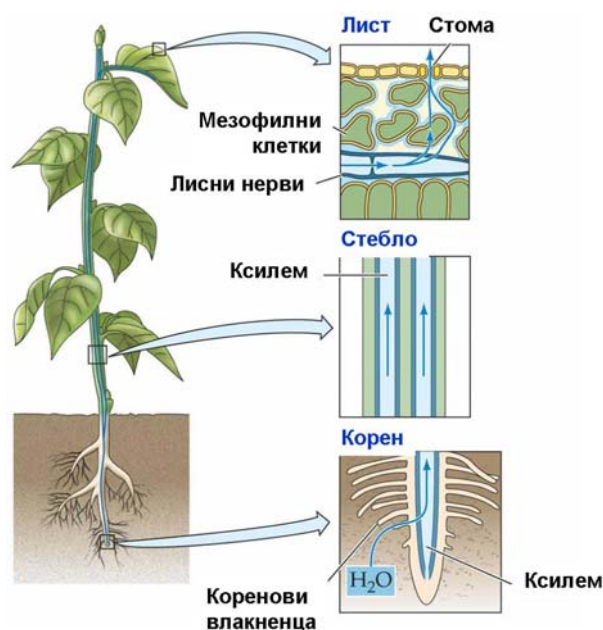


3. ВОДЕН БАЛАНС КАЈ РАСТЕНИЈАТА

Водата е основен составен дел на сите растителни организми и има големо значење за животот на растенијата. За нормално одвивање на сите биохемиско-физиолошки процеси, кај нив е потребно да содржат доволно количество на вода. Таа е неопходна за одржување на структурата на клетките, ткивата и за целиот организам. Исто така, водата претставува растворувач и средина во која се извршуваат транспортот на неорганските и органските материи, како и многу други значајни физиолошки процеси. Водата врши хидратација на молекулите, набабрување на колоидите во протоплазмата, го одржува тургоровиот притисок, а со тоа има голем придонес во одржување на цврстината на растенијата. Постои тесна врска помеѓу водата како надворешен фактор и способноста на растенијата да ги извршуваат биохемиско-физиолошките функции. Поради тоа, изучувањето на водениот режим кај растенијата е од посебно значење.

Водениот режим кај растенијата ги опфаќа примањето, транспортот и излачувањето (одавањето) на водата. За опстанок на растението е неопходно да се постигне баланс помеѓу примањето и губењето на водата. Поради тоа, изучувањето на **водениот баланс** кај растенијата го опфаќа примањето на водата од почвата со помош на кореновиот систем, испуштањето на водата преку листовите, како и нејзиниот транспорт од коренот до листовите (Сл. 3.1).



Сл. 3.1 Шематски приказ на водениот баланс кај растенијата (Purves и сор., 2004).

Растенијата го контролираат водениот баланс со помош на стоминиот апарат кој се наоѓа на епидермалниот слој на листовите. Всушност, стомите претставуваат пори сместени помеѓу посебни епидермални клетки и нивното отворање зависи од голем број на надворешни фактори. Стомините клетки се модел со помош на кој се изучуваат фотобиолошките појави, транспортот на јоните, активноста на секундарните пренесувачи, како и влијанието на растителните хормони. Затоа е многу важно добро да се познава функцијата и регулацијата на стоминиот апарат.

Во споредба со сите соединенија што се наоѓаат во растителните организми, најголем процент отпаѓа на водата. Содржината на вода може да варира зависно од видот, органот, ткивото, староста на растението, како и од голем број еколошки фактори. Се смета дека во растенијата водата е застапена со 70-94%, органските соединенија со 27% и минерални материи со 3%. Младите ткива, органи и растенија содржат просечно повеќе вода од постарите. На пр., зрно од пченица во млечната фаза содржи 65% вода, а во целосна зрелост само 10-12%. Всушност, семето содржи најмал процент на вода од 5-10%. Според тоа, во деловите од растенијата кои активно растат и во кои се извршуваат активни метаболички процеси се наоѓа поголемо количество вода. Исто така, содржината на вода кај растенијата се менува и во текот на денот. Најмала содржина на вода во растенијата може да се забележи кога интензитетот на транспирација е најголем. Додека, содржината на вода може да достигне најголема вредност по полноќ. Содржината на вода се менува и во текот на онтогенетскиот развој на растенијата. Така на пр., во текот на стареењето, кај растенијата постепено се зголемува количеството на сврзаната за сметка на слободната вода. Проучувањето на улогата на водата во биофизичките и биохемиските процеси кај растителната клетка се базира на познавањето на нејзината структура и својствата.

3.1 Водата како внатрешна средина

Водата како внатрешна средина има значајна улога во растителниот организам. Многу макромолекули во клетката содржат позитивни и негативни наелектризиран и јонски групи. Водените молекули со своите спротивно наелектризиран и краев и се поврзуваат за овие групи и околу нив градат водена обвивка. Присуството на оваа обвивка придонесува во одржувањето на стабилноста на секундарната структура на протеините, а отстранувањето на водата од протеините предизвикува нивна коагулација. Исто така, хидрофилните површини на клеточните мембрани се обвиткани со водени молекули, така што градбата и структурата на мембраните можат да се одржат само во водена средина.

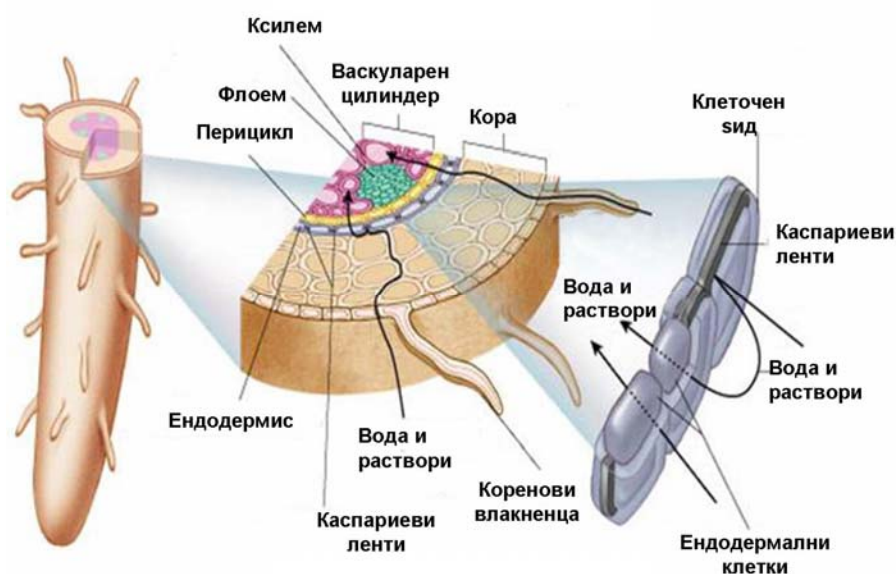
Водата е средина што го овозможува транспортот на материите како во клетките, така и во целиот организам. Сите биохемиско-физиолошки процеси во клетката се одвиваат во водена средина, која овозможува контакт и реакција помеѓу супстратот и ензимот. Во некои метаболички процеси, водата може да биде супстрат или производ на ензимските реакции. Така на пр., водата се разложува при процесот на фотосинтеза, а се синтетизира при процесот на дишење.

Кај повеќето тревести растенија кои немаат механичко ткиво, цврстината зависи од присуството на водата. Кога растенијата го губат тургорот се јавуваат знаци на венење, кои брзо можат да се отстранат ако растението повторно се полие со вода. Тургосцентноста на клетките и целото растение е важен услов за нивното растење и поради тоа, растенијата кои растат во недостаток на вода имаат помал раст. Исто така, од промената на тургорот во специфичните клетки зависат и движењата на тие клетки, односно органи. Овие промени се однесуваат на отворањето и затварањето на стомите, како и на никтиностичните движења на листовите, кои се од посебно значење за реакцијата на растенијата кон надворешни дразби.

3.2 Примање на водата преку коренот

Сите растенија имаат способност да ја примат водата од надворешната средина. Нижите растенија, како и некои виши растенија што живеат во водената средина ја примат водата

преку целата површина на своето тело. Меѓутоа, растенијата што живеат на копно имаат развиен коренов систем преку кој ја примаат водата од почвата. Оваа функција коренот ја извршува благодарение на неговата должина и разгранетост. Развитокот на кореновиот систем зависи како од растителниот вид, така и од еколошките фактори. Така на пр., растенијата што растат во суви почви имаат развиено долги, јаки и разгранети корени. Кога коренот ќе ја искористи водата од својата непосредна близина продолжува да расте во деловите од почвата кои сеуште се доволно влажни. Поради тоа, коренот расте и се разгранува релативно брзо, а потребата за ваков голем коренов систем се јавува како резултат на тоа што тој не може да ја прими водата по целата своја површина. Имено, на врвот од коренот под кореновата капа се наоѓа меристемска зона во која клетките немаат крупна вакуола, така што количеството на вода кое тие може да го апсорбираат нема големо значење за растението. Меристемската зона продолжува во зона на издолжување, во која клетките се исполнети со централна вакуола, а над овој дел се наоѓа зоната на морфолошки диференцирани клетки кои се активни во примањето на водата. Од епидермалните клетки во оваа зона на диференцијација се развиваат **коренови влакненца** (Сл. 3.2). Всушност, вишите растенија ја примаат водата преку зоната на кореновите влакненца. Во старите делови на коренот, кога кореновите влакненца ќе отпаднат, тогаш епидермот се заменува со перидерм чија површина е покриена со заштитен слој од суберин.



Сл. 3.2 Шематски приказ за патот на примање на вода преку коренот (Purves и сор., 2004).

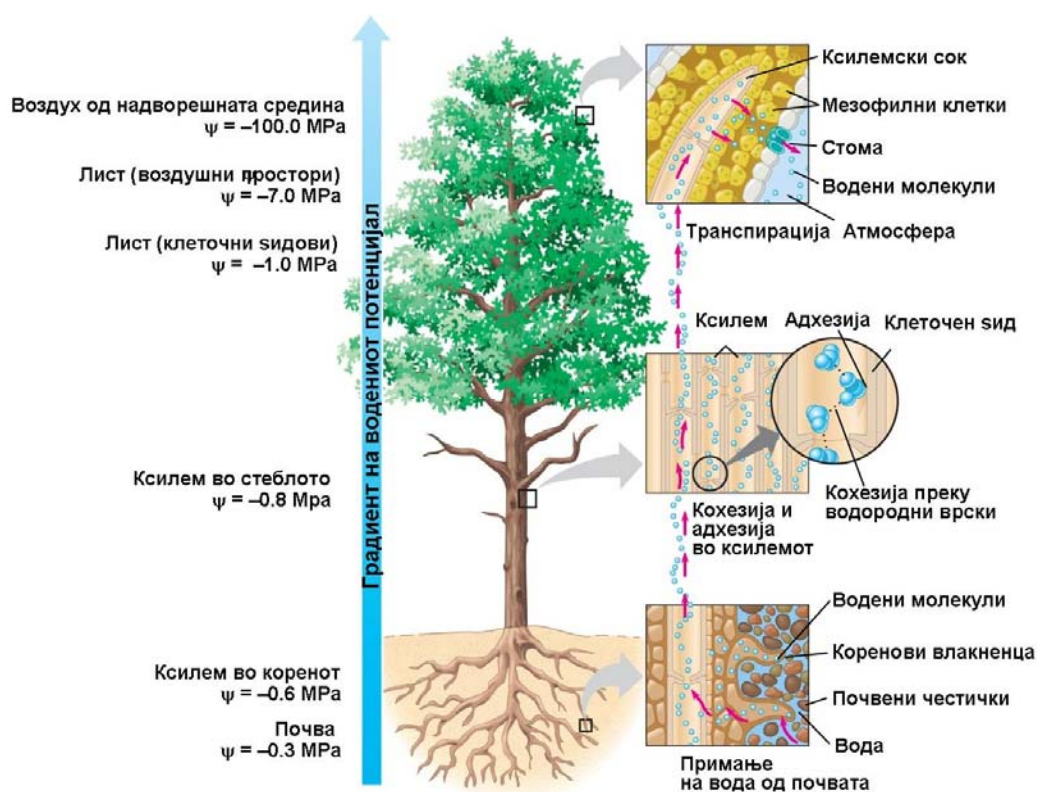
Сите коренови влакненца создаваат една голема допирна површина со водата и честичките од почвата, со што се овозможува примањето на водата преку коренот. На ваков начин, кореновите влакненца ја зголемуваат апсорпционата површина за вода од 4-40 пати. Така на пр., 1 mm корен од пченка има 425 коренови влакненца. Имено, кореновите влакненца ја примаат водата само преку врвниот дел каде што се наоѓа поголемо количество од протоплазмата. Тие живеат само неколку дена, а потоа изумираат. Кај водените растенија, кореновите влакненца најчесто не се развиени, бидејќи тие ја примаат водата и растворените материи преку целата своја површина.

Меѓутоа, многу растителни видови кои немаат развиено коренови влакненца живеат во симбиоза со некои габи. Хифите од габите ги обвиткуваат врвовите од коренот и

навлегуваат во површинските интерцелуларни простори. Габите ги користат органските материи што ги добиваат од коренот, но ги апсорбираат водата и минералните материи од почвата кои ги предава на растението. Ваквата симбиоза помеѓу коренот и габите се нарекува **микориза**.

3.2.1 Апсорпција на вода во коренот

Коренот прима вода од почвата по осмотски пат. Тоа значи дека водениот потенцијал на почвата мора да биде поголем од водениот потенцијал на клетките во коренот, особено клетките во кореновите влакненца (Сл. 3.3). Надворешните фактори, кои влијаат врз примањето на водата се: водениот потенцијал на растворот во почвата, температурата и аерацијата на почвата.



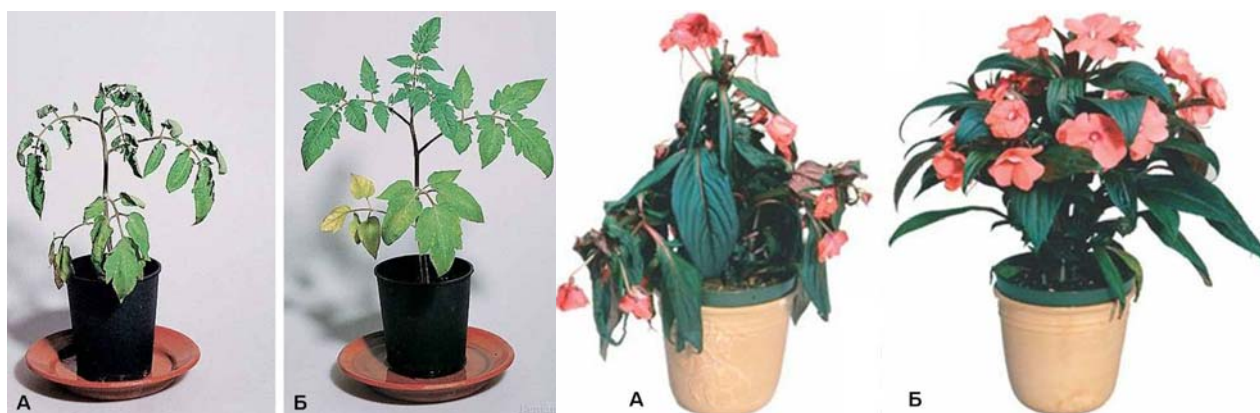
Сл. 3.3 Воден потенцијал во различни делови од растението при транспорт на водата од почвата низ растението до атмосферата (Taiz и Zeiger, 2006).

Водата која се наоѓа во почвата содржи различни растворени супстанции. Кога почвата е заситена со вода, тогаш почвениот раствор има висок воден потенцијал и растенијата многу лесно ја примаат водата од почвата (Сл. 3.3). Растенијата адаптирани да живеат на солени почви, водата ја апсорбираат на посебен начин. Исто така, температурата има големо влијание врз примањето на водата. Така на пр., при ниски температури, коренот расте побавно и на тој начин не допира до почвените слоеви богати со вода. Освен врз растењето на коренот, ниската температура и слабата аерација ги намалуваат и другите функции на коренот, како што е на пр., дишењето. Во овој случај е намалена апсорпцијата на минералните соли, а тоа го спречува коренот да

ја прими водата по пат на осмоза. Така на пр., поради ниските температури или слабата аерација, коренот не може да ја прими водата од почвата, тогаш растението венеа и покрај тоа што во почвата има доволно количество вода. Условите што го оневозможуваат примањето на вода, иако таа е присутна во почвата, се означени како состојба на **физиолошка суша**.

Водениот потенцијал (ψ) на почвата ги опфаќа осмотскиот потенцијал (ψ_{π}) на водениот раствор и хидростатичкиот притисок (P). Вредноста на осмотскиот потенцијал на почвата е мала, бидејќи водата во почвата не содржи големо количество на растворени соли (Сл. 3.3). Хидростатичкиот притисок зависи од количеството на вода во почвата. Кога почвата содржи доволно количество на вода, хидростатичкиот притисок е блиску до нулата и тогаш растенијата се добро снабдени со вода. Водата во почвата се движи по пат на **дифузија** како резултат на разликата во осмотскиот потенцијал или како **струја на целата водена маса** како резултат на разликата во хидростатичкиот притисок. Брзината на струењето на водата или хидрауличката спроводливост на почвата зависи од големината на честичките, нивниот состав и количеството на водата. После дожд или наводнување, почвата е заситена со вода и таа под дејство на силите земјината тежа (гравитациски сили) понира во длабоките слоеви на почвата. Оваа **гравитациска вода** не ја користат голем дел од растенијата, бидејќи таа ги исполнува сите пори на почвата и ја спречува нејзината аерација. Водата која се задржува во капиларните простори помеѓу честичките на почвата се вика **капиларна вода** и таа е лесно достапна за растенијата. Кога почвата губи вода како резултат на испарувањето, нејзиниот воден потенцијал се намалува и во еден момент растението не може повеќе да прима вода. Ако одавањето на вода од почвата продолжи, тогаш се појавуваат знаци на венење кај растенијата.

Количеството на вода што го содржи почвата, кога се појавуваат знаци на венење кај листовите на растенијата се вика **коефициент на венење** и го означува количеството на вода што е недостапно за растението (мртва резерва). Оваа вода делумно припаѓа на водената обвивка околу колоидните честички на почвата и уште се нарекува како **имбибициона вода**. Кога во текот на денот како резултат на транспирацијата се губи висок процент на вода, растенијата при крајот на денот можат да овенат, но тие можат да го повратат тургорот во текот на ноќта (Сл. 3.4). Меѓутоа, ако венењето има голем интензитет, при што растението не е во состојба повторно да прима вода, тогаш почвата содржи минимално количество на вода познато како **процент на трајно венење**. Во овој случај настапува изумирање на растенијата.



Сл. 3.4 (А) Во текот на денот, при транспирација растенијата губат вода и притоа може да дојде до нивно овенување. (Б) Во текот на ноќта, растенијата можат да го повратат тургорот.

3.3 Коренов притисок

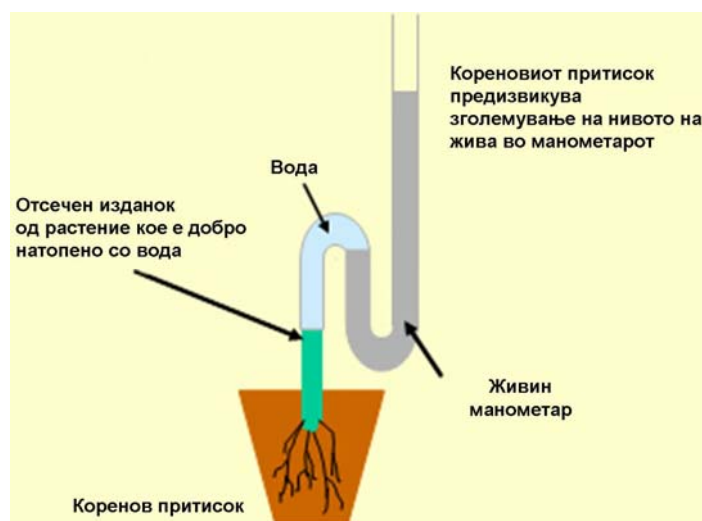
Кога ќе се пресече стеблото на растението веднаш над коренот, тогаш на пресечената површина се појавуваат капки од течност кои се истиснуваат од коренот. Оваа појава е позната како **ексудација**. Пример за ексудација е **солзењето** (плачењето) на виновата лоза во пролет, кога се прават резници од растенијата. Кај младите тревести растенија водата може да се ослободи во форма на водени капки преку врвовите на листовите и оваа појава е позната како **гутација** (Сл. 3.5). Таа се јавува кога во почвата има доволно количество на вода, воздухот е исполнет со водена пара, а поради тоа транспирацијата има мал интензитет.



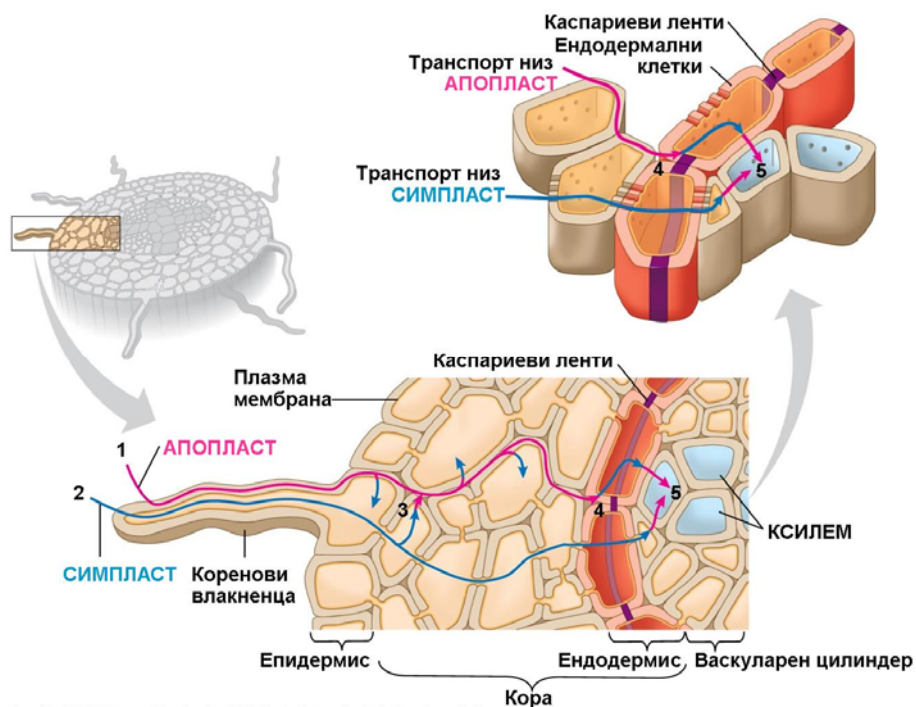
Сл. 3.5 Под дејство на кореновиот притисок кај младите тревести растенија водата може да се ослободи во форма на водени капки преку врвовите на листовите, појава позната како гутација (Purves и соp., 2004).

Сите три појави покажуваат дека во кореновиот систем постои сила што ја притиска водата нагоре и е наречена **коренов притисок** (Сл. 3.6). Кореновиот притисок може да варира и зависи од надворешните услови. Всушност, сите надворешни фактори кои влијаат врз примањето на водата имаат дејство и врз кореновиот притисок. Такви фактори се температурата, високиот воден потенцијал на почвениот раствор, како и аерацијата на почвата. Кај едно растение, кореновиот притисок може да варира во текот на денот. Имено, кореновиот притисок достигнува највисоки вредности во утринските часови, а потоа се намалува. Во услови кога настанува дефицит на вода во растенијата, кореновиот притисок се надополнува во ноќните часови.

Познато е дека ексудацијата е поврзана со активниот транспорт на јоните во коренот. Всушност, осмотскиот потенцијал на ексудатот е секогаш понизок од осмотскиот потенцијал на растворот во почвата. Тоа значи дека паренхимските клетки на коренот пренесуваат јони до ксилемските спроводни елементи спротивно на градиентот на концентрацијата. Водата по осмотски пат доаѓа од надворешната средина во внатрешните садови и се искачува во нив, како што се искачува и во цевката од осмометарот (1.17Б). Според тоа, кореновиот притисок е аналоген на притисокот на водата во осмометарот. Сепак, градбата на коренот е многу сложена и се поставува прашањето, како е можно минералните соли од ксилемот да не се вратат во почвата по пат на дифузија преку апопластот на коренот.



Сл. 3.6 Појава на коренов притисок кај растенијата.

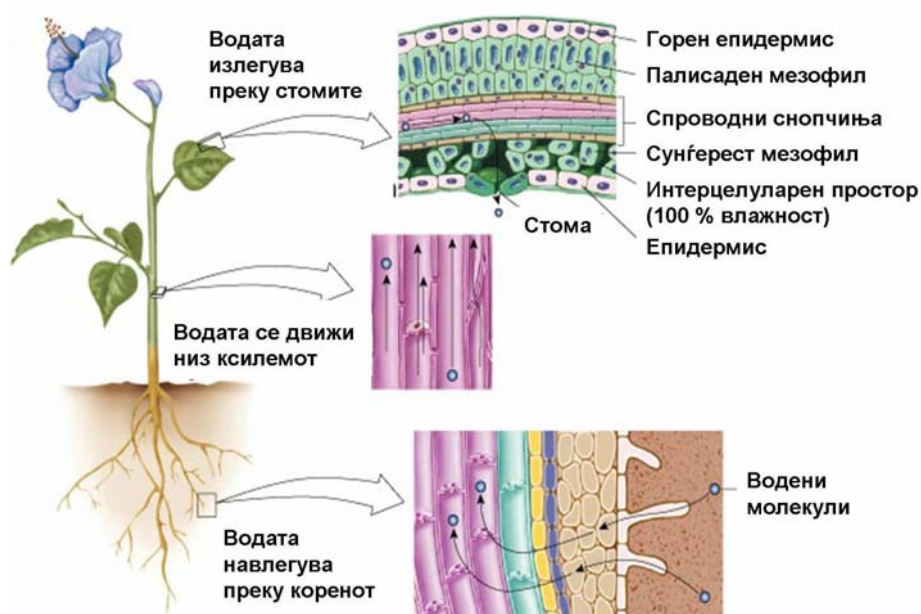


Сл. 3.7 Транспорт на вода и минерални материи низ кореновиот систем. (1) Примање на растворените материи од почвата преку хидрофилните сидови на кореновите влакненца и транспорт преку апопластот. (2) Водата и минералите што навлегуваат преку мембраната на кореновите влакненца се транспортираат преку симпластот. (3) Кога почвените раствори се транспортираат преку апопластот, дел од водата и минералите се транспортираат до клетките епидермисот и кората, каде навлегуваат преку симпластот. (4) Сидовите на ендодермалните клетки имаат задебелувања познати како Каспариеви ленти кои го спречуваат транспортот на водата и минералите. Растворените материи ги заобиколуваат лентите и преку симпластот навлегуваат во мембраната на ендодермалните клетки, а од таму доаѓаат до васкуларниот цилиндар. (5) Ендодермалните клетки, како и паренхимските клетки од васкуларниот цилиндар ги ослободуваат водата и минералите во нивните сидови (апопласт). Ксилемот учествува во транспортот на вода и минерални материи до изданокот (Purves и соp., 2004).

Познато е дека ксилемските садови се изградени од мртви клетки и немаат цитоплазма и плазмалема кои би го спречиле транспортот на јони во спротивна насока. Оваа појава не се случува поради тоа што централниот цилиндер на коренот е опкружен со клетките на ендодермот, а сидовите на овие клетки имаат карактеристични задебелувања кои не дозволуваат транспорт низ апопластот. Овие задебелувања се викаат **Каспариеви ленти** и се наоѓаат на радијалните, а понекогаш и на тангенцијалните сидови од клетките (Сл. 3.7). Според тоа, транспортот низ апопластот на коренот е прекинат на овие места. Ендодермалните клетки се одликуваат со голем број на плазмодезми, кои минуваат низ задебелените сидови и ја поврзуваат нивната цитоплазма со цитоплазмата на паренхимските клетки. Меѓутоа, воопшто не се забележани плазмодезми на сидовите што се граничат со ксилемските елементи. Поради тоа, во било која клетка од коренот, водата и минералните соли навлегуваат преку симпластот и доаѓаат до ендодермот. Кореновиот притисок е поврзан со активниот транспорт на јоните, а тоа значи дека за одвивање на процесот на ексудација е потребна енергија. Оваа енергија, клетките на коренот ја добиваат преку процесот дишење и затоа ниската температура или слабата аерација на почвата ја спречуваат појавата на кореновиот притисок.

3.4 Транспирација

Испуштањето (евапорацијата) на водата во надворешната средина преку надземните делови на растенијата се вика **транспирација** (Сл. 3.8). Кај растенијата при транспирација, водата се оддава (ослободува) во вид на водена пареа, но сепак оваа појава се разликува од испарувањето на водата од слободната површина на другите тела. Интензитетот на транспирацијата зависи од надворешните физички фактори, но и од активноста на растенијата. Во текот на еволутивниот развој, кај копнените растенија се развиле некои морфо-физиолошки карактеристики, со чија помош можат да ја регулираат транспирацијата и да се заштитат од нејзиното штетно дејство.



Сл. 3.8 Шематски приказ за транспирација на водата кај растенијата (Purves и сор., 2004).

Познато е дека растенијата губат најголемо количество вода преку лисната површина. Според тоа, транспирацијата може да биде **кутикуларна**, ако се врши преку епидермалните клетки кои се заштитени со кутикула. **Стоматарната** транспирација се врши преку посебно диференциран стомин апарат. **Лентицеларната** транспирација опфаќа најмал процент од вкупната транспирација и таа се јавува во текот на зимскиот период кај листопадните растенија кои може да ја ослободат водата преку лентицелите. Кутикулата претставува заштитен слој на површината од листот и нејзина основна функција е да го спречи неконтролираното губење на вода. Кај младите листови, кутикуларната транспирација може да достигне до 50% од вкупната транспирација, но кај старите листови, таа може да биде и помала од 10%. Според тоа, растенијата губат најголем процент на вода преку стомите, односно преку стоминиот апарат. Големината на стомите зависи од голем број внатрешни и надворешни фактори. Кога растенијата оддаваат големо количество на вода, стомите се затвораат и на тој начин се штитат од преголемото губење на вода. Но, оваа појава може да предизвика изумирање на растителните организми.

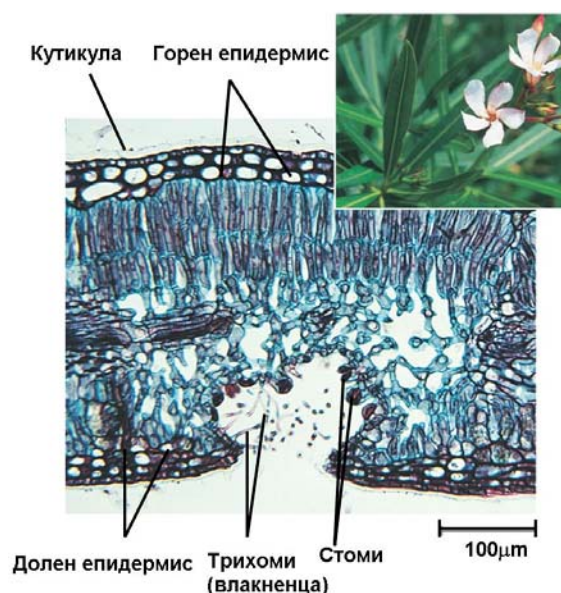
На лисната површина се наоѓаат основни епидермални клетки кои често пати се заштитени со кутикула. Исто така, на епидермисот се наоѓаат и стомините клетки кои заедно со соседните или (околустомини клетки) го сочинуваат стоминиот апарат, кој има отвор (остиолум). Стомините клетки имаат карактеристични задебелувања на клеточните ѕидови. За разлика од епидермалните клетки, стомините клетки поседуваат хлоропласти кои не се разликуваат од хлоропластите на паренхимот што вршат фотосинтеза.

Интензитетот на транспирација го претставува количеството на вода што ја оддава растението за одредено време на единица маса или лисна површина. **Продуктивноста на транспирацијата** покажува колку грама сува материја се создава во листот за единица време, кога при транспирација се губи 1 kg вода. **Коефициентот на транспирацијата** покажува колку вода испарува преку листот, кога се создава 1 g сува супстанција.

Освен надворешните фактори, врз интензитетот на транспирацијата има влијание и анатомско-морфолошката градба на листот. Така на пр. врз интензитетот на транспирацијата влијаат следните особини на растението:

- надворешната површина на листот;
- површината на интерцелуларните простори во листот;
- заштитните творби на листот, како што се кутикулата, восоците, влакненцата;
- положбата на стомите на листот;
- развитокот на спроводниот систем.

Надворешната вкупна површина на листовите е различна кај различни растителни видови. Ксерофитните растенија имаат редуцирана лисна површина, што се јавува како резултат на нивната адаптација во услови на суша. Исто така, многу мезофитни растенија во услови на суша ги отфрлаат листовите. Водата испарува од површината на сите клетки и се собира во интерцелуларните простори на листот. Младите растенија и оние што живеат во сенка имаат релативно висока кутикуларна транспирација, но кутикулата кај листовите на сукулентните растенија е сосема непропустлива за вода. Исто така, кај многу растителни видови на епидермисот се присутни влакненца кои ја намалуваат транспирацијата. Кај ксерофитните растенија, стомите се наоѓаат под површината на листот, а со тоа се заштитени од струењето на воздухот (Сл. 3.9). Ако спроводниот систем е добро развиен во коренот, стеблото и листот, тогаш е овозможено добро снабдување на растенијата со вода од почвата.



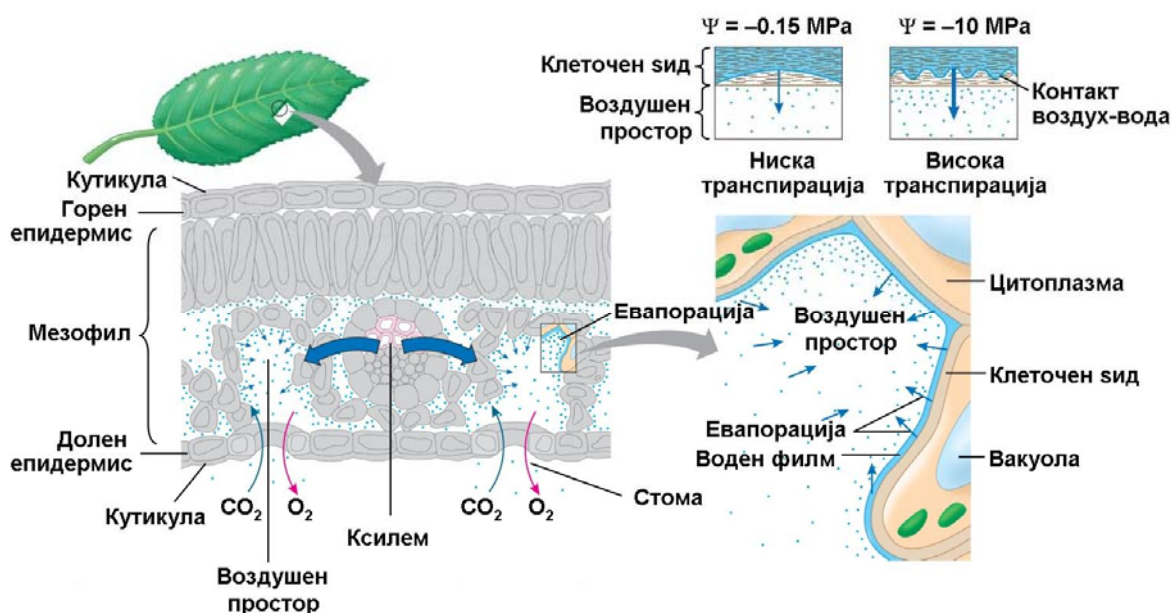
Сл. 3.9 Структурни адаптации на листот кај ксерофитните растенија (Taiz и Zeiger, 2006).

3.4.1 Размена на гасови преку стомите

Кај растенијата, размената на гасовите со надворешната средина се одвива преку листовите, односно лисната површина (Сл. 3.10). Растенијата ја оддаваат водата во надворешната средина во форма на водена пареа, но исто така при процесот фотосинтеза го ослободуваат O_2 , а од надворешната средина го примаат CO_2 . Сите гасови навлегуваат преку стомите по пат на дифузија, а брзината на дифузијата зависи од концентрацијата на водената пареа и на CO_2 во листот и во атмосферата. Концентрацијата на водената пареа во интерцелуларните простори зависи од **водениот потенцијал на листот** и од **температурата**, така што помеѓу содржината на водата во клеточните сидови и водената пареа во воздухот треба се воспостави **рамнотежа на водениот потенцијал** (Сл. 3.10). Според тоа, концентрација на водената пареа во воздухот при рамнотежата зависи од температурата и се изразува како **релативна влажност на воздухот**. Таа го претставува количеството на вода што се наоѓа во единица волумен (1 m^3 воздух). Тоа значи дека листот чиј воден потенцијал $\psi=0$ е целосно заситен со вода и во своите интерцелулари има 100% релативна влажност.

Исто така, CO_2 минува низ стомите по пат на дифузија, но во спротивна насока од водената пареа (Сл. 3.10). Градиентот на количеството на CO_2 помеѓу атмосферата (0.03% CO_2) и листот (0.01% CO_2) е значително помал од градиентот на водената пареа. Така, мезофилните клетки го апсорбираат CO_2 од интерцелуларните простори, со што се воспоставува оваа разлика во концентрацијата на CO_2 .

Брзината на дифузија на водената пареа зависи и од отпорот на стомите (кои може да бидат помалку или повеќе отворени) што се јавува на патот на водената пареа. Исто така, може да се појави и отпор од физичка природа, кој потекнува од мирниот слој на воздухот што содржи големо количество на водена пареа и лежи на површината на листот, а се вика отпорност на граничниот слој. Всушност, **спроводливоста на стомите** е регулирана од страна на физиолошките процеси во клетката.



Сл. 3.10 Транспирацијата предизвикува негативен притисок (тензија) во листот, при што водата се повлекува од ксилемот во листот. (1) При транспирација, водата (сини точки) дифундира од ксилемот во клеточните сидови на мезофилните клетки, од каде евапорира во воздушните простори на листот. Потоа, водената пареа дифундира од воздушните простори преку стомите до надворешната површина од листот. (2) Водената пареа што се губи при транспирација се заменува со евапорација на водата од водениот филм кој ги обвиткува мезофилните клетки. (3) Евапорацијата на водата предизвикува повлекување на воздушно-водената површина кон клеточниот сид, таа се извиткува и притоа се зголемува интензитетот на транспирацијата. Кога оваа воздушно-водена површина ќе стане сè повеќе извиткана, тогаш притисокот во водениот филм станува негативен. Овој негативен притисок ја повлекува водата од ксилемот, каде што притисокот е поголем (Taiz и Zeiger, 2006).

Интензитетот на транспирацијата зависи од повеќе надворешни фактори кои го зголемуваат градиентот на концентрацијата на водената пареа и го намалуваат отпорот што се јавува при нејзина дифузија:

- температурата;
- релативната влажност на воздухот;
- струењето на воздухот (ветерот).

Со зголемување на температурата се зголемува и брзината на дифузија. Освен тоа, температурата има влијание и врз влажноста на воздухот, така што со зголемување на температурата се намалува релативната влажност на воздухот. Тоа значи дека одреден волумен на воздухот при зголемена температура може да прими поголемо количество на водена пареа. Од друга страна, струењето на воздухот, односно ветерот многу побргу го однесува слојот на воздухот кој е заситен со водена пареа од површината на листот. Меѓутоа, силниот ветер (со брзина поголема од 15 km/h^{-1}) овозможува ладење на листот, а со тоа се намалува и интензитетот на транспирацијата.

Постои можност растенијата да изгубат големо количество на вода преку транспирацијата. Така на пр., едно растение на пченка во текот на вегетативниот период транспираира околу 200 L вода, едно разгранато дрво исто толкаво количество на вода може да изгуби само во текот на еден летен ден. Меѓутоа, транспирираната вода, растенијата ја надополнуваат преку апсорпција на истата од почвата и покрај тоа што од

вкупното количество на вода што минува низ нив, тие користат само 1-5%. Кога растението се наоѓа во услови што предизвикуваат висока транспирација, тоа може да опстане само ако има доволно количество на вода. Но, растенијата секогаш немаат доволно достапно количество на вода и проади тоа поднесуваат поголем или помал **воден дефицит**.

Се поставува прашањето дали на растенијата им е потребен процесот на транспирација и со колкав интензитет? Постојат повеќе податоци што потврдуваат дека намалената транспирација не е штетна и дека во такви услови растенијата се развиваат подобро. Всушност, растителните организми не се во состојба да го избегнат процесот на транспирацијата. Тие преку стомите губат големи количества на вода, но исто така апсорбираат и големи количества на CO_2 . Сè додека растението добива доволно количество на вода од почвата, тоа преку стомите ќе прима CO_2 , но и неминовно ќе губи вода. Меѓутоа, во моментот кога губењето на вода е поголемо од примањето, стомите ќе се затвораат. На ваков начин, од една страна ќе се спречи венењето на растенијата, но од друга страна ќе престане фотосинтезата. Тоа е една од причините за низок раст и мал принос кај растенијата, што биле во услови на воден дефицит.

Транспирацијата има и други корисни ефекти за растенијата. Така на пр., преку процесот на транспирација, од коренот во стеблото се пренесуваат и минералните соли. Исто така, кога надворешната температура е висока, со транспирацијата се намалува и топлината на лисната површина (ладење), што е многу важно за нормално одвивање на физиолошките функции кај растенијата.

3.5 Функција на стомите

Копнените растенија живеат во средина во која еколошките фактори се прилично променливи. Тоа се однесува на количеството на вода во почвата, температурата и влажноста на почвата. Во текот на вегетативниот период, растенијата можат да бидат изложени на суша, поплава, како и на високи температури. Ваквите климатски услови можат да го загрозат животот на многу растителни видови, кои не се прилагодени на истите. Исто така, кога климатските услови се поволни, во почвата се јавуваат промени во количеството на вода во текот на дневните и ноќните часови. Всушност, растенијата располагаат со различни адаптивни својства преку кои го регулираат водниот баланс. Морфо-физиолошките адаптации на различни растителни видови (метаморфози и заштитни творби на листовите и стеблото) го овозможуваат нивното распространување и во области кои не се поволни за нивниот живот и опстанок. Физиолошките механизми кај растенијата овозможуваат да реагираат на краткотрајните неповолни услови предизвикани под дејство на надворешните фактори. Оваа функција припаѓа на **клетките на стоминиот апарат** (Сл. 3.11), кои посебно се диференцирани за да вршат размена на гасовите помеѓу растенијата и надворешната средина. Кога стомите се затворени, транспирацијата е целосно спречена, меѓутоа тоа не е можно да трае подолг временски период, бидејќи преку стомите растенијата примаат CO_2 . Всушност, стомите имаат сложена функција и задача да воспостават баланс помеѓу двата клучни процеси, како што се максималното примање на CO_2 и минималното губење на водата.

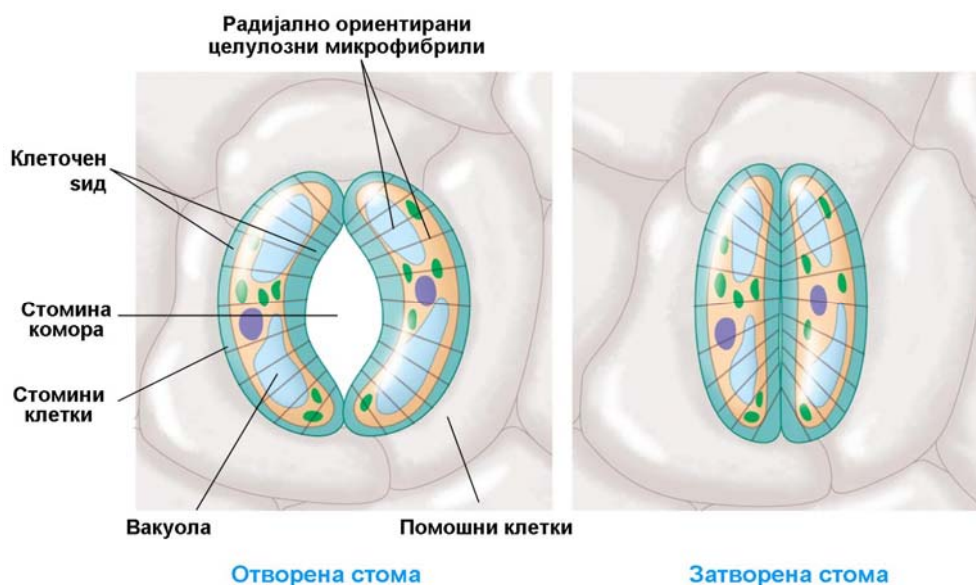
Познато е дека сите живи организми имаат способност за одржување на стабилноста на внатрешната средина, што се вика **хомеостаза**. Како што клеточната мембрана со својата селективна пропустливост ја регулира стабилноста на внатрешната средина на клетките, така и стоминиот апарат со својата пропустливост за гасови претставува главен механизам за одржување на хомеостаза на целиот организам. Регулирањето на процесите на испуштање на водена пара и примање на CO_2 се врши преку промените во

отвореноста на стомите. Стомите реагираат на голем број внатрешни и надворешни фактори и степенот на нивната отвореност зависи од **интегрираната функција** на сите овие фактори (Zeiger, 1983). Отворањето и затворањето на стомите се јавуваат како резултат на движењата на стомините клетки кои зависат од тургорот и промените во нивниот волумен. Тургорот на стомините клетки зависи од концентрацијата на осмотски активните материи, односно од осмотскиот потенцијал на клеточниот сок. Според тоа, за објаснување на физиологијата на стомите важно е проучувањето на следните прашања:

- кои се главни носители на променливиот осмотски потенцијал на стомините клетки?
- како се врши транспортот на осмотски активни материи низ мембраната?
- кои се главните сензори преку кои растението ја прима информацијата за промените во надворешната средина?
- како се пренесуваат тие информации во транспортот на материите и на другите метаболички процеси?

3.5.1 Градба на стоминиот апарат

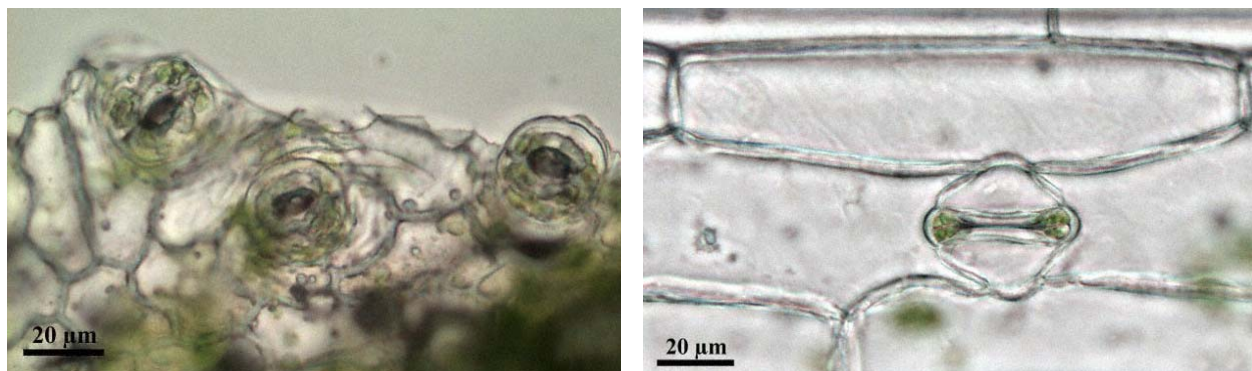
Стомите се наоѓаат на листовите кај сите виши растенија, папрати и лиснати мовови. Поради тоа, постои и голема разновидност во градбата и структурата на стоминиот апарат кај различни растителни таксони. Исто така, во рамките на ист растителен вид постојат значителни морфолошки варирања во структурата на стоминиот апарат, зависно од еколошките фактори.



Сл. 3.11 Шематски приказ на градбата на стоминиот апарат.

Стомините клетки се наоѓаат на површината од листовите, но во помал број и на другите надземни делови од растението. Тие се разликуваат од другите епидермални клетки по нивната форма и по зелената боја. Стоминиот апарат (Сл. 3.11) се состои од **стомини клетки** (клетки затвораачки), **помошни или соседни клетки** (околустомини клетки) и **стомина комора**. Терминот **стома** (=уста на грчки јазик) означува пора, отвор

помеѓу две клетки, но во поширока смисла ги опфаќа двете клетки затворачки (стомини клетки). Постојат два типа на стомин апарат. Првиот тип на стоми имаат бубрежна форма и се наоѓаат кај сите дикотиледони, кај многу монокотиледони, скриеносемени растенија, папрати и мовови. Вториот тип на стоми имаат издолжена форма со два топчести краја и тесен мост што ги поврзува, а се наоѓаат кај монокотиледоните од фамилијата на треви (Poaceae) и некои палми (Сл. 3.12).



Сл. 3.12 Стоми со бубрежна форма кај бршлен (*Hedera helix*) и стоми со издолжена форма кај пченка (*Zea mays*).

Стомините клетки речиси се изолирани од околните клетки, бидејќи имаат малку или воопшто немаат плазмодезми. Тие содржат мал број на хлоропласти со слабо развиен гранален систем. Исто така, стомините клетки имаат карактеристично задебелен клеточен сид. Соседните клетки, често пати се разликуваат по својата форма од другите епидермални клетки и имаат функција на клетки помошнички. Стомината комора е голем интерцелулар преку кој стомата комуницира со атмосферата.

Кога тургорот во стомините клетки е зголемен, тогаш нивниот волумен пропорционално се зголемува од 40% до 100%. Тоа предизвикува поголемо истегнување на тенките сидови, отколку на задебелените. Кај стомите на дикотиледоните растенија најчесто се истегнуваат дорзалните сидови, а кај тревестите растенија расте волуменот на топчестите краеве. За ваквиот начин на истегнување на сидовите, голем придонес има положбата на целулозните микрофибрили во клеточниот сид. Бидејќи стомите имаат мала димензија во споредба со клетките на останатите ткива на листот, постојат тешкотии при проучувањето на нивната физиологија. Имено, кај стомите е можно да се вршат мерења на нивната отвореност на целиот лист, како и испитувања на биохемиските промени во одделни стомини клетки. Движењата на стомите кај интактните растенија успешно може да се следи со помош на **порометар**.

За проучување на стомините клетки успешно се користат изолирани протопласти (Weyers и сор., 1983). Со помош на ензими кои го деградираат клеточниот сид се ослободуваат протопластите на епидермалните клетки. По неколку часа, тие се отстрануваат од суспензијата за да се ослободуваат и протопластите од стомините клетки. Протопластите како клетки без клеточен сид имаат топчеста форма и биохемиско-физиолошките реакции што се одвиваат во изолираните протопласти се исти како и во стомините клетки. Промените во тургорот на стомините клетки имаат влијание врз отворањето на стомите. Така на пр., во хипертоничен раствор (со низок осмотски потенцијал, а со поголема концентрација на шеќер отколку во клеточниот сок), клетките од листот губат вода, нивниот тургор опаѓа и стомите се затвораат. Додека во

хипотоничен раствор (со висок осмотски потенцијал, помала концентрација на шеќер отколку во клеточниот сок), сите клетки се тургосцентни и стомите широко се отворени. Меѓутоа, во услови на доволно количество на вода, зголемувањето на волуменот на клетките затворачки (стомините клетки) е ограничено од соседните епидермални клетки. Всушност, отворањето на стомите зависи од разликата во тургорот помеѓу стомините клетки и соседните помошни клетки. По откинување на листот од стеблото, епидермалните и помошните клетки побргу ја губат водата, така што во нив, тургорот побргу опаѓа отколку во стомините клетки и како резултат на тоа стомите се отвораат. Ваквото отворање на стомите е познато како **хидропасивно отворање**. Но, кога листот прима вода, во првиот момент стомите се затвораат од притисокот на епидермалните клетки, кај кои тургорот побрзо расте. Оваа појава е позната како **хидропасивно затворање** на стомите.

3.5.2 Надворешни фактори кои влијаат врз отворањето на стомите

Отворањето и затворањето на стомите зависи од повеќе надворешни фактори: светлината, концентрацијата на CO_2 , температурата, достапното количество на вода за растенијата, како и од влажноста на воздухот. Од функцијата на стомите истовремено зависат два физиолошки процеси, транспирацијата и фотосинтезата.

Влијанието на светлината врз стоминиот апарат е поврзано со процесот на фотосинтеза. Во присуство на светлина, стомите кај сите растенија се отвораат, а на темно се затвораат, бидејќи низ нив навлегува CO_2 кој е потребен за одвивање на процесот фотосинтеза. Намалената концентрација на CO_2 предизвикува поголемо отворање на стомите со што се апсорбира поголемо количество на овој гас, додека високата концентрација на CO_2 предизвикува затворање на стомите. Познати се два исклучока од ова правило за дејството на светлината врз отворањето на стомите. Првиот е кај листовите на сукулентните растенија во текот на денот стомите се затворени, а во текот на ноќните часови тие се отворени. Вториот е кај некои растителни видови кога во текот на пладневните часови кога светлината има најголем интензитет, стомите помалку или повеќе се затворени. Тоа се објаснува со промена на концентрацијата на CO_2 во интерцелуларите во листот. Така на пладне како резултат на зголемената температура, интензитетот на дишењето во клетките на листот е зголемен и како резултат на тоа произведениот CO_2 ја надминува оптималната концентрација, при што стомите се затвораат.

Температурата е значаен фактор кој дејствува врз функцијата на стомите. По правило, стомите се затворени кога температурата е под 0°C , а се отвораат кога температурата е помеѓу 0 и 30°C . Влијанието на водениот дефицит е многу важно за одвивање на функцијата на стомите, бидејќи ако растението не располага со доволно количество на вода, тургорот ќе биде намален во сите клетки, вклучувајќи ги и стомините клетки. Во такви услови не е можно отворање на стомите иако другите фактори (светлината и концентрацијата на CO_2) се поволни. Според тоа, сите надворешни фактори имаат влијание врз отворањето и затворањето на стомите, но, во природни услови, стомите никогаш не реагираат само на еден променлив фактор, туку на целиот комплекс од фактори.

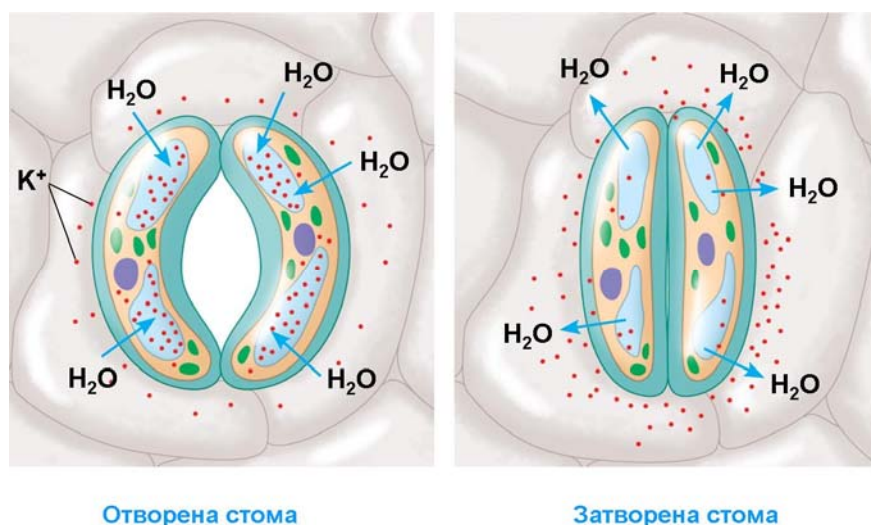
3.5.3 Транспорт на јони во стомините клетки

Функцијата на стомините клетки зависи и од осмотскиот потенцијал на клеточниот сок. Промената на осмотскиот потенцијал во стомините клетки се одвива на два начина:

- Надворешните фактори кои предизвикуваат отворање на стомите можат да го зголемат активниот транспорт на некои јони во стомините клетки, при што водата ќе навлезе во клетките по пат на осмозата и ќе се зголеми нивниот тургор, додека при затворање на стомите, јоните ќе излезат надвор од клетките.
- Во стомините клетки се синтетизираат осмотски активни материи, но водата и во овој случај навлегува по пат на осмоза.

Во двата случаи се разликуваат активна компонента на процесите која го регулира осмотскиот потенцијал и пасивна компонента која има важна улога во примањето на водата по осмотски пат. Јонскиот транспорт претставува почетна реакција при отворање на стомите и во природни услови се случува во утринските часови. Меѓутоа, при отворањето на стомите во текот на целиот дневен период, големо значење има и синтезата на органските соединенија.

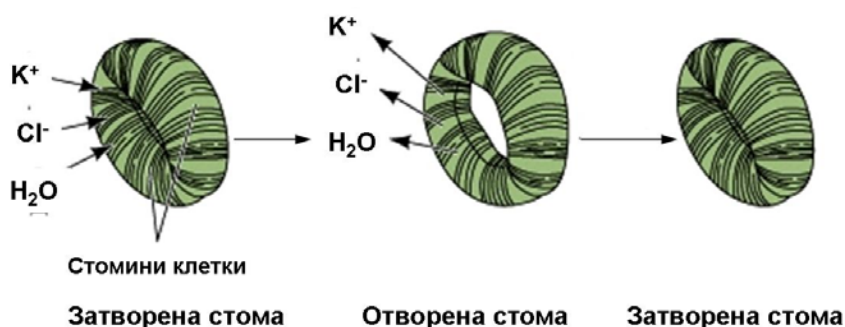
Надворешните фактори кои имаат влијание врз отворањето и затворањето на стомите претставуваат **сигнали** на кои реагираат растенијата. Всушност, тие сигнали се пренесуваат со помош на **интермедијарни процеси** на **ефекторите**, кои директно се одговорни за промените на тургорот во стомините клетки (Kearns и Assman, 1993). Интермедијарните процеси се многу сложени и се претставени со промените во метаболизмот на јаглехидратите во стомините клетки, ефектот на хормоните особено на абсцисинската киселина (АВА), а сето ова е поврзано со учеството на калциумовите јони и со комплекс на секундарни пренесувачи. Независно од тоа како се одвиваат интермедијарните процеси, **ефекторите** секогаш се исти и многу добро дефинирани. Тоа се: протонските АТРази, калиумовите и анјонските канали на плазмалемата и тонопластот од стомините клетки. Стомините клетки содржат повеќе K^+ јони кога стомите се отворени, отколку кога се затворени. Имено, кога стомите се отворени, стомините клетки се тургоресцентни и содржат речиси половина од вкупното количество на K^+ јони. Но, кога ќе се затворат стомите, K^+ јони се распоредуваат во помошните и други клетки, при што тургорот во стомините клетки опаѓа (Сл. 3.13).



Сл. 3.13 Шематски приказ на улогата на K^+ јони во отворање и затворање на стомите.

Сите овие податоци упатуваат на заклучокот дека под дејство на стимулансот што предизвикува отворање на стомите, во стомините клетки се акумулира големо количество на K^+ јони. Акумулацијата на K^+ јони ги има сите карактеристики на секундарен активен транспорт. Примарниот транспорт го врши протонската АТРаза од Р-тип, која се наоѓа на клеточната мембрана. Сигналите кои ја активираат АТРазата предизвикуваат излачување на протоните во апопластот, а K^+ јони навлегуваат во клетките, при што стомите се отвораат. Исто така, било докажано дека на мембраните на протопластите изолирани од стомините клетки постојат два вида на калиумови канали. Низ едниот тип на канали се врши инфлукс на K^+ во клетката, а низ вториот тип на канали, K^+ јони се враќаат во апопластот. Важно е да се истакне и тоа дека K^+ јони не се задржуваат во цитоплазмата, туку преминуваат во вакуолата. Како резултат на активноста на V-АТРазата и H^+ пиропфатазата, вакуолата е позитивно наелектризирана во однос на цитоплазмата и катјоните се внесуваат спротивно на електрохемискиот градиент. Овој транспорт го вршат котранспортери и кога има висока акумулација на K^+ јони во вакуолата се постигнува осмотски ефект, како резултат на што водата навлегува во вакуолата, а со тоа расте тургорот на стомините клетки.

Со акумулирање на K^+ јони се променува електричната рамнотежа во стомините клетки, при што таа се одржува со помош на јоните на хлор (Cl^-) и јоните на јаболчната киселина (малат²⁻). Јоните на хлорот навлегуваат од апопластот, најверојатно со помош на симпорт-котранспортери со протони, а тоа значи по пат на секундарен активен транспорт. Анјоните се транспортираат во вакуолата, најверојатно преку јонските канали и на тој начин се намалува осмотскиот потенцијал на клеточниот сок (Сл. 3.14).



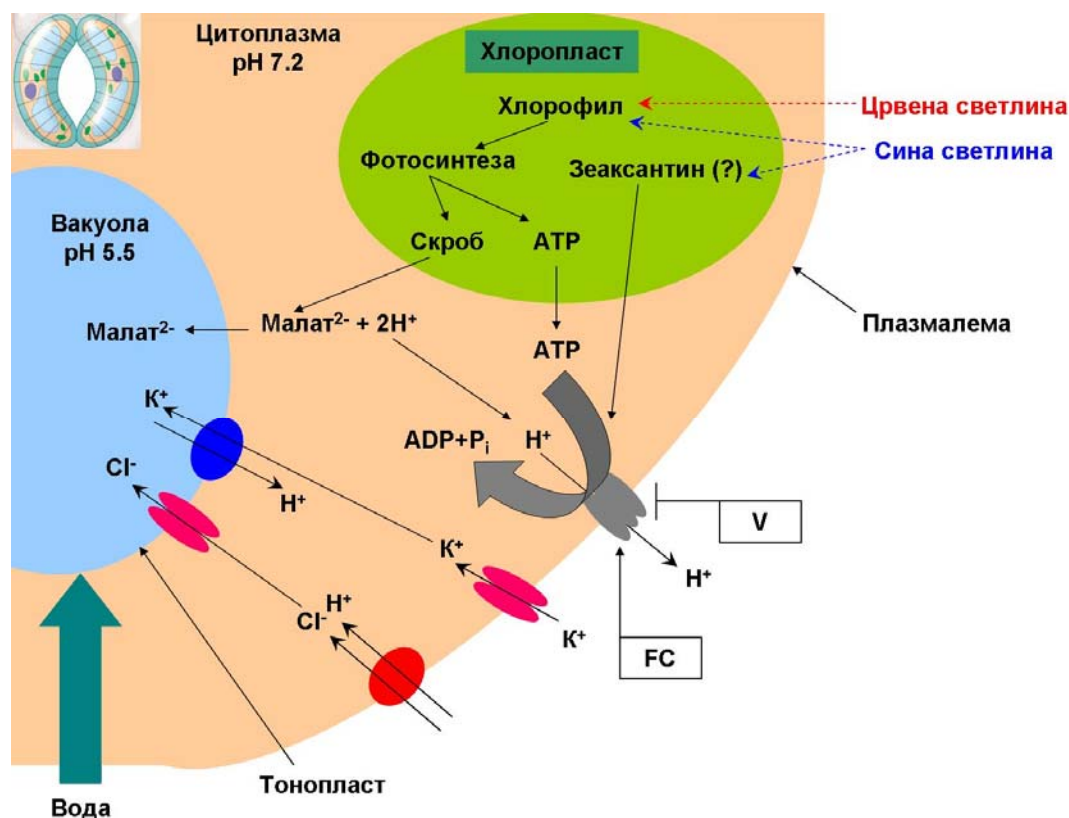
Сл. 3.14 Шематски приказ на улогата Cl^- јони во отворање и затворање на стомите.

3.5.4 Сигнали за отворање на стомите: светлина и CO_2

Светлината и CO_2 се неопходни фактори за одвивање на процесот на фотосинтеза, но, исто така, тие претставуваат главни сигнали за отворање на стомите. Стомините клетки се многу чувствителни кон светлината и тие се отвораат дури и при светлина која претставува 1/10 од полната дневна светлина. Кај растителните организми, светлината се апсорбира од страна на различни пигменти, а потоа се конвертира во енергија што се користи за одвивање на некој процес. Такви пигменти се хлорофилот и каротеноидите кои учествуваат во фотосинтезата, како и фитохромот и криптохромот кои регулираат многу други процеси. Хлорофилите ја апсорбираат сината и црвената светлина, фитохромот повеќе ја апсорбира црвената отколку сината светлина, а каротеноидите и криптохромот ја апсорбираат само сината и виолетовата светлина. Стомите се активни во присуство на сината и црвената светлина. Поради тоа, не е

можно со сигурност да се каже кој пигмент учествува при отворањето на стомите. Стомите реагираат на светлина и во моменти кога се одделени од клетките на мезофилот (мезофилните клетки), во кои се врши фотосинтезата.

Фотобиолошките експерименти покажале дека реакцијата на стомите спрема светлината претставува интегриран одговор од активноста на два фотосистеми, односно дека постојат две реакции на стомите кон светлината (Сл. 3.15).



Сл. 3.15 Шематски приказ за влијанието на црвената и сината светлина врз интермедиерните процеси при отворање на стомите. Светлината учествува во процесот на фотосинтеза и производството на АТР и скроб. АТР е потребен за активноста на H^+ -АТРазата, а од скробот се создава малат. Сината светлина ја активира H^+ -АТРазата, најверојатно преку зеаксантинонот. При хиперполаризација на мембраната, калиумот навлегува во клетката преку влезните канали, а хлорот навлегува во симпорт со протоните. Исто така, H^+ -АТРазата ја активира фузикокцинонот, а ванадатот ја инхибира. Калиумот, хлорот и малатот се акумулираат во вакуолата, при што се намалува осмотскиот потенцијал на клеточниот сок и тогаш водата навлегува во клетката. Отворањето на стомите е резултат на сите овие процеси.

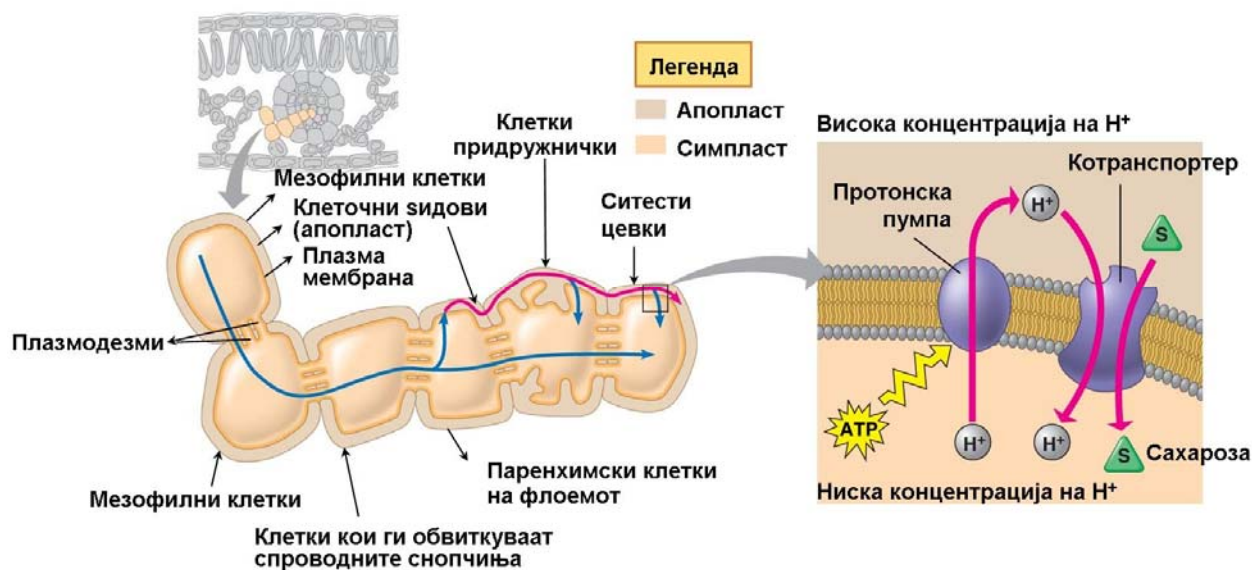
Така на пр., кога стомите биле осветлени со црвена светлина, процесот на фотосинтеза бил интензивиран, стомите биле отворени и примале јони, при што тургорот во нив бил зголемен (Сл. 3.15). Всушност, црвената светлина ја активира електрогената протонска H^+ -АТРаза која врши експорт на протони, а импорт на K^+ јони и вода, при што клетката бабри и станува тургоресцентна. Според тоа, црвената светлина има индиректно влијание врз отворањето на стомите, односно таа дејствува преку хлоропластите во кои се врши процесот на фотосинтеза и синтеза на АТР. Од друга страна, кај стомите осветлени со сина светлина била активирана протонска H^+ -АТРаза.

АТРаза, но независно од интензитетот на фотосинтезата. Затоа биле поставени експерименти за мерење на отвореноста на стомите осветлени со црвена и сина светлина (Amodeo и сор., 1992). Резултатите од овие истражувања покажале дека кај листови осветлени со црвена светлина, отворот на стомите престанува да се зголемува, но ако се додаде сина светлина отворањето на стомите се интензивира (Сл. 3.15). Според овие податоци, црвената и сината светлина не дејствуваат преку ист фоторецептор. Се смета дека хлорофилите и фотосинтезата не учествуваат во реакцијата на стомите на сината светлина и дека во неа учествува посебен пигмент криптохром. Според тоа, реакцијата на стомите на светлината се состои од два процеса во кои учествуваат различни пигментни системи.

Влијанието на CO_2 врз отворањето и затворањето на стомите не е целосно објаснето, но се смета дека зависи од неговата концентрација (Mansfield и сор., 1990). Притоа било утврдено дека реакцијата на стомите не зависи од концентрација на CO_2 во надворешната средина или од таа во стоминиот отвор, туку дека зависи од концентрација на CO_2 во интерцелуларите на листот. Според некои податоци, внатрешната страна на стомините клетки која граничи со стомината комора е чувствителна на CO_2 . При ниска концентрација на CO_2 , стомите кај сите растенија се отвораат. Кога растението ќе се осветли, CO_2 во клетките на листот се троши при процесот фотосинтеза, а намалената концентрација на CO_2 во интерцелуларите предизвикува отворање на стомите и примање на нови количества на CO_2 од атмосферата. На тој начин, процесот на фотосинтеза индиректно преку концентрацијата на CO_2 влијае врз стоминиот апарат, а сензорот за ниската концентрација на CO_2 се наоѓа во самите стомини клетки. Во нив, CO_2 е потребен за карбоксилација на фосфоенолпируватот при синтеза на јабољчната киселина. Сепак, ниската концентрација на CO_2 претставува позитивен сигнал за отворање на стомите. Кај многу растителни видови, чувствителноста кон CO_2 е променлива и зависи од други фактори како што се снабденоста со вода и староста на растението. Се претпоставува дека CO_2 учествува и во други процеси кои имаат различно влијание врз стомите, но при висока концентрација на CO_2 преовладуваат оние процеси што предизвикуваат затворање на стомите.

Според истражувањата на von Mohl (1856) се сметало дека отворањето на стомите е директно поврзано со процесот на фотосинтеза и дека енергијата неопходна за активноста на стомите се произведува при процесите фотосинтеза и дишење, бидејќи стомините клетки се единствени клетки од епидермисот кои содржат хлоропласти. Според овие истражувања, под дејство на светлината во стомините клетки се синтетизираат јаглехидрати кои го намалуваат осмотскиот потенцијал на клеточниот сок, при што водата навлегува по пат на осмоза. Меѓутоа, ваквите сваќања биле отфрлени поради откривањето на доминантната улога на K^+ јон во осмотските промени. Всушност, новите истражувања покажуваат дека ситните хлоропласти во стомините клетки имаат слабо развиен гранален систем и помала содржина на хлорофил отколку мезофилните клетки и дека тие не се во состојба да произведат големи количества на јаглехидрати. Од друга страна, отворањето на стомите се забележува само неколку минути по осветлувањето и директно е поврзано со синтезата на големи количества јаглехидрати (Сл. 3.16). Новите истражувања го доведуваат во прашање и присуството на фотосинтетскиот ензимски комплекс за синтеза на јаглехидратите во стомините клетки. Се смета дека хлоропластите на стомините клетки не содржат ензими кои се неопходни за полимеризација на глукозата во скроб. Но, со примена на маркирани соединенија било покажано дека стомините

клетки примаат јаглехидрати од мезофилните клетки, а потоа во нив се синтетизира скробот. Тоа значи дека прекурсорите на скробот навлегуваат во стомините клетки од мезофилот. Познато е и тоа дека сахарозата што потекнува од мезофилните клетки не служи само за синтеза на скроб, туку дека таа има придонес и во одржувањето на нискиот осмотски потенцијал во стомините клетки (Сл. 3.16). Кога кај растенијата се следат осмотските промени во текот на денот може да се забележи дека инфлуксот на калиум, а со тоа и акумулирањето на хлорот и малатот имаат доминантна улога во првиот дел од денот, но опаѓаат во вториот дел од денот кога функцијата на осмотикум ја превзема сахарозата (Talbot и Zeiger, 1998).

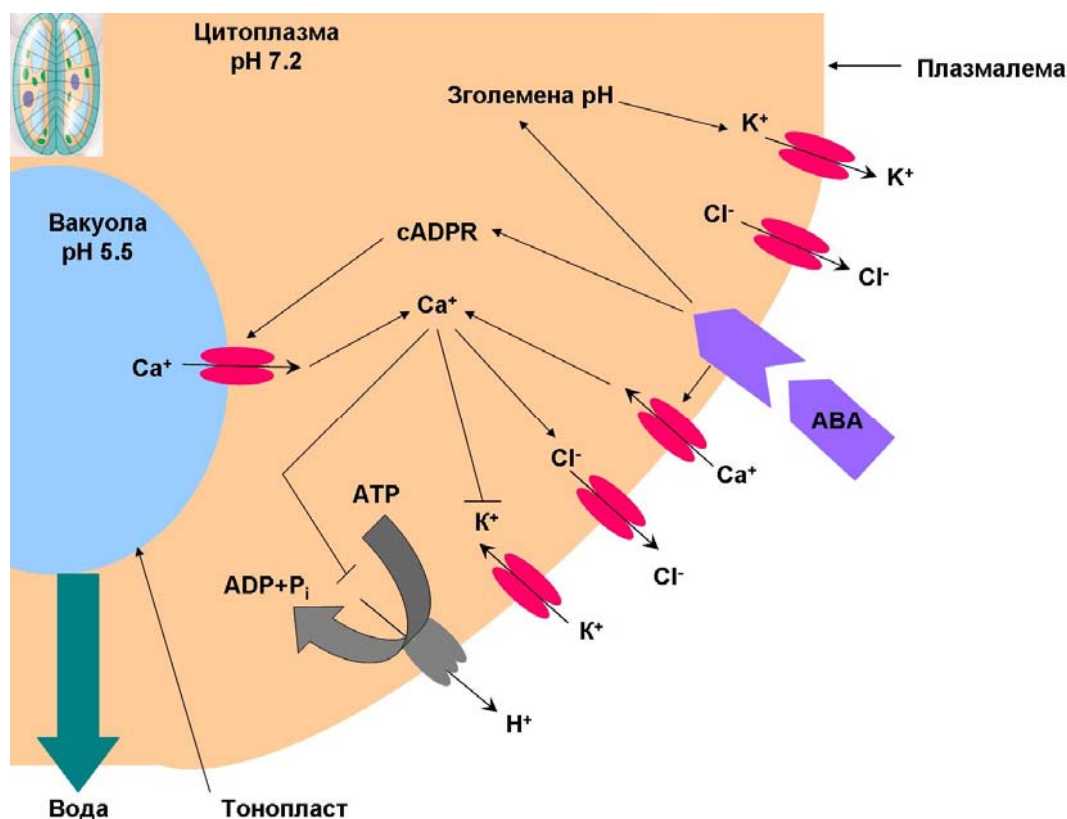


Сл. 3.16 Сахарозата што се создава во мезофилните клетки патува преку симпластот (сина стрелка) до ситестите цевки. Кај некои видови, сахарозата излегува од симпластот (розева стрелка) блиску до ситестите цевки и активно се акумулира преку апопластот во ситестите цевки и клетките придружнички. Хемиосмотскиот механизам е одговорен за активниот транспорт на сахарозата во ситестите цевки и клетките придружнички. Протонските пумпи создаваат H^+ градиент, кој овозможува транспорт и акумулација на сахарозата со помош на протеинските котранспортери, кои ја транспортираат сахарозата заедно со дифундираните H^+ јони кои се враќаат назад во клетката (Purves и соp., 2004).

3.5.5 Сигнали за затворање на стомите: воден дефицит

При процесот транспирација, кога изгубеното количество на вода е поголемо од применото се појавува воден дефицит, што предизвикува многу промени во метаболизмот на растението, а посебно во листовите. Во тој случај стомите се затвораат, иако другите услови што предизвикуваат отворање на стомите се поволни за растението. Сепак, растенијата ги толерираат промените во водениот потенцијал до одредени граници и на тој начин ги одржуваат стомите отворени. Но, кога водениот потенцијал ќе се намали под одредена граница, стомите брзо се затвораат и тогаш покрај губењето на водата доаѓа и до брзо губење на јоните од стомините клетки што е главната причина за губење на тургорот. Постојат различни фактори кои предизвикуваат затворање на стомите, а се активираат при воден дефицит. Такви се јоните на калциумот (Ca^{2+} јони) и абсцисинската киселина (ABA), кои претставуваат

главни фактори при затворање на стомите (Сл. 3.17). Во природни услови водениот дефицит секогаш предизвикува зголемена концентрација на Ca^{2+} јони и на АВА.



Сл. 3.17 Шематски приказ на интермедиерните процеси при затворање на стомите под дејство на абсцисинската киселина. АВА има влијание врз отворањето на калциумовите канали на плазмалемата и тонопластот, при што се зголемува концентрацијата на Ca^{2+} во цитоплазмата. Ca^{2+} јони ја блокираат активноста на H^{+} -АТРазата, при што доаѓа до деполаризација на мембраната. Според тоа, се намалува активноста на влезните калиумови канали, а се зголемува активноста на излезните канали за хлорот. При реакција која е независна од калциумот, АВА ја зголемува рН на цитоплазмата, при што се активираат излезните канали за калиум и хлор. Поради тоа, концентрацијата на соли во цитоплазмата и вакуолата опаѓа, водата излегува од клетката и стомите се затвораат.

Познато е дека АВА е природен растителен хормон, кој има важна улога во растот и развитокот на растителните организми. Причината за затворање на стомите се состои во неспособноста на клеточните мембрани да го задржат вишокот на K^+ јони, кој настанал поради претходниот инфлукс на K^+ јони кога стомите биле отворени. Така на пр., ако растението е изложено на воден дефицит подолг временски период, тогаш враќањето на тургорот и отворањето на стомите не се случува веднаш, туку може да трае и неколку дена. Се претпоставувало дека за време на водениот дефицит се синтетизира некој хемиски инхибиторен фактор кој ги затвора стомите, но тој не се разградува веднаш после враќањето на тургорот. Во 60-те години на минатиот век било потврдено дејството на инхибиторот кој бил идентификуван како абсцинска киселина (АВА). Така на пр., кај свежите листови, концентрацијата на АВА изнесува $6 \mu g \cdot kg^{-1}$, но кога листовите ќе се изложат на топол воздух, нејзиното количество се зголемува и за 7 минути достигнува $9 \mu g \cdot kg^{-1}$. Меѓутоа, АВА се губи во растението

многу бавно и доаѓа на нормална концентрација дури после 2-3 дена. Се смета дека АВА се транспортира од мезофилните клетки во насока на стомите. Со користење на имунолошки методи било утврдено дека при воден стрес, протопластите од стомините клетки кај *Vicia faba* синтетизираат АВА. Исто така, било утврдено дека АВА се синтетизира и во коренот, а потоа се транспортира во стеблото. Постои мислење дека овој процес е забрзан за време на водениот стрес, а тоа значи дека АВА претставува сигнал за воспоставување на корелација помеѓу примањето на водата во коренот и затворањето на стомите, односно ограничувањето на транспирацијата.

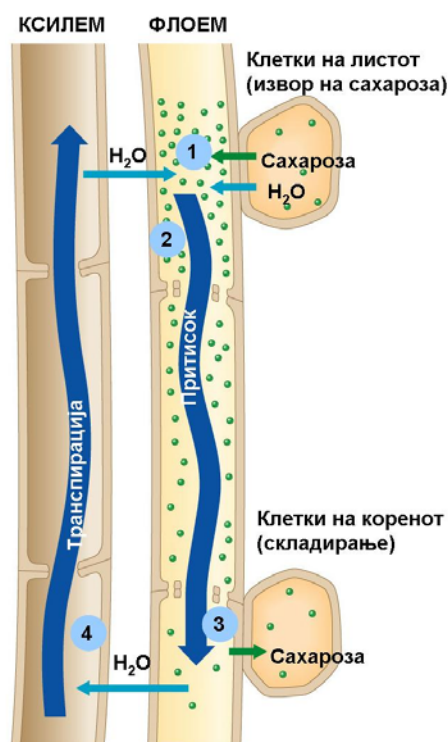
Сите фактори што учествуваат во затворање на стомите, всушност предизвикуваат излегување на јоните од стомините клетки (Сл. 3.17). Се смета дека АВА предизвикува контракција на стомините клетки и го спречува зголемувањето на нивниот волумен (предизвикан од навлегувањето на K^+ јони и водата). Влијанието на АВА врз затворање на стомите може да се објасни со помош на два различни механизми. Еден од нив се состои во промена на рН, а вториот преку зголемување на концентрацијата на Ca^{2+} јони во цитоплазмата. Ca^{2+} јони го спречуваат отворањето на стомите и предизвикува нивно затворање ако претходно биле отворени. Меѓутоа, Ca^{2+} не дејствува како осмотски, туку како регулаторен фактор при пренесувањето на надворешните стимулуси. Всушност, како и во многу други процеси, Ca^{2+} има улога на **секундарен месенџер** во стомините клетки. Ca^{2+} јони доаѓаат од надворешната средина или од вакуолите и другите внатрешни везикули во кои се акумулирани. Имено, на мембраните постојат јонски канали низ кои Ca^{2+} јони можат да навлезат во цитоплазмата. Зголемената концентрација на Ca^{2+} јони влијае на три различни процеси во клетката. Прво, Ca^{2+} ја намалува активноста и ја спречува фосфорилацијата на H^+ -АТФазата. Второ, Ca^{2+} ги затвора влезните K^+ канали, а со тоа го спречува акумулирањето на K^+ во клетките. Трето, плазмалемата содржи волтажни канали кои се активираат кога мембранскиот потенцијал ќе стане позитивен. Овие канали се пропустливи за јоните на хлорот и малатот. Важно е да се напомене дека концентрацијата на малатот најверојатно се намалува и при метаболичка деградација во циклусот на трикарбонските киселини. Овие три ефекти заедно придонесуваат во деполаризација на мембранскиот потенцијал, а притоа се отвораат и калиумовите излезни канали. Тоа значи дека со губење на хлорот и калиумот се губи тургорот и стомите се затвораат.

Мутантите од домат, компир, грашок и *Arabidopsis thaliana* кои не произведуваат доволно количество на АВА се познати по тоа што не можат да поднесат ниту најмала суша, бидејќи нивните стоми се постојано отворени. Кај овие организми се појавува дефицит на некој ензим кој има клучна улога при биосинтезата на АВА. Тоа значи дека мутантите ги немаат сите потребни ензими за синтеза на АВА. Но, кога тие ќе се испрскаат со АВА, нивните стоми се затвораат и тогаш мутантите не се разликуваат од нормалните растенија.

Многу истражувачи констатирале дека понекогаш стомите непредвидливо се отвораат и затвораат и покрај тоа што надворешните услови остануваат непроменети. Ваквите автономни движења се познати како настии и ги опфаќаат никтинастичните движења на листовите, затворањето на цветовите, како и други појави. Автономните движења покажуваат дека постои ендеген дневен ритам, кој го регулира движењето на стомите независно од надворешните фактори. Така стомите ритмично се отвораат и затвораат приближно во времето кое одговара со дневниот и ноќниот период во текот на 24 часа (**ендоген ритам**).

3.6 Движење на водата од коренот во стеблото

Водата што ја примаат растенијата преку кореновиот систем ја транспортираат до листовите преку два типа на клетки (Сл. 3.18). Од кореновите влакненца до ксилемските елементи, водата се движи низ живи клетки од паренхимот на кората. Потоа, водата се движи низ живи клетки од завршувањето на спроводните снопчиња до клетките на листот од каде што испарува во стомината комора и другите интерцелулари. Освен помеѓу живите клетки, водата се движи и низ трахеите и трахеидите, односно ксилемските елементи кои не се живи. Ксилемските елементи имаат задебелени и лигнифицирани сидови со напречни прегради, бидејќи клеточната содржина е деградирана во текот на нивното диференцирање. Ксилемот, флоемот и механичките елементи влегуваат во состав на спроводните снопчиња, што се наоѓаат по целата должина на растението и се разгрануваат во сите растителни органи. Ксилемските елементи функционираат како капиларни цевки низ кои растворот се движи пасивно. Во ксилемските елементи освен неоргански соли се наоѓаат и многу органски соединенија кои се синтетизираат во коренот или се апсорбираат од почвата преку коренот.



Сл. 3.18 Транспорт на водата и сахарозата низ спроводните елементи. (1) Сахарозата (зелени точки) од листот (изворот) навлегува во ситестите цевки (флоем) каде го намалува водениот потенцијал, а поради тоа ситестите цевки примаат водата по пат на осмоза. (2) Овој транспорт на водата создава позитивен притисок во флоемот кој го овозможува движењето на клеточниот сок низ ситестите цевки. (3) Овој притисок го олеснува ослободувањето на сахарозата, што е проследено со губење на водата од ситестите цевки во клетките за складирање во коренот. (4) Ксилемот ја рециклира водата од клетките за складирање во коренот до листот (транслокација лист-корен).

Постојат три начини за движење на водата во системот почва-растение-атмосфера. Тие се: осмоза на водата преку клеточната мембрана, струење на водената маса низ ксилемот и дифузија на водената пареа од листот во атмосферата. Транспортот на водата зависи од движечките сили и од спроводливоста на елементите за вода. Движечката сила на водата има две компоненти: **осмотскиот потенцијал** и **хидростатичкиот притисок**. Движењето на водата низ живите клетки е регулирано со помош на осмотскиот потенцијал, а движењето на водата низ ксилемот е регулирано со разликата во хидростатичкиот притисок (Сл. 3.18). Патот на водата низ ксилемските елементи е многу подолг отколку низ живите клетки. Притоа, отпорот што се појавува при движење на водата низ ксилемските елементи е многу помал од отпорот што се појавува при нејзино движење низ живите клетки. Всушност, најголем отпор во системот дава намалената спроводливост односно затвореноста на стомите.

Низ живите клетки на коренот и листот, водата може да се движи низ апопластот т.е. низ клеточните сидови или низ симпластот. Апопластот во коренот не е континуиран во радијален правец и поради тоа клетките на ендодермот имаат задебелени сидови со поголемо присуство на суберин, кои не се пропустливи за водата (Каспаријеви ленти). Во клетките на ендодермот водата влегува и излегува низ мембраната. Всушност, водата најмалку два пати мора да помине низ мембраната и тоа при влегување во клетката од кореновите влакненца и при излегување од ендодермалните клетки. Водата низ симпластот се движи преку плазмодезмите при што може да помине само низ цитоплазмата или низ вакуолата во секоја клетка. Освен тоа, водата може да излезе од секоја клетка во апопластот и само по тој пат може да стигне до ендодермот. Меѓутоа, бројот на мембраните низ кои водата мора да помине значително го намалува движењето на водата, поради отпорот кон осмозата. Транспортот на водата од кореновите влакненца до ксилемот веројатно се врши со комбинирање на сите овие патишта.

Движењето на водата низ коренот и листот е пасивно и е предизвикано од градиентот на водениот потенцијал во клетките низ кои поминува водата. Во коренот, кореновите влакненца кои се во допир со водата имаат поголем воден потенцијал (помала сила на впивање). Клетките што се наоѓаат повнатре под површината на коренот имаат помал воден потенцијал (поголема сила на впивање) и насоката на движење на водата може да биде само од кореновите влакненца до централниот цилиндер. Од друга страна, во листот клетките на мезофилот кои ги опкружуваат завршетоките на ксилемските елементи имаат поголем воден потенцијал (помала сила на впивање), а клетките на површината се најмалку заситени со вода и имаат помал воден потенцијал (поголема сила на впивање). Поради тоа, водата во листот се движи од спроводните снопочиња кон површината на листот.

3.6.1 Движење на водата низ спроводните снопочиња

Кај растенијата кои имаат голема висина од неколку десетици метри при движење на водата се јавува и триење во сидовите од спроводните садови што го забавува нејзиното движење. Силата што е потребна за да се искачи водата до одредена височина е многу голема (на висина од 10 m е потребна сила од 1.13 bar, а на висина од 10-100 m потребна е сила од 3.39-33.9 bar). Според тоа, постојат две објаснувања за движењето на водата низ спроводните садови: или постои сила што ја потиснува водата од коренот во висина нагоре или некоја сила што ја повлекува водата преку листовите нагоре (Сл. 3.18). Всушност, кога ќе се пресеке стеблото од некое растение, под дејство

на кореновиот притисок на долната пресечена површина се појавува течност од ксилемот. Тоа покажува дека водата во спроводните садови на стеблото се наоѓа под притисок од долната страна и под дејство на некоја сила се искачува нагоре. Тоа значи дека овие две сили имаат влијание врз движењето на водата низ растението.

3.6.2 Дали кореновиот притисок е доволен да се искачи водата на поголема висина и колкава е силата на транспирација?

Познато е дека кореновиот притисок нема високи вредности и тој може да ја искачи водата најмногу од 2 до 5 метри. Притоа големо влијание имаат силата на земјината тежа и силите на триење (Сл. 3.6). Според тоа, кореновиот притисок има значење при транспортот на водата кај ниските тревести растенија, но не и кај високите дрвенести растенија. Кореновиот притисок е висок наутро и во текот на денот опаѓа до немерливи вредности. Кога растението губи многу вода, кореновиот притисок речиси и не постои или е сосема мал за да го надополни изгубеното количество вода. Како кај високите растенија, така и кај ниските растенија, најверојатно кореновиот притисок има значење во полнењето на спроводните садови со вода во текот на ноќта и утрото, бидејќи тие биле испразнети при транспирацијата во текот на претходниот ден.

Растенијата ја испуштаат водата преку лисната површина и поради тоа водата се искачува во спроводните садови и повторно ги полни капиларите на клетките од листовите (Диксонова тензионо-кохезиона теорија за движење на водата). Растението кое транспира претставува мост преку кого се спроведува водата од почвата во атмосферата. Според тоа, движењето на водата низ растението ќе се овозможи преку градиентот на водениот потенцијал. Важно е да се напомене дека дифузијата е многу бавен процес кој не може да ги задоволи потребите на транспирацијата. Всушност, водениот потенцијал во атмосферата претставува сила која станува доминантна за континуиран транспорт на водата низ ксилемскиот систем. Воздухот може да има различна релативна влажност, но и при голема заситеност на воздухот со водена пареа, неговиот воден потенцијал е многу низок. Според тоа, оваа сила е доволна да ја подигне водата до висина на крошната и кај највисоките дрвенести растенија.

Меѓу молекулите на водата постојат многу водородни врски, а како резултат на тоа водата има висока кохезија. Во ксилемот, често пати може да се формираат меури од гасови познати како **кавитација** или **емболија**. Оваа појава е многу опасна за транспортот на вода низ стеблото. При намалување на транспирацијата особено преку ноќ, овие гасови повторно се раствораат и меурчињата се губат.

Брзината на движење на растворот низ ксилемските елементи се изразува како количество на вода транспортирана низ стеблото во единица време на единица површина на садовите во кои се врши транспортот. Меѓутоа, различните мерења покажале дека брзината на транспортот зависи од надворешните фактори и од растителниот вид. Сепак, наутро кога стомите се отвораат, брзината на движење на водениот раствор е поголема во гранките отколку во стеблото, а подоцна се изедначува. Додека, во вечерните часови кога стомите се затвораат, брзината на движење на растворот во гранките веднаш се намалува, а во стеблото тоа се случува подоцна.