrošina arī dzinumu un lapu peldētspēju. Līdz ar to, gāzu maiņa fotosintēzē un šūnu elpošanā daļēji notiek aerenhīmas gaisa telpās un  $\text{CO}_2$  refiksācija ir īpaši raksturīga iegremdētajiem ūdensaugiem.

No fizioloģijas viedokļa, visbūtiskākie jautājumi par ūdensaugu īpatnībām salīdzinājumā ar sauszemes vaskulārajiem augiem ir ūdens transporta un fotosintēzes nodrošināšana. Ja ūdensaugiem ar lapām uz ūdens virsmas transpirāciju un ūdens pārvietošanos ksilēmā augos nodrošina atvārsnišu darbība, iegremdētajiem hidrofitiem līdzīgs process nenotiek. Bez tam, iegremdētajiem ūdensaugiem raksturīgs mazāks daudzums traheju elementu ar lignificētiem šūnapvalkiem. Tomēr, sakņu endoderma un Kaspari joslas ūdensaugiem ir labi attīstītas, kas norāda, ka jonu akropētālais transports saknēs var notikt.

Jādomā, ka to nodrošina gan sakņu hidrostatiskais, gan osmotiskais spiediens saknēs. Salīdzinot dažādas hidrofitu sugas, konstatēts atšķirīgs ūdens transporta ātrums, būtiski lielāks par iespējamo difūzijas ātrumu, kas liecina par aktīvu mehānismu darbību. Tā piemēram, *Zostera marina* tas ir  $7 \mu\text{L H}_2\text{O}$ , bet *Lobelia dortmanna* –  $143 \mu\text{L H}_2\text{O}$  uz g auga  $\text{DM h}^{-1}$ .

$\text{CO}_2$  labi šķīst ūdenī, taču tā difūzijas ātrums ūdenī ir salīdzinoši mazs, un līdzīgi tas ir arī ar skābekli. Ūdenī ir arī salīdzinoši augsts izšķīdušā neorganiskā oglekļa savienojumu un  $\text{HCO}_3^-$  saturs, kas vairākas reizes var pārsniegt  $\text{CO}_2$  koncentrāciju.  $\text{HCO}_3^-$  kā oglekļa avotu fotosintēzē spēj izmantot apmēram puse no visām vaskulāro ūdensaugu sugām. Arī spēja izmantot neorganiskā oglekļa savienojumus no sedimenta ir atšķirīga dažādām sugām, un tā piemīt tikai 1 līdz 4% obligāti  $\text{CO}_2$  izmantojošo sugu un 40 līdz 70%  $\text{HCO}_3^-$  izmantojošo sugu. Dažas sugas (piemēram, *Elodea canadensis* un *Ranunculus penicillatus*) var pārvērst  $\text{HCO}_3^-$  par  $\text{CO}_2$  ar epidermas satrpsūnu telpā lokalizētās oglekļa anhidrāzes starpniecību.  $\text{HCO}_3^-$  izmantošana izraisa ievērojami augstāku iekššūnas  $\text{CO}_2$  koncentrāciju nekā lielākajai daļai sauszemes  $\text{C}_3$  augu. Ūdens augiem ir arī dažādi  $\text{CO}_2$  koncentrēšanas mehānismi, kas līdzīgi  $\text{C}_4$  viendīgļlapjiem. Kā aprakstīts sadaļā 0.0.0., *Isoetes* iegremdētās sugas lielāko daļu fotosintēzē fiksētā oglekļa (60 līdz 100%) iegūst no sedimenta ar saknēm un tas dod iespēju dzīvot ūdenī ar zemu pH un  $\text{CO}_2$  saturu.  $\text{CO}_2$  difundē no sedimenta pa gaisa apmaiņas sistēmas lakūnām uz lapām, kurām ir bieza kutikula. Būtiski, ka lielākajai daļai iegremdēto ūdensaugu hloroplasti lokalizēti epidermas šūnās, lai nodrošinātu efektīvāku ūdenī izšķīdušā  $\text{CO}_2$  iegūšanu.



## 7.4.2. ELEKTROMAGNĒTISKĀ RADIĀCIJA: GAISMA UN UV STAROJUMS

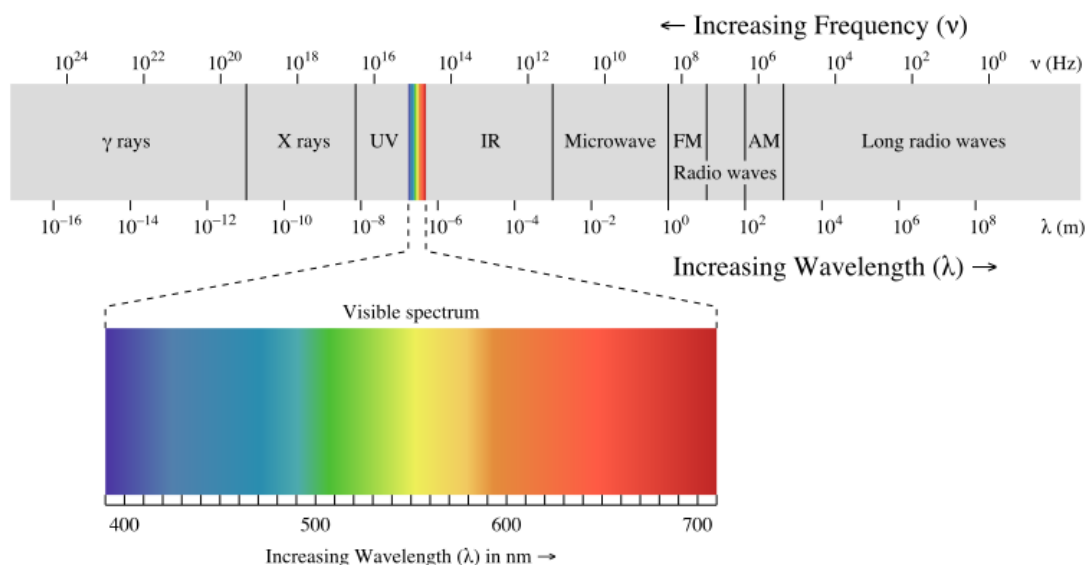
Gaismas nozīme augu dzīvē pirmkārt ir kā enerģiju piegādājošajam faktoram fotosintēzes fotoķīmisko procesu nodrošināšanai. Bez tam, dažāda viļņa garuma gaisma darbojas arī kā fizioloģiski aktīvs regulējošais signāls. Ļoti daudzu regulāru adaptācijas procesu indukcija saistībā ar diennakts ritmiem, gadalaiku maiņu un apstākļu sezonālām izmaiņām notiek ar fotoperioda starpniecību caur atbilstošām gaismas receptoru sistēmām augos. Fotosintēzei piemērotās gaismas intensitātes heterogenitāte laikā un telpā rada nepieciešamību dažādiem pielāgojumiem fotosintēzes fotoķīmisko reakciju līmenī, bioķīmiskajai aizsardzībai pret pārāk augstu gaismas intensitāti, kā arī, pārsvarā morfoloģiskajām adaptācijām nepietiekamas gaismas apstākļiem.

Dažāda viļņa garuma gaismu uztver atšķirīgas pigmentu sistēmas – fitohromi, kriptohromi un fototropīni. Ar fitohroma sistēmu saistīto atbildes reakciju ir visvairāk, un tās var iedalīt pēc izraisošās gaismas intensitātes ļoti zemas (izmanto augsnes virsmas noteikšanā, noteikšanas sliekšnis 0.001 mmol fotonu, nav fotoatgriezeniskas, piedalās fitohroms A), zemas (izmanto dīgšanas, ēnas izvairīšanās un stumbra stīpiņšanās regulācijā, noteikšanas sliekšnis 1 mmol fotonu, fotoatgriezeniskas, piedalās II tipa fitohroms B) un augstas intensitātes radiācijas ietekmēs (izmanto fotoperioda noteikšanā, 100 mmol fotonu noteikšanas sliekšnis, fotoneatgriezeniskas, piedalās fitohroms A un B).

### 7.4.2.1. Gaismas īpašības un pieejamība

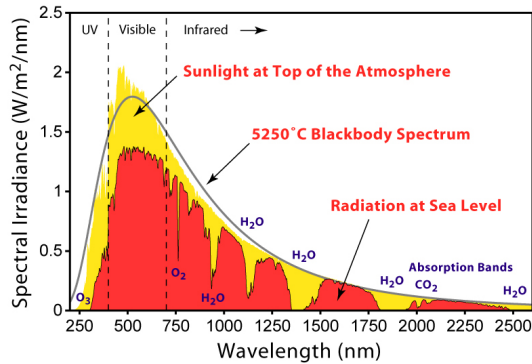
Elektromagnētiskā radiācija (EMR) ir elektromagnētisma fundamentāla parādība, un to izdala un absorbē lādētas daļiņas. EMR piemīt enerģija, kas veidojas no cita enerģijas tipa un, beidzot savu eksistenci, tā pārveršas atkal cita veida enerģijā. Elektromagnētisko spektru veido viļņi ar vienlaicīgi pieaugošu viļņa

garumu un samazinošos frekvenci (7.–0. attēls). Praktisku apsvērumu dēļ EMR spektru iedala  $\gamma$ -staros, rentgenstaros, UV radiācijā, redzamajā gaismā, infrasarkanajā radiācijā, mikroviļņos un radioviļņos. EMR ir gan viļņu, gan daļiņu daba. EMR daļiņas, fotoni, ir elektromagnētiskās mijiedarbības kvanti, un to enerģijas līmenis pieaug līdz ar frekvences palielināšanos (attiecīgi, viļņa garuma samazināšanos). Šī iemesla dēļ dzīvās



7.–1. attēls. Kukaiņēdājs augs *Nepenthes rajah* no Kinabalu kalna Borneo, kurniegt 3 litrus. Attēls no Wikipedia.

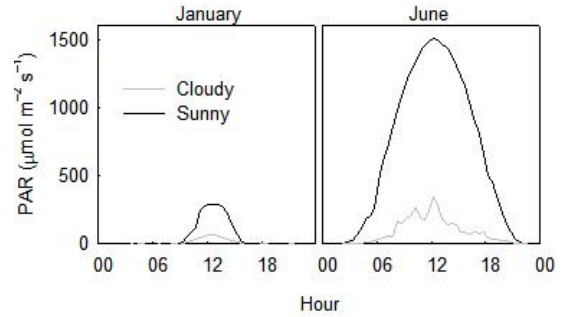
Elektromagnētiskā radiācija: gaisma un UV starojums



1.–12. attēls. Celulozes biosintēzes kompleksa struktūra.

būtnes ir pielāgojušās izmantot EMR spektra daļu ar salīdzinoši “vidējām” enerģijas vērtībām, t.s. redzamo gaismu. Šis enerģijas diapazons izraisa nepieciešamos bioloģiskos efektus, bet infrasarkanajai radiācijai ir pārāk maza enerģija šim nolūkam. Savukārt, ultravioletais starojums ir bīstams dzīvajām būtnēm, jo tā fotonu enerģija ir pārāk liela.

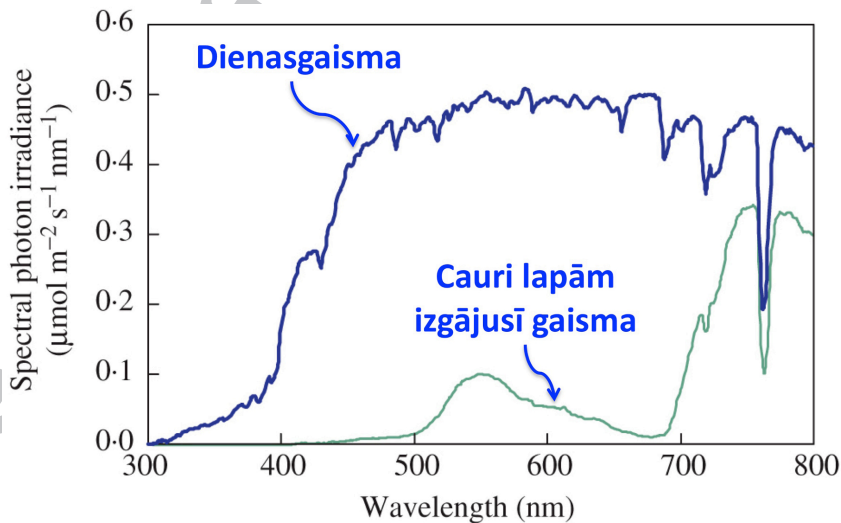
Saules izstarotās EMR diapazons, kas sasniedz Zemes atmosfēru, ir apmēram no 100 līdz 2500 nm (7.–0. attēls), un lielākā daļa enerģijas ir tieši redzamās gaismas diapazonā, bet ļoti maz – zem 150 un virs 2000 nm. Būtisku daļu infrasarkanā starojuma absorbē atmosfēras ūdens tvaiks un CO<sub>2</sub>. Redzamā gaisma aizņem viļņa garumu diapazonu no apmēram 400 līdz 740 nm, un to



1.–12. attēls. Celulozes biosintēzes kompleksa struktūra.

sadala krāsās atbilstoši subjektīvai cilvēka redzes uztverei. Būtiski, ka augu fotosintēzes spēja ir atkarīga nevis no absorbētās enerģijas daudzuma, bet gan no absorbēto fotonu daudzuma. Šī iemesla dēļ augu fizioloģijā izmanto nevis gaismas enerģijas daudzuma mērījumus, bet gan fotosintētiski aktīvās radiācijas fotonu plūsmas blīvumu, ko izsaka  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

Saules enerģijas blīvums uz Zemes atmosfēras robežas ir 29.6 MJ m<sup>-2</sup> dienā, bet tikai 58% izet cauri atmosfērai un sasniedz virsmu. Vasaras pusdienlaikā dienā bez mākoņiem fotosintētiski aktīvās radiācijas intensitāte jūras līmenī ir apmēram 2000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Salīdzinājumam, pilmēness gaismas intensitāte ir apmēram 0.004  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Saules stāvokļa izmaiņas dienas laikā attiecībā pret konkrēto



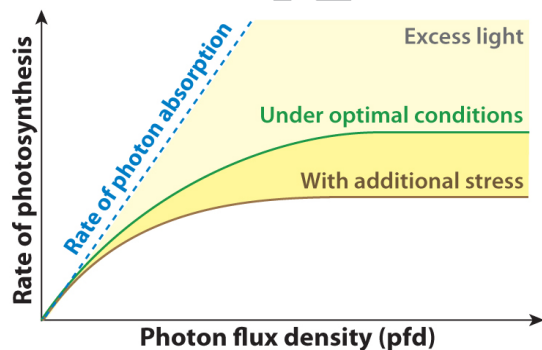
7.–1. attēls. Kukaiņēdājs augs *Nepenthes rajah* no Kinabalu kalna Borneo, kurniegt 3 litrus. Attēls no Wikipedia.

vieta ir galvenais faktors, kas rada periodiskas un regulāras augiem pieejamās fotosintētiski aktīvās radiācijas izmaiņas. Arī gadalaiks un mākoņainība būtiski ietekmē fotosintēzei potenciāli pieejamās gaismas daudzumu.

Vēl būtiskāk no augu fizioloģijas viedokļa ir tas, ka apkārt esošās augu lapotnes, kas ir ceļā Saules gaismai, pilnībā izmaina tās spektru (0.–0. attēls). Sarkanās/tālās sarkanās gaismas (R/FR) attiecība ir atšķirīga tiešajā dienasgaismā (1.05 līdz 1.25) un lapotnei cauri izgājušajā gaismā (0.05 līdz 1.15). Arī krēslas laikā R/FR ir pazemināta, 0.65 līdz 1.15. Augi spēj uztvert sarkanās/tālās sarkanās gaismas (R/FR) attiecības izmaiņu ar fitohroma sistēmas starpniecību. Tādējādi, ar šī mehānisma starpniecību indivīdi spēj uztvert blakus augošu augu klātbūtnes radītu apēnojumumu un atbilstoši reaģēt, kā apskatīts tālāk sadaļā 7.5.2.4.

#### 7.4.2.2. Pārmērīga gaisma

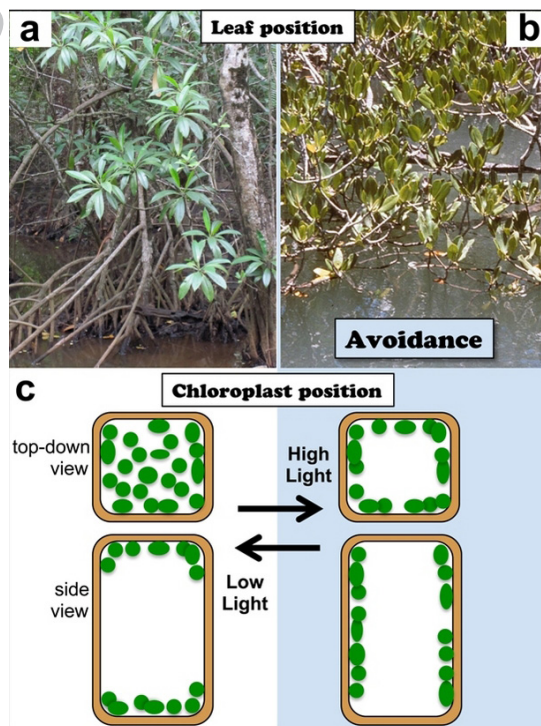
Varētu domāt, ka palielināta fotosintētiski aktīvās radiācijas intensitāte (fotonu plūsmas blīvums), kas augā var izraisīt potenciāli nelabvēlīgas sekas, ir kāds absolūts lielums, kurš ir ģenētiski noteikts atkarībā no auga sugas. Tomēr to, vai konkrētās intensitātes radiācija attiecībā pret noteikto augu konkrētajā brīdī būs optimāla vai pārāk liela, nosaka auga fotosintēzes kapacitāte, potenciālā spēja fiksēt noteiktu daudzumu CO<sub>2</sub> uz lapas virsmas laukuma vienību. Hloroplastu fotosistēmu antenās absorbētās gaismas daudzums, kas pārsniedz fotosintēzes kapacitāti, ir uzskatāms par pārmērīgu gaismu. Fotosintēzes kapacitāti var samērā vienkārši izmērīt, bet ir sarežģīti noskaidrot,



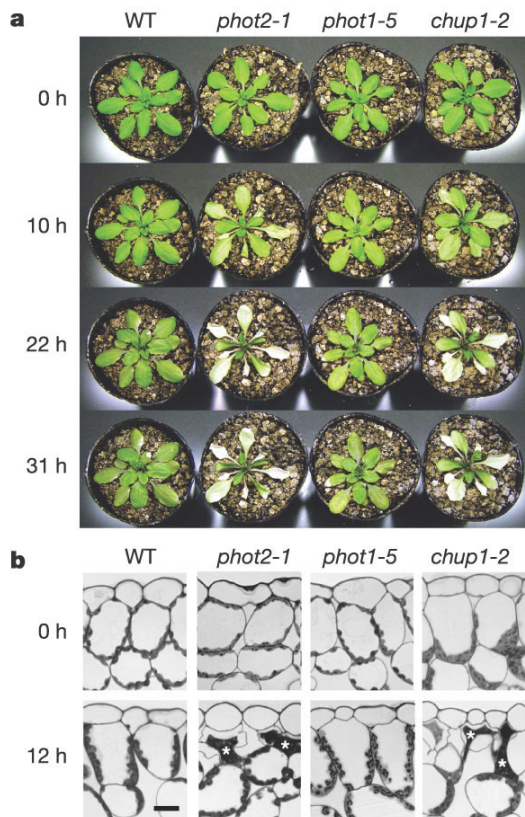
1.–12. attēls. Celulozes biosintēzes kompleksa struktūra.

kādi tieši faktori to ietekmē dotajā brīdī. Principā tie ir gan ārēji (dažādu vides faktoru intensitātes), gan iekšēji (lapas vecums, atvērtniņu blīvums, minerālvielu nodrošinājums, patērētāja audu vajadzības pēc fotosintātiem u.c.). Attiecībā uz vides faktoru ietekmi, pieņemts uzskatīt, ka nelabvēlīgi apstākļi un to kombinācijas vienmēr samazina auga fotosintēzes kapacitāti. Līdz ar to, nelabvēlīgos apstākļos pārmērīgas gaismas intensitātes sliekšnis samazinās un iepriekš optimāls fotosintētiski aktīvās radiācijas fotonu plūsmas blīvums var izraisīt nelabvēlīgu ietekmi (7.–0. attēls).

Augi gaismas intensitātes izmaiņas var uztvert gan tieši, kā analizēts 0.0.0. sadaļā, gan arī netieši, caur bioķīmiskajiem un metaboliskajiem signāliem. Piemēram, fotosintēzes intensitātei sasniedzot piesātinājumu, pārmērīgās gaismas absorbcija izraisa tilakoīdu lūmena pH samazināšanos, hloroplastu plastohinonu pūla un tiolu redukcijas stāvokļa pieaugumu, dažādu aktīvā skābekļa formu veidošanos un hlorofila biosintēzes traucējumus. Minētās izmaiņas var darboties kā papildus sensori fotoreceptoriem un radīt tālākus iekššūnas signālus



1.–12. attēls. Celulozes biosintēzes kompleksa struktūra.



1.–12. attēls. Celulozes biosintēzes kompleksa struktūra.

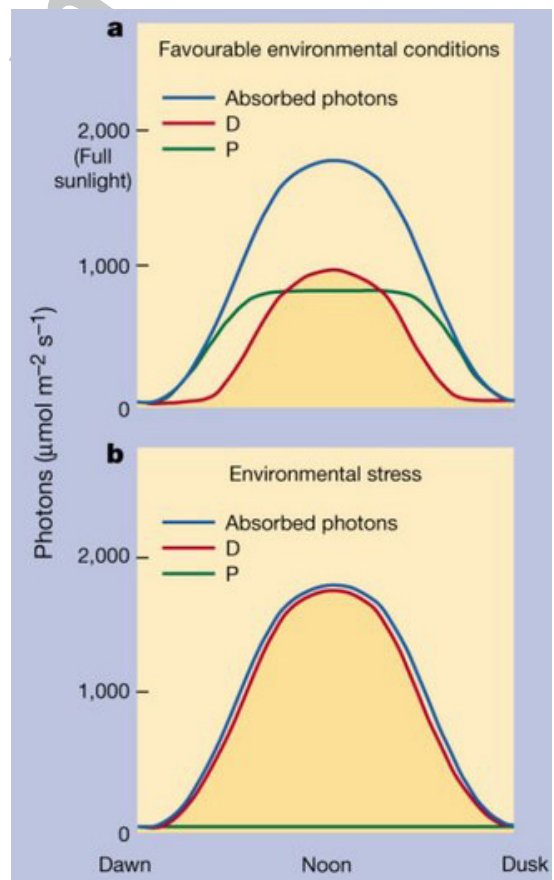
atbildes reakciju indukcijai.

Viena no šūnu līmeņa adaptācijas reakcijām, kas saistītas ar reakciju uz pārmērīgu gaismu, ir t.s. hloroplastu izvairīšanās kustība. Ir zināma arī hloroplastu reakcija uz vājas intensitātes gaismu, kad tie orientējas perpendikulāri gaismas krišanas virzienam, lai palielinātu gaismas savākšanas un fotosintēzes intensitāti nepietiekama apgaismojuma apstākļos. Izvairīšanās kustības gadījumā hloroplasti izvietojas gar šūnas malām, kas atrodas paralēli gaismas staru krišanas virzienam. Zilā gaisma lielākajai daļai augu ir visefektīvākā šīs kustības indukcijai, un tā notiek caur zilās gaismas fotoreceptoru fototropīnu. Kustības mehānisms ir aprakstīts sadaļā 1.2.3.10. Fototropīna *Arabidopsis thaliana* mutantiem pārmērīgas gaismas apstākļos hloroplasti izvietojas perpendikulāri gaismas virzienam, bet aktīvu piesaistošā proteīna CHUP1 mutantiem hloroplasti agregējas šūnu apakšējā daļā un nav spējīgi kustēties vispār (7.–0. attēls).

Sūnām *Physcomitrella patens*, kā arī papardēm un atsevišķām aļģēm hloroplastu izvairīšanās kustību inducē arī sarkanā gaisma.

Lapu līmenī izvairīšanās no pārmērīgas gaismas intensitātes ietekmes ir saistīta ar vairākām lapu reakcijām – to plātņu horizontālu orientāciju, lapu plātnes saritināšanos u.c. Arī dažādi lapu morfoloģiskie pielāgojumi – vaska slānis, gaismu atstarojoši matiņi – veicina izvairīšanos no gaismas kaitīgās ietekmes. Samazināta lapu hlorofila koncentrācija intensīvā gaismā augošiem augiem dod iespēju absorbēt mazāk enerģijas, izvairoties no potenciālajiem bojājumiem.

Tā kā pēc gaismas enerģijas absorbcijas hloroplasta molekula nonāk ierosinātā stāvoklī, bet pārmērīgas gaismas intensitātes gadījumā ierosinājumu nevar nodot elektronu pārnesei sistēmai, iespējama potenciāla neizmantošanās enerģijas pārnese uz skābekli, izraisot aktīvo

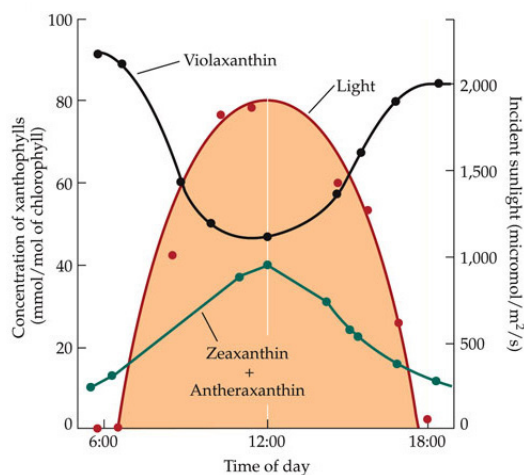


1.–12. attēls. Celulozes biosintēzes kompleksa struktūra.



skābekļa formu veidošanos, kas var novest pie fotosintēzes fotoinhibēšanas. Alternatīva iespēja ir hloroila ierosinājuma deeksitācija caur termiskās enerģijas izkliedes mehānismu. Fotosistēmu gaismu savācošie kompleksi dienas laikā spēj adaptēt savu stāvokli atkarībā no tā, vai nepieciešams efektīvi izmantot visu absorbēto gaismu, kā tas ir no rīta un vakarā, vai arī, būtiska daļa absorbētās enerģijas ir jāizkliedē siltuma veidā. Pat visstraujāk augošie kultūraugi un nezālis apmēram pusi dienas vidū uzņemtās gaismas enerģijas izkliedē nefotosintezējoši, bet lēni augošiem mūžzaļajiem augiem šī attiecība var sasniegt pat 90 līdz 95% (7.–0. attēls). Nelabvēlīgos vides apstākļos izturīgie augi spēj būtiski palielināt termiskās enerģijas izkliedes kapacitāti. Arī mūžzaļie augi mērenās joslās ziemas apstākļos, kad augsne ir sasalusi, praktiski visu hlorofila absorbēto gaismas enerģiju izkliedē nefotosintētiski, lai pasargātu lapu audus no potenciālajiem aktīvā skābekļa formu izraisītajiem bojājumiem.

Hloroplastu ATP-āzes protonu caurvades samazināšanās izraisa ātru hloroplastu lūmena pH samazināšanos, un tas ir endogēnais signāls, kas tālāk regulē absorbētās gaismas enerģijas izkliedi siltuma veidā caur qE mehānismu. Hloroplastos qE indukcija notiek sekunžu vai minūšu laikā bez jebkādam gēnu ekspresijas izmaiņām. Lūmena pH izmaiņas tiek uztvertas ar FSII proteīnu PsbS caur tā protonāciju, kas izsauc molekulas konformācijas izmaiņas un sekojošu ierosināto FSII antenas

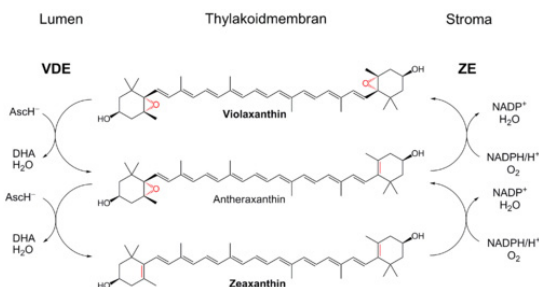


1.–12. attēls. Celulozes biosintēzes kompleksa struktūra.

hlorofilu spēju atdot ierosinājuma enerģiju. PsbS mutanti augi nespēj pielāgoties ikdienas gaismas intensitātes svārstībām, to augšana un sēklu ražošana ir būtiski samazināta. No otras puses, zems pH inducē konformācijas izmaiņas tilakoīdu lūmenā lokalizētam enzīmam, violaksantīna deepoksidāzes, molekulā, kas veicina tās piesaistīšanos tilakoīdu membrānai, kur lokalizēts tās substrāts violaksantīns. Violaksantīna deepoksidāzes darbības rezultātā secīgi veidojas anteraksantīns un zeaksantīns, kurš tieši darbojas kā ierosinājuma enerģijas saņēmējs no  $^1\text{Chl}^*$  (7.–0. attēls). Šī iemesla dēļ dienas vidū augstas fotosintētiski aktīvās radiācijas apstākļos hloroplastu tilakoīdu ksantofilu pūls atrodas pārsvarā zeaksantīna formā, bet naktī – violaksantīna formā (7.–0. attēls).

Papildus jau minētajām izmaiņām liekās enerģijas izkliedēšanas procesos, ilgstoša gaismas pielāgošanās ietver arī FSII un FSI antenu izmēru izmaiņas. Tā piemēram, FSII antenu izmērs parasti samazinās pārmērīgas gaismas apstākļos, salīdzinot ar zemu gaismas intensitāti. Gaismas intensitāte regulē gaismas savākšanas kompleksa perifērijā izvietoto LHCB homologo subvienību uzkrāšanos. Pārmērīga gaisma samazina LHCB mRNA daudzumu, samazinot attiecīgā gēna transkripcijas ātrumu.

Pārmērīgas gaismas negatīvā ietekme primāri saistās ar aktīvā skābekļa formu veidošanās intensitātes pieaugumu. Aktīvā skābekļa formas veidojas abās fotosistēmās, bet katrā vietā tās ir atšķirīgas. FSI elektronu pārnesē uz skābekli veido superoksīda anjona radikāli ( $\text{O}_2^-$ ) un no tā rodas  $\text{H}_2\text{O}_2$ , bet FSII tripleta stāvokļa ierosinātais hlorofils ( $^3\text{Chl}^*$ ) izraisa singletā skābekļa ( $^1\text{O}_2$ ) veidošanos. Līdzīgi kā citu nelabvēlīgu vides apstākļu gadījumā, arī pārmērīga gaisma inducē



1.–12. attēls. Celulozes biosintēzes kompleksa struktūra.



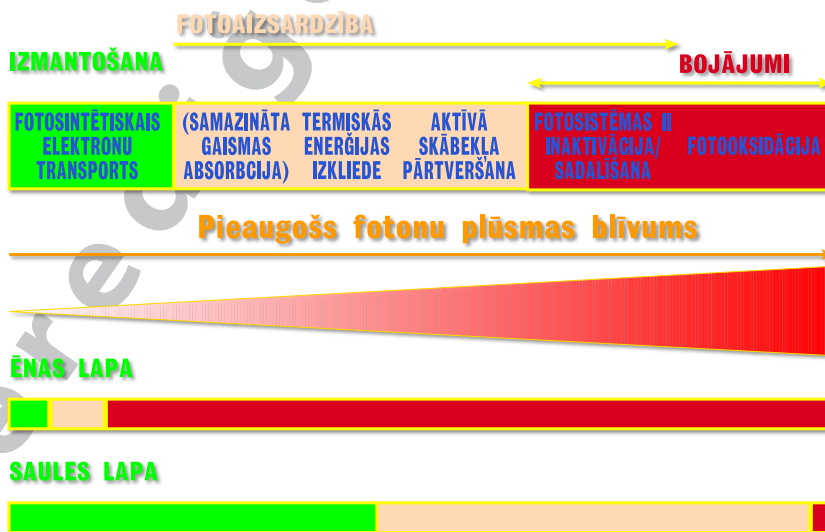
antioksidatīvo enzīmu (superoksīdīdismutāze, askorbāta peroksīdāze, peroksidredoksīns) sintēzi *de novo* atbilstošo gēnu transkripcijas līmeni. Aktīvā skābekļa formu pārtveršanā hloroplastos piedalās arī mazmolekulārie antioksidanti: ūdenī šķīstošā askorbīnskābe un membrānu saistītie  $\alpha$ -tokoferols un karotenoīdi.

Pretēji ilgstoši valdošajam uzskatam, ka gaismas izraisītie fotosistēmu bojājumi ir saistīti ar to gaismu, ko absorbē fotosintēzes pigmenti, jaunākie dati liecina, ka primārie gaismas bojājumi FSII notiek skābekli izdalošajā kompleksā. Izmantojot monohromatisku gaismu ir konstatēts, ka gaismas bojājumu spektrālā reakcija ir atšķirīga no hlorofilu un karotenoīdu absorbcijas spektra un ir līdzīga mangānu saturošajiem proteīniem. Izrādās, ka mangāna klāstera sadalīšanās skābekli izdalošajā kompleksā un  $Mn^{2+}$  atbrīvošanās pēc gaismas absorbcijas ir galvenais bojājumu veids FSII. Tā kā komplekss vairāk nav spējīgs nodot elektronus uz oksidētajiem reakcijas centriem FSII, teorētiski varētu rasties arī FSII reakcijas centru bojājumi, taču tos var novērst, ja lūmena pusē ir lokalizēti alternatīvi elektronu donori, piemēram, askorbīnskābe. Noskaidrots, ka Saules spektra gaismas bojājumi visvairāk saistīti ar UV komponentu un arī ar dzeltenu gaismu.

Primārie gaismas izraisītie bojājumi galvenokārt notiek FSII reakcijas centra D1 proteīna līmenī. Kā

jau minēts sadaļā 4.2.2.1., D1 kontrolēta sadalīšana, sintēze *de novo* un ievietošana kompleksā ir FSII dinamikas sastāvdaļa, tāpēc var uzskatīt, ka bojājumu rašanās iespēja tiek "apzināti vadīta" tā, lai tie rastos tieši D1 molekulā. Fotobojaģumu gadījumā ieslēdzas t.s. FSII labošanas cikls, kas sastāv no vairākām stadijām: (1) FSII dimēra monomerizācija un kompleksa serdes daļās pārvietošana no granām uz stromas lamellēm; (2) daļēja FSII serdes monomēra izjaukšana; (3) D1 proteīna sadalīšana ar PtsH proteāzes starpniecību; (4) D1 priekštečproteīna sintēze *de novo*; (5) D1 proteīna procesēšana no priekštečproteīna, atdalot C-gala aminoskābes ar karboksīlterminālās peptidāzes starpniecību; (6) FSII reakcijas centra proteīnu struktūras un ārējo skābekli izdalošā kompleksa proteīnu salikšana; (7) FSII kompleksa fotoaktivācija. PSII labošanas ātrums ir atkarīgs no gaismas klātbūtnes, bet tas piesātinās salīdzinoši zemā gaismas intensitātē. Tomēr, pārmērīgas gaismas apstākļos labošanas ātrumu apspiež D1 proteīna sintēzes *de novo* inhibēšana translācijas līmenī. Uzskata, ka šī reakcija ir tieši saistīta ar aktīvā skābekļa formu darbību.

Fotosintētiski aktīvās radiācijas fotonu plūsmas blīvumam pieaugot, var pakāpeniski novērot pāreju starp dažādām fizioloģiskajām reakcijām, kas atspoguļo atšķirīgu kategoriju atbildes reakcijas (7.–0. attēls). Līdz zināmai



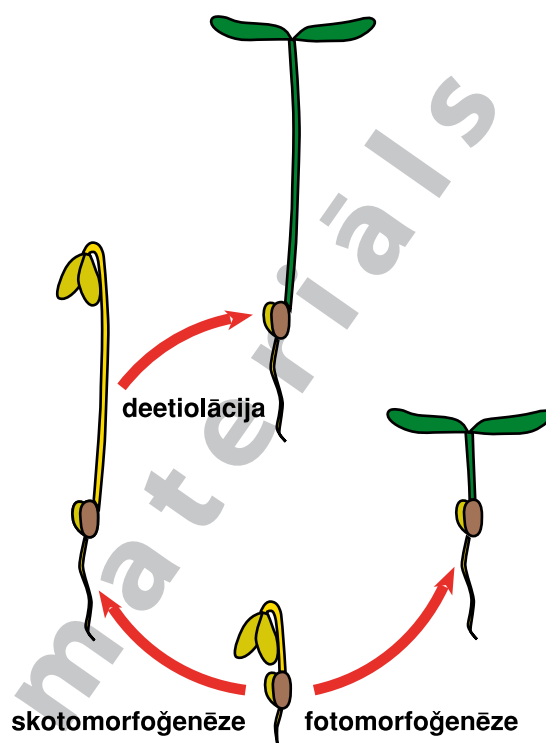
7.–1. attēls. Kukaiņēdājs augs *Nepenthes rajah* no Kinabalu kalna Borneo, kurniegt 3 litrus. Attēls no Wikipedia.

sliekšņa robežai, kuras vērtība ir atšķirīga spilgtai gaismai un ēnai adaptētiem augiem vai to lapām, gaismas pieaugums izraisa fotosintēzē fiksētā  $\text{CO}_2$  daudzuma palielināšanos, kas nozīmē, ka augs darbojas fotonu izlietošanas kapacitātes ietvaros. Kad hlorofilu absorbētās gaismas daudzums pārsniedz iespējas izmantot enerģiju, ieslēdzas fizioloģiskās pielāgošanās mehānismi, kas saistīti ar absorbētās gaismas daudzuma samazināšanu, termiskās izkliedes intensitātes pieaugumu, kā arī aizsardzību pret aktīvā skābekļa formu darbību. Ēnai adaptētiem augiem vai lapām ir būtiski samazināta spēja izmantot šī tipa pielāgošanās mehānismus. Kad tiek pārsniegtas fizioloģisko pielāgojumu iespējas, gaismas intensitātes tālāka palielināšanās izraisa fotosistēmu bojājumus, taču papildus fotoaizsardzības mehānisms, kas saistīti ar iepriekš aprakstīto PSII reakcijas centra labošanu, spēj panākt papildus izturību.

#### 7.4.2.3. Gaismas trūkums: etiolācija

Par etiolāciju sauc parādību, kad augs aug pilnīgā vai daļējā gaismas trūkumā. No vienas puses, etiolācija ir katra individuālā auga attīstības neatņemama stadija, kamēr izdīgusi sēkla izaug cauri to sedzošās augsnes slānim un sasniedz gaismu. No otras puses, etiolāciju var izraisīt dažādi dabiski un antropogēni faktori arī vēlākās attīstības stadijās, norobežojot augu no gaismas. Dīgsta attīstību gaismas trūkumā apzīmē par skotomorfoģenēzi pretstatā fotomorfoģenēzei, kas notiek gaismā, bet izmaiņas, kas notiek pēc iepriekš etiolēta dīgsta ekspozīcijas gaismai – par deetiolāciju (7.–0. attēls).

Etiolētus, tumsā augušus dīgstus raksturo ātra hipokotila stiepšanās, apikālā āķa saglabāšanās ar neattīstītām dīgļlapām, dzeltenīga dīgļlapu nokrāsa, ko rada karotinoīdu klātbūtne etioplastos. Tā kā etiolētā stāvoklī dīgstu augšana var notikt tikai uz sēklā saglabāto enerģijas vielu un saglabāt vai uzņemto minerālvielu rēķina, bet hipokotila pagarināšanās patērē daudz resursu, etiolēti dīgsti spēj izdzīvot tikai salīdzinoši neilgu laiku, ja tie nesāņem atbilstošas intensitātes gaismu. Interesanti, ka etiolācijai raksturīgais fenotips neizpaužas tikai kvalitatīvi, bet daudzas no šīm pazīmēm var būt arī kvantitatīvi ekspressētas,



1.–12. attēls. Celulozes biosintēzes kompleksa struktūra.

ja gaismā ir pieejama, bet tās intensitāte ir zem optimālā līmeņa, kā novērots arī eksperimentā ar *Arabidopsis thaliana* dīgšiem, kas attīstījušies sešas dienas pilnīgā tumsā (individuāls kreisajā pusē) un dažādas gaismas intensitātes klātbūtnē (7.–0. attēls).

Dīgstu deetiolācija, kas ir pāreja no heterotrofā stāvokļa uz autotrofo, ir plaši pētīta kā modelis gaismas uztveršanas, signālu pārnese un transkripcijas regulācijas mehānismu pētījumiem. Deetiolāciju raksturo gaismas regulēto gēnu transkripcijas indukcija, hipokotila augšanas



1.–12. attēls. Celulozes biosintēzes kompleksa struktūra.

inhibēšana šūnu stiepšanās apturēšanas līmenī, apikālā āķa atvēršanās, dīgļlapu un lapu strauja attīstība, etioplastu attīstības par hloroplastiem indukcija, hlorofila sintēze no protohlorofilīda, antociānu sintēzes indukcija. Hlorofila veidošanās ir viena no ātrākajām reakcijām un tā sākas mazāk nekā 30 s laikā pēc gaismas signāla saņemšanas.

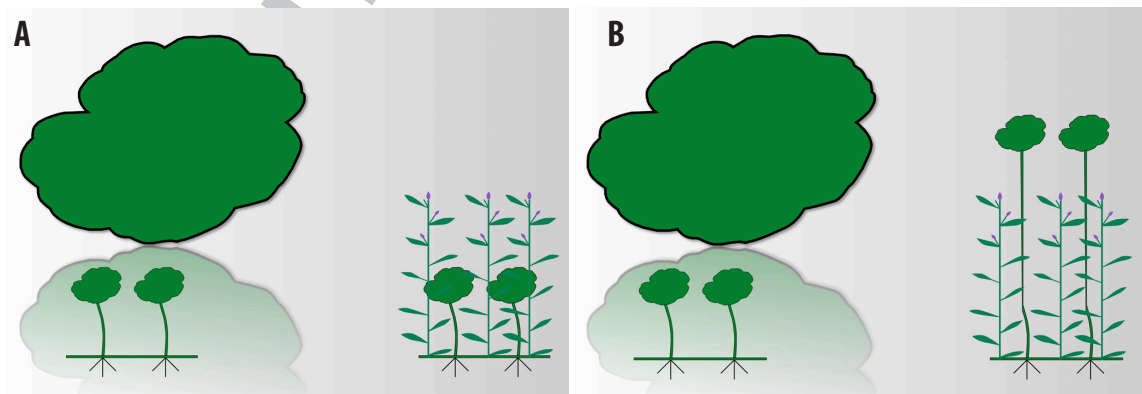
#### 7.4.2.4. Gaismas trūkums: ēnas izvairīšanās un ēnas tolerance

Kā jau minēts iepriekš, citu augu lapotnes ēna dramatiski samazina Saules gaismas intensitāti un izmaina tās spektrālo sastāvu. Piemēram, viena atsevišķa *Arabidopsis thaliana* lapa var samazināt fotosintētiski aktīvo radiāciju no 1500 uz 120  $\mu\text{mol}$  fotonu  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Apkārt esošo augu lapotnes hlorofils izfiltrē sarkano (600 līdz 700 nm) un zilo (450 līdz 495 nm) gaismu, atstarojot un laižot cauri galvenokārt tālo sarkano (700 līdz 800 nm) un zaļo (495 līdz 570 nm) gaismu. Augiem dabiskajos biotopos attīstījušās divas atšķirīgas pielāgošanās stratēģijas samazinātas gaismas intensitātes apstākļiem. Augi atklātās vietās, kur apēnojumu veido apmēram vienāda garuma lakstaugu veģētācija, parāda ēnas izvairīšanās sindromu (angl. *shade-avoidance syndrom*), bet augiem zem atsevišķu koku lapotnēm vai pamežā raksturīga ēnas izturība. Ņemot vērā, ka augi var uztvert atšķirības sarkanās/tālās sarkanās gaismas intensitātes attiecībā, kā iespējams atšķirt lakstaugu izraisītu apēnojumu no koku ēnas, it īpaši, ja gaismas intensitātes ir vienādas? Izrādās, ka augi spēj uztvert atšķirību starp nemainīgi zemu gaismas intensitāti, kāda ir

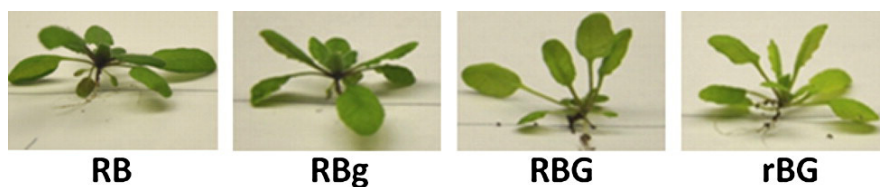
koku lapotņu apēnojumā, un gaismas gradientu, kāds veidojas lakstaugu veģētācijas klātbūtnē. Ēnas izvairīšanās sindromam, kas morfoloģiski izpaužas kā “izaugšana ārā no ēnas”, ir adaptīva nozīme tikai apkārtējās lakstaugu veģētācijas gadījumā, tāpēc to inducē tikai gaismas gradienta apstākļi, bet vienlaidus ēnas gadījumā veidojas pilnīgi citas morfoloģiskās un bioķīmiskās īpašības, kas vērstas uz efektīvu funkcionēšanu pazeminātas gaismas intensitātes apstākļos (7.–0. attēls).

Ēnas izvairīšanās morfoloģiski saistīta ar augu stumbru un lapu kātu pagarināšanos, apikālās augšanas izteiktu dominēšanu, lapu hiponastiju un samazinātu zarošanos. Pilna spektra gaismas apstākļos fitohroms atrodas šūnas kodolā, kur tas piesaista un degradē PIF (angl. *phytochrome-interacting factor*) transkripcijas faktoros. Zemas R/FR attiecības un gaismas gradienta inducētā fitohroma B inaktivācija atbrīvo līdz tam apspiesto PIF proteīnu gēnu ekspresiju, un izraisa arī no gibberelīna atkarīgo DELLA proteīnu atdalīšanu no PIF proteīniem. Tālāk PIF piesaistās atbilstošo gēnu promoteriem un izraisa ēnas izvairīšanās atbildes reakciju. Dažādi PIF transkripcijas faktori izraisa atšķirīgu gēnu ekspresijas indukciju: augsna signālsistēmas indukcija ir atkarīga no PIF4 un PIF5, augsna biosintēze no PIF4, PIF5 un PIF7.

Jaunākie pētījumi liecina, ka arī zaļajai gaismai, kas darbojas caur kriptohromu sistēmu, varētu būt nozīme kā vienam no signāliem ēnas izvairīšanās reakcijas regulācijā. Tā piemēram, audzējot *Arabidopsis thaliana* augus sarkanās un zilās gaismas kombinācijā un pievienojot zaļās gaidmas komponentu, varēja novērot tipiskus ēnas



7.–1. attēls. Kukaiņēdājs augs *Nepenthes rajah* no Kinabalu kalna Borneo, kurniegt 3 litrus. Attēls no Wikipedia.



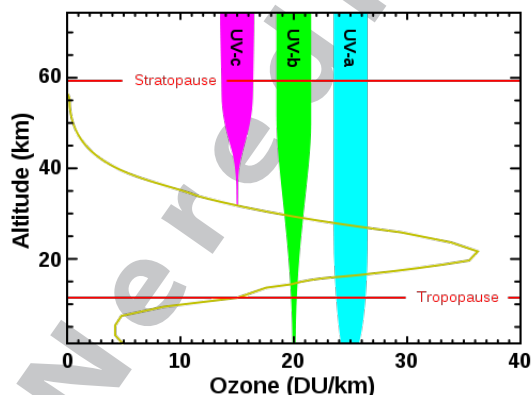
7.-1. attēls. Kukaiņēdājs augs *Nephenthes rajah* no Kinabalu kalna Borneo, kurniegt 3 litrus. Attēls no Wikipedia.

izvairīšanās simptomus – lapu kāta pagarināšanos un lapu vertikālāku orientāciju (7.-0. attēls).

Savukārt, ēnas izturības stratēģija saistīta ar stiepšanās augšanas inhibēšanu, tā vietā, palielinās lapu specifiskais laukums, kas palielina oglekļa fiksācijas efektivitāti. No fotosintēzes viedokļa, samazināts hlorofila *a* daudzums izsauc hlorofila *a/b* attiecības pazemināšanos, bet PSII kompleksu skaits attiecībā pret PSI daudzumu pieaug.

#### 7.4.2.5. UV starojums

Ultravioleto (UV) starojumu iedala trīs daļās atkarībā no tā viļņa garuma. Īsākā starojuma daļa ir UVC (100 līdz 280 nm), kas ir nāvējošs dzīvajām būtnēm, bet to pilnībā absorbē skābeklis Zemes atmosfērā un virsmu tas nesasniedz (7.-0. attēls). UVB (280 līdz 315 nm) ir bīstams dzīvajām būtnēm, jo izraisa DNA un citu molekulu bojājumus. UVB būtiski samazinās atmosfērās augšējos slāņos, reģējot ar ozona molekulām stratosfērā (20 līdz 30 km augstumā) un tikai neliela tā daļa sasniedz Zemes virsmu. UVA (315 līdz 400 nm) ir vismazāk aktīvā daļa un sastāda 95% no kopējā UV daudzuma, kas sasniedz veģētāciju.



1.-12. attēls. Celulozes biosintēzes kompleksa struktūra.

Fotosintezējošie organismi līdz ar Saules gaismu nenovēršami saņem arī ultravioleto radiāciju. Saules zenīta lenķis un dienas garums, ko nosaka gadalaiks un ģeogrāfiskās koordinātes, nosaka lielāko daļu UVB variācijas. Ozons ir primārais UVB absorbējošais komponents atmosfērā, no kura apmēram 90% atrodas stratosfērā (“ozona slānis”) un pārējā daļa troposfērā. Ozona daudzums abos atmosfēras apgabalos ir pakļauts ievērojamām telpiskām un temporālām variācijām. Mākoņi, aerosoli un virsmas atstarošanas spējas arī būtiski ietekmē UVB starojumu konkrētajā vietā. Šo faktoru iedarbības rezultātā UVB radiācijai ir tendence sasniegt maksimumu vasarā.

Dabisko UVB sadalījumu ievērojami ietekmē antropogēnā aktivitāte, pirmām kārtām, gaistošo organisko hlora un broma savienojumu izdalīšanās atmosfērā, kuri izsauc stratosfēras ozona noārdīšanos. Visbūtiskākā noārdīšanās novērojama pavasaros polārajos apgabalos, kad Saules gaisma atgriežas ļoti aukstajos stratosfēras mākoņos, kas sekmē ļoti ātru hlora un broma katalizēto ozona sadalīšanos. Visuzkatāmākais šis process ir Antarktīdā, kur kopējais ozona daudzums oktobrī ir mazāk kā 40% no tā, kas novērots 1960-os gados. Šis ozona caurums izraisa lielāku UVB radiāciju pavasarī Palmera Stacijā Antarktīdā, nekā jebkurā gadalaikā San Djejo, ASV, neraugoties uz daudz zemāko saules gaismas līmeni. Lai arī zemākā līmenī, bet ozona caurums pavasaros novērojams arī Arktikā.

UVB ir dažāda tiešā un netiešā ietekme uz augiem. Bieži iegūst pretrunīgus rezultātus, kas saistīts ar dažādu vides faktoru mijiedarbību – ar nespēju atdalīt bioloģiski būtiskas ietekmes no UVB izraisītām iedarbībām. Otrkārt, augu sugām ir dažāds jutīgums pret UVB.

Lai UVB varētu izraisīt jebkādu tiešo vai ar attīstību saistītu ietekmi uz augu fotosintētisko produktivitāti, UVB ir jāiekļūst iekšā lapā un

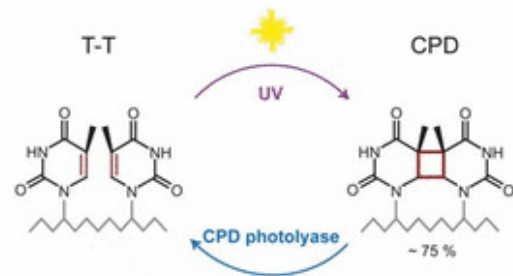


jātieks absorbētai ar hromoforiem, kas saistīti ar fotosintētisko aparātu, vai ar saistītajiem gēniem un gēnu produktiem. Lapas absorbē vairāk kā 90% UVB, lapas virsmas spēja atstarot šā garuma viļņus ir parasti zem 10%, un UVB caurplūde cauri praktiski nav novērojama lapām. Virkne šūnas komponentu var tieši absorbēt UVB: nukleīnskābes, proteīni, lipīdi un hinoni. Lapās ir arī ūdenī šķīstoši fenolu pigmenti, flavonoīdi, kuri spēcīgi absorbē UVB radiāciju, bet neabsorbē fotosintētiski aktīvo radiāciju. Šie UVB absorbējošie pigmenti ir atrodami visā lapā, taču tie īpaši uzkrājas adaksiālajās epidermas šūnās. Epidermas UVB caurlaidība ir nulle skujkoku skujās, 3 līdz 12% divdīgļlapju kokiem un graudzālēm un 18 līdz 41% divdīgļlapjiem zaļaugiem. Epidermas UVBcaurlaidība negatīvi korelē ar UVB absorbējošo pigmentu koncentrāciju un epidermas biezumu. UVB absorbējošo savienojumu indukcija lapās ir vislabāk aprakstīta un visplašāk izplatīta augu atbildes reakcija uz UVB radiāciju. UVB radiācija stimulē gēnu ekspresiju fenilalanīna amonija liāzei, pirmajam fenilpropanoīdu sintēzes enzīmam, un halkona sintāzei, kas ir centrālais posms flavonoīdu sintēzē. Tātad, daudzās lapās UVB nokļūšana lapas vietās, kur tā var bojāt fotosintēzes aparātu, ir minimāla.

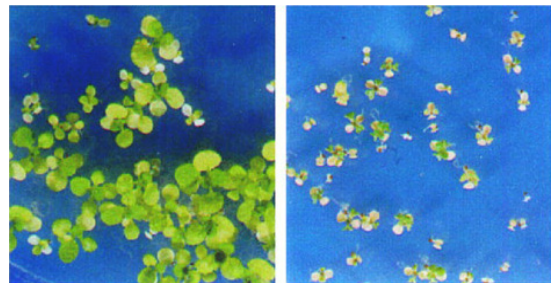
UVB fotonu absorbcija DNA molekulās izsauc ciklobutāna-pirimidīna dimēru un, mazākā pakāpē, pirimidīna (6-4)-pirimidiona dimēru veidošanos. DNA modifikācijas ir mutagēnas, bet, piedevām vēl, tās kavē šūnas metabolismu. Gan RNA-, gan DNA-polimerāze nespēj nolasīt informāciju pāri

bojātajiem dimēriem, kas bloķē gēnu transkripciju un DNA replikāciju. UVB bojātās DNA labošana notiek ar gaismas atkarīgās fotoreaktivācijas starpniecību. *Arabidopsis thaliana* mutanti, kuriem ir defekts gaismas atkarīgajā DNA labošanā, ir jutīgi pret UVB (7.–0. attēls). Dimerizācijas likvidāciju veic enzīms fotoliāze, atjaunojot bāzes natīvajā formā. Fotoliāzēm ir divi hromofori – folāta vai flavīna tipa, kuriem ir absorbcijas maksimums starp 350 un 400 nm. Ierosinājuma enerģija tiek pārnesta uz flavīna adenīna dinukleotīdu saturošo aktīvo centru, kura ierosina elektronu, kas mediē dimēra sadalīšanu.

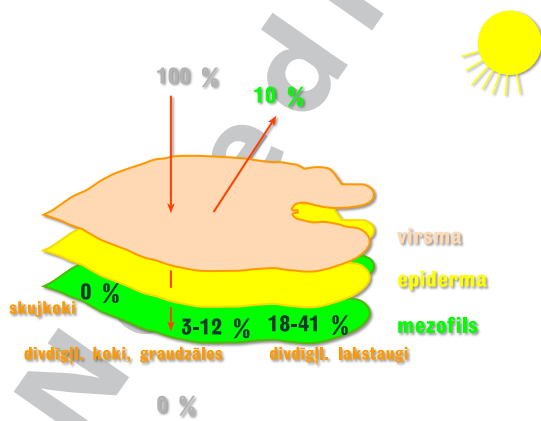
Zems UVB līmenis, kas ir nepieciešams DNA dimerizācijai, biosfērā vienmēr ir kopā ar ievērojami augstāku UVA līmeni (10 līdz 20 kārtīgu) un fotosintētiski aktīvo radiāciju (60 līdz 600 kārtīgu). Tādēļ gan UVA, gan fotosintētiski aktīvā radiācija ir piemēroti fotoreaktivācijas vadīšanai un fotoreaktivācijas kapacitātes kontrolei. Visefektīvāko fotoreaktivāciju nodrošina zilā gaisma un UVA. Pupiņām fotoreaktivācijas kapacitāte atrodas fitohroma kontrolē un tā notiek gēnu aktivācijas līmenī. Fotoreaktivācijas fermentu transkriptu uzkrāšanās *Arabidopsis thaliana* notiek fotosintētiski aktīvās radiācijas, zilās gaismas un



1.–12. attēls. Celulozes biosintēzes kompleksa struktūra.



1.–12. attēls. Celulozes biosintēzes kompleksa struktūra.



1.–12. attēls. Celulozes biosintēzes kompleksa struktūra.

UVA ietekmē, bet nevis sarkanās gaismas un UVB iedarbībā. Paaugstināta spēja labot DNA bojājumus ir būtisks adaptācijas aspekts UVB radiācijai. Tomēr, nav skaidrs, cik lielā mērā DNA bojājumi un to novēršana ietekmē augu produktivitāti.

Fotosintēzes inhibēšana pieaugušās lapās UVB ietekmē parādīta jau vairāk kā pirms divdesmit gadiem. Ir skaidrs, ka UVB potenciāli var pasliktināt trīs galveno fotosintēzes komponentu efektivitāti: fotofosforilācijas reakcijas tilakoīdu membrānā, oglekļa dioksīda fiksācijas reakcijas Kelvina ciklā, oglekļa dioksīda piegādes atvērtni kontrolē.

Ļoti daudzi pētījumi ir parādījuši, ka FSII ir pret UVB ekspozīciju visjutīgākais tilakoīdu membrānas fotosintēzes aparāta komponents. Tiek uzskatīts, ka tieši PSII bojājumi ir galvenais fotosintēzi ierobežojošais faktors ar UVB apstrādātās lapās, līdzīgi, kā tas ir fotosintēzes inhibēšanas procesā ar lieko fotosintētiski aktīvo radiāciju. PSII ir augsti strukturēts proteīnu-pigmentu komplekss, kas katalizē elektronu pārnēsi no ūdens uz plastohinonu. Strukturāli un funkcionāli līdzīgi proteīni D1 un D2 veido PSII centru. Ļoti jutīga UVB atbildes reakcija ir šo abu proteīnu degradācija. Maksimālā degradācija notiek pie viļņu garuma 300 nm. Tā kā fotosintēzes inhibēšanas apstākļos galvenais bojājumu novēršanas veids ir no fotosintētiski aktīvās radiācijas atkarīga ātra D1 aprīte, pēc analogijas var pieņemt, ka UVB inaktivācijas gadījumā PSII D1 aprīte ir daļa no bojājumu izlabošanas cikla, kas novērš UV-inaktivētās PSII uzkrāšanos. Tomēr, tiek uzskatīts, ka UVB inducēto bojājumu mehānisms varētu atšķirties. Ir arī pētījumi, kas liecina, ka FSII fotoķīmijas inhibēšana UVB iedarbībā nav vispārējs primārais fotosintēzes ierobežojums.

Fotosintētiskās oglekļa dioksīda asimilācijas samazināšanās UVB ietekmē ir saistīta ar Rubisko karboksilācijas kapacitātes maksimuma samazināšanos. Rubisco aktivitātes kritums varētu būt saistīts ar fermenta reaktivāciju vai arī ar fermenta zudumu. Tā kā Rubisco mRNA līmenis samazinās pirms jebkādam attiecīgo proteīnu līmeņa izmaiņām, var domāt, ka pats Rubisko proteīns varētu arī nebūt UVB radiācijas fotoreceptors.

Vairāki pētījumi parāda, ka UVB radiācijas ietekmē samazinās atvērtni atvēršanās. Tomēr

arī citu fotosintēzes komponentu inhibēšana UVB ietekmē varētu izraisīt atvērtni aizvēršanos kā atbildi uz samazinātu vajadzību pēc CO<sub>2</sub>. Iespējams, ka UVB inducē tiešu atvērtni aizvēršanos, inhibējot K<sup>+</sup> uzkrāšanos atvērtni slēdzējšūnās. Otrs tiešs iedarbības mehānisms varētu būt saistīts ar plazmalemmas ATPāzes protonu sūkņa inhibēšanu. Tomēr, mezofila šūnu PSII elektronu transporta relatīvais nejutīgums pret UVB liek domāt, ka elektronu transports un ATPāzes aktivitāte nav primārās inhibēšanas vietas.

UVB inducē dažādu sekundāro metabolītu uzkrāšanos, kas ietekmē vairākas fizioloģiskās funkcijas. Zemas intensitātes UVB inducē flavonoīdu un šinepskābes esteru uzkrāšanos. Šie savienojumi aizsargā pret UVB iekļūšanu lapas audos, specifiski absorbējot 280 līdz 340 nm diapazonā, bet neabsorbējot fotosintētiski aktīvās gaismas diapazonā, kas samazinātu fotosintēzes iznākumu. Flavonoīdu uzkrāšanās novērojama galvenokārt augšējā epidermas slānī. Flavonoīdiem piemīt arī brīvo radikāļu pārtveršanas aktivitāte, kas dod šūnai papildus aizsardzību.

UVB uztverošo flavonoīdu biosintēzes regulācija notiek transkripcijas līmenī un to vada UVB fotoreceptors. Fotoreceptora maksimālā aktivitāte ir pie 290 nm, un tas darbojas vai nu viens pats, vai arī saistībā ar fitohromu. UVB paaugstina transkriptu līmeņus fenilalanīna amonija liāzei, halkona flavona izomerāzei, 4-kumarāta:CoA ligāzei un dihidroflavonola-4-reduktāzei. Halkona sintāze, kas katalizē flavonoīdu biosintēzes centrālo posmu, tiek inducēta gan ar UVB, gan veselu virkni vides un attīstības stimulu. UVB inducētā halkona sintāzes ekspresija novērojama galvenokārt epidermas šūnās. Atbilstošā gēna promotora analīze parāda divas UVB jutīgas vietas, kur notiek transkripcijas faktoru piesaistīšanās.

UVB tolerancē būtiska nozīme ir arī poliamīniem, vaskiem un specifiskiem alkaloidiem. Šo savienojumu sintēze inducējas UVB ietekmē. Sojas pupiņām atrasta kolerācija starp poliamīnu līmeni un toleranci pret UVB. Jādama, ka poliamīnu un to konjugātu brīvo radikāļu pārtveršanas aktivitāte samazina UVB radiācijas izraisīto stresu. Atsevišķi alkaloidi absorbē UVB starojumu vai arī darbojas kā brīvo radikāļu pārtverēji. Kaņepju augos UVB ietekmē paralēli starojuma dozai palielinās

UVB absorbējošā savienojuma tetrahidrokanabiola saturs. Šī savienojuma daudzums palielinās arī līdz ar augstuma virs jūras līmeņa pieaugumu, kurā augi aug.

Aktīvajām skābekļa formām ir būtiska nozīme UV izraisīto bojājumu radīšanā. Aktīvā skābekļa formu un citu radikāļu daudzuma samazināšana efektīvi samazina UVB izraisīto stresu. Zemas intensitātes UVB starojums izraisa aktīvā skābekļa savienojum pārtveršanas kapacitātes palielināšanos. Galveno antioksidantu glutaciona un askorbīnskābes līmeņi pieaug UVB ietekmē. Bez tam, palielinās superoksīda dismutāzes, glutaciona reduktāzes un askorbāta peroksīdāzes aktivitātes. Šo enzīmu gēni tiek dažādi ekspressēti

UVB ietekmē: glutaciona reduktāzes un glutaciona peroksīdāzes transkriptu līmenis pieaug, bet superoksīda dismutāzes mRNA nemainās vai pat samazinās. Peroksīdāzes aktivitāte būtiski palielinās UVB ietekmē *Arabidopsis thaliana* augos. Šis process tiek precīzi kontrolēts, un tas ietver specifisku izoformu indukciju. UVB inducē arī NADPH-oksīdāzes aktivitāti, kas izraisa peroksīda veidošanās pieaugumu. Tam varētu būt nozīme lignifikācijas pastiprināšanā. Ir novērots, ka lignīna saturs palielinās augos, kas eksponēti palielinātām UVB dozām. Lignīna uzkrāšanās var dot UVB apstarotam augam papildus priekšrocību, jo lignīna konjugāti ar ferulskābi un citiem fenilpropanoīdiem sekmē UVB absorbciju lapas audos.

Nerediģēts materiāls

## 7.4.3. TEMPERATŪRA

Ņemot vērā augus kā organismus, kas nespēj patstāvīgi uzturēt ķermeņa temperatūru (poikilotermi organismi), potenciālajām vides temperatūras izmaiņām ir liela nozīme augu fizioloģijā. Galvenie jautājumi, uz kuriem būtu jāatbild šajā sadaļā, varētu būt sekojoši: (1) Kāda nozīme augu eksistencē un funkcionēšanā ir noteiktai vides temperatūrai? (2) Kas notiek, temperatūrai mainoties? (3) Kā augi spēj pielāgoties temperatūras izmaiņām?

Uzsverot augu absolūto atkarību no ūdens un tā dažādās funkcijas augos, kas analizētas sadaļā 0.0.0., kā arī, paturot prātā nepieciešamību nodrošināt bioķīmisko reakciju norisi, kas notiek ūdens vidē, ir skaidrs, ka augiem nepieciešamajam temperatūru diapazonam būtu jābūt robežās, kad ūdens atrodas šķidrā stāvoklī, tātad, no 0 līdz 100 °C. Bez tam, augi, tāpat kā visas dzīvās būtnes, izmanto ķīmiskās reakcijas sava metabolisma nodrošināšanai. No šī fakta izriet būtisks secinājums: temperatūra var ietekmēt augu dzīves norises, ietekmējot ķīmisko reakciju ātrumu tajos. Kā zināms, ķīmisko reakciju ātrums pieaug līdz ar temperatūras palielināšanos, jo vinelaicīgi palielinās daļiņu sadursmes frekvence, tām kustoties ātrāk. Vispārīgi ņemot, daudzu “normālā” temperatūrā notiekošu reakciju ātrums divkāršojas, temperatūrai pieaugot par 10 °C. No šī viedokļa, temperatūra varētu paaugstināties arī virs 100 °C, taču šādās temperatūrās kritiski samazinās daudzu metabolītu, piemēram, aminoskābju, stabilitāte, bet hidrofobās mijiedarbības, kas ir ļoti svarīgas daudzās bioķīmiskajās mijiedarbībās, strauji samazinās.

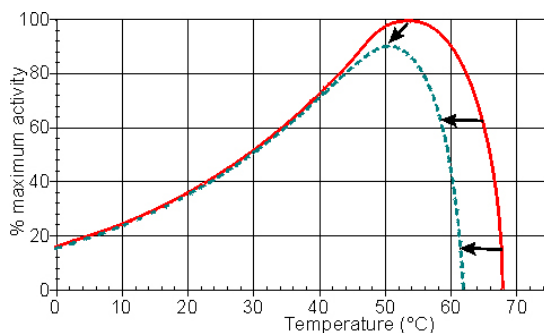
Nākamais moments, kas jāņem vērā, ir tas, ka vairākums ķīmisko reakciju augos, tāpat kā visos citos dzīvajos organismos, norisinās ar proteīnu dabas katalizatoru, enzīmu, starpniecību. Arī enzīmu katalizēto reakciju ātrums palielinās līdz ar temperatūras pieaugumu, un uz katrām 10 °C tas var būt 50 līdz 100%. Tomēr, jāņem vērā tas, ka pašas enzīmu proteīnu molekulas saglabā aktīvo konformāciju tikai noteiktā temperatūras diapazonā, kā tas tiks analizēts tālāk. Lielākā daļa proteīnu sāk zaudēt aktīvo konformāciju (denaturējas) jau 42 līdz 45 °C robežās, kas izraisa arī atbilstošās enzimatiskās aktivitātes zudumu (0.–0. attēls). Līdz ar to, auga temperatūras izturība saugšējā robeža būs lielā mērā atkarīga no tam raksturīgo enzimatisko proteīnu temperatūras izturības.

Augstāk minētie fakti nekādā veidā nav pretrunā ar labi zināmajiem temperatūras diapazoniem dažādās vietās uz Zemes, kam var būt pakļauti augi un tikai parāda teorētiskās temperatūras izturības robežas, kamēr reālās robežas nosaka pielāgošanās konkrētajiem apstākļiem, kā tiks analizēts tālāk.

### 7.4.3.1. Temperatūras izmaiņas vidē un to ietekme uz augiem

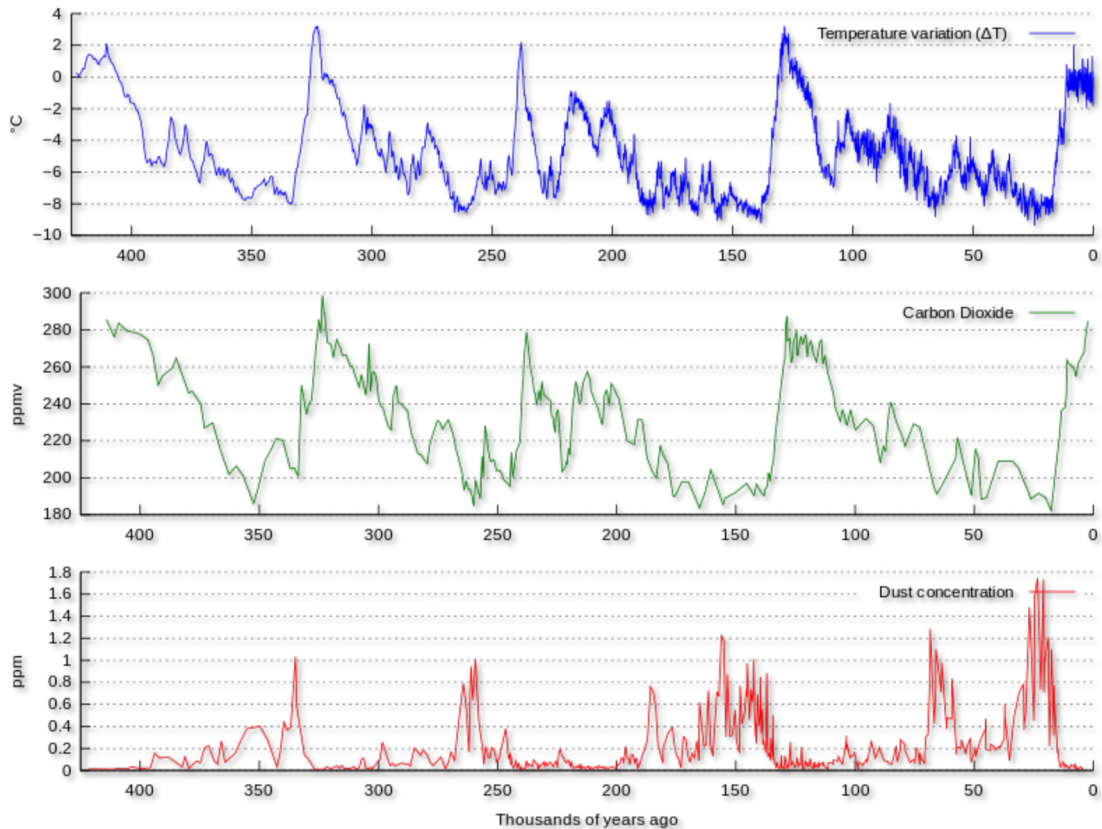
Temperatūras izmaiņas un atšķirības ir dinamiskas laikā un telpā. Zemes 4.6 miljardu gadu vēstures laikā globālais klimats ir būtiski mainījies vairākas reizes, un viens no dinamiskākajiem rādītājiem ir tieši temperatūras izmaiņas. Izmantojot deitērija koncentrācijas mērījumus Antarktīdas ledu uzslāņojumos pēdējo 400 000 gadu laikā, restaurēta globālās temperatūras dinamika šajā vietā, kas parāda būtisku ciklisku izmaiņu esamību (0.–0. attēls). Būtiski, ka siltuma periodi principā sakrīt ar CO<sub>2</sub> koncentrācijas maksimumiem, bet aukstuma periodi ir saistīti ar putekļu koncentrācijas maksimumu. Precīzi temperatūras mērījumi, kas pieejami no 1850. gada, parāda nozīmīgu temperatūras pieaugumu šajā laikā, kura sākums

sakrīt ar Mazā Leduslaikmeta izbeigšanos (0.–0. attēls). Konkrētās parādības rašanās mehānismu analīze ir ārpus šīs grāmatas uzdevumiem, taču minētie dati parāda temperatūras izmaiņu globālo



7.-1. attēls. Kukaiņēdājs augs *Nephentes rajah* no Kinabalu kalna Borneo, kurniegt 3 litrus. Attēls no Wikipedia.

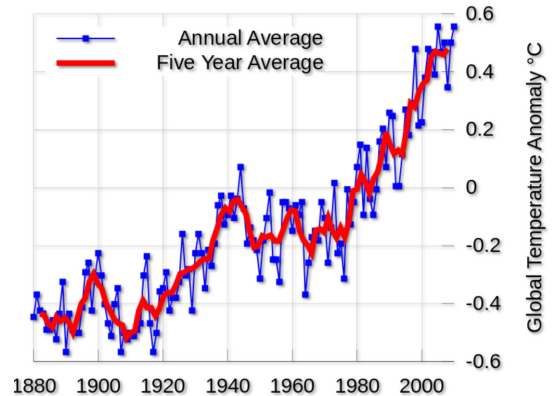




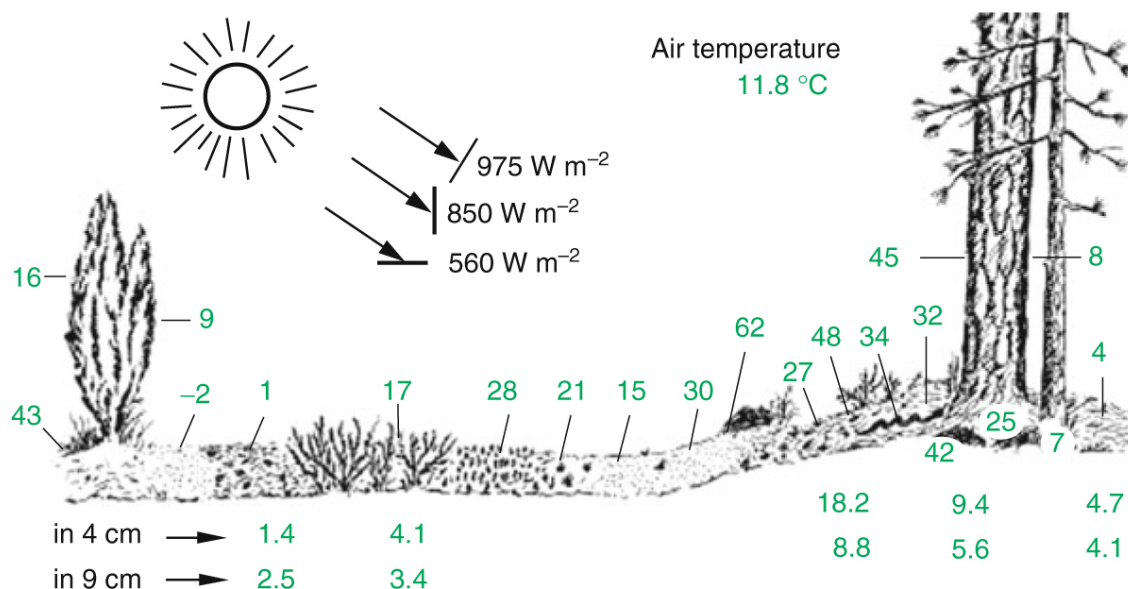
**7.–1. attēls.** Kukaiņēdājs augs *Nepenthes rajah* no Kinabalu kalna Borneo, kura krūkveida slazda tilpums var sasniegt 3 litrus. Attēls no Wikipedia.

raksturu augu sugu evolūcijas laikā un dod iespēju paredzēt iespējamās ģenētiski noteiktās temperatūras fizioloģiskās pielāgošanās robežas dažādu sugu augiem.

Individuālo augu un to populāciju līmeni svarīgas ir gan sezonālās temperatūras izmaiņas, gan diennakts temperatūras izmaiņas. Tā piemēram, alpinajās un tuksneša ekosistēmās augi piedzīvo izteikti lielas temperatūras svārstības diennakts laikā, kas sasniedz vairākus desmitus grādu. Savukārt, temperatūras atšķirības telpā parādās dažādos mērogos, un tās ir saistītas gan ar atšķirībām starp klimata zonām, gan arī ar mikrovides heterogenitātes izraisītajām temperatūras atšķirībām. Tieši vides topogrāfijas atšķirības biotopos, ko rada dažāda ekspozīcija Saules stariem, bioloģisko un nedzīvo objektu klātbūtne utml. rada ļoti plaša temperatūras



**7.–1. attēls.** Kukaiņēdājs augs *Nepenthes rajah* no Kinabalu kalna Borneo, kura krūkveida slazda tilpums var sasniegt 3 litrus. Attēls no Wikipedia.



**7.-1. attēls.** Kukaiņēdājs augs *Nepenthes rajah* no Kinabalu kalna Borneo, kura krūkveida slazda tilpums var sasniegt 3 litrus. Attēls no Wikipedia.

diapazona rašanās iespējamību, ar ko jāsaskaras tur augošajiem augiem (0.–0. attēls). Pēc salīdzinoši aukstas nakts, mikrovides objekti var sasilt dažādā atrumā atkarībā no to ekspozīcijas Saules stariem, kas rada ievērojamas temperatūras atšķirības. Saulainās vasaras dienās augsne var sasilt virs 50 °C. Tomēr, pat ja gaisa temperatūra 10 cm virs augsnes ir 40 °C, augsnes temperatūra 10 cm dziļumā ir tikai 25 °C, parādot, ka krasi temperatūras gradienti pastāv gan gaisā, gan augsnē. Saprotams, ka dīgsti vai rozetes veidojošie augi būs vairāk pakļauti paaugstinātas temperatūras ietekmei, nekā augi, kam izveidojušies stumbri un lapas izvietotas attālināti no augsnes virsmas.

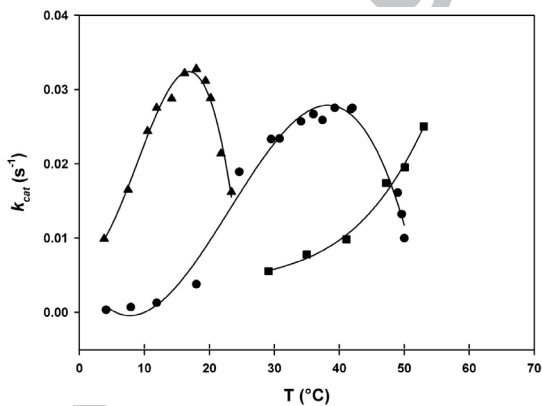
Kāpēc konkrētais augs uzrādā visaktīvāku augšanu, attīstību un fizioloģisko parametru rādītājus šaurā temperatūras intervālā? Šeit ir divas atbildes, vispārīgā un specifiskā: (1) tāpēc, ka tas evolūcijas rezultātā ir pielāgojies eksistēt šādās temperatūrās, (2) tāpēc, ka tā enzimatiskie proteīni (ietverot arī elektronu pārnēsēju sistēmas) un membrānas ir uzbūvēti tā, ka visoptimālāk darbojas tieši šajā temperatūras diapazonā. Pamatojoties uz mainīgas temperatūras ietekmi uz šīs makromolekulas veidojošajiem ķīmiskajiem savienojumiem var secināt, kāds to

sastāvs var nodrošināt optimālu darbību atbilstoši prevalējošajai vides temperatūrai. No otras puses, gan pārāk augstu, gan pārāk zemu temperatūru nelabvēlīgā ietekme un sekojoši auga bojājumi ir saistīti ar temperatūras izraisītajām nelabvēlīgajām izmaiņām šūnu makromolekulu komponentos (proteīni, lipīdi, nukleīnskābes), kas traucē vai pat pilnībā ierobežo to funkcionalitāti.

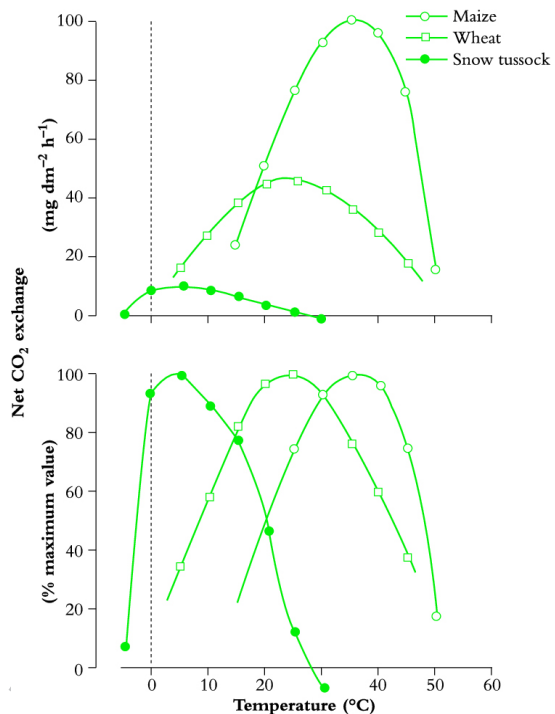
Kā jau minēts iepriekš, enzīma aktivitātes temperatūras optimums ir saistīts ar divām atšķirīgām parādībām: (1) katalizētās ķīmiskās reakcijas temperatūras atkarīgā kinētikas un (2) molekulas termiskās stabilitātes. Varētu pieņemt, ka konkrētā poikilotermā organisma enzīmu temperatūras optimums visos gadījumos korelē ar šī organisma dzīves videi raksturīgajām tipiskajām temperatūrām un ir specifiska bioķīmiskā adaptācija vides apstākļiem. Lai arī augi ir vieni no tiem organismiem, kas ikdienā piedzīvo temperatūras variācijas ļoti plašā diapazonā, ir pārsteidzoši maz pētījumu par augu temperatūras pielāgošanos tieši to enzīmu darbības kontekstā. Pētījumi par citām organismu grupām, kas dzīvo atšķirīgu temperatūru visai šauros intervālos (termālajās nišās) devuši iespēju izprast, kā atšķirīga to molekulu uzbūve nodrošina efektīvu

funkcionēšanu konkrētajā temperatūrā. Proteīnu īpašības, kas nepieciešamas, lai nodrošinātu augstu aktivitāti zemā temperatūrā tuvu ūdens sasaldšanas robežai un augstā temperatūrā tuvu ūdens vārīšanās punktam ir principiāli pretrunīgas. Zemās temperatūrās enzīma molekulai nepieciešams paaugstināts konformācijas elastīgums, lai efektīvi piesaistītu substrātus un izmainītu konformāciju ar mazu enerģijas patēriņu. Savukārt, stabilitātes nodrošināšanu augstā temperatūrā var panākt ar molekulas relatīvās cietības palielināšanos. Tā rezultātā, specifisko optimālo temperatūru robežās šīm atšķirīgajām molekulām būs aptuveni vienādas īpašības. Savukārt, tipisks psihrofilais enzīms denaturēsies jau 30 °C temperatūrā, jo nespēs uzturēt nepieciešamo molekulas konformāciju, bet hipertermofīlais enzīms temperatūrā zem 40 °C būs pilnībā neaktīvs izteiktās cietības dēļ. Galvenās atšķirības nodrošina dažāda proteīnu primārā struktūra, kas, savukārt, ietekmē molekulas konformācijas elastīgumu. Modifikācijas nenotiek tajās aminoskābju atlieku secībās, kas nepieciešamas aktīvā centra darbībai, lai saglabātu substrāta specifiskumu. Piemēram parādīti temperatūras optimumi vienai un tai pašai enzīma aktivitātei (DNA ligāze) no Antarktīdas baktērijas *Pseudoalteromonas haloplanktis*, mezofilās *Escherichia coli* un termofilās *Thermus scotoductus* (0.–0. attēls).

Augos detalizētāk pētīta fotosintēzes bioķīmisko reakciju enzīmu nozīme fotosintēzes

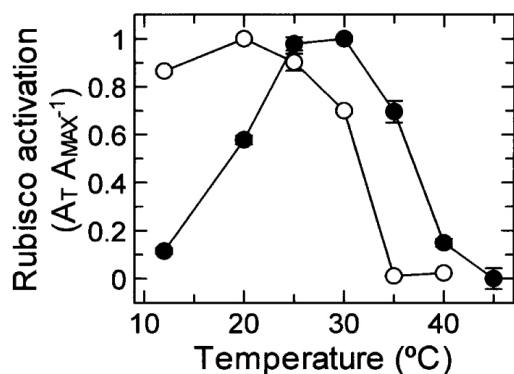


**7.-1. attēls.** Kukaiņēdājs augs *Nepenthes rajah* no Kinabalu kalna Borneo, kura krūkveida slazda tilpums var sasniegt 3 litrus. Attēls no Wikipedia.



**7.-1. attēls.** Kukaiņēdājs augs *Nepenthes rajah* no Kinabalu kalna Borneo, kura krūkveida slazda tilpums var sasniegt 3 litrus. Attēls no Wikipedia.

temperatūras stabilitātes nodrošināšanā. Kopumā augi no vides ar salīdzinoši zemāku temperatūru uzrāda augstāku fotosintēzes ātrumu zemākās temperatūrās, salīdzinot ar augiem no vides ar augstāku temperatūru (0.–0. attēls). Lai arī fotosintēzes ātruma samazināšanos karstuma ietekmē bieži saista ar membrānu plūstamības palielināšanās izsuktajiem elektronu transporta aktivitātes traucējumiem, eksistē eksperimentāli pierādījumi Rubisco proteīna temperatūras atkarīgās inaktivācijas negatīvajai ietekmei. Neraugoties uz Rubisco enzīma vienādo karstumizturību augiem no dažādām klimata zonām, aizsardzība pret fotosintēzes karstuma inaktivāciju notiek, palielinoties Rubisco aktivāzes proteīna molekulas karstumizturībai. Tā piemēram, vēsā klimata gaudzāles *Deschampsia antarctica* Rubisco aktivācijas temperatūras optimums ir par 10 °C zemāks nekā karsto tuksnešu krūmam *Larrea tridentata* (0.–0. attēls). No otras puses, salīdzinot aukstumizturīgas un aukstumneizturīgas



**7.–1. attēls.** Kukaiņēdājs augs *Nepenthes rajah* no Kinabalu kalna Borneo, kura krūkveida slazda tilpums var sasniegt 3 litrus. Attēls no Wikipedia.

sugas, konstatēts, ka fotosintēzes ātrumu aukstumizturīgajām sugām ierobežo Rubisco aktivitāte, bet aukstumneizturīgajām sugām – ribulozes 1,5-bifosfāta reģenerācijas ātrums. Jādoma, ka fotosintēzes ātruma atkarību no vides temperatūras var noteikt dažādi mehānismi pat vienas sugas robežās, mainoties līdz ar augšanas temperatūru.

Šūnu membrānas ietver organellas, kā arī veido iekšējās membrānu sistēmas mitohondrijos un hloroplastos, un tās veido fosfolipīdu dubultslāni. No fizikālās ķīmijas viedokļa membrānu dubultslāni var raksturot kā šķidro kristālu, jo fosfolipīdu molekulu organizācija veido precīzu sakārtojumu, bet hidroforās taukskābju daļas ir pietiekami vaļīgas, lai atļautu proteīnu molekulu horizontālo kustību membrānu dubultslāni, kā arī to pagriešanos. Pazeminoties temperatūrai, fosfolipīdu molekulas var izkārtoties arī regulārākā formā, veidojot cietāku gēla fāzi, izejot termotropisko fāzes pāreju. Temperatūru, pie kuras notiek konkrētās membrānas pāreja no gēla uz šķidro kristālisko stāvokli apzīmē par kušanas punktu. Vispārīgi ņemot, membrānām ar augstāku nepiesātināto taukskābju saturu to lipīdos kušanas temperatūra ir augstāka. Membrānas bojājumus izraisa gan fāzu pāreja, pieaugot tās caurlaidībai, gan arī proteīnu un fosfolipīdu laterālo segregāciju membrānas, kas var notikt pazeminātā temperatūrā. Šādas izmaiņas izsauc proteīnu kompleksu (enzīmu, jonu pārnēsēju un kanālu, elektronu pārnēsēju) funkciju traucējumus līdz pat pilnīgam to zudumam.

## Temperatūra

Lapu audos visbūtiskākais un masveidīgākais membrānu veids ir hloroplastu tilakoidi, kuros lokalizēta fotosintēzes elektronu pārnēsēšanas sistēma. Savukārt, šūnu plazmatiskā membrāna nodrošina vielu plūsmas un signālu apmaiņu pa apoplastu. Ņemot vērā temperatūras ietekmi uz lipīdu molekulu fizikālajām īpašībām, ir loģiski pieņemt, ka viens no temperatūras pielāgošanas aspektiem augu šūnās ir saistīts ar tādām membrānu ķīmiskā sastāva izmaiņām, kas nodrošina to optimālāku darbību atbilstoši apstākļiem, uzturot gan integritāti, gan plūstamību. Ņemot vērā pielāgošanās reakciju induktīvo raksturu, individuālā auga bioķīmiskās īpašības katrā konkrētajā brīdī atbilst noteiktam temperatūras diapazonam, kāds ir bijis nesēnā pagātnē. Notiekot vairāk vai mazāk pakāpeniskam vides temperatūras izmaiņām, vai arī, sezonālo izmaiņu gadījumā, saņemot citus vides signālus, kas liecina par tuvojošos temperatūras izmaiņu, augā atbilstošu gēnu ekspresijas līmenī inducējas fizioloģiskās adaptācijas reakcijas, kas padara auga bioķīmiskās īpašības vairāk piemērotas esošajiem vai paredzamajiem temperatūras apstākļiem, kā arī, ieslēdz papildus aizsardzības mehānismus. Šādu paaugstinātas izturības iegūšanu apzīmē par iegūto termotoleranci karstuma un aukstuma gadījumā, vai par iegūto salizturību sala gadījumā.

Zemu negatīvu temperatūru iedarbība saistīta gan ar izveidojošos ledus kristālu mehānisko iedarbību uz membrānām un citām struktūrām, izraisot to bojājumus, gan ar ūdens zudumu (dehidratācijas) sekām audos. Dehidratācija ir raksturīgs rezultāts vairāku nelabvēlīgu vides apstākļu darbībai (sals, sausums, paaugstināta sāļu koncentrācija), tāpēc tās ietekme un aizsardzība tuvāk analizēta sadaļā 0.–0. Ņemot vērā fizioloģiski atšķirīgo suboptimālas temperatūras ietekmi dažādos temperatūras diapazonos, parasti atsevišķi atdala karstuma stresu jeb karstuma šoku un karstuma izturību (ekspozīcijai temperatūrām virs 37 – 42 °C vai arī 10 līdz 15 °C virs ikdienas temperatūras), aukstuma ietekmi un aukstuma izturību (0 līdz 15 °C) un sala ietekmi un sala izturību (zem 0 °C). Saprotais, ka savvaļas augiem no atšķirīgām klimata zonām un dažādām augtēnēm atbilstošās temperatūras izturības robežas būs atšķirīgas. Ņemot vērā kultūraugu ģeogrāfisko izcelšanos dažādās klimata zonās, arī



**7.-1. tabula.** Dažādu sugu augu aukstumizturība, ko raksturo augstākā temperatūra, kas var izraisīt to bojājumus

Dzimta	Suga	Temperatūra (°C)
Musaceae	<i>Musa</i> spp.	+10 līdz +12
Lauraceae	<i>Persea</i> spp.	+6 līdz +8
Poaceae	<i>Oryza sativa</i>	+12 līdz +15
	<i>Zea mays</i>	+2 līdz +12
	<i>Avena sativa</i>	-5 līdz -10
	<i>Hordeum vulgare</i>	-7 līdz -12
	<i>Triticum aestivum</i>	-9 līdz -18
	<i>Secale cereale</i>	-15 līdz -30
Solanaceae	<i>Lycopersicon esculentum</i>	+2 līdz +5
	<i>Capsicum annuum</i>	-2 līdz +4
	<i>Solanum tuberosum</i>	-2.5 līdz 0
	<i>Solanum acaule</i>	-6 līdz -8.5
Brassicaceae	<i>Arabidopsis thaliana</i>	-9 līdz -14
Rutaceae	<i>Citrus</i> spp.	-2.2 līdz -10
Myrtaceae	<i>Eucalyptus</i> spp.	-8 līdz -16
Cupressaceae	<i>Juniperus</i> spp.	-25 līdz -45
Pinaceae	<i>Pinus</i> spp.	-20 līdz -60
Rosaceae	<i>Prunus</i> spp.	-20 līdz -80

to optimālās augšanas temperatūras un bojājumus izraisošās temperatūras (izturības robežas) atšķirsies (0.-0. tabula).

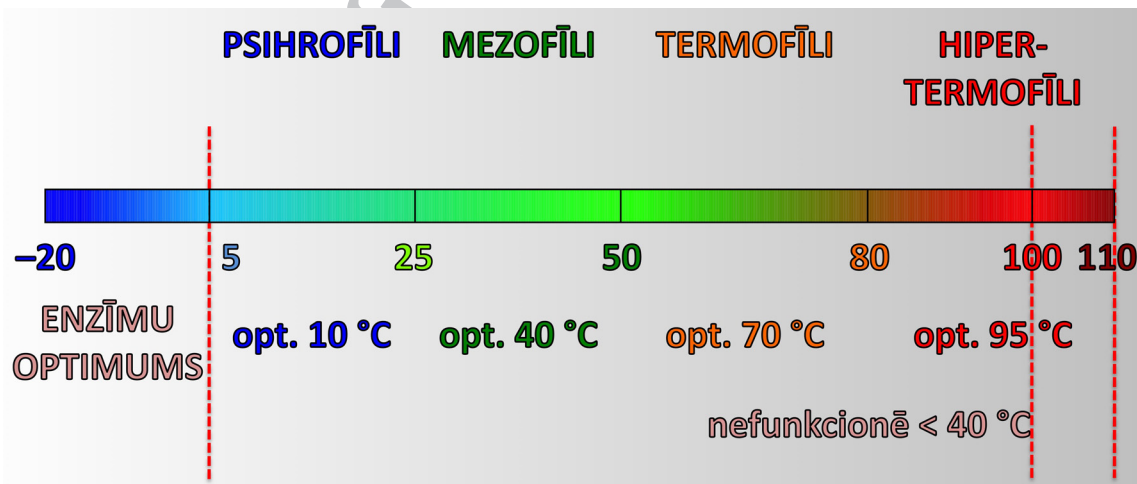
No ekoloģijas viedokļa attiecībā pret optimālajām augšanas temperatūrām, visus organismus var iedalīt psihofilajos, mezofilajos, termofilajos un hipertermofilajos organismos (0.-0. attēls). Būtiskākās atšķirības starp šīm grupām izpaužas to enzīmu aktivitātes darbības optimālajos

temperatūras diapazonos. Termofilajiem un hipertermofilajiem mikroorganismiem raksturīgie enzīmi nevar darboties temperatūrās zem 40 °C, tāpēc tie nespēj augt šādos apstākļos. Augi pārsvarā atbilst mezofilo organismu grupai, taču polāro apgabalu sugas un atsevišķas augu sistemātiskās grupas (piemēram, mērenās joslas briofīti), acīmredzot, varētu uzskatīt par psihofiliem organismiem. Mērenās un polārās joslas mūžzaļos augos (skujkokos) varētu izdalīt atsevišķā grupā, jo tie spēj saglabāt hlorofilu saturošus audus un uzturēt zināmu metabolisko aktivitāti arī negatīvā temperatūrā. Iespējams, ka tas raksturīgs arī mērenās joslas briofītiem.

Līdzīgi kā citu nelabvēlīgu vides izmaiņu gadījumā, arī zemas un augstas temperatūras izraisa pastiprinātu aktīvā skābekļa formu veidošanos, kas pārsvarā saistīts ar fotosintēzes fotoķīmisko reakciju un mitohondriju elpošanas elektronu pārneses sistēmu darbības traucējumiem, tāpēc būtisks aizsardzības mehānisms pret suboptimālās temperatūras bojājumiem ir antioksidatīvās sistēmas efektīva darbība.

#### 7.4.3.2. Karstuma pielāgošanās

Palielināta temperatūra (karstums) dažādi ietekmē proteīnu, membrānu, RNA un citoskeleta komponentu stabilitāti, kā arī, ietekmē enzīmātisko reakciju efektivitāti. Bez šāda veida primārās



**7.-1. attēls.** Kukaiņēdājs augs *Nepenthes rajah* no Kinabalu kalna Borneo, kura krūkveida slazda tilpums var sasniegt 3 litrus. Attēls no Wikipedia.

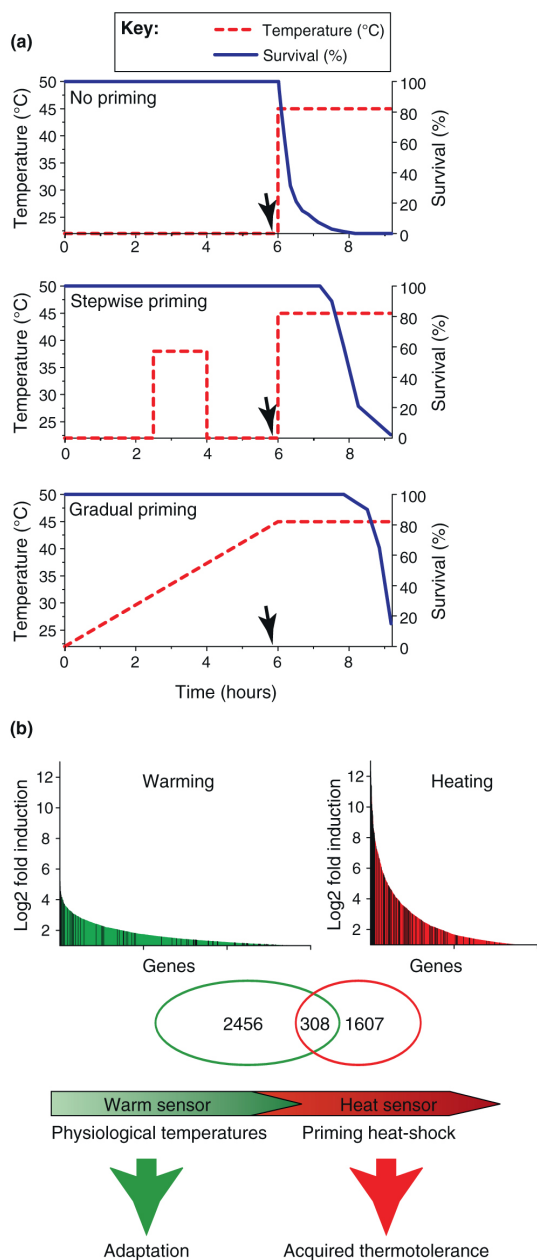
ietekmes, metaboliskā līdzsvara izjaukšana izraisa dažādu toksisku produktu, arī aktīvā skābekļa formu, uzkrāšanos. Augus eksistē ģenētiski noteikta spēja pielāgoties paaugstinātām temperatūrām gan ar morfoloģisko, gan bioķīmisko izmaiņu palīdzību. Apskatot dažādu kultūraugu sugas, to augšanu ierobežojošo temperatūras pieaugumu var saistīt ar klimata apstākļiem konkrēto sugu dabiskās izcelšanās vietās (0.–0. tabula). Morfoloģiskie mehānismi kā karstuma un sausuma pielāgošanās sastāvdaļa tuvāk analizēti 0.0.0. sadaļā.

Karstuma stresa atbildes reakcijas var novērot, ja augus, kas aug kontrolētos apstākļos optimālā temperatūrā vai tuvu tai, pakļauj īslaicīgai paaugstinātas temperatūras ietekmei. Tā piemēram, *Arabidopsis thaliana*, kas aug 21 °C temperatūrā, 0.5 līdz 1 h pakļauj 42 līdz 45 °C ietekmei (0.–0. attēls A). Šajā gadījumā auga potenciālās pielāgošanās reakcijas novēro 5 līdz 7 dienas pēc apstrādes un apzīmē par pamata karstumizturību (termotoleranci). Otra iespēja ir pakļaut augus mazākas, bet paaugstinātas, temperatūras īslaicīgai ietekmei kādu laiku pirms apstrādes ar augstāku temperatūru. Šāda pielāgošanās *A. thaliana* gadījumā notiek, ja augus no 21 °C temperatūras pārnes uz 1.5 h 36 līdz 38 °C, bet pēc tam eksponē 2 h 21 °C temperatūrā un tikai tad pakļauj 45 °C temperatūras ietekmei. Augu spēju izturēt šo apstākļu kombināciju parasti apzīmē par iegūto karstumizturību. Vēl piemērotāka apstrāde pilnīgākas karstumizturības iegūšanai ir pakāpeniska karstuma palielināšana vairāku stundu laikā (0.–0. attēls). Interesanti, ka

**7.–1. tabula.** Sliedzņa vidējās diennakts temperatūras, pie kurām sākas būtisks augšanas samazinājums dažādām kultūraugu sugām

Suga	Temperatūra (°C)	Attīstības stadija
<i>Triticum aestivum</i>	26	Pēc ziedēšanas
<i>Zea mays</i>	38	Graudu veidošanās
<i>Gossypium hirsutum</i>	45	Ziedēšana
<i>Pennisetum glaucum</i>	35	Dīgsti
<i>Solanum lycopersicum</i>	30	Dīgsti
<i>Brassica</i> spp.	29	Ziedēšana
<i>Pisum sativum</i>	25	Ziedēšana
<i>Arachis hypogaea</i>	34	Ziedēšana
<i>Vigna unguiculata</i>	41	Ziedēšana
<i>Oryza sativa</i>	34	Graudu raža

## Temperatūra



**7.–1. attēls.** Kukaiņēdājs augs *Nepenthes rajah* no Kinabalu kalna Borneo, kura krūkveida slazda tilpums var sasniegt 3 litrus. Attēls no Wikipedia.

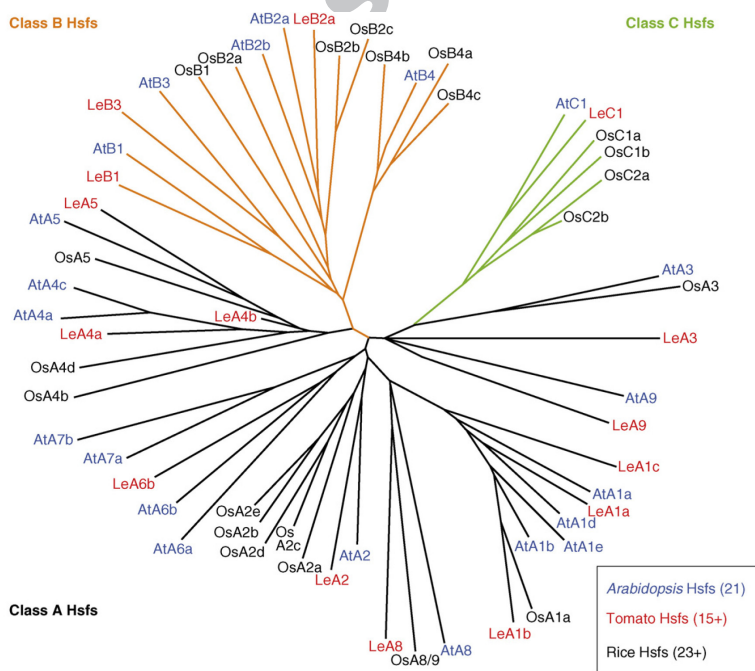
gan regulācijas, gan atbildes gēnu ekspresijas līmeni pamata karstumizturība būtiski atšķiras no iegūtās karstumizturības. Salīdzinot gēnu ekspresijas datus 27 un 38 °C temperatūrās, var secināt, ka augos eksistē atšķirīgi temperatūras sensori (siltumam un karstumam), kas izraisa dažādas fizioloģiskās reakcijas (0.–0. attēls B).

Karstuma atbildes reakcija šūnu līmenī (karstuma šoks) ir viena no labāk izpētītajām dzīvo būtņu abiotiskā stresa reakcijām, un principiālais mehānisms ir visai līdzīgs ļoti dažādām organismu grupām. Ja pārvietoties spējīgie organismi visbiežāk izvairās no iespējamā karstuma šoka ietekmes, augiem kā organismiem, kas saistīti ar noteiktu augšanas vietu, iespēja piedzīvot suboptimālu paaugstinātas temperatūras iedarbību ir visai liela. Pēc temperatūras izmaiņu uztveršanas augu audos (iespējamie augu temperatūras sensori tuvāk analizēti sadaļā 0.–0.), notiek signālu pārnese, kuras galējais posms ir karstuma stresa transkripcijas faktoru izraisītās gēnu ekspresijas izmaiņas, kā rezultātā sintezējas virkne karstuma šoka proteīnu (angl. *heat shock proteins*, Hsp). Hsp tālākā darbība, aizsargājot būtiskas šūnas struktūras – membrānas

un proteīnu kompleksus – cēloņsakarīgi izsauc temperatūras izturības palielināšanos augā.

Salīdzinot ar citiem eikariotiem, kam ir viens (*Drosophila* un raugi) līdz trīs (ziditāji) dažādi karstuma stresa transkripcijas faktori (Hsf), augu Hsf ģimenē tādu ir vairāk nekā 20 (*Arabidopsis thaliana* indentificēts 21 Hsf gēns). Augu Hsf iedala trīs konservatīvās evolucionārās klasēs, A, B un C, kuras atšķiras pēc to proteīnu oligomerizācijas domēnu strukturālajām īpašībām (0.–0. attēls). Hsf proteīniem raksturīga modulāra struktūra, un tie sastāv no atšķirīgiem domēniem. Raksturīgais atpazīstamais domēns Hsf molekulā (it īpaši, A klases Hsf proteīniem) ir blakus kodola eksporta signālam lokalizētais C-terminālais aktivatora motīvs (AHA motīvs) ar konsensus sekvenci FWxx(F/L)(F/I/L). Hsf atpazīst un piesaistās pie palindromiskajiem piesaistišanās fragmentiem, t.s. karstuma stresa elementiem (5'-AGAAAnnTTCT-3'), kas ir konservatīvi visu eikariotu karstuma inducētajiem gēniem.

Augiem vislabāk izpētītās ir *Arabidopsis thaliana* un tomātu Hsf sistēmas. Pētījumu rezultāti ļauj domāt, ka tomātu audos HsfA1a ir centrālais

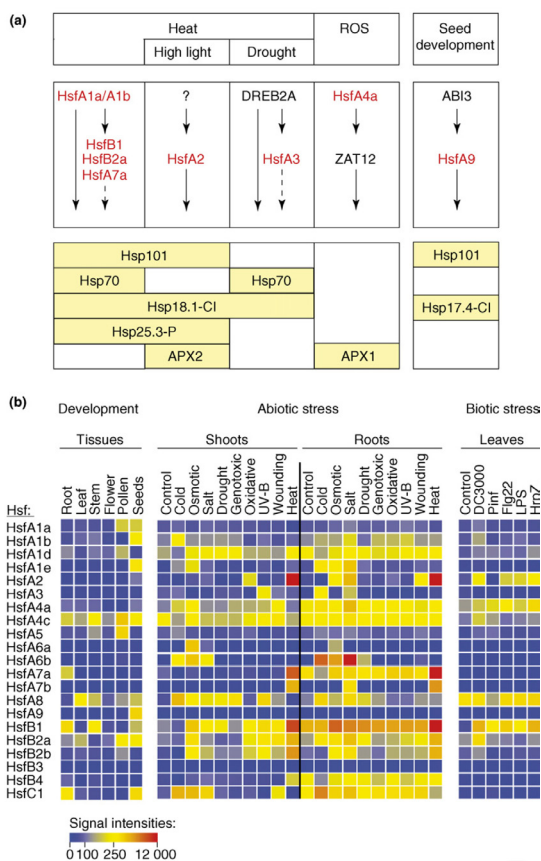


7.–1. attēls. Kukaiņēdājs augs *Nepenthes rajah* no Kinabalu kalna Borneo, kura krūkveida slazda tilpums var sasniegt 3 litrus. Attēls no Wikipēdija.

karstuma šoka regulātors, bet HsfA2 darbojas kā galvenais transkripcijas faktors jau termotolerantās šūnās. HsfA1a ir konstitutīvi ekspresēts un regulē karstuma šoka inducēto HsfA2 un HsfB1 ekspresiju. HsfA1a darbojas arī kā kodola saglabāšanas faktors un ir HsfA2 koaktivators, veidojot ar to heterooligomēru kompleksu. Karstuma šoka sākuma fāzē *Arabidopsis thaliana* būtiskākie ir HsfA1a un HsfA1b, bet HsfA2 kontrolē gēnu ekspresiju ilgstošas karstuma ietekmes gadījumā, kā arī, atgūšanās fāzē. *A. thaliana*, atšķirībā no tomāta, HsfA2 ekspresiju neregulē HsfA1a vai HsfA1b, bet to inducē intensīva gaismā un  $H_2O_2$ . Bez tam, uzskata, ka HsfA4a un HsfA8 darbojas kā aktīvā skābekļa formu sensori, bet HsfA5 ir specifisks HsfA4 represors. Savukārt, HsfA3 regulē DREB2A, transkripcijas faktors, kas piedalās dehidrācijas atbildes gēnu regulācijā, bet HsfA9 ir nozīme sēklu attīstībā un tas nav saistīts ar atbildes reakciju nelabvēlīgu apstākļu ietekmei.

Karstuma signālu pārnesošā strapšūnu/iekššūnas sistēma, kas ierosina Hsf darbību, nav visai labi saprotama. Varētu domāt, ka karstuma šoka ietekmē notiek  $Ca^{2+}$ -atkarīgās signālsistēmas darbība, kā tas ir daudzu nelabvēlīgu vides izmaiņu regulācijā. Ir parādīts citoplazmas  $Ca^{2+}$  koncentrācijas īslaicīgs pieaugums pēc karstuma iedarbības un tā saistība ar kalmodulina sistēmu, bet inozitola 1,4,5-trifosfāta sistēma piedalās kā tālākais signāla pārnese šūnā. No augu hormoniem parādīta abscīzskābes un salicilskābes iespējamā darbība karstuma šoka atbildes reakcijā, bet tie nav nepieciešami Hsp sintēzei.

Hsp pirmo reizi identificēti kā proteīni, kas specifiski inducējas karstuma šoka laikā. Gēni, kas kodē Hsp, ir visai konservatīvi un atbilstošās DNA sekvences var atrast praktiski jebkuras sugas organismā. Daudzi Hsp gēni un to produkti, pamatojoties uz sekvenču homoloģiju, veido ģemenes, kuras iedala pēc tipiskās molekulas masas: Hsp110, Hsp100, Hsp90, Hsp70, Hsp40, Hsp10, kā arī, maza izmēra Hsp. Galvenā funkcionāli vienojošā hsp proteīnu iezīme ir to spēja darboties kā molekulārajiem čaperoniem, saistoties ar proteīnu molekulām, nodrošinot to konfigurācijas atjaunošanos un saglabāšanos, un, tādējādi, samazinot nelabvēlīgo proteīnu mijiedarbību iespējamību. Hsp atpazīst proteīnus,



**7.-1. attēls.** Kukaiņēdājs augs *Nepenthes rajah* no Kinabalu kalna Borneo, kura krūkveida slazda tilpums var sasniegt 3 litrus. Attēls no Wikipedia.

kas ir vai nu denaturētā stāvoklī, vai kuru molekulas nav vēl pilnībā procesētas, vai kuri nav lokalizēti atbilstošajā šūnas kompartmentā. Tipiskā gadījumā Hsp darbojas kā oligomēri vai vairāku dažādu čaperonu kompleksi, piesaistoties arī dažādām citām molekulām, piemēram, nukleotīdu apmaiņas faktoriem. Hsp darbības mehānismi un nodrošinātās funkcijas var būt dažādas, un kā galvenās tiek uzsvērtas (1) partnerproteīnu uzturēšana noteiktā stāvoklī (saliktā, nesaliktā vai salikšanai kompetentā stāvoklī); (2) lokalizācija noteiktā organellā, importa un eksporta nodrošināšana; (3) agregācijas iespēju samazināšana; (4) agregātu vai nepareizi saliktu proteīnu iezīmēšana sadalīšanai vai aizvākšanai no šūnas. Daļa Hsp ir konstitutīvi ekspresēti, taču citu ekspresiju ierosina ne tikai karstuma šoks, bet arī



citu nelabvēlīgu abiotisko apstākļu ietekme, kā arī, patogēni.

### 7.4.3.3. Sala izturība un sasalšanas vadīšana

Dažādu sugu augu salizturība ir izteikti variabla un savvaļas augu gadījumā to saista ar iespējamām negatīvajām temperatūrām to dabiskajās augšanas vietās, bet kultūraugiem – ar izcelsmes vietas temperatūras režīmu. Lakstaugiem kopumā sala izturība ir zemāka, un tā var būt no zema līmeņa (0 līdz  $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ ) *Solanum tuberosum* līdz vidējam ( $-5$  līdz  $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$ ) ziemas labībām (*Triticum aestivum* un *Secale cereale*) un augstam ( $-10$  līdz  $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ ) daudzgadīgajām graudzālēm. Ļoti augsta sala izturība raksturīga kokaugiem, piemēram, *Robinia pseudoacacia*, *Cornus sericea* un *Populus tremuloides*, kuru audi var izdzīvot  $-196\text{ }^{\circ}\text{C}$  temperatūrā. Dažādu kokaugu sugu sala izturība salīdzināta 0.–0. tabulā.

Analizējot sala ietekmi uz augiem, jāņem vērā vairākas ledus veidošanās procesa fizikālās īpatnības. Pirmkārt, ledus veidošanās (ūdens kristalizācija) ir siltumu izdalošs (ekzotermisks) process, bet ledus kušana – siltumu patērējošs process. Otrkārt, ledus kristālu veidošanās temperatūrās, kas siltākas par  $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$  nenotiek sponātni, bet tam nepieciešami nukleācijas aģenti. Krāna ūdens sasilst zem  $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ , temperatūrā, kas ir vienāda ar ledus kušanas temperatūru, jo ķīmiskie piemaisījumi darbojas kā nukleācijas (ledus kristāla veidošanās ierosināšanas) aģenti. Absolūti tīrs ūdens nesasalst  $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$  temperatūrā, jo ledus kristāla kritiskā masa šajā gadījumā ir 45 000 ūdens molekulu, pretējā gadījumā, izveidojies kodols izšķīst, jo saplūšanas izraisītais siltums to sasilda. Temperatūrai pazeminoties līdz  $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ , nepieciešamas 650 tīra ūdens molekulas, kas joprojām ir pārāk liels daudzums, lai tas notiktu spontāni. Visbeidzot, homogēna ledus kristalizācija ir spējīga notikt tikai apmēram  $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$  temperatūrā, kad tikai 70 ūdens molekulas nepieciešamas ledus kodolā, lai uzturētu tā augšanu. Tāpēc arī pilnīgi tīrs ūdens sasilst šādā temperatūrā.

Superatdzesējot ūdeni vienlaicīgi ar kristalizācijas novēršanu, panāk t.s. stiklveida stāvokli, kad molekulas izveido amorfu vielu. Stiklveida stāvoklis (vitrifikācija) izslēdz kristālu

**7.–1. tabula.** Dažādu Ziemeļamerikas kokaugu sugu sala izturība

Suga	Temperatūra, kas izraisa bojāeju ( $^{\circ}\text{C}$ )
<b>Sugas ar salizturību, kas sakrīt ar minimālo temperatūru uz to areāla ziemējo robežas</b>	
<i>Acer saccharum</i>	$-42$ līdz $-43$
<i>Betula alleghaniensis</i>	$-44$ līdz $-45$
<i>Carpinus caroliniana</i>	$-42$
<i>Carya ovata</i>	$-43$ līdz $-46$
<i>Cercis canadensis</i>	$-25$ līdz $-30$
<i>Fagus grandifolia</i>	$-41$
<i>Fraxinus americana</i>	$-42$ līdz $-46$
<i>Liquidambar styraciflua</i>	$-25$ līdz $-30$
<i>Magnolia grandiflora</i>	$-15$ līdz $-20$
<i>Myrica californica</i>	$-10$
<i>Pinus elliotii</i>	$-10$ līdz $-20$
<i>Prunus serotina</i>	$-42$ līdz $-43$
<i>Quercus garryana</i>	$-15$ līdz $-20$
<i>Quercus michauxi</i>	$-20$
<i>Quercus rubra</i>	$-40$ līdz $-41$
<i>Quercus virginiana</i>	$-8$
<i>Sequoia sempervirens</i>	$-15$
<b>Sugas ar salizturību, kas ir lielāka nekā minimālā temperatūra to areāla robežās</b>	
<i>Populus deltoides</i>	$-50$ līdz $-80$
<i>Populus trichocarpa</i>	$-60$
<i>Salix nigra</i>	$-60$ līdz $-80$
<i>Taxodium distichum</i>	$-30$
<i>Thuja occidentalis</i>	$-80$
<i>Tilia americana</i>	$-80$
<i>Tsuga canadensis</i>	$-60$

veidošanos, saglabājot zināmu elastīgumu, līdz ar to, tas var pasargāt no bojājumu rašanās. Ūdens kristalizācijas vadīšana iespējama ar dažāda veida ķīmisko savienojumu palīdzību, kas darbojas uz atšķirīgu mehānismu pamata. Krioprotektanti palēnina ledus kristālu augšanu un arī veidošanos. Ledus veidošanās bloķētāji neļauj sākties ledus kodola veidošanai. Atbilstoši teorijai, ledus kristāls var augt sešu simetrijas asu virzienā, kas atrodas vienā plaknē (a-asis), vai arī, perpendikulāri a-asiem – c-ass virzienā. Siltākās temperatūrās parasti notiek augšana a-asu virzienā, kas rada sniegpārslīņu raksturīgo sešstūra formu. Savukārt, augšana c-ass virzienā izveido potenciāli bīstamākos adatveida kristālus. Ledus veidošanās bloķētāji var darboties atbilstoši trīs dažādiem mehānismiem: (1) piesaistās un inaktīvā heterogēno nukleācijas vielu

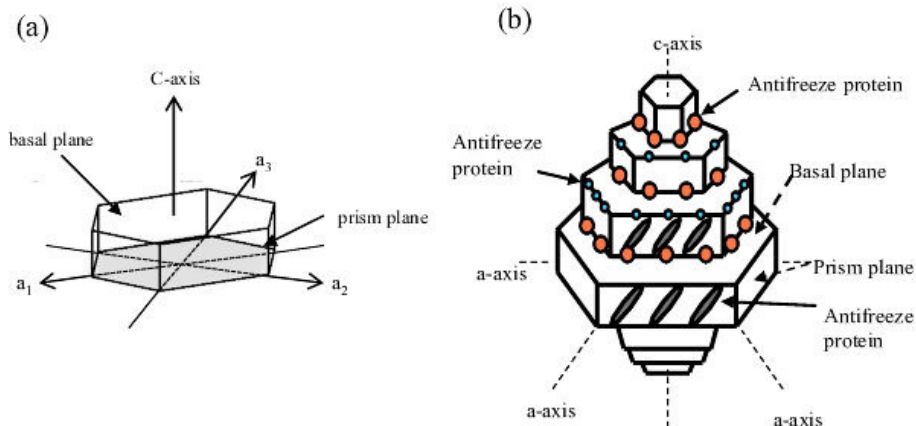
darbību, (2) bloķē augšānu a-asu virzienā, (3) bloķē augšānu c-ass virzienā (0.–0. attēls).

Kā nukleātori var darboties gan dažādi mehāniski piemaisījumi (organiski un neorganiski), gan arī dažādas bioloģiskās molekulas un struktūras. Ledus nukleācijas veicinātāji savienojumi izraisa ūdens sasaldāšanu temperatūrās tuvu 0 °C. Nukleātori darbojas gan uz augu virsmas, gan arī tie var būt augu audos. Vislabāk zināmā dabisko nukleātorsgrupa ir proteīni no *Pseudomonas syringae* un *Erwinia herbicola*, kam raksturīga ledus kristālam līdzīga konformācija un kas izsauc sala bojājumus uz augu lapu virsmas. Lineārais polimērs poliglicerols var piesaistīties nukleātoru molekulai un to inaktivēt, un tā darbību veicina polivinilspirts. Šo vielu maisījums ir visefektīvākais koncentrācijās attiecīgi 0.1 un 0.9%.

Ūdens sasaldāšanu augā iespējams pētīt ar vairākām metodēm, no kurām visbiežāk izmantotās ir diferenciālā termālā analīze un kodolu magnētiskās rezonanses spektroskopija apvienojumā ar mikroatēlveidošanu. Diferenciālās termālās analīzes gadījumā izmanto termopāri, kas pievienots sasaldējamam paraugam un tādām pašām sausam paraugam. Pakāpeniski pazeminot vides temperatūru, reģistrē parauga temperatūras izmaiņas attiecībā pret sauso paraugu, un temperatūras pacelšanās sasaldējamā paraugā parāda sasaldāšanas brīdi, jo siltums izdalās ledus veidošanās rezultātā. Vienā auga paraugā var novērot

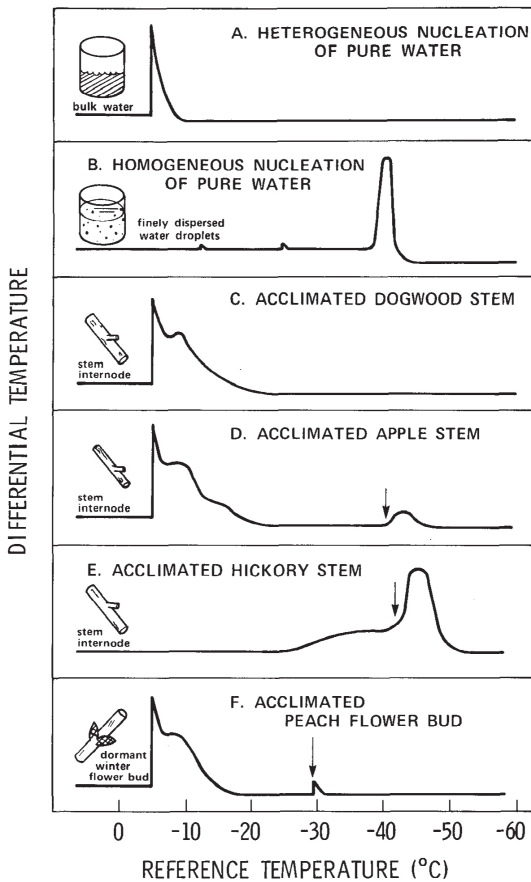
vairākkārtīgu temperatūras pieaugumu, kas liecina par vairākkārtīgu ūdens sasaldāšanu dažādos audos un struktūrās (0.–0. attēls). Sākotnēji koksnes paraugs atdziest zem nulles temperatūras bez būtiskas ledus veidošanās. Apmēram –6 līdz –8 °C diapazonā var novērot pirmo ekzotermu, kas rāda ārpusšūnas sasaldāšanu – ledus veidošanos apoplastā ksilēmas elementos, mizā u.c. Ūdens zudums starpsūnu telpā izraisa ūdens potenciāla samazināšanos un ūdens ieplūdi tajā no šūnas citoplazmas, kas izsauc ledus kristālu palielināšanos un otro ekzotermu. Trešā ekzoterma saistīta ar atlikušā ūdens spontānu nukleāciju šūnu iekšpusē un šī ledus veidošanās ir ar iespējami visnelabvēlīgākajām sekām. Kodolu magnētiskās rezonanses metode parāda šķidrā ūdens lokalizāciju audos, tāpēc ar tās palīdzību var parādīt superatdzesētā ūdens saglabāšanos saldēšanas procesa gaitā dažādās temperatūrās.

Ņemot vērā to, ka augu audos neatrodas tīrs ūdens, bet tas satur dažādas izšķīdušas neorganiskās un organiskās vielas, augu audu sasaldāšanas laikā parasti novēro t.s. sasaldāšanas punkta pazemināšanos – augu daļas parasti sasaldst temperatūrā, kas zemāka par nulli. Tā piemēram, graudzāļu dzinumi sasaldst starp –1.5 un –2.5 °C, bet persiku dzinumi – starp –0.6 un –2.6 °C. Uzskata, ka sala adaptācijas procesā augi iegūst spēju vadīt sasaldāšanas procesu, sintezējot un lokalizējot dažādus savienojumus, kas darbojas gan kā endogēnie nukleātori (ledus veidošanās iniciatori),



**7.–1. attēls.** Kukaiņēdājs augs *Nepenthes rajah* no Kinabalu kalna Borneo, kura krūkveida slazda tilpums var sasniegt 3 litrus. Attēls no Wikipedia.

## Temperatūra



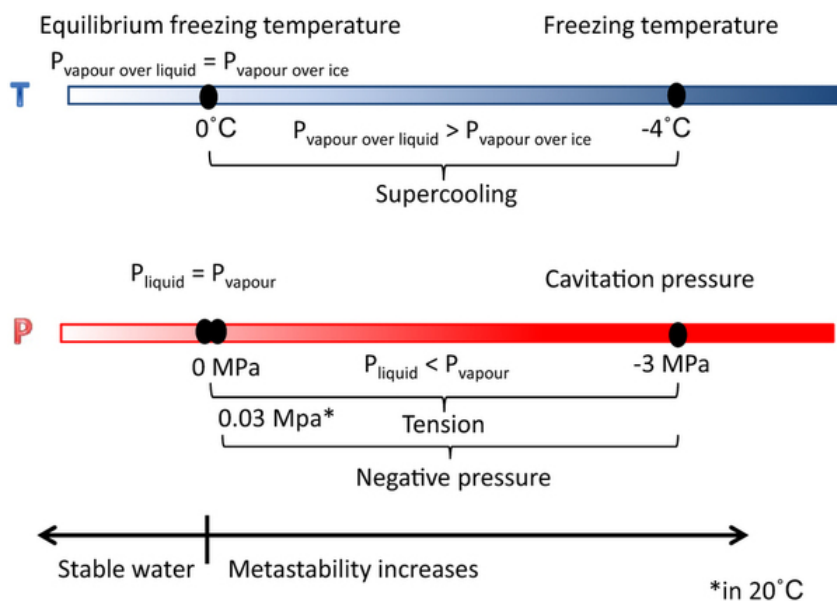
**7.-1. attēls.** Kukaiņēdājs augs *Nepenthes rajah* no Kinabalu kalna Borneo, kura krūkveida slazda tilpums var sasniegt 3 litrus. Attēls no Wikipedia.

gan kā antifrīza savienojumi (ledus kristalizācijas kavētāji). No fizioloģijas viedokļa, ir būtiski veicināt ledus veidošanos ārpus šūnām (starpšūnu telpā) un kavēt to šūnu citoplazmā. Šajā gadījumā, citoplazmas komponenti jāpasargā tikai no dehidratācijas un tās sekām. Ārpusšūnas sasalšana novērota gan lakstaugu dzinumos, gan kokaugu pārkoksnējušos dzinumos, gan arī dažādu sugu pumpuros. Parasti ledus veidojas starp pumpuru segzviņām, izraisot meristēmu dehidrāciju. Atsevišķām sugām (piemēram, *Forsythia* spp. un *Prunus persica*) iekšējie pumpuru orgāni superatdziest no  $-10$  līdz  $-30$  °C, darbojoties antifrīza savienojumiem. Šis process norit līdzīgi kļavu pumpuros, bet, līdz ar temperatūras pazemināšanos, var novērot arī daļēju dehidrāciju. Galējais ledus izvietojums

augu audos ir atkarīgs arī no rekristalizācijas procesa, notiekot lielāku kristālu veidošanai no iepriekš izveidotiem mazākiem ledus kristāliem. Rekrystalizācija notiek ilgstošas vidēja un stipras negatīvas temperatūras ietekmē. Augu antifrīza proteīni ir aktīvi rekristalizācijas inhibitori.

Ir pieņemts uzskatīt, ka ledus veidošanās kaitīgā ietekme uz augi pārsvarā ir saistīta ar šūnu dehidratāciju, kā arī, ar ledus masu mehānisko ietekmi uz šūnu struktūrām, g.k. membrānām. Kopumā ņemot, tieši membrānas ir galvenā sasalšanas izraisīto bojājumu veidošanās vieta šūnā, tāpēc sala izturību galvenais nodrošinošais faktors ir tieši membrānu aizsardzība. Bez tam, sals veicina arī aktīvā skābekļa formu rašanos, kas lielā mērā pastiprina sasalšanas kaitīgo ietekmi uz membrānām. Var novērot arī cita veida ledus kristalizācijas tiešu un netiešu negatīvu ietekmi uz augiem. Būtisks bojājumu veids kokaugiem ir saistīts ar ledus veidošanos ksilēmas elementos, kad kristalizācijas rezultātā no šķīduma izdalās gāzes burbuļi, kas, ledum kūstot, var izraisīt emboliju un vadaudu sistēmas veseluma zudumus. Arī sala izsauktie koksnes plīsumi ir netieši saistīti ar ledus veidošanos stumbrā. Plīsumu neizraisa ledus masas augšana, bet gan izveidojies spriegums koksne, kas var būt saistīts gan ar sasalšanu nedzīvo koksnes šūnu lūmenā, gan ārējās koksnes ātrāku atdzišanu salīdzinājumā ar iekšējo koksni. Šādi plīsumi neizraisa koka bojāeju un var pastāvēt daudzu gadu garumā.

Kokaugiem ledus veidošanās ksilēmā ziemā ir zināmā mērā līdzīgs process kavitācijas (gāzes burbuļu) rašanās iespējai vasarā sausuma apstākļos. Temperatūrās zem nulles ūdens ksilēmā atrodas īpašā termodinamiskajā stāvoklī, jo tas ir metastabils divos virzienos: (1) ūdens ir superatdziests, jo atrodas zemāk par nukleācijas temperatūru un (2) tas ir zem sprieguma, jo šķidrā ūdens spiediens ir zemāks par tvaika piesātinājuma spiedienu (0.-0. attēls). Šādā situācijā ūdens paliek šķidrā stāvoklī tik ilgi, kamēr tajā nav cietu vielu piemaisījumu vai gāzes fāzes, kas var darboties kā nukleatori un rosināt jaunas fāzes (ledus vai gāzes) veidošanos. Mazāka diametra ksilēmas elementos kavitācija var veidoties zemākā spiedienā, un arī ledus nukleācijai nepieciešamā temperatūra ir zemāka. Šī sakarība izskaidro, kāpēc dažādu sugu



**7.-1. attēls.** Kukaiņēdājs augs *Nepenthes rajah* no Kinabalu kalna Borneo, kura krūkveida slazda tilpums var sasniegt 3 litrus. Attēls no Wikipedia.

kokaugiem ir salīdzinoši vienāda izturība gan pret sasaldšanu, gan sausuma apstākļiem.

Izvērtējot dažādu augu sugu sala izturības stratēģijas, jāsecina, ka augu sala izturību nevar izskaidrot tikai ar ledus kristalizācijas vadīšanu ārpusšūnas sasaldšanas vai superatdzišanas (sala izvairīšanās) veidā. Atšķirībā no arktisko ūdeņu zivīm un daudziem kukaiņiem, kam antifrīza proteīnu specifiskā aktivitāte ir augsta un kas var ierosināt sasaldšanas temperatūras pazemināšanu (termālo histerēzi) par vairākiem grādiem līdz pat 13 °C, lielākā daļa augu antifrīza proteīnu to pazemina tikai par dažām grādiem desmitdaļām. No eglu skuju apoplasta izdalīti antifrīza proteīni, kuru izraisītā termālā histerēze ir ievērojami augstāka un 400  $\mu\text{g mL}^{-1}$  koncentrācijā sasniedz 2.0 °C. Būtiski, ka pēc aukstuma pielāgošanās skuju proteīnu antifrīza aktivitāte korelē ar kopējo proteīna koncentrāciju, kas rāda, ka šo proteīnu daudzuma pieaugums ir tieši saistīts ar ledus vadīšanas spējas pastiprināšanos.

Kokaugu ksilēmas parenhīmas šūnas pielāgojas salam ar dziļās superatdzišanas mehānisma starpniecību, kas novērš dehidrācijas iespēju. Superatdzišanas temperatūras robeža kokiem ir atkarīga no platumā grādiem un pakāpeniski

samazinās no -10 °C tropu kokiem līdz apmēram -60 °C subpolārajos apgabalos. Temperatūras robeža mainās arī sezonas laikā: boreālajā zonā vasarā tā ir -20 °C, bet ziemā nokrīt līdz apmēram -60 °C. Šāda mehānisma pastāvēšanu skaidro ar ūdens fiziskās izolācijas teoriju, jo eksperimenti parāda, ka atsevišķi ūdens pilieni, kas nesatur heterogēnā ledus veidošanās nukleātorus, superatdziest līdz -38 °C. Tomēr, šāda teorija nevar izskaidrot zemās superatdzišanas gadījumus, kā arī, iespēju mainīties superatdzišanas temperatūras robežai atkarībā no dažādiem apstākļiem. Līdz ar to, var pieņemt, ka eksistē arī kāds fizioloģisks mehānisms, kas varētu būt saistīts ar antifrīza savienojumu izmaiņām augu ksilēmā. No dažādu koku sugu ksilēmas izolēti flavonu glikozīdi (piemēram, kemferola 3-O- $\beta$ -D-glikopiranozīds un kvercetīna 3-O- $\beta$ -D-glikopiranozīds) un hidrolizējami gallotannīni, kuriem raksturīga spēja veicināt superatdzišanu dažādu ledus nukleātoru klātbūtnē. Uzskata, ka šiem savienojumiem nav tiešas antifrīza aktivitātes, bet tie ietekmē heterogēno ledus nukleātoru darbību, tādējādi veicinot superatdzišanu lokalizācijas vietās.

Sala izvairīšanās procesā būtiska ir arī dažādu fizisku barjeru veidošanās, lai pasargātu atsevišķus audus vai orgānus no ledus kristālu augšanas to



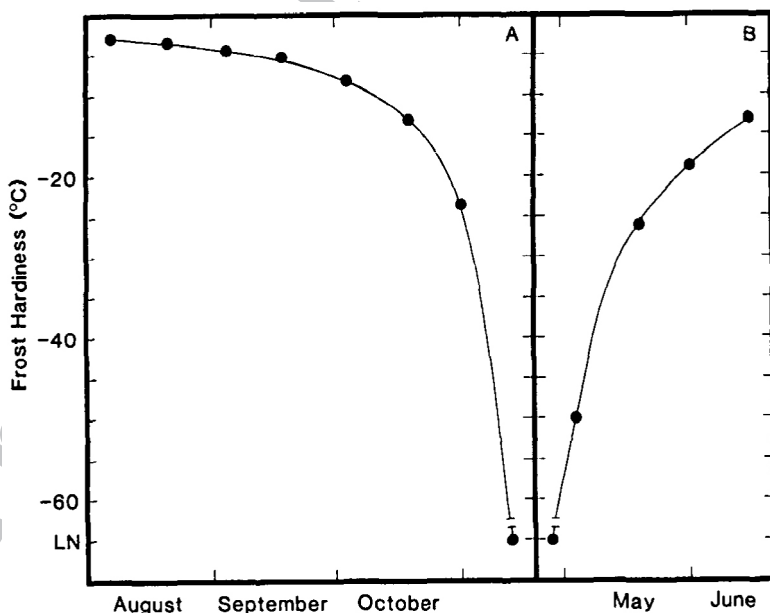
virzienā. Tā piemēram, sala izturīgajiem acāliju (*Rhododendron* spp.) augiem ar fenoliem bagātināta hidrofoba barjera izolē ziedpumpurus no stumbra, tādējādi pasargājot tos no ledus kristālu augšanas virzienā no ksilēmas. Jāņem arī vērā, ka funkcionāli intakta šūnas plazmatiskā membrāna ir būtiska barjera ledus kristālu augšanai, taču ūdens šķidrā stāvoklī spēj šķērsot to abos virzienos.

Mērenās joslas ziemas viengadīgo, divgadīgo un daudzgadīgo augu pielāgošanās ziemas salam dod iespēju tiem pārciest negatīvu temperatūru ietekmi. Sala pielāgošanās ir ģenētiski noteikts process, kas atkarīgs no gēnu ekspresijas un kas integrē noteiktu vides signālus, kā rezultātā augi iegūst spēju izturēt daudz zemākas negatīvās temperatūras. Tā piemēram, nepielāgotu ziemas rudzu augi aiziet bojā jau  $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$  temperatūrā, bet pēc pietiekami ilgas ekspozīcijas zema pozitīvai temperatūrai augi spēj veiksmīgi pārdzīvot līdz pat  $-30\text{ }^{\circ}\text{C}$ .

Sala pielāgošanās notiek divās fāzēs. Dabiskos apstākļos mērenās joslas kokaugiem tieši dienas garuma (fotoperioda) samazināšanās vai, precīzāk, nakts paildzināšanās, Tā rezultātā, sākas augšana sprocusu pārtraukšanās un tie iegūst nelielu, bet būtisku sala izturības pieaugumu. Šis pats signāls darbojas arī miera perioda indukcijas gadījumā,

taču abi procesi notiek atbilstoši atšķirīgiem laika grafikiem un mehānistiski nav tieši saistīti. Sala izturības pirmās fāzes indukcijai nepieciešams salīdzinoši daudz īsāks laiks. Pirmā fāze ir nedziļās sala izturības stadija un tās laikā augs iegūst kompetenci dziļajai sala pielāgošanai (0.–0. attēls). Otro fāzi ierosina ekspozīcija pirmajām salnām un tā noved pie pilnas sala izturības iegūšanas atbilstošās fizioloģiskās adaptācijas sprocēsā. Pirmās fāzes laikā ir būtiska arī zemas pozitīvas temperatūra sietekme. Fotoperioda izmaiņas caur fitohroma sistēmu uztver lapas un izveidojies ķīmiskais signāls (domājams, abscīzskābe) pārvietojas floēmā uz pārziemojošajiem dzinumiem. Kokaugiem samazinās arī ūdens daudzums ksilēmā. Iegūtā sala izturība ir salīdzinoši neliela un tikai tālaks vides stimulds pirmo salnu veidā inducē turpmākās izmaiņas, kas pakāpeniski noved pie pilnas sala izturības. Trešā fāze ir pakāpeniska sala izturības samazināšanās, kas sākas jau ziemas vidū.

No otras puses, augiem, kuri iepriekš nav bijuši pakļauti induktīva fotoperioda ietekmei, iespējams izsaukt sala izturības palielināšanos tikai ar ekspozīciju zema pozitīvai temperatūrai ( $4\text{ }^{\circ}\text{C}$ ) t.s. aukstuma pielāgošanās procesā. Šis mehānisms vairāk raksturīgs lakstaugiem un ir vislabāk izpētīts



7.–1. attēls. Kukaiņēdājs augs *Nepenthes rajah* no Kinabalu kalna Borneo, kura krūkveida slazda tilpums var sasniegt 3 litrus. Attēls no Wikipedia.

ziemas viengadīgo kultūraugu (ziemāju) gadījumā, kā arī *Arabidopsis thaliana* ziemas viengadīgajām formām. Aukstuma periodu var aizvietot ar abszcizskābes apstrādi koncentrācijās no  $10^{-4}$  līdz  $10^{-5}$  M. Varētu domāt, ka abszcizskābe darbojas arī kā endogēnais regulators zemas temperatūras izmaiņas sala izturības gadījumā, jo pret abszcizskābi nejutīgiem mutantiem vai arī tādiem augiem, kas nesintezē abszcizskābi, nevar izraisīt no aukstuma atkarīgo sala izturību. Tomēr, ne visi gēni, kas inducējas aukstuma apstrādes gadījumā, ir atkarīgi no abszcizskābes, kā arī, dažām sugām apstrāde ar abszcizskābi izraisa mazāk izteiktu sala izturību, salīdzinot ar aukstuma apstrādi.

Pat radniecīgām sugām var novērot būtiskas atšķirības sala pielāgošanās spējā. Tā piemēram, *Solanum* ģintī var novērot (1) sala izturīgas sugas, kas spēj iegūt palielinātu izturību (*Solanum commersonii*); (2) sala izturīgas sugas, kurām nav iespējams palielināt izturību (*Sloaneum bolviense*); (3) sala jutīgas sugas, kurām var iznācēt sala izturību (*Solanum polytrichon*); (4) sala jutīgas sugas, kurām nevar inducēt sala izturību (*Solanum tuberosum*, *Solanum stoloniferum*); (5) aukstuma neizturīgas sugas, kas gūst bojājumus jau 2 °C temperatūrā (*Solanum trifidum*). Kartupeļiem sala pielāgošanos izsauc temperatūras, kas zemākas par 13 °C, bet nepieciešamais ilgums ir apmēram 15 dienas, līdzīgi kā citu taksonomisko un ekoloģisko grupu augiem. Būtiski, ka šādā veidā iegūto sala izturību var novērst neilga (tikai viena vai divas dienas) ekspozīcija paaugstinātā temperatūrā (10 līdz 20 °C). Kartupeļiem sala izturības procesa pārtraukšana inducējas jau pēc 2 līdz 3 h ekspozīcijas 20 °C temperatūrā, bet 10 °C temperatūrā sala izturības robeža vienas dienas laikā nokrītas no -11.5 līdz -9 °C. Augiem, kam vajadzīga arī fotoperiodiska sala izturības indukcija, ir nepieciešams ilgāks laiks pilnas izturības iegūšanai, bet tiem augiem, kuriem pietiek tikai ar zemas temperatūras ekspozīciju, šis process notiek ātrāk.

Zemas temperatūras ietekmē notiek specifisku aukstuma regulēto gēnu ekspresija. Šie gēni pieder trim funkcionālajām grupām: (1) gēni, kas piedalās zemās temperatūras signāla pārnesei kaskādēs ( $\text{Ca}^{2+}$ -atkarīgās proteīnkināzes, mitogēna aktivētās proteīnkināzes); (2) transkripcijas faktoru un citu

regulējošo proteīnu gēni; (3) gēni, kas kodē enzīmus un struktūrkomponentus, kas tieši pasargā no sala izraisītajiem bojājumiem. Vislabāk raksturotie sala pielāgošanās regulatori transkripcijas līmenī ir CBF (angl. *C-repeat binding factor*) transkripcijas faktoru grupa, kas tālāk caur noteiktu gēnu (CBF regulona) ekspresijas izmaiņām izraisa metabolisko pārprogrammēšanu, kas ir pamatā sala izturībai. *Arabidopsis thaliana* augiem tikai 15 min ilga ekspozīcija aukstumā inducē *CBF1*, *CBF2* un *CBF3* ekspresiju, kam seko vairāk nekā 100 CBF regulona gēnu ekspresija nākamo 2 h laikā. Sintezētie proteīni ietver membrānas stabilizējošus proteīnus, šķīstošo ogļhidrātu metabolisma un noteiktu aminoskābju (prolīns u.c.) sintēzes enzīmus. Liela grupa gēnu kodē t.s. vēlās embriogēneses (LEA, angl. *late embryogenesis-abundant*) proteīnus un arī karstuma šoka proteīnus (Hsp), kas ir vispārīgas abiotiskā stresa atbildes komponenti un saistīti ar aizsardzību pret dehidrāciju. LEA proteīni ir ārkārtīgi hidrofilī un karstumizturīgi, un tie darbojas kā ūdeni piesaistošas molekulas un var arī stabilizēt membrānas. Plazmatiskā membrāna ir viena no galvenajām vietām aukstuma inducēto aizsargproteīnu darbībai, taču arī hloroplastu membrānas ir būtisks aizsardzības mērķis, it īpaši, otrajā sala pielāgošanās stadijā. Gan ziemzaļo augu lapās, gan lapas nometošo augu veģetatīvajos un ziedpumpuros būtiska nozīme ir ELIP (angl. *early light-induced*) proteīniem, kuru gēnu transkripcija ir viena no visintensīvākajām atbildes reakcijām aukstuma pielāgošanās laikā.

#### 7.4.3.4. Membrānu sastāva adaptācijas saistībā ar temperatūras izturību

Zemā temperatūrā membrānas iziet fāzu pāreju no šķidrās krsitāliskās uz gēla fāzi, kam ir samazināta plūstamība, un notiek jonu caurlaidības straujš pieaugums un membrānas proteīnu deaktivācija. Aukstumneizturīgiem augiem fāzes pārejas temperatūra hloroplastu membrānās ir augstāka, salīdzinot ar aukstumizturīgajiem augiem, kas varētu būt saistīts ar fosfatidilglicerola molekulu taukskābju piesātināmības pakāpi. Izturīgajiem augiem piesātinātās taukskābes (16:0 un 18:0) saturošā fosfatidilglicerola daudzums ir mazāk nekā 20%, bet jutīgie augi satur 40% un vairāk

piesātināto fosfatidilglicerolu. Lipīdu desaturācija augos sākas ar 16:0 un 18:0 taukskābēm, un to nodrošina vairākas deaturāzes, kas ir lokalizētas endoplazmatiskajā tīklā un hloroplastos. *Arabidopsis thaliana* mutanti, kam nav aktīvas  $\omega$ -9 vai  $\omega$ -6 taukskābju desaturāzes un kuriem attiecīgi raksturīgs augsts 16:0 vai 16:1 un 18:1 taukskābju saturs, ir samazināts polinepiesātināto taukskābju daudzums fosfatidilglicerolu molekulās, un šiem augiem raksturīgs pastiprināts jutīgums pret zemas temperatūras (6 °C) iedarbību. Aukstumam pielāgoti augi specifiski uzkrāj polinepiesātinātās taukskābes, piemēram, linolskābi (18:2). Heksadekatrienskābe (16:3) un linolēnskābe (18:3) ir galvenās polinepiesātinātās taukskābes augu membrānu lipīdos, un  $\omega$ -3 desaturāzes gēna pārekspresija *Arabidopsis* hloroplastos būtiski palielina to daudzumu un vienlaicīgi izraisa dīgstu aukstumizturības pieaugumu.

Ņemot vērā paaugstinātas temperatūras izraisīto membrānu plūstamības palielināšanos, ir loģiski, ka samazināts polinepiesātināto taukskābju daudzums membrānās ir cēloņsakarīgi saistīts ar karstuma izturības pieaugumu. Tā piemēram, transgēnie tabakas augi ar bloķētu  $\omega$ -3 desaturāzes aktivitāti hloroplastos pārsvarā uzkrāj dienotaukskābes, un spēj optimāli ilglaicīgi augt 36 °C temperatūrā.

Taukskābju desaturāžu gēnu ekspresija atrodas temperatūras kontrolē. Salīdzinot aukstumizturīgu (*Solanum commersoni*) un aukstumneizturīgu (*Solanum tuberosum*) kartupeļu sugu, konstatēts, ka  $\Delta$ -9 stearoil-acila pārnēsējproteīna desaturāzes transkriptu līmenis un tās 18:2 saturs pieaug tikai *S. commersoni* augiem. Arī citām sugām (soja, kukurūza), kam raksturīgs aukstuma inducētais sala izturības pieaugums, novēro būtisku desaturāžu ekspresijas un aktivitātes pieaugumu zemās temperatūrās.

Lipīdu satura pētījumi alpīnajos augos, kas savvaļā aug Tibetas Plato 4560 m augstumā, parādījuši, ka vidē ar biežām, ātrām un izteiktām temperatūras fluktuācijām (no -3 °C naktī un no rīta līdz 32 °C pusdienlaikā) augi uztur augstu glicerolipīdu nepiesātināmības līmeni visā dienas laikā, būtiski izmainot membrānu glicerolipīdu sastāvu, it īpaši, hloroplastu membrānās. Šādos apstākļos saturācijas/desaturācijas reakciju izmantošana ikdienas temperatūras adaptācijai būtu enerģētiski neizdevīgi, izraisot augšanas ātruma būtisku samazināšanos. Tā vietā, membrānu funkciju uzturēšana mainoties temperatūrai notiek, nomainot esošo membrānas molekulu galvas grupas, kas atbilstoši izmaina membrānas fiziskās un bioķīmiskās īpašības.

## Pielikums 7–1. MORFOLOĢISKĀS ADAPTĀCIJAS SAUSUMAM UN TEMPERATŪRAI

Augus no sausām augtenēm (kserofitus) var iedalīt efemēros, sukulentos un īstajos kserofitos. Tikai īstajiem kserofītiem ir raksturīga sausuma izturība, jo efemēri izvairās no ūdens trūkuma ar fenoloģisku pielāgojumu palīdzību (tuvāk analizētas sadaļā 7.0.0.), bet sukulenti uzkrāj ūdens rezerves un tādējādi izvairās no ūdens trūkuma situācijas audos.

Tā kā sausums dabiskos apstākļos ļoti bieži ir vienlaicīgi ar paaugstinātu gaisa temperatūru un augstu fotosintētiski aktīvo radiāciju un, iespējams, arī intensīvu UV-B starojumu, ir praktiski neiespējams atšķirt, kuras morfoloģiskās adaptācijas ir specifiskas sausumam un kuras – citiem nelabvēlīgo vides apstākļu kompleksa faktoriem. Tāpēc ir racionāli analizēt sauso un karsto biotopu augu morfoloģiskās īpašības kopumā. Jo gaišāka ir lapu virsma, jo vairāk enerģijas tā spēj atstarot. Tāpēc daudzu kserofītu virszemes daļām ir dažādi pielāgojumi, kas padara to

virsmu gaišāku vai citā veidā labāk atstarot spējīgu. Tā piemēram, jūras piekrastes kāpu augam *Eryngium maritimum* ir tipiskas kserofītisko augu iezīmes – biezs vaska slānis uz lapām, adatveida pārveidnes lapu galos, līdz 5 m garas mietsaknes u.c. (7.–0. attēls).

Efektīvs veids siltuma daudzuma samazināšanai augu audos ir t.s. transpirācijas dzesēšana. Intakta lapa dabiskos apstākļos spēj pazemināt tās temperatūru apmēram par 10 °C salīdzinājumā ar gaisa temperatūru. Līdz ar to, augsnes virskārtai tuvu izvietotās lapas, kur apkārtējās vides temperatūra ir tuvu 50 °C un kam ir vislielākā iespēja saņemt nelabvēlīgas izmaiņas izraisošu karstuma šoku, var efektīvi pazemināt temperatūru līdz 40 °C un izvairīties no pārkaršanas negatīvajām sekām. Būtiska nozīme ir arī lapu izmēram un veidam, kā arī, lapotnes konfigurācijai. Lapotnes izraisītās gaisa turbulences efektīvi mazina pārkaršanas iespēju, samazinot robežslāņa lielumu pie





7.–1. attēls. Kukaiņēdājs apedia.

lapu virsmas. No otras puses, mazākas lapas principā sakarst mazāk, jo tām raksturīgs mazāks robežslānis, kas kavē gaisa sajaukšanos un atdzišanu.

Sukulentajiem augiem ir raksturīga specializētu ūdeni uzglabājošu audu klātbūtne to virszemes daļās un saknēs. Bieži vien sukulence ir saistīta ar neperastu augšanas formu – augi ar fotosintezējošu stumbru un bez lapām, vai kokaugi, kuri ūdeni uzglabā stumbrā. Svarīgi, ka ekofizioloģiskās īpašības, kas saistītas ar morfoloģisko īpatnību, dažādu sugu augiem var būtiski atšķirties. Sukulence var būt raksturīga augiem ar dažādu dzīves formu – viengadīgiem un daudzgadīgiem lakstaugiem, krūmiem un kokiem. Atkarībā no tā, vai sukulentas ir lapas vai stumbri, tos mēdz iedalīt lapu sukulentos un stumbru sukulentos (7.–0. attēls). Tipiski stumbru sukulenti ir kaktusi (piemēram, *Ferocactus* sp.) un atsevišķi kokaugi (piemēram, *Adansonia gradieideri*).



7.–1. attēls. Kukaiņēdājs augs *Lobelia telekii* no Kinabalu kalna Borneo, kura krūkveida slazda tilpums var sasniegt 3 litrus. Attēls no <http://www.arastiralim.net/lobelia-telekii-kenya.html>.

Bieži vien, sukulence izpaužas vairāk nekā vienā orgānā, piemēram, stumbros un lapās (*Tylecondon paniculatus*), stumbros un saknēs (*Maihuenopsis clavarioides*), lapās un saknēs (*Grahamia bracteata*). Lapu var vispār nebūt vai arī tās ir adatveida, kā daudziem Cactaceae, vai arī tās ir primāri sukulentas, kā Crassulaceae, Agavaceae, Asphodeloidae un lielākajai daļai Aizoaceae. Augi, kam fotosintezējošās struktūras pilda arī ūdens saglabāšanas funkcijas, parasti ir ar CAM veida fotosintēzi. Cita veida sukulenti uzglabā ūdeni un cieti nefotosintezējošos audos, piemēram, stumbrā, parenhimātiskā koksne vai mizas un serdes šūnās. Šie sukulenti parasti fotosintezē pēc  $C_3$  tipa. Halofītiskie sukulenti ir atsevišķa grupa, kam raksturīgās formas ietver krūmus ar stipri sazarotiem stumbriem un sukulentām lapām (*Suaeda*, *Allenrolfia*), viengadīgus vai daudzgadīgus lakstaugus ar sukulentām lapām (*Halophytum*, *Limonium*), vai lakstaugus ar saplūdušu lapu-stumbru segmentiem (*Salicornia*, *Sarcocornia*). Jāņem vērā, ka, pretstatā “īstajiem” sukulentiem, halofītiskie sukulenti uzglabā ūdeni nevis lai izvairītos no tā trūkuma, bet gan, lai samazinātu uzņemtās sāls koncentrāciju, palielinot ūdens saturu.

Šūnu līmenī sukulentiem raksturīga liela centrālā vakuola, kas aizņem vismaz 90% no kopējā tilpuma. Daudzām sugām apoplastā lokalizētās gļotas vai pektīni arī var nodrošināt ūdens uzglabāšanu. Sukulentiem, kas uzglabā ūdeni lapās, raksturīga specifiska lapu anatomiskā uzbūve ar daudzslāņu epidermas kārtām (t.s. hidrenhīma) tieši zem ārējā epidermas slāņa, kur notiek ūdens uzglabāšana. Atsevišķām epifitu sugām (*Peperomia magnoliaefolia*,



*Guzmania monostachia*) hidrenhīma var aizņemt 60 līdz 67% no kopējā lapas tilpuma. Hidrenhīma nesatur hlorofilu un transpirācijas rezultātā sausā augsnē var zaudēt ūdeni ievērojami vairāk, nekā zem tās izvietotā hlorenhīma, kuras šūnas satur hlorofilu, saglabājot fotosintēzes aktivitāti. Sugas ar vienādiem sukulentajiem orgāniem var uzglabāt ūdeni atšķirīgos audos, piemēram, sakņu un stumbru koksnes audos vai mizā.

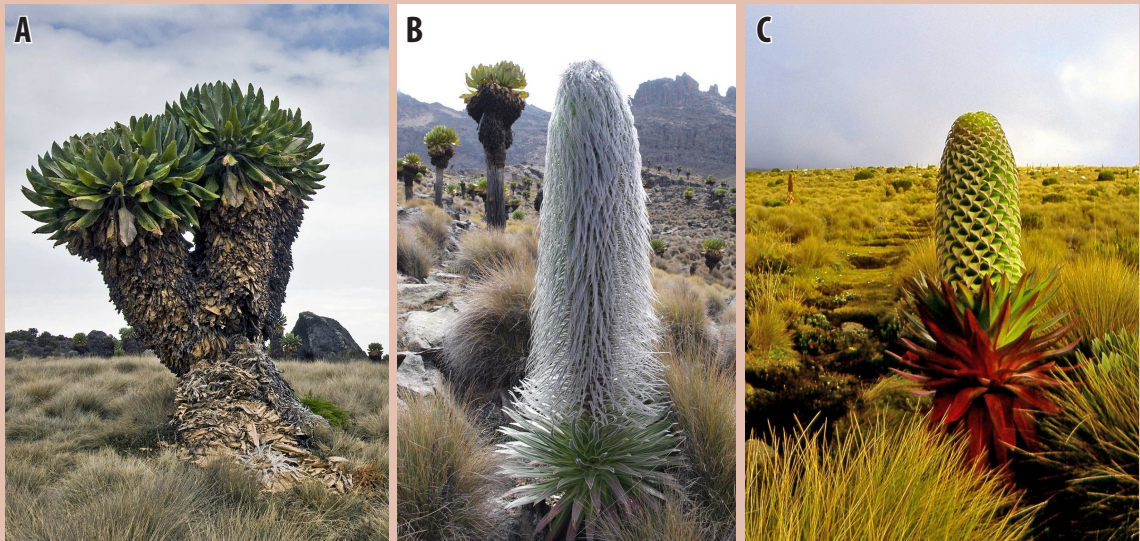
Lai izdzīvotu augstkalnu apstākļos virs meža līnijas, nepieciešamas īpašas adaptācijas, jo veģetācijas perioda laikā iespējamās krasas diennakts temperatūras svārstības, it īpaši, tropiskajos augstkalnu rajonos. Atbilstoši populāram izteicienam, “katru dienu ir vasara un katru nakti – ziema”. Lokālo auksto gaisa plūsmu dēļ augstkalnēs, ikdienas temperatūras minimums naktīs var sasniegt  $-10$  līdz  $-12$  °C, parasti uz ļoti īsu laiku (apmēram 1 h). Sausajā sezonā skaidrās naktīs, kad radiācijas emisija ir īpaši pastiprināta, lapu temperatūra var nokrist pat 3 °C zemāk par gaisa temperatūru. Arī sasalušu audu ātra sasīšana Saules ietekmē no rīta var radīt problēmas saistībā ar strauju kušanu un embolisma iespēju. Līdz ar to, tur augošajiem augiem ir nepieciešama vidēja sala izturība kopā ar efektīvu mehānismu atdzišanas novēršanai, ko panāk ar dažādām morfoloģiskām adaptācijām.

Gigantiskie rozetes augi, piemēram, *Dendrosenecio keniodendron*, *Lobelia telekii* u.c., ir viena no tropisko augstkalnu sugu pielāgošanās formām (7.–0. attēls).

Šiem augiem jaunās lapas kopā ar apikālo meristēmu veido ciešu bezhlorofila konusu lapu rozetes centrā. Lapas, kas sasniegušas pamēram divas trešdaļas no galējā garuma, atdalās no konusa, atritinās, uzkrāj hlorofilu un kļūst par lielās rozetes sastāvdaļu. Rozeti veido 50 līdz 150 lapas ar 1 m un lielāku diametru, kurām raksturīga niktinastiska sakļaušanās kustība, veidojot t.s. nakts pumpuru un pasargājot konusu no sasīšanas. Tā rezultātā, centrālās daļas temperatūra nenokrīt zem 0 °C pat aukstākajās naktīs.

Cita veida aizsardzība pret atdzišanu saistīta ar bojājājušo lapu saglabāšanos uz stumbru, aptverot jaunus stumbrus un zarus. *Espeletia timotensis* no kopējās biomasas 82.5% veido bojājājušās lapas, bet dzīvās lapas rozetē – tikai 2.2%. *Dendrosenecio keniodendron* gadījumā sauso lapu slānis ir 10 līdz 15 cm biezs un to veido 1600 lapas uz katru stumbru metru (7.–0. attēls X). Ja no rīta sausā cilindra ārpusē temperatūra ir  $-5$  °C, tad serdes daļā tā sasniedz  $+3$  °C. Dažām *Senecio* sugām izolējošo slāni veido lapu virsmu pārklājošie matiņi, kā tas ir arī *Senecio keniensis* gadījumā.

Arī alpīnajām graudzālēm ir raksturīga morfoloģija, veidojot blīvu cini, kas daļēji sastāv no bojājājušajām lapām un pasargā centrā esošās jaunākās lapas un atjaunojošos dzinumus. Tā piemēram, atsevišķām *Stipa* sugām temperatūra ciņā centrā ir 5.5 °C augstāka par apkārtejā gaisa temperatūru, bet *Festuca pilgeri* gadījumā starpība var sasniegt pat 7.5 °C.



7.–1. attēls. Kukaiņēdājs augs *Lobelia telekii* no Kinabalu kalna Borneo, kura krūkveida slazda tilpums var sasniegt 3 litrus. Attēls no <http://www.arastiralim.net/lobelia-telekii-kenya.html>.

## 7.4.4. AUGSNES ĶĪMISKAIS SASTĀVS

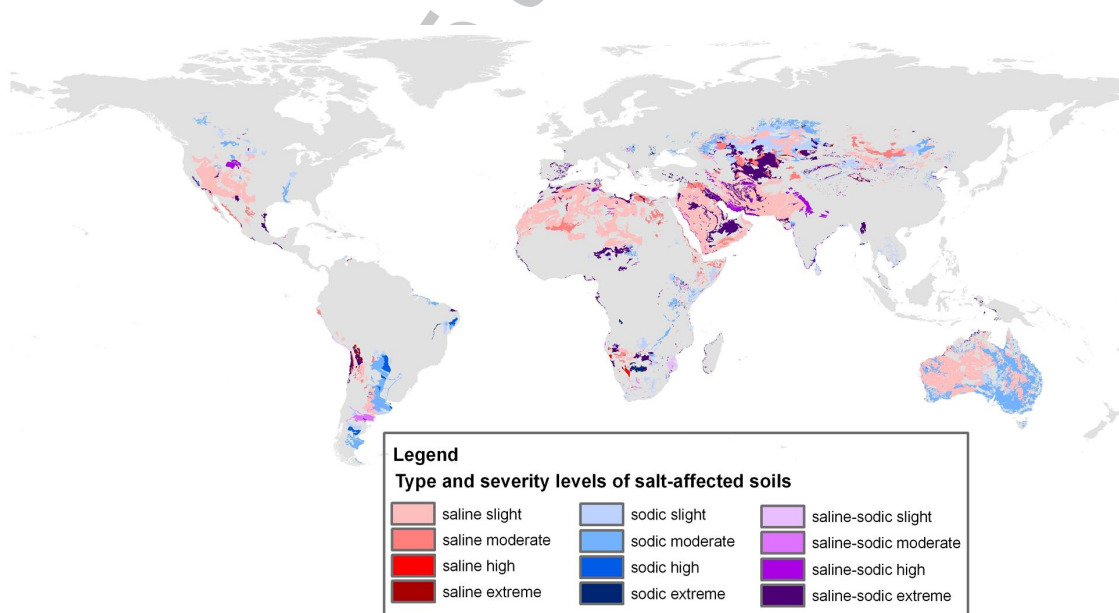
No vienas puses, šķīstošie neorganiskie sāļi augsnē apgādā augus ar visām nepieciešamajām minerālvielām. No otras puses, augsnē var būt (un parasti ir) arī tādi elementi, kas augiem nav nepieciešami un var būt toksiski. Bez tam, arī daudzi nepieciešamie elementi var būt ārpus augiem optimālā koncentrāciju diapazona, radot gan deficīta, gan toksiskuma iespējas. Jautājumus par nepieciešamo minerālvielu trūkuma un pārbaģatības izraisītām sekām parasti apskata minerālās barošanās kontekstā, taču divas problēmu grupas tradicionāli analizē “stresa fizioloģijas” vai “izturības fizioloģijas”, bet šajā grāmatā – augu adaptācijas ietvaros kā augsnes dabisko vai antropogēno piesārņojumu. Šīs divas grupas ir saistītas ar augsnes sāļumu un smagajiem metāliem.

Lai arī daudzas dabiskās augsnes ir ar augstu sāļu saturu, piemēram, jūru un okeānu piekrastēs vai tuksnešos, bet būtisks smago metālu daudzums nonāk augsnē iežu dēdēšanas rezultātā, lielā mērā augsnes ķīmiskā sastāva problēmas ir antropogēnās darbības radītas. Šī iemesla dēļ lielākajai daļai augu sugu nav tādu adaptīvo mehānismu, kas nodrošinātu atbilstošu izturību. Savukārt, kultūraugi pārsvarā ir visai neizturīgi pret augsnes sāļumu, pretstatā daudzām augu sugām no biotopiem ar dabiski augstu sāļu saturu, kurām eksistē dažādas adaptīvās īpašības dzīvei sāļā vidē.

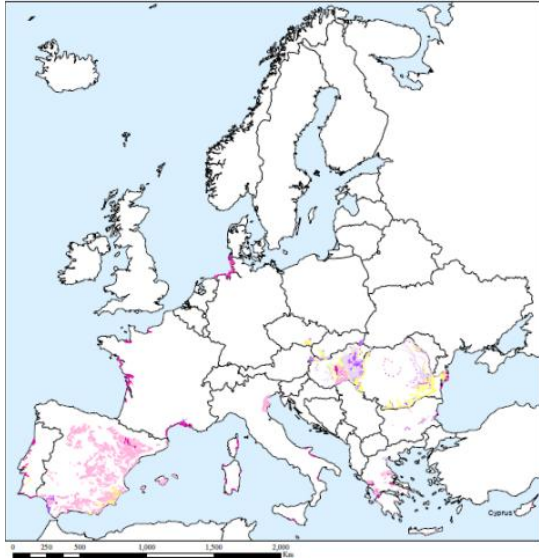
### 7.4.4.1. Augsnes sāļums

Augsnes sāļums ir saistīts ar dažādu viegli šķīstošu sāļu, galvenokārt, NaCl, uzkrāšanos augsnē lielā koncentrācijā. Uzskaata, ka 7 līdz 10% no kopējās zemes platības un 20% lauksaimniecības zemju platības un 50% apūdeņojamās zemes platības ir ar pārlietu augstu sāļu saturu, kas pazemina lauksaimniecības kultūru produktivitāti (7.–0. attēls). Apūdeņojamajās platībās problēma ir

vēl lielāka, jo jau puse no tām kļuvušas nederīgas lauksaimnieciskajai ražošanai sāļu uzkrāšanās dēļ. Šāda problēma ir arī vairākās vietās Eiropā, it īpaši, Spānijā un Ungārijā (7.–0. attēls). Primārais jeb dabiskais augsnes sāļums ir saistīts ar minerālvielu izdalīšanos no iežiem ar augstu sāļu saturu. Sekundārais jeb inducētais sāļums saistīts ar gruntsūdeņu līmeņa celšanos lauksaimniecības zemēs, kas izveidotas daudzgadīgās veģetācijas vietā. Kapilaritāte izsauc sāļu pacelšanos augsnes



7.–1. attēls. Augsnes ar dažāda veida sāļuma izraisītām problēmām. Attēls no Wikipedia.



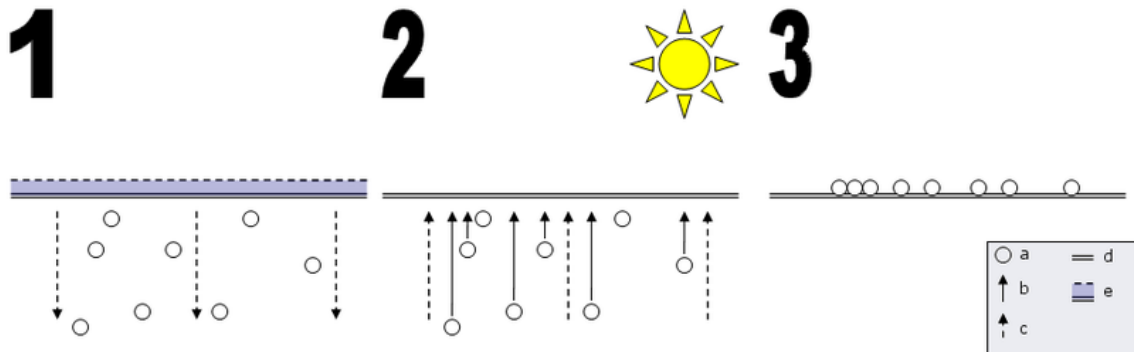
**7.–1. attēls.** Augsnes Eiropā ar dažāda veida sāļuma izraisītām problēmām. Attēls no Wikipedia.

virspusē (7.–0. attēls). Līdzīgs process notiek arī platībās ar mākslīgo apūdeņošanu, kur tiek izmantots dabiskais ūdens ar atšķirīgu dažādu jonu koncentrācijām. Jāņem vērā, ka lietusūdens arī satur 6 līdz 50 mg kg<sup>-1</sup> NaCl. Tātad, neliela sāļuma lietus (10 mg kg<sup>-1</sup>) uz katriem 100 mm nokrišņu rada 10 kg sāls devu uz katru hektāru platības. Augsni raksturo kā sāļu, ja tās elektrovadītspēja (EC, angl. *electrical conductivity*) ir vismaz 4 dS m<sup>-1</sup>, kas ir ekvivalents apmēram 40 mM NaCl un rada osmotisko spiedienu aptuveni 0.2 MPa. Augsnes gadījumā NaCl var arī nebūt galvenais sāļumu izraisošais savienojums, tāpēc izšķir augsnes ar

augstu kopējo šķīstošo sāļu saturu jeb sāļas augsnes un augsnes ar palielinātu Na daudzumu augsnes šķīdumā attiecībā pret citiem katjoniem jeb sodiskas augsnes. Arī ūdeni atkarībā no kopējā izšķīdušo sāļu daudzuma var iedalīt dažādās kategorijās, kur saldūdenī sāļu saturs ir mazāks nekā 0.5 g kg<sup>-1</sup> (EC <0.6 dS m<sup>-1</sup>), bet lauksaimniecības kultūru laistīšanai var izmantot ūdeni ar sāļumu līdz 2 g kg<sup>-1</sup> (EC 3 dS m<sup>-1</sup>).

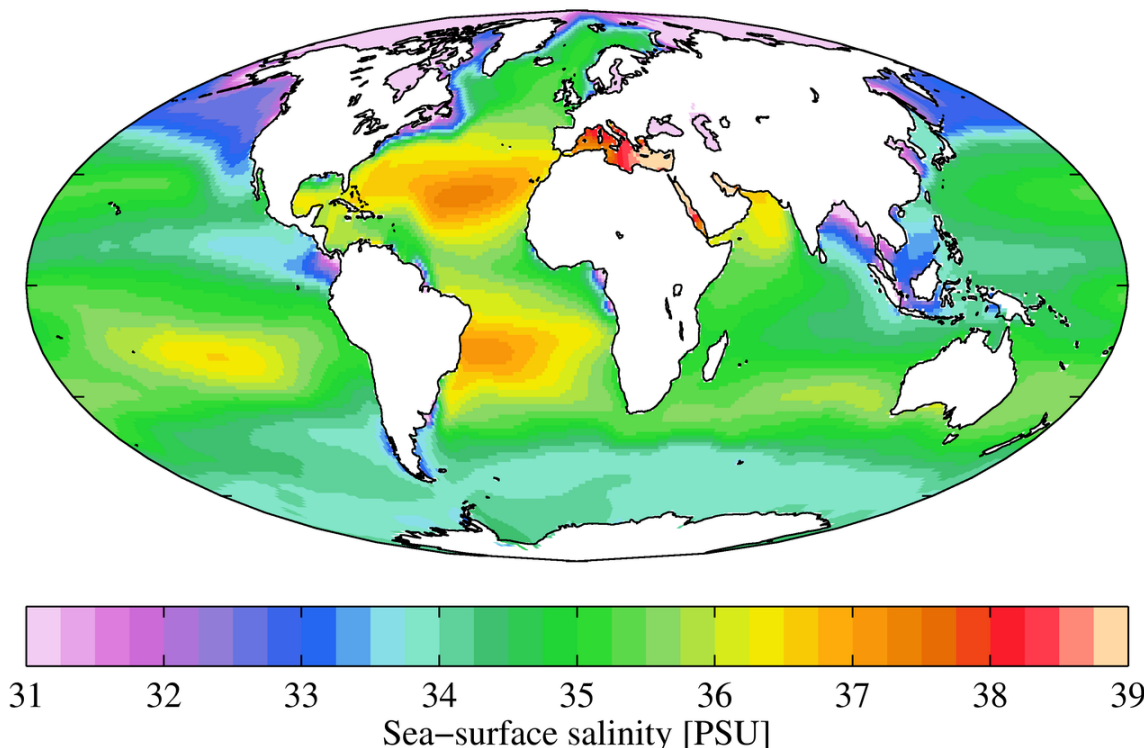
Bez tam, daudzus dabiskos biotopus jūru un okeānu piekrastēs pastāvīgi vai periodiski ietekmē sālsūdens, izsaucot būtisku augsnes sāļuma piegumu. Tipisks piemērs ir jūru piekrastes mitrāji ar lakstaugu veģetāciju mērenajā joslā. Tropu un subtropu joslā, savukārt, izveidojušās t.s. mangrovju ekosistēmas, kuras veido koku un krūmu veģetācija applūstošajā piekrastes zonā. Šī iemesla dēļ, ievērojamam skaitam savvaļas sugu ir attīstījušās īpašības, kas ļauj veiksmīgi izdzīvot vidē ar paaugstinātu sāļumu. Pretstatā tam, lielākā daļā mūsdienu kultūraugu ir veidojušies no sāls neizturīgām sugām vai arī zaudējušas rezistences spēju apzinātas atlases rezultātā. Viens no būtiskākajiem uzdevumiem praktiskajā lauksaimniecībā ir izveidot sālsizturīgas šķirnes vai arī identificēt savvaļas sālsizturīgos augus kā potenciālos kultūraugus. Abu problēmu risināšanai nepieciešama padziļināta izpratne par sāls izturības ģenētisko, bioķīmisko un fizioloģisko pamatu.

Bez Na un Cl, jūras ūdens satur arī salīdzinoši augstas koncentrācijas citu ķīmisko elementu (7.–0. tabula). Parasti par “jūras ūdens sāļumu” pieņem atklāta okeāna sāļumu, kas ir 3.3 līdz 3.7% jeb 500 līdz 600 mM NaCl (7.–0. tabula).



**7.–1. attēls.** Augsnes ar dažāda veida sāļuma izraisītām problēmām. Attēls no Wikipedia.





**7.-1. attēls.** Augšnes ar dažāda veida sāļuma izraisītām problēmām. Attēls no Wikipedia.

Tā kā jūras ūdens sāļums būtiski atšķiras dažādās vietās, arī tā ietekmētajos biotopos nonāk dažādas sāļu koncentrācijas (7.-0. attēls). Jūras, kas ar pasaules okeānu savienotas tikai ar šaurumiem, parasti novērojams izteikts sāļuma gradients, kā tas ir, piemēram, Baltijas jūrā (7.-0. attēls). Līdzīgs sāļuma gradients veidojas arī t.s. lagūnās ezeros, kur jūras ūdens ietekme var būt tikai periodiska, radot izteiktu zonējumu, kā, piemēram, Liepājas ezerā (7.-0. attēls). Dabiskajos jūras ietekmētajos biotopos

**7.-1. tabula.** Ūdens sāļums kā kopējā izšķīdušo sāļu koncentrācija dažādās jūrās un okeānos

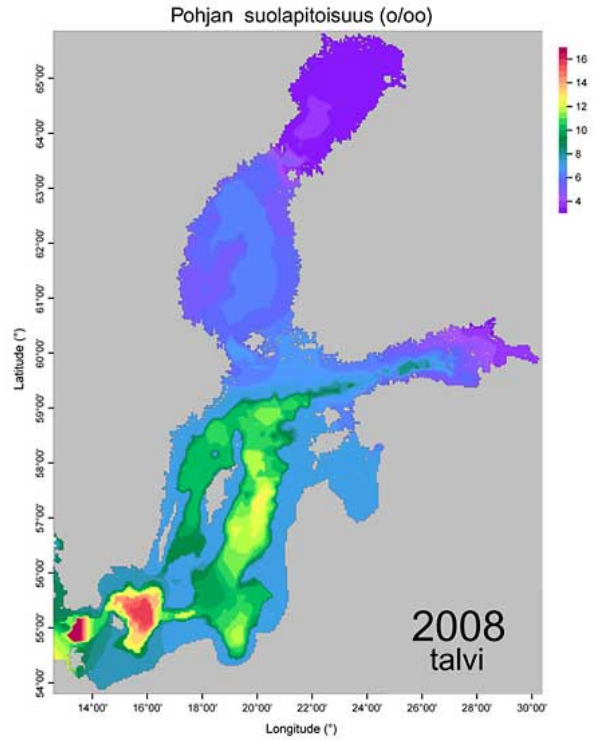
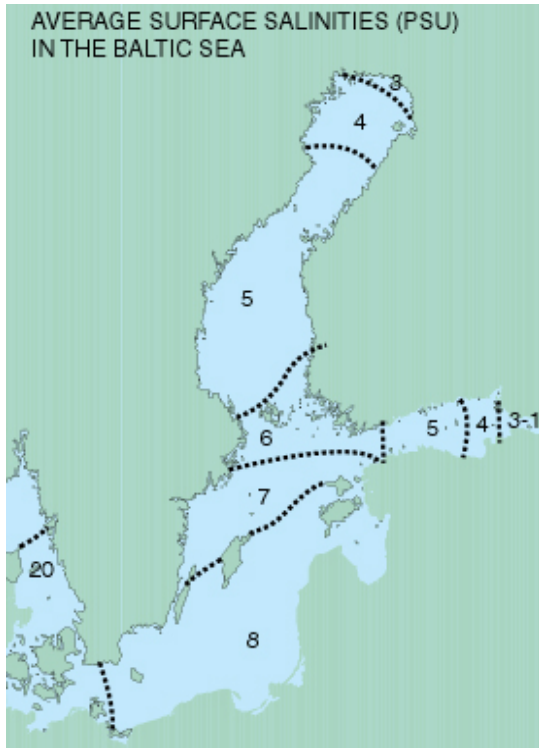
Jūra vai okeāns	Ūdens sāļums	
	(%)	(mM)
Baltijas jūras ziemeļi	0.1	25
Baltijas jūras centrālā daļa	0.6–0.8	100–130
Kaspijas jūra	1.2	190
Ziemeļjūras dienvidi	1.5–2.5	230–390
Ziemeļjūras ziemeļi	3.2–3.5	520–550
Atklāts okeāns	3.3–3.7	500–600
Sarkanā jūra	4	640
Nāves jūra	30	5000

sālsūdens var iedarboties uz tur augošajiem augiem vairākos veidos: (1) vēja veidotā sālsūdens aerosola ietekme uz augu virszemes daļām un nogulsšanās augsnē, kas var būt pat 3 km attālumā no krasta; (2) regulāra augšnes applūšana ar sālsūdeni, ietekmējot gan saknes, gan dzinumus; (3) augšnes sāļuma epizodiska palielināšanās jūras ūdens ietekmē, kas ietekmē augu saknes. Ņemot vērā atšķirīgo ietekmes veidu un potenciāli atšķirīgos rezistences mehānismus, kas ir kritiski šādās atšķirīgās situācijās, katrā konkrētajā gadījumā nepieciešama detalizēta darbojošos faktoru un to iespējamās mijietekmes analīze.

Lielākās daļas augu sugu zemā sāļu tolerance ir šķietamā pretrunā ar teoriju par dzīvības izcelšanos no okeāna. Pretstatā zīdītājiem, kuriem nepieciešamā iekšējā NaCl koncentrācija ir apmēram 154 mM, augiem kopumā Na<sup>+</sup> nav nepieciešams minerālelements. Izņēmums ir atsevišķas sugas ar C<sub>4</sub> fotosintēzes metabolismu, kurām Na<sup>+</sup> ir nepieciešams pirovīnogskābes pārvietošanai cauri hloroplastu membrānai.

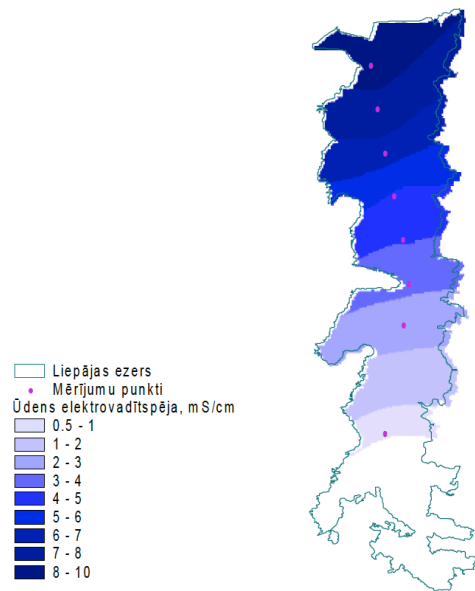
## Augšnes ķīmiskais sastāvs





7.–1. attēls. Augsnes ar dažāda veida sāļuma izraisītām problēmām. Attēls no Wikipedia.

Savukārt,  $\text{Cl}^-$  ir nepieciešams visiem augiem ļoti nelielā daudzumā, lai fotosintēzes procesā nodrošinātu skābekļa izdalīšanos FSIL. Parasti pieņemts sālsizturīgos augus saukt par halofītiem. Tomēr, dažādās pētījumu sfērās termina “halofīti” lietošana ir ar dažādu nozīmi. Lauka botāniķi bieži vien par halofītiem dēvē augus, kas sastopami sāļainās augtēs. Ja sāļu koncentrācija augsnē šķiet “ekstrēma”, tad tajās augošos augus dēvē par euhalofītiem jeb istajiem halofītiem. Visus pārējos augus šādā gadījumā apzīmē par glikofītiem. No fizioloģijas viedokļa, ņemot vērā konkrētās sugas sāļu izturību, halofīti ir augi, kas pielāgojušies dzīvei sāļā augsnē, bet istie halofīti jeb euhalofīti ir tādi augi, kuru optimālai augšanai ir nepieciešams paaugstināts  $\text{NaCl}$  saturs augsnē. Pretēji tam, glikofīti nav pielāgojušies eksistencei sāļā vidē, taču arī tie var būt ar atšķirīgu izturības pakāpi pret vides sāļumu (7.–0. attēls). Bieži lieto arī sīkāku iedalījumu, ņemot vērā raksturīgās morfoloģiskās formas vai funkcionālās īpašības, piemēram, hidrohalofīti (aug sāļā ūdenī), halokserofīti (sausu

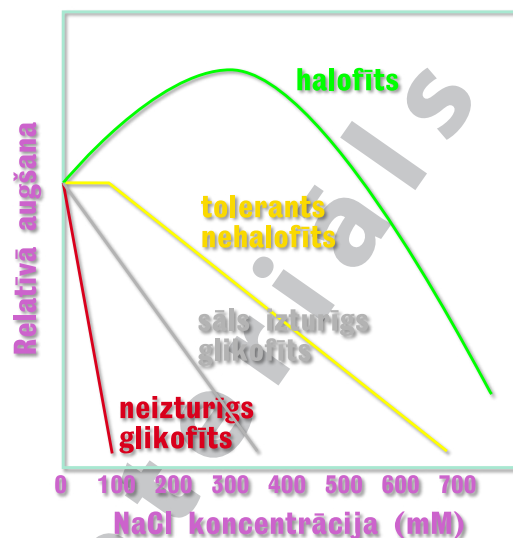


7.–1. attēls. Augsnes ar dažāda veida sāļuma izraisītām problēmām. Attēls no Wikipedia.

**7.-1. tabula.** Jūras ūdens sāļumu veidojošie joni un to koncentrācijas okeāna ūdenī

Jons	Koncentrācija	
	(g kg <sup>-1</sup> )	(mmol L <sup>-1</sup> )
Cl <sup>-</sup>	19.35	548
Na <sup>+</sup>	10.76	470
SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	2.71	28
Mg <sup>2+</sup>	1.29	54
Ca <sup>2+</sup>	0.413	10
K <sup>+</sup>	0.387	10
HCO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	0.142	2
Br <sup>-</sup>	0.067	0.8
B <sup>-</sup>	0.0045	0.4
F <sup>-</sup>	0.001	0.07

vieta augu morfoloģija), halomezofīti (vidēji mitru vietu augi), metalohalofīti (smago metālu hiperakumulatori), krinohalofīti (izdala sāli apkārtējā vidē), miohalofīti (halofīti, kuru augšanu nestimulē NaCl) u.c. No otras puses, augus var iedalīt arī atkarībā no stratēģijas, kādu tie izmanto sāļu menedžmentam: sāls izslēdzēji (excluders), uzkrājēji (accumulators) vai izvadītāji (conductors). Glikofīti parasti ir tipiski sāls izslēdzēji, miohalofīti un euhalofīti parasti ir sāls uzkrājēji, bet krinohalofīti ir sāls izvadītāji. Salīdzinoši laba



**7.-1. attēls.** Augsnes ar dažāda veida sāļuma izraisītām problēmām. Attēls no Wikipedia.

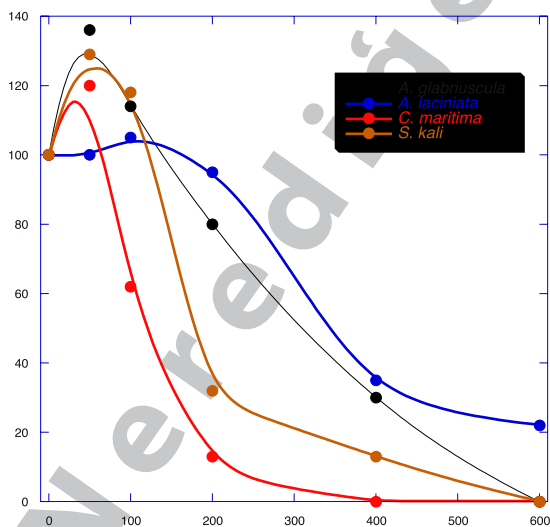
sālsizturība starp kultūraugiem ir cukurbietēm, kviešiem, kokvilnai, cukurniedrēm un atsevišķām dateļpalmu sugām, kas visas pieskaitāmas sāls izturīgajiem glikofītiem. Sāls neizturīgie glikofīti starp kultūraugiem ir tomāti, gurķi un rīsi.

**7.-1. tabula.** Jūras ūdens sāļumu veidojošie joni un to koncentrācijas okeāna ūdenī

Suga	Optimālā koncentrācija (mM)	Relatīvā augšana (%)	Paciešamā koncentrācija (mM)
<i>Aster tripolium</i>	136 - 170	339	
<i>Atriplex halimus</i>	6 - 120	155 - 1125	480
<i>Atriplex hastata</i>	100	126	300
<i>Atriplex inflata</i>	50	248	
<i>Atriplex nummularia</i>	100 - 200	127 - 371	400
<i>Atriplex polycarpa</i>	233	145	
<i>Atriplex vesicaria</i>	20	249	700
<i>Avicennia marina</i>	340	230	
<i>Diplanthera wrightii</i>	680		
<i>Halogeton glomeratus</i>	1	300	
<i>Mesembryanthemum crystallinum</i>	100 - 200	256	
<i>Potamogeton pectiratus</i>	119	242	
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	71	320	
<i>Puccinellia nuttalliana</i>	128	157	
<i>Ruppia maritima</i>	60	332	
<i>Salicornia bigelowii</i>	170		
<i>Salicornia europaea</i>	136 - 340	560 - 1010	1020
<i>Sarcobatus vermiculatus</i>	50	115	
<i>Suaeda depressa</i>	170	112 - 208	
<i>Suaeda maritima</i>	170 - 400	250 - 625	
<i>Suaeda vulgaris</i>	170	241	

Augsnes ķīmiskais sastāvs

Halofīto fizioloģiskā definīcija uzsvē, ka īsto halofītu optimāla augšana notiek tikai zināmas paaugstinātas NaCl koncentrācijas klātbūtnē (7.–0. tabula). Parasti NaCl optimālā koncentrācija kultivēšanas vidē dažādām halofītu sugām ir no 20 līdz 500 mM. Savukārt, pat neliela NaCl koncentrācija var izsaukt būtisku sausās masas pieaugumu. Tā piemēram, *Halogeton glomeratus* 1 mM NaCl pievienošana palielina sauso masu trīs reizes. Optimālā NaCl koncentrācija ir atkarīga ne tikai no genotipa, bet arī no auga vecuma, gaisa mitruma, fotoperioda, gaismas intensitātes un citiem faktoriem. Lielākā daļa sugu, kas minētas 7.–0. tabulā, izdzīvo standarta minerālvielu vidē bez papildus NaCl pievienošanu, un to sausā masa ir 40 līdz 80% no tās, kas novērota optimālā sāļuma apstākļos. Atsevišķu augu sugu augšana vidē bez pievienota NaCl tiešām ir ļoti slikta, un tās varētu uzskatīt par obligātajiem halofītiem: *Halogeton glomeratus*, *Salicornia europaea*, *Salicornia bigelowii*. Šīm sugām salīdzinoši augšana kontroles vidē ir tikai 10 līdz 20%, salīdzinājumā ar augšanu optimālās sāļu koncentrācijas klātbūtnē. Interesanti, ka vajadzība pēc paaugstināta sāļuma halofītiem parasti parādās tikai vesela auga līmenī, jo to izolētu orgānu vai kallusu kultivēšanai audu kultūrā nepieciešamas būtiski zemākas NaCl koncentrācijas vai tas arī tas vispār nav nepieciešams. *Salicornia bigelowii* kallusa



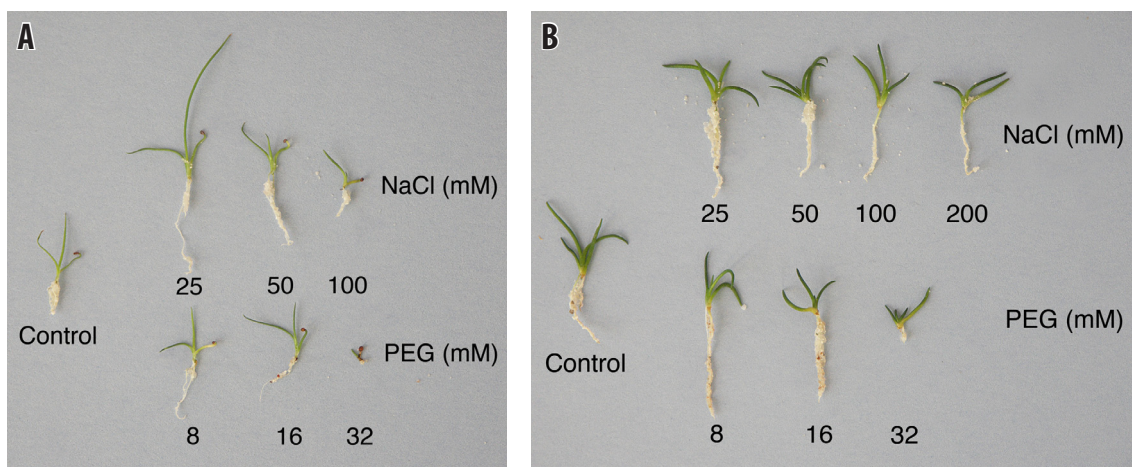
7.-1. attēls. Augsnes ar dažāda veida sāļuma izraisītām problēmām. Attēls no Wikipedia.

kultūra aug arī bez pievienotā NaCl, bet atsevišķos pētījumos tās optimālai augšanai nepieciešama 130 līdz 170 mM NaCl. Savukārt, *Suaeda maritima* audu kultūrā ir nepieciešama 85 mM NaCl koncentrācija optimālai augšanai.

Analizējot četru tipisku jūras piekrastes plūdzonas sugu augšanu laboratorijas apstākļos konstatēts, ka trijām no tām raksturīga sausās masas uzkrāšanās pieaugums 50 mM NaCl klātbūtnē, kas atbilst plūdzonas substrāta tipiskai sāls koncentrācijai (7.–0. attēls). NaCl izraisītā augšanas stimulācijas gadījumā ir jāsaprot, kāds ir tās mehānisms. Gadījumā, ja novērots tikai svaigās masas pieaugums bez atbilstoša sausās masas pieaugums, tad sāļums ir izraisījis ūdens uzņemšanas pieaugumu un runa faktiski ir par NaCl inducēto sukulenci. Sausās masas pieauguma gadījumā 50 līdz 80% no tā var būt saistīti ar neorganisko jonu satura pieaugumu  $\text{Na}^+$  un  $\text{Cl}^-$  uzņemšanas rezultātā. Tomēr, ir pierādījumi arī organiskās vielas daudzuma pieaugumam sāļuma ietekmē vismaz dažādām sugām, piemēram, *Atriplex nummularia*, *Atriplex inflata*, *Salicornia europaea* un *Suaeda maritima*. Pēdējās sugas gadījumā novērota lipīdu, lignīna un celulozes daudzuma palielināšanās. Būtisks pierādījums īstai augšanas stimulēšanai varētu būt augu garuma palielināšanās sāls ietekmē, kas novērots vairākām halofītu sugām – *Aster tripolium*, *Distichlis spicata*, *Salicornia europaea*.

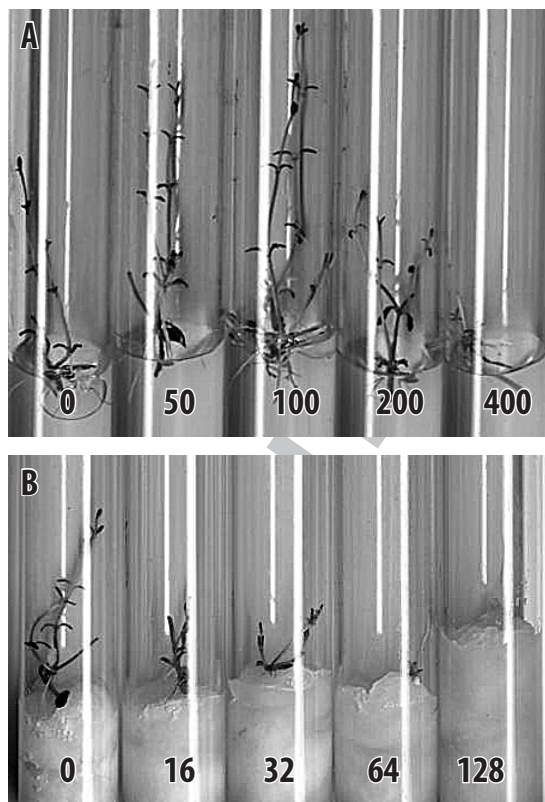
Bieži vien NaCl iespējamās osmotiskās ietekmes salīdzināšanai izmanto citu osmotiski aktīvu vielu, piemēram, polietilēnglikola, izoosmotiskas koncentrācijas. Raksturīgi, ka daudzas halofītu sugas ir mazāk jutīgākas pret NaCl nekā citiem osmotiķiem, kā novērots arī *Juncus balticus* un *Triglochin maritimus* gadījumā (7.–0. attēls). Redzams, ka zema NaCl (25 mM) koncentrācija stimulē *J. balticus* augšanu, bet izoosmotiska polietilēnglikola koncentrācija (8 mM) jau ir inhibējoša. Pētījumā audu kultūrā, izmantojot piekrastes sāļo mitrāju sugu *Glaux maritima* konstatēts, ka būtiska augšanas stimulācija novērojama 50 un 100 mM NaCl klātbūtnē šķidrā barotnē, bet izoosmotiska polietilēnglikola koncentrācijas (16 un 32 mM) ir būtiski inhibējošas (7.–0. attēls).

Paaugstināta sāļuma negatīvo ietekmi uz augiem



**7.-1. attēls.** Augsnes ar dažāda veida sāļuma izraisītām problēmām. Attēls no Wikipedia.

var iedalīt trīs salīdzinoši nesaistītās ietekmējošo pazīmju grupās. Pirmkārt, augsta atsevišķu jonu koncentrācija augu audos izraisa minerālvielu



**7.-1. attēls.** Augsnes ar dažāda veida sāļuma izraisītām problēmām. Attēls no Wikipedia.

disbalansu un t.s. jonu stresu. Otrkārt, zemais ūdens potenciāls izsauc osmotisko stresu, līdzīgi kā sausuma un sala gadījumā. Treškārt, aktīvā skābekļa formu pastiprināta veidošanās audos rada endogēno oksidatīvo stresu. Jautājums par  $\text{Na}^+$  un  $\text{Cl}^-$  toksiskumu atsevišķi analizēts 7.-0. pielikumā. Ņemot vērā šos trīs dažādos sāļuma ietekmes mehānismus, var saprast, ka augu sāļu izturībai jābūt saistītai ar augu spēju novērst augstu atsevišķu jonu koncentrāciju uzkrāšanos fotosintētiskos audos, bet, ja šāda uzkrāšanās tomēr notiek, jābūt efektīvai osmotiskā līdzsvara izlīdzināšanas sistēmai un aizsardzībai pret aktīvā skābekļa formām. Tā kā sāļai augsnei labi adaptētiem augiem (halofītiem) piemīt dažādas ar sāļu aizsardzību saistītas īpašības, daudzi negatīvie sāļuma efekti, kā piemēram, augšanas inhibēšana un fotosintēzes apspiešana zemās NaCl koncentrācijās ir novērojami tikai neizturīgiem glikofītiem, kam pieder arī lielākā daļa kultūraugu.

Fizioloģiskajā līmenī sāļuma negatīvās ietekmes izpaužas kā augšanas inhibēšana un fotosintēzes intensitātes samazināšanās. Iespējams, ka augšanas inhibēšanu sāļu ietekmē izraisa kāds no trim sekojošiem mehānismiem, vai arī to kombinācijas: (1) turgora spiediena samazināšanās stiepjošajos audos; (2) lapu fotosintēzes intensitātes samazināšanās; (3) tieša jonu ietekme uz metabolismu dalošajās un stiepjošajās šūnās. Lai arī visas šīs ietekmes var novērot sāļā augsnē augošos augos, iespējams, ka tās nav primārais iemesls



## Pielikums 7–1. NaCl IESPĒJAMĀIS TOKSISKUMS

Jautājums par NaCl kaitīgo ietekmi un šīs ietekmes konkrētajiem mehānismiem ir zināmā mērā pretrunīgs. Pretruna ir saistīta ar vienu ietekmes mehānismu, konkrēti,  $\text{Na}^+$  un  $\text{Cl}^-$  iespējamotoksiskumu augos, kuru tradicionāli piemin, analizējot sāļuma kaitīgumu. Dažādi autori bieži uzsver NaCl tiešo negatīvo efektu (toksiskumu), liekot domāt, ka šie joni vienādās koncentrācijās ir kaitīgāki par citu elementu joniem. Pirmais šādu viedokli puda LEVITT 1972. gadā, izšķirot NaCl primāro un sekundāro ietekmi uz augiem. Atbilstoši šim uzskatam, pirmārā sāļuma ietekme ir membrānu bojājumi un metabolisma traucējumi, bet sekundārā – osmotiskais stress un minerālvielu deficīts. Tomēr, tas ir tikai teorētisks pieņēmums, jo netiek sniegti nekādi eksperimentāli pierādījumi t.s. “primārajai” NaCl ietekmei. Neraugoties uz to, citi autori izmanto šo LEVITT darbu, analizējot paaugstināta sāļuma efektu uz augiem. Tā piemēram, 2009. gada apskata rakstā žurnālā *Annals of Botany*, kas veltīts mikorizu simbiozes nozīmei aizsardzībā pret augsnes sāļumu [0], apgalvots, ka Na un Cl jonu ārkārtīgais toksiskums šūnās izraisa šūnas organellu un to metabolisma sagraušanu, tālāk ietekmējot augu augšanu un samazinot ražību, tomēr nesniedzot nekādus eksperimentālus pierādījumus šādam toksiskumam. Citos avotos bez atsaucis uz eksperimentāliem pierādījumiem apgalvots, ka augsts Na līmenis izraisa šūnu membrānu caurlaidības pieaugumu, bet ekstrēms NaCl stress var bojāt šūnas struktūrkomponentus. Bez tam, kā nedaudz mazāk ekstrēms tiek lietots arī apgalvojums, ka gan  $\text{Na}^+$ , gan  $\text{Cl}^-$  inhibē citoplazmas un organellu procesus. Nav šaubu, ka NaCl koncentrācijā virs 0.4 M inhibē lielāko daļu enzīmu aktivitāti, izraisot atbilstošu proteīnu struktūras nelabvēlīgas izmaiņas, tomēr, tieši šāda pati ietekme ir raksturīga lielākajai daļai minerālvielu jonu. Eksperimentāli arī pierādīts, ka gan pret sāļumu jutīgu, gan izturīgu augu citoplazmas enzīmi ir ar vienādu jutību pret NaCl. Kopumā joni ietekmē katalīzi makromolekulārajās sistēmās vai nu samazinot proteīnu šķīdību (stabilizējot), vai arī palielinot to šķīdību (destabilizējot). Visumā gan  $\text{Na}^+$ , gan  $\text{Cl}^-$  destabilizējošā ietekme ir salīdzinoši vidēja, bet  $\text{K}^+$  tā ir vēl mazāka.

Nedaudz atšķirīgi NaCl toksiskumu skaidro MUNNS (2002), apgalvojot, ka sāļu toksiskums parādās

vairākas nedēļas vai mēnešus pēc sāls koncentrācijas pieauguma sākuma un izpaužas kā vecāko lapu bojāeja, kad tajās nonākošā sāļu koncentrācija pārsniedz spēju tos kompartmentalizēt vakuolās. Tomēr, arī šajā gadījumā netiek sniegti eksperimentāli pierādījumi, kas ļautu izšķirt, vai lapu bojāeju izraisa tieši sāļu bojājumi vai arī tā ir programmētās bojāejas veids kā sāļu izturības procesa sastāvdaļa.

Jāņem vērā, ka zīdītājiem Na un Cl ir principiāli lokalizēts ārpus šūnām, un NaCl ir toksisks nevis šūnu citoplazmā, bet gan tā paaugstināta koncentrācija ārpusšūnu vidē izsauc šūnu dehidrāciju un sekojošus mazo asinsvadu un neironu bojājumus, kas arī ir NaCl toksiskuma primārais mehānisms. Augu sakņu šūnās NaCl ietekmē var novērot ar vispārējo stresu un novecošanos saistītas pazīmes – peroksisomu daudzuma pieaugumu, ribosomu agregāciju polisomās, mitohondriju deģenerāciju. Mitohondriju struktūras izmaiņas parasti saista ar aktīvā skābekļa formu negatīvo darbību. Fotosintezējošos audos ietekme ir specifiskāka, un izpaužas kā hloroplastu agregācija vai uzpūšanās, granu un tilakoīdu struktūru izžušana, membrānu sakrokošanās. Tā kā šādas izmaiņas rada arī tikai osmotiskā stresa ietekme, jādome, ka aprakstītās pazīmes ir NaCl izraisītā ūdens trūkuma rezultāts. Ņemot vērā, ka halofītu hloroplastu membrānas ir tikpat jutīgas pret NaCl kā glikofītu membrānas, jādome, ka hloroplastos nenotiek būtiska  $\text{Na}^+$  un  $\text{Cl}^-$  uzkrāšanās.

Jaunāko pētījumu rezultāti tiešām apstiprina, ka Na un Cl nav toksiski paši par sevi, bet gan izraisa minerālvielu disbalansu šūnās. Izvirzītas vairākas hipotēzes, kas izskaidro Na toksiskumu saistībā ar ietekmi uz citiem katjoniem: (1)  $\text{Na}^+$  aizvieto  $\text{Ca}^{2+}$  uz šūnas virsmas; (2)  $\text{Na}^+$  izraisa  $\text{K}^+$  atbrīvošanos no augu audiem; (3)  $\text{Na}^+$  ir “toksisks” tikai tāpēc, ka ir kopā ar  $\text{Cl}^-$ . Daļēji gūti eksperimentālie pierādījumi  $\text{Ca}^{2+}$  aizvietošanas hipotēzei, taču šis efekts novērojams tikai kalcija deficīta apstākļos. Tomēr, lai arī ir pieņemts uzskatīt, ka  $\text{Na}^+$  inducē  $\text{K}^+$  daudzuma samazināšanos, rezultāti ir visai pretrunīgi. No vienas puses,  $\text{K}^+$  pievienošana sāļai videi samazina  $\text{Na}^+$  negatīvo ietekmi, taču augos novērots gan  $\text{K}^+$  koncentrācijas pieaugums, gan samazināšanās NaCl ietekmē.

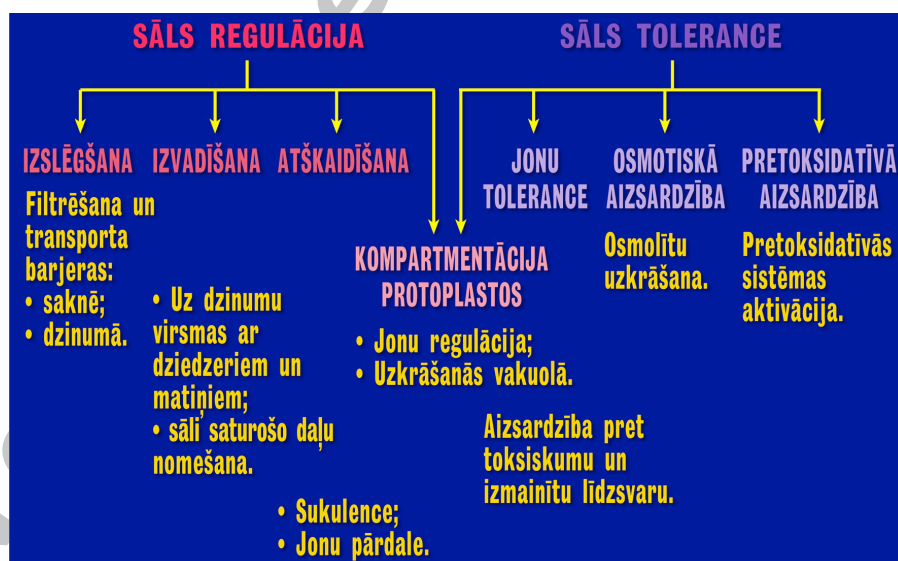
augšanas inhibēšanas izraisīšanai. Alternatīva hipotēze apraksta sāls atkarīgās augšanas inhibēšanas procesu kā divfāzu mehānismu, kur sākotnējā ietekme jeb fāze I ir pilnībā atkarīga no sāls osmotiskā efekta izraisītā ūdens trūkuma audos. Šīs fāzes laikā nav novērojamas īpašas atšķirības starp sugām augšanas inhibēšanas intensitātes ziņā. Ilgstoša sāls ietekme (vairākas nedēļas vai pat mēnešus) rada sekundāros augšanas traucējumus (fāze II), ko izraisa samazināta fotosintēzes intensitāte un lapu novecošanās paātrināšanās. Otrās fāzes laikā var novērot būtiskas atšķirības augšanas inhibēšanas pakāpē starp dažādām augu sugām un šķirnēm.

Fotosintēzes intensitātes samazināšanās paaugstināta augsnes sāļu satura ietekmē ir vispārēja atbildes reakcija, kas intensīvi pēti glikofītiskām kultūraugu sugām. Līdzīgi kā augsnes sausuma gadījumā, arī augsnes sāļums izsauc intensīvu augu lapu atvārsnišu aizvēršanos, kas, acīmredzot, ir saistīta ar sāļuma osmotisko komponentu. Tā piemēram, miežu augiem 10 min pēc 100 mM NaCl pievienošanas substrātā novēro īslaicīgu abscizskābes koncentrācijas pieaugumu lapās, kam seko tūlītēja atvārsnišu aizvēršanās. Tātad, sāļuma izraisītā fotosintēzes intensitātes strauja samazināšanās ir primāri saistīta ar samazinātu  $\text{CO}_2$  uzņemšanas intensitāti. Fotosintēzes

samazinājums viskrasāk izpaužas, izsakot tās intensitāti uz hlorofila satura vienību, nevis lapu virsmas laukumu. Tomēr, jebkurā gadījumā, kopējā fotosintētiskā produktivitāte augsnes sāļuma ietekmē progresīvi samazinās.

Galvenā augu problēma, augot augsnē ar palielinātu atsevišķu minerālelementu saturu, piemēram, NaCl, ir saistīta ar nespēju ar augstu efektivitāti diferencēti uzņemt jonus no augsnes šķīduma. Tas ir principiāli atšķirīgi no dzīvniekiem, kuri var regulēt noteiktu vielu uzņemšanu caur uzvedību. Viena iespēja samazināt sāļu šķīduma uzņemšanu ir saistīta ar ūdens izmantošanas efektivitātes paaugstināšanu, ļaujot samazināt transpirācijas intensitāti un, līdz ar to, arī uzņemtā sāls daudzumu.

Lai arī sālsizturības mehānismus bieži iedala alternatīvās grupās, piemēram, osmotiskā izturība, Na izslēgšana, kā arī, audu izturība pret  $\text{Na}^+$  un  $\text{Cl}^-$ , reālajā situācijā dažādas sugas vienlaicīgi izmanto vairākus atsevišķus mehānismus no dažādām grupām. Līdz ar to, nepastāv vienkāršas klasifikācijas sistēmas augu izmantoto sālsizturības mehānismu aprakstīšanai, jo tā neatspoguļo iespējamo mehānismu funkcionālo daudzveidību (7.-0. attēls). Savukārt, ļoti detalizētas klasifikācijas sistēmas parasti ignorē faktu, ka vienas sugas izmantotie fizioloģiskie mehānismi var būt vairāki.



7.-1. attēls. Augsnes ar dažāda veida sāļuma izraisītām problēmām. Attēls no Wikipedia.

Galvenie sālsizturību nodrošinošie bioķīmiskie un fizioloģiskie mehānismi ir sekojoši: (1) jonu selektīva uzkrāšana audos vai izslēgšana no tiem; (2) jonu uzņemšanas ierobežošana sakņu šūnās un to transports uz lapām; (3) jonu kompartmentalizācija gan šūnu, gan vesela auga līmenī; (4) savietojamo osmolītu sintēze un uzkrāšana; (5) pāreja no  $C_3$  fotosintēzes ceļa uz  $C_4$  ceļu; (6) membrānu struktūras izmaiņas; (7) antioksidatīvās sistēmas aktivācija. Jāuzsver, ka halofītu un glikofītu sālsizturības mehānismi var būt visai atšķirīgi. Vispārīgi ņemot, sālsizturīgajiem glikofītiem raksturīgas dažādas izvairīšanās (sāļu izslēgšanas) stratēģijas, kamēr halofītiem ir gan izvairīšanās, gan sāls tolerances mehānismi.

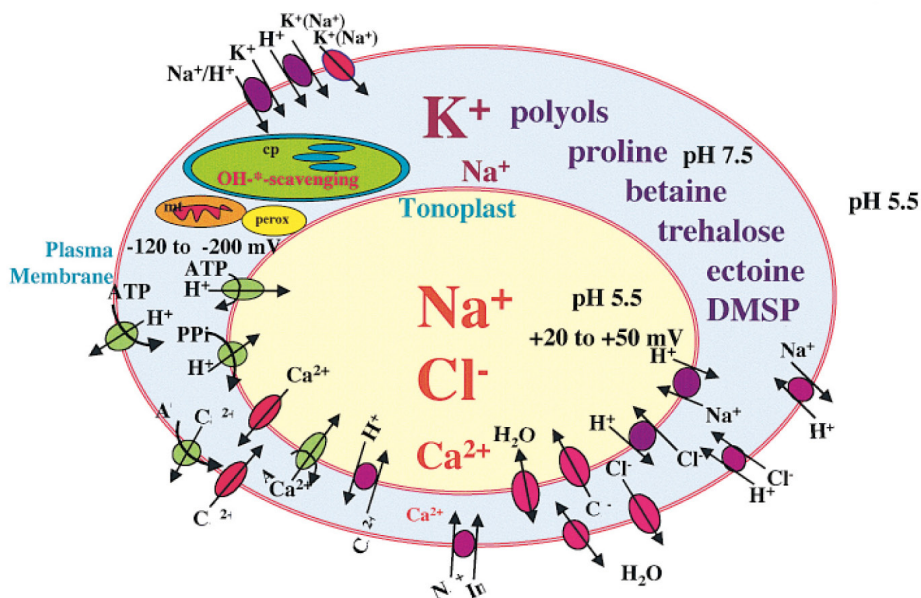
Sāls uzkrājēji uzņem sāļus no augsnes šķīduma, transportē tos no saknēm uz virszemes daļām un uzkrāj šūnu vakuolās. Maksimālās uzkrāšanas intensitātes gadījumā sāļu jonu daudzums var sasniegt 50% no sausās masas. Uzkrājēji var būt sukulenti, bet šī pazīme nav obligāta. Uzkrāšana raksturīga ne tikai halofītiem, bet arī vairākām toleranto glikofītu sugām. Sāļu izvadītāji uzņem sāļus no augsnes, transportē uz dzinumu un tālāk atbrīvo audus no sāls, izdalot to uz virsmas. Virsma attīrās no izdalītajiem sāls kristāliem lietus vai vēja darbības rezultātā. Daudzām sugām sāls no ksilēmas nonāk apoplastā un tālāk sāls dziedzermatiņos. Diferencēta jonu uzņemšana kopā ar jonu izslēgšanu ir raksturīga atsevišķām halofītu sugām, piemēram, *Spartina alterniflora*, izmantojot uzņemšanu ar nespecifisku pārnēsēju starpniecību atbilstoši koncentrācijas gradientam un specifiskus, no enerģijas piegādes atkarīgus pārnēsējus jonu selektīvai izdalīšanai atpakaļ augsnē preti koncentrācijas gradientam. *Hordeum maritimum* var veiksmīgi izslēgt gan  $Na^+$  gan  $Cl^-$  no sakņu šūnām līdz pat 450 mM NaCl koncentrācijai apkārtējā vidē. Specifisku NaCl uzkrāšanu sakņu šūnās, kas novērš tā transportu uz virszemes daļām var uzskatīt par izslēgšanas vai izvairīšanās paveidu.

Daudzu divdiģļlapju sugu halofītiem saknēs veidojas specializēti audi, saknes parenhīmas šūnām pielāgojoties aktīva jonu transporta uzturēšanai, veidojot pārnēsējšūnas. Šīm šūnām raksturīgi šūnapvalka iekšēji paplašinājumi un tās satur daudz endoplazmatiskā tīkla elementu

un mitohondriju. pārnēsējšūnas izvietojas apkārt floēmas vai ksilēmas vadaudiem, nodrošinot efektīvu jonu pārnēsi no saknes parenhīmas audiem uz vadaudiem. Viendīgļlapjiem jonu pārnēšanas funkciju pilda šūnas, kas principiāli neatšķiras no citām parenhīmas šūnām, bet kurās lokalizēti specifiskie pārnēsēji. Pārnēsēju šūnu attīstība notiek tikai paaugstināta sāļuma apstākļos un tā ir inducējama adaptīva īpašība sakņu-dzinuma transporta veicināšanai.

Kad  $Na^+$  un  $Cl^-$  nonāk auga virszemes daļās, ir vairākas iespējas, ko tālāk "darīt" ar šiem joniem. Viena iespēja ir uzkrāt tos mazāk metaboliski aktīvās šūnās, kur tie var nodarīt iespējami mazāk bojājumu, vēlams, kompartmentalizējot jonus vakuolās. Otra iespēja ir recirkulēt atpakaļ caur floēmu uz saknēm, kur iespējams tos vai nu uzkrāt šūnu vakuolās, vai arī izslēgt no audiem, ar specifisku transportsistēmu palīdzību nogādājot atpakaļ augsnē. Trešā iespēja ir izvadīt  $Na^+$  un  $Cl^-$  ārā no audiem uz virszemes orgānu virsmas.

Lai  $Na^+$  nonāktu šūnā, vispirms nepieciešams šķērsot plazmas membrānu (7.-0. attēls). Iespējamie kandidāti ir SOS1-veida  $Na^+/K^+$  no protonu gradienta atkarīgie antiporta pārnēsēji, uz iekšu rektificējošie  $K^+$  kanāli (piemēram, AKT1), uz āru rektificējošie  $K^+$  kanāli,  $K^+/H^+$  simporta pārnēsēji (piemēram, KUP/HAK). Efektīvam sāļu jonu transportam no citoplazmas vakuolā nepieciešami atbilstoši pārnēsēji tonoplasta membrānā. Šo transportu nodrošina katjonu/ $H^+$  antiporta pārnēsēji NHX, ko darbina  $H^+$ -ATPāzes un  $H^+$ -pifosfatāzes ģenerētais protonu gradients. Halofītu sugām tonoplasta  $Na^+/H^+$  antiporta pārnēsēju konstitutīvais līmenis un inducējamā aktivitāte ir būtiski augstāka nekā glikofītu sugām. *Suaeda salsa* atbilstošā *SsNHX1* gēna ekspresiju inducē sāļu pieaugums augsnē. Ekspresējot *SsNHX1* rīsu augos, to sālsizturība pieaug, bet veicot šādu pašu manipulāciju ar *Arabidopsis thaliana* augiem, palielinās ne tikai to sālsizturība, bet arī sausuma izturība. Kāpēc vakuola ir piemērota vieta NaCl uzglabāšanai? Pirmkārt, nobriedušu lapu šūnās vakuola aizņem līdz 95% no šūnas tilpuma, tātad, tā ir būtiska telpa vielu uzglabāšanai. Ortkārt, vakuola ir galvenokārt uzglabāšanas kompartments, tur nenotiek kritiskas bioķīmiskās reakcijas. Treškārt, varētu domāt, ka vakuolas iekšējā telpā ir tonoplasta



7.-1. attēls. Augsnes ar dažāda veida sāļuma izraisītām problēmām. Attēls no Wikipedia.

veidotas vai citas strukturālas adaptācijas, lai pielāgotos efektīvai vielu uzglabāšanai.

Vesela auga limenī, sāļu uzkrāšana vecākajās lapās ir mehānisms, kā pasargāt aktīvi fotosintezējošas un arī augošas lapas no sāļu ietekmes. Jāņem vērā, ka gan meristemātiskajās, gan intensīvi augošās šūnās praktiski nav vakuolu, kas izslēdz iespēju jonu kompartmentalizācijai, tāpēc tās ir daudz jutīgākas pret potenciālo sāļu ietekmi. Augiem, kas aug augsnē ar minimālu sāļu limeni, homeostatiskas jonu koncentrācijas citoplazmā ir 100 līdz 200 mM  $K^+$  un 1.1 līdz 0.2 mM  $Ca^{2+}$  gadījumā, bet gan  $Na^+$ , gan  $Cl^-$  – 1 līdz 10 mM. Halofītu citoplazmas jonu koncentrācijas var būt ievērojami augstākas, sasniedzot 165 mM  $Na^+$  *Suaeda maritima* sakņu un lapu šūnās, kamēr vakuolās šī koncentrācija ir 300 mM saknēs un 600 mM lapās. Kopumā, vakuolas var uzkrāt 500 līdz 700 mM NaCl. Citoplazmā nepieciešams uzturēt augstu  $K^+/Na^+$  attiecību, lai nodrošinātu metabolisko reakciju norisi. Kviešiem kā tipiskam sālsneizturīgam glikofītam šī attiecība ir labs indikators konkrētā genotipa sālsizturībai. Līdzīgi novērojumi ir par graudzāli *Agropyron intermedia*. Savukārt, halofītiem, piemēram, *Triglochin maritima*, NaCl koncentrācijā no 10 līdz 100 mM

stimulē  $K^+$  (KCl formā) uzņemšanu.

Ūdens nonāk augos no augsnes, jo pastāv ūdens potenciāla atšķirības starp augsni un auga audiem, un augsnes šķīdumā tas ir lielāks. Augsnes sāļuma paaugstinoties, ūdens potenciāls augsnes šķīdumā kļūst vairāk negatīvs un ūdens plūsmas virziens var izmainīties uz pretējo. Risinājums šai problēmai ir vai nu NaCl uzņemšana augos, kas samazina ūdens potenciālu, vai arī osmotisko regulatoru savienojumu (osmolītu) sintēze un uzkrāšana augu šūnās. Situācijā, kad NaCl ir uzkrāts vakuolā, citoplazma ir pasargāta no nelabvēlīgās ietekmes, taču osmotiskā spiediena atšķirības starp abiem kompartmentiem ir jāizlīdzina, un to var panākt ar osmolītu sitēzi un uzkrāšanu citoplazmā. Tā kā nobriedušās šūnās citoplazmas tilpums parasti ir mazāks par 10% no kopējā šūnas tilpuma, osmotiskā līdzsvara panākšanai nepieciešams salīdzinoši neliels osmolītu daudzums. Identiska osmotiskās izlīdzināšanas problēma ir jārisina arī atiecībā uz hloroplastiem.

Osmotiskā līdzsvara atjaunošanai augos tiek izmantoti t.s. savietojamie osmolīti, kas atbilst sekojošām pazīmēm: (1) savienojumi ar augstu šķīdību ūdenī; (2) fizioloģiskajā pH diapazonā ir elektriski neitrāli; (3) neninhibē enzīmus pat augstās

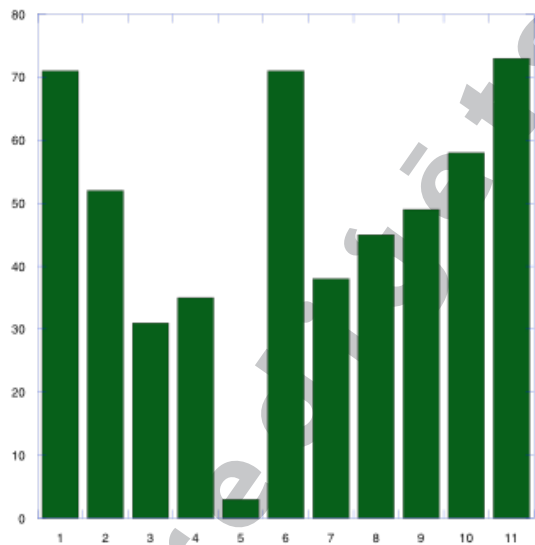


koncentrācijās; (4) palielina proteīnu denaturācijas temperatūru. Attiecībā uz sāļumu, osmolīti primāri darbojas kā osmotiskā līdzsvara atjaunotāji, taču kā hidrofila molekulas tie var aizvietot ūdeni un bioloģisko makromolekulu (proteīnu un membrānu) virsmas, darbojoties kā molekulārie čaperoni. Bez tam, osmolīti var funkcionēt arī kā aktīvā skābekļa formu pārtvērēji, piemēram, prolins reaģē ar hidroksilradikāļiem. Osmolīti kā augu šūnu izturību nodrošinošie faktori darbojas gan sausuma, gan sala un paaugstināta augsnes sāļuma gadījumā. Savietojamie osmolīti pieder dažādu ķīmisko savienojumu grupām (nelieli ogļhidrāti un to derivāti, aminoskābes un to derivāti, metilamīni un metilsulfonija savienojumi), bet tiem raksturīga savstarpējā aizvietojamība, t.i., šūnu var osmotiski pasargāt ar dažādu ķīmisko grupu osmolītiem. Tomēr interesanti, ka dažādas halofītu ģintis specifiski uzkrāj atšķirīgus savienojumus, kas pilda osmolītu funkcijas. Tikai šķīstošos ogļhidrātus uzkrāj sugas no *Plantago*, *Juncus*, *Phragmites* un *Scirpus* ģintīm, bet ģinšu *Aster*, *Beta*, *Festuca*,

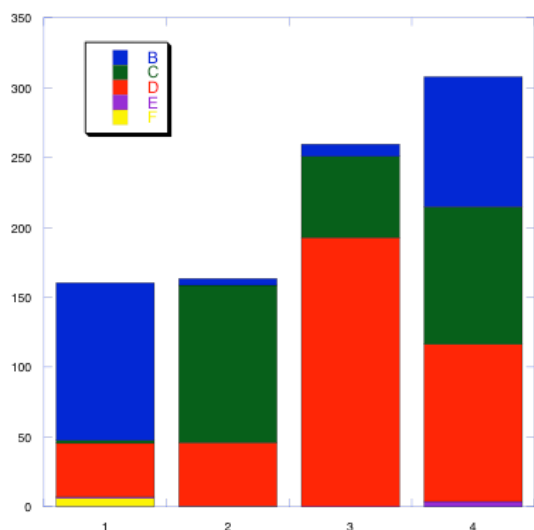
*Puccinellia* un *Spartina* pārstāvji uzkrāj gan šķīstošos ogļhidrātus, gan slāpekļa savienojumus. Savukārt, tikai slāpekļa savienojumus uzkrāj *Agropyron*, *Atriplex*, *Halimone*, *Suaeda*, *Limonium*, *Salicornia* un *Triglochin* ģinšu sugas.

Pirmais potenciālais osmolīts, kas pēti saistībā ar halofītu sālsizturību, ir aminoskābe prolīns. Sākotnējie pētījumi ar tipiskām glikofītu sugām parādīja, ka to sausumizturība zināmā mērā korelē ar inducējamu prolīna uzkrāšanos audos. Pirmkārt, izturīgākās formas uzkrāj vairāk prolīna un, otrkārt, augu apstrāde ar prolīnu palielina to sausumizturību. Šāda sakarība lika domāt, ka arī sāļuma izraisīta osmotiskā stresa gadījumā prolīnam varētu būt pozitīva nozīme. Tomēr, dažādu halofītu sugu relatīva prolīna satura analīze parāda, ka dabiskos apstākļos tās uzkrāj krasi atšķirīgus prolīna daudzumus (7.–0. attēls). Lielākā daļa (59 līdz 79%) prolīna uzkrājas dzinumā, un tikai 15 līdz 28% rizomā. Prolīnu uzkrājošajām sugām var novērot tiešu sakarību starp augsnes sāls saturu un prolīna koncentrāciju audos. Līdz ar to, radās doma, ka prolīns darbojas kā osmoprotektants augiem sāļā vidē. Turpmākie pētījumi parādīja, ka prolīns ir tikai viens (bet bieži un augstā koncentrācijā sastopams) no iespējamiem osmolītiem halofītiskajos augos.

Lai arī viena konkrētā halofītu suga pārsvarā uzkrāj viena veida organisko osmolītu, tā konkrētais ieguldījums osmotiskā līdzsvara nodrošināšanā var būt arī salīdzinoši neliels, jo daudzi citi audos lokalizēti organiskie savienojumi un neorganiskie joni var pildīt šo pašu funkciju paaugstināta sāļuma apstākļos. Sugām, kuras uzkrāj pārsvarā prolīnu, tā salīdzinošais daudzums ir 41 līdz 63% no kopējās organisko osmolītu koncentrācijas un tikai 12% no kopējā osmotiskā potenciāla. Šim pašam sugām, glicīna betaīns veido 34% no osmolītu koncentrācijas un 7% no osmotiskā potenciāla. Kopējais organisko osmolītu devums osmotiskā potenciāla nodrošināšanā ir 19 līdz 24%, kas apstiprina neorganisko jonu būtisko nozīmi halofītu sālsizturību nodrošinošajā osmoregulācijā. Acīmredzot, osmotiskā līdzsvara nodrošināšanas sistēma ir pietiekami elastīga un dažādās osmolītu formas ir savstarpēji aizvietojamās. Tā piemēram, vienas ģints (*Atriplex*) dažādas sugas audzējot vienādos apstākļos, tās parāda būtiskas atšķirības osmolītu sastāvā un koncentrācijās (7.–0. attēls).



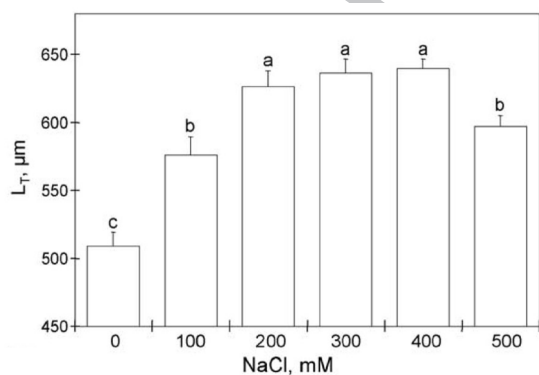
**7.–1. attēls.** Prolīna saturs (% no kopējāamino-skābju daudzuma) dažādu sugu audos. *Aster tripolium* L.; *Glaux maritima* L.; *Halimione portulacoides* (L.) Aell.; *Limonium vulgare* Mill.; *Plantago maritima* L.; *Puccinellia maritima* (Huds.) Parl.; *Salicornia europaea* L.; *Spartina anglica* C. E. Hubbard; *Spergularia marina* (L.) Griseb.; *Suaeda maritima* (L.) Dum.; *Triglochin maritima* L. Data from Stewart, Lee 1974..



**7.-1. attēls.** Concentrations of different osmolytes in tissues of *Atriplex hastata*, *Atriplex lasiantha*, *Atriplex rosea*, *Atriplex tatarica*. Prolīns, glicīna betaīns, aminoskābes, holīns, holīna-O-sulfāts. Data from Tipirdamaz et al. 2005.

Sukulence ir viens no mehānismiem, kā halofīti cīnās ar augstu iekšējo jonu koncentrāciju. Faktiski notiek jonu koncentrācijas samazināšanās, palielinot citoplazmas ūdens saturu, tātad, to "atšķaidot". No otras puses, sukulence ir cīņa ar ūdens trūkumu, patiesu vai arī fizioloģiski izraisītu. Sukulence visbiežāk ir inducējama īpašība, kas parādās tikai paaugstinātā sāļuma apstākļos (7.-0. attēls).

Sāļu uzkrāšana epidermas dziedzeru šūnās ar tālāku to izdalīšanu uz lapu virsmas ir adaptīva stratēģija daudzām halofītu sugām, kas atļauj



**7.-1. attēls.** NaCl inducētā sukulence *Cakile maritima* augiem, kas izpaužas kā lapu biezuma(?) palielināšanās.

atbrīvojot fotosintezējošos audus no pārmērīga sāls daudzuma. Sāļu dziedzeru veidošanās ir mehānisms, ko inducē sāls klātbūtne augsnē. Savukārt, sāls dziedzeru biežums uz lapu virsmas tieši korelē ar vides sāļuma pakāpi. Sāļi izdalās no dziedzermatīņa, tā šūnām pārplīstot un saturam izplūstot vidē. Efektīvas sāļu izdalītājsugas, kā piemēram, *Spartina anglica*, var pārvietot pat 60% visa uzņemtā NaCl daudzuma uz sāls dziedzeriem, kamēr *Armeria maritima* šis daudzums ir tikai 4%. Paaugstināts augsnes sāļums parasti palielina arī ekskrētētā sāls daudzumu, kā novērots, piemēram, *Glaux maritima* augiem, kuriem maksimālā augsnes sāļuma apstākļos var novērot pieckārtīgu uz lapu virsmas izdalītā sāls daudzumu, kamēr ksilēmas sulas osmotiskais potenciāls palielinās tikai divas reizes.

Membrānu lipīdu peroksidācijas pakāpes palielināšanās paaugstinātā augsnes sāļuma apstākļos liecina par endogēnā oksidatīvā stresa situāciju audos. Tāpēc ir loģiski pieņemt, ka augi ar augstāku konstitutīvu vai sāļuma inducētu enzimatiskās antioksidatīvās sistēmas kapacitāti būs izturīgāku pret sāļuma izraisītajiem aktīvā skābekļa formu bojājumiem. Virkne pētījumu tiešām apliecina, ka uzlabota izturība pret oksidatīvo stresu palielina augu augšanas spējas sāļā vidē. Vairākām halofītu sugām konstatēta cēloņsakarīga saistība starp paaugstinātu vai inducētu konkrētu antioksidatīvās sistēmas enzīmu aktivitāti un aizsardzības pakāpi pret sāļuma izraisītajiem oksidatīvajiem bojājumiem. Salīdzinot divus obligātos halofītus, *Suaeda salsa* ar augšanas optimumu 400 mM NaCl koncentrācijā un *Crithmum maritimum* ar 50 mM optimālo NaCl koncentrāciju, konstatēts, ka abām sugām pieaugošs sāļums izsauc citoplazmas superoksidāzmutāzes un citu antioksidatīvo enzīmu aktivitātes progresīvu pieaugumu, kas sakrīt ar lipīdu peroksidācijas pakāpes samazināšanos. Optimālas NaCl koncentrācijas klātbūtnē lipīdu peroksidācijas intensitāte ir pat mazāka nekā kontroles augiem.

Atsevišķs jautājums ir par augu dzīvē kritiska perioda, sēklu dīgšanas, izmaiņām augsnes sāļuma ietekmē. Kopumā uzskata, ka, izņemot atsevišķas obligāto halofītu sugas, gan glikofītu, gan halofītu sēklu dīgšanu būtiski inhibē pat nelielas NaCl koncentrācijas. Principā sāls inducētu sēklu nespēju

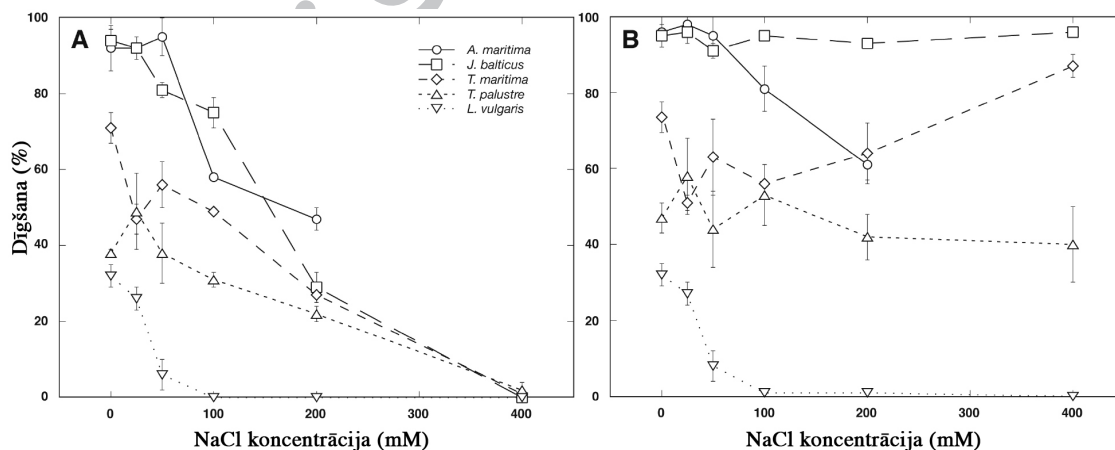
diġt var uzskatīt par pielāgojumu, kas neļauj sēklām diġt nepiemērotā vidē, piemēram, pēc nonākšanas jūrā, vai arī nepiemērotā augsnē, kur paaugstinātā sāļuma dēļ diġstu izdzīvošanas iespējas ir mazas. Tomēr, attiecībā uz jūras piekrastes savvaļas augu sugām, var redzēt atšķirīgu pielāgošanās stratēģiju esamību diġšanai sāļā vidē. Pirmā tipa sugu sēkļu diġšanas intensitāte ir apgriezti proporcionāla sāļumam, un ekpozīcija uz pusi atšķaidītā jūras ūdenī inhibē diġšanu arī pēc sāls izskalošanas un pārņemšanas saldūdenī. Otrā tipa sugu sēkļu diġšanu arī progresīvi inhibē pui kontroles limenim. Trešā tipa sugu sēkļu diġšanu var dažādi ietekmēt NaCl, bet diġtspēja būtiski palielinās pēc pārņemšanas saldūdenī, salīdzinot ar sēklām, kuras dziedzētas bez apstrādes ar NaCl.

Salīdzinot sešu Baltijas jūras piekrastes biotopu augu sugu sēkļu diġšanu pieaugošu NaCl koncentrāciju klātbūtnē, var redzēt, ka visām sugām sāļā vide samazina diġtspēju (7.–0. attēls A). tām sugām, kuras aug periodiski ar sālsūdeni applūstošā biotopā (*Juncus balticus*, *Triglochin maritima*, *Triglochin palustre*) var novērot diġtspējas atjaunošanos pēc pārņemšanas saldūdenī (7.–0. attēls B). Pie tam, *T. maritima* gadījumā var novērot trešā tipa atbildes reakciju, jo apstrāde augstā NaCl koncentrācijā (400 mM) palielina sēkļu diġtspēju pēc pārņemšanas saldūdenī. Tipisku kāpu augu (*Anthyllis maritima*, *Linaris vulgaris*) sēkļu diġšana pēc inkubēšanas sālsūdenī ir būtiski zemāka par kontroli. Visneizturīgākās sēklas ir *L. vulgaris*, kuras nespēj atjaunot diġšanu pēc inkubēšanas 50 mM un

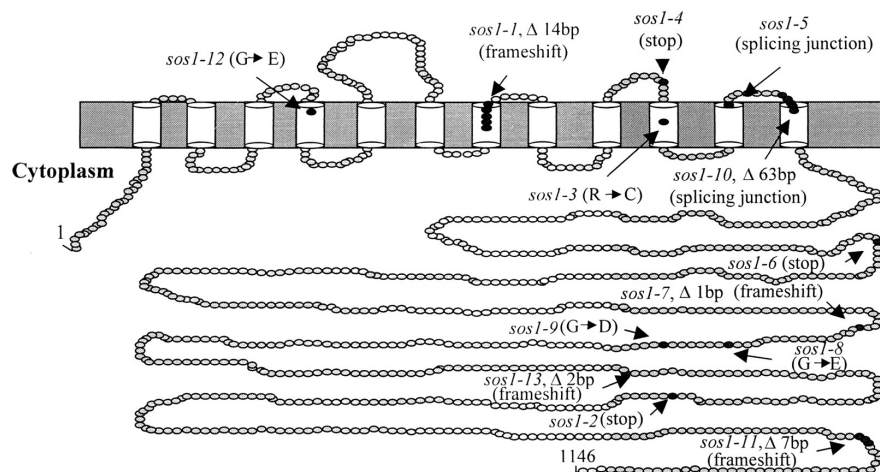
augstākā NaCl koncentrācijā.

Nobeidzot tēmu par augsnes sāļumu, pievērsīsimies NaCl atbildes reakciju un izturības iespējamiem regulācijas mehānismiem. Jautājums par primārajiem palielinātas NaCl koncentrācijas uztveršanas mehānismiem augos joprojām nav atrisināts. Uzskata, ka SOS (*salt overlay sensitive*) grupas plazmatiskās membrānas proteīni, kas atbild par  $\text{Na}^+$  ieplūdi citoplazmā, vienlaicīgi varētu būt arī augu šūnu  $\text{Na}^+$  koncentrācijas sensori. Piemēram, SOS1 proteīns sastāv no 10 līdz 12 transmembrānas domēniem un garu (vairāk nekā 700 aminoskābju atlieku) citoplazmas pusē lokalizētu asti (7.–0. attēls). Arī plazmatiskās membrānas ārpusē lokalizētais SOS5 varētu būt iespējams šāda sensora kandidāts. Viennozīmīgi, ka sāļuma atbildes reakciju regulācijā piedalās arī vispārējie osmotiskā stresa sensori.

Raksturojot *Arabidopsis thaliana* mutantus, kas ir hipersensitīvi pret  $\text{Na}^+$  klātbūtni augšanas vidē (7.–0. attēls), identificēti vairāki ģēni SOS, kam ir nozīme NaCl inducētajā signālā pārnēsē. SOS2 ir proteīnkināze un tā mijiedarbojas ar aktivatoru SOS3, kas ir  $\text{Ca}^{2+}$ -piesaistošs proteīns, kopā regulējot  $\text{Na}^+/\text{H}^+$ -antiporta pārnēsēja SOS1 fosforilācijas stāvokli (7.–0. attēls). SOS3 darbojas kā kalcija sensors, reaģējot uz citoplazmas brīvā  $\text{Ca}^{2+}$  koncentrācijas pieaugumu NaCl ietekmē. Ca piesaistīšanās izraisa SOS3 mijiedarbību ar SOS2, un izveidojies proteīnkināzes komplekss fosforilē un tādējādi aktivē  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  antiporta pārnēsēja darbību. Bez tam, SOS3/SOS2 proteīnkināzes komplekss



7.–1. attēls. Augsnes ar dažāda veida sāļuma izraisītām problēmām. Attēls no Wikipedia.

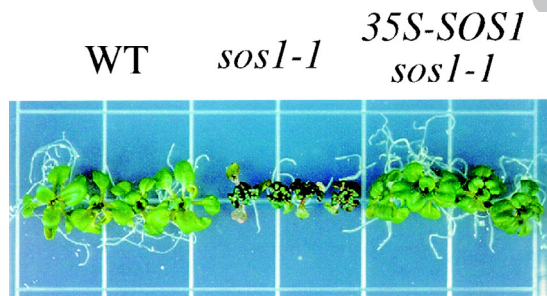


7.-1. attēls. Augsnes ar dažāda veida sāļuma izraisītām problēmām. Attēls no Wikipedia.

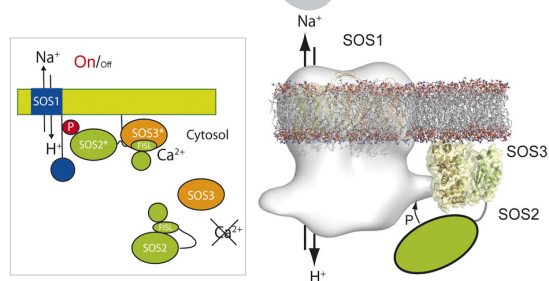
samazina zemās afinitātes  $\text{Na}^+$  transportera AtHKT1 aktivitāti. SOS2 mijiedarbojas arī ar vakuolas NHX transporteri,

Augu hormonālās atbildes līmenī informācija par NaCl atbildes reakciju regulāciju un to iespējamo saistību ar sāļu izturību vēl ir visai fragmentāra. Ir

viennozīmīgi skaidrs, ka etilēna signālsistēmas atsevišķi komponentu piedalās ar NaCl izturību saistīto reakciju regulācijā. Tā piemēram, *Arabidopsis thaliana* etilēna signālmutants *ctr1-1* ir ar paaugstinātu izturību pret sāls un osmotiskā stresa ietekmi. Savukārt, signālmutants *ein2-1* ir hiperjutīgs pret paaugstinātu NaCl koncentrāciju vidē, tātad, tas ir nepieciešams pamata izturības nodrošināšanai pret sāļumu. Pētījumi ar etilēna receptoru ETR1 un ERS2 mutantiem rāda, ka etilēna receptori regulē jutīgumu pret NaCl. ETR1 receptora gēna ekspresiju negatīvi regulē gan sāls, gan osmotiķu iedarbība, kopumā palielinot augu jutību pret etilēnu. Auksīna darbību ar sāls izturību vieno fakts, ka ar membrānām saistītais auksīna atkarīgais transkripcijas faktors NTM2 mijiedarbojas ar sāls inducēto signālu pārnese sistēmu.



7.-1. attēls. NaCl inducētā sukulence Cakile maritima augiem, kas izpaužas kā lapu biezuma(?) palielināšanās.



7.-1. attēls. NaCl inducētā sukulence Cakile maritima augiem, kas izpaužas kā lapu biezuma(?) palielināšanās.

#### 7.4.4.2. Smagie metāli

Par smagajiem metāliem apzīmē tādus metālus, kuru blīvums ir lielāks par  $5 \text{ g cm}^{-3}$ . Atbilstoši šai definīcijai, no 90 dabiski sastopamajiem ķīmiskajiem elementiem, smagie metāli ir 53 no tiem. Tomēr, ne visi ir bioloģiski nozīmīgi, jo, pamatojoties uz šķīdību fizioloģiskajos apstākļos, tikai 17 smagie metāli ir pieejami dzīvajiem organismiem. (7.-0. tabula) Citi, piemēram, Cr, Ag un Sn, praktiski nav pieejami augiem to zemās



**7.-1. tabula.** Dažādu sugu augu aukstumizturība, ko raksturo augstākā temperatūra, kas var izraisīt to bojājumus

	<b>Blīvums</b> ( $\times 10^3$ )( $\text{kg m}^{-3}$ )	<b>Koncentrācija iežos</b> ( $\text{mg kg}^{-1}$ )	<b>Koncentrācija nepiesārņotā</b> <b>augsnē</b> ( $\text{mg kg}^{-1}$ DM)	<b>Koncentrācija augos</b> ( $\text{mg kg}^{-1}$ DM)	<b>Toksiskā koncentrācija</b> <b>augos</b> ( )
Neaizvietojamās minerālvielas					
Cu	8.9	55	2–100	4–15	
Fe	7.9	60 000	7000–55000	140	
Mn	7.4	950	100–4000	15–100	
Mo	10.2	1.5	0.2–5	1–10	
Zn	7.1	70	10–300	8–100	1000 $\mu\text{g L}^{-1}$
Nebioģēnie elementi					
As				0.02–7	
Cd	8.7	0.2	0.01–0.7	0.1–2.4	
Co	8.9	25	1–40	0.05–0.5	
Cr	7.2	100	5–3000	0.2–1	
Hg	13.6	0.08		0.005–0.02	
Ni	8.9	75	10–00	1	
Pb	11.3	13	2–200	1–13	
Sn	7.3	2			

šķīdības dēļ augsnē. Savukārt, Pb, kas var lokāli uzkrāties ārkārtīgi augstā koncentrācijā (piemēram, šoseju malās) augiem ir mazpieejams, jo ir maz šķīstošs un stipri saistās ar augsnes daļiņām. Arī vairāki augiem nepieciešami minerālelementi pēc definīcijas ir smagie metāli – Fe, Mo, Mn, Cu, Zn. Bez tam, Ni, V, Co, W un Cr ir potenciāli toksiski elementi ar iespējamām fizioloģiskajām funkcijām atsevišķos mikroorganismos, bet mazākā mērā augos. Savukārt, As, Hg, Ag, Sb, Cd, Pb un U ir vairāk vai mazāk toksiski smagie metāli bez barības elementu funkcijām.

Bieži vien kopā ar smago metālu toksiskuma un aizsardzības reakcijām augos analizē arī ar tādu metālu kā alumīnijs (Al) saistītās problēmas. Jāņem vērā, ka pēc savām īpašībām Al nevar pieskaitīt smagajiem metāliem, jo tā blīvums ir tikai  $2.7 \text{ g cm}^{-3}$ . Tomēr, Al toksiskums ir primārais faktors, kas ierobežo augu augšanu un produktivitāti stipri skābās augsnēs ( $\text{pH} \leq 5$ ), tāpēc tā analīze saistībā ar pielāgošanos augsnes ķīmiskā sastāva īpatnībām ir lietderīga.

Dabiski smagie metāli sastopami atbilstoši sāļu veidā izkļiedēti iežos, un tikai nelieli to daudzumi pakāpeniski nonāk augsnē, atsevišķos gadījumos radot augsnes ar augstām atsevišķu metālu koncentrācijām. Atsevišķas augu sugas ir pielāgojušās eksistencei šādās augsnēs (skatīt sadaļu 7.3.5.3.). Bez tam, vulkānu izvirdumi iznes zemes virspusē lielus daudzumus Cd, Cr, Cu, Hg,

Mn, Zn saturošu materiālu, radot ilglaicīgas vides piesārņojuma problēmas. Lielākā daļa ar smagajiem metāliem izraisīto problēmu rada smago metālu nonākšana vidē antropogēnās darbības rezultātā. Lauksaimniecībā minerālmēsļu izmantošana ir labi zināms ķīmiskā piesārņojuma veids, kas bez augiem nepieciešamajiem elementiem piemaisījumu veidā var saturēt arī būtisku daudzumu Cd, Cr, Ni un Pb. Īpašs riska faktors ir attīrīšanas iekārtu nosēdēju un to produktu izmantošana mēslošanā, jo tās var saturēt ļoti augstas dažādu smago metālu koncentrācijas, atkarībā no notekūdeņu veida. Arī augu aizsardzības līdzekļi var saturēt smagos metālus. Rūpnieciskais piesārņojums ar smagajiem metāliem saistīts galvenokārt ar derīgo izrakteņu iegūšanu un pārstrādi. Tā piemēram, ogļu raktuves ir As, Cd un Fe avots. Ievērojama daļa piesārņojuma nāk arī no enerģijas ieguves rūpniecām, kas izdala vidē Se, B, Cd, Cu, Zn, Cs un Ni.

Tā kā daudzi no smagajiem metāliem ir augiem neaizvietojami minerālelementi, ietilpstot dažādu proteīnu sastāvā vai ir enzīmu reakciju kofaktori, jautājums par to toksiskumu nav viennozīmīgi uztverams. Tomēr, jāņem vērā, ka jebkādu jonu uzkrāšanās augu šūnās pārmērīgā daudzumā izsauc kopējo jonu līdzsvaru un var radīt fizioloģiskas problēmas. Smagajiem metāliem ir arī specifiskas ķīmiskās īpašības, kas izraisa to nelabvēlīgos efektus. Lielākā daļa smago metālu ir t.s. pārejas metāli ar nepilnīgi piepildītu

$\delta$ -orbitāli un fizioloģiskos apstākļos tie ir katjonu formā. Atbilstoši aerobisko šūnu iespējamajam fizioloģiskajam redoksstāvokļa diapazonam no  $-420$  līdz  $+480$  mV, smagos metālus var iedalīt redoksaktīvajos un neaktīvajos. Ja metālam redokspotenciāls ir zemāks nekā bioloģiskajām molekulām, tas nevar piedalīties bioloģiskajās redoksreakcijās. Pamatojoties uz šo principu,  $\text{Fe}^{2+}$  un  $\text{Cu}^+$  ir redoksaktīvi un var ierosināt  $\text{O}_2^-$  veidošanos Fentona reakcijā, bet  $\text{Ag}^{2+}$  nav aktīvs. Otrs smago metālu toksiskuma mehānisms ir saistīts ar to spēju spēcīgi piesaistīt skābekļa, slāpekļa un sēra atomus. Tā piemēram, smago metālu katjons var piesaistīties enzīmu cisteīna atliekām to reakcijas centros, veidot nešķīstošu sulfīdu savienojumu un, tā rezultātā, inaktivēt enzīmu. Trešā toksiskuma iespēja attiecas uz smago metālu spēju aizvietot enzīmu molekulu aktīvajos centros esošos metālu jonus, izraisot aktivitātes inhibēšanu vai zudumu. Divvērtīgie katjoni (piemēram,  $\text{Co}^{2+}$ ,  $\text{Ni}^{2+}$  un  $\text{Zn}^{2+}$  var aizvietot Rubisco aktīvā centra  $\text{Mg}^{2+}$ , kas noved pie aktivitātes zuduma. Savukārt, kalmodulīnam  $\text{Ca}^{2+}$  vietā piesaistoties  $\text{Cd}^{2+}$  vai  $\text{Pb}^{2+}$ , zūd tā spēja regulēt Ca-atkarīgos šūnas procesus.

Smago metālu pieejamība augiem ir primāri atkarīga no fizikāli ķīmiskās formas, kādā tie atrodas augsnē, bet arī no augsnes īpašībām un ar konkrēto auga sugu saistītām minerālvielu uzņemšanas īpatnībām. Jāņem vērā, ka smagie metāli nonāk augos ar to pašu fizioloģisko mehānismu starpniecību kā neaizvietojamie minerālelementi, tāpēc faktori, kas kopumā veicina minerālvielu pieejamību un uzņemšanu, uzlabo arī smago metālu nonākšanu saknēs. Tā piemēram, dzelzs trūkuma apstākļi, kas veicina tā uzņemšanu, pozitīvi ietekmē arī urāna uzņemšanu. Lai nonāktu šūnu citoplazmā, smagajiem metāliem jāšķērso plazmatiskā membrāna, kurā lokalizētas vairākas potenciālās transporta sistēmas.

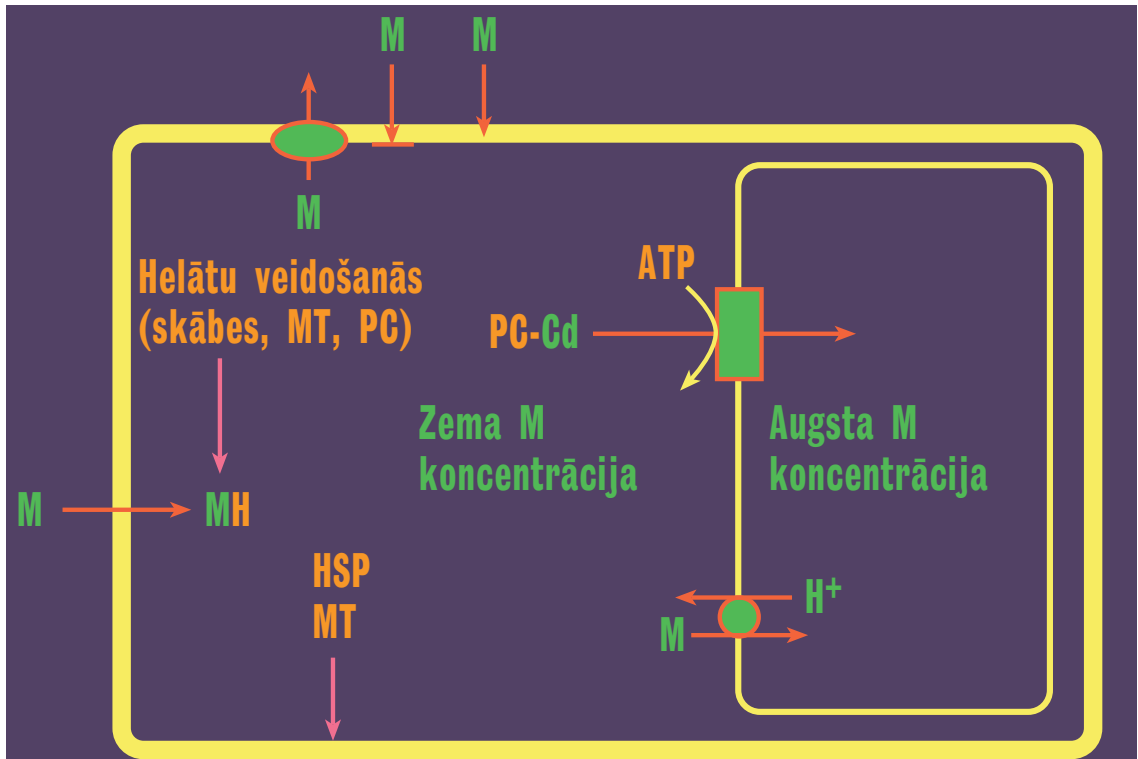
Jautājums par smago metālu sensoriem augos pagaidām palicis neatrisināts. Līdz šim ierobežotu eksperimentu rezultāti ļauj domāt, ka vismaz viens no sensoru veidiem varētu būt saistīts ar ciklisko nukleotīdu vadītajiem katjonu kanāliem (CNGC; angl. *cyclic nucleotide-gated cation channel*), kas salīdzinoši labi izpētīti zīdītāju sistēmās, kur tie piedalās redzes un garšas receptijā. Augos CNGC ir caurlaidīgi  $\text{K}^+$  un  $\text{Na}^+$ , un, iespējams, piedalās  $\text{Ca}^{2+}$

izplūdē no šūnas hipersensitīvās reakcijas laikā patogēnu rezistences reakcijās. Pētījumi ar  $\text{Pb}^+$  rāda, ka CNGC sistēma ir iespējamie smago metālu sensori.

Signālu pārneses sistēma, kas darbojas smago metālu uztveršanas gadījumā un noved pie aizsarproteīnu gēnu ekspresijas un sekojošas to sintēzes, principā ir līdzīga tām, kas piedalās citu nelabvēlīgo vides apstākļu uztveršanā. Principiālie komponenti tajā ir Ca-kalmodulīna sistēma, hormoni etilēns, jasmonāti un salicilskābe, aktīvo skābekļa formu signālsistēma, NO, mitogēna aktivētās proteīnkināzes fosforilācijas kaskāde. Paaugstināts iekššūnas Ca līmenis ir nepieciešams priekšnoteikums smago metālu izturības tālākam pieaugumam. Ūdeņraža peroksīda koncentrācijas pieaugums šūnās var rasties tieši kā redoksaktīvo metālu darbības rezultāts, vai arī netieši, kā fotosintēzes inhibēšanas vai metabolisko bojājumu sekas. Tomēr, šūnas  $\text{H}_2\text{O}_2$  pieaugums darbojas arī kā signāls antioksidatīvās sistēmas indukcijai.

Smago metālu izturības mehānismi augiem pārsvarā saistīti ar spēju pārvietot tos uz vietām, kuras ir potenciāli mazāk jutīgas, kā arī, veidojot kompleksus savienojumus toksiskuma samazināšanai. Pārvietošanu panāk ar metālu helatoru palīdzību un efektīvu transporta sistēmu starpniecību. Otrs izturības aspekts attiecas uz mikorizu simbiozi, un to var uzskatīt par izvairīšanās stratēģiju, jo notiek uzņemto smago metālu sekvestrēšana sēnes šūnās. Jāņem vērā, ka metālu jonu pārvietošana no auga uz sēnes struktūrām kopumā dos pozitīvu efektu tikai tajā gadījumā, ja mikorizas sēnei būs lielāka šūnu izturība pret konkrēto metālu.

Vakuola ir galvenā smago metālu uzglabāšanas vieta augu šūnā. Šī mehānisma nodrošināšanai nepieciešamas efektīvas plazmatiskās membrānas (nonākšanai citoplazmā) un tonoplasta (nonākšanai vakuolā) transporta sistēmas (7.-0. attēls). CDF (angl. *cation diffusion facilitator*) transportieri (agrāk apzīmēti kā MTP, angl. *metal tolerance protein*) nodrošina pārejas metālu ( $\text{Zn}^{2+}$ ,  $\text{Cd}^{2+}$ ,  $\text{Co}^{2+}$ ,  $\text{Ni}^{2+}$ ,  $\text{Mn}^{2+}$ ,  $\text{Fe}^{2+}$ ) ieplūdi vakuolā. CDF transportieri darbojas kā metāls<sup>2+</sup>/H<sup>+</sup> antiporteri. *Arabidopsis thaliana* identificēts CDF grupas proteīns ZAT/AtMTP1, kas ir lokalizēts tonoplastā un kura pārekspresija uzlabo augu izturību pret Zn un



7.-1. attēls. Augstas Zn koncentrācijas apspiež miltrasas (*Erysiphe* sp.) slimības simptomu attīstību *Thlaspi caerulescens*. Attēls no [0].

palielina tā koncentrāciju sakņu šūnās augstas Zn pieejamības apstākļos. Nepieciešamības gadījumā smago metālu jonu pārvietošanu pretējā virzienā nodrošina NRAMP (angl. *natural resistance associated macrophage protein*) transportieri, kas ir specifiski divvērtīgajiem katjoniem. Piemēram, *A. thaliana* Fe trūkuma apstākļos inducējas *AtNRAMP3* un *AtNRAMP4* ekspresija, kuru produkti piedalās Fe remobilizācijā no vakuolām. NRAMP proteīni ir būtiski arī Mn homeostāzes nodrošināšanā, piemēram, mitohondriju Mn superoksiddismutāzes sintēzes nodrošināšanai Mn trūkuma apstākļos, kā arī, saistībā ar Cd toksiskumu. Transgēni *A. thaliana* augi ar bloķētu *AtNRAMP6* vai *AtNRAMP3* ir ar palielinātu izturību pret Cd, bet to pārekspresija izsauc Cd hipersensitivāti, kas apstiprina, ka zema vakuolu katjonu izplūdes aktivitāte ir nepieciešama potenciāli toksisko savienojumu kompartmentācijas uzturēšanai.

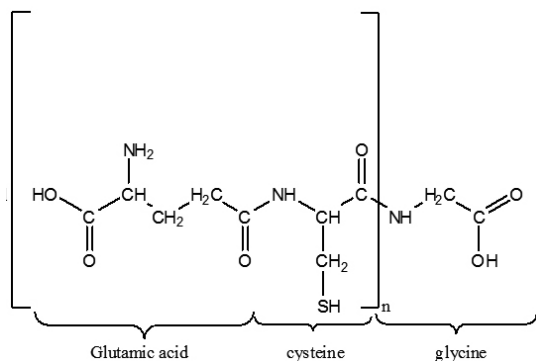
Viens no iespējamiem mehānismiem smago metālu izturībai ir saistīts ar samazinātu to

uzņemšanu šūnās. Tomēr šādu mehānismu darbības pierādījumi augos ir visai ierobežoti. Graudzāles *Holcus lanatus* saknēs fosfātu un arsēnu (As) uzņem ar vienas sistēmas starpniecību, bet pret As izturīgajiem genotipiem trūkst augstas efektivitātes uzņemšanas sistēmas. Otra iespēja būtu citoplazmā nonākušo jonu pārvietošana starpšūnu telpā atpakaļ cauri plazmatiskajai membrānai. Šādu aizsargmehānismu eksistence pierādīta baktērijās un dzīvnieku šūnās. Iespējams, ka CDF transportieriem līdzīgi proteīni augu šūnu plazmatiskajā membrānā var nodrošināt šādu aizsardzības mehānisma darbību.

Citoplazmā nonākušo smago metālu jonu helatācija ir būtiska stadija to detoksifikācijas un tālākas kompartmentācijas nodrošināšanā. Galvenās metālu helatoru grupas augos ir metalotioneīni, fitohelatīni, ferritīni, organiskās skābes un aminoskābes. Pirmo divu grupu helatori ir polipeptīdi ar zemu molekulas masu, ko raksturo augsts Cys saturs un unikāla metālu

piesaistīšanas spēja. Fitohelatīnu īpatnība ir to pakāpeniskā sintēze no tripeptīda glutiona ( $\gamma$ -glutamīl–cisteinil–glicīns) ar fitohelatīnu sintāžu starpniecību, nevis ar proteīnu sintēzes mehānismu kā metalotioneīniem. Fitohelatīnu principiālā struktūra ir ( $\gamma$ -glutamīl–cisteinil) $_n$ -glicīns, bet  $n$  var būt 2 līdz 11 (7.–0. attēls). Atsevišķām augu sugām fitohelatīniem–līdzīgo savienojumu strauktūras var būtiski atšķirties no klasiskā fitohelatīna jeb kadastīna struktūras. Tā piemēram, *Silene pombe* fitohelatīniem nav glicīna atliekas molekulas C galā (bezglicīna fitohelatīni), bet citiem glicīna vietā var būt Ala (Fabaceae), Ser (Gramineae), Glu (*Zea mays*) vai Gln (*Armoracia rusticana*).

Fitohelatīnu funkcijas visvairāk pētītas Cd piesārņojuma gadījumā, un tie ir nozīmīgi šo toksisko jonu transportēšanā un uzkrāšanā šūnās. Noskaidrots, ka būtiska audos uzņemtā Cd daļa ir saistīta ar fitohelatīniem un saistīšanās intensitāti inducē ekspozīcijas laiks. Tā piemēram, *Brassica juncea* 6 h no Cd apstrādes sākuma tikai 34% Cd jonu ir saistīti ar fitohelatīniem, bet šis daudzums pieaug līdz 60% nākamo 66 h laikā. Arī vienas sugas auga dažādos augos saistības pakāpe var atšķirties: kviešiem saistītajā frakcijā saknēs ir 82% Cd saknēs, bet tikai 12 līdz 19% lapās. Cd–fitohelatīna kompleksi būtiski atšķiras pēc to izmēriem. Kompleksi ar mazu mola masu darbojas kā īslaicīga Cd transporta forma no citoplazmas uz vakuolu, bet bet kompleksi ar lielu mola masu ir uzglabāšanas forma. Tonoplasta ABC (*ATP-binding cassette*) transportieru gēnu ekspresiju inducē apstrāde ar Cd, un tie var pārvietot gan fitohelatīnu,



**7.–1. attēls.** NaCl inducētā sukulence *Cakile maritima* augiem, kas izpaužas kā lapu biezuma(?) palielināšanās.

gan Cd–fitohelatīnu kompleksus. Jādomā, ka šī paša veida transportieru sistēma darbojas arī citu smago metālu gadījumā. *Arabidopsis thaliana* identificēti divi tonoplasta proteīni (AtABCC1 un AtABCC2), kas pārvieto As–fitohelatīnu kompleksus no citoplazmas vakuolā.

Liela mola masas fitohelatīnu kompleksu veidošanā ar Cd piedalās sulfīds, kas palielina gan piesaistītā Cd daudzumu uz vienu molekulu, gan kompleksa stabilitāti. Sulfīdu uz fitohelatīna kompleksu pārnēs cisteīna sulfīnāts, sēru saturošs asparagīnskābes analogs. Līdz ar to, kompleksa molekulāro struktūru var veidot CdS kristāliskā serde, kas pārklāta ar fitohelatīna molekulām.

Metalotioneīni ir cisteīnu bagātīgi saturoši proteīni ar salīdzinoši nelielu mola masu, kas piesaista metālus ar merkaptīda saiti. Augos atklātas četras tipiskās metalotioneīnu struktūras, kas būtiski atšķiras no tām, kādas ir citos organismos. Pirmā tipa metalotioneīniem raksturīgi seši Cys-X-Cys motīvi (ar “X” apzīmējot jebkādu aminoskābes atlieku), kas vienādi sadalīti starp diviem domēniem, kam pa vidu ir speisera sekvence apmēram 40 aminoskābju atlieku garumā, kas satur arī aromātiskās aminoskābes (*Pisum sativum*). Brassicaceae dzimtas augiem metalotioneīnu 1. tipa struktūras atšķiras ar īsāku speisera sekvenci un papildus Cys atlieku. Otrā tipa molekulās arī ir divi ar Cys bagāti domēni, bet molekulas sākumā ir Cys-Cys motīvs un N gala domēnā – Cys-Gly-Gly-Cys motīvs (*Lycopersicon esculentum*). Trešā tipa metalotioneīniem N gala domēnā ir tikai četras Cys atliekas, konsensus sekvence pirmajiem trīs ir Cys-Gly-Asn-Cys-Asp-Cys. Ceturtais Cys ietverts atsevišķā, stipri konservatīvā sekvencē Gln-Cys-X-Lys-Lys-Gly. Savukārt, sešas Cys atliekas molekulas C galā veido tipiskos Cys-X-Cys motīvus. Šī veida molekulas raksturīgas *Arabidopsis thaliana*. Ceturtais tipa metalotioneīniem raksturīgi trīs atsevišķi Cys domēni, katrs ar 5 vai 6 Cys, pārsvarā Cys-X-Cys motīvu veidā, bet starp domēniem atrodas 10 līdz 15 atlieku garas speicēru sekvences (*Triticum aestivum*). Pretstatā viendīgļlapjiem, divdīgļlapju 4. tipa metalotioneīnu molekulās ir papildus 8 līdz 10 aminoskābju atlieku sekvence N gala domēna sākumā. Interesanti, ka vairākām sugām raksturīgi gēni visu veidu metalotioneīniem, piemēram, *Arabidopsis thaliana*, *Oryza sativa*, *Saccharum*



*officinarum*. *Arabidopsis thaliana* ir pavisam septiņu metalotioneīna gēni, kas kodē pa diviem 1., 2. un 4 tipa un viens 3. tipa proteīniem. Atsevišķu metalotioneīnu gēnu ekspresija mainās attīstības laikā, piemēram, krasi pieaugot novecojošās lapās *Brassica napus*, *Arabidopsis thaliana* un citu sugu augiem. Iespējamā to funkcija varētu būt metaloproteīnu atbrīvoto vara jonu saistīšana un transports uz jaunākajām auga daļām.

Lielā daudzveidība metalotioneīnu sekvenču starpā liek domāt, ka arī to funkcijas varētu būt atšķirīgas. Tā piemēram, kviešu 4. tipa metalotioneīna gēns ir ekspresēts tikai sēklās to attīstības laikā un to regulē abscizskābe, tāpēc uzskata, ka tā funkcija ir sēklu dīgšanas laikā nepieciešamā cinka uzglabāšana. Augiem ar gaļīgiem augļiem (banāni, kivi, āboli) 3. tipa metalotioneīnu gēnu ekspresija ir augsta augļos to nogatavošanās laikā. Pārejo tipu metalotioneīnu gēnu ekspresijas aina nav tik vienkārša, bet var novērot atsevišķas kopīgas likumsakarības – 1. tipa gēnu ekspresija parasti ir augstāka saknēs nekā dzinumos, bet 2. tipa gēniem novērota pretējā likumsakarība. Bez smagajiem metāliem (Cu, Cd, Fe) metalotioneīnu gēnu ekspresiju augos inducē arī citi nelabvēlīgi vides apstākļi, piemēram, ievainošana, vīrusu infekcija, karstuma šoks, aukstums, saļums u.c. Tā piemēram, pierādīts, ka *Oryza sativa* 1. tipa metalotioneīns OsMT1a ir būtisks komponents sausuma izturības nodrošināšanā.

Ferritīni ir multimēri proteīni, kas molekulas centrā var uzglabāt līdz pat 4500 dzelzs atomiem. Pretstatā dzīvnieku ferritīniem, kas var uzglabāt arī citus smagos metālus (Cu, Zn, Cd u.c.), augu ferritīni piesaista tikai Fe. Ferritīna gēnu ekspresiju augos inducē dažādu nelabvēlīgu apstākļu ietekme un to regulē abscizskābe un aktīvās skābekļa formas. Jādomā, ka ferritīnu funkcijas nav tik daudz kā dzelzs uzglabāšanas formai, bet gan aizsardzībai pret Fe izraisītajiem oksidatīvajiem bojājumiem caur tiešu skābekļa aktivāciju.

Organisko skābju funkcijas metālu detoksifikācijā ir būtiskas Al gadījumā. Skābeņskābe veido alumīnija oksalātus griķiem, bet citronskābe – alumīnija citrātus *Hydrangea* augiem. Citrāti ir būtiski arī kā Cd un Ni detoksifikācijas formas. Arī ābolskābe un atbilstošie malāti piedalās gan metālu saistīšanā un to transportā ksilēmā, gan arī metālu

sekvestrēšanā vakuolās.

Viens no vairāk pētītajiem smagajiem metāliem augos ir Cd, jo daudzas augu sugas to intensīvi uzņem ar saknēm, kā arī, transportē uz virszemes daļām, uzkrājot, piemēram, augļos, kuru izmantošana pārtikā var radīt veselības problēmas. Cd dabiskais saturs augsnē parasti ir zems, bet tas piesārņo augsni atmosfēras nosēdumu veidā no raktuvēm, metālu kausēšanas, degvielas sadegšanas, fosfāta mēslojumiem, attīrīšanas iekārtu nosēdumiem. Kadmija jons augu audos nonāk ar to pašu nespecifisko transportkanālu starpniecību kā  $Fe^{2+}$ ,  $Ca^{2+}$  un  $Zn^{2+}$ . Tomēr, Cd hiperakumulātoram augam *Thlaspi caerulescens* ir specifiska Cd uzņemšanas sistēma, kuru neinhībē ekvimolāras  $Zn^{2+}$  koncentrācijas. Galvenā Cd sekvestrācijas vieta ir sakņu šūnu vakuolas. Bez ABC transportieru sistēmas, kas pārvieto Cd-fitoelatīnu kompleksus, Cd var nonākt vakuolā arī tiešā veidā ar CAX (angl. *cation/proton exchanger*) transportieru starpniecību, kas darbojas kā  $Cd^{2+}/H^{+}$  antiporti. Jādomā, ka CAX sistēma nav specifiska tikai Cd transportam un var pārvietot arī citus katjonus, piemēram, Ca un Mn.

Līdzība ķīmiskajās īpašībās starp Cd un Zn ļauj pieņemt, ka  $Cd^{2+}$  var aizvietot  $Zn^{2+}$  gan molekulu struktūrās, gan metabolisma reakcijās, izraisot toksiskuma simptomus. Pretstatā Cu un Zn, kuru kaitīgā ietekme augos galvenokārt saistīta ar fotosintēzes inhibēšanu, Cd piemīt arī būtiska genotoksicitāte. Cd var izraisīt arī oksidatīvā stresa situāciju, bet, atšķirībā no  $Cu^{2+}$ , tas nevar tieši veicināt aktīvā skābekļa formu rašanos. Tā vietā, iespējams, Cd darbojas caur enzimatisko antioksidantu (superoksiddismutāze, askorbāta peroksidāze, katalāze u.c.) aktivitātes inhibēšanu, izsaucot aktīvā skābekļa formu uzkrāšanos un lipīdu peroksidācijas intensifikāciju.

Svins (Pb) ir gan dabiski sastopams Zemes garozas elements, gan arī viens no būtiskākajiem vidi piesārņojošajiem smagajiem metāliem. Dažāda veida izplūdes gāzes, raktuves un metālu pārstrāde, sadzīvē un rūpniecībā izmantojamās elektriskās baterijas, minerālmēsli un pesticīdi ir būtiski svina piesārņojuma avoti. Lielākā daļa svina uzkrājas augsnes augšējā slāni, bet tā pieejamību būtiski ietekmē augsnes īpašības. Tā piemēram, Pb saistās ar augsnes organisko vielu. Augi var uzņemt Pb gan

no augsnes, gan atmosfēras aerosolu veidā. Svina savienojumu šķīdība augsnē pieaug pH diapazonā no 3.0 līdz 8.5, taču tā šķīdību pH 5.5 līdz 7.5. diapazonā ierobežo saistīšanās ar fosfātiem vai karbonātiem, tāpēc Pb pieejamība ir zema. Uz sakņu virsmas Pb saistās ar sakņu gļotku karboksilgrupām, kas veido būtisku barjeru un ierobežo uzņemšanu. Nonākot sakņu audos, Pb cieši saistās ar šūnapvalku galakturonskābes un glikuronskābes karboksilgrupām, kas ierobežo tā transportu tālāk pa apoplastu. Kopumā divdīgļlapjiem ir lielāka spēja uzkrāt Pb saknēs nekā viendīgļlapjiem. Transports cauri plazmatiskajai membrānai ir saistīts ar katjonu kanālu (piemēram,  $\text{Ca}^{2+}$  kanālu) darbību. Zemās koncentrācijās Pb transports saknēs pārsvarā ir pa apoplastu, bet augstākās koncentrācijās tas pārvietojas pa simplastu.

Pb fitotoksiskums šūnu līmenī ir saistīts ar enzīmu aktivitātes inhibēšanu (saistoties ar sulfihdrilgrupām), minerālās barošanās līdzsvara izjaukšanu, membrānu caurlaidības palielināšanos. Negatīvie fizioloģiskie efekti ir saistīti ar sēklu dīgšanas inhibēšanu (par 14 līdz 30% rīsiem) un dīgstu augšanas bremsēšanu (par 13 līdz 45% rīsiem). Sakņu stiepšanās inhibēšana arī ir tipiska augu reakcija uz Pb piesārņojumu augsnē jau 0.5  $\mu\text{M}$  koncentrācijā un tā notiek šūnu dalīšanās līmenī. Novēro arī fotosintēzes intensitātes un hlorofila sintēzes ātruma samazināšanos, kā arī, šūnu elpošanas inhibēšanu. Pb apstrāde izraisa endogēno oksidatīvo stresu caur netiešu ietekmi uz aktīvā skābekļa formu pieaugumu saistībā ar elektronu pārneses sistēmu darbības kavēšanu un skābekļa aktivācijas procesu intensifikāciju. Lai arī Pb samazina katalāzes aktivitāti, citu antioksidatīvo enzīmu aktivitātes Pb ietekmē var palielināties. Augu izturība pret Pb primām kārtām saistīta ar to spēju uzturēt zemu tā līmeni virszemes daļās, sekvestrējot jonus sakņu šūnu vakuolās. Būtiska nozīme ir Pb saistīšanai ar fitohelatīniem.

Hroms (Cr) ir septītais visvairāk sastopamais metāls Zemes garozā, un arī būtisks rūpniecības izraisītā vides piesārņojuma elements. Dabā hroms satopams divos stabilos oksidācijas stāvokļos, kā  $\text{Cr}^{3+}$  un  $\text{Cr}^{6+}$ , no kuriem sešvērtīgā forma ir būtiski toksiskāka, jo veido hromātus un dihromātus, kas labi šķīst ūdenī. Cr fitotoksiskums mikromolārās koncentrācijās izpaužas kā sēklu dīgšanas un

augu augšanas inhibēšana, hlorofila daudzuma samazināšana, hloroplastu un membrānu ultrastrukturāras izmaiņas, oksidatīvā stresa indukcija. Viens no iespējamiem Cr izturības mehānismiem ir pastiprināta metalotioneīnu sintēzes indukcija atbilstošo gēnu ekspresijas līmenī.

Alumīnijs (Al), pretstatā visiem iepriekš minētajiem, ir salīdzinoši viegls metāls, kas ir trešais visvairāk atrodamais elements uz Zemes pēc skābekļa un silīcija. Kā jau minēts iepriekš, Al toksiskums ir galvenais augu produktivitāti ierobežojošais faktors skābās augsnēs, kas sastāda apmēram 40% no lauksaimniecībā izmantojamās kopplatības. Al augsnē atrodas nešķīstošu aluminosilikātu un oksīdu formā. Augsnes pH samazinoties zem 5.0, Al heksahidrāts savienojums  $\text{Al}(\text{H}_2\text{O})_6^{3+}$  izšķīst augsnes šķīdumā un viegli nonāk augu saknēs, kur tas mijiedarbojas ar saviem mērķiem apoplastā, plazmatiskajā membrānā un citoplazmā. Al toksiskuma simptomi parādās dažādos laikos pēc ietekmes sākuma, no sekundēm un minūtēm līdz pat stundām un dienām. Iespējams, ka ilglaicīgā Al ietekme nav saistīta ar tā tiešu efektu, bet gan ir agrīnās ietekmes izraisītas vispārējās homeostāzes traucējumu sekas. Sakņu augšanas inhibēšana ir visagrāk novērojams Al toksiskuma simptoms, kas parādās jau dažu minūšu laikā. Saknes galiņa pārejas zona ir primārais Al toksiskuma mērķis, vispirms izraisot šūnu stiepšanās pārtraukšanu, kam seko arī sakņu dalīšanās bremsēšana. Būtiski mainoties sakņu morfoloģijai, tai skaitā, pasliktinoties spurgaliņu attīstībai, rodas samazināta un bojāta sakņu sistēma, kas tālāk pasliktina ūdens un minerālvielu uzņemšanu.

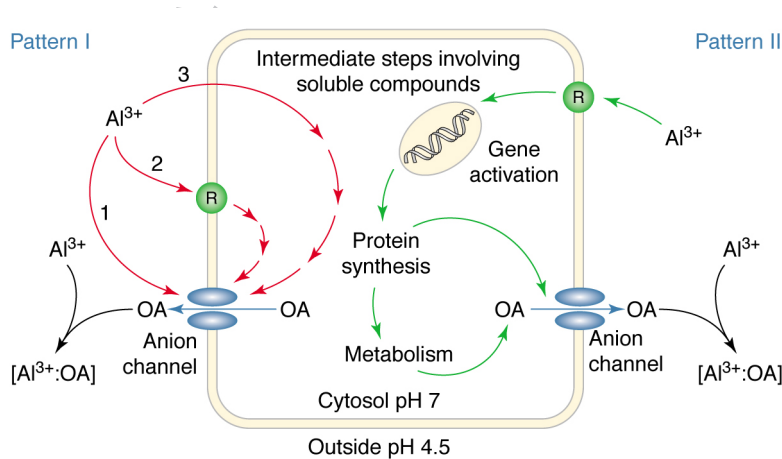
Bioķīmiskajā līmenī Al saistās ar noteiktām vietām apoplastā, domājams, ar šūnapvalka pektīnu frakciju, kas samazina tā kopējo stabilitāti un izmaina mehāniskās īpašības, kopumā padarot to stingrāku un samazinot šūnas stiepjamību.  $\text{Al}^{3+}$  tieši iedarbojas ar plazmatiskās membrānas lipīdu holīna daļām, aizvietojot citus katjonus, piemēram,  $\text{Ca}^{2+}$ , no kā izmainās membrānu plūstamības pakāpe. Uz plazmatiskās membrānas Al ietekmē aktivējas kallozes sintēze, iespējams, caur  $\text{Ca}^{2+}$  atbrīvošanos citoplazmā un tā stimulējošo ietekmi uz kallozi sintezējošo  $\beta$ -1,3-glikāna sintetāzi. Al

inducē arī plazmatiskās membrānas  $H^+$ -ATPāzes inhibēšanu, radot  $H^+$  gradienta samazināšanos, kas, savukārt, traucē normālu jonu transporta procesus norisi. Šī iemesla dēļ, kā arī, tieši iedarbojoties ar attiecīgajiem kanālproteīniem, inhibējas daudzu katjonu ( $Ca^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$ ,  $K^+$ ,  $NH_4^+$ ) uzņemšana šūnā. Savukārt, membrānu lipīdu peroksidācijas pieaugums Al ietekmē parādās tikai pēc 24 h un ilgākas ekspozīcijas.

Augu alumīnija rezistence ir saistīta ar diviem atšķirīgiem mehānismiem (7.–0. attēls). Pirmais ir Al jonu izslēgšana no sakņu apeksa, bet otrais – Al helatācija un detoksifikācija šūnu citoplazmā. Pirmie pierādījumi par izslēgšanas mehānisma darbību ir saistīti ar *Phaseolus vulgaris* šķirņu salīdzinājumu ar atšķirīgu Al izturību pēc ilgstošas apstrādes: izturīgais genotips izdala ar saknēm astoņkārtīgu citronskābes daudzumu, salīdzinot ar jutīgo genotipu. Savukārt, *Triticum aestivum* izturīgā šķirne izdala ābolskābi un uzkrāj būtiski mazāk Al sakņu apeksos. Kviešiem ābolskābe sīzdališanās sākas dažu minūšu laikā un ir lokalizēta tikai dažu milimetru zonā sakņu galiņos. Pētījumi ar daudzām augu sugām apliecina, ka organisko skābju izdališanās intensitāte no saknēm tiešām korelē gan ar augu Al izturību, gan ar Al koncentrāciju augsnē. Augsnē izveidojušies Al kompleksi ar skābēm ir augiem nepieejami un nevar tikt transportēti cauri membrānām. Dažām

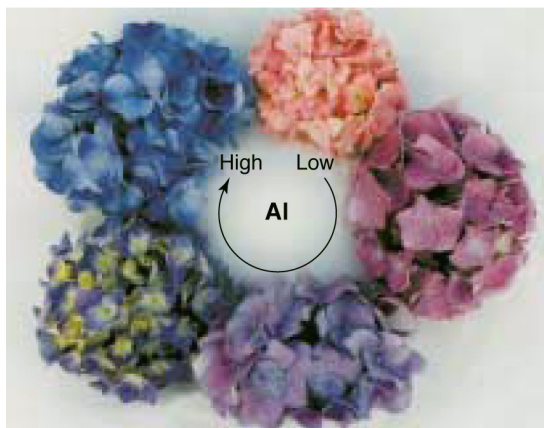
sugām organisko skābju izdališanās notiek ļoti ātri (*T. eastivum*, dažu minūšu laikā), bet citām nepieciešama būtiska lagfāze (*Secale cereale*, *Cassia tora*; pieaug 12 līdz 24 h laikā), kas rāda, ka reakcija ir inducējama un tai nepieciešama atbilstošu gēnu ekspresija un proteīnu sintēze. Domājams, ka skābju transportu ārā no citoplazmas nodrošina plazmatiskās membrānas anjonu kanāli, piemēram, CLC (*Cl channel*). Kviešiem Al izturības gadījumā aktivējas specifisks *ALMT1* gēns (*Al-activated malate transporter*), kura produkts nodrošina ābolskābes transportu ārā no šūnām un Al izturību.

Pētot augu sugas, kas uzkrāj Al lielā koncentrācijā virszemes daļās, piemēram, *Hydrangea macrophylla*, atklāts Al izturības detoksifikācijas mehānisms. Šī auga ziedlapas maina krāsu atkarībā no augsnes pH, kas izmaina Al pieejamību un Al uzkrāšanos. Zilo krāsu veido Al komplekss ar diviem fenolu dabas savienojumiem, delfinidīna 3-glikozīdu un 3-kafeolilkvinskābi (7.–0. attēls). *H. macrophylla* lapās var uzkrāt vairāk nekā 3000  $\mu g$  Al uz g DM, kas ir pārsvarā Al citrāta formā. Savukārt, griķiem (*Fagopyrum esculentum*) daļu Al izturības nodrošina skābeņskābes izdališana sakņu galiņu rajonā un sekojoša kompleksa veidošanās augsnē ar Al (izslēgšanas mehānisms), bet otru daļu izraisa Al uzkrāšana lapās (līdz 15 000  $\mu g$  Al uz g DM) Al oksalāta kompleksa veidā (detoksifikācijas mehānisms).



**7.–1. attēls.** Dažādu Modelis for the aluminium (Al)-stimulated secretion of organic acid anions (OA) from plant roots.

For Pattern I-type responses, Al activates an anion channel on the plasma membrane that is permeable to organic acid anions. This stimulation could occur in one of three ways: (1)  $Al^{3+}$  interacts directly with the channel protein to trigger its opening; (2)  $Al^{3+}$  interacts with a specific receptor (R) on the membrane surface or with the membrane itself to initiate a secondary-messenger cascade that then activates the channel; or (3)  $Al^{3+}$  enters the cytoplasm and activates the channel directly, or indirectly via secondary messengers. The Al-activated efflux from maize probably occurs by mechanism 1; the mechanism activating malate efflux from wheat is not known. In the Pattern II response,  $Al^{3+}$  interacts with the cell, perhaps via a receptor protein (R) on the plasma membrane, to activate the transcription of genes that encode proteins involved with the metabolism of organic acids or their transport across the plasma membrane. Organic acid anions form a stable complex with Al, thereby detoxifying  $Al^{3+}$  in the rhizosphere. Experiments have identified some of the components shown in the



**7.-1. attēls.** Dažādu augsnes Al koncentrāciju ietekme uz *Hydrangea macrophylla* ziedlapu krāsu. Al koncentrācija ziedlapās (no sārtās uz zilo) ir 51, 106, 640, 804 un 3959 mg Al kg<sup>-1</sup> DM. Attēls no [0].

#### 7.4.4.3. Augi – metālu hiperakumulatori

Pašlaik vairāk nekā 450 segsēkļu sugas ir identificētas kā smago metālu hiperakumulatori, kas ir mazāk nelā 0.2% visu zināmo sugu. Šādus augus parasti identificē augsnēs, kas ir ar dabiski augstu metālu saturu. Lielākoties tie ir vietējie endēmi un obligātie metalofīti, bet dažas fakultatīvo metalofītu sugas var augt arī ar metāliem nabadzīgās augsnēs. Līdz ar to, dažām sugām veidojas metalofilas un nemetalofilas populācijas. Hiperakumulatoru augu virszemes daļās uzkrātās metāla koncentrācijas ir tādas, kas citiem radniecīgiem, bet nepielāgotiem, augiem izsauc toksiskuma simptomus vai bojāeju. Galvenās īpašības, kas atšķir metālu hiperakumulatorus no tādiem augiem, kas neuzkrāj palielinātas to koncentrācijas, ir sekojošas: (1) ievērojami lielāka spēja uzņemt metālus no augsnes; (2) ātrāka un efektīvāka to transporta sistēma no saknēm uz dzinumiem; (3) būtiski lielāka spēja sekvestrēt un detoksificēt smagos metālus lapās. Vienkāršota hiperakumulatoru raksturīga pazīme ir konkrētā metāla dzinuma/saknes koncentrācijas attiecība >1. Izejot no vidējās konkrētā metāla koncentrācijas nepiesārņotā augsnē un metālus neuzkrājošo augu vidējām audu koncentrācijām, par hiperakumulatoriem var definēt tās augu sugas, kas uzkrāj 50 līdz 100 reizes augstākas

koncentrācijas par vidējām (7.-0. tabula).

Apmēram 25% hiperakumulatoru sugu ir no Brassicaceae dzimtas un, it īpaši, no šīs dzimtas divām ģintīm – *Thlaspi* un *Alyssum* (7.-0. tabula). Visvairāk hiperakumulatoru sugu ir tieši attiecībā uz Ni (75%), bet vismazāk (5 sugas) atrastas Cd uzkrājošās sugas, kas ir viens no toksiskākajiem smagajiem metāliem. Arī lielākā atrastā metāla koncentrācija ir tieši Ni gadījumā, kur Jaunkaledonijas kokauga *Sebertia acuminata* (Sapotaceae) lateksā 26% sausās masas veido Ni. No lakstaugiem vislielāko Ni koncentrāciju uzkrāj kāpostu dzimtas sugas *Peltaria emarginata* (34 g kg<sup>-1</sup>), *Thlaspi oxyceras* (35.6 g kg<sup>-1</sup>). Ievērojams Ni saturs ir arī Rubiaceae dzimtas tropiskā pameža krūmam *Psychotria douarrei* (32 g kg<sup>-1</sup>). Jāņem vērā, ka Ni toksiskums augu veģetatīvajos orgānos sākas no Ni koncentrācijas 10 līdz 15 mg kg<sup>-1</sup> sausās masas. Lielākais zināmais Zn uzkrājējs ir rozetes veidojošais sauso pļavu augs *Thlaspi caerulescens* (Brassicaceae; 10 g kg<sup>-1</sup>; 7.-0. attēls). Interesanti, ka dažas sugas spēj uzkrāt vairākus atšķirīgus metālus. *T. caerulescens* uzkrāj Pb, Zn, Cd, Ni; *Alyssum halleri* – Zn, Cd, Pb; *Eleocharis acicularis* – As, Cd, Cu, Zn.

Hiperakumulatoru sugu veiksmīgai adaptācija pamatā ir būtiskas izmaiņas divās īpašību grupās, kas saistītas ar jonu uzņemšanu un transportu, kā arī, audu izturību pret tiem. Fizioloģiskās īpašības, kas saistītas ar spēju pastiprināti uzņemt smagos metālus, parādās kā (1) pastiprināta jonu uzņemšana

**7.-1. tabula.** Jūras ūdens sāļumu veidojošie joni un to koncentrācijas okeāna ūdenī

Elements	Vidēji augsnēs (mg kg <sup>-1</sup> DM)	Vidēji augos (mg kg <sup>-1</sup> DM)	Sliekšnis hiperakumulatoriem (mg kg <sup>-1</sup> DM)
As	1–40	0.009–1.5	1000=0.1%
Cd	1–2	0.03–0.5	100=0.01%
Co	8	0.1–10	1000=0.1%
Cr	5–1000	0.2–1	1000=0.1%
Cu	2–60	2–20	1000=0.1%
Hg	<0.1	0.005–0.2	1000=0.1%
Mn	100–4000	1–700	10000=1%
Ni	2–200	0.4–4	1000=0.1%
Pb	10–150	0.1–5	1000=0.1%
Sb	<1	0.3–2	1000=0.1%
Se	1–2	0.01–0.2	1000=0.1%
Tl	1	0.1	1000=0.1%
Zn	25–200	15–150	10000=1%



**7.-1. tabula.** Jūras ūdens sāļumu veidojošie joni un to koncentrācijas okeāna ūdenī

Suga	Elements	Koncentrācija (mg kg <sup>-1</sup> )
<i>Alyssum bertolonii</i>	Ni	10900
<i>Alyssum caricum</i>	Ni	12500
<i>Alyssum corsicum</i>	Ni	18100
<i>Alyssum heldreichii</i>	Ni	11800
<i>Alyssum markgrafii</i>	Ni	19100
<i>Alyssum murale</i>	Ni	4730-20100
<i>Alyssum murale</i>	Ni	15000
<i>Alyssum pterocarpum</i>	Ni	13500
<i>Alyssum serpyllifolium</i>	Ni	10000
<i>Azolla pinnata</i>	Cd	740
<i>Berkheya coddii</i>	Ni	18000
<i>Corrigiola telephifolia</i>	As	2110
<i>Eleocharis acicularis</i>	Cu	20200
<i>Eleocharis acicularis</i>	Zn	11200
<i>Eleocharis acicularis</i>	Cd	239
<i>Eleocharis acicularis</i>	As	1470
<i>Euphorbia cheiradenia</i>	Pb	1138
<i>Isatis pinnatifida</i>	Ni	1441
<i>Pteris biaurita</i>	As	~2000
<i>Pteris cretica</i>	As	~1800
<i>Pteris cretica</i>	As	2200-3030
<i>Pteris quadriaurita</i>	As	~2900
<i>Pteris ryukyuensis</i>	As	3647
<i>Pteris vittata</i>	As	8331
<i>Pteris vittata</i>	As	~1000
<i>Pteris vittata</i>	Cr	20675
<i>Rorippa globosa</i>	Cd	>100
<i>Schima superba</i>	Mn	62412
<i>Solanum photeinocarpum</i>	Cd	158
<i>Thlaspi caerulescens</i>	Cd	263



**7.-1. attēls.** Augstas Zn koncentrācijas apspiež miltrasas (*Erysiphe* sp.) slimības simptomu attīstību *Thlaspi caerulescens*. Attēls no [0].

saknēs; (2) efektīvs metālu transports pa simplastu ar samazinātu sekvestrēšanu sakņu šūnu vakuolās; (3) palielināta saknes-dzinuma transporta intensitāte; (4) efektīvi metālu sadalīšanas mehānismi un liela vakuolu uzglabāšanas kapacitāte dzinuma šūnās. Principā visas minētās īpašības pašas par sevi veicina arī toleranci, jo tā rezultātā metālu joni nonāk iespējamās uzglabāšanas vietās. Papildus tam, nepieciešama palielināta spēja sintezēt metālu helātus, kas, saistoties ar metālu joniem, veido gan transporta, gan uzglabāšanas formas. Salīdzinot hiperakumulatoru sugas *Arabidopsis halleri* un *Thlaspi carulescens* ar radniecīgo modeļsugu *Arabidopsis thaliana* (*A. halleri* un *A. thaliana* gēnu kodējošos reģionos parāda 94% sekvenču identitāti), konstatēts, ka hiperakumulatoriem raksturīga virkne ar metālu homeostāzi saistītu gēnu, kuri ir ar būtiski augstāku ekspresijas līmeni. Šie gēni ir saistīti ar uzņemšanu šūnās (dažādi ZIP grupas proteīni un IRT3), ksilēmas piepildīšanu un iztukšošanu (P-tipa ATPāze HMA4, MATE tipa citrāta translokators FRD3), sekvestrēšanu vakuolās (P-tipa ATPāze HMA3, CDF proteīni MTP1 un MTP8), remobilizāciju no vakuolas (NRAMP3), endomembrānu transportu (CDF tipa proteīns MTP11), metālu helātu transportu [YSL (angl. *yellow stripe-like*) proteīni], metāla ligandu sintēzi (dažādi nikotiānamīna sintēzes NAS tipa proteīni).

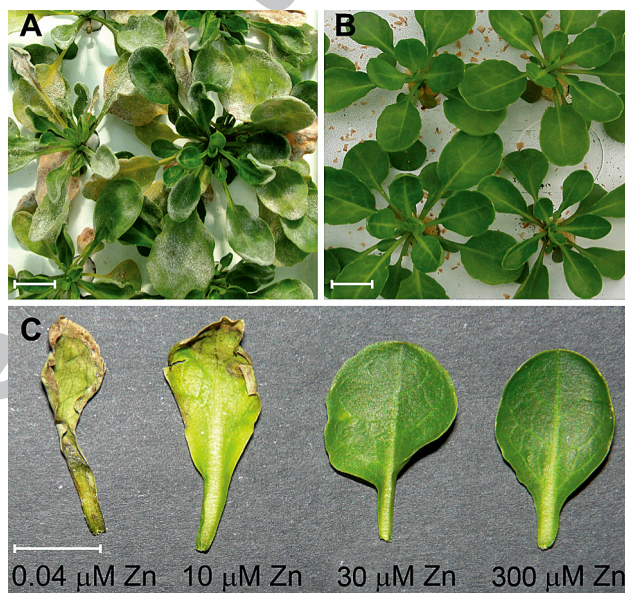
HMA4 (*heavy metal ATPase*) kodē P-tipa ATPāzi, kas ir plazmatiskajā membrānā lokalizēts sūknis Zn un Cd nogādāšanai ksilēmā. *A. halleri* saknē un dzinumā šis gēns ir īpaši augstā ekspresijas līmenī, un tas genomā tas ir segregēts ar četrām galvenajiem kvantitatīvo pazīmju lokusiem, kas nosaka Zn un Cd izturību un uzkrāšanos. HMA4 promotori ir galvenokārt aktīvi vadaudu sistēmā. Pētot augus ar modificētu HMA4 ekspresijas līmeni noskaidrots, ka Zn uzkrāšanai un pilnai hiperizturībai pret Zn un Cd ir nepieciešams augsts gēna ekspresijas līmenis. Tomēr, *A. thaliana* transgēnās līnijas, kas augstā līmenī ekspresē HMA4, lai arī spēj intensificēt Zn transportu, ir ar palielinātu jutību gan pret Zn, gan pret Cd. Tātad, veiksmīgai metāla detoksifikācijai kritiski nepieciešama vēl kādu gēnu paaugstināta ekspresija. Šāds iespējama kandidāts ir MTP1 ar augstu ekspresijas līmeni gan saknēs, gan dzinumā. MTP1 kodē tonoplasta proteīnu, kas transportē

Zn vakuolā. Arī *MTP1* genomā ir segregēts ar kvantitatīvo pazīmju lokusu, kas atbild par Zn izturību. *MTP1* pārekspressija *A. thaliana* dzinumā tiešām paaugstina Zn uzkrāšanos dzinumā.

Interesants ir jautājums par metālu hiperakumulatoru augu izcelšanās evolucionāro un funkcionālo jēgu. Šajā sakarā izvirzītas dažādas hipotēzes, kas uzsver (1) metālu izturību/aizvākšanu, (2) sausuma izturību, (3) mijiedarbību ar blakus esošajiem augiem, un (4) aizsardzību pret dabiskajiem ienaidniekiem. Atbilstoši pirmajai hipotēzei, īpatnējais metālu uzkrāšanas veids (dzinumos, nevis saknēs) dod iespēju aizvākt jonus no augiem, nobirdinot ar metāliem piepildītās lapas. Savukārt, metāla helāti varētu darboties kā osmolīti vai osmoprotektanti sausuma gadījumā. Tomēr, šīm pirmajām divām hipotēzēm šobrīd praktiski nav nekādu eksperimentālo pierādījumu. Trešā hipotēze skaidro metālu uzkrāšanu un ar metāliem piesātināto lapu nobirdināšanu kā alelopātijas veidu, bagātinot augsnes virskārtu ar citiem augiem nelabvēlīgiem savienojumiem augstā

koncentrācijā. Šīs hipotēzes apstiprinājumam veikto eksperimentu rezultāti ir pretrunīgi. Vislielāko interesi ir izraisījusi aizsardzības hipotēze, pamatā uzsverot iespēju aizsargāties pret augēdājiem. Viennozīmīgi ir skaidrs, ka Ni, Cd, Zn, As un Se augu audos var veiksmīgi darboties kā augēdājiem posmkājiem antinutritīvi vai toksiski savienojumi. Barības izvēles testos pierādīts, ka augēdāji dod priekšroku tiem *Thlaspi caerulescens* augiem, kuru lapas satur mazāk Zn, un tiem *Senecio coronatus*, kuru lapas satur mazāk Ni, tātad, posmkāji spēj uztvert atšķirības metālu koncentrācijā.

Lai arī sākotnēji netika postulēta ideja par metālu hiperuzkrāšanas iespējamo nozīmi aizsardzībā pret patogēnu izraisītām slimībām, iegūti pārliecinoši eksperimentāli pierādījumi tam, ka *Thlaspi caerulescens*, kas aug augsnē ar palielinātu metālu saturu (jebkurš no Zn, Ni vai Cd), inhibē baktēriju patogēna *Pseudomonas syringae* pv. *maculicola* augšanu. Bez tam, palielinātas augsnes Zn koncentrācijas izsauc progresīvu miltrasas (*Erysiphe* sp.) simptomu attīstību uz augu lapām (7.-0. attēls).



**7.-1. attēls.** Augstas Zn koncentrācijas apspiež miltrasas (*Erysiphe* sp.) slimības simptomu attīstību *Thlaspi caerulescens*. Attēls no [0].

## 7.4.5. GAISA SASTĀVS

Augiem nepieciešamās vielas no gaisa ir skābeklis ( $O_2$ ) un ogļskābā gāze jeb ogļekļa dioksīds ( $CO_2$ ), kurus attiecīgi patērē šūnu elpošana un fotosintēzes bioķīmiskās reakcijas. Kā jau minēts iepriekš, abas gāzes gaisā ir noteiktā daudzumā, kuram augi principā ir pielāgojušies, un tāpēc ar to trūkums var rasties tikai atsevišķās situācijās, piemēram, applūdušā augsnē vai fizioloģisku iemeslu dēļ, piemēram, augiem aizverot atvārsnītes. Saistībā ar globālajām klimata izmaiņām, kur viens no pamatprocesiem ir  $CO_2$  uzkrāšanās atmosfērā, jautājums par augu reakciju uz palielinātu  $CO_2$  koncentrāciju varētu būt diskusijas vērts.

Viena no galvenajām gaisa kvalitātes problēmām, kas skar ne tikai cilvēkus, bet arī augus, ir fotoķīmiskais smogs. Dažādu rūpniecības procesu un transporta izmešu izdalītajām gāzveida ķīmiskajām vielām savstarpēji reaģējot atmosfēras zemākajā slānī Saules gaismas ietekmē, veidojas piesārņojums, kas sastāv no slāpekļa oksīdiem, ozona, aldehīdiem, peroksiacetilnitrāta un gaistošajiem organiskajiem ogļūdeņražiem. Slāpekļa oksīdi, galvenokārt NO formā, rodas fosilās degvielas sadegšanas laikā, degvielas pussadedegšanas produktiem reaģējot ar gaisa skābekli un slāpekli un tālāk iesaistās fotoķīmiskajās reakcijās atmosfērā. Ozons ir spēcīgs oksidētājs, kas rodas no slāpekļa oksīdiem un gaistošajiem organiskajiem savienojumiem.

Fotooksidatīvā smoga rašanos var aprakstīt sekojoša shēma (7.–0. attēls). UV starojuma klātbūtnē ozons disociējas un kopā ar ūdeni izveido divus hidroksilradikāļus un molekulāro skābekli. Katrs hidroksilradikālis tālāk reaģē ar gaistošā organiskā ogļūdeņraža molekulu, veidojot peroksiradikāli un ūdeni. Nākamajā stadijā peroksiradikāļi reaģē ar slāpekļa oksīdu (NO), veidojot slāpekļa dioksīdu ( $NO_2$ ). Gaismas ietekmē  $NO_2$  veido NO, bet šajā reakcijā rodas brīvi skābekļa atomi, kas var izraisīt  $O_2$  pārvēršanos par  $O_3$ . Tā kā NO šajā ciklā reģenerējas, ozona veidošanās var turpināties, kamēr ir pieejami gaistošie organiskie ogļūdeņraži. Jāņem vērā, ka, lai arī cikla sākotnējā reakcija patērē vienu ozona molekulu, kopumā tajā izveidojas divas jaunas ozona molekulas.

Ķīmiskā rūpniecība ir gāzu maisījuma avots, kas sastāv pārsvarā no  $SO_2$ ,  $H_2S$ ,  $NO_2$ ,  $NH_3$  un HCl, bet metālapstrāde un būvmateriālu ražošana rada pārsvarā  $SO_2$  un HF. Industrializētajās zonās gaisa piesārņojuma elementi var sasniegt 20 līdz 24  $nL L^{-1}$   $NO_x$ , 12 līdz 18  $nL L^{-1}$   $O_3$  un 6 līdz 8  $nL L^{-1}$   $SO_2$ , bet fotoķīmiskā smoga apstākļos  $O_3$  koncentrācijas parasti ir būtiski augstākas, pārsniedzot pat 100  $nL L^{-1}$ .

Gāzveida gaisa piesārņojums ir saistīts arī ar t.s. "skābā lietus" rašanos. Nepiesārņota lietus pH ir tuvu 5.6, un nelielo paskābināšanos izsauc  $CO_2$  izšķīšana tajā, veidojot vieglu  $H_2CO_3$ . Savukārt, slāpekļa oksīdu un sēra dioksīda izšķīšana pazemina lietus pH līdz 3 – 4. Galvenā skābā lietus ietekme uz augiem nav tieša, jo augu audi ir samērā labi buferēti pret pH izmaiņām, bet gan netieša, mainot augsnes pH un, sekojoši, izmainot minerālvielu pieejamību augiem.

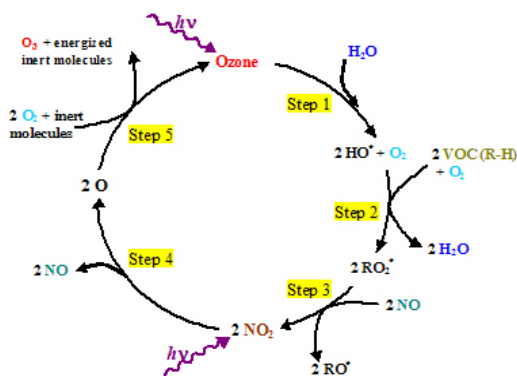
### 7.4.5.1. $O_2$ un $CO_2$

Pretstatā dzīvniekiem, kam ir specializēta sistēma  $O_2$  izplatīšanai organismā, augiem skābeklis iekšējā vidē pārvietojas difūzijas ceļā pa starpšūnu telpām. Kopumā, ņemot vērā lielākās daļās augu orgānu augsto virsmas/tilpuma attiecību,  $O_2$  piegāde augiem nerada problēmas. Izņēmums ir augi pārplūdušā augsnē un applūduši augi, kuru adaptācijas skābekļa trūkumam tuvāk analizētas sadaļā 0.0.0.0. Citos gadījumos hipoksijas situācija (skābekļa koncentrācijas samazināšanās) var attīstīties audos ar augstu metabolisko aktivitāti, it īpaši, ja tiem nav lielu starpšūnu telpu vai arī tie atrodas orgānu vidusdaļā tālu no  $O_2$  ieplūdes

vietām. Iekšējās skābekļa koncentrācijas būtiska samazināšanās ir raksturīga augļiem (āboli, avokādo), uzglabājamos saknēm (burkāni) un bumbuļiem (kartupeļi). Tā piemēram, augošos kartupeļu bumbuļos  $O_2$  koncentrācija būtiski samazinās virzienā no ārpusē uz centru, kur tā var būt pat zemāka par 5%. Adaptīvās īpašības, kas ļauj funkcionēt šādā vidē, ir daļēja šūnu elpošanas inhibēšana paralēli ar pirofosfāta koncentrācijas uzturēšanu augstā līmenī, kas darbojas kā alternatīvs enerģijas donors.

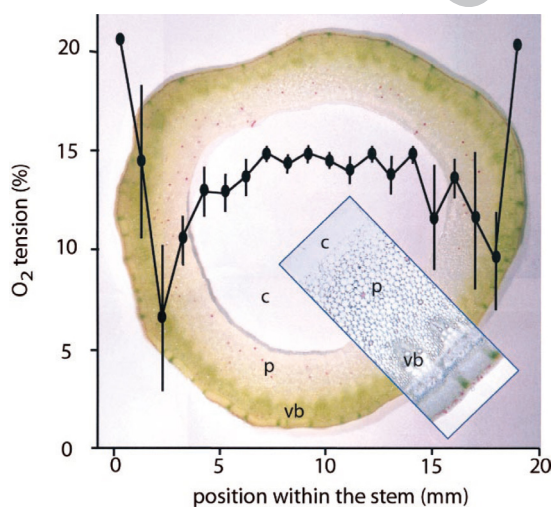
Zema skābekļa koncentrācija ir raksturīga arī atsevišķu sugu (*Arabidopsis thaliana*, *Vicia faba*, *Pisum sativum*) sēklu iekšienē, ko rada gaisu necaurļaidīgs sēklapvalks. *P. sativum*





**7.-1. attēls.** Augstas Zn koncentrācijas apspiež miltstrasas (*Erysiphe* sp.) slimību *Thlaspi caerulescens*. Attēls no [0].

sēklās O<sub>2</sub> koncentrācija ir tikai 1%, bet pēc sēklu apgaismošanas, skābekļa līmenis tajās būtiski paaugstinās sēklu fotosintēzes rezultātā. Interesanti, ka hipoksijas situācija ir arī augu floēmā un tās tuvumā esošajās šūnās. *Ricinus communis* augos O<sub>2</sub> līmenis samazinās no 21% stumbru ārpusē līdz 7% floēmas apkārtnē un tālāk atkal pieaug līdz 15% caurajā stumbra centrā (7.-0. attēls). Floēmai raksturīgs zems ATP/ADP līmenis, kas rāda, ka skābekļa trūkums būtiski ierobežo metabolismu. Metaboliskā adaptācija šādai situācijai ir saistīta ar pakāpenisku pienskābes un etanola fermentācijas indukciju, samazinoties O<sub>2</sub> koncentrācijai.



**7.-1. attēls.** Augstas Zn koncentrācijas apspiež miltstrasas (*Erysiphe* sp.) slimību *Thlaspi caerulescens*. Attēls no [0].

Prognozē, ka CO<sub>2</sub> koncentrācija atmosfērā paaugstināsies no 370 līdz 550 μmol uz molu gaisa līdz šī gadsimta vidum. Principā uzskata, ka tam būs pozitīva ietekme uz tipiskiem C<sub>3</sub> augiem, jo Rubisco oksigenāzes reakcija efektīvi inhibēsies šādā CO<sub>2</sub> koncentrācijā un samazināsies enerģijas zudumi fotoelpošanas dēļ. Līdz ar to, C<sub>3</sub> augu fotosintēzes ātrums var palielināties par 30 līdz 40%. Augiem ar C<sub>4</sub> fotosintēzes metabolismu prognozējams pieaugums būs ievērojami mazāks, jo to CO<sub>2</sub> fiksācijas sistēmi ir tuvu piesātinājumam pašreizējā CO<sub>2</sub> koncentrācijā. Jāņem vērā, ka viens no tiešajiem efektiem paaugstinātam CO<sub>2</sub> saturam atmosfērā ir atvārsnišu caurlaidības samazināšanās. Dubultojušies ešošajai CO<sub>2</sub> koncentrācijai, daudzu sugu augiem atvārsnišu caurlaidība samazinās par 30 līdz 40%. Tā rezultātā, samazināsies arī transpirācijas intensitāte un, lapu dzesēšanas spējai samazinoties, palielināsies lapu temperatūra. Teorētiski, kultūraugu ražas uz CO<sub>2</sub> fiksācijas pieauguma rēķina varētu palielināties par 30%, taču problēmas varētu radīt vienlaicīgais temperatūras pieaugums. Piemēram, rīsiem temperatūras paaugstināšanās virs 26 °C izsauc 10% ražas samazinājumu uz katru grādu.

#### 7.4.5.2. Slāpekļa oksīdi

Slāpekļa oksīdi NO un NO<sub>2</sub> nonāk atmosfērā galvenokārt ar transportlīdzekļu izplūdes gāzēm. Pilsētās ar augstu O<sub>3</sub> saturu gaisā NO strauji oksidējas par NO<sub>2</sub>. Kopumā slāpekļa oksīdus apzīmē kā NO<sub>x</sub>.

Atvārsnītes ir galvenais ceļš NO<sub>2</sub> nonākšanai augi audos, bet caur kutikulu var tikt uzņemti ne vairāk kā 5% no kopējā audos nonākušā NO<sub>2</sub> daudzuma. Līdz ar to, atvārsnišu caurlaidība principiāli regulē no gaisa uzņemtā NO<sub>2</sub> daudzumu. Būtiska daļa augos caur atvārsnītēm nonākošā NO<sub>2</sub> var tikt izmantota slāpekļa asimilācijai un tālāk minerālās barošanās nodrošināšanai. Šī iemesla dēļ, it īpaši, slāpekļa deficīta apstākļos, zināmām salīdzinoši zemām NO<sub>x</sub> koncentrācijām būs pozitīva ietekme uz augu fizioloģisko stāvokli un augšanu.

NO<sub>x</sub> toksiskums ir lielā mērā saistīts ar konkrēto formu šķīdību. NO<sub>2</sub> strauji reaģē ar ūdeni, bet NO ir gandrīz nešķīstošs. Arī NO<sub>2</sub> absorbcija augu audos ir strauja, izraisot iekšējās vides paskābināšanos.



Iespējami  $\text{NO}_2$  asimilācijas mehānismi apoplastā ir disproporcionēšanas reakcija, kā rezultātā ūdens klātbūtnē veidojas gan  $\text{NO}_3^-$ , gan  $\text{NO}_2^-$ , gan arī tā reakcija ar askorbīnskābi vai citiem antioksidantiem, veidojot  $\text{H}^+\text{NO}_2^-$ .  $\text{NO}_2^-$  ir toksiski augstā koncentrācijā, bet  $\text{NO}_3^-$  iesaistās nitrāta metabolismā.

No otras puses,  $\text{NO}_x$  ir gāzveida brīvais radikālis, kas var viegli atdot elektronu un izraisīt aktīvā skābekļa formu veidošanās pieaugumu, ja elektronu akceptors ir skābeklis.  $\text{NO}_2$  var sākt brīvo radikāļu ķēžu reakciju iniciāciju, reaģējot ar membrānu lipīdu taukskābēm. Hlorofila satura samazināšanās arī ir sekas no  $\text{NO}_2$  ietekmes uz hlorofila saturošajiem tilakoīdu membrānu proteīniem to konformācijas izmaiņu dēļ. Augstā koncentrācijā  $\text{NO}_2$  izraisa aukūtus lapu bojājumus, kas izpaužas kā hlorotiski pelēki vai brūni plankumi starp vēnām vai lapu malu hloroze, bet hroniska (ilgstoša) ekspozīcija zemākām koncentrācijām samazina aiugu augšanu. Ņemot vērā  $\text{NO}_x$  brīvā radikāļa raksturu, ir saprotams, ka augu rezistences mehānismi ir saistīti galvenokārt ar iekšējās vides antioksidatīvo aizsardzību.

Fotoisntēzes intensitātes samazināšanās  $\text{NO}_x$  ietekmē noteik jau tādās koncentrācijās, kas neizraisa redzamus augu bojājumus.  $\text{NO}_2$  un  $\text{NO}$  ietekme uz fotosintēzi ir papildinoša, bet  $\text{NO}$  ietekme parādās būtiski agrāk. Pretstatā citu gāzveida piesārņojumu ietekmei, zemas un vidējas  $\text{NO}_2$  koncentrācijas lielākajai daļai augu sugu nesamazina Rubisco aktivitāti, bet gan stimulē to. Tāpēc jādomā, ka  $\text{NO}_x$  izraisītā fotosintēzes inhibēšana ir saistīta ar divu procesu, nitrāta redukcijas un oglekļa asimilācijas, konkurenci par NADPH izmantošanu. Arī paaugstinātais skābums  $\text{NO}_2$  ietekmē var samazināt gan elektronu plūsmas ātrumu fotosistēmās, gan fotofosforilāciju.

Vēl viens gāzveida slāpekļa piesārņojuma veids ir peroksiacetilnitrāts, fotooksidatīvā smoga komponents. Peroksiacetilnitrāts var oksidēt proteīnu un metabolītu (cisteīns, glutatons, liposkābe, metionīns) SH grupas, kā arī, NADH un NADPH, būtiski inhibējot redoksatkarīgo reakciju norisi. Gaismā peroksiacetilnitrāts būtiski inhibē fotosintēzes intensitāti, un šis efekts pieaug līdz ar gaismas intensitātes palielināšanos.

### 7.4.5.3. Ozons

Ozons kā gaisa piesārņotājs ir visciešāk saistīts ar oksidatīvā stresa parādībām augos. Kā toksisks gaisa piesārņotājs un fotoķīmiskā smoga sastāvdaļa ozons pirmo reizi aprakstīts 1958. gadā. Aprakstītie simptomi bija mazu sarkanas krāsas nekrotiski plankumiņu parādīšanās uz vīnogulāju lapām. Kopš tā laika simptomu apraksti ir paplašināti un tie ietver dažāda vieda bojājumus – bālganus plankumus, lielākus nekrotiskus apgabalus, sudrabotas virsmas parādīšanos utt, kas parādās daudzām sugām ozona ietekmē. Nekrotiskos plankumiņus iespējams inducēt arī eksperimentāli, apstrādājot augus ar augstām  $\text{O}_3$  dozām un pēc izskatītie atgādina tos bojājumus, kas tiek inducēti hipersensitīvās reakcijas laikā kā atbildes reakcija uz dažādiem biotiskajiem patogēniem. Bez akūtas ozona iedarbības var novērot arī hronisku iedarbību, kas izpaužas kā augu novecošanās paātrināšanās, vienlaicīgi ar vai bez makroskopisku nekrotisku laukumiņu parādīšanās.

Ozons jeb  $\text{O}_3$  ir daudz stiprāks oksidētājs nekā  $\text{O}_2$ , jo tā molekula satur vienu dubultsaiti un vienu vienkāršo saiti, kas izraisa nobīdītus p-elektronus, kuri ir vairāk reaģētspējīgi. Skābekļa gadījumā ir jāpievada vairāk enerģijas, lai parādītos tā potenciālais toksiskums, veidojoties aktīvā skābekļa formām. Ozonu faktiski var uzskatīt par aktīvo skābekļa formu, jo tā redukcijas potenciāls (spēja pievienot elektronus) ir 2.07 V, salīdzinot ar 1.23 V  $\text{O}_2$  gadījumā. Līdz ar to, ozons ir ļoti spēcīgs oksidētājs, kas var stāties ķīmiskās reakcijās ar dažādiem savienojumiem. Bez tam, ozons gan pēc molekulas masas, gan pēc difūzijas ātruma gaisā un blīvuma ir ļoti līdzīgs  $\text{CO}_2$ . Arī augā ozons nonāk tāpat kā  $\text{CO}_2$ , caur atvārsnītēm.

Lai novērtētu risku veģetācijai, lieto dažādas  $\text{O}_3$  sliekšņa koncentrācijas ekspozīcijas aprēķināšanas metodes, jo augu bojājumi korelē ar uzkrājošo ekspozīciju laikā. Tā piemēram, SUM60, ko lieto ASV, ir stundas koncentrāciju summa, kas pārsniedz 60 ppb (*parts per billion*,  $\mu\text{L}$  uz  $\text{L}$ ), bet Eiropā izmanto ATO40, kas ir stundu koncentrāciju summa diennakts gaišajā laikā, kas pārsniedz 40 ppb. Pēdējā laikā izmanto arī  $\text{O}_3$  plūsmas rādītāju, kas parāda augos caur atvārsnītēm potenciāli nonākošo ozona daļu. Troposfēras ozona koncentrācija 20. gadsimtā

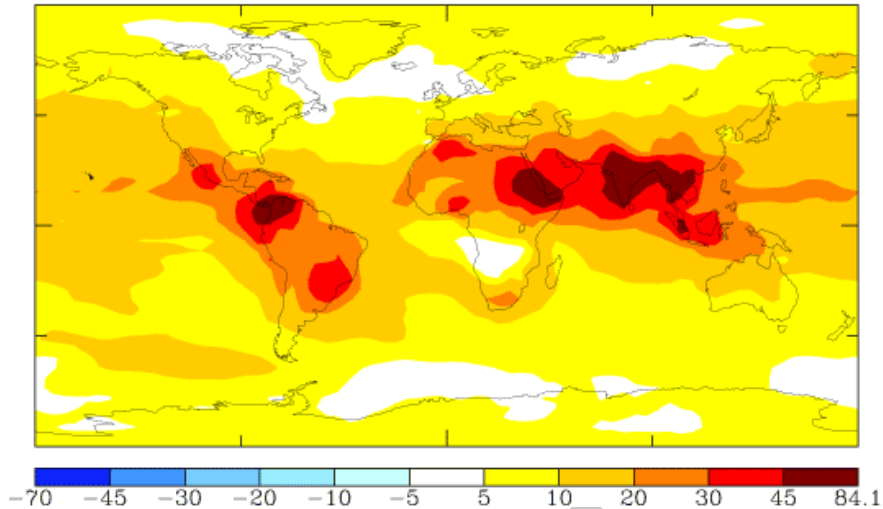


7.-1. attēls. Augstas Zn koncentrācijas apspiež miltrasas (*Erysiphe* sp.) slimību *Thlaspi caerulescens*. Attēls no [0].

ir vismaz divkārtšojusies un turpina pieaugt. Gada vidējā koncentrācija svārstās no 20 līdz 45 ppb gan ASV, gan Eiropā, un domā, ka tā pieaugs līdz 42 – 84 ppb jau 2100. gadā. Eiropā lielākās O<sub>3</sub> ekspozīcijas notiek Vidusjūras reģionā un Centrāleiropā. Tomēr, ņemot vērā to, ka lielākā gaisa mitrumā atvārsnītes ir vairāk atvērtas, reālā O<sub>3</sub> plūsma augos ir lielāka

Skandināvijā un citur Ziemeļeiropā.

*Agu Laisk* un līdzautoru (Tartu Universitāte, Igaunija) 1989. gada publikācija žurnālā *Plant Physiology* “Ozone concentration in leaf intracellular air spaces is close to zero” ir viens no visvairāk citētajiem darbiem par ozona fizioloģisko ietekmi uz augiem. Praktiski ikvienā rakstā kopš tā



7.–1. attēls. Augstas Zn koncentrācijas simptomu attīstību *Thlaspi caerulescens*. Attēls no [0].

publicēšanas brīža, kur pētīts ozons, ir citēts tieši šis raksts. Rakstā pierādīta būtiska ozona ietekmes īpatnība, ka, tikko nonākot augu audu starpšūnu gaisa telpā, ozons ķīmiski reaģē ar šūnapvalka un plazmatiskās membrānas komponentiem, tāpēc arī lapas iekšpusē ozona koncentrācija ir tuvu nullei. Vēlākā laikā aprakstītas vairākas ķīmiskās reakcijas, ar kuru starpniecību ūdens vidē no  $O_3$  veidojas hidroksilradikāļi ( $OH^\cdot$ ), superoksīds ( $O_2^{\cdot-}$ ) un ūdeņraža peroksīds ( $H_2O_2$ ). Hidroksilradikāļu veidošanās no  $O_3$  var pastiprināt  $Fe^{2+}$ , tiolu grupas, amīni un fenoli (piemēram, kafijskābe). Iespējams, ka  $O_3$  reaģē ar nepiesātinātajām taukskābēm, veidojot ūdeņraža peroksīdu, aldehīdus un organiskos radikāļus. Tā kā šūnapvalks satur gan savienojumus ar fenolu grupām, gan proteīnus, bet membrānas – taukskābes un proteīnus, ir skaidrs, ka starpšūnu telpā ir daudzas potenciālās primārās ozona reakciju vietas.

Līdzība ar hipersensitīvo atbildes reakciju izvirza jautājumu par to, vai nekrotisko plankumu attīstība ozona iedarbībā ir saistīta ar neorganizētu oksidēšanos un nevadāmu šūnu bojāeju, vai arī tas ir sava veida programmētās šūnu bojāejas veids. Iespējami ir abi varianti, un dati liecina, ka tas, kura alternatīva notiek, ir atkarīgs no ozona inducētās šūnas komponentu oksidēšanas pakāpes. Neregulēta šūnu bojāeja var būt saistīta ar plazmatiskās membrānas būtiskākās īpašības,

daļējās caurlaidības, zudumu. Pie augstas ozona dozas savienojumā ar atvērtām atvārsnītēm, daļējās caurlaidības zudumam seko plazmolīze un šūnas bojāeja. Membrānu ievainojumi šādā gadījumā ir saistīti ar sekojošu protoplasta saraušanos un neregulējamu proteolīzi. Pēc otra scenārija, kas notiek lēnāk, lipīdu peroksidācija un aktīvās skābekļa formas var būt saistītas ar tālāku signālu pārnesanu, kas izsauc bojājumu attīstību un šūnu bojāeju.

Hipersensitīvās reakcijas laikā uz patogēnu uzbrukumu novērojama saistība starp šūnapvalka vai šūnas membrānas sadalīšanos, kas izraisa bioloģiski aktīvu savienojumu izdalīšanos, un etilēna veidošanās sistēmas aktivāciju. Līdzīgi tam, pie ozona iedarbības, etilēna izdalīšanās no augu lapām ir viens no laika ziņā visagrākajiem bioķīmiskajiem notikumiem. Ozona apstrāde izsauc 1-aminociklopropān-1-karboksilskābes sintēzes un 1-aminociklopropān-1-karboksilskābes oksidāzes gēnu ekspresiju. Novērojumi liecina, ka ozona izsauktā morfoloģiski redzamā ievainojuma pakāpe korelē ar etilēna veidošanās ātrumu. Tas ļāva izvirzīt hipotēzi par to, ka etilēns neenzimātiski reaģē ar ozonu, veidojot superoksīdu un reaktīvus aldehīdus, kas var tālāk izsaukt auga bojājumus. Tomēr, etilēna darbības inhibitori novērš ozona izsaukto ievainojumu, nesamazinot etilēna izdalīšanos. Tātad, etilēns tieši iedarbojas uz augu



metaboliskajām atbildes reakcijām ozona ietekmē caur dažādiem mehānismiem. Etilēns piedalās programmētās šūnu bojāejas indukcijā ozona ietekmē, un, iespējams, ir arī kā signāls, kas inducē aizsargreakcijas blakus esošās šūnās.

Ozons inducē vairākus ar patogēnēzi saistītos (PR, angl. *pathogenesis-related*) proteīnus, kā piemēram,  $\beta$ -1,3-glikanāzi un bāzisko hitināzi. Šo proteīnu mRNA uzkrāšanās korelē ar etilēnai veidošanos, un to var novērot tikai tādā gadījumā, ja tiek iniciēta etilēna veidošanās. Var domāt, ka lokalizēta  $\beta$ -1,3-glikanāzes indukcija ozona ietekmē un patogēnu inficētos audos ir kopīga pārnesēja, etilēna, darbības rezultāts. To apstiprina fakts, ka eksogēnais etilēns inducē vairāku PR proteīnu mRNA. Paralēli ar paaugstinātu etilēna izdalīšanos, ozons inducē arī Rubisco mazās subvienības transkripta daudzuma samazināšanos, kā arī hlorofila piesaistošā proteīna un glicerāldehīda fosfāta dehidrogenāzes mRNA samazināšanos. Domājams, ka ozona inducētā lapu novecošanās paātrināšanās ir cieši saistīta ar Rubisco proteīna daudzuma samazināšanos. Rubisco zudums tiek uzskatīts par dabiskās novecošanās sastāvdaļu. Tomēr pretēji novecošanās procesam, kad samazinās attiecīgā gēna ekspresija, ozona apstrādes gadījumā Rubisco samazināšanās saistīts ar pastiprinātu proteīna degradāciju. Arī *in vitro* eksperimenti ir parādījuši, ka ozons pastiprina proteīnu sadalīšanos proteāzes darbības rezultātā.

Lielākā daļa līdz šim apskatīto reakciju ozona ietekmē saistītas ar ozona inducēto programmēto šūnu bojāeju. Bez tam, virkne izmaiņu parāda labošanas un aizsardzības mehānismu indukciju, lai cīnītos ar tālāku oksidatīvā stresa ietekmi. Tā kā ozons pastiprina lipīdu peroksidāciju, ir interesanti, ka pieaug glutationa-S-transferāzes mRNA un enzīma aktivitāte, kurš detoksificē lipīdu peroksidācijas produktus. Bez tam, pieaug arī citu pretoksidatīvo fermentu aktivitāte (askorbāta peroksidāze, glutationa reduktāze, superoksīda dismutāze). Tas saistīts ar oksidatīvā stresa seku pārvarēšanu. Antioksidatīvo enzīmu aktivitātes pieaugums novērojams arī ozona tieši nebojātās šūnās, kas rāda, ka iespējama ozona iedarbības samazināšana visā lapā. Domājams, ka šūnām, kas atrodas blakām šūnām, kurās notiek hipersensitīvajai atbildei līdzīga reakcija, raksturīga

paaugstināta lignifikācijas pakāpe, kas darbojas kā pret oksidēšanu aizsargājošs faktors. Ozona ietekmē paaugstinās lignīna biosintēzes fermentu kanēļspirtu dehidrogenāzes un fenilalanīna amonija liāzes aktivitātes, kā arī šūnapvalka struktūrproteīna ekstensīna daudzums.

Ja ozona iedarbība ir ilgstoša, bet mazākā koncentrācijā, nenovēro vai maz novēro nekrožu attīstību. Tā vietā, vairāku nedēļu laikā, auga dzinumā var novērot paātrinātas novecošanās pazīmes. Šajos gadījumos šūnu bojāeja ir minimāla.

Ja ir pierādīts, ka ozons neienāk lapu šūnu citoplazmā, tad kādā veidā rodas oksidatīvā stresa situācija hloroplastos? Gan pēc akūtas, gan hroniskas ekspozīcijas paaugstinātā ozona koncentrācijā, var novērot hloroplastu lipīdu sastāva izmaiņas: plastīdu monogalaktosīdiglicerīdu daudzums samazinās, bet triglicerīdu – palielinās. Tāpēc jādomā, ka tas nav tiešs ozona efekts. Drīzāk notiek lipāzes aktivitātes indukcija ozona iedarbībā. Sekojoši brīvās taukskābes ir substrāts lipīdu peroksidācijai. Bez tam, varētu notikt arī antioksidatīvo enzīmu aktivitātes samazināšanās novecošanās gaitā, kā rezultātā uzkrājas aktīvās skābekļa formas.

Lai arī ozona koncentrācijas pieaugums troposfērā ir antropogēnās ietekmes radīts un augiem nevarētu būt specifisku adaptāciju attiecībā pret augstu ozona koncentrāciju, dažādām sugām un kultūraugu šķirnēm izturība pret ozona iedarbību ir atšķirīga (7.–0. tabula). Pētījumi liecina, ka ozona izturību nodrošina vairākas bioķīmiski-fizioloģiskās īpašības kompleksā veidā. Izolēti vairāki *Arabidopsis thaliana* mutanti, kas atšķiras ar O<sub>3</sub> atbildes reakcijas fenotipu (7.–0. attēls). Visi mutanti vienādi reaģē uz 250 līdz 350 nL L<sup>-1</sup> O<sub>3</sub> apstrādi – pēc 12 h parādās tumši ūdeņaini

**7.–1. tabula.** Dažādu kultūraugu sugu jutība pret ozonu. Iekavās parādītas toksiskās sliekšņa koncentrācijas

Jutīgas sugas (0.1 ppm)	Salīdzinoši jutīgas sugas (0.2 ppm)	Salīdzinoši izturīgas sugas (0.35 ppm)
Spināti	Sīpoli	Bietes
Redīsi	Kvieši	Burkāni
Pupiņas	Kukurūza	Zemenes
Kartupeļi	Krizantēmas	Zinnia
Tomāti	Begonijas	





**7.–1. attēls.** Augstas Zn koncentrācijas apspiež miltrasas (*Erysiphe* sp.) slimību *Thlaspi caerulescens*. Attēls no [0].

plankumi, kas kļūst brūni un sažūst 24 h laikā no apstrādes sākuma. Atšķirības starp mutantiem redzamas attiecībā uz bojājumiem audiem lapā – *re-8* bojājumi parādās tikai starp vadaudiem, *rcd4* un *rcd6* bojājumi ir izvietoti vienmērīgi pa visu lapas virsmu, bet *rcd3* tie ir koncentrēti gar vadaudu kūlišiem. Bez tam, *rcd3* ir konstitutīvi palielināta atvārsnišu atvēršanās pakāpe, kā arī, nav novērojama tipiskā aizvēršanās reakcija uz  $O_3$  apstrādi 3 h no tās sākuma. Savukārt, *re-8* sintezē būtiski vairāk etilēna  $O_3$  ietekmē kā citi mutanti un nemodificēti augi. Arī absēcizskābes indukcija  $O_3$  ietekmē visiem mutantiem ir augstāka nekā kontroles tipa augiem. Bioķīmiski nav redzamas atšķirības starp mutantiem attiecībā uz antioksidatīvās sistēmas komponentu koncentrācijām un aktivitāti.

#### 7.4.5.4. $SO_2$

Sēra dioksīda ( $SO_2$ ) dabiskais avots atmosfērā ir vulkānu darbība. Arī citi sēru saturoši savienojumi

vulkānu gāzēs, piemēram, sērūdeņradis ( $H_2S$ ), ātri oksidējas atmosfērā par  $SO_2$ . Bez tam,  $SO_2$  rodas biomasas sadalīšanās rezultātā. Kopējais dabiski veidojošies  $SO_2$  daudzums gadā ir 20 miljoni t. Antropogēnais  $SO_2$  nāk no fosilo degvielu ražošanas un izmantošanas procesa un tā daudzums gadā sasniedz 150 miljonus t. Tīrā gaisā ir apmēram  $1 \mu g m^{-3}$ , bet piesārņotā gaisā rūpnieciskajos apvidos –  $1500 \mu g m^{-3}$ . Gaisā ūdens tvaika klātbūtnē  $SO_2$  ir sēraskābes  $HSO_3^-$  formā, bet OH radikāļi to oksidē par sērskābi ( $H_2SO_4$ ).  $HSO_3^-$  kā spēcīgs reducējošais aģents ir apmēram 20 reizes kaitīgāks augiem nekā  $SO_4^{2-}$ .  $SO_2$  sēraskābes formā spēj reaģēt praktiski ar visu veidu bioloģiskajām molekulām.

Lai arī atvārsnišu caurlaidība attiecībā uz sēra dioksīdu ir apmēram tāda pati, kāda tā ir  $CO_2$ ,  $SO_2$  spēja nonākt auga audos caur kutikulu ir apmēram 20 reizes augstāka nekā tā ir  $O_2$  gadījumā. Nonākot auga iekšējā vidē,  $SO_2$  ūdens klātbūtnē pārvēršas par  $SO_3^{2-}$ , kurš daļēji oksidējas par sulfātu ( $SO_4^{2-}$ ), kā arī, par  $HSO_3^-$ . Galvenā  $SO_2$  transporta forma augos ir  $SO_4^{2-}$ . Daļa augā nonākušā  $SO_2$  tiek fotosintētiski asimilēts un piedalās sēra metabolismā kā minerālās barošanās komponents, tāpēc kopumā tā reālā kaitīgā ietekme ir zemāka par potenciālo.  $SO_2$  negatīvi ietekmē fotosintēzi un tā ir kompleksa – gan tieši inhibējot  $CO_2$  fiksāciju, gan izraisot hlorofila atkrāsošanos caur ietekmi uz hloroplasta membrānu īpašībām, piemēram, denaturējot ar tām saistītos proteīnu kompleksus.  $HSO_3^-$  var izraisīt membrānu taukskābju oksidāciju par atbilstošajiem hidroperoksīdiem, radot endogēno oksidatīvo stresu, iespējams, saistībā ar fotosintētiskā elektronu transporta inhibēšanu. Hlorofila daudzuma samazināšanās lapās  $SO_2$  piesārņojuma ietekmē var būt arī netieša, saistībā ar Mg deficītu augsnēs skābuma paaugstināšanās rezultātā "skābo lietu" iedarbībā.

Zema  $SO_2$  koncentrācija gaisā parasti izsauc atvārsnišu aizvēršanos, bet augsta koncentrācija var pilnībā izjaukt aizvēršanās mehānisma funkcionēšanu, bojājot atvārsnišu slēdzējšūnas. Lapu virsmas morfoloģijas izmaiņas rada  $SO_2$  izsauktie kutikulas un tās vaska slāņa bojājumi, kas kopumā samazina lapas aizsargspējas. Jāņem vērā, ka aktīvā skābekļa formu ( $O_2^-$ ) veidošanās intensitāte tieši palielinās  $SO_3^{2-}$  un  $HSO_3^-$  klātbūtnē. Pārejas metālu klātbūtnē var veidoties arī  $OH^-$ .

**7.-1. tabula.** Jūras ūdens sāļumu veidojošie joni un to koncentrācijas okeāna ūdenī

**Ļoti jutīgas sugas**

**Lapu koki un krūmi**

*Juglans regia*  
*Ribes rubrum*  
*Ribes uva-crispa*

**Skuju koki**

*Abies* sp.  
*Picea* sp.  
*Pseudotsuga menziessi*

**Lauksaimniecībā izmantojami laksataugi**

*Trifolium* sp.  
*Medicago sativa*  
*Lupinus* sp.  
*Vicia sativa*  
*Vicia faba*  
*Spinacia oleracea*  
*Pisum sativum*

**Dekoratīvie augi**

*Begonia* sp.  
*Lathyrus odorata*

**Jutīgas sugas**

*Tilia* sp.  
*Fagus sylvatica*  
*Malus domestica*  
*Corylus avellana*

*Pinus sylvestris*  
*Pinus strobus*  
*Larix* sp.

*Hordeum vulgare*  
*Avena sativa*  
*Secale cereale*  
*Triticum aestivum*  
*Lactuca sativa*  
*Phaseolus* sp.  
*Brassica napus*

*Dahlia variabilis*  
*Pelargonium zonale*  
*Petunia hybrida*  
*Dianthus caryophyllus*  
*Fuchsia hybrida*

**Mazāk jutīgas sugas**

*Acer* sp., *Platanus* sp.  
*Quercus* sp., *Salix* sp.  
*Alnus* sp., *Betula* sp.  
*Syringa vulgaris*  
*Robinia pseudoacacia*  
*Prunus* sp., *Rhododendron* sp.  
*Vitis vinifera*

*Pinus nigra*  
*Thuja* sp., *Juniperus* sp.  
*Taxus baccata*  
*Chamaecyparis* sp.

*Solanum tuberosum*  
*Lycopersicon esculentum*  
*Zea mays*  
*Beta vulgaris*  
*Brassica oleracea*  
*Daucus carota*  
*Fragaria chiloensis*  
*Allium* sp.

*Rosa* sp., *Gladiolus* sp., *Iris* sp.  
*Tulipa gesneriana*  
*Narcissus pseudonarcissus*  
*Chrysanthemum leucanthemum*  
*Calluna vulgaris*

Izņemot spēju izmantot SO<sub>2</sub> sēra asimilācijā, uzskata, ka pret to nav specifisku rezistences mehānismu, bet dažādu sugu atšķirības izturībā ir saistītas ar nespēcīskiem mehānismiem. Tā piemēram, vispārējais zemākais jutīgums pret SO<sub>2</sub> C<sub>4</sub> augiem salīdzinājumā ar C<sub>3</sub> augiem ir saistīts ar faktu, ka fosfoenolpiruvāta karboksilāze mazāk inhibējas SO<sub>2</sub> ietekmē. Salīdzinot pret SO<sub>2</sub> izturīgus (zemesrieksti, tomāti) un jutīgus (redisi, spināti) augus, konstatēts, ka absēcizskābes līmenis ir augsts izturīgajām sugām un zems jutīgajām sugām, kas varētu izskaidrot kopējā sēra daudzuma pieaugumu jutīgajām sugām no 26 līdz 100% 3 h laikā vidē ar 2 ppm SO<sub>2</sub>, kamēr izturīgākām sugām sēra

daudzums pieaug tikai par 4 līdz 6%. Tātad, spēja regulēt atvārsnišu aizvēršanos varētu būt viens no rezistences mehānismiem pret SO<sub>2</sub>.

Lakstaugiem būtiska stratēģija SO<sub>2</sub> izturībai ir saistīta ar vecāko lapu paātrinātu novecošanos SO<sub>2</sub> ietekmē un jauno lapu ataugšanu. Pretstatā tam, skuju kokiem piemīt dažādas bioķīmiskās adaptīvās īpašības, kas atļauj samazināt potenciālo toksiskumu un iekšējās vides paskābināšanās ietekmi. Šie mehānismi ietver gan sārmainu katjonu uzkrāšanu pH līdzsvara nodrošināšanai, gan SO<sub>2</sub> saistīšanu ar sekundārajiem metabolītiem, kā arī, antioksidatīvās sistēmas komponentu aktivitātes paaugstināšanu.

## 7.4.6. MEHĀNISKĀS IEDARBĪBAS

Mehāniskā spēka ietekmi uz augiem var radīt dažādi abiotiskie, biotiskie un atropogēnie faktori, kā arī mijiedarbība starp šiem faktoriem. Augā šie dažādie stimuli var izraisīt atšķirīga līmeņa izmaiņas un iespējamus bojājumus. Būtiski, ka, ņemot vērā šo faktoru pastāvīgo klātbūtni dabiskajās un arī agroekosistēmās, augi spēj uztvert to ietekmi un atbilstoši adaptēties ar attiecīgu fizioloģisko izmaiņu starpniecību.

Mehānisko iedarbību daudzveidība izraisošo faktoru un ietekmes veida līmenī apkopota 7.–0. attēlā. Apkopojums nav jāuztver par pilnīgu un precīzu klasifikāciju, bet gan domāts, lai uzvērtu iespējamās mijiedarbības starp faktoriem un ietekmes uz augiem daudzveidību. Atsevišķu faktoru ietekme ir atkarīga gan no tā intensitātes un ilguma, gan citu faktoru klātbūtnes. Atsevišķi ņemot, vējš var izraisīt gan nedestruktīvu ietekmi, t.s. pieskārienu, gan arī ievainojumu, bet kopā ar smiltīm, smilšu plūšmas veidā – gan ievainojumu, gan defoliāciju. Ietekmes veidu iedalījums attiecībā uz augiem ir relatīvs un nav visaptverošs. Tā piemēram, augsnes sablīvēšanās viennozīmīgi izraisa mehānisko stresu augošai saknei, līdzīgi tam, kā auga virszemes daļu saskaršanās ar fizisku šķērslī. Kā galējais mehāniskās iedarbības rezultāts ir auga indivīda bojāeja, destrukcija, ko var izraisīt gan vēja, gan pietiekami lielu dzīvo organismu darbība, ietverot arī visdažādāko antropogēno ietekmi.

### 7.4.6.1. Vējš un tā ietekme

Daudzi vēja efekti ir atkarīgi ne tik daudz no tā vidējā ātruma, bet gan no tādām īpašībām kā brāzmainība (straujas ātruma izmaiņas laikā) un turbulence (haotiskas virziena un ātruma izmaiņas telpā un laikā). Vēja vilkmes spēku ietekmē gan virsmas pretestība, gan formas radīta vilkme. Vēja mehāniskā ietekme ir atkarīga no ķermeņa formas un citām īpašībām, ko raksturo vilkmes koeficients, kas apraksta spēju pārvērst kustībā gaisa plūsmu. Vilcmes koeficients ir atkarīgs no lapu ģeometrijas,

salikto lapu formas, lapotnes biezuma, auga augstuma u.c. tamlīdzīgām morfoloģijas īpatnībām. Augu lapotnes ar augstu vilcmes koeficientu ir “aerodinamiski nelīdzenas”, jo tās vairāk ietekmē vējš. Gaisa turbulenci rada atsevišķi augoši augi, augu lapotnes virsma, izvirzīti zari, spraugas utt. Turbulences zonas augstums var vairākkārtīgi pārsniegt paša auga augstumu.

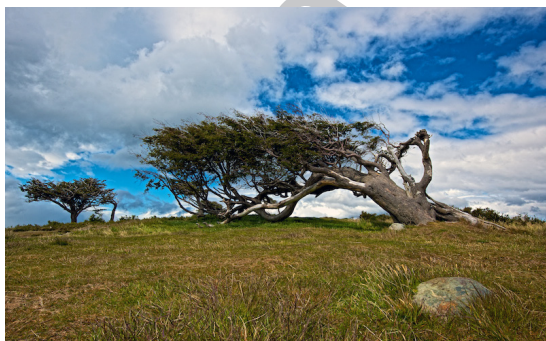
Vējš kā atsevišķs apkārtējās vides faktors var izraisīt augu daļu kustēšanos, fiziskus lapu un zaru bojājumus (noraušana, berzēšanās, izliekšanās, salūšana), kā arī, veselu augu bojāeju to izraušanas

VĒJŠ	SMILTIS	POSMKĀJI	ATROPOGĒNĀ
NOKRIŠŅI	MIKROORGANISMI	ZĪDĪTĀJI	IETEKME
	p i e s k ā r i e n s		
	n o b r a d ā š a n a		
	i e v a i n o j u m s		
	d e f o l i ā c i j a		
	d e s t r u k c i j a		

7.–1. attēls. Augstas Zn koncentrācijas apspiež miltrasas (*Erysiphe* sp.) slimību *Thlaspi caerulescens*. Attēls no [0].

rezultātā, ja vēja spēks pārsniedz auga mehānisko izturību. Bez tiešās mehāniskās ietekmes, vējš maina arī augu gāzu un siltuma maiņu, samazinot robežslāni ap augu lapām, atstājot ietekmi uz tādiem būtiskiem fizioloģiskajiem procesiem kā transpirācija un fotosintēze. Tomēr, vēl būtiskāka mehāniskā ietekme uz augiem ir vēja mijiedarbība ar citiem abiotiskās vides faktoriem. Vēja izraisīta augsnes virskārtas aizpūšana (augšņu erozija) un apbēšana ar smiltīm ir apskatītas atsevišķi sadaļā 7.3.7., bet mehānisko ietekmi uz augu virszemes daļām rada smilšu daļiņu plūsma. Arī nokrišņu (it īpaši, krusas) kā mehāniska faktora iedarbību būtiski pastiprina vēja esamība. Tipiska vēja un nokrišņu savstarpēji papildinoša ietekme lauksaimniecībā ir labības veldrēšanās, kas var būtiski samazināt graudaugu ražu.

Tipiska augu atbildes reakcija uz vēja izraisīto mehānisko iedarbību ir augšanas ātruma samazināšanās reakcijā, kas principā ir līdzīga tālāk aprakstītajai morfoloģiskajai atbildei uz pieskārienu (tigmomorfoģenēze). *Phaseolus vulgaris* augiem desmit dienu apstrāde ar 10 s ilgu vēja brāzmu ( $4.7 \text{ m s}^{-1}$ ) katru dienu izraisa 40% stumbra garuma samazinājumu. Vienlaicīgi palielinās stumbra diametrs. Pastāvīgi augsta vēja ātruma apstākļos asimilāti tiek novirzīti no lapu veidošanas uz stumbru un sakņu veidošanu, izraisot samazinātu lapu virsmu, salīdzinot ar bezvēja apstākļiem. *Helianthus annuus* lapu virsma augiem, kas auguši vēja ātrumā  $15 \text{ m s}^{-1}$ , ir tikai viena trešdaļa no tās, kāda tā ir  $0.4 \text{ m s}^{-1}$ . Modelējot garāmbraucošu transprotlidzekļu ietekmi uz *Populus tremula* lapu augšanu konstatēts, ka lapu izmēri sāk samazināties vēja ātrumā  $4 \text{ m s}^{-1}$ , un tālākais samazinājums ir



**7.–1. attēls.** Augstas Zn koncentrācijas. Autors REBECCA JACKREL.

par 50 un 70% attiecīgi vēja ātrumā 6 un  $10 \text{ m s}^{-1}$ . Mainās arī lapu morfoloģija, tām kļūstot biežākām un ar mazāku atvērsmi caurlaidību. Savukārt, graudzālēm samazinās lapu garums.

Lapu mehāniski bojājumi vēja ietekmē (lapu noraušana) ir atkarīgi no konkrētās sugas lapu morfoloģijas un lapotnes arhitektūras, jo šajā gadījumā kritiskā nozīme ir vilkmes koeficientam. Tāpēc augi ar lielām lapām (kukurūza, kartupeļi) vai augēdāju bojātām lapām ir jutīgāki pret vēja izraisītu lapu noraušanu. Mazāku lapu gadījumā veidojas lapu salocīšanās, salūšana un saplēšana, kas izraisa kutikulas bojājumus un tālāk var novest pie višanas, hlorozes un nekrozes. Lapu piestiprināšanās stingrībai ir būtiska nozīme noraušanas izturībā. Vecāku kviešu lapu atraušānai nepieciešamais vēja ātrums ir pat  $20 \text{ m s}^{-1}$ .

Kokaugiem konstanta virziena vēja ietekme izraisa dramatiskas morfoloģijas izmaiņas, ko dēvē par "savīto koksnī" (7.–0. attēls). Šādus kokus bieži var novērot augstkalnu apstākļos un uz taigas un tundras robežas. Uzskata, ka vēja ietekmi pastiprina citi nelabvēlīgi apstākļi, piemēram, sals un sausums.

Vēja dzītā smilšu plūsma rada abrazīvu ietekmi uz augu virszemes daļām un ir īpaši nozīmīga baltajās kāpās un priekškāpās jūras krastā, kur ir liels daudzums nefiksēta substrāta. Tomēr, audzējot kultūraugus vietās ar lielu vēja ātrumu un augstu smilšu saturu augsnē, arī pastāv liela iespēja rasties smilšu plūsmas bojājumiem (7.–0. attēls). Lai noskaidrotu smilšu plūsmas ietekmi uz augiem, eksperimentālos pētījumos izmanto vēja ātrumu



**7.–1. attēls.** Augstas Zn koncentrācijas apspiež miltrasas (*Erysiphe* sp.) slimību *Thlaspi caerulescens*. Attēls no [0].



līdz  $14 \text{ m s}^{-1}$ , kas ir tipisks vidējais ātrums vējinā dienā, un smilšu plūsmas intensitāti līdz  $50 \text{ g m}^{-1} \text{ s}^{-1}$ . Noskaidrots, ka vēja pūsti smilšu tiešā mehāniskās ietekmes pakāpe ir atkarīga no lapu un to virsmas mehāniskajām īpašībām. Salīdzinoši maigajām lielākās daļas kultūraugu lapām smilšu plūsma rada būtiskus bojājumus, kas kviešu gadījumā var radīt pat 37% lapu virsmas samazinājumu, bet sorgo augiem šis samazinājums sasniedz 60%. Īpaši jutīgi pret smilšu bojājumiem ir dīgsti un jaunie augi, jo tiem nav attīstījušās specializētas virsmu aizsargājošas struktūras (vasks, matiņu utt.). Prosa (*Pennisetum glaucum*) pieaugošas smilšu plūsmas intensitāte izsauc pat 67% lapu virsmas zudumu jauniem augiem, bet tikai 32% pieaugušu augu gadījumā.

Līdzīgā eksperimentā izmantojot savvaļas augus no piekrastes kāpām, smilšu plūsma izraisa tikai mazāk nekā 10% lapu virsmas zudumu, bet, apsmidzinot augus ar jūras ūdeni tūlīt pēc apstrādes ar smiltīm, lapu virsma samazinās par 60 līdz 80%, kamēr apstrāde tikai ar jūras ūdeni neietekmē lapu daudzumu. Tātad, smilšu plūsma būtiski izmaina lapu kutikulas spēju novērst sālsūdens iekļūšanu augu audos un var domāt, ka augu izplatību jūras piekrastē ierobežo iekšzemes sugu mazākā izturība pret smilšu plūsmu. Priekšskāpu sugām raksturīgās garās, izliekties spējīgās lapas ir ar smilšu plūsmas izturību saistīta morfoloģiskā pazīme.

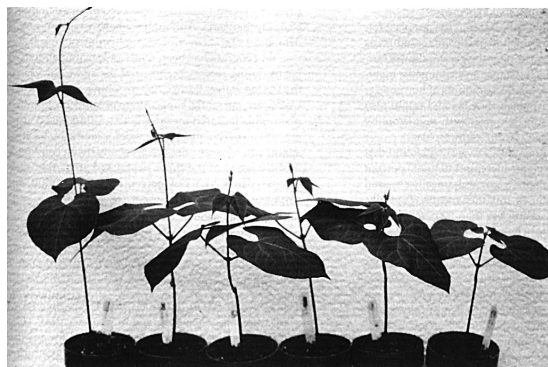
#### 7.4.6.2. Pieskāriens un tigmomorfoģenēze

Pieskāriena izraisītās kustības saistībā ar vītenaugu apvišanos apkārt atbālam vai kāpelējošo augu pieķeršanos tam, kā arī kukaiņēdāju augu ar upuru saķeršanu saistītie mehānismi tuvāk apskatīti sadaļā 0.0.0. Tomēr, pieskāriens var izraisīt ne tikai šāda veida īslaicīgas atbildes reakcijas, bet ir arī pamats būtiskai ietekmei uz fizioloģiskajiem procesiem, tai skaitā, augšanu un morfoloģiju. Šāda reakcija daļēji ir saistīta ar adaptāciju vēja nedestruktīvai ietekmei, kas aprakstīta iepriekš, veidojot atbilstošu augu formu. Auga ilglaicīgu atbildes reakciju uz nedestruktīvu mehānisku stimulu sauc par tigmomorfoģenēzi, jo tā ietver raksturīgu morfoloģiskā fenotipa veidošanos, lai arī reakcija ietver dažādas bioķīmiskās un fizioloģiskās izmaiņas.

Klasiskā eksperimentā ar *Phaseolus vulgaris* dīgstiem to stumbrus reizi dienā saberzē ar pirkstiem, darot to vienu, divas, trīs vai vairāk reizes. Jau pēc dažām dienām var pamanīt, ka berzēšanas intensitātes palielināšanās izraisa progresīvu augu augšanas inhibēšanu (7.–0. attēls). Vienlaicīgi var novērot berzētā posma diametra pieaugumu, bet kopumā augu attīstība ir būtiski aizkavēta. Šī eksperimenta modernā versijā ar *Arabidopsis thaliana*, modelējot vēja iedarbību, augus berzē ar polietilēna loksniem četras reizes dienā ar 4 h intervālu, katrā reizē veicot 20 kustības. Trīsdesmit dienu veci augi, kas pakļauti šāda veida apstrādei, ir uz pusi īsāki nekā kontroles augi, bet to stumbru diametrs būtiski nemainās (7.–0. attēls). Neraugoties uz to, stumbru mehāniskās īpašības būtiski mainās, tie ir par 75% mazāk stingri un par 70% mazāk stīvi nekā kontrolē, kas saistīts ar būtiskām to anatomijas izmaiņām.

Stumbru augšanas inhibēšana ir raksturīga tigmomorfoģenēzes pazīme, taču, kā redzams, daļai sugu pieskārieni izraisa audu stingrības palielināšanos, bet citām var novērot lokanības pieaugumu. Kopumā inducētā reakcija uz pieskārienu paaugstina izturību pret iespējamiem mehāniskās iedarbības izsauktiem bojājumiem. Mehāniski stimulētiem augiem novēro arī dažādas citas izmaiņas, kas var būtiski atšķirties atkarībā no augu sugas – ziedēšanas laika maiņu, miera periodu, novecošanos, hlorofila saturu, sausumizturību, aukstumizturību, rezistenci pret patogēniem.

Domājams, ka tigmomorfoģenēzes regulācijā piedalās gan lokāli signāli, gan starporgānu



6.–22. attēls. Krusas radīti mehāniski bojājumi uz *Phaseolus vulgaris* lapām, kas izraisījuši vecākās lapas priekšlaicīgu novecošanos.



**6.–22. attēls.** Krusas radīti mehāniski bojājumi uz *Phaseolus vulgaris* lapām, kas izraisījuši vecākās lapas priekšlaicīgu novecošanos.

komunikācija hormonu veidā, jo novērotās izmaiņas raksturīgas arī orgānos, kas netiek tieši stimulēti. Viena no ātrākajām izmaiņām šūnās ir elektriskās pretestības izmaiņa dažu sekunžu laikā un lokāla floēmas plūsmas bloķēšana pēc 1 līdz 2 min. Pieskāriena uztveršana ar šūnu mehānoreceptoriem tuvāk analizēta sadaļā 0.0.0. Mehāniskā signāla uztveršanas rezultātā šūnās izmainās  $Ca^{2+}$  līmenis, bet paaugstinātā citoplazmas  $Ca^{2+}$  koncentrācija, mijiedarbojoties ar aktīvā skābekļa signālsistēmu, izsauc etilēna un jasmonāta biosintēzes aktivāciju.

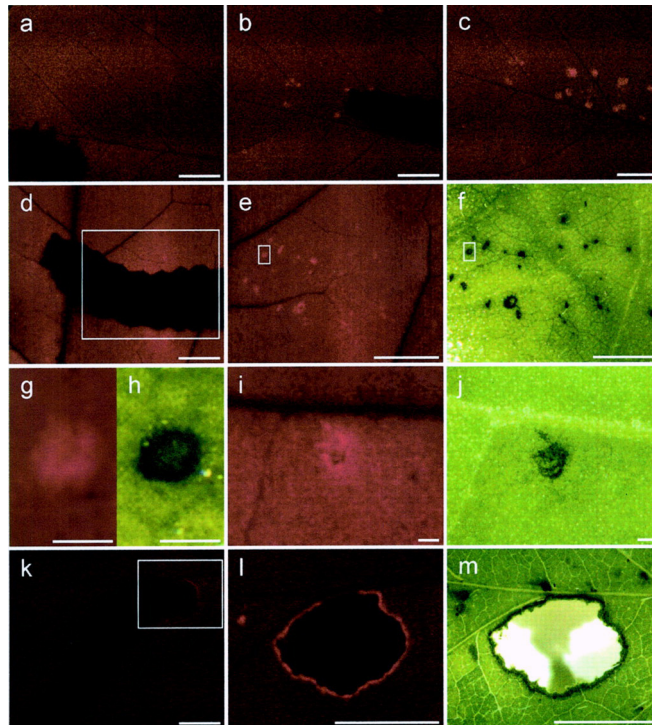
Vēja, lietus un pieskāriena ietekme *Arabidopsis thaliana* specifiski inducē vismaz četrus TCH

(touch) gēnu ekspresiju, kas notiek 10 līdz 30 min pēc stimulācijas. Trīs no šiem gēniem kodē kalmodulinu un kalmodulinam līdzīgos proteīnus, kas darbojas kā potenciālie  $Ca^{2+}$  sensori. Interesanti, ka kalmodulina inhibitori bloķē pieskāriena inducētās atbildes reakcijas. *A. thaliana* genomā atrasti 50 gēni, kas kodē kalmodulinam līdzīgos proteīnus, un septiņi gēni, kas kodē kalmodulinu. *A. thaliana* transkriptoma analīze pēc pieskāriena parāda, ka vismaz 12 no šiem gēniem tiek ekspresēti kā atbildes reakcija uz pieskārienu.

Jādomā, ka  $Ca^{2+}$  līmeņa pieaugums citoplazmā tālāk izraisa fosfolipāzes D aktivāciju membrānās, kas atbrīvo brīvās nepiesātinātās taukskābes lipoksigenāzes reakcijai kā pirmajam solim jasmonāta un metiljasmonāta sintēzē. Arī lipoksigenāzes gēnu ekspresija inducējas tigmomorfoģenēzes procesā. Līdzīgi tam, arī *Bryonia dioica* vītņu saritināšanās pieskāriena ietekmē ir atkarīga no metiljasmonāta kā nepieciešamā endogēnā signāla, un to saritināšanos var izraisīt arī apstrāde ar metiljasmonātu bez pieskāriena. *Arabidopsis thaliana* mutantam *cev1*, kas parādā konstitutīvas tigmomorfoģenēzes fenotipu, ir paaugstināts jasmonāta un tā priekšteča 12-okso-10,15-fitodienoskābes līmenis.

Viena no tipiskajām atbildes reakcijām uz etilēnu ir stiepšanās augšanas inhibēšana un radiālās augšanas stimulācija, tāpēc būtu loģiski pieņemt, ka etilēns piedalās tigmomorfoģenēzes reakciju regulācijā. Tomēr, ir pamats uzskatīt, ka etilēns nav primārais faktors mehāniskās ietekmes atbildes reakciju regulācijā, jo, lai arī tā biosintēze pieaug atbilstošu gēnu ekspresijas indukcijas līmenī dažādu mehānisko kairinājumu ietekmē, tas notiek vēlāk nekā tipisko mehāniskās tabildes gēnu ekspresija. Arī pētījumi ar etilēna mutantiem parāda, ka etilēna darbība nav nepieciešama pieskāriena inducētās augšanas inhibēšanas izraisīšanai.

Augu mehāniskā kairinājuma atbildes reakcijas jutību raksturo fakts, ka kukaiņu kāpuru pēdas uz tabakas un sojas lapu virsmas iespējams vizualizēt dažu sekunžu laikā, izmantojot hlorofila fluorescences analīzi un superoksīda mērījumus ar nitrozilo tetrazoliju (7.–0. attēls). Vairākas minūtes pēc ietekmes novēro lokālu 4-aminosviestskābes sintēzi. Palielināta superoksīda veidošanās



**6.-22. attēls.** Chlorophyll fluorescence and superoxide detection in response to herbivory or crawling. a through c, TBW larva traversing a tobacco leaf from left to right at 0, 110, and 120 s, respectively, and two parallel tracks of resulting fluorescent footsteps (b and c). d through f, Result of TBW larva moving left to right across a tobacco leaf (d), and enlarged images of fluorescent footsteps 50 s later (e) and of corresponding areas of superoxide production (f). g and h, Enlarged images of a footstep from e and f. i and j, Corresponding fluorescence (i) or superoxide production (j) after suction applied with a micropipette tip. k through m, TBW larva feeding on a soybean leaflet (k), and enlarged images indicating fluorescence around the perimeter of the lesion 5 min later (l) and corresponding superoxide production (m). (Reflected green light is observed within the lesion.) Scale bars indicate 5 mm, except in g through j, where they indicate 0.5 mm. Boxes indicate areas of enlargement.

intensitāte un hlorofila fluorescences pieaugums notiek arī pēc kāpura veiktās lapas graušanas uz ievainojuma malām. Izrādās, ka kāpura kājas ir aprīkotas ar āķveida izaugumiem, kas ievaino lapas audus un izsauc lokālu šūnu bojāeju, kas saistīta ar NADPH oksidāzes atkarīgo superoksīda sintēzi.

#### 7.4.6.3. Ievainojums un defoliācija

Individuālo augu dzīvē vislielākā audu ievainošanas iespēja ir saistīta ar augēdāju kukaiņu un zālēdāju zīdītāju veiktajiem bojājumiem, kuras ekstrēmāko intensitāti apzīmē par defoliāciju jeb būtiskiem fotosintezējošās biomasas zudumiem. Ilgstoši uzskatīja, ka augi nav spējīgi uztvert augēdāju darbību un ka to fizioloģiskā ietekme ir

saistīta tikai ar ievainojumu un biomasas zudumu. Tomēr, tā kā pēdējās desmitgadēs gūti pārliecinoši pierādījumi augu spējai atšķirt dažādu augēdāju radītos bojājumus, to ietekme salīdzinājumā ar mehānisku ievainojumu analizēta atsevišķi sadaļā 0.0.0.

Īpašs abiotisko apstākļu izraisīta ievainojuma gadījums ir nokrišņu izraisītie mehāniskie bojājumi, kuru iedarbības spēku un ietekmi var pastiprināt vēja klātbūtne. Vējš būtiski pastiprina lietus ietekmi, bet krusas gadījumā būtisks faktors ir graudu masa, kas var sasniegt pat vairākus simtus gramu, jo krusas graudu krišanas galējais ātrums pie augsnes virsmas ir  $9 \text{ m s}^{-1}$ , ja to diametrs ir 1 cm. Tomēr, pat salīdzinoši neliela izmēra krusas graudu (3 lldz 6 mm diametrā) īsas epizodes ietekme var



būt pilnībā destruktīva kultūraugiem ar mehāniski mazāk izturīgām lapām. Būtiski, ka krusas graudi izraisa nevis audu sacaurumošanu, bet gan to plīsumus, būtiski atšķiroties no augēdāju posmkāju izdarītajiem bojājumiem.

Pētījumu par krusas ietekmi uz augu augšanu un fizioloģisko stāvokli ir ļoti maz. Atsevišķi eksperimenti ar lapu mākslīgu ievainojumu, izmantojot skavu noņēmēju, parādījuši, ka atvārtnišu aizvēršana ir pirmā reakcija uz bojājumiem jau 3 min laikā, bet transpirācija pastiprinās uz ievainojumu rēķina. Vienlaicīgi samazinās arī fotosintēzes intensitāte, kas daļēji atjaunojas turpmāko 15 h laikā. Tātad, augu fizioloģiskā reakcija uz krusas bojājumiem ir līdzīga kā citu mehānisko ievainojumu gadījumā. Novērojumi dabiskos apstākļos liecina, ka *Phaseolus vulgaris* augu mēreni krusas izraisīti mehāniskie bojājumi izsauc augu vecāko lapu priekšlaicīgu novecošanos, kamēr jaunākās lapas turpina fotosintezēt (7.–0. attēls).

Lakstaugu noganīšana kā biotiskās ietekmes veids ir komplekss process, kas galvenokārt izpaužas kā augu ievainošana, biomasas samazināšanās un defoliācija, taču ietekme ir arī nobradāšanai. Zināma līdzība ar noganīšanu ir arī regulārai nopļaušanai. No otras puses, nobradāšana kā atsevišķs faktors rodas arī antropogēnās ietekmes rezultātā. No kaitīgās ietekmes viedokļa, nobradāšana ir fiziski audu bojājumi vai nu pārmērīgas izliekšanas vai augu audu mehāniskas saspiešanas veidā. Augu izturība pret nobradāšanu ir saistīta ar lapu stingrību, sakņu izturību un stumbra elastīgumu. Savukārt, defoliācijas negatīvā ietekme rodas no tieša resursu zuduma līdz ar biomasas patēriņu, kā arī, fotosintezējošās virsmas samazināšanās dēļ.



**6.–22. attēls.** Krusas radīti mehāniski bojājumi uz *Phaseolus vulgaris* lapām, kas izraisījuši vecākās lapas priekšlaicīgu novecošanos.



## 7.4.7. AUGU APBĒRŠANA UN AUGSNES EROZIJA

Lai arī augu apbēršana ar smiltis saturošu substrātu un, lielā mērā, arī augsnes erozija ir saistīta ar vēja darbību, tomēr šajā gadījumā augu atbildes reakcija un ar izturību saistītās īpašības ir samērā specifiskas un atšķirīgas no citām ar vēju kā mehānisko faktoru saistītām reakcijām. Gan apbēršana ar smiltīm, gan smilšu aizpūšana ir būtiskākie tieši ar vēja darbību saistītie ekoloģiskie faktori piekrastes biotopos, kas nosaka gan kāpu veidošanos, gan īpaši pielāgotu augu sugu izplatību. Lauksaimniecībā izmantojamās platībās, kur sastopamas smilšainas augsnes un ir stipra vēja iespējamība, apbēršana ar smiltīm un augu sakņu atsegšana augsnes erozijas rezultātā ir potenciāli ražu samazinoši faktori.

### 7.4.7.1. Vēja izraisītā smilšu pārvietošanās

Viens no svarīgākajiem geomorfoloģiskajiem procesiem jūras krastā, kas ietekmē veģētāciju, ir smilšu līmeņa izmaiņas. Tā kā galvenais faktors, kas nogādā krastā smiltis, ir viļņu darbība, bet to tālāku pārvietošanos nosaka vēja stiprums un virziens, kopējā substrāta līmeņa izmaiņu izntensitāte ir ļoti variabla. Atšķirības mikrovides apstākļos rada papildus heterogenitāti, un smilšu uzkrāšanās vai to aizpūšana un substrāta līmeņa pazemināšanās nav viendabīga. Pat vienā konkrētā kāpu sistēmas vietā intensīva smilšu uzkrāšanās var notikt blakus erozijai. Šo procesu raksturu vēl dinamiskāku padara augu klātbūtne, kuri darbojas kā kāpu veidošanās iniciatori. Augiem, kas pielāgojušies mobilo vai daļēji fiksēto kāpu apstākļiem, piemīt īpašības, kas atļauj veiksmīgi pārdzīvot intensīvas substrāta līmeņa izmaiņas.

Uzkrāto smilšu daudzums ir tieši saistīts ar smilšu plūsmas intensitāti. Savukārt, plūsmas intensitātes maiņa ir atkarīga ne tikai no vēja ātruma izmaiņām, bet arī no virsmas mitruma. Tā kā mitrums strauji mainās atkarībā no vēja ātruma, smilšu plūsma uz piekrastē augošajiem augiem ir ļoti dinamiska. Arī turbulence, ko pārsvarā rada augošie augi un jau uzkrājušies smilšu veidojumi, būtiski ietekmē smilšu nogulsnešanās veidu.

Dažādos pasaules reģionos smilšu uzkrāšanās ātrums piekrastē ir atšķirīgs. Gar Ziemeļamerikas Atlantijas okeāna krastu vidējais gada smilšu uzkrāšanās daudzums ir 30 cm, bet Islandes dienvidu piekrastē vasaras mēnešos tas sasniedz 50 cm. Savukārt, *Lake Erie* piekrastē reģistrēta 20 cm smilšu uzkrāšanās divu nedēļu laikā. Līdzīgi smilšu uzkrāšanās ātrumam, arī erozijas ātrums var būt liels. Meksikas tropisko kāpu sistēmā reģistrēta smilšu erozija par 18 cm vienlaicīgi ar 15 cm smilšu

uzkrāšanos blakus esošajos mikrotopogrāfiskajos laukumos.

Mērenajā joslā vairāk nekā 95% smilšu pārvietošanās jūras krastā notiek rudens un ziemas mēnešos. Pētījumi parāda, ka no decembra līdz februārim var novērot 42% no visas smilšu masas pārvietošanās, bet veģētācijas sezonas laikā no jūnija līdz augustam šis daudzums ir tikai 14%. Tātad, lielākā daļa substrāta līmeņa izmaiņu, ieskaitot apbēršanu ar smiltīm, notiek laikā, kad daudzgadīgo augu veģetatīvie pumpuri atrodas miera stāvoklī augsnes virskārtas tuvumā. Šo faktu ignorē lielākā daļa pētījumu daļēji kontrolētos apstākļos, kur parasti apbēršanas eksperimentos izmanto aktīvi augošus augus. Situācijā, kad substrāta slānis virs augšanu uzsākoša veģetatīvā pumpura ir biežāks nekā iepriekšējā rudenī, to stiepšanās augšana būs intensīva, ierobežojot lapu attīstību, līdz tiks sasniegta virspuse, līdzīgi kā etiolētu dīgstu gadījumā. Izturība jeb spēja izaugt līdz virspusei būs atkarīga galvenokārt no uzglabāto rezerves vielu daudzuma. Pilnīgi cita situācija veidojas, ja aktīvi augošus un fotosintezējošus augus pakļauj apbēršanai ar smiltīm. Šādā gadījumā augi jau ir izmlietojuši rezerves augšanas atjaunošanai pavasarī un ir lielā mērā atkarīgi no fotosintēzes, kura tiek pilnībā vai daļēji reducēta lapu apbēršanas rezultātā.

Uzskata, ka raksturīgo veģētācijas sadalījumu smilšainajos jūras krastos izraisa divi no vēja darbības atkarīgi vides faktori: sāls plūsma aerosola veidā un apbēršana ar smiltīm. Tā kā abi šie faktori veido samazinošas intensitātes gradientu virzienā no krasta uz iekšzemi, dabiskos apstākļos ir grūti atdalīt to ietekmes uz augiem. Situācijā, kad sāls ietekme neparādās, kā tas ir, piemēram, saldūdens ezera *Lake Huron* piekrastes kāpās, ir noskaidrots, ka kopumā sugu daudzveidība negatīvi korelē ar

apbēršanas intensitāti. Gradianta intensīvākajā galā daudzveidības samazināšanās ir saistīta ar pret apbēršanu jutīgo sugu izzušanu un pilnīgu no apbēršanas atkarīgo sugu dominanci.

#### 7.4.7.2. Pielāgošanās apbēršanai ar smiltīm

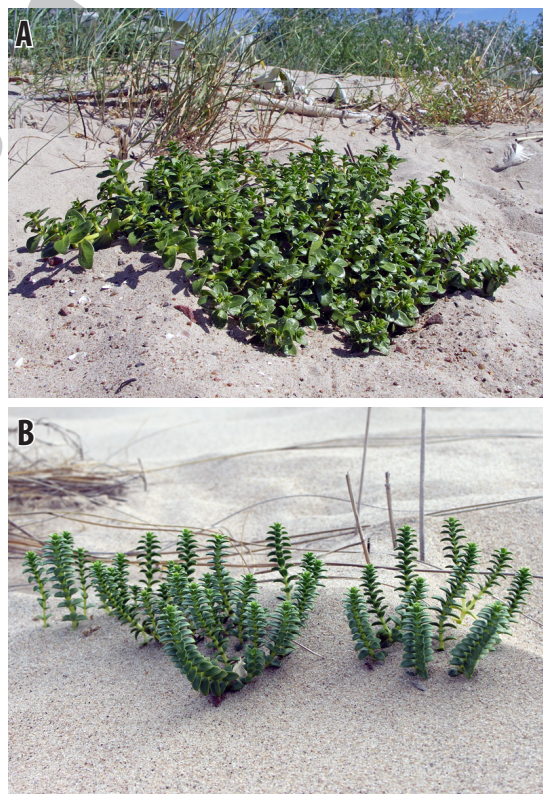
Vairākas ar dzīvības formu saistītas augu morfoloģiskās īpašības ir būtiski saistītas ar spēju pārciest apbēršanu ar smiltīm piekrastes kāpās. Raksturīgs kopējais izskats piekrastes augiem, kas ir veiksmīgi pielāgojušies gan stipram vējam, gan apbēršanai ar smiltīm, ir ložņājošas formas morfotips. Pirmkārt, tādi ir īstie kāpelētājaugi ar liānveida augšanas tipu, kuriem kāpu biotopos ir maz iespēju atrast piemērotu atbalstu, un kuri tāpēc izveidojuši modificētu augšanas stratēģiju. Liānveida augi atklātajās kāpās veido ilggadīgus pazemes stumbrus, kas producē ismūžīgus dzinumus smilšu virspusē. Substrāta slāņa biežumam šādā gadījumā nav kritiskas nozīmes. Otrkārt, daudziem klonālajiem augiem veidojas dzīvības formas, kas raksturīgas kāpelētājaugiem – stolonu vai rizomu jaunie dzinumi darbojas kā meklētāji nepieciešamo resursu atrašanai.

Līdzīgi kā ar citu vides apstākļu darbību, arī pēc atbildes reakcijām uz apbēršanu augu sugas iedalās vairākās kategorijās atkarībā no to izturības. Pret apbēršanu jutīgajām sugām augšanas ātrums samazinās lineāri līdz ar apbēršanas intensitātes pieaugumu. Daļēji izturīgām sugām nelielas intensitātes apbēršana neizraisa augšanas samazināšanos, bet, pēc noteikta sliekšņa līmeņa sasniegšanas, augšanas ātrums būtiski samazinās. Izturīgajām sugām ir pozitīva reakcija uz apbēršanu ar smiltīm.

Daudzas priekškāpu un kāpu sugas, kas ir pilnībā adaptējušās eksistencei mainīga substrāta līmeņa apstākļos, ir t.s. “obligāti apberamās” sugas, kuru optimālāi augšanai un attīstībai nepieciešama noteikta apbēršanas intensitāte. Viens no tipiskiem šādu sugu paraugiem ir *Salsola kali*, kuras indivīdiem 14 nedēļas ilga smilšu apbēršana ar intensitāti 12 mm nedēļā divas reizes palielina sausās masas uzkrāšanos. Piekrastes sugai *Triplasis purpurea* daļēja apbēršana ar smiltīm palielina gan auga izmērus, gan sēklu ražošanu, bet *Cakile edentula* apbēršana palielina lapu hlorofila saturu.

Tātad, lakstaugiem, kas adaptēti apbēršanas apstākļiem, parasti palielinās kopējā biomasa, auga garums, lapu virsma, kā arī, vairāki ar fotosintēzi saistīti parametri. Ilgstoši augot apstākļos bez apbēršanas, ir būtiski samazināts augšanas un biomasas veidošanās ātrums un fizioloģiskās veikspējas rādītāji. No apbēršanas atkarīgās augu sugas ir kāpu veidotāji, kas aiztur un uzkrāj smiltis, izraisot embrionālo kāpu veidošanos.

Atsevišķām kāpu sugām tikai pēc apbēršanas ar smiltīm augstā intensitātē inducējas klonālas augšanas raksturīgās īpatnības. Šie augi uzskatāmi par fakultatīviem apbēršanas atkarīgajiem augiem. Stabila substrāta apstākļos *Honckenya peploides* raksturīga krūmveida augšanas forma ar izteiktu stumbruru un zarojumu virs substrāta (7.–0. attēls A). Augu lapas ir ieapaļas un dažāda izmēra. Pēc apbēršanas ar smiltīm, *H. peploides* indivīdi veido daudzas adventīvās saknes uz vertikālā dzinuma,



6.–22. attēls. Krusas radīti mehāniski bojājumi uz *Phaseolus vulgaris* lapām, kas izraisījuši vecākās lapas priekšlaicīgu novecošanos.



bet veģetācijas sezonas beigās apbērtais dzinums pārveidojas par rizomu ar daudziem adventīvajiem pumpuriem. Pavasarī no tiem veidojas virszemes dzinumi, kas atšķiras ar mazām, iesmailām un regulāri sakārtotām lapām, kas veicina izaugšanu cauri biežam un mitram smilšu slānim (7.–0. attēls B).

Vēl viens fakultatīvi klonālais augs piejūras kāpās, kuram klonalitāti inducē apbēšana ar smiltīm, ir *Alyssum gmelinii*. *A. gmelinii* indivīdi sastopami gan pelēkajās kāpās ar stabilu substrāta līmeni, gan baltajās kāpās, kur tie regulāri tiek apbērti ar smiltīm (7.–0. attēls). Atšķirībā no obligāti apberamajām sugām, *A. gmelinii* fizioloģiskā veikspēja ir optimālā līmenī abos biotopos, par ko liecina augsta fotosintēzes fotoķīmisko reakciju efektivitāte lapās. Augiem fiksēta substrāta līmeņa apstākļos izveidojas krūmveida morfortips ar centrālo stumbru pārkoksnētiem galvenajiem stumbriem, kas ir intensīvi sazaroti (7.–0. attēls A). Lapainie dzinumi ir gari un lapas uz tiem izvietotas samērā reti. Pēc apbēšanas ar smiltīm, no veģetatīvajiem pumpuriem, kas lokalizēti uz apbērtu stumbru posmiem, attīstās izteikti elongējoši jauni dzinumi, kuru galos pēc virspuses sasniegšanas īsā zonā veidojas cieši izvietotas lapas, bet apbērtās zonas augšpusē attīstās adventīvās saknes (7.–0. attēls B). Nākamās veģetācijas sezonas sākumā no veģetatīvajiem pumpuriem tuvu substrāta virskārtai veidojas īsi zari ar lapām (7.–0. attēls C). Saglabājoties salīdzinoši stabilam substrāta līmenim, individuālie apbērtie stumbri veido labi apsākņojušos rametu, kas var eksistēt

arī bez saistības ar sākotnējo mātesaugu, bet virs substrāta veidojas raksturīgā krūmveida forma ar pārkoksnējušos stumbru lejasdaļu (7.–0. attēls D).

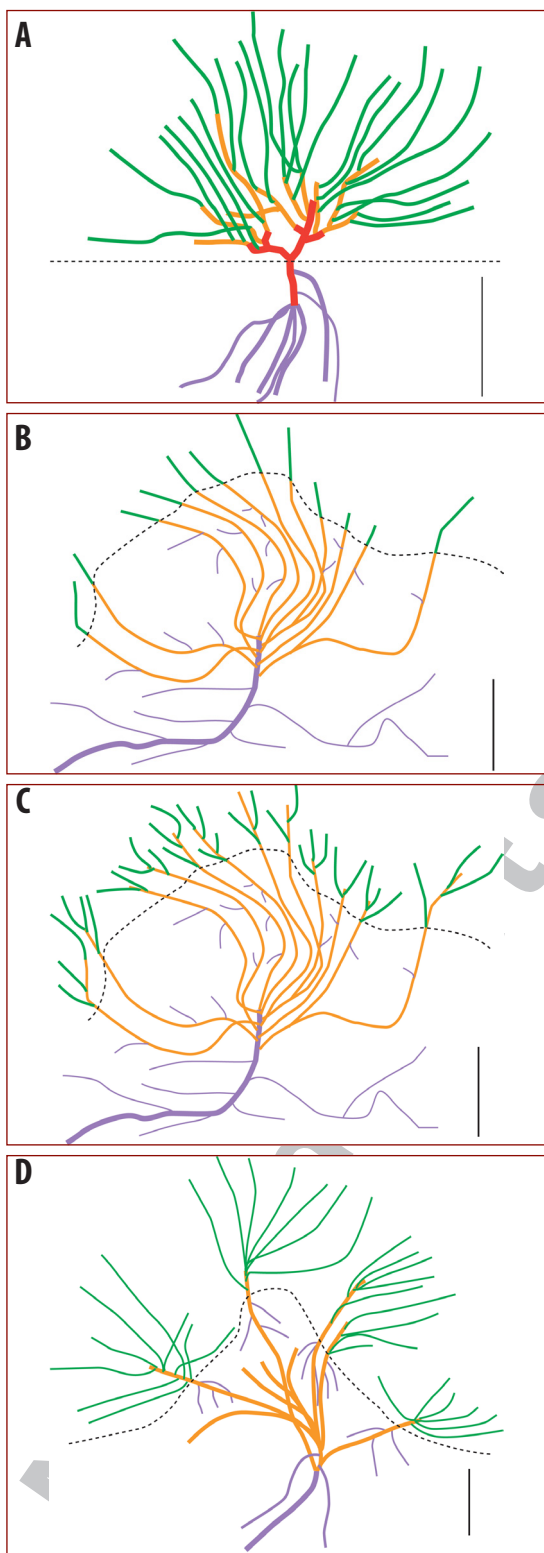
Ekstrēma izturība pret pieaugušo indivīdu apbēšanu ar smiltīm ir *Elytrigia juncea*, kuri var pārciest 60 cm smilšu apbēšanu gadā, kā arī, *Ammophila breviligulata* un *Ammophila arenaria*, kuri pārcieš līdz 1 m smilšu uzkrāšanās gadā. Šo sugu dzīvotspējīgi veģetatīvie pumpuri ir atrasti 0.6 līdz 1.0 m dziļumā. *E. juncea* ir arī ekstrēma spēja izaudzēt virspusē dzinumus no viena posma rizomu fragmentiem pat no 1.27 m dziļuma, bet varākposmu rizomu gadījumā pat vēl lielāka dziļuma, jo tajos uzkrāts vairāk rezerves vielu.

Adventīvo pumpuru veidošanās un miera stāvoklī esošo meristēmu aktivācija saknēs un rizomos ir priekšnoteikums augu apbēšanas izturībai. Savukārt, adventīvo sakņu veidošanās uz apbērtā stumbra nodrošina labāku apgādi ar ūdeni un minerālvielām. Apbēšanas izturība ietver arī spēju ilgstoši pārciest gaismas trūkumu (etioloģiju) un samazinātu gāzu difūziju. Šī iemesla dēļ uzskata, ka metaboliskie pielāgojumi apbēšanas gadījumā ir līdzīgi tiem, kādi inducējas augu applūšanas gadījumā. Pat kāpām adaptētām sugām ir atšķirīga spēja pārciest pilnīgas tumsas apstākļus. Pētījumā at 29 Jaunzēlandes kāpu augu sugām noskaidrots, ka tām ir atšķirīgs maksimālais izdzīvošanas ilgums tumsā, kas var būt no 19 dienām neizturīgākajām sugām līdz pat 140 dienām izturīgākajām.

Literatūrā parasti tiek analizēti dažādi vides apstākļi, kuru izmaiņa var izraisīt apbēro augu daļu augšanas stimulāciju (paaugstināts mitrums,



6.–22. attēls. Krusas radīti mehāniski bojājumi uz *Phaseolus vulgaris* lapām, kas izraisījuši vecākās lapas priekšlaicīgu novecošanos.



papildus barības vielas utt.). Tomēr, no fizioloģijas viedokļa, netiek pievērsta uzmanība faktam, ka pati apbēršana var darboties kā signāls, kura uztveršana izmaina auga fizioloģisko stāvokli. Gan skābekļa koncentrācijas samazināšanās apbērtu dzinumu tiešā tuvumā, gan gaismas trūkums var darboties kā atbilstošie faktori ar signāla dabu. Adventīvo sakņu veidošanos uz stumbra stimulē samazināta skābekļa koncentrācija un palielināts etilēna līmenis audos.

Palielinātu izturību pret apbēršanu ar smiltīm saista arī ar intensīvas mikorizu simbiozes klātbūtni augu saknēs. Uzskata, ka mikorizas sēņu hifas palīdz veiksmīgāk iegūt nepieciešamos resursus.

Atsevišķi jāanalizē sēkļu un dīgstu reakcija uz apbēršanu. Situācijā, kad nesadīgušas sēklas atrodas smilšainā augsnē, var prognozēt sekojošu tālāko notikumu attīstību: (1) sēklas dīgst un dīgsti izaug augsnes virspusē; (2) sēklas dīgst, bet dīgsti nav spējīgi sasniegt virspusi; (3) sēklas nedīgst un iet oļā; (4) sēklas atrodas miera stāvoklī un veido augsnes sēkļu banku. Tālāk tiks apskatīta tikai dīgst spējīgu sēkļu reakcija uz apbēršanu, jo miera stāvokļa veidi un tā pārtraukšana apskatīti sadaļā 0.0.0.

Kopumā dīgstošām sēklām un dīgstiem ir zemāka izturība pret apbēršanu ar smiltīm nekā jau izaugušiem tās pašas sugas augiem. Galvenais šādas atšķirības iemesls varētu būt mazāks barības vielu rezervju daudzums sēklās, kas pieejams augšanas nodrošināšanai apstākļos bez fotosintēzes. Tāpēc lielākajai daļai kāpām adaptēto sugu dīgsti spēj pārdzīvot tikai salīdzinoši nelielas intensitātes īslaicīgas apbēršanas epizodes. Optimālais smilšu dziļums kāpu augu veiksmīgai dīgšanai ir 2 līdz 6 cm, bet maksimālais, no kāda iespējama dīgšana, ir apmēram 10 cm. Tomēr, *Strophostyles helvola* sēkļu dīgšana ir iespējama pat no 24 cm dziļuma. Sēkļu izmērs pozitīvi korelē ar izdīgšanas spēju, jo lielākām sēklām ir vairāk enerģijas rezervju. Parasti būtisks ir tieši endospermas, nevis dīgļa lielums. Sugas ar izteikti mazām sēklām spēj izdīgt tikai no 0.5 cm dziļuma. Sakarība starp sēkļu lielumu un dīgstu izaugšanas spēju nav absolūta, jo citi faktori var ietekmēt apbēršanas izturību. Tā piemēram, *Cirsium pitcheri* dīgstu parādīšanās nav atkarīga no

**6.-22. attēls.** Krušas. Lapas ir izvietotas stumbra daļās, kas iekrāotas ra daļu un skaidrības dēļ nav parādītas.



sēklu lieluka, kaut gan lielākām sēklām novērota garāku sakņu attīstība.

Līdzīgi kā pieaugušiem augiem, arī attiecībā uz dīgstu augšanu var novērot atšķirīgu reakciju atkarībā no sugas. Salīdzinot piecu sugu sēklu dīgšanu, novērotas trīs veidu atbildes reakcijas: (1) vienai sugai dīgstu izaugšanu virspusē stimulē apbēršana līdz pat 16 cm dziļumam; (2) divām sugām raksturīgs pakāpenisks dīgstu parādīšanās samazinājums līdz ar apbēršanas dziļuma palielināšanos; (3) divu sugu dīgstiem jau salīdzinoši neliels apbēršanas dziļums (2 cm) izraisa krasu izaugšanas spējas samazināšanos. Interesanti, ka šajā gadījumā dīgstu neparādīšanās augsnes virspusē nav saistīta ar nepietiekamu to augšanas spēju, jo šādas sēklas vispār nedīga un gāja bojā bez dīgstu parādīšanās. Var domāt, ka jau pašas sēklas spēj uztvert apbēršanas dziļumu un atbilstošie signāli inhibē dīgšanas uzsākšanos. Pastāv arī iespēja, ka sēklās sākas dīgšanas process, bet izaugušās dīgļa struktūras uztver informāciju par apbēršanas dziļumu un iniciē tālākas augšanas apstāšanos. Alternatīvs izskaidrojums dīgstu nespējai veiksmīgi izaugt augsnes virspusē ir nelabvēlīgi augšanas apstākļi – zems O<sub>2</sub> saturs vai patogēno mikroorganismu darbība.

Atsevišķos pētījumos izslēdz sēklu dīgšanas ietekmi uz dīgstu parādīšanos, apberot ar smiltīm jau sadīgušas sēklas. Šajā gadījumā dīgstu izdzīvošana ir atkarīga no to spējas veiksmīgi stiepties tumsā (etioloģijas stituācija). Būtiski, ka sēklu sākotnējās atrašanās dziļums augsnē ietekmē to spēju pārciest papildus smilšu apbēršanu – seklāk iesētas sēklas spēj pārciest lielāku sekojošās apbēršanas intensitāti.

Daļa sēklu apbērtos apstākļos nonāk miera periodā, un to salīdzinošais daudzums pieaug līdz ar apbēršanas dziļumu. Domājams, ka sēklas uztver zemāku temperatūru, zemu O<sub>2</sub> un augstu CO<sub>2</sub> koncentrāciju, paaugstinātu mitrumu kā attiecīgos signālus apbēršanas inducētā miera perioda iniciācijai.

### 7.4.7.3. Augsnes erozija

Vēja darbības izraisītā virsmas substrāta aizpūšanai dabiskajos biotopos var būt gan negatīva, gan pozitīva nozīme. No vienas puses, augošiem

augiem augsnes augšējās kārtas aizvākšana izraisa sakņu un rizomu atsegšanu un iespējamu to izžūšanu. Ja erozija ir intensīva, izžūšana kopā ar reducēto spēju uzņemt ūdeni un minerālvielas var izraisīt augu bojāeju. Šādā veidā izpaužas arī substrāta līmeņa samazināšanās agroekosistēmās. No otras puses, dabiskajos biotopos erozija izraisa klonālo augu fragmentāciju, kas kopā ar vēja mehānisko efektu var veicināt augu izplatību. Bez tam, attiecībā uz sēklām augsnes sēklu bankā, substrāta virskārtas aizvākšana var pārtraukt apbēršanas izraisīto sēklu miera periodu, sekmējot sēklu dīgšanu un dīgstu parādīšanos atbilstoši labvēlīgos apstākļos.

Dabiskajos biotopos tieši pašu augu klātbūtne ir galvenais faktors, kas pasargā augsni no vēja izraisītas erozijas. It īpaši, jūras piekrastē kāpas veidojošajam augu sugām attīstījušās īpašības, kas ļauj pārdzīvot gan apbēršanu ar smiltīm, gan substrāta eroziju. Vairākām priekškāpu zonas sugām morfoloģiskās īpatnības, kas atļauj izdzīvot mainīga substrāta līmeņa apstākļos, ir spēcīgi attīstītu horizontālo un vertikālo sakņu veidošanās, kam ir balsta funkcija. Tā piemēram, *Honckenya peploides* klonālie augi spēj saglabāt dzīvotspēju uz dažādā līmenī izvietotu sakņu rēķina (7.–0. attēls). Tuvāk substrāta virskārtai esošās saknes ir izvietotas gan horizontāli, gan vertikāli, un substrāta līmeņa samazināšanās rezultātā atbalsta augu, bet zemāk izvietotās saknes piegādā ūdeni un minerālvielas. Tomēr šādiem augiem dzinumumu attīstība ir samazināta, salīdzinot ar stabila substrāta līmeņa apstākļiem.

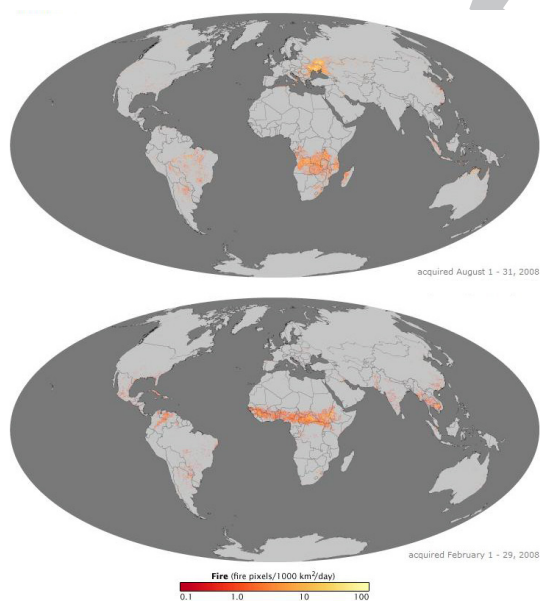


6.–22. attēls. Krusas radīti mehāniski bojājumi uz *Phaseolus vulgaris* lapām, kas izraisījuši vecākās lapas priekšlaicīgu novecošanos.

## 7.4.8. UGUNSGRĒKI

Lai arī parasti ugunsgrēkus dabā uzskata par cilvēka izraisītu destruktīvu ietekmi, praktiski visās dabiskajās ekosistēmās raksturīgi periodiski dabisku cēloņu (parasti zibens) izraisīti ugunsgrēki. Ugunsgrēki jau kopš dzīvības attīstības pirmsākumiem ir būtisks ekoloģiskais faktors, kas izmaina sugu sastāvu, ekosistēmu oglekļa budžetu un bioloģisko daudzveidību. Līdz ar to, var paredzēt, ka noteiktas augu īpašības, galvenokārt, saistībā ar vairošanos, ir būtiskas ugunsgrēka izturības un veģētācijas atjaunošanas kontekstā.

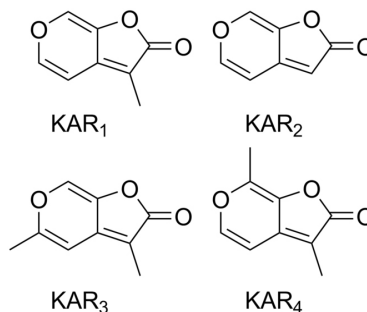
Savvaļas ugunsgrēki ir īpaši bieži sastopami ekosistēmās ar ilgstošiem regulāriem sausuma periodiem (7.–0. attēls). Savannas, kas aizņem 20% no Zemes sauszemes teritorijas, un tām raksturīgā veģētācija, ir lielā mērā atkarīgas no regulāriem ugunsgrēkiem. Dabiskie ugunsgrēki ir bieži arī Vidusjūras tipa klimata ekosistēmās ASV rietumos, Vidusjūras baseinā, Čīlē, Dienvidāfrikā un dienvidaustrumu Austrālijā. Tomēr, arī mērenās joslas mežu zonā ugunsgrēki ir būtisks ekoloģiskais faktors. Ziemeļu boreālajos mežos Fenoskandijā savvaļas zibens izraisītajiem ugunsgrēkiem dabiskais atgriešanās periods ir 50 līdz 100 gadi, un tas būtiski izmaina dominējošo sugu sastāvu. Sākotnēji pēc ugunsgrēka dominē *Pinus sylvestris*, bet apstākļos ilgstoši bez ugunsgrēka palielinās *Picea abies* un ēriku dzimtas krūmu, it īpaši, *Empetrum hermaphroditum*, dominance.



**6.–22. attēls.** Globālie ugunsgrēki pasaulē 2008. gada augustā un februārī. Attēls no <http://earthobservatory.nasa.gov/IOTD/view.php?id=36220>.

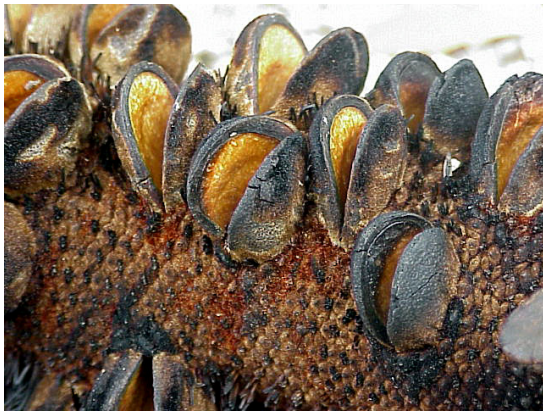
Lielākā daļa augu sugu, gan viengadīgās, gan daudzgadīgās, pēc ugunsgrēka spēj atjaunoties ar sēklām. Faktu, ka dūmi stimulē daudzu sugu sēklu dīgšanu no ugunsgrēkam pakļautiem biotopiem, uzskata par pierādījumu īpašai augu adaptācijai ugunsgrēka apstākļiem. Galvenais fizioloģiski aktīvais savienojums, kas izolēts no dūmu ūdens ekstrakta, ir butenolīds ar triviālo nosaukumu karrikinolīds (karrikīns 1, KAR<sub>1</sub>; 7.–0. attēls). Karrikīni pēc ķīmiskās uzbūves ir līdzīgi augu potenciālajiem hormoniem strigolaktoniem, kam ir kopīgs butenolīda fragments. Karrikīnus augos uztver  $\alpha/\beta$ -hidrolāzes tipa receptori. Vairāk nekā 60 sugas no 29 dzimtām reaģē gan uz dūmiem, gan karrikinolīdu, parādot dīgšanas stimulāciju. Jāatzīmē, ka augu sugas, kam dūmi veicina dīgšanu, ir gan no ugunsgrēkiem pakļautiem, gan tiem nepakļautiem biotopiem, un to vidū ir arī kultūraugu (salāti, selerija, kukurūza, tomāti u.c.) sugu sēklas.

Raksturīga ar vairošanos saistīta īpašība sugām ugunsgrēkam pakļautajos biotopos ir serotīnija, ar ko apzīmē sēklu izplatīšanos nevis spontāni tūlīt pēc nogatavošanās, bet gan tikai noteiktu vides signālu ietekmē. Iespējamie sēklu izplatīšanos izraisītie faktori serotīnijas gadījumā ir mātesauga vai tā zara bojāeja (nekriscence), samirkšana (higriscence), sasilšana (soliscence), izžūšana



**6.–22. attēls.** Karrikīnu ķīmiskās struktūras.

(kseriscence), uguns (piriscence), uguns ar sekojošu samirkšanu (pirohiscence). Visplašāk izplatītais un vislabāk izpētītais vides faktors, kas izraisa šādu sēklu izplatīšanos, ir ugunsgrēks, un "serotīnija" (piriscences vietā) parasti apzīmē tieši šo gadījumu. Plašāks termins ir "bradisporija", ar ko apzīmē sēklu izplatīšanos ilgā laka periodā, neatkarīgi no tā, vai tas notiek spontāni vai kādu faktoru ietekmē. Serotīnija ir plaši izplatīta kokaugiem dienvidu puslodes ugunsgrēkam pakļautajās ekosistēmās Austrālijā un Dienvidāfrikā, kur



**6.–22. attēls.** Ugunsgrēka izraisīta *Banksia serrata* folikulu atvēršanās un sēklu atbrīvošanās. Attēls no *Wikipedia*. Autors KURT STÜBER.

tā ir sastopama Proteaceae dzimtā un citiem taksoniem (*Eucalyptus*). Ziemeļu puslodē serotīnija ir raksturīga skujkokiem (*Pinus*, *Cupressus*, *Picea*, *Sequoiadendron*). Aizsardzības mehānisms pret uguni ir saistīts ar čiekuru (skujkokiem) vai pārkoksnējušos augli (divdīgļlapjiem), kas ar augsti lignificētām struktūrām aptver sēklas un pasargā tās no sadegšanas un pārkaršanas. Sēklu izplatīšanos nepieļauj sveķi, kas aizver čiekuru vai augli, bet ugunsgrēka karstumā tie izkūst. Proteaceae ģints *Banksia* sugām folikulas iekšienē atrodas spārnots sēklas atdalītājs, kas bloķē tās atvēršanos un neļauj sēklai izkrist (7.–0. attēls). pēc ugunsgrēka folikula atveras, bet sēkla spēj izplatīties tikai pēc vairākiem samirkšanas-izzūšanas cikliem, kad spārni pakāpeniski izbīda sēklu ārā. Tādējādi sēkla nevar izplatīties tūlīt pēc ugunsgrēka.

Virkne citu augu īpašību gan morfoloģiskā, gan fizioloģiskajā līmenī var veicināt augu izdzīvošanu un konkurences spēju palielināšanos pēc ugunsgrēka. Salīdzinoši daudzām sugām ugunsgrēks stimulē ziedēšanu. Tā piemēram, Austrālijas dienvidrietumu krūmāju ekosistēmā obligātā pirogēnā ziedēšana novērota vairākām sugām no klonālajiem geofītiem, ohidejām u.c. Līdzīgi tam, ugunsgrēks stimulē ļoti daudz augu ataugšanu no dažādiem orgāniem un audiem, piemēram, adventīvajiem pumpuriem zem biezas mizas, kas pasargā tos no karstuma ietekmes.

## 7.5. AUGU MIJIEDARBĪBA AR CITIEM ORGANISMIEM

Individuālo augu mijiedarbība ar citiem augiem, kā arī, ar citu organismu grupu indivīdiem, ir būtiska to funkcionēšanas procesa sastāvdaļa gan dabiskajos, gan agrobiotopos. Bez izpratnes par to, kā notiek šīs mijiedarbības, kāds ir to raksturs un ietekme uz augiem, nav iespējams izprast auga fizioloģiskos procesus visā to kopumā un daudzveidībā. Ņemot vērā šīs grāmatas galveno “varoni” – augu, šīs nodaļas ietvaros apskatīts tikai ierobežots problēmu loks par augu mijiedarbībām ar citiem organismiem, kam ir būtiska ietekme uz auga fizioloģiju. Praktiskas ievirzes un detalizēta informācija jāmeklē attiecīgi augu patoloģijas, augu kaitēkļu bioloģijas, ekoloģijas un citu sfēru specializētajā literatūrā.

Jebkurā ekosistēmā augi ir gan dzīves vieta, gan arī barības bāze daudziem dažādiem organismiem. Bez tam, ar atsevišķu organismu grupām augi veido tuvākas asociācijas, kas ietver jaunu, pirms tam augiem neraksturīgu, struktūru veidošanos. Lai tālāk izprastu auga mijiedarbības raksturu ar citiem organismiem, jāpievēršas tās klasifikācijai. Mijiedarbības var iedalīt gan pēc labuma gūšanas veida, gan pēc to “ciešuma” pakāpes.

Pirmkārt, dažādu sugu organismu pozitīvās attiecības var būt līdzsvarotas vai nelīdzsvarotas, attiecībā pret to, vai labumu no tām gūst viens vai abi partneri. Līdzsvarotu attiecību gadījumā, kad labumu no tām iegūst abi partnerorganismi, runā par mutuālismu. Savukārt, ja viens no organismiem gūst labumu, nekaitējot otram, to dēvē par komensālismu. Otra organisma vienpusīga izmantošana ir parazitisms. Jāņem vērā, ka mutuālisms un parazitisms nepastāv kā divi savstarpēji izslēdzoši un galēji attiecību stāvokļi, bet daudzos gadījumos konkrētās attiecības var būt arī ierobežoti labvēlīgas vai ierobežoti kaitīgas. Ir arī gadījumi, kā piemēram, neoplazmu veidotāju-augu attiecības, kad šīs mijiedarbības raksturs no auga viedokļa vēl nav noskaidrots.

Otrkārt, īpašs organismu mijiedarbības veids ir simbioze, kad organismi dzīvo ciešā kontaktā viens ar otru, vai nu viens uz otra virsmas (ektosimbioze, arī ekzosimbioze), vai arī, viens iekšā otra audos vai par šūnās (endosimbioze). Patiesībā “simbioze” ir pretrunīgs termins, jo ir uzskats, ka tā lietošana jāierobežo tikai ar gadījumiem, kad mijiedarbība ir mutuālisma, atbilstoši sākotnējai definīcijai, ko izmantoja HEINRICH ANTON DE BARY, lai aprakstītu ķērpju bioloģiju. Jebkurā gadījumā, simbioze ir cieši saistīta ar koevolūciju, kad simbiotiskie pāri (pāru grupas), neatkarīgi no to attiecību rakstura, ietekmē viens otra evolūciju. Tā piemēram, augi un patogēni evolucionējuši savstarpējās antagoniskās mijiedarbības procesā. Līdzīgi uzskata, ka arī mutuālistiskās nesimbiotiskās mijiedarbības gadījumā notikusi koevolūcija, piemēram, starp augiem un to apputeksnētājiem (kukaiņi, putni, sikspārņi).

Parazitisms parasti ir simbiotisko attiecību veids un šo terminu nelieto gadījumos, kad citi organismi vienkārši izmanto augus kā barības bāzi, bet nav saistīti ar tiem kā ar vienīgo dzīves vietu, kā tas varētu būt augēdāju posmkāju gadījumā. Tomēr, krasas robežas šajā ziņā nepastāv, jo daudzas augēdājas ērces visā savā dzīves ciklā ir saistītas ar konkrēto augu, bet daudzi augēdāji kukaiņi dzīvo uz auga virsmas tikai noteiktā attīstības stadijā. Īpaša parazitu forma ir patogēni, ar ko parasti apzīmē mikroskopiskus organismus, kuru nodarītais kaitējums saimniekaugam ir lielāks nekā patērētās biomasas zudums.

Augu mijiedarbība ar citiem organismiem ir ļoti nozīmīga gan ekosistēmu funkcionēšanā, nodrošinot globālo vielu apriti dabā, gan arī praktiskajā lauksaimniecībā. Vispārējo augu-kukaiņu attiecību raksturu uzsver fakts, ka uz apmēram 300 000 dažādo augu sugu ir seši miljoni dažādu kukaiņu sugu, no kuriem apmēram puse ir augēdāji. Augu negatīvo mijiedarbību praktisko nozīmīgumu akcentē tas, ka 30 līdz 40% lauksaimniecības produkcijas, ko audzē pārtikas vai dzīvnieku barības iegūšanai, patērē kaitēkļi un patogēni.



## 7.5.1. AUGA-AUGA MIJĪETEKME

Vienkāršākais un tipiskākais veids, kā notiek dažādu augu indivīdu mijiedarbība gan vienas sugas robežās, gan starp dažādām sugām, ir konkurence par resursu izmantošanu. Šo mehānismu analīze tiek veikta augu ekoloģijas ietvaros un nav šīs grāmatas mērķis. Tomēr, ne visus rezultējošos efektus no auga-auga mijietekmes var saistīt tikai ar vienkāršu konkurenci. Daudzi augi, it īpaši, tropu joslā, izmanto citus augus (to mizu) par savu augšanas substrātu. Pierasts uzskatīt, ka šāds epifītisks dzīves veids raksturīgs tikai brioфіtiem un ķērpjiem, taču arī daudzi lakstaugi piemērojušies šādai dzīves formai. Epifītu galvenā iezīme ir tā, ka to attiecības ar saimniekaugu ir neitrālas. Pretēji tam, augi, kas aug uz cita auga vai kontaktā ar to un iegūst resursus no saimniekauga, piemērojušiem parazitiskam dzīvesveidam. Iespējamas ar tādas augu savstarpējās mijiedarbības, kas nenotiek tieša fiziska kontakta ceļā, bet gan, izdalot apkārtējā vidē ķīmiskus savienojumus, kas ietekmē citu augu augšanu un fizioloģiju. Šādu ķīmiskās mijiedarbības veidu apzīmē par allelopātiju.

### 7.5.1.1. Epifīti

Epifīti ir augi, kas par savu augšanas substrātu izmanto nevis augsni, bet gan citus augus, parasti kokus un krūmus. Atšķirībā no parazitiskajiem augiem, kuri izmanto saimniekaugu arī kā resursu (ūdens, minerālvielu, organisko savienojumu) avotu, epifīti ir autotrofi, kuri iegūst ūdeni un minerālvielas no atmosfēras, būdami neitrāli attiecībā pret augu (forofītu), kuru izmanto kā substrātu. Apmēram 25 000 vaskulāro augu sugu piemērojušās epifītiskam dzīvesveidam, bet atsevišķās ekosistēmās, piemēram, tropu mitrajās mežos, to īpatsvars ir būtisks. Atsevišķos pluvialajos neotropiskajos mežos epifītu sugas veido vairāk nekā trešdaļu no visu sugu kopskaita. No ekoloģijas viedokļa epifīti ir īpaši būtiski kā kukaiņu un citu nelielu dzīvnieku patvēruma vieta.

No viendīgļlapjiem salīdzinoši visvairāk epifītu sugu ir Araceae, Bromeliaceae un Orchidaceae dzimtās. Lielākā daļa orhideju sugu ir epifītiskas, un pārsvarā tikai mērenās joslas orhidejas aug augsnē. Mazāks epifītisko sugu īpatsvars ir divdīgļlapjiem, bet ir atsevišķas ģintis, kur pārsvarā ir epifīti – *Columnea* un *Drymonia* no Gesneriaceae, *Medinilla* no Melastomataceae, *Ficus* no Miraceae un *Peperomia* no Piperaceae. Interesanti, ka no *Rhododendron* ģints (Ericaceae) apmēram 850 sugām 112 ir epifītiskas.

Vaskulāro augu epifītisma galvenais ierobežojošais faktors ir temperatūras zem 0 °C. Ja ķērpju un brioфіtu grupu epifīti ir plaši izplatīti arī mērenajā un arktiskajā joslā, tad vaskulārie epifīti pārsvarā lokalizēti tropu joslā un pat

subtropu biotopos tie ir samērā maz izplatīti. Pat obligātos epifītus var veiksmīgi audzēt mākslīgā substrātā ar atbilstošām īpašībām, tātad, epifītu saistība ar noteiktu koku lapotnēm patiesībā nav nepieciešama. Daudzas *Tillandsia* sugas var augt arī uz dažādiem mākslīgiem substrātiem, piemēram, telefona un elektrības vadiem (9.–0. attēls).

Pēc to dzīvības formas un attīstības īpatnībām epifītus var klasificēt kā nejaušos, fakultatīvos, primāros un sekundāros hemiepifītus un īstos epifītus jeb holoeipifītus. Nejaušajiem epifītiem nav nekādu pielāgojumu dzīvei koku lapotnē, tomēr tie var sasniegt briedumu augot mitros iedobumos uz dažādiem substrātiem, arī koku stumbriem. Fakultatīvie epifīti var augt gan augsnē, gan koku lapotnēs, bieži vien pat vienas augu sabiedrības ietvaros. Primārajiem hemiepifītiem agrinās attīstības stadijās nav saistības ar augsni, bet vēlāk to barojošās saknes pagarinās gar koka stumbru un sasniedz augsni, uzlabojot to augšanu. Žņaudzošie

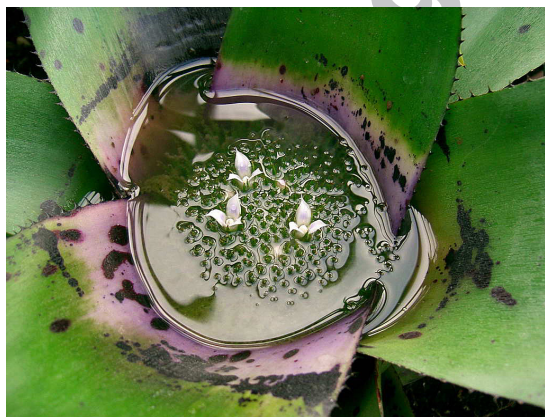


6.–22. attēls. Epifītiskie augi no *Tillandsia* ģints uz telefona vadiem Bolīvijā. Attēls no Wikipedia. Autors CODY H.

primārie hemiepifīti veido forofītu iekļaujošas saknes un var izraisīt tā bojāeju. Forofītam ejot bojā, epifīts var kļūt par brīvu augošu, kā liellapainās *Ficus* sugas. Sekundārie hemiepifīti sāk dzīves ciklu, iesakņojoties augsnē forofīta tiešā tuvumā, bet to vītenauga dzīves forma atļauj piesaistīšanos kokam un vēlāk, pēc vecākā stumbra bojāejas, augs pilnībā kļūst par epifītu. Visbeidzot, īstie epifītu visu dzīves ciklu realizē tikai saistībā ar forofītu un tie nav sastopami uz augsnes.

Ūdens pieejamība ir galvenā problēma, ar ko nākas saskarties epifītiem. Var izdalīt divas lielas funkcionālās grupas attiecībā uz ūdens pieejamību, t.s. nepārtraukti apgādātos un periodiski apgādātos epifītus, lai gan pastāv būtiskas variācijas šo formu robežās. Pirmajai grupai pieder tvertnes bromeliādi – Bromeliaceae dzimtas pārstāvji, kuriem lapu aksilos izveidojušās struktūras, kas uzkrāj ūdeni (7.–0., 7.–0. attēli), kā arī, atsevišķi taksoni ar pieēju salīdzinoši labam pastāvīgā mitruma avotam. Otrā grupā pārstāv t.s. mizas epifīti, kuri nepieciešamā ūdens ieguvē ir tieši atkarīgi no nokrišņiem.

Tvertnes bromeliādiem raksturīga ūdens apgādes atkarība no auga izmēra, jo mazu indivīdu, piemēram, *Vriesea sanguinolenta* ūdens rezervuāri tiek izlietoti dažu stundu laikā, kamēr sugām ar liela izmēra indivīdiem uzkrātā ūdens pietiek ilgāk par nedēļu. Šī iemesla dēļ daudzas tvertnes bromeliādu sugas juvenilā stadijā izmanto atmosfēras ūdeni un ir ar būtisku sausumizturību. Bez ūdens tvertņēm (fitotelmām) arī dažādas citas



**6.–22. attēls.** Tvertnes bromeliādu sugas *Neoregelia concentrica* ūdens tvertne ar ziediem. Attēls no Wikipedia. Autors HANSON.



**6.–22. attēls.** Tvertnes bromeliādu sugas indivīds *Salto Morato* rezervātā, Brazīlijā. Attēls no [Ecolibrary.org](http://Ecolibrary.org). Autors DAN L. PERLMAN.

morfoloģiskās struktūras (īpašs lapu izvietojums, trihomi u.c.) veicina ūdens uzņemšanu. Mizas epifītiem nepieciešamas dažādas stratēģijas ūdens trūkuma izturībai, un tās ir gan poikilohdrija, gan lapu, stumbru un sakņu sukulence, kā arī, CAM fotosintētiskais metabolisms. CAM sugu sastopamība konkrētajā lokālajā florā ir tieši saistīta ar ūdens pieejamības pakāpi. Tā piemēram, analizējot epifītisko orhideju sugas, Jaungvinejas un Austrālijas lietusmežos CAM sugu daudzums ir apmēram 25%, mitrajā lidzenuma mežā Panamā to ir 40%, sasniedzot 62% Austrālijas salīdzinoši sausajos atklātajos mežos, bet Meksikas sausajos mežos 100% epifītisko orhideju ir ar CAM fotosintēzes tipu. Līdzīgi tam, CAM sugu īpatsvars pieaug, samazinoties augstumam virs jūras līmeņa, kā arī, no ēnainajām uz labāk apgaismotajām vietām. Iespējams, ka lielākā daļa epifītu ir spējīgi pāriet no  $C_3$  uz CAM fotosintēzi noteiktā situācijā vai arī mazāka izmēra augiem, kuri var uzglabāt salīdzinoši mazāku daudzumu ūdens.

Kopumā fotosintēzes intensitāte epifītiem ir salīdzinoši zema, vidējai vērtībai nepārsniedzot  $2.6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{CO}_2$ . Interesanti, ka, salīdzinot visas galvenās epifītu grupas (orhidejas, bromeliādas, aroidus un papardes) konstatēts, ka fotosintēzes kapacitāte ir saistīta ar auga indivīda izmēru. Bromeliādu pārstāvim *Guzmania monostachya* fotosintēzes intensitāte uz virsmas laukumu pieaug

piecas reizes no vismazākā līdz vislielākajam indivīdam. Tāpēc iespējams, ka zemie rādītāji ir saistīti ar mazu indivīdu mērījumiem.

Augot bez tieša kontakta ar augsni, epifitu apgāde ar minerālvielām ir iespējama tikai no atmosfēras (lietus, putekļi, migla), citu augu lapu izdalījumiem un to atlieku sadalīšanās,  $N_2$  fiksācijas un, daudz mazākā mērā, dzīvnieku izdalītajām minerālvielām un to atliekām. Ar epifītiem saistītie dzīvnieki pārsvarā gadījumu ir skudras, kas dzīvo vai nu augu orgānu izveidotos dobumos vai arī to ligzdas ir substrāts augu saknēm. Skudru ietekme uz epifītu minerālo barošanos var būt būtiska, tā piemēram, *Dischidia major* iegūst 30% slāpekļa no tās iekšienē esošajos dobumos skudru atstātajām atliekām. Tuvāk augu-skudru mijiedarbība apskatīta sadaļā 7.4.8.

Piemērotos klimatiskajos apstākļos, piemēram, tropiskajos mākoņu mežos, uz koku horizontālajiem zariem vai pie vertikālo zaru pamatnēm var veidoties istas augsnes slānis, kas var sasniegt pat vairākus desmitus centimetru dziļumu. Šīm augsnēm raksturīgs augsta N/P attiecība, parasti ap 13. Varētu pieņemt, ka šādā augsnē augošajiem epifītiem ir ievērojami labāka apgāde ar minerālvielām, tomēr parasti uzskata, ka visi epifīti eksistē minerālvielu trūkuma apstākļos, bet šobrīd šai hipotēzei vēl trūkst uz pētījumiem pamatotu pierādījumu. Atsevišķām epifītu grupām, piemēram, tvertnes bromeliādiem tiešām raksturīgs ļoti zems audu N saturs, taču tas var būt saistīts ar vispārēji zemajām prasībām pēc minerālvielām.

### 7.5.1.2. Parazīti

Atsevišķu sauszemes augu sugu indivīdu spēja piesaistīties citiem augiem un iegūt no tiem ūdeni un barības vielas, tātad, parazitēt uz saimniekaugiem, dod parazītiem būtiskas priekšrocības konkurētspējā vidē ar ierobežotu resursu pieejamību. Parazitiskajiem augiem raksturīga īpašu orgānu, haustoriju, klātbūtne, ar kuriem tie piesaistās saimniekaugu vadaudu sistēmai, lai iegūtu ūdeni un barības vielas. Līdzīgi kā citiem parazītiem, arī auga-auga parazitisma gadījumā parazīts var būt pilnīgi atkarīgs no saimniekauga un nevar pabeigt dzīves ciklu bez tā (obligātie parazīti), vai arī saimniekaugs šim

nolūkam nav nepieciešams (fakultatīvie parazīti). Tomēr, dabiskos apstākļos nav atrasti parazitiski augi, kuri spēj pabeigt dzīves ciklu bez haustoriju kontakta ar saimniekaugu. Bez tam, attiecībā uz parazitiskajiem augiem, tie var būt holoparazīti, kas nesatur hlorofilu un ir atkarīgi no saimniekauga saņemtajām organiskajām barības vielām, esot pilnībā heterotrofi, vai arī hemiparazīti, kuri satur hlorofilu un spēj fotosintezēt, daļēji paši sevi apgādājot ar reducētā oglekļa savienojumiem, esot daļēji autotrofi. Holoparazīti vienlaicīgi ir arī obligātie parazīti un veido kopīgu vadaudu sistēmu ar saimniekauga floēmu, no kuras saņem organiskā oglekļa savienojumus, minerālvielas un ūdeni, bet tie nespēj asimilēt neorganisko slāpekli. Tā piemēram, parazitisko augu *Cuscuta* ģinti, atsevišķas sugas nesatur hlorofilu un ir holoparazīti (*Cuscuta europaea*), bet citi ir fotosintezēt spējīgi hemiparazīti (*Cuscuta reflexa*). Pārejas stāvokli starp šīm divām formām reprezentē *Cuscuta gronovii*, kuras indivīdiem ir būtiski izmainīta hloroplastu struktūra un tik mazs hlorofila daudzums, ka tie paši nespēj apgādāt sevi ar fotosintātiem. Tipiski hemiparazīti piesaistās saimniekauga ksilēmai un saņem no tā minerālvielas un ūdeni, un tie var būt gan obligātie, gan fakultatīvie parazīti. Atkarībā no parazīta piestiprināšanās vietas uz saimniekauga, izšķir sakņu parazītus (piemēram, tipiska holoparazitiskā ģints *Orobancha* un hemiparazitiskā ģints *Striga*) un stumbru parazītus (piemēram, tipiskas holoparazitiskās ģintis *Cuscuta* un *Casytha*, kā arī, hemiparazitiskās ģintis *Viscum* un *Ameiyema*). Tomēr, atsevišķas sugas (piemēram, *Exocarpos cupressiformis* un *Exocarpos pullei*, Santalaceae) var stāties kontaktā gan ar saknēm, gan stumbriem.

Zināmas apmēram 4500 parazitisko augu sugas, un tās sastopamas 270 līdz 275 ģintīs un 28 divdīgļlapju dzimtās. Tātad, apmēram 1% no zināmajām ziedaugu sugām ir ar parazitisku dzīves veidu. Interesanti, ka lielākajā daļā parazitisko augu dzimtu visas sugas ir parazitiskas, izņemot Orobanchaceae, kurā ir neparazitisku augu ģints *Lindenbergia*, kā arī Lauraceae un Concolvulaceae, kurās tikai pa vienai ģintij ir parazitiskas (attiecīgi, *Cassytha* un *Cuscuta*). Apmēram 90% visu parazitisko sugu ir hemiparazīti, bet sakņu parazīti ir 60%. Interesanti, ka gandrīz visas parazītu sugas



pārstāv segsēkļus, zināma tikai viena kailsēkļu suga ar parazitisku dzīvesveidu (*Parasitaxus ustus*).

Pēc augšanas formas parazitiski augi ir gan nelieli lakstaugi, gan krūmi un pat lieli koki. Būtiski, ka lielākajai daļai parazitū ir plašs iespējamo saimniekaugu sugu klāsts, lai arī dzinuma parazitēm tas kopumā ir šaurāks nekā sakņu parazitēm. Tā piemēram, *Castilleja* sugas parazitē uz vairāk nekā simts saimniekaugu sugām no dažādām dzimtām, bet *Rhianthus minor* parazitē uz 50 sugām no 18 dzimtām (7.–0. attēls).

Sakņu parazitū dzīvesveids pamatā nosaka to spēju iesaistīties asociācijā ar daudziem indivīdiem vienlaicīgi, un tie var būt no dažādām sugām. Aprakstīts, ka viens hemiparazitiskā pļavas auga *Rhinanthus minor* indivīds var vienlaicīgi parazitēt pat uz septiņām dažādām saimniekaugu sugām. Arī starp dzinumu parazitēm var novērot plašu saimniekaugu sugu diapazonu, piemēram, *Cuscuta* un *Cassytha* sugām var veidoties asociācijas ar vairākiem simtiem sugu, bet tropu āmulim *Dendrophthae falcate* šis skaits sasniedz pat 400.



**7.–1. attēls.** Kukaiņēdājs augs *Rhianthus minor* no Kinabalu kalna Borneo, kura krūkveida slazda tilpums var sasniegt 3 litrus. Attēls no Wikipedia.

Specifiski parazīti ir retums, un tāds ir *Epifagus virginiana*, kurš parazitē tikai uz *Fagus grandifolia* saknēm. Interessants piemērs ir epiparazitiskais āmulis *Phoradendron scabberimum*, kurš parazitē uz citu āmuļu dzimumiem.

No parazitisko augu morfoloģiskās daudzveidības viedokļa visvairāk parazitiskajam dzīves veidam ir pielāgojušies divu dzimtu – Rafflesiaceae un Apodanthaceae – pārstāvji (agrāk ietilpa vienā rafleziju dzimtā), holoparazīti, kuriem raksturīgs pilnīgs lapām līdzīgu orgānu un pat stumbru trūkums un kuri krasi atšķiras ar ziedu izmēriem. *Rafflesia arnoldii* veido lielākos individuālos ziedus pasaulē, kas vidēji ir 1 m diametrā un sver līdz pat 11 kg (7.–0. attēls). Parazīts aug uz *Tetrastigma* ģints liānu sugu augu saknēm subtropu un tropu mežos. Savukārt, *Pilostyles* un *Apodanthes* ģinšu apmēram 20 sugas ir t.s. endoparazīti, kas kokaugu stumbru vai zaru iekšpusē veido pavedienveida struktūras, kas līdzīgas sēnu micēlijam. Būdami divmāju augi, indivīdi parādās virspusē tikai sīku ziedu veidā (2 mm diametrā; 7.–0. attēls).

Tā kā daudzu parazitisko augu sugu sēklām raksturīgs ļoti neliels rezerves vielu daudzums, būtu loģiski pieņemt, ka eksistē kāds fizioloģisks mehānisms, kas nodrošina to sēkļu dīgšanu tikai tiešā potenciālā saimniekauga tuvumā. Novērots, ka daudzu parazitisko sugu, piemēram, *Striga asiatica*, sēklas dīgst 5 mm attālumā no saimniekauga



**7.–1. attēls.** Kukaiņēdājs augs *Rhianthus minor* no Kinabalu kalna Borneo, kura krūkveida slazda tilpums var sasniegt 3 litrus. Attēls no Wikipedia.





**7.–1. attēls.** Kukaiņēdājs augs *Nepenthes rajah* no Kinabalu kalna Borneo, kura krūkveida slazda tilpums var sasniegt 3 litrus. Attēls no Wikipedia.

saknes, bet nedīgst 10 mm attālumā un tālāk. Tātad, parazitisko augu sēklas pārsvarā atrodas inducētā miera stāvoklī, jo nedīgst pat dīgšanai piemērotos apstākļos. Miera periodu pārtrauc augu sakņu izdalīti izoprēni (seskviterpēni), kurus apzīmē par strigolaktoniem. Šie savienojumi ir aktīvi koncentrācijā  $10^{-12}$  M. Interesanti, ka strigolaktoni ir arī kritiskie faktori, kas piedalās saimniekauga atpazīšanas reakcijās arbuskulāro mikorizas sēņu un augu asociācijās. Fakts, ka strigolaktoni no augu saknēm, kas nav saimniekaugi parazītiem, stimulē to sēklu dīgšanu, liecina, ka partazitiskie augi pielāgojušies izmantot augu sakņu izdalījumus to veiksmīgai lokalizēšanai. Mikorizāli augi ir labāk pasargāti no parazitisko augu iespējamā uzbrukuma, jo to saknes izdala būtiski mazāk strigolaktonu. *Striga* sēklu dīgšanai bez tam nepieciešams arī etilēns.

Visas parazitisko augu sugas, izņemot Rafflesiaceae dzimtas sugas, izmanto specializētu daudzfunkcionālu orgānu, haustoriju, lai piesaistītos saimniekaugam, iekļūtu tā audos un pārnestu ūdeni un tajā izšķīdušās vielas. Lielākajai daļai parazitisko augu sugu haustoriju attīstības sākums ir atkarīgs no specifiska saimniekauga izdalīta signāla, kas ir atšķirīgs no tā, kurš izraisa sēklu miera perioda pārtraukšanu. Kā šādi signāli var darboties flavonoidi, p-hidroksiskābes, hinoni, citokinīni un gaistošie savienojumi. Iespējams, ka signālu izdalīšana ir atkarīga no parazīta izdalītā enzīma, kā tas ir *Striga* gadījumā, un kas inducē

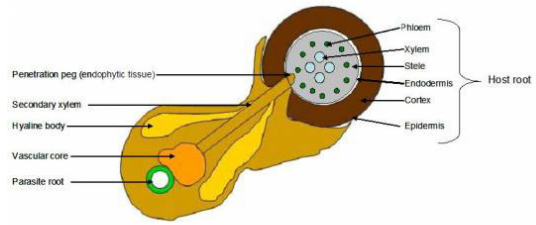
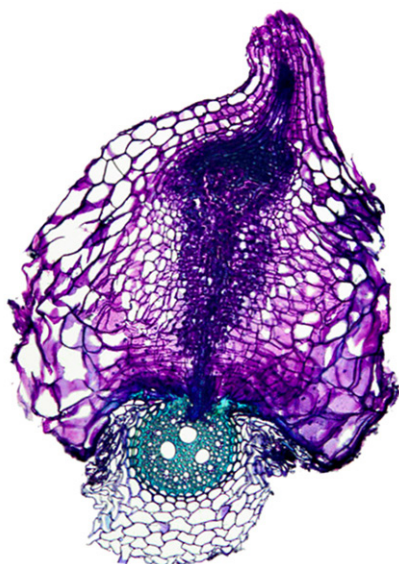


Figure 1. Cross section through a haustorium of a parasitic plant showing method of attachment to the host root.

**7.–1. attēls.** Kukaiņēdājs augs *Nepenthes rajah* no Kinabalu kalna Borneo, kura krūkveida slazda tilpums var sasniegt 3 litrus. Attēls no Wikipedia.

2,6-dimetoksi-p-benzohinona izdalīšanos no saimniekauga saknēm. Holoparazitiskais *Cuscuta pentagona*, kas parazitē uz augu dzinumiem, uztver gaistošos savienojumus no *Solanum lycopersicum*, *Impatiens balsamina* un *Triticum aestivum*, kas izraisa tā augšanu pretī potenciālajam saimniekaugam. Interesanti, ka parazīts spēj noteikt augu sugas pēc atšķirīgās “smaržas”, dodot priekšroku *Solanum lycopersicum* augiem. Citas augu sugas izdala savienojumus, kas novērš vai kavē haustoriju veidošanos, kas, iespējams, izskaidro atsevišķām sugām raksturīgo rezistenci pret parazītiem. Šādi savienojumi darbojas kukurūzas radnieka *Tripsacum dactyloides* gadījumā, kad *Striga hemonthica* haustoriju diferenciacija saimniekauga audos tiek inhibēta. Aprakstīti arī citi izturības/pretestības mehānismi, piemēram, parazīta ieaugušo struktūru iekapsulācija vai saimniekauga šūnu fragmentācija.

Ksilēmas parazītu gadījumā haustorijai raksturīgas polisaharīdus, nevis lignīnu saturošas šūnas, kas savienojas ar ksilēmas elementu porām, veidojot pārnēsējšūnām anatomiski līdzīgas struktūras (7.–0. attēls). Atsevišķos gadījumos veidojas tiešs kontakts starp parazīta struktūrām un ksilēmas elementiem. Sakņu hemiparazīta *Nuytsia floribunda* haustorija izmanto sklerenhīmas audu kopumu kā griezni, kas atdala saimniekauga daļu. Parazīta parenhīmas audi izveido caurules veida struktūras, kas ieaug pārgrieztajos ksilēmas elementos. Ūdens un barības vielu uzņemšana parazīta ksilēmā notiek caur vairākiem parenhīmas šūnu slāņiem. Savukārt, floēmas parazītiem, kas piestiprinās auga virszemes daļām, veidojas tiešs kontakts simplasta savienojumu veidā.



**7.–1. attēls.** Kukaiņēdājs augs *Nepenthes rajah* no Kinabalu kalna Borneo, kura krūkveida slazda tilpums var sasniegt 3 litrus. Attēls no Wikipedia.

Obligātā stumbra parazīta *Cuscuta* sēklas dīgst augsnē bez saimniekauga tiešas klātbūtnes, bet dīgšiem raksturīgas izteiktas riņķveida nutācijas, lai sameklētu potenciālo saimniekaugu. Līdz ar kontakta izveidošanos, parazīta epidermas šūnas izdala hidrolītiskos enzīmus, kas daļēji sadala saimniekauga virsmas komponentus un epidermas šūnapvalku struktūras, atvieglojot haustorijas ieaugšanu audos. *Cuscuta* gadījumā veidojas jauni haustoriju kontakti ar saimniekaugu, nodrošinot intensīvāku ksilēmas plūsmas izmantošanu.

Lai arī atsevišķi hemiparazīti var nebūt obligāti atkarīgi no saimniekauga klātbūtnes, saistība ar to būtiski uzlabo parazīta augšanu (attēls no Lambers). Vienlaicīgi proporcionāli samazinās saimniekauga augšanas intensitāte. Tomēr, parazīta ietekmes pakāpe ir būtiski atkarīga no saimniekauga minerālā nodrošinājuma. Tā piemēram, zema N līmeņa apstākļos augošiem *Sorghum bicolor* augiem augšanas salīdzinošais ierobežojums *Striga hermonthica* klātbūtnē ir vislielākais, bet negatīvā ietekme pilnībā izzūd optimālā vai augsta N līmeņa nodrošinājuma apstākļos (attēls no Lambers). Būtiski, ka parazīta negatīvā ietekme uz saimniekauga augšanu korelē

ar fotosintēzes samazinājumu, kas ir vislielākais zema N un augsta infekcijas pakāpes (apmēram 40%) apstākļos. Uzskata, ka tas notiek netiešas ietekmes rezultātā, samazinoties saimniekauga N koncentrācijai vai arī atvērtnišu conductance samazinājuma dēļ, saistībā ar parazīta izraisīto ūdens patēriņu. Tomēr, augsta N nodrošinājuma situācijā parazīta klātbūtnē *Sorghum bicolor* augiem inducē fotosintēzes intensitātes pieaugumu. Savukārt, parazīta no saimniekauga iegūtā oglekļa īpatsvars samazinās no 27% zema N apstākļos līdz 6% augstā N nodrošinājumā.

### 7.5.1.3. Allelopātija

Ir pieņemts uzskatīt, ka dažādu augu izdalītie ķīmiskie savienojumi ir būtiski ne tikai mijiedarbībā ar mikroorganismiem, bet arī var ietekmēt citu augu augšanu. Negatīvas ietekmes gadījumā runā pat allelopātiju, bet ķīmiskās vielas, ar kuru starpniecību notiek mijiedarbība, sauc par allelopātiskajiem savienojumiem. Jāņem vērā, ka allelopātiskie savienojumi var izdalīties gan no dzīvām lapām un saknēm, piemēram, noskalošanās rezultātā, gan arī atbrīvoties pēc augu audu sadalīšanās.

Bieži vien šķietami allelopātiskos efektus var izskaidrot ar citu mehānismu un mijiedarbību esamību, piemēram, netiešu ietekmi uz augēdājiem, konkurenci par resursiem u.c. Uzskata, ka evolūcijas gaitā allelopātiskie savienojumi ir izcēlušies kā patogēnus un augēdājus atbaidošas vielas un tikai vēlāk tie iesaistījušies augu savstarpējā iedarbībā.

Lielākajai daļai allelopātisko savienojumu darbības mehānisms nav noskaidrots. Vispārīgi ņemot, fenolu savienojumiem raksturīga sēklu dīgšanas inhibēšana, bet gaistošie terpenoīdi var inhibēt augu šūnu dalīšanos. Labāk raksturoto allelopātijas gadījumu piemēri ir fenolu savienojumi no *Juglans nigra* un *Sorghum* ģints sugām, kā arī *Leucaena leucocephala* (7.–0. attēls) un *Parthenium argentatum* toksīni.

*Juglans nigra* koku lapas, stumbri, zari un saknes izdala fenolu dabas savienojumu, 1,4,5-trihidroksinaftalēna glikozīdu, kas noskalošanās rezultātā nonāk augsnē. Pats savienojums ir netoksisks, bet augsnē hidrolīzes un oksidācijas rezultātā tas pārvēršas par



**7.–1. attēls.** Centrālamerikas koks *Leucaena leucocephala* satur fenolus un mimosīnu. Attēls no *Wikipedia*. Autors SCOTT BAUER.

5-hidroksinaftohinonu (juglonu). Juglonam koncentrācijā virs 10  $\mu\text{M}$  raksturīgi virkne toksisku efektu uz augiem, ieskaitot augšanas ātruma, fotosintēzes, atvērtniņu darbības un elpošanas inhibēšanu. Šādas juglona koncentrācijas var konstatēt augsnes zonā 27 m rādiusā apkārt valriekstu kokiem, kur tas izraisa dažādu sugu augu bojāejo. Tomēr dažas sugas, piemēram, *Poa pratensis*, ir dabiski izturīgas pret juglonu, jo spēj detoksificēt šo savienojumu.

Dažādas *Sorghum* ģints sugas spēj apspiest nezāļu augšanu, jo izdala virkni potenciālo allelopātisko savienojumu. No tiem,



**7.–1. attēls.** Ziemeļamerikas tuksnešu augs *Encelia farinosa* lapas pēc sadalīšanās izdala augsnē benzēna derivātu. Attēls no *Wikipedia*. Autors STAN SHEBS.

dihidroksihinons (sorgoelons), kas ir ubihinona un plastohinona strukturālais analogs, inhibē mitohondriju elpošanu un elektronu pārneši fotosistēmā II. Savukārt, *Leucaena leucocephala* koku lapas izdala gan fenolu savienojumus, gan mimosīnu, toksisku neproteinoģēnu aminoskābi, kas inhibē augšanu daudzu koku sugām, pilnībā novēršot veģetācijas attīstību zem šiem kokiem. Kalifornijas tuksnešos augošā *Encelia farinosa* augu lapas satur benzēna derivātu, kurš pēc nobirušo lapu sadalīšanās nonāk augsnē un inhibē apkārtējo augu augšanu (7.–0. attēls).

Gumiju ražojošais augs guajule (*Parthenium argentatum*) izdala toksiskus savienojumus caur saskāņiem un tiem ir būtisks autotoksiskais efekts uz šīs pašas sugas augiem. No praktiskā viedokļa, autotoksiskā ietekme ir viens no iespējamiem negatīvajiem efektiem saistībā ar vairākkārtīgu vienas un tās pašas sugas kultūraugu audzēšanu vienā laukā, kā novērots, piemēram, vairākām ķirbjaugu sugām.



## 7.5.2. PATOGĒNI

Augu un to patogēnu attiecības apraksta augu patoloģija, kas ir atsevišķa zinātnisko pētījumu un praktiskās augu aizsardzības sfēra, kuras problēmu analīze iziet tālu ārpus šīs grāmatas mērķiem un iespējām. Piemēram, pazīstamākā mācību grāmata augu patoloģijā, GEORGE N. AGRIOS "Plant Pathology" piektais izdevums, aptver 922 lappuses. Šī iemesla dēļ šajā grāmatā ietverta tikai pamatinformācija par augu-patogēnu mijiedarbības bioloģiskajiem apsektiem, kam varētu būt svarīgāka nozīme auga kā vienota veseluma un tā attiecību ar biotisko vidi izpratnē.

Bieži vien augu patoloģijas literatūrā izmanto jēdzienu "augu slimības". Kopumā, ar jēdzienu "slimība" apzīmē jebkādu kaitīgu novirzi no organisma procesa normālas funkcionēšanas. Attiecībā uz augu, slimību izraisa kāds konkrēts aģents un tā izpaužas kā nenormāls fizioloģiskais process, kas izjauc auga parasto struktūru, augšanu, funkcijas vai citas aktivitātes. No praktiskā viedokļa ir pieņemts pieaugu slimībām pieskaitīt arī nedzīvu subjektu un vides apstākļu izraisītus traucējumus, jo lauksaimniecības kontekstā sākotnēji ne vienmēr ir iespējams atšķirt, kas izraisījis attiecīgos kultūraugu bojājumus. Tomēr, šīs grāmatas ietvaros par augu patoloģijas objektu un slimību tiks uzskatītas tikai tās, ko izraisījuši augu patogēni – dzīvie mikroskopiskie organismi vai vīrusi un viroīdi, izslēdzot jebkādu abiotiskās vides faktoru tiešu iedarbību. Atbilstoši iepriekš minētajai definīcijai, patogēni ir tādi augu parazīti, kuri barojas no augiem un kuru ietekme uz augu ir lielāka nekā tikai ar atbilstošo auga komponentu patēriņu saistītā iedarbība. Papildus negatīvo iedarbību rada patogēnu patogenicitātes faktori. Līdz ar to, augu kopējā izturība pret patogēniem saistīta ar spēju mazināt to darbības intensitāti ar ķīmisko aizsargsavienojumu palīdzību (pretestības reakcijas), kā arī, nodrošināt izturību, pasargājot iekšējās vides funkcionēšanu (izturības reakcijas).

Ņemot vērā dažādu grupu dzīvo organismu principiāli līdzīgās atbildes reakcijas, kas saistītas ar aizsardzību pret patogēniem (slimībām), ir pieņemts uzskatīt, ka jebkurš process, kas piedalās aizsardzībā, veido organisma imūno sistēmu. Atbilstoši šai klasifikācijai, augu imūnā sistēma ir t.s. dabiskā imūnā sistēma (innate immune system), kas ir evolucionāri vecākā stratēģija un ir galvenā aizsardzība augiem, sēnēm un kukaiņiem. Papildus tai, zīdītājiem izveidojusies adaptīvā imūnā sistēma, kas pamatojas uz antigēniem un imunoloģisko atmiņu. Lai arī augu iedzimtā imūnā sistēma ir līdzīga atbilstošajai sistēmai citos organismos, šī termina lietošana var radīt nepareizu priekšstatu, ka augos ir arī vēl kāda cita imūnā sistēma, kas nav iedzimta.

### 7.5.2.1. Augu patogēnu un to izraisīto slimību daudzveidība

Augu slimību klasifikācija iespējama dažādos veidos. Visloģiskākā sistēma ir atbilstoši slimību izraisīto patogēnu taksonomiskajai piederībai, taču praktisku apsvērumu dēļ plaši izmanto arī klasifikāciju pēc slimības pazīmēm (simptomiem) uz augiem (7.–0. tabula, 7.–0. attēls). Daļa simptomu ir nespecifiski un tos var izraisīt ļoti atšķirīgi patogēni no dažādām taksonomiskajām grupām. Tādi ir, piemēram, dīgstu bojāeja, iedegas, plankumi, puve u.c. Atsevišķu simptomu veidus izraisa taksonomiski ierobežots patogēnu sugu skaits. Pie šādiem simptomiem pieder kraupis, melnplauka, miltrasa, rūsa.

Divas plašas augu patogēnu kategorijas ir biotrofi un nekrotrofi. Patogēni, kas ir biotrofi, izveido infekciju dzīvos auga audos, bet nekrotrofi

izdala toksīnus, kas izraisa šūnu bojāeju un tikai pēc tam notiek to kolonizācija. Tipiski biotrofi ir *Pseudomonas*, miltrasas sēnes u.c. Tipiski nekrotrofu piemēri ir puves izraisošās baktērijas (*Erwinia*) un sēnes (*Botrytis*). Pārejas forma ir hemibiotrofie patogēni, kuri sākumā darbojas kā biotrofi un vēlākās infekcijas stadijās pāriet uz nekrotrofo dzīves veidu. Pie hemibiotrofiem pieder, piemēram, *Phytophthora infestans*, kas izraisa kartupeļu lakstu puvi. Atsevišķi patogēni var būt arī fakultatīvi saprofīti, kā arī, mikroorganismi, kas parasti ir saprofīti, noteiktos apstākļos var darboties kā fakultatīvie patogēni.

Augu patogēnu taksonomiskā daudzveidība lielā mērā ir saistīta ar mikroorganismu daudzveidību, jo tie sastopami praktiski visās mikroorganismu grupās. Atšķirības augu mijiedarbības procesam ar dažādu grupu patogēniem ir atkarīgas no konkrēto patogēnu dzīves cikla, izplatīšanās u.c. īpatnībām.



## 7.–1. tabula. Augu slimību simptomi un to izraisītāji

Nosaukums	Nosaukums angļiski	Pazīmes	Izraisītāji
Antraknoze	<i>anthracnose</i>	bojāgājušu audu plankumi ar izteiktu robežu uz lapām, stumbriem, augļiem, parasti iedzilīnāti	sēnes ( <i>Colletotrichum</i> )
Dīgstu bojāeja	<i>damping-off</i>	dīgstu bojāeja mitros un vēsos apstākļos	sēnes un oomicētes ( <i>Alternaria</i> , <i>Fusarium</i> , <i>Phytophthora</i> , <i>Pythium</i> u.c.)
Iedegas	<i>blight</i>	secīga hloroze, nobrūnēšana, bojāeja (lapas, zari, ziedi)	baktērijas, oomicētes, sēnes ( <i>Erwinia amylovora</i> , <i>Phytophthora infestans</i> , <i>Xanthomonas oryzae</i> u.c.)
Kraupis	<i>scab</i>	paaugstināti, cieti brūni plankumi uz augļu un lapu virsmas	sēnes ( <i>Venturia</i> u.c.)
Melnplauka	<i>smut</i>	ziedkopu bojājumi graudaugiem	sēnes ( <i>Ustilago</i> u.c.)
Miltrasa	<i>powdery mildew</i>	balti pulverveida plankumi, pārsvarā uz lapu apakšpusēs	sēnes <i>Erysiphales</i>
Miltrasa, mikstā	<i>downy mildew</i>	hlorotiski laukumi uz lapu virspuses, kas kļūst brūni	oomicētes Peronosporaceae
Pelējums	<i>mould/mold</i>	smalkas pavedienveida struktūras, ko veido sēņu hifas	sēnes
Plankumi	<i>spot</i>	izteikti ierobežoti atšķirīgas krāsas laukumi, bieži nekrotiski	baktērijas, sēnes
Puve	<i>rot</i>	audu dabiskās krāsas zudums, pamikstināšanās, dezintegrācija	baktērijas, sēnes
Rūsa	<i>rust</i>	sarkanīgu vai rūsganu sporu masa	Pucciniales
Vēzis (čūla)	<i>canker</i>	lokalizēti bojāgājušu audu laukumi uz zariem un stumbriem	baktērijas, sēnes
Vite	<i>wilt</i>	augu novišana, lapu un zaru bojāeja	baktērijas, sēnes, nematodes







**7.-1. attēls.** Raksturīgie dažādu slimību simptomi: antraknoze (A), dīgstu bojāeja (B), melnplauka (C), iedegas (D), kraupis (E), miltņrasa (F), mīkstā miltņrasa (G), plankumi (H), pelējums (I), rūsa (J), vēzis (K), puve (L), vite (M).

Tā piemēram, vīrusu un viroīdu, kā arī, fastīdiju baktērijām jānonāk saimniekauga organismā ar atbilstošu pārnēsēju jeb vektoru starpniecību. Savukārt, nematodes, lai arī tiek pieskaitītas pie patogēniem, ir mikroskopiski dzīvnieki, kas var aktīvi pārvietoties un vairojas, dējot olas. Būtiskas atšķirības saistītas arī attiecībā uz patogēna specifiskumu pret saimniekaugu, inficētajiem orgāniem (lapas, augļi, saknes u.c.), uzņēmīgāko

auga attīstības stadiju un citām saimniekauga vai vides apstākļu izraisītām īpatnībām.

### 7.5.2.2. Slimības attīstība

Slimības attīstība ir atkarīga no trīs pazīmju jeb komponentu grupām, un to attēlo kā slimības trīsstūri (7.-0. attēls). Pirmās divas ir saistītas ar potenciāli patogēno organismu un potenciālo



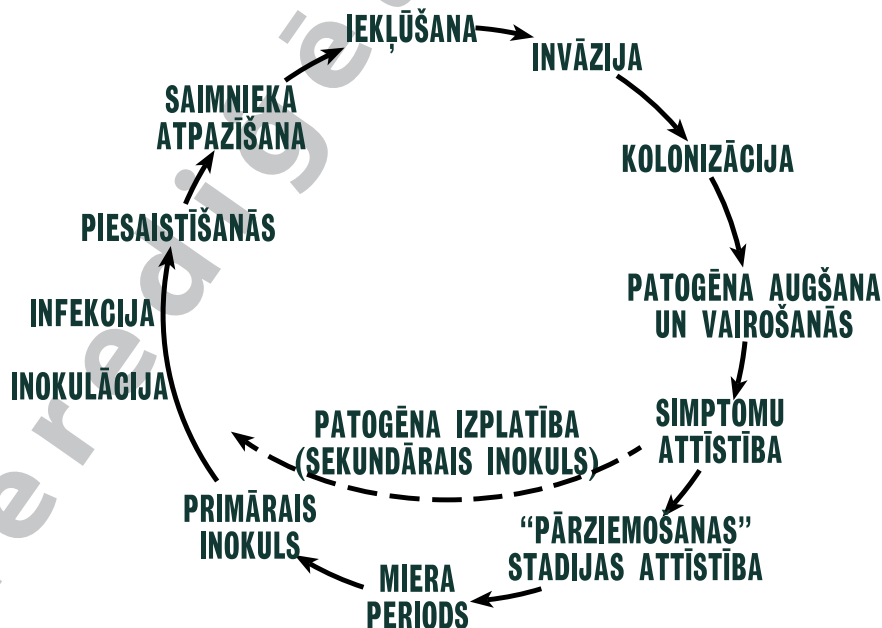
**7.-1. attēls.** Centrālamerikas koks *Leucaena leucocephala* satur fenolus un mimozīnu. Attēls no Wikipedia. Autors SCOTT BAUER.

saimniekaugu, bet trešā ir noteikti vides apstākļi, kas piemēroti konkrētā patogēna attīstībai. Komponentu novirzes no zināma optimuma izraisa slimības intensitātes samazināšanos, bet jebkura komponenta iztrūkums padara slimības attīstību

neiespējamu. Tā piemēram, ja gaisa temperatūra ir patogēna attīstībai neatbilstoši zema, patogēnēzes process un slimības attīstība nenotiks par gadījumā, ja patogēns būs nonācis kontaktā ar saimniekaugu. Saimniekaugs var būt neatbilstošā vecumā vai atrasties nepiemērotā attīstības stadijā. Savukārt, patogēns var atrasties miera stāvoklī vai arī pieder mazvirulentai rasei.

Slimības attīstības vispārējā shēma un tās galvenās stadijas parādītas 7.-0. attēlā. Sākotnējo patogēna kontaktu ar augu nodrošina inokuls (inoculum), kas var būt jebkura patogēna daļa, kas spējīga ierosināt infekcijas attīstību. Baktēriju gadījumā inokuls ir atsevišķs indivīds vai to grupa. Sēņu gadījumā tās ir sporas, sklerociji un micēlija fragmenti. Nematodēm kā inokuls darbojas pieauguši vai juvenīli indivīdi un olas. Ja slimību izraisošais inokuls ir bijis miera stāvoklī noteiktā gadalaikā un pēc aktivācijas izraisa infekciju, to apzīmē par primāro inokulu (attiecīgi, primāro infekciju). Savukārt, primāro infekciju radītie inokuli ir sekundārie un tie var ierosināt sekundāro infekciju. Patogēni inokulu formā izplatās pasīvi ar vēja, ūdens vai kukaiņu starpniecību, kā arī, cilvēka praktiskās darbības rezultātā.

Baktēriju un vīrusu inokuli var nonākt tieši

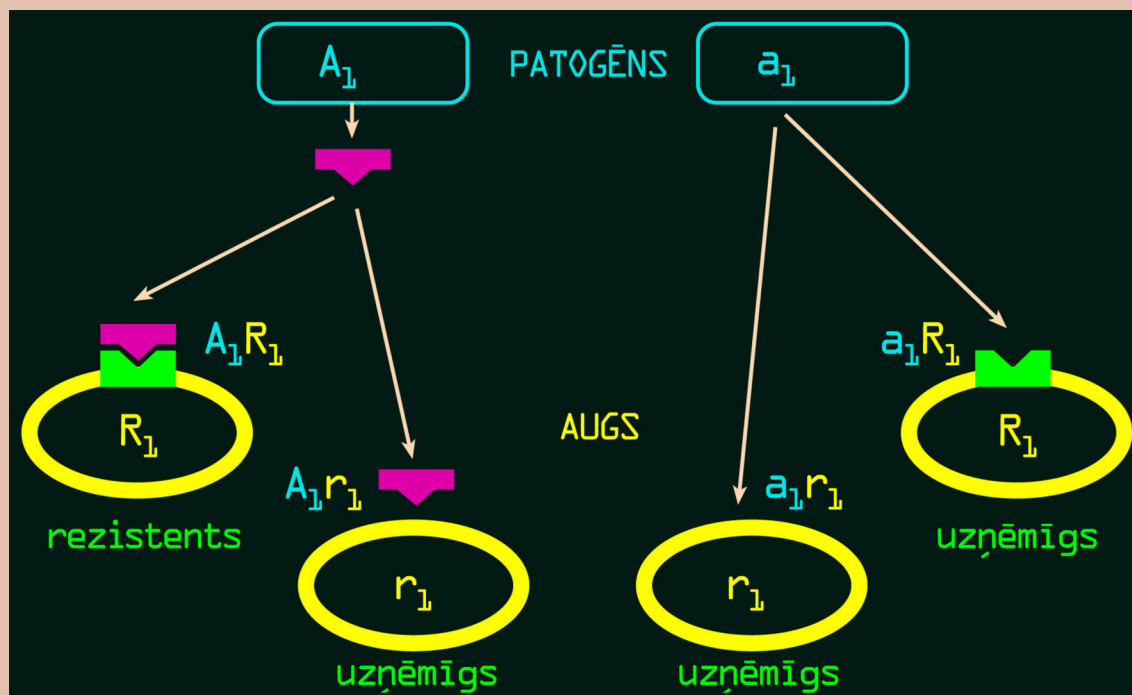


**7.-1. attēls.** Centrālamerikas koks *Leucaena leucocephala* satur fenolus un mimozīnu.

## Pielikums 7–1. “GĒNS PRET GĒNU” REZISTENCE UN TĀS ATKLĀŠANA

HAROLD HENRY FLOR 1940-os gados strādāja Ziemeļdakotas Universitātē ASV un veica pētījumus par linu-linu rūsas patosistēmu. Veicot lielu skaitu patogēna *Melampsori lini* rasu, kā arī, linu liniju krustojumu, FLOR atklāja patogenitātes iedzimtības pamatu. Gan rezistence augos, gan avirulence patogēnos ir iedzimta. Pat, ja augam piemīt rezistences gēns ( $R$ ), tā rezistence izpaužas tikai tad, ja atbilstošajam patogēnam ir avirulences gēns *Avr*. Gandrīz visos gadījumos rezistence ir dominējoša pazīme attiecībā pret uzņēmību. Pamatojoties uz eksperimentālajiem rezultātiem, FLOR formulēja “gēns pret gēnu” teoriju: uz katru gēnu, kas augā nodrošina rezistenci, patogēnā

ir atbilstošais avirulences gēns (7.–0. attēls). Diploīda auga gadījumā, katram gēnam ir divas alēles, un augs var būt  $RR$  (homozigots rezistents),  $rr$  (homozigots uzņēmīgs), vai  $Rr$  (heterozigots, rezistents). Tieši tāda pati shēma darbojas patogēna gadījumā: tas var būt  $AA$  (homozigots avirulents),  $aa$  (homozigots virulents), vai  $Aa$  (heterozigots avirulents). Tātad, vienīgā iespēja rezistences attīstībai ir, ja augam ir  $R$  gēns, mijiedarbībā ar patogēnu, kam ir *Avr* gēns. Visos pārējos gadījumos augs būs uzņēmīgs un saslims.  $R$  un *Avr* gēnu rašanās ir “bruņošanās sacensības” sekas saimniekauga un tā patogēna koevolūcijas procesā.



5.–1. attēls. elsmes kanādiēšu endokrinologs, vispārējā adaptācijas sindroma teorijas radītājs.

augu šūnās ar atbilstošu vektoru (pārnēsēju) starpniecību, vai arī uz augu virsmas. Šajā gadījumā nepieciešama patogēna piestiprināšanās un sekojoša aktīva iekļūšana auga audos. Daļai patogēnu propagulu virsma ir pārklāta ar gļotas veidojošiem savienojumiem, kas ūdens klātbūtnē kļūst lipīgi, tāpēc mitrums ir nepieciešams infekcijas uzsākšanai. Miltrasu izraisošām sēnēm ūdens nav nepieciešams un piestiprināšanos izraisa enzīma

kutināzes izdalīšanās. Citos gadījumos patogēna propagulās inducējas specifisku glikoproteīnu sintēze. Pēc piesaistīšanās sākās sporu dīgšana, veidojot specializētu struktūru, dīgšanas cauruli (*germ tube*), kura strauji stiepjas un diferencējas par apresoriju, saņemot noteiktus signālus no auga virsmas. Apresorijs izdala ārpusšūnas enzīmus un/ vai izmanto fizisku spēku, lai iekļūtu cauri auga kutikulai. Reizēm veidojas t.s. iekļūšanas cilpa



(*penetration peg*), kas iespiež tievās hifas cauri kutikulai. Patogēns izmanto dažādus signālus no auga virsmas (mitrums, izdalītās gāzes), lai sasniegtu dažādas dabiskās atveres (atvārsnītes, lenticēles) vai ievainojumus, kas tālāk atvieglo iekļūšanu auga audos.

Patogēna-auga savstarpējās atpazīšanas process notiek jau agrās to mijiedarbības stadijās un tuvāk aprakstīts sadaļā 7.4.2.4. Līdz ar patogēna nonākšanu auga audos, sākas tiešās infekcijas process, kura laikā patogēns barojas, izplatās augā un vairojas, nodrošinot saimniekauga kolonizāciju. Veiksmīga kolonizācija ir atkarīga no patogēna patogenitātes. Patogenitāte ir patogēna spēja kavēt vienu vai vairākas auga funkcijas. Intensitāte, ar kādu patogēns spēj ietekmēt šūnas funkcijas, ir

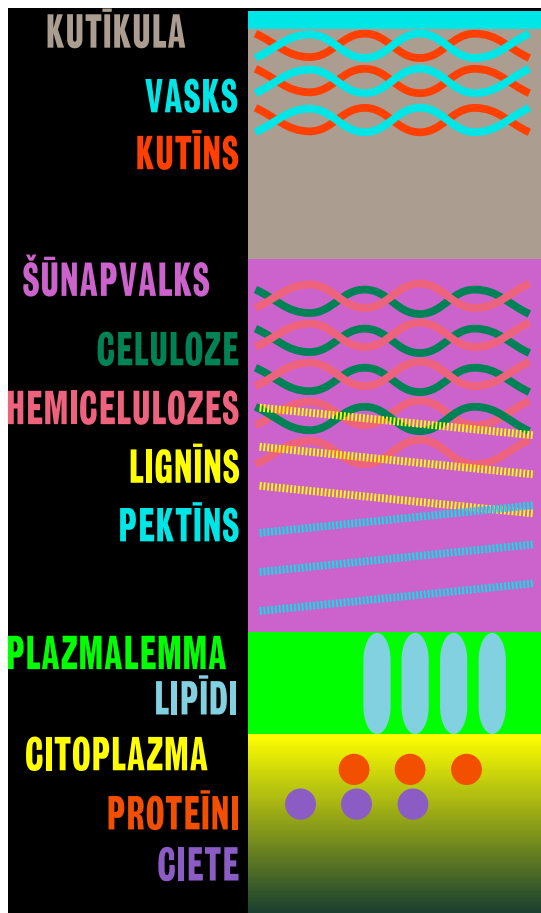
virulence. Savukārt, virulenci nosaka patogenitātes jeb virulences faktoru esamība patogēnā. Dažādiem patogēniem tie var būt atšķirīgi, un kopumā kā patogenitātes faktori var darboties mehāniskais spēks, enzīmi, toksīni, augšanas regulatori un atsevišķi polisaharīdi.

Mehāniskā spēka izmantošana saistīta ar turgora spiediena veidošanos patogēna apresorijos, uzkrājoties tajos osmotiski aktīvām vielām, kas izraisa ūdens pieplūdi šūnās. Atsevišķām miltrasu izraisošajām sēnēm spiediena spēks var sasniegt 2 līdz 4 MPa, kas ir pietiekami, lai iekļūtu auga audos. Mehānisko spēku aktīvā formā izmanto arī nematodes.

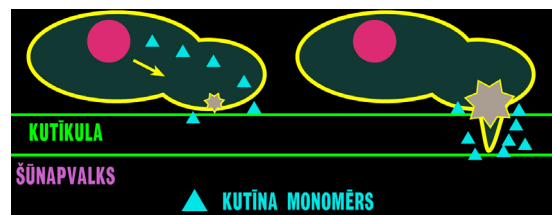
Praktiski visi patogēni, kas iekļūst augā caur to virsmu, izmanto ekstracelulāros enzīmus auga šūnu komponentu sadalīšanai (7.–0. attēls). Dažu veidu patogēniem tie ir lielākoties nepieciešami tikai iekļūšanai un barības vielu iegūšanai, un to patogenitāte vairāk saistīta ar izdalīto toksīnu darbību (*Bipolaris* spp.), bet citiem, piemēram, mikstās puves izraisītājiem, enzīmi ir būtiskākais patogenitātes faktors.

Kutinā sadalošais enzīms, kutināze, ir būtisks faktors patogēna iekļūšanas nodrošināšanā (7.–0. attēls). Sēņu patogēna šūnas nelielā daudzumā konstitutīvi ekspresē kutināzes gēnu, un enzīma klātbūtnē uz auga epidermas esošā kutīna molekulas sadalās atbilstošajos monomēros. Monomēri sēnes šūnās izraisa atbilstošā gēna ekspresijas pieaugumu, kā rezultātā enzīma aktivitāte palielinās tūkstoš reizes. Glikozes klātbūtne, kas darbojas kā signāls iekļūšanai auga audos, dramatiski samazina kutināzes gēna ekspresiju. Arī atsevišķas baktērijas producē kutināzes. Kutīna sadalīšanu un iekļūšanu caur kutikulu veicina arī dažu patogēnu, piemēram, *Puccinia hordei*, producētie vasku sadalošie enzīmi.

Nākamais mērķis pēc patogēna iekļūšanas auga



7.–1. attēls. Auga bioķīmiskie komponenti, ko sadala patogēna izdalītie ekstracelulārie enzīmi.



7.–1. attēls. Auga bioķīmiskie komponenti, ko sadala patogēna izdalītie ekstracelulārie enzīmi.

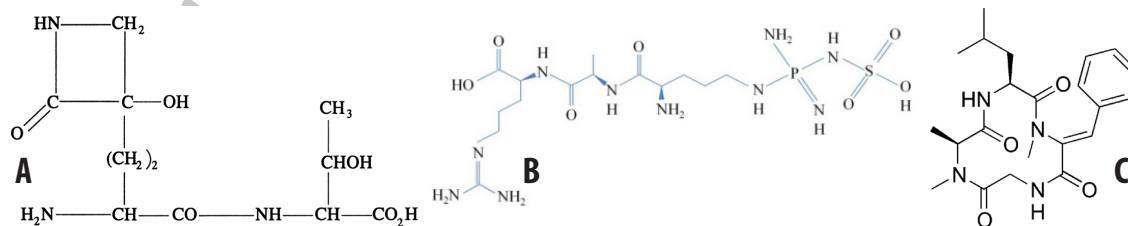
audos ir šūnapvalks. Vairākas sēnes, baktērijas un nematodes, kā arī, parazitiskie augi, producē celulozes, kas sadala būtiskāko augu šūnapvalka izturību nosakošo komponentu, celulozi, izdalot glikozi. Tā rezultātā, notiek šūnapvalka mikstināšanās un sekojoša audu dezintegrācija. Dabā galvenie celulozi sadalošie organismi ir saprofitisko sēņu sugas, pārsvarā bazīdiju sēnnes, kā arī, atsevišķas saprofitiskās baktērijas. Viti izraisošo patogēnu celulāžu darbības rezultātā auga ksilēmā nonāk lieli celulozes molekulu fragmenti un izraisa normālas ūdens apgādes traucējumus. Krusteniski saistītos glikānus, t.s. hemicelulozes, spēj sadalīt daudzas patogēnās sēnes. Atkarībā no rezultējošā monomēra, hemicelulāzes darbojas kā ksilanāze, glaktanāze, glikanāze, arabināze vai mannāze. Patogēnu producētie šūnapvalka pektīnu sadalošie enzīmi (pektināzes) ir būtiski faktori daudzu slimību attīstībā, piemēram, mikstajām puvēm, jo izraisa audu macerāciju. Pektīna sadalīšanā piedalās vairāki dažādi enzīmi, kurus klasificē atkarībā no darbības vietas pektīna molekulā. Pektīna metilesterāzes atdala nelielas molekulu sānu ķēdes, uzlabojot citu pektināžu tālāko darbību. Pektīna ķēdi var sadalīt poligalakturonāzes, kas pēc darbības mehānisma ir hidrolāzes un pievieno ūdeni, kā arī, pektīna liāzes, kas darbojas kā dehidrolāzes. Pektināzes gēnu ekspresija patogēnā inducējas līdzīgi kā kutināzes gadījumā. Tikai apmēram 500 sēņu sugu, g.k., bazīdijsēnes, spēj sadalīt lignīnu, tāpēc šīs sēnes ir būtiski koksni degradējoši aģenti. Brūnās puves sēnes daļēji sašķel lignīnu, bet nespēj to izmantot. Savukārt, baltās puves sēnes izdala enzīmu lignināzi, kas sašķel polimēru tālāk izmantojamās daļās.

Vairākas sēnes, baktērijas un nematodes izdala arī lipolītiskos enzīmus, kas sadala membrānu lipīdus. Gan lipāzes, gan fosfolipāzes darbība izraisa taukskābju atbrīvošanos no membrānām, ko tieši

izmanto patogēni. Lipolītisko enzīmu darbība rada arī auga endogēnās signālmolekulas, kas piedalās aizsardzības reakciju indukcijā, vai arī darbojas kā tiešie antimikrobiālie aģenti. Visi patogēni izmanto proteīnus sadalošos enzīmus, proteāzes jeb proteināzes, kā arī, cieti sadalošos enzīmus, amilāzes, lai attiecīgi iegūtu tieši izmantojamas aminoskābes un glikozi.

Būtiski patogenitātes faktori ir patogēnu izdalītie ķīmiskie savienojumi, toksīni, kuru primārā funkcija ir vitālu auga funkciju darbības kavēšana, veicinot auga pretošanās spēju apspiešanu. Toksīnu darbības mērķi ir membrānas, mainot to caurlaidību un ietekmējot vielu transportu; enzīmu molekulas, inaktivējot tās vai inhibējot to katalizēto reakciju norisi; metabolisma procesi, darbojoties kā antimetabolītiem. Pēc darbības specifiskuma visus toksīnus var iedalīt saimniekauga nespecifiskajos un saimniekauga specifiskajos toksīnos. Saimniekauga nespecifiskie toksīni var daļēji izraisīt slimības simptomus dažādiem augiem, arī tādiem, kam normāli ir nesaimnieka rezistence. Šie toksīni pastiprina slimības simptomus, bet nav kritiski nepieciešami tās izraisīšanai. Saimniekauga specifiskie toksīni spēj iedarboties tikai uz to izdalošā patogēna saimniekaugu un parasti neietekme citus augus. Šie toksīni ir nepieciešami slimības izraisīšanai un var radīt slimības attīstību arī bez paša patogēna klātbūtnes. Tomēr, šī veida toksīnus sintezē tikai salīdzinoši neliels patogēnu sugu daudzums.

Tipiski saimniekauga nespecifisko toksīnu piemēri ir tabtoksīns, fazeolotoksīns, tentoksīns, fuzikocīns, koronatīns un siringomicīns. Tabtoksīns ir aminoskābes treonīna derivāts kopā ar  $\beta$ -laktāmu tabtoksinīnu, ko veido baktērija *Pseudomonas syringae* pv. *tabaci* un citi tās patovāri (7.–0. attēls A). Tabtoksīna bioloģiski aktīvā forma ir tabtoksinīns, kas veidojas pēc dipeptīda



7.–1. attēls. Augu patogēnu toksīni tabtoksīns (A), fazeolotoksīns (B) un tentoksīns (C).

## Patogēni

molekulas sašķelšanas ar aminopeptidāzi, un tas inhibē glutamīna sintēzes aktivitāti, izraisot dažādu sugu augu hlorozi. Citi *Pseudomonas syringae* patovāri (*phaseolicola*, *actinidiae* u.c.) producē modificētu tripeptīdu fazeolotoksīnu, kas sastāv no ornitīna, alanīna un arginīna un satur fosfosulfinilgrupu (7.–0. attēls B). Fazeolotoksīns ir ornitīna karbamoiltransferāzes inhibitors arginīna biosintēzes ceļā un izraisa hlorotiskus plankumus dažādu sugu augiem. Tentoksīns no sēnes *Alternaria alternata* ir ciklisks tetrapeptīds, kas inaktivē hloroplastu elektronu pārnesei proteīnu, bremsējot ATP sintēzi, izsaucot dīgstu hlorozi dažādu sugu augiem (7.–0. attēls C). Sēne *Fusicoccum amygdali* sintezē diterpēnu fuzikocīnu, kas izsauc augu epidermas šūnu šūnapvalku strauju paskābināšanos un neatgriezenisku atvēršanos, kā rezultātā augi iet bojā.

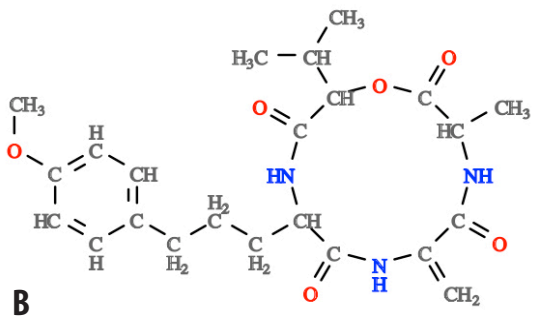
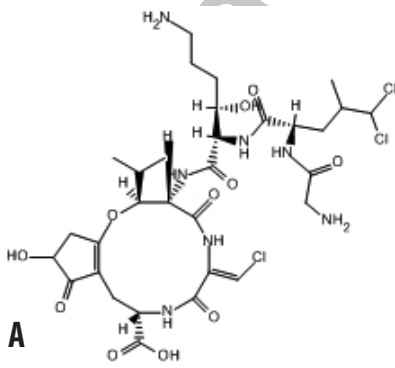
Tipisks sēnes specifiskais toksīns, kas vienlaicīgi ir slimību izraisošais faktors, ir Hv-toksīns jeb viktorīns no *Cochlibolus (Helminthosporium) victoriae*, kas izraisa lapu iedegas un augu bojāeju. Viktorīns ir hloru saturošs ciklisks pentapeptīds (7.–0. attēls A), kas 0.1 ng mL<sup>-1</sup> koncentrācijā veicina jonu noplūdi, vielu uzņemšanas inhibēšanu, proteīnu sintēzes inhibēšanu un membrānu depolarizāciju jutīgajām auzu šķirnēm, bet pat 50 μg mL<sup>-1</sup> neietekmē izturīgās šķirnes. Ābeļu patogēnā sēne *Alternaria alternata* sintezē AM-toksīnu, kas ir ciklisks depsi-peptīds un satur aromātiskās aminoskābes valerīnskābes derivātus (7.–0. attēls B). Toksīna darbība notiek caur membrānu bojājumiem, kas izsauc hlorofila zudumu, fotosintēzes inhibēšanu u.c. atbildes reakcijas, kam

seko nekrozu attīstība.

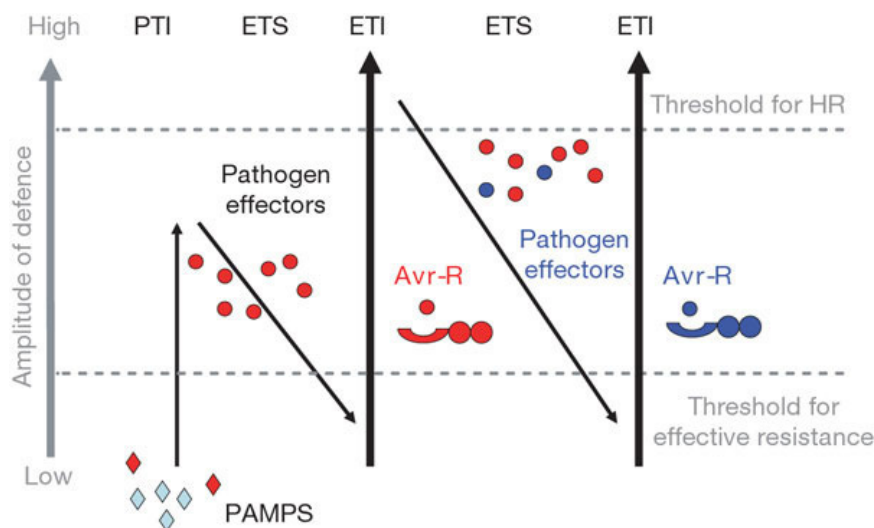
Vairāki patogēni lielos daudzumos sintezē atsevišķu augu hormonus, izraisot saimniekaugu hormonālās sistēmas disbalansu, kam seko nenormālas augšanas un attīstības parādības. Indol-3-etiķskābi sintezē baktērijas (*Pseudomonas savastanoi*), oomicētes (*Phytophthora infestans*), sēnes (*Ustilago maydis* u.c.) un nematodes (*Meloidogyne* spp.). Savukārt, *Agrobacterium tumefaciens* šūnas satur auksīna un citokinīna sintēzes enzīmu gēnus saturošu plazmīdu, kas, nonākot augu audos, inkorporējas to kodolā un palielina attiecīgo hormonu sintēzes intensitāti. Sēne *Gibberella fujikuroi* sintezē giberelīnu, bet baktērija *Rhodococcus fascians* – citokinīnus, bet vairākas sēnes un baktērijas sintezē etilēnu.

### 7.5.2.3. Vispārējie augu rezistences principi

Augu imūnā sistēma, kas nodrošina rezistenci pret patogēniem, sastāv no divām evolucionāri saistītām daļām (7.–0. attēls). No evolūcijas viedokļa vecākā daļa, primārā imūnās atbildes reakcija ir saistīta ar augu spēju atpazīt uz mikroorganismu virsmas esošas nemainīgas struktūras, PAMP (angl. *pathogen-associated molecular patterns*), un tāpēc to apzīmē par PAMP-ierosināto imunitāti (PTI, angl. *PAMP-triggered immunity*). Auga receptori spēj uztvert visiem mikroorganismiem piemītošus komponentus – lipopolisaharīdus, proteīnus (flagelīns) vai hitīna fragmentus, kas tālāk iniciē noteiktu signālu pārnesei un aizsardzības gēnu ekspresiju. Šis imunitātes veids nodrošina gan nesaimnieka imunitāti neuzņēmīgiem augiem, gan



7.–1. attēls. Augu patogēnu toksīni Hv-toksin (A), AM-toksin (B).



7.-1. attēls. Auga bioķīmiskie komponenti, ko sadala patogēna izdalītie ekstracelulārie enzīmi.

pamata imunitāti uzņēmīgiem saimniekaugiem. Jāpiebilst, ka vispārpieņemtais termins PAMP ir neveiksmīgs, jo ierosinošās struktūras ir sastopamas arī nepatogēnos mikroorganismos, un šos savienojumus agrāk apzīmēja par elisitoriem (aizsardzības reakciju ierosinātājiem).

Virulenti patogēni ir spējīgi apspiest pamata izturību, izdalot efektora molekulas, kas mijiedarbojas ar auga signālu pārnēsēšanas ceļu, inhibējot aizsardzības reakcijas. Savukārt, atbilstoši pielāgojušās augu sugas ir spējīgas izmantot patogēnu efektorus, lai ieslēgtu nākamo, sekundāro imūnās atbildes reakciju, t.s. efektora-ierosināto imunitāti (ETI, angl. *effector-triggered immunity*), kas ir atkarīga no auga *R* gēna un tā kodētā proteīna. ETI procesu apraksta gēns pret gēnu rezistences teorija, un tās mehānismi var būt identiski pamata rezistences mehānismiem, taču ir intensīvāki un rezultējas ar hipersensitīvās atbildes reakciju, kuras laikā veidojas lokālas nekrozes, ierobežojot patogēna izplatīšanos. Hipersensitīvā atbilde ir īpaši efektīva pret biotrofajiem patogēniem, kuru funkcionēšanai nepieciešamas dzīvas šūnas.

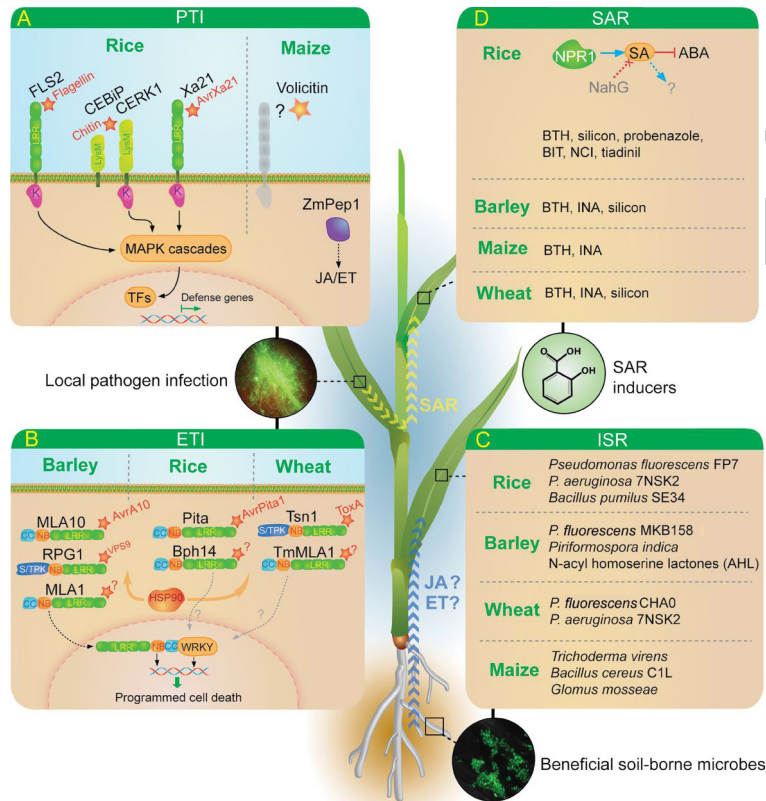
Būtiski, ka pilnīgi nekaitīgi mikroorganismi var ierosināt PTI, kas inducējas sistēmiski visā augā un var pasargāt to no vēlāk sekojošas infekcijas. Šādu rezistences veidu apzīmē par inducēto sistēmisko rezistenci (ISR, angl. *induced systemic resistance*). Savukārt, ierobežota apjoma primārā infekcija ar patogēnu izraisa t.s. sistēmiski iegūto rezistenci

(SAR, angl. *systemic acquired resistance*). Jāuzsver, ka abas šīs formas ir fenotipiski vienādas, jo palielina auga izturību caur noteiktu gēnu ekspresiju un aizsargproteīnu sintēzi, bet tās balstās uz atšķirīgiem molekulārajiem mehānismiem. Dažādu inducētās izturības veidu signālu regulatīvo komponentu salīdzinājums dots 7.-0. attēlā.

#### 7.5.2.4. Patogēnu atpazīšana

Jau vairākus gadu desmitus ir bijis zināms, ka augi spēj identificēt noteiktus ar patogēnajiem mikroorganismiem saistītus ķīmiskos savienojumus un izmantot tos aizsargreakciju indukcijā. Šādus savienojumus ir pieņemts dēvēt par elisitoriem (angl. *elicitors*, izvilinātāji vai ierosinātāji). Pretstatā ar patogēnu tieši sasitītajiem elisitoriem (eksogēnajiem elisitoriem), patogēna darbība var radīt endogēno elisitoru veidošanos augā, kas arī pilda aizsardzības reakciju indukcijas signālu funkcijas. Pēdējā laikā, veidojot vienotu imūnās sistēmas teoriju, kas aptver visu veidu dzīvos organismus, patogēna savienojumus, kas izraisa pamata imunitāti, pieņemts dēvēt par PAMP (angl. *pathogen-associated molecular patterns*) jeb MAMP (angl. *microbe-associated molecular patterns*). Savukārt, tos patogēna izdalītos savienojumus, kas apspiež auga pamata imūnās atbildes reakcijas, bet kurus augs ir spējīgs izmantot, lai inducētu augstāku aizsardzības līmeni, tai skaitā, hipersensitīvo atbildi,





### 7.–1. attēls. Auga bioķīmiskie komponenti, ko sadala patogēna izdalītie ekstracelulārie enzīmi.

apzīmē par efektoriem. Efektori ir nepieciešami slimības attīstībai savietojamas (uzņēmīgas) reakcijas gadījumā, kā arī, rezistences iegūšanai nesavietojamas (neuzņēmīgas) reakcijas gadījumā. Ir saprotams, ka abos gadījumos šie savienojumi ir iepriekš zināmie elisitori, kuru pamatfunkcija augos ir aizsardzības reakciju regulācija, tāpēc tālāk tiks izmantots termins “elisitori” abu veidu savienojumu, kā arī, auga veidoto signālu, apzīmēšanai.

Pētot augu aizsargsavienojumu (fitoaleksīnu) uzkrāšanos augu šūnu kultūrā, jau 1975. gadā tikai konstatēts, ka dažādi bioloģiskas izcelsmes materiāli, piemēram, raugu ekstrakti, sēņu šūnapvalku ekstrakti u.c., inducē fitoaleksīnu uzkrāšanos. Līdzīga iedarbība ir arī sēņu šūnu hidrolizātiem, micēlija fragmentiem utt. Saprotams, ka šo materiālu aktivitāte ir sasīta ar notiektu ķīmisko savienojumu klātbūtni tajos, kurus spēj uztvert augi. Ne vienmēr savienojumi, kas var inducēt auga aizsargreakcijas kontrolētos eksperimenta apstākļos, ir tie paši, kas darbojas

kā mikroorganismu atpazīšanas faktori, bet ir to strukturālie analogi.

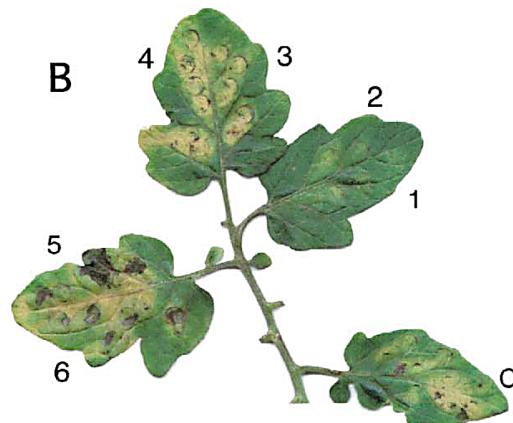
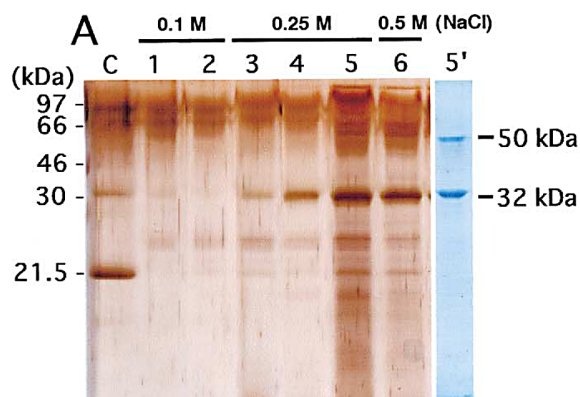
Dabisko elisitoru ķīmiskā uzbūve, kam ir pierādīta spēja inducēt pamata imunitātes reakcijas (PTI), ir visai daudzveidīga, un tas saistīts gan ar dažādiem, plaši izplatītiem baktēriju un sēņu šūnu komponentiem, gan patogēnu izmantotajiem litiskajiem enzīmiem, gan specifiskākiem proteīniem. No vispārējiem šūnu komponentiem, ar patogēnu aizsardzību saistītās imūnās reakcijas augos inducē peptidoglikāni, kas ir visu baktēriju plazmatiskās membrānas komponenti un ir polimēri, kas sastāv no cukuru un aminoskābju molekulām. Gram-negatīvajām baktērijām (*Xanthomonas*, *Pseudomonas*) elisitora aktivitāte ir arī lipopolisaharīdiem. Sēnēm universāli elisitori ir to membrānu komponents ergosterols, to šūnapvalku hitīna fragmenti (oligosaharīdi ar polimerizācijas pakāpi > 3), β-glukāni, membrānu komponenti cerebrozīdi. Patogēnu litiskie enzīmi, kas var ierosināt augu aizsargreakcijas, ir ksilanāze

(*Trichoderma* u.c. sēnes) un invertāze (raugi). Citi proteīni ar elisitora aktivitāti ir oomicētu lipīdu pārneses proteīns, celulozi piesaistošais lektīns un transglutamināze; baktēriju aukstuma šoka proteīns; gram-negatīvo baktēriju flagelīns, harpīns un elongācijas faktors; baktēriju un oomicētu nekrozi inducējošais proteīns u.c.

Vieni no visvairāk pētītajiem proteīnu dabas elisitoriem ir Hrp (angl. *hypersensitive response and pathogenicity*) proteīni jeb harpīni, kas sākotnēji atklāti *Erwinia amylovora* un izraisa slimības attīstību ābelēm un hipersensitīvo atbildes reakciju nesavietojamam augam, tabakai. Vēlāk harpīni konstatēti arī citām gram-negatīvajām baktērijām (*Pseudomonas*, *Ralstonia* u.c.). Harpīni ir baktēriju III tipa sekrēcijas sistēmas produkti, taču, atšķirībā no tipiskiem šī veida proteīniem, nenonāk saimniekauga šūnās, bet gan uz auga/baktērijas apoplasta starpfāzi. To sintēze inducējas tikai pēc invāzijas mēģinājuma sākuma un funkcionāli tie pastiprina patogēna virulenci. Visi harpīni izsauc nespecifisku augu imunitāti, kas ietver arī hipersensitīvo reakciju. Struktūras funkcionālā analīze HrpZ proteīnam no *Pseudomonas syringae* pv. *phaseolicola* parāda, ka virulences veicināšanas aktivitātei ir nepieciešams pilna garuma proteīns, taču augu aizsardzības reakciju indukcijai pietiek ar proteīna C-gala fragmentu. Harpīni ir salīdzinoši termostabili un var izturēt 10 min 100 °C temperatūrā, tie šķīst ūdenī un tiem nepiemīt enzimatiskā aktivitāte.

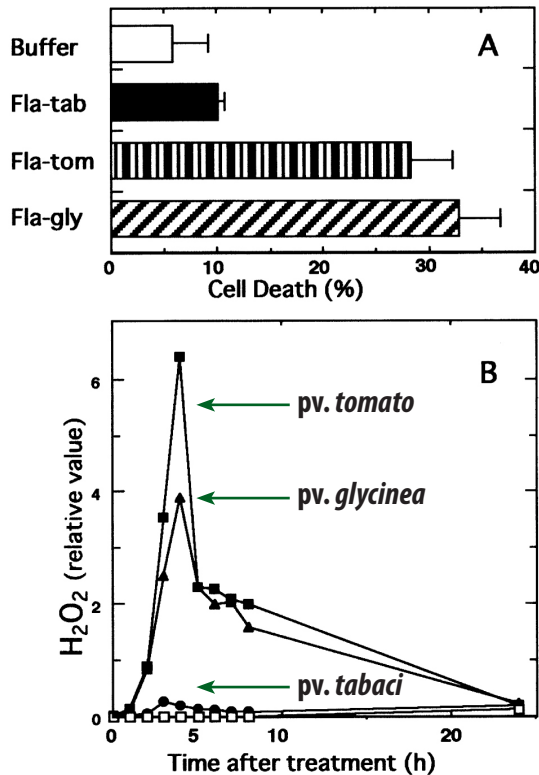
Cits interesants baktēriju proteīnu elisitoru piemērs ir globulārais proteīns flagelīns no viciņu baktēriju viciņām (*flagellum*). Viciņa šīm baktērijām ir gan kustību orgāns, gan virulences faktors, un flagelīna monomēru kopums veido cilindru kā viciņas filamentu. Flagelīns no *Pseudomonas syringae* pv. *tabaci* izraisa hipersensitīvo reakciju nesavietojamas kombinācijas gadījumā tomātu augiem (7.–0. attēls). Interesanti, ka flagelīniem no dažādiem *P. syringae* patovāriem ir vienāda mola masa, taču tie ir specifiski gan saviem saimniekaugiem kā virulences faktori, gan nesaimniekiem kā hipersensitīvās reakcijas izraisītāji. Tabakas šūnu kultūrā šūnu bojāeju un H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> veidošanos izraisa flagelīni no patovāriem *tomato* un *glycinea*, bet neizraisa flagelīns no patovāra *tabaci* (7.–0. attēls).

Endogēnie elisitori izraisa līdzīgu aizsargreakciju indukciju kā eksogēni elisitori, tāpēc ir pamats domāt, ka tie rodas patogēna iedarbības rezultātā. Augu kutīna monomēri, pektīna fragmenti (oligouronīdi) un celulozes fragmenti (cellodekstrīni) tiek pieskaitīti ar bojājumiem saistītajiem elisitoriem jeb DAMP (angl. *damage-associated molecular patterns*). Jādomā, ka šos elisitorus uztver tie paši augu receptori, kas darbojas PAMPS gadījumā. Būtiski, ka augs nozīme endogēno elisitoru radišanā ir aktīva, kā tas ir pierādīts gan no pektīna, gan celulozes veidojošos endogēno elisitoru gadījumā. Oligouronīdiem ar polimerizācijas pakāpi starp 8 un 15 ir izteikta



7.–1. attēls. Auga bioķīmiskie komponenti, ko sadala patogēna izdalītie ekstracelulārie enzīmi.

## Patogēni

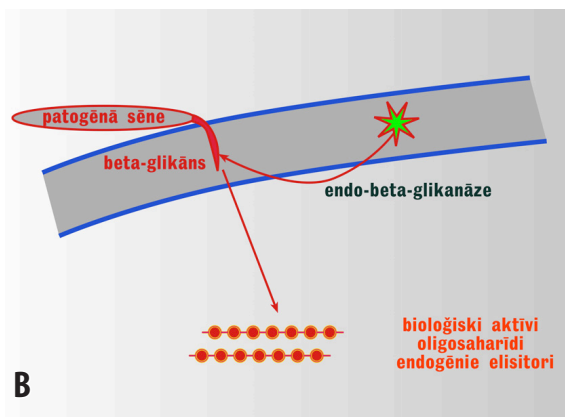
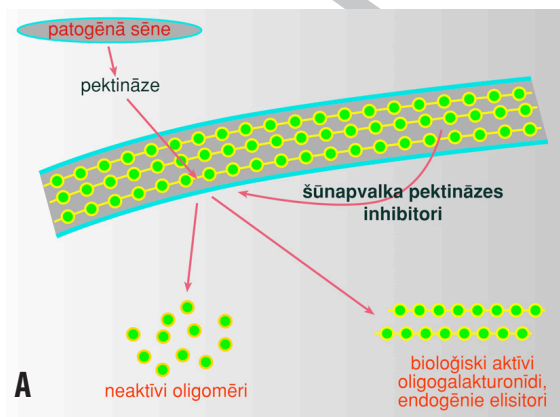


**7.-1. attēls.** Auga bioķīmiskie komponenti, ko sadala patogēna izdalītie ekstracelulārie enzīmi.

aizsargreakcijas inducējošā aktivitāte (7.-0. attēls A). Patogēnu izdalītā endopoligalakturonāze katalizē neaktīvu monomēru vai oligomēru veidošanos 15 min laikā pēc kontakta sākuma ar saimniekaugu. Tomēr, augu šūnāpvalkā lokalizēti

poligalakturonāzi inhibējoši proteīni, kuru klātbūtnē patogēna poligalakturonāze 24 h laikā veido pieaugošu aktīvo oligomēru daudzumu. Tātad, auga poligalakturonāzes inhibitori, kuru sintēze aktivējas gan ievainojuma, gan patogēnu infekcijas rezultātā, spēj patogēna patogenitātes faktoru pārvērst par endogēno elisitoru. Arī patogēna izdalītā  $\beta$ -glukāna gadījumā auga plazmatiskās membrānas šūnāpvalka pusē lokalizētais enzīms endo- $\beta$ -glukanāze sašķēļ tā molekulu aktīvās atbilstoša garuma oligosaharīdu vienībās, kam piemīt augsta aizsargreakcijas inducējošā aktivitāte (7.-0. attēls B). Zināmā mērā, auga glukānāzi var uzskatīt par elisitoru receptora sistēmas sastāvdaļu, lai gan transmembrānas glukāna oligomēru receptors vēl nav identificēts.

*Arabidopsis thaliana* FLS2 (angl. *flagellin sensing 2*) gēns kodē plazmatiskās membrānas LRR (angl. *leucine-rich repeat*) receptorkināzi, kas atpazīst baktēriju flagellīnu ar tā šūnāpvalka pusē lokalizēto molekulas LRR domēnu. Mutants, kuram atbilstošais gēns ir neaktīvs, ir pilnībā nejutīgs pret flagellīnu, apstiprinot, ka FLS2 ir kritiski nepieciešams flagellīna darbībai. FLS2 citoplazmas daļai piemīt treonīna proteīnkināzes aktivitāte, kas spēj tālāk pārnest ierosinājuma signālu. Jādomā, ka augos eksistē vēl cita veida receptori, kas piedalās PAMP uztveršanā. Tā piemēram, sēņu hitīna uztveršana rīsu augos notiek ar plazmatiskās membrānas LysM (angl. *lysine motif*) receptoproteīnu. Sēņu ksilanāzi atpazīst plazmas membrānai piesaistīts ārpusšūnas LRR proteīns, kam nav citoplazmas signāldomēna. Tālāka PTI



**7.-1. attēls.** Auga bioķīmiskie komponenti, ko sadala patogēna izdalītie ekstracelulārie enzīmi.

indukcija ir saistīta ar iekššūnas signālu pārnesei sistēmu, kurā piedalās citoplazmas  $\text{Ca}^{2+}$  pieaugums, aktīvā skābekļa formas, NO un vairākas mitogēna aktivētās proteīnkināzes (MAPK) kaskādes.

Galvenā virulento augu patogēno baktēriju stratēģija balstās uz augu PTI aizsardzības reakciju apspiešanu ar atbilstošu efektormolekulu starpniecību. *Pseudomonas syringae* efektors AvrPto ir Ser/Thr proteīnkināzes inhibitori, kas darbojas uz elisitoru inducēto signālu pārnesei ceļu pirms MAPK aktivitātes, apspiežot tipisko atbildes reakciju attīstību augos. AvrPto tieši piesaistās receptoram līdzīgajai kināzei BAK1, inhibējot flagellīna inducēto BAK1 dimerizāciju ar flagellīna receptoru FLS2. No otras puses, rezistentās *Arabidopsis thaliana* formas izmanto rezistences proteīnu Prf, kas pasargā proteīnkināzes Pto aktivitāti un ieslēdz spēcīgāku aizsardzības līmeni. Citi *P. syringae* efektori, kā piemēram, AvrRpt2 un AvrRpm1 izmaina PAMP inducēto signālu ceļu, iedarbojoties ar RIN4 (*RPM1-interacting protein 4*) proteīnu. AvrRpm1 veic no fosforilācijas atkarīgo RIN4 inaktivāciju, tāpēc nevar notikt tā proteolītiska degradācija ar cisteīna proteāzi, kas nepieciešama aizsardzības ceļa aktivācijai.

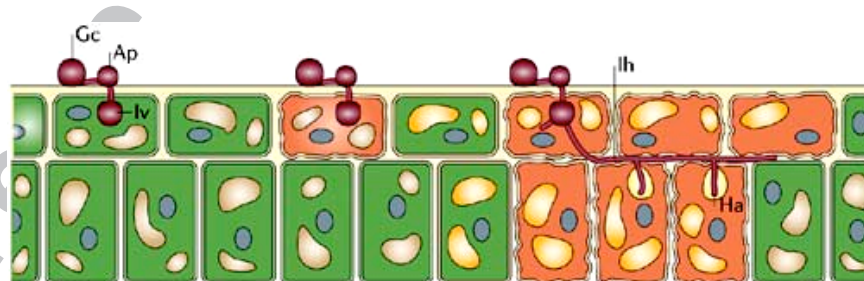
### 7.5.2.5. Hipersensitīvā atbilde

Hipersensitīvā atbilde ir efektīvs lokālais aizsargmehānisms patogēna infekcijas vietā, kas ierosina virkni aizsardzības reakciju inficētajā un to ietverošajās šūnās. Tā rezultātā, inducējas programmētā šūnu bojāeja, kas kā fiziskā barjera efektīvi ierobežo biotrofo patogēnu izplatīšanos, bet tālāk izvietotajās šūnās notiek aizsargreakciju pastiprināšanās (7.–0. attēls). Hipersensitīvā reakcija parasti parādās uz lapu virsmas nekrotisku

plankumiņu veidā, bet dabiskas infekcijas gadījumā tā var arī nebūt redzama, jo var notikt tikai ļoti ierobežotās šūnu grupās. Savukārt, mākslīgi inokulējot lapu ar nesavietojamu patogēno baktēriju kombināciju, var novērot lielus ūdeņainus sektorus, kas 8 līdz 12 h laikā kļūst nekrotiski un sadalās.

Hipersensitīvās atbildes ierosināšanai nepieciešama mijiedarbība starp patogēna Avr gēna produktu un rezistentā auga rezistences gēna R produktu. Uzskata, ka lielākajā daļā gadījumu šī mijiedarbība ir netieša, t.i. R proteīns nav tiešs Avr proteīna receptors, bet atpazīšanas procesā piedalās kāds trešais komponents. Arī dažādi patogēnu elisitori un baktēriju efektori var ierosināt hipersensitīvās atbildes reakciju. Izpētītāko R gēnu piemēri augos ir *Pto* no *Lycopersicon esculentum*, kas kodē proteīnu ar serīna-treonīna kināzes aktivitāti; *N* gēns no *Nicotiana tabacum*, kas kodē citoplazmas proteīnu; leicīna bagātinātā citoplazmas proteīna *Pi-ta* gēns no *Oryza sativa*; *L. esculentum* *Cf* gēni, kuru produkti ir lokalizēti plazmatiskajā membrānā.

Hipersensitīvā reakcija rada šūnu nekrozi, bet, atšķirībā no šūnu bojāejas mehāniska bojājuma rezultātā, šim procesam nepieciešama konstitutīvi ekspresētais signālu pārnesei sistēmas darbība, noteiktu gēnu ekspresija, atbilstošu proteīnu sintēze, kam seko metabolītu uzkrāšanās un šūnu bojāeja. Tātad, hipersensitīvā atbilde ir programmētās šūnu bojāejas veids. Izolēti daudzi *Arabidopsis thaliana* mutanti, kas konstanti ekspresē hipersensitīvās atbildes fenotipu bez patogēna klātbūtnes, t.s. slimības bojājumus atdarinošie (*disease lesion mimics*) mutanti. Spontāna hipersensitīvās reakcijas rašanās apliecina, ka defekti programmēto šūnu bojāeju nodrošinošajos gēnos var ieslēgt bojāejas



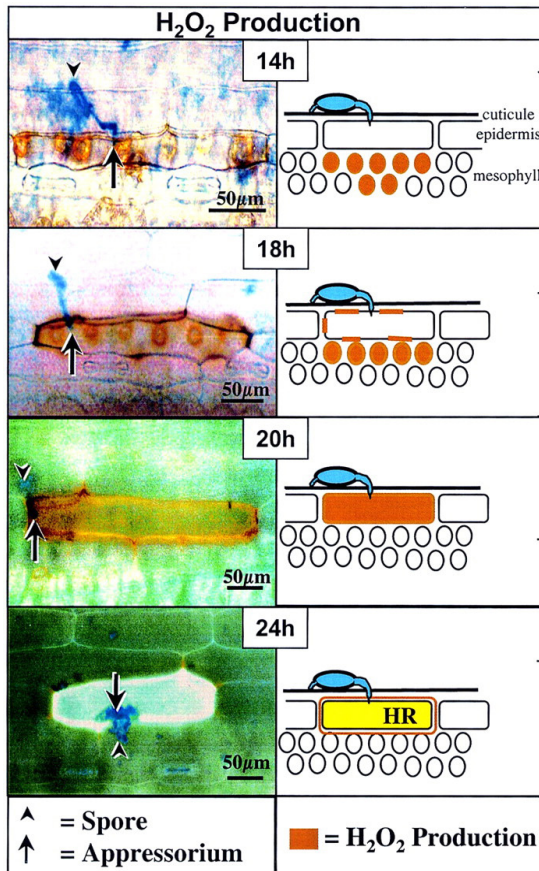
7.–1. attēls. Auga bioķīmiskie komponenti, ko sadala patogēna izdalītie ekstracelulārie enzīmi.

Patogēni

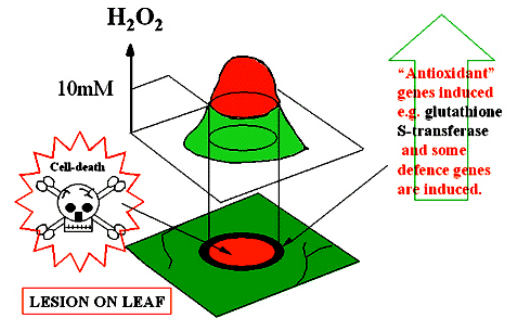


programmu.

Aktīvā skābekļa formu pieaugums šūnā pēc atbilstoša patogēna signāla saņemšanas un specifisku jonu kanālu aktivācijas ir pirmais solis hipersensitīvās atbildes realizācijā. Šajā procesā piedalās plazmatiskās membrānas NADPH oksidāzes komplekss, veidojot superoksīdu, kurš dismutējas par  $H_2O_2$ . Ūdeņraža peroksīda uzkrāšanās sākumā notiek lokāli tikai inficētajā šūnā (7.–0. attēls), bet tālāk var pāriet arī uz blakus esošo šūnu grupām, veidojot raksturīgu oksidatīvo uzliesmojumu ar visaugstāko  $H_2O_2$  koncentrāciju centrā un paaugstinātām, bet programmēto bojāeju neinducējošām  $H_2O_2$  koncentrācijām attālākās šūnās, kas daļēji saistīts ar tā difūziju (7.–0. attēls). Kritiski būtisks ir arī laiks, kurā notiek  $H_2O_2$  koncentrācijas pieaugums. Hipersensitīvo rezistenci



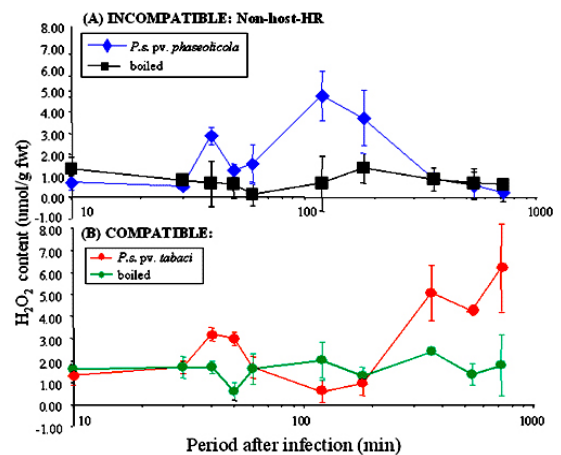
7.-1. attēls. Acilbenzolar-S-metila apstrādes inducētā sistēmiski iegūtās rezistences izpausmes.



7.-1. attēls. Acilbenzolar-S-metila apstrādes inducētā sistēmiski iegūtās rezistences izpausmes.

izraisošas nesavietojamas patogēna-saimniekauga kombinācijas gadījumā būtisks ir otrais  $H_2O_2$  pīķis, kas sasniedz maksimumu apmēram 2 h pēc patogēna vai tā elisitora iedarbības sākuma (7.–0. attēls). Arī savietojamas, slimību izraisošas kombinācijas gadījumā ir novērojams sekundārs  $H_2O_2$  koncentrācijas pieaugums, bet tas sākas tikai pēc vairākām stundām.

Oksidatīvais uzliesmojums tālāk stimulē  $Ca^{2+}$  ieplūdi citoplazmā. Būtisks dalībnieks tālākās hipersensitīvās atbildes regulācijas procesā ir arī NO, kura maksimālā koncentrācija šūnās pēc nesavietojamās reakcijas indukcijas laikā sakrīt ar  $H_2O_2$  maksimumu. Uzskata, ka NO veidošanās indukcija ir ātrāka par aktīvā skābekļa formu veidošanos. Ir skaidrs, ka gan  $H_2O_2$ , gan NO ir



7.-1. attēls. Acilbenzolar-S-metila apstrādes inducētā sistēmiski iegūtās rezistences izpausmes.

nepieciešami hipersensitīvās atbildes indukcijā, bet to savstarpējās mijiedarbības mehānisms vēl nav noskaidrots. Iespējams, ka abi signāli darbojas sinerģiski. Lokāli inficētajā lapā palielinās salicilskābes koncentrācija.

Kaspāzei līdzīgiem proteāzes enzīmiem ir būtiska nozīme hipersensitīvās atbildes realizācijā, aktivējot proteolītiskās kaskādes norisi, sadalot būtiskus šūnas proteīnus un izjaucot tās struktūrkomponentus. Savukārt, fosfolipāzes un lipoksigenāzes piedalās membrānu sadalīšanā. Hipersensitīvā reakcija ne tikai rada patogēna invāzijas vietu ierobežojošu nekrozi, bet arī lokāli aktivē aizsargreakcijas blakus esošajās šūnās. Šūnapvalku polimēro komponentu pastiprināta sintēze un tā uzbiezīšanās, kā arī, patogēnam toksisku fenolu savienojumu uzkrāšanās ir raksturīgas reakcijas. T.s. fitoaleksīni var būt dažāda veida ķīmiskie savienojumi. Tā piemēram, tauriņziežiem tie ir fenolu dabas savienojumi izoflavonoīdi, bet nakteņu dzimtas sugām – terpenoīdi (izoprenoīdi). Labāk izpētītie fitoaleksīni ir faseolīns *Paseolus vulgaris*, pisatīns *Pisum sativum*, gliceolīns *Glycine max*, *Medicago sativa* un *Trifolium pratense*, rišitīns *Solanum tuberosum* un kapsidiols *Capsicum annum*. Lokālo patogēnu izturību pastiprina arī patogēnēzes proteīnu sintēze un uzkrāšanās inficētajā lapā. Ar patogēnēzi saistītie proteīni un to īpašības tuvāk apskatītas sadaļā 0.0.0.

#### 7.5.2.6. Sistēmiski iegūtā rezistence

Inducētā rezistence apzīmē tos gadījumus, kad kāds biotisks vai abiotisks faktors pret konkrēto patogēnu uzņēmīgam augam palielina tā izturību pret šo vai vēl citiem patogēniem. Tomēr, inducētā rezistence nevar pilnībā nodrošināt tādu pašu intensitāti, kā tas ir *R* gēnu darbības rezultātā. Viens no inducētās rezistences veidiem ir sistēmiski iegūtā rezistence (SAR, angl. *systemic acquired resistance*), kas aktivējas visā augā pēc hipersensitīvās atbildes nekrožu izraisīšanas. SAR darbība ir atkarīga no salicilskābes signālsistēmas. SAR attīstība notiek vairāku dienu laikā un tās rezultāts ir ar patogēnēzi saistīto aizsargproteīnu (PR, angl. *pathogenesis-related*) gēnu sistēmiska ekspresija un attiecīgo proteīnu uzkrāšanās. Galvenais iekššūnas signālu pārnese komponents SAR darbība sādījumā ir

citoplazmas proteīns NPR1 (angl. *nonexpressor of PR genes 1*). Iegūtā rezistence dod papildus aizsardzības iespēja pret plašu patogēnu spektru, ieskaitot baktērijas, oomicētes, sēnes un vīrusus. Augi, kas ekspresē SAR, pēc infekcijas ieslēdz papildus aizsardzības reakcijas, tātad, tie atrodas pozitīvi ierosinātā stāvoklī.

SAR indukcija tipiskā gadījumā notiek vairāku dienu laikā un to nosaka nepieciešamība vispirms attīstīties hipersensitīvās atbildes reakcijai. Izveidojušos nekrožu daudzums parasti pozitīvi korelē ar sistēmiskās rezistences pakāpi. Ja SAR izraisīšanai ar *Colletotrichum orbiculare* izmanto gurķu auga apakšējo lapu, tad tās klātbūtne pie auga ir nepieciešama vismaz 72 h, lai izraisītu SAR otrajā lapā, kas sakrīt ar pirmo nekrožu parādīšanos uz inducētās lapas. Jo ilgāku laiku pirmā lapa paliek pie auga, jo izteiktāka ir SAR izpausme otrajā lapā. *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* gadījumā SAR gurķu augos attīstās jau 24 h laikā, un pirmās lapas klātbūtne ir nepieciešama tikai 6 h ilgumā, taču pirmās nekrozes uz lapas parādās tikai vēl pēc vairākām stundām. Tas liecina, ka SAR indukcija var notikt pirms nekrožu pilnas realizācijas un, acīmredzot, abiem procesiem ir kopīgas arī signālu pārnese ceļa pēdējās stadijas.

SAR darbības mehānisms balstās uz sistēmisku ar patogēnēzi saistīto proteīnu sintēzi, kas kopumā spēj samazināt patogēnu vairošanos un izplatīšanos. Ar pretestību saistītie proteīni tuvāk analizēti sadaļā 0.0.0.

SAR indukcijai ir nepieciešama endogēnās salicilskābes sistēmiska uzkrāšanās augā. Tā kā rezistenci ir iespējams inducēt arī ar eksogēnās salicilskābes apstrādi, bet inducētu augu floēmā konstatēja šo savienojumu, sākotnēji tika uzskatīts ka salicilskābe ir arī sistēmiski transportējamais signāls. Tomēr, jādama, ka kāda cita savienojuma pārvietošanās sistēmiski tālāk izsauc lokālu salicilskābes sintēzi, kas nepieciešama rezistences attīstībai. Viena no hipotētiskajām iespējām ir gaistošā savienojuma metilsalicilāta darbība sistēmiskā signāla statusā, kā arī, ar lipīdiem saistītu signālu piedalīšanās SAR attīstība ir inhibēta salicilskābi neuzkrājošos NahG augos, kas ekspresē baktēriju salicilskābes hidroksilāzes gēnu *NahG*, kas pārvērš salicilskābi par kateholu. SAR līdzīgu reakciju var izraisīt arī ar dažādiem ķīmiskajiem

aģentiem – 2,6-dihloroizotonikotīnskābi, acibenzolar-S-metilu (7.–0. attēls), tiadinilu,  $\beta$ -aminosviestskābi u.c.

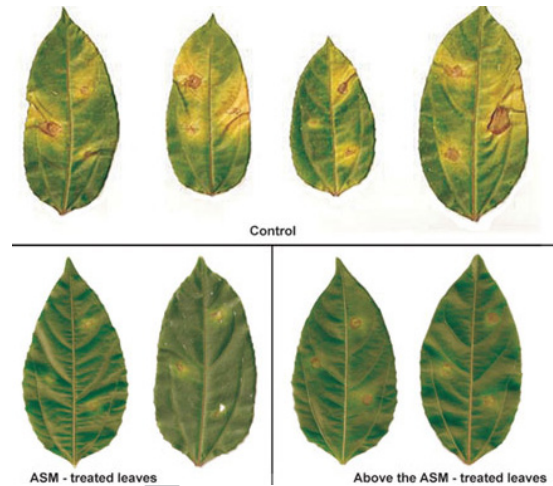
### 7.5.2.7. Inducētā sistēmiskā rezistence

Līdzīgi kā SAR, arī inducētā sistēmiskā rezistence (ISR, angl. *induced systemic resistance*) darbojas visā augā un var nodrošināt aizsardzību pret dažādiem patogēniem. Tomēr, atšķirībā no SAR, ISR indukcija notiek saknēs, mijiedarbojoties ar t.s. augu augšanu veicinošajām rizobaktērijām (PGPR, angl. *plant growth-promoting rhizobacteria*), bet izpaužas sistēmiski, arī virszemes daļās. ISR ir atkarīga no jasmonātu un etilēna signālu pārnese ceļiem un nav saistīta ar PR gēnu sistēmisku ekspresiju. Līdzīgi ar SAR, arī augi ar ISR atrodas ierosinātā stāvoklī un pēc sekojošas patogēna infekcijas ekspresē papildus aizsargreakcijas. Aizsargreakciju indukciju var izraisīt arī dažādos auga audos, apstrādājot tos ar dažādiem bioloģiskajiem un ķīmiskajiem aģentiem.

Aizsargsistēmu ierosināto stāvokli (angl. *priming*) saista ar hromatīna stāvokļa modifikācijām. Hromatīna modifikācijas atļauj ātrāku un vienkāršāku atbilstošo gēnu ekspresijas aktivāciju. Parasti genomiskā DNA atrodas mijiedarbībā ar histoniem, kas nodrošina augstu "iepakojuma" pakāpi un atrašanos neaktīvā stāvoklī. Ierosināto stāvokli inducējošie aģenti izraisa histonu kovalentas modifikācijas, kas samazina jonu mijiedarbību ar DNA un izsauc "atvērta hromatīna" stāvokli ar pieejamām vietām transkripcijas koaktivatoru, hromatīnu remodelējošu faktoru vai cita veida efektoru piesaistīšanai. Šo proteīnu piesaistīšanās izraisa attiecīgā gēna gatavību transkripcijai.

PGPR var izraisīt arī tiešu pozitīvo ietekmi uz augu augšanu, bet bioloģiskā aizsardzība to ietekmē izraisa vislielāko praktisko interesi kā alternatīva augu aizsardzības metode pret patogēniem. Šajā kontekstā pašlaik visvairāk informācijas iegūts par dažu ģinšu baktēriju ietekmi (*Pseudomonas*, *Serratia*, *Bacillus*). Daļa aktīvo rizobaktēriju ir endofīti. ISR inducējošie baktēriju komponenti ir flagelīns, N-acil-homoserīna laktoni, N-alkilētie benzilamīni, lipopolisaharīdi un siderofori, un tie pēc struktūras un darbības principiem lielā mērā ir līdzīgi PAMP tipa elisitoriem.

ISR attīstībai nav nepieciešama salicilskābes

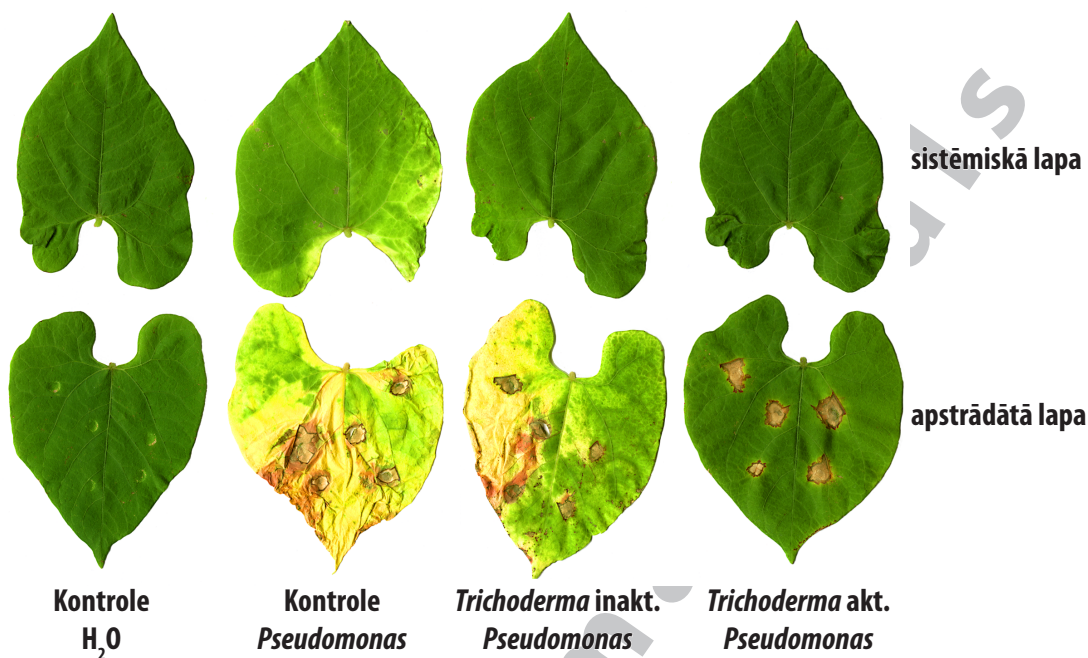


7.–1. attēls. Acilbenzolar-S-metila apstrādes inducētā sistēmiski iegūtās rezistences izpausmes.

sistēmiska sintēze, un to var inducēt arī *Arabidopsis* NahG transformētos augos, kas neuzkrāj salicilskābi. Ta kā ne jasmonāta atbildes mutantam *jar1*, ne etilēna atbildes mutantam *etr1* nevar inducēt ISR attīstību, jāsecina, ka abi hormoni piedalās PGPR signālu pārnese sistēmā. Izmantojot *Arabidopsis* mutantu, kam etilēna atbildes reakcija ir bloķēta tikai saknēs, noskaidrots, ka šādam augam nevar panākt *Pseudomonas fluorescens* izraisītās rezistences indukciju, bet tā paša aģenta izmantošana lapās panāk indukciju. Integrālā daļa ISR inducētajā no etilēna atkarīgajā signālu pārnese ceļā ir ISR1 proteīnam, kura gēna apspiešanas gadījumā augiem ir samazināts jutīgums pret etilēnu. Tomēr, neraugoties uz ISR ceļa neatkarības no salicilskābes, NPR1 ir nepieciešams komponents tā signālu pārnese. Iespējams, ka atsevišķas PGPR, piemēram, *Pseudomonas aeruginosa*, inducē no salicilskābes atkarīgo inducētās sistēmiskās rezistences ceļu, jo *NahG* tabakas augiem rezistences indukcija ar *P. aeruginosa* nav iespējama.

ISR līdzīgu atbildes reakciju, kas arī ir atkarīga no etilēna darbības, var izraisīt arī ar dažām augu augšanu aktivējošajām sēnēm no *Penicillium* un *Trichoderma* ģintīm. Apstrādājot *Phaseolus vulgaris* augus ar dzīvu *Trichoderma harzianum* šūnu kultūras suspensiju, var panākt *Pseudomonas syringae* pv. *phaseolicola* slimības izraisīto simptomu attīstības samazināšanos gan



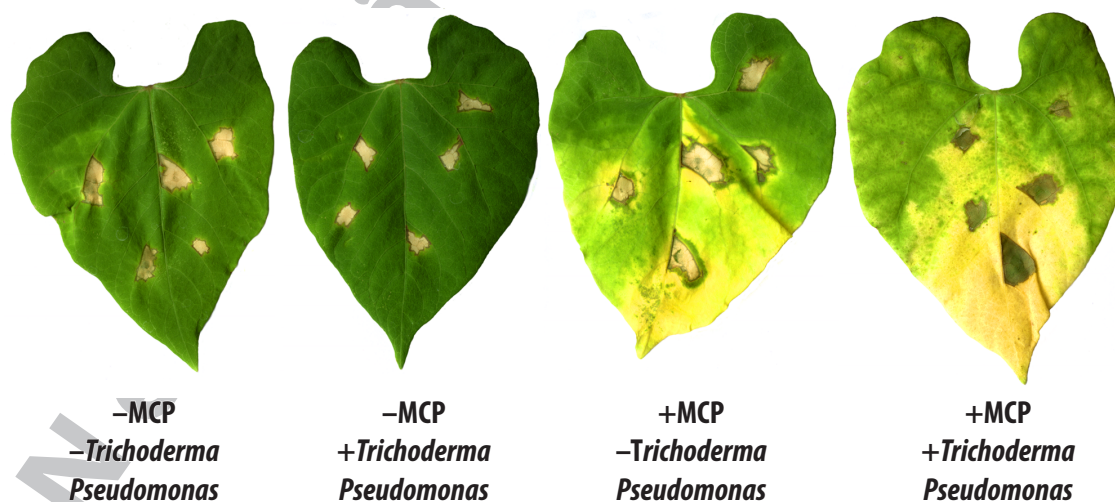


7.-1. attēls. Auga bioķīmiskie komponenti, ko sadala patogēna izdalītie ekstracelulārie enzīmi. 20 dienas pēc apstrādes.

inficētajā, gan sistēmiskajā augu lapā (7.-0. attēls). Rezistences pieaugums ir cēloņsakarīgi saistīts ar etilēna atkarīgo peroksidāzes un polifenoloksidāzes aktivitātes pieaugumu lokāli un sistēmiski. Apstrāde ar etilēna receptoru blokatoru 1-metilciklopropēnu pirms infekcijas ar *P. syringae* pilnībā novērš *T. harzianum* pozitīvo ietekmi uz aizsardzību pret slimību un tās attīstība norit ievērojami ātrāk (7.-0.

attēls).

Interesanti, ka *Trichoderma* ģints sēnes ir spējīgas tieši kolonizēt augu saknes, iekļūstot epidermas šūnās un dziļāk mizas audos. Izveidojusies mijiedarbība gan veicina augu augšanu un barības vielu uzņemšanu saknēs, gan pasargā tos pret patogēniem saknēs un virszemes daļās, ierosinot ISR līdzīgas aizsargreakcijas.



7.-1. attēls. Auga bioķīmiskie komponenti, ko sadala patogēna izdalītie ekstracelulārie enzīmi. 10 dienas pēc apstrādes.

Patogēni



### 7.5.3. AUGĒDĀJI

Par augēdājiem (*herbivores*) parasti sauc dzīvus augus un to daļas patērējošus posmkājus (ērces un kukaiņus). Savukārt, lielos zīdītājus, kas pārtiek no augiem, dēvē par zālēdājiem. Šis grāmatas ietvaros analizētas pārsvarā augu-augēdāju posmkāju mijiedarbība kā no ekoloģijas un praktiskās lauksaimniecības viedokļa vissvarīgākās un no bioloģijas viedokļa vissarežģītākās savstarpējās attiecības.

Augēdāju posmkāju darbība parasti neizraisa augu indivīdu bojaeju, izņemot sēklu un dīgstu augēdājus, tāpēc augs spēj fizioloģiski uztvert un atpazīt konkrēto augēdāju ietekmi un inducēt atbilstošas aizsargreakcijas, kas var palielināt tā izturību. Evolūcijas laikā augi un augēdāji visu laiku atradušies dinamiskā līdzsvara stāvoklī, kur konkrēto attiecību iznākums ir bijis atkarīgs, no vienas puses, no auga spējas attīstīt fiziskās un ķīmiskās aizsardzības mehānismus, bet, no otras puses, no augēdāja spējas attīstīt fizioloģiskos un morfoloģiskos "pretpasākumus". Cieša saistība starp augiem un to augēdājiem sākusies jau vēlnajā Krētas periodā, bet oligofāģijas izcelšanās, ko uzskata par augu-posmkāju koevolūcijas attīstības būtisku lūzuma punktu, radusies Juras periodā.

Augu-augēdāju mijiedarbības globalitāti raksturo tas, ka apmēram 400 000 augēdāju sugu barojas uz 300 000 vaskulāro augu sugu un kopumā patērē 51% ūdensaugu un 18% sauszemes augu saražotās biomasas. No praktiskā viedokļa, kukaiņu darbības rezultātā zūd 15% iegūtās lauksaimniecības produkcijas.

#### 7.5.3.1. Augēdāju un to izraisīto bojājumu daudzveidība

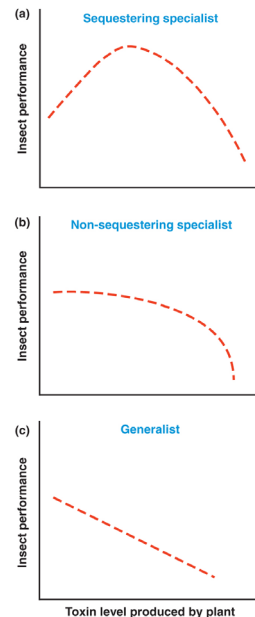
Dažādās augēdāju taksonomiskās grupās to pārstāvošo sugu skaits ir ļoti liels. Lepidoptera kārtā ir 160 000 sugu, no kurām lielākā daļa ir augēdāji, bet Orthoptera – 20 000 sugu. Daudz augēdāju ir arī Coleoptera kārtā ar 350 000 vaboļu sugu un Hymenoptera ar 150 000 sugu. Daudzas no Hemiptera 112 000 sugu arī ir augēdāji.

Attiecībā uz specializāciju pēc noteiktas sistemātiskās piederības auga, divi galējie gadījumi ir ģenerālisti, kas spēj izmantot lielu skaitu sugu ar atšķirīgām īpašībām, un speciālisti, kuri pielāgojušies vienas augu sugas izmantošanai. Runājot ekoloģiskajā terminoloģijā, tie ir polifāģi un monofāģi. Praktiski gan monofāģi izmanto vairākas vienas ģints sugas augus, kam raksturīgas vienādas īpašības. Starpstadija starp šīm divām galējībām varētu būt oligofāģi, kuri, atbilstoši definīcijai, barojas uz vairākām augu sugām no vienas dzimtas dažādām ģintīm, taču praktiski tas ir neliels sugu daudzums no vairākām dzimtām.

Galvenā atšķirība starp speciālistiem un ģenerālistiem ir tā, ka speciālisti ir pielāgojušies konkrētām augu aizsargreakcijām, piemēram, toksīnu sintēzei, un ir spējīgi izdzīvot un efektīvi funkcionēt, barojoties uz šādiem augiem. Speciālisti, kuri ir spējīgi sekvestrēt toksīnu savā organismā, labāk funkcionēs palielinātu auga aizsardzības reakciju gadījumā, bet nesekvestrējošie speciālisti

cietīs no augēdāja aizsardzības reakcijām tikai ļoti augstas pakāpes indukcijas gadījumā (7.–0. attēls). Savukārt, ģenerālistiem pat neliels augu aizsardzības līmenis atstās negatīvu ietekmi, tāpēc var pieņemt, ka evolūcija rezultātā veiksmīgam ģenerālistam jābūt spējīgam manipulēt ar auga aizsargreakcijām ar efektoru starpniecību, kā analizēts tālāk.

Augēdāju posmkāju barības iegūšanas veidu



7.–1. attēls. Acilbenzolar-S-metila apstrādes inducētā sistēmiski iegūtās rezistences izpausmes.

dažādība ir ļoti liela, un konkrētajam veidam ir būtiska nozīme gan attiecībā uz augam nodarītajiem bojājumiem, gan augēdāja iedarbības izraisītajām atbildes reakcijām. Lai arī praktiski visus augēdājus var iedalīt tikai divās grupās atkarībā no to mutes orgānu principiālās uzbūves – ar grauzējtipa un dūrējsūcējtipa mutes orgāniem (ar nektāru barojošajiem kukaiņiem ir sifonveida mutes orgāni), abos gadījumos pastāv liela barošanās veidu un izraisīto bojājumu dažādība (7.–0. attēls). Grauzējtipa mutes orgāni ir raksturīgi vabolēm, taisnspārņiem, termītiem un dažādu kukaiņu kāpuriem. Dūrējsūcējtipa mutes orgāni raksturīgi

laputīm, cikādēm, lapu blusiņām, blaktīm u.c. grupu pārstāvjiem. Augēdāji ar grauzējtipa mutes orgāniem, kas pārtiek no augu lapām, var tās apgrauzt (atdalot audu laukumus, sākot no lapas malas), skeletēt (izēdot tikai lapu mīksto daļu, bet atstājot vadaudus), caurumot (izgraužot atsevišķus gabalus no lapas vidus), izalot (izēdot tikai mezofila audu slāņus ar vismazāko celulozes saturu no lapas iekšpuses). Grauzējtipa augēdāji var bojāt arī citas augs daļas. Tā piemēram, specializēti augēdāji izalot augs stumbrus vai arī ir t.s. stumbra urbēji (izgrauž alas koksnei). Augēdāju ar dūrējsūcējtipa mutes orgāniem gadījumā īpaši būtiska ir barošanās vieta



7.–1. attēls. Auga bioķīmiskie komponenti, ko sadala patogēna izdalītie ekstracelulārie enzīmi. 10 dienas pēc apstrādes.

lapā (7.-0. attēls). Šie augēdāji bieži izmanto siekalu injekciju, lai to komponenti sašķeltu auga ķīmiskos savienojumus. Lapu blusīņas un laputis barojas ar floēmas sulu, bet atšķirība ir tajā, kā šie augēdāji ievada stiletu – laputis izmanto starpšūnu telpu jeb apoplastu, bet lapu blusīņas caururbj veselās šūnas. Cikādes barojas ar ksilēmas sulu, bet gadījumos, kad notiek to barošanās uz pārkoksnētiem stumbriem, rada izteiktus koksnes bojājumus (7.-0. attēls). Vairāku veidu augēdāji (tiklērcešes, tripši) izēd mezofila šūnu saturu, radot raksturīgos vizuālos bojājumus sīku plankumu veidā (7.-0. attēls).

Atsevišķu sistemātisko grupu kukaiņu kāpuri barojas tikai uz noteiktām auga daļām. Uz lapām barojas lapgrauži (*Chrysomelidae*), raibkodes (*Gracillariidae*) un alotājmušas (*Agromyzidae*). Ūsaiņu (*Cerambycidae*) kāpuru barošanās vieta ir stumbri, bet cikāžu (*Cicadoidea*) un spradžu (*Elateroidea*) kāpuriem tā ir saknes. Sēkļu vaboles (*Bruchinae*) pielāgojušās barošanās veidam sēklās, bet augļu mušau (*Daciae*) kāpuri izmanto augļus. Ipašs specializācijas gadījums ir neoplazmas (pangas jeb gallus) veidojošās posmkāju sugas, kuru mijiedarbība ar augiem sīkāk analizēta sadaļā 0.0.0.

### 7.5.3.2. Augēdāju atpazīšana

Ilgstoši tika uzskatīts, ka augēdāju bojājumus un to ietekmi uz augiem, to fizioloģiju un arī ekoloģiju var pētīt, izmantojot mehānisko ievainojumu un pakāpenisku audu destruktiju. Rezultāti no šādiem pētījumiem ir būtiski ietemjuši izpratni par augu-augēdāju mijiedarbību un tās sekām dažādos līmeņos. Vairāku iemeslu dēļ šādas pieejas izmantošana ir apšaubāma. Pirmkārt, augēdāji kukaiņi izmanto ļoti atšķirīgas barības iegūšanas stratēģijas, kas izraisa dažāda veida un pakāpes audu ievainojumus, kā analizēts iepriekšējā sadaļā. Otrkārt, kā analizēts tālāk, augēdāja specifiski gremošanās sistēmas ķīmiskie komponenti, kas barošanās laikā nonāk auga audos, tiek izmantoti atbilstošā augēdāja atpazīšanā un inducē noteiktas ar aizsardzību saistītas atbildes reakcijas augā, kas atšķiras no vienkārša ievainojuma. Treškārt, atsevišķi augēdāji izmanto savus ķīmiskos komponentus kā efektorus augu atbildes reakciju apspiešanai, līdzīgi kā tas novērots augu patogēnu

gadījumā.

Varētu domāt, ka augu izturība pret augēdājiem ir principiāli atšķirīga no augu izturības pret patogēniem, jo posmkāju un mikroorganismu barošanās veidi ir dažādi. Tomēr, abu veidu ietekmi ir saistīta ar lielāku vai mazāku audu ievainojumu, kura pakāpe ir salīdzinoši mazāka patogēnu gadījumā, bet var būt neliela arī dažu augēdāju, piemēram, ar floēmas barošanās, darbības rezultātā. Šī ziņa augēdāju izraisītās atbildes reakcijas un aizsardzības mehānismi varētu būt līdzīgi pamata un nesaimnieka augu patogēnu rezistences mehānismiem. pēc analogijas, faktu, ka konkrētā sugas augēdājs izmanto tikai noteikta veida augu sugas kā savu barības objektu, varētu uzskatīt par pierādījumu “nesaimnieka” rezistences esamībai pārējām augu sugām pret šo augēdāju. Zināmā mērā šāda analogija būtu tikpat patiesa kā apgalvojums, ka, gadījumā, ja kādam cilvēkam negaršo burkāni, tad burkāni ir rezistenti pret šo cilvēku. Tomēr, kā analizēts tālāk, atsevišķos gadījumos arī augu-augēdāju attiecību gadījumā konstatēta gēns pret gēnu rezistences mehānisma darbība.

Jebkurā gadījumā, ir viennozīmīgi pierādīts, ka augi spēj atšķirt vienkāršu ievainojumu no augēdāja uzbrukuma, un spēj arī atpazīt konkrēto augēdāju, ka parādīts, piemēram, pētījumā ar savvaļas tabaku *Nicotiana attenuata* un divu veidu dabiskajiem augēdājiem: speciālistu *Manduca sexta* un ģenerālistu *Spodoptera littoralis*. Kad augam uzbrūk augēdājs ģenerālists, tas inducē aizsargreakcijas un viens no to komponentiem izsauc pastiprinātu aizsargsavienojuma nikotīna sintēzi saknēs, kas tiek transportēts uz lapām un samazina *S. littoralis* veikto bojājumu daudzumu. Taču, ja augam uzbrūk speciālists, inducējas cita veida aizsargreakcijas, kas neietver pastiprinātu nikotīna sintēzi, jo *M. sexta* gadījumā nikotīns nav toksisks, turklāt pasargā to no vilkzirnekļu uzbrukumiem (7.-0. attēls).

Pirmais augēdāju elisitors, tā ķīmiskā uzbūve un veidošanās, kā arī, funkcionālā nozīme atklāta *Spodoptera exuiga* kāpuru un *Zea mays* mijiedarbībā (7.-0. attēls). Kā noskaidrots ar radioaktīvi iezīmēto atomu metodi, kāpuri, kas barojas uz kukurūzas augiem, cita starpā uzņem arī membrānu lipīdu komponentu linolēnskābi. Kāpura gremošanas traktā tā hidroksilējas par 17-hidroksilinolēnskābu un tai pievienojas kāpura sintezētā aminoskābe

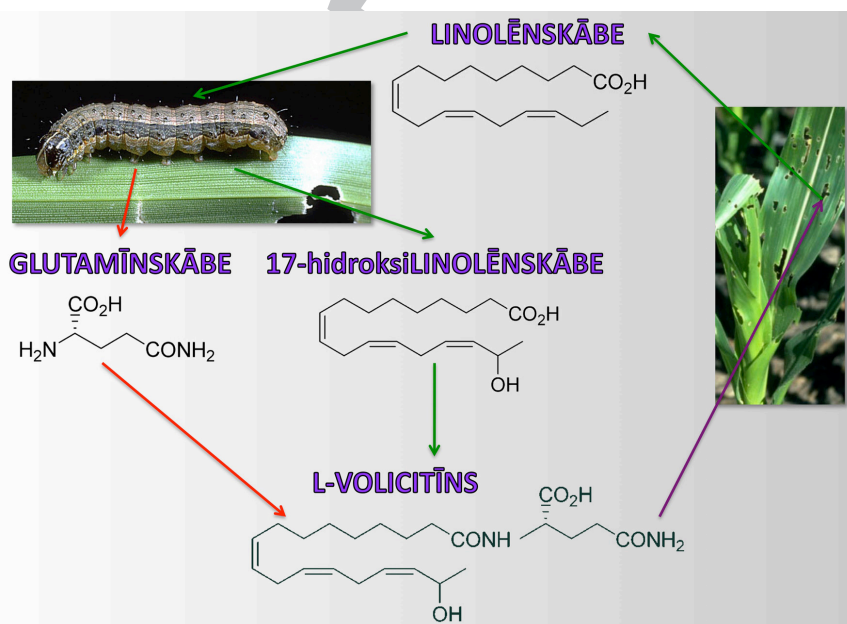




**7.-1. attēls.** Speciālista augēdāja *Manduca sexta* kāpurs uz savvaļas tabakas *Nicotiana attenuata*. Attēls no [www.phys.org](http://www.phys.org). Autors PAVAN KUMAR.

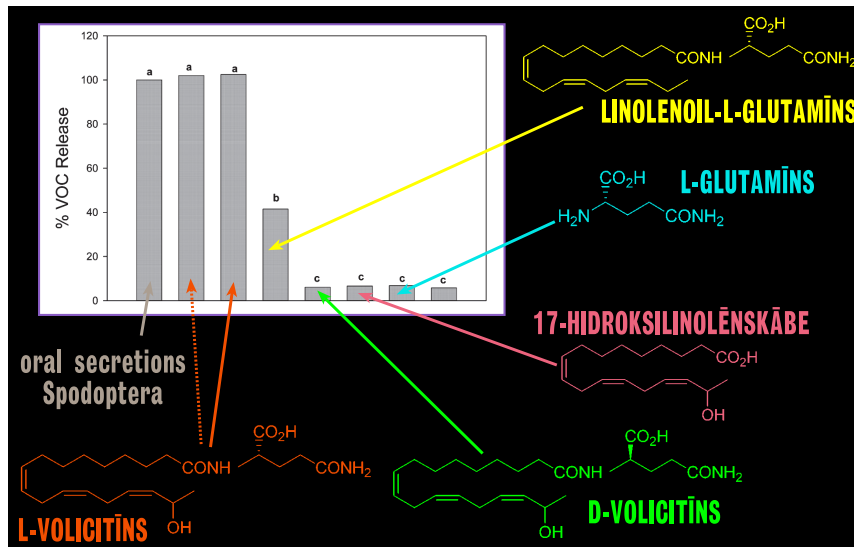
glutamīnskābe. Izveidojies takskābes-aminoskābes konjugāts *N*-(17-hidroksilinolenoil)-L-glutamīns jeb volicitīns ir *S. exuiga* siekalu komponents, kur tas, acīmredzot, darbojas kā virsmas aktīvā viela ar nozīmi barības emulgācijas procesā. Būtiski, ka barošanās laikā volicitīns nonāk saskarsmē ar auga plazmatiskās membrānas specifiskiem receptoriem un aktivē aizsardzības reakcijas, kas ietver arī gaistošo savienojumu sintēzi, kam ir nozīme parazītoīdu piesaistīšanā.

Mehāniski ievainotu kukurūzas augu lapu apstrāde ar volicitīnu izraisa tādu pašu gaistošo savienojumu izdalīšanās intensitāti no auga kā tas ir *S. exuiga* siekalu (orālo izdalījumu) gadījumā (7.-0. attēls). Šai aktivitātei ir kritiski nepieciešama glutamīnskābes un linolēnskābes konjugāta klātbūtne, bet hidroksilgrupas trūkums molekulā izraisa tikai daļēju atbildes reakciju. Arī D-volicitīns ir neaktīvs. Interesanti, ka volicitīna receptorproteīna gēna ekspresiju inducē ievainojums, apstrāde ar metiljasmonātu un arī augēdāju darbība. Tomēr, volicitīns nav sistēmiskais signāls, kas ierosina atbildes reakcijas visā augā, jo, nonācis lapā, tas reaģē tikai lokālajos audos, bet nepārvietojas augā. Vēlāk dažādi aminoskābju-taukskābju konjugāti atrasti arī citu augēdāju



**7.-1. attēls.** Speciālista augēdāja *Manduca sexta* kāpurs uz savvaļas tabakas *Nicotiana attenuata*. Attēls no [www.phys.org](http://www.phys.org). Autors PAVAN KUMAR.





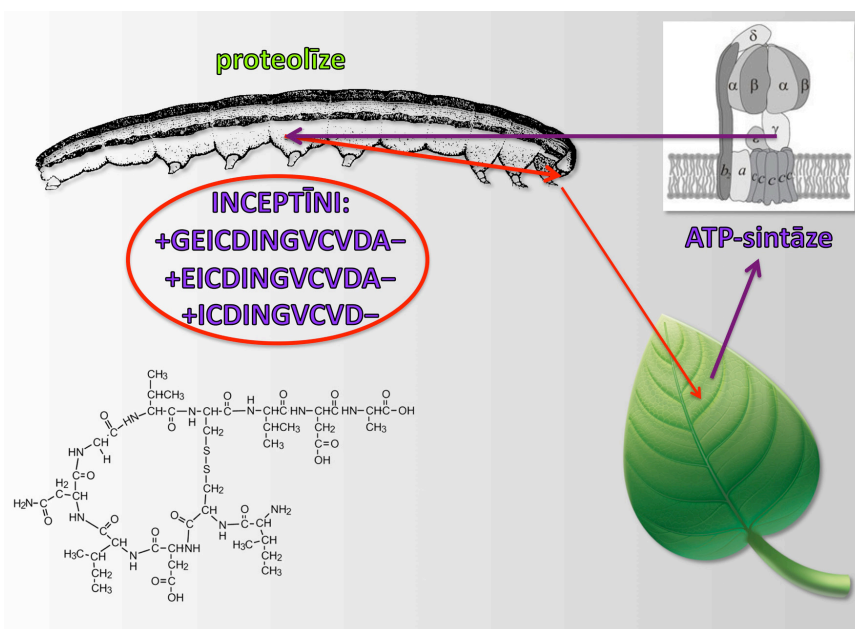
**7.-1. attēls.** Speciālista augēdāja *Manduca sexta* kāpurs uz savvaļas tabakas *Nicotiana attenuata*. Attēls no [www.phys.org](http://www.phys.org). Autors PAVAN KUMAR.

kāpuru orālajos izdalījumos un pierādīta to elisitora aktivitāte dažādu aizsargreakciju izraisīšanā. Jādoms, ka šādi elisitori ir raksturīgi visiem Lepidoptera dzimtas lapgrauzējiem kāpuriem.

Citās augu-augēdāju kombinācijās, kur piedalās Lepidoptera dzimtas sugu kāpuri, atklāti pēc ķīmiskās dabas atšķirīgi elisitori. *Spodoptera frugiperda* barošanās uz *Vigna unguiculata* un *Phaseolus vulgaris*, kā arī, tā orālo izdalījumu izmantošana, izraisa hormonu sistēmas izmaiņas, stimulējot jasmonskābes, etilēna un salicilskābes sintēzi, un izsauc gaistošo savienojumu veidošanās aktivāciju. No orālajiem izdalījumiem izolēts bioloģiski aktīvais komponents, 11 aminoskābju atliekas garš ar disulfīdu saiti saistīts peptīds inceptīns. Interesanti, ka inceptīns veidojas kāpura organismā, proteolītiski sašķeļot no auga uzņemto hloroplastu ATP sintāzes  $\gamma$ -subvienību (7.-0. attēls). Inceptīns ir viens no līdz šim zināmajiem aktīvākajiem kukaiņu elisitoriem, kura bioloģiski aktīvā deva ir 1 mol uz lapu. Interesanti, ka speciālisti augēdāji, piemēram, *Anticarsia gemmatalis*, kas barojas tikai uz tauriņziežiem, orālie izdalījumi satur saīsinātu, 10 aminoskābju atliekas garu inceptīna analogu, kurš ir inaktīvs aizsargreakciju indukcijā un pat darbojas kā to antagonists, tātad, tam ir efekta funkcijas.

Pētījumi ar sienāžu sugu *Schistocerca americana* ļāvuši atklāt jaunu elisitoru grupu, keliferīnus, kas ir modificētas sulfātu saturošas  $\alpha$ -hidroksitaukskābes. Taukskābju molekulām ar 15 līdz 20 oglekļa atomiem pie  $\omega$ -gala C pievienota vai nu sulfatizēta hidroksilgrupa vai karboksilgrupa, kas ar amīdu saiti piesaistīta glicīnam. Sienāžu siekalās pārsvarā ir 16 oglekļu gari keliferīni, kam ir vislielākā aktivitāte uz kukurūzas dīgšiem attiecībā uz gaistošo savienojumu izdalīšanās reakciju. Iespējams, ka visas sienāžu apakškartas Caelifera sugas izdala keliferīnus, bet tie ir aktīvi tikai uz viendīgļlapjiem. Kā elisitori darbojas arī  $\beta$ -glukozidāze no *Pieris brassicae* un garu ķēžu  $\alpha, \omega$ -dioli brucīni, kas atrodas uz zirņu sēklu vaboles *Bruchus pisorum* olu virsmas.

Laputu (Hemiptera) kukaiņiem raksturīga īpaša barošanās uzvedība, kas ļauj domāt, ka tām piemīt aktīva auga aizsargreakciju apspiešanas spēja. Laputis parasti sāk barošanās, tūlīt pēc nosēšanās uz lapas pārbaudot epidermas šūnu saturu. Katra pārbaude ilgst mazāk nekā minūti un tā ietver stiletu ievadīšanu šūnā, siekalu ievadīšanu tajā un šūnas satura uzņemšanu. Atkarībā no pārbaudes rezultātā, laputis vai nu pārlido uz citu augu, vai arī ievada stiletu floēmā un uzsāk ilgstošu barošanās. Barošanās laikā laputis izdala divu



**7.–1. attēls.** Speciālista augēdāja *Manduca sexta* kāpurs uz savvaļas tabakas *Nicotiana attenuata*. Attēls no [www.phys.org](http://www.phys.org). Autors PAVAN KUMAR.

veidu siekalas: želējošas, kas veido aizsargslānu uz stileta, un šķidrās, kas tiek ievadīta augu šūnās un floēmā. Abu veidu siekalas bagātīgi satur dažādus proteīnus ar un bez enzīmu aktivitātes. Aktīvie augu aizsargreakciju elisitori laputu siekalās ir 3 līdz 10 kDa lieli proteīni. Bez tam, citi siekalu proteīni darbojas kā efektori. Tā piemēram, siekalu dziedzeros lokalizēts gēns *C002* kodē siekalās sekretētu proteīnu, kas barošanās laikā nonāk auga audos un uzlabo laputu funkcionālo veiktspēju.

Šie un citi pētījumi pierāda, ka arī augu-augēdāju mijiedarbības atsevišķos gadījumos darbojas gēns pret gēnu rezistence. Graudaugu izturība pret miežu odiņu *Mayetiola destructor* (Hessian fly) ir atkarīga no siekalu dziedzeros lokalizētā *R* gēna, kas ir odiņa efektorproteīns, atpazīšanas augā ar atbilstošu avirulences gēna kodēto receptoru (7.–0. attēls). Līdzīga mijiedarbība atklāta arī meloņu-kokvilnas laputu *Aphis gossypii*, brūnās lapu blusīņas *Nilaparvata lugens*, un kartupeļu laputs *Ancrosiphum euphorbiae* gadījumos.

Gan laputu, gan taureņu kāpuru siekalās ir atrodams enzīms glikozes oksidāze. Pētījumā ar *Helicoverpa zea* un *Nicotiana tabacum* konstatēts, ka, glikozes oksidāzei kopā ar siekalām nonākot

augu audos, veidojas ūdeņraža peroksīds un glikonskābe, kas samazina ievainojuma inducēto nikotīna uzkrāšanos.

### 7.5.3.3. Ievainojuma atbildes reakcija un tās modifikācija

Kā jau minēts iepriekš, augu mehāniskā ievainojuma izraisītās atbildes reakcijas būtiski atšķiras no tām, kādas inducē augēdāji kukaiņi un arī



**7.–1. attēls.** Miežu odiņš *Mayetiola destructor* uz kviešu dīgsta. Attēls no Wikipedia. [www.phys.org](http://www.phys.org). Autors SCOTT BAUER.

zālēdāji zīdītāji. Tā piemēram, *Lepidium virginicum* indivīdi, kurus bojājuši *Pieris rapae* kāpuri, ir izturīgāki pret laputu bojājumiem nekā mehāniski bojāti augi. *Salix* sp. krūmi veidoja vairāk zaru, ja to ievainotās lapas apstrādāja ar aļņu siekalām. Priēžu sēņiem zāglapsenes *Neodiprion sertifer* kāpuru izraisītā defoliācija izsauc intensīvāku oksidatīvo enzīmu aktivitātes pieaugumu pārējās skujās, salīdzinājumā ar mehānisku defoliāciju.

Audu mehānisks ievainojums izsauc lokālas un sistēmiskas izmaiņas augos. Vislabāk izpētītā ievainojuma atbildes reakcija un tās regulācija ir tomātu augos. Pēc audu ievainojuma, no 200 aminoskābju atlieku liela citoplazmas proteīna procesējas 18 aminoskābju paliekas saturošs polipeptīds, sistēmīns. Priekštečproteīna mRNA ir ļoti zemā līmenī neievainotos audos, bet pēc ievainošanas uzkrājas augstā koncentrācijā, it īpaši, šūnās, kas ietver floēmas elementus. Aktīvais sistēmīns veidojas no priekštečproteīna molekulas C gala. Priekštečproteīns uzkrājas floēmas parenhīmas šūnās. Sistēmīns ir aktīvs femtomolārā koncentrācijā un tas ir viens no efektīvākajiem zināmajiem gēnu darbības regulatoriem. Izmantojot radioaktīvi iezīmētu sistēmīnu, konstatēts, ka tas pārvietojas floēmā.

Sistēmīna receptors ir 160 kDa leicīna atkārtojumus saturoša receptoriem līdzīgā kināze (LRR-RLK, angl. *leucine-rich repeat receptor like kinase*) SR160. pēc saistīšanās ar plazmatiskajā membrānā lokalizēto receptoru, iniciējas iekššūnas signālu pārnese kaskāde. Dažu minūšu laikā pieaug citoplazmas  $Ca^{2+}$  līmenis. Ievainojuma signāla pārnese ietver proteīnu komponentu MPK8, kas pieder mitogēna aktivētajām proteīnu kināzēm (MAPK, angl. *mitogen-activated protein kinases*) un kas ir nepieciešams divu paralēli notiekošu ceļu darbībai. MPK8 piesaista gan calmodulīnu, gan citu MAPK – MKK3, un tas izraisa molekulas aktivāciju un tālāku ar aktīvā skābekļa formu veidošanos saistīta gēna ekspresijas bloķēšanu.

Tā rezultātā aktivējas fosfolipāzes A un D, kas atbrīvo no membrānām brīvu linolēnskābi. Linolēnskābi par 13-hidroperoksilinolēnskābi oksidē enzīms lipoksigenāze, bet tālāku

enzimātisko reakciju gaitā izveidojas 12-oksofitodienoskābe. pēc redukcijas un trīsreizējas beta oksidācijas izveidojas hormons jasmonskābe, kas ir tālākās aizsardzības gēnu ekspresijas regulators. Jasmonāts stimulē arī sistēmīna priekštečproteīna gēna ekspresiju, veidojot pozitīvo atgriezenisko saiti un pastiprinot atbildes reakcijas. Iespējams, ka tieši jasmonāts, nevis sistēmīns, ir sistēmiskais signāls ievainošanas atbildes reakciju indukcijā, jo augi, kas nespēj sintezēt jasmonskābi vai arī reaģēt uz jasmonātiem, nespēj aktivēt sistēmiskās atbildes reakcijas.

Būtiski, ka sistēmīni atklāti tikai Solanaceae (nakteņu) dzimtas augos. Līdzīgi funkcinējoši savienojumi atrasti modeļaugā *Arabidopsis thaliana* un citās sugās tikai daudz vēlāk, bet tie ir būtiski atšķirīgi un tiek apzīmēti par AtPEPs (*Arabidopsis thaliana plant elicitor peptides*). AtPEPs ir 23 aminoskābju atlieku gari polipeptīdi un to priekštečproteīni ir 92 aminoskābju garas molekulas, kas lokalizētas citoplazmā. Vēl viena ar sistēmisko ievainojuma atbildi saistīta peptīdu grupa ir hidroksiprolīnu bagātīgi saturošie glikopeptīdi HypSys (angl. *hydroxyproline-rich systemins*), kuri nav radniecīgi sistēmīnam. HypSys izolēti no dažādu sugu augiem, tai skaitā, arī tomātiem. Tā kā tie satur netipisko aminoskābi hidroksiprolīnu un ir glikozilēti (satur ogļhidrātu molekulas), HypSys sintezējas šūnas sekretorajā sistēmā. Tomātu HypSys priekštečproteīns ir 146 aminoskābju atlieku garš polipeptīds, kas sintezējas ar floēmas kūlišiem saistītajās parenhīmas šūnās lapās un lapu kātos. Savukārt, procesētās HypSys molekulas ir lokalizētas šūnapvalkā.

Kādas izmaiņas signālu pārnese sistēmā izsauc augēdāju darbība, salīdzinot ar vienkāršu ievainojumu? Pirmkārt, ievainojuma atbildes reakciju izmaiņas ir būtiski atkarīgas no augēdāja barošanās veida. Gruzējūkaiņi parasti veicina tās ievainojuma atbildes reakcijas, kas saistītas ar jasmonāta signālsistēmu, savukārt, ar floēmu barojošies augēdāji apspiež ar jasmonātu un etilēnu saistīto ievainojuma atbildi, bet inducē atsevišķas ar salicilskābi saistītās reakcijas.

## 7.5.4. AR PRETESTĪBU SAISTĪTIE ĶĪMISKIE SAVIENOJUMI

Kā jau minēts iepriekš, augu pretestības reakcijas ir vērstas nevis uz morfoloģiskās nepiemērotības palielināšanu vai iekšējās vides aizsardzību (kā izturības atbildes reakcijām), bet samazina ārējā faktora (biotiskā aģenta) darbību. Patogēnu gadījumā, tā ir samazināta spēja izplatīties auga audos un vairoties, bet augēdāju gadījumā – samazināts pieaugums un vairošanās.

Ar pretestību saistītie auga sintezētie ķīmiskie savienojumi ir galvenais komponents gan konstitutīvās (pastāvīgās), gan inducētās (ierosinātās) augu aizsardzības gadījumā. Pretestības mehānismus atbilstoši to funkcionālajai kategorijai var iedalīt kā antibiotiski un antioksidanti ietekmējošus. Antibiozes gadījumā noteiktiem auga ķīmiskajiem savienojumiem ir negatīva ietekme uz biotiskā aģenta funkcijām, tai sakītā, augšanu un vairošanos. Antioksidāntu gadījumā noteiktas auga biokīmiskās un morfoloģiskās īpašības ietekmē aģenta uzvedību, darbojoties kā atraidoši faktori un mudinot izvēlēties citu saimniekaugu. Praktiski, reālā situācijā šo veidu pretestības reakcijas būtiski pārklājas, tāpēc racionālāk ir analizēt ar pretestību saistītos augu savienojumus pēc to darbības veida.

Ar izturību saistītos augu aizsargsavienojumus principā var iedalīt divās grupās – savienojumi, kas nodrošina antioksidatīvo aizsardzību un savienojumi, kas aizsargā iekšējo vidi. Šis iedalījums atspoguļo antioksidatīvās aizsardzības enzīmu īpašo nozīmi un atsevišķu nespecifisko mazmolekulāro antioksidantu darbību. Vidi aizsargājošos savienojumus, savukārt, var iedalīt membrānas un šūnapvalku protektoros, proteīnu stabilizatoros, osmotiski un dehidratīvi aizsargājošos savienojumos, ledus kristalizācijas vadītājos, detoksificējošos savienojumos (pret smagajiem metāliem un ksenobiotiķiem), pret starojumu (PAR, UV) aizsargājošos savienojumos. Izturību nodrošinošie savienojumi ir detalizēti apskatīti šīs grāmatas sadaļās, kur analizēta pielāgošanās attiecīgajam nelabvēlīgo apstākļu veidam. Savukārt, ar pretestību saistītie savienojumi ir antibiotiski, antinutritīvi, prooksidanti un oksidatīvie enzīmi, kā arī, gaistošie savienojumi, kas darbojas kā signāli trešā trofiskā līmeņa piesaistīšanai.

Pēc ietekmes veida pretestības reakcijas var būt tiešas un netiešas. Tiešo pretestības reakciju gadījumā auga sintezētie un audos uzkrātie savienojumi nonāk vai nu kontaktā ar biotisko aģentu, vai tā audos, kur notiek specifiska to mijiedarbība ar metabolismu. Netiešo pretestības reakciju gadījumā auga sintezētie savienojumi nonāk apkārtējā vidē, kur tie ietekmē citu grupu organismus, kuri ir sākotnējo biotisko aģentu antagonisti. Parasti tie ir jau minētie gaistošie savienojumi ar starporganismu saziņas signālu dabu.

### 7.5.4.1. Proteīni

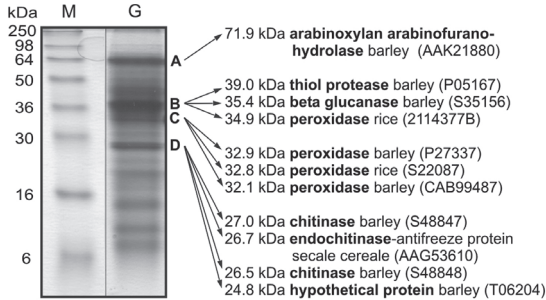
Pirmais mēģinājums klasificēt proteīnu dabas aizsargsavienojumus saistīts ar t.s. patoģenēzes jeb patogēnu inducētajiem proteīniem (PR proteīniem, angl. *pathogenesis-related proteins*). Sākotnēji tika uzskatīts, ka šo proteīnu sintēze specifiski inducējas tikai auga-patogēna mijiedarbības laikā un tie nav konstatējami neinficētos augos. Pirmos PR proteīnus no tabakas augiem, kas hipersensitīvi reaģēja uz tabakas mozaikas vīrusa infekciju, izolēja 1970. gadā. Sākotnējie rezultāti liecināja, ka PR proteīnu uzkrājas gan lokāli inficētajos audos, gan sistēmiski. Atkarībā no lokalizācijas audos, PR proteīnus iedala skābajos PR proteīnos, kuri ir lokalizēti starpšūnu telpā, un bāziskajos, kuri ir lokalizēti galvenokārt šūnu vakuolās.

Tomēr, izrādās, ka lielākā daļa šo proteīnu nav

specifiski augu-patogēnu mijiedarbībai. Daudzus no tiem inducē arī augēdāju darbība vai audu ievainojums, kā arī aukstums. Bez tam, daļa PR proteīnu konstatējami neinficētos augos optimālos apstākļos, piemēram, miežu dīgstu gutācijas šķidrumā (7.–0. attēls). Tātad, PR proteīniem ir noteiktas fizioloģiskās funkcijas, kas nav saistītas ar aizsardzības atbildes reakcijām un pretestību un šādam iedalījumam nav fizioloģiskās jēgas. Neraugoties uz to, šāds apzīmējums joprojām tiek tradicionāli izmantots augu patoloģijā, lai raksturotu augu reakcijas uz patogēniem.

Analizējot PR proteīnus pēc to iespējamām funkcijām, var redzēt, ka būtiskai daļai no tiem ir t.s. pretsēņu jeb antifungālā aktivitāte, bet daļai ir lītisko enzīmu jeb sadalošā aktivitāte un lītisko enzīmu inhibitoru aktivitāte (7.–0. tabula). Varētu domāt, ka šāda klasifikācija labāk parāda attiecīgo





**7.–1. attēls.** Miežu odiņš *Mayetiola destructor* uz kviešu dīgsta. Attēls no Wikipedia. [www.phys.org](http://www.phys.org). Autors SCOTT BAUER.

proteīnu funkcionālās īpašības, taču arī t.s. pretsēņu aktivitāte patiesībā ir saistīta ar visai atšķirīgiem potenciālās darbības mehānismiem un negatīvā ietekme var izpausties arī uz augēdājiem. Šī iemesla dēļ ar pretestību saistītie proteīni tālāk tiks analizēti atbilstoši to strukturālajām grupām un pēc to funkcionālajām īpašībām.

Vairāku grupu savienojumi (osmotīni, defensīni, tionīni) izsauc sēņu un citu organismu šūnu augšanas inhibēšanu un to bojāeju, mijiedarbojoties ar to membrānām un izraisot to caurlaidības pieaugumu. PR-5 grupas tipiskie pārstāvji ir osmotīni, kas ir 24 kDa lieli proteīni. No tabakas izolēts osmotīns izraisa ātru rauga *Saccharomyces cerevisiae* šūnu bojāeju. Osmotīns specifiski mijiedarbojas ar plazmatisko membrānu, izraisot šūnu caurlaidības pieaugumu, reakcijā, kas ir līdzīga programmētajai šūnu bojāejai. Vairāku sēņu ģinšu pārstāvju (*Bipolaris*, *Fusarium*, *Phytophthora*, *Trichoderma*) hifu augšana ir ļoti jutīga pret osmotīnu, bet citām (*Aspergillus*, *Rhizoctonia*, *Macrophomina*) novērojama būtiska izturība.

Osmotīnu grupas homologs ir proteīns taumatīns, kas ir saldumu izraisošs proteīns no Rietumāfrikas lietusmežu lakstauga *Thaumatococcus daniellii* augļiem (7.–0. attēls). Taumatīns ir 3000 reizes saldāks par saharozi, bet

**7.–1. tabula.** Patogēnu inducēto proteīnu (PR proteīnu) klasifikācija un raksturojums

Grupa	Raksturojums	Inducē augēdāji
PR-1	pretsēņu 14-17 kD	+
PR-2	endo-beta-glikanāzes (I, II, III) 25-35 kD	+
PR-3	endohitināzes (I, II, IV, V, VI, VII) 30 kD	+
PR-4	pretsēņu, endohitināzes aktivitāte	+
PR-5	pretsēņu, taumatīns, osmotīni, amilāzes inhibitori	+
PR-6	proteīnāžu inhibitori 6-13 kD	+
PR-7	endoproteīnāzes	+
PR-8	hitināzes (III), lizozīms	+
PR-9	peroksidāzes	+
PR-10	ribonukleāzes	+
PR-11	endohitināzes aktivitāte	
PR-12	defensīni	
PR-13	tionīni	
PR-14	nespecifiski lipīdu pārnese proteīni	
PR-15	oksalāta oksidāze	
PR-16	oksalāta oksidāzei līdzīgie	

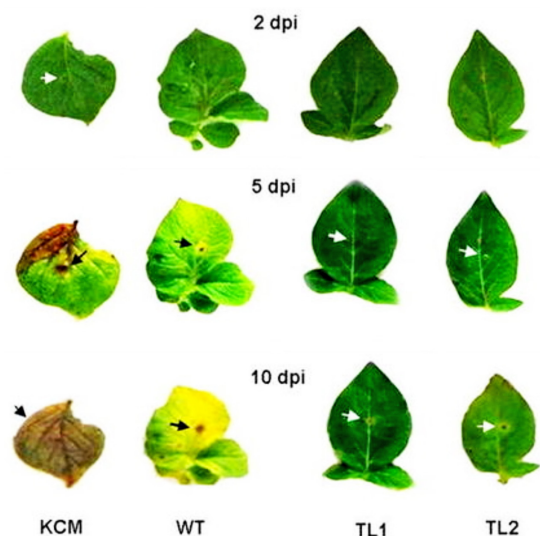
tā sintēzi inducē vīroīdu patogēnu uzbrukumus. Līdzīgi citiem PR proteīniem, taumatīna molekulā, kuru veido 207 aminoskābju atliekas, ir galvenokārt β-struktūras un maz α-spirāļu (7.–0. attēls). *Camellia sinensis* taumatīnam līdzīgā proteīna gēna ekspresija kartupeļiem rada to palielinātu izturību pret sēņu patogēniem *Macrophomina phaseolina* (nekrotrofs) un *Phytophthora infestans* (hemibiotrofs) (7.–0. attēls).

Defensīni (PR-12) ir nelieli (apmēram 5 līdz 7 kDa, 45 līdz 55 aminoskābju atliekas) proteīni, kam raksturīgs augsts cisteīna saturs. Defensīni



**7.–1. attēls.** *Thaumatococcus daniellii* augļi no kuriem izolēts osmotīnu tipa proteīns taumatīns. Attēls no Wikipedia. [www.phys.org](http://www.phys.org).

Ar pretestību saistītie ķīmiskie savienojumi



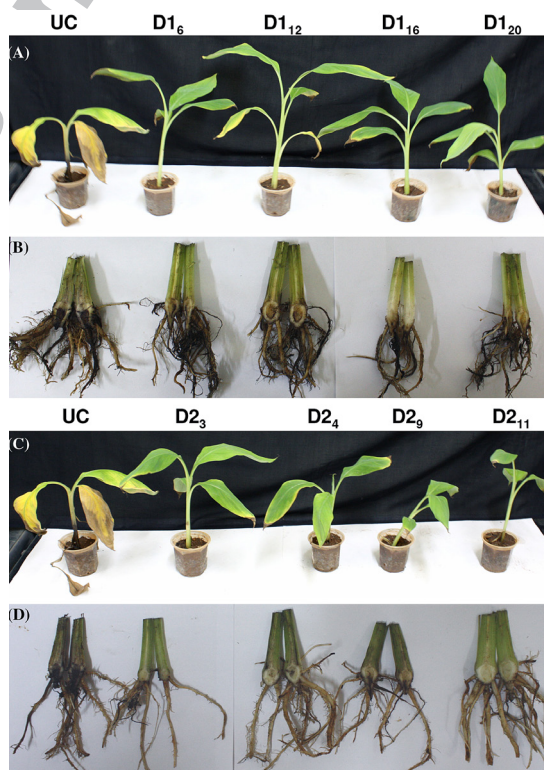
**7.-1. attēls.** *Thaumatooccus danielli* augļi (A), no kuriem izolēts osmotīnu tipa proteīns taumatīns (B). Attēi no Wikipedia. [www.phys.org](http://www.phys.org).

sastopami dažādu grupu organismos, ieskaitot zidītājus, bet augu defensīviem raksturīgas astoņas Cys atliekas, kas veido četrus (reizēm trīs vai piecus) struktūru stabilizējošus disulfīdu tiltiņus. Uzskata, ka defensīvi mijiedarbojas ar negatīvi lādētām molekulām patogēnu šūnu membrānās, izraisot membrānu caurlaidības strauju pieaugumu un sekojošu nekrozi. Iespējams, defensīvu darbības mehānisms ir saistīts ar to spēju veidot membrānas poras, vai arī, izmainīt fofolipīdu konfigurāciju. Lielākā daļa defensīvu izolēti no sēklām, kur tie ir ļoti bieži sastopami, taču tie ir ekspresēti arī citās augu daļās, ieskaitot lapas. Tā piemēram, dīgšanas laikā viena redīsu sēkla izdala vidē apmēram 1  $\mu\text{g}$  defensīna, kas ir pietiekams daudzums, lai izveidotu mikroorganismu augšanu inhibējošu zonu apkārt sēklai. Defensīvi, kas izolēti no *Petunia hybrida*, *Nicotiana glauca* u.c. sugu augu ziediem ir ar ļoti augstu in vitro pretseņu aktivitāti. Atsevišķi defensīvu veidi uzrāda 86 līdz 100% sēņu hifu (piemēram, *Fusarium oxysporum*) augšanu inhibējošo aktivitāti 10  $\mu\text{g mL}^{-1}$  koncentrācijā. Ekspresējot defensīna gēnu no petūniju ziediem banānu augos, ieguva to palielinātu izturību pret *Fusarium oxysporum* izraisīto vīti (7.-0. attēls).

Tionīni (PR-13) ir pēc lieluma (5 kDa, 45 līdz 47 aminoskābju atliekas) un uzbūves (satur trīs

vai četras disulfīdu saites) defensīviem līdzīgi proteīni. Raksturīga īpašība ir augsts sēru saturošo aminoskābju īpatsvars molekulā (Arg, Lys, Cys). DNA piesaistošā motīva klātbūtne liecina par tionīnu spēju saistīties ar DNA. Daži no tionīniem ir toksiski dzīvnieku šūnām, izraisot to membrānu caurlaidības spailināšanās. Tionīni sastopami galvenokārt sēklās, kur to funkcija varētu būt aizsardzība pret apēšanu. No miežiem izolētais tionīns ir toksisks patogēnajiem mikroorganismiem. Transgēnie augi ar tionīnu gēnu pārekspresiju parāda paaugstinātu aizsardzību pret baktērijām.

Ciklotīdi ir nelieli cikliski proteīni (28 līdz 37 aminoskābju atliekas), kuriem ir insekticīda aktivitāte. Ciklotīdu molekulām raksturīga ārkārtīga augsta ķīmiskā, termālā un bioloģiskā stabilitāte (t.s. cisteīna mezgla motīvs), ko nodrošina sešu Cys atlieku veidotās trīs disulfīda saites un cikliskais skelets. Īpaša ciklotīdu iezīme ir to veidošanās nevis pa neribosomālo sintēzes



**7.-1. attēls.** *Thaumatooccus danielli* augļi (A), no kuriem izolēts osmotīnu tipa proteīns taumatīns (B). Attēi no Wikipedia. [www.phys.org](http://www.phys.org).

ceļu, bet gan no atbilstoša priekštečproteīna edoplazmatiskajā tīklā. Priekštečproteīns var saturēt vienu vai vairākās ciklotīda sekvenses (7.–0. attēls). Lineāro peptīdu tālāk ciklizē specifisks enzīms. Īpaši daudz ciklotīdu sastopami sugām no Violaceae un Rubiaceae dzimtām. *Viola odorata* augi ir īpaši bagātīgs ciklotīdu avots ar vairāk nekā 50 dažāda veida ciklotīdiem. Ciklotīdiem raksturīga virkne dažādu bioloģisko efektu, to skaitā, tie būtiski inhibē kukaiņu augšanu un attīstību (7.–0. attēls).

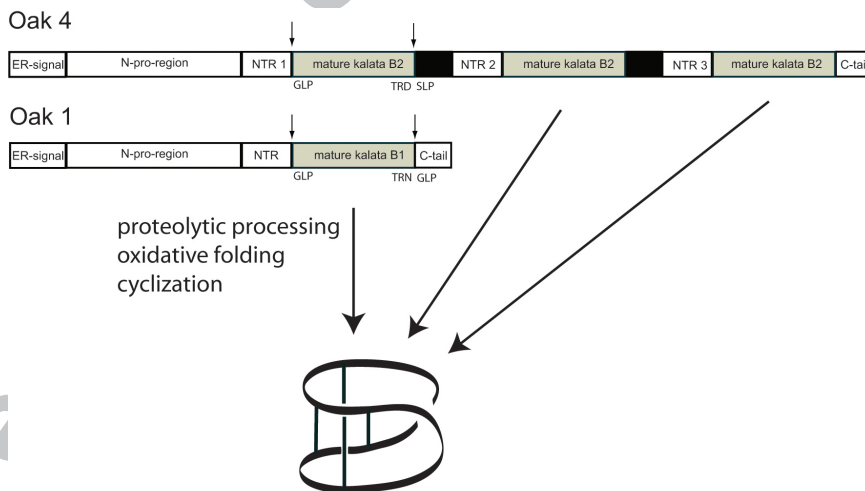
Gan antimikrobiālā, gan pretaugēdāju aktivitāte ir raksturīga atsevišķiem augu lektīniem jeb augu aglutinīniem, t.s. otrā tipa ribosomas inaktivējošajiem proteīniem. Strukturāli lektīni ir visai heterogēna proteīnu grupa, kuriem kopīga viena bioloģiskā īpašība – tie spēj atpazīt un atgriezeniski piesaistīties pie specifiskām ogļhidrātu struktūrām. Piesaistītie savienojumi var būt gan monosaharīdi, gan oligosaharīdi, kā arī, glikoproteīnu un glikolipīdu ogļhidrātu sekvenses. Pirmais pētītais lektīns bija ricīns no *Ricinus communis* sēklām, kas ir toksisks visiem dzīvniekiem. Letālā doza cilvēkiem ir apmēram 1 mg ricīna  $\text{kg}^{-1}$ . Ricīns inaktivē citoplazmas ribosomas, inhibējot proteīnu sintēzi. Ricīnu izolēja un pirmos pētījumus veica PETER HERMANN STILLMARK, kurš 1888. gadā Tērbatas Universitātē aizstāvēja doktora disertāciju ar nosaukumu “Über Ricin, ein giftiges Ferment aus den Samen von Ricinus comm. L. und



**7.–1. attēls.** *Helicoverpa punctigera* kāpurs, kas saņēmis barību ar  $0.8 \mu\text{g g}^{-1}$  ciklotīda kalata B1 (pa labi) salīdzinājumā ar normālu kāpuru. Attēli no Wikipedia.

einigen anderen Euphorbiaceen”. Lektīni pārsvarā sastopami sēklās un veģetatīvās uzglabāšanas audos (bumbuļi, sīpoli, rizomi, miza), kur tie lokalizējas vakuolās un starpšūnu telpā, un to sintēzi regulē endogēni faktori. Pretstatā pirmajai grupai, t.s. indcējamo lektīnu sintēzi izraisa nelabvēlīgi apstākļi (augēdāji, ievainojums, sausums, aukstums, sāļums) un tie uzkrājas lapās, saknēs un ziedos. Otrās grupas lektīni lokalizēti citoplazmā vai kodolā. Parasti lektīnu pretsēņu aktivitāti ir salīdzinoši neliela, bet to augsts saturs potenciālo augēdāju (Coleoptera, Hemiptera, Diptera) diētā negatīvi ietekmē to augšanu un vairošanos.

Grupa ar pretestību saistītu proteīnu, kuru vidū ir arī PR proteīni, ir dažādu hidrolītisko



**7.–1. attēls.** *Thaumatococcus danielli* augļi (A), no kuriem izolēts osmotīnu tipa proteīns taumatīns (B). Attēli no Wikipedia. [www.phys.org](http://www.phys.org).

Ar pretestību saistītie ķīmiskie savienojumi



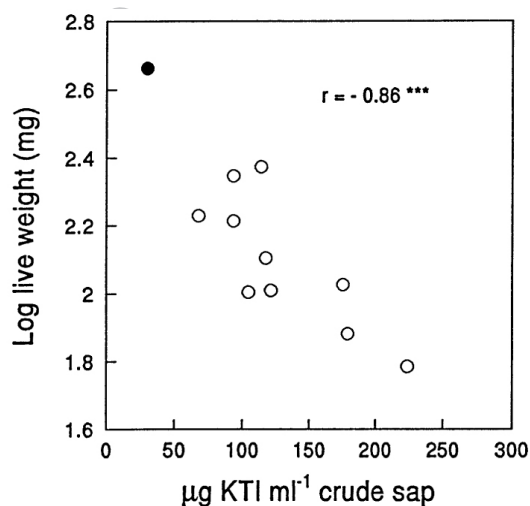
enzīmu inhibitori. Patogēnu gadījumā, kuriem ir t.s. ārpusšūnas barošāns un lītiskie enzīmi izdalās saimniekauga šūnās, to inhibitori kavē auga šūnu sadalīšanu un komponentu uzņemšanu. Augēdāju gadījumā, lītisko enzīmu inhibitoru augsts saturs uzņemtajā augu barībā bremsē uzņemto vielu (proteīni, ciete) sašķelšanu un izmantošanu. Labāk izpētītākie ir proteīnāžu inhibitori un amilāzes inhibitori, kā arī, poligalakturonāzes inhibitori.

Proteināzes inhibitori ir ar pretestību saistīti proteīnu dabas savienojumi, kas ir aktīvi gan pret mikroorganismiem un nematodēm, gan pret augēdājiem. Proteināzes inhibitori parasti konstitutīvi lokalizēti rezerves orgānos, sēklās un bumbuļos, bet to sintēze inducējas aužu ievainojuma, augēdāju un patogēnu darbības rezultātā. Tā kā proteīnāžu inhibitoru funkcija ir konkrētā veida proteīnāžu aktivitātes inhibēšana, tie varētu būt specifiski katram no četriem proteīnāžu veidiem, kas atšķiras ar katalītiskā centra molekulu: serīna, cisteīna, asparagīnskābes un metālproteināzes. Tomēr, ņemot vērā to, ka viena proteīnāzes inhibitora molekula var saturēt 2 līdz 15 inhibējošos domēnus, kuri var būt ar atšķirīgu specifiskumu attiecībā uz proteīnāzi, šāds iedalījums nav pilnīgs. Līdz ar to, pastāv augu proteīnāžu inhibitoru iedalījums 14 dzimtās. Visplašāk izplatītā proteīnāžu inhibitoru dzimta dzīvajos organismos ir serpīni. *Arabidopsis thaliana* genomā ir 29 serpīna gēni. Augu serpīni pārsvarā inhibē serīna proteīnāzes, bet atsevišķi pārstāvji inhibē arī cisteīna proteīnāzes. Otra serīna proteīnāzes inhibitoru grupa, pamatojoties uz sekvenču homoloģiju, ir *Bowman-Birk* inhibitoru dzimta, kas plaši sastopami graudaugu un pākšaugu sēklās, bet ievainojuma rezultātā inducējas arī lapās. Augos plaši izplatītu proteīnāzes inhibitoru grupa ir *Kunitz*-tipa inhibitori, kas ir aktīvi gan pret serīna proteīnāzēm, gan asparagīnskābes un cisteīna proteīnāzēm. Specifiska grupa ir t.s. cistatīni, kas apvieno cisteīna proteīnāzes inhibitorus un kurus iedala četrās atsevišķās grupās. Lielākā grupa ir fitocistatīni, kas identificēti atšķirīgu taksonomisko grupu augos. Interesanti, ka cistatīniem līdztekus proteīnāzes inhibitora aktivitātei var būt arī pretēnu aktivitāte, kas atkarīga no cita aktīvā centra darbības proteīna molekulā.

Proteināzes inhibitoru koncentrācijas

palielināšanās augu audos izraisa cēloņsakarīgu augēdāju kukaiņu svara pieauguma samazināšanos (7.–0. attēls). Savukārt, atbilstošo proteīnāzes inhibitoru gēnu pāreksprejsija izsauc strauju augēdāju barošāns samazinājumu, kā, piemēram, sojas *Kunitz*-tipa tripsīna proteīnāzes inhibitora eksprejsija tabakas audos, kas palielina izturību pret *Spodoptera littoralis* (7.–0. attēls). Līdzīgi tam, no nakteņu dzimtas nezāles *Solanum americanum* izolētā serīna proteīnāzes inhibitora gēna eksprejsija tabakas augos aplielina tā izturību pret divām augēdāju sugām, kā arī, palielina lapu dziedzermatiņu blīvumu (7.–0. attēls).

Daudziem kukaiņiem, it īpaši tiem, kas pārtiek no cieti saturošām sēklām,  $\alpha$ -amilāze ir kritiski



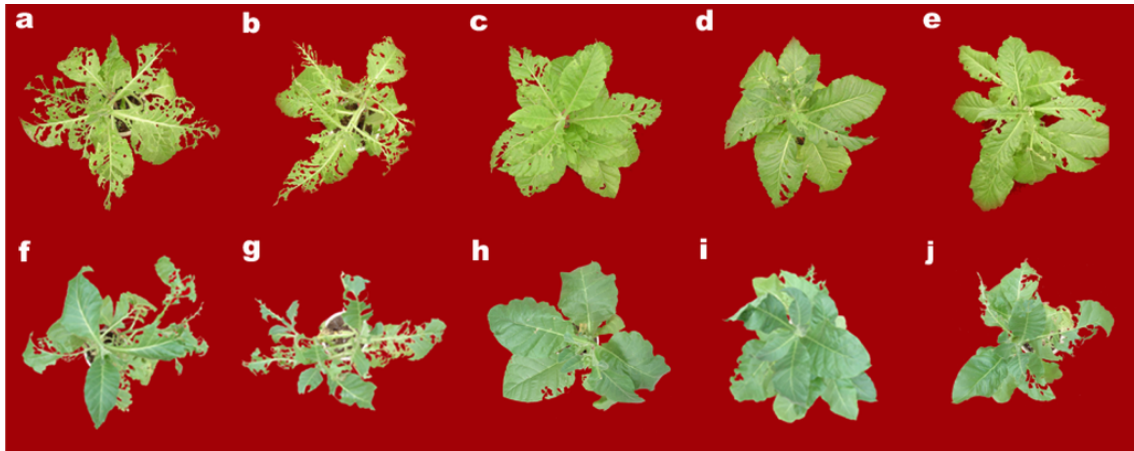
Control

Transgenic  
(*KTI<sub>3</sub>*)

**7.–1. attēls.** *Helicoverpa punctigera* kāpurs, kas saņēmis barību ar  $0.8 \mu\text{g g}^{-1}$  ciklotīda kalata B1 (pa labi) salīdzinājumā ar normālu kāpuru. Attēli no Wikipedia.

Ar pretestību saistītie ķīmiskie savienojumi





**7.–1. attēls.** Insect resistant phenotype of SaPIN2a-overexpressing transgenic tobacco plants. Each tobacco plant was infested with 10 early second-instar larvae of *Helicoverpa armigera* (a – e) or *Spodoptera litura* (f – j) for 7 days. a and f, wide-type plants; b and g, vector-only transgenic plants; c – e and h – j, SaPIN2a-overexpressing plants.). Attēls no [0].

nepieciešama enerģijas iegūšanai. Proteīnu veida  $\alpha$ -amilāzes inhibitori no kultūraugiem ir sastopami galvenokārt graudaugos un pākšaugos. Dažādu augu  $\alpha$ -amilāzes inhibitoriem ir atšķirīgs specifiskums attiecībā uz dažādu organismu  $\alpha$ -amilāzēm – dažos gadījumos tie ir aktīvi tikai uz zīdītāju, bet citi – tikai uz kukaiņu  $\alpha$ -amilāzēm. Tomēr, lielākā daļa inhibitoru ir aktīvi pret  $\alpha$ -amilāzēm no dažādiem avotiem. Strukturāli  $\alpha$ -amilāzes inhibitori no dažādiem augiem ir visai atšķirīgi, un tos iedala sešās klasēs, atbilstoši proteīnu terciārajai struktūrai – lektīnam līdzīgie, knotīnam līdzīgie, graudaugu tipa, *Kunitz*-līdzīgie,  $\gamma$ -puritionīnam līdzīgie, taumatīnam līdzīgie. Lektīnam līdzīgie  $\alpha$ -amilāzes inhibitori sastopami pākšaugos, tie ir homologu fitohemaglutinīnam un aktīvi pret sēklu vabolēm. Knotīna tipa  $\alpha$ -amilāzes inhibitori izolēti no *Amaranthus hypocondriacas* sēklām un sastāv tikai no 32 aminoskābju atliekām. Šī veida inhibitori ir aktīvi tikai pret zīdītāju  $\alpha$ -amilāzēm. Graudaugu tipa  $\alpha$ -amilāzes inhibitori ir 120 līdz 160 aminoskābju atliekas gari un tie ir aktīvi pret putniem, kukaiņiem un zīdītājiem. Daudziem no tiem piemīt arī proteīnāzes inhibitora aktivitāte. Arī *Kunitz*-tipa inhibitori ir ar dubulto aktivitāti un tiem piemīt arī proteīnāzes aktivitāte. Interesanti, ka šī tipa inhibitori no miežiem, kviešiem un risiem ir aktīvi pret graudaugu  $\alpha$ -amilāzēm. Taumatīnam līdzīgajiem  $\alpha$ -amilāzes inhibitoriem raksturīga augsta homoloģija ar PR-5 un taumatīnu.

Raksturīgs pārstāvis ir bifunkcionālais zeamatīns no kukurūzas, kuram ir izteikta pretsēņu aktivitāte. Tionīna analogi ir  $\gamma$ -puritionīnam līdzīgie  $\alpha$ -amilāzes inhibitori no *Sorghum bicolor* u.c. sugām, kuri ir aktīvi pret kukaiņu  $\alpha$ -amilāzēm un tiem piemīt arī būtiska antimikrobiālā aktivitāte.

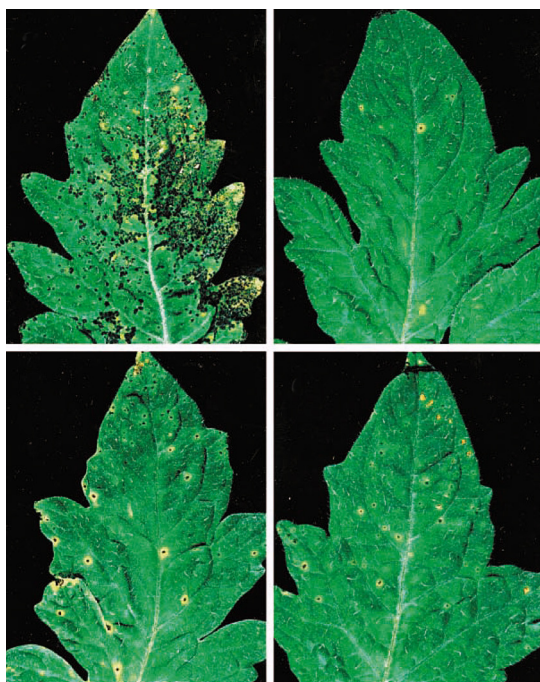
Vairāku grupu oksidatīvos enzīmus (polifenoloksidāze, peroksidāze, lipoksigenāze) arī saista ar pretestības reakcijām. Bez citām specifiskām fizioloģiskajām funkcijām augos, šiem enzimatiskajiem proteīniem var būt arī tieša negatīvā ietekme uz bioloģiskajiem aģentiem.

Polifenoloksidāze ir varu saturošs enzīms, kas katalizē dažādu fenolu oksidāciju par orto-hinoniem, izmantojot molekulāro skābekli. Fenolu hinoni ir augsti reaģētspējīgi savienojumi, kas var veidot krusteniskās saites ar dažādām bioloģiskajām molekulām. Piemēram, tie spēj kovalenti reaģēt ar proteīnu nukleofilajām sānu grupām ( $-\text{SH}$ ,  $-\text{NH}_2$ ,  $=\text{NH}$ ) proteīnu Lys, His, Cys, Met atliekās, kas būtiski samazina proteīnu barības vērtību. Polifenoloksidāzes gēnu ekspresija būtiski palielinās augēdāju kukaiņu iedarbības rezultātā, bet audu ievainošana izsauc šādu pieaugumu tikai atsevišķām augu sugām. Interesanti, ka dažām sugām polifenoloksidāzes aktivitātes pieaugums novērojams nevis lapu mezofila šūnās, bet gan lapu trihomos, kur to ievainojums izraisa augēdājam toksisku hinonu izdalīšanos vidē. Kartupeļu augiem, kas inducēti ar *Leptinotarsa decemlineata*

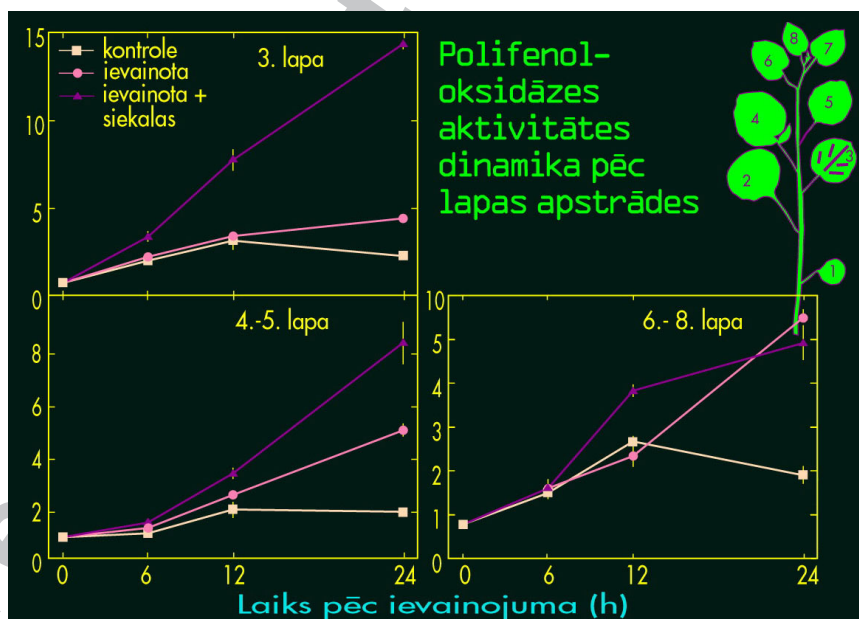
Ar pretestību saistītie ķīmiskie savienojumi

regurgitantu, polifenoloksidāzes aktivitātes pieaugums novērojams gan ievainotajā lapā, gan tai blakus izvietotajās sistēmiskajās lapās un ir atkarīgs no etilēna, kura sintēze būtiski palielinās apstrādes rezultātā (7.–0. attēls).

Virkne pētījumu ar transgēniem augiem, kuriem pārekspresētā polifenoloksidāzes gēna ekspresija, parāda, ka lielākajā daļā gadījumu šo augu izturība pret bioloģiskajiem aģentiem palielinās. Tā piemēram, *Solanum tuberosum* polifenoloksidāzes pārekspresija *Lycopersicon esculentum* augos izsauc 30-kārtīgu atbilstošās mRNA pieaugumu un 5 līdz 10 reizes palielinātu enzīma aktivitāti. Trīs iegūtajām neatkarīgajām tomātu augu transgēnajām līnijām ir būtiski palielināta izturība pret *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* (7.–0. attēls). Vienlaicīgi ar 15-reizes samazinātu slimības izpausmi, baktēriju populācija inficētajās lapās samazinās 100 reizes. Savukārt, polifenoloksidāzes gēna ekspresijas apspiešana tomātiem samazina enzīma aktivitāti 40 reizes un dramatiski palielina augu uzņēmību pret *P. syringae* gan savietojamas, gan nesavietojamas kombinācijas gadījumā. Polifenoloksidāzes gēna pārekspresija augos palielina arī to izturību pret augēdājiem, piemēram, *Populus* sp. izturību pret *Malacosoma disstria*.



7.–1. attēls. *Helicoverpa punctigera* kāpurs, kas saņēmis barību ar  $0.8 \mu\text{g g}^{-1}$  ciklotīda kalata B1 (pa labi) salīdzinājumā ar normālu kāpuru. Attēli no Wikipedia.



7.–1. attēls. *Thaumatococcus danielli* augļi (A), no kuriem izolēts osmotīnu tipa proteīns taumatīns (B). Attēli no Wikipedia. [www.phys.org](http://www.phys.org).

Peroksidāzes katalizē dažādu fenolu savienojumu oksidēšanu, par ūdeņraža donoru izmantojot  $H_2O_2$ . Peroksidāžu primārās fizioloģiskās funkcijas ir saistītas ar šūnapvalka polimēru (lignīns) veidošanos šūnu augšanas un attīstības procesā. Peroksidāzes katalizētā krusteniskā saistīšanās starp šūnapvalka polimēru molekulām ir nozīmīgs aizsardzības mehānisms, jo palielina audu mehānisko izturību. Peroksidāzes katalizēto fenolu oksidācijas rezultātā veidojas hinoni un hinonu metīdi, kas var kovalenti piesaistīties Lys un Cys sānu ķēdēm. Līdz ar to, augsta peroksidāzes aktivitāte augu audos darbojas kā antinutritīvais faktors, jo fenoli, piesaistoties barības proteīniem, modificē tos un padara neizmantojamus.

Lipoksigenāzes ir oksidatīvie enzīmi, kas ir būtiski ar aizsardzību saistītu auga signālu (jasmonāti) sintēzē, tie veido arī dažādus gaistošos signālus un savienojumus ar antimikrobiālu aktivitāti. Tomēr, arī pats lipoksigenāzes proteīns ir ar pretestību saistīts savienojums, jo, nonākot uzņemtajā barībā, lipoksigenāze var sadalīt polinepiesātinātās taukskābes, kas ir svarīgas augēdāju diētai. Bez tam, lipoksigenāzes veidotie taukskābju hidroperoksīdi un to radikāļi reaģē ar neaizvietojamām aminoskābēm, novēršot to normālu asimilāciju.

Atsevišķa augu toksisko savienojumu grupa ir proteīnus neveidojošās aminoskābes, kas visbiežāk sastopamas tauriņziežu sēklās. Augos atrasti vairāk nekā 900 šādu dažādu savienojumu. Viens no toksiskuma mehānismiem ir saistīts ar apēju atdarināt vienu no 20 proteīnus veidojošajām aminoskābēm. Tā rezultātā, "nepareizās" aminoskābes tiek izmantotas proteīnu sintēzē, bet izveidotie proteīni nespēj pareizi funkcionēt. Tipiski šādu aminoskābju piemēri ir azetidīna-2-karboksilskābe no *Convallaria majalis*, kas atdarina prolīnu, un kanavanīns no *Canavalia ensiformis* un *Dioclea megacarpa*, kas ir sastopams ļoti augstā koncentrācijā (attiecīgi 6 un 10%) un atdarina arginīnu. Citu proteīnus neveidojošo aminoskābju toksiskuma mehānismi ir atšķirīgi. Tā piemēram, 3,4-dihidroksifenilalanīns, kura koncentrācija *Mucūma* ģints sugu sēklās sasniedz 9%, ir toksisks kukaiņiem, bet ne zīdītājiem, jo inhibē tirozināzes

aktivitāti, kas ir nepieciešama kuakiņu kutikulas cietēšanā. Mimozīns no *Mimosa pudica* un *Leucaena leucocephala* (8 līdz 10% lapu sausās masas) izraisa apmatojuma izkrišanu zīdītājiem. Negatīvi *Blighia sapida* augļi ir toksiski, jo satur hipoglicīnu, kas izraisa taukskābju oksidācijas inhibēšanu, kā rezultātā patērējas viss ogļhidrātu daudzums, izsaucot hipoglikēmiju.

#### 7.5.4.2. Mazmolekulārie savienojumi

Lielākā daļā ar pretestību saistīto mazmolekulāro savienojumu pieder t.s. sekundārajiem savienojumiem, kurus kādreiz definēja kā "metabolisma galapunktus bez noteikti zināmas funkcijas", pretstatā primārā metabolisma savienojumiem (ogļhidrāti, aminoskābes, taukskābes, citohromi, hlorofili utt.), kuri piedalās būtisku auga komponentu sintēzē vai paši pilda konkrētas funkcijas. Atbilstoši šim viedoklim, sekundārie savienojumi nav nepieciešami auga izdzīvošanai. Tomēr, tuvāk iepazīstoties ar sekundāro savienojumu biosintēzes galvenajiem ceļiem, kļūst skaidrs, ka ļoti daudzi savienojumi ar būtiskām funkcijām augos (lignīns, indol-3-etilskābe, salicilskābe, abscīzskābe u.c.) sintezējas pa sekundārā metabolisma ceļiem. Bez tam, pētījumi pēdējās desmitgadēs ir ļāvuši saprast, ka lielākā daļa sekundāro savienojumu grupu piedalās auga aizsardzībā, galvenokārt, pret bioloģisko iedarbību.

Fenolu savienojumus jeb fenolus definē pēc aromātiskā (benzola) gredzena klātbūtnes savienojumā ar vismaz vienu hidroksilgrupu. Fenolus klasificē pēc pamatskeleta uzbūves (8.–0. tabula). Daudzi fenoli ir augēdāju barošanās atvairītāji (piemēram, katehīns, fazeolīns) vai toksikanti (piemēram, rotenons), bet citiem ir antimikrobiālā aktivitāte. Fenolu negatīvā ietekme saistīta ar spēju veidot gan kovalentas, gan nekovalentas saistības ar bioloģiskajām molekulām. Īpaša nozīme aizsardzībā pret augēdājiem ir polifenoliem tannīniem. Tannīniem ir raksturīga spēja saistīties pie šķīstošajiem proteīniem ar hidroksilgrupu starpniecību, veidojot nešķīstošus kopolimērus. Šādā veidā saistītiem enzīmiem

**7.–1. attēls.** *Thaumatococcus danielli* augļi (A), no kuriem izolēts osmotīnu tipa proteīns taumatīns (B). Attēi no Wikipedia. [www.phys.org](http://www.phys.org).

Ar pretestību saistītie ķīmiskie savienojumi

Oglekļa atomu skaits	Pamatskelets	Grupa	Tipiskais pārstāvis	Avots
6		Fenoli	Katehols 	Gaultheria lapas
7		Fenolskābes	p-Hidroksibenzoskābe 	Plaši sastopams
8		Feniletiķskābes	2-hidroksifeniletiķskābe 	Astilbe lapas
9		Hidroksikanēļskābes	Kafijskābe 	Visur
		Fenilpropēni	Miristicīns 	Myristica fragrans
		Kumarīni	6,7-dimetoksikumarīns 	Dendrobium densiflorum
		Izokumarīni	Hidrangenols 	Hydrangea macrophylla
		Hromoni	Eugenīns 	Eugenia aromatica
10		Naftohinoni	Juglons 	Juglans nigra
13		Ksantoni	Magniferīns 	Plaši sastopams
14		Stilbēni	Lunulārskābe 	Lunularia crucinata u.c.
		Antrahinoni	Emodīns 	Skābenes
15		Flavonoidi		
18		Lignāni	Pinorezinols 	Skujukoki
18		Neolignāni	Eusiderīns 	Magnoliju koksne
30		Biflavonoidi	Amentoflavons 	Kailsēkļi

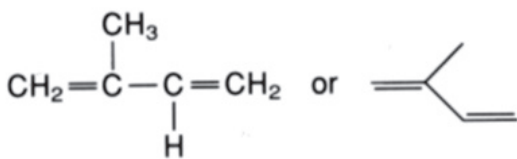


ir samazināta aktivitāte, un tie nepakļaujas proteolītiskai sadalīšanai. Līdz ar to, tannīniem ir izteikta antinutritīvā aktivitāte. Augsts tannīnu saturs augļos izraisa to rūgtu garšu.

Izoprēni un izoprenoīdi (terpēni un terpenoīdi) ir savienojumu dažādības ziņā lielākā sekundāro savienojumu grupa ar vairāk nekā 20 000 raksturotām atšķirīgām struktūrām. Izoprēnus (terpēnus) veido tikai izoprēna grupas, bet izoprenoīdiem (terpenoīdiem) raksturīga arī skābekļa atoma klātbūtne. Izoprenoīdu savienojumus iedala pēc to izoprēnu grupu skaita, kur diva izoprēna grupas atbilst vienai vienībai: hemiterpēni (hemiterpenoīdi) – ar vienu grupu. monoterpēni (monoterpenoīdi) – ar divām grupām, seskviterpēni (seskviterpenoīdi) – ar trīs grupām utt. Otra būtiska klasifikācijā izmantojama pazīme ir cikliskums, tāpēc parasti norāda arī cilku skaitu (acikliskie, monocikliskie, bicikliskie, tricikliskie, tetracikliskie). Terpenoīdi ir aromātisko eļļu būtiski komponenti, un daudziem no tiem ir gan antimikrobiālā, gan augēdājus atvairošā aktivitāte.

Atsevišķiem terpenoīdiem ir dažādiem kukaiņu hormoniem līdzīga aktivitāte. *Abies balsamea* un *Ocimum basilicum* satur atbilstoši seskviterpenoīdus juvabionu un juvocimēnu, kuram ir juvenilā hormona aktivitāte. Citu augu lapās ir steroidiem līdzīgi savienojumi, fitoekdisteroīdi, kam ir eksoskeleta nomašānu veicinošā aktivitāte. Šie kukaiņu hormonu analogi izjauc to attīstības normālu norisi un kukaiņi parasti iet bojā.

Apmēram 20% segsēkļu sugu sintezē un uzkrāj alkaloidus. Lielākā to daļa darbojas kā barošanās atvairītāji un neirotoksīni, un tie ir efektīvi koncentrācijās virs 0.1%. Citi alkaloidu darbības mehānismi ir mikrocaurulīšu veidošanās inhibēšana un šūnu dalīšanās bremzēšana (kolhicīns) vai cukura metabolisma enzīmu inhibēšana (polihidroksialkaloīdi, piemēram, kastanospermīns). Daži alkaloidi ietekmē tikai



7.-1. attēls. Acilbenzolar-S-metila apstrādes inducētā sistēmiski iegūtās rezistences izpausmes.

C <sub>5</sub> H <sub>8</sub> skaits	C atomu skaits	Nosaukums	Pārstāvis
1	5	Hemiterpēni	Izoprēns
2	10	Monoterpēni	Geranoīls
3	15	Seskviterpēni	Farnezols
4	20	Diterpēni	Geranilgeranoīls
5	25	Sestreterpēni	Ofiobolīns A
6	30	Triterpēni	Skvalēns
8	40	Tetraterpēni	Fitonīns
$7.5 \times 10^3 - 3 \times 10^5$		Politerpēni	Kaučuks

kukaiņus, daži zidītājus, bet citi var ietekmēt abus. Alkaloidiem ir dažāda ķīmiskā struktūra, taču pēc definīcijas tie ir bāziski, slāpekli saturoši cikliski savienojumi, kurus iedala grupās pēc to tiešā priekštečsavienojuma (pirolidīna, tropāna, pirolizidīna, piperidīna, hinolizidīna u.c.). Lielākā daļa alkaloidu veidojušies no aminoskābēm un, ja slāpekļis ietilpst heterocikla sastāvā, tos dēvē par īstajiem alkaloidiem. Ja slāpekļis ir tikai sānu ķēdē, tad tie ir pseidoalkaloīdi. Atsevišķiem alkaloidiem ar sānu ķēdēm tās veidojušās no diterpēniem vai steroidiem. Tipisks augu alkaloids ar labi izpētītu aizsardzības funkciju pret augēdājiem kukaiņiem ir nikotīns, kas sastopams *Nicotiana* ģints sugās. Kā tas pierādīts arī nikotīna gadījumā, specializētie augēdāji izmanto alkaloidus savai aizsardzībai, sekvestrējot tos šūnu vakuolās.

Vairāki augēdājiem toksiski savienojumi augos atrodas glikozīdu formā. Cianogēnie glikozīdi ir savienojumi, kuru aglikona grupa satur cianīda grupu. Šie savienojumi uzglabājas šūnu vakuolās bioloģiski neaktīvā formā. Audu ievainojuma rezultātā tie nonāk citoplazmā, kur enzīmi atdala ogļhidrātu daļu, atbrīvojoties ūdeņraža cianīdam, kas ir ļoti toksisks visiem organismiem, jo bloķē elektronu pārnese sistēmu mitohondrijos. Tipisks cianogēno glikozīdu piemērs ir amigdalīns, kas sastopams rožu dzimtas augļu sēklās (plūmes, ķirši, mandeles utt.) un arī vīstošās lapās. Citi mazmolekulārie glikozīdi ar pretestības nozīmi augos ir sēru un slāpekli saturošie glukozinolāti, kas sastopami kāpostu dzimtas augos. Glikozīdu formā esošie savienojumi nav toksiski, bet, kad ievainojuma rezultātā glukozinolāti, kas atrodas īpašās sēru saturošās šūnās starp floēmu un

Ar pretestību saistītie ķīmiskie savienojumi

endodermu, nonāk kontaktā ar floēmas parenhīmas šūnās esošo enzīmu mirozināzi, glikozīdi sašķeļas un izveidojas nestabili aglikoni, kas tālāk veido izotiocianātus (sinepju eļļas), kas ir ļoti toksiski un parasti letāli vispārējiem augēdājiem.

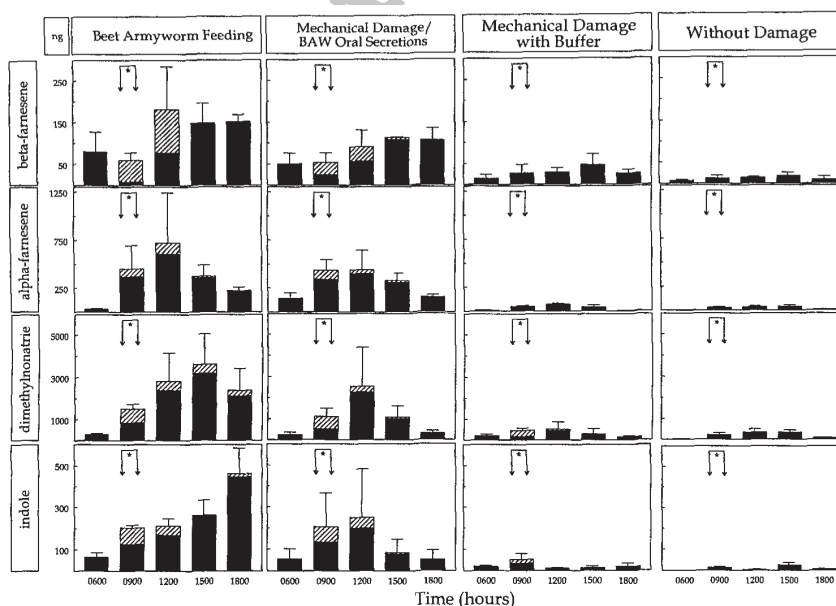
### 7.5.4.3. Gaistošie savienojumi

Ja augu ziedu un citu reprodiktīvo daļu smarža un tās komponenti tiek jau ilgstoši pētīti, lapu un citu veģetatīvo daļu gaistošie savienojumi sākti analizēt tikai salīdzinoši nesen. Noskaidrots, ka pēc augēdāju uzbrukuma augi izdala kompleksu gaistošo savienojumu maisījumu no veģetatīvajām daļām, gan no ievainotajām, gan neievainotajām (sistēmiskajām). Daļas savienojumu izdalīšanās ir pasīva un notiek vakuolu vai dziedzermaīņu ievainošanas rezultātā, kur glabājas gaistošie savienojumi vai to priekšteči. Tomēr, attiecībā uz lielāko daļu gaistošo savienojumu, to sintēze ir saistīta ar sintēzi *de novo* un tā tiek precīzi kontrolēta. Atsevišķām augu sugām mehāniskais ievainojums izraisa tādu pašu savienojumu izdalīšanos identiskās koncentrācijās, kā augēdāju bojājumi, bet lielākajai daļai sugu novērojamas būtiskas atšķirības, ko rada augēdāja-specifisku

ķīmisko faktoru uztveršana auga audos. Uzskata, ka gaistošo savienojumu sintēze un izdalīšanās apkārtējā vidē pēc augēdāju uzbrukuma ir netiešās pretestības sastāvdaļa, jo izdalītie savienojumi darbojas kā signāls plēsīgo kukaiņu un ērcu piesaistīšanai, kas ir attiecīgo augēdāju parazīti.

Viena no modeļsistēmām, kurā pierādīta augu izdalīto gaistošo savienojumu kā netiešās pretestības mehānisma nozīme, ir *Phaseolus lunatus*, to polifāgais augēdājs tiklērce *Tetranychus urticae* un specializētā plēsīgā ērce *Phytoseiulus persimilis*. *T. urticae* izraisītie bojājumi inducē vairāk nekā 100 dažādu gaistošo savienojumu izdalīšanos no *P. lunatus* augiem, bet no tiem, tikai linalols,  $\beta$ -ocimēns, 4,8-dimetil-1,3,7-nonatriēns un metilsalicilāts darbojas kā signāli, kurus uztver *P. persimilis*. Parazītu piesaistīšana būtiski uzlabo saimniekaugu augšanu un sēklu ražošanu, kas pierāda, ka dotā mijiedarbība ir ar adaptīvu nozīmi. Būtiski, ka vienkārša audu ievainošana izraisa kvantitatīvi un kvalitatīvi atšķirīgu gaistošo savienojumu kompleksu, kas nedarbojas kā pievilinātājs signāls. Līdzīgi novērojumi iegūti arī citās modeļsistēmās (7.-0. attēls).

Augēdāju kāpuru un laputu gadījumā auga izdalītie gaistošie savienojumi darbojas kā signāli,



7.-1. attēls. Acilbenzolar-S-metila apstrādes inducētā sistēmiski iegūtās rezistences izpausmes.

Ar pretestību saistītie ķīmiskie savienojumi

pievilinot parazitiskās lapsenes. Kukurūzas augi, kurus bojājuši naktstauriņa *Mythimna separata* kāpuri izdala savienojumus, kas pievilina specializēto parazitisko lapseni *Cotesia kariyai*, bet mehāniski ievainoti augi šādus signālsavienojumus neizdala. Interesanti, ka savienojumu sastāvs mainās atkarībā no kāpuru attīstības pakāpes. Tomēr, citās sistēmās ar parazīta pievilināšanu saistītie signāli ir mazāk specifiski. Tā piemēram, kāpostu augi izdala parazitisko lapseni *Cotesia glomerata* pievilinošus gaistošos savienojumus gan tad, kad uz tiem barojas *Pieris rapae* kāpuri, gan arī tad, kad augi ir vienkārši mehāniski ievainoti vai arī uz tiem barojas *Pieris xylostella* kāpuri, uz kuriem dotās sugas lapsenes neparazītē.

Augu izdalīto gaistošo savienojumu izmaiņas var izraisīt ne tikai tieši augēdāju izraisītie mehāniskie bojājumi un to specifiskie ķīmiskie savienojumi, bet arī augēdāju izdētās olas. Acīmredzot, augi specifiski uztver olvada izdalījumos esošos ķīmiskos savienojumus. Tā piemēram, lapgrauža vaboles *Xanthogaleruca luteola* uz *Ulmus minor* lapām izdētās olas maina gaistošo savienojumu spektru, kas saistīts ar šī augēdāja darbību, un izmaiņas darbojas kā signāls olu parazitoīda *Oomyzus gallerucae* pievilināšanai (7.–0. attēls).

Atsevišķi eksperimenti arī parāda, ka arī blakus esošie augi var uztvert augēdāju ievainoto augu izdalītos gaistošos signālus un atbilstoši pastiprināt tiešās vai arī netiešās ar aizsardzību saistītās atbildes reakcijas. Tā piemēram, jau pieminētajā *Phaseolus lunatus* modeļsistēmā, intaktu augu inkubācija vienā telpā kopā ar augiem, kurus apsēduši augēdāji (*T. urticae*), palielina intakto augu spēju pievilināt



**7.–1. attēls.** *Xanthogaleruca luteola* (A) un tās izdētās olas (B) uz *Ulmus minor* lapām. Attēli no <http://forestpests.org>.

plēsīgo ērci *P. persimilis*. Atsevišķi gaistošie savienojumi, piemēram, 2-heksenāls, var inducēt vairāku ar aizsardzību saistītu gēnu ekspresiju *Arabidopsis thaliana* augiem, ieskaitot atsevišķu PR proteīnu indukciju.

## 7.5.5. NEOPLAZMU VEDOTĀJI

Dažādu konkrētās sugas auga attīstībai neraksturīgu jaunveidojumu jeb neoplazmu parādīšanās uz augiem ir saistīta ar vairāku grupu bioloģisko aģentu iedarbību. No vienas puses, simbiotiskās mijiedarbības laikā, piemēram, ar gaisa slāpekli fiksējošo baktēriju vai mikorizu veidojošo sēni veidojas jaunas auga struktūras, kuru funkcijas saistītas ar simbiozes partneru darbību un vielu apmaiņu ar saimniekaugu. No otras puses, izteikti patoloģiskas mijiedarbības, kā piemēram, ar atsevišķām baktērijām un nematodēm rada raksturīgas saimniekauga morfoloģiskās izmaiņas neoplastiskās augšanas formā. Bez tam, vairāki tūkstoši posmkāju sugu specifiski iedarbojas uz saimniekaugiem, izraisot īpašu orgāniem līdzīgu izaugumu, gallu jeb pangu attīstību, kas ir šo posmkāju pēcnācēju dzīves un barošanās vide. Lai arī gallu veidotāju dzīves veida adaptīvā nozīme ir plaši pētīta, šī veida neoplazmu ietekme uz augiem ir mazāk skaidra. Nav saprotams arī gallu indukcijas mehānisms iespējamo signālu apmaiņas līmenī starp gallu veidotāju un saimniekaugu.

Principiāla atšķirība starp baktēriju un posmkāju izraisītajām neoplazmām ir tā, ka pirmajā gadījumā izveidotās struktūras ir t.s. neierobežotās neoplazmas, kur to lielums nav iepriekš paredzams un nav atkarīgs no saimniekauga, bet otrajā gadījumā tās ir ierobežotās neoplazmas, kuru struktūra un lielums ir ģenētiski determinētas konkrētajai gallu veidotāja-saimniekauga kombinācijai.

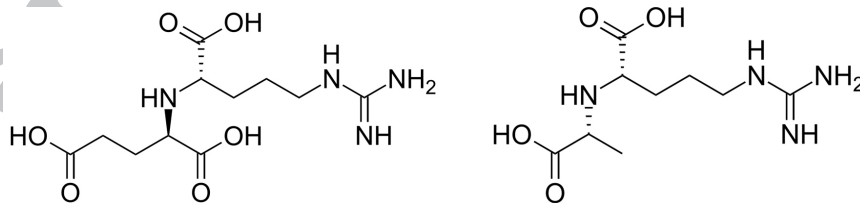
### 7.5.5.1. Baktēriju izraisītās neoplazmas

Labāk zināmās baktēriju izraisītās neoplazmas ir saistītas ar *Agrobacterium* ģinti, kas tipiskajā gadījumā ir brīvi dzīvojošas rizosfēras saprofitiskās baktērijas. Tomēr vairākas *Agrobacterium* sugas var izraisīt neoplazmu veidošanos uz augiem, un zināmākās ir *Agrobacterium tumefaciens* (bakteriālais sakņu vēzis jeb vainaga audzējs (?), *crown gall*), *Agrobacterium rhizogenes* (matainās saknes, *hairy root*) un *Agrobacterium rubi* (*cane gall*).

Vainaga audzējs kā augu slimība aprakstīts jau 1853. gadā, bet tās izraisītājs izolēts un identificēts 1897. gadā no vīnogulājiem. Sākotnēji pētījumus šajā sistēmā veicināja pieņēmums, ka notiekošais process ir līdzīgs onkoģenēzei zidītāju audos. Tomēr, tikai 1970-os gados izdevās noskaidrot, kā notiek neoplastiskās attīstības indukcija.

*A. tumefaciens* ir patogēna baktērija ar visplašāko zināmo saimniekaugu spektru un spēj inficēt vairāk nekā 140 divdīgļlapju sugas. Patoģenēzes process ir atkarīgs no diviem

atšķirīgiem mehānismiem – saimniekauga audu ģenētiskās transformācijas un tumorogēneses. *Agrobacterium* ir spējīgs uztvert un atpazīt fenolu savienojuma acetosiringona molekulas un cukurus, ko augsne izdala auga ievainotās šūnās. Baktērijas pārvietojas atbilstošajā virzienā ar hemotaksi un caur ievainojumu kolonizē starpšūnu telpu. Tā kā ievainotajos audos notiek aktīva šūnu dalīšanās un DNA replikācija, tas atvieglo *Agrobacterium* Ti (*tumor-inducing*) plazmīdas T-DNA (transfer-DNA) integrāciju saimniekauga genomā (transformāciju). T-DNA sastāvā ir divu veidu gēni. Pirmkārt, primārie (*iaaM*, *iaaH*, *ipt*) un sekundārie (*6b*, *5*) onkoģenēzes gēni atbilstoši kodē enzīmus, kas piedalās augu hormonu auksīna un citokinīna sintēzē un kas modificē fitohormonu ietekmi uz šūnām. Onkoģenēzes gēnu darbība nepieciešama tumora attīstībai (tumorogēzei). Otrkārt, vairāki gēni kodē enzīmus, kas atbild par opīnu sintēzi. Opīni ir slāpekli saturoši savienojumi, kas veidojas aminoskābju un cukuru molekulu kondensācijas rezultātā un tie kalpo kā specifisks slāpekļa un oglekļa avots *Agrobacterium* šūnām (7.–0. attēls).



7.–1. attēls. n Opīnu





**7.–1. attēls.** *Agrobacterium tumefaciens* izveidotā neoplazma uz forsitijas auga. Attēls no Wikipedia.com.

*A. rhizogenes* izmanto stratēģiju, kas ir līdzīga tai, kādu lieto *A. tumefaciens*. *A. rhizogenes* šūnas satur Ri (*root-inducing*) plazmīdu, kuras T-DNA satur virkni gēnu, kas sintezē augsni, kā arī, četrus rol gēnus, kuri nepieciešami sakņu fenotipa attīstībai. Vismaz daļa no tiem kodē glikozidāzes, kas var sadalīt augsni un citokinīna atbilstošos konjugātus, tādējādi izmainot aktīvo hormonu līmeni.

#### 7.5.5.2. Posmkāju izraisīto neoplazmu daudzveidība

Augu galli (pangas), ko izraisa posmkāji (ērces un kukaiņi) ir daudzveidīgāks un arī sarežģītāks augu neoplazmu veids. Atbilstoši REDFERN dotajai definīcijai, augu galls ir tāda struktūra, ko izraisa hipertrofija (šūnu izmēru palielināšanās) un/vai hiperplāzija (šūnu daudzuma palielināšanās), bet to inducējošais organisms to izmanto kā patvērumu un vietu barības vielu iegūšanai. Ja baktēriju inducētās neoplazmas veido galvenokārt neorganizētu un amorfu šūnu masu, posmkāju izraisītajiem galliem ir visai sarežģīta uzbūve un fizioloģiskās funkcijas. Atšķirībā no barības vides vai patvēruma vietas sagatavošanas, ko izraisošais posmkājis veic mehāniski, piemēram, ar izdalījumiem salīmējot augu lapas, gallu veidošanās

ietver diferencētu saimniekauga gēnu ekspresiju un dažādas bioķīmiskās un morfoloģiskās atšķirības jaunveidotajās struktūrās. Kompleksi galli ar dažādu audu klātbūtni ir raksturīgi cinipīdu lapsenēm (Hymenoptera: Cynipidae) un pangodiņiem (Diptera: Cecidomyiidae).

Būtiski, ka no gallu veidotāja posmkāja puses, saistība ar galliem ir obligāta to dzīves cikla sastāvdaļa, kas raksturo šo mijiedarbību kā parazitisku. No posmkāju evolūcijas viedokļa, izvirzītas trīs hipotēzes par to, kādas adaptīvās priekšrocības dod atbilstošais dzīvesveids: (1) barošanās hipotēze, (2) mikrovides hipotēze, (3) ienaidnieku hipotēze. Atbilstoši barošanās hipotēzei, gallu veidotāji manipulē ar augu audiem galla veidošanās procesā tā, lai iegūtu maksimāli iespējami daudz barības vielu. Mikrovides hipotēze uzsver, ka galls veido vidi, kas veiksmīgi pasargā galla veidotāja pēctečus no nelabvēlīgas abiotiskās vides ietekmes. Savukārt, atbilstoši ienaidnieku hipotēzei, galls pasargā tajā atrodošos posmkājus no to dabiskajiem ienaidniekiem, tādējādi palielinot pēcnācēju izdzīvošanas procentu.

Kopumā apmēram 13 000 sugu posmkāju var izraisīt gallus uz augiem, pārsvarā, uz kokaugiem. Gallu klātbūtne atrasta pat 300 miljonus gadu senās fosilijās un uzskata, ka posmkāju evolūcijas laikā ar galliem saistīts dzīvesveids izcēlies neatkarīgi daudzas reizes. Galli pārsvarā veidojas kā atsevišķas norobežotiem orgāniem līdzīgas struktūras uz kokaugu lapām, retāk, uz ziediem, bet par gallu var pārveidoties arī vesels dzinums (veģetatīvais pumpurs) vai ziedpumpurs. Uz vienas lapas var būt no viena līdz ļoti daudziem galliem, lielākais skaits uz lapas, vairāk nekā 100, ir novērots radziņērču izraisīto gallu gadījumā, piemēram, *Eriophyes tiliae* uz *Tilia platyphyllos* (7.–0. attēls A). Morfoloģiski galli ir ļoti daudzveidīgi un būtiski atšķiras arī to uzbūves sarežģītība. Vienkāršākās struktūras veido saritināta lapas mala vai ielocīta lapa, kā piemēram, gobu-jāņogu laputs *Eriosoma ulmi* (Homoptera, Aphididae/Pemphigidae) izraisītie lapu ieritinājumu galli uz gobu un vīksnu lapām (7.–0. attēls B). Tomēr, lielākajā daļā gadījumu galli veido noslēgtas struktūras, kas var būt vienkāršas un sastāvēt no samērā vienvēidīgām šūnām kā radziņērču un kārpērču galliem (*Vasates quadripes* galli uz *Acer saccharinum*, 7.–0. attēls E) un



7.-1. attēls. n Opīnu

gobu-labību laputs *Tetraneura ulmi* (Homoptera, Aphididae) galliem uz gobu un vīksnu lapām (7.-0. attēls I), vai arī izveidojot gallus ar dažādu diferencētu šūnu (audu) grupām kā cinipīdu lapseņu veidotie ābolveida galli (7.-0. attēls F). Interesants slēgtā galla piemērs ir *Colopha compressa* izraisītie kabatveida dzīslu galli uz vīksnas *Ulmus laevis* lapām, kas vienmēr atbrūnas tieši uz lapas galvenās dzīslas un izraisa lapu hloroila satursamazināšanos pārējā lapas daļā, jo patērē barības vielas (7.-0. attēls C). Sarežģītākajos gadījumos galliem var būt ārpusšūnas nekātriji, lipīgi sveķi, matiņi un dzeloņi, līdzīgi kā rožu sūnveida pangu panglapsenītes *Rhodites roseae* izraisītās struktūras uz rožu dzinumiem (7.-0. attēls D). Tipisks piemērs

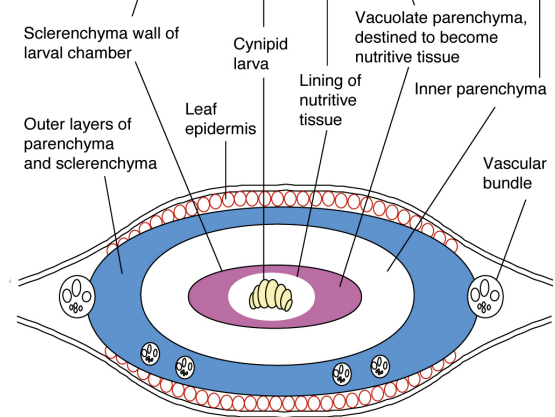
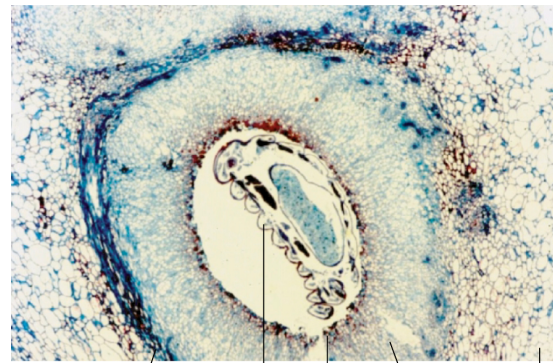
gallam, kas attīstās, pārveidojoties veģetatīvajam jauno dzinumu veidojošajam pumpuram, ir vītulu rožveida pangodiņa *Rhabdophaga rosaria* galls uz *Salix* ģints sugām (7.-0. attēls G). Laputis *Adelges abietis* (Homoptera, Adelgidae) izraisa gallu veidošanos uz egļu un balteglu dzinumiem, kas ietver skuju grupu un ir kā starpforma starp lapu un dzinumu galliem (7.-0. attēls H).

Interesanti, ka daudzos gadījumos galli morfoloģiski atgādina citu augu augļus, ogas, riekstus un čiekurus. *Spathogaster baccarum* galli uz ozola ziediem izskatās pēc jāņogām, bet *Hormomyia fagi* galli uz dižskābarža lapām – pēc nelielām plūmēm. *Pistacia* rudimentārās lapas *Pemphigus cornicularius* ietekmē pārvēršas par

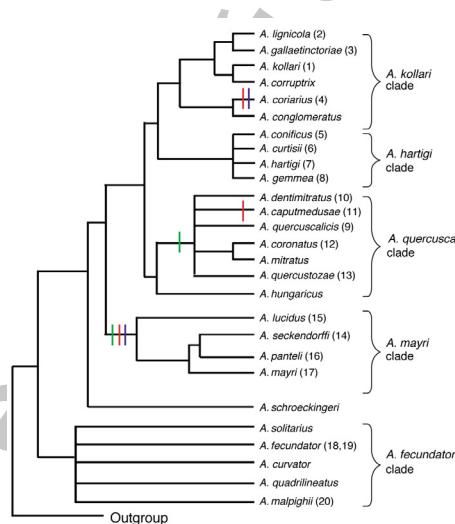


pākstīm līdzīgiem veidojumiem, kas līdzīgas cita auga, *Ceratonia siliqua* pākstīm. Savukārt, Lasioptera juniperina uz kadiķu lapām veido gallus, kas atgādina *Thuja* ģints čiekurus. Cinipīdu lapseņu izraisītie ābolveida galli uz ozola lapām (7.–0. attēls F) gan pēc krāsojuma, gan formas izskatās pēc maziem āboliņiem. Jāuzsver arī daudzu gallu specifiskais spilgtais krāsojums, kas var būt saistīts ar raksturīgu flavonoīdu antociānīnu uzkrāšanos.

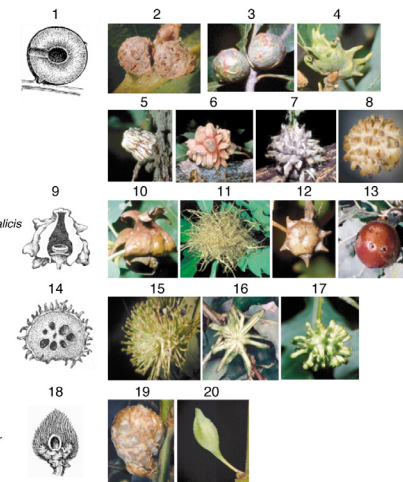
Gallā var būt viena vai vairākas kameras, un katrā kamerā var atrasties pa vienam vai arī vairākiem kāpuriem. Cinipīdu galli uz ozolu (*Quercus*) sugām ir vieni no morfoloģiski sarežģītākajiem un daudzveidīgākajiem galliem. Variācijas pārsvarā saistītas ar vienas daļas, ārējā galla, atšķirībām – pārkoksnētu vai sūkļveida audu slāņiem, sarežģītas uzbūves gaisa telpām, ar lipīgiem sveķiem, matiņiem vai dzelkšņiem pārklātu virsmu (7.–0. attēls). Galla iekšējā daļa, kāpuru kamera, visiem galliem principā ir vienāda. Tās iekšpusē ir barības vielām (proteīniem, aminoskābēm un šķīstošajiem ogļhidrātiem) bagātināts iekšējais slānis, barošanās audi, kuru ietver vakuolētas parenhīmas šūnas un salīdzinoši plāni sklerenhīmas audi (7.–0. attēls). Barošanās audus veido lielas šūnas ar plāniem šūnapvalkiem, kas morfoloģiski un fizioloģiski ir līdzīgas sēkļu šūnām. Barošanās audos virzienā uz galla centru var novērot cietes koncentrācijas gradientu, bet šūnu slāni tieši gallu veidotāja kāpuru tuvumā ir visaugstākais vienkāršo cukuru saturs.



7.–1. attēls. n Opīnu



7.–1. attēls. n Opīnu



### 7.5.5.3. Gallu fizioloģija

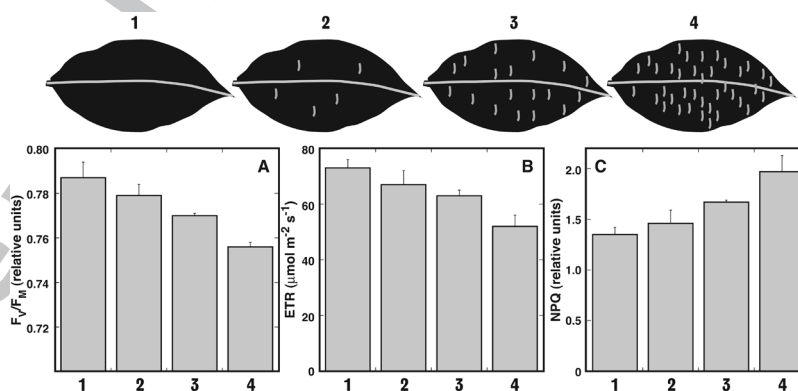
Galla izveidošanai parasti ir nepieciešamas aktīvi augošas auga daļās ar dalošajiem šūnām – jaunas lapas, veģetatīvie pumpuri, ziedpumpuri. Retāk galli var veidoties uz nobriedušām auga daļām, un tad šis process, acīmredzot, ir saistīts ar šūnu dediferenciāciju. Par pašu galla veidošanās indukcijas procesu un tā atšķirībām dažādu posmkāju sugu izraisītajos gallos šobrīd zināms visai maz. Atsevišķos gadījumos galla veidošanās sākas līdz ar olu izdēšanu auga audos, bet daudzos citos gadījumos tikai kāpuru barošanās aktivitāte iniciē atbilstošās pārmaiņas. Viennozīmīgi, ka galla attīstībai un tā dzīvības stāvokļa uzturēšanai ir nepieciešami nepārtraukti “signāli” no galla veidotāja pēcnācēju puses, kas var būt gan barošanās aktivitātes izraisītais audu ievainojums, gan dažādi izdalītie ķīmiskie savienojumi. Nevar izslēgt arī iespēju, ka atsevišķos gadījumos galla attīstībai nepieciešama ar gallu veidotāju saistītas baktērijas ģenētiskā materiāla nonākšana auga audos, līdzīgi kā ar *Agrobacterium* Ti plazmīdu.

Entomoloģiskajā literatūrā valda uzskats, ka tieši posmkājis ir tas, kas nosaka galla atrašanās vietu, izmēru, formu un, lielā mērā, arī to fizioloģiju, nevis saimniekaugs. Pieņemot, ka galla attīstību nosaka posmkāja gēni, tos mēdz uzskatīt par gallu veidotāja genotipa “paplašināto fenotipu”. Tomēr, jāņem vērā, ka, izņemot ķīmiskos un mehāniskos signālus, kas nāk no gallu veidotāja, viss pārējais galla veidošanās process notiek caur saimniekauga gēnu ekspresiju. Tāpēc, lai izprastu gallu veidošanos un to funkcijas, pirmām kārtām ir jāanalizē augā

notiekošās izmaiņas.

No fizioloģijas viedokļa, galli darbojas kā barības vielu patērētāji, izraisot intensīvu fotosintātu plūsmu to virzienā un konkurējot ar dabiskajiem patērētājiem, augošiem dzinumiem. Gallu veidošanās uz ziedpumpuriem vai sēklām var būtiski samazināt indivīda saražoto augļu un sēklu daudzumu, tādējādi negatīvi ietekmējot tā vairošanās spēju. Viena no būtiskām pazīmēm galla fizioloģiskajās izmaiņās ir fotosintēzes pigmentu daudzuma un fotosintētiskās aktivitātes samazināšanās, salīdzinot ar apkārtējiem auga audiem. Ja gallu hlorofila koncentrācija parasti ir būtiski samazināta, salīdzinājumā ar apkārtējiem auga audiem, dati par fotosintēzes izmaiņām lapās atkarībā no gallu izvietojuma un daudzuma tajās ir visai pretrunīgi, jo novērojams gan intensitātes pieaugums, gan samazināšanās, bet citos gadījumos galla klātbūtnei nav būtiskas ietekmes. Tā piemēram, *Eriophyes padi* (Acarina: Eriophyidae) infestācijas pakāpes pieaugums proporcionāli samazina fotosintēzes fotoķīmisko reakciju efektivitāti *Prunus padus* lapās (7.–0. attēls), bet *Vasates quadripes* infestācija nemaina šos parametrus *Acer saccharinum* lapās un *Eriophyes tiliae* (abas Acarina: Eriophyidae) – *Tilia platyphyllos* lapās (7.–0. attēls).

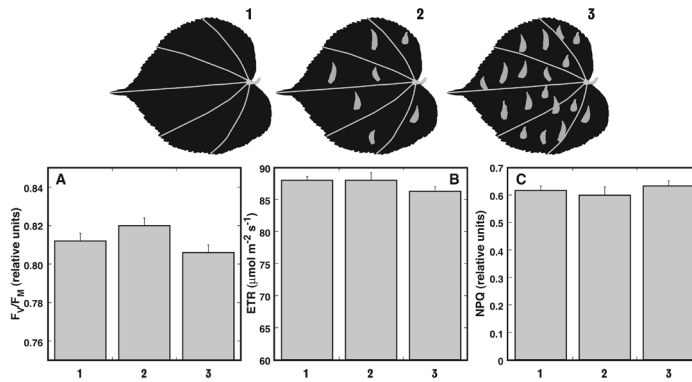
Būtiski atšķirīgas ar fotosintēzi saistīto parametru izmaiņas novērotas *Rhabdophaga rosaria* izraisīto rozešveida gallu gadījumā uz *Salix* ģints sugām. Šajā gadījumā veģetatīvais pumpurs ir pārveidojies gallā ar tikai dažus milimetrus garu stumbru un blīvi izvietotām, matainām lapām (7.–0. attēls), kuru centrā brīvi lokalizēti pangodiņa



7.–1. attēls. n Opīnu

Neoplazmu veidotāji





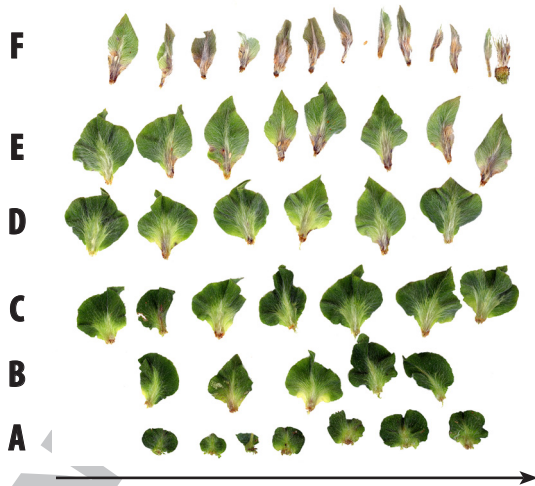
7.-1. attēls. n Opīnu

kāpuri (7.-0. attēls). Galla lapām raksturīga normāla fotosintēzes norise, taču gan hlorofila koncentrācija, gan fotosintēzes reakciju fotoķīmiskā efektivitāte būtiski samazinās lapās virzienā uz galla centru (7.-0. attēls).

Otra problēma ir saistīta ar iespējamo gallu audu un apkārtējo auga audu aizsardzības reakcijām. Atbilstoši ekoloģiskās entomoloģijas ienaidnieku hipotēzei, galla ārējos audos un lapās apkārt tiem vajadzētu būt augstākai ar aizsardzību saistīto savienojumu saturam un aizsardzības enzīmu aktivitātei, bet barības audos, kuru tuvumā lokalizēti gallu veidotāja kāpuriem, šo savienojumu koncentrācijai un aktivitātei vajadzētu būt mazākai.

Ja galla klātbūtne tiešām izraisa augstāku ar

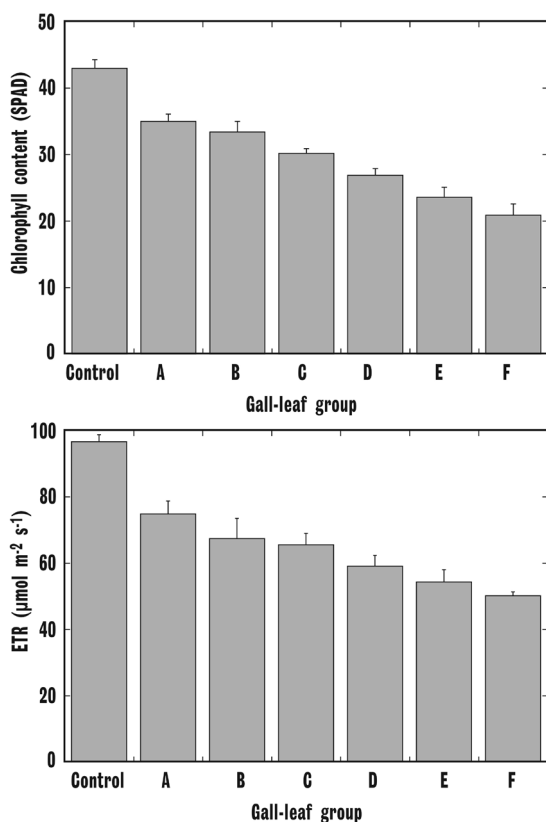
aizsardzību saistīto enzīmu aktivitāti apkārtējos lapas audos, tad vairāku gallu atrašanās uz vienas lapas varētu izsaukt proporcionāli augstāku aktivitāti. Šāda sakarība konstatēta *Pontania vesicator* (Hymenoptera: Tenthredinidae) izraisīto gallu gadījumā uz *Salix fragilis* lapām, kur peroksidāzes un polifenoksīdāzes aktivitāte lineāri palielinās lapas audos līdz ar gallu skaitu uz lapu pieaugumu no viena līdz septiņiem. Savukārt, *Acer saccharinum* šo enzīmu aktivitātes nav atšķirīgas lapās bez galliem vai ar *Vasates quadripes* (Acarina: Eriophyidae) gallu skaitu mazāku par 10, bet tālāk



7.-1. attēls. n Opīnu



7.-1. attēls. n Opīnu



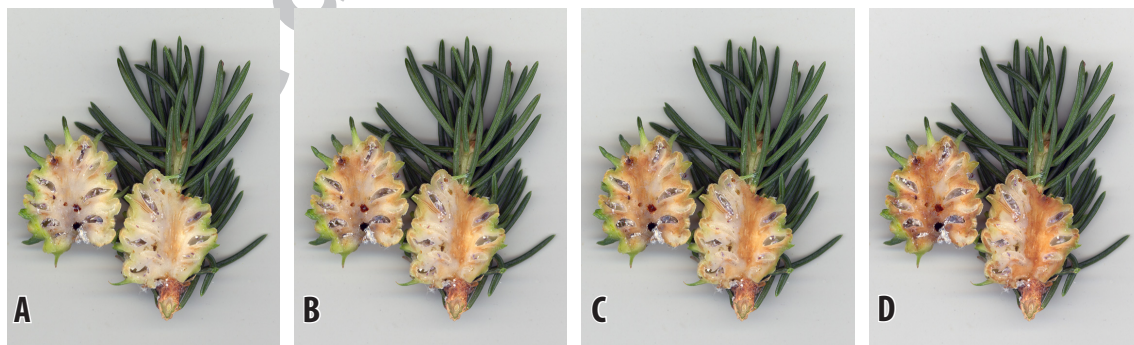
7.–1. attēls. n Opīnu

palielinoties gallu daudzumam uz lapu līdz 30 un vairāk, lineāri pieaug. Pretēji šiem novērojumiem, radniecīgās liepu radziņģerces *Eriophyes tiliae* gallu daudzums uz vienas *Tilia platyphyllos* lapas neietekmē oksidatīvo enzīmu aktivitāti.

*Adelges abietis* izraisītajos gallos uz *Picea abies* dzinumiem var novērot fenolu savienojumu

lokālizācijas atšķirības, kas parādās kā audu nobrūnēšana laikā pēc griezuma izdarišanas (7.–0. attēls). Vislielākā fenolu koncentrācija ir centrālajā daļā, kur lokalizēta vadaudu sistēma, bet kāpuru kameras ietverošajos audos tā ir būtiski mazāka. Plašā pētījumā ar sešām monofāgām lapseņu ģints *Pontania* sugām, kas izraisa gallu veidošanos uz sešām dažādām *Salix* ģints sugām, noskaidrots, ka gallu fenolu savienojumu sastāvs un to koncentrācijas būtiski atšķiras no tā, kāds novērojams attiecīgās sugas lapās. Kopumā gallos fenolu koncentrācija ir zemāka nekā apkārtējās lapās un var domāt, ka gallu veidotājs izmaina fenolu savienojumu biosintēzi galla audos. Dažādu posmkāju veidotajos gallos raksturīga augsta polifenolu tannīnu koncentrācija. Kondensētie tannīni parasti uzkrājas galla ārējās parenhīmas šūnās, kur tie varētu pasargāt no sēņu patogēniem un gallu parazītu uzbrukuma.

Atsevišķos gadījumos ir novērota saimniekauga aizsargreakcija uz gallu veidotāja mēģinājumu inducēt galla veidošanos. Tā piemēram, novērots, ka *Fagus sylvatica* populācijā Vācijā vairāk nekā 77% mēģinājumu izveidot gallu beidzas ar kukaiņu (*Mikiola fagi* un *Hertigiola annulipes*; Diptera: Cecidomyiidae) kāpuru bojāeju, bet līdzīga reakcija ir pat 90% gadījumu tauriņzieža *Bruchia brevipēs* un *Contarinia* sp. mijiedarbības laikā. Auga aizsargreakcijas izpaužas kā brūnu nekrotisku audu veidošanās apkārt kāpuru lokalizācijas vietai, kas ietver vadaudu darbības pārtraukšanos, mezofila audu nekrotizāciju un šūnu piepildīšanos ar polifenoliem. Tā rezultātā galla veidotāja kāpuri iet bojā.



7.–1. attēls. n Opīnu

Neoplazmu veidotāji

## 7.5.6. SIMBIOZES

Īstās jeb mutuāliskās simbiozes ir tādas organismu attiecības, kuru rezultātā saimniekorganisma populācijas veiktspēja pieaug. Mutuālisti dabā ir ļoti bieži sastopami. Ekoloģijā tos iedala četrās galvenajās grupās: sēkļu izplatīšanas, apputeksnēšanas, reursu ievākšanas un aizsargājošās. Skudru augi (angl. *ant plants*) jeb mirmekofiti ir klasisks aizsargājošā mutuālisma piemērs, kur skudras dzīvo uz augiem, barojas no augu nektāra un uzbrūk citiem kukaiņiem, kas vēlas to izmantot. Mutuālistie mikroorganismi var pasargāt augu no dažādu nelabvēlīgo apstākļu ietekmes, gan biotiskas, gan abiotiskas. Daudzas graudzāļu-endofītu asociācijas ir aizsargājošā mutuālisma piemēri, kur endofīti ražo fizioloģiski aktīvus savienojumus, alkaloidus, kas pasargā saimniekaugus no augēdājiem.

### 7.5.6.1. Slāpekļa fiksētājas baktērijas

Attiecībā uz  $N_2$  fiksācijai nepieciešamā oglekļa piegādi, pastāv divas simbiotiskās sistēmas. Pirmā no tām raksturīga gumiņus veidojošajiem tauriņziežiem un gumiņus neveidojošajiem pārējiem augiem, kas asociējas ar aktinomicētēm, bet otrā ir augiem, kas veido asociācijas ar cianobaktērijām. Pirmās sistēmas gadījumā *Rhizobium* vai *Bradyrhizobium* veido gumiņus uz tauriņziežu saknēm (bakteriorīza), kā arī, aktinomicētu ģints *Frankia* sugas veido aktinorīzu uz daudzgadīgo augu saknēm (piemēram, *Alnus* un *Casuarina*). Tomēr, atsevišķas  $N_2$  fiksējošās sistēmas ar augstu saimniekauga-baktērijas specifiskumu neveido gumiņus, bet baktērijas

apdzīvo sakņu virsmu un mizas audu starpšūnu telpas. Šo rizosfēras asociāciju gadījumā enerģijas avots ir saimniekauga sakņu izdalījumi, bet, tā kā augs var saņemt apmēram 90% fiksētā slāpekļa tikai pēc baktērijas bojāejas, auga ieguvums ir netiešs.

Ņemot vērā augsto specifiskumu mijiedarbībā starp *Rhizobium* tipiem un saimniekauga sugām (0.-0. tabula), veiksmīga simbiozes uzsākšana ir atkarīga no ķīmisko signālu apmaiņas un atpazīšanas reakcijām starp potenciālajiem partnerorganismiem. Atpazīšanas procesa uzsākšana ir atkarīga no saimniekauga, kura saknes augsnē izdala specifiskus fenolu dabas savienojumus flavonoidus. Savukārt, infekcijas procesa sākšanās vieta ir sugas specifiska īpašība. Invāzija var notikt uz spurgaliņām to attīstības sākumā (āboliņš),



7.-1. attēls. Nedeterminētie gumiņi uz *Medicago italica* saknēm, kas veidojušies simbiozē ar *Sinorhizobium meliloti*. Attēls no wikipedia.com.

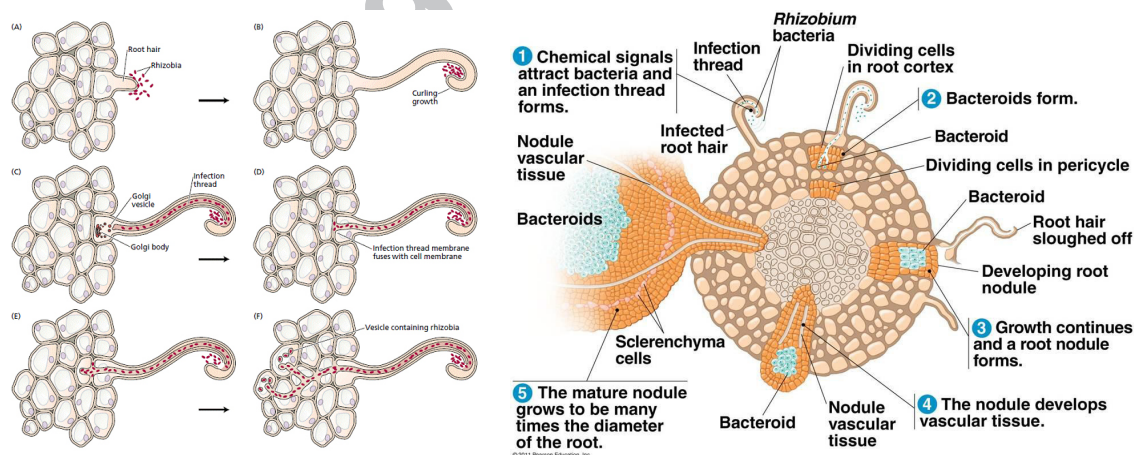
sānsakņu izaugšanas vietā caur strukturāli izmainītiem sakņu mizas šūnu šūnapvalkiem (zemesrieksts, aktinorizas sistēmas), vai arī pie stumbra pamatnes, kur sānsakņu aizmetņi cauraug epidermu (*Sesbania*). Pozitīvas mijiedarbības gadījumā flavonoīdi piesaistās specifiskam baktēriju receptoram, kurš tālāk mijiedarbojas ar rizobiju genoma specifisku promotoru. Tā rezultātā, notiek *nod* gēnu ekspresija un *Nod* faktoru sintēze baktērijā. Pēc ķīmiskās dabas šie faktori ir lipohitooligosaharīdi, kuriem pievienotas dažādas sānu grupas, kas nosaka iedarbības specifiskumu. Rizobijas ar plašu saimniekaugu specifiskumu veido vairākus atšķirīgus *Nod* faktorus, pretstatā tām rizobijām, kam ir šaurs specifiskums. *Nod* faktori ir aktīvi jau  $10^{-12}$  M koncentrācijā un tie saistās ar īpašiem sakņu epidermas šūnu receptoriem un izsauc noteiktu gēnu ekspresiju tajās jau 1 h pēc iedarbības sākuma. Pirmā pamanāmā gumiņu veidošanās pazīme ir sakņu spurgaliņu izliekšanās un to mizas šūnu pastiprināta dalīšanās. Apmēram 25% tauriņziežu sugu *Nod* faktori nav nepieciešami simbiozes attīstībai, rizobijas nonāk šajos augos caur sānsakņu atdalīšanās vietu spraugām epidermā vai ievainojumiem.

Pēc atbilstošo ķīmisko signālu apmaiņas notiek strauja baktēriju savairošanās rizosfērā. Baktērijas piesaistās spurgaliņām to deformācijas vietās, kur notikusi arī daļēja šūnapvalka sadalīšanās. Šūnapvalka komponenti izveido infekcijas pavedienu (angl. *infection thread*), kas aug uz

leju pa spurgaliņu ar ātrumu 7 līdz  $10 \mu\text{m h}^{-1}$  un veido eju baktērijām, pa kuru sasniegt saknes mizu. Infekcijas pavediena gals ir atvērts. Tikai 1 līdz 5% visu spurgaliņu tiek inficētas, bet no inficētajām tikai 20% veido gumiņus. Jādama, ka tas saistīts ar auga hitināzēm, kas sadala *Nod* faktorus, tādējādi regulējot nepieciešamā gumiņu daudzuma izveidošanos.

Pēc baktēriju nonākšanas augu audos (iekšējā mizā nedeterminēto gumiņu gadījumā vai ārējā mizā determinēto gumiņu gadījumā) atbilstošajās vietās notiek dediferenciācija un sākas šūnu dalīšanās, veidojot jaunu meristēmu. Baktērijas nonāk parenhīmas šūnu citoplazmā, kuras lokalizējas meristēmas centrā un tālāk izveido jauno gumiņu. Savukārt, baktērijas kādu laiku dalās un diferencējas par bakteroīdiem, kuri var atšķirties ar izmēru. Lielākajai daļai tauriņziežu bakteroīdus aptver peribakteriālā membrāna, veidojot simbiosomu. Nedeterminēto gumiņu gadījumā simbiosomas parasti ir ar vienu bakteroīdu, kas ir poliploīds un zaudējis spēju dalīties. Determinētajiem gumiņiem, kuriem nav meristēmu, simbiosomas parasti satur vairākus bakteroīdus, tie ir diploīdi un var dalīties, brīvi atrodoties augsnē.

Katrā inficētajā šūnā var atrasties vairāki simti simbiosomu. Tā kā peribakteriālā membrāna, kas aptver simbiosomu, veidojas inficēto šūnu plazmatiskās membrānas invaginācijas un endocitozes ceļā, tā nodrošina selektīvu caurlaidību metabolītu apmaiņai starp citoplazmu un



**7.–1. attēls.** Nedeterminētie gumiņi uz *Medicago italica* saknēm, kas veidojušies simbiozē ar *Sinorhizobium meliloti*. Attēls no wikipedia.com.

## Simbiozes



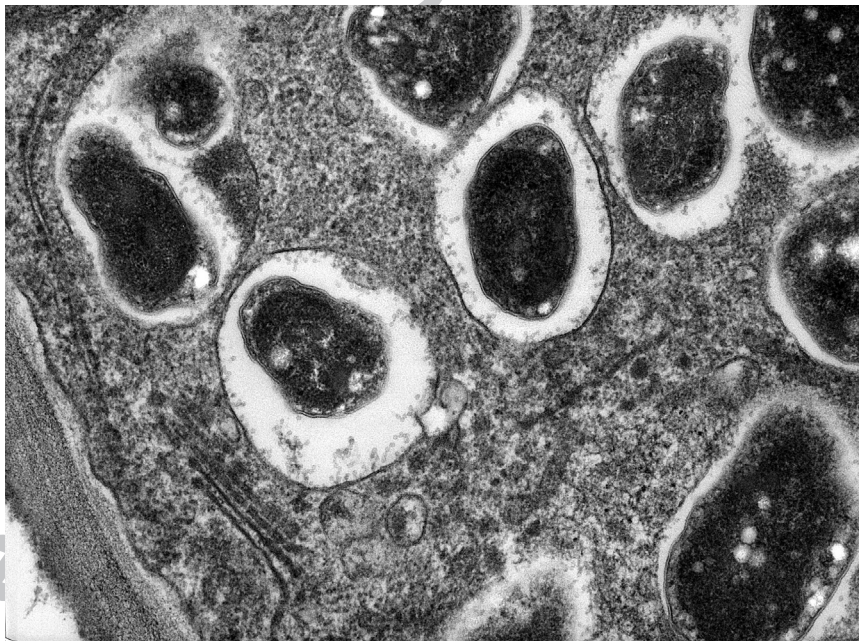
**7.-1. tabula.** Nedeterminēto un determinēto rizobiju veidoto sakņu gumiņu salīdzinājums

Parametrs	Nedeterminētie gumiņi	Determinētie gumiņi
Gumiņu loklaizācija	Iekšējā miza	Ārējā miza
Šūnu infekcijas struktūras	Infekcijas pavedieni	Infekcijas pavedieni un šūnu dalīšanās
Meristēma	Pastāvīgas	Nepastāvīgas
Bakteroīdu izmērs	Lielāks par baktērijām	Dažādi, parasti ne daudz lielāki par baktērijām
Peribakteroīdā membrāna	Viens bakteroīds uz simbiosomu	Vairāki bakteroīdi uz simbiosomu
Transportētie N <sub>2</sub> fiksācijas produkti	Parasti amīdi	Parasti ureīdi
Inficēto šūnu veids	Ar vakuolām	Bez vakuolām
Ģeogrāfiskā josta	Mērenā	Tropu līdz subtropu
Ģintis	<i>Medicago</i> , <i>Trifolium</i> , <i>Pisum</i> , <i>Lupinus</i>	<i>Glycine</i> , <i>Phaseolus</i> , <i>Vigna</i>
nod gēnu induktori	Flavoni, izoflavoni	Izoflavoni
Bakteroīdu polidijas līmenis	Poliploīdi	Diploīdi
Bakteroīdu dzīvotspēja augsnē	Nav	Ir

bakteroīdiem. Apmēram 20% no gumiņu kopējā tilpuma var aizņemt mazāka izmēra neinficētās šūnas, kuras ar plazmodesmām ir savienotas ar inficētajām šūnām. Plazmodesmas nodrošina organiskā oglekļa savienojumu transportu no neinficētajām šūnām uz inficētajām, kā arī, slāpekļa savienojumu pārvietošanu pretējā virzienā.

Bakteroīds satur nitrogēni, kas katalizē N<sub>2</sub> redukciju par NH<sub>3</sub>. Nitrogēnaze ir kompleksa, kas sastāv no diviem proteīniem, Fe-S-proteīna

nitrogēnazes-reduktāzes, kas pieņem elektronus no NADH un piesaista ATP, un Fe-Mo-proteīna, kas piesaista N<sub>2</sub>. Vienas N<sub>2</sub> molekulas fiksācijai nepieciešamas 12 līdz 16 ATP molekulas. Tā kā nitrogēnaze ir ļoti jutīga pret O<sub>2</sub>, tā koncentrācija gumiņos jāuztur zemā līmenī. No otras puses, O<sub>2</sub> ir nepieciešams aktīvo šūnu elpošanas procesu nodrošināšanai gan neinficētajās, gan bakteroīdus saturošajās šūnās, tāpēc tas tiek piegādāts šūnām saistītā veidā, ar leghemoglobīnu (tauriņziežiem)



**7.-1. attēls.** Transmisijas elektronu mikroskopijas attēls, kas parāda *Bradyrhizobium japonicum* veidotā gumiņa šķēsgriezumu uz *Glycine max* saknēm. Redzama inficētās šūnas daļa ar vairākām simbiosomām, kas katra satur vienu bakteroīdu. Attēls no wikipedia.com.

vai hemoglobīnu (Frankia simbiozēm). Līdz pat 35% kopējā šķīstošo proteīnu daudzuma gumiņos var veidot leghemoglobīns. Tā komponentu sintēzes enzīmi ir lokalizēti gan rizobiju, gan saimniekauga šūnās, kas veido gumiņus.

Lielākā daļa bakteroīdu fiksētā  $N_2$  izdalās kā  $NH_3$  peribakteroidajā telpā, tad  $NH_4^+$  veidā caur peribakteriālās membrānas sprieguma atkarīgajiem kanāliem.  $NH_3$  var pārvērsties arī par alanīnu. Inficēto šūnu citoplazmā ir lokalizēta gan glutamīna sintetāze, gan glutamīna 2-oksoglutarāta aminotransferāze, kas secīgi izveido glutamīnu un divas molekulas glutamāta. Galējie slāpekli saturošie produkti, kas eksportējas projām pa ksilēmu var būt vai nu amīni asparagīns un glutamīns, vai arī ureīdi alantoīns un alantojskābe. Pirmais gadījums ir tipisks sugām ar nedeterminētiem, pagarināti cilindrveidīgiem gumiņiem, kā, piemēram, *Pisum sativum*, *Medicago sativa*, *Trifolium repens*. Otrais gadījums ir raksturīgs sugām ar determinētiem sfēriskiem gumiņiem, kā, piemēram, *Phaseolus vulgaris* un *Glycine max*. Šiem augiem ureīdi ksilēmā ir konstatējami tikai tad, kad tie simbiotiski fiksē  $N_2$ , tāpēc tos var izmantot par  $N_2$  fiksācijas relatīvā daudzuma marķieriem. Pretēji tam, amīdu formā transportējošajiem augiem tie nav specifiski  $N_2$  fiksācijai.

Daudziem tauriņziežiem simbiotiskā  $N_2$  fiksācija ir būtisks reducētā slāpekļa avots un tas var būt robežās no 35 līdz 96% no kopējā uzņemtā slāpekļa daudzuma. Jāuzsver, ka simbiotiskās  $N_2$  fiksācijas īpatsvars ir atkarīgs no dažādiem faktoriem, no kuriem galvenais ir N pieejamība augsnē.

Nesimbiotiskas augu asociācijas ar  $N_2$  fiksējošajiem mikroorganismiem var būtiski palielināt augu ražu, it īpaši, ja N pieejamība augsnē ir zemā līmenī.  $N_2$  fiksējošie mikroorganismi, kas lokalizēti *Sacharum officinarum* stumbru apoplastā pēc būtības nepieder rizobijām, bet gan endofītiem to atšķirīgā dzīvesveida dēļ.

### 7.5.6.2. Mikorizas sēnes

Mikoriza ir augu-mikroorganismu mutuāliskās simbiozes raksturīgs piemērs, kur saimniekauga un sēnes mijiedarbības rezultātā sēnes hifas un auga īsās saknes izveido jaunu kompleksu orgānu, pašu

mikorizu. Ir vispārpieņemts, ka mikorizu simbioze konkrētajai augu sugai ir adaptīva īpašība, kas dod iespēju efektīvāk augt un vairoties suboptimālos apstākļos. Mutuāliskās mijiedarbība sglobālo nozīmi ekosistēmu līmenī raksturo, no vienas puses, mikorizas sēņu saņemtie 15 līdz 20% no fotosintēzē globāli fiksētā oglekļa un, no otras puses, saimniekauga gandrīz pilnīga apgāde ar slāpekli un fosforu. Uzskata, ka vismaz 80% sauszemes augu sugu veido mikorizas, to skaitā, daudzi lauksaimniecībā nozīmīgi kultūraugi. Molekulārās ģenētikas pētījumi liecina, ka mikorizu simbioze pastāv jau 350 līdz 460 miljonus gadu un ka tai ir bijusi kritiskā nozīme augu sauszemes kolonizācijas procesā.

Nemot vērā to, ka augu simbionti, kas piedalās mikorizas asociāciju veidošanā, aptver lielāko daļu sugu, un to daudzveidība atbilst augu taksonomiskajai daudzveidībai, ir galēji nepraktiski balstīt mikorizu klasifikāciju uz augu pamata. Šī iemesla dēļ esošā klasifikācijas sistēma balstās daļēji uz sēņu simbionta taksonomisko stāvokli, atdalot tās asociācijas, ko veido neseptētās Glomeromycota sugas un definējot to simbiozi par arbuskulārajām mikorizām (7.–8. tabula). Savukārt, septēto sēņu sugu veidotās asociācijas tālāk iedala gan pēc kolonizācijas un radīto struktūru veida, gan arī pēc sēņu simbionta un augu simbionta taksonomiskās piederības.

Plašākā mikorizu asociāciju veida, kas raksturīga Glomeromycota sēnēm, arbuskulāro mikorizu, nosaukums ir zināmā mērā kompromiss. Sākotnēji šo veidu apzīmēja kā vezikulāri-arbuskulāro mikorizu, bet izrādījās, ka ne visas asociācijas, kurās iesaistītas Glomeromycota sugas, veido vezīkulas. Tomēr, dažas no šīm asociācijām neveido arī arbuskulas. Pārējos asociāciju tipos, ko veido septētās sēnes, piedalās gandrīz visu bazīdiju sēņu (Basidiomycota) un daudzu asku sēņu (Ascomycota) kārtu sugas. Lielākā daļa mikorizu veidu ir t.s. endomikorizas, kas veido hifas arī augu šūnu iekšpusē. Šādas hifas neveidojošās mikorizu asociācijas apzīmē par ektomikorizām.

Būtiski, ka viena un tā pati sēņu suga var piedalīties divos vai vairākos atšķirīgos asociāciju tipos (arbutoidās un ektomikorizas, vai ekto- un endomikorizas, vai ekto- un orhideju mikorizas), atkarībā no augu simbionta sugas. Endo-, ektendo-

## 7.-1. tabula. Mikorizu veidu klasifikācija, īpašības un simbiot

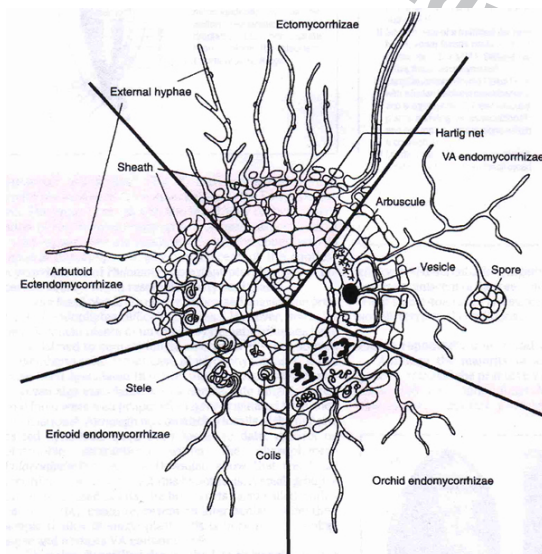
Veids	Septētas sēnes	Neseptētas sēnes	Iekššūnas kolonizācija	Mantija	Hartiga tīkls	Vezikulas	Saimniekaugs bez hlorofila	Sēņu taksoni	Augu taksoni
Arbuskulārā mikoriza	nē	jā	jā	nē	nē	jā/nē	nē	Glomeromycota	Bryophyta Pteridophyta Gymnospermae Angiospermae
Ektomikoriza	jā	nē	nē	jā	jā	nē	nē	Basidiomycota Ascomycota	Gymnospermae Angiospermae
Ektendomikoriza	jā	nē	jā	jā/nē	jā	nē	nē	Basidiomycota Ascomycota	Gymnospermae Angiospermae
Arbutoidā mikoriza	jā	nē	jā	jā/nē	jā	nē	nē	Basidiomycota	Ericales
Monotropoidā mikorizajā	jā	nē	jā	jā	jā	nē	jā	Basidiomycota	Monotropaceae
Erikoīdā mikoriza	jā	nē	jā	nē	nē	nē	nē	Ascomycota	Ericales Bryophyta
Orhideju mikoriza	jā	nē	jā	nē	nē	nē	jā	Basidiomycota	Orchidaceae

un erikoīdās mikorizas pārsvarā veidojas ar kokiem un krūmiem, retāk – ar lakstaugiem. Ektomikorizu galvenā atšķirīgā iezīme ir sēnes veidotā specifiskā struktūra, mantija, kas ieslēdz auga sakni. No mantijas atiet hifas, bet tās caurauž arī saknes audus, veidojot hifu savijumu starp saknes šūnām, t.s. Hartiga tīklu. Ektomikorizas raksturīgas tikai 3% augstāko augu sugu, ietverot galvenās mērenās joslas mežu koku sugas. Ektendomikorizu gadījumā mantija var būt būtiski reducēta vai tās var nebūt vispār. Hartiga tīkls parasti ir attīstīts, bet

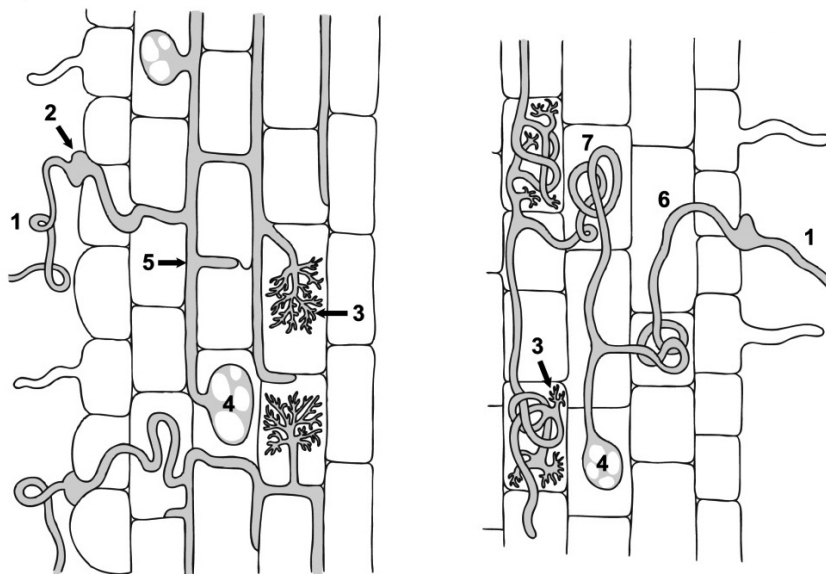
hifas ieiet saknes šūnās. Arbutoidajām mikorizām ir mantija, ārējās hifas un labi attīstīts Hartiga tīkls, kā arī, izteikti hifu tinumi auga šūnu iekšpusē. No morfoloģiskā viedokļa, trīs uzskaitītie mikorizu veidi ir visai līdzīgi.

Arbuskulāro mikorizu gadījumā izšķir divus galvenos morfoloģiskos (anatomiskos) tipus, ko 1905. gadā aprakstīja franču botāniķe ISOBEL GALAUD. *Arum*-tipa asociācijai, ko bieži novēro aktīvi augošu kultūraugu sakņu sistēmās, raksturīga strauja sēnes izplatīšanās saknes mizā, veidojot starpšūnu hifas, kas izvietojas labi attīstītās gaisa telpās (7.-0. attēls). Īsi sānu atzari iekļūst mizas šūnu apvalkus un zarojas šūnās iekšienē dihomotiski, veidojot raksturīgās arbuskulas. Lai arī var novērot atsevišķu hifu cilpu veidošanos eksodermas šūnu slānī, tās nav galvenais šī kolonizācijas veida komponents. *Paris*-tipa asociācijai raksturīga intensīva iekššūnas hifu cilpu attīstība, kuras izplatās tieši no vienas šūnas uz otru. Reizēm no šīm cilpām veidojas arbuskulām līdzīgi sazarojumi, bet starpšūnu hifas attīstās maz. Dažādām augu sugām dažādās attīstības stadijās var novērot būtiskas morfoloģiskās starpformas, kas kopumā veido dažādas pārejas starp abiem tipiem. Piemēram, atsevišķos gadījumos ir raksturīgas taisnas hifas, kas iet no šūnas uz šūnu, nevis pa starpšūnu telpām, kā tas ir *Arum*-tipa gadījumā.

Divu veidu mikorizas, monotropīdā un orhideju, ir asociācijas ar augiem, kuri visas vai daļas savas attīstības laikā ir bez hlorofila. Monotropīdās mikorizas morfoloģiski ir līdzīga



7.-1. attēls. *Xanthogaleruca luteola* (A) un tās izdētās olas (B) uz *Ulmus minor* lapām. Attēli no <http://forestpests.org>.



7.-1. attēls. *Xanthogaleruca luteola* (A) un tās izdētās olas (B) uz *Ulmus minor* lapām. Attēli no <http://forestpests.org>.

siepriekš minētajām trīs veidu mikorizām, jo tām ir labi attīstīta mantija un Hartiga tīkls. Piedevām, specializēta haustorijai līdzīga struktūra ieiet auga epidermas šūnās. Tā kā šīs pašas sēnes veido arī ektomikorizu asociāciju ar blakus esošajiem autotrofajiem augiem, uzskata, ka sēne saņem no tiem organiskās vielas un nodod tālāk monotropoidās mikorizas augu simbiotam. Šī iemesla dēļ augu simbiotu, kurš pilnībā ir heterotrofs, var uzskatīt par mikoparazītu (mikoheterotrofiju). Ņemot vērā šo augu vāji attīstītās saknes, jādomā, ka sēnes simbiots tos nodrošina arī ar ūdeni un minerālvielām.

Orhideju mikorizas gadījumā augu simbiots ir bez hlorofila vai nu visā attīstības laikā, vai arī tikai dīgstu un jauno augu stadijā. Šo iedalījumu atspoguļo arī atšķirības atbilstošajos sēņu simbiosantos – hlorofilu saturošo orhideju mikorizas veidojošās sēnes ir saprofīti no *Rhizoctonia* ģints, bet mikoparazitiskajām bezhlorofila orhidejām raksturīgās sēnes veido arī ektomikorizu asociācijas ar autotrofajiem augiem.

Asku sēnes mijiedarbībā ar ēriku dzimtas augiem veido mikorizu, kam raksturīgs intensīvs hifu tinums atpakaļ sīkajām saknēm, kas iespiežas arī sakņu šūnās, bet mantija neveidojas. Tā kā ēriku dzimtas augi bieži aug augsnēs, kur lielākā

daļa potenciālo barības vielu ir organiskā formā, ērikoīdajai mikorizai ir būtiska nozīme minerālvielu mobilizācijā un auga apgādē ar tām.

Arbuskulārās mikorizas (AM) ir visvairāk pētītais mikorizu simbiozes veids gan attiecībā uz tās izveidošanos un morfoloģiskās struktūras īpatnībām, gan arī jautājumā par simbiozes partneru fizioloģiskajām attiecībām, veidojot mutūalisko mijiedarbību. Šī iesmesla dēļ turpmāk tiks analizēti būtiski mikorizu fizioloģijas aspekti, izmantojot informāciju no AM pētījumiem. Jādomā, ka daudzas mikorizu darbības īpašības ir līdzīgas arī citu mikorizas tipu gadījumā.

Ir viennozīmīgi skaidrs, ka mikorizu simbiozes izveidošanās ir vairāku stadiju process, kura gaitā nepieciešama veiksmīga ķīmiskā komunikācija starp simbiotiem. Kā inokuls no sēnes puses var darboties gan sporas, gan jau izveidojušas hifas. Parasti simbiozes veidošanās procesā izšķir pirmsinfekcijas sporu dīgšanu un sēņu simbiota augšanu, kam seko apresorija veidošanās, iekļūšana saknes epidermā un endodermā, saknes mizas kolonizācija un ārpusaknes struktūru veidošanās. Sākot ar tiešu mehānisku kontakta izveidošanos starp sēnes un auga struktūrām, var novērot atbilstošas izmaiņas arī auga sakņu šūnās.

Visai pretrunīga informācija pieejama



jautājumā par to, vai auga sakņu izdalījumi ietekmē mikorizas sēņu sporu dīgšanu. Lai arī nav konstatēti tādi izdalītie ķīmiskie savienojumi, kas būtu kritiski nepieciešami sēņu dīgšanas uzsākšanai, atsevišķos gadījumos ir pierādīts, ka sakņi izdalījumi no potencilajiem saimniekaugiem veicina mikorizas sēņu sporu dīgšanu, bet izdalījumi no nesaimniekaugiem to kavē. Tomēr, sākot ar brīdi, kad spora ir izdīgusi un sākas hifu pirmsinfekcijas augšana un zarošanās, auga sakņu izdalītajiem savienojumiem ir būtiska nozīme sēnes attīstības stimulācijā. No *Lotus japonicus* izdalīts un identificēts strigolaktonu dabas zarošanās faktors (*branching factor*) 5-deoksi-strigols. Jau agrāk pierādīta seskviterpēnu laktonu nozīme parazītaugu sēklu dīgšanas veicināšanā, kas rāda parazītu "pirātisko" darbību, izmantojot eksistējošu mikorizu simbiozes veidošanās stratēģiju potenciālo saimniekaugu atrašanai. Pirmās gēnu ekspresijas izmaiņas sēņu šūnās pēc sakņu izdalījumu vai strigolaktonu izmantošanas var novērot jau pēc 0.5 līdz 1 h, bioķīmiskās izmaiņas – pēc 1.5 līdz 3 h, bet morfoloģiskās pārmaiņas saskatāmas pēc 5 h. Uzskata, ka arī sēnes simbiots piedalās ķīmiskajā komunikācijā, izdalot t.s. "Myc faktorus", kuri gan vēl nav identificēti.

Pāreja no pirmsinfekcijas fāzes uz infekcijas stadiju ir saistīta ar apresorija un iekļūšanas aparāta veidošanos sēņu simbiotam. Jādomā, ka atbilstošais iniciējošais signāls ir saistīts vai nu ar sēņu hifas kontaktu ar noteikta veida sakņu epidermas topogrāfiju, vai arī ar ķīmiskajiem signāliem no tās. Būtiski, ka arī sēnes izdalītie signālsavienojumi ir nepieciešami procesa veiksmīgai norisei. Iekļūšanas aparāta veidošanās līdz ar atbilstošām izmaiņām auga šūnās nodrošina sēņu hifas izkļūšanu cauri saknes epidermai, faktiski paliekot auga apoplastā, jo, vienlaicīgi ar atbilstošās sēnes struktūras formēšanos, auga epidermas šūna veido citoplazmas kolonnu, ko ietver membrānas un kas pieļauj apresorija iziešanu cauri šūnai.

Simbiozes izveidošanās kontekstā kritiski būtisks ir arī jautājums par to, kāpēc mikorizas sēnes, kurām ir daudz līdzīgu īpašību ar augu sēņu patogēniem, neinducē augu aizsargreakcijas. No vienas puses, mikorizas sēne haotiski neinvadē sakņu audus, bet gan izplatās stingri kontrolētā veidā cauri epidermas, subepidermas un mizas

šūnām, bet nekad neieiet saknes centrālajā cilindā. Jādomā, ka infekcijas procesa sākumā notiek īslaicīga atsevišķu augu aizsardzības reakciju mobilizācija, taču vēlāk tās ātri tiek apspiestas. Tā piemēram, notiek atsevišķu sekundāro metabolītu sintēzes gēnu ekspresijas aktivācija, taču sekojošais atbilstošās enzimatiskās aktivitātes pieaugums ir visai neliels, salīdzinot ar to, kāds notiek, reaģējot uz patogēniem. Lai arī vispārējās pretpatogēnu aizsargreakcijas neattīstās, arī nelielais aizsargreakciju indukcijas pieaugums var nodrošināt būtisku imūnās sistēmas aktivāciju un labāku aizsardzību pret sekojošu patogēnu uzbrukumu.

Starp jau izveidojušās mikorizu simbiozes partneriem pastāv divu veidu fizioloģiskā mijiedarbība. Eksistē divvirzienu vielu transporta sistēma, kas, pirmkārt, piegādā sēnes simbiota šūnām auga sintezētos organiskā oglekļa savienojumus un, otrkārt, apgādā auga šūnas ar augsnes minerālvielām, un tā ir simbiozes mutuālisma pamats.

Atsevišķas augu sugas var uzskatīt par fakultatīvi simbiotiskām, jo tās var veiksmīgi eksistēt arī bez to sakņu kolonizācijas, ja vien augsnes minerālvielu pieejamība ir pietiekama. Pretstatā tam, visas AM sēnes ir jāuzskata par obligāti simbiotiskām, jo tām nepieciešami auga fotosintēzes produkti. Nav pierādījumu, ka jebkāda no AM sēņu sugām spētu piemēroties saprofitiskam dzīves veidam, bet to vairošanās vienību spēja attīstīties bez auga simbiota klātbūtnes ir visai ierobežota. Pirmssimbiotiskajā stadijā sporas un hifu fragmenti izmanto tajās uzglabāto trehalozi un lipīdus augšanas nodrošināšanai.

Savstarpējais vielu apmaiņas process starp simbiozes partneriem notiek ar simbiotisko saskarsmes virsmu starpniecību, kuras var veidoties gan saknes mizas starpšūnu telpā, gan šūnu iekšienē, piedaloties arbuskulām, hifu cilpām, vai arbuskulu cilpām. Lai arī šīm struktūrām var būt atšķirīga uzbūve un sastāvs, principiālais darbības mehānisms visos gadījumos ir vienāds. Pārneses struktūras veido abu partneru plazmatiskās membrānas, ko atdala apoplasta kompartments, kas var saturēt šūnapvalka materiāla fragmentus. Tā kā starp partneriem nepastāv citoplazmas nepārtrauktība, vielu pārvietošana jebkurā no

virzieniem iespējama tikai secīgas un kontrolētas izplūdes (no viena partnera) un ieplūdes (otrā partnerī) rezultātā. Tā kā arī šie transporta procesi pakļaujas ķīmiskā potenciāla gradientam, vielu pārvietošanās var notikt pasīvi difūzijas ceļā, ja partnera šūnās nonākušās molekulas tiek aktīvi iesaistītas metabolismā un pārvērstas par cita veida savienojumiem. Iespējams arī, ka pasīvo izplūdi papildina aktīva ieplūde ar atbilstošu pārnēsējsistēmu starpniecību. Uzskata, ka *Arum*-tipa mikorizām galvenā C apmaiņas vieta ir arbuskulas, taču iespējams, ka arī starpšūnu hifas sadarbībā ar sakņu mizas šūnām veido saskarsmes virsmas.

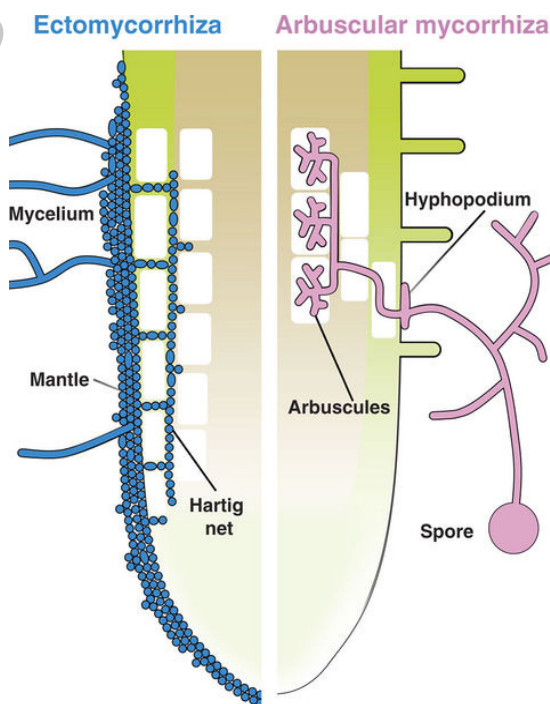
Ar mikorizētu augu saknēm saistītā sēņu biomasa sastāda 3 līdz 20% no sakņu kopējās masas, taču, ņemot vērā arī ārpusakņu hifas un sporas, šī proporcija varētu būtiski palielināties. Ņemot vērā šo attiecību, nav pārsteigums, ka mikorizālu augu saknes saņem proporcionāli vairāk fotosintātu nekā tas ir nemikorizāliem augiem. Kopumā mikorizas var saņemt un izmantot līdz pat 20% no kopējā fotosintētiski fiksētā CO<sub>2</sub> daudzuma.

Attiecībā uz minerālvielu uzņemšanu jāatzīmē, ka mikorizālā augā tā var notikt pa diviem potenciāliem ceļiem – tieši no augsnes vai arī no sēņu simbionta. Otrais ceļš ir ievērojami sarežģītāks, jo tas ir atkarīgs no trīs atsevišķiem procesiem: minerālvielu uzņemšanas no augsnes sēņu micēlijā, pārvietošanas no ārpusakņu hifām uz sakņu audos izvietotajām sēnes struktūrām (hifas, arbuskulas un cilpas), pārnese no sēnes uz auga struktūrām. Tā kā ārpusakņu hifas var būt izvietotas būtiskā attālumā no sakņu zonas, un tās ir blīvāk izvietotas augsnē, tas palielina minerālvielu pieejamības iespēju. Bez tam, hifas to mazākā diametra dēļ (2 līdz 10 μm, salīdzinājumā ar >300 μm saknēm) var iespiesties augsnes porās, kas saknēm nav aizsniēdzamas.

Vislabāk pierādītais mikorizas ieguldījums auga minerālās barošanās nodrošināšanā attiecas uz fosforu uzņemšanu, it īpaši, ņemot vērā P ierobežoto kustīgumu augsnē un spēju to imobilizēt no mikroorganismu puses vai arī dzelzs, alumīnija un kalcija fosfātā veidā. Arī cinka, kurš ir ar ierobežotu kustīgumu un var trūkt dažu veidu augsnēs, un vara gadījumā parādīta mikorizas nozīme auga apgādē ar šiem joniem. Pēdējā laikā parādās arī aizvien vairāk pierādījumu tam, ka mikorizācija

veicina gan amonija, gan nitrāta uzņemšanu, būtiski piedaloties slāpekļa apgādē. Saprotams, ka mikorizācijas pozitīvā ietekme visbūtiskāk redzama ar minerālvielām nabadzīgās augsnēs, bet optimāla nodrošinājuma gadījumā kolonizācijai var būt pat būtiski negatīva ietekme.

Ektomikorizu gadījumā saknē veidojas trīs jauni strukturālie komponenti – sakni ietveroša sēnes mantija, labirintveida hifu tīkls starp epidermas un mizas šūnām (Hartiga tīkls) un augsnē augošs ārējais micēlijs, kas veido saistību ar sēņu auglķermeņiem (sporoķerpiem; 7.–0. attēls). Ektendomikorizas gadījumā novērojama hifu iespiešanās šūnu iekšpusē. Dažādu sugu mikorizu gadījumā var novērot būtiskas atšķirības attiecībā uz atsevišķo struktūru proporcionālo sastopamību. Hartiga tīkls nodrošina kontakta zonu starp simbiontiem. Lielākajai daļai segsēkļu tas iestiepjas tikai epidermas šūnās (piemēram, *Eucalyptus*, *Alnus*, *Betula*). Savukārt, kailsēkļiem Hartiga tīkls ieiet dziļāk par epidermu, parasti ietverot arī vairākas mizas šūnu kārtas, reizēm pat līdz endodermai. Hartiga tīkla kopējā masa tomēr



7.–1. attēls. *Xanthogaleruca luteola* (A) un tās izdētās olas (B) uz *Ulmus minor* lapām. Attēli no <http://forestpests.org>.

ir visai maza, salīdzinot ar mantijas masu, kura var būt pat līdz 40% no visas saknes masas. Mantija darbojas kā barības vielu uzglabāšanas vieta.

Visām orhidejām raksturīga nefotosintezējošā fāze, kad tās ir atkarīgas tikai no ārēja barības vielu avota, ieskaitot arī organiskā oglekļa savienojumus. Izmēros niecīgās orhideju sēklas satur tikai ļoti mazu daudzumu proteīnu un lipīdu un praktiski gandrīz nemaz ogļhidrātu. Atsevišķu sugu sēklās var novērot cietes graudus. Orhideju sēklām ar nediferencētajiem dīgļiem nonākot mitrā vidē, tās uzņem ūdeni un nedaudz piebriest, bet dīgļis parasti neattīstās tālāk, ja vien nesāņem ogļhidrātus no ārpusē vai arī neizveido simbiozi ar atbilstošu mikorizas veidojošo sēni. Interesanti, ka sēklas nespēj izmantot proteīnu un lipīdu rezerves, un cieti saturošās sēklas arī to neizmanto. Dažām sugām iespējams panākt pieaugušu augu izveidošanos, piegādājot sēklām ogļhidrātus un nepieciešamos vitamīnus, bet augšana ir izteikti lēna. Šo iemeslu dēļ uzskata, ka kolonizācija ar mikorizu veidojošo sēni ir obligāts priekšnoteikums orhideju sēklu dīgšanai un dīgstu attīstībai.

Lielākā daļa pētījumu par orhideju sugu audu kolonizāciju ir veikti monoksēniskā kultūrā ar emrbioīdiem orhideju audiem, protokormiem. Šādā sistēmā var vienlaicīgi novērot trīs dažādu veidu mijiedarbības ar atšķirīgiem rezultātiem, kas uzsver dinamisko un salīdzinoši nesatbilo sēnes-auga asociācijas raksturu. Pirmkārt, attīstoties mikorizālai mijiedarbībai, veidojas sēnes hifu tinumi mizas šūnās, pelotoni, kas vēlāk tiek lizēti. Otrkārt, attīstoties parazitiskai mijiedarbībai, sēnes hifas neorganizēti ieaug protokorma audos, kam seko tā bojāeja. Treškārt, rezistentas auga reakcijas gadījumā sēne tiek izslēgta no auga audiem. Simbiozes veiksmīga attīstība sākas ar hifu iespiešanos protokormā caur suspensoru vai epidermas matiņiem. Hifas ieiet šūnās caur citoplazmu un tās aptver plāns citoplazmas slānītis. Tālāk hifas izplatās pa visu protokormu no šūnas un šūnu, vienlaicīgi notiekot dažādām izmaiņām invadētajās šūnās, tai skaitā, izzūdot cietes graudiem.

Mikoheterotrofie augi daudzējādā ziņā ir līdzīgi parazitiskajiem augiem, kas nesatur hlorofilu un ir saistīti ar citu augu saknēm un saņem no tiem organiskās vielas un reizēm arī minerālvielas un



**7.–1. attēls.** Mikotrofā orhideja *Neottia nidus-avis* ir heterotrofs augs, kas barojas no mikorizas sēnēm. Attēls no *Wikipedia*. Autors IVAR LEIDUS.

ūdeni. Mikoheterotrofie augi izmanto mikorizu simbiozi nepieciešamo barības vielu iegūšanai un ilgu laiku tika uzskatīti par saprofītiem. Saprotams, ka šāda situācija ir iespējama tikai tāpēc, ka sēņu simbionts atrodas mikorizālās attiecības arī ar kādu autotrofu augu sugu (t.s. trīspusējā simbioze). Kopumā zināmas apmēram 400 šādu augu sugas, bet taksonomiski vislielākā grupa ir Orchidales kārtā. Bez tam, mikoheterotrofās ir visas sugas ēriku dzimtas Monotropoideae apakšdzimtās. Monotropīdo mikorizu gadījumā tipiski atšķirīgā morfoloģiskā struktūra ir tapām līdzīgu struktūru veidošanās sakņu ārējās šūnās. Tapu veido sēnes hifas iekapsulācija ar auga šūnapvalka palīdzību. Mikorizas attīstības pēdējā stadijā hifas tapas gals atveras un sēnes materiāls nonāk saknes epidermas šūnā, bet paliek ieslēgts membrānas maisā, ko veido

šūnas plazmatiskā membrāna.

Pilnībā mikoheterotrofajām orhidejām var novērot divu veidu sēnes kolonizāciju. Lielākajai daļai sugu hifu peletoni ir līdzīgi tiem, kādi raksturīgi hlorofilu saturošajām orhidejām. Hifu savijumi intensīvi veidojas sakņu mizas ārējās šūnās, bet to nav epidermas slāni. Noteiktā attīstības stadijā notiek hifu līze un to satura uzņemšana auga šūnās. Otra veida kolonizācijas gadījumā hifu izplatīšanās ir ierobežota mizas vidējā slānī, kur veidojas auga šūnapvalku iekapsulējoši izaugumi. Tā rezultātā izveidojas struktūra, kas atgādina monotropoidās mikorizas tapas. Hifa sabruk, notiekot tās gala līzei un saturam izdaloties auga šūnās. Tomēr, pašlaik nav pierādījumu, ka aprakstītie mehānismi ir sasīti ar barības vielu iegūšanu auga vajadzībām. Jāpieņem, ka organiskā oglekļa piegāde no sēnes mikoheterotrofajam partnerim notiek ar fizioloģiski aktīvu saskares virsmu starpniecību.

Pēdējos gados samērā plaši aprakstīta mikorizas palīgaktīvu (*mycorrhiza helper bacteria*) esamība, kas pirmo reizi novērota 1979. gadā. Šo baktēriju klātbūtne var veicināt AM, ektomikorizas un arī orhideju mikorizas attīstību. Tajā pašā laikā, citi baktēriju izolāti mikorizu veidošanos var arī apspiest. Mikorizu palīgaktīvas ir izolētas gan no augsnes, gan no mikorizas struktūrām. AM gadījumā tās ir aktinomicētes, pseudomonādas, *Alcaligenes*, *Aceobacter*, *Azospirillum*, *Klebsiella*, *Bradyrhizobium* un *Rhizobium*, bet ektomikorizu gadījumā galvenokārt fluorescentās pseudomonādas un *Bacillum*, kā arī, *Burkholderia*, *Rhodococcus* un *Streptomyces*. Palīgaktīvas var veicināt mikorizas infekcijas attīstību dažādās tās stadijās. Tā piemēram, to izdalījumi veicina sēņu sporu dīgšanu un hifu augšanu. No *Streptomyces* sp. izolēts auksīnam līdzīgs savienojums auksofurāns, kura veidošanās pastiprinās mikorizas sēnes klātbūtnē un kurš 1 nM līdz 1 μM koncentrācijā stimulē tās augšanu.

### 7.5.6.3. Endofiti

Atbilstoši definīcijai, simbiotiskie endofiti ir tādi mikroorganismi (parasti baktērijas vai sēnes), kuru dzīves vide ir augu audi un kuri tur pavada būtisku savas individuālās dzīves laiku, neizraisot redzamus simptomus. Endofiti ir ļoti plaši izplatīti

un ir atrasti visās līdz šim pētītajās augu sugās, tie ir sastopami praktiski visās auga daļās (lapās, stumbros, ziedos, saknēs). Vienā konkrētās sugas auga lapā var vienlaicīgi atrast daudz sugu endofitus, gan baktērijas, gan sēnes. Tā piemēram, no četrām kviešu (*Triticum aestivum*) šķirnēm kopā izolēti 50 sēņu taksoni, bet no trīs *Acer saccharum* koku audzēm – 27 taksoni. Tradicionāli, ņemot vērā arī funkcionālās atšķirības, augu endofitus atsevišķi analizē kā baktēriju un sēņu grupas, ņemot vērā arī pēdējās grupas iedalījumu graudzāļu endofitos un citās endofitiskajās sēnēs, kā arī, bieži izdalot arī sakņu sēņu endofitus jeb t.s. tumšos septētos endofitus.

Endofītu izplatīšanās var notikt vai nu vertikāli (tieši no saimniekauga uz tā pēcteci) vai horizontāli (starp saimniekauga individiem). Vertikālās izplatīšanās gadījumā sēņu endofitus uzskata par steriliem un tie izplatās sēņu hifu veidā ar saimniekauga sēklām. Endofītiem, kas izplatās horizontāli, tas notiek no auga uz augu ar vēja vai kukaiņu vektoru starpniecību bezdimuma vai dzimuma sporu veidā. Tā kā sterilie endofiti ir pilnībā atkarīgi no saimniekauga, šī mijiedarbība parasti ir mutuālistiska. Šādā gadījumā jāsaskata endofīta pozitīvā ietekme uz saimniekauga funkcionalitāti. Neizdalot atsevišķas saimniekaugu/endofītisko sēņu grupas, kopējo labvēlīgo endofītisko sēņu ietekmi var iedalīt sekojošās kategorijās: (1) uzlabo saimniekauga izturību pret nelabvēlīgiem abiotiskajiem vides apstākļiem, (2) paaugstina izturību pret augēdājiem, (3) samazina uzņēmību pret slimībām, (4) paplašina saimniekauga ģeogrāfiskās izplatības teritoriju, (5) palielina augšanu.

Ņemot vērā evolucionāro radniecību, taksonomiju, saimniekaugu diapazonu un ekoloģiskās funkcijas, augu sēņu endofitus iedala C-endofitos (endofiti pieder asku sēņu Clavicipitaceae dzimtai) jeb graudzāļu endofitos un vairākās grupās citu endofītu, kas nepieder Clavicipitaceae dzimtai (7.–0. tabula). C-endofiti ir visbiežāk un labāk izpētītā grupa, kuras sugas taksonomiski ir radniecīgas, kultivējot nepieciešami īpaši apstākļi un tās veido simbiozi ar C<sub>3</sub> un C<sub>4</sub> graudzālēm. Izplatoties tikai vertikāli, C-endofiti pāriet uz saimniekauga pēcteci tikai ar to sēklām. Būtiska šīs grupas endofītu iezīme ir



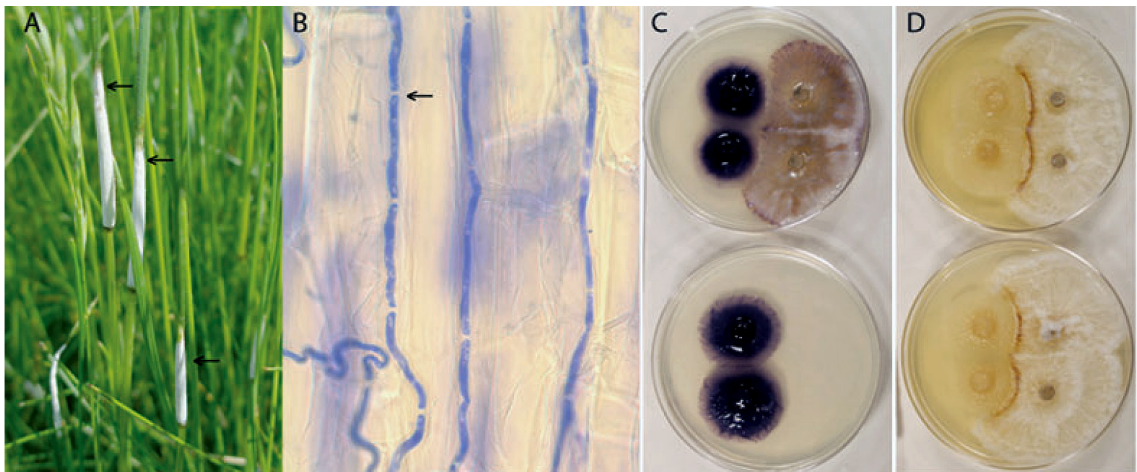
**7.–1. tabula.** Simbiozes kritēriji sēņu endofītu grupu klasifikācijai

Kritērijs	1. tips	2. tips	3. tips	4. tips
Saimniekauga specifiskums	Šaurs	Plašs	Plašs	Plašs
Kolonizētās daļas	Dzinums (rizoms)	Dzinums, sakne, rizoms	Dzinums	Sakne
<i>In planta</i> kolonizācija	Intensīva	Intensīva	Ierobežota	Intensīva
<i>In planta</i> daudzveidība	Zema	Zema	Augsta	Nezināma
Izplatīšanās	Vertikāla (horizontāla)	Vertikāla, horizontāla	Horizontāla	Horizontāla

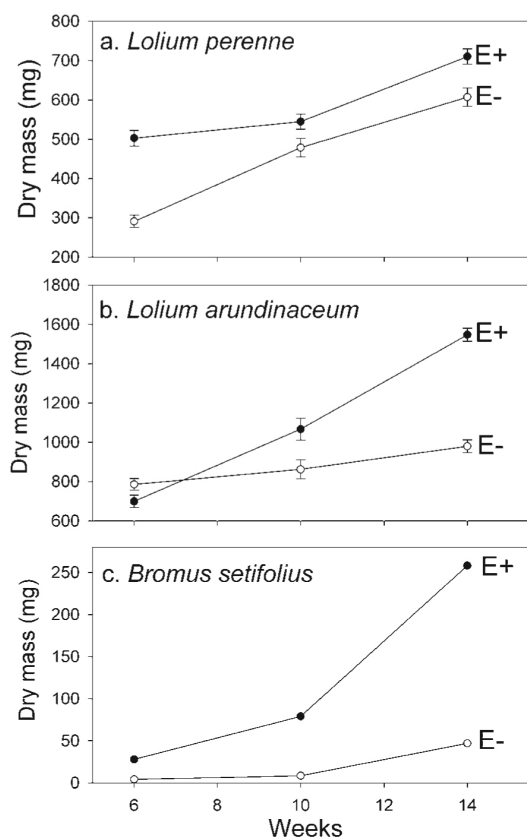
intensīva dzinuma un rizoma audu kolonizācija. Sēņu endofītus, kuri pēc īpašībām ir līdzīgi, bet nav piederīgi Clavicipitaceae dzimtai, iedala 2. grupā (7.–0. tabula). Tie var būt sastopami visās auga daļās, kur veido intensīvu kolonizāciju, un var izplatīties gan horizontāli, gan vertikāli. Savukārt, dzinumiem specifiski endofīti ar nelielu kolonizācijas intensitāti, kas var izplatīties horizontāli, tiek iedalīti 3. grupā, bet sakņu endofīti ar intensīvu kolonizāciju – 4. grupā. C-endofīti jeb Clavicipitaceae dzimtai piederošie endofīti atklāti jau 19. gadsimtā *Lolium* ģints graudzāļu sēklās. Jau tajā laikā izvirzīja hipotēzi par endofītu saistību ar graudzāļu toksiskumu zālējājiem, taču eksperimentāli pierādījumi tai parādījās tikai 1970-os gados. Uzskata, ka 20 līdz 30% visu graudzāļu sugu ir endofītiski simbiotiskas. Vēsās sezonas ( $C_3$ ) graudzālēm veidojas simbioze ar *Epichloë* ģints sugām (anamorfs *Neotyphodium*), un sēņu micēlijs sastopams augu starpšūnu telpā lapu makstīs, stumbros un rizomos, kā arī, retāk

uz lapu plātņu virsmas (7.–0. attēls). Attīstoties ziediem, sēne veido micēliju (stromu) uz ziedošā dzinuma ar konīdijiem un pēc tam askokarpiem ar askusporām. Stromas veidošanās var aizkavēt zieda attīstību, tādējādi negatīvi ietekmējot saimniekauga vairošanos. Atsevišķas *Epichloë* sugas neveido dzimumstadiju un izplatās tikai ar auga sēklām, micēlijam ieaugot olšūnās un kolonizējot sēklu dīgļi. Arī bezdzimumiskajām *Neotyphodium* sugām, kas attīstījušās no *Epichloë*, parasti ir pozitīva ietekme uz saimniekauga vairošanos, palielinot vārpu un sēklu daudzumu.

Salīdzinot dažādu graudzāļu sugu augu augšanu, kas ir inficēti ar endofītiem un aug bez to klātbūtnes, parasti konstatē būtiski uzlabotu augšanu endofītu klātbūtnē (7.–0. attēls). Tomēr, jāņem vērā vides ietekme uz iespējamo augšanas un fizioloģisko rādītāju uzlabošanās. Tā piemēram *Festuca arizonica* fotosintēzes intensitāte endofītu klātbūtnē samazinās optimālas ūdens pieejamības apstākļos, bet palielinās augsnes sausuma situācijā,



**7.–1. attēls.** (A) *Epichloë* typhina on fine fescue. (B) Endophytic mycelia of *Neotyphodium* sp. showing characteristic septa (arrow). (C) Accumulation of superoxide in PDA culture of fine fescue endophyte (*E. typhina*) growing alone or confronted to *Diplodia* sp. (up).. Attēls no [0].



**7.-1. attēls.** Accumulation of dry mass (mean  $\pm$  SE) in endophyte-infected (E+) and uninfected (E-) plants of (a) *Lolium perenne* (perennial ryegrass), (b) *Lolium arundinaceum* (tall fescue), and (c) *Bromus setifolius* over a 14-week growth period. (a) and (b) adapted from Clay (1987b); (c) adapted from Novas et al. (2003).

un līdzīgas atšķirības novērojamas arī attiecībā uz augšanas intensitāti. Citos gadījumos, piemēram, *Lolium perenne* un tās simbionta *Neotyphodium lolii*, endofītu klātbūtnē augiem ir lielāks fotosintēzes ātrums, intensīvāka transpirācija un ziedu skaits neatkarīgi no ūdens pieejamības augsnē.

Otra iespējami pozitīvā ietekme uz saimniekaugu ir C-endofītu spēja sintezēt savienojumus, kas aizsargā augu pret augēdājiem. *Lolium arundinaceum* endosimbionta *Neotyphodium coenophalium* sintezētie alkaloidi Ziemeļamerikā un *Lolium perenne* endosimbionta *Neotyphodium lolii* alkaloidi Jaunzēlandē un Austrālijā izraisījuši būtiskus un plašus mājlopu saindēšanās gadījumus pagājušā gadsimta vidū. *Epichloë* un *Neotyphodium*

endofīti sintezē četru grupu alkaloidus: (1) pirolizidīna alkaloidus lolīnus; (2) ergota alkaloidus klavīnus, ergovalīnu, lizergskābi, ergopeptīnus; (3) piropirazīna alkaloidu peramīnu, (4) indola diterpēnu alkaloidu lolitremu. Ja peramīns ir aktīvs tikai pret bezmugurkaulniekiem un lolīns – pret bezmugurkaulniekiem un sīkajiem mugurkaulniekiem, tad ergota alkaloidi un lolitremi ir aktīvi gan pret zīdītājiem, gan kukaiņiem.

Sakņu endofīti parasti ir sēnes, kas kolonizē saknes, bet neveido tipiskās mikorizai raksturīgās struktūras, kā arī, neizraisa augam slimības simptomus. Lielāku daļu šādu endofītu iedala 4. grupā un tie pieder Ascomycota un mikorizas neveidojošajām Basidiomycota no Sebaciales kārtas. Polifilētisku sakņu endofītu grupu apzīmē par tumši septētājiem endofītiem, jo tiem rakstuīgas melanizētas hifas. Visbiežāk tumši septētie endofīti sastopami kailsēkļu saknēs (Pinaceae), galvenokārt boreālajos un alpīnajos biotopos.

Augu endofītiskās baktērijas parasti izolē no vizuāli veselu augu augiem, kuru virsma pirms tam ir sterilizēta. Līdzīgi kā ar sēņu endofītiem, arī baktēriju endofīti ir lokalizēti dažādos auga orgānos un var tikt nodoti no paaudzes uz paaudzi ar sēklām, vai arī tie var nonākt augu audos no apkārtējās vides. Būtiski, ka bakteriālo endofītu sabiedrība konkrētās sugas auga audos ir specifiska un atšķirīga no tās, kāda ir rizosfērā. Salīdzinot sakņu bakteriālo endofītu sugu sastāvu var konstatēt, ka tā parasti ir būtiski (apmēram 10 reizes) mazāka nekā apkārtējā rizosfērā. Visai atšķirīgus rezultātus par endofītisko baktēriju daudzveidību augu audos iegūst, izmantojot kultivēšanas metodes un molekulārās analīzes metodes, jo daudzi endofīti pieder t.s. nekultivējamajiem mikroorganismiem. Ar molekulārajām metodēm noteikto dažādo baktēriju ģinšu skaits parasti ir būtiski augstāks. No apses virzemes daļām izolētas 53 dažādu ģinšu baktērijas, no risu saknēm – 52, bet no 12 kartupeļu šķirnēm pat 238 ģintis. Jāņem arī vērā, ka daļa endofītisko baktēriju varētu būt identiskas ar augu augšanu veicinošajām rizobaktērijām, kas tuvāk apskatītas nākamajā sadaļā.

#### 7.5.6.4. Labvēlīgie augsnes mikroorganismi

Līdztekus samērā labi izpētītajai atsevišķu

taksonu augu simbiozei ar  $N_2$  fiksējošajām baktērijām, rizosfērā eksistē ļoti liela baktēriju daudzveidība, kurām var būt labvēlīga ietekme uz augu augšanu un attīstību. Augiem labvēlīgās augsnes baktērijas parasti dēvē par augu augšanu veicinošajām rizobaktērijām (angl. *plant growth promoting rhizobacteria*, PGPR). Pozitīvā ietekme var būt tieša, veicinot auga augšanu vai inducējot sistēmisko rezistenci ar noteiktu baktērijas izdalīto savienojumu starpniecību, kā arī, veicinot barības vielu pieejamību un uzņemšanu, kā arī, tā var būt netieša, samazinot patogēno organismu kaitīgo ietekmi. Analizējot atsevišķu mikroorganismu izolātu iespējamo labvēlīgo ietekmi uz augiem jāņem vērā, ka dabiskos apstākļos attiecību raksturu starp mikroorganismiem un auga saknēm rizosfērā nosaka sugu daudzveidības kompleksā ietekme caur sarežģītu ķīmisko un molekulāro signālu sistēmām. Līdz ar to, ir grūti izdarīt pamatotus secinājumus par iespējamo mutuālisko mijiedarbības raksturu uz atsevišķu pētījumu pamata. No otras puses, šāda informācija var būt noderīga praktiskās augu aizsardzības, vajadzībām, izstrādājot jaunus biomēslojumus un augu bioloģiskās aizsardzības līdzekļus.

Labi zināmi PGPR piemēri ir saistīti ar sugām un izolātiem no ģintīm *Arthrobacter*, *Azoarcus*, *Azospirillum*, *Bacillus*, *Burkholderia*, *Enterobacter*, *Gluconacetobacter*, *Herbaspirillum*, *Klebsiella*, *Previbacillus*, *Pseudomonas*, *Serratia*.

Tiešā ietekme uz augu augšanu var būt saistīta ar (1) baktēriju spēju izmainīt augu hormonu koncentrāciju, (2) asimbiotiski fiksēt gaisa  $N_2$ , (3) padarīt augam pieejamu fosforu un citus minerālelementus. Vairāki *Bacillus subtilis* un *Pseudomonas* spp., *Rhizobium* spp., *Azospirillum* spp. izolāti sintezē indol-3-etilkskābi un izdala to apkārtējā vidē augstā koncentrācijā (5 līdz 5 mg mL<sup>-1</sup>), bet tā ietekme uz augšanu nav viennozīmīga un ir atkarīga gan no koncentrācijas, gan augu jutības pret hormonu. Giberelīnus sintezē *Azotobacter diazotapicus*, *Herbaspirillum seropedicae*, *Bacillus pumilus* u.c. Savukārt, *Pseudomonas fluorescens* un *Paenibacillus polymyxa* sintezē citokinīnus. Atsevišķas baktērijas, piemēram, *Pseudomonas putida*, *Enterobacter cloacae* u.c. izdala apkārtējā vidē enzīmu 1-aminociklopropān-1-karboksilskābes (ACC) dezamināzi, kas hidrolizē etilēna tiešo

priekštecī ACC un neļauj tai pārvērsties par etilēnu, tādējādi samazinot audos izdalāmā etilēna daudzumu un tā augšanu inhibējošo efektu.

Fosforu šķīdinošās baktērijas izdala augsne organiskās skābes un fosfatāzes, kas pārvērs tur atrodošos nešķīstošos fosfora sāļus šķīstošos monobāziskos un dibāziskos jonos. Ši iemesla dēļ vairākas fosfātus šķīdinošās baktērijas (*Bacillus licheniformis*, *Bacillus megaterium*, *Enterobacter agglomerans*, *Pseudomonas putida*) var uzskatīt par PGPR. Atsevišķām baktērijām, piemēram, dažām *Bacillus* līnijām, piemīt spēja ne tikai šķīdināt fosfātus, bet arī fiksēt gaisa  $N_2$ .

Bez augu inducēto sistēmisko rezistenci ierosinošās aktivitātes, PGPR ražo arī metabolītus ar tiešu pretsēnu aktivitāti (amfizīns, kamozamīns, digomicīns A, oomicīns A, fenoziņa-1-karbonskābe, piheterīns u.c.). Daudziem no tiem ir aktivitāte gan *in vitro*, gan *in vivo*. Tā piemēram, 2,4-diacetilfloroglucinola uzkrāšanās kviešu augu rizosfērā korelē ar esošo baktēriju populācijas blīvumu un to spēju kolonizēt auga saknes. Savukārt, *P. fluorescens* izolāts 2-79 un *P. gureofaciens* izolāts 3084 ražo fenazīna derivātu, kas apspiež *Gaeumannomyces graminis* var. tritici infekciju kviešiem, bet *P. fluorescens* izolāts CHA0 ražo HCN, 2,4-diacetilfloroglucinolu un pioluturīnu, kas inhibē vairāku sēņu patogēnu attīstību un arī to izraisīto slimību attīstību.

Slimību apspiešana var būt saistīta arī ar PGPR sintezētajiem lītiskajiem enzīmiem. *Banksia grandis* sakņu puvi, ko izraisa *Phytophthora cinnamomi*, veiksmīgi noverš celulāzi producējoš *Micromonospora carbonaceae* izolāts. *Phytophthora fragariae* var. *rubi* izsaukto aveņu sakņu puvi apspiež dažādas glikanāzes veidojošas aktinomicētes. Arī hitinolītiskos enzīmus ražojošās baktērijas (*Bacillus cereus*, *Enterobacter agglomerans*) var veiksmīgi samazināt fotopatogēna *Rhizoctonia solani* bojājumus.

#### 7.5.6.5. Apputeksnētāji

Apmēram 2/3 visu ziedaugu apputeksnē kukaiņi vai, daudz retāk, arī citi dzīvnieki (putni un sikspārņi). Apmaiņā pret putekšņu pārnesanu augi apgādā apputeksnētājus ar barības vielām nektāra un putekšņu veidā. Nektārs līdz pat

50% var sastāvēt no cukura, bet putekšņus par 15 līdz 60% veido proteīni, tāpēc tie ir nozīmīgs barības vielu avots. Šī iemesla dēļ ziedaugu un tos apputeksnējošo kukaiņu attiecības ir izteikti mutuālisma piemērs. Tomēr, partneru savstarpējās atkarības pakāpe un specializācijas līmenis dažādos konkrētos gadījumos var būt visai atšķirīgs. Vienā attiecību spektra galā ir augsti specializētas attiecības, kuru partneri viens bez otra nevar izdzīvot, kā, piemēram, vīgu un lapseņu simbiozes gadījumā. Otrā spektra galā ir tiri antagoniskas attiecības, kā, piemēram, starp dažām *Ophrys* ģints orhidejām un to apputeksnētājiem, kuras izmanto dzimumfermonus kā pievilināšanas signālus.

Augu ziedu formas, krāsas un smaržas daudzveidību saista galvenokārt ar nepieciešamību pievilināt apputeksnētājus. Šie signāli darbojas dažādos attālumos: ja smarža ir nozīmīga lielā attālumā, kā arī, naktī ziedošiem augiem, krāsa un forma ļauj orientēties galvenokārt vidējā attālumā un tuvumā. Ziedu smaržu veido izoprenoīdi (pārsvārā mono- un seskviterpēni), taukskābju derivāti un fenolu dabas savienojumi.

Uzskata, ka auga izdalītais nektārs darbojas kā atlidzība apputeksnētājam. No auga puses, tas ir gan apputeksnētāju pievilinošais faktors, gan zaudējums no tā sintēzei izmantoto resursu viedokļa. Savukārt, no apputeksnētāja puses, nektārs ir barības avots, kas daudzām specializētām sugām ir vienīgais. Augam nektārs jāsarāžo pietiekamā daudzumā, lai apputeksnētājs tiktu pievilināts, taču ne tik daudz, lai kukainis neizvēlētos apmeklēt citus šīs pašas sugas augus. Nektāra sekrēcijas ātrums mainās atkarībā no diennakts laika, sezonas, kā arī no tā, kādai apputeksnētāju sugai augs dod priekšroku. Dažu sugu augi "krāpjas" tādējādi, ka atsevišķi ziedi ziedkopā nektāru sekretē ļoti maz vai nemaz, tādējādi ietaupot tā sintēzei nepieciešamos resursus. Viens zieds dienā sarāžo 0.1 līdz 10 µL nektāra, bet šis daudzums var sasniegt arī 650 µL.

Nektārs sastāv no monosaharīdu glikozes un fruktozes un disaharīda saharozes šķīduma ūdenī, kā arī, neliela daudzuma aminoskābju un citu savienojumu. Nektāra veidošanās un sekrēcija nav specifiska ziedu funkcija, jo tas var veidoties praktiski uz visiem virszemes orgāniem, bet veidošanās vieta parasti ir saistīta ar tā darbības vietu. Nektāra izdalīšanās vietas ir specializētas

struktūras, nektāriji, un to struktūra un sekrēcijas mehānisms var būt dažāds. Nektārs var parādīties uz auga virsmas bez jebkādas morfoloģiski pamanāmas struktūras klātbūtnes, bet var arī veidot īpašas struktūras ar sarežģītu uzbūvi. Parasti nektāriji nav tieši saistīti ar vadaudu sistēmu. Vadaudu sistēma, paarsti floēma, piegādā nektāra sintēzes komponentus sekretorajām parenhīmas šūnām, kas izvietotas pie nektāriju pamatnes. Eksistē divas teorijas par nektāra ogļhidrātu komponenta veidošanos – ka viss nepieciešamais ogļhidrātu daudzums nonāk nektārijos tieši no floēmas, vai, ka nektārijos notiek citas uzkrāšanās, bet aktīvas sekrēcijas laikā notiek tās hidrolīze. Jādomā, ka abi mehānismi ir iespējami, bet dažādā pakāpē atšķirīgās situācijās. Viennozīmīgi, ka nektāriju parenhīmas šūnas satur amiloplastus. Aktīvas sekrēcijas laikā notiek arī šūnapvalka invertāzes katalizētais saharozes metabolisms par heksozēm glikozi un fruktozi. Nektāra priekšteču transports tiek īstenots ar membrānu sistēmas transporta vezikulu starpniecību, kurās notiek arī komponentu ķīmiskās izmaiņas (7.–0. attēls).

Apmēram trešā daļa orhideju sugu izmanto apputeksnējošos kukaiņus, bet nepiedāvā kā atlidzību ne nektāru, ne putekšņus. Tā vietā, ziedi izdala smaržu, kas pēc ķīmiskā sastāva ir identiska apputeksnējošo kukaiņu (lapseņu) mātīšu dzimumfermoni, pievilinot lapseņu tēviņus kā apputeksnētājus. Šī adaptīvā mehānisma sarežģītību



7.–1. attēls. Mirmekofītais augs *Hydnophytum formicarium* ir heterotrofs augs, kas barojas no mikorizas sēnēm. Attēls no [000].



## Pielikums 7–1. AUGU-APPUTEKSNĒTĀJU MIJIEDARBĪBA UN TĀS ATKLĀŠANA

Ideja par to, ka daudzām augu sugām nepieciešami kukaiņi to ziedu apputeksnēšanai un sekojošai sēklu veidošanai, ir saistīta ar vācu botāniķa-amatiēra CHRISTIAN KONRAD SPRENGEL novērojumiem, kas apkopoti 1793. gadā izdotajā grāmatā “Das entdeckte Geheimniss der Natur in Bau und in der Befruchtung der Blumen”. SPRENGEL apraksta vairāk nekā 500 augu sugas, kuru ziedu apputeksnēšanai nepieciešami kukaiņi un secina, ka “daba nevēlas pieļaut ziedu apputeksnēšanos ar saviem putekšņiem”. Šie uzskati bija pretrunā ar tajā laikā valdošo domu par pašapputi kā galveno apaugļošanās un sēklu aizmešanās priekšnoteikumu. SPRENGELER idejas tika ignorētas līdz 1862. gadam, kad CHARLES DARWIN uzsvēra tās darbā “On the Various Contrivances by which British and Foreign Orchids are Fertilized by Insects, and on the Good Effects of Intercrossing”. DARWIN atzīmēja, ka svešappute palielina variācijas, tādējādi veidojot pamatu dabiskajai izlasei.

Mūsdienās zināms, ka augi novērš pašapputi ar divu galveno mehānismu palīdzību. Pirmkārt, dažāda dzimuma ziedu uzziēšana ir atdalīta vai nu laikā, vai telpā. Otrkārt, fizioloģiskais pašapputes novēršanas mehānisms ietver spēju atšķirt sava un sveša auga putekšņus, atļaujot dign tikai putekšņiem no cita indivīda.

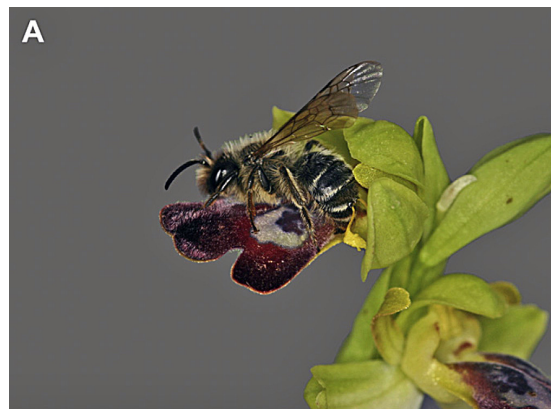


5.–1. attēls. esmes kanādiešu endokrinologs, vispārējā adaptācijas sindroma teorijas radītājs.

parāda fakts, ka *Ophrys sphegodes* ziedi tūlīt pēc apputeksnēšanās pārtrauc fermonu sintēzi un sāk izdalīt būtisku daudzumu noteikta savienojuma, farnezilbenzoāta, kuru izdala arī lapseņu mātītes pēc kopulācijas un kas tāpēc darbojas kā lapseņu tēviņu atvairītājs. Papildus ķīmiskajiem signāliem, daudzu *Ophrys* sugu ziedi darbojas kā vizuālie un taktilie signāli, atgādinot atbilstošās sugas lapseņu mātītes un tādējādi pievilinot tēviņus nolaisties uz tiem (7.–0. attēls). Putekšņi pielīp tēviņa ķermenim un tādējādi var izplatīties uz citiem ziediem.

Viena no specifiskākajām un sarežģītākajām augu-apputeksnētāju kukaiņu simbiozēm ir gadījumā ar vīgēm (*Ficus* spp.) un to apputeksnētājām lapsenēm no Agaonidae dzimtas. Vīgēm raksturīga slēgta ziedkopa, sikonija, kuras iekšienē esošo ziedu apputeksnēšana katrai no >750 *Ficus* sugām ir atkarīga no specifiskas sugas lapsenes darbības. Nobriedusi sikonija ir izmērā no zirņa līdz tenisa bumbiņai, atkarībā no sugas,

un tās iekšienē ir no 10 līdz 10 000 viendzimuma ziedu. Vienmājas augiem apaugļotās lapseņu mātītes iekļūst sikonijā pa šauru atveri, apputeksnē



7.–1. attēls. Mirmekofitais augs *Hydnophytum formicarium* ir heterotrofs augs, kas barojas no mikorizas sēnēm. Attēls no <http://columbus-cactus-club.webs.com>. Autors BRUCE BRETHAUER.

ziedus un dēj olas atsevišķās auglenīcās, kurās kā gallos tālāk attīstās un barojas jaunās lapsenes. Viņu sēklas un lapseņu kāpuri attīstās vairākas nedēļas. Lapseņu tēviņi izšķīļas pirmie un apaugļo mātītes, kas vēl atrodas gallos. Tā kā vīrišķajos ziedos ir nogatavojušies putekšņi, mātītes acquire tos pirms izlidošanas uz jaunām sikonijām. Apmēram puse visu *Ficus* sugu ir divmāju augi, ar sievišķajiem un vīrišķajiem kokiem. Vīrišķajiem īpatņiem ir gan vīrišķie, gan sievišķie ziedi un tajos dzīvo (vairojas) lapsenes, bet sēklas neveidojas (7.–0. attēls). Sievišķajiem īpatņiem ir tikai sievišķie ziedi un tie ražo sēklas, bet lapsenes tajos nevairojas.

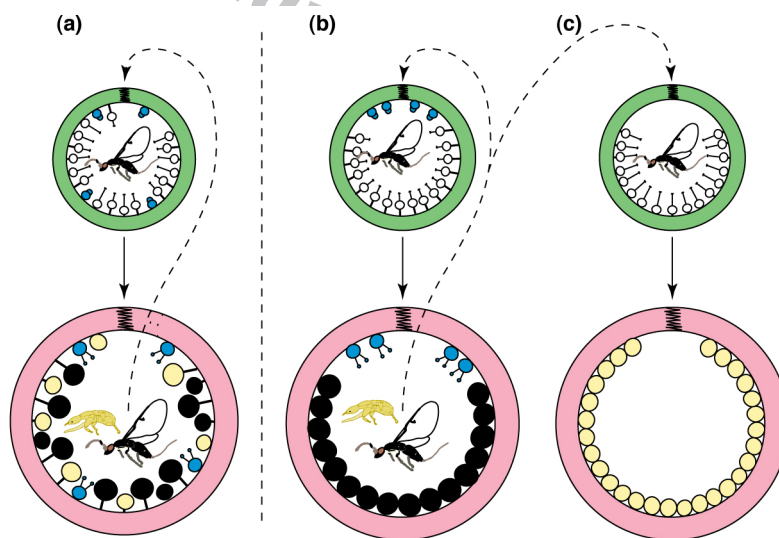
### 7.5.6.6. Skudras un mirmekofiti

Augu attiecības ar skudrām ietver plašu mijiedarbību spektru, no vāji izteiktām saistībām līdz obligātam, augsti specializētam mutuālismam. Obligātā mutuālisma gadījumā augs apgādā skudru partnerus ar barības vielām un nodrošina dzīves vidi specializētu dobumveida struktūru (mirmekodomāciju) veidā. Savukārt, augu apdzīvojošā skudru kolonija pasargā to no augēdājiem, sēņu patogēniem un konkurējošās veģetācijas. Jaunākie pētījumi liecina, ka augs izmanto arī slāpekli saturošus savienojumus no domācijās skudru uzkrātajām atliekām

(ekskrementi u.c.), kas ir īpaši būtiski epifitiskajām sugām.

Mirmekofitiskās (obligāto skudru augu) sugas satopamas vairāk nekā 100 dažādās ģintīs. Morfoloģiski kā domācijas var darboties dzelkšņi, lapas un stumbri, kuriem izveidojas cauri vidi, kā arī, dažādas specializācijas pakāpes lapu kabatas. *Hydnophytum* ģintī ir 55 mirmekofitu sugas, kurām skudras apdzīvo pāresnināto stumbru un zaru dobumus (7.–0. attēls). Domāciju iekšpusē nav tukša, bet veido sazarotu eju sistēmu. Epifitisko tropu orhideju sugai *Caularthorn bilamellatum* domācijas ir t.s. pseidosīpoli, kas izveidojas no stumbriem. Ar skudrām apdzīvoto domāciju iekšējā virsma ir pārklāta ar organiskā materiāla kārtu, kas sastāv no skudru barības atliekām, beigtām skudrām, ērcēm un bruņutīm (7.–0. attēls). *Nepenthes* ģintij, kas labi pazīstami kā kukaiņēdāji augi, pieder Borneo endēmiskais augs *Nepenthes bicalcarata*, kas veido asociāciju ar *Camponotus shmitzi* sugas skudrām (7.–0. attēls). Par skudru ligzdu kalpo stīgas ar tukšu vidi.

Augi var uzņemt dažādus neorganiskos un organiskos savienojumus, pārsvarā, slāpekli saturošus, no domāciju iekšpusē, kuru atrašanās tur saistīta ar skudru darbību. *Caularthorn bilamellatum* augi ir spējīgi aktīvi uzņemt dažādas slāpekļa formas ( $\text{NH}_4^+$ , glutamīnu, urīnvielu).



7.–1. attēls. Mikotrofā orhideja *Neottia nidus-avis* ir heterotrofs augs, kas barojas no mikorizas sēnēm. Attēls no Wikipedia. Autors IVAR LEIDUS.

## Simbiozes



**7.–1. attēls.** Mirmekofitais augs *Hydnophytum formicarium* no Dienvidaustrumu Āzijas. Attēls no <http://columbus-cactus-club.webs.com>. Autors BRUCE BRETHAUER.



**7.–1. attēls.** Mirmekofitais augs *Hydnophytum formicarium* no Dienvidaustrumu Āzijas. Attēls no <http://columbus-cactus-club.webs.com>. Autors BRUCE BRETHAUER.

Uzņemšanas reakcijas katalītiskā efektivitāte šajā gadījumā ir salīdzināma ar to, kāda novērota tvertnes bromeliādām. Dažādu slāpekļa savienojumu uzņemšanas spējas ziņā mirmekofitiskie epifiti ir līdzīgi kukaiņēdājiem augiem, kuru dažām sugām slazdu struktūras apdzīvo dažādi organismi, kas darbojas kā starpnieki barības vielu pieejamības palielināšanā.

Skudru apgāde ar barības vielām no auga puses var būt tieša, kā ārpuziedu nektāra un barības ķermeņu veidošana, gan netieša, kā vides nodrošināšana medusrasu ražojošām laputīm vai tauriņu kāpuriem. Ārpuzieda nektāriji veidojas vairāk nekā 2200 sugām, un tie ir sastopami gan obligāti, gan fakultatīvi mirmekofitiskajām sugām. Šo nektāriju atrašanās vietas, kā arī, to uzbūve un funkcionēšana ir ļoti daudzveidīga. Tā piemēram, paleotropisko koku ģintī *Macaranga* (Euphorbiaceae) lielākajai daļai sugu nektāriji izvietoti uz lapu malām, bet papildus nektāriji



**7.–1. attēls.** Mirmekofitais augs *Nepenthes bicalcarata* no Borneo. Attēls no [Wikipedia.com](http://Wikipedia.com). Autors DAVID SUCIANTO.

uz lapu plātnēm atrodami tikai fakultatīvi mirmekofitiskajām sugām.

Šūnu barības ķermeņi parasti veidojas ārpus domācijām lapu galos, uz pielāpēm vai stumbra, un tie satur lipīdus, ogļhidrātus un proteīnus, bet N/C attiecība ir augsta. Skudras tos izmanto kā pamata barības avotu un īpaši intensīvi aizsargā jaunveidotos barības ķermeņus. Pretstatā tam, fakultatīvie mirmekofiti producē barības ķermeņus, kas satur daudz mazāk lipīdu un proteīnu. Barības ķermeņu veidošana patērē apmēram 5% no auga virszemes daļu biomasas un pieejamās enerģijas, bet 30% visu lipīdu un 7% proteīnu.

Reālā situācijā simbiotiski dzīvojošajām skudrām ir ļoti liela nozīme mirmekofitisko augu aizsardzībā. Tā piemēram, veselu gadu eksperimentāli aizvācot visas skudras no *Macaranga triloba* augiem, tie zaudē apmēram 80% lapu virsmas, kamēr ar skudrām apdzīvoto augu lapu virsma šajā laikā palielinās par 40%.



## VII DAĻĀ IZMANTOTĀ UN PAPILDUS LITERĀTŪRA

1. Abrahamson W.G., Hunter M.D., Melika G., Price P.W. 2003. Cynipid gall-wasp communities correlate with oak chemistry. *Journal of Chemical Ecology* 29: 209–223.
2. Agrawal A.A. 2006. Macroevolution of plant defense strategies. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 103–109.
3. Al-Whaibi M.H. 2011. Plant heat-shock proteins: A mini review. *Journal of King Saud University Science* 23: 139–150.
4. Ali H., Khan E., Sajad M.A. 2013. Phytoremediation of heavy metals – Concepts and applications. *Chemosphere* 91: 869–881.
5. Ali J.G., Agrawal A.A. 2012. Specialist versus generalist insect herbivores and plant defense. *Trends in Plant Science* 17: 293–302.
5. Andersone U., Samsone I., Levinsh G. 2009. Neodiprion sertifer defoliation causes long-term systemic changes of oxidative enzyme activities in Scots pine needles. *Arthropod Plant Interactions* 3: 209–214.
67. Anten N.P.R., Alcalá-Herreera R., Schieving F., Onoda Y. 2010. Wind and mechanical stimuli differentially affect leaf traits in *Plantago major*. *New Phytologist* 188: 554–564.
8. Arimura G., Kost C., Boland W. 2005. Herbivore-induced, indirect plant defences. *Biochimica et Biophysica Acta* 1734: 91–111.
9. Armubst D.V., Retta A. 2000. Wind and sandblast damage to growing vegetation. *Annals of Arid Zone* 39: 273–284.
10. Ashmore M.R. 2005. Assessing the future global impacts of ozone on vegetation. *Plant Cell and Environment* 28: 949–964.
11. Ashraf M., Foolad M.R. Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. *Environmental and Experimental Botany* 59: 206–216.
- Ayasse M., Stökl J., Francke W. 2011. Chemical ecology and pollinator-driven speciation in sexually deceptive orchids. *Phytochemistry* 72: 1667–1677.
- Badri D.V., Weir T.L., van der Lelie D., Vivanco J.M. 2009. Rhizosphere chemical dialogues: plant-microbe interactions. *Current Opinion in Biotechnology* 20: 642–650.
- Bailey-Serres J., Voesenek L.A.C.J. 2010. Life in the balance: a signaling network controlling survival of flooding. *Current Opinion in Plant Biology* 13: 489–494.
- Bais H.P., Park S.-W., Weir T.L., Callaway R.M., Vivanco J.M. 2004. How plants communicate using the underground information superhighway. *Trends in Plant Science* 9: 26–32.
- Baldwin I.T., Kessler A., Halitschke R. 2002. Volatile signaling in plant-plant-herbivore interactions: what is real? *Current Opinion in Plant Biology* 5: 351–354.
- Barbehenn R.V., Constabel C.P. 2011. Tannins in plant-herbivore interactions. *Phytochemistry* 72: 1551–1565.
- Barrero-Gil J., Salinas J. 2013. Post-translational regulation of cold acclimation response. *Plant Science* 205/206: 48–54.
- Bartels S.F., Chen H.Y.H. 2012. Mechanisms regulating epiphytic plant diversity. *Critical Reviews in Plant Sciences* 31: 391–400.
- Barto E.K., Weidenhamer J.D., Cipollini D., Rillig M.C. 2012. Fungal superhighways: do common mycorrhizal networks enhance below ground communication? *Trends in Plant Science* 17: 633–637.
- Benavides M.P., Gallego S.M., Tomaro M.L. 2005. Cadmium toxicity in plants. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 17: 21–34.
- Berendsen R.L., Pieterse C.M.J., Bakker P.A.H.M. 2012. The rhizosphere microbiome and plant health. *Trends in Plant Science* 17: 478–486.
- Bernoux M., Ellis J.G., Dodds P.N. 2011. New insights in plant immunity signaling activation. *Current Opinion in Plant Biology* 14: 512–518.
- Bohnert H.J., Sheveleva E. 1998. Plant stress adaptations – making metabolism move. *Current Opinion in Plant Biology* 1: 267–274.
- Bokszczanin K.L., SPOT-ITN, Fragkostefanakis S. 2013. Perspectives on deciphering mechanisms underlying plant heat stress response and thermotolerance. *Frontiers in Plant Science* 4: 315.
- Bonaventure G., VanDoorn A., Baldwin I.T. 2011. Herbivore-associated elicitors: FAC signaling and metabolism. *Trends in Plant Science* 16: 294–299.
- Bond W.J., Keeley J.E. 2005. Fire as a global 'herbivore': the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 387–394.
- Bonfante P., Requena N. 2011. Dating in the dark: how roots respond to fungal signals to establish arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Current Opinion in Plant Biology* 14: 451–457.
- Bouwmeester H.J., Roux C., Lopez-Raez J.A., Bécard G. 2007. Rhizosphere communication of plants, parasitic plants and AM fungi. *Trends in Plant Science* 12: 224–230.
- Bown A.W., Hall D.E., MacGregor K.B. 2002. Insect footsteps on leaves stimulate the accumulation of 4-aminobutyrate and can be visualized through increased chlorophyll fluorescence and superoxide production. *Plant Physiology* 129: 1430–1434.
- Braam J. 2005. In touch: plant responses to mechanical stimuli. *New Phytologist* 165: 373–389.
- Bradshaw S.D., Dixon K.W., Hopper S.D., Lambers H., Turner S.R. 2011. Little evidence for fire-adapted plant traits in Mediterranean climate regions. *Trends in Plant Science* 16: 69–76.
- Branquinho C., Serrano H.C., Pinto M.J., Martins-Loução M.A. 2007. Revisiting the plant hyperaccumulation criteria to rare plants and earth abundant elements. *Environmental Pollution* 146: 437–443.
- Cameron D.D., Neal A.L., van Wees S.C.M., Ton J. 2013. Mycorrhiza-induced resistance: more than the sum of its parts? *trends in Plant Science* 18: 539–545.
- Chehab E.W., Eich E., Braam J. 2009. Thigmomorphogenesis: a complex plant response to mechano-stimulation. *Journal of Experimental Botany* 60: 43–56.
- Chevin L.-M., Lande R. 2011. Adaptation to marginal habitats by evolution of increased phenotypic plasticity. *Journal of Evolutionary Biology* 24: 1462–1476.
- Chinnusamy V., Zhu J., Zhu J.-K. 2007. Cold stress regulation of gene expression in plants. *trends in Plant Science* 12: 444–451.
- Chung S.H., Felton G.W. 2011. Specificity of induced resistance in tomato against specialist lepidopteran and coleopteran species. *Journal of Chemical Ecology* 37: 278–386.
- Cipollini D., Purrington C.B., Bergelson J. 2003. Costs of induced responses in plants. *Basic and Applied Ecology* 4: 79–85.
- Clemens S. 2006. Toxic metal accumulation, responses to exposure and mechanisms of tolerance in plants. *Biochimie* 88: 1707–1719.
- Close T.J. 1997. Dehydrins: A commonalty in the response of plants to dehydration and low temperature. *Physiologia Plantarum* 100: 291–296.
- Cobbet C., Goldsbrough P. 2002. Phytochelatins and metallothioneins: roles in heavy metal detoxification and homeostasis. *Annual Review in Plant Biology* 53: 159–182.
- Conrath U. 2011. Molecular aspects of defence priming. *Trends in Plant Science* 16: 524–531.
- Cook J.M., Rasplus J.-Y. 2003. Mutualists with attitude: coevolving fig wasps and figs. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 241–248.



- Corrêa A., Strasser R.J., Martins-Loução M.A. 2006. Are mycorrhiza always beneficial? *Plant and Soil* 279: 65–73.
- Crispo E. 2008. Modifying effects of phenotypic plasticity on interactions among natural selection, adaptation and gene flow. *Journal of Evolutionary Biology* 21: 1460–1469.
- D'urso A., Brickner J.H. 2014. Mechanisms of epigenetic memory. *Trends in Genetics* 30: 230–236.
- Dat J.F., Capelli N., Folzer H., Bourgeade P., Badot P.-M. 2004. Sensing and signalling during plant flooding. *Plant Physiology and Biochemistry* 42: 273–282.
- Day T.A., Neale P.J. 2002. Effects of UV-B radiation on terrestrial and aquatic primary producers. *Annual Review in Ecology and Systematics* 33: 371–396.
- de Oliveira D.C., dos Santos Isaias R.M., Moreira A.S.F.P., Magalhães T.A., de Lemos-Filho J.P. 2011. Is the oxidative stress caused by *Aspidosperma* spp. galls capable of altering leaf photosynthesis? *Plant Science* 180: 489–495.
- De Souza Cândido E., Pinto M.F.S., Pelegrini P.B., Lima T. B., Silva O.N., Pogue R., Grossi-de-Sá M.F., Franco O. L. 2011. Plant storage proteins with antimicrobial activity: novel insights into plant defense mechanisms. *FASEB Journal* 25: 3290–3305.
- Debez A., Rejab K.B., Ghars M.a., Gandour M., Megdiche W., Hamed K.B., Amor N.B., Brown S.C., Savouré a., Abdelly C. 2013. Ecophysiological and genomic analysis of salt tolerance of *Cakile maritima*. *Environmental and Experimental Botany* 92: 64–72.
- Deinlein U., Stephan A.B., Horie T., Luo W., Xu G., Schroeder J.I. 2014. Plant salt-tolerance mechanisms. *Trends in Plant Science* 19: 371–379.
- Delhaize E., Ryan P.R. 1995. Aluminum toxicity and tolerance in plants *Plant Physiology* 107: 315–321.
- Deslandes L., Rivas S. 2012. Catch me if you can: bacterial effectors and plant targets. *Trends in Plant Science* 17: 644–655.
- Dicke M., Baldwin I.T. 2010. The evolutionary context for herbivore-induced plant volatiles: beyond the 'cry for help'. *Trends in Plant Sciences* 15: 167–175.
- Dombrowski J.E., Bergoy D.R. 2007. Calcium ions enhance systemin activity and play an integral role in the wound response. *Plant Science* 172: 335–344.
- Donohue K., de Casas R.R., Burghardt L., Kovach K., Willis C.G. 2010. Germination, postgermination adaptation, and species ecological ranges. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 41: 291–319.
- Downes K.S., Light M.E., Pošta M., Kohout L., van Staden J. 2013. Comparison of germination responses of *Anigozanthos flavidus* (Haemodoraceae), *Gyrostemon racemiger* and *Gyrostemon ramulosus* (Gyrestemonaceae) to smoke-water and the smoke-derived compounds karrikinolide (KAR1) and glyceronitrile. *Annals of Botany* 111: 489–497.
- Duman J.G., Wisniewski M.J. 2014. The use of antifreeze proteins for frost protection in sensitive crop species. *Environmental and Experimental Botany* 106: 60–69.
- Ercolin F., Reinhardt D. 2011. Successful joint ventures of plants: arbuscular mycorrhiza and beyond. *Trends in Plant Science* 16: 356–362.
- Eriksson M.E., Webb A.A.R. 2011. Plant cell responses to cold are all about timing. *Current Opinion in Plant Biology* 14: 731–737.
- Falcone D.L., Ogas J.P., Somerville C.R. 2004. Regulation of membrane fatty acid composition by temperature in mutants of *Arabidopsis* with alterations in membrane lipid composition. *BMC Plant Biology* 4: 17.
- Ferguson I.B. 2004. The plant response: stress in the daily environment. *Journal of Zhejiang University Science* 5: 129–132.
- Fernandes G.W., Negreiros D. 2001. The occurrence and effectiveness of hypersensitive reaction against galling herbivores across host taxa. *Ecological Entomology* 26: 46–55.
- Fiala B., Maschwitz U. 1991. Extrafloral nectaries in the genus *Macaranga* (Euphorbiaceae) in Malaysia: comparative studies of their possible significance as predispositions for myrmecophytism. *Biological Journal of the Linnean Society* 44: 287–305.
- Folta K.M., Marunich S.A. 2007. Green light: a signal to slow down or stop. *Journal of Experimental Botany* 58: 3099–3111.
- Foyer C.H., Noctor G. 2005. Oxidant and antioxidant signalling in plants: a re-evaluation of the concept of oxidative stress in a physiological context. *Plant Cell and Environment* 28: 1056–1071.
- Franco O.L., Rigden D.J., Melo F.R., Grossi-de-Sá M.F. 2002. Plant -amylase inhibitors and their interaction with insect -amylases. *European Journal of Biochemistry* 269: 397–412.
- Freipica I., Levinsh G. 2010. Relative NaCl tolerance of rare and endangered coastal plant species in conditions of tissue culture. *Environmental and Experimental Biology* 8: 35–42.
- Frohnmeier H., Staiger D. 2003. Ultraviolet-B radiation-mediated responses in plants. Balancing damage and protection. *Plant Physiology* 133: 1420–1428.
- Gailite A., Samsone I., Levinsh G. 2005. Ethylene is involved in *Trichoderma*-induced resistance of bean plants against *Pseudomonas syringae*. *Acta Universitatis Latviensis* 691: 59–70.
- Gaspar T., Franck T., Bisbis B., Kevers C., Jouve L., Hausman J.F., Dommes J. 2002. Concepts in plant stress physiology. Application to plant tissue cultures. *Plant Growth Regulation* 37: 263–285.
- Gegenbauer C., Mayer V.E., Zotz G., Richter A. 2012. Uptake of ant-derived nitrogen in the myrmecophytic orchid *Caularthron bilamellatum*. *Annals of Botany* 110: 757–765.
- Gegenbauer C., Mayer V.E., Zotz G., Richter A. 2012. Uptake of ant-derived nitrogen in the myrmecophytic orchid *Caularthron bilamellatum*. *Annals of Botany* 110: 757–765.
- Georgette D., Damien B., Blaise V., Depiereux E., Uversky V.N., Gerday C., Feller G. 2003. Structural and functional adaptations to extreme temperatures in psychrophilic, mesophilic, and thermophilic DNA ligases. *Journal of Biological Chemistry* 278: 37015–37023.
- Ghag S.B., Shekhawat U.K.S., Ganapathi T.R. 2012. *Petunia* floral defensins with unique prodomains as novel candidates for development of *Fusarium* wilt resistance in transgenic banana plants. *PLoS ONE* 7: e39557.
- Gheysen G., Mitchum M.G. 2011. How nematodes manipulate plant development pathways for infection. *Current Opinion in Plant Biology* 14: 415–421.
- Gill S.S., Tuteja N. 2010. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry* 48: 909–930.
- Girlanda M., Segreto R., Cafasso D., Liebel H.T., Rodda M., Ercole E., Cozzolino S., Gebauer G., Perotto S. 2011. Photosynthetic Mediterranean meadow orchids feature partial mycoheterotrophy and specific mycorrhizal associations. *American Journal of Botany* 98: 1148–1163.
- Gommers C.M.M., Visser E.J.W., St Onge K.R., Voeseek L.A.C.J., Pierik R. 2013. Shade tolerance: when growing tall is not an option. *Trends in Plant Science* 18.
- Gordon M.J., Carmody M., Albrecht V., Pogson B. 2013. Systemic and local responses to repeated HL stress-induced retrograde signaling in *Arabidopsis*. *Frontiers in Plant Science* 3: 303.
- Gough C., Jacquet C. 2013. Nod factor perception protein carries

- weight in biotic interactions. *Trends in Plant Science* 18: 566–574.
- Grangier J., Dejean A., Malé P.-J., Solano P.-J., Orivel J. 2009. Mechanisms driving the specificity of a myrmecophyte-ant association. *Biological Journal of the Linnean Society* 97: 90–97.
- Gray E.J., Smith D.L. 2005. Intracellular and extracellular PGPR: commonalities and distinctions in the plant-bacterium signaling processes. *Soil Biology and Biochemistry* 37: 395–412.
- Griffith M., Yaish M.W.F. 2004. Antifreeze proteins in overwintering plants: a tale of two activities. *Trends in Plant Science* 9: 399–405.
- Griffiths C.A., Gaff D.F., Neale A.D. 2014. Drying without senescence in resurrection plants. *Frontiers in Plant Science* 5: 36.
- Guala S.D., Vega F.A., Covelo E.F. 2010. The dynamics of heavy metals in plant-soil interactions. *Ecological Modelling* 221: 1148–1152.
- Gul B., Ansari R., Flowers T.J., Khan M.A. 2013. Germination strategies of halophyte seeds under salinity. *Environmental and Experimental Botany* 92: 4–18.
- Hanikenne M., Nouet C. 2011. Metal hyperaccumulation and hypertolerance: a model for plant evolutionary genomics. *Current Opinion in Plant Biology* 14: 252–259.
- Hardoim P.R., van Overbeek L.S., van Elsas J.D. 2008. Properties of bacterial endophytes and their proposed role in plant growth. *Trends in Microbiology* 16: 463–471.
- Hart M.M., Reader R.J., Klironomos J.N. 2003. Plant coexistence mediated by arbuscular mycorrhizal fungi. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 418–423.
- Hartl M., Giri A.P., Kaur H., Baldwin I.T. 2011. The multiple functions of plant serine protease inhibitors. *Plant Signaling and Behavior* 6: 1009–1011.
- Hasegawa P.M. 2013. Sodium (Na<sup>+</sup>) homeostasis and salt tolerance of plants. *Environmental and Experimental Botany* 92: 19–31.
- Heil M. 2011. Nectar: generation, regulation and ecological functions. *Trends in Plant Science* 16: 191–200.
- Hilker M., Meiners T. 2011. Plants and insect eggs: How do they affect each other? *Phytochemistry* 72: 1612–1623.
- Hincha D.K. 2002. Cryoprotectin: a plant lipid-transfer protein homologue that stabilizes membranes during freezing. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 357: 909–916.
- Hodgson J.G., Wilson P.J., Hunt R., Grime J.P., Thompson K. 1999. Allocating C-S-R plant functional types: a soft approach to a hard problem. *Oikos* 85: 282–294.
- Hogenhout S.A., Bos J.I.B. 2011. Effector proteins that modulate plant-insect interactions. *Current Opinion in Plant Biology* 14: 422–428.
- Hollósy F. 2002. Effects of ultraviolet radiation on plant cells. *Micron* 33: 179–197.
- Iakimova E.T., Michalczyk L., Woltering E.J. 2005. Hypersensitive cell death in plants – its mechanisms and role in plant defence against pathogens. *Journal of Fruit and Ornamental Plant Research* 13: 135–158.
- Jaffe M.J., Leopold A.C., Staples R.C. 2002. Thigmo responses in plant death and fungi. *American Journal of Botany* 89: 375–382.
- Jahangir M., Abdel-Farid I.B., Kim H.K., Choi Y.H., Verpoorte R. 2009. Healthy and unhealthy plants: The effect of stress on the metabolism of Brassicaceae. *Environmental and Experimental Botany* 67: 23–33.
- Jansen-González S., de Padua Teixeira S., Kjellberg F., Pereira R.A. 2014. Same but different: Larval development and gall-inducing process of a non-pollinating fig wasp compared to that of pollinating fig-wasps. *Acta Oecologica* 57: 44–50.
- Jones K.M., Kobayashi H., Davies B.W., Taga M.E., Walker G.C. 2007. How rhizobial symbionts invade plants: Sinorhizobium-Medicago model. *Nature Review Microbiology* 5: 619–633.
- Kangasjärvi J., Jaspers P., Kollist H. 2005. Signalling and cell death in ozone-exposed plants. *Plant Cell and Environment* 28: 1021–1036.
- Keeley J.E., Pausas J.G., Rundel P.W., Bond W.J., Bradstock R.A. 2011. Fire as an evolutionary pressure shaping plant traits. *Trends in Plant Science* 16: 406–411.
- Kessler A., Halitschke R. 2007. Specificity and complexity: the impact of herbivore-induced plant responses on arthropod community structure. *Current Opinion in Plant Biology* 10: 409–414.
- Kim C., Meskauskienė R., Apel K., Laloi C. 2008. No single way to understand singlet oxygen signalling in plants. *EMBO Reports* 9: 435–439.
- Kim J.-Y., Park S.-C., Hwang I., Cheong H., Nah J.-W., Hahn K.-S., Park Y. 2009. Protease inhibitors from plants with antimicrobial activity. *International Journal of Molecular Sciences* 10: 2860–2872.
- Kim J., Quaghebeur H., Felton G.W. 2011. Reiterative and interruptive signaling in induced plant resistance to chewing insects. *Phytochemistry* 72: 1624–1634.
- Kistner C., Parniske M. 2002. Evolution of signal transduction in intracellular symbiosis. *Trends in Plant Science* 7: 511–518.
- Kliebenstein D.J., Rowe H.C. 2008. Ecological costs of biotrophic versus necrotrophic pathogen resistance, the hypersensitive response and signal transduction. *Plant Science* 174: 551–556.
- Kochian L.V., Piñeros M.A., Hoekenga O.A. The physiology, genetics and molecular biology of plant aluminium resistance and toxicity. *Plant and Soil* 274: 175–195.
- Kong S.-G., Wada M. 2011. New insights into dynamic actin-based chloroplast photorelocation movement. *Molecular Plant* 4: 771–781.
- Koo A.J.K., Howe G.A. 2009. The wound hormone jasmonate. *Phytochemistry* 70: 1571–1580.
- Kotak S., Larkindale J., Lee U., von Koskull-Döring P., Vierling E., Scharf k.-D. 2007. Complexity of the heat stress response in plants. *Current Opinion in Plant Biology* 10: 310–316.
- Kotchoni S.O., Gachomo E.W. 2006. The reactive oxygen species network pathways: an essential prerequisite for perception of pathogen attack and the acquired disease resistance in plants. *Journal of Biosciences* 31: 389–404.
- Król E., Plachno B.J., Adamec L., Stolarz M., Dziubińska H., Trębacz K. 2012. Quite a few reasons for calling carnivores ‘the most wonderful plants in the world’. *Annals of Botany* 109: 47–64.
- Kuwabara C., Wang D., Endoh K., Fukushi Y., Arakawa K., Fujikawa S. 2013. Analysis of supercooling activity of tannin-related polyphenols. *Cryobiology* 67: 40–49.
- Lacerda A.F., Vasconcelos E.A.R., Pelegrini P.B., de Sa M.F.G. 2014. Antifungal defensins and their role in plant defense. *Frontiers in Microbiology* 5: 116.
- Landry L.G., Chapple C.C.S., Last R.L. 1995. Arabidopsis mutants lacking phenolic sunscreens exhibit enhanced ultraviolet-B injury and oxidative damage. *Plant Physiology* 109: 1159–1166.
- Landry L.G., Stapleton A.E., Lim J., Hoffman P., Hays J.B., Walbot V., Last R.L. An Arabidopsis photolyase mutant is hypersensitive to ultraviolet-B radiation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 94: 328–332.
- Lapin D., Van den Ackerveken G. 2013. Susceptibility to plant disease: more than a failure of host immunity. *Trends in Plant Science* 18: 546–554.
- Larcher W., Kainmüller C., Wagner J. 2010. Survival types of high

- mountain plants under extreme temperatures. *Flora* 205: 3–18.
- Lee A., Hirsch A.M. 2006. Signals and Responses. Choreographing the complex interaction between legumes and  $\alpha$ - and  $\beta$ -rhizobia. *Plant Signaling & Behavior* 1: 161–168.
- León J., Rojo E., Sánchez-Serrano J.J. 2001. Wound signalling in plants. *Journal of Experimental Botany* 52: 1–9.
- Leroy C., Jauneau A., Quilichini A., Dejean A., Orivel J. 2010. Comparative structure and ontogeny of the foliar domatia in three neotropical myrmecophytes. *American Journal of Botany* 97: 557–565.
- Li L., Steffens J.C. 2002. Overexpression of polyphenol oxidase in transgenic tomato plants results in enhanced bacterial disease resistance. *Planta* 215: 239–247.
- Linsenmair K.E., Heil M., Kaiser W.M., Fiala B., Koch T., Boland W. 2001. Adaptations to biotic and abiotic stress: Macaranga plants optimize investment in biotic defence. *Journal of Experimental Botany* 52: 2057–2065.
- Liu M.-S., Chien C.-T., Lin T.-P. 2008. Constitutive components and induced gene expression are involved in the desiccation stress tolerance in *Selaginella tamariscina*. *Plant & Cell Physiology* 49: 653–663.
- Long R.L., Stevens J.C., Griffiths E.M., Adamek M., Gorecki M.J., Powles S.B., Nerritt D.J. 2011. Seeds of Brassicaceae weeds have an inherent or inducible response to the germination stimulant karrikinolide. *Annals of Botany* 108: 933–944.
- Luo M., Wang Z., Li H., Xia K.-F., Cai Y., Xu Z.-F. 2009. Overexpression of a weed (*Solanum americanum*) proteinase inhibitor in transgenic tobacco results in increased glandular trichome density and enhanced resistance to *Helicoverpa armigera* and *Spodoptera litura*. *International Journal of Molecular Sciences* 10: 1896–1910.
- Ma J.F., Ryan P.R., Delhaize E. 2001. Aluminium tolerance in plants and the complexing role of organic acids. *Trends in Plant Science* 6: 273–278.
- Madsen L.H., Tirichine L., Jurkiewicz A., Sullivan J.T., Heckmann A.B., Bek A.S., Ronson C.W., James E.K., Stougaard J. 2010. The molecular network governing nodule organogenesis and infection in the model legume *Lotus japonicus*. *Nature Communications* 1: 10.
- Maestri E., Marmioli M., Visioli G., Marmioli N. 2010. Metal tolerance and hyperaccumulation: Costs and trade-offs between traits and environment. *Environmental and Experimental Botany* 68: 1–13.
- Mahajan S., Tuteja N. 2005. Cold, salinity and drought stress: An overview. *Archives of Biochemistry and Biophysics* 444: 139–158.
- Manetas Y. 2003. The importance of being hairy: the adverse effects of hair removal on stem photosynthesis of *Verbascum speciosum* are due to solar UV-B radiation. *New Phytologist* 158: 503–508.
- Mariono D., Dunand C., Puppo A., Pauly N. 2012. A burst of plant NADPH oxidases. *Trends in Plant Science* 17: 9–15.
- Mathur S., Agrawal D., Jajoo A. 2014. Photosynthesis: Response to high temperature stress. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology* 137: 116–126.
- Matsuda O., Iba K. 2005. Trienoic fatty acids and stress responses in higher plants. *Plant Biotechnology* 22: 423–430.
- Mayer A.M. 2006. Polyphenol oxidases in plants and fungi: Going places? A review. *Phytochemistry* 67: 2318–2331.
- Mithöfer A. 2002. Suppression of plant defence in rhizobia-legume symbiosis. *Trends in Plant Science* 7: 440–444.
- Mithöfer A. 2011. Carnivorous pitcher plants: Insights in an old topic. *Phytochemistry* 72: 1678–1682.
- Mittler R. 2006. Abiotic stress, the field environment and stress combination. *Trends in Plant Science* 11: 15–19.
- Mittler R., Funk A., Goloubinoff P. 2012. How do plants feel the heat? *Trends in Biochemical Sciences* 37: 118–125.
- Montesano M., Brader G., Palva E.T. 2003. Pathogen derived elicitors: searching for receptors in plants. *Molecular Plant Pathology* 4: 73–79.
- Montesinos E. 2007. Antimicrobial peptides and plant disease control. *FEMS Microbiology* 270: 1–11.
- Morel J.-B., Dangl J.L. 1997. The hypersensitive response and the induction of cell death in plants. *Cell Death and Differentiation* 4: 671–683.
- Mur L.A.J., Kenton P., Lloyd A.J., Ougham H., Prats E. 2008. The hypersensitive response; the centenary is upon us but how much do we know? *Journal of Experimental Botany* 59: 501–520.
- Mysore K.S., Ryu C.-M. 2004. Nonhost resistance: how much do we know? *Trends in Plant Science* 9: 97–104.
- Nagajyoti P.C., Lee K.D., Sreekanth T.V.M. 2010. Heavy metals, occurrence and toxicity for plants: a review. *Environmental Chemistry Letters* 8: 199–216.
- Neff M.M., Fankhauser C., Chory J. 2000. Light: an indicator of time and place. *Genes & Development* 14: 257–271.
- Niu S., Luo Y., Li D., Cao S., Xia J., Li J., Smith M.D. 2014. Plant growth and mortality under climatic extremes: An overview. *Environmental and Experimental Botany* 98: 13–19.
- Nyman T., Julkunen-Tiitto R. 2000. Manipulation of the phenolic chemistry of willows by gall-inducing sawflies. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 97: 13184–13187.
- Oldroyd G.E.D., Robatzek S. 2011. The broad spectrum of plant associations with other organisms. *Current Opinion in Plant Biology* 14: 347–350.
- Oliveira D.C., Isaias R.M.S. 2010. Redifferentiation of leaflet tissues during midrib gall development in *Copaifera langsdorffii* (Fabaceae). *South African Journal of Botany* 76: 239–248.
- Onoda Y., Anten N.P.R. 2011. Challenges to understand plant responses to wind. *Plant Signaling and Behavior* 6: 1057–1059.
- Orivel J., Lams L., Malé P.-J., Leroy C., Grangier J., Otto T., Quilichini A., Dejean A. 2011. Dynamics of the association between a long-lived undersory myrmecophyte and its specific associated ants. *Oecologia* 165: 369–376.
- Osakabe Y., Osakabe K., Shinozaki K., Tran L.-S. P. 2014. Response of plants to water stress. *Frontiers in Plant Science*. 5: 96.
- Otte M.L. 2001. What is stress to a wetland plant? *Environmental and Experimental Botany* 46: 195–202.
- Overmyer K., Kollist H., Tuominen H., Betz C., Langebartels C., Wingsle G., Kangasjärvi S., Brader G., Mullineaux P., Kangasjärvi J. 2008. Complex phenotypic profiles leading to ozone sensitivity in *Arabidopsis thaliana* mutants. *Plant Cell and Environment* 31: 1237–1249.
- P curar D.I., Thordal-Christensen H., P curar M.L., Pamfil D., Botez C., Bellini C. 2011. *Agrobacterium tumefaciens*: From crown gall tumors to genetic transformation. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 76: 76–81.
- Paoletti E., Manning W.J. 2007. Toward a biologically significant and usable standard for ozone that will also protect plants. *Environmental Pollution* 150: 85–95.
- Parida A.K., Das A.B. 2005. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 60: 324–349.
- Paul-Victor C., Rowe N. 2011. Effect of mechanical perturbation on the biomechanics, primary growth and secondary tissue development of inflorescence stems of *Arabidopsis thaliana*.

- Annals of Botany 107: 209–218.
- Pearce R.S. 2011. Plant freezing and damage. *Annals of Botany* 87: 417–424.
- Peumans W.J., Van Damme E.J.M. 1995. Lectins as plant defense proteins. *Plant Physiology* 109: 347–352.
- Pierce S., Vianelli A., Cerabolini B. 2005. From ancient genes to modern communities: the cellular stress response and the evolution of plant strategies. *Functional Ecology* 19: 763–776.
- Pieterse C.M.J., Dicke M. 2007. Plant interactions with microbes and insects: from molecular mechanisms to ecology. *Trends in Plant Science* 12: 564–569.
- Pineda A., Zheng S.-J., van Loon J.J.A., Pieterse C.M.J., Dicke M. Helping plants to deal with insects: the role of beneficial soil-borne microbes. *Trends in Plant Science* 15: 507–514.
- Popp C., Ott T. 2011. Regulation of signal transduction and bacterial infection during root nodule symbiosis. *Current Opinion in Plant Biology* 14: 458–467.
- Qu A.-L., Ding Y.-F., Jiang Q., Zhu C. 2013. Molecular mechanisms of the plant heat stress response. *Biochemical and Biophysical Research Communications* 432: 203–207.
- Qu H., Zhao H.-L., Zhou R./-L. 2014. Effects of sand burial on dune plants: a review. *Sciences in Cold and Arid Regions* 6: 201–208.
- Raman A. 2011. Morphogenesis of insect-induced plant galls: facts and questions. *Flora* 206: 517–533.
- Rascio N., La Rocca N. 2005. Resurrection plants: the puzzle of surviving extreme vegetative desiccation. *Critical Reviews in Plant Sciences* 24: 209–225.
- Rascio N., Navari-Izzo F. 2011. Heavy metal hyperaccumulating plants: How and why do they do it? And what makes them so interesting? *Plant Science* 180: 169–181.
- Reinert F. 1998. Epiphytes: photosynthesis, water balance and nutrients. *Oecologia Brasiliensis* 4: 87–108.
- Reinhold-Hurek B., Hurek T. 2011. Living inside plants: bacterial endophytes. *Current Opinion in Plant Biology* 14: 435–443.
- Ricachenevsky F.K., Menguer P.K., Sperotto R.A., Williams L.E., Fett J.P. 2013. Roles of plant metal tolerance proteins (MTP) in metal storage and potential use in biofortification strategies. *Frontiers in Plant Science* 4: 144.
- Rodrigues M.A., Matiz A., Cruz A.B., Matsumura A.T., Takahashi C.A., Hamachi L., Félix L.M., Pereira P.N., Latansio-Aidar S.R., Aidar M.P.M., Demarco D., Freschi L., Mercier H., and Kerbauy G.B. 2013. Spatial patterns of photosynthesis in thin- and thick-leaved epiphytic orchids: unravelling C3–CAM plasticity in an organ-compartment way. *Annals of Botany* 112: 17–29.
- Ronquist F., Liljeblad J. 2001. Evolution of the gall wasp-host plant association. *Evolution* 55: 2503–2522.
- Rozema J., Schat H. 2013. Salt tolerance of halophytes, research questions reviewed in the perspective of saline agriculture. *Environmental and Experimental Botany* 92: 83–95.
- Runyon J.B., Mescher M.C., De Moraes C.M. 2010. Plant defenses against parasitic plants show similarities to those induced by herbivores and pathogens. *Plant Signaling and Behavior* 5: 929–931.
- Runyon J.B., Mescher M.C., Felton G.W., De Moraes C.M. 2010. Parasitism by *Cuscuta pentagona* sequentially induces JA and SA defence pathways in tomato. *Plant Cell and Environment* 33: 290–303.
- Sairam R.K., Kumutha D., Ezhilmathi K., Seshmukh P.S., Srivastava G.C. 2008. Physiology and biochemistry of waterlogging tolerance in plants. *Biologia Plantarum* 52: 401–412.
- Salvucci M.E., Crafts-Brandner S.J. 2004. Relationship between the heat tolerance of photosynthesis and the thermal stability of Rubisco activase in plants from contrasting thermal environments. *Plant Physiology* 134: 1460–1470.
- Samsone I., Andersone U., Levinsh G. 2011. Gall midge *Rhabdophaga rosaria*-induced rosette galls on *Salix*: morphology, photochemistry of photosynthesis and defense enzyme activity. *Environmental and Experimental Biology* 9: 29–36.
- Samsone I., Andersone U., Levinsh G. 2012. Variable effect of arthropod-induced galls on photochemistry of photosynthesis, oxidative enzyme activity and ethylene production in tree leaf tissues. *Environmental and Experimental Biology* 10: 15–26.
- Samsone I., Druva-Lūsite I., Andersone U., Nečajeva J., Karlsons A., Levinsh G. 2009. Plasticity of a dune plant *Alyssum gmelinii* in response to sand burial in natural conditions. *Acta Universitatis Latviensis* 763: 125–136.
- Schäfer M., Fischer C., Meldau S., Seebald E., Oemüller E., Baldwin I.T. 2011. Lipase activity in insect oral secretions mediates defense responses in *Arabidopsis*. *Plant Physiology* 156: 1520–1534.
- Schilmiller A.L., Howe G.A. 2005. Systemic signaling in the wound response. *Current Opinion in Plant Biology* 8: 369–377.
- Schmelz E.A., Engelberth J., Alborn H.T., Tumlinson J.H.III, Teal P.E.A. 2009. Phytohormone-based activity mapping of insect herbivore-produced elicitors. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA* 106: 653–657.
- Schmelz E.A., Huffaker A., Carroll M.J., Alborn H.T., Ali J.G., Teal P.E.A. 2012. An amino acid substitution inhibits specialist herbivore production of an antagonist effector and recovers insect-induced plant defenses. *Plant Physiology* 160: 1468–1478.
- Schmelz E.A., LeClere S., Carroll M.J., Alborn H.T., Teal P.E.A. 2007. Cowpea chloroplastic ATP synthase is the source of multiple plant defense elicitors during insect herbivory. *Plant Physiology* 144: 793–805.
- Schraudner M., Moeder W., Wiese C., Van Camp W., Inzé D., Langebartels C., Sandermann H.Jr. 1998. Ozone-induced oxidative burst in the ozone biomonitor plant, tobacco Bel W3. *Plant Journal* 16: 235–245.
- Schützendübel A., Polle A. 2002. Plant responses to abiotic stresses: heavy metal-induced oxidative stress and protection by mycorrhization. *Journal of Experimental Botany* 53: 1351–1365.
- Selitrennikoff C.P. 2001. Antifungal proteins. *Applied and Environmental Microbiology* 67: 2883–2894.
- Sharma P., Dubey R.S. 2005. Lead toxicity in plants. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 17: 35–52.
- Silva O.N., Mulder K.C.L., Barbosa A.E.A.D., Otero-Gonzalez A.J., Lopez-Abarrategui C., Rezende T.M.B., Dias S.C., Franco O.L. 2011. Exploring the pharmacological potential of promiscuous host-defense peptides: from natural screenings to biotechnological applications. *Frontiers in Microbiology* 2: 232.
- Singh B.K., Millard P., Whiteley A.S., Murrell J.C. 2004. Unravelling rhizosphere-microbial interactions: opportunities and limitations. *Trends in Microbiology* 12: 386–393.
- Smirnoff N. 1996. The function and metabolism of ascorbic acid in plants. *Annals of Botany* 78: 661–669.
- Sreenivasulu N., Harshavardhan V.T., Govind G., Seiler C., Kohli A. 2012. Contrapuntal role of ABA: Does it mediate stress tolerance or plant growth retardation under long-term drought stress? *Gene* 506: 265–273.
- Stone G.N., Cook J.M. 1998. The structure of cynipid oak galls: patterns in the evolution of an extended phenotype. *Proceedings of the Royal Society of London B* 265: 979–988.
- Stone G.N., Schönrogge K. 2003. The adaptive significance of insect gall morphology. *Trends in Plant sciences* 18: 512–522.
- Stone G.N., Schönrogge K., Atkinson R.J., Bellido D., Pujade-Villar J.



2002. The population biology of oak gall wasps (Hymenoptera: Cynipidae). *Annual Review in Entomology* 47: 633–668.
- Stratmann J. 2003. Ultraviolet-B radiation co-opts defense signaling pathways. *Trends in Plant Science* 8: 526–533.
- Stratmann J.W. 2003. Long distance run in the wound response – jasmonic acid is pulling ahead. *Trends in Plant Science* 8: 247–250.
- Suzuki N., Miller G., Morales J., Shulaev V., Torres M.A., Mittler R. 2011. Respiratory burst oxidases: the engines of ROS signaling. *Current Opinion in Plant Biology* 14: 691–699.
- Takahashi S., Badger M.R. 2011. Photoprotection in plants: a new light on photosystem II damage. *Trends in Plant Science* 16: 53–60.
- Thomashow M.F. 1999. Plant cold acclimation: freezing tolerance genes and regulatory mechanisms. *Annual Review in Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 50: 571–599.
- Thomma B.P.H.J., Cammue B.P.A., Theissen K. 2002. Plant defensins. *Planta* 216: 193–202.
- Timonen U., Huttunen S., Manninen S. 2004. Ozone sensitivity of wild field layer plant species of northern Europe. A review. *Plant Ecology* 172: 27–39.
- Timperio A.M., Egidì M.G., Zolla L. 2008. Proteomics applied on plant abiotic stresses: Role of heat shock proteins (HSP). *Journal of Proteomics* 71: 391–411.
- Triantaphylidès C., Havaux M. 2009. Singlet oxygen in plants : production, detoxification and signaling. *Trends in Plant Science* 14: 219–228.
- Ulm R., Nagy F. 2005. Signalling and gene regulation in response to ultraviolet light. *Current Opinion in Plant Biology* 8: 477–482.
- Upchurch R.G. 2008. Fatty acid unsaturation, mobilization, and regulation in the response of plants to stress. *Biotechnology Letters* 30: 967–977.
- Van Loon L.C., Van Strien E.A. 1999. The families of pathogenesis-related proteins, their activities, and comparative analysis of PR-1 type proteins. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 55: 85–97.
- Van Wees S.C.M., Van der Ent S., Pieterse C.M.J. 2008. Plant immune responses triggered by beneficial microbes. *Current Opinion in Plant Biology* 11: 443–448.
- Vandenborre G., Smaghe G., Van Damme E.J.M. 2011. Plant lectins as defense proteins against phytophagous insects. *Phytochemistry* 72: 1538–1550.
- Veneault-Fourrey C., Martin F. 2011. Mutualistic interactions on a knife-edge between saprotrophy and pathogenesis. *Current Opinion in Plant Biology* 14: 444–450.
- Viehweger K. 2014. How plants cope with heavy metals. *Botanical Studies* 55: 35.
- Vieille C., Zeikus G.J. 2001. Hyperthermophilic enzymes: sources, uses, and molecular mechanisms for thermostability. *Microbiology and Molecular Biology Reviews* 65: 1–43.
- Voesenek L.A.C.J., Colmer T.D., Pierik R., Millenaar F.F., Peeters A.J.M. 2006. How plants cope with complete submergence. *New Phytologist* 170: 213–226.
- von Koskull-Döring P., Scharf K.-D., Nover L. 2007. The diversity of plant heat stress transcription factors. *Trends in Plant Science* 12: 452–457.
- Wahid A., Gelani S., Ashraf M., Foolad M.R. 2007. Heat tolerance in plants: An overview. *Environmental and Experimental Botany* 61: 199–223.
- Walter J., Jentsch A., Beierkuhnlein C., Kreyling J. 2013. Ecological stress memory and cross stress tolerance in plants in the face of climate extremes. *Environmental and Experimental Botany* 94: 3–8.
- Wang L., Wu J. 2013. The essential role of jasmonic acid in plant-herbivore interactions – using a wild tobacco *Nicotiana attenuata* as a model. *Journal of Genetics and Genomics* 40: 597–606.
- Weir T.L., Park S.-W., Vivanco J.M. 2004. Biochemical and physiological mechanisms mediated by allelochemicals. *Current Opinion in Plant Biology* 7: 472–479.
- Westwood J.H., Yoder J.L., Timko M.P., dePamphilis C.W. 2010. The evolution of parasitism in plants. *Trends in Plant Science* 15: 227–235.
- Wohlgemuth H., Mittelstrass K., Kschieschan S., Bender J., Weigel H.-J., Overmyer K., Kangasjärvi J., Sandermann H., Langebartels C. 2002. Activation of an oxidative burst is a general feature of sensitive plants exposed to the air pollutant ozone. *Plant Cell and Environment* 25: 717–726.
- Yoruk R., Marshall M.R. 2003. Physicochemical properties and function of plant polyphenol oxidase: a review. *Journal of Food Biochemistry* 27: 261–422.
- Yun D.-J., Ibeas J.I., Lee H., Coca M.A., Narasimhan M.L., Uesono Y., Hasegawa P.M., Pardo J.M., Bressan R.A. Osomotin, a plant antifungal protein, subverts signal transduction to enhance fungal cell susceptibility. *Molecular Cell* 1: 807–817.
- Závodszy P., Kardos J., Svingor Á., Petsko G.A. 1998. Adjustment of conformational flexibility is a key event in the thermal adaptation of proteins. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 95: 7406–7411.
- Zhang T., Maruhnich S.A., Folta K.M. 2011. Green light induces shade avoidance symptoms. *Plant Physiology* 157: 1528–1536.
- Zhen G., Tian B., Zhang F., Tao F., Li W. 2011. Plant adaptation to frequent alterations between high and low temperatures: remodelling of membrane lipids and maintenance of unsaturation levels. *Plant Cell and Environment* 34: 1431–1442.
- Zimmerli L., Jakab G., Métraux J.-P., Mauch-Mani B. 2000. Potentiation of pathogen-specific defense mechanisms in Arabidopsis by  $\alpha$ -aminobutyric acid. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 97: 12920–12925.
- Zotz G., Hietz P. 2001. The physiological ecology of vascular epiphytes: current knowledge, open questions. *Journal of Experimental Botany* 52: 2067–2078.
- Zwanenburg B., Nayak S.K., Charnikhova T.V., Bouwmeester H.J. 2013. New strigolactone mimics: Structure-activity relationship and mode of action as germinating stimulants for parasitic weeds. *Bioorganic & Medicinal Chemistry Letters* 23: 5182–5186.