

Uloga vode u gibanjima biljaka

Bučanović, Tomislav

Undergraduate thesis / Završni rad

2017

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **Josip Juraj Strossmayer University of Osijek, Department of biology / Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku, Odjel za biologiju**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:181:085289>

Rights / Prava: [In copyright](#) / [Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2025-01-14**



**ODJEL ZA
BIOLOGIJU**
Sveučilište Josipa Jurja
Strossmayera u Osijeku

Repository / Repozitorij:

[Repository of Department of biology, Josip Juraj Strossmayer University of Osijek](#)



Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku
ODJEL ZA BIOLOGIJU
Preddiplomski studij biologije

Tomislav Bučanović

Uloga vode u gibanjima biljaka

Završni rad

Mentor: izv. prof. dr. sc. Janja Horvatić

Neposredni voditelj: dr. sc. Martina Varga

Osijek, 2017. godina

TEMELJNA DOKUMENTACIJSKA KARTICA

Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku Odjel za biologiju

Završni rad

Preddiplomski studij biologije

Znanstveno područje: Prirodne znanosti

Znanstveno polje: Biologija

Uloga vode u gibanjima biljaka

Tomislav Bučanović

Rad je izrađen: Zavod za biokemiju i ekofiziologiju biljaka, Odjel za biologiju, Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku

Mentor: izv. prof. dr. sc. Janja Horvatić

Neposredni voditelj: dr. sc. Martina Varga

Sažetak: Iako su biljke ukorijenjene u tlo, koriste pokrete kao prilagodbe za bijeg ili smanjenje štete uslijed vanjskih nepovoljnih faktora, ili pak za osiguravanje razvoja. Turgorom pokretana gibanja omogućena su strogom kontrolom gradijenta vodnog potencijala između stanica i okoline dok se higroskopska gibanja oslanjaju se na adhezijska svojstva vode i sposobnost tkiva da upija vodu. Neke biljne vrste postižu zapanjujuće brzine vodom pokretanih gibanja u koje su uključeni i drugi mehanizmi poput nagomilavanja elastične energije u posebno građena tkiva.

Broj stranica: 19

Broj slika: 6

Broj literaturnih navoda: 35

Jezik izvornika: hrvatski

Ključne riječi: turgor, vodni potencijal, rast, elastična energija, nestabilnost, kohezija, kavitacija

Rad je pohranjen u: knjižnici Odjela za biologiju Sveučilišta Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku i u Nacionalnoj sveučilišnoj knjižnici u Zagrebu, u elektroničkom obliku, te je objavljen na web stranici Odjela za biologiju

BASIC DOCUMENTATION CARD

**Josip Juraj Strossmayer University of Osijek Bachelor's thesis Department of Biology
Undergraduate studies in Biology**

Scientific Area: Natural science

Scientific Field: Biology

The role of water in plant movements

Tomislav Bučanović

Thesis performed at: Subdepartment of plant ecophysiology and biochemistry, Department of Biology, Josip Juraj Strossmayer University of Osijek

Supervisor: Janja Horvatić, Associate Professor

Assistant in charge: PhD Martina Varga

Abstract: Although plants are rooted in the ground they use movements of body parts to invade harmful environmental influence and to insure normal growth and development. Turgor-driven movements require tight control of the water potential gradient between cells and surrounding area while hygroscopic movements depend on adhesion properties of water and tissue ability to hold water. Some plants are capable to move their parts in remarkable speed, in which case some other mechanisms, like rapid release of stored elastic energy, are involved.

Number of pages: 19

Number of figures: 6

Number of references: 35

Original in: Croatian

Keywords: turgor, water potential, growth, elastic energy, instability, kohesion, cavitation

Thesis deposited in: Library of Department of Biology, Josip Juraj Strossmayer University of Osijek and in National university library in Zagreb in elektronic form. It is also available on the web site of Department of Biology, Josip Juraj Strossmayer University of Osijek

Sadržaj

1. Uvod	1
2. Osnovni dio.....	2
2.1. Gibanja biljaka.....	2
2.2. Gibanja pod utjecajem turgora	3
2.2.1. Rast.....	4
2.2.2. Otvaranje i zatvaranje puči	6
2.2.3. Seizmonastije kod stidljive mimoze, <i>Mimosa pudica</i> L.....	8
2.3. Pasivna bubrenja/skupljanja: higroskopska gibanja	10
2.4. Kavitacijski katapult	11
2.5. Ograničenja brzine gibanja biljaka u kojima sudjeluje voda.....	12
3. Zaključak.....	16
4. Popis literature.....	17

1. Uvod

Iako su biljke sesilni organizmi, mogu se kretati. Biljke su razvile širok spektar mehanizama za postizanje funkcije gibanja u svrhu disperzije, prehrane, potpore i obrane. Bilo kakav pokret zapravo je reakcija na vanjski podražaj i može aktivirati cijeli organizam ili samo dijelove organizma. Smjer podražaja određuje smjer odgovora organizma. Dakle, i bez klasičnog ustrojstva međudjelovanja živčanog s mišićnim sustavom, biljke su sposobne kretati se. Biljna gibanja mogu se podijeliti na slobodna lokomotorna gibanja i gibanja organa. Slobodna lokomotorna gibanja predstavljaju skupinu kretanja od ameboidnog pa sve do gibanja citoplazme, plastida i mitohondrija u stanici. S druge strane, odvedeniji predstavnici biljnog svijeta sposobni su pokrenuti organe širokim spektrom mehanizama. Većina ovih gibanja omogućena su unutrašnjim tlakom stanice, turgorom. Ulaskom vode razvija se visok tlak turgora zbog bubrenja protoplasta koji je omeđen staničnom stijenkom. Turgor je odgovoran za spore pokrete poput rasta pa sve do izuzetno i neočekivano brzih pokreta kao što je slučaj kod sklapanja listova stidljive mimoze u odgovor na mehanički podražaj (Dumais i Forterre, 2012). Nadalje, pod utjecajem promjene u tlaku turgora otvaraju se i zatvaraju stanice zapornice puči što je presudno za preživljavanje biljaka, a tlak je kontroliran migracijom povišene koncentracije iona i šećera unutar i izvan stanica zapornica (Meidner i Mansfield, 1968). Uz gibanja uvjetovana turgorom, od velike važnosti su i higroskopska gibanja. Higroskopska gibanja su pasivna gibanja uvjetovana sadržajem vode u tkivu i strukturnom građom tkiva. Obično ih povezujemo s mrtvim tkivima poput sklerenhimalnog tkiva i sl. Sušenjem biljnog tkiva, ono modificira svoj oblik te u konačnici puca, što jednostavno otpušta spore ili čak katapultira i ukopava sjeme u tlo (Elbaum i sur., 2007; Elbaum i Abraham, 2014). Osim kod mrtvih stanica tkiva, ovaj tip gibanja prisutan je i u živim stanicama, poput zrnca peluda. Higroskopska gibanja, u ovom slučaju, predstavljaju oblik zaštite peludi tijekom izlaganja oštrim osmotskim uvjetima. Brzina ovih gibanja ovisi o brzini transporta vode u i izvan stanica i tkiva. Međutim neke mesojedne biljke i neke vrste paprati pronašle su način zaobilaska tih ograničenja i to pohranom elastične energije u svoja tkiva te njezinim naknadnim naglim otpuštanjem (Volkov i sur., 2013; Lorens i sur., 2015).

Cilj ovog rada je obuhvatiti osnovne mehanizme gibanja biljaka koji su direktno vezani uz količinu i protok vode u tkivima, te pojasniti njihovo odvijanje. Nadalje, važno je osvrnuti se na pojašnjenje ovisnosti brzine gibanja o svojstvima tkiva i vode te objasniti mehanizme kojima biljke ubrzavaju svoje pokrete.

2. Osnovni dio

2.1. Gibanja biljaka

Biljke se generalno smatra nepokretnim organizmima, međutim neke biljne vrste kreću se kao odgovor na promjene u okolišu. Na primjer, klas pšenice pravi kružnu kretnju kako bi izbacio sjeme na tlo, a češeri se otvaraju kao odgovor na relativnu vlažnost zraka. Gledajući iz biomehaničke perspektive biljke su fascinantna primjer živog sustava koji može provoditi kretanja bez postojanja mišićnog tkiva (Skotheim i Mahadevan, 2005). Iako su u većini slučajeva spora, neka od tih gibanja svojom se brzinom mogu usporediti s brzinama izmjerenim u životinjskom carstvu. U takva brza gibanja ubrajaju se mehanizmi za izbacivanje peludi i sjemena ali i neki mehanizmi obrane (Colombani i Forterre, 2011).

Gibanja biljaka mogu se svrstati u dva osnovna tipa, slobodna lokomotorna gibanja i gibanja organa. Slobodna lokomotorna gibanja karakteristična su za niže biljke i gljive koje mogu mijenjati svoj položaj pomoću bičeva, ameboidnim kretanjem ili klizanjem. U slobodna lokomotorna gibanja ubrajaju se i gibanja citoplazme, plastida i mitohondrija unutar stanice. Gibanja organa osobitost su viših biljaka. U ovaj tip gibanja ubrajaju se gibanja u obliku savijanja potaknuta jednostranim podražajem (tropozimi), gibanja čiji je smjer određen samom građom organa (nastijska gibanja), autonomna gibanja uzrokovana unutarnjim čimbenicima te turgorom uvjetovana gibanja. Većinu ovih gibanja smatramo pokretima rasta, što ih čini ireverzibilnim, jedna strana tkiva raste brže od druge strane što dovodi do savijanja. Međutim, kod nastijskih i autonomnih gibanja pokretanih turgorom dolazi do reverzibilne promjene tlaka turgora u različitim dijelovima tkiva, što omogućuje kretanje. Takvi reverzibilni pokreti izravno su kontrolirani protokom vode kroz stanice i tkiva (Pevalek-Kozlina, 2002).

2.2. Gibanja pod utjecajem turgora

Još od 19. stoljeća zna se da je unutrašnji tlak stanice, odnosno turgor, pokretačka sila odgovorna za većinu biljnih gibanja (Jost i Gibson, 1907; Niklas i Spatz, 2012). Biljke su hidraulički strojevi te je njihov unutrašnji hidrostatski tlak ključan za obavljanje gotovo svih funkcija. Turgor je odgovoran za rast, transport tvari i gibanja, a može biti uključen i u metabolizam stanica. Zbog svoje posebne građe, biljna stanica sposobna je stvoriti visoki unutrašnji tlak. Visoka koncentracija otopljenih tvari u protoplastu stanica omogućava pasivan ulazak vode u stanicu kroz polupropusnu staničnu membranu, dok je onemogućeno slobodno kretanje drugih tvari kroz istu. Ulazak vode uzrokuje bubrenje protoplasta, a kako je on omeđen čvrstom staničnom stijenkom koja predstavlja prepreku njegovom širenju, razvija se visok tlak turgora unutar stanice. Najveće vrijednosti tlaka u biljnim stanicama mogu se mjeriti s umjetno stvorenim hidrauličnim sustavima. U potpuno hidriranim biljnim stanicama uobičajen je tlak od 0,4-0,8 MPa (Taiz i Zeiger, 2002) dok u stanicama zapornicama vrijednost tlaka može iznositi i do 4 MPa (Franks i sur., 2001). Rastuća stanica korijena dostiže vrijednosti unutrašnjeg tlaka od približno 0,6 MPa (6 bara), što je tri puta veći tlak od tlaka automobilske gume (Pitchard, 2001). Suprotno tome, kada su stanice izložene suhoj atmosferi, zbog visoke stope transpiracije može doći do formiranja negativnog hidrostatskog tlaka u ksilemu koji može iznositi i do -2 MPa (Tyree i Zimmermann, 2002). Takav visok raspon tlakova omogućen je izmjenom vode između stanice i njezine okoline procesom osmoze i evaporacije. Voda se kreće niz energetski gradijent vodnog potencijala, iz područja većeg u područje manjeg vodnog potencijala. Prema tome, za razumijevanje kretanja vode potrebno je razumjeti koncept vodnog potencijala kao mjere kemijske energije vode. Kemijski potencijal neke tvari je mjera raspoložive energije po molu ($J \text{ mol}^{-1}$) i predstavlja relativnu veličinu koja se izražava kao razlika potencijala tvari u određenim uvjetima i potencijala te iste tvari u standardnim uvjetima. Kada se radi o vodi, izraz kemijski potencijal zamijenjen je pojednostavljenim izrazom vodni potencijal (Ψ) koji opisuje slobodnu energiju vode po jedinici volumena u odnosu na standardno stanje vode, a izražava se u jedinicama tlaka (MPa). Glavni faktori vodnog potencijala su osmotski potencijal, hidrostatski tlak i gravitacija (Pevalek-Kozlina, 2002).

Za rast ili bubrenje, stanice i tkiva moraju izmjenjivati vodu sa svojim okolišem. Širok raspon kretanja i njihove brzine zabilježene kod biljaka su izvanredne. Usporedbom sporog rasta izbojaka i eksplozivnog izbacivanja sjemena ili spora, brzine kretanja kod biljaka kreću se kroz gotovo 10 redova veličine. Skotheim i Mahadevan (2005) pretpostavili su da je vremenski tijek transporta vode ograničavajući faktor za postizanje maksimalne brzine kretanja

u tim mekim nemišićnim sustavima. Transport vode ne uključuje samo pasivnu izmjenu vode između stanice i okoline, nego voda mora prolaziti i kroz tkiva preko simplasta i apoplasta. Simplast je definiran kao volumen unutar plazmatskih membrana stanica i tako je pod direktnom osmotskom kontrolom stanica. Apoplast predstavlja sav volumen između staničnih stijenki i intercelularne prostore. Direktni tok između simplasta susjednih stanica omogućuju mostovi zvani plazmodezmijski. Suprotno, porozna priroda stijenki, koje čine apoplastni prostor, pružaju put visoke provodljivosti za vodu (Pevalek-Kozlina, 2002).

2.2.1. Rast

Najčešći, ali istovremeno i najmanje očit oblik gibanja biljaka povezan je sa samim rastom biljke. Rast stabljike u dužinu spora je ali iznimno važna utrka prema sunčevoj svjetlosti. Izduživanje stanica pokreće gotovo sav rast biljaka. Da bi se stanica mogla izdužiti moraju se paralelno odvijati dva procesa: povećanje površine stanične stijenske i ulazak vode u stanicu u svrhu povećanja volumena stanice (Dumais i Forterre, 2012). Do ekspanzije stanice dolazi jer turgor, poput hidrauličkog klipa, širi staničnu stijenku. Sile uključene u taj proces mogu biti iznimno jake te omogućiti rast stanica korijena kroz tvrdo tlo ili čak beton. Kada se turgor u stanici eksperimentalno smanji stopa ekspanzije stanice se također smanji iako stanice ostaju metabolički aktivne (Green i Cummins, 1974).

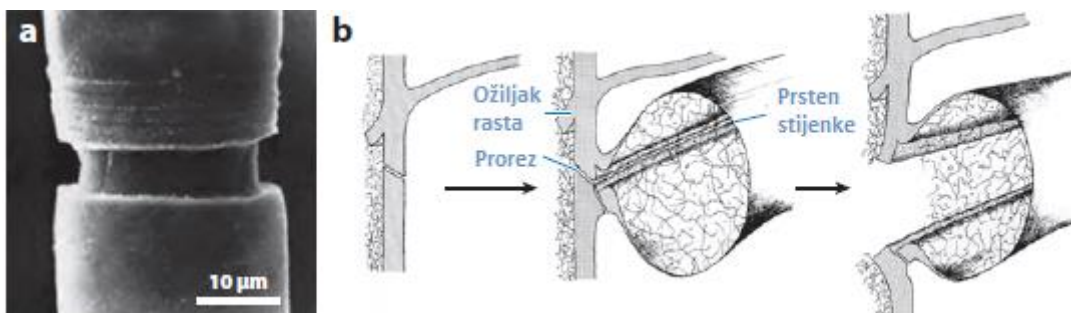
Ovisnost ekstenzije stijenske i turgora prikazuje sljedeća jednačba (Hopkins i Hüner, 2008):

$$\frac{dV}{dt} = m(P - P_y)$$

gdje je dV/dt jednostavan izraz za stopu rasta stanice i predstavlja promjenu volumena stanice (dV) tijekom vremena (dt); P_y je prag tlaka, odnosno minimalan tlak turgora potreban za ekspanziju stanice; m je ekstenzibilnost stijenske, konstanta proporcionalnosti između stope rasta i tlaka turgora (P). Ekstenzibilnost stijenske kvantitativna je mjera sposobnosti stijenske da ireverzibilno mijenja svoju površinu.

Iako stanična stijenka nije vrlo debela, njezina strukturna svojstva (mreža celuloznih fibrila, ksiloglukana, strukturnih proteina, i dr.) daju joj iznimnu čvrstoću. Ta čvrstoća održava

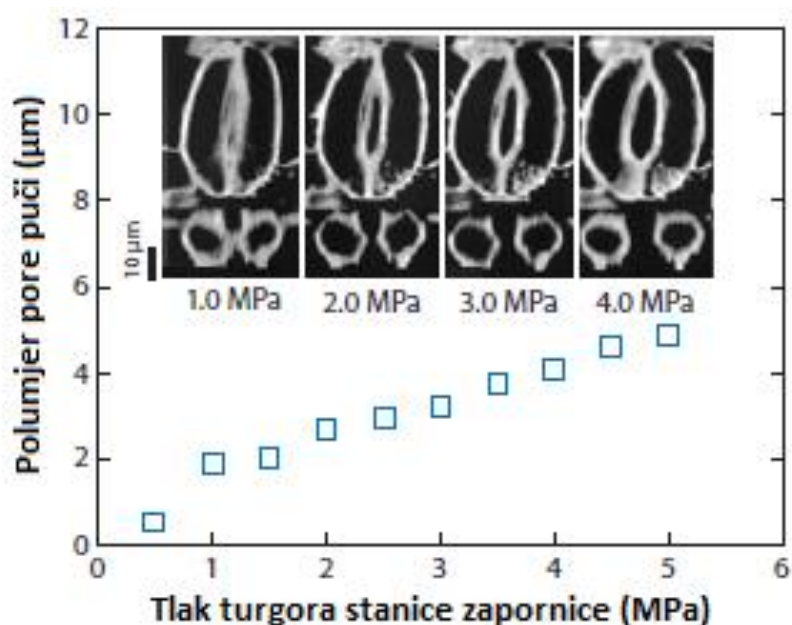
oblik stanice, njezinu strukturnu povezanost s drugim stanicama i podupire cijelu biljku. Stoga se rastuća stanica susreće s problemom osiguravanja dovoljne opuštenosti stanične stijenke za rast uz činjenicu da istovremeno ne smije previše opustiti stijenku zbog potencijalnog narušavanja strukture cijele biljke. Turgor u stanicama ima dvije kontradiktorne uloge. S jedne strane, turgor otežava unos vode u stanicu što je pokretačka sila za ekspanziju stanice. Istovremeno, turgor promovira ireverzibilnu ekstenziju stijenke i povećanje stanice. U slučaju rasta, brzina rasta ne ovisi samo o unosu vode u stanicu već i o brzini sastavljanja nove stijenke, odnosno metabolizmu stanice koji je zapravo limitirajući faktor (Pickett-Heaps 1975). Jedan od načina na koji stanica može zaobići limitaciju brzinom sinteze nove stanične stijenke, jest da prije ekspanzije, stvori potrebnu površinu stanične stijenke. Ekspanzija stanica iz roda *Oedogonium* povezana je s dijeljenjem stanica i započinje formacijom unutrašnjeg nabora stijenke na jednom kraju stanice. Zbog svoje pozicije unutar vanjske stijenke koja podnosi pritisak, taj nabor se može sintetizirati bez da pruža potporu turgorskom tlaku stanice. Kada je stanica spremna za dijeljenje i ekspanziju, nastaje fraktura na vanjskoj stijenci u razini sintetiziranog nabora i tako prenosi pritisak sa stare stijenke na neopterećeni nabor stijenke (slika 1). Ovakva sinteza dijela stanične stijenke prije ekspanzije omogućuje da inicijalna faza ekspanzije bude ograničena uglavnom stopom ulaska vode u stanicu. Aktivan rast kulture *Oedogonium* opisan je kao trzajući, pružajući naznake nagle prirode ekspanzije stanice praćene oslobađanjem stare stijenke (Pickett-Heaps 1975).



Slika 1. Mehaniizam ekspanzije stanica algi iz roda *Oedogonium* a) ekspandirajući unutrašnji prsten stijenke; b) razvoj prstena stijenke i rana faza ekspanzije. Prsten stijenke razvija se unutar stanice na razini proreza u nosivoj stijenci. Fraktura vanjske stijenke uz prorez stavlja unutrašnji prsten stijenke pod opterećenje, što omogućuje naglu elongaciju stanice (prilagođeno prema Pickett-Heaps, 1975).

2.2.2. Otvaranje i zatvaranje puči

Otvaranje i zatvaranje puči vjerojatno je među najvažnijim i najbolje proučenim reverzibilnim gibanjima pod utjecajem turgora (Meidner i Mansfield, 1968). Kod većine biljaka, stomatalni kompleks sastoji se od dvije bubrežaste stanice zapornice koje okružuju centralnu poru – tzv. helleborus tip puči (Taiz i Zeiger, 2002). Uz helleborus tip, postoji i graminejski tip puči, karakterističan za trave te neke druge jednosupnice poput palmi, kod kojeg su stanice zapornice u obliku bučica. Otvaranje i zatvaranje puči posredovano je promjenama u tlaku turgora stanica zapornica (slika 2). Tlak turgora kontroliran je premještanjem velike količine iona i šećera unutar i izvan stanica zapornica. Kada se u stanicama zapornicama povećava koncentracija otopljenih tvari, vodni potencijal unutrašnjosti stanice se smanjuje, što uzrokuje osmotski tok vode u stanicu. Ulazak vode u stanicu uzrokuje povećanje tlaka turgora i reverzibilno bubrenje stanice uz 20–40% povećanje volumena stanice (Franks i sur., 2001). Povećanjem volumena stanice postaju zakrivljenije, razmiču okolne stanice i otvaraju poru. Kada tlak turgora opadne, dvije stanice zapornice su pritisnute jedna uz drugu okolnim stanicama i pora se zatvara.



Slika 2. Odnos otvorenosti puči i turgora unutar stanica zapornica (preuzeto i prilagođeno prema Franks i sur., 2001).

Do deformacija stanica zapornica helleborus tipa puči dolazi zbog jedinstvene strukture njihovih stijenki. Mikrofibrile u stijenkama zapornica orijentirane su zrakasto u odnosu na poru. Dodatne mikrofibrile poredane su longitudinalno unutar ventralnih zadebljanja stijenki, isprepletene s radijalnim mikrofibrilama, te ograničavaju ekspanziju ventralne stijenke. Kada stanice zapornice upijaju vodu, ekspanzija prati put najmanjeg otpora, odnosno, gura relativno tanku dorzalnu stijenku prema van u susjedne epidermalne stanice. To dovodi do izbočenja ventralne stijenke u konkavan položaj, i time do otvaranja pore.

Kod graminejskog tipa puči stanice zapornice ponašaju se poput šipki s ekspandirajućim krajevima. Ulaskom vode u stanice dolazi do bubrenja njihovih krajeva. Kako su krajevi susjednih stanica u neposrednoj blizini međusobno se odguruju što dovodi do razmicanja centralnih dijelova stanica i otvaranja pore u obliku proreza.

Uz neke puči nalazimo i poseban tip stanica, stanice susjedice, koje se građom razlikuju od zapornica i epidermalnih stanica te također sudjeluju u procesu otvaranja i zatvaranja pore. Stanice susjedice služe kao spremnik za vodu i otopljene tvari potrebne za smanjenje vodnog potencijala stanica zapornica. Također, preuzimaju otopljene tvari iz stanica zapornica što uzrokuje njihovo bubrenje, a bubrenjem stvaraju pritisak na stanice zapornice što uzrokuje zatvaranja pore (Pevalek-Kozlina, 2002). Ioni koji se unose u stanice zapornice su uglavnom ioni kalija (K^+) i klora (Cl^-). Nadalje, stanice zapornice upijaju i šećere koji također doprinose turgoru i otvaranju pore (Reece i sur., 2013). Otvaranje i zatvaranje puči pod utjecajem je i intenziteta i kvalitete osvjetljenja, temperature, relativne vlage i unutarstanične koncentracije ugljikova dioksida (Pevalek-Kozlina, 2002).

2.2.3. Seizmonastije kod stidljive mimoze, *Mimosa pudica* L.

Pokreti pod utjecajem turgora obično se karakteriziraju kao spori dnevni ritmovi, iako se mogu odvijati i unutar nekoliko sekundi, kao što je to slučaj kod listova stidljive mimoze (*Mimosa pudica* L.). Ako se cijela biljka ili pojedini list snažno protrese vrlo brzo dolazi do sklapanja liski i spuštanja lisne peteljke – seizmonastija (slika 3A, B). Nije poznat točan razlog takvog kretanja mimoze. S obzirom da nastanjuje aridna područja, neki znanstvenici smatraju da bi takvo kretanje moglo predstavljati način obrane od prekomjernog gubitka vode dok drugi pak smatraju da je sklapanje listova obrana od biljojeda ili kukaca (Hopkins i Hüner, 2008). Liske i lisne peteljke stidljive mimoze imaju na bazi primarnih i na bazama sekundarnih lisnih peteljki lisne zglobove. U zglobu na bazi peteljke umjesto normalnog prstena provodnih snopova, središnji provodni snop okružen je parenhimskim, tzv. motoričkim stanicama tankih stijenki. Nasuprotne strane zgloba poznate su kao ekstenzorne i fleksorne regije (slika 3C). Ekstenzornu regiju čine motorne stanice koje gube turgescenciju za vrijeme pokreta, odnosno „zatvaranja“. Voda i ioni iz njihovih vakuola ulaze u međustanični prostor te ih upijaju stanice fleksorne strane zgloba što dovodi do povećanja turgora u njima, te se cijeli zglob savija prema dolje. Obrnuto padom tlaka turgora u stanicama fleksorne regije i njegovim povećanjem u ekstenzornoj regiji, dolazi do ispravljanja zgloba, odnosno otvaranja i širenja listova i liski (Hopkins i Hüner, 2008).

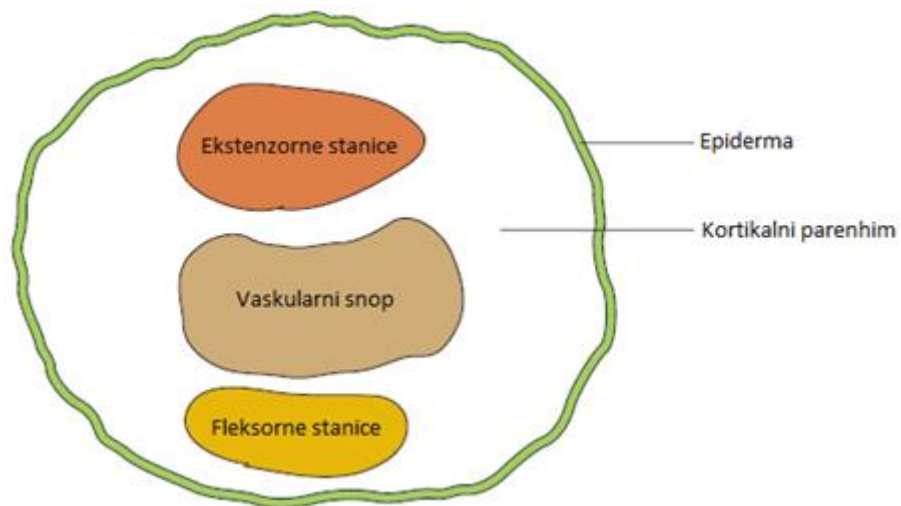
Slične kretnje možemo naći i kod drugih biljnih vrsta, na primjer vrsta iz rodova *Phaseolus*, *Albizia*, i *Samanea* (Hopkins i Hüner, 2008), međutim, čini se da je naglo zatvaranje listova *M. pudica* postiglo najbrže moguće hidrauličke kretnje u odnosu na veličinu svoga zgloba. Pokret zatvaranja odvija se u svega nekoliko sekundi, dok sam oporavak traje mnogo dulje, 20–30 min pri sobnoj temperaturi (Pevalek-Kozlina, 2002).



A.

B.

C.



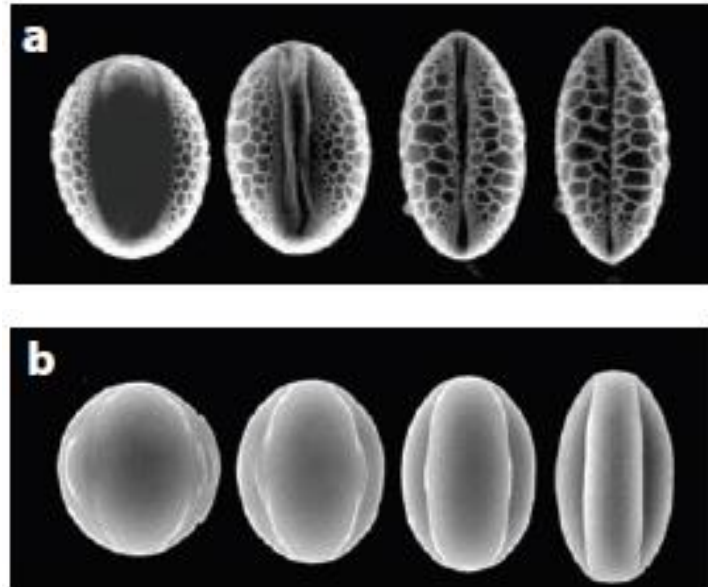
Slika 3. *Mimosa pudica* L. A) otvoreno i B) zatvoreno stanje. C) Shematski prikaz građe motornog kompleksa zgloba mimoze. Smještaj ekstenzorne i fleksorne zone u odnosu na vaskularni snop (prilagođeno prema Hopkins i Hüner, 2008).

2.3. Pasivna bubrenja/skupljanja: higroskopska gibanja

Osmotski gradijenti nisu jedini mehanizmi izmjene vode između stanica i njihovog okoliša. Kada su stanice izložene suhoj atmosferi, isparavanje uzrokuje gubitak vode iz stanica i njihov volumen se smanjuje. Mnoge pasivne kretnje biljnih stanica pokrenute su hidratacijom/dehidratacijom pod utjecajem vlažnosti zraka, npr. kod mrtvih stanica sklerenhimskog tkiva. Stijenke sklerenhimskih stanica građene su od visoko organiziranih celuloznih mikrofibrila. Usporedno položene mikrofibrile mogu se relativno lako razmaknuti pri bubrenju, ali ne mijenjaju svoju dužinu, pa prilikom bubrenja dolazi gotovo isključivo do rastezanja okomito na smjer pružanja mikrofibrila. Za razumijevanje tog procesa, moguće je proširiti pojam vodnog potencijala na vodu unutar stanične stijenke te uvrstiti matrični potencijal koji govori o promjeni vodnog potencijala kada voda međusobno djeluje sa stijenkom (Nobel, 2009). Stanična stijenka je poput hidrogela, u kojem matrični potencijal reflektira afinitet molekula vode za celuloznu mrežu a ovisi o količini vode i iona te elastičnosti same mreže (Wheeler i Stroock, 2008; Doi, 2009).

Higroskopska gibanja temelj su brojnih mehanizmima raspršivanja sjemena i spora. Ovisno o obliku i strukturi tkiva, njegovim sušenjem dolazi do savijanja, uvijanja i pucanja tkiva što omogućuje razne načine rasprostranjivanja, od jednostavnog otpuštanja sjemenki/spora iz njihovih spremnika kao otvaranje češera, do katapultiranja ili ukopavanja sjemena u zemlju (Elbaum i sur., 2007; Elbaum i Abraham, 2014).

Higroskopska gibanja nisu samo prisutna u mrtvim stanicama, nego se mogu odvijati i u živim. Dobar primjer su peludna zrnca. Zrnca peluda rutinski su izložena surovim osmotskim okruženjima i zbog toga su razvila prilagodbe za zaštitu. Površinu peludi čine dvije regije: porozni otvori i vodonepropusna područja između pora (Slika 4a, b). Permeabilnost otvora je nužna za ostvarenje komunikacije i izmjenu vode s receptivnom površinom cvijeta. Ista permeabilnost, međutim, prijeto preživljavanju polena tijekom njegovog prijelaza od jednog do drugog cvijeta. Peludna zrnca su taj problem riješila dizajnom svojih otvora koji mogu saviti prema unutra kada polen gubi vodu i tako efektivno spriječiti daljnji gubitak vode (Katifori i sur. 2010). Za razliku od zbijanja i gužvanja, savijanja peludnih zrnaca u potpunosti su reverzibilna (slika 4).

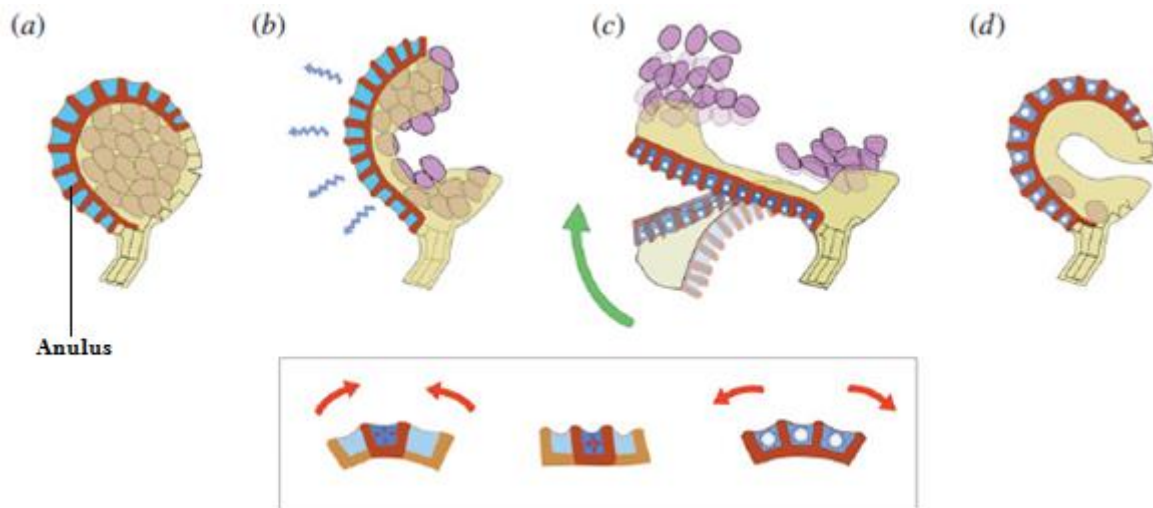


Slika 4. Reverzibilne pasivne kretnje pokretane promjenama u vlažnosti kod živih stanica: a) savijanje peludi ljiljana; b) savijanje peludi mlječike, *Euphorbiaceae* (prilagođeno prema Reyssat i Mahadevan, 2009).

2.4. Kavitacijski katapult

Uz ranije spomenuta gibanja postoji i mehanizam brzih pokreta koji se oslanja na kohezijska svojstva vode i fenomen kavitacije. Vlačna snaga vodenog stupca pri sobnoj temperaturi prelazi 26 MPa (Briggs 1950), pružajući obilan prostor za pohranu energije i otpuštanje iste nakon kavitacije. Nekoliko organizama koristi kombinaciju promjene volumena i pohrane elastične energije za ostvarenje pokreta (Hovenkamp i sur. 2009). Najbolje proučen primjer je paprat *Leptosporangium*. Paprati se razmnožavaju sporama koje se razvijaju u sporangiju. Mala veličina spora omogućuje njihovo nošenje vjetrom na velike udaljenosti. Međutim mala veličina također otežava njihovo odvajanje od matične biljke, te je stoga potreban mehanizam za aktivno izbacivanje istih. U slučaju *Leptosporangium*, red od 12-25 stanica poznat kao anulus (slika 5a), odgovoran je za izbacivanje spora. Stanične stijenke stanica anulusa imaju jedinstven oblik slova U, tanke su na jednoj strani i debele na drugoj. Kada sazrije, sporangij je izložen zraku što omogućava evaporaciju vode kroz tanku vanjsku stijenku stanica anulusa (slika 5b). Geometrija stanica je takva da smanjenje volumena stanica prisiljava debele radijalne stijenke da se rotiraju jedna prema drugoj. Ta rotacija stijenki dovodi do otvaranja sporangija. Silu potrebnu za savijanje stijenke anulusa stabilizira negativan tlak

vode koji se razvija unutar stanica. Kada napetost vode postane prevelika dolazi do kavitacije, odnosno formiraju se mjehurići unutar nekoliko stanica. Llorens i sur. (2016) pokazali su da bez kontinuiranog stupca vode koji zadržava elastične sile u stijenkama stanica anulusa, elastična energija se naglo otpušta, što dovodi do brzog zatvaranja sporangija i katapultiranja spora (slika 5c, d).



Slika 5. Shema gibanja sporangija kao kavitacijskog katapulta: a) zatvoren sporangij sa stanicama anulusa ispunjenim vodom; b) otvaranje sporangija kao odgovor na isparavanje vode iz anulusa; c) pojava kavitacije unutar stanica anulusa. Spore se izbacuju unutar 30 μ s; d) sporangij nakon zatvaranja (prilagođeno prema Llorens i sur., 2016).

2.5. Ograničenja brzine gibanja biljaka u kojima sudjeluje voda

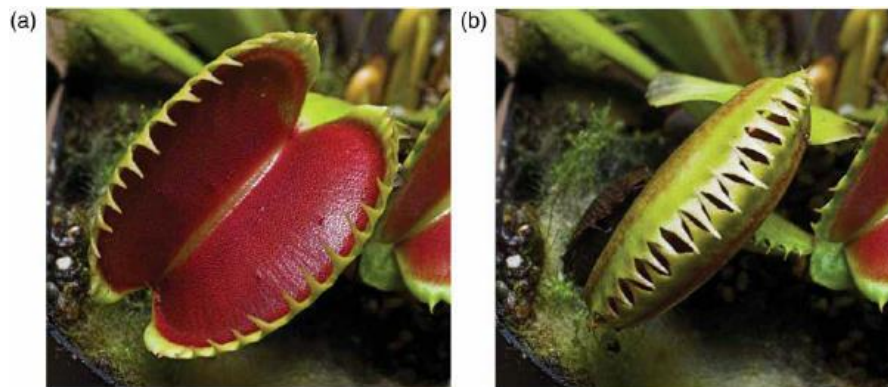
Stanica izbačena iz ravnotežnog stanja nekom malom iznenadnom promjenom osmotskog potencijala ili turgora, relaksira se eksponencijalno (Skotheim i Mahadevan, 2005). Vrijeme relaksacije stanice može se interpretirati kao najkraći period odgovora stanice na male promjene vodnog potencijala i tako postavlja granice za hidrauličke kretnje na razini stanice. Sustavi kod kojih je vrijeme pokreta veće od vremena relaksacije stanice, kao što su pokreti otvaranja/zatvaranja puči, mogu se osloniti na transport vode da bi bubrili i skupljali se. S druge strane, sustavi kod kojih je vrijeme trajanja pokreta manje od vremena relaksacije stanice, kao što je otvaranje sporangija paprati ili otvaranje/zatvaranje zamki mesojednih biljaka, moraju koristiti i neke druge mehanizme (Skotheim i Mahadevan, 2005). Ovisnost vremena relaksacije

stanice o veličini stanice pokazuje da transport vode može biti brz ako je stanica dovoljno mala. Kada je bubrenje i skupljanje tkiva u pitanju, nisu dovoljne samo lokalne promjene staničnih volumena, nego i transport vode iz jednog dijela tkiva u drugi. Vrijeme protoka vode kroz meki porozni medij, poput biljnog tkiva, definirano je pojmom poroelastično vrijeme. Poroelastično vrijeme može se interpretirati kao najbrži vodom inducirani pokret na razini tkiva i organa. Poroelastično vrijeme visoko je ovisno o veličini sustava što znači da su hidrauličke kretnje znatno manje učinkovite u velikim sustavima ili tkivima (Skotheim i Mahadevan 2005). Dakle brzinu hidrauličkih gibanja ograničava poroelastično vrijeme difuzije vode. No, mnoge su biljke uspjele nadvladati to hidrauličko ograničenje i dostižu razinu jednih od najbržih pokreta promatranih u živom svijetu (Vogel, 2005). Strategija za postizanje tih brzina bazirana je na jednostavnom principu: naglo oslobađanje uskladištene elastične energije inducirano mehaničkom nestabilnošću. Prvo, tok vode, potaknut razlikom vodnih potencijala, polagano pohranjuje elastičnu energiju u stanične stijenke, čije neposredno otpuštanje sprječava neka vrsta energetske barijere. Zatim, iznad kritičnog praga, nadvlada se energetska barijera te se naglo oslobađa pohranjena elastična energija i pretvara u kinetičku energiju. Tijekom te nagle elastične faze, tkivo se deformira pri gotovo konstantnom volumenu bez izmjene vode, što znači da takav pokret više nije ograničen transportom vode. Stoga, u odsustvu ograničavajućih faktora, poput trenja zraka ili unutrašnjeg trenja, brzinu elastičnog pokreta ograničava samo inercija (Skotheim i Mahadevan, 2005).

Još jedan način oslobađanja elastične energije nekog napetog sustava može biti naglo omekšavanje jedne komponente za oslobađanje napetosti pohranjene u drugoj komponenti. Takav mehanizam je predložen kao objašnjenje brzih aktivnih gibanja biljaka, poput onih u mehanizmima hvatanja plijena kod mesojednih biljaka (Lloyd, 1942) ili mehanizama oprašivanja kod nekih biljaka (Findlay i Findlay, 1975). Međutim, da bi bile učinkovite, te aktivne promjene u čvrstoći moraju se dogoditi u kraćem vremenskom roku od samih elastičnih pokreta. Brzi pokreti, bazirani na mehaničkom nestabilnostima, pružaju puno jednostavniji mehanizam jer je naglo otpuštanje stresa u potpunosti pasivan proces, koji proizlazi iz postojanja energetske barijere, bez intervencije ikakvog biološkog procesa.

Venerina muholovka (*Dionaea muscipula* Ellis) je sjevernoamerička mesojedna biljka, porijeklom iz toplih predjela Sjeverne i Južne Karoline. Darwin ju je još 1875. godine opisao kao „jednu od najčudesnijih na svijetu“ a i danas je zbog svoje brzine i siline pokreta jedna od jedinstvenih biljaka na svijetu (Forterre, 2013). Zamku venerine muholovke čine dvije polutke povezane središnjim rebrom organa i čine tvorevinu poput čeljusti (slika 1). Unutrašnja

površina svake polutke sadrži u prosjeku 3-4 osjetne dlačice (Volkov i sur., 2013). Zatvaranje zamke uzrokovano je mehaničkom stimulacijom jedne od tih dlačica, obično dva puta unutar 20 sekundi. Takav podražaj stvara električni potencijal koji se širi listom za manje od 1 sekunde. Zamka se tada zatvara unutar nekoliko desetinki sekunde. Zatvaranje zamke venerine muholovke prebrzo je gibanje da bi bilo pokretano isključivo transportom vode preko lista debelog oko 0,5 mm (Forteree, 2013). Mehanizam koji omogućava ovakvu brzinu zatvaranja zamke ovisi o nestabilnosti naglog izvijanja poput izvijanja elastične ljuške (Forterre i sur., 2005). Nestabilnost elastične ljuške koristi geometrijsko ograničenje kao energetska barijeru, što omogućuje akumulaciju elastične energije i njeno naknadno pretvaranje u kinetičku energiju kada se barijera nadvlada pojavom nestabilnosti.



Slika 6. Venerina muholovka (*Dionaea muscipula* Ellis) u a) otvorenoj i b) zatvorenoj konfiguraciji (prilagođeno prema Zheng i sur., 2013).

U slučaju Venerine muholovke i nekih drugih vrsta sa sličnim mehanizmom lova poput *Aldrovanda vesiculosa*, dvije polutke zamke ponašaju se poput elastične ljuštare - zakrivljene su prema van u otvorenom (napetom) stanju i prema unutra u zatvorenom (opuštenom) stanju. Nakon podražaja, polutke aktivno mijenjaju svoju zakrivljenost u smjeru okomitom na središnje rebro (polutke se pokušavaju saviti prema unutra). Do akumulacije elastične energije unutar listova dolazi zbog razlika u tlaku između gornjih i donjih slojeva listova (Markin i sur., 2008). Otvoreno stanje zamke sadrži veliku količinu elastične energije nagomilane razlikama u hidrostatskim tlakovima između slojeva lista. Stimulacija osjetnih dlačica šalje signal za otvaranje pora između tih slojeva, što uzrokuje premještanje tekućine iz gornjih u donje slojeve lista. List se opušta do svog ravnotežnog stanja, koje odgovara zatvorenom stanju. To se može

vizualizirati zamišljanjem dva sloja mehanički povezanih stanica. Ekspanzija ili kontrakcija bilo koja dva sloja uzrokuje promjenu zakrivljenosti oba sloja. Kod ove vrste, ti slojevi su raspoređeni u gornji i donji dio lista. Za vrijeme otvorenog stanja, pritisak u gornjem sloju polutke veći je od onog u donjem, iz čega proizlazi konveksan oblik polutke, dok, nakon okidanja, smanjuje se tlak u gornjem sloju te dolazi do inverzije zakrivljenosti u konkavan oblik, odnosno zamka se zatvara (Volkov i sur., 2013). Iako se polutke ponašaju poput zakrivljenih ljuštura, brzina zatvaranja je nešto sporija od očekivane za čisto inercijsko kretanje ljuške. Smatra se da je uzrok tome poroelastična priroda tkiva (Forterre i sur., 2005).

Biljke iz roda *Utricularia* također koriste princip elastične ljuštore kao mehanizam lova (Vincent i sur., 2011). Zamke tih mesojednih vodenih biljaka sastoje se od malih (0.5-5 mm promjera) mjehurića ispunjenih vodom i zatvorenih vratašcima. Za postavljanje zamke, voda se aktivno pumpa iz mjehurića, što uzrokuje kolaps njihovih zidova zbog nastalog podtlaka (Singh i sur., 2011). Vratašca su građena kao plitka kupola čije je konveksno lice okrenuto prema van. Kada je zamka postavljena, vratašca pružaju otpor razlikama tlakova. Kada plijen stimulira osjetne dlačice pri bazi vrata, ona se naglo otvaraju prema unutra što uzrokuje usisavanje vode u zamku zajedno s plijenom. Podražaj uzrokuje izvijanje vrata te ona naglo mijenjaju svoju zakrivljenost iz konveksne u konkavnu. U toj novoj konfiguraciji, vrata više ne mogu izdržati razlike u tlakovima pa se naglo otvaraju prema unutra, povlačeći plijen u mjehurić naglim tokom vode.

3. Zaključak

Osnovni mehanizam brojnih tipova gibanja biljaka direktno je vezan uz količinu i protok vode u stanicama i tkivima. Turgorom pokretana gibanja zahtijevaju strogu kontrolu gradijenta vodnog potencijala između stanica i okoline. Od ireverzibilnog gibanja rasta do reverzibilnih gibanja puči i makroskopskih pokreta poput sklapanja listova stidljive mimoze, sva turgorom uvjetovana gibanja oslanjaju se na pasivan tok vode niz gradijent vodnog potencijala. Uz gradijent vodnog potencijala turgorom uvjetovana gibanja potpomognuta su posebnom strukturnom građom tkiva, kao što je slučaj fleksornih i ekstenzorne regije stanica tankih stijenki u zglobovima stidljive mimoze ili posebnom građom stanica zapornica puči.

Higroskopska gibanja oslanjaju se na adhezijska svojstva vode i sposobnost tkiva da upija vodu, ali i na strukturna svojstva samih tkiva. Karakteristična su za mrtva tkiva čijom hidratacijom ili dehidracijom dolazi do raznih pokreta uvijanja, pucanja ili bubrenja ovisno o strukturnim svojstvima staničnih stijenki.

Brzina higroskopskih gibanja biljaka ograničena je sposobnošću tkiva da upija ili otpušta vodu dok je rast kao gibanje ograničeno brzinom sinteze strukturnih komponenti nove stanične stijenke. Neke biljne vrste nadvladavaju ograničenja brzine higroskopskih gibanja nagomilavanjem elastične energije u posebno građena tkiva.

Istraživanje biomehaničkih principa ovakvih gibanja kod biljaka mogu poslužiti kao inspiracija za dizajn umjetnih mišića i robota sa širokim spektrom aplikacija u tehnologiji.

4. Popis literature

Briggs LJ. 1950. Limiting negative pressure of water. *J. Appl. Phys.* 21:721–22

Colombani M, Forterre Y. 2011. Biomechanics of rapid movements in plants: poroelastic measurements at the cell scale. *Computer Methods in Biomechanics and Biomedical Engineering* 14 (Suppl. 1), 115–117.

Doi M. 2009. Gel dynamics. *Journal of the Physical Society of Japan* 78, 052001.

Dumais J, Forterre Y. 2012. “Vegetable dynamicks”: The role of water in plant movements. *Annual Review of Fluid Mechanics* 44, 453–478.

Elbaum R, Zaltzman L, Burgert I, Fratzl P. 2007. The role of wheat awns in the seed dispersal unit. *Science* 316, 884–886.

Elbaum R, Abraham Y, 2014. Insights into the microstructures of hygroscopic movement in plant seed dispersal. *Plant Science* 223, 124–133

Findlay GP, Findlay N. 1975. Anatomy and movement of the column in *Stylidium*. *Australian Journal of Plant Physiology* 2, 597–621.

Forterre Y. 2013 Slow, fast and furious: understanding the physics of plant movements. *J. Exp. Bot.* 64, 4745 – 4760.

Forterre Y, Skotheim JM, Dumais J, Mahadevan L. 2005. How the Venus flytrap snaps. *Nature* 433, 421–425.

Franks PJ, Buckley TN, Shope JC, Mott KA. 2001. Guard cell volume and pressure measured concurrently by confocal microscopy and the cell pressure probe. *Plant Physiology* 125, 1577–1584.

Green, P. B., & Cummins, W. R. (1974). Growth Rate and Turgor Pressure: Auxin Effect Studies with an Automated Apparatus for Single Coleoptiles . *Plant Physiology*, 54(6), 863–869.

Hopkins WG, Hüner NPA. 2008. *Introduction to plant physiology*, 4th edn. John Wiley & Sons, New York, 528 pp.

Hovenkamp PH, van der Ham RWJM, van Uffelen GA, van Hecke M, Dijkman JA, Star W. 2009. Spore movement driven by the spore wall in an eusporangiate fern. *Grana* 48:122–27

Jost L, Gibson RJH. 1907. *Lectures on plant physiology* . Oxford: Clarendon Press.

Katiferi E, Alben S, Cerda E, Nelson DR, Dumais J. 2010. Foldable structures and the natural design of pollen grains. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 107, 7635–7639.

- Llorens C, Argentina M, Rojas N, Westbrook J, Dumais J, Noblin X. 2016. The fern cavitation catapult: mechanism and design principles. *J. R. Soc. Interface* 13:20150930.
- Lloyd FE. 1942. *The carnivorous plants*. New York: Dover Publications.
- Markin VS, Volkov AG, Jovanov E. 2008. Active movements in plants: mechanism of trap closure by *Dionaea muscipula* Ellis. *Plant Signal Behav*; 3:778–83.
- Meidner H, Mansfield D. 1968. *Stomatal Physiology*. London:McGraw-Hill
- Niklas KJ, Spatz H-C. 2012. *Plant physics*. Chicago: University of Chicago Press.
- Nobel PS. 2009. *Physicochemical and environmental plant physiology*, 4th edn. San Diego: Academic Press.
- Pevalek-Kozlina B. 2003. *Fiziologija bilja*. Profil International, Zagreb, Kaptol 25. ISBN: 953-2000-775-x
- Pickett-Heaps JD. 1975. *Green Algae: Structure, Reproduction and Evolution in Selected Genera*. Sunderland, MA: Sinauer Assoc.
- Pitchard, J. 2001. Turgor Pressure. eLS.
- Reece JB, Urry LA, Cain ML, Wasserman SA, Minorsky PV, Jackson RB. 2013. *Campbell Biology*, 10th edn. Pearson, USA, 1488 pp
- Reyssat E, Mahadevan L. 2009. Hygromorphs: from pine cones to biomimetic bilayers. *Journal of the Royal Society Interface* 6, 951–957.
- Singh AK, Prabhakar S, Sane SP. 2011. The biomechanics of fast prey capture in aquatic bladderworts. *Biology Letters* 7, 547–550.
- Skotheim JM, Mahadevan L. 2005. Physical limits and design principles for plant and fungal movements. *Science* 308, 1308–1310.
- Taiz L, Zeiger E. 2013. *Plant physiology*. 3rd edn. *Annals of Botany*, 91(6), 750–751.
- Tyree MT, Zimmermann MH. 2002. *Xylem Structure and the Ascent of Sap*. New York: Springer. 2nd edn
 Ursprung A. 1915. Über die Kohäsion des Wassers im Farnanulus. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 33:153–63
- Vincent O, Weikopf C, Poppinga S, Masselter T, Speck T, et al. 2011. Ultra-fast underwater suction traps. *Proc. R. Soc. B.* 278:2909–14
- Vogel S. 2005. Living in a physical world. Part: III. Getting up to speed. *Journal of Biosciences* 30, 303–312.
- Volkov AG, Harris SL, Vilfranc CL, Murphy VA, Wooten JD, Paulicin H, Volkova MI, Markin VS. 2013. Venus flytrap biomechanics: Forces in the *Dionaea muscipula* trap. *Journal of Plant Physiology* 170, 25– 32.

Wheeler TD, Stroock AD. 2008. The transpiration of water at negative pressures in a synthetic tree. *Nature* 455, 208–212.

Zheng H, Liu X i Chen Z. 2013. FAst motion of plants: from biomechanics to biomimetics. *PostDoc Journal* 1:20: 40-50