

Dyr- og plantefysiologi

Da jeg hadde fysiologi i 2016 var faget 15 poeng med både dyr og planter på samme 6-timers eksamen. Dette er notater til faget slik det fremstod den gangen, så det er naturlig å tenke seg at pensum har endret seg noe.

Trikset med fysiologi er å øve med figurer, fordi figurene forklarer stort sett alt du må kunne (dessuten elsker foreleserne figurer så de slipper å lese så mye tekst). Mye av teksten i disse notatene er derfor forklaringer til figurer jeg tegnet selv. Jeg gidder ikke scanne inn alle figurene, men de er identiske med de som finnes i «Biology: a Global Approach» av Reece et.al. Tips #1 for god karakter i fysiologi er derfor å tegne så mye du orker!

Jeg tar ikke noe ansvar for at innholdet i notatene er 100% korrekt. Notatene er også skrevet på et -til tider- veldig muntlig språk, fordi det var ærlig talt ganske kjedelig å skrive dem etter hvert.

Som vanlig er ingenting bedre for læringen enn å skrive egne notater, husk det. Lykke til på eksamen! :)

Xoxo

Filip Sarfi

02.04.2017

I do not claim ownership of any of the images used. Images are gathered from or modified fromf:

Campbell, N, Reece, J, Urry, L, Cain, M, Wasserman, S, Minorsky, P, et al. (2015) *Biology: a global approach*. 10th ed. Pearson; England.



Figure 1: Gutta krutt

Dyrefysiologi

Vi har (12) ulike organsystemer

1. Fordøyelse
2. Ekskresjon
3. Sirkulasjon
4. Respirasjon
5. Skjelett
6. Muskler
7. Hud
- 8. Immun**
- 9. Nerve**
- 10. Endokrin**
11. Reproduksjon
12. (tarm-hjerne) – denne kan vi ikke så mye om enda

8, 9 og 10 er informasjonssystemer: De kommuniserer/sender informasjon

40.2: Tilbakemeldingskontroll opprettholder innvendig miljø hos mange dyr

Mange organsystemer er involvert i å opprettholde det innvendige miljøet.

Regulering og konformerings

Dyr kan enten være **regulatorer** ved å opprettholde det innvendige miljøet uansett hvordan det ytre er, eller de kan være **konformister** ved å la miljøet endre seg i takt med det ytre (temperatur er her et godt eksempel). Det er forskjellig hva som reguleres og «aksepteres», hos mange fisk er det for eksempel kritisk at saltinnholdet er konstant, men temperaturen kan variere.

Homeostase: Dyr ønsker å oppnå homeostase, den «ultimate» tilstanden der ting fungerer perfekt. Det er vanlig med homeostase for en rekke fysiske og kjemiske tilstander

Mekanismer involvert i homeostase: Dyr har et **setpunkt**, en bestemt verdi, de ønsker å opprettholde, eller et **normalintervall**. Endringer i dette er et **stimuli** som trigger en **sensor**. Denne sensoren trigger en **respons** som etablerer homeostasen/setpunktet igjen.

Tilbakemeldingskontroll i homeostase

- Dynamisk likevekt: Ytre faktorer prøver å endre, indre mekanismer prøver å opprettholde
- Det vanligste er **negativ feedback**, en respons som senker stimulusen (for eksempel svetting reduserer din temperatur).
- **Positiv feedback** er ikke vanlig i kontroll av homeostase, men brukes ofte for å fullføre prosesser. I barnefødsel vil sensorer stimulert av babyens hode stimulere ytterligere sammentreknings

Endringer i homeostase

- Hva som er homeostase endrer seg under for eksempel under utviklingen mtp. Hormoner, eller kan være syklisk under menstruasjonssyklusen
- **Circadisk rytme** er et sett «faste» endringer i metabolismen hos alle dyr og planter i løpet av 24 timer
 - o Opprettholdes av en biologisk klokke selv ved mangel på døgnrytme
 - o Et eksempel er at hormonet **melatonin** som frigjøres mer om natten, og kjernetemperatur som faller om natten
- **Jetlag** er fordi at til tross for at den biologiske klokken kan endres, vil dette ikke skje med en gang
- **Akklimatisering** er en midlertidig endring i mekanismene som opprettholder homeostase for å tilpasse seg det nye miljøet.
 - o Eksempel: Fjellklatrere må stanse og la respirasjonssystemet lære seg å jobbe mer effektivt for å få bedre oksygenopptak

40.3: Homeostatiske prosesser for termoregulering handler om form, funksjon og adferd

- Termoregulering: Opprettholdelse av normaltemperatur
- Høy eller lav kroppstemperatur er skadelig for enzymatiske prosesser, celleveggen, og andre prosesser i kroppen

Endotermi og ectotermi

- **Endoterm:** Varmes av kroppstemperatur (metabolisme): Pattedyr, fugler, **noen** reptiler, fisk og insekter
 - o Varmer seg i kjølige omgivelser, avkjøler seg selv i varme miljøer
- **Ektoterm:** Mesteparten av varmen kommer utenifra. Reptiler, fisk, amfibier og mange invertebrater
 - o Suksessfull strategi (bare se hvor mange som har det!): Tåler variasjon i indre temperatur og trenger ikke spise like mye mtp egen størrelse
- **Viktig:** Fugler kan også varme seg på en god stein slik som reptiler, selv om de er endoterme.
- **Poiklioterm:** Et dyr som har kroppstemperatur som varierer med miljøet
- **Homeoterm:** Et dyr som har relativt konstant kroppstemperatur

Det er ikke slik at alle endotermer er homeotermer og alle ektotermer er poikliotermer!

- Ikke noe tydelig forhold mellom variasjon i kroppstemperatur og varmekilde
 - o Endotermer som flaggermus og kolibrier kan variere enormt
 - o Ektotermer som fisk kan ha sykt stabil temperatur pga vannet rundt
- Varmblodig og kaldblodig er misvisende begreper, ektotermer når for eksempel veldig høye temperaturer i solen! ☺

Balansen mellom tap og opptak av varme

Dyr utveksler varme gjennom radiasjon, fordamping, konveksjon og konduksjon. Varme går alltid fra høy til lav temperatur. **Essensen** i termoregulering er å opprettholde et varmeinntak som tilsvarer varmetap.

Isolasjon

- Reduserer varmeutveksling fra kropp til miljø og omvendt
- Flere «hjelpereaksjoner» hos de isolerende lagene som å trekke seg sammen, stritte (fanger mer luft), eller sekre oljer for å gjøre de vanntett
- **Spekk** er et veldig tykt fettlag hos mange marine pattedyr som er tilpasset iskalde forhold i vann
 - o Varmeutveksling er 100 ganger bedre i vann = spekk er viktig
 - o Så effektivt at de kan holde på 36-38 grader uten å bruke så mye mer energi enn landdyr av samme størrelse

Sirkulasjonssystemtilpasninger

- Varme i kroppen utveksles gjennom blodet
- Mange dyr endrer hvor mye blod som strømmer mellom kropp og overflate
 - **Vasodilatasjon:** Utvidelse av blodårer nær huden gjennom avslappende nervesignaler: Øker hudvarme og varmeoverføring fra konveksjon etc.
 - **Vasokonstriksjon:** Reduserer blodstrømning ved å «snurpe» sammen og beholder det varme blodet i «kjernen»
 - Både endo- og ektotermer har eksempler på disse to
- **Motstrømsprinsippet** er vanlig hos flere fugler og dyr
 - Overføring av varme eller stoffer mellom væske som renner motsatt vei – svært effektivt system
 - Varmen fra arteriene overføres direkte til venene i stedet for utsiden
 - Varierende hvordan arteriene og venene er arrangert rundt hverandre = ulike grader av effektivitet
 - Sees også hos større fisk (varmer svømmemusklene) og hos noen insekter (varmer flyvemusklene på thorax)

Kjøling gjennom fordamping

- Eneste måte å kjøle seg ned på, heldigvis tar vann opp mye varme når de fordamper
- Svetting og pesing, samt adferd som bading
- Noen fugler har en pung i munnen med mye blod, denne kan det fordampe fra om de ønsker
 - Mye av dette krever at de også har tilgang til vann!

Adferdsrespons

Mange ektotermer utviser enkel atferd som å søke mot varme/kalde kilder, bade, steke i solen, orientere kroppen for å minimere/maksimere varmeopptak og blafre eventuelle vinger. Sosiale dyr som bier har også atferd som å gå sammen i klynger for å spare varme, eller å hente vann til fellesskapet i kubene.

Justering av metabolsk varmeproduksjon

- **Termogenese** (varmeproduksjon) ved hjelp av skjelving eller bevegelse
 - Selv de minste endotermer (bier, møll), varmer opp flyvemusklene sine ved å skjelve først.
 - Cellulær aktivitet, og dermed respirasjon, øker, og fører til varmeproduksjon
- **Ikke-skjelvende termogenese:**
 - Noen pattedyr har **brunt fett** i nakke og skuldre som kan generere mer varme
 - Vanlig hos gangere og nyfødte, kan indueres ved kuleeksponering
 - Har spesielle mitokondrier som har proteindører i membranen. Disse slipper ut H⁺ i matriks uten å generere ATP, som tvinger systemet til å jobbe raskere
- Noen store reptiler blir endotermer når de ruger på eggene sine, denne varmen genereres gjennom skjelving

Akklimatisering i termoregulering

- **Endotermer:** Fysisk justering av isolasjon (for eksempel vinterpels)
- **Ektotermer:** Produksjon av andre enzymer med mer passende optimaltemperaturer, endret fordeling av mettede og umettede lipider i membranen, samt produksjon av «frostvæske» i ekstreme tilfeller. **Kjemisk** rett og slett.

Fysiologiske termostater og feber

- Cellene som merker temperaturforandring og igangsetter mottiltak sitter i **hypothalamus** (sammen med cellene for den sirkadiske klokken)
 - o Øretermometere er gode fordi de sjekker samme blod som hypothalamus
- **Feber** er økt kroppstemperatur som resultat av at «normal range/setpoint» hos hypothalamus har økt – derfor fungerer det å varme opp hypothalamus for å redusere feber i resten av kroppen ☺ Fordi da «tror» hypothalamus at den har nådd «normal» temp.
 - o Bare endotermer får feber, men flere ektotermer utviser en atferd som søker varmere omgivelser når de får sykdom

Variasjoner i temperatur

- Heterotermi: Ujevn temperaturfordeling i kroppen når det for eksempel er kaldt
- Feber
- Hypotermi: Nedkjøling i kroppstemperatur, gjerne om natten (bla. fugler)
- **Torpor:** En ekstrem form for hypotermi på døgnbasis der både fysiologisk og metabolsk aktivitet går drastisk ned. Også vanlig på natten. Dette forbindes med tider der det er mangel på energi og mat.
- **Dvale** er torpor over lengre tid
 - o Ikke bare soving, det våknes litt og så dvales det mer. Kjennes kun til **en** fugl som går i dvale.
- **Estivering:** «sommerdvale» i respons på varme eller uttørking. Lungefisk og noen snegler

Q₁₀-verdi

Endringen i en organismes MR i takt med omgivelsestemperaturen kan beskrives med Q₁₀-temperaturkoeffisienten. Q₁₀ er et nyttig verktøy som beskriver endringsraten av et kjemisk eller biologisk system når man øker systemets temperatur med 10 °C. De fleste biologiske systemer har en Q₁₀-verdi mellom 2 og 3.

$$Q_{10} = \left(\frac{MR_2}{MR_1} \right)^{\frac{10}{T_2 - T_1}}$$

Metabolismen øker eksponentielt med T_b. På grunn av akklimatisering vil en gradvis økning i temperatur gjøre at metabolismen ikke stiger like fort ved økning i temperatur som hvis man plutselig skulle økt temperaturen med 10 grader.

40.4: Energikrav er relatert til størrelse, aktivitet og miljø

Kvantifisering av energibruk

- **Metabolsk rate:** Summen av all energi et dyr bruker per tidsenhet
- Nesten all kjemisk energi som et dyr bruker ender opp som varme: Man kan dermed måle varmetap
- Kan måles ved oksygen brukt eller karbondioksid produsert
- Metabolsk rate over lengre tid gjøres ved å måle energiinnholdet i maten og kjemisk energi tapt i avfall.

Minimum metabolsk rate og termoregulering

- For endotermer: **BMR** (basic metabolic rate). Dette er når dyret faster og ikke opplever stress (for eksempel temperatur). Dyret må heller ikke være voksende.
- For ektotermer: **SMR** (standard metabolic rate). Bestemmes ved en bestemt temperatur siden miljø endrer metabolsk rate, ellers likt som BMR.
- Ektotermi krever generelt veldig lite energi.

Størrelse og metabolsk rate

- Sammenhengen mellom BMR og masse er konstant på tvers av mange, mange dyr.
 - o BMR er proporsjonal for kroppsmasse med ca 0,75: Det magiske tallet
 - o Passer til både endo- og ektotermer
- Ett **gram** mus krever derimot veldig mange flere kalorier per gram enn en elefant, selv om elefanten som enhet bruker flere kalorier enn musen
 - o Musen har høyere metabolsk rate per gram: Krever derfor mer energi
- Når kroppsmassen går ned går energikravet for hvert gram vev oppover
- Når kroppsmassen går opp trengs det mer vev for utveksling, støtte og bevegelse, men energikravet per gram vev går ned.

Aktivitet og metabolsk rate

- Maksimum metabolsk rate er inverst relatert med hvor lenge aktiviteten varer
- De fleste terrestriske dyr konsumerer to til fire ganger sin BMR

Torpor og energikonservering

- Dyr kan havne i miljøer der de ikke makter å balansere energibudsjettet
- Løsning: «torpor»: En psykologisk sløvhetstilstand med mye lavere metabolsk aktivitet
 - o Små pattedyr og fugler med høy metabolsk aktivitet kan havne i slike tilstander daglig etter for eksempel måltider
 - o Flaggermus på dagtid, etter å ha spist om natten
 - o Kolibrier senker temperaturen sin med nesten 25 grader om natten!
- **Estivasjon:** Sommer-torpor, gjør at dyr kan overleve lengre perioder uten vann

Dvale er en tilpasning til lengre perioder med for hardt miljø (kulde, mat). Det er en lang session med «torpor», og kroppstemperaturen kan i ekstreme tilfeller gå så langt ned som 1-2 grader. Dyret våkner periodevis, varmer seg opp igjen, og dvaler videre.

- Stor energigevinst: 20 ganger lavere metabolsk rate. Kan overleve lenge på lite energi!
- Cirkadiske klokken stanser helt (i hvert fall molekylære komponenter av den)

43.5: Gassutveksling foregår over spesialiserte overflater

Det foregår to typer gasstransport i kroppen: Diffusjon av enkeltmolekyler og forflyttelse av hele transportmediet (bodet) kalt **bulk transport**.

Partialtrykkgradienter i gassutveksling

- Gassutveksling er opptak av O₂ og kvitting av CO₂
- Husk: **Partialtrykk** er hvor mye trykk en gass utøver i en gassblanding
 - o Po₂ er ca 160 mm Hg
 - o PCo₂ er ca 0,29 mm Hg
 - o Partialtrykk av gasser i vann har samme partialtrykk som de har i atmosfæren, selv om det er mye mindre O₂ i vann grunnet løselighet
- PO₂ i vann er det samme som PO₂ i luften fordi den er i likevekt med vannet.
- Partialtrykket til de ulike gassene er stort sett det samme gjennom hele fordi vann ikke lar seg komprimere.
- I **luft** har alle gasser samme løselighet, men i **vann** har CO₂ mye større løselighet, ca 30x mer enn O₂! Dette ved samme partialtrykk.
- I tillegg: O₂ løses bedre i kaldt vann, og dårligere der saliniteten er høy.

Respirasjonsmedium

- Medium (O₂-kilde) kan enten være vann eller luft, kvaliteten er HELT forskjellig
 - o **Luft**: Mindre viskøs, 21% O₂, lett å flytte gjennom små åpninger
 - o **Vann**: Viskøs, varierende grad av løst O₂ (gjerner 30 ganger mindre enn i luft)
 - Varmere, saltere vann løser enda mindre CO₂
- Som resultat av vanskelighetene er dyr i vann svært utviklet for gassutveksling, spesielt gjennom hvordan gassutvekslingsoverflaten er organisert. Fisk bruker 10-20% av sin metabolisme, mot menneskers 1-2% på å ventilere lungene.

Gassutvekslingsoverflater

- Cellene som driver gassutveksling må alltid være fuktige pga. plasmamembran
- Gassutveksling skjer gjennom **diffusjon**
 - o Diffusjonsraten er proporsjonal med størrelsen på overflaten, men invers proporsjonal med roten av avstanden molekylene må bevege seg gjennom
 - o **Resultat**: Gassutvekslingsoverflater er **store og tynne**

1. Enkle dyr kan ha gassutveksling direkte fordi de er så små, men resten trenger spesielt, tynt, fuktig vev til å gjøre dette
 2. Noen dyr som mark og noen amfibier har **hud** som driver gassutveksling ved at tynne, tynne blodårer går rett under huden og utveksler gass
- Men generelt: **De fleste dyr er for store til å kunne utveksle gass til hele kroppen gjennom slike overflater**

Gjeller hos akvatiske dyr

- Utposninger av kroppsoverflaten med overflate gjerne mye større enn resten av kroppen
- **Ventilasjon:** Bevegelse av medium over overflate for å opprettholde partialtrykkgradientene av O₂ og CO₂
 - o Flytte vann over gjellene (svømming, cilier som skaper strøm for eksempel)
 - o Bevege selve gjellene (parapodier, mange insekter)
- **Motstrømsprinsippet** er hos **fisk** en maksimering av gassopptaket
 - o Blodet renner motsatt vei av vannet slik at det alltid vil møte et partialtrykk av O₂ som er større enn det det har akkurat nå
 - o Gassutvekslingen er dermed alltid i «favør» av blodet, som blir oksygenrik
 - o Effektivt: Fisk tar opp 80% av oksygen i vannet som går over gjellene

Trakeer hos insekter

- Luftrør som forgreiner seg innover til nesten alle celler i kroppen
 - o Åpning: Spirakel
 - o Store greiner: Trakeer
 - o Mindre: Trakeoler
- Trakeale greiner er fuktige inni, samt forgreinet i **sekker** nær organer som krever mye
- Tar ikke i bruk det åpne sirkulasjonssystemet siden det forgreines så bra
 - o Men: Større insekter «pumper» luft gjennom bevegelse av kroppen (for eksempel når de flyr)

Insekter dykker med luftboble

Når mitokondriene respirerer blir O₂-nivået lavt, slik at O₂ diffunderer inn fra boblen. Nitrogen går ut av boblen fordi partialtrykket er høyere inni boblen, og dette gjør at O₂ går inn i boblen også. Hadde det bare vært rent oksygen i boblen hadde den vært mye kortere under vann.

Fluttering/diskontinuerlig gassutveksling

Insekter har en ventileringsyklus som karakteriseres av en periode med svært lite CO₂-utslipp til miljøet rundt. Tre faser:

- **Lukkefase:** Spiraklene helt, noe som fører til at CO₂ forsvinner ut i vevet. O₂ blir brukt opp av respireringen, og dette skaper et undertrykk som aktiverer flutter.
- **Flutterfasen:** Spirakler åpner og lukker seg raskt. O₂ kommer inn, men det negative trykket hindrer at CO₂ slipper ut. Dette fortsetter til haemolymfen ikke kan ta opp mer CO₂.
- **Åpen fase:** All CO₂ slippes ut. Alt i alt sparer dette en god del vann!

Lunger

- Lokalisert: Trenger hjelp av sirkulasjonssystemet for å fungere
 - o Har utviklet seg hos dyr med både åpne og lukkede sirkulasjonssystemer
- En innfolding av kroppsoverflaten i flere «lommer», eller «kamre».
- Bruken varierer: Amfibier puster med huden, mens fugler, reptiler og pattedyr trenger lungene i stor grad.
 - o Skilpadder puster med epitele overflater som er kontinuerlige med munn og anus
 - o Noen akvatiske virveldyr har lunger som tilpasning til oksygenfattig vann

Lungene har utviklet seg fra enkle sekker til oppdelte poser, noen svært spesialiserte.

Pattedyr sine respirasjonssystemer

- Lungene er plassert i thoraxhulen og får luft gjennom et forgreinet rørsystem
- Luft går gjennom nesen, filtreres av hår, varmes, fuktes og luktes
- **Pharynx:** Et område der luft- og matveier krysses ved svelget
- Mat som svelges trigger en oppadgående bevegelse av **larynx**, som tipper **epiglottis** over **glottis** (åpningen av **trachea**, luftrøret) slik at vi ikke setter mat i halsen
- Larynx og luftrøret er forsterket av brusk
- Stemmebånd sitter i larynx og bruker luften til å lage lyd.
- Luftrøret forgreiner seg til to **bronkier**, og senere til flere, mindre **bronkioler**, litt som et opp-ned tre
- **Cilier** og **slim** dekker de større «greinene» og fanger støv, pollen og dritt som vi enten hoster opp eller svelger: **Slimrulletrappen**
- **Alveoler** er selve området for utveksling og sitter ytterst på bronkiolene.
 - o Vi flere millioner av disse, 50 ganger større overflate enn huden
 - o Tynne kapillærårer omkranser og tar opp O₂/gir fra seg CO₂
 - o **Hvite blodceller** patroljerer disse fordi de ikke har noen god måte å kvitte seg med eventuelle partikler

- Dekket på innsiden av en **surfaktant** (her: fosfolipider og proteiner): Denne senker overflatespenningen til vannet slik at alveolene ikke kollapser under overflatespenningen til vannet.
 - Sammenheng mellom dårlig produksjon av surfaktant og **RDS** (sykdom)

Modell for gassutveksling hos mennesket

Inni lungene er det ca 100mmHg PO₂ fordi det alltid foregår en ventilering til blodet og vi klarer ikke ventilere alt sammen heller. Når det gjelder blodet viser det seg at det tar egentlig bare ca 1/3 av avstanden blodet bruker på å passere alveolen for å utveksle mesteparten av oksygenet. Det vil allikevel være, på grunn av «shunting», en liten forskjell i PO₂ i lungene/alveolen og PO₂ i det arterielle blodet.

43.6: Pusting ventilerer lungene

Amfibier (for eksempel en frosk), puster ved **positiv trykkpusting**.

1. Muskler i nedre del av munnen senker seg og trekker luft inn gjennom nesen.
2. Nese og munn lukker seg, mens de samme musklene løftes og presser luft ned luftrøret
3. På utpust tvinges luftet ut av lungenes elastisitet og ved sammentrekning av muskler i kroppen

Fugler har åtte eller ni luftsekker på over og under lungene som ikke fungerer i gassutveksling, men som «pumper» for å få luften ned i lungene.

- Har **parabronkier**: små kanaler som luften går **gjennom** i stedet for alveoler
- Svært effektivt fordi mediet går bare over overflaten i en retning – spesialisert
- Det foregår ikke en blanding av ny og gammel luft: Genialt.
 1. Første innpust: Luft fyller øvre sekker
 2. Første utpust: Luft fra øvre sekker går ned i lungene (sekken sammentrekkes)
 3. Andre innpust: Luft går gjennom lungene og fyller nedre sekker
 4. Andre utpust: Nedre sekker trekker seg sammen og dytter luften ut

Pattedyr puster med et system kalt **negativ trykkpusting** ved at vi **trekker** luft ned i lungene.

- Innpust er aktivt ved at muskler øker thoraxhulen for å skape negativt lufttrykk i lungene
 - Involverer ribbensmuskler og **diafragma**: En plate av muskler som utgjør bunnen av thoraxhulen
 - Strekk-reseptorer hindrer fullt utpust
- Utpust er at disse musklene slapper av
- **Dobbelmembran rundt lungene**:
 - Innsiden er klistret til lungene, mens utsiden er klistret til thoraxhulen
 - Tynt lag væske mellom de to lagene som fester dem sammen som glass med vann mellom

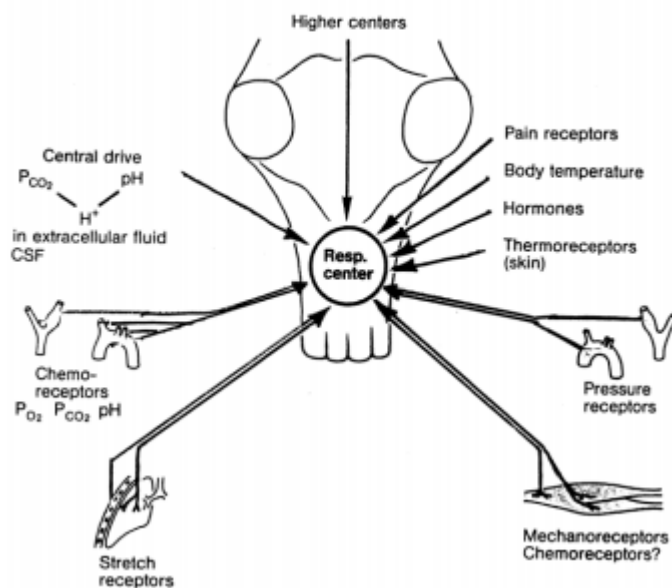
- Resultat: Kan bevege seg fra side til side, men ikke fra hverandre, samt sammentrekning/utblåsning av throaxhulen også «drar med» lungene.
- Ved høy aktivitet hjelper andre muskler i nakke, bryst og rygg til med utvidelsen av brystet for bedre effektivitet
- **Tidalt volum:** Volum på inn- og utpust. Er ca 500 mL ved hvile
- **Vital kapasitet** er tidalt volum ved maksimalt inn- og utpust, som er ca 3.4 L hos damer og 4.8 hos menn.
- **Restvolum:** Luft som er igjen etter tvungent utpust, dette øker med alderen
- Hos pattedyr vil ny luft blandes med gammel, oksygenfattig luft som et resultat av både restvolum og felles luftrør.
 - Fugler fører luften gjennom i bare en retning og har som resultat høyere maksimal partialtrykk av O₂ i lungene (?) → Fungerer bedre i høyde enn oss

Kontroll av pust hos mennesker

Homeostatisk PH i blodet er på rundt 7.4. Vi har to typer reseptorer som merker endringer i oksygen. I medulla har vi et reguleringscenter som etablerer rytmen. Sentrale **kjemoreseptorer** sitter også i medulla og sjekker hele tiden pH til den cerebrospinale væsken, fordi CO₂ er hovedbidragsyteren til pH her. **Perifere kjemoreseptorer** i aorta og «karotid arteries» har evnen til å oppfatte lavt O₂-nivå også. Når vi puster inn finnes det **strekkreseptorer** i brystkassen som stanser oss fra å fullstendig revne lungen.

- **Respiratorisk acidose – pH < 7.4**
- **Respiratorisk alkalose – pH > 7.4**

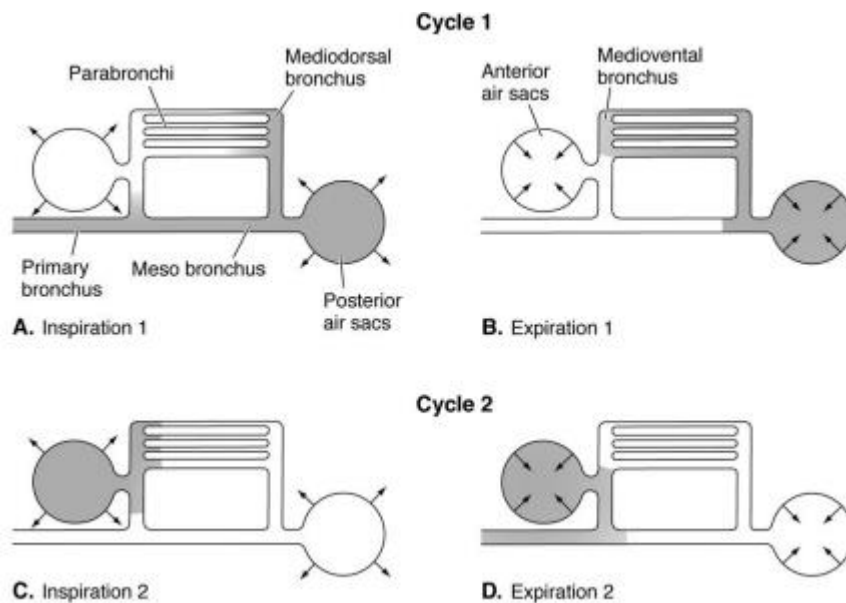
Regulering av lunge-ventilasjonen



Det høyere senteret i hjernen gir oss evnen til å holde pusten av fri vilje. Det er ellers viktig å huske at reseptorene alltid registrerer **partialtrykket**, ikke **innholdet** av gassen i væsken.

Fuglelungen (litt nærmere)

Fugler har 5 par (=10) blåselunger, der de tre første parene og de tre siste har lik funksjon. De **klaudale** (bakre) og de **kraniale** (fremre) har synkrone sammentrekninger, se figuren.



I motsetning til motstrømsprinsippet bruker fugler et **krysstrømsystem**, men utstikkere på siden av parabronkiene som gir en slags «minimotstrøm».

Respirasjon hos fisk

En gjelle er ikke en lunge, fordi en gjelle er en **utbuktning**, ikke en innbuktning. **Gjellebroer** skiller munnen og gjellehulen fra hverandre. Fisken «pumper» vann mellom gjellehulen og munnhulen ved å senke og heve munnhulen samtidig som den åpner og lukker gjellelokket. Dette fungerer som to «stempler». Fisken kan også justere uthentingene av oksygen ved å endre hvor mye av gjelleoverflaten som eksponeres for vannet.

- **Fisk:** Utnytter 30-90% av tilgjengelig oksygen
- **Fugl:** 30-35%
- **Pattedyr:** ~25%

Gasstransport i blodet

Respiratoriske pigmenter

- I utgangspunktet løses O₂ svært dårlig i vann (blod)
 - o 4.5 ml i 1l blood = 555L blod per minutt! Det går ikke
- Mesteparten av O₂-binding er hos respiratoriske pigmenter i blod eller hemolymfen (for de som ikke har blod)
- Hos dyr: Øker fra 4.5 ml til 200ml = reduksjon til 12.5L blod per minutt

- Flere ulike respiratoriske pigmenter eksisterer. Felles: Metall bundet til protein
 - o **Hemocyanin:** Blått pigment der kobber binder oksygenet (leddyr, bløtdyr)
- **Hemoglobin:** Fire subenheter (polypeptidkjeder) med en kofaktor (heme-gruppe) som har et jernatom (Fe⁺) på seg.
 - o Kan binde 4 oksygenmolekyler (også reversibelt, duuh)
 - o Kooperativitet
 - o Det bratte kurven gjør at små endringer i PO₂ har svært mye å si for bindingen av oksygen.
- Tilstedeværelse av CO₂ øker sjansen for at O₂ skal bli gitt slipp på = hardt arbeidende vev får mer oksygen
 - o $CO_2 + H_2O \rightarrow H_2CO_3 \rightarrow HCO_3 + H^+$
 - o Bohr-skift: H⁺ senker hemoglobin sin affinitet for O₂

Oksygenbindingskurven til hemoglobin viser en eksponentiell økning fordi små endringer i PO₂ påvirker kooperativiteten. P₅₀ er en verdi som forteller hva partialtrykket til en gass må være for å nå 50% enzymmetning. Dette kan brukes for partialtrykket til O₂ mot metningen til hemoglobin. For mennesker tilsvarer 100% hemoglobinmetning ca 20% av blodvolumet (aka 20ml O₂ i 100ml blod). Lav p₅₀-verdi betyr høy affinitet og vice versa.

- **Bohr-effekten** er hvordan CO₂-konsentrasjon (pH) påvirker hemoglobin sin evne til å binde O₂. Ved høy CO₂-kons vil hemoglobin lettere gi fra seg O₂, og omvendt. Dette er en veldig god ting for vev!
 - o pH endrer strukturen til hemoglobin, men CO₂ kan også binde seg i stedet for O₂. Så begge har ulike ting å si, samtidig som de er relatert til hverandre.
- **Temperatur** øker p₅₀-verdien, det kreves altså mer oksygen for å mette hemoglobinet. Dette er trolig termodynamikk.
- Det er bittelitt O₂ løst i blodvæsken direkte, dette tilsvarer ca 2-3% (2-3ml/100ml)
- Det vil være en forskjell i oksygenbindingskurven til **arterielt** og **venøst** blod fordi venøst blod inneholder mer CO₂. Hemoglobin gir lettere fra seg O₂ i respons på høy CO₂-konsentrasjon i vevet det befinner seg i.

Opp:

- Lav pH (Mye H⁺ binder seg til hemoglobinet og gjør det kompakt)
- pCO₂
- Høy temperatur
- DPG

DPG er en strukturell del av hemoglobin A, og gjør molekylet mer kompakt. Det flytter kurven mot høyre og senker affiniteten litte grann. Uten DPG hadde man hatt elendig overføring av oksygen til kravstort vev fordi affiniteten hadde vært så stor på grunn av de løst ordnede delene.

Hemoglobin F hos fostre har dårligere evne til å binde DPG, og affiniteten for oksygen er derfor mye, mye høyere. Fostre har også mer hemoglobin generelt, noe som gir høyere oksygenkapasitet i blodet.

Myoglobin: Slekting av hemoglobin som fungerer som et (kort) O₂-lager når det er lite oksygen. Finnes i tverrstripet muskulatur og i hjertemuskelene. Gir veldig lett fra seg oksygen, og «lagrer» bare når det er rikelig med oksygen til stede. Mye av dette i muskulatur.

CO₂-transport

- 7% av CO₂ fra celler transporteres løst i blodplasma
- 93% reagerer med vann i røde blodceller og assistert av enzymet **karbon anhydrase** og blir H₂CO₃ som igjen blir H⁺ og HCO₃⁻
 - o H⁺ binder seg til hemoglobin og påvirker ikke pH (= hemoglobin er **buffer**)
 - o HCO₃⁻ diffunderer ut av blodcellene og transporteres i plasma til lungene
 - o Noe HCO₃⁻ (ca 5% av CO₂) bindes til hemoglobin og transporteres i røde blodceller.
- Diffusjon av CO₂ ut av blodet til alveolene presser likevekten mot venstre slik at HCO₃⁻ omdannes til mer CO₂, som igjen går ut av blodet
 - o PCO₂-gradienten er bra nok til å redusere PCO₂ i blodet med ca 15% når blodet går gjennom lungene

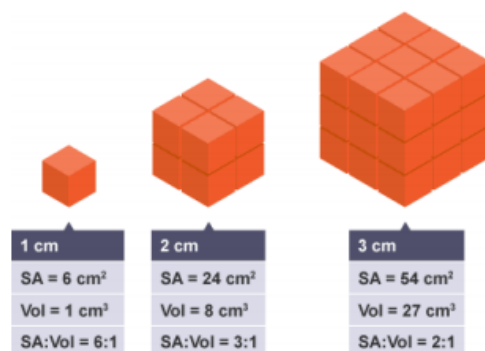
Respiratoriske tilpasninger hos dykkende dyr

- Evnen til å lagre store mengder O₂ i kroppen
 - o Dobbelt så høyt volum blod per kg
 - o Mye **myoglobin**: Et oksygenlagrende protein
- Gir bare oksygentilgang til det viktigste (hjerne, øyne, ryggen), mens muskler jobber på fermentering

Sirkulasjon

Når antall celler i et dyr går opp vil raten overflate/volum gå ned. Dette har sinnsykt mye å si for diffusjonen til et dyr. Volum er proporsjonalt med r^3 , mens overflate er proporsjonalt med r^2 .

Som resultat av dette kan man gjøre en av to ting for å sørge for at alle cellene i kroppen får næring og oksygen: Du kan ha en **åpen sirkulasjon** via et gastrovaskulært hulrom (hydroider, cnidaria eller flat nok kroppsform. **Eeeller** du kan ha et sirkulasjonssystem!



Åpen sirkulasjon	Lukket sirkulasjon
Sirkulasjonsvæsken bader cellene direkte	Blod i årer som forgreiner seg mer og mer
Eneste væske er hemolymfe	Blod og interstitialvæske
Innsekter, krepsdyr, edderkoppdyr etc	Vertbrater, annelider, cephalopoder
<ul style="list-style-type: none"> - Lavt trykk - Moderat til lav perifer motstand - Trykk kan opprettholdes uten problem - Blod direkte til organer - Mindre regulert fordeling av blod - Langsom tilbakeføring til hjertet 	<ul style="list-style-type: none"> - Høyt trykk - Høy perifer motstand - Elastisk kanalsystem for å opprettholde trykket - Blod direkte til organer - Velregulert fordeling av blod - Rask tilbakeføring til hjertet

Blod

Blod har hovedsakelig følgende oppgaver:

- Transportere oksygen
- Transportere løste stoffer som næring, hormoner og ekskresjonsprodukter
- Transport av immunpartikler
- Varmetransport
- Kraftoverføring

Blod (interstitialvæske et ikke en del av dette) består av **55% blodplasma** og **45% blodceller**.

Plasma	Blodceller
<ul style="list-style-type: none"> - 90% vann - Ioner som opprettholder osmotisk balanse ved å bufre blodet (ph 7.4) - Proteiner: albumin, immunoglobiner, transportmolekyler for lipider og koaguleringsfaktorer. 	<ul style="list-style-type: none"> - Røde blodceller - Hvite blodceller - Blodplater (platelets)

Interstitialvæske er løsningen som bader og omgir vevscellene til multicellulære organismer. Det er hovedkomponenten til **ekstracellulær væske** (all kroppsvæske utenfor cellene), som inkluderer blodplasma og **transcellulær væske** (kroppsvann i epiteldekkede hulrom, ca 2.5% av kroppsvann, eksempler er cerebrospinal væske, leddvæske og okularvæske). Plasma og interstitialvæske kommuniserer gjennom porer i kapillærene.

Ulike hjerter

1. Peristaltisk pumpe, en slange som «klemmer» blodet rundt. Finnes hovedsakelig hos evertbrater (virvelløse)
2. **Kammerpumpe**: Muskelkontraksjoner i veggen (vertebrathjerte), men også gjerne eksterne muskler som hjelper til (slik som venepumpen i leggen)

Ett kretsløp – enkelt kretsløp

Dette systemet består bare av en blodbane og et hjerte med ett atrium og en ventrikkel. Før atrium ligger en tynn, venøs pose kalt **sinus venostrium** som fyller det tynne atrium med blod. Atriumet fyller igjen **ventrikkelen**, som er tynn og vanskelig å fylle. Den fylles ikke med mindre atrium pumper inn i den. Ventrikkelen fyller igjen **bulbus arteriosus**, som blåser seg opp av atriets kontraksjon. Bulbus er laget av **elastin** og er adskilt fra ventrikkelen med en ventil, slik at den blåser seg opp og skaper trykk innover i aorta. Den «absorberer» trykket og hindrer at trykkpulsene sprekker gjelleepitelet, det er en slags trykkbuffer.

To kretsløp: Dobbelt kretsløp

Som overskriften sier er det her to helt separate kretsløp, med ett felles pumpeorgan.

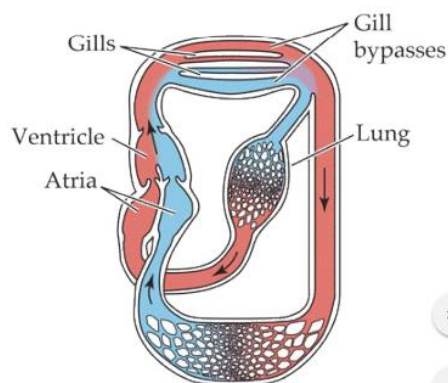
- **Krets 1:** Høyre side av hjertet transporterer O₂-fattig blod til «respirasjonskretsløpet», **pulmonære kretsløp**
- **Krets 2:** Venstre side av hjerte pumper oksygenrikt blod til organer og vev i resten av kroppen (**det systematiske kretsløp**) og det oksygenfattige blodet kommer tilbake til krets 1.

Fordelen med dobbelt kretsløp er at blodet pumpes enda en gang etter det har blitt oksygenert slik det er kraftig overføring til vevet som trenger det. Reguleringen (responsen) går også mye raskere.

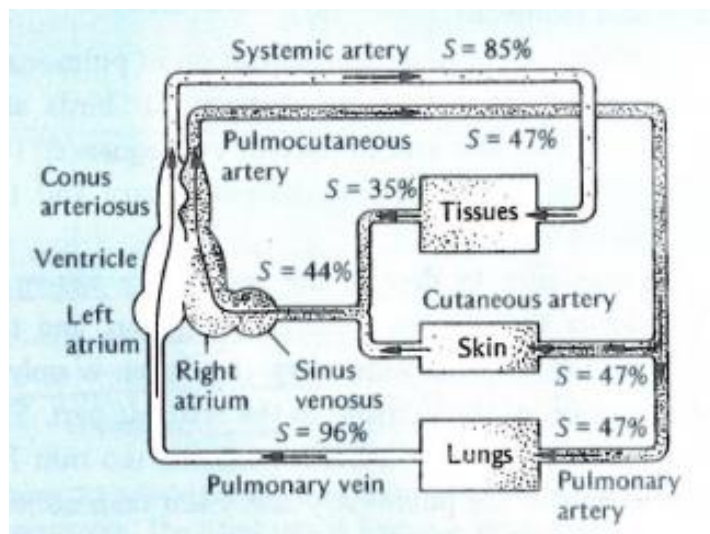
- Høyre side (pulmonært) er svakere enn venstre side (systematisk) for å sende blodet med lavt trykk til lungene. Dette øker opptaket!
- Venstre side er sterk og knuser blodet ut i vevet for å avgi oksygenet.

Ulike former for dobbelt kretsløp

Lungefisk (vann+luft) har to ulike atrium med hver sin inngang, (aka hjertet er delt i to deler), men ventrikkelen har en felles blodflyt. På grunn av anatomien blandes allikevel ikke disse spesielt mye, og det blir en «mellomting mellom et enkelt og et dobbelt kretsløp.



Amfibier (vann+luft) har et funksjonelt delt hjerte. Anatomisk er atriet delt i to, men det er en felles ventrikkel (= 3 kamre). En «skilleplate» i **conus arteriosus** bidrar til å fordele rikt og fattig blod. På grunn av lukkeklaffer (som vanlig) i overgangen fra atrium til ventrikkel dyttes ikke blodet tilbake i atriene. Ventrikkelen dytter både blod inn i det pulmonære systemet og i det systematiske kretsløpet.



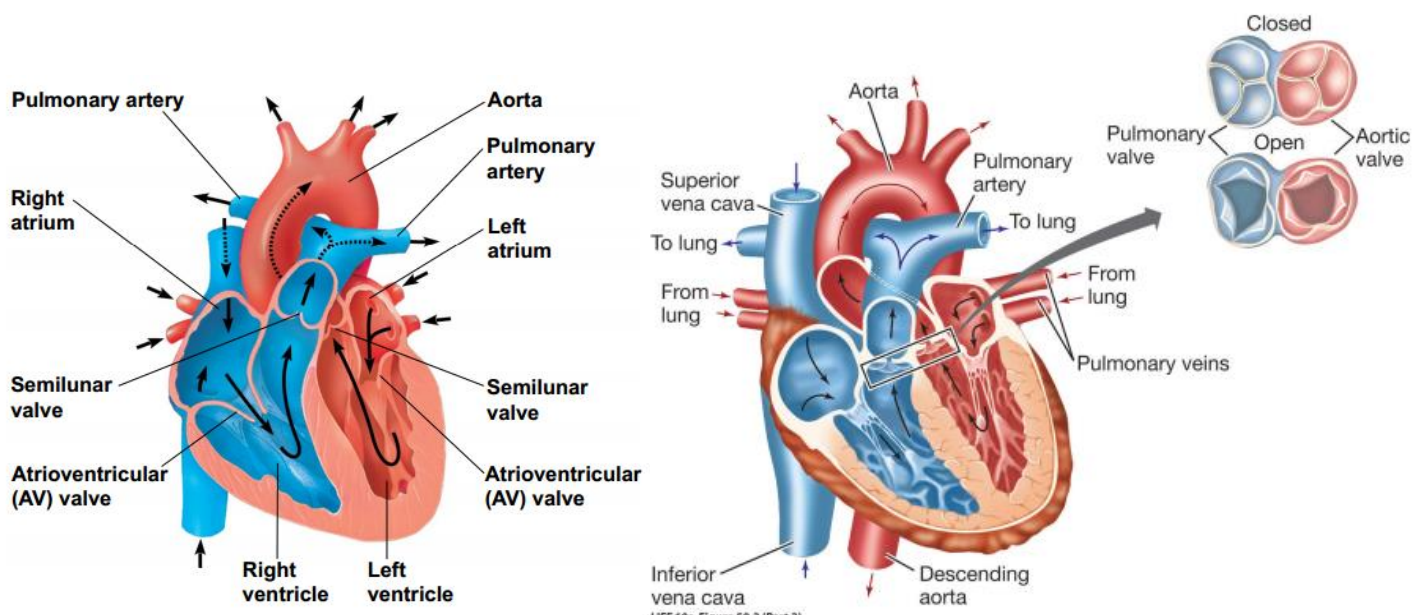
Reptiler (vann+luft) har en delvis delt ventrikkel (amfibier har helt åpen) og fullstendig delt atrium slik som amfibiene.

Flere reptiler kan ved dykking stenge av sirkulasjonen til lungene og shunte det til de systematiske arteriene i stedet. Dette kan vel være oksygenbesparende siden ikke 100% av oksygenet brukes.

Fugler og pattedyr (kun luft) har en ventrikkel som er helt delt og gir 4 hjertekamre. 2 atrier og 2 ventrikler. Fullstendig separasjon gjør at trykket kan være forskjellig i det pulmonære og systematiske kretsløpet.

- Mennesket har et slagvolum på 70ml, som betyr at det tar 1-2 minutter for at blodet skal gå en hel runde.
- Pattedyrhjertet er nesten proporsjonelt med kroppsstørrelse, ca 0,59% av total vekt.
- Fugler har større hjerte (0,82%) – det er jævlige tungt å fly, og miljøet de flyr i har ikke så mye oksygen.

Pattedyrhjertet

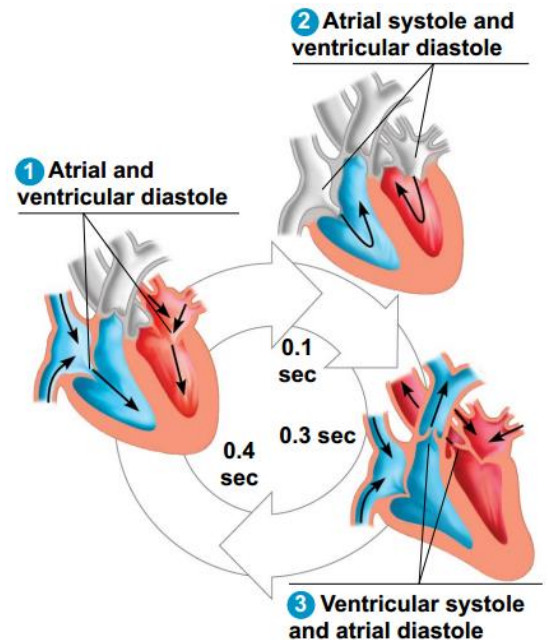


Vår alles kjente og kjære «**Lub-dub**» er lyden av blod som slår mot AV-ventilen og deretter den semilunare ventiler (se illustrasjon). Hvis blodet flyter tilbake gjennom en ventil som ikke fungerer ordentlig hører man en liten «pssshh» lyd.

Hjerte trekker seg sammen og slapper av i en rytmisk syklus. I den **diastole fasen** hviler ventrikkelen mens atriet kontraherer og tømmer blod inn i den. I den **systole fasen** kontraherer ventrikkelen og presser blod ut i åresystemet. Dette er årsaken til at blodet først slår mot AV (pumpet inn i ventrikkel), og deretter mot semilunar ventil (pumpet ut av ventrikkelen).

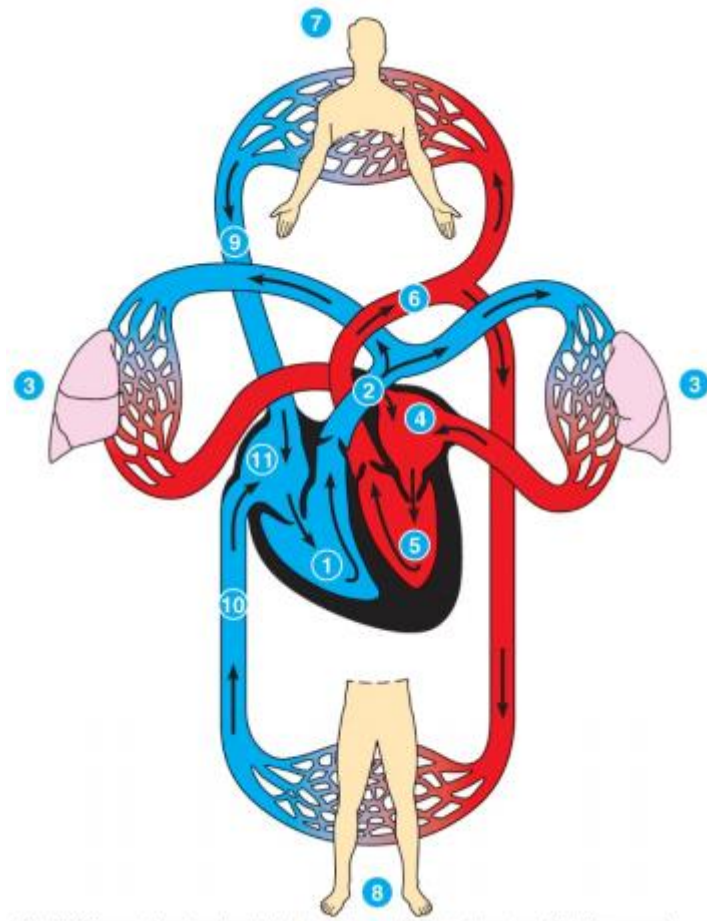
En hjertesyklus er diastol + systol.

1. Blod fylles helt ok i begge
2. Forkammer systol, presser blod inn i avslappet ventrikkel
3. Forkammer diastol, ventrikkel systol og presser blod ut i arteriene



Høyre ventrikkel kontraherer og pumper blod (1) gjennom **pulmonære arterier** (2) til hver sin **lungehalvdel** (3). Blodet oksygeneres og returnerer i **pulmonære vener** til venstre atrium (4). Blodet pumpes inn i **venstre ventrikkel** (5), som pumper det videre ut i det systematiske kretsløpet via **aorta** (6). Aorta forgreines rundt i kroppen, og de første forgreiningene kalles kransarterier og gir blod til hjertemuskelen.

Forgreiningene fra aorta går etter å ha gitt fra seg oksygen sammen **venuler** og deretter til **vener**. Hode, hals og armer samles i **superior cava** (9), mens kropp og bein samles i **inferior cava**. Disse har hver sin inngang til høyre atrium og ventrikkel.



Blodtrykk og hjerteslag

Arterienes elastiske vegger er viktig for å absorbere og opprettholde litt av det enorme trykket fra hjertet. Fordi kapillærene til sammen har mye større volum enn arteriene vil blodet mye, mye saktere her. Innen blodet når venene har mye av de initiale trykket forsvunnet.

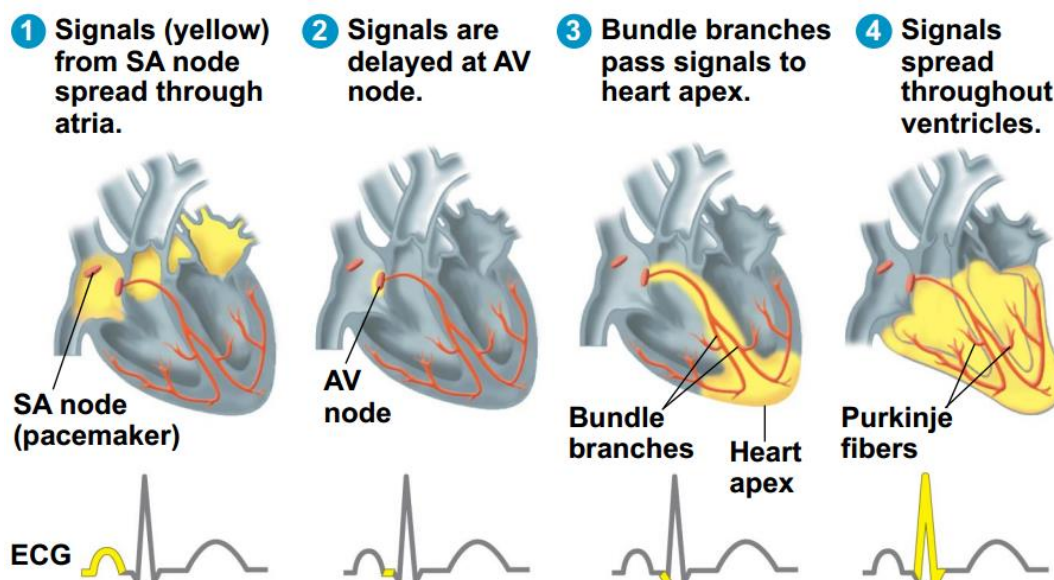
I den systematiske sirkulasjonen er 120/80 mmhg vanlig. Dette betyr at blodtrykket ved systolisk fase er 120, mens det er rundt 80 i diastolisk fase. I den pulmonære er 40/15 greit. Det går aldri til 0 i diastolisk fase på grunn av elastisiteten til arteriene.

- Et **myogent** hjerte har egne pacemaker-celler (alle vertebrater) som selv skaper et signal uten noe kobling til nervesystemet.
- Et **nevrogent** hjerte aktiveres av eksterne nerver – krepsdyr, edderkoppdyr og noen insekter.

I et myogent hjerte ligger pacemaker-potensialet i **sinusknuten** (SA-node): En samling spesialiserte, omdannede hjertemuskelceller som ligger i **veggen av høyre atrium**. Hjertets sammentrekning er samkjørt fordi alle hjertemuskelceller har felles cytosol gjennom **gap junctions**. Depolariseringen skjer gjennom en kaliumlekkasje, og dette starter i SA-noden.

En **skillevegg** mellom forkamrene og hjertekamrene fungerer som en isolator, og signalet kan bare passere gjennom **AV-noden**, en annen samling autorytmiske celler som sitter i veggen mellom høyre og venstre forkammer. AV-knuten utsetter signalet i rundt 0,1s, før det sender det til apex av hjertet/ventrikkelveggene gjennom spesialiserte strukturer kaldt den His-bunten og Purkinje-fibre. Utsettelsen gjør at forkamrene kan trekke seg heelt sammen og tømme blodet inn i ventriklene før disse trekker seg sammen på likt.

Eksterne signaler som styrer hjerterytmen når alltid SA-noden. SA-noden er sensitiv for temperatur (feber etc), hormoner (adrenalin, noradrenalin) og nervesignaler (den er omgitt av sympatiske (noradrenalin) og parasympatiske (acetylcholin) nervefibre)



Minuttvolum (Q) er mengden blod som pumpes fra hjertet per minutt (ml blod/min). Dette bestemmes av hjertefrekvensen (slag/min) og slagvolum (volum/slag). Ved hvile er dette ca 5L/min, mens høy aktivitet øker dette til 20L/min. Under aktivitet øker både hjertefrekvensen og slagvolumet, men dette er **ikke** proporsjonelt med oksygenopptaket: Det er økt ekstraksjon som er årsaken.

Kontraksjonskraften til hjertet øker med strekningsgrad, altså hvor mye blod som fyller det. Muskler i aktivitet vil presse blodet fra venene raskere tilbake til hjertet, og en kraftigere kontraksjon vil etterlate mindre blod i hjertekamrene, som igjen øker blodvolumet.

Ficks prinsipp

$$MO_2 = Q * ([O_2A] - [O_2V])$$

$$Q = \text{Heartrate} * \text{Strokevolume}$$

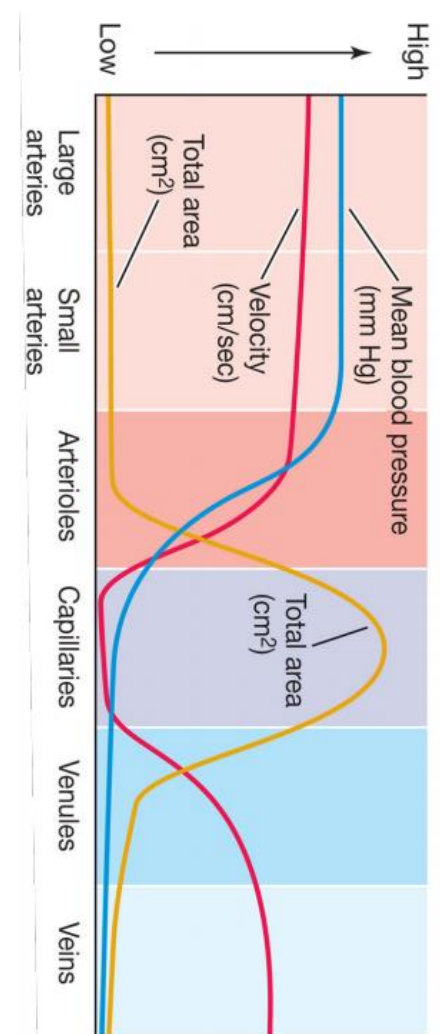
- MO_2 : Oksygenforbruk (/min)
- O_2A : Oksygeninnhold i arteriene
- O_2V : Oksygeninnhold i venene

Under aktivitet foregår en det en ganske stor omfordeling av blod. Sympatiske effekter stenger av blodets tilgang til tarmen, mage, nyrer og litt hjerne, og fordeler stort sett til muskulaturen og huden for beste flukt.

Blodårene

- **Arterier**
 - o Sterke og elastiske
 - o Glatt muskulatur
- **Arterioler**
 - o Konstriksjon og dilatasjon til varmeavgivelse
 - o Resistens
 - o Sfinktere før kapillærnettverket som kan stenges slik at blodet tar en «snarvei».
 - o Varmeavgivelse/sparing
- **Kapillærer**
 - o 5-10 mikrometer
 - o Ca 10 milliarder av disse, utvekslingsarealet er ca 300 kvadratmeter
- **Vener**
 - o Elastiske, utvides veldig lett
 - o Glatt muskulatur
 - o Klaffer for at blodet ikke skal renne tilbake/med gravitasjonen
 - o 60% av alt blodet i disse
 - o Kontrollerer blodets retur til hjertet

Halvering av et rørs radius gir 16 ganger større motstand.



Kapillærfiltrasjon foregår hele tiden i kapillærene. Mens det osmotiske trykket mellom blod og interstitialvæske er konstant, vil blodtrykket i arteriene presse noe blodplasma ut (=større enn osmotisk trykk innover), mens det lave trykket i venene i stedet favoriserer osmotisk trykk inn i kapillærene. Dette kalles **kolloid-osmotisk trykk**. Det som presses ut her kalles **interstitialvæske**, og noe vil absorberes i væsken.

- Konstriksjon/dilatasjon i arteriolene (helt tette) vil øke eller senke trykket i kapillærene (lekket), dette tillater arteriolene å kontrollere graden av filtrasjon.

Regulering av blodtrykk gjennom kjemo- og baroreseptorer

- Både for høyt og for lavt blodtrykk er farlig. **Hypertensjon** gjør at hjertet blir slitent raskere, og kan også føre til åresprenging. **Hypotensjon** kan føre til utilstrekkelig blodgjennomstrømning og kollapse årene (de krever et visst trykk for å holde seg åpne).
- Trykkreseptorer i arteriene kjenner på strekningsgraden og sender beskjed til hjernen. Signaler fra hjernen går til venene, hjertet eller arteriolene for å endre slagolum/frekvens eller sammentrekning.
- I **leggen** sitter det muskler som presser blodet oppover venene, siden det må faktisk jobbe jævlig hardt når man er litt under 2m høy. Venene har klaffer som motvirker tilbakestrømming.

Lymfe

Lymfesystemet er viktig å nevne kjapt. Lymfesystemet har egne kapillærer som ligger i nærheten av blodkapillærene. **Lymfe er interstitialvæske** samlet av lymfepapillærene i form av proteinfritt blodplasma. Lymfevæsken transporteres til lymfeknuter, der den rengjøres av lymfocytter og tømmes tilbake til blodet på venesiden siden det er lavest trykk der. Lymfen har klaffer som hindrer tilbakeføring, og musklene våre dytter den rundt.

Hemostase – blodkoagulering

Blodplater er sentrale når det kommer til koagulering. Ved en skade på en blodåre skjer følgende:

- Vasokonstriksjon for å redusere blodtap
- Koagulering: Blodplatene danner en plugg for å dekke skadestedet. Fungerer dårlig på store blodårer
- Kaskadereaksjon: Blodet danner en blodlevring for forsterker blodpluggen
- Fibrinolyse: Nedbrytning av koagel og plugg.

Kapittel 44: Ekskresjonssystemer

De fleste levende organismer klarer bare å eksistere i væskefylte omgivelser på grunn av diffusjon. De fleste dyr inneholder rundt 80% vann, og er helt avhengige av en balanse mellom intra- og ekstracellulær væske, og at **forholdet mellom vann og oppløste stoffer er stabilt** = osmoregulering. **Ekskresjon** fjerner nitrogenrike metabolitter og andre avfallsstoffer.

- **Osmose:** Netto bevegelse av vann over en semipermeabel membran
- **Osmolaritet:** Konsentrasjonen av oppløste stoffer i en løsning, bestemmer netto vannbevegelse over membranen.
- **Isoosmotisk:** Like mye vann i begge retninger
 - o **Hyper:** Mange løste stoffer
 - o **Hypo:** Få løste stoffer

Mekanismen for osmose tar hensyn til Brownske bevegelser. Store molekyler «drar» vannmolekyler gjennom membranen når de ikke klarer å gå gjennom og «spretter» tilbake.

OBS: De fleste biologiske membraner er **ikke** permeable for vann på grunn av det doble lipidlaget. Det bestemmes i stedet av **akvaporiner** og mengden av disse.

Utlikninger av skjeve likevekter kan skje gjennom at **vann** forflytter seg, eller at **stoffer** forflytter seg. Oksygen og nitrogen er eksempler på stoffer som **ikke** er forhindret av membranen, fordi disse er stort sett upolare og små.

- **Fasilitert transport** foregår av spesielle proteiner for å få gjennom stoffer som vanligvis ikke hadde klart å krysse membranen. Dette krever som regel ikke energi og foregår **ned** en gradient.
- **Aktiv** transport krever energi og går mot en gradient.

Ulike væsker, hva er dette?

- **Ekstracellulær:** Samlebegrep for **blod** og **interstitiellvæske**
- **Intracellulær:** Høy konsentrasjon kalium, lite natrium og klor på grunn av natrium/kaliumpumpen.
- **Interstitiell:** Lite kalium, mye natrium og mye klor
- **Plasma** (alt som ikke er blodceller): I balanse med interstitiell

Osmolalitet

- 1 **osmolal** (Osm/kg) = 1 mol partikler / Kg
- 1 **osmolar** (Som/L) = 1 mol partikler / L
- 1 Osm/L = 1000 mOsm/L
- Bare **løste** stoffer som bidrar, ikke for eksempel erythrocytter.

Utfordringer og mekanismer

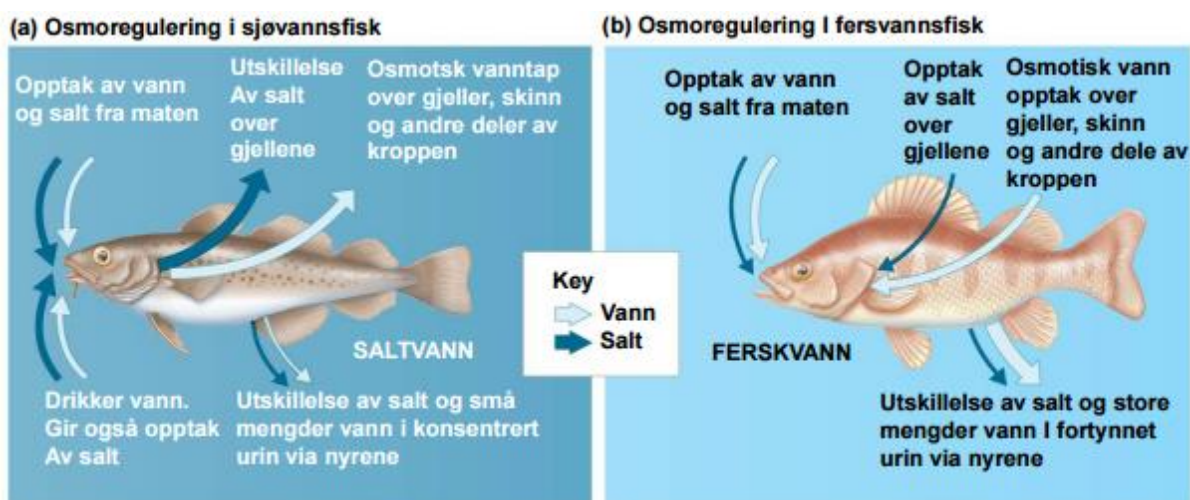
- **Osmokonformist:** Er isoosmotisk med omgivelsene
 - o Kun **marine** dyr
 - o Krever meget stabilt miljø
- **Osmoregulator:** Kontrollerer indre miljø v.h.a. energi
 - o Kan bo steder konformistene ikke kan (les: alle), samt bytte fra ferskt til salt
- **Stenohaline:** Tåler ikke store endringer i ytre osmolaritet
- **Euryhaline:** Tåler store endringer (rur, muslinger, dyr i tidevannssonen)

Marine dyr

- Invertebrater: Som regel osmokonformister
 - o Derimot: De har like høy osmolaritet, men av ulike stoffer enn vannet!
 - Må aktivt transportere disse stoffene som resultat
- Vertebrater og noen invertebrater er regulatorer
 - o Fisk: Drikker store mengder vann, skiller ut salt over gjellene (svært energikrevende)
 - Hypoosmotiske mot omgivelsene
 - o Haier og andre bruskfisk burde nesten anses som osmokonformister!
 - Vevet deres har store mengder urea i seg
 - Kroppsvæsken har mye TMAO, et molekyl som beskytter proteiner mot ureaskader
 - Som resultat: Osmolariteten deres er kjempehøy og vann går faktisk INN i dyret
 - Bruskfisk var aldri innom ferskvann – derfor er osmolariteten deres drithøy (nesten isoosmotisk): tilpasning etter mange millioner av år i saltvann. Måtte aldri venne seg av med det salte miljøet.

Ferskvann

- Hyperosmotisk mot omgivelsene – vann går ut gjennom osmose
- Skiller ut mye fortynnet urin og drikker lite vann
- Selektivt opptak av salt over gjellene, samt spise salt fra maten



Dyr på land

- Flere ulike tilpasninger
 - o **Voks** på planter
 - o **Exoskjeletter**
 - o **Keratin** og **ceramider** i huden
- Må spise og drikke vannholdig mat
- Tilpasninger mtp varmeavgivelse (pesing, svetting)

Energetikk i osmoreguleringen: Mengden energi som brukes av osmoregulatorene for å opprettholde sine respektive gradienter avhenger av:

- Den allerede eksisterende gradienten i omgivelsene
- Hvor lett vannet/stoffene beveger seg over overflatene
- Hvor dyrt det er å få pumpet mediet over nevnte membran.
 - o **Fisk** bruker ca 5% av basalmetabolismen på dette, mens dyr i **saltsjøer** kan bruke så mye som 30%!

Transportepitel og nitrogenholdige produkter

- Cellenes vanninnhold kontrolleres ikke, det er den ekstracellulære og interstitielle væsken som kontrolleres
- Vanlig med store overflater for best opptak og rørsystemer som transporterer avfallet ut av kroppen

Deaminering (enzymatisk frigjøring av aminosyrenes aminogruppe som ammoniakk) av næringsstoffer skaper nitrogenholdige/giftige avfallsstoffer. Hos flere dyr er det vanlig å omdanne dette til en mindre giftig forbindelse først, og hva dette er avhenger av art og habitat:

- **NH₃** (ammoniakk)
 - o Svært giftig, selv i lave konsentrasjoner. Påvirker oksidativ fosforylering og kaliumbalansen i hjernen
 - o Vannlevende dyr, fordi den må fortynnes mye ved direkte utskillelse
 - o Utskilles fra kroppsoverflater og gjeller
- **Urea**
 - o Fleste landlevende dyr, samt amfibier og mange marine dyr
 - o Mindre giftig
 - o Vertebrater produserer urea i leveren og frakter det til nyrene for utskillelse
 - o Ureasyklusen koster 3 ATP per molekyl, dette er relativt dyrt!
 - o Ved høy ureaproduksjon produseres i tillegg urinsyre, og dette er enda mer energikrevende.
- **Urinsyre**
 - o Insekter, landlevende snegler, noen reptiler (fugler)
 - o Lite giftig, lite løselig i vann; kan skilles ut i fast form
 - o Utfellingene kan akkumulere i for eksempel podagra (gjør dritt vondt)
 - o Helt annen syntesevei enn urea – den er svært energikrevende

Livsstrategi

- Bestemmes som regel av tilgang på vann: Lite vann favoriserer urea/urinsyre, mens ved mye vann kan ammoniakk brukes
- I egg lagres alt som urinsyre, ellers hadde det akkumulert og blitt giftig
- **Endotermer** får **mer nitrogenavfall** fordi metabolismen deres er høyere

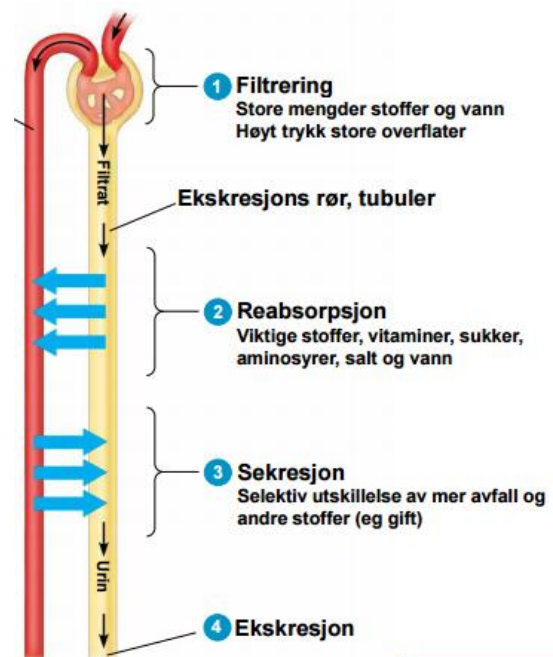
Utviklingen av funksjon

Dyr utsettes hele tiden for miljøforandringer/miljøforhold som truer med å endre på den homeostatiske sammensetningen i deres kroppsvæske. I tillegg trenger dyret et system for å fjerne avfallsmetabolitter (også væske!) og giftige stoffer. Derfor har ekskresjonssystemet utviklet seg til å kunne gjøre følgende:

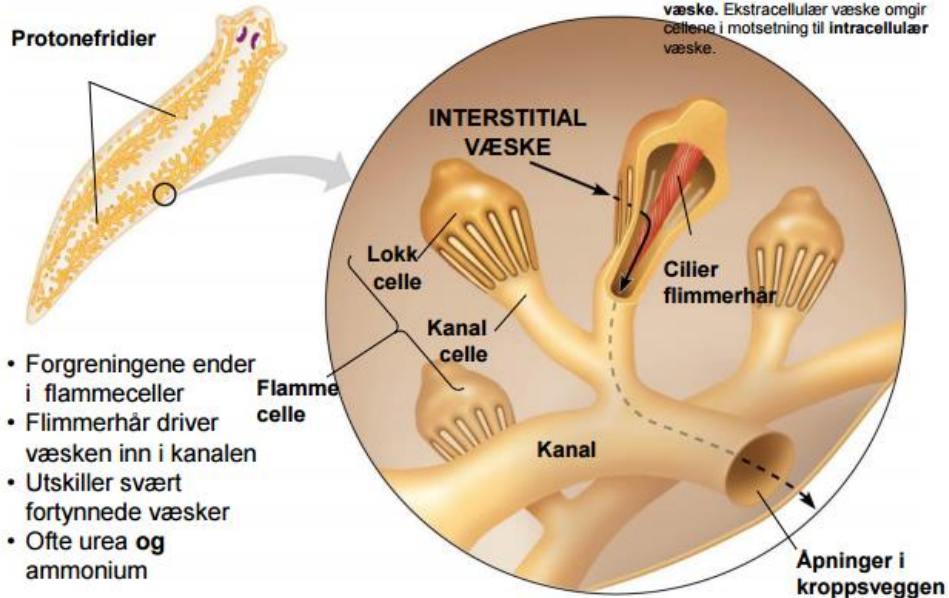
- Opprettholde riktig kroppsvolum
- Fjerne fremmedstoffer og metabolitter
- Fjerne ammoniakk ved proteinrike dietter
- Fjerne saltoverskudd
- Hindre eller øke vanntapet, alt ettersom

Proessen foregår ved at urin oppkonsentreres fra et primært **filtrat**

- **Filtrering** av kroppsvæsker
- **Reabsorbere** viktige stoffer og vann
- **Sekrere** avfall til filtratet
- **Utskille/ekskrere** det oppkonsentrerte filtratet fra kroppen



Figur 44.9 PROTONEFRIDIER



Figur 44.10 METANEFRIER

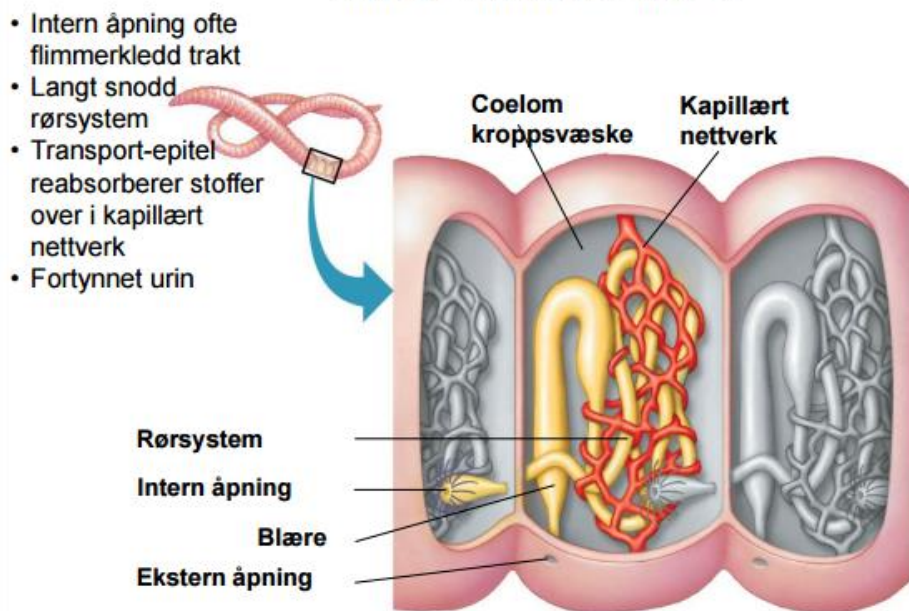
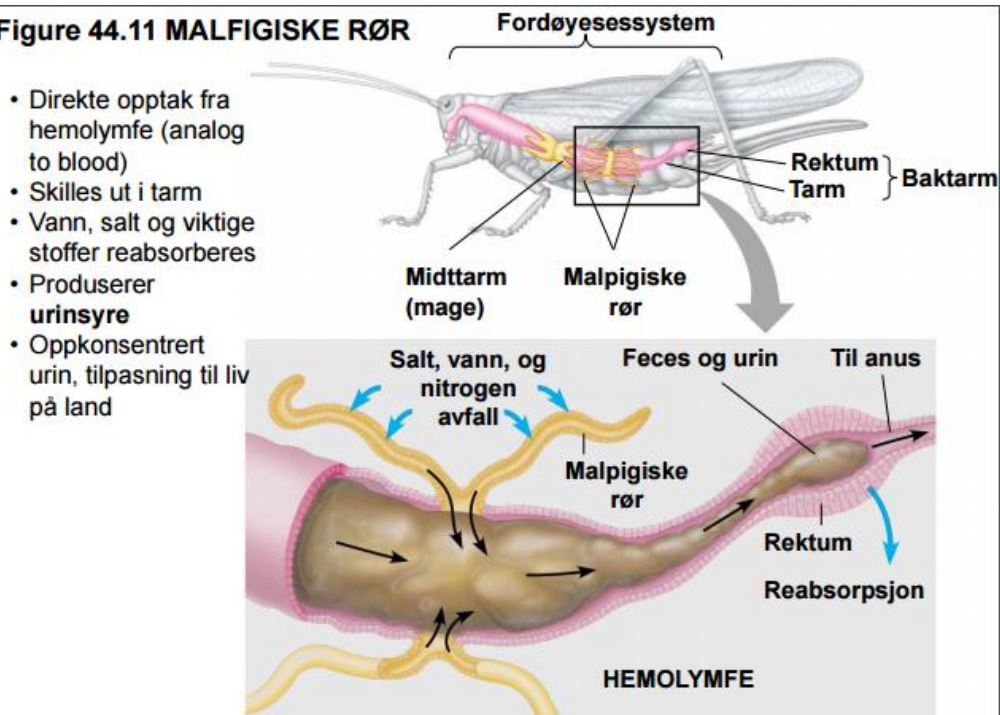


Figure 44.11 MALFIGISKE RØR



The good shit: Nyrer!

Nyrene står for ekskresjon og osmoregulering i **vertebrater**. Nyrene er organisert i svært mange, og svært avanserte rørsystemer. Det er andre strukturer som leder urin fra nyrene og ut av kroppen.

Hver nyre består av en ytre **nyrebark** og en indre **nyremarg**. Disse vevene fylles av en **nyrearterie** og tømmes ut i en **nyrevene**. Nesten all væske absorberes og går ut av nyrene med nyrevenen, det som er til overs samles som urin i **nyrebekkenet** og går ut i **urinlederen**.

Nefroner en «vevd» opp og ned i både nyrebarken og nyremargen, og er svært tett assosiert med kapillærårene. 85% av de rundt 1 million nefronene er **barknefroner**, som bare går et lite stykke ned i nyremargen. De resterende 15% er **juxtamedullære nefroner** som stikker langt ned i margen. Dette er en tilpasning hos fugler og pattedyr for å produsere urin som er hyperosmotisk til kroppsvæsken - dette sparer mye vann.

Et nefron sin «blinde ende» er **bowmans kapsel**. En arteriole fra nyrearterien går inn i denne og forgreiner seg skikkelig i kapillærer. Arteriolene er trange, og trykket tvinger interstitialvæske fra kapillærene over i lumen i kapselen. Prosesseringen foregår i tre hovedregioner av nefronet: **Den proksimale tubuli, Henleys løkke, og den distale tubuli**. Samlerøret fører det prosesserte filtratet til nyrebekkenet og deretter urinlederen.

- Filtreres ca 200 liter/døgn
- Mesteparten reabsorberes, ca 2 liter urin/døgn skiller ut

Nyrearteriolen går ut av bowmans kapsel og danner en **effeferent** arteriole. Denne forgreiner seg i pertubulære kapillærer som omkranser den proksimale og distale tubuli. En del slynger seg nedover og danner **vasa recta** som går ned i margen sammen ned henleys løkke.

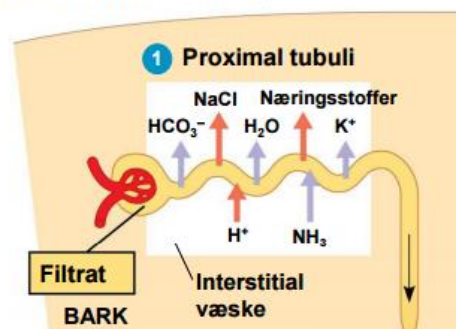
Bowmans kapsel og proksimal tubuli

Filtratet som går inn i bowmans kapsel består av vann, salter, H^+ , HCO_3^- , urea, glukose (aminosyrer), og litt annet shit.

(1) I den **proksimale tubuli** foregår det kritisk reabsorpsjon av næringsstoffer, salter, vann og ioner. Det er enormt mye filtrat. **Na⁺** blir aktivt transportert ut i interstitialvæsken, og **Cl⁻** følger passivt etter på grunn av ladningen. Dette fører også til at vann går ut gjennom osmose, og alt diffunderer inn i de pertubulære kapillærene. **K⁺**, **aminosyrer, glukose** etc er enten aktivt eller passivt transportert ut av tubulien og inn i kapillæret.

H^+ transporteres aktivt inn av epitelcellene, men fanges i form av NH_4^+ ved at det også diffunderer inn NH_3 (produsert av epitelcellene). HCO_3^- absorberes, mens noen giftstoffer aktivt skiller inni filtratet fra interstitialvæsken av transportepitelceller. **Netto: Vann går ut, kons opp.**

Filtrat: H_2O , salter (NaCl og andre), urea, glukose, aminosyrer, giftstoffer, H^+ , HCO_3^-



(2) I den **nedadgående Henleys sløyfe** fortsetter absorberingen av vann. Her er det sinnsykt mange akvaporiner, og nesten ingen kanaler for salter og ioner. Den interstitielle væsken er hyperosmotisk til filtratet, og vannet går derfor ut passivt. Gradienten holdes ved like fordi det nedover i margen blir høyere og høyere osmolaritet i interstitialvæsken. **Netto: Stort vanntap**

(3) I den **oppadgående Henleys sløyfe** er det få til ingen akvaporiner. Sløyfen er delt i en **tynn** og en **tykk** del. Resultat her er redusert osmolaritet i filtratet.

- **Tynn:** NaCl diffunderer ut passivt og opprettholder osmolariteten i interstitialvæsken til margen.
- **Tykk del:** NaCl/KCl fraktes aktivt ut via ko-transport og gjør filtratet tynnere. 25% av original K⁺ og Na⁺ tas opp her.

(4) I den **distale tubuli** foregår det viktig regulering av **saltbalanse** gjennom aktiv transport av K⁺ inn og NaCl ut. Vann går ut passivt, og her foregår det også pH-kontroll gjennom aktiv transport av H⁺ inn og bikarbonat ut, slik som i den proksimale tubulien. **Netto: Konsentrert filtrat.**

(5) **Samlerøret** transporterer filtratet til nyrebekkenet. Her foregår det aktiv transport av NaCl ut i av filtratet i bytte mot K⁺ og H⁺ inn. I den indre margen blir røret permeabelt for **urea**, som har blitt oppkonsentrert i korteks og den ytre margen, og noe vil derfor diffundere ut. Den bidrar sammen med det aktivt transporterte NaCl til høy osmolaritet i margen. **Netto: Urin som er hyperosmotisk til generelle kroppsvæsker**

- Både transporten av Na⁺ og permeabiliteten til vann ut er **hormonelt** kontrollert. Ved mye vann vil salt her fremdeles transporteres aktivt ut, men akvaporinene stenger.
- Hver dag går det 1600 liter blod gjennom nyrene, som munner ut i 180 liter filtrat. 99% av vannet, sukkeret, aminosyrene, vitaminene etc reabsorberes og etterlater rundt 2 liter urin.

Generelt sett er nyren en tilpasning til et liv på land for å redusere vanntapet. 99% av alt som går gjennom tas opp igjen, og omtrent alle næringsstoffer. Filtratet som skilles ut er hyperosmotisk fordi det har gjennom hele sekresjonssystemet foregått en aktiv transport av ulike stoffer mot deres konsentrasjon. Ørkendyr kan ha så mye som over 9000 mOsm konsentrert urin.

Gradienter, vannsparing og energi

Den økende osmolariteten nedover i margen tvinger vann til å diffundere ut på vei ned Henleys sløyfe. På vei opp igjen er det ingen kanaler som vann kan strømme inn gjennom igjen, og som resultat går derfor saltet ut i stedet for. Når det har gått ut såpass mye salt at osmolariteten begynner å bli lik når filtratet den tykke delen. Her pumpes saltet ut i stedet, for å videre senke osmolariteten til filtratet. Dette er jævlign viktig, for i den distale tubuli har interstitiellvæsken ganske lav osmolaritet. Filtratet har derimot enda mindre, og det mistes mer vann. Filtratet går på nytt nedover i samlerøret, som er permeabelt for vann, men ikke salt. Den økende osmolariteten i interstitialvæsken tvinger på ny mer vann ut gjennom

akvaporiner. Salt pumpes også her aktivt ut for å bidra til dette. **Litt** urea går ut og bidrar til høy osmolaritet, men resirkuleres inn igjen i oppadgående Henleysløyfe.

Det er noe usikkert hvordan saltgradienten egentlig fungerer. Den mest utbredte forklaringen på hvorfor gradienten er der er **countercurrent multiplication**, et system som bruker energi på å skape konsentrasjonsgradienter. Det koster **veldig** mye energi for nyren å pumpe salt ut mot konsentrasjonsgradienten.

Tilpasninger av vertebratnyrer til omgivelsene

Pattedyr har de juxtamedullære nefronene, egentlig lange henleyløkker som går helt ned i nyremargen. Dette gir en effektiv absorpsjon av vann og skaper en spesielt konsentrert urin.

Vannlevende pattedyr har relativt korte løkker og mer fortynnet urin. **Fugler** har kortere henleyløkker enn pattedyr, men bevare vann ved å skille ut urinsyre i stedet for urea. Urinsyre er også bra med tanke på livet i egget, det akkumuleres lett. **Reptiler** har kun nyremarg-nefroner, men absorberer også vann fra deres «endetarm», samt å skille ut nitrogen som urinsyre.

Ferskvannsfisk og amfibier konserverer salt og skiller ut store mengder fortynnet urin. Nyrefunksjonen til amfibier er lik som ferskvannsfisk, men amfibier reduserer vanntapet på land ved å absorbere vann fra urinblæren hvis nødvendig.

Marine beinfisk har få nefroner, ingen distale tubuli og få glomeruli (de forgreinede årene inni Bowmans kapsel). NH_3 og salt går ut over gjellene.

Endokrin kontroll av nyrefunksjon, vannbalanse og blodtrykk

ADH – antidiuretisk hormon/**vasopressin** er et av de viktigste hormonene for å kontrollere dette. I hypothalamus sitter det osmoreseptor-celler som kan måle osmolaliteten i blodet, og disse cellene regulerer igjen utskillelse av ADH fra **posterior pituitary** (hypofysens baklapp). I tillegg kommer responser som å være tørst for eksempel.

- ADH virker på en ADH-reseptor som er et g-koblet protein. Binding av ADH fører til en aktivering av akvaporin-vesikler som smelter sammen med membrancellene i samlerøret – diffusjonskapasiteten til vann går dermed opp, og det går mer vann inn i cellene.
- Alkohol hemmer ADH-utskillelse, og man må derfor tisse ofte og blir dehydrert.

Aldosteron er et steroidhormon produsert i binyrenebarken som virker på de distale tubuli og samlerøret. Aldosteron øker reabsorpsjonen av vann og Na^+ , og øker utskillelse av H^+ og H^+ .

Vevslære, histologi

Alle vevstyper har egenskaper som er iboende hver cellene, men disse må aktiveres når cellen skal spesialiseres.

Hva kjennetegner ulike vevstyper? (eksamensrelevant)

- **Muskelceller** trekker seg sammen i lengderetning
- **Epitelceller** fungerer som overflater på inn- og utsider av organer. De har gjerne en *apikal* og en *basal* side, der den basale sitter mot bindevev, mens den apikale sitter mot lumen/overflaten. De er viktige for vannavstøtning (tight junctions) og erstattes ofte for å motstå mekanisk slitasje. Sterk involvert i sekresjonen.
- **Nervevev** formidler elektriske signaler svært hurtig.
- **Binde- og støttevev** sier mye eg selv.

Binde- og støttevev

Bindevev består av forholdsvis få celler i større, ofte geleaktig matriks blandet med ulike fibre. **Fibroblaster** i matriksen sekreterer fiberproteiner, mens **makrofager** patruljerer og spiser større partikler og avfallsmateriale. Blandingen av de ulike fibrene og matriksens innhold bestemmer vevets funksjon

- **Kollagenfibre** er sterke og fleksible
- **Retikulære fibre** binder bindevev til annet vev
- **Elastiske fibre** gjør vevet elastisk

Løst bindevev er det vanligste vevet og binder epitelvevet til underlaget. Alle tre fibrene er representert i en løs vev.

Fibrøst bindevev er tett med kollagenfibre, og finnes i **sener**, som binder muskler til benet, og **ligamenter** (leddbånd), som forsterker ledd og sørger for at de ikke hopper ut.

- **Fettvev**, eller «adipose tissue», er spesialisert løst bindevev som lagrer fett i små dropper inni hver fettcelle. Dette isolerer og beskytter kroppen.

Bein er mineralisert bindevev. **Osteoblaster** (celler) danner bein ved å sekretere en matriks av kollagen der kalsium, magnesium og fosfat herdes til et hardt mineral. Et **osteon** er en konsentrisk struktur osteocytter+matriks rundt en sentral kanal med blodårer og nerver kalt en **haversk kanal**. Cellene er ligger i hulrom kalt lacuna er nær hverandre gjennom utstrekninger i cytoplasma (gap junctions)

Brusk er mykere strukturer av kollagenfibre i et protein-karbohydratkompleks kalt kondroitinsulfat. **Kondrocytter** sekreterer kollagenet og kondroitinsulfatet, og ligger også i **lacuna** som osteoblastene.

Epitelvev

Epitelvev består av epitelceller, og danner overflater og **kjertelorganer**. De har svært viktige oppgaver i forbindelse med transport, syntese av stoffer (kjertel) og ren beskyttelse.

Epitelvev har en **apikal** side (mot hulrom/utside) og **basal** side (mot festet). Epiteltyper klassifiseres etter tykkelse og celleform:

- **Enlaget eller flerlaget**
 - Ved lagdeling gir formen på cellene til det **ytteste** laget navn til epiteltypen. Kjertelceller defineres som endokrine eller eksokrine.
 - Flerlaget har støttende/beskyttende oppgaver, diffusjon gjennom disse er dårlig. Hud, livmorhals. Skiftes ut ofte
- **Flate, kubiske eller sylindformede** celler
 - **Flate:** tynn vegg, maks effekt for diffusjon av gasser og væsker
 - **Kubiske:** Opptak eller utskillelse av stoffer (samlekanal i nyret, flere kjertler)
 - **Sylinder:** Kan være utstyrt med mikrovilli (tynntarm). Viktig for absorpsjon eller sekresjon er viktig.
 - **Pseudostratifisert sylindrisk** epitel er alltid enlaget, fordi alle cellene står på den basale membranen. Det er derimot ikke alle som når helt opp til apikal flate! (finner disse i for eksempel trachea med cilier)

Nervevev

Nervevev består av nerveceller og støtteceller. De har i oppgave å produsere, transportere og videreføre de ulike typene elektriske potensialer. Støttecellene er til for å bidra til at nervecellene fungerer ordentlig. De er funksjonelt organisert ved at de er retningsbestemte i en mottakerside (**dendritt**) og en avsenderside (**axon**).

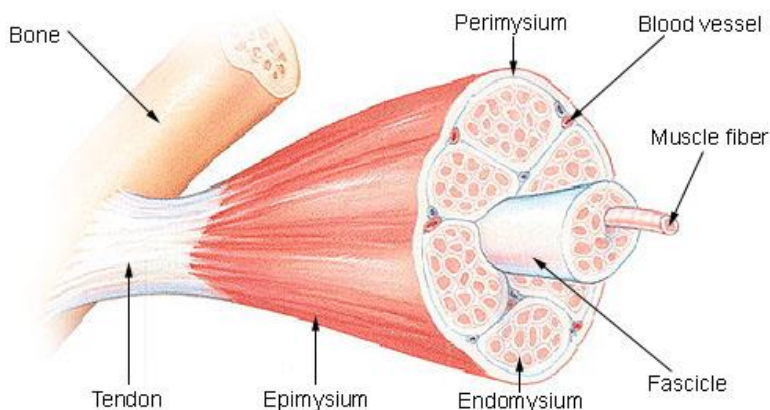
- **Schwannske celler** i det perifere nervesystemet og **Oligodendrocytter** i sentralnervesystemet omgir axonene med et myelinlag som øker ledningshastigheten i nerven. Det sentrale nervesystemet har også **astrocytter** som gir næring til nervecellen, og **microglia** som bidrar med immunforsvar.

Muskelvev

Det er tverrstripet fordi de har kontraktile proteinene i tett organisering.

- En **myocyt** (muskelcelle) er lang og omgitt av et endomysium med nerver og kapillærer.
- Flere myocytter samler seg i en **fasikkel** omgitt av perimysium
- Disse samler seg til hel muskel omgitt av epimysium.
 - Endo, peri og epi mysium er sammenhengende.
- Collagene og elastiske fibre danner sener og muskelfester – dette forbinder epimysium/resten av muskelvevet med skjelettet.

Structure of a Skeletal Muscle



- **Glatt muskulatur** har løsere arrangerte kontraktive proteiner og er ofte assosiert med fibrøst bindevev. Finnes spesielt mye i indre organer og alle vev der muskulaturen ikke er viljestyrt.
- **Hjertemuskulatur** finnes naturlig nok bare i hjertet. Det er stripet (svært sterkt), men er også tverrstripet (**forgreinet**) for å skape effektiv signalspredning som en bølge fra sinusknuten.

Muskler og muskelvev

Muskelvev trekker seg sammen gjennom proteinen actin og myosin. Muskelvev er organisert i tre store grupper:

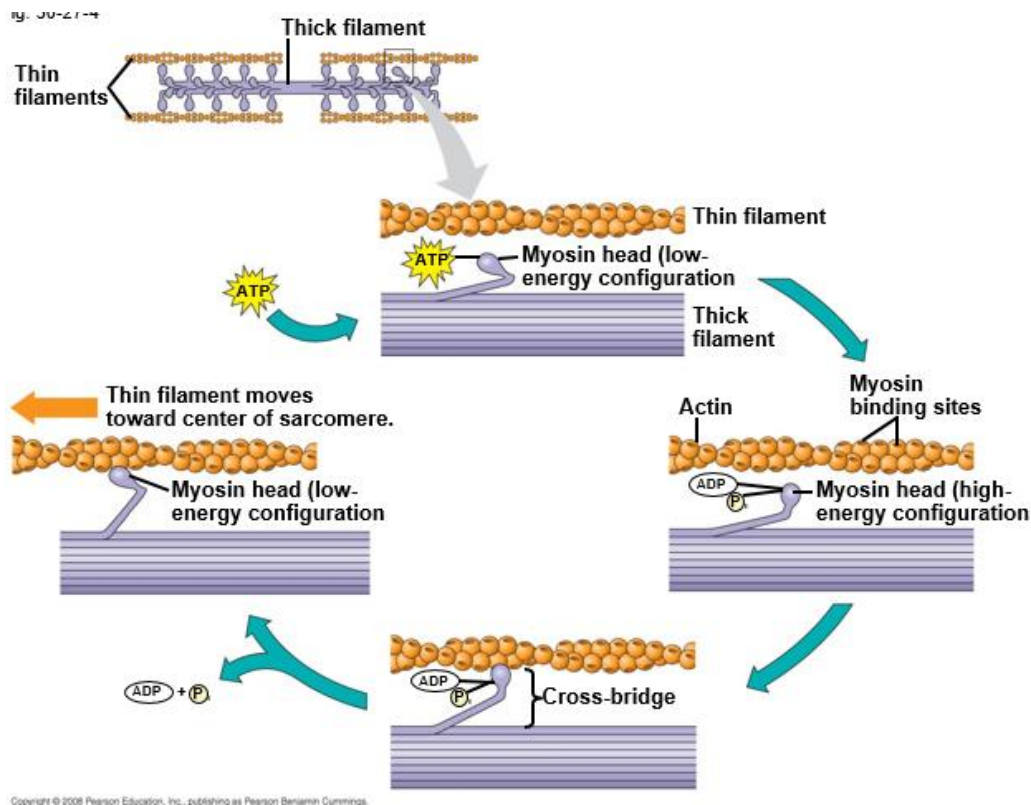
Tverrstripet skjelettmuskulatur er «viljestyrt» og står for generell bevegelse av skjelettet/annen viljestyrt bevegelse. En muskel består av flere bunter av lang fibre, der hver fiber er en lang celle (**myocytt**) med flere cellekjerener. Myocyttene er bygget opp av mindre kontraktile enheter kalt **myofibriller**, som igjen er bygget opp av **sarkomerer**, den mest grunnleggende kontraktile (funksjonelle) enheten. En sarkomer går fra det som kalles Z-linje til Z-linje. I avslappet tilstand overlapper de tykke og tynne filamentene litt, men ikke fullstendig. Dette gir optimal kraftoverføring.

- Z-linje er området de tynne (actin) filamentene er festet
- M-linje er der de tykke (myosin) filamentene er festet

Hvordan fungerer det

1. Hvert myosinmolekyl har en **hale** som binder seg til resten av filamentet, og et tykt **hode** som går litt ut til siden og kan binde ATP.
2. ATP, som er bundet til myosinhodet, hydrolyseres til ADP og P. Dette gjør at myosinhodet endrer konfigurasjon fra lavenergi til høyenergi og binder seg til aktinfilamentet
3. ADP og P spaltes av myosinhodet. Myosinhodet endrer konfigurasjonen tilbake til lavenergi, noe som «trekker» aktinfilamentet mot midten.
4. ATP binder seg til myosin igjen, og det slipper taket i aktinet.

Det er ca 350 hoder per myosinfilament, og disse kan binde seg 5 ganger per sekund.



Kalsium og regulatoriske proteiner

Aktinfilamentenes myosinbindingssteder er i utgangspunktet blokkert av tråder av **tropomyosin** med **troponinkomplekser**. Kompleksene har, når kalsium bindes, evnen til å forflytte tropomyosintråden slik at myosinhodene kan binde seg til aktinfilamentet. **Det er med andre ord Ca²⁺ som styrer hele showet!** Et motornevron trigger muskelkontraksjon ved å trigge utslipp av Ca²⁺.

En muskelfiber aktiveres av utslippet av **acetylcholin** fra synapsen til motornevronet det er koblet til. Acetylcholin igangsetter et aksjonspotensial som beveger seg bortover membranen og deretter ned **T-tubuli** i cellen (disse ligger akkurat på Z-linjen). Disse tubuli er i nær kontakt med muskelcellens **sarkoplasmiske retikulum**, som reagerer med å slippe ut store mengder Ca²⁺ som er lagret der. En Ca²⁺-pumpe pumper tilbake Ca²⁺ når stimuliene gir seg.

- **Titin** er et stort proteinmolekyl som binder Z-linjen til M-linjen gjennom myosintrådene og fungerer som en «fjær» for musklene og gir de elastisiteten nødvendig for kraftoverføring.

Motorenheter, nervøs kontroll og muskelkraft

Kontraksjonen i en hel muskel er **gradert**, dvs du kan selv endre hvor langt og sterkt du skal gjøre det. Dette reguleres av nervesystemet gjennom å variere på **hvor mange muskelfibre som kontraherer**, og **stimuli** av nevnte fibre.

En muskelfiber styres bare av **ett** motornevron, selv om et motornevron kan styre flere muskelfibre. En **motorenhet** er et enkelt motornevron og alle muskelfibrene den er bundet til. Da er det logisk at jo flere motornevroner som aktiveres, jo større sammentrekning blir det.

Et aksjonspotensial skaper en twitch, og hvis flere aksjonspotensialer kommer på rad uten at Ca²⁺ rekker å pumpes helt tilbake skapes **summasjon**, og ved så høy stimuli at det ikke foregår noen «hvile» mellom hver twitch skjer **tetanus** – twitcher som sammen blir en lang smud bevegelse.

Typer muskelfibre: Kategoriseres etter ATP-kilde og kontraksjonshastighet

- **Oksidative fibre** bruker aerobisk respirasjon for ATP. De har mang mitokondrier, mye blod og oksygenlagringsproteinet **myoglobin**, som gjør at de effektivt kan hente ut oksygen fra blodet.
- **Glykolytiske fibre** har en litt større diameter og mindre myoglobin. Glykolyse er hovedkilde til ATP, og de blir ofte slitne raskere.

Fast twitch og slow twitch: Fibre varierer i hvor hurtig de kontraherer. Dette stammer fra hvor mye SR de har. ST-fibre bruker lenger tid på å pumpe CA²⁺ tilbake, så selv om de er tregere enn FT-fibre, varer twitchen lenger (utholdende). Farten på twitchen reflekteres i hvor fort hodene på myosin bruker ATP. Alle slow-twitch er oksidative, mens fast twitch kan også være glykolytiske. Glykolytiske fast-twitch kan omdannes til oksidative.

	Slow oxidative	Fast oxidative	Fast glycolytic
ATP-kilde	Aerobisk	Aerobisk	Glykolyse
Hvor fort sliten?	Sakte	Middels	Raskt
Mitokondrier?	Mange	Mange	Få
Myoglobininnhold	Mye	Mye	Lite

Embryologi

Beskrive befruktning, blastulasjon, gastrulasjon, gi eksempler på organogenese og morfogenese, samt forklare induktive signaler.

Befruktning (eksempel her er sjøpinnsvin)

Når spermhodet treffer gelelaget utenpå egget trigges den **akrosomale prosessen**.

1. Spermene har ytterst på hodet et **akrosom**, en organelle med hydrolytiske enzymer derivert fra golgiapparatet. Disse enzymene slippes løs og begynner å bryte ned gelelaget utenpå egget. Den **akrosomale prosessen** vokser fra sædcellen og består av actinfilamenter. Proteiner på overflaten av den akrosomale prosessen binder seg til reseptorer på plasmamembranen til egget («nøkkel-i-lås-funksjon»)
2. Ved fusjon av sædcellen og egget trigges en depolarisering av membranen (natrium går inn i egget). Dette fungerer som en **rask blokkering** for å hindre polyspermi, og skjer etter 1-3 sekunder.

3. Depolariseringen varer bare i rundt et minutt. I mellomtiden fusjonerer «kortikale granuler» med plasmamembranen ved at en bølge av Ca²⁺ slippes løs inni cellen. Enzymene inni granulene ødelegger reseptorene som binder den akrosomale prosessen, og en «befruktningsbarriere» dannes rundt egget. Dette kalles den **kortikale prosessen**, og er en «**treg blokkering**» av polyspermi.
 - a. Dette er et tegn på at enzymene for dette allerede er på plass

I delingsfasen

Vanlig at det i første stadium, «kløyvingen», ikke foregår noen proteinsyntese (G1 og G2-fasene skippes), slik at cellene deles i flere mindre celler kalt **blastomerer**. De danner en hul ball av celler kalt **blastula** med en innside kalt en **blastocoel**, som er viktig for senere gastrulering.

Kløyvingsaksen er ulik for protostomer og deuterostomer, samt at den hos deuterostomer også påvirkes av tilstedeværelsen av «eggeplomme», masse, inni egget. Ulik kløyvingsakse (spiral mot radiærkløyvning) fører til at tidlige celledelinger hos protostomene fører til determinerte celler som ikke kan isoleres og deles til en ny organisme.

Gastrulering (sjøpinnsvin)

Gastrulering er prosessen som skaper de tre kimlagene: endo- og ektodermen, samt mesodermen senere hos mange organismer. Det er en omorganisering av en hul blastula til et embryo med flere kimlag som senere utvikler seg til organer og vevstyper. Organismer som utvikler tre lag kalles **triploblaster**, de med to lag kalles **diploblaster**. Gastruleringen foregår ulikt i forskjellige phyla, men de har fellestrekk som involverer en **invaginering** av celler som danner endodermen rundt et hulrom kalt **arkenteron (urmagen)**, med en åpning til anus kalt **blastopor**. Arkenteron er hulrommet som blir fordøyelseskanalen hos organismer. Protostomene har spiralkløyvning og danner munnen før anus, mens deuterostomene har radiærkløyvning og danner anus først. Det er også i dette stadiet at kroppsplan etableres.

Ektoderm	Mesoderm	Endoderm
<ul style="list-style-type: none"> - Epidermis - Nervøst og sensorisk vev - Hypofysen og binyremargen - Tenner - Kjønnceller 	<ul style="list-style-type: none"> - Skjelett, muskler - Sirkulasjonssystem, lymfe - Ekskresjon - Mye annet 	<ul style="list-style-type: none"> - Alt av epitelvev - Skjoldkjertel - Brissel

Organogenese

Under organogenesen samarbeider to eller tre kimlag om å lage det som videre skal utvikle seg til et organ.

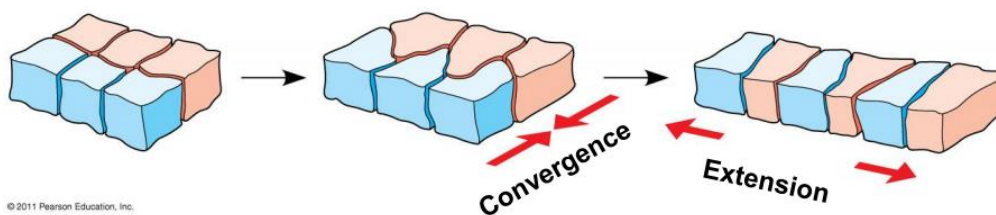
Neurulasjon hos frosk: Er dannelsen av det som skal bli **sentralnervesystemet**. Celler fra den dorsale mesodermen danner en **ryggstreng**. Sekreter fra disse cellene får **ektodermen** over disse til å danne en **neuralplate**, som folder seg innover og avsnøres. Den danner et «**nerverør**», et forstadium av ryggmargen og hjernen. Ryggstrenger forsvinner senere.

Generelt har organogenesen skremmende mange likheter på tvers av dyregrupper. Dette tyder på et svært gammelt felles opphav. Mekanismene involvert, samt signalveiene brukt er ofte like, som betyr at man kan ekstrapolere studiet av dyr over på for eksempel mennesker.

Morfogenese

Morfogenese handler om cellenes egenskaper og plassering, og dannelsen av ulike former. Hos dyr (IKKE PLANTER) innebærer dette forflyttelse av cellene og etablering av kroppsaksen.

Forlengelse av cytoskjelettet i både dorsal-ventral og posterior-anterior akse til en celle er svært involvert i morfogenese. Et eksempel på dette er **konvergent utvidelse**, der utvidelse av cytoskjelettet «kiler» to lag med celler inn i hverandre for å senke bredden, men øke lengden av cellelaget. Celler kan også «krype» ala amøbisk bevegelse ved å strekke ut **pseudopodier** og «trekke» seg bortover en overflate. ECM er også kritisk her, da cellene som omgir «veien» den migrerende cellen skal gå setter ut sekreter stoffer i sin ECM som cellen tiltrekkes av.



Celledød, apoptose, er en vanlig del av utviklingen hos de fleste dyr. Ofte er noen strukturer, celler eller vev kun viktige på ett bestemt utviklingsstadium (slik som ryggstrengen hos virveldyr), eller at de er en del av et trekk arten som utvikles har til felles med sine forfedre, men ikke lenger benytter (slik som svømmehud). Slike celler vil gjennomgå programmert død gjennom utviklingen, eller drepes av andre celler.

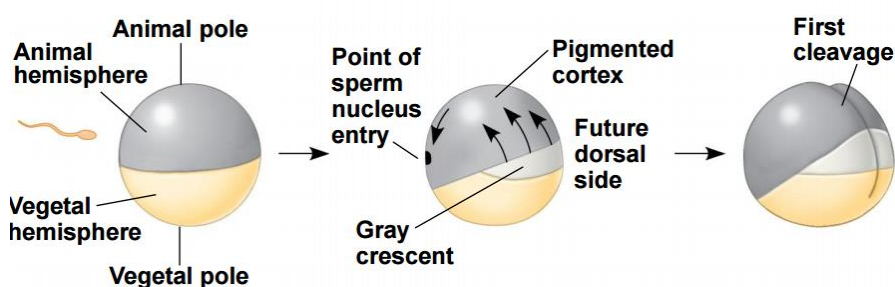
Cytoplasmiske determinanter og fate mapping

Gjennom ulike markører, samt modellorganismen *C. elegans*, har man utviklet «**fate maps**» for noen organismer, en komplett oversikt over hva hver enkelt celle determineres og differensieres til. Et av de store spørsmålene de fikk svar på gjennom fate mapping og markering er hvordan aksene etableres:

Akseetablering hos forsk

Anterior/posterior hos frosk etableres allerede av egget under oogenesis, fordi en stor del av det inneholder eggeplomme og deler egget i en «animalsk» og en «vegetal» del.

Den dorsale-ventrale akse later til å bestemmes tilfeldig: Når sperm og egg fusjonerer vil den animalske delen forflytte seg litt over der hvor spermiet traff egget (**koritkal rotasjon**), og etterlate seg et «spor» av grått. Denne grå delen er den fremtidige dorsale siden. Det vil videre foregå en celledeling på langs av den grå flekken. Etablering anterior-posterior og dorsal-ventral akse etablerer automatisk høyre- og venstre.



Determinering og induktive signaler

Induktive signaler er en sentral del av det som kalles **mønsterdannelse**, organiseringen av organer og vev i korrekt område av kroppen. De organiseres av **posisjonsinformasjon**, stoffer sekret av andre celler som de kan bruke til å orientere seg.

I kyllingembryoet vil utviklingen av vingen styres av to områder, **AER** (apical ectodermal ridge) og **ZPA** (zone of polarizing activity). Hvorvidt det er et for- eller bakben bestemmes av HOX-gener.

- AER sekreter et proteinsignal kalt fibroblast vekstfaktor (FGF) som promoterer vekst av strukturen utover (distal retning)
- ZPA sekreter proteinsignalet **Sonic Hedgehog** som markerer posterior-akse av vingestrukturen.
 - o Transplantasjonseksperimenter og «knockout» av vevet bekrefter dette

Cilier har fått økende oppmerksomhet rundt å determinere celler. Cilier deles inn i **stasjonære primærcilier** og **motile cilier**, og det er de stasjonære som er viktige her. Gjennom forskning har det kommet frem at alle celler har en primærcilie, og at det er mulig å motta signaler gjennom denne. Samtidig har ulike mutasjoner av gener som bygger ciliene vist seg å ha fatale konsekvenser.

Elektriske signaler

Struktur

Et nevron har en svært spesialisert cellulær organisering. Mesteparten av organellene sitter i **cellekroppen**, mens svært forgrenede utstrekninger, **dendritter**, mottar signaler. **Aksonet** overfører signalet videre til andre celler, og kan være svært langt. **Aksonets hilloch** er området der signalet genereres. Overføring av informasjon skjer i **synapsen**, et gap mellom en celledes **synaptiske terminal** (i aksonet) og en annens dendritt. Signalmolekylene heter **neurotransmittere**.

De fleste nevroner får også støtte av **gliaceller** som isolerer aksonet, gir næring til cellen og regulerer det ekstracellulære væsken rundt. De har også viktigere støttefunksjoner (kommer senere). I hjernen er mellom 10 og 50 ganger flere glia enn nerveceller.

Informasjonsprosessering foregår i tre steg: sensorisk input, integrasjon og motorisk output

- **Sensoriske nevroner** danner stimulusen
- **Internevroner** er størsteparten av nevronene i hjernen. De kobler sammen andre nevroner i hjernen
- **Motornevroner** går ut av prosesseringscenteret og trigger et output gjennom muskel- eller kjertelaktivitet.

En sensorisk input går gjennom det **perifere nervesystemet** og **integres/prosesseres** i det sentrale nervesystemet. Nevronene med oppgave å tolke og omfordere signalene til en output er samlet i **det sentrale nervesystemet**. Dette fører til en output gjennom det perifere nervesystemet igjen. Alle nevroner overfører elektriske signaler på helt samme måte, det er hvordan de ser ut og hva de er koblet til som utgjør den store forskjellen. Nevroner som får informasjon fra mange ser annerledes ut enn de som sender til mange.

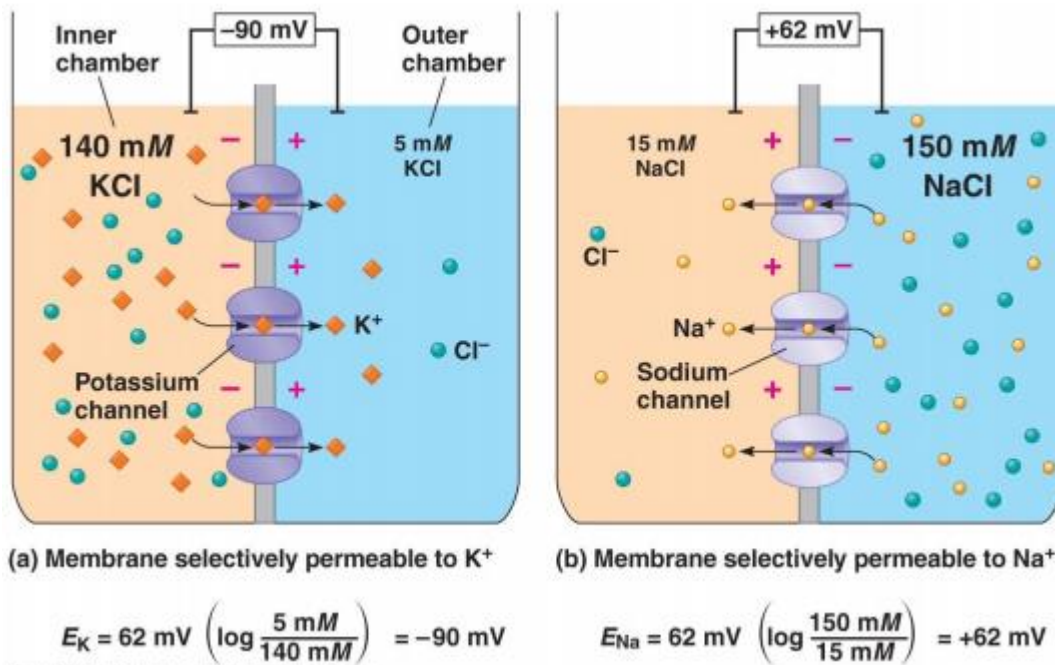
Etablering av hvilepotensialet

Nerveceller har akkurat ved celledmembranen et potensiale i form av at det på innsiden av cellen er negativt ladet i forhold til utsiden. I det store bildet er det like mye + og – både i cytosol og i cellen, men rett over membranen er det en netto separasjon av ladning. Dette kalles et **membranpotensial**, og for et hvilende nevron et **hvilepotensial**. Det er mellom -60 til -80 mV.

Forskjellen opprettholdes av **natrium-kaliumpumpen**. I snitt er det mye mer K⁺ inni cellen og sykt mye mer Na⁺ utenfor cellen. Dette er fordi pumpen bruker ATP til å pumpe 3 Na⁺ ut av cellen, og 2 K⁺ inn i cellen. Samtidig er det **kanaler** som kun er permeable for K⁺ og Na⁺. **Det er mange flere K⁺ - kanaler enn Na⁺ - kanaler**. K⁺ vil bevege seg ut med gradienten sin, men holdes dels tilbake av negative ladninger inni cellen (kjernesyrer, aminosyrer) frem til de kjemiske og elektriske kreftene er i likevekt.

- At K⁺ går ut gjør det mer positivt på i ECM og mer negativt i cytosol.
- Litt Na⁺ vil alltid lekke inn ned sin konsentrasjonsgradient, at potensialet ikke endrer seg reflekter at Na⁺ lekking inn, samt 1 mer Na⁺ ut per pump tilsvarer lekkingen av K⁺ ut

Illustrasjonen viser hvilepotensialet ved rene løsninger av Na⁺ og K⁺. I cellen er hvilepotensialet (~-80) nærmere E_K enn E_{Na} fordi det er flere kaliumkanaler enn natriumkanaler. Hvis flere natriumkanaler hadde åpnet seg ville potensialet beveget seg mer mot E_{Na}.



I nervecellen er det også Na^+ og K^+ **portionekanaler** som kan åpne og lukke seg ved stimuli. **Hyperpolarisering** skjer når flere K^+ -kanaler åpner seg og det strømmer K^+ ut av nervecellen slik at hvilepotensialet går nærmere E_K . Det kan naturlig nok også skje hvis det strømmer negative ioner inn. **Depolarisering** er det motsatte, åpningen av natriumkanaler for å føre hvilepotensialet mot E_{Na} .

Et **gradert potensial** er en endring i membranpotensialet som resultat av en stimulus av varierende størrelse. Den dør ut etter hvert som den lekker ut av nevronet. Stimulusen kan godt være over terskelverdi idet det mottas, men hvis det synker under før det når **trigger zone** i akson-hilloch har det ikke noe å si. Løsningen på dette er **summasjon**.

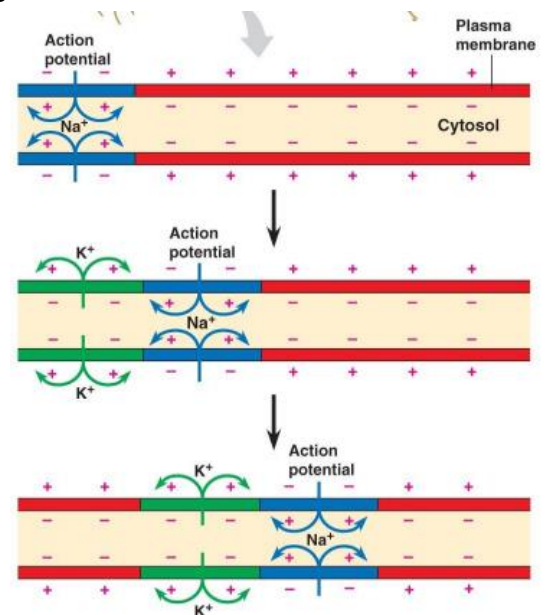
Et **aksjonspotensial, derimot** er et membranpotensiale med konstant styrke og evne til å regenerere seg selv nedover aksonet. Det oppstår på grunn av **spenningsavhengige ionekanaler** som åpner eller lukkes når membranpotensialet når et bestemt nivå. Dette er et eksempel på **positiv feedback** og er en **lynkjapp** mekanisme.

- Utløses når depolariseringen når et bestemt nivå (hos dyr: -55mV)
 - Kan ikke dø ut, «all or nothing»-system fordi alle
1. Spenningsavhengige Na^+ og K^+ - ionekanaler er lukket, hvilepotensiale
 2. Et stimuli åpner noen av **natriumkanalene**. Innførsel av Na^+ inn i cellen åpner flere Na^+ - kanaler. Membranen depolariserer.
 3. **Terskelverdien** nås, og de fleste kanalene åpner seg. Membranen går svært raskt opp til E_{Na} .
 4. Natriumkanalene blokkeres raskt etter åpning, og mange kaliumkanaler åpner seg for å justere cellen tilbake til rundt E_K sammen med pumpen, som pumper Na^+ ut igjen.
 5. **Undershoot:** Mange kaliumkanaler er fremdeles åpne, og potensialet er mer mot E_K enn det burde være. Kaliumkanalene lukker seg.
 - a. Natriumkanalene forblir lukket under 4. og 5, og vil ikke åpnes av et nytt stimuli. Dette kalles for en **refraktærperiode** og bremser frekvensen en nerve kan aktiveres på, samt hindrer at signalet går begge veier.

Hvordan opprettholdes det?

Aksjonspotensialet fører til et innslipp av Na^+ , en depolarisering av membranen, som fører til at nærliggende ionekanaler også åpner seg. Denne depolariseringen sprer seg lenger og lenger ned. Den går ikke bakover på grunn av refraktærperioden, der repolarisering av membranen gjennom lukkede Na^+ -kanaler og åpne K^+ -kanaler foregår.

Tiden det tar fra utløst aksjonspotensiale til «undershoot» er ca 1-2ms. Et nevron kan fyre av flere hundre ganger i sekundet, og det er kun intervallene mellom avfiringene som gir noe indikasjon på styrken til stimulusen!



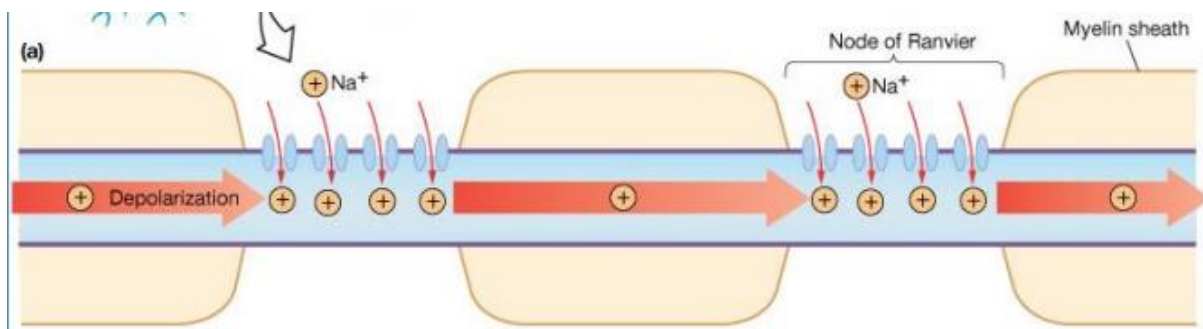
Evolusjon

Fordi dyr skal være kvikke i reaksjonen (spis eller bli spist bro), har evolusjonen favorisert trekk som gir rask transduksjon av nervesignaler. Et eksempel på dette er bredde av aksonet, som er inverst relatert til motstanden (mollusker som blekkspruter har gigantiske aksoner som har lynrask transduksjon).

Til tross for at vi har forholdsvis tynne aksoner har vi hurtig signaloverføring fordi nervecellenes aksoner er **isolert** av et **myelin**-lag produsert av to typer **glia** kalt **oligodendrocytter** i CNS og **Schwann-celler** i PNS. Myelin er for det meste lipider, og de leder elektriske signaler svært dårlig. I myelinerte aksoner vil det ikke kunne være noen ionekanaler der det er myelin, og de samles derfor i **Ranvierske noder**, små «gaps» i myelinet. Det er også kun her ekstracellulær væske er i kontakt med selve nervecellen.

- Hindrer at potensialet «lekker ut» av membranen, det går i sin fulle styrke fra node til node, hvor en ny depolarisering finner sted.
- Dette sparer tid fordi åpning og lukking av ionekanalene tar tid.
- Svært effektivt: 2000 myelinerte aksoner kan pakkes inn i ett mega-akson til blekkspruten for eksempel.

Til tross for myelinering vil det alltid være en liten svekkelse, det er derfor en balanse mellom optimal tykkelse på aksonet/mengde myelin mot antall Ranvier-Noder. Dette er ofte ulikt, men alltid optimalt.



Synapsene

- **Elektriske synapser** har gap-junctions slik at det elektriske signalet bare kan gå rett over til neste nevron. Disse brukes til å organisere hurtige, ufrivillige bevegelser.
- **Kjemiske synapser** er flesteparten, og er det som beskrives under

Når aksjonspotensialet når synapseterminalen depolariseres membranen og spenningsavhengige **kalsiumkanaler** slipper Ca^{2+} inn. Dette får flere **synaptiske vesikler**, som inneholder neurotransmittere, til å fusjonere med membranen og tømmes over den synaptiske kløften. Disse fester seg på en spesifikk reseptor i dendritt-membranen.

- Mye som kan reguleres av andre stoffer her, for eksempel mengde av neurotransmittere eller hvor reaksjon dendritten er/hvor lett det fester seg.
- Noen neurotransmittere må syntetiseres på nytt, andre reabsorberes.

Postsynaptiske potensialer

Mange reseptorer i kjemiske synapser er **ligand-aktiverede ionekanaler**, som ved binding av neurotransmitteren åpner seg og lar spesifikke ioner flyte inn.

- **Permeabel for både K⁺ og Na⁺**: Depolarisering til et sted midt mellom E_K og E_{Na} , dette dytter potensialet mot terskelverdien og kalles for et **eksitativt** postsynaptisk potensiale (EPSP).
- **Permeabel for bare K⁺ eller Cl⁻**: Hyperpolarisering kalt et **inhibitorisk** postsynaptisk potensiale (IPSP).

Summasjon av potensialer

Dendrittene kan være koblet til flere hundre, til og med tusen, av aksoner gjennom kjemiske synapser. De vil motta både eksiterende og inhibitoriske signaler. Et postsynaptisk signal er alltid **gradert** frem til det når cellekroppen/hillock, og det må derfor gjerne flere til for at det ikke skal dø.

- **Temporal summasjon** er to eksiterende signaler fra samme synapse i så rask rekkefølge at membranen i den postsynaptiske nervecellen ikke rekker å justere seg tilbake.
- **Romlig summasjon** er når to eksiterende signaler fra ulike synapser summeres.

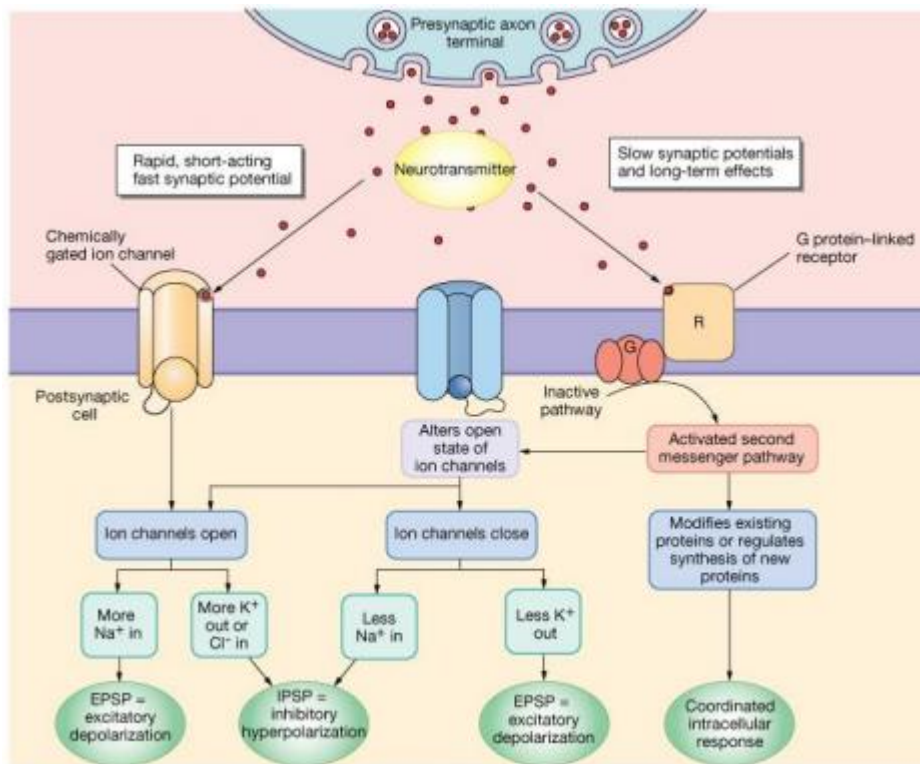
Disse signalene, både positive og negative, kan summeres på samme måte. Sammen utgjør de membranpotensialverdien som sprer seg til de postsynaptiske nervecellens «akson hillock», der de spenningsavhengige ionekanalerne begynner å sitte. Hvis verdien er over terskelverdien her kjøres et nytt signal i gang.

Synaptisk modulering

Presynaptisk modulering er modulering før neurotransmitteren overføres. Dette kan være et inhiberende nevron koblet til en presynaptisk terminal, og som blokkerer overføring av neurotransmitter til en bestemt celle. Dette betyr at ikke nødvendigvis alle cellene nevronet er koblet til vil påvirkes.

Postsynaptisk modulering er modulering av nevronet før aksonet/terminalene slik at alle celler nevronet er koblet til vil påvirkes.

Det er eksempler på nerveceller der neurotransmitteren fra den presynaptiske aksonterminalen ikke binder seg direkte til ligand-aktiverede ionekanaler, men heller binder seg til en **metabotrofisk reseptor**. Disse er avhengige av en eller flere metabolske mellomtrinn (sekundære messengers) før det fører til en aktivering av eventuelle ionekanaler. Dette har en amplifiserende effekt, og selv om det tar lenger tid vil det også vanligvis vare lenger, i motsetning til **ligand-aktiverede** ionekanaler som er hurtige.



Noen transmittere

Acetylkolin er en neurotransmitter som er viktig for muskler, minne og læring. Det syntetiseres av **kolin** og **acetyl-koenzym A**. I den synaptiske kløften vil enzymet **acetylkolinesterase** bryte det ned til acetat og kolin. Kolinet transporteres tilbake til synapsen, der det igjen kan brukes til å lage mer acetylkolin. Det finnes både ligand-aktiverte ionekanaler og metabotrofiske acetylkolinreseptorer.

- Ligand-aktivert: I den **nevromuskulære kløften**, der et motornevron former synapse med en muskelcelle
 - o Andre steder i både PNS og CNS. Disse kan også binde nikotin, som forklarer bruken.
- Metabotrofisk: CNS, samt hjertet. I hjertet har det en inhiberende effekt.

Glutamat er en av mange aminosyrer som fungerer som neurotransmitter. Vanligste i CNS, og viktig i forbindelse med langtidshukommelse.

NO er transmitter i forbindelse med utvidelse av blodårer (ereksjon). Det produseres når det trengs og brytes raskt ned i mottakercellen, men fungerer like fullt som en transmitter/hormon.

Nervesystemets funksjonelle organisering

Utvikling: *Cephalisering*, en økende tendens til en samling av nerver i et «hodeparti» på dyret.

Beskriv nervesystemet SNS, PNS, hva karakteriserer organiseringen?

I **under nerulasjonen** oppstod **et hult rør** fra innfoldningen og avsnøring av en neuralplate. Hulrommet utgjør **ventriklene** i hjernen, samt **sentralkanalen** i ryggnerven. Hulrommet er fylt med **cerebrospinal væske**, som supplerer SNS med næring og hormoner og tømmer den for avfall.

Hjernen og **ryggnerven** utgjør SNS og består av **grå** og **hvit** masse.

- Grå masse er laget av cellekroppen og dendritter. Dette er synapseområder.
- Hvit masse er bunter av aksoner (myelinn) for overføring av signaler

Hjernen består først og fremst av to deler: Den **fremre delen** (cerebrale hemisfærene, hjernebarken) og **bakhjernen** (lillehjernen, **cerebellum**). Disse to delene består begge av en grå **bark** ytterst og en hvit **marg** innerst.

- Hjernebarken: 6 lag
- Lillehjernen: Ca 3 lag

I **ryggnerven** er hvit masse ytterst, med grå i en sommerfugl i midten. Ryggnerven får sensorisk informasjon inn **dorsalt** (bak) og har **motornevroner** som sender ut (styrer tverrstripet muskulatur). Disse nevronene kan være koblet sammen direkte, eller via internevroner. Det går også informasjon opp til hjernen gjennom hvit masse, som er delt i oppadgående og nedadgående dedikerte baner (egen bane hver type informasjon). Det finnes også spesifikke områder i den grå massen der spesifikk informasjon formidles.

- Et **afferent** nevron sender signaler fra utsiden til SNS
- En **efferent** nevron sender signaler fra SNS til utsiden
- De fleste nerver inneholder både afferente og efferente nevroner.

Gliaceller er støtteceller i nervesystemet.

- **Oligodendrocytter** myelinerer CNS, men har evnen til å avsette flere områder med myelin per celle
- **Schwann-celler** myelinerer PNS, men her er det en celle per områder med myelin (mellom hver node)
- **Astrocytter** er svært viktige i CNS, fordi de danner en barriere mellom blodet og nervecellene. De gjør slik at blodet først går inn i astrocyttene, og deretter filtreres ut i nervecellene. De pakker inn kapillæret fullstendig.
 - o Skaper en **blood-brain**-barriere. Hindrer ulumskheter å komme ut i hjernen.

Det perifere nervesystemet

De efferente neuronene kan være en del av det **somatiske** (viljestyrt) eller det **autonome** nervesystemet.

Det autonome systemet er svært komplisert. Mange av cellekroppene m/synapser i det autonome systemet er organisert i **ganglion** som rele-punkter og mellomkoblinger mellom ulike strukturer. Nervene deler seg da i **pre- og postganglionære nevroner**, der de pre-ganglionære nevronene har cellekropp plassert i CNS.

- **Sympatisk:** Skruer på. Har sin kontakt med CNS i den midtre og nedre delen av ryggnerven. De sympatiske ganglia ligger organisert tett på ryggnerven.
 - o Legger her merke til at det går en pre-ganglionær nerve ned til binyrebarken (adrenal medulla). Den postganglionære cellen har blitt omdannet
- **Parasympatisk:** Skruer av. Kommuniserer via hjernen og et sett nerver i haleregionen. Parasympatiske ganglia er organisert nærmere effektororganet.
- **Enteriske system:** «Hjernen» utenfor hjernen, et enormt nerverettverk som ligger i tarmveggen fra svelg til tykktarm. Det er frikoblet fra resten av det autonome systemet. Vi lærer mer og mer om dette, og det er viktigere enn vi tror.

Alle preganglionære nevroner har acetylkolin som neurotransmitter. Postganglionære nevroner har acetylkolin i den parasympatiske divisjonen, men bruker **noradrenalin** i den sympatiske divisjonen! Det er slik de to systemene kan fungere antagonistisk, og forklarer også hvorfor adrenal medulla slipper ut adrenalin. Fordi det er en omdannet postganglionær celle i det sympatiske systemet (mottar allikevel acetylkolin som neurotransmitter fra «sitt» nevron).

Hjernen

Framhjernen

- **Cerebrum:** Muskelkontraksjon, senter for læring, følelser, minne og persepsjon. Den er organisert i 4 lobes, der hver lobe er funksjonelt organisert til å ta for seg ulike deler av de overordnede temaer.
 - o Lukteloben er et svært fremtredende hos vertebrater, for eksempel hai
 - o Her sitter også flere **basale nuklei** (tilsvarende ganglier i PNS), klynger av neuroner (grå flekker i ellers hvit masse).
- **Diencephalon**
 - o **Thalamus:** Mottaks- og sorteringssenter for sensorisk informasjon til cerebrum
 - o **Hypothalamus:** Et kontrollsenter for «termostaten» i kroppen, samt den biologiske klokken. Regulerer hypofysen. Produserer hormoner til den bakre lappen og hormoner som påvirker den fremre lappen.
 - Masse nukleiområder med spesifikke funksjoner
 - Klokkegener produserer et «negativt produkt» som oppkonsentreres og får en negativ feedback. Det nedbrytes, og «positive produkter» produseres. Denne syklusen tar ca 24t., og input er lys. Sitter rett over det optiske kiasma (kalles **suprakiasmatisk nukleus**)
 - o **Pinealkjertel:** Melatoninproduksjon.
 - o **Hypofysen:**
 - Fremre: Stammer fra celler i svelget
 - Bakre: En del av hypothalamus

Midthjernen mottar og behandler flere typer sensorisk informasjon, blant annet hørsel og syn. Den er en del av hjernestammen.

Bakhjernen

- **Cerebellum:** Senter for bearbeiding og koordinasjon av informasjon om bevegelse. Amfibier har svært lite av disse.
- **Pons og Medulla oblungata** overfører informasjon mellom det PNS og midthjernen/framhjernen. De koordinerer store, intense bevegelser som løping og klatring. De er en del av hjernestammen. Medulla oblungata kontrollerer også flere homeostatiske prosesser.

Long-term potensiation og synapseplastisitet

Synapsene kan styrkes eller svekkes; Dette er en nøkkel i utvikling og modifisering av nervesystemet og er relatert til læring.

- En lite brukt synapse kan svekkes, mens en mye brukt synapse ofte forsterkes
- Hebb oppdaget at ved læringsaktivitet ville det være en større tetthet av synapser i det relevante området: Et synlig tegn på læring, knyttet til synapser!

En tilfeldig oppdagelse ved undersøkelse av hippocampusvev fant ut at det finnes faktorer som endrer responsen på samme type stimulus, slik at responsen etter hvert ble større. Mekanismen har blitt funnet:

«Spenningsavhengig» NMDA-reseptorer binder glutamat, men er blokkert av magnesium. Aktivitet fra en synapse i nærheten depolariserer membranen lokalt og fører til at Mg^{2+} går av. NMDA-reseptorer responderer på glutamatet og slipper inn Na^+ og Ca^{2+} . Influxen av Ca^{2+} trigger en enormt komplisert prosess som fører til frigjørelsen av en lagret AMPA-reseptor. Denne AMPA-reseptoren aktiveres også av glutamat, men blokkeres ikke av magnesium! Neste gang det slippes ut glutamat vil AMPA-reseptorer føre inn Na^+ , skape en depolarisering, som igjen aktiverer NMDA-reseptoren uten at en synapse i nærheten trenger å depolarisere membranen!



Sansesystemer

Oppgaven til sansene er å detektere og videregående stimuli til sentralnervesystemet, slik at informasjonen kan behandles og føre til en reaksjon. Dette gjør de ved å konvertere energien i stimulusen til et membranpotensial som overføres gjennom det perifere nervesystemet. Dette skjer gjennom resepsjon, transduksjon, overføring og persepsjon.

Resepsjon begynner med at en sensorisk celle oppfatter et stimuli. Noen sensoriske celler er også nevroner, mens andre nevroner mottar en neurotransmitter fra en egen reseptorcelle.

- **Mekanoreseptorer** inneholder ionekanaler som er affiliert med cilia på utsiden av cellen, samt det indre cytoskjelettet. Deformasjoner og strekk av disse trigger reseptorpotensialer. Strekkreseptorer hos dyr er dendritter tvunnet rundt små muskelfibre, mens dendritter er også involvert i følelsen av kontakt hos mennesker, tvunnet rundt hårsekker for eksempel.
 - o Hvor dypt disse sitter har mye å si for hvor mye som kreves for at de skal aktiveres, dette gjør at man kan skille
- **Kjemoreseptorer** kan både reagere på generelle ting, slik som osmolalitet, men også konsentrasjon av helt spesifikke molekyler.
- **Elektromagnetiske reseptorer** mottar alle former for elektromagnetisk energi, slik som lys, elektrisitet og magnetisme. De brukes av organismer bla. I navigering.
- **Termoreseptorer** er unike for bestemte temperaturintervaller, der noen for eksempel reagerer på varme, mens andre reagerer på kulde.
- **Smertereseptorer** kan påvirkes av stoffer som både hemmer og øker reseptorenes sensitivitet på stimuli. Et eksempel på dette er prostaglandiner.

Transduksjon er hvordan stimulusen oversettes til et membranpotensial kalt **reseptorpotensial**. Dette er graderte potensialer, dvs. at styrken deres varierer med hvor sterk stimulusen er.

Overføring skjer når et reseptorpotensial når terskelverdi og blir et aksjonspotensial.

- Nevroner som også er sensoriske celler har et akson som går inn i CNS. Et sterke stimulus fører oftest til hyppigere aksjonspotensialer.
- Sensoriske celler som danner synapser med afferente nevroner responderer på sterkere stimulus med å slippe ut mer neurotransmitter → Hyppigere aksjonspotensialer (oftest)

Flere sensoriske nevroner genererer aksjonspotensialer jevnlig, og stimulusen påvirker her frekvensen av aksjonspotensialene i stedet. **Integrasjon** og **prosessering** kan foregå på flere nivåer, en reseptorcelle kan motta signal fra flere ulike hold samtidig, eller et postsynaptisk afferent nevron kan motta signal fra flere ulike ikke-nevron-sensoriske celler.

Persepsjon er tolkninger av sensoriske signaler gjort av nervestrukturene i hjernen vår. Sånn sekk eksisterer ikke begreper utenfor vår egen persepsjon. Signalene tolkes basert på hvilken vei de har kommet fra og hvilken del av hjernen de går til.

Amplifisering er hvordan et lite stimuli kan bli større ved hjelp av sekundære budbringere fordi enzymer kan katalysere flere reaksjoner per molekyl. Egne strukturer (som i øret) kan også bidra til dette.

Tilpasning/adapsjon skjer ved at gjentatt stimuli svekker responsen fra sansereseptoren. Dette er svært fordelaktig, men foregår ikke ved smerte. Dette er stort sett like vondt hver gang.

Hørsel og likevekt i pattedyr

Hørsel

Oppgaven til øret og øregangen er å samle og trykke vibrasjonene inn i mellomøret, der den forsterkes av flere strukturer og overføres til trykk i væske i innerøret. Vibrasjonene fra luften samles av ytterøret og treffer **trommehinnen**, der de tre benstrukturene i innerøret (hammeren, ambolten og stigbøylene) overfører og forsterker vibrasjonene. Disse vibrasjonene treffer en membran i **det ovale vindu**, som grenser til en **væske** kalt perilymfe inni sneglehuset i innerøret. Trykket går inn i vestibularkanalen og presser samtidig ned på cochlea-gangen og tilhørende **basilarmembran**. Basilarmembranen får hårene på sansecellene til å dytte mot det fastsittende **tektorialmembranen**, først en vei, og deretter den andre veien. Dette fører til de- og hyperpolarisering av sansecellene og oversettes til mer eller mindre utslipp av neurotransmitter til den postsynaptiske sensoriske nervecellen.

Volum av lyden oversettes til hardere vibrasjon av hårene, som fører til mer neurotransmitter frigjort. **Frekvens** er det utformingen av basilarmembranen som bestemmer. Den blir tynnere og tynnere innover i sneglehuset, slik at de lydene med lavest frekvens kun registreres helt ytterst. Samtidig er hver del knyttet til en unik, spesifikk del av korteks.

Likevekt

I innerøret finner man **utrikkulus** og **sakkulus**. Her sitter hårceller som prosisjerer inn i et gelatinøst materiale (kupula). Inni dette materiale er det små **otolitter** som presser på hårene hetter gravitasjonen, slik at vi vet hva som er opp og ned.

I samme område finner man **vestibularapparatet**, tre semisirkulære kanaler som strekker seg opp, frem og sidelengs respektivt. Inni disse flyter det en væske, og når denne væsken dytter mot kupula vil vi tolke dette som rotasjons-akselerasjon.

Et liknende system finner vi i **laterallinjen** hos fisk. Hår inn i en kupula langs hele linjen tillater fisken å kjenne havstrømmer og eventuelle vibrasjoner fra andre fisker.

Synet

Mennesket har et øye med en enkelt linse. Det fungerer litt som et kamera. **Fisk** fokuserer ved å dytte linsen fremover eller bakover, mens andre arter endrer formen på linsen i stedet.

Retina er det innerste laget av øyet, og består av nevroner og fotoreseptorer. Før det treffer fotoreseptorene går lyset **gjennom** lag med nevroner. Hver **bipolare celle** får informasjon fra flere staver/tapper, og hver **ganglioncelle** mottar informasjon fra flere bipolare celler. **Horisontale celler** og **amakrinceller** integrerer og viderefører informasjonen perifert, dette gjør det hele veldig komplekst. Den optiske disken i retina er området der synsnerven går ut av øyet. Her sitter det ingen fotoreseptorer, og det er «blindt». Hjernen justerer dette.

Fotoreseptorceller har to hovedtyper, staver og tapper. De har et segment av membran-disker der det sitter fotopigmenter.

- **Staver** er mer sensitive for lys, men kan ikke se forskjell på fargen
- **Tapper** kommer i tre typer sensitivitet; for rødt, grønt og blått lys.

Disse sitter på et lag av pigmentert epitelvev som i tillegg til andre oppgaver beskytter mot skadelig stråling ved å absorbere den.

Pigmentene i fotoreseptorcellene består av **retinal** bundet til et membranprotein kalt **opsin**, til sammen utgjør disse **rodopsin**. Opsinet kan variere, noe som fører til ulike rodopsiner med ulik følsomhet for frekvens.

- Retinal eksisterer som to **isomerer**, og absorpsjon av lys endrer det fra **cis** til **trans**-utgaven. Transisomeren har en «knekk», og dette destabiliserer/**aktiverer** opsin.

Transduksjon i stavcellen

Transduksjon foregår ved at lys omdanner retinal til transretinal, som igjen aktiverer rodopsin. Rodopsinet aktiverer et G-protein kalt **transducin**, som igjen aktiverer det G-koblede **fosfodiesterase**. Dette enzymet omdanner syklisk GMP til GMP.

I mørket (rodopsin ikke aktivt) binder syklisk GMP seg til natrium-ione kanaler og holder de **åpne**. Ved omdannelse av syklisk GMP til GMP **lukker** disse kanalene seg, som fører til en **hyperpolarisering**, som er ganske uvanlig. Enzymer omdanner rodopsin tilbake til inaktiv form, men dette kan ta litt tid, derfor blir man mørkeblind i blant.

Prosessering

I retina danner både staver og tapper synapser med **bipolare celler**. I mørket er både stavene og tappene **depolarisert**, og slipper ut **glutamat**. Greia med de bipolare cellene er at de kommer i flere utgaver:

- Noen bipolare celler hyperpolariseres av glutamat, andre depolariseres av glutamat.
- Når lys treffer staver/tapper hyperpolariseres disse, og i respons vil naturlig nok de bipolare da enten de- eller hyperpolariseres.

Videre signalisering kan gå flere ulike veier. Det kan gå rett fra reseptoren til en bipolar celle, eller det kan hoppe mellom reseptorer eller andre bipolare celler via **horisontale** celler. Når en fotoreseptor stimulerer en horisontal celle vil den **inhibere** fotoreseptorer i nærheten som ikke er belyst. Dette kalles **lateral inhibering** og gjør bildet skarpere/mer kontraster. **Amakrine celler** gjentar denne prosessen med ganglioncellene.

En enkelt ganglioncelle får informasjon fra flere ulike staver og tapper. Til sammen disse stavene og tappene et **reseptivt felt** – den deles av synsfeltet den bestemte ganglioncellen kan respondere på. Et mindre reseptivt felt betyr et skarpere bilde fordi informasjon om akkurat hvor lyset traff kommer fra færre celler.

Visuell informasjon i hjernen: Aksonene til ganglioncellene utgjør synsnerven. Disse krysser hverandre i **det optiske kiasma** og fortsetter slik at høyre synsfelt behandles i venstre hjernehalvdel og omvendt. Det antas at rundt 30% av hjernebarken behandler det vi «ser».

Fargesyn: Fargesyn er uvanlig hos nattaktive dyr, da disse har veldig mange flere staver enn tapper. Vi har tre fargetapper for **rød, grønn** og **blå**. Forskjellen på disse ligger i at **photopsin**, fargepigmentet, kommer i tre varianter fordi **opsinet** også er annerledes. Absorpsjonsspektrene deres overlapper, og graden av hvor mye to ulike stimuleres bestemmer fargen.

Fovea er et punkt med svært høy konsentrasjon av tapper, men ikke staver. Dette er punktet som «belyses» når man fokuserer på noe, og gir skarphet! Rundt blir det færre og færre tapper og flere to flere staver. I mørket er det ikke noe poeng å fokusere på en stjerne, du ser den best ved å fokusere på et punkt litt ved siden av.

Lukt og smak baserer seg på å detektere smaksstoffer i væske og luktestoffer i luften. I akvatiske dyr skiller ikke lukt og smak, naturlig nok. Lukt og smak bruker overraskende like sensoriske reseptorer!

Smak hos pattedyr

Vi har fem smaker: Salt, surt, søtt, bittert og umami. Reseptorproteinene for alle disse fem har blitt funnet, samt at det forskes på å finne en sjette som kan detektere fettsmak. Det er en myte at du smaker ulikt på ulike deler av tungen.

Gjennom forskning som har transplantert en type smaksreseptor til en «annen» type celle (slik at søte celler fyrer av på bitre smaker for eksempel) gjorde allikevel at bitre smaker ble oppfattet som søte. Dette betyr at en smakscelle er koblet til ett sensorisk nevron, og at det er fyringen av denne som avgjør hva hjernen oppfatter.

Tungen er organisert i små **papiller**, der det igjen sitter **smaksløker** bestående av de sensoriske cellene. Når smakscellene blir stimulert vil de åpne ionekanaler av **K⁺**, som fører til frigjørelse av en transmittersubstans.

- **Søtt, umami og bittert** har GPCR-reseptor som gjennom en kaskade frigjør **ATP**. Denne ATPen påvirker et afferent nevron. Mekanismen for hvordan hjernen skiller søtt, umami og bittert kun på hvordan ATP påvirker primære luktenevrone har blitt oppdaget, men beskrives av pensum som ukjent.
 - o Bitter har over 30 ulike reseptorer, mens søtt og umami bare har **en** hver.
- **Salt**: En natriumkanal
- **Surt**: En ionekanal
 - o Både salt og surt danner synapser med egne afferente nevrone som stimuleres av **serotonin** som neurotransmitter.

Lukt hos pattedyr

Her er noe av forskjellen av sansecellen også er afferente nevrone. «Dendritt-enden» av cellen har små cilier som projiserer ut av epitellaget (dekket av mukus). Et luktestoff løser seg i mukuset og binder seg til en GPCR-reseptor, som trigger en pathway som ender opp med produksjon av **syklisk AMP**. Dette fører til at ionekanaler for Ca²⁺ og Na⁺ åpner seg, og strømmen av disse inn i cellene skaper et membranpotensial.

Vi har evnen til å skille svært mange ulike lukter fra hverandre, og dette er fordi vi har ulike reseptorer for hver eneste jøvla lukt. Det er funnet sykt mange gener som koder for disse reseptorene. Lukt kan oppjusteres av nervesystemet slik at vi har evnen til å skille og detektere molekyler som også har lav konsentrasjon.

Reproduksjon og hormoner

Reproduksjon styres hos både menn og kvinner av hormoner fra **hypothalamus**, **hypofysens forlapp** og **kjønncellene**. Hypotalamus sekreterer **gonadotropinfrigjørende hormon** (GnRH), som igjen får hypofysen forlapp til å sekretere gonadotropinene (=påvirker gonadene) **follikelstimulerende hormon** (FSH) og **luteniserende hormon** (LH).

De viktigste kjønns hormonene er **testosteron** (androgen, mannlige kjønns hormoner), og **estradiol** og **progesteron** (østrogener, kvinnelige). Det er gonadene som er hovedsete for produksjon av disse.

I puberteten **gjenopptas** produksjonen av disse hormonene i større grad, systemet er altså på plass fra før av. De fører til at sekundære kjønns karakteristikk dannes.

Hormonell kontroll av mannlig reproduksjonssystem

FSH stimulerer **sertolicellene** i de seminiferøse tubulene til å avgi næring til utviklende sædceller i samme område, mens LH stimuleres **leydigcellene** i omkringliggende vev til å avgi testosteron og andre mannlige kjønns hormoner; dette promoterer spermatogenese, eller mannlig kjønncelledannelse.

Testosteron regulerer nivåene av GnRH, LH og FSH i blodet ved å virke **inhibitorisk** på hypothalamus og forlappen. Sertolicellene produserer også hormonet **inhibin** som virker negativt på forlappens sekresjon av FSH.

Hormonell kontroll av kvinnelige reproduksjonssystem

Kvinner produserer egg i sykluser, og det er to reproduktive sykluser som er linket til denne produksjonen. **Den uterine syklus** tilsvarer menssyklusen, og denne er kontrollert av den **ovariske syklusen**. De er linket av hormonaktivitet.

1. GnRH stimulerer forlappen til utslipp av FSH og LH gjennom GnRH.
2. FSH og LH stimulerer sammen til eggfollikkelvekst. Cellene i follikkelen produserer **estradiol**. Lave konsentrasjoner av Estradiol hemmer forlappens utslipp av FSH og LH, og nivået av disse holdes lavt.
3. Når follikkelen modner, begynner estradiolproduksjonen dens å gå opp som faen. Da vil også produksjonen av FSH og LH gå opp! Dette er fordi **høye** nivåer av estradiol virker **stimulerende** på hypofysen, som produserer mer GnRH som resultat.
4. Estradiol virker også på cellene som produserer LH, slik at LH også går ekstra mye opp når estradiolkonsentrasjonen er på maks.
5. I respons på høyt nivå av både LH og FSH revner veggen og egget slippes.
6. LH stimulerer den gjenværende follikkelvevet til å danne en **korpus lutenum**, som inneholder fett. Dette fett brukes til å produsere steroider (estradiol, progesteron).
7. Korpus lutenum, i respons på LH, produserer **estradiol** og **progesteron**: Dette virker negativt på hypothalamus, som i respons bremser LH og FSH-produksjon (for at ikke nytt egg skal produseres aka nr 1 skjer igjen)
8. Korpus lutenum forsvinner hvis det ikke blir graviditet (lave gonadotropin-nivåer), som betyr at estradiol- og progesteronproduksjonen går skarpt ned, som igjen betyr at hypothalamus ikke lenger blir hemmet og kan igangsette produksjon av GnRH → FSH og LH igjen.

- Ovarisk syklus
 - **Folikulær fase:** Dannelse av follikkel, varer helt frem til ovulering. Kjennetegnes av økende mengde estradiol, som ved topp vil føre til utslipp av LH og FSH og promotere ovulering.
 - **Lutealfase:** Dannelse og nedbrytning av korpus luteum. Kjennetegnes av økende mengde estradiol og progesteron, som senker kons. av LH og FSH, før den brytes ned og dette forsvinner.

- Uterin/menstrasjonssyklus
 - **Profilerende** (oppbyggende) **fase** er oppbygning av endometrien i respons på økende mengde estradiol.
 - **Sekretorisk fase** er opprettholdelse og videre påbygg av endometrien i respons på blandingen av progesteron og estradiol.
 - **Menstrasjonsfasen** er når nivået av progesteron og estradiol går ned på grunn av døende korpus luteum, og endometrien avknyttes og dør.

Kjemiske signaler/endokrinologi

Mens nervesystemet har et «mål» og virker lynraskt, er det endokrine systemet ofte mer «generelt og tregere. Det er allikevel enormt nødvendig fordi det påvirker alle systemer gjennom hele livet.

- Homeostase
- Vekst og utvikling
- Energimetabolisme
- Osmolalitet

-
- **Parakrin signalisering** involverer **lokale regulatorer** som når nærliggende celler lokalt via diffusjon uten å gå via blodbanen. Dette virker svært hurtig.
 - **Autokrin signalisering** er lokale regulatorer som virker tilbake på reseptorer på samme celle de er skilt ut fra.
 - Viktige i blodtryksregulering, reproduksjon og nervesystemet
 - **Endokrin signalisering** er når hormoner sekreseres ut i den ekstracellulære væsken for å nå målceller via blodbanen.
 - **Synaptisk signalisering** er bruken av **neurotransmittere**
 - **Neuroendokrin signalisering** er hvordan **nevrohormoner** fra «synapsen» til en nervecelle går ut i blodet. Et eksempel på er aksonene fra hypothalamus i hypofysen.

Hormoner deles inn i tre ulike klasser:

- **Steroider** er hydrofobe (lipofile):
 - Laget av lipider, består alltid av fire ringer
 - Reseptorer som regel på innsiden av cellen
 - Dette fordi de lett kan komme gjennom membranen
 - Lager et steroid-reseptorkompleks som går inn i kjernen og påvirker transkripsjon
 - Reaksjon tar tid fordi nytt mRNA må syntetiseres
 - Lages i binyrebarken eller i gonadene

- **Proteinhormoner/polypeptider** er hydrofile (lipofobe). Eksempel er **insulin**
 - Vanligste hormoner
 - Lages i ru ER, golgi etc.
 - Reseptorer på utsiden av cellen → aktiverer 2. messengers

- **Aminer** kan ha egenskaper som både minner om steroider og proteinhormoner
 - **T3/T4** (kalles også tyroidene) virker som steroider. De er viktige i regulering av metabolisme. De produseres i skjoldkirtelen.
 - Thyroxin (T4) og triiodothyronin (T3)
 - **Katekolaminer** virker som proteinhormoner
 - Involvert i figh/flight
 - Produsert i binyremargen, eksempler er adrenalin

Hormoner kan ha ulike effekter på ulike celler fordi cellene både kan variere i hva slags reseptor hormonet binder seg til, eller det er ulikt celleinnhold slik at det aktiverte reseptorer gjør noe annet inni cellen (til tross for at den kanskje er lik en annen celle). Hver reseptor er **spesifikk** for et hormon, men et hormon kan binde seg til flere ulike reseptorer!

Endokrine organer

- **Pinnealkjertelen:** Melatonin (biologisk klokke)
- **Hypotalamus:** Regulerer hypofysen, lager oksytosin og vasopressin som slippes ut i hypofysens baklapp.
- **Hypofysen**
 - Forlapp: FSH og LH (kjønnsyklus), ACTH (adapsjon), GH (veksthormon), prolactin (brystkjertler), TSH
 - Baklapp: Oksytosin (fødsel, amming) og ADH (nyrefunksjon, vannopptak)
- **Tyroidea:** T3 og T4
- **Hjertets muskelceller:** ANF (vasodilatasjon)
- **Pankreas:** Insulin og glukagon
- **Magen:** Gastrin
- **Tarmen:** Sekretin, GIP
- **Binyren**
 - Bark: Kortisol, aldosteron,
 - Marg: Adrenalin/noradrenalin
- **Nyre**
- **Gonader**
 - Han: Testosteron, inhibin
 - Hun: Østrogen, progesteron, inhibin
- **Fettvev**
 - Leptin

Hypothalamus og hypofysen

Koordinering av endokrin signalisering i vertebrater foregår i **hypothalamus**. Nerver fra ulike deler av kroppen (inkl. hjernen) går inn i hypothalamus, som setter i gang en hormonrespons. Signaler fra hypothalamus går til **hypofysen**, som er ca på størrelse med en bønne. Hypofysen er litt spesielt oppdelt:

- **Baklappen** er et «utvekst» av hypothalamus, der aksoner fra hypothalamus går rett inn. Aksonene produserer neurohormoner som slippes ut direkte i blodårer som går gjennom baklappen.
- **Forlappen** stammer fra ganevev og dannes av en invaginering av dette kalt «Rathke's pouch» under embryoutviklingen. Den syntetiserer og sekreterer hormoner i respons på hormoner fra hypothalamus.

Baklappen, eller **nevrohypofysen**, sekreterer **ADH** (antidiuretisk hormon) og **oxytosin**. De to hormonene er neurohormoner som produseres i neurosekreterende nerveceller i hypothalamus før de vandrer langs aksonene og lagres i baklappen. De slippes så løs av en stimulus fra hypothalamus.

Forlappen, eller **adenohypofysen**, sekreterer hormoner som påvirker andre endokrine vev og kjertler. Hypothalamus frigjør hormoner til forlappen som enten er et «**releasing hormone, RH**», eller et «**inhibiting hormone, IH**». Disse vil igjen føre til at forlappen slipper ut/stanser utslipp av et bestemt hormon. De neurosekreterende cellene i hypothalamus som påvirker forlappen «direkte» har aksoner som sekreterer nær et kapillærnett. Kapillærnettet går over i vener, men går så over i et nytt kapillærnett i forlappen. Dette kalles for et **portåresystem**, og gjør at hypothalamus og hypofysen har en form for «direkte tilkobling», dvs at det trengs svært få hormoner fra hypothalamus for å aktivere hypofysen fordi hormonene ikke «vannes ut» i sin ferd gjennom blodet.

Hormoner fra forlappen kalles **trofiske** hormoner fordi de egentlig sender en beskjed fra hypothalamus til målorganet, forlappen er bare en «veiviser». Dette fører til en kaskadeeffekt, typ: Hypothalamus hormon → Hypofyse hormon → Endokrint organ hormon → Effekt på målcelle

Noen RH og deres effekt:

- **CRH** (corticotropin) → **ACTH** (adrenocorticotropt hormon)
- **TRH** → **TSH** (tyroideastimulerende hormon)
- **GHRH** → **GH** (growth hormone)
- **GNRH** → **FSH + LH**

Stressresponsen

Stressresponsen er et genialt system som ligger til grunn for alle arters overlevelse i en «spis eller bli spist»-verden. I hypothalamus sitter det en nervenukleus (samling av cellekropper/dendritter av nerveceller) kalt PVN, eller **paraventrikulære nukleus**. Dette er spesielt aktivt i forbindelse med stress, og har aksoner som både går inn i baklappen og til portåresystemet mot forlappen. PVN tar inn og behandler informasjon fra indre organer og hormoner.

Binyrene er et sentralt sekretorisk organ i forbindelse med stressresponsen. Den er delt opp i to lag, **korteks** (bark) og **medulla** (marg). Korteks er igjen delt i tre lag:

- **Glomerulosa**: Består av celler orientert i «sirkler», eller «bildekk».
- **Fasiculata**: Består av rette, organiserte celler.
- **Reticularis**: Består av celler som er «vev» inni hverandre.

Det som er jævlig interessant med binyrene er at de, på samme måte som hypofysen, består av en endokrin og en nevroendokrin del. Medulla består av omdannede **postganglionære** nerveceller fra den sympatiske delen av sentralnervesystemet. Felles for de sympatiske, postganglionære cellene er at de bruker **noradrenalin** som neurotransmitter, og dette forklarer hvorfor medulla skiller ut disse stoffene.

Hormonene vi er ute etter er **adrenalin**, og **noradrenalin** produsert i medulla, **aldosteron** fra glomerulosa, og **cortisol** fra fasciculata.

- **Aldosteron** (et mineralcorticoid) har en funksjon i reguleringen av den osmotiske balansen i kroppen. I respons på økende aldosteronnivå vil nyrene ta opp mer vann og natrium, som igjen øker blodvolum og blodtrykk.
- **Cortisol** (et glucocorticoid) er et av stoffene som produseres i reaksjon på ACTH-utslipp fra hypofysens forlapp. Hormonet stimulerer til **glukoneogenesen**, dannelse av sukker fra ikke-karbohydrater, og fører til nedbrytning av muskelproteiner til aminosyrer, som omdannes til mer sukker i leveren.
- **Adrenalin/noreadrenalin** (katekolaminer) aktiverer og endrer sirkulasjonen for at vi skal få alt dette sukkeret rundt i kroppen for rask energi. Adrenalin stimulerer til økt hjerterytme og økt slagvolum slik at minuttvolumet går opp som faen, og øker oksygenopptaket i lungene. De har også en effekt på vasodilasjon/konstriksjon for å shunte blodet til de organene som **virkelig** trenger det (muskler, hjerne, hjerte).
 - o De bidrar til nedbrytning av glykogen i lever og muskler, samt fettsyrer fra fettceller. Glukosen og fettene brukes som energi av cellene.

Ved å se på grafen for hormonkonsentrasjoner av adrenalin og kortisol i forhold til når stressoren inntreffer vil man se at adrenalin frigjøres med **en gang** som en boost, mens kortisol er mye tregere. Dette er fordi adrenalin lagres i medulla og er **nevrohormoner**, de slippes ut i nerverespons! Det går en preganglionær nervecelle fra CNS direkte inn i medulla, som stimulerer de omdannede postganglionære cellene den består av til utslipp. Cortisol må begynne produksjon, og gjør ikke det før ACTH fra hypofysen når binyrebarken.

Ved gjentatt stress vil man se en nedgang i stressresponsen. Dette kalles **habituering** og er plastisitet. Det kan være en viktig tilpasning. Det er allikevel noen typer stress som aldri tilpasses, og det er livstruende skader som for eksempel blødninger.

Fordøyelsessystemet

Ved inntak av mat vil tenner, tunge og kjevemuskelatur kna maten til mindre biter. **Spyttkjertlene** sekreerer spytt, som inneholder enzymet amylase for å bryte ned stivelse og glykogen. Ballen med mat formes til en **bolus**, som føres mot svelget og spiserøret av tungen. I spiserøret fører peristaltiske bevegelser maten ned til magesekken. I magesekken bryter **magesyre** maten ned videre. Magesyre består av **pepsin** (bryter ned proteiner) og **saltsyre** (fucker ECM). Pepsin fungerer best i lav pH, som saltsyren gir.

- Magesyre bryter ikke ned celle som lager det fordi det lages inaktivt i to komponenter først i magens **gastriske kjertler**
 - o **Chief cell**: Skiller ut inaktivt **pepsinogen** som konverteres til pepsin av HCl!
 - o **Parietalcelle**: Pumper H⁺ ut av lumen samtidig som den sekreerer Cl⁻, kombineres til HCl i magehulen
 - o **Slimcelle**: Skiller ut beskyttende slim til epitelvevet i magesekken. I tillegg fornyer epitelvevet seg hver 3. dag
- G-celler i mageveggen produserer hormonet **gastrin** i parasympatisk respons. Gastrin stimulerer produksjon av magesyre.

Maten går videre til tolvfingertarmen. Det er faktisk her mesteparten av nedbrytningen av makromolekyler foregår. Innholdet fra magen blandes med utskillelser fra pankreas, lever og galleblære, samt fra selve veggen i tolvfingertarmen.

- **Pankreas** produserer HCO₃⁻ for å gjøre innholdet pH 8. Den skiller også blant annet ut enzymene **trypsin** og **chymotrypsin**, **pankreatisk amylase**, **nuklease** og **lipase**
- **Leveren** produserer også galle (vann + gallesalter), som er viktig for emulsjon og absorpsjon av fettstoffer. Galle lagres og oppkonsentreres i galleblæren.

I tynntarmen er det epitelvevet som står for sekresjon av flere enzymer, blant annet **sukrase**, **maltase** og **laktase**. Det er allikevel her mesteparten av absorpsjonen foregår, mens peristaltiske bevegelser dytter maten fremover. Absorpsjon er svært effektivt i tynntarmen på grunn av en funksjonell organisering av folder. Foldene har flere små innfoldninger kalt **villi**, der hver celle igjen har små projeksjoner kalt **mikrovilli**. Dette gir en svært stor **aborbsjonsoverflate**. Opptak av ulike næringsstoffer foregår enten passivt eller aktivt. Ulike GLT-transportere vil for eksempel pumpe inn ulike karbohydrater.

I alle villi går det blodårer i et snøre som næringsstoffene diffunderer/pumpes inn i. De returnerende blodårene fra tarmen samles i **vena porta**, som fører direkte til leverer. Dette gjør at giftstoffer kan skilles ut, samt at det kan oppkonsentreres og reguleres av leveren selv. Fettsyrer og monoglyserider går inn i lymfekanalen via **lymfekapillærer**, der de dekkes av fosfolipider og proteiner og danner **chylomikroner**, som er vannløselige. Lymfen tømmes ved kragebeinet. I tynntarmen foregår det også store mengder ved **vannabsorpsjon**. Dette foregår passivt ved at ioner pumpes ut av tynntarmen.

I **tykktarmen** deles gangen i en T, der den ene delen fører ut mot anus og den andre til **cecum**. I cecum finner vi tarmflora som er viktig for å bryte ned stoffer som proteiner og cellulose. Appendiksen **kan** være viktig som en «lager» for tarmflora. Resten av tykktarmen står for mer absorpsjon av vann og oppkonsentrasjon av avføring.

Hormonell kontroll

Siden vi ikke trenger kontinuerlig fordøyelse aktiveres hvert prosesseringssteg av at mat når en ny del av fordøyelseskanalen. Når mat når magen **strekker det mageveggene**, og strekksensorer i det perifere nervesystemet fører til utslipp av hormonet **gastrin** fra **g-celler** i magesekken. Gastrin sirkulerer en hel runde i blodet og stimulerer chief- og parietalcellene.

Celler i veggen til tolvfingertarmen registrerer tilstedeværelse av aminosyrer og fettsyrer. Veggen reagerer med å slippe ut fordøyelseshormonene CCK og **sekretin**.

- **CCK** (cholecystokinin) stimulerer pankreas til å slippe ut enzymene sine, samt galle fra galleblæren.
- **Sekretin** stimulerer pankreas til å slippe ut HCO₃⁻ for å nøytralisere mageinnholdet.

Hvis det er mye fett vil det automatisk bli produsert mye sekretin og CCK. Dette virker igjen negativt på magesekken, som vil jobbe tregere med maten for å fordøye den bedre.

Blodsukkerregulering

Hjernen og sentralnervesystemet er **obligate** glukoseforbrukere. Det er også svært viktig for karbonskjelettene som brukes i biosyntesen, og det gir mening at det er jævlign viktig. Normalt blodsukkernivå er 70-110 mg/100ml som tilsvarer ~100mg%

Homeostasen til glukose er et resultat av den antagonistiske effekten av **insulin** og **glukagon**, som produseres i pankreas. Der sitter det «**islets og langelhals**» bestående av alfa, beta og gammaceller (de siste der gir du faen i).

- **Insulin** fra betaceller trigger opptak av glukose til cellene slik at blodsukkeret går ned
- **Glukagon** fra alfaceller trigger utslipp av glukose gjennom nedbrytning av blodsukkerlagre.

Det er cellene i pankreas som detekterer blodsukkernivået i blodet. Når blodsukkernivået går opp vil **betaceller** i pankreas produsere insulin, som stimulerer omtrent alle celler til å ta opp glukose (unntatt hjerneceller/CNS, de tar opp uansett). Når det er for lavt vil **alfaceller** i pankreas sekretere glukagon slik at slik at glykogenlagre brytes ned.

Ved å studere grafen for glukoseinnhold ser man at det ved inntak av glukose kommer en «spike» av insulinproduksjon. Dette er fordi noe insulin lagres slik at det kan reagere med en gang. Det påfølgende buen er en stødig produksjon av insulin så lenge det er nødvendig, frem til nivået synker.

Insulin promoterer glukoseopptak i cellene ved å feste seg på insulinreseptorer på målcellene. Dette skaper en signalkaskade som stimulerer cellene til å produsere mer av GLUT4-transporteren, som gjør at det går mer glukose inn i cellen. GLUT4 virker bare en gang per glukosemolekyl, og man finner disse først og fremst i hjerte- og muskelvev, samt adipøst vev. I tillegg til dette er insulin en sterk promotør at proteinsyntese i cellene det virker på. I fettceller vil insulin også øke aktiviteten til lipoprotein-lipase, som stimulerer til nedbrytning av fettsyrer. Insulinmolekylet produseres som en aminosyrekjede med en ABC-del, men det men B klippes bort før det blir aktivt.

Glukagon lever kortere enn insulin, ca 3-4 minutter mot insulin sine 6-7 minutter. Glukagon stimulerer de ulike glykogenlagrene i kroppen (hovedsakelig lever og muskler) til å bryte ned

glukosen og slippe den løs i blodet. Disse celler fyller på glykogenlagrene via **glukoneogenese**, som er en svært energikrevende prosess.

Sluttmessig er det viktig å si at alt dette betyr at det er raten av insulin og glukagon som bestemmer om glukosen lagres til glykogen, eller om glykogen brytes ned til glukose. Når man spiser **proteiner** slippes det ut både insulin og glukagon samtidig! Effekten deres kansellerer hverandre for å sørge for at aminosyrene brukes til proteinsyntese.

Den entero-insulære akse

Hvis man gir kroppen glukose intravenøst i stedet for oralt vil man se noe rart, og det er at det produseres sykt mye mindre insulin! Hvis man ser på produksjonen av **GIP**, eller **gastric inhibitory protein**, vil man se at produksjon av dette skaper en boost i insulinivået! **GIP** er et hormon som produseres av **K-celler** i tynntarmveggen og er **inkretiner**, hormoner som booster betacellenes produksjon av insulin 😊

Diabetes kommer i to varianter:

- IDDM (type 1): Insulin-dependent-diabetes-melitus: Årsaken er at betacellene er FUCKED
- NIDDM (type 2): Non-insulin-dependent-diabetes-melitus: Årsaken er at betacellene produserer mindre insulin eller at målcellene ikke lenger reagerer på insulinet.

Kua, dagros,

Flermager er en svært spesialisert tilpasning til en plantebasert kost. Eksempler er både ku og sau. Kuen har fire ulike mager:

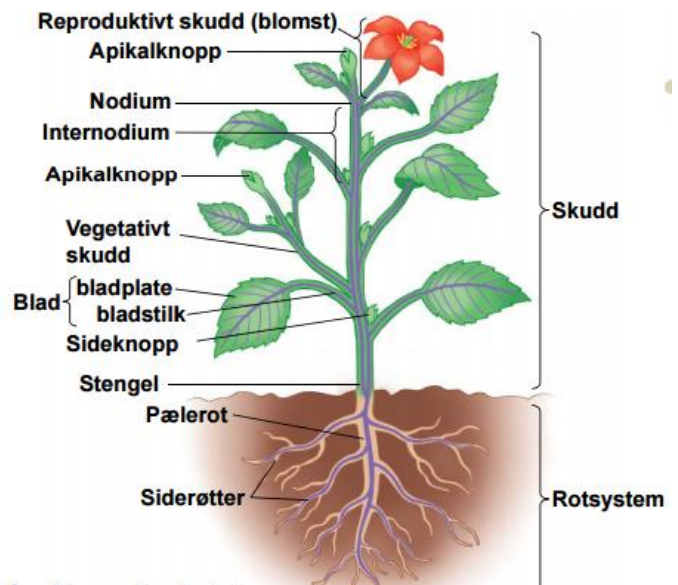
1. Tygget mat går først inn i «vommen», den første av formagene. Her bor det hauger med bakterier og bryter ned cellulosen. Materialet går videre til **nettmagen**, der det også brytes ned av bakterier (de følger jo med liksom).
2. Kuen gulper opp drøvet fra nettmagen og tygger videre for å øke bakteriell nedbrytning. Nam nam.
3. Det tyggede drøvet passerer videre inn i **bladmagen**, der det foregår opptak av vann.
4. Maten sendes videre til **løpemagen**, der det foregår nedbrytning av næringsstoffer. Dette tilsvarer vår vanlige mage, pH på ca 2-3. Bakteriene er her en del av kosten.
5. Maten sendes til tynntarmen for mer nedbrytning og opptak.

Plantefysiologi

Kapittel 35: Plant structure and growth

- **Organ:** Sammensetning av flere typer vev som utfører ulike funksjoner
- **Vev:** En sammensetning av en eller flere cellyper som utfører bestemte funksjoner

Planter er bygget for å kunne trekke det de trenger fra både jorden (vann og mineraler) og området over den (CO₂ og sollys). Som et resultat former den et **rotsystem** og et **skuddsystem**. Rotsystemet avhenger av fotosynteseprodukter, mens skuddsystemet avhenger av vann og mineraler.



Røtter

- Forankring, absorpsjon og lagring (opplagsnæring)
- **Kimrot:** Første rot som dannes, utvikler seg til **hovedrot**
 - Forgrenes seg til **siderøtter** for økt absorpsjon og forankring
- **Pælerotsystemet** er en stor «hovedrot» med siderøtter som mange store planter (dikotyle!) har
 - Den utvikler seg gjerne fra kimroten
 - Krever mye energi for å lage, men gir fordeler mtp høyde, struktur og absorpsjon
 - Absorpsjon er kun fra siderøtter
 - Kan brukes til lagring.
- **Forgrenet rotsystem** er vanlig hos små og krypende planter (monokotyle!)
 - Kimroten dør tidlig, **adventivrøtter** utvikler seg fra stengel eller blad i stedet!
 - Nye siderøtter utvikles fra adventivrøttene, som igjen får nye siderøtter
 - Gjør det vanskeligere å trekke dem opp
 - Hindrer erosjon
- **Rothår** dannes mot rotspissen og øker dermed absorpsjon nær tuppen av roten, der det meste av dette foregår.
- De aller fleste røtter fra terrestriske planter inngår også **mychorrhizaforhold**.

Røtter med spesialiserte funksjoner:

- **Støtterøtter** hos for eksempel mais er adventivrøtter (mais er enfrøbladet, husker du?) som vokser litt over bakken og rundt planten for struktur og støtte
- **Lagringsrøtter** hos for eksempel sukkerroe lagrer næring og vann
- **Ånderøtter** (pneumatoforer) finnes hos mangrovetrær og vokser agravitropisk for å få tak i oksygen ved lavvann
- **Luftrøtter** vokser mot eller med gravitasjonen og kan ha ulike egenskaper

- **Brettrotter** er vanlig hos tropiske trær. Røttene er svakt utviklet fordi jordsmonnet er fuktig, og de er derfor «kjølformet» for å gi støtte på den måten.
- **Klatrerøtter** utvikles på skyggesiden av skudd og fester seg på trær og murer for at planten kan klatre oppover

Stengelen

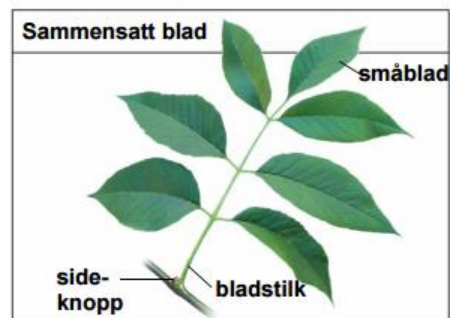
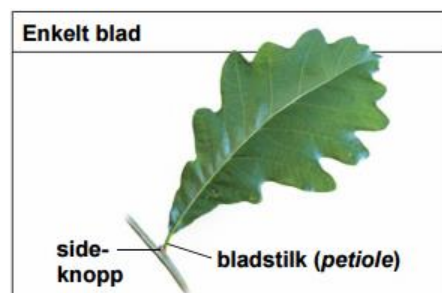
- Holde planten oppe og føre bladene i retning lyset
- Bære reproduktive organer
- Noe fotosyntese hos noen arter («grønne stengler»)
- Består av **noden**, bladknuter der bladene er fester
- **Internodier** er segmenter av stengel mellom nodene
- **Apikalknoppen**, aka «skuddspissen» skaper elongering av planten
- **Sideknopper** er strukturer mellom bladstengel og stengel som kan bli en ny sidegren, en ton eller en blomst.

Stengler/stammer med spesialiserte funksjoner forveksles ofte med røtter:

- **Rhizom** (jordstengel) er et skudd som vokser like under jordoverflaten. Vertikale skudd vokser fra sideknopper på den.
- **Stolon** (utløper) er horisontale skudd langs bakken til vegetativ formering. Adventivrøtter og knopper dannes, og ny plante kan leve uavhengig fra «moren».
- **Knoll** er store endestykker av rhizomer eller stoloner som brukes til å lagre næring. Adventivrøtter dannes ved nodene og det kan komme nye planter fra knopper.
- **Korm** er et vegetativt formeringsorgan som består av en eller flere **internodier**
- **Klatreranker** har blader på stammen sin som forveksles med røtter
- **Lagring av vann** som hos kaktusen eller baobabtreet.

Bladet

- Viktigste fotosynteseorgan
- I tillegg: Sprer/beskytter mot varme, driver gassutveksling og beskytter mot patogener og planteetere
- Siden det foregår stor trade-off her varierer blader mye i form (hår kan beskytte, men hindrer gassutveksling feks)
- **Petiol**: bladstilk som fester bladet til en node på stengelen



Blader med modifiserte funksjoner

- **Sukkulente**: Vannlagring i bladet
- **Skyggeblader**: Maksimerer lysopptak
- **Flytende**: Som hos vannliljer for eksempel.
- **Farget dekkblad**: Tiltrekke insekter
- **Klatretråder**: Fysisk støtte
- **Pigge**: Beskytte (pigge og torner kan komme fra både stengler og røtter tho)

- **Lagring:** Hos løk er bladene modifisert til å lagre næring og vann
- **Rovblader:** Fanger og spiser insekter (husk at planten fremdeles driver fotosyntese)
- **Reproduksjon:** Kall «livsblad», produserer små planter med røtter i bladkanten.

Plantevev

Planteorganene nevnt over består av et tre vevssystemer: **Hudvev** (dermalt), **ledningsvev** (vaskulært) og **grunnvev**. Disse finnes sammenhengende gjennom planten.

Dermalt vev, epidermis, er hos ikke-vedplanter ett celledag tykt og ofte dekket av kutikula for å hindre vanntap. Det er «første skanse» mot fysisk skade og patogener. Hos vedplanter erstattes dette av **peridermen** i eldre områder av stengel og røtter.

- Begrense vanntap
- Regulere gassutveksling (spalteåpninger)
- Vann- og næringsabsorpsjon
- Utsondring (sekresjon)
- Beskyttelse og forsvar (trikomer)

Vaskulært vev, ledningsvev, transporterer vann og stoffer, og gir mekanisk støtte.

- **Xylem (vevrør, vedvev):** Leder vann og mineraler fra rot til skudd
- **Floem (silrør, silvev):** Sukker og større molekyler fra **source** (produsert) til **sink** (der det trengs)
- Ellers: Struktur, kommunikasjon, lagring av avfallsstoffer, energitransport.
- I røtter kalles ledningsvevet **sentralsylinder** (stele)
 - Hos dekkfrøede røtter: Kompakt og sammenhengende vaskulær sylinder av begge ledningsvevtyper
 - I stengel og blad: **Ledningsstrenger**, strenger av buntet xylem og floem

Grunnvev er hverken vaskulært eller dermalt

- Innenfor ledningsvevet kalles det for **marg** (typ innerst i sylinderen), mens utenfor kalles **cortex**
 - Energi- og avfallslagring
 - Fotosyntese og metabolisme
 - Støtte
 - Forsvar
 - Litt transport

Planteceller har flere ulike spesialiseringer både struktur- og funksjonsmessig som har blitt oppnådd gjennom cellulær differensiering.

Men først: Hva er **sekundær cellevegg igjen**? Den er veldig vanlig i xylem, og dannes innenfor primærveggen. Den inneholder cellulose og andre polysakkarider, og gjør cellen stiv og sterk. De er impregnert med hydrofob ligning (polyfenol), som gjør de viktig i vedrørselementer (som frakter vann). Transport skjer gjennom linsesporer, og det er ikke identifisert noen strukturelle proteiner eller enzymer. Ved er 98% 2. cellevegg.

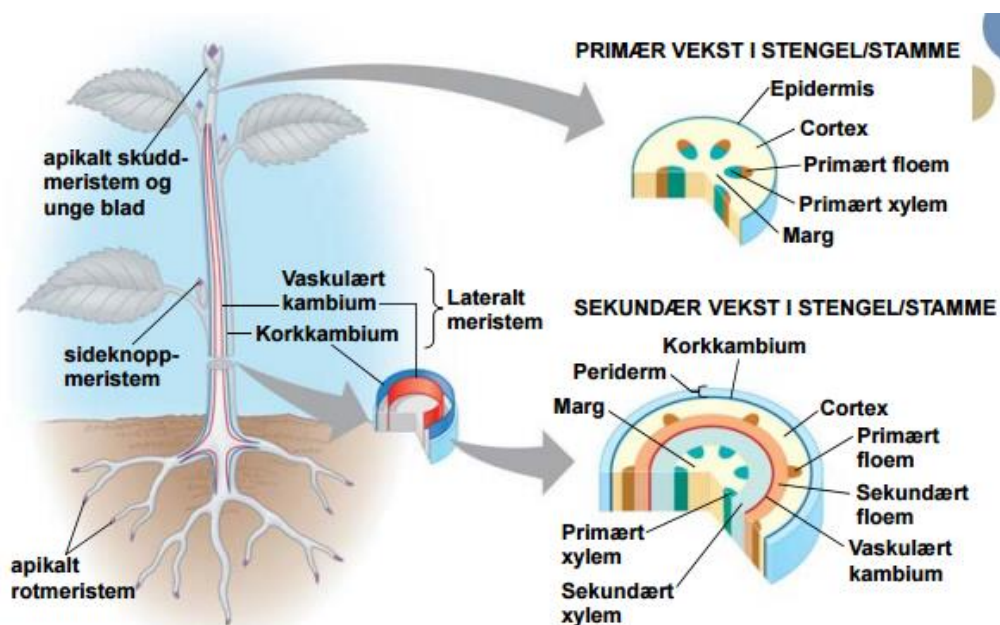
- **Parenkymceller** har tynne, fleksible primærvegger og mangler sekundærvegger. De har en stor vakuole og utfører mesteparten av en plantes metabolske funksjoner. Noen av disse i røtter og stengel lagrer stivelse i plastider. Fruktkjøtt er som regel disse cellene. Spesielt for disse er at de **er lite spesialisert**, og spesialiserer seg for reparasjon for eksempel. Man kan gro en hel plante fra en slik celle.
- **Kollenkymceller** er gruppert i strenger og støtter opp nye deler av planten, slik som petioler og stengel. De har ujevne, tykke cellevegger som er fleksible nok til å ikke hindre plantevekst og samtidig gi støtte. Unge plantedeler har ofte mange av disse rett under epidermis.
- **Sklerenkymceller** er skikkelige støtteceller som er mye sterkere enn kollenkymceller. De har en tykk sekundær cellevegg med **lignin**, en sterk polymer. Disse cellene finner man der planten har sluttet å vokse, og de er døde som modne. «Skjelettene» deres holder planten oppe og støtter den. De er ikke fleksible, slik som kollenkymcellene.
 - **Sklereider:** Boksete, irregulært formet med tykke, lignifiserte sekundærcelevegger. Nøtteskall, frøskall og pærehud.
 - **Fibre:** Avlange, fibrøse og gruppert i strenger.
- **Cellene i xylem** er avlange, leder vann, døde når modne og kommer i to typer. Når cellen dør etterlate de tykke veggene et rørsystem som vann kan renne gjennom. De har
 - **Trakeider** finnes i xylem i alle vaskulære planter. De er lange, spisse, har tynnere vegger og er knyttet sammen med **linseporer**. Primærveggen deres gjenstår etter død.
 - Vann går fra celle til celle lateralt gjennom «pits», der det ikke er sekundær cellevegg til stede = mindre motstand.
 - **Linseporen** er en slags «ventil» i pits for å utveksle vann
 - **Vedrørselementer** er knyttet sammen ende-til-ende med enkeltporer og perforeringer, der primærveggen er fjernet. De fleste dekkfrøede, noen nakenfrøede og frøløse vaskulære planter har dette.
- **Cellene i floem** er i live som voksne, men de mangler organeller! Som resultat har de en **følgecelle** som forsørger begge cellene med kjerne og ribosomer gjennom plasmodesmata.
 - I dekkfrøede planter transporters sukker gjennom **sivrør**, kjeder av **sivrørselementer** (+ følgecelle)
 - Mangelen på innhold øker transport gjennom dem.
 - Endevegger kalt **sivplater** mellom cellene har porer som fasiliterer transporten gjennom sivrøret.

35.2: Forskjellige meristemer genererer nye celler til primær- og sekundærvekst

Meristemer er uspesialiserte vev som kan dele seg evig så lenge forholdene ligger til rette; som et resultat av dette har planter **åpen vekst** (indeterminate growth). Det finnes derimot noen planteorganer (blader, torner, blomster) som slutter å vokse når en viss størrelse er nådd, dette kalles **begrenset vekst**.

Apikalmeristemer er ansvarlige for plantens **primærvekst**, dvs. vekst i lengde. De befinner seg i tuppene av røtter og skudd. Hos ikke-vedplanter skaper dette mesteparten av veksten i planten. Hos vedplanter finnes det derimot **lateralmeristemer** som skaper vekst i tykkelse, kalt **sekundærvekst**. Lateralmeristemer er sylindre av delende celler:

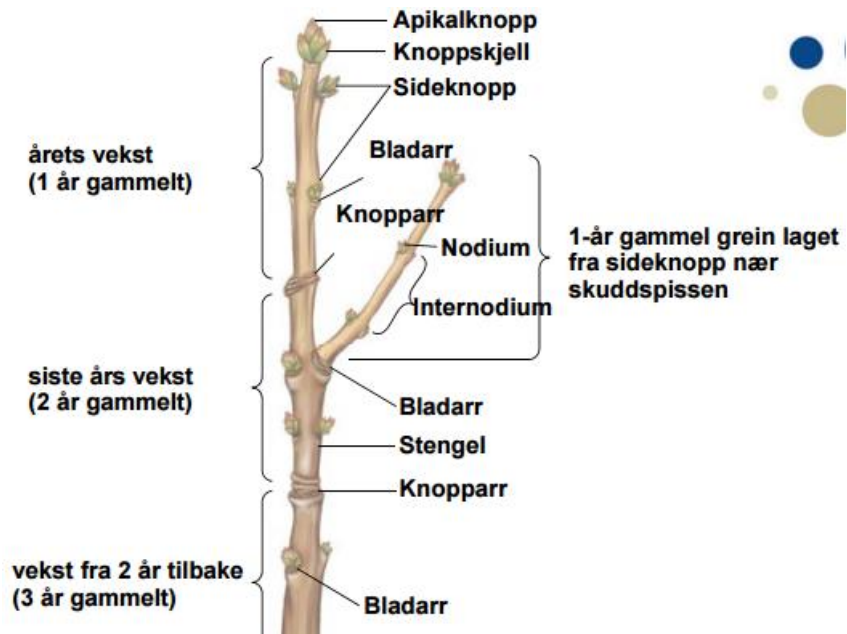
- **Vaskulært kambium:** Lager sekundært vaskulært vev kalt sekundært xylem (aka treverk) og sekundært floem
- **Korkkambium:** Erstatte epidermis med periderm



Figur 35.11

Meristemceller deler seg ganske ofte. **Initialceller**, eller **stamceller** forblir i meristemet for å dele seg i nye celler (totipotente), mens **avlede** celler spesialiseres i ulike funksjoner i det modne vevet.

I en kvist kan man se hvordan primær- og sekundærvæksten har vært. En apikalknopp med knopp skjell som beskytter meristemet hviler på toppen. Sideknopper etterlater bladarr ved hver node, og ut av disse kan det fremdeles sitte knopper, eller de kan ha vokst til en ny grein. Knopparr synes best fordi alle knopp skjellene falt av.



Konsept 35.3: Primærvækst øker lengden i røtter og skudd

Primærvækst er ganske forskjellig i røtter og skudd, til tross for at de begge starter fra celler laget av apikale meristemer.

Primærvækst i røtter

- Rotspiss er dekket av en **rothette** som beskytter og sekreterer et oljeliknende stoff
- Vekst foregår bak denne i tre overlappende områder:
 - Delingssone: Apikalmeristemet og avlede celler produseres
 - Elongeringssone: Cellene vokser og strekker seg, fører til vekst av roten.
 - Differensieringsonen: Cellene spesialiserer seg og modner
- Primærvæksten produserer epidermis, grunnvev og vaskulært vev
- Hos dekkfrøede planter er sentralsylinderen **en vaskulær sylinder**
 - **Dicoter:** Xylem er «stjerneformet» (et kryss) med floem mellom dette
 - **Monocoter:** Midten er uspesialiserte parenkymceller med en ring av alternerende strenger av xylem og floem rundt.
- **Grunnvevet** i røtter (som regel parenkymceller) finnes i **cortex** og lagrer karbohydrater og transporterer vann og salt fra rothår til midten av roten.
 - **Endodermen** er det innerste laget av cortex og regulerer selektivt hva som går inn i sentralsylinderen
- **Pericycler** er et område med meristemaktive celler rett innenfor endodermen, det er her laterale røtter dannes fra. Røtter dytter seg gjennom cortex og epidermis.

Primærvekst i skudd

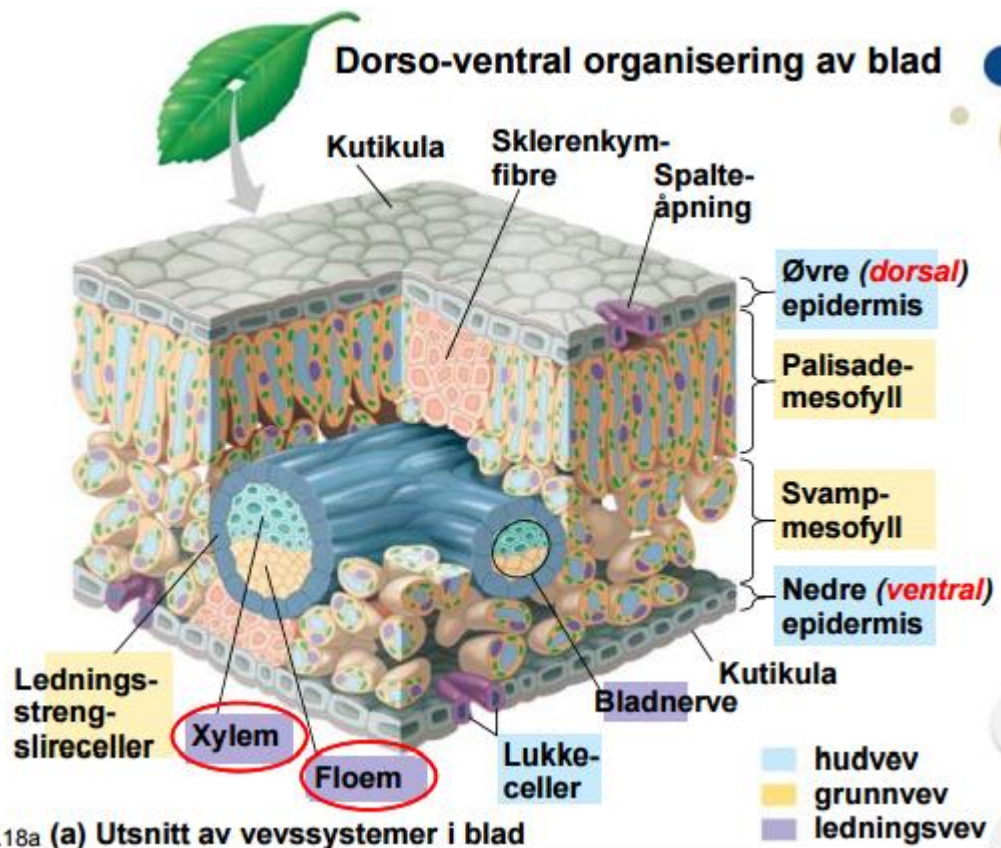
- Apikale skuddmeristemer er kuppelformede samlinger av celler ved skuddspissen
- Blader utvikles fra **bladanlegg**, og ser ut som små kuhorn på siden. Unge blader er veldig nær hverandre fordi det må foregå vekst i celler i mellomnodene.
- Forgrening stammer fra aktiveringen av **sideknopper** som har egne meristemer.
 - **Apikal dominans:** Hvis et sideskudd vokser for nær et hovedskudd inhiberes det. Hovedskuddet kan fjernes for å få planter som er mer «bushy».
- Noen enfrøbladete planter har meristemaktivitet ved basen av stengel og blad også

Organisering av vev i stengler

- I motsetning til siderøtter som knuser ut av cortex og epidermis fra pericyklen, vokser sidegrener ut av sideknopper på stengelens overflate
- I overgangen mellom skudd og rot går den samlede anordningen av ledningsvev i skuddet over til den samlede vaskulære sylindren i roten
 - **Enfrøbladet:** Xylem og floem er i bunter, men anordnet ganske tilfeldig i stengel
 - **Tofrøbladet:** Xylem og floem er i bunter arrangert i en ring rundt marginen, men xylem som vender mot marginen og floem som vender mot cortex.
- Grunnvevet i stengelen er som regel parenkymceller, men flere planter styrkes av kollenkymceller under primærveksten, samt sklerenkymceller i eldre deler.

Organisering av vev i blad

1. **Epidermis** «avbrytes» av **stomata** (spalteåpninger) som brukes i CO₂ og O₂-utveksling. Transpirasjon (fordamping) foregår også gjennom disse
 - Omgitt av to **lukkeceller** som styrer om de er åpne eller ei
2. **Mesofyllet** er grunnvevet, og er skvist mellom de to lagene epidermis og er som regel spesialisert for **fotosyntese**
 - Mange eudicotyle blader består av to lag:
 - **Palisademesofyll:** Ett eller flere lang med langstrukkede parenkymceller: Disse har heavy fotosyntese
 - **Svampmesofyll:** Ligger under disse lagene, er løsere organisert for å skape en labyrint og et system for gassutvekslingen.
3. **Det vaskulære vevet** går i ett med stengelen og forgreiner seg ut i bladet. Det foregår da en utveksling av vann og mineraler fra xylem og sukker til floem
 - Har også støttefunksjoner i bladet
 - Hver nerve av vaskulært vev er omkranset av en ledningsstrengslirecelle (bundle sheath). Disse er ekstra store i C₄-fotosyntese



35.4: Sekundærvekst øker diameteren i stamme og rot hos treaktige planter

Utviklingen av sekundærvekst har i stor grad bidratt til de mange variantene av planter vi ser i dag. All nakenfrøede planter, samt flere tofrøbladete planter har sekundærvekst, men det er uvanlig hos monocotyle planter. Det er sjelden sekundærvekst i blader. Sekundærvekst består av **vaskulært kambium** som produserer **sekundært xylem og floem** for bedre strømning og støtte. **Korkkambium** produserer et tykt dekke av voksaktige celler for å beskytte planten. Det er viktig å huske at primær- og sekundærvekst foregår samtidig!

Vaskulært kambium og sekundært ledningsvev

- Vaskulært kambium er en sylinder av meristemceller, kun ett cellelag tykt, og produserer både sekundært xylem og floem
- Utvikles fra udifferensierte parenkymceller
 - **I en typisk trestamme:** VK ligger utenpå marginen og primært xylem, men innsiden av primært floem og cortex (se illustrasjon over)
 - **I en typisk trerot:** VK ligger utenfor primært xylem og innenfor primært floem og pericyklen,

- Meristemcellene deler seg og legger til sekundært xylem på innsiden og sekundært floem på utsiden (i tillegg til flere initialceller) = økning i diameter
 - **Forlengete initialceller:** Aksen er parallell med stammen/rot. Produserer:
 - Xylem: Trakeider, vedrørselementer og fibre
 - Floem: Sivrørselementer, følgeceller, sidelengs orientert parenkym og fibre
 - **Kortere initialceller:** Kortere og aksen er orientert 90 grader mot stammen/rot.
 - produserer **margstråler** og **radiale stråler** av parenkymceller som forbinder sekundært xylem/floem og flytter vann og næring mellom dem.
- **Ved** er sekundært xylem og består for det meste av trakeider, vedrørselementer (hos angiospermer) og fibre. Disse cellene har masse **lignin** = styrke og tykkelse
 - **Tidlig ved** laget om våren har sekundært xylem bestående av store celler med tynne cellevegger for god vanntransport
 - **Sen ved** laget rundt sensommer har sekundært xylem med mindre, tykkere celler for bedre støtte
 - **Resultatet** av dette er at man ser **årringer** på trær. Disse kan brukes til å undersøke hvordan forholdene har vært et år (vått, tørt, kaldt etc) ved å se på avstanden mellom ringene
- **Kjerneved** er eldre lag av sekundært xylem som ikke lenger transporterer vann og mineraler. Det er der bare for støtte.
- **Splintved** er de nyere lagene sekundært xylem og transporterer fremdeles.
 - På den måten kan mange trær fortsette og leve selv om de er litt hule inni
- Kun det yngste sekundære FLOEM fungerer i sukkertransport. Sekundært floem akkumuleres ikke i noen særlig grad, det er kun sekundært xylem som blir ved.

Korkkambium og produksjon av periderm

- Epidermis dyttes utover og sprekker under sekundærvækst
- Epidermis erstattes så av vev laget av **korkkambium**
 - Sylinder av meristemceller fra ytre cortex hos stengel/stamme, eller fra pericykelen i røtter.
- Produserer **korkceller** på utsiden som skiller ut **suberin** (voksaktig og hydrofobisk) i veggene sine, og så dør.
 - Danner **peridermen:** Masse beskyttelse fra vanntap, fysisk skade og patogener
- **Korkporer** i peridermen gjør at vev på innsiden får tilgang på oksygen, både hos røtter og stamme. Disse ser gjerne ut som horisontale «snitt» i barken
- Korkkambium splittes ofte av sekundærvækst og blir til vanlige korkceller. Da formes et nytt korkkambium fra cortex eller fra parenkymceller i floem. Sekundærvækst splitter og tørker ut peridermen. **Bark** er alt vev på utsiden av vaskulært kambium, dvs. sekundært floem, primært floem og peridermen (korkkambium og korkceller).

Evolusjon: Forskning på våskrinneblom har vist at ved å sette på vekter rundt stengelen kan man fremtvinge sekundærvekst. Dette tyder på at vektene stengelen bærer kan trigge produksjon av bark.

Kapittel 11: Fotosyntetiske prosesser

- Fotosyntese forsyner jorden med all næring via solen
- Autotrofer (selvforsynte) organismer er produsenter.
 - o Planter er **fotoautotrofe**, men det finnes også **kjemoautotrofe** bakterier
- Man regner med at fotosyntese startet med bakterier som hadde foldet membran med fotosyntetiserende molekyler rundt
- **Endosymbiontteorien** tenker at kloroplasten var en fotosyntetiserende prokaryot beslektet med cyanobakterier, som ble en del av en eukaryot gjennom endocytose.

Kloroplastene

- Har eget DNA som er «uavhengig» av cellen – støtter endosymbiontteorien
- Som regel i **mesofyllceller** (i blader altså), men finnes også i grønne stilker og umoden frukt
- Half million av disse per kvadratmillimeter blad: Ca 30-40 kloroplaster per mesofyllcelle
- Består av en dobbelt membran som omslutter **stroma**
- Tredje membransystem inni stroma kalt **thylakoidene** med **lumen** inni
 - Kan stables til granum, grana i flertall
 - Klorofyllet er inkorporert i thylakoidmembranene inni kloroplasten

Fotosyntese som redoksreaksjon:

- $\text{Energi} + 6 \text{CO}_2 + 6 \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6 \text{O}_2$
 - o Egentlig brukes det 12 vann, men det gis 6 tilbake
- $\text{Energi} + 6 \text{CO}_2 + 12 \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6 \text{O}_2 + 6 \text{H}_2\text{O}$ er mer riktig fordi ALT brukes
- C i CO_2 reduseres til sukker (egentlig en trekarbon)
- H_2O oksideres til O_2 (H_2O splittes og samles så tilbake av andre atomer senere)
- **C i CO_2** starter som veldig oksidert fordi det er sammen med oksygen, mens C i sukker «eier» mer elektronene siden det er bundet til flere H'er = redusert
- **O i H_2O** starter som svært redusert fordi de er bare sammen med H'er, mens O i O_2 må dele = oksydert.

Eksperimenter med isotopen oksygen-18 viste at oksygenet som frigjøres ved fotosyntesen kommer fra vann, og ikke karbondioksidet. Før var det en tanke at planten tok opp karbondioksid og spaltet dette, men det viste seg å være feil. Hydrogenatomene fra vann ligger både i vannet som ble igjen og i sukkeret.

Kjapp oversikt over fotosyntesen: To prosesser med flere steg i hver prosess.

- Lysreaksjonene (foto):
 - **$12\text{H}_2\text{O} + \text{ADP} + \text{P}_i + \text{NADP}^+ \rightarrow 6\text{O}_2 + \text{ATP} + \text{NADPH}$**
 - Skjer i **tylakoidene**
 - Solenergi brukes til å oksidere O og redusere NADP⁺
 - H₂O splittes for å avgi elektroner og protoner (H⁺), O₂ er et biprodukt av dette
 - NADP⁺ aksepterer elektronene fordi de er eksitert av lysenergi
 - **Fotofosforlyring:** Genererer ATP via kjemiosmose (proton-gradient)
- Calvinsyklusen ((bio)syntese):
 - **$6\text{CO}_2 + \text{ATP} + \text{NADPH} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{H}_2\text{O} + \text{ADP} + \text{P}_i + \text{NADP}^+$**
 - Skjer i **stroma**
 - Karbonfiksering: CO₂ bindes til organiske molekyler
 - Energi fra ATP oksideres NADPH og reduserer det fikserte karbonet til et karbohydrat
 - Lysuavhengig reaksjon

Først: Hvordan fæn funker lys egentlig

- Elektromagnetisk energi
- Lys fungerer som partikler ved at fotoner bærer energi
 - Høyere frekvens og lavere bølgelengde – mer energi. Lilla dobbelt så mye som rødt.
- Fotosyntese virker bare med det synlige lyset (pluss litt UV)
- Pigmenter er stoffer som absorberer lys:
 - **Absorbsjonspektre** viser hvilke bølgelengder som absorberes via et spektrofotometer – disse avhenger litt av kjemisk miljø rundt pigmentet
 - **Aksjonsspektrum** viser fotosyntetisk aktivitet opp mot bølgelengder
 - Klorofyll absorberer lilla-blå og rødgult men reflekterer grønt
- Det tilgjengelige lysspekteret utvides av flere pigmenter

Fotosyntetiske pigmenter

- Spesielparet er klorofyll a, og finnes i alle fotosyntetiske organismer
- **Hjelpepigmenter** fanger lysenergi på ulike bølgelengder og overfører til spesielparet
- Alle landplanter og grønne alger har samme blanding:
 - Klorofyll a og b
 - Beta-karoten
 - Xanthofyller (karotenoider) bla. Zeaxanthin, anthoxanthin, violaxanthin.
- Karotenider utvider muligens spekteret, men spiller også en rolle i **fotoinhibering:** De beskytter klorofyllet mot skadelige lysbølgelengder. De finnes også i øyet

- Forskjellige grupper alger har unike blandinger av pigmenter.
 - o Brunalger har egne xanthofyller kalt fucoxanthin
 - o Rødalger har phycobiliner (vannløselige, ikke fettløselig) for eksempel phycoerythrin (rødt) og phycocyanin (lilla).
 - Brukes på dypt vann fordi lyset er helt annerledes.
- En plantecelle har rundt 200-300 klorofyllmolekyler?

Klorofyll består av en porfyrin-ring med en hydrofob fytol-sidegruppe til **forankring** i cellemembranen (i et protein). Ved å modifisere posisjon C7 i en av ringene til klorofyll a fra CH₃ til CHO får du klorofyll b – partielt overlappende absorpsjonsspektrum. Klorofyll har et senter av magnesium.

Eksitasjon av klorofyll: Klorofyllet eksiteres av lysenergien

- Fotonene som absorberes er bare de som har energi tilsvarende forskjellen mellom eksitert- og grunntilstand = unikt absorpsjonsspektrum for hvert stoff
- Når de faller tilbake avgis det som varme og noen ganger lys (fluorescens, fotoner)

Fotosystemet – et reaksjonssenterkompleks som høster lys via andre komplekser

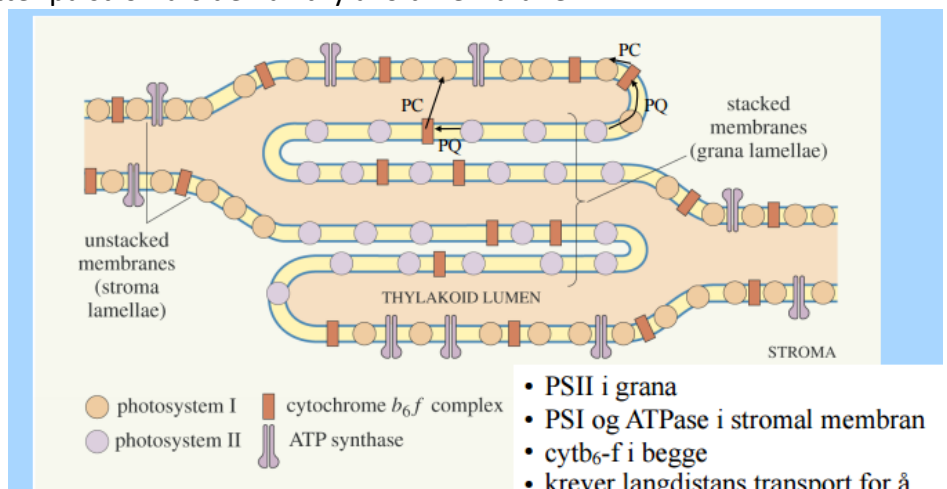
- Klorofyllmolekylene er organisert i thylakoidmembranen med andre små organiske molekyler og proteiner i **fotosystemer** bestående av ca 30 molekyler
- Et reaksjonssenterkompleks omgitt av lyshøstingskomplekser (se illustrasjon)
- **Reaksjonssenterkomplekset** består av **to spesielle** klorofyll a-molekyler og et molekyl som kan akseptere elektroner og reduseres: **primærakseptor**
- **Høstingskompleksene** rundt RSK består av pigmenter som kan være både klorofyll a, b og karotenoider (+ flere varianter av klorofyll etter art)
 - Energi fanges av HK og eksiterer pigment til pigment frem til RSK
 - De spesielle klorofyll a-molekylene har et kjemisk miljø som gjør at de kan overføre et elektron til primærakseptoren i stedet for å eksiteres
 - Uten akseptor blir det kun fluorisering (en flaske med bare klorofyll fluoriserer)
- I thylakoidmembranen ligger **fotosystem II** (oppdaget sist, men fungerer først) og **fotosystem I**.
- Karakteristiske reaksjonssenterkompleks: Bestemt primærakseptor og bestemte, unike klorofyll a-molekyler
 - Fotosystem II: Klorofyll a heter P680 (absorberer 680nm, rødt, best)
 - Fotosystem I: Klorofyll a heter p700 (absorberer rød-gul ++, eller «far red»)
- Klorofyllmolekylene er nesten identiske, men **miljøet** gjør at de eksiteres av litt forskjellig lysenergi
- Lys har ikke nok energi til å flytte elektroner fra vann til NADPH i ett trinn, og det skjer derfor i to trinn. Fotosystem II har ikke nok energi til å redusere Ferredoxin)

Lineær elektrontransport. Tenk på det som en strøm av elektroner, ikke en- og gen.

- Energioverføringen skjer gjennom en strøm av elektroner gjennom fotosystemene og andre molekylære komponenter bygget inn i membranen:
 1. Lys treffer PSII og eksiterer et pigment. Elektronet faller tilbake og avgir energi som eksiterer et annet og så videre, helt til et elektron i P680-paret eksiteres
 2. Elektronet overføres til primærakseptoren, P680⁺ er gjenværende.
 3. P680⁺ er det sterkeste biologiske oksidasjonsmiddelet vi kjenner til – H₂O spaltes til to elektroner, to H⁺ og et oksygenatom av et O₂-evolving complex
 - O₂-evolving complex sitter inkorporert i PSII
 - Elektronene fyller «hullet» i P680⁺
 - H⁺ går inn i lumen
 - Oksygenatomet går sammen med en annen og danner O₂
 4. Feofytin overfører elektronene ned en elektrontransportkjede:
 - PSII → Plastoquinone (Pq) → Cyt b₆-f → Plastocyanin (Pc) → PSI
 - Pq og Pc er svært mobile molekyler begge to
 5. Pq tar opp to elektroner og balanserer disse ved å ha opp to H⁺ fra stroma (PQH₂, plastoquinol).
 - a. Cytb₆ katalyserer overføringen av elektroner fra PQH₂ til Pc – de to H⁺ slippes som resultat inn i lumen.
 6. I PSI har høstingskomplekset eksitert elektroner (slik som PSII) frem til P700 sitt elektronpar – disse overføres til PSI sin primærakseptor. **Elektronhullet fylles av elektroner fra PSII (elektrontransportkjeden)**
 7. Fotoeksiterte elektroner fra primærakseptor i PSI går ned en ny transportkjede gjennom proteinet **ferredoxin (Fd)**.
 - a. Her pumpes ingen protoner = ingen ATP
 8. Enzymet **NADP⁺ reduktase** tar to elektroner fra Fd, en NADP⁺ og en H⁺ fra **stroma**, og danner NADPH til bruk i calvinsyklusen
 - Elektronet bundet til NADPH har nå mye større energi enn H₂O
 - Enzymet sitter på stroma-siden av thylakoidmembranen

Organisering av

fotosystemene: PSII ligger bare organisert i grana (stabler), mens PSI og ATP-ase ligger også i ikke-stablet membran. Cytb₆ ligger derimot plassert i begge. PC må bla flytte elektroner fra cytb₆ ofte ganske «langt» over til en PSI, men PC er vannløselig og kanderfor «hoppe» over til andre deler av membranen.



HVORFOR?

- regulere/balansere distribusjon av lysenergi
- promotere syklisk elektrontransport

Syklisk elektrontransport

I noen situasjoner vil Fd (proteinet) overføre elektronet det fikk av primærakseptoren i FSI tilbake til cytokrom-komplekset i stedet for til NADP⁺-reduktase og dermed produsere ATP slik. Dette produserer ikke NADPH og elektronet fyller hullet til P700 som «vanlig». Hos flere av de fotosyntetiserende bakteriene finnes ikke begge fotosystemene, men har i stedet bare ett som minner om FSI. Da er syklisk elektronflyt eneste måten å overføre energi på. Lilla og grønne svovelbakterier gjør dette, og antas å være etterkommere av de første fotosyntetiserende bakteriene.

Noen grupper, som cyanobakterier og visse eukaryote arter som er testet, kan gjøre begge oppleggene. Det er kanskje en evolusjonær leftover, men ved å stenge av genet som koder for syklisk elektronflyt klarer mange arter seg dårligere i sterkt lys – så det har kanskje effekt. Mangelen på syklisk elektrontransport kan skape for mye NADPH i kloroplasten, noe som skaper et reduserende/surt miljø.

Kjemiosmose i kloroplaster vs mitokondrier

- Elektrontransportkjede pumper protoner gjennom en membran for å skape proton-motiv kraft
- ATP-syntasekompleks i samme membran energikobler diffusjonen til fosforylering av ADP – de er ganske like, men ikke 100%
- Mange av elektronbærerne i transportkjedene er ganske like, og ATP-syntasekomplekset er også ganske likt
- Begge drar nytte av H⁺-gradienten (Kloroplast: Høyt i lumen, lavt i stroma) (Hos mitokondrier: Høyt i mellommembranen, lavt i matriks)
- Hos kloroplaster kommer elektronene fra H₂O, mitokondriene fra organiske molekyler.

ATP og NADPH brukes til å drive Calvinsyklusen. Den katalytiske «knob»-en sitter på stroma-siden. I mitokondriene dannes ATP på innsiden (matriks), der det må fraktes ut med spesielle transportproteiner for å brukes.

Calvinsyklusen

Calvinsyklusen er anabolsk, altså krever energi, for å bygge om CO₂ til sukker. ATP brukes til energi, mens NADPH brukes for å legge til elektronene. Produktet er et tre-karbon sukker kalt **glyseraldehyd 3-fosfat** (G3P). Dette krever at syklusen går **tre ganger**, ett per CO₂-molekyl som inkorporeres

1. **Karbonfiksering:** Hvert CO₂-molekyl fikseres til **ribulose 1,5-bisfosfat** (RuBP) ved hjelp av enzymet **RuBisCO** (ribulose bisfosfat karboksylase oksygenase). Produktet lever kort og splittes i to molekyler **3-fosfoglyserat**. Seks totalt, altså.
2. **Reduksjon:** 6 ATP brukes (fosfoglyserat kinase) til å feste en fosfatgruppe på den ene siden av molekylet slik at den har en fosfatgruppe på hver side: **1,3-bisfosfoglyserat**.

6 NADPH brukes (glyseraldehyd fosfat dehydrogenase) og reduserer molekylet, det mister en fosfatgruppe igjen og blir **glyceraldehyd 3-fosfat** (G3P)

- NADPH reduserer en karboksylgruppe hos 1,3-bisfosfoglyserat til en aldehydgruppe = mer energi
- G3P er et sukker som også dannes i glykolysen ved å splitte glukose, den kan brukes til MASSE GØY (aka triosefosfat)
- Av de seks molekylene G3P som dannes går **bare ett ut av syklusen**, de fem andre behøves for å danne 3 molekyler RuBP

3. **Regenerering a RuBP:** De 5 G3P-molekylene som er igjen omdannes i en serie reaksjoner som bruker 3 ATP til å danne 3 molekyler RuBP. 5x 3-molekyler danner altså 3x 5-molekyler.

Netto her er 9 molekyler ATP og 6 molekyler NADPH brukt per 3 molekyler CO₂. ATP og NADH får planter fra fotosystem II og I, mens G3P-molekylet brukes videre i cellen.

Regenereringsfasen

- 3 RuBP (C5) fra 5 G3P (C3):
- C3 + C3 → C6
- C3 + C6 → C4 + C5
- C3 + C4 → C7
- C3 + C7 → C5 + C5

RuBisCO og karbonfiksering

- Består av 8 underenheter kodet av kloroplastgenomet, og 8 kodet av kjernegenomet.
- 1 mol RuBisCO veier 560 kg
- Fester karbonet i karbondioksid i form av en karboksylgruppe
- Kan ved tilstedeværelse av mye oksygen lage glycolat i stedet (hvis RuBisCO er mer gira på oksygen), dette kan omdannes i en serie (kjipe og krevende) reaksjoner tilbake til fosfoglyserat.

Alternative mekanismer for karbonfiksering

Det er viktig for en plante å kunne balansere fordampning med fotosyntese.

Spalteåpningene er der den får inn stoffer til fotosyntesen, men der er også der det fordamper mest. Når det er varmt lukker cellen spalteåpningene som fører til mer O₂ inni planten fra lysreaksjonene og mindre CO₂. Dette, samt økende temperatur, favoriserer **fotospirasjon**:

C₃-planter heter dette fordi det første produktet er en trekarbonforbindelse. Ris, soya og hvete har dette. Rubisco har evnen til å binde O₂ i stedet for CO₂. Produktet splittes, og et to-karbon (tofosfoglyserat) sendes ut av kloroplasten der peroksisomer og mitokondrier omdanner det til CO₂. Dette konsumerer O₂, produserer CO₂, forbruker ATP og NADH.

- RuBisCO binder 20-25% oksygen ved 25°C og 360 ppm, (men dette er sykt bra med tanke på hvor høy O₂-konsentrasjonen er i forhold til CO₂).
 - Fungerer derimot mye dårligere ved høyere temperatur
- I blader med høy fotosyntetisk aktivitet i varme vil O₂-nivå øke veldig raskt, mens CO₂-nivået vil synke. Dette favoriserer også respirasjon.
- **Hvorfor fotorespirasjon?**
 - Bare fordi? Evolusjon har ikke produsert et fikseringsenzym som kan skille mellom CO₂ og O₂, selv om det burde klare det.
 - Regner med at det er fra en tid med lite oksygen – at rubisco kunne binde oksygen hadde ikke så mye å si på den tiden
 - Forskning viser at planter uten fototranspirasjon tar mer skade av lys, slik at fotorespirasjon fungerer som en slags sikkerhetsventil
 - Fungerer kanskje som en kilde for H₂O₂

C4-planter

- Fikserer karbon med et fire-karbonstoff som første produkt i stedet for ustabil sekskarbon
- Denne formen har utviklet seg **uavhengig** 45 forskjellige ganger og brukes i mange tusen arter i 19 familier. Korn, noen typer gress.
- Åpne, solrike habitater
- Ingen trær gjør dette, men mange gress og starr
- **C4-metabolismen kan ikke skrus på eller av (det kan CAM).**

C4-planter har blader som er **anatomisk annerledes** fra andre:

- Mesofyllceller rundt buntslirecelle (med vaskulært vev helt innerst)
 - Begge er fotosyntetiserende, men bare buntslirecellene driver calvinsyklus (aka har RuBisCO).
 - C4-planter har udifferensiert mesofyll (aka ikke svamp/palisade)
 - Kloroplastene i mesofyll har PEP karboxylase, ingen RuBisCO
 - Mesofyllceller ligger maks 2-3 celler unna buntslirecellene
1. CO₂ bindes til PEP, (fosfoenolpyruvat, 3C) via enzymet **PEP karboxylase** i mesofyllcellen
 - PEP karboxylase har ikke affinitet for O₂ og mye større for CO₂ enn rubisco
 - Omgår fotorespirasjon når stomata er lukket (når CO₂ er lavt inni bladet og O₂ er høyt)
 2. Mesofyllcellen eksporterer produktet (flere ulike, men 4C) inn i buntslirecellen via plasmodesmata.
 3. CO₂ spaltes av (dekarboksyleres) og går inn i calvinsyklusen (via rubisco etc), og pyruvat (3C) regenereres av samme reaksjon.
 4. Pyruvat (3C) transporteres tilbake til mesofyllcellen, der det brukes ATP for å konvertere pyruvat (3C) tilbake til PEP
 5. Buntslirecellen transporterer så sukkeret inn i det vaskulære vevet.

- Buntslirecellene har bare PSI/veldig få grana (som er der PSII er)
 - o Genererer den ekstra ATPen som kreves for å omdanne pyruvat tilbake til PEP
 - o Hindrer at O₂ konsentreres i cellen for å favorisere CO₂-opptak (siden O₂ bare «produseres» i PSII!!)
- Ingen fotorespirasjon i mesofyllcellene fordi de ikke har rubisco en gang!
- Mesofyllcellen bruker altså ATP til å «pumpe» CO₂ inn i buntslirecellen slik at konsentrasjonen av CO₂ alltid vil favorisere binding av CO₂ hos rubisco. Forskjellen mellom mesofyllcelle og buntslirecelle er 1900 ppm (100-2000ppm).

CAM-planter

- Vanlig hos mange sukkulenter i spesielt tørre klima
- Stomata åpnes kun om natten, og holder seg lukket om dagen!
 - o Inkorporerer CO₂ i organiske syrer om natten ved at de lagres i vakuolene til mesofyllcellene
 - o På dagtid vil sollyset igangsette lysreaksjonene, som skaffer ATP og NADPH til calvinsyklusen, og CO₂ frigjøres fra de organiske syrene i vakuolene.
- Dette foregår i samme celle og er ikke separert strukturelt som hos C₄-planter.
- CO₂-fiksering er i to skritt adskilt av tid, ikke rom, slik som C₄
- Stor vannbrukseffektivitet, men veksten kan være tregere
- Forbundet med **sukkulens** hos planter: Stor vakuoler til lagring av organiske syrer
- Veldig mange flere CAM enn C₄-planter, inkludert noen trær!
- CAM kan slå av og på, etter endringer i miljø for eksempel.

Natt:

- Stomata åpner, planten taper vann og absorberer CO₂ fra luften
- Transpirasjon under fuktig og kjølig natt er ikke noe særlig
- PEP karboxylase danner malat fra PEP og CO₂ (som C₄-planter)
- Malat transporteres IKKE ut fra cellene – lagres i vakuoler og senker Ph
- Stivelse brytes ned og brukes som karbonkilde for danning av mer PEP

Dag:

- Stomata lukket, lite til ingen gassutveksling
- Biokjemien går ca motsatt vei: Malat brukes og stivelse regenereres

Sammenlikning av de tre systemene

De bruker ca samme NADPH, men CAM koster betydelig mer ATP. C₃-planter bruker rundt 500 molekyler H₂O per molekyl CO₂. ‘

- C₃ mest effektiv ved under 25C og nok fuktighet
- C₄ har størst fordel i hete omgivelser med mye lys
- CAM har størst fordel i tørre miljøer
-

Lysabsorbering av klorofyll

- Foton med riktig bølgelengde treffer «hodet» på klorofyllmolekylet
- Energi fra fotonet sparker et elektron opp til et høyere orbital, dette gir flere muligheter:
 1. Elektronet kan føres inn i elektrontransportkjeden
 2. Elektronet kan falle tilbake til den originale orbitalen, slik at eksitasjonsenergi blir:
 - a. Overført til et annet molekyl (for eksempel klorofyll)
 - b. Varme (vibrasjon)
 - c. Et nytt foton i form av fluorescens
 - d. Elektronet kan tas opp av et annet molekyl, ofte med kjipe konsekvenser (frie radikaler)
- **Lyshøstingskompleks II:**
 - o Pakket med pigmenter som er orientert ovenfor hverandre på en måte for å maksimere resonansoverføring (resonance transfer)
 - Enormt bra, bedre enn mye annet vi vet om
 - o Flere slike lyshøstingskomplekser i både psl og psII
 - o Fotosystemet fungerer som en antenne eller trakt som fører energien mot reaksjonssenteret.
- Hva skjer hvis primærakseptoren på et visst tidspunkt ikke har mulighet til å ta opp elektroner fra reaksjonssenterklorofyllet (p680, p700)
 - o **Klorofyllfluorescens:** Klorofyll løst i aceton absorberer lys, men kan ikke overføre et elektron til PS. Mye fluorescens fra et blad kan betyde at PS-systemet fungerer dårlig. Dette brukes til å studere fotosyntese og stress.

Lysstress: Lys er uten tvil den mest varierende og viktige faktoren planter må forholde seg til

- o Endrer seg i løpet av dagen, sesongen og med været (skyer etc)
- o Solflekker i tette skoger kan streife over en skyggeplante og knuse den med sykt mye sterke lys enn den er vant til
- Fotosyntesystemet er et høyspenningssystem som må reguleres meget raskt

Hvordan justerer planter lyshøstingsystemet sitt for å optimere fotosyntese?

- **Bladdesign**
 - o Solblader er tykkere for å absorbere mer lys mens det passerer gjennom, samt har mer RuBisCo per klorofyll. Skyggebladene er derimot bredere, og gjerne tynnere for å fange opp mer lys!
 - o Trikomer kan holde på fuktighet, reflektere lys, eller isolere planten
- **Atferd:** Solarsporing (heliotropisme) og unngåelse av lys. Bladstilk bøy seg for å justere
- **Kloroplastbevegelse:** Kloroplaster kan bevege seg til ulike deler av celleveggen i respons på sterkt eller svakt lys. I sterkt lys vil de bevege seg til veggene (oppå hverandre) for å redusere mengden lys som treffer dem.

- **Mobile antennekomplekser:** LHCII kan løsne fra PSII og bevege seg mot PSI for å justere ikke-syklisk til syklisk transport.
- **Varmespredning:** Karotenoider kan ta energi fra eksitert klorofyll og konvertere det til varme. Xanthofyller kan konvertere mellom ulike former:
 - En variant kan overføre energi til pigmenter, en annen er god på å ta opp energi og gjøre det om til varme
- Det finnes også vitamin C og andre antioksidanter som kan «fange opp» og nøytralisere frie radikaler.

Fotoinhibering

- Minsket fotosyntesehastighet etter eksponering til for mye lys
- Skadede proteiner i fotosystemer, som må demonteres for reparasjon
- Fotoinhibering er vanligere i lave temperaturer fordi eksitasjon av klorofyll skjer uansett om det er fittekalddt eller ikke, og da er det mange enzymer som ikke fungerer
 - Dette er en **interaksjon**
 - Flere bartrær skru på xanthofyllsyklusen på vinteren
- Membraner og proteiner tar skade av frie radikaler!

Vannrelasjoner

Vann er viktig for planter i:

- Fotosyntese
- Biokjemiske prosesser (for eksempel hydrolyse)
- Fyllstoff i størrelse/turgiditet
- Transport av næring
- Opprettholde turgortrykk

Vann er **polart**, noe som gir det mange fete egenskaper.

- Polart løsemiddel
- Dissosierer $H_2O \rightarrow OH + H$
- Hydrogenbindinger

Hydrogenbindinger er awesome, fordi det i forhold til molekyler av lik størrelse gjør vann:

- Høyt smelte- og kokepunkt
- Høy spesifikk varme (krever mye energi å varme opp)
- Høy fordamping/kondensasjonsvarme
- Overflatespenning
- Viskositet (altså kleber)
- Lav tetthet i is – flyter
- Kohesjon og adhesjon – svært viktig i planter

Vanns **kolligative egenskaper** (interaksjon mellom vann og løste molekyler) gir:

- Senket frysepunkt
- Økt kokepunkt
- Osmotisk trykk!

Osmotisk trykk er det trykket som skal til for å stanse osmotisk bevegelse av vann over en semipermeabel membran. Det foretrukne enheten her er MPa – megapascal. Osmotisk trykk er direkte proporsjonal med molarkonsentrasjonene av oppløste molekyler og temperatur. $\Pi = n RT$

1 mM = 1 mol /m⁻³, ved romtemperatur vil en 1M løsning ha ca 2.4 MPa osmotisk trykk.

Vannpotensial: Fri energi per volum eller masse av vann i forhold til rent vann ved samme temperatur.

- $\Psi_w = \Psi_s + \Psi_p + \Psi_g + \Psi_m$
- **W – totalt potensial.**
 - o Dette er enten 0 eller negativt
- **S – osmotisk (solute) potensial.**
 - o Alltid negativt!
- **P – trykkpotensial.**
 - o Positivt eller negativt, i xylem er det negativt for eksempel.
- **G – gravitasjonspotensial.**
 - o Jo lenger opp, jo mer positivt. 0 på referanse, 0,01 MPa per meter.
- **M – matrisk potensial.**
 - o Ikke spesielt relevant, bare i «tørre» systemer med hulrom.

Vann strømmer fra områder med høyere potensial (mindre negativt) til områder med lavere totalt vannpotensial.

- En relativ måleenhet som stammer fra sammenlikning av vannpotensial mellom to ulike områder
- Hvis de står på samme høyde kan gravitasjonen for eksempel settes til 0
- Lokalt atmosfærisk trykk, kan settes til 0!
- Ved ingen vannbevegelse kan man anta **likevekt i totalt vannpotensial**

Vannbevegelse gjennom planten

1. Jord til rotxylem
2. Gjennom xylem fra rot til blad
3. Bladxylem til mesofyll
4. Fra mesofyll gjennom stomata til luft

Røtter: I disse må alt vannet osmotisk gjennom endodermcellene.

- **Apoplastisk rute:** Passerer ikke gjennom noe særlige membraner, men diffunderer i stedet gjennom de hydrofile **celleveggene** fra rothårene frem til endodermen.
- **Symplastisk rute:** Går direkte inn i cellene og går fra celle til celle gjennom plasmodesmata.

Den **kaspariske stripen** ligger i celleveggen til endodermcellene. Det hindrer at apoplastiske stoffer diffunderer gjennom, og tvinger de over i den symplastiske ruten. Videre kan stoffene gå apoplastisk eller symplastisk til xylemcellene. Dette filtrerer ut alle ulumskheter fra vannet, slik at det er så rent som mulig og har mulighet til å diffundere oppover så godt det lar seg gjøre.

Hele plantens vannrelasjoner

Natt

Om natten foregår det ingen vannbevegelse i planten. Derfor vil det totale vannpotensiale være likt i alle delene av planten. I **jorden** er det litt tørt og et osmotisk potensial på ca -0.1 Mpa, dette er oppgitt/ikke beregnet. Her teller hverken trykkpotensial (= 0, i luft) eller gravitasjonspotensial. Totalt vannpotensial er derfor bare det osmotiske potensialet.

I rotcellen er det osmotiske potensialet mer negativt på grunn av innholdet i cellen. Dette kan brukes til å beregne trykkpotensialet fordi vi kjenner det totale vannpotensialet, og en positivt turgortrykk tyder på levende, god celle. Inni xylemvevet har vannet passert endodermis og har blitt rent, noe som gir et osmotisk potensiale på ca null (også pga død celle med manglende organer). På nytt beregnes trykkpotensialet til cellen, som stemmer overens med at cellen er død.

I mesofyllcellen i bladet vet vi fremdeles hva det totale potensialet er ($-0,1$, stomata er lukket). Samtidig begynner også gravitasjon å spille inn siden planten er 10m høy, dette betyr et potensiale på 0.1 ($0,01$ per meter). Osmotisk trykk blir målt til -1.0 , noe som gir et trykkpotensial på $0,8$. Dette er good shit, siden planten skal leve tross alt.

Dag

Om dagen **transpirerer** bladene ved at vann fordampes kontinuerlig ut i luften. Dette skaper en transport av vann gjennom røtter, stamme og blad. Derfor kan man ikke anta at det er en likevekt gjennom hele tjanesten, ellers ville ikke vannet strømmet. Det settes en arbitrær, økende verdi som ikke stemmer spesielt godt med virkeligheten. I xylem er det helt rent vann og ingen organeller, så osmotisk potensiale er så godt som null. I rotcellene og mesofyllcellene er derimot osmotisk potensiale tilbake igjen, siden disse har organer etc.

Tørr jord - dag

Når det er tørr jord vil det osmotiske potensiale + matrikspotensial i jorden være høyere, fordi vann har en tendens til å trekke inn i den tørre jorden. Det intracellulære osmotiske potensialet i rotcellene endrer seg ikke noe særlig, men man ser her at det er ganske lite turgortrykk. Øverst i mesofyllcellen ser man hvis luften fortsetter å trekke vann ut av bladet

blir turgortrykket for lavt, og planten begynner å visne. I praksis vil i stedet stomata lukkes, som stanser transpirasjonen og setter systemet i likevekt.

Kohesjon – adhesjonsteori

Drivkraften for transpirasjonen i en plante er en kontinuerlig **negativ gradient** av vannpotensial fra jorden helt ut til luften.

- I **levende celler** opprettholdes det negative vannpotensialet av løste stoffer i cellen, det må være lavt nok til å opprettholde både turgortrykk og vannpotensialgradienten.
- I **xylem** er det først og fremst et **negativt trykktensial** som er hovedkomponenten i vannpotensialet. Dette er fordi vannet inni xylem er under spenning, som er på grunn av vannets kohesive og adhesive egenskaper.
 - o Mens vannet flere steder diffunderer gjennom celler vil det i xylem foregå **bulk flow** drevet av forskjellen i trykktensial. ‘

Planter løfter altså vann til bladene uten å bruke metabolsk energi. Dette gjør den ved å utnytte atmosfærens svært lave vannpotensialgradient og fungere som «sugerør» atmosfæren trekker vann gjennom.

Hydraulisk arkitektur

Xylem er en lavresistensrute fra røtter til blader. Den hydrauliske arkitekturen har utviklet seg slik at motstanden distribuerer like mye vann til alle delene av planten!

Ohms lov: Strømningshastigheten av vann i planten (Kg/time) er proporsjonal til drivkraften og invers proporsjonal til motstanden.

$$F \text{ (hastighet, Kg per time)} = \frac{\text{Delta Vannpotensialgradient (MPa)}}{\text{Motstand} \frac{\text{MPa} * \text{hr}}{\text{Kilo}}}$$

$$F = \text{Delta Vannpotensialgradient} * \text{Konduktanse (C) som er } \frac{\text{kg}}{\text{MPa} * \text{hr}}$$

Inni planten vil **hydraulisk arkitektur** selv regulere vanddistribusjonen inni planten. Den eneste variable motstandskomponenten i planter er **stomata**.

Vedstruktur er det som i størst grad påvirker vanntransportens effektivitet. **Et rør sin konduktivitet er proporsjonal med diameteren i fjerde potens.**

$$C = K * \sum d^4$$

Dette betyr at et stort rør vil lede bedre enn mange små. Allikevel må det foregå en balanse mellom kohesjon/adhesjonskrefter og diameteren av røret. Derfor er det mange små. Dette er en viktig tradeoff pga neste tema: Embolisme.

Embolisme er luftbobler i områder der tensjonen av vanntråder brytes. De blokkerer vanntransport. På grunn av at lavtrykk minsker vannets kokepunkt når det er under tensjon i xylem, det er **metastabilt**, og burde egentlig vært damp. Ved nok tensjon skjer dette, og kan også oppstå når vann fryser. Større diameter gir større sjanse for embolismer, så her foregår det en tradeoff. Embolismer er reversible gjennom noen få mekanismer.

- **Guttasjon** er en mekanisme for å reversere embolismer. Rottrykk driver dette gjennom at vann akkumuleres i planten ved høy jordfuktighet. Trykket dytter vannet ut gjennom spesielle strukturer i bladet.

Stomata kommer i flere former og fasonger, men er allikevel det største skrittet i vanntransportruten. Lukkede stomata har **null** konduktans, og de fungerer dermed som et kontrollpunkt for transpirasjonen. Drivkraften som får dem til å åpne og lukke seg er endringer i det osmotiske potensialet, åpningen drives først av ioner, men opprettholdes av sukrose eller malat over lengre tid.

Tørke – Planter har flere strategier for å hindre at cellene sine blir ikke-turgide.

- **Unngåelse**
 - o *Lukke stomata*
 - o *Justere bladets osmotiske potensial ned*
 - o *Finne vann gjennom rotvekst og dypere røtter*
 - Eksempel på *akklimeringer*, mens det under er **evolusjon**
 - o Kaste blader for å transpirere mindre
 - o Ha dype røtter (noen busker i ørkenen kan ha 50m lange)
 - o Spare vann
 - o Lagre vann (sukkulens)
 - o Være ettårig
 - o Gjenoppståelse
 - o CAM/C4-fotosyntese
- **Tolerans** – Celler fremdeles metabolsk aktive til tross for å være mindre turgide (tørkeplanter)
- Sakte/ingen vekst i tørre perioder
- Noen: Raskt vekst i fuktige perioder

Bladtilpasninger til tørke: Hemme vanntap

- Tykk kutikula
- **Sunket stomata**
- **Epidermale hår**
- **Rullet blad**
 - o Øker avstanden gassene må bevege seg
- Hår eller vokspinner

Hydrenkym: vannlagringsvev, er celler med elastiske vegger. Dette gjør at de taper vann raskere ved endring i turgortrykk, og også kan brukes til å lagre vann. «Buffer» for resten.

Floemtransport

Floemet er designet for å transportere sukker, aminosyrer, hormoner og RNA til de forskjellige plantedelene. Floem flytter dette fra **kilde** (produsent av karbohydrat) til **forbruker**. Da floem også frakter hormoner fungerer det som en kommunikasjonsbane.

- Sukrose = Fruktose + glukose (di)
- Raffinose = Sukrose + galaktose (tri)
- Stachyose = Raffinose + galaktose (tetra)
- Verbascose = Stachyose + galaktose (penta)

Hva som er «hovedsukkeret» i planten varierer og kommer mest an på arten. Det samme gjelder hastigheten på floemsaften.

Struktur

Floem er silrør som består av ulike silrørselementer. Silrørselementene er levende, med de mangler en del organeller for å gjøre transportene enklere. I stedet gjøres oppgaven av **følgeceller** (hos blomsterplanter), som er knyttet sammen med silrøret gjennom plasmodesmata. Hvert silrørselement er koblet sammen med silplater for fri gjennomstrømning av cytoplasma.

- **Mangler:**
 - o Kjerne
 - o Vakuole
 - o Cytoskjelett
 - o Golgi
 - o Ribosomer

Hvordan virker floem?

I xylem drives bevegelsen av vann/mineraler av negativt trykk (tensjon), i **floem derimot**, er det hydrostatisk trykk som driver hele tjanesten. Dette kalles **translokasjon**, og skjer gjennom **lasting** og **lossing** av floem.

1. **Kilden** pumper sukkeret aktivt inn i følgecellen, som diffunderer inn i silrørselementet.
2. Dette får vann fra xylem til å gå inn i elementet via osmose, og trykket fra vannet driver floemsaften nedover røret.
3. Vann går ut av silrørselementet gjennom osmose etter hvert som sukkeret pumpes inn i forbrukeren av nærmeste følgecelle.
 - a. Dette etablerer gradienten
4. Silplater øker resistensen betraktelig slik at opprettholdelse av gradienten lar seg gjøre.

Her skjer det en strøm **mot** vannpotensialet, dette er fordi det ikke er snakk om diffusjon, men **bulk flow!** Dette kalles **trykkstrømshypotesen**.

- Bevis: Kjølning av stilk hindrer ikke floemtransport

Floemlastning kan skje gjennom **apoplastisk** eller **symplastisk** rute.

Apoplastisk: Hos noen arter vil sukker gå en apoplastisk rute rett før det når følgecellen. Følgecellen bruker da en proton-pumpe og en cotransporter-mekanisme til å knytte tilbakestrømningen av H⁺ fra apoplasten med å ta inn sukker fra den. Sukkeret diffunderer så inn i silrørselementet. Dette forutsetter **få/ingen plasmodesmata** mellom følgecelle og mesofyllcellen.

Symplastisk: Følgecellene har utviklet seg til noe som kalles «intermediaryceller». Det er **mange plasmodesmata** mellom denne og mesofyllcellene. Når sukkeret fra mesofyllcellene diffunderer gjennom plasmodesmata til følgecellen vil enzymer danne raffinose og stachyose fra sukkeret. Dette er store suktermolekyler, og de slipper ikke tilbake i mesofyllcellen pga størrelsen. De kan derimot gå inn i silrørselementet i stedet. Dette kalles **polymer trapping**.

Elektriske signaler i floem er noe som fremdeles forskes på. Forskning har vist at det går signaler gjennom floem ved stimuli som kan påvirke transkripsjon, respirasjon, fotosyntese, hormonnivå etc.

Frøutvikling

Dobbel befruktning

Et pollenkorn(hanngametofytten) inneholder en generativ celle og en rørcele. Den generative cellen deler seg i to, slik at det totalt er tre celler i pollenrøret. Pollenrøret vokser ned mot ovulen. Når de treffer den vil både rørcellen og de to spermcellene føres inn i ovulen. Dobbel befruktning skjer ved at ett av de to spermene fusjonerer med egget, mens den andre kombineres med to «polare kjerner» i ovulen. Disse danner et triploid endosperm, som er opplagsnæring til frøet.

- Frøskallet er 100% mor
- Endospermen er ca 67% mor og 33% far
- Embryoet er 50/50

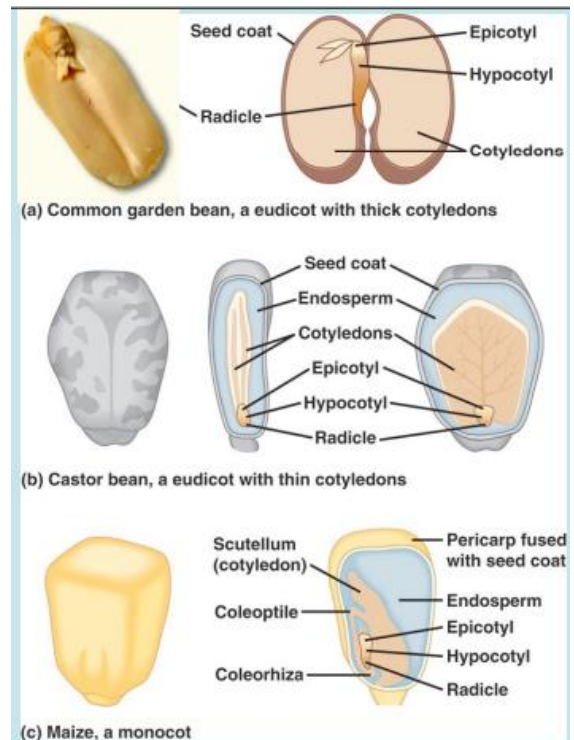
Endospermen utvikler seg ofte før frøet, og den deler seg flere ganger for å til slutt lage cellevegger. Kokosmelk er flytende endosperm, mens kokoskjøtt er fast endosperm. Noen arter har frø med næring som spiren bruker etter germinering, mens i andre har frøbladene tatt all næringen slik at det ferdige frøet mangler endosperm.

Embryoutviklingen hos planter er en programmert sekvens av celledelinger. Zygoten deler seg først til en **basal** og en **terminal** celle, der den terminale utvikler seg til mesteparten av embryoet, mens den basale utvikler seg til en «**suspensor**» som binder embryoet fast til frøet og kan overføre næring fra moren. Videre celledelinger i den terminale cellen hos dicotyle planter produserer en hjerteform, der viktige strukturer som rothetten (fra suspensor) og apikale rot/skuddmeristemer.

Modning kjennetegnes av at frøet dehydrerer og går inn i **hvile**. Det slutter å gro, og metabolismen stanser så godt som fullstendig. Det omslutes av et **frøskall** som beskytter. Det foregår en akkumulering og lagring av næringsstoffer og spesialiserte proteiner som beskytter frøet mot dehydrering. Alt dette kontrolleres av hormoner produsert av modervevet og av embryoet selv.

- **Ortodokse frø** tåler ekstrem tørke, lagring og frysing.
- **Recalcitrant frø** tåler ikke tørking eller frysing, og minsker levedyktighet raskt. Vanlig for tropiske trær.
 - o Det er en gradient her peeps!

- **Cotyledon:** Frøblad
- **Epicotyl:** Stammer over **frøblad**
- **Hypocotyl:** Stammer mellom frøblad og rot
- **Radicle:** Embryonisk rot
- **Coleoptile:** Slire over hypocotylen i gressarter
- **Coleorhiza:** Slire over radiclen i gressarter



Frøhvile kan vare fra noen dager til flere år

- **Frøskallpåtvinget hvile** innebærer at embryoet vil begynne å vokse hvis frøskallet fjernes. Dette fordi skallet for eksempel:
 - o Hindrer opptak av vann
 - o Tvinger det mekanisk til å ikke vokse – for stort trykk
 - o Hindrer utveksling av bestemte gasser
 - o Holder inne inhibitorer (ABA) som frøet produserer
 - o Produserer inhibitorer selv
- **Embryohvile** innebærer at embryoet ikke vokser uten et bestemt signal. Embryoet kan for eksempel:
 - o Produsere inhibitorer
 - o Ikke produserer promoter

Det skiller også mellom **primær** og **sekundær** frøhvile. Primær frøhvile handler om at frøet går inn i hvile allerede før det faller, mens sekundær er at det går inn i hvile i respons på miljøet det lander i.

Eksterne signaler som påvirker hvile

- Absorpsjon av vann (**imbibisjon**)
- Tørking
- Kjøling
- Lys
 - o Kort eksponering
 - o Fotoperiode
- Varme

- Kjemikalier fra kull, os og røyk
- Skarifisering: Knusing av frøskallet mekanisk eller kjemisk
 - o Kommer fra typ enzymer i magen eller tygging av tenner
 - o Bæsjes ut etterpå → Næring til frøet
 - o Flere frø i dag er trolig tilpasset frøspredning gjennom dyr som har utdødd.

Stratifisering er en prosess der frø legges fuktig og kaldt over lengre tid. Dette promoterer germinering hos mange frø! Dette fordi forholdene «simulerer» forholdene frøet opplever til vanlig før det skal spire. Fuktig og kaldt tyder på at vinteren er på hell. Mekanismen for hvordan frøene «vet» hvor lenge de har ligget er ukjent, men det er trolig en epigenetisk mekanisme ala de-metylering av DNA:

Hormoner og vekstregulatorer involvert

Hormoner er signalstoffer som har som fellestrekk at de er forholdsvis små, bevegelige og ofte organiske. De må også være effektive ved svært lave konsentrasjoner fordi de fører til kaskadeeffekter. Hormoner i planter er en mekanisme for å koordinere vekst og utvikling av hele planten, og hormonet kan virke på hele planten, enkelte deler, vev eller celletyper, alt ettersom hvor reseptorene sitter.

ABA, abscinsyre

- Negativ vekstregulator som induserer og opprettholder frøhvile, samtidig som den fører til produksjon av beskyttelsesproteiner
- Vanlig med germinering når regn vasker ABA ut av frøene
- ABA fra moren induserer frømodning, mens embryonal ABA induserer og opprettholder frøhvile.
- ABA er også involvert i stressresponser i forbindelse med tørke, ABA-akkumulering i blader ved tørke fører til at stomata lukkes.

Vivipari er spiring av frø mens det fremdeles henger på morsplanten. I mangroveskoger er dette en tilpasning til tidevannet, slik at frøet kan falle ned med roten først og slå rot før tidevannet tar den.

Pseudovivipari er når noen planter i værharde strøk danner nye planter vegetativt som henger på moderplanten og frigjøres.

Spiringsprosessen

Aleurone er det ytterste laget av endospermen, og består av levende celler. Når frøet tar opp vann vil embryoet begynne å produsere hormonet GA. GA diffunderer gjennom endospermen og treffer **aleurone**-cellene, og reseptorer på membranen til dette utløser en signalkaskade inni cellen som involverer genregulering. Dette resulterer i en produksjon og utslipp av **alfa-amylase** fra aleurone-cellene, og dette diffunderer til endospermen og omdanner stivelse til sukrose. Sukrosen brukes til vekst av embryoet.

GA, gibberellinsyre, gibberelliner

- Vekstpromoterer (stort sett): Flere effekter som stammeforlengelse, fruktvekst, modning.
- Fellestrekk: kjemisk struktur, ikke biologisk effekt
- Mange gibberelliner kjent, de fleste uten hormonellaktivitet. Kan lagres i inaktiv form.

Frøplantens emergens

Når frøplanten dytter seg opp av jorden er det flere problemer den må forholde seg til. Hvilken vei er opp? Når skal jeg åpne bladene mine? Hvor er det beste lyset?

Tropismer er vekstresponser, dvs at de innebærer en irreversibel cellestrekning.

Gravitropisme er respons på gravitasjon. Dette er **positivt** gravitropisme for røtter (mot jorden) og **negativ** for skudd, altså bort fra jorden og mot gravitasjonen.

- Hvis man fjerner rothetten vil ikke røttene bøye seg mot jorden. Dette er fordi det i rothetten sitter en region kalt **kolumella**. Her finner man **statolitter**, celler med plastider som inneholder små gryn av stivelse.
- Stivelsesgrynene synker, og det antas at lokalisert trykk på ER eller cytoskjelettet induserer en slags signaltransduksjon
- I **stammer** er mekanismen lik i endodermis rundt vaskulærvevet

Felles her er at et signal fra statolittene må kunne overføres til cellene som skal strekke seg.

Hypokotylstrekning karakteriseres av at stammen mellom primærroten og frøbladene strekker seg oppover. Det vil være en «apikal krok» hele veien gjennom jorden for å beskytte frøbladene og apikalmeristemmet.

- **Etiolering** er når planter utvikler seg i mørket. De lever ikke lenge og produserer ikke klorofyll. Dette gjør de fram til de treffer lys over bakken
- **De-etiolering** foregår i lyset. Planter vekstrespons til lys er at
 - o Hypokotylstrekningen stanser
 - o Kroken «avkrokes» og frøbladene åpner seg
 - o Frøbladene blir grønne av klorofyllproduksjon
- Rødt lys fremmer de-etiolering, mens mørkerødt reverserer effekten.

Rødt/mørkerødt reverserbarhet

- Later til å fremme utviklingsresponser hos svært mange planter: Innebærer nytt sett med gener som skrur på
 - o Spiring av frø
 - o Bladåpning/de-etiolering
 - o Stammestrekning
 - o Klorofyllakkumulering
- Mørkerødt «inhiberer/reverserer» for alle: Tyder på en felles reseptor
- Responser er størst ved 660nm (rødt) og 730nm (mørkerødt).

Ved å sammenlikne absorpsjonsspektre av ulike pigmenter samtidig som man studerte aksjonsspekteret ble det oppdaget et fotoreversibelt pigment kalt **fytokrom**

- Det endelige reseptorpigmentet for rødtlys-responser i planter
- Skifter mellom rødt- og mørkerødtabsorberende form.
- Finnes i formen **Pr (red)** og **Pfr (far-red)**
 - o Den fysiologisk aktive formen er Pfr (forklarer at Pr må bli bestrålt med rødt lys)

Strukturen viser at fytokrom er et **holoprotein**, et enzym (her: inneholder kinaser) med en kofaktor. I dette tilfellet er kofaktoren et lys-absorberende pigment kalt **fytokromobilin**. For at det skal være et funksjonelt fytokrom må disse to sitte sammen.

Mekanismen til fytokromet er at pigmentet absorberer rødt lys, og isomeriseres til den mørkerøde varianten. Dette fører til at proteinet endrer konfigurasjon og autofosforylerer av kinasedomene. Da er det aktivt og kan fosforylere andre molekyler.

Forholdet mellom Pfr og Pr er det som utløser responsen, og forholdet mellom Pfr og Pr er igjen avhengig av hvor mye rødt kontra mørkerødt som er i lyset.

- **Forholdet** mellom Pfr og Pr er det som er viktig, fordi det måler **lyskvaliteten**. I skygge vil det være mye mørkerødt i forhold til rødt.
- Planten kan oppdage «konkurrans» ved at andre planter kun absorberer det røde lyset, ikke det mørkerøde.

	Intensitet $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	R/MR
Dagslys	1900	1.19
Solnedgang	26.5	0.96
Månelys	0.005	0.94
Under bergflette	17.7	0.13
Jord på 5mm	8.6	0.88

Laveste i skyggen av andre planter

Litt forvirring

Det er flere ulike fytokromer oppdaget, og de later til å være aktive på ulike tidspunkter av en plantes livssyklus. Det er mangfoldige gener og reguleringsbaner de aktiverer, samt at det later til å være en interaksjon mellom de ulike formene. Ikke alle effektene er fotoreverserbare, samt at det later til at **blått lys** også påvirker strekning av hypokotylen.

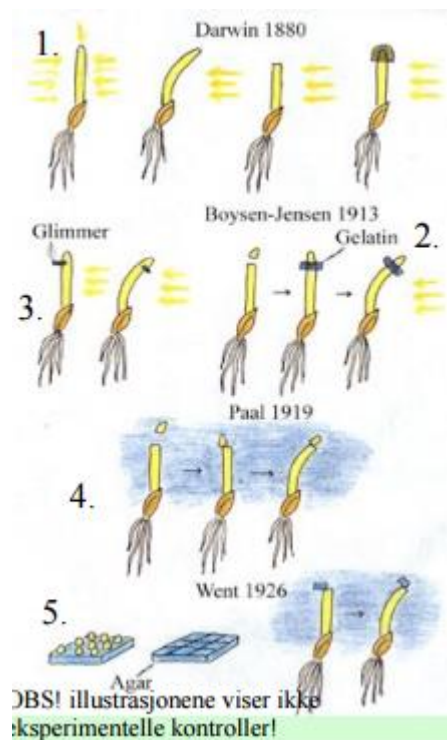
Fototropisme – vekstrespons til lys

Gjennom noen sweet-ass forsøk ble det konkludert at koleoptilspissen (den første strukturen som kommer ut av frøet) mottar et lyssignal og sender dette til en cellestrekningssone for å igangsette bøyningen.

1. Lyset mottas på koleoptilspissen og sendes til en cellestrekningssone
2. Stoffet kan gå gjennom agar = trolig hormon
3. Stoffet går ned på sidene på den siden det **ikke** er lys
4. Bøyer seg i mørket når bare den ene siden får «tupp» = kontinuerlig produsert stoff for generell strekk?
5. Stoffet kan samles i agar og føre til strekning på bare en av sidene = stoffet skaper strekk uansett!

Han kalte stoffet for **auxin**, og det ble senere bla. bestemt til stoffet **indoleddisyre, IAA**.

- Første oppdagede plantehormon
- I motsetning til GA er auxiner definert ut ifra **biologisk respons**. IAA er «naturlig form».
- Produseres i skuddmeristemer, men flyttes vekk fra lyset



Transport av auxin: Å snu stammen opp-ned fungerer for eksempel ikke. Man kan ikke putte en blokk med IAA i bunnen, snu stammen opp-ned (slik at bunnen er øverst), og så finne IAA i den nye «bunnen». Det viser seg at auxin har egne «transportproteiner» (kanaler) som påvirkes av lys (i koleoptiler) og av tyngdekraft (i røtter og stammer).

Polar auxintransport – «ion snaring concept»

pH påvirker dissosieringen av AH \rightarrow A- på en slik måte at lav pH gir AH, mens høy pH gir A-.

- AH er upolar og kan diffundere gjennom cellemembranen
- A- er polar og behøver transportproteiner for å komme gjennom membranen.

I apoplasten er pH lav, dette er på grunn av protonpumpingen som bla. foregår i floemlastingen. Dermed auxin være på AH form her, og lett diffundere inn i membranen. Her er det litt mer basisk, og det havner på formen A-. Derfor vil transportproteinet pumpe A- ut i «neste» apoplast, der det igjen er surt slik at det blir AH og kan diffundere inn i neste. Når AH går over til A- i cytosolen vil et H⁺ frigis, dette pumpes naturlig nok ut.

Auxin transporteres nedover i vaskulærvev og diffunderer så oppover i barken. Siden **transportproteinene** lar seg påvirke av gravitasjon og lys vil plasseringen av disse bestemme hvor det er høyest auxintransport. I en rot vendt på siden vil auxinet først og fremst konsentrere seg nederst, mens når den står rett ned er det en jevn fordeling av transportproteinene. **Høy konsentrasjon av auxin inhiberer cellestrekning i røtter**

I skudd virker auxin positivt på cellestrekning. En komplisert mekanisme forflytter/danner/bryter ned transportproteiner for auxin til den siden lyset ikke skinner på. Da vil motsatt side vokse mer og planten bøye seg mot lyset.

Cellestrekning

Orienteringen av cellulosefibrene er det som bestemmer i hvilken retning cellen streker seg. Går de vertikalt vil cellen strekke seg ut mot sidene, mens hvis de sitter horisontalt vil de strekke seg oppover og nedover. Cellulosefibrene er kryssbundet av **hemicellulose** og **pectin**, denne veggen må løsnes for at cellen skal kunne strekke seg.

Syreveksthypotesen forklarer at tilstedeværelse av auxin fremmer protonpumpingen til celleveggen (dette gir mening pga transport av auxin også!). En sur cellevegg aktiverer et enzym kalt **ekspansin** som ligger mellom cellulosefibrene. Ekspansin **splitter** hemicellulose-fibre slik at cellen kan strekke seg ved vannopptak. Ny produksjon av sterk cellevegg «låser» cellens størrelse.

Blålysrespons og koleoptilbøyning

Det viser seg at bøyning av koleoptilen (det som har blitt pratet om i fototropisme) er en respons på **blått** lys. Reseptoren har blitt identifisert som **fototropin**. Responsene og mekanismene rundt blått lys har ikke blitt undersøkt og forstått like godt som blått lys. Man har funnet flere reseptorer også involvert i hypocotylstrekning, stomataregulering, og regulering av fotosyntesen. Fototropismen i **koleoptiler** fungerer i hvert fall slik:

1. Blått lys treffer celler med fototropin i koleoptilspissen. En ukjent transduksjonsmekanisme skjer.
2. Transportproteiner for auxin flytter seg vekk fra lyset
3. Auxin transporteres langs den mørke siden ned til strekningssonen
4. Auxin øker protonpumpingen \rightarrow Lav pH \rightarrow Ekspansiner fucker hemicellulose \rightarrow Løse vegger, cellene strekker seg.

Nutasjon er «søkebevegelser», et eksempel på en «nastic»- bevegelse som innebærer irreversibel cellestreking, men reversible endringer i celleturgor. Nutasjonbevegelser er uten noen form for respons til en stimulus, men vil ofte igangsette **thigmotropisme**: vekstrespons i forbindelse med berøring.

Kjemitropisme er vekst mot en bestemt konsentrasjon av et kjemikalie. Dette er vanlig i røtter, som gjerne vil prøve å bevege seg mot en næringskilde, samt hos pollenslanger som vokser mot frøemnene.

Morfogenese – vekst og utvikling. Hva skaper vekstmønster og kroppsform?

Det er svært mange steg fra gen til form på planten, og miljøet vil underveis her ha svært mye å si. Prosesser som påvirker dette er for eksempel:

- Transkripsjon og translasjon
- Regulering (post og pre-transkripsjon)
- Signalresepsjon og transduksjon
- Hormonkommunikasjon
- Celledeling, -differensiering og strekning
 - o **Vekst** er økning i størrelse gjennom celledeling og ekspansjon
 - o **Differensiering** er en spesialisering av celler og vev for en spesifikk funksjon
 - o **Morfogenese** er utviklingen av kroppsform og organisering

Celledelingen, nærmere bestemt mikrotubuli, kontrollerer plan og symmetrien av celledelingen. Embryogenesen etablerer polariteten til delingscellene, og dette «huskes» epigenetisk. Mikrotubuli er også involvert i cellestrekingen fordi det er mikrotubuli som kontrollerer hvordan fibrene i celleveggen er orientert.

- Forgreininger på cellenivå er ganske uvanlig, men er viktig i **schlereider** for eksempel. Da vil vesikler av cellevegg-materiale bevege seg langs mikrotubuli/andre mikrofilamenter i cytoskjelettet.
- **Homeotiske gener** er gener for transkripsjonsfaktorer som igjen styrer flere andre gener – mutasjoner i disse kan føre til helt andre resultater. KNOTTED-1 regulerer sammensatte blader.
- **Celleposisjon** er ofte også avgjørende for skjebnen. Dette bestemmes av gradienter av for eksempel proteiner, mRNA og hormoner.
 - o I arabidopsis-røtter vil det for eksempel kun utvikle seg hår på en epidermiscelle hvis den grenser til **to** celler i cortex, ikke til kun en.

Hormoner påvirker naturlig nok morfogenesen, deriblant våre venner **auxin** og **GA**, men også **cytokinin** (kommer under). De ulike veksthormonene har svært mange ulike effekter på hele plantens form og funksjon. De kan også interagere med hverandre i ulike konsentrasjoner.

- **GA**: Funksjon i både celledeling og cellestreking, stimulerer strekning av internoder.
- **Cytokinin**: Definert ut fra funksjon, ikke struktur.
 - o Regulerer celledeling i rot og skudd, promoterer lateral skuddvekst
 - o Produsert i røttene
 - o Har en interaksjon med auxin som regulerer celledeling, differensiering av rot og skudd, samt apikal dominans.

Auxin, cytokinin, strigolactoner og apikal dominans

Cytokinin produseres i røtter og transporteres oppover derfra. Hormonet promoterer lateral knoppåpning. Auxin produseres i skuddmeristemet (til hovedskuddet) og transporteres nedover. Auxin, derimot, undertrykker lateral knoppåpning. Dette skaper en **gradient** i auxin/cytokininforholdet, og interaksjonen mellom disse kontrollerer hvordan grenmønsteret blir.

Dette er mer komplisert enn man før trodde, fordi det later til at produksjon av auxin fører til produksjon av **strigolactoner** i røttene, som blant annet har en sideknopp-hemmende funksjon. I tillegg vil produksjon av sideknopper skje alt for fort ved kutt av apikalknoppen, så det undres på om elektrisk signalisering er involvert.

Men hvis man ser bort fra dette er årsaken til apikal dominans produksjon av auxin fra apikalknoppen, som hemmer produksjonen av cytokiner. Når apikalknoppen kuttes av får cytokiner muligheten til å herje fritt og danne sidegrener.

Planteernæring

De øverste lagene av jordbunnen, som planter primært henter næring fra, er et komplekst system av mikroorganismer. Det er et kompleks, men skjørt system.

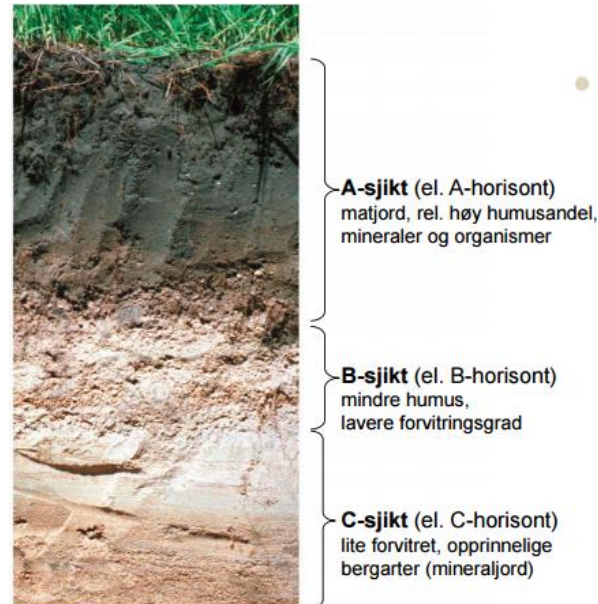
Jordpartikler klassifiseres etter størrelse som sand, silt eller leire. Jordsmonnet deles i ulike lag kalt **horisonter**, og det er **matjord** (toppsjiktet) som består av bla. mineralpartikler, levende organismer og organisk materiale som nedbrytes.

Mineralstoffer løses i vannet i porer mellom jordpartikler. Kraftig regnvær kan drenere bort vannet (og dermed næringsstoffene) fra de store porene, mens de små holder igjen. Derfor vil for eksempel sand være ganske dårlig til å holde på vannet, mens leire ofte blir for fuktig. Det viser seg at **optimal matjord** inneholder like deler sand, silt og leire.

Vann- og næringstilgang i de ulike typene jord varierer like mye innenfor samme jordart i ulike regioner som ulike jordarter i samme region. Dette på grunn av nedbørsmønster. **Feltkapasitet** er vannet som holdes tilbake etter et regnskyll, bundet til porer og jordpartikler. Det vannet som er tilgjengelig for planter er det som ikke holdes tilbake at kapillærkreftene i jorden, dermed vil for eksempel leire ha dårlig tilgjengelig vanntilgang på grunn av de sterke kapillærkreftene.

Klima, vanntilgang og planteernæring

Kationer (positive ladde ioner, K^+ , Ca^{2+} , NH_4^+ , Mg^{2+} etc) binder seg til negativt ladde jordpartikler, som forhindrer av de blir vasket ut av jordbunnen. **Kationutveksling** er fenomenet der surt vann gjør at H^+ binder seg til de negativt ladde jordpartiklene i stedet for kationene, slik at de kan tas opp av planterøtter. Dette kan skje ved at røttene frigjør CO_2 , som danner HCO_3^- med vann og gjør det surt. Negativt ladde ioner binder seg **ikke** til jordpartikler og kan således tapes gjennom utvasking.



De fleste næringsstoffene planten bruker finnes i jorden på samme form som planten bruker den på, for eksempel K^+ , Ca^{2+} etcetc. De tas da gjerne opp gjennom kjemiosmotiske prinsipper/aktiv ionetransport. Det er ulike for ulike arter.

- **Men!** Nitrogen og svovel (+ karbon tho) må absorberes som oksider. Dette betyr at de først må reduseres for å kunne brukes i aminosyrer etc. Det krever mye energi å gjøre dette.

Humus utgjør mesteparten av det organiske materialet som finnes i jordbunnen. Det lager et luftig og porøst jordlag som også binder vann. Det danner et **reservoar** for mineralnæring og øker jordbunnens kapasitet for utbytting av kationer fordi **jordfaunaen** (bakterier, sopp, alger, protister, insekter, nematoder og andre planterøtter. Sammen vil alle disse bryte ned organisk materiale og blande jorden.

Essensielle grunnstoffer

80 til 90% av en plante er vann. 96% av det tørre er karbonforbindelser laget av CO_2 som planten har samlet gjennom fotosyntesen, mens de resterende 4% er uorganisk som den har tatt opp. Det har blitt identifisert over 50 ulike grunnstoffer i en plante, men ikke alle disse er **essensielle**. Det finnes **17 essensielle elementer** som planten **må** ha for å fullføre livssyklusen sin/reprodusere seg.

Makro	Mikro: Fungerer som kofaktorer
C	Cl
O	Fe
H	Mn
N	B
P	Zn
K	Cu
S	Ni
Ca	Mo (molybden)
Mg	(Na) hos planter som driver C4/CAM

Makro (noen)

C, H og O er «ikke-mineralske» næringsstoffer, aka de er tilgjengelige i vann og luft. De er basiskomponenter i alle biomolekyler. **N, P og K** er «de tre store». De er nødvendige i relativt store mengder.

- **Nitrogen** brukes i aminosyrer, proteiner etc. Tas opp som NO_3^- eller NH_4^+ , kan bare brukes som NH_4^+ i metabolismen
 - o Symptom: Klorose i tuppen av eldre blader.
- **Fosfor** brukes i nukleinsyrene, i ATP og i fosforyleringskaskader. Absorberes i form av PO_4^{2-} eller HPO_4^- . Fosfor er ofte lite tilgjengelig.
 - o Treg utvikling, dårlig blomstring.
- **Kalium** er viktig i osmoreguleringen og i elektrokjemiske aksjonspotensialer. Det er ikke kalium i biomolekyler etc fordi det er latterlig negativt.
 - o Dårlige røtter, krøllede blader med tørre kanter.

Mikronæringsstoffer (noen): Nødvendige i små mengder, sjelden mangel på disse. Tyngre metaller brukes hovedsakelig som elektrondonor/akseptor i elektrontransport,

- **Jern:** Klorfyllsyntese, cytoromer, elektrondonor/akseptor
 - o Klorose i nye blader
- **Sink:** Dehydrogenaser, RNA-polymerase
 - o Korte internoder, krøllede blader, nekrotiske eldre blader
- **Klor:** O₂-produksjon, osmoregulering (ladningsbalanse)
 - o Korte røtter, nekrose i eldre blader

Symptomer på næringsmangel

De ulike symptomene avhenger av hva næringsstoffet gjør, og hvor mobilt det er i planten. Hvis et **mobilt** element mangler vil det vanligvis påvirke de **eldre** organene fordi planter prioriterer nye plantedeler. Mangel på et **lite mobilt** element påvirker de **ynge**, naturlig nok.

- Mangel på nitrogen, kalium og fosfor er vanligst (de tre store)
- **Bevegelig:** N, K, Mg, P, Cl, Zn, Mb
- **Ubevegelig:** Ca, S, Fe, Cu

Gjødsling erstatter næringsstoffer konsumert av planter. Overgjødsling gjør at næringsstoffene ofte vaskes ut av jorden og renner ut til innsjøer, elver etc der de forårsaker en algeoppblomstring.

- Organisk gjødsel er bæsj, kompost, fiskemel etc. Frigjør N, P og K.

Vanning tærer på vannressurser i regioner der det er tørt, og 75% av verdens globale ferskvann brukes innen landbruk. Ved å tappe beholdninger av grunnvann (kalt **akvifer**) kan jordgrunnen synke. Det også øke saliniteten når det fordampes hvis man ikke vanner riktig.

Overskudd og toksisitet

For mye av det gode og nok av det gode gjør at planter heller ikke klarer å vokse der. Det er eksempler på områder som er svært mineralrike der det overhodet ikke vokser planter!

- **Hyperakkumulering** er en strategi for å tolerere og overleve metallstress. Noen planter tar opp tungmetaller fra jorden og kan konsentrere og isolere disse i enorme mengder.

Således kan slike planter også brukes for å rense jorden. Dette kalles **fytoemediering**

- **Fytoekstraksjon:** Ta opp
- **Flyktiggjøring:** Ventilere til luften, bla. organiske forbindelser
- **Stabilisering:** Immobilisere
- **Nedbrytning:** Sier seg selv, bryter ned organiske forbindelser til mindre toksiske varianter

pH påvirker både den kjemiske formen av ulike mineraler, samtidig som pH også påvirker kationutvekslingen. Kationer er lettere å få tak i i en svakt syrlig jordbunn, siden H⁺ bytter ut mineralkationer fra leirepartiklene.

Bevaring: Målrettet landbruk ødelegger økosystemer, belaster vannressurser og bidrar til erosjon. 30% av verdens jordbruksarealer viser i dag forringet produktivitet fordi de behandles og opprettholdes dårlig. Målet med et bærekraftig landbruk er å konservere ressurser, være miljøvennlig, og samtidig økonomisk gunstig.

Interaksjoner mellom organismer og plantenæring

Planter og jordmikrober er i et gjensidig forhold (**mutualisme**) der døde plante danner energigrunnlaget som jordboende organismer krever, og at utskilte stoffer fra levende røtter ofte gir livsgrunnlag for mikrober som lever tett inntil røttene. Jordlaget rundt røtter hetter **rhizosfære**.

- **Rhizobakterier:** Frittlevende i rhizosfæren
- **Endofytter:** Ikke-patogene bakterier mellom cellene i vertsplantevev

Røtter utskiller et planteslim som den bruker for å åle seg gjennom jorden. Dette er laget av polysakkarider som bakterier digger.

- Mucigel: Utskilt stoff + bakterier rundt røttene
- Et lite mikroøkosystem: Bakteriesamfunn som lever av planteslim
 - o Forskjellige fysiske og kjemiske egenskaper i forhold til omliggende jord, for eksempel en aerob sone i vanligvis våt, anaerob jord.

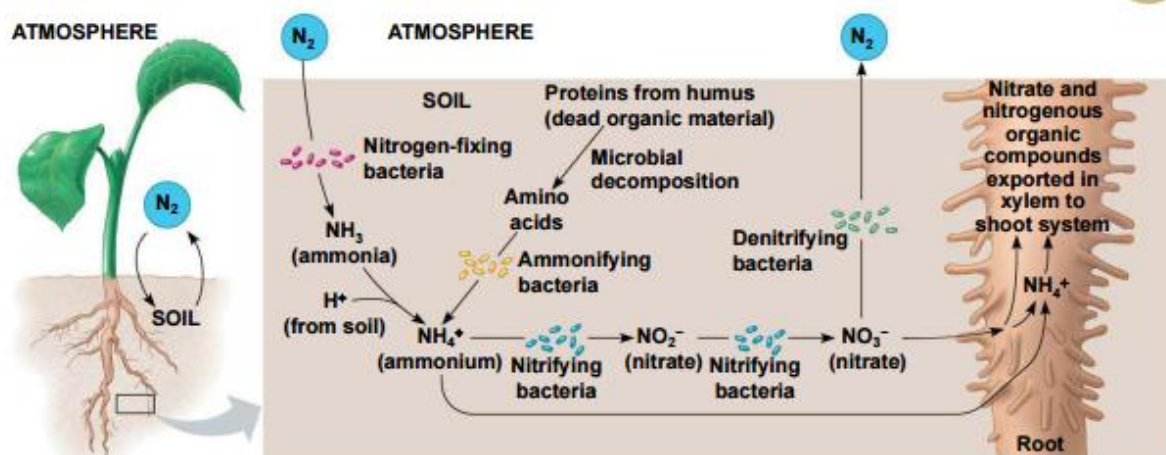
Mutalistiske bakterier produserer stoffer som stimulerer plantevekst, antibiotiske stoffer for å beskytte røttene, absorberer toksiske metaller, samt kan øke tilgangen til andre næringsstoffer. Sammensetningen av disse bakteriesamfunnene kan variere sterkt etter art, lokasjon etc.

Nitrogenzyklusen (ohboyherewego.jpg)

Mesteparten av nitrogenet i jorden stammer fra aktiviteten til bakterier i jorden. **Ammonifiserende** bakterier bryter ned organiske forbindelser og frigjør ammonium (NH_4^+). Samtidig vil **nitrogenfikserende** bakterier omdanne N_2 til NH_3 gjennom enzymet nitrogenase. Heldigvis vil NH_3 naturlig konverteres til NH_4^+ .

Nitrifiserende bakterier kan oksidere NH_3 til **nitritt** (NO_2^-), og videre nitritt til **nitrat** (NO_3^-). Det finnes også **denitrifiserende** bakterier som omdanner NO_3^- tilbake til atmosfærisk nitrogen.

På alle tidspunkter kan de ulike formene for fiksert, «jordlig» nitrogen lekke ut til sedimenter og innsjøer etc.



Selv om planter kan ta opp NO_3^- er det som tidligere nevnt bare NH_4^+ som er den biologisk brukbare formen. Planten må derfor **reduere** NO_3^- (+5) ned til NH_4^+ (-3) gjennom enzymet nitrat- og nitrit reduktase. Dette gjøres i to trinn som involverer protoner, NADPH eller NADH, samt **ferredoxin** (som også brukes i fotosyntesen).

Nitrogenfikserende bakterier

Symbiotiske forhold med N-fikserende bakterier forsørger noen plantearter med fiksert nitrogen. Dette foregår hos både eubakterier, arkebakterier og cyanobakterier, men **ikke** sopp. Det finnes også frittlevende nitrogenfikserende bakterier som lever aerobisk, anaerobisk eller fakultativt.

I **rotknoller** blir bakteriene omhyllet av vesikler fra rotcellen. I rotknollene finnes molekylet **lehemoglobin** som «absorberer» oksygen og sørger for at bakterieenzymet **nitrogenase** (bryter ned N_2 til NH_3 , koster 16 ATP SYKT DYRT) ikke brytes ned av nevnte oksygen.

- Planter får nitrogen, bakterien får sukker og anaerobisk miljø som den liker
- Hver belgplanteart er assosiert med egne, spesifikke bakterier
- Det foregår kjemisk signalisering mellom bakterien og vertsplanten

En rotknoll utvikles ved at bakteriene strekker seg gjennom rothårene og sekreterer signaler som får planten til å lage en nodul av korteksceller. Den danner også vaskulært vev inn i knollen, samt sclerokymceller for bedre støtte. Knollen kan vokse seg gigantisk.

Samplanting og **vekselplanting** av planter med nitrogenfikserende symbiose kan brukes for å «naturlig gjødsle» et område. Eventuelt kan belgvekstene bare pløyes ned som faen. Dette kan også gjøres i akvatiske miljøer, der cyanobakterier kan gjøre samme jobben.

Mykorrhiza

Sopprot/jordlevende sopparter i mutualisme med planterøtter. Soppen øker overflaten for absorpsjon av næringsstoffer og får sukker fra vertsplanten. Det er også observert tilfeller der mykorrhiza-sopp frigjør vekstfaktorer som gjør planten lenger, sterkere og bedre.

- **Ektotrof** mykorrhiza er mindre vanlig, og legger seg kun på utsiden av cellemembranen (celleveggen/apoplasten)
 - o Soppmycel danner tett nettverk på overflaten av røttene
 - o Når ikke gjennom kasparyske bånd
- **Endotrof** (arbuskulær) mykorrhiza er det vanligste, og har soppkyfer som penetrerer cellemembranen som en «hanske», uten å trenge gjennom den.
 - o Dette danner **arbuskuler** som er viktige for overføring av næringsstoffer og vann.

Evolusjon: Mykorrhiza har trolig hjulpet panter opp på land, fordi det for planten sikkert var dritvanskelig å gå fra å ta opp vann fra vann, til å ta opp vann fra jord.

Ikke-mutalistiske relasjoner

- **Parasitter** absorberer sukker og mineralstoffer fra levende vertsplante. De har som regel ikke fotosyntese. Karnivore planter driver fotosyntese, men mottar nitrogen ved å drepe/fordøye insekter.
- **Epifytter** vokser på andre planter, og mottar vann/mineraler fra regnet

Plantebioteknologi

- Kryssing for å få bedre trekk
- Fokusområder på bedre planter:
 - o Vekst og utvikling
 - o Reproduksjon
 - o Metabolisme
 - o Næringsopptak
 - o Forsvar
 - o Sterilitet
- **Transgen:** På tvers av arter/rike
- **Cisgen:** Innenfor arten/slekten: overuttrykk for eksempel
- Bruk av promotere og **markørgener** for å se om egenskapen har blitt overført
- I landbruket er det både resistens (patogener, miljø, lite næring), forsvar og utseende som er ønsket.
 - o Aminosyrer
 - o Fettsyrer
 - o Farge
 - o Utsatt modning
- Biodrivstoff!
- Spesielle stoffer til bruk i biopolymerer etc.

Farer

- Mulige allergener
- Bt-toksiner: Bakteriegenomer kan produsere toksiner
- Genoverføring: Kryssing av andre planter kan spre fordelaktige egenskaper
- Ukjønnnet formering, selvpollinering
- Ringeffekter som er ukjente

Verdensbasis

- Soya, mais og bomull på topp BT-toppen
- Herbicidtolerans er viktigst, deretter «flere egenskaper» (stacked traits).
- USA på topp, forbudt i Europa

IBI driver med forskning på stresstoleranse i jordbær, deriblant **tørketoleranse** (gener fra tørketolerante planter, kutikulaendringer), **salttoleranse** (cellulær lagring, immobilisering, økt glycinbetain), og **kuldetoleranse** (antifryse-proteiner, frostbeskyttende proteiner)

Utfordringer

- Forbrukeraksept og lønnsomhet totalt
- Teste om de introduserte egenskapene faktisk fungerer (eksempler på GM-hvete med alarmferomoner som var ineffektive)
- Risikovurdering, regulering og virkelighet
- Intellectual property
- Utviklingen av GM er ene og alene profitt-basert.

BT-mais er en *Zea*-art som har fått gener fra bakterien *Bacillus thuringiensis* som gjør at den produserer et toksin som er dødelig for larver av noen typer insekter.

Plantestress

Stress forekommer i planter både som biotiske og abiotiske planter. Siden planter er **sessile** må de tilpasse seg miljøfaktorene gjennom utvikling/andre mekanismer: Selve planten kan ikke flykte akkurat.

- **Morfogenese:** Vekst og differensiering
- **Tropismer:** Retningsbestemt vekstrespons/bevegelse
- **Nastier:** Bevegelser i organer uavhengig av stimuli

Thigmomorfogenese er morfologiske forandringer som resultat av en fysisk, mekanisk forstyrrelse. Dette kan være kortere planter som resultat av mye vind, for eksempel.

Thigmotropisme er plantevekst som respons på berøring! Eksempler på dette er ranker, klatreplanter.

Stress hos planter kan ved store mengder medføre negative konsekvenser for vekst, overlevelse og reproduksjon.

Abiotiske stressfaktorer

- **Tørke**
 - Produksjon av ABA, lukking av stomata, reduksjon av transpirasjon
 - Redusere eksponert bladoverflate
 - Noen arter feller blader
 - Funnet tilfelles av plante-plantekommunikasjon der planter i rotsonekontakt reagerte på tørkestress fra en annen plante
- **For mye vann (O₂-mangel)**
 - En enzymatisk nedbrytning av rotcortexceller danner permanente luftrør i planten, støttet opp av sclerenkymceller. Rørene kan lagre oksygen under flombetingelser.
- **Salt**
 - Høy saltkonsentrasjon i jorden gjør at vannpotensialet går ned som faen, slik at det er vanskeligere for planten å ta opp vann.
 - Planten reagerer ved å øke konsentrasjon av egne løste stoffer (osmolytter, ofte glukose, raffinose)
- **Varme**
 - Kan denaturere enzymer som er viktig
 - Løsning: Transpirasjon for å kjøle bladene. Vann har høy fordampingsvarme
 - **Heat-shock-proteiner** beskytter andre proteiner og membraner fra varmestress, respons kan være å syntetisere disse.
- **Kulde**
 - Reduserer fluiditeten til cellemembraner
 - Frost forårsaker isdannelse i cellevegger/vakuoler/intracellulærom
 - Forandringer i sammensetningen av lipider (umettede) kan gjøre membranen mer fluid, samtidig som **antifryse-proteiner** syntetiseres. Sistnevnte forhindrer danning av iskrystaller.

Biotisk stress: Løsningen på dette er **forsvar**.

- Herbivorer
- Patogener

Faktorer som påvirker disse interaksjonene er:

- Intensitet og lengde av angrepet
- Vekstbetingelser for det som skader planten: Noen ting krever fuktig miljø, andre tørt.
- Alderen/fysisk tilstand til planten: Generell trend mot at yngre planter har høyere forsvar/bedre produksjon for å i hvert fall overleve frem til første blomstring.
 - o Størrelse i seg selv KAN argumenteres for å være et forsvar. Trær for eksempel.

Som med alle andre organismer har det foregått et **evolusjonært kappløp** mellom planter og organismer som ønsker å parasittere på dem på en eller annen måte. Planter har utviklet forsvarssystemer som enten skal **avskrekke** og/eller **bekjempe** trusler.

- **Konstitutivt forsvar** (pre-formed)
- **Induserbart forsvar** (post-infection/infestation)
- **Direkte forsvar** (pre- og post-ingestion)
- **Indirekte forsvar** (signalstoffer og kommunikasjon)

Konstitutivt forsvar er forsvar som allerede eksisterer i planten før en trussel oppstår

Fysisk:

- o Morfologi og cellestrukturer
 - **Kutikula:** Mekaniske barriere som også skaper stabilitet i bladet.
 - **Kork og bark:** Mye det samme, ofte hard og tykk.
 - **Sklerokymceller:** Tykkelsesvekst hos celler, danner fibre og forsterkninger i planten.
 - **Torner:** I mange ulike fasonger
 - **Hår:** Blokkerer, klistrer, kan være brennhår for eksempel.
 - **Harpikskanaler** (hos bartrær): Klissete, når en hull dannes kan det renne harpiks ut som tetter igjen hullet! Genialt.

Kjemisk

- **Sekundære metabolitter:** Produksjon av disse kan foregå i flere ulike organeller, men gjenre cytosol og kloroplast (kanskje ER?). Mange av forsvarsstoffene er modifiseringer av stoffer som allerede brukes i primærmetabolismen.
- **Kan brukes til utrolig mye forskjellig:**
 - Attraktanter
 - UV-beskyttelse
 - Repellents
 - Frøspredning
 - Patogenforsvar
 - Stressadapsjon
 - Cellesignalisering

- **Fenoler:** Flere grupper:
 - Enkle fenoler (innsekt- og sopptoksiner),
 - flavonoider (farger),
 - tanniner (antimikrobielle, hindrer fordøyning, garving),
 - polyfenoler (lignin!)
- **(Cyanogene) Glykosider:** Fra aminosyrer, kan inneholde cyanid
- **Alkaloider:** Nevrotoksiner, koffein, nikotin, morfin, kokain
- **Terpener/terpenoider:**
 - Både GA og ABA er terpenoider
 - Pigmenter (karotenoider)
 - Elektronbærere (kinoner)
 - Plasmamembran
 - Forsvar
 - Attraksjon: Mentol, peppermynte, smak i koriander, dill, lavendel etc.
- Terpener og terpenoider brukes i alt fra løsningsmidler, gummi, smaksstoffer, parfyme, pesticider, og farmesøytiske produkter.
 - Harpikskanaler
- **Toksiske proteiner:** Lektin produser i *Ricinus* binder karbohydrater og hemmer ribosomal aktivitet.
- **Enzyminhibitorer:** PGIP i jordbær hemmer gråskimmel ved å hemme metabolske enzymer.
- **Enzymer:** Vertsplante for en bakterie *Helminthosporium carbonum* hemmer bakteriens HC-toksiner gjennom enzymet HC-toksin reduktase.

Induserbart forsvar aktiveres når planten angripes. Forst må planten **gjenkjenne** en trussel og igangsette en signalkaskade. Faktorer som induserer en forsvars/immunrespons kalles **elisitorer**.

- Kjemiske stoffer med potensiale til å indusere forsvar
- MAMP: Micro-associated molecular patterns (IKKE-PATOGENE, typ rotknoll)
- DAMP/HAMP: Damage/herbivore-associated
- PAMP: Pathogen-associated
- VAMP: Virus-associated
- **Spesifikke elisitorer:** Effektor-proteiner som trigger immunresponser

Fysisk:

- Celleveggmodifisering
 - Dannelse av en **papilla** ved inntrenging av sopphyfer inn i vertscellen (enzymatisk eller mekanisk) som omslutter den mens planten begynner å bryte den ned.
 - Reagerer på den ekstracellulære matriksen til soppen
- Lignifisering
 - Sekundære metabolitter produseres og støtter opp. Vannavstøtende og vanskelige å bryte ned! Økt ligninproduksjon ved soppangrep.

- Korklag
 - Ved hull i blader etc dannes et korklag i kanten rundt bladet (ikke nekrose-vev!). Det består av **suberin** (vannavstøtende). Dette er et eksempel på sekundær tykkelsesvekst!
- Tyloser
 - Utvekster av protoplastene i parenkymceller som blokkerer xylem.
 - Flere patogener sprer seg via xylem.
 - Det vil også bli avleiringer av **kallose** i xylem ved angrep av sopp
 - Ikke-reversibelt, xylem blir ubrukelig.
- Stomata
 - Noen sopparter/patogene bakterier bruker stomata for å komme seg inn
 - Spalteåpninger kan lukkes ved angrep
 - Stomata utgjør 2% av bladoverflaten (ca).

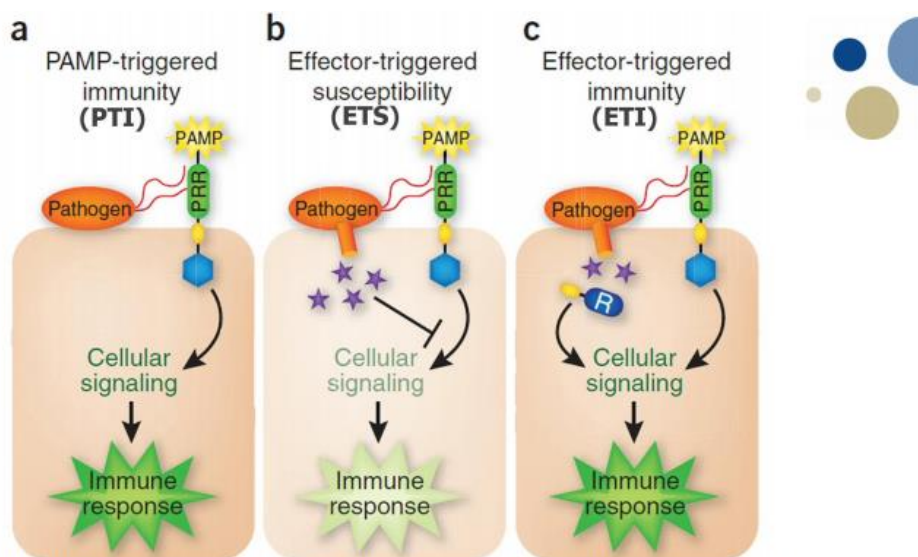
Kjemisk: Phytoaleksiner er felles ord for syntetiserte stoffer i respons på angrep

- Frie radikaler
 - Komplekse signalspor trigger transkripsjonsfaktorer som aktiverer «forsvars-DNA» og syntese av frie radikaler, gjerne oksygen-ioner.
 - Frie radikaler trigger igjen andre signalspor slik at flere forsvarsmekanismer aktiveres på likt!
- Elementær svovel
 - Eneste ikke-organiske phytoaleksin, finnes eksempler på dette i flere ulike plantefamilier.
- Sekundære metabolitter
 - Glukosinolat-myrosinase-systemet: GLS og MYR lagres adskilt fra hverandre i ulike celler i planten (korsblomstfamilien). Når det forekommer en fysisk skade på den vil den åpne de to, og GLS brytes ned av MYR til forbindelser som er toksiske
 - For oss er dette digg, kalt sennep
- Hypersensitiv respons, aka HR
 - En **systemisk respons**: Signaliseres videre gjennom floem
 1. Reseptorer binder spesifikke patogenmolekyler
 2. Signaloverføring → HR-respons som innebærer frie radikaler, celleveggmodifisering og **apoptose**
 3. Salicylsyre-signalisering (SA) gjennom floem til ikke-angrepet del av blad
 4. Resultat: Systemisk ervervet resistens (SAR) ved at PR-proteiner (spesifikke mot trussel) indueres der borte, kjemisk forsvar prepareres etc.
 - HR er et forsøk på å isolere og sulte ut patogenet.

Planteimmunitet og induerbart forsvar

- **Patogenvirulens**: Patogenets evne til å skape sykdom hos planten
- **Planteresistens**: Plantens evne til å motstå angrep fra patogener
- **R-gen** nøytraliserer genproduktet fra patogenets **Avr**-produkt. **Effektor-triggeret respons**
 - Snakk om et bredt spekter med ulike nyanser

Ved angrep kan patogener gjennom evolusjon ha utviklet **effektorer** (Avr) som nøytraliserer plantens mer standard immunrespons. Planten kan igjen kontre dette med R-proteiner som gjenkjenner denne effektoren. Dette skaper en såkalt «**zigzag-modell**» der de vil stadig kontre hverandre med nye Avr- og R-gener.



a) **PAMPs** (*pathogen-associated molecular patterns*) aktiverer **PRRs** (*pattern recognition receptors*)
 b) Patogener har utviklet effektorer, som undertrykker **PTI**
 c) Planter reagerer med **R-proteiner** (via R-gener) som gjenkjenner patogen effektor

SAR (systemisk ervervet respons): Er motstand som blir værende i planten i lengre tid. Den aktiveres når et patogen havner i nærheten, og minner om vårt «immunforsvar». Signalmolekylet er **salicylsyre**, og det er en «generell» aktivering av flere ulike responser i hele planten.

ISR (indusert systemisk respons): Er en generell (systemiske) resistens som eksisterer i planter, men induseres i forbindelse med røtter og rhizobakterier i stedet. Den foregår uavhengig av salicylsyre, derfor er det heller ingen R-gener som er involvert. Hormoner og **jasmonsyre** er derimot involvert her.

Indirekte forsvar: Forsvar via andre organismer

Det finnes eksempler på flyktige sekundære metabolitter (hormoner, terpen, og «green leaf volatiles»), produsert som respons på et insektangrep, som har evnen til å tiltrekke for eksempel parasitoider insekter som tar seg av trusselen. Dette er en form for mutualistisk symbiose.

Samtidig vil ulike **endosymbionter** (sopper/bakterier som lever i plantedeler uten å forårsake sykdom) kunne beskytte planten mot bakterier og herbivorer ved å produsere giftstoffer. Dette er også mutualistiske forhold.

Signalisering mellom planter kan foregå gjennom «volatile organic compounds» og kan igangsette forsvarmekanismer hos andre planter, samt planter i egen art. Det er også eksempler på overføring av slike stoffer gjennom røtter.

Forholdet mellom primær- og sekundærmetabolisme

Planten må prioritere vekst mot evne til å beskytte seg mot stress og patogener. Dette gjør at de naturlig nok står i større fare for å bli syke av ulike patogener eller stressfaktorer. Økt konkurranse har også blitt bevist å senke prioriteten på stress- og forsvar.

Det er flere teorier om ressursallokering i relasjon til planteforsvarer som tar utgangspunkt i hele planter. Problemene er at planter ofte investerer **spesifikt** og favoriserer helt spesielle mekanismer,

samt at nivået avhenger fra art til art. Det er snakk om både epigenetisk regulering og fenotypisk plastisitet. En av disse teoriene er **CNB-teorien** (nå svært utdatert), som foreslår at det er tilgangen på karbon og næringsstoffer (nitrogen) som bestemmer produksjon av sekundære metabolitter, der Høy N uansett gir lavest produksjon, mens høy C lav N gir stor produksjon.

GLS-innhold i rapsplanter viser at GLS reduseres med økende plante- og bladalder. Innholdet går svært ned når planten går over i «generativ fase». Samtidig øker det svært mye i de generative plantedelene ved blomstring og frøsetting. I et eksempel med epleskurv viser det at fenolinnholdet går ned med økende nitrogen uansett om det er en resistent art eller ikke.

Priming er å skade planten «litt» slik at den induserer forsvar mot et senere potensielt angrep. Dette kan gjøres ved å skade den, utsette den for patogener, eller bare spraye den med syntetiske stoffer som tilsvarer signalstoffer fra patogener. Dette er ofte brukt i landbruket (ikke et økologiske tho)

- Får planten til å uttrykke forsvarsgener (/SAR?) som kan beskytte den mot både biotisk og abiotisk stress.

Poding er overføring av en kvist over til en annen plante. Dette fungerer overraskende godt i planter. Immun-messig kan dette brukes ved å «transplantere» en immun-aktivert gren over på en annen plante slik at den også får ervervet immunitet eller evnen til å oppfatte trusler raskere.

Blomstring

Når en plante blomster vil det apikale meristemet gå over i en «blomstringsmodus» fra en «vegetativ modus» der den bare produserer mer plante. Dette markeres ved at planten går fra en **juvenil** til en **voksen fase**, der den venter på et signal til å blomstre. Meristemet blir determinert, slik at det VIL og SKAL blomstre.

- Noen planter har ulikt utseende i juvenil og voksen fase
- Det er bare MERISTEMET og påfølgende vekst som påvirkes av faseendingen
- Varigheten til den juvenile fasen varierer svært mye, fra 30 dager til 40 år
- **EMF** er et protein som fortrenger blomstringsovergang, dette må slås av/motvirkes for å igangsette blomstringen.

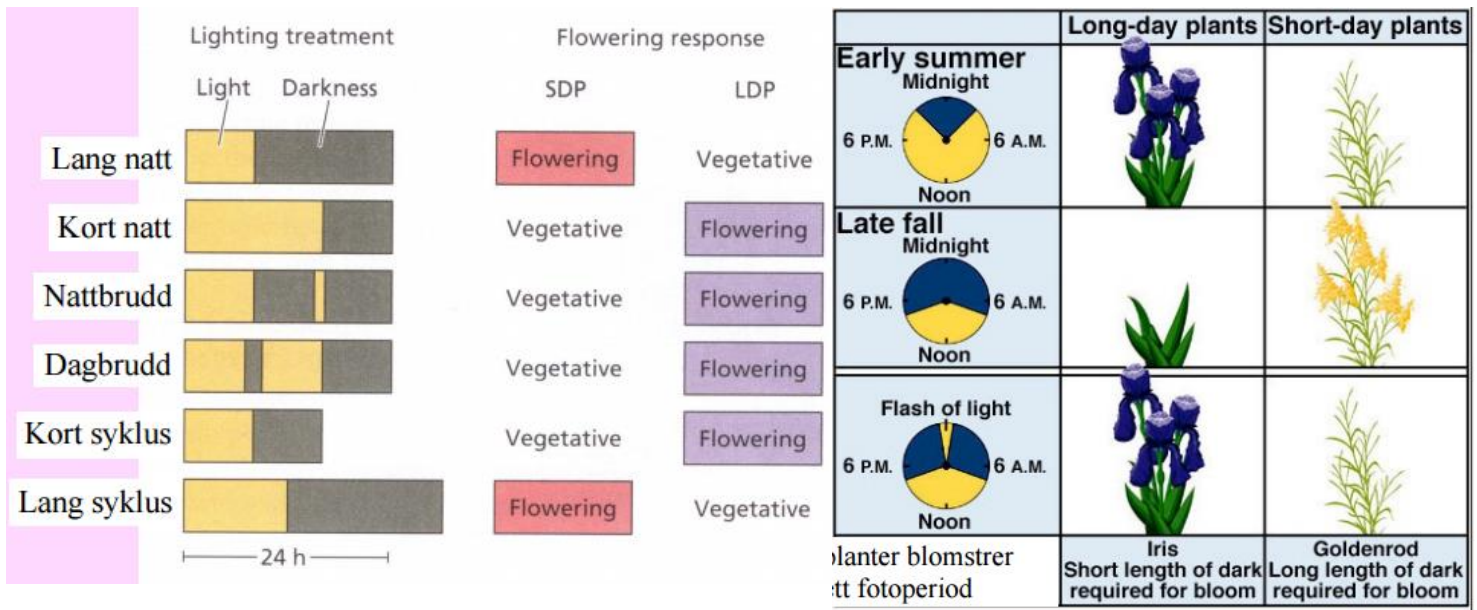
Ulike måter å blomstre på

Tidsbestemt blomstring (aka hvorfor ikke blomstre når som helst) sørger for at plantene er synkrone med hverandre. Det er fordel å time det til riktig sesong, slik at miljøforholdene ligger til rette. DU vil minimere stress, men også maksimere spredningen av pollenet ditt. Dette er viktig for effekt innsekter. Det er eksempler på planter som blomstrer sent for å unngå konkurranse.

Dagslengde-trigger (også kalt fotoperiodisme) det har blitt forsket mye på dette, og det har blitt oppdaget «lang-dag» og «kort-dag» planter, samt «dags-nøytrale planter».

- **Lang-dag** trenger en lysperiode lenger enn et visst antall
- **Kort-dag** trenger en lysperiode kortere enn et bestemt antall
- **Dags-nøytrale** bryr seg ikke, og blomstrer når den er klar.

MEN MEN MEN! Forskning har senere vist at det er lengden på NATTEN som betyr noe! Planter sjekker faktisk hvor lang natten er! Dette ble forsket på ved at nettene ble «kuttet» opp i korte netter med noen minutter belysning hver natt. Vi sier altså dagslengde, men mener nattelengde!



Noen planter sanser også en **relativ** endring i nattlengde:

- Lang-kortdags-planter (LSDP) blomster når det er korte dager etter lange dager.
- Kort-langdagsplanter (SLDP) blomster når det er lange dager etter korte dager.

Ooog det viser seg seff å være rødlisresponsen, aka **fytokrom** som er involvert, men bare i SDP. I LPD er også blått lys/kryptokrom involvert. Hvis det er **to** lysglimt (R/FR) i løpet av natten vil R (inaktiv) omdannes til FR (aktivt), men nytt lysglimt omdanner til R igjen og planten blomstrer ikke.

Tidspunktet for når lysglimtet inntreffer er kritisk for hvor stor prosent av blomster som skal blomstre. I en LDP-plante som har en 16 timer lang natt vil det være størst blomstring når lysglimtet kommer etter 8 timer.

Klokken: Planter bestemmer nattelengde **svært** presist, ofte helt ned til minuttet. Det viser seg også at sensitiviteten for nattelengde også har en egen syklus avhengig av den biologiske klokken. Plantene bruker altså fytokrom/kyptokrom til å stille den biologiske klokken. Den nullstilles når R omdannes til FR, som oversettes til at dagen har begynt. Et syklisk uttrykk av dag- og nattgener skaper den interne klokken. Den er maksimalt sensitivt til nattbrudd i midten av den kritiske lengden til mørkeperioden.

Jakten på florigen

Via forsøk der en plante ble indusert av korte dager, for deretter å podes med en ikke-indusert plante, viste det seg at begge etter hvert blomstret. Samtidig viser det seg at det er **bladene** som fører til blomstring, belysning av kun **ett** blad skapte til slutt blomstring i hele planten! På grunn av bevegelser konkluderte man med at det må være et hormon, og de kalte det for **florigen**, og det ble senere bestemt til å være **FT-gen, og FT-proteinet**. (Flowering locus T-protein)

- Det viser seg også at en poding av en LDP på en SDP allikevel gir blomstring, waddafuuuck. Dette betyr at stoffet må være relativt universelt og virke på flere ulike planter.

Temperaturavhengig blomstring er et signal som mottas og spres **lokalt** i apikalmeristemet. Flere planter blomstrer i respons på kulde, men eksperimenter viser at signalet ikke sprer seg i hele planten.

- **Vernalisering** er kuldebehandling av en plante for å få den til å blomstre. Det er prosessen som **induserer** overgangen til «blomstringsmodus», men det kan godt trenes andre stimuli i tillegg.

Autonom vei til blomstring (andre muligheter)

Det er eksempler på planter som **kun** blomstrer når antall blader for eksempel er 19. Hvis man fjerner toppen vil det måtte gro nye blader på toppen før det igjen vil skje en blomstring, det samme hvis man fjerner tjenesten lenger ned.

Det er også eksempler på at **røtter** hindrer blomstring, der det er avstanden til røttene som sier noe om hvorvidt en plante blomstrer eller ikke.

Floral determination: Uansett om planten podes over på noe annet vil den blomstre, dette fordi det har skjedd en mekanisme som gjør at den **vil** blomstre. Dette vil før eller siden skje med alle planter.

Blomsten og ABC-modellen

Alle planer vi kjenner til i dag har blomster i samme rekkefølge. ABC-modellen er en mye brukt modell for å forklare genetikken bak blomstring. Uttrykk av (minst) tre ulike gener i meristemet og kombinasjonen av dem bestemmer hvilket vedheng som produseres i hver «sirkel» av blomsten.

- **Gen A alene:** Begerblad (sepal)
- **A og B sammen:** Kronblad (petal)
- **Bare B og C:** Støvbærer (stamen)
- **Bare C:** Fruktblad (carpel)
 - o A og C er like dominante, og hvis A muteres vil C uttrykkes i områder med A og omvendt (bare relevant når man ser på mutasjoner)
 - o B opptrer bare i aktivitet sammen ved A og C
- Genene er transkripsjonsfaktorer, aka **homeotiske gener** (bestemmer anatomiske strukturer)

Villtype: (merk, dette er bare for en «halv blomst».

Begerblad (A)	Kronblad (AB)	Støvbærer (BC)	Halvt fruktblad (C)
A		C	
B			

Mutasjon av A

Halvt fruktblad (C)	Støvbærer (BC)	Støvbærer (BC)	Halvt fruktblad (C)
C		C	
B			

Mutasjon av B

Begerblad (A)	Begerblad (A)	Halvt fruktblad (C)	Halvt fruktblad (C)
A		C	

Mutasjon av C

Begerblad (A)	Kronblad (AB)	Kronblad (AB)	Begerblad (A)
A		A	
B			

Fruktmodning, senescens og hvile

Frukt er til av flere årsaker. De skal bære og beskytte frøene, samtidig som de skal tiltrekke frøspredere og belønne dem for å spise frukten (og dermed frøet). Fruktmodning er en spesialisert form for **senescens**, som kan oversettes til aldring, eller «aktiv død».

- Aktiv, **energikrevende** prosess
- Cellegrupper, enkle plantedeler, over/underjordiske deler eller hele planten (ettårig).
- Nedbrytning av cellestrukturer og makromolekyler for å gjenvinne næring
- Eget genetisk program som kontrollerer
- Apoptose
- Kan settes i gang av miljøsignaler

Etylen som hormon: Etylen er en gass som produseres i de fleste plantedeler, men mest i ulike meristemer og noder. Konsentrasjonen av etylen øker under bladfelling, senescens av blomster og fruktmodning, samt at den er svært involvert i stressresponsen. Den er biologisk aktiv ved svært lav konsentrasjon, og diffunderer gjennom planten via intracellulære rom.

Trippelresponsen er en respons trigget av etylen (ofte produsert av mekanisk stress når den lille planten vokser mot noe) og fører til:

1. Minsket elongering av stengel
2. Stengel svulmer opp og blir sterkere
3. Stengel begynner å vokse vannrett for å unngå å treffe hindringen. (Det er altså **etylen**, og ikke den fysiske hindringen som får planten til å vokse slik!)

Fruktmodning synkroniseres av etylen i **klimakteriske arter**. Klimakteriske arter øker respirasjonen når modningen begynner, dette produserer mer etylen som igjen fører til at nærliggende frukter begynner å modnes. Modning involverer en enzymatisk nedbrytning av celleveggene for å gjøre frukten myk, og omdannelse av stivelse til sukker for å gjøre den søt.

- **Ikke-klimakteriske arter** behøver ikke etylen for å modne/har andre mekanismer, men noen av disse artene har også reseptorer for etylen. Ananas, jordbær for eksempel.

Etylen er en gass som er vanskelig å kontrollere. Høy CO₂-konsentrasjon kombinert med lav temperatur og god luftig bruktes for å hindre at etylen akkumuleres i for eksempel epler. Dette fører til at epler plukket på høsten faktisk kan shippes til sommeren. Frukt sprayer ofte av **ethephon**, et stoff som i frukten omdannes til etylen.

- **Bioteknologi** kan brukes for å sette inn genet for et etylen-syntetiserende enzym
 - o Kan også sette inn et «antisense»-gen som vil hybridisere med det etylenproduserende genet for å hindre produksjon av dette.
- Mye eksempler på bioteknologi som failer helt – good job idiots.

Etylenproduksjon i flomrespons vil stimulere elongering. Det viser seg at ACC, et forstadium til etylen, produseres i røttene og transporteres via xylem og omdannes til etylen i blader og skudd.

Senescens og absisjon (bladfelling) er en del av senescens-prosessen. Auxin i «friske» blader hemmer etylensyntesen og hvor sensitive bladet er for etylen generelt. Ved et lyssignal kan auxinkonsentrasjonen i bladet gå ned, og det vil bli mer etylensyntese og sensibilitet som igjen fører til felling av bladet. ABA er også involvert her, og senescens påvirkes av **cytokininer**. På midt- og høye breddegrader vil hvilen igangsettes av korte dager (men ikke på ekvator).

Hvile

Mange blader får høstfarger fordi klorofyll og karotenoider trekker seg tilbake og avdekker antocyaninene, dette er en del av senescensen. Disse øker også i konsentrasjon på grunn av lav temperatur og akkumulering av sukker.

Hvile i planter er en måte å unngå stress på. Det kan være i forbindelse med for eksempel for tørre eller for kalde sesonger, og innebærer ofte bladfelling og en reorganisering på cellulært nivå. Men, eviggrønne trær kan også gå inn i hvile! Når vekstsesongen skal begynne igjen er det varm temperatur som drar den ut av hvile. Det er veletablert at det mest sannsynlig er fotoperiode (fytokrom + cirkadisk klokke) som drar planten inn i hvile.

ABA akkumuleres i hvilende bjørkeknopper og minsker etter eksponering til lavtemperatur. I hvilende bjørk vil korter dager → ABA føre til at plasmodesmata i skuddapikalmeristem plugges igjen med polysakkarider som hindrer intercellulær kommunikasjon (og dermed vekst/auxintransport). Ved kjølebehandling oppheves denne blokkaden, men den havner bare i «standby»-modus og krever fremdeles godt næringsgrunnlag og stigning i temperatur for å gjenoppta vekst.