

BI1007
PLANTENES STRUKTUR & FUNKSJON

K O M P E N D I U M

NORA J. H. ANDERSEN
HØSTEN 2022

INNHOILDSFORTEGNELSE

| | |
|---|-----------|
| Kapittel 3 VANNKJEMI | 4 |
| 3.1 Polare kovalente bindinger | 4 |
| 3.2 Sentrale egenskaper | 4 |
| Kapittel 8 CELLEMEMBRANER | 5 |
| 8.3 Diffusjon..... | 6 |
| Kapittel 11 FOTOSYNTESE | 7 |
| 11.1 Fotosyntese og biosfæren | 7 |
| 11.2 Organisering av plantecellen | 7 |
| 11.3 Lysreaksjonene | 9 |
| 11.4 Kalvinsyklusen | 12 |
| 11.5 Alternative mekanismer for karbonfiksering | 13 |
| 11.6 Fotosyntesen er viktig | 14 |
| Kapittel 30 FRØPLANTER | 15 |
| 30.1 Frø og pollenkorn | 15 |
| Kapittel 35 PLANTESTRUKTUR & VEKST..... | 16 |
| 35.1 Organisering | 16 |
| 35.2 Meristemer | 19 |
| 35.3 Primærvekst..... | 19 |
| 35.4 Sekundær vekst | 21 |
| 35.5 Vekst, morfogenese og celledeling | 22 |
| Kapittel 36 TRANSPORT | 24 |
| 36.1 Tilpasninger for ressursanskaffelse | 24 |
| 36.2 Kort- og langdistanse transport | 25 |
| 36.3 Transpirasjon og xylem | 27 |
| 36.4 Stomata..... | 30 |
| 36.5 Floem..... | 32 |
| 36.6 Symplast | 33 |
| Kapittel 37 PLANTENÆRING | 34 |

| | |
|--|-----------|
| 37.1 Jorda | 34 |
| 37.2 Essensielle elementer | 37 |
| 37.3 Forhold til andre organismer | 38 |
| Kapittel 38 REPRODUKSJON | 40 |
| 38.1 Blomster, dobbel fertilisering og frukter | 40 |
| 38.3 Avl og genetisk ingeniørkunst | 43 |
| Kapittel 39 PLANTESIGNALER | 44 |
| 39.1 Signal transduksjon | 44 |
| 39.2 Kjemiske signaler | 45 |
| 39.3 Lysresponser | 48 |
| 39.4 Andre stimuli | 49 |
| 39.5 Angrep av patogener og herbivorer | 51 |
| A til Å | 53 |

Kapittel 3 VANNKJEMI

3.1 Polare kovalente bindinger

Vannmolekyler er formet som en V, med oksygenatomet i midten og ett hydrogenatom på hver side. Atomene holdes sammen av **enkle kovalente bindinger**. Ettersom oksygen er mer elektronegativt enn hydrogen og elektronene bruker dermed mer tid ved oksygenatomet, er molekylet **polart**. Oksygen har to områder med delvis negativ ladning, ettersom elektronene benytter mest tid der, mens hydrogenene har delvis positiv ladning, ettersom elektronene benytter mindre tid der. Vannets egenskaper kan forklares av molekylets poler. Den delvis positive ladningen til hydrogen trekkes mot den delvis negative ladningen til oksygen. Det dannes svake **hydrogenbindinger** mellom vannmolekyler på grunn av tiltrekningen mellom de ulike polene.

3.2 Sentrale egenskaper

Vann har fire egenskaper som bidrar til at jorda er egnet for liv; **hydrogenbindinger** som holder stoffet samlet, egenskap til å **moderere temperatur**, stoffet **utvides i fryst form** og løsningsens **allsidighet**.

Vann holder seg samlet

Vannmolekyler holder seg nærme hverandre pga. av hydrogenbindingene. Bindingene gjør vann mer strukturert enn de fleste andre væsker, et fenomen kalt **kohesjon**. Fenomenet forklarer også transport av vann og løste stoffer mot tyngdekraften i planter. Vannet beveger seg gjennom vannledende celler fra røtter og gjennom bladene. Når vannet fordamper, fører hydrogenbindingene til at resterende vannmolekyler dras oppover. **Adhesjon**, som beskriver bindeevnen til en overflate, bidrar også. Hydrogenbindingene gir vannet en høy overflatespenning, et mål på hvor vanskelig det er å strekke eller bryte væskens overflate.

Temperatur og varme

Alt som beveger seg har **kinetisk energi**. Desto raskere et molekyl beveger seg, desto høyere kinetisk energi har det. **Temperatur** representerer gjennomsnittlig kinetisk energi, mens **termisk energi** reflekterer den totale kinetiske energien og er avhengig av volum. Når to objekter med ulik temperatur bringes sammen, passerer termisk energi fra det varme objektet til det kalde til de begge har samme temperatur. Termisk energioverføring fra et objekt til et

annet kalles **varme**. **Spesifikk varme** er mengden varme absorbert eller tapt for 1 gram stoff til å endre temperatur med 1 grad. Vann har høy spesifikk varme og vil dermed endre temperatur mindre i forhold til andre væsker. Dette gjør at vann kan bidra til å jevne ut temperaturene på jorda. Vann tar opp varme fra sola på en solskinnsdag og frigir varme på vinteren når det er kaldt i lufta. **Fordamping**, transformasjon fra væske til damp, kan forekomme selv ved lave temperaturer, men prosessen er raskere dersom vannet varmes opp. Dette bidrar til temperaturstabilitet i elver og innsjøer og at terrestriske organismer ikke overopphetes. Fordamping av vann fra blader forhindrer at bladene blir for varme, tilsvarende effekt svette har for mennesker.

Is flyter på vann

Vann har lavere tetthet i fast- enn i væskeform. Det gjør at **is flyter på vann**. Også dette skyldes hydrogenbindinger. Ved temperaturer over 4°C utvider vannet seg når temperaturen øker og trekker seg sammen om det blir kaldere. Mellom 4°C og 0°C grader begynner vannet å fryse fordi molekylene beveger seg for sakte til å bryte hydrogenbindinger. Ved 0°C låses molekylene til hverandre og danner et **krystallgitter**. At vann i fast form har lavere tetthet enn i væskeform gjør at det er kun den øverste delen av elver, innsjøer og hav som fryser til. Det åpner for liv både under og over islaget.

Løsningens allsidighet

En **løsning** er en væske med homogen blanding av to eller flere stoffer. En **vandig løsning** består av oppløst stoff der vann er løsemiddelet. Vann er et **allsidig** løsemiddel på grunn av molekylets polaritet. For at vann skal fungere som løsemiddel må stoffet ha ioniske eller polare molekyler. **Hydrofile** stoffer har en **affinitet** til vann, de vil altså reagere eller binde seg til vannet. **Hydrofobe** molekyler har ikke affinitet til vann og omfatter ikke-ioner eller upolare stoffer.

Kapittel 8 CELLEMEMBRANER

Cellemembranen er bygd opp av **proteiner, lipider og karbohydrater**. **Fosfolipider** er den mest utbredte typen lipider og molekylet er **amfipatisk**, med en hydrofil og en hydrofob ende. Proteinene er ikke tilfeldig fordelt i membranen, men samles i grupper og utfyller ulike funksjoner. En membran holdes sammen av hydrofobiske interaksjoner som er mye svakere

enn kovalente bindinger. Membranstrukturen fører til **selektiv permeabilitet**, den tillater noen stoffer å krysse membranen lettere enn andre. Transportreguleringen gjennom membranen er essensiell. Små molekyler og ioner gjennom membranen foregår begge veier. Sukker, aminosyrer, CO₂ og metabolsk avfall forlater cellen, mens O₂ går inn i cellen. Cellen regulerer dens konsentrasjon av uorganiske ioner for å opprettholde **membranpotensialet**. Visse ioner og polare molekyler, som ikke kan krysse membranen, er avhengige av **transportproteiner**. Det finnes ulike transportproteiner. **Kanalproteiner** har en hydrofil kanal som gjør det mulig å krysse membranen. **Aquaporiner** er en type kanalprotein som vannmolekyler benytter. **Bærerproteiner** holdes fast på passasjerer, endrer form og transporterer stoffene gjennom membranen. Transportproteiner er spesifikke for ionet eller molekylet som fraktes.

8.3 Diffusjon

Diffusjon er bevegelse av partikler slik at de spres ut i det tilgjengelige rom. Hvert molekyl beveger seg i en tilfeldig retning, men nettobevegelsen kan være i en gitt retning. Molekyler beveger seg fra et område med høy konsentrasjon til et område med lavere konsentrasjon fram til likevekt oppnås. Substanser diffunderer dermed ned deres konsentrasjonsgradient, uavhengig av konsentrasjonsgradienten til andre substanser. Ved likevekt passerer like mange molekyler hver vei. Diffusjon skjer spontant og krever ingen energiinvestering. Diffusjon over cellemembranen kalles derfor **passiv transport**.

Osmose

Osmose er diffusjon av fritt vann gjennom en membran. Vann diffunderer fra områder med høy konsentrasjon av fritt vann til områder med lav konsentrasjon av fritt vann. Dette tilsvarer diffusjon fra lav løsningskonsentrasjon til høy løsningskonsentrasjon for å oppnå konsentrasjonslikevekt av det oppløste stoffet. **Tonisitet** er evnen en løsning har til å få en celle til å ta opp eller miste vann. Hvis en celle **uten cellevegg** befinner seg i en **isotonisk** (*samme*) løsning er det ingen nettobevegelse av vann. Vann diffunderer, men like mye hver vei og cellens volum er stabilt. I en **hypertonisk** (*mer*) løsning vil cellen miste vann, mens i en **hypotonisk** (*mindre*) løsning vil vann diffundere inn i cellen raskere enn vann går ut, cellen tar da opp for mye vann. En celle **med cellevegger** i hypoton (mindre) løsning vil også svulle opp, men celleveggen bidrar med å opprettholde vannbalanse. Det dannes **turgortrykk** i cellen og cellen blir **turgid** (fast). Dette er det sunne stadiet i de fleste planteceller og mange

planter er avhengige av mekaniske støtte fra turgide celler. I isotone (*samme*) omgivelser vil det ikke være nettobevegelse av vann gjennom membranen, plantecellen blir **flaccid** (slapp) og visner. I hyperton (*mer*) løsning mister plantecellen vann. Cellen trekker seg sammen, plasmamembranen dras vekk fra celleveggen (**plasmolyse**) og planten visner.

Fasilitert diffusjon

Fasilitert diffusjon er når polare molekyler eller ioner diffunderer passivt gjennom membranen med hjelp av transportproteiner. Det er to typer transportproteiner, kanal- og bærerproteiner. **Kanalproteiner** som **aquaporiner** fasiliterer diffusjon av vann (*osmose*). Kanalproteiner som transporterer ioner kalles **ionekanaler**. Mange ionekanaler har porter som åpnes eller lukkes i respons til stimuli. **Stimuli** kan være elektrisk eller kjemisk. **Bærerproteiner** endrer form som translokaliserer løsnings-bindingsplasseringen langs membranen. Bærerproteiner involvert i fasilitert diffusjon resulterer i nettobevegele ned konsentrasjonsgradienten.

Kapittel 11 FOTOSYNTESE

11.1 Fotosyntese og biosfæren

Fotosynten er en konverteringsprosess som omdanner energi fra sollyset til kjemisk energi lagret i sukker og organiske molekyler. Prosessen gir, direkte eller indirekte, næring til nesten hele den levende jorda. **Autotrofe** organismer er «*selvspisere*» og produserer organiske molekyler fra CO₂. De er kilden til organiske forbindelser for ikke-autotrofe organismer og kalles derfor biosfærens **produsenter**. Planter er **fotoautotrofer** og bruker lys som energikilde. **Heterotrofer** lever på forbindelser produsert av andre og er biosfærens forbrukere.

11.2 Organisering av plantecellen

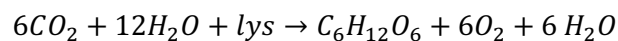
Egenskapen til å drive syntese av organiske komponenter kommer fra organiseringen av plantecellen. Fotosyntetiserende enzymer og andre molekyler gruppert sammen gjør det mulig for de kjemiske reaksjonene å foregå effektivt.

Kloroplaster

Kloroplaster er stedet for fotosyntese og finnes hovedsakelig i **mesofyllceller** i blader. CO₂ går inn i cellen og O₂ forlater cellen gjennom **stomata**, mikroskopiske porer på bladets overflaten. Røttene absorberer vann som leveres til bladene i **vener**. Bladene bruker venene til å transportere sukker til røttene og andre ikke-fotosyntetiserende deler av planten. En typisk mesofyllcelle har 30-40 kloroplaster. En kloroplast har to membraner og **stroma** (*tykkflytende væske*). I stroma finnes et tredje membransystem, **tylakoider**. Tylakoidene kan stables oppå hverandre og kalles **grana**. **Klorofyll**, et grønt pigment som gir bladet dens farge, befinner seg i tylakoidmembranene.

Atomsporing gjennom fotosyntesen

Den komplekse serien av kjemiske reaksjoner kan oppsummeres;



Man trodde lenge at planten splittet CO₂ til C og O₂, for deretter å legge til vann til karbonatomet og danne sukker. Nå vet man at O₂ kommer fra H₂O. I forhold til cellulær respirasjon, reverserer fotosyntesen retningen av elektronstrømmen. Vannmolekylene deles og elektronene overføres lang hydrogenioner fra vann til karbondioksid som deretter reduseres til sukker. Prosessen er en energikrevende, endergon prosess, fordi elektronene øker i potensiell energi fra vann til sukker

Fotosyntesens to steg

Fotosyntesen er ikke en prosess, men satt sammen av to prosesser med flere steg hver seg. Den første er lysreaksjonene, som skjer i kloroplasten, og den andre er kalvinsyklusen i stroma. Lysreaksjonene omfatter stegene som omdanner solenergi til kjemisk energi. Vann splittes og gir en kilde til elektroner og proteiner, samt O₂ som biprodukt. Lys absorbert av klorofyll driver overføring av elektron og hydrogenioner fra vann til NADP⁺, hvor de lagres midlertidig. Lysreaksjonene reduserer NADP⁺ til NADPH. Lysreaksjonene generer også ATP gjennom fosforylering, kjemiosmose for å drive tilførsel av fosfatgruppe til ADP. Lysenergien konverteres til kjemisk energi i form av NADPH, en elektronkilde som kan sendes langs en elektronakseptor, og ATP, en allsidig energivaluta i celler. Kalvinsyklusen, eller mørkereaksjonene, inkorporer CO₂ fra luften til organiske molekyler, karbonfiksering.

Kalvinsyklusen reduserer dermed det fikserte karbon til karbohydrat ved å tilføre elektroner, NADPH fra lysreaksjonen og ATP bidrar til reduseringen.

11.3 Lysreaksjonene

Lysets egenskaper

Lys er en energiform kjent som **elektromagnetisk stråling**. **Bølgelengden**, lengden mellom hver bølgetopp, varierer og danner tilsammen det **elektromagnetiske spekteret**. **Synlig lys** har bølgelengder mellom **380 og 740 nm**. Lysbølger beskriver mange av lysets egenskaper, men ved visse egenskaper oppfører lyset seg som diskrete partikler, **fotoner**. Energimengden er inverst relatert til bølgelengden, kort bølgelengde har høyt energinivå og motsatt.

Lysreseptorer

Når lys møter materie vil det enten reflekteres, overføres eller absorberes. Substanser som absorberer synlig lys er kjent som **pigmenter**. Ulike pigmenter absorberer ulike bølgelengder og bølgelengden som absorberes er ikke synlig. Vi oppfatter blader som grønne fordi klorofyll absorberer lilla-blått og rødt lys og dermed reflekterer grønt lys. Et **spektrofotometer** kan måle egenskapen til å absorbere ulike bølgelengder. En graf som plottes pigmentets lysabsorpsjon mot bølgelengden kalles et **absorpsjonsspekter** og gir et innblikk i effektiviteten til kloroplastene ettersom fotosyntesen kun gjennomføres dersom lys absorberes. **Aksjonsspektrumet**, som profilerer den relative effektiviteten ved forskjellige bølgelengder, bekrefter at fiolett-blått og rødt lys absorberes, mens grønt lys reflekteres. Det finnes tre pigmenttyper i kloroplastene; *klorofyll a*, *klorofyll b* og *karotenoider*. Hvert pigment absorberer ulike mengder lys av ulike bølgelengder. Et absorpsjonsspekter viser hvilke bølgelengder som absorberes, mens aksjonsspekteret viser den helhetlige raten for fotosyntese i kloroplaster. Små strukturelle ulikheter mellom klorofyll a og b forårsaker pigmentene til å ta opp ulike bølgelengder, de oppfatter derfor som ulike farger under synlig lys. Karotenoider absorberer fiolett og blå-grønt lys og oppfattes derfor som ulike nyanser av gult og oransje. Karotenoidene har som funksjon å virke fotobeskyttende, beskytte kloroplastene mot overdrevne mengder lysenergi, slik at kloroplastene ikke ødelegges.

Klorofyll-eksitasjon

Når et molekyl absorberer et foton av lys, heves et elektron til et orbital med høyere potensiell energi. Når elektroner er i sitt normale orbital er pigmentmolekylet i sitt

grunnstadiet, mens det eksiterte stadiet beskriver at molekylet har et elektron i et høyere orbital. De eneste fotonene som absorberes er de med tilsvarende energi til differansen mellom eksitert- og grunnstadie, og vil variere fra molekyl til molekyl. Et eksitert molekyl blir ikke værende i det høyere orbitalet lenge og faller tilbake til grunnstadiet. Dette frigjør energi.

Et fotosystem

Klorofyllmolekyler er organisert langs små organiske molekyler og proteiner kalt **fotosystemer**. Et fotosystem består av et reaksjonssenterkompleks omringet av flere **lysinnhøstingskomplekser**. Reaksjonssenterkomplekser består av proteiner på et spesielt par med klorofyll a molekyler, samt en **primær elektronakseptor**. Hver lysinnhøstingskompleks har ulike klorofyllpigmenter bundet til proteiner. Når et foton absorberes av et pigmentmolekyl, sendes energien fra pigment til pigment helt til det passerer et par klorofyll a molekyler i reaksjonssenterkomplekset. Det er eksitasjonsenergien som overføres mellom pigmentene, ikke selve elektronet. Klorofyll a molekylerne gjør det mulig å øke elektronene deres til et høyere energinivå og forflytte energien til primærelektronakseptoren. Når klorofyllelektronet eksiteres skjer det en redoksreaksjon. Isolert klorofyll fluoriserer og frigjør varme eller frie radikaler dersom en elektronakseptor ikke er tilstede. I fotosystemet, som alltid har elektron-akseptor tilgjengelig, blir energien omgjort til kjemisk energi som videre omdannes til sukker.

Fotosystem I og II

Tylakoidmembranene har to samarbeidende fotosystemer; **fotosystem II (PSII)** og **fotosystem I (PSI)**. Hvert system har et karakteristisk reaksjonskomplekssenter med en spesifikk primærelektronakseptor og klorofyll a assosiert med de spesifikke proteinene. PSII har klorofyll a molekyler som best absorberer lys med bølgelengde på 680 nm og kalles derfor P680. PSI har mest effektiv lysabsorbering ved 700 nm og kalles derfor P700.

Klorofyllmolekylerne er nesten identiske, men de ulike proteinene i tylakoidmembranen påvirker elektrondistribusjonen i pigmentene og gir ulike absorpsjonsegenskaper.

Lineær elektronstrøm

Nøkkelen til energitransformasjonen i fotosystemene er strømmen av elektroner gjennom systemene og andre molekylære komponenter i tylakoidmembranen. Den **lineære strømmen**

foregår under lysreaksjonene. Et foton eksiterer et elektron i et pigmentmolekyl i lysinnhøstingskomplekset i PSII. Den eksiterte energien overføres til andre pigmentmolekyler frem til energien når P680 i reaksjonssenteret. Her eksiteres et elektron i klorofyllparet til et høyere nivå. Elektronet flyttes fra det eksiterte P680 over til en primærelektronakseptor og P680 blir $P680^+$. Splittelsen av vann katalyseres av et enzym og elektronene leveres en og en til $P680^+$. H^+ føres ut tylakoidrommet, mens oksygenet kombineres og danner O_2 . Fotonene passerer fra primærelektronakseptoren i PSII til PSI via **elektrontransportkjeden**.

Transportkjeden består av elektronbæreren plastequinone (*PQ*), et cytokromkompleks og proteinet plastocyanin (*PC*). Hver komponent gjennomfører en redoksreaksjon mens elektroner strømmer ned transportkjeden. Dette frigjør energi til å pumpe H^+ ut av tylakoidmembranen som danner en **protongradient** langs membranen. Den potensielle energien i protongradienten brukes under kjemiosmose for å danne ATP. I mellomtiden har lysenergien blitt flyttet til et PSI-reaksjonssenterkompleks og eksitert et elektron i P700, slik at klorofyllmolekylene blir $P700^+$ og fungere som en elektronakseptor. Fotoeksiterte elektroner flyttes fra primær elektronakseptor i PSI, gjennom den andre elektrontransportkjeden og videre til proteinet ferredoksin (*FD*). Elektronforflyttelsen fra *FD* til $NADP^+$ katalyseres av $NADP^+$ -reduktase. Det kreves to elektroner for å redusere $NADP^+$ til NADPH. I NADPH har elektronene mer energi enn i vann, der de startet, og det er derfor mer tilgjengelig energi til kalvinsyklusen. Denne prosessen fjerner også H^+ fra stoma. Oppsummert benytter lysreaksjonene solenergi for å generere ATP og NADPH, som bidrar med kjemisk energi og reduserende energi til karbonsyntesereaksjonen i kalvinsyklusen.

Syklisk elektronstrøm

Eksiterte elektroner kan benytte en alternativ vei og med det unngå PSII, det kalles den **sykliske elektronstrømmen**. Elektronene beveger seg fra ferredoksin til cytokromkomplekset via plastocyanin og til P700 i PSI. Den sykliske strømmen **produserer ikke NADPH** og **frigjør ikke oksygen**, men **prosesserer ATP**.

Kjemiosmose i kloroplaster vs. mitokondrier

Kloroplaster og **mitokondrier** generer begge ATP ved kjemiosmose. En elektrontransportkjede pumper protoner, H^+ , langs membranen mens elektroner passerer gjennom en rekke bærere som blir mer og mer elektronegative. Elektrontransportkjeden transformerer redoksenergi til en proton-motivert kraft. Potensiell energi lagres i form av en

H^+ -gradient langs membranen. Et ATP-syntesekompleks kobler diffusjonen av hydrogenioner ned deres konsentrasjonsgradient til fosforyleringen av ADP til ATP. Noen av elektronbærerne, inkludert cytokromene, er veldig like i kloroplaster og mitokondrier, det samme gjelder for ATP-syntesekompleks fosforylering i kloroplaster og oksidativ fosforylering i mitokondrier. I kloroplastene stammer elektroner med høy energi fra vann, mens de i mitokondriene stammer fra organiske molekyler. Kjemiosmose bruker kloroplaster til å omdanne lys til kjemisk energi og mitokondriene for å omdanne kjemisk energi til ATP. Likheter inkluderer en protonpumpe som pumper H^+ fra den mitokondrielle matriksen til det intermembrane rommet i mitokondrier og fra stroma til tylakoidrommet i kloroplaster. Pumpingen bidrar til å danne et hydrogenionlager i begge. I mitokondriene diffunderer protoner ned konsentrasjonsgradienten fra det intermembrane rommet, gjennom ATP-syntase, til matriksen. Dette driver ATP syntesen. I kloroplaster syntetiseres ATP når hydrogenioner diffunderer fra tylakoid tilbake til stroma, gjennom ATP syntasekomplekter. ATP dannes i stroma og brukes under sukkersyntesen i kalvinsyklusen.

Oppsummering av lysreaksjonene

Elektronstrømmer skyver elektroner fra vann, hvor de har lav potensiell energi, til NADPH, der de har høy potensiell energi. Den lysdrevne elektronstrømmen generer ATP. Tylakoidmembranen har ulike mekanismer som omdanner lys til kjemisk energi i form av ATP og NADPH. Oksygen er prosessens biprodukt.

11.4 Kalvinsyklusen

Kalvinsyklusen skjer i stroma og kan likne på sitronsyresyklusen ved at startmateriale regenereres etter noen molekyler kommer inn og andre forlater syklusen. Sitronsyresyklusen er katabolsk, mens kalvinsyklusen er **anabolsk**, bygger karbohydrater fra mindre molekyler og forbruker energi. Karbon entrer syklusen i form av CO_2 og forlater syklusen som sukker. Syklusen forbruker ATP som energikilde og konsumerer NADPH som reduserende kraft for å tilføre høyenergi elektroner og danne sukker. Karbohydratet produsert er ikke glukose, men et tre-karbon sukker, *glyceraldehyde 3-fosfat (G3P)*. Et **G3P** molekyl krever tre sykluser og fikserer ett CO_2 molekyl av gangen. Kalvinsyklusen deles dermed i tre faser; **karbonfiksering, reduksjon og regenerering av CO_2 -akseptor**.

Karbonfiksering

Karbonfiksering er syklusens første steg. CO₂ innføres, en av gangen, ved å festes til 5-karbonsukkeret *ribulose bifosfat (RuBP)* som katalyseres av **rubisco**. Produktet er energi-ustabilt 6-karbonsukker som deles seg til to *3-fosfatglyserat*.

Reduksjon

Reduksjon er syklusens andre steg. Hvert *3-fosforglyserat* mottar en fosfatgruppe fra ATP og om blir med det *1,3-bifosfatglyserat*. Deretter gis et elektronpar fra NADPH til *1,3-bifosfatglyserat* og molekylet reduseres. *1,3-bifosfatglyserat* mister en fosfatgruppe og blir til *glyseraldehyd-3-fosfat (G3P)*. *G3P* er det samme sukkeret som dannes under glykolyse.

Regenerering av CO₂ akseptor

Til slutt må CO₂-akseptoren regenereres. En rekke reaksjoner gjør at karbonskjelettet blir til fem *G3P*-molekyler og videre rearrangert til tre *RuBP*. Rearrangeringen krever 3 ATP. *RuBP* er nå klar for å motta nye CO₂ molekyler og syklusen begynner på nytt.

Nettoforbruk

Syklusen krever totalt 9 ATP og 6 NADPH for å syntetisere ett *G3P*-molekyl. Lysreaksjonene generer ATP og NADPH. *G3P* molekyler fungerer som startmateriale for metabolske prosesser for å syntetisere andre organiske komponenter som glukose, sukrose eller andre karbohydrater.

11.5 Alternative mekanismer for karbonfiksering

Dehydrering er et problem for mange terrestriske planter. Det finnes flere tilpasningsmetoder til utfordringen. CO₂ er nødvendig for fotosyntesen og CO₂ tas opp via stomata. Det er også via stomata vann fordampes fra bladets overflate. For å hindre tørke, lukker derfor planter stomata på tørre og varme dager. Det fører til at CO₂ konsentrasjonen minker og O₂ konsentrasjonen øker. **Fotorespirasjonen** er en løsning på dette problemet.

Fotorespirasjon

Planter som benytter **rubisco** til karbonfiksering kalles **C₃-planter** fordi det første organiske produktet er *3-fosforglyserat*. Ris, hvete og soyabønner er alle C₃-planter. *Rubisco* kan binde

O₂ istedenfor CO₂. Produktet splittes og 2-karbon komponenter forlater kloroplasten. Peroksisomene og mitokondriene rearrangerer og splitter komponenten og det frigjøres som CO₂. Det kalles **fotorespirasjon** fordi den skjer i lyset og forbruker O₂ for produksjon av CO₂. Fotorespirasjon **forbruker ATP** istedenfor å generere det og det **produserer ikke sukker**. Fotorespirasjon minker dermed det fotosyntetiske utbyttet. Prosessen går tilbake til normalt når CO₂-nivået heves, men har i mellomtiden hatt høy energikostnad.

C₄-planter

Noen planter har tilpasset seg varmt og tørt klima med en alternativ metode for karbonfiksering. Dermed minimeres fotorespirasjon og kalvinsyklusen optimaliseres. De to viktigste metodene er **C₄-fotosyntese** og **crassulacean acid metabolism (CAM)**.

Karbonfiksering i C₄-planter har en 4-karbonkomponent som første produkt. Rørsukker og mais er begge C₄-planter. C₄-planter har to ulike fotosyntetiserende celler;

ledningsstrengslireceller og **mesofyllceller**. Ledningsstrengslireceller danner ledningsstrengen i bladene og mellom den og bladets overflate er mesofyllcellene. Hos C₄-planter skjer kalvinsyklusen hovedsakelig i ledningsstrengslirecellene. Mesofyllcellene pumper inn CO₂ i ledningslirecellene slik at rubisco skal binde CO₂ istedenfor O₂. ATP forbrukes for å minimere fotorespirasjon og øke sukkerproduksjonen. Tilpasningen er fordelaktig på varme dager der stomata lukkes delvis på dagtid.

CAM – Crassulacean Acid Metabolism

CAM er en annen fotosyntetiserende tilpasning til tørre omgivelser og finnes i sukkulenter, kaktuser, ananas m.m. Plantene åpner stomata på natten og lukker de på dagen, motsatt av andre planter. Ved å lukke stomata på dagtid sparer planten vann og forhindrer CO₂ opptak inn i bladene. CO₂ tas opp på natten og blandes inn i organiske syrer. Mesofyllcellene lagrer syrene i vakuoler frem til stomata på nytt lukkes. Når dagen kommer slipper CO₂ fra de organiske syrene og blir en del av sukkeret i kloroplastene.

11.6 Fotosyntesen er viktig

Sukkeret produsert under kalvinsyklusen **forsyner planten med kjemisk energi**. Omtrent halvparten av det organiske materialet produsert brukes **som drivstoff for cellulær respirasjon** i mitokondriene. De organiske komponentene transporteres som sukrose via ledningsstrenger fra bladene. Sukrose er råmateriale for cellulær respirasjon og andre

anabolske prosesser. **Glukose** benyttes til å lage polysakkarid-cellulose som er viktig for å vokse og modne, **cellulose** er nemlig hovedingrediensen i plantevegger. De fleste planter produserer mer organisk materiale enn de selv forbruker. Det overflødige sukkeret omgjøres til stivelse og lagres i kloroplastene, røttene, tubene, frø og frukt.

Kapittel 30 FRØPLANTER

30.1 Frø og pollenkorn

Et **frø** består av et **embryo** og dens **matforsyning**. Når et frø er modent, spres det ved ulike mekanismer. Alle frøplanter har redusert gametofytt, heterospori, ovuler og pollen. Disse tilpasningene hjelper frøet med å håndtere forhold som tørke og eksponering til sollys. De gjør også at frøplanter ikke krever vann for fertilisering og åpner dermed for reproduksjon i ulike forhold.

Heterospori

Heterospori er når planter produserer to typer sporer; **megasporer** og **mikrosporer**.

Megasporer er produsert av megasporofyller, megasporangia på modifiserte blader, og gir opphav til **kvinnelige gametofytter**. Mikrosporer er produsert av mikrosporofyller, mikrosporangia på modifisert blad, og gir opphav til **mannlig gametofytt**. Hver megasporangium har en megaspore, mens hver mikrosporangium har mange mikrosporer.

Ovuler og pollen

Megasporangium er omsluttet av et eller to integument-lag som beskytter den. Hele strukturen, inkludert megasporangium, megaspore og deres integumenter kalles en **ovule**. I hver ovule utvikles en kvinnelig gametofytt fra en megaspore og produserer en eller flere egg. En mikrospore utvikles til et **pollenkorn** som består av en mannlig gametofytt innelukket av pollenveggen. Sporopollenin i pollenveggen beskytter kornet når den transporteres av vind eller annet. Pollinering er overføringen av pollen til deles av planten som inneholder ovuler. Hvis et pollenkorn spirer gir den opphav til et pollenrør som utløser sperm til kvinnelig gametofytt.

Kapittel 35 PLANTESTRUKTUR & VEKST

Planter responderer til utfordringer og muligheter i miljøet ved å endre vekst. Dyr vil typisk flytte på seg istedenfor. Det er grunnen til at alle dyr av samme art ser nogenlunde like ut med omtrent samme størrelse, mens flere individer av samme tresort kan variere i høyde, antall og organisering av greinene sine. Det er disse typene forandring og utvikling som forenkler plantens mulighet til å utnytte ressurser fra omgivelsene.

35.1 Organisering

Planter har et hierarkisk system, der hvert **organ** består av flere ulike typer **vev**, som igjen består av ulike typer **celler**. Organene, vevene og cellene har alle ulike funksjoner og opptrer ulikt. De grunnleggende vaskulære planteorganene omfatter **røtter**, **stilker** og **blader**.

Rotsystemet er delen av planten som er under bakken, mens **skuddsystemet** er det som befinner seg over bakken. Systemene samarbeider om å absorbere vann og mineraler fra jorda og lys og CO₂ fra atmosfæren. Røttene driver nesten aldri fotosyntese og er avhengig av at bladene produserer sukker og andre karbohydrater for dem. Skuddene avhenger av vann og mineraler fra røttene.

Rotsystemet

Plantens **rot** er et viktig organ for **tilførsel** av vann og mineraler, samt **lagre** karbohydrater og andre reserver. Roten deles inn i **primærroten**, som er den første roten til å vokse ut av frøet, og **lateralroten**, som består av ulike forgreinede røtter. Roten fungerer som et anker som fester planten til bakken. **Høyt voksende planter** har ofte et **taproot-system** som består av vertikal hovedrot, ofte utviklet fra primærroten. Det er kun enden av de laterale røttene i et taproot-system som absorberer vann. Systemet er energikrevende å utvikle, men gjør det lettere for planten å forankres i bakken og dermed vokse seg høyere og oppnå bedre lysforhold. **Lavere planter** er utsatt for beitende dyr som kan dra opp hele planten og dermed drepe den. Primærroten deres dør tidlig og de danner ikke taproot-system. Istedenfor vokser det mange små røtter ut av hovedroten, som sammen med andre individer av samme art danner et **fibrøst rotsystem** av forgreinede laterale røtter. Ettersom systemet holder det øverste jordlaget samlet forhindrer plantene erosjon av jorden. I de fleste planter skjer vann- og mineralopptak nær enden av forlengede røttene. Der er det et stort antall **rothår**, tynne

forlengelser av røttenes epidermceller, som øker overflateområdet. De fleste røtter lever i symbiose med jordens bakterier for å øke mineralopptaket, dette kalles **mykorrhiza**.

Stilker

Stilken er organet som bærer bladene og knoppene og har som hovedfunksjon å **forlenge** og **orientere planten** slik at fotosyntese i bladene maksimeres. Grønne stilker kan drive begrenset fotosyntese. Hver stem består av et vekslende system av **knopper** og **interknopper**. Knopper er der bladene er festet, mens interknopper er segmentene mellom knoppene. Store deler av veksten til en ung knopp er konsentrert rundt den voksende skuddtuppen eller **apikalskuddet**. **Aksillærskudd**, en annen skuddtype i knopper, kan danne en lateral gren, en torn eller en blomst. Mange planter har modifiserte stilker med andre funksjoner, som f.eks. oppbevaring av matreserver Mange av disse modifiserte stilkene, inkludert **rhizomer**, **stoloner** og **tubers**, feiltas ofte som røtter

Blader

Bladene er **hovedorganet for fotosyntese**. De tar opp sollys, driver gassutveksling, sprer varme og forsvarer planten mot herbivorer og patogener. Funksjonene kan ha fysiologiske, morfologisk eller anatomiske behov som havner i konflikt med hverandre og gjør at blader varierer i størrelse og form. **Monokoter** og **eudikoter** har ulik arrangering av bladets årer, det vaskulære vevet. Monokoter har parallelle hovedårer med lik diameter langs hele bladet, mens eudikoter har et forgreinet nettverk av vener med opphav i hovedåren midt på bladet.

Dermalt, vaskulært og grunnt vev

Røtter, stilker og blader består av tre fundamentale vevstyper; **dermalt**, **vaskulært** og **grunnt** vev. Hver type danner et vevssystem som binder sammen organene. Det **dermale vevet** fungerer som et **ytre beskyttende lag**, som huden hos mennesker, og danner dermed den første forsvarsrekken mot fysiske angrep skader og patogener. I ikke-vedplanter består vevet av ett enkelt lag, **epidermis**, som er tettpakket av celler. **Kutikula**, et voks-liknende lag, beskytter blader og stilker. I vedplanter erstattes epidermis av **periderm**, beskyttende vener, i de eldre regionene av stilker og røtter. Epidermis har spesialisert karakteristikker i hvert organ. I røttene absorberes vann og mineraler gjennom epidermceller, spesielt i rothårene. I skuddene er epidermalceller vaktceller og en del av gassutvekslingen. Epidermalceller i skudd kalles **trikomer**. Det **vaskulære vevssystemet** har som oppgave å forenkle transport av materialer

og bidra med mekanisk støtte. Det er to typer vaskulært vev; **xylem** og **floem**. Xylem fører vann og oppløste mineraler opp fra røttene, mens floem transporterer sukker fra produksjonsstedet til områder der de behøves eller lagres. Vev som verken er dermalt eller vaskulært er grunnvæv. **Grunnvæv** omfatter det indre vaskulære systemet, **pith**, og det ytre, **cortex**. Grunnvæv har spesialiserte celler for lagring, fotosyntese, støtte og kortdistansetransport.

Celletyper

Det er tre ulike typer celler i planter; **parenkymceller**, **kollenkymceller** og **sklerenkymceller**. **Parenkymceller** har tynn og fleksibel cellevegg og mangler sekundær cellevegg. Fotosyntese foregår hovedsakelig i parenkymceller. Parenkymceller i stilker og røtter har fargeløse plastider og kalles amyloplaster. **Amyloplaster** lagrer stivelse. **Kollenkymceller** støtter unge deler under planteveksten. Celletypen er en forlenget versjon av parenkymceller, men har tykkere primærvegg. **Sklerenkymceller** er støttende elementer i planter og er mer rigide enn kollenkymceller. Den sekundære celleveggen er tykk og inneholder lignin. Modne sklerenkymceller kan ikke forlenges og de befinner seg dermed der planten er ferdig utvokst. Celletypen er spesialisert for støtte og produserer en sekundær cellevegg før protoplasten dør. **Protoplasten** er den levende delen av cellen. Det finnes to typer sklerenkymceller; **sklerider** og **fibrer**. Skleridene har en irregulær form, mens fibre har tykke ligning-sekundære vegger, er lange og smale og er gruppert i kordeler.

Vannledende celler i xylem

Det er to typer vannledende celler i xylem; **trakeider** og **vesselelementer**. **Trakeider** er lange, tynne celler med spisse ender. Vannet beveger seg fra en celle til neste via **pits**, slik at de ikke må bevege seg gjennom tykke sekundærvegger. **Vesselelementer** er tubeformede, forlengede celler som er døde og ligning-fikserte. De har bredere, kortere og tynnere vegger og er mer butte enn trakeidene.

Sukkerledende celler i floem

I frøløse, vaskulære planter og gymnospermer transporteres sukker gjennom **sieveceller**, som er lange og smale. Hos angiospermer er **sievetuber**, kjeder av **sievetubelementer**, transportmetoden. Sievetubene mangler kjerne, ribosomer, en tydelig vakuole og cytoskjelett elementer. Dette gjør at organisme molekyler lett kan passere gjennom cellene. **Sieveplatene**,

cellens endevegg, har porer som åpner for væskeflyt mellom cellene. Ved hvert sievetubeelement er en ikke-levende celle, **kompanjongcellen**, som er festet via plasmodesmata. Hos noen planter bidrar denne cellen med å laste sukker inn i sievetubeelementene.

35.2 Meristemer

I planter skjer veksten gjennom hele plantens liv, en prosess kalt **ubestemt vekst**. Plantene kan fortsette sin vekst på grunn av **meristem**, vev som inneholder celler som kan deles, som fører til forlengede og differensierte celler. Det er to typer meristemer; **apikalt meristem**, i rot- og skuddender, og **lateralt meristem**, som gjør at vekst i tykkelse er mulig.

Apikalt meristem

Apikalt meristem inneholder celler som gjør **primærvekst**, vekst i lengden, mulig. Primærvekst gjør at røtter vokser ned i jorda og skudd opp i lufta. I ikke-vedplanter produserer primærveksten tilnærmet hele plantekroppen. Under primærvekst gir cellene opphav til **primære meristemer**. Primære meristemer er en samlebetegnelse for **protoderm**, **grunnmeristem** og **prokambium** som produserer henholdsvis dermalt-, grunnt- og vaskulært vev.

Lateralt meristem

Sekundærvekst, vekst i bredden, muliggjøres av det **laterale meristemet** bestående av **vaskulært-** og **kork kambium**. Vaskulært kambium tilfører vaskulært vev som omfatter **sekundær xylem** og **sekundært floem**. Fortykningen kommer hovedsakelig fra sekundært xylem. Korkkambium erstatter epidermis med et tykkere og hardere periderm.

35.3 Primærvekst

Primærveksten fremtrer fra celler produsert av apikale meristemer.

Primærvekst i røtter

Hele primærroten kommer fra **rotapikalmeristemet**, som også lager rothetten. **Rothetten** beskytter det delikate apikalmeristemet når roten dytter gjennom jorden. Rothetten skiller ut polysakkarid-slim som smører jorden. Veksten foregår rett under rottuppen i **tre**

overlappende soner; celledeling, forlengelse og differensiering. **Sonen til celledeling** inkluderer stamcellene i rotapiktalmeristemet og deres produkter. I regione produseres nye rotceller. Et par millimeter bak rottuppen er **forlengelsessonen**, hvor mesteparten av veksten skjer ved forlenging av rotcellen. Forlengingen dytter tuppen lenger inn i jorden, mens rotapikalmiesitermet legger til celler ved yngre enden av forlengelsessonen. Samtidig blir de tre primærmeristemene tydeligere i **sonen for differensiering**. Protoderm gir opphav til epidermis der rothår er den mest fremtredende trekket ved røttene. Mellom protoderm og prokambium er grunnmeristemet, som gir opphav til modent grunnnettvev. Grunnvevet består hovedsakelig av parenkyma celler. Prokambium gir opphav til den vaskulære sylindren. Ved å øke lengden på røttene fasiliterer primærvekst utforskning av jorda. Hvis en næringsrik lomme oppdages kan forgrening stimuleres. Forgrening er også en form for primærvekst.

Primærvekst av skudd

Primærskuddet stammer fra **skuddapikalmeristemet**, en kuppelformet masse med delende celler, ved skuddtuppen. Skuddapikalmeristemet er en delikat struktur av blader. Det er korte avstander mellom de unge bladene fordi internodene er korte. Skuddforlengelsen kommer av forlengelse av internodecellene. Skuddapikalmeristemet gir grunnlag for protoderm, grunnmeristem og prokambium som sammen danner grunnlaget for det modne primærvevet i skuddet. Skuddforgreiningen kommer av aktivering av aksillærspirer. Desto nærmere en aksillærspire er en aktiv spire, desto mer hemmet bli den, dette kalles **apikal dominans**.

Stilkvekst og -anatomi

Stilken er omgitt av **epidermis** og **kutikula**. Grunnvevet i stilken består av parenkymceller, men det er kollenkymvellingene som styrker stilken under primærvekst. Sklerenkymceller, spesielt fibre, bidrar også med støtte i delene der stilken ikke lenger forlenges. Vaskulært vev i eudikote arter består av vaskulære bylter oppstilt i ring. Xylem i hver samling er omkringliggende til pith, og floem i hver samling er omkringliggende til cortex. I monokoter er de vaskulære samlingene spredt gjennom vevet og danner ikke en ring.

Bladvekst og -anatomi

Blader utvikles fra **bladprimordia**, et kuhorn-formet fremspring som dukker opp langs **skuddapikalmeristemet**. Det dannes tre primærmeristemer i blader. Bladepidermis er omringet av kutikula og bladet har små åpninger, **stomata**, som gjør blant annet

gassutveksling mulig. Hver stomatopore beskyttes av to forsvarsceller på hver side som regulerer åpning og lukking av poren. Bladets grunnvev, **mesofyll**, ligger mellom de øvre og nedre epidermallagene. Mesofyll består hovedsakelig av parenkymceller og har i eudikote blader to lag; **palisaden** og **spongy**. **Palisade mesofyll** består av et eller flere lag med forlengede parenhymceller. **Spongy mesofyll** ligger under palisade og inneholder parenkymceller med en løsere organisering. Dette gir en struktur med luftområder der CO₂ og O₂ kan sirkulere. Det vaskulære vevet i bladene er sammenhengende med det i stilken. Vener forgreines gjennom mesofyll og nettverket bringer xylem og floem i kontakt med det fotosyntetiserende vevet. Den vaskulære strukturen bidrar også til å opprettholde bladets form. Hver vene innesluttet av beskyttende bundle sheath som regulerer bevegelsen av substanser mellom det vaskulære vevet og mesofyll.

35.4 Sekundær vekst

Sekundærvekst er vekst i tykkelsen produsert av de **laterale meristemene**. Veksten forekommer primært i **stammer og røtter**, og sjeldent i blader. Sekundærvekst består av vev produsert av det vaskulære- og korkkambium. **Vaskulært kambium** legger til sekundært xylem og sekundært floem og øker dermed den vaskulære strømmen og støtten for skuddene. **Korkkambium** produserer et tykt og robust dekke av voks-liknende celler som beskytter for vanntap og fra invasjon av insekter, bakterier og sopp. I vedplanten forekommer primær- og sekundærvekst samtidig. Primærveksten øker antall blader og forlenger stammen og røtter, mens sekundærveksten øker diameteren til stammene og røttene der primærveksten har opphørt.

Vaskulært kambium og sekundært vaskulært vev

Vaskulært kambium er en sylinder med meristem celler og er ansvarlig for produksjon av **sekundært vaskulært vev**. Vaskulært kambium befinner seg **utenfor pith og primærxylem**, men **innenfor primærfloem og cortex**. I et tverrsnitt ser vaskulært kambium ut som en ring med meristemceller. Etter hvert som cellene deles, øker omkretsen slik at hver ring er større enn den forrige. Noen forlengede stamceller gir utgangspunkt for modne celler som trakeider, vesselementer, fibre, sieve-tubeelementer osv. Andre kortere stamceller gir utgangspunktet for radiale filer som binder sekundær xylem og floem sammen. Under den sekundære veksten akkumuleres lag av sekundær xylem bestående av trakeider, vesselementer og fibre. I tempererte området kjennetegnes ved som utvikles om våren ved at sekundær xylem har stor

diameter og tynne cellevegger. Denne strukturen optimaliserer vanntilførselen. Senere vekstsesong gir tykkere cellevegger som gir økt støtte. Etter hvert som et tre aldres transporterer ikke sekundært xylem vann og mineraler og kalles da for hjerteved. Xylem sap er det sekundære xylemet som fortsatt driver transport. Ettersom xylem sap får økt diameter for hvert år, bidrar xylem med mer og mer sap. Det er kun det yngste floem som bidrar til sukkertransport.

Korkkambium og periderm-produksjon

Under tidlige stadier av sekundærvekst skyves **epidermis** utover, slik at den splittes, tørker ut og faller av. **Periderm** produsert av korkkambium erstatter epidermis. Korkkambium gir opphav til korkceller som deponerer et voksliknende, hydrofobisk materiale kalt **suberin** i veggene før de dør. Suberinen gjør peridermen ugjennomtrengelig og fungerer derfor som en barriere. Korken kalles **bark**, som egentlig omfatter alt vev utenfor vaskulært kambium og inkluderer dermed sekundært floem og alle lagene med periderm. Over tid slites de eldre lagene med periderm av og det dannes en karakteristisk sprekkete og skrellende ytre struktur på trestammen. **Lenticels**, små porer i periderm, gir mer rom for gassutveksling.

35.5 Vekst, morfogenese og celledeling

Utviklingsplasisitet er evnen til å tilpasse f.eks. form som en respons på en miljøtilstand. Planter har ofte mer dramatiske utviklings plastisitetsreaksjoner enn dyr pga. deres **inmobilitet**. De tre overlappende prosessene involvert i utvikling er **vekst**, **morfogenese** og **celledifferensiering**. **Vekst** er irreversibel størrelses økning. **Morfogenese** er prosessene som gir vev, organer eller organismen form og bestemmer posisjonen til celletypene. **Celledifferensiering** er prosessen der celler med like gener blir ulike fra hverandre.

Vekst

Celledeling øker potensialet for vekst ved å øke antall celler, men plantevekst kommer hovedsakelig av **celleekspansasjon**.

Celledeling

Celleveggen som deler planteceller under cytokinese utvikles fra cellens plan. **Celleplanen** er bestemt sent i interfasen og korresponderer med den korteste veien å dele volumet til modercellen. Rearrangering av celleskjelettet begynner den romslige orienteringen.

Mikrotubuli i cytoplasma konsentreres til et bånd. Båndet forsvinner før metafasen, men spår det fremtidige planet for celledelingen. Celledelings symmetrien, fordelingen av cytoplasma mellom dattercellene, påvirker plantens utvikling. **Asymmetrisk celledeling** er når en dattercelle mottar mer cytoplasma enn den andre. Den første delingen av et plantezygot er vanligvis asymmetrisk og innleder polariseringen av plantekroppen til skudd og rot.

Celleutvidelse

Når planteceller vokser tar **vann** opp rundt 90 % av ekspansjonen. Vannet lagres hovedsakelig i en **sentral vakuole**. Vakuole-sapen er fortynnet og tilnærmet fri for energikrevende makromolekyler. Planten kan dermed vokse raskt og økonomisk. Planter utvikles sjeldent likt i alle retninger og utvidelsen er vanligvis langs plantens hovedakse, enten ned i jorden eller opp i luften. Mikrofibrilli i celleveggen strekkes ikke og utvider cellene dermed i en bestemt retning.

Morfogenese

Celler tilegnes ulike identiteter og et bestemt romslig arrangement under morfogenesen. Det er to hypoteser som forsøker å forklare hvordan plantecellenes skjebne bestemmes under mønsterdannelsen; **opphavs-baserte mekanismer** og **posisjons-baserte mekanismer**. Den første hypotesen tilsier at cellens skjebne bestemmes tidlig og at cellene fører skjebnen videre til deres etterkommere. Hypotesen går dermed ut på at det grunnleggende mønsteret bestemmes etter retningene der de meristematiske cellene deles og utvides. Den andre hypotesen foreslår at cellens endelige posisjon i et kommende organ bestemmer hvilken type celle den blir.

Kontroll av celledifferensiering

Celledifferensiering avhenger av **kontroll** av genuttrykk-regulering av transkripsjoner og translasjoner, som resulterer i produksjon av spesifikke proteiner. Aktivering eller deaktivering av gener er et resultat av celle-celle kommunikasjon. Celler får informasjon fra naboceller om hvilken spesialisering de bør ha.

Faseforandringer

Flercellede organismer går ofte gjennom ulike **utviklingsstadier**. Planter går fra juvenilt stadiet til voksent vegetativt stadiet og videre til voksent reprodutiv stadiet.. Utviklingen skjer i faser, innen en enkelt region, og omfatter ikke hele organismen.

Genetisk kontroll av blomstring

Blomsterdannelse involverer **faseendring** fra **vegetativ vekst** til **reprodutiv vekst**.

Overgangen er trigget av en kombinasjon av miljøfaktorer og indre signaler. **Blomstervekst** er vanligvis **bestemt** og ikke uavgrenset slik som vegetativ vekst. Overgangen er assosiert med blomster-induserende gener som skrur på.

Kapittel 36 TRANSPORT

36.1 Tilpasninger for ressursanskaffelse

Planter må **tilpasse** seg miljøet både **over og under jordoverflaten**. Skuddene over bakken krever CO₂ og sollys, mens røttene under bakken krever vann og mineraler. Plantenes tilpasning til begge settinger er en viktig del av planteevolusjonen. Tidlige planter som levde i vann, tok opp vann og mineraler direkte fra omgivelsene og det var ikke behov for å transportere stoffene rundt om i planten. Plantene hadde skudd over vannoverflaten med voks-liknende kutikula og noen få stomata som gjorde gassutveksling mulig. Absorpsjon foregikk gjennom tråd-liknende rhizoider som forankret planten og fungere som vannledning. Over tid ble det større **konkurranse** om lystilførsel, vann og næringsstoffer og de høyt voksende plantene med stor overflate hadde et fortrinn. De store plantene behøvde mye vann og god ankring og utviklet dermed lange og forgreinede røtter. Slik ble **rot- og skuddsystemet** separert. Evolusjon av xylem og floem åpnet for langdistansetransport. **Xylem** transporter vann og mineraler fra rot til skudd og **floem** transporter fotosynteseprodukter fra produksjonssted til der det er behov for dem.

Tilpasning til lystilførsel

Fotoautotrofe planter er avhengig av deres evne til å drive fotosyntese og det har derfor evolvert mange ulike forgreininger i rot- og skuddsystemet for å **optimalisere fotosyntesen** i habitatet planten befinner seg i. **Stilker er støttestruktur** for blader og transportområdet. De

fleste høye planter har tykke stilker for økt transport og støtte. **Forgreininger optimaliserer lystilførselen**, men planten har ofte begrenset energi og må prioritere enten **høyde eller forgreining**. Bladform og størrelse varierer mye i planteverdenen og er et resultat av tilpasning. **Fyllotaksi** er bladets organiseringen på stilken og er karakteristisk for hver enkelt art. Vekslede fyllotaksi er vanlig. Da er bladene ordnet i en stigende spiral med 137° mellom hvert blad for minimalt med skygge. Blader lengder ned på stilken vil ikke drive fotosyntese i like stor grad og planten taper dermed på å ha disse bladene. Lite produktive blader gjennomgår dermed **apoptose**, programmert celledød, og felles. **Bladets orientering** påvirker også lystilførselen. Horisontale blader fanger mer lys, men kan føre til overeksponering. Vertikale blader fanger mindre, men faren for overeksponering til lyset er redusert.

Tilpasning til anskaffelse av vann og mineraler

Rotsystemet utnytter vann og mineraler under bakken. Mange planter responderer på nitratlommer ved å ekspandere en rot gjennom den. Rotceller responderer også til høye nivåer av **nitrat** i jorden ved å syntetisere proteiner involvert i nitrattransport og -assimilasjon. Planten utvider da sin masse for å optimalisere nitratopptaket og cellene endres for å utnytte ressursene i størst mulig grad. **Konkurransen** innad i rotsystemet fører også til mer effektiv absorbering av næringsstoffene i jorda. Planter inngår også symbiose med mikroorganismer for å utnytte ressursene i jorda. En type symbiose er mykorrhiza, symbiose mellom sopp og planterøtter. **Mykorrhiza** bidrar med større overflate for absorbering.

36.2 Kort- og langdistanse transport

Planter benytter ulike transportsystemer, deriblant **apoplast** og **symplast**, for å transportere stoffer over ulike distanser og barrierer.

Apoplast og symplast

Apoplast er alt **utenfor plasmamembranen** til levende celler og inkluderer cellevegger, ekstracellulære rom, trakeider og vesselementer. **Symplast** omfatter **hele cytosol** i alle levende celler, i tillegg til plasmodesmata. Planter benytter **tre transportruter**; den apoplastiske ruten, den symplastiske ruten og den transmembrane ruten. I den **apoplastiske ruten** forflyttes vann og løsninger langs de sammenhengende celleveggene og det ekstracellulære rommet. I den **symplastiske ruten** forflyttes løsninger langs den sammenhengende cytosolen og krever at substansen først krysser plasmamembranen, først

inne i cellen kan substansene bevege seg fra celle til celle. I den **transmembrane ruten** forflyttes løsninger ut av cellen gjennom celleveggen og inn i nabocellen. Ruten krever at substansene krysser plasmamembranen opptil flere ganger.

Kortdistansetransport av løsninger langs plasmamembranen

Planter har selektiv permeabilitet som kontrollerer **kortdistanse transport** av **substanser** ut og inn av cellene. Både **aktiv og passiv transport** forekommer og de benytter ulike pumper og transportproteiner. Hydrogenionet spiller en viktig rolle i transportprosesser. Plantecellens membranpotensial reguleres ved å pumpe H^+ via ionepumper. Energien fra H^+ gradienten og membranpotensialet brukes til **kotransport** for å drive aktiv transport av ulike løsninger. H^+ er ansvarlig for absorpsjon av nøytrale løsninger, som sukrose, via floemceller og andre planteceller og H^+ kotransport bidrar også under opptak av nitrat via rotcellene.

Cellemembranene har også ionekanaler som kun lar visse ioner passere og kanalene kan åpnes eller lukkes som en respons til kjemisk-, press- eller elektrisk stimuli.

Kortdistansetransport av vann langs plasmamembranen

Absorpsjon og vanntap foregår via **osmose**, diffusjon av fritt vann gjennom en membran. Den fysiske egenskapen for strømretningen, **vannpotensialet** (ψ), inkluderer effekten av løsningskonsentrasjon og fysisk trykk. Trykket måles i megapascal (MPa) og 0 MPa tilsvarer rent vann i en åpen beholder ved romtemperatur og havnivå. Det indre trykket i levende celler er på omtrent 0.5 MPa og kommer av osmotisk opptak av vann. Fritt vann beveger seg fra et område med høyt potensial til et område med lavere. Et frø i løsning med høyt vannpotensial vil dermed ta til seg vann. Løsningskonsentrasjoner og trykk ha innvirkning på potensialet i hydrerte planter:

$$\psi = \psi_s + \psi_p$$

ψ er **vannpotensialet**, ψ_s tilsvarer **løsningspotensialet** (det osmotiske potensialet) og ψ_p er **trykkpotensialet**. Det **osmotiske potensialet** er direkte proporsjonal med molariteten og påvirker hvilken retning osmosen forekommer. Løsningsstoffer bindes til vann som fører til færre frie vannmolekyler og reduserer kapasiteten vannet har til å bevege seg og gjennomføre arbeid. Økt løsningskonsentrasjon har dermed en negativ effekt på vannpotensialet.

Trykkpotensialet er det fysiske trykket på en løsning og kan være både negativt og positivt. Vann i levende planteceller er vanligvis under et positivt trykk på grunn av det osmotiske

opptaket av vann. Protoplasten trykket opp mot celleveggen utgjør **turgortrykket** som er avgjørende for at planter holder seg oppreist. En celle med 0 MPa i trykkpotensial er flaccid. Diffunderer vannet ut av cellen, pga. høy konsentrasjon i omkringliggende løsning, vil protoplasten gjennomgå plasmolyse, den minker og trekkes vekk fra celleveggen. Dersom den flaccide cellen legges i rent vann vil den ta opp vann via osmose fordi plantecellen har høyere konsentrasjon enn det rene vannet. Protoplasten vil da svulme opp og turgortrykket gjenopprettes. Når turgortrykket er høyt nok og vannet ikke lenger tas opp vil være ψ_s likt ψ_p og ψ være 0. En dynamisk likevekt er nådd og det vil ikke være nettobevegelse av vann. En turgid celle, celle med høyere konsentrasjon enn omgivelsene, er veldig fast. Turgide vev fører til at planten fremstår som stiv.

Aquaporiner

Vannmolekyler kan diffundere gjennom plasmamembranen, men det tar tid. Cellene har derfor **aquaporiner** som bidrar med transport av vann. Kanalene kan åpnes og lukkes og påvirker hvilken rate vann beveger seg gjennom membranen.

Langdistansetransport

Diffusjon er for langsam for **langdistansetransport** i planten og derfor benyttes **bulk flow**. Bulk flow er bevegelse av en væske som respons til **trykkgradienten**. I motsetning til osmose er bulk flow uavhengig av løsningskonsentrasjonene. Langdistanse bulk flow foregår i spesialiserte celler i vaskulært vev, som **trakeider** og **vesselelementer** i floem. I blader forsikrer forgreininger av venene at alle celler har kort avstand til det vaskulære vevet. Strukturen i ledende celler i xylem og floem fasiliterer bulk flow. Modne trakeider og vesselelementer er døde celler uten cytoplasma. Sieve-tubeelementer har nesten ingen organeller. Dette effektiviserer transporten gjennom cellene. Bulk flow forbedres også via hule plater på vesselelementenes ender og porøse sieveplanter som binder sievetubeelementene sammen. Diffusjon, aktiv transport og bulk flow bidrar til transport av ressurser rundt i planten.

36.3 Transpirasjon og xylem

Absorpsjon via rotceller

Det er avgjørende at røttene tar opp store mengder vann og næringsstodder fordi hovedområdet for absorpsjon er i røttene. I røttene er **epidermalcellene** permeable til vann og

cellene er differensiert til **rothår**. Rothårene tar opp vann og jordløsning. **Jordløsningen**, som består av vannmolekyler og løste ionepartikler, trekkes inn i de hydrofile epidermalcelleveggene og passerer fritt langs veggene og det ekstracellulære rommet i rotcortex. Strømmen øker eksponeringen **cortexcellene** har til jordløsningen og fører til økt overflate for økt absorpsjon. Jordløsningen har lav konsentrasjon av mineralene og røttene benytter aktiv transport for å akkumulere essensielle mineraler.

Transport inn i xylem

Vann og mineraler må først innta xylem i den **vaskulære sylindere**n før de kan transporteres videre. **Endodermis**, det innerste cellelaget i **rotcortex**, fungerer som siste kontroll for selektiv passasje av mineraler fra cortex til den vaskulære sylindere. Mineraler allerede tilstede i symplasten når nådde endodermis fortsetter mot den vaskulære sylindere ettersom de allerede har blitt kontrollert av plasmamembranen på vei inn i symplast i endodermis eller cortex. Resterende mineraler, som når endodermis via **apoplastisk transportrute**, møter en blindvei med endodermale celler, den **casparianske stripen**. Stripen er en vegg av **suberin** som hindrer fri passasje inn i den vaskulære sylindere. Vannet og mineralene må gjennom en selektiv plasmamembran for å bevege seg videre. På denne måten tar ikke planten opp toksiske eller unødvendige stoffer. Endodermis forhindrer også at akkumulert stoff i xylem lekker ut i jorden. Den siste passasjen er via trakeidene og vesselementene i xylem som er en del av apoplast. Levende celler, inkludert endodermale, frigjør mineraler fra protoplast og inn i deres egne cellevegger. Det benyttes aktiv transport og diffusjon for å overføre. Fra trakeidene og vesselementene transporterer stoffene til skuddssystemet via bulk flow.

Bulk flow via xylem

Stoff fra jorda inntar planten gjennom epidermis i røttene, krysser rotcortex og inntre den vaskulære sylindere. Videre transporteres xylem-sap via **bulk flow** til forgrenede vener i bladene. Bulk flow er mer effektiv enn diffusjon og aktiv transport. Transport av **xylem-sap** involverer vanntap via transpirasjon, tap av vanndamp via plantens overflater.

Rottrykk

Det er lite transpirasjon om natten, men **rotcellene** pumper fortsatt ioner inn i xylem. Den casparianske stripen fører til at ionene ikke lekker tilbake ut i jorda. Akkumulasjonen av mineraler senker **vannpotensialet** i den vaskulære sylindere som sammen med

vannstrømmen fra rotcortex fører til et **rottrykk**. Trykket kan føre til at mer vann går inn enn ut av bladet og resulterer i **guttasjon**. Rottrykk driver stigningen av xylem-sap kun et par meter. Det positive trykket overgår ikke gravitasjonen. Derfor genereres sjeldent et rottrykk som holder fatt med transpirasjonen etter soloppgang. Xylem-sap dras i hovedsak oppover, fremfor å bli dyttet av rottrykket nedenfra.

Kohesjon-tensjon hypotesen

Transpirasjon bidrar til stigning av xylem-sap og kohesjon av vannmolekyler drar vannet langs hele lengden av xylem fra skudd til rot.

Transpirasjon

Stomata fører til en labyrint av **indre luftrom** som eksponerer mesofyllcellene for CO₂. Luften er mettet med **vanddamp** fordi de er i kontakt med **fuktige cellevegger**. De fleste dager er luften utenfor bladene tørrere enn luften inni og **vannpotensialet** er dermed lavere i luften. Dette fører til at **vanddampen diffunderer ut** fra bladet i form av transpirasjon. Det **negative trykkpotensialet** som forårsaker vannet til å bevege seg opp xylem utvikles på celleveggene i mesofyllcellene. Celleveggen fungerer som et kapillærnettverk og vann adherer til cellulosemikrofibrillene og andre hydrofile komponenter i celleveggen. Når vannet fordampes trekkes grensen mellom vann og luft lenger inn, **Vannets overflatespenning** induserer krumming av et negativt trykkpotensial i vannet. Ettersom mer vann fordampes blir trykkpotensialet mer negativt. Vann fra hydrerte deler av bladet drar mot dette området og spenningen reduseres. Dra-kreftene overføres til xylem fordi vannmolekyler har hydrogenbindinger til hverandre. Transpirasjonskraften avhenger dermed av **adhesjon**, **kohesjon** og **vannets overflatespenning**. Det negative trykkpotensialet er konsekvent med vannpotensialligningen ettersom det negative trykket reduserer vannpotensialet. Ettersom vann beveger seg fra høyt til lavt vannpotensial blir det mer negativt trykkpotensial i grensen mellom luft og vann. Dette forårsaker vannet i xylem til å dras inn i mesofyll som videre fører til vanntap til luftrommet.

Kohesjon og adhesjon

Adhesjon og kohesjon forenkler transporten av vann via bulk flow. **Kohesjonskraften** er høy i vann pga. hydrogenbindinger. Kraften muliggjør trekking av en kolonne av xylem-sap uten å separere molekylene fra hverandre. Samtidig bidrar den sterke **adhesjonskraften** til at

de hydrofile xylemcelleveggene klarer å motstå gravitasjonen som trekker nedover. Vesselementer og trakeider er som elastiske rør og svulmer opp ved positivt trykk. Sekundærveggene forhindrer kollaps av elementene under spenning. Transpirasjonskraften kan kun forlenges ned til røttene dersom hydrogenbindingene ikke forhindres av f.eks. luftbobler. Luftbobler forekommer oftere i brede vesselementer enn i trakeider. Luftbobler kan ekspandere og blokkere kanaler i xylem. Forstyrrelsen er ikke permanent. Vannkjeden kan ta en omvei gjennom groper mellom omkringliggende trakeider eller vesselementer. Kavitasjon kan unngås dersom vannet overføres fra floem til xylem. Vannet kan bevege seg symplastisk frem og tilbake gjennom parenkymceller.

Oppsummering

Langdistansetransport av vann fra rot til blad via **bulk flow** drives av differansen mellom **vannpotensialet** i hver ende av xylem. Potensialforskjellen kommer av **fordamping av vann** fra bladene, som minker vannpotensialet og generer et **negativt trykk** som driver vannet gjennom xylem. Bulk flow drives av forskjell i **trykkpotensial**, mens diffusjon drives av ulik løsningspotensial. Transporten skjer gjennom hule, døde celler og hele løsningen forflyttes i høyere hastighet enn ved diffusjon. Planten **investerer ikke energi** på xylem-sap transporten. Absorpsjon av sollys drives transpirasjonen slik at vann fordamper fra fuktige cellevegger og vannpotensialet i luftrommene senkes.

36.4 Stomata

Stomata regulerer transpirasjonen

Blader har stor overflate som øker lystilførselen slik at det kan gjennomføres mer fotosyntese. Overflaten åpner også for større absorpsjon av CO₂ og større utslipp av O₂. Luftlabyrinten i bladene gjør at bladets indre overflate kan være opptil tretti ganger større enn det ytre. Den store overflaten øker også vanntapet. Ved å åpne og lukke stomata kan **forsvarscellene** opprettholde balansen mellom plantens behov for vann og dens behov for å drive fotosyntese.

Stomata og vanntap

Plantens overflate består ikke hovedsakelig av stomata, men porene er likevel ansvarlige for opptil 95 % av plantens **vanntap**. Kutikula som omringer bladene sørger for at det ikke tapes vann fra andre deler av bladene. **Forsvarsceller** rundt stomata kontrollerer **åpningens diameter**. Antall stomata og diameteren på åpningen avgjøre hvor mye vann planten taper.

Tettheten av stomata på overflaten er bestemt genetisk og påvirket av miljøet. Dersom plantene utsettes for mye lys og mindre CO₂ under utviklingen, utvikles en høyere tetthet. Tettheten avtar med økende CO₂ konsentrasjon i lufta.

Stomatas forsvarsceller

Når **forsvarscellene** rundt stomata tar opp vann via osmose fra nabocellene blir de fastere og porens diameter øker. Celleveggen til forsvarscellene er ujevn og cellulose-mikrofibrillen i celleveggen er orientert slik at cellene bøyes utover når de er **turgide**. Når cellen taper vann blir den **flaccid**, mindre krummet og porens åpning dermed mindre. Endringene i turgortrykk i forsvarscellene er hovedsakelig et resultat av reversibel absorpsjon og tap av K⁺. Stomata åpner når forsvarscellene aktivt akkumulerer K⁺ fra omkringliggende epidermalceller. Flyten av K⁺ langs plasmamembranen er parett opp med genereringen av membranpotensial via protonpumper. Poreåpningen korrelerer dermed med den aktive transporten av K⁺ ut av forsvarscellen. Det resulterende membranpotensialet driver kaliumioner gjennom membrankanaler. Absorpsjon av kaliumioner fører til at vannpotensialet blir mer negativt i forsvarscellene og cellene blir mer turgide. Kalium og vann lagres i vakuoler og vakuolene påvirker dermed også reguleringen av forsvarscellene. Porelukking er et resultat av tap av kaliumioner fra forsvarscellene som fører til vanntap. Aquaporiner regulerer osmotisk oppsvulming og innskrumping av forsvarscellene.

Stimuli for stomatisk åpning og lukking

Stomata er generelt **åpne om dagen og lukkede om natten** for å forhindre vanntap når fotosyntesen ikke gjennomføres. Tre signaler styrer stomatisk åpning ved soloppgang. Den første er at **lys stimulerer forsvarscellene** til å akkumulere kaliumioner og dermed blir turgide. Responsen trigges av blålysreseptorer som ved aktivering stimulerer aktivitet av protonpumper i forsvarscellene og dermed promoterer absorpsjon av kaliumioner. Det andre signalet er at **CO₂ konsentrasjonen i de indre luftrommene minkes** gjennom dagen og fører til at stomata åpnes. Det siste signalet er den **indre biologiske klokken** som sørger for at stomata holder sin daglige rytme. Syklusen fortsetter selv om planten ikke eksponeres for sol. Sirkadianske rytmer er når syklusene har intervaller på omtrent 24 timer. Tørkestress kan også få stomata til å lukkes. ABA, som produseres i røttene og bladene som respons på vannmangel, signaliseres til forsvarscellene om å lukke stomata. Poren minker da inntaket av CO₂ og med det også fotosyntesen. Forsvarscellene tolker en rekke indre og ytre stimuli.

Visning og bladtemperatur

Transpirasjon er størst på varme, tørre og vindfulle dager. Dersom transpirasjon ikke drar opp nok vann vil porene lukkes for å hindre **visning**. Vanntap vil likevel forekomme gjennom kutikula. Tørke over lenger tid kan føre til visne bader og irreversibel skade. Transpirasjon resulterer også i **fordampningsnedkjøling**, som gjør bladet kaldere enn den omkringliggende luften. Den nedkjølte effekten hjelper bladene å unngå så høye temperatur at enzymer denatureres.

Tilpasning som reduserer vanntap via fordampning

Å redusere vanntap er viktig, spesielt for **ørkenplanter**. Planter tilpasset tørre omgivelser kalles xerofytter. Mange ørkenplanter har kort livssyklus i løpet av regnperiodene for å unngå å tørke ut. Regn kommer sjeldent og transformerer vegetasjonen når den først kommer. Andre xerofytter har fysiologiske eller morfologiske tilpasninger som f.eks. kjøttfulle stilker som lagrer vann. Kaktuser har reduserte blader og dermed mindre vanntap. De gjennomfører da fotosyntese i stilkene, ikke i bladene. CAM fotosyntese er en annen tilpasning til tørke. CAM planter tar inn CO₂ på natten slik at stomata forblir lukket gjennom dagen.

36.5 Floem

Vann og mineraler beveger seg opp planten, mens fotosynteseproduktet transporteres fra modne blader til f.eks. rottupper. Denne transporten kalles **translokasjon** og benytter **floem**. Sieve-tubeelementer er spesialiserte celler som fungerer som kanaler for translokasjon. Mellom cellene er sieve-plater, som muliggjør strømmen av floem-sap langs sieve-tubene. Den mest utbredte **floem-sap** er sukker, typisk sukrose, men kan også inneholde aminosyrer, hormoner og mineraler. Floem-sap transporteres fra området for **sukkerproduksjon** til området som forbruker eller lagrer sukker. En **sukkerkilde** er et planteorgan som er nettoproducent av sukker enten via fotosyntese eller nedbryting av stivelse. En **sukkersink** er et planteorgan som er nettokonsument eller -reservoar. Voksende røtter, knopper, skudd og frukter er alle sukkersinks. Voksende blader er sinks, mens modne blader er sukkerkilder. Sesongen kan påvirke hvorvidt et organ er sink eller kilde. Sinks mottar vanligvis sukker fra nærmeste kilde. For hver sieve-tube bestemmes retningen på plasseringen av sinken og kildene koblet sammen av sieve-tubene. Nabo-sievetuber kan dermed transportere floem-sap i ulike retninger. Sukker må transporteres inn i sieve-tubeelementer før det går videre til nærmeste sink. Det kan skje via bevegelse fra mesofyllceller til sievetube-elementer via

symplasten eller bevegelse gjennom den symplastiske og apoplastiske ruten. Sukkertransporteren krever aktiv transport fordi sukrose er mer konsentrert i sieve-tubeelementene og kompanjoncellene enn i mesofyllet. Protonpumping og kotransport muliggjør bevegelsen. Prosessen der sukrose lastes av ved sukkesinken varierer, men sukkerkonsentrasjonen er alltid lavere i sukkesinken enn i kilden.

Bulk flow ved positivt trykk

Floem-sap strømmer raskere enn diffusjon eller cytoplasmatisk strøm. Løsningen beveger seg via **bulk flow** drevet av **positivt trykk**. Høyere trykk ved kilden og reduksjon ved sinken driver strømmen fra kilde til sink. Dette gir grunnlaget for **trykkstrømningsmekanismen** til transløkasjon.

36.6 Symplast

Miljøforandringer kan trigge endring i transporten. F.eks. kan vannstress aktivere transduksjonsstier som kan endre membranpotensialet og dermed den totale vanntransporten. **Symplast** er levende vev og er i stor grad ansvarlig for de dynamiske forandringene i plantens transportsystemer.

Forandringer i plasmodesmata og pore størrelse

Plasmodesmata er dynamisk. Noen plasmodesmata dannes under cytokinese, men det kan også skje senere. Tap av funksjon er også vanlig under differensiering. Det har blitt konkludert med at **pore størrelsen** er på omtrent 2.5 nm og dermed for liten for at makromolekyler kan passere. **Viruspartikler** med diameter på 10 nm eller større har derimot klart å passere porene. Plantevirus produserer virale bevegelsesproteiner som får plasmodesmata til å utvide og la viralt RNA passere. Planteceller kan selv regulere plasmodesmata, men virusene overstyrer nettverket ved å minimere plasmodesmataregulatorer.

Floem

Floem er en motorvei for transport av makromolekyler og virus. Transporten er systematisk og påvirker store deler av plantens systemer og organer. Makromolekyler translokert gjennom floem inkluderer proteiner og RNS. Plasmodesmata har en unik evne til å regulere denne trafikken. **Systematisk kommunikasjon** gjennom floem hjelper med å integrere funksjon i

hele planten. Rask, langdistanse signalisering gjennom floem er en annen dynamisk egenskap til symplast. Stimuli i en del av planten trigger elektriske signaler i floem og kan påvirke andre deler av planten. Floem har dermed også nerveriknende funksjoner. Den koordinerte transporten er avgjørende for plantens overlevelse. Anskaffelse av ressurser og optimal distribusjon er kritisk for om planten kan konkurrere eller ikke.

Kapittel 37 PLANTENÆRING

37.1 Jorda

Plantene tar opp nødvendig vann og mineraler hovedsakelig fra det **øverste jordlaget**. Laget inneholder også ulike levende organismer som omgår med hverandre og det fysiske miljøer rundt dem.

Jordtekstur og -lag

Jordens tekstur avhenger av partiklene og deres størrelser. Partiklene stammer hovedsakelig fra **forvitring av stein**. Når vann fryser sprekker i stein fører til det til mekanisk nedbrytning. De svake syrene i jorden bryter steinen ned kjemisk. Etter hvert som organismer penetrerer steinen, øker tempoet på nedbrytningen. Mineralpartikler blandes med **humus**, rester av døde organismer og annet organisk materiale. Dette danner det øverste jordlaget, matjorden. Toppjorden og andre jordlag kalles **jordhorisont**. Lagtykkelsen varierer fra noen millimeter til flere meter.

Topsoil (matjord) komposisjon

De mest fertile, øverste jordlagene er **leire**. Loams (leire) består av sand, silt og leire. **Loamy jord** har små partikler som bidrar med et stort overflateareal for **adhesjon** og **retensjon** av vann og mineraler. Planter får næring fra porene mellom jordpartiklene. Etter mye nedbør dreneres vannet fra de større områdene i jorden. De mindre områdene vil likevel holde på vann fordi de tiltrekkes negativ ladde overflater på leirpartikler. **Sandete jord**, som vanligvis ikke holder på nok vann til å støtte plantevekst, muliggjør effektiv diffusjon av oksygen til røttene. Inneholder jorden for mye leire og for lite sand, vil ikke **dreneringen** være god nok til at vann byttes ut med sand. Røttene vil da bli kvelt av oksygenmangel. **Fertil matjord** inneholder typisk halvparten vann og halvparten luft. Dette gir en god balanse mellom lufting, drenering og vannlagringskapasitet. Jordens komposisjon omfatter dens **uorganiske og**

organiske komponenter. De organiske komponentene inkluderer de ulike livsformene som lever i jorden.

Uorganiske komponenter

Overflaten lader jordpartiklene som bestemmer deres bindingsegenskaper til ulike ioner. De fleste jordpartikler er **negativt ladet** og det er derfor lettere for positive ioner (**kationer**) å forbli i jorden. For anionene er det lettere å vaskes ut. Røttene absorberer ikke kationene direkte, men benytter jordløsningen. Kationene inngår i jordløsningen via **kationutveksling**, en prosess der kationer byttes fra jordpartiklene ved hjelp av andre kationer. Jordens kapasitet til å utveksle kationer avhenger av antall steder kationer kan adheres via jordens pH-verdi. Mer leire og organiske komponenter gir generelt høyere **kationutvekslingskapasitet**. Leireinnholdet er viktig fordi de små partiklene har høyt overflateareal til volumforhold og tillater dermed mange bindinger til kationer.

Organiske komponenter

Humus er den største komponenten i toppjorden. Humus består av **organiske komponenter** nedbrutt av falne blader, døde organismer, ekskrementer og annet materiale av sopp og bakterier. Humus bidrar med å holde jorden **porøs** nok til å holde på luft, men også noe vann, samt økt jordas kationutvekslingskapasitet ved å være **reservoar** for næringsmineraler etter hvert som de brytes ned fra organiske komponenter. Toppjorden inneholder stor aktivitet av sopp, alger, bakterier, nematoder, protister, insekter, mark og planterøtter. Aktiviteten påvirker kjemiske og fysiske egenskaper i jorda. Røttene **reduserer erosjon** ved å binde jorden sammen og senker pH-verdien ved å skylle ut syre.

Jordkonservasjon og bærekraftig jordbruk

Bruk av **gjødsel**, som gir tilførsel av mineralnæringsstoffer, gjør at jordområder kan benyttes i flere år uten at mennesker behøver å flytte på seg. Misbruk av jord og jordområder er et større og større problem. Kjemisk forurensing, mineralmangel, syrlighet, salinitet eller dårlig drenering fører til redusert produktivitet. Populasjonen på jorda øker, men jordområdene holder ikke tritt, det er derfor viktig å benytte **bærekraftig jordbruk**. Det innebærer å bruke jorda med samspill mellom konservasjon, miljø og profitt. Det må da tas hensyn til irrigasjons- og jordendring, beskyttelse av toppjord fra salinisering og erosjon og restaurering av nedbrutte landområder.

Irrigasjon

Ettersom vann ofte er den begrensende faktoren i plantevekst har **irrigasjon** hatt stor betydning for å oppnå flere avlinger. Irrigasjon er **kunstig tilførsel av vann**. Irrigasjon er likevel også en utfordring i store mengder ettersom de krever mye av vannressursene. Vannressursene er hovedsakelig **akvifer**, som er vannressursene under bakken. Dersom akviferbruken overgår fyllingen kan det føre til landsenking som endrer dreneringsmønstrene, fører til skader på menneskeskapte strukturer, bidrar til tap av underjordiske vannkilder og øker risikoen for flom. Irrigasjon, spesielt ved bruk av vann fra underjordiske kilder, kan føre til **jordsalinisering**, som er tilførsel av salt til jorda som kan gjøre den for salt for planter. Oppløst salt vil akkumuleres etter hver som jorda fordampes og gjør vannpotensialet mer negativt i jorda enn i plantene. Dette reduserer vannopptaket i plantene. For å unngå overdrevent irrigasjon benytter mange bønder **dyppirrigasjonsteknologi**. Dette krever mindre vann og reduserer saliniteten.

Gjødsling

I naturlige økosystemer vil mineralnæringsstoffene resirkuleres, noe som ikke forekommer under jordbruk, fordi mineralkilden er langt fra ekskresjonsområdet. I naturlige økosystemer vil områdene overlappes. For å unngå mineralmangel, og dermed miste muligheten til å drive jordbruk, benyttes **gjødsel**. Dagens gjødsel er stort sett kunstig og inneholder **nitrogen, fosfor** og **kalium**. Mineralene hentes fra gruver eller andre energikrevende prosesser. Biogjødsel kan bestå av ekskrement, fiskerester og/eller kompost. Selv om plantene tar opp stoffene på samme måte er det forskjell på hvordan stoffene frigjøres i jorda. Kunstig fremstilt gjødsel slipper næringsstoffene samtidig, men **biogjødsel** gjør det gradvis. Fordelen er at stoffene fra kunstgjødsel ofte forblir lenger i jorda slik at det som ikke absorberes vaskes ut av jorda. Dersom mineralene akkumuleres andre steder kan det føre til algeoppblomstring som videre medføre lavere oksygennivåer og desiminerer fiskepopulasjoner.

Justering av jordas pH

De fleste planter foretrekker en litt **syrlig jord**. Jordas pH-verdi påvirker mineraltilgjengeligheten pga. dens effekt på kationutveksling og den kjemiske formen til mineralene. Mineralene kan være for tett bundet til leirpartikler eller ha en kjemisk form som plantene ikke klarer å ta opp. Det er vanskelig å tilpasse **jordens pH**, men det bør gjøres ved å tilføye mineralene som jorda og plantene trenger. Ved pH 5 eller lavere blir toksiske

aluminiumsioner mer løselige og absorberes av røttene. Da hemmes rotveksten og opptaket av kalsiumioner forhindres. Noen planter skiller ut et organisk anion som bindes til aluminiumsioner i jorden og dermed ufarliggjør dem for planten.

Kontrollering av erosjon

Erosjon kan forårsake jordnedbrytning fordi næringsstoffer forflyttes av vind og vann. Det er problem for planter som dyrkes i rader. For å forhindre erosjon planter noen bønder trær som ly for vinden. **No-till agriculture**, en pløyeteknikk, er vanlig for å forhindre erosjon.

Pløyeteknikken bruken en plog som danner smale furer for frø og gjødsel slik at jorden forstyrres minst mulig å gjødselforbruket blir lavere.

Fytoremediering

Den ikke-destruktive bioteknologen som søker etter å hente forurensede områder tilbake ved å utnytte visse plantearters egenskap til å hente ut **tungmetall** og andre **forurensende stoffer** fra jorda og konsentrere dem i deler av planten som kan høstes. Dette kalles **fyto remediering** og benyttes i landområder som ikke lenger kan brukes for jordbruk pga. høye nivåer av toksiske metaller eller organiske forurensende stoffer. Det kan også brukes prokaryoter og protister for å detoksifisere landområder.

37.2 Essensielle elementer

Et **essensielt element** er et **kjemisk element** som kreves for at en plante kan gjennomføre hele sin livssyklus inkludert reproduksjon. Bruk av hydroponisk kultur, næringsløsning som plantene vokser i istedenfor jord, kan avgjøre om et kjemisk element er essensielt eller ikke. Alle planter krever **17 essensielle elementer**. Ni av disse er **makronæringsstoffer** og inkluderer karbon, oksygen, nitrogen, hydrogen, fosfat og svovel som bygger opp planten, samt kalium, kalsium og magnesium. De åtte resterende elementene er **mikronæringsstoffer** og kreves kun i små mengder. Dette gjelder klor, jern, mangan, bor, sink, kobber, nikkel og molybden. For C₄- eller CAM-planter er natrium det niende essensielle mikronæringsstoffet og kreves til regenereringen av fosfoenolpyruvat i karbonfiksering.

37.3 Forhold til andre organismer

Jorden får mye energi fra døde planter. Organismene i jorda drar også fordeler fra sukkerrikt sekret fra planterøtter. **Mutualisme** mellom planter, bakterier og sopp i jorden er viktig.

Bakterie- og plantenæring

Det finnes en rekke bakterier i jorda som bidrar med plantenæring. Noen gir gjensidig nytte av den kjemiske utvekslingen med planterøttene, mens andre øker dekomposisjonen av organisk materiell og øker næringsstoffenes tilgjengelighet. **Rhizobakterier** lever enten i tett assosiasjon med planterøtter eller i **rhizofæren**, jorden rundt planterøttene. Mange av bakteriene danner **sybiose** med røttene og begge parter drar nytt av det. Bakteriene er avhenger av sukker, aminosyrer og organiske syrer fra røttene og til gjengjeld produserer bakteriene antibiotika, absorberer toksiske metaller, gjør næringsstoffer mer tilgjengelig for røttene og/eller omgjør nitrogen gass til en form mer tilgjengelig for planter. Rhizobakterier kan også produsere kjemikalier som stimulerer plantevekst. Vaksinerer av frø med vekststimulerende rhizobakterer kan gi økt utbytte fra avlinger og redusere forbruket av gjødsel og plantevernmidler. Rhizobakteriene i rhizofæren lever fritt, mens endofytter lever mellom plantecellene. Hver plante har en unik blanding av rotsekret og mikrobielle produkter i de intercellulære rommene. Endofytsamfunnene og bakteriene i rhizofæren er ikke identiske.

Bakterier i nitrogensyklusen

Nitrogen kreves for syntese av proteiner og nukleinsyrer og er mineralmangel som begrenser plantevekst mest. Planter kan kun benytte nitrogen i to former, NO_3^- og NH_4^+ . Det meste kommer fra **bakterieaktivitet**. Aktiviteten innebærer **nitrogensyklusen**, en rekke naturlige prosesser der nitrogenholdige substanser fra luften og jorda blir brukbare, og slipper tilbake til luften og jorda. NO_3^- dannes i stor grad gjennom nitrifisering. Prosessen innebærer oksidasjon av NH_3 til NO_2^- og deretter oksidasjon av NO_2^- til NO_3^- . Etter absorpsjon inn i planten reduserer plantezymer NO_3^- tilbake til NH_4^+ . De fleste planter eksporterer nitrogen fra røttene til skuddene via xylem. Det tapte nitraten **denitrifiserer** NO_3^- tilbake til N_2 som diffunderer ut i atmosfæren. Planter kan også ta opp NH_4^+ som dannes via nitrogenfikserende bakterier eller **ammonifisering** som er når nedbrytere konverterer organisk nitrogen fra dødt organisk materiale til NH_4^+ .

Nitrogenfikserende bakterier

Trippelbindingene mellom nitrogenatomene gjør at plantet ikke klarer å benytte seg av nitrogengass. **Nitrogengass** må reduseres til NH_3 via nitrogenfiksering. Nitrogenfikserende organismer er **bakterier**. Rhizobiumbakterier kan leve både fritt i jorda eller i rhizofæren. Mutualismen mellom rot og rhizobium fører til oppsvulminger, **noduler**, i røttene. Noduler består av planteceller infisert med bakterier. I hver nodule har bakteriene **bakteroider** der de befinner seg inne i vesiklene i cellene. Rhizobium krever **anaerobt miljø** for å gjennomføre nitrogenfiksering. I rotcortex tilrettelegger bakteroidene for dette. Lignininfiserte lag bidrar også med å minimere gassutveksling. Visse rotnoduler har også jernholdige proteiner som reversibelt vinder oksygen og kan minne om hemoglobin i menneskers røde blodceller. Proteiner bidrar til en anaerobt miljø ved å redusere konsentrasjonen av fritt oksygen. Rotnodulene bruker mesteparten av ammoniumet for å produsere aminosyrer som transporteres til skuddet via xylem. Planten og rhizobium responderer til hverandre kjemiske signaler ved å uttrykke enkelt gener der produktene bidrar til noduleforming.

Mykorrhiza

Det finnes to typer; **ektomykorrhiza** og **arbuskular mykorrhiza**. **Ektomykorrhiza** er tette kapper av mycelia over rotoverflaten. Soppmykorrhiza øker overflatearealet og vokser også inn i rotcortex og danner nettverk i apoplasten uten å penetrere plantecellene. Dette bidrar til næringsutveksling mellom plante og sopp. Røtter med ektomykorrhiza er generelt tykkere, kortere, mer forgrenede og danner generelt ikke rothår. **Arbuskular mykorrhiza** ligger inne i røttene istedenfor rundt. Hydraen penetrerer epidermiscellene etter kontakt med røttene. De fordøyer små deler av celleveggen uten å gjennombore plasmamembranen. Hydraen vokser til en tube formet av invasjonen av rotcellemembranen. Etter penetreringen vil noe av tube-soppvekstene forgrens og danne arbuskules som er viktig for næringsoverførselen mellom sopp og plante. Gode avlinger avhenger av mykorrhiza og røttene må utsettes for riktig sopptyper for å danne mykorrhiza. I de fleste økosystemer der soppen tilstede i jorda, problemet oppstår når frø fra avlinger hentes opp fra ett sted og plantes i ukjent jord. Fraværet av sopp er grunnen til at mange planter viser tegn på feilernæring

Epifytter, parasittiske- og kjøttetende planter

Det finnes også planter som utnytter andre organismer på andre måter inkludert **epifytter**, **parasittiske planter** og **kjøttetende planter**. En **epifytt** er en plante som vokser på en annen.

De produserer og henter ut egen næring. Ofte ankres de til trestammer og absorberer vann fra bladene framfor røttene. **Parasittiske planter** absorberer vann, mineraler og til tider fotosynteseprodukter fra levende verter. Mange har røtter som går inn i vertene for å absorbere næring. Noen planter mangler klorofyll fullstendig, mens andre er fotosyntetiserende. **Kjøttetende planter** er fotosyntetiserende planter som får mineraltilskudd ved å fange insekter eller små dyr. De lever ofte i områder der jorden er fattig på nitrogen og andre mineraler. Noen arter har vannfylte tunneler der byttedyret drukner og fordøyes av enzymer, mens andre arter skiller ut seig og klebrig væske som tiltrekker insekter.

Kapittel 38 REPRODUKSJON

38.1 Blomster, dobbel fertilisering og frukter

Livssyklusen til planter karakteriseres av veksling av generasjoner der multicellulær haploid (n) og multicellulær diploid ($2n$) vekselvis produserer hverandre. Den diploide planten, sprofytt, produserer haploide sporer ved meiose. Sporene deles ved mitose og gir opphav til multicellulære gametofytter (sperm og egg). Fertilisering, forening av gameter, resulterer i en diploid zygote som deles ved mitose og danner nye sporofytter. I angiospermer er sporofytten den dominante generasjonen.

Blomsterstruktur og -funksjon

Blomster er sprofyttstrukturer spesialisert for seksuell reproduksjon og er typisk delt i fire; fruktblader, støvbærere, kronblader og begerblader. Fruktbladene har en ovary, med en eller flere ovuler som kan blir frø hvis fertilisert, ved basen og en lang nakke kalt style. På toppen av stylen er stigma som fanger pollen

Pollinering

Pollinering er **overførsel av pollen til den ovulebærende strukturen** i frøplanten.

Overføringen kan forekomme med vind, vann eller dyr.

Utvikling av kvinnelige gametofytter (embryosekker)

Etter hvert som fruktblader utvikles, dannes en eller flere ovuler i ovary. **Ovulene** inneholder **gameter** som utvikles til frø etter fertilisering. En kvinnelig gametofytt, **embryosekk**,

utvikles i **megasporangium** i hver ovule. **To integumenter**, lag av beskyttende sporofyttisk vev, omringer hver megasporangium, med unntak av **mikropyle**, som fungerer som en åpning. Utviklingen av den kvinnelige gametofytten begynner når en celle i megasporangium produserer **fire haploide megasporer**. Vanligvis **overlever en** av disse og dens kjerne deles ved mitose tre ganger og resulterer i en **stor celle med åtte haploide kjerner**. Multikjerne massen deles av membraner og danner en **embryosekk**. Nær mikropylen hjelper to celler å tiltrekke sperm og fører pollentuben til embryosekken. I motsatt ende er tre celler, med ukjent funksjon. De to resterende cellene, **polar nuklei**, deler cytoplasma med den store sentralcellen i embryosekken. Det modne embryoet har dermed åtte nuklei i syv celler. Ovulen består nå av embryosekken, omsluttet av megasporangium og to omkringliggende integumenter.

Utvikling av mannlige gametofytter i pollenkorn

Når stamene er produsert utvikler hvert anther **fire mikrosporangia** (pollensekker). I pollensekkene er mange diploide celler, **mikrosporocytter**, som gjennomgår meiose og blir **fire haploide mikrosporer**. Mikrosporene danner haploid mannlig gamet over tid. De haploide gametene består av to celletyper; den **generative- og tubecellen**. Sammen med sporeveggen utgjør de et **pollenkorn**.

Spermutlevering via pollentuber

Etter mikrosporangium brytes opp og frigjør pollen, kan pollenkornet overføres til mottaks overflate på et **stigma**. Der absorberer kornet vann og spirer av en pollentube. Et pollenkorn består av en sporevegg og to celler; en tubecelle og en generativ celle. Etersom tubecellen forlenges gjennom stylen, deles kjernen i den generative cellen ved mitose og produserer to spermier som forblir i tubecellen. Tubekjernen fører vei ettersom pollentuben vokser mot mikropylen i respons til kjemiske tiltrekningsstoffer. Synergidene dør i det tubecellen ankommer, som gir fri passasje til embryosekken. Tubecellens kjerne og de to spermiene frigjøres i nærværet av den kvinnelige gameten.

Dobbel befruktning

Befruktning skjer etter to spermier forenes med den kvinnelige gameten. **Ett sperm befrukter** egget og danner **zygoten**. **Det andre kombineres** med de to polare kjernene og danner en triploid ($3n$) kjerne i sentrum av en stor sentral kjerne i embryosekken. Denne cellen utvikles til **endosperm**, et sentralt matlagingsvev i frøet. Foreningen av to spermier i

det kvinnelige gameter er **dobbel befruktning** og forsikres at endosperm kun utvikles dersom egget er befruktet.

Frøutvikling

Etter befruktning utvikles **ovulen til et frø**. Samtidig utvikles **ovary til en frukt** som omringer frøene og hjelper med spredning. Etterhvert som sporofyttembryoet utvikles fra zygoten samler frøet på proteiner, oljer og stivelse i ulik grad. Over tid kan hevelsen av frøblad ta over endospermens funksjon. Når frøet spirer utvikles embryoet til en ny sporofytt. Den modne sporofytten produserer egne blomster og frukter. Etter suksessfull pollinering og dobbel befruktning begynner frøet å ta form. Under prosessen utvikles både endospermen og embryo. Når moden består frøet av dormant embryo omringet av lagret mat og beskyttende lag.

Endospermutvikling

Vanligvis utvikles endosperm før embryo. Etter befruktning deles den triploide kjernen slik at den sentrale cellen får en **melkeliknende konsistens**. Den blir multicellulær når cytokinesen deler cytoplasmaen ved å danne membraner mellom kjernene. Over tid produserer cellevegger og **endospermen blir fast**.

Embryoutvikling

Den første **mitosedelingen** av zygoten er **asymmetrisk** og splitter det befruktete egget til en **basal-** og en **terminal celle**. Den terminale cellen blir opphav for mesteparten av embryo, mens den basale cellen fortsetter å dele seg og produserer en tråd av celler, en **suspensor**, som ankrer embryo til forelderplanten. Suspensor overfører næring fra forelderplanten eller endospermen over til embryo. Etterhvert forlenges suspensor og embryoet skyves lengder ned i nærings- og beskyttelsesvev. Samtidig deler den terminale cellen seg flere ganger og danner et sfære proembryo festet til suspensoren. Kotyledon tar form som forhøyning av proembryo.

Frøhvile

I løpet av det siste trinnet modning **dehydreres frøet**. Embryoet inntreer **frøhvile**, stopper å vokse og metabolismen nærmest opphører. Embryoet og matforsyningen blir omsluttet av et **hardt skall**. Det varierer fra art til art hva som skal til for å bryte frøhvilen. Noen spirer så fort de har **passende miljø** rundt seg, mens andre krever spesifikke signaler. Når

miljøbetingelsene er ledende for vekst kan frøhvilen brytes og spiring forekommer. Spiring etterfølges av vekst av stilker, blader, røtter og over tid også blomster.

Frøspiring

Frøspiring innledes av **imbisjon**, opptak av vann pga. lavt vannpotensial i frø, og fører til at embryoet gjenopptar veksten. Hydreringen som følger, enzymer som fordøyer matlageret og næringsstoffene overføres til embryo. Det første organet som dukker opp etter frøspiring er **radiclen**, den embryonale roten. Utviklingen av rotsystemet ankrer spiren til jorden og forsyner den med vann for celleutvidelse. I **eudikoter** dannes en krok i **hypokotylen**, der vekst skyver kroken over bakken. Som respons på lys retter og separerer hypokotylen seg og epikotylen kan spre sine første blader. Bladene driver fotosyntese og forsyner planten med næring. Kotyledonene skrumper inn og faller vekk ettersom matlagrene brukes opp.

Monokoter har en annen strategi der **koleoptilen** skyves opp gjennom jorden og ut i luften. Skuddtuppen vokser gjennom en tunnel gravd frem av koleoptilen og bryter gjennom tuppen på koleoptilen under fremvekst.

Vekst og blomstring

Når frøet spirer og driver fotosyntese går mesteparten av ressursene til å utvikle stengel, blader og røtter. Veksten oppstår ofte fra aktivitet i meristematiske celler. I dette stadiet er vanligvis den beste strategien å drive fotosyntese og vokse mest mulig før den reproduktive fasen; blomstring. Planter blomstrer ofte plutselig og samtidig. **Blomsterdannelsen** involverer en endring i utvikling i skuddapikalmeristemen fra en vegetativ til en reproduktiv vekstmetode. Overgangen til en floralmeristem trigges av en kombinasjon av miljø- og indre faktorer.

38.3 Avl og genetisk ingeniørkunst

Planteavl er kunsten og vitenskapen å endre trekk i planter for å produsere ønsket karakteristikk. **Hybridisering** av ulike varianter og arter er vanlig i naturen og har blitt bukt for å introdusere nye gener til avlinger. Plante bioteknologi har to meninger; referer til innovasjoner i bruk av planten og referer til genetisk modifiserte organismer i jordbruk og industri. **CRISPR-Cas9** endrer plantebiologi raskt. Målene er blant annet å redusere global sult ved f.eks. å forbedre næringskvaliteten i planter, samt redusere bruken av fossile

brennstoff ved å heller benytte biodrivstoff. Det er bekymringer knyttet til de ukjente farene ved å slippe **GMO organismer** ut i miljøet.

Kapittel 39 PLANTESIGNALER

39.1 Signal transduksjon

Etiolasjon, de morfologiske tilpasningene for å vokse i mørket, lar eksempelvis poteter utvikle skudd i mørke selv om de er bleke, har underutviklede blader og korte stubbete røtter. I jorden er det mørkt og der er en fordel å ikke utvikle blader som hindrer jordpenetrering og ødelegges. Uten blader unngås vanntap gjennom transpirasjon og det er ikke nødvendig med klorofyll, ettersom det ikke er noe sollys å fange. Energien blir istedenfor brukt til å forlenge stilkene som bryter gjennom jordoverflaten. Når skuddet får tilgang på lys skjer en rekke forandringer som samlet kalles **de-etilasjon**. Stilkforlengelsen senkes, røttene forlenges og skuddene begynner å produsere klorofyll. De-etilasjon er et eksempel på hvordan mottakelsen av et signal transdukerer en respons.

Mottakelse

Signaler oppdages av **reseptorer**, proteiner som gjennomgår formforandring som respons på spesifikke stimuli.

Transduksjon

Transduksjon involverer **sekundære budbringere**, små molekyler og ioner i cellen, som forsterker signalet og overfører fra reseptoren til andre proteiner som videre gjennomfører prosessen. Det finnes ulike typer sekundære budbringerne inkludert kalsiumioner og syklisk GMP.

Respons

Sekundære budbringere regulerer en eller flere cellulære aktivitet som ofte involverer økt enzymaktivitet. Det er hovedsakelig to mekanismer; **transkripsjonsregulering** og **post-translasjonsmodifisering**. Transkripsjonsregulering øker eller minker mRNA-syntese av et spesifikt enzym. Post-translasjonsmodifisering modifiserer aktivitetene til allerede eksisterende enzymer. Dette skjer via fosforylasjon av spesifikke aminosyrer. Dette endrer på

proteinets hydrofobisitet og aktivitet. Mange sekundære aktivitet proteinkinase direkte. Kinasekaskadene binder stimuliene til responsen på et genuttrykk-nivå, oftest via fosforylering av transkripsjonsfaktorer. Signaltransduksjonen må skurs av når signalet ikke lenger er aktuelt. Proteinfosfater som defosforyliserer spesifikke proteiner er viktige for denne prosessen.

Transkripsjonsregulering

Spesifikke transkripsjonsfaktorer bindes til spesifikke regioner av DNAet og kontrollerer transkripsjon av spesifikke gener. Mekanismen der et signal promoterer utviklingsforandringer kan avhenge av transkripsjonsfaktorer som er **aktivatorer**, **repressorer** eller begge deler. En aktivator øker transkripsjonen av enkelt genes, mens en repressor minker transkripsjonen.

39.2 Kjemiske signaler

Tropismer

Vekstrespons som resultat av planteorganer som svinger **mot eller fra stimuli** kalles **tropisme**. Er vekstresponsen til eller fra lysstimuli kalles det **fototropisme**, henholdsvis positiv- eller negativ fototropisme.

Fototropisme og auksin

Fototropisme fører ofte til at skuddene vokser mot sollyset. Responsen er et resultat av **differensiert vekst** i celler på ulike sider av skuddet. Cellene på **skyggesiden forlenges** raskere enn cellene på den lyseksonerte siden. Fototropisme-liknende svingninger kan induseres også i mørket. Der da **auksin** som promoterer svingningen. Auksin produseres i skuddtupper og transporteres fra celle til celle ned stilken. Kjemikalier beveger seg kun fra skudd til base. **Transporten er polar** og ikke relatert til tyngdekraften. Polariteten av bevegelsen er tilskrevet den polare distribusjonen av auksin-transportproteiner i cellene. Konsentrert i basalenden av cellen flytter auksintransportproteiner-hormonet ut av cellen og auksin kan innta apikalenden til nabocellen. Auksin har flere funksjoner inkludert å stimulere celleforlengelse i unge skudd. Mens auksin beveger seg fra skuddapeks og ned regionen ved celleforlengelse stimuleres cellevekst. Ved høye konsentrasjoner hemmer auksin celleforlengelse ved å indusere etylenproduksjon. Auksin endrer også genuttrykket som får cellene i forlengelsesområdet til å produsere nye proteiner. Noen av proteinene er kortlevde

transkripsjonsfaktorer til å produsere nye proteiner. Polartransporten er avgjørende for kontrollering av mønsterformatering i utviklende planter. Auksin holder informasjon om utvikling, størrelse og omgivelsene til hver gren. Informasjonen kan kontrollere forgreningsmønstre. Den polare transporten fra bladet syrer også mønstrene til bladvenene. Inhibitorer til transporten resulterer i vener som mangler vaskulær kontinuitet, økt antall sekundærvener og et tett bånd med vaskulærceller. Auksintransporten styrer og aktiviteten av vaskulært kambium.

Cytokininer

Cytokininer er vekst regulatorer som stimulerer cytokinese (*celledeling*) og har effekter som celledeling, celledifferensiering, apikaldominans og aldring. De består av modifiserte former for adenin. Cytokininer produseres i aktivt voksende vev, spesielt i røtter, embryoer og frukt. Sammen med auksin, stimulerer cytokinin celledeling og påvirker differensiering. Cytokininer senker aldringsprosessen i enkelte organer ved å forhindre nedbryting av proteiner, stimulere RNA og proteinsyntese og mobilisere næringsstoffer fra omkringliggende vev.

Apikal dominans

Apikal dominans er apikal knoppers egenskap til å undertrykke utviklingen av aksillærknoppene og kontrolleres av sukker og plantehormoner. Sukkerretterspørselen i skuddene er avgjørende for å opprettholde apikal dominans. Auksin, cytokinin og strigolakoner påvirker i hvilken grad aksillærknopper forlenges. I en intakt plante transporteres auksin fra apikalknoppen som indirekte forhindrer aksillærknoppen fra å vokse og får et skudd til å forlenges på kostnad av den laterale forgreningen. Den polare strømmen av auksiner ned fra skuddet trigger syntese av strigolakoner, som direkte forhindrer knoppvekst. Cytokininer kommer inn i skuddene fra røttene. I en intakt plante vil cytokinin-rike aksillærknopper nærme basen ofte være lengder enn auksin-rike aksillærknopper nær apikalknoppen. Ved å fjerne apikalknoppen avtar nivåene av auksin og strigolactoner i stilken og fører til at aksillærknoppene vokser raskere. Ved å tilføre auksin til kuttoverflaten hemmes veksten av de laterale knoppene.

Gibberelliner

Gibberelliner er plantehormoner med varierende effekter. Blant annet stengel-forlengelse, fruktvekst og frøspiring. Gibberelliner produserer hovedsaklig i unge røtter og blader. De stimulerer silk- og bladvekst ved å øke celleforlengelsen og celledeling. Mange planter krever tilstedeværelse av gibberelliner og auksin for fruktutvikling. Frøets embryo inneholder mye gibberelliner og utslipp av stoffet får frøet til å bryte frøhvile og dermed spire.

Absisic syre (ABA)

ABA hemmer plantevekst og bekjemper ofte effektene til andre veksthormoner. Forholder mellom ABA og veksthormonene er dermed en avgjørende faktor for det fysiologiske sluttproduktet. ABA sørger for at frø ikke bryter frøhvilen før forholdene er optimale. For høye nivåer under frømodning forhindrer frøspiring og forårsaker proteinproduksjon som hjelper frøet å takle dehydrering som følge av frømodningen. Mange modne frø spirer når ABA inaktiveres. Forholdet mellom ABA og gibberelliner kan bestemme om et frø spirer eller forblir i frøhvile. Inaktive eller lave nivåer med ABA kan medføre tidlig spiring. ABA påvirker også tørkesignalisering. Når plantes visner akkumuleres ABA i bladene og får stomata til å lukkes slik at transpirasjon og vanntap reduseres.

Etylen

Planter produserer **etylen** som respons til stressfaktorer som tørke, flom, mekanisk press, skade og infeksjon. Etylen produseres også under fruktmodning og programmert celledød. Etylen har flere effekter inkludert respons til mekanisk stress, begynnende alderdom, bladfelling og fruktmodning. **Trippelresponsen** innebærer at dersom et frø møter hindring kan etylen produseres for å drive frem en vekstmanøver. Responsen muliggjør skuddet å unngå hindringen ved å forlenge og forsterke stilken, samt danne en svingning slik at den grov **horisontalt**. Når stresset avtar fortsetter frøet å gro vertikalt. Senescens er programmert alderdom i visse celler, organer eller hele planten. Utbrudd av etylen er nesten alltid assosiert med apoptose, utbrudd av programmert celledød.

Nytt om plantehormoner

Auksin, gibberelliner, cytokininer, ABA og etylen er de **fem klassiske plantehormonene**, men de finnes andre hormoner som er sentrale for vekstregulering. **Brassinosteroider** forårsaker celleforlengelse og celledeling i stilksegmenter og spiring. De hemmer også

bladfellingsfarten og promoterer xylem-differensiering. Effektene minner om auksins funksjoner. **Jasmonater** påvirker planteforsvar og -utvikling. Jasmonater produseres i sårede planter og regulerer en rekke fysiologiske prosesser inkludert nektar-utskillelse, fruktmodning, pollenproduksjon, blomstringstidspunkt m.m. **Strigolaktoner** er xylem-mobile kjemikalier som stimulerer frøspiring, undertrykker rotformering, bidrar med å kontrollere apikaldominans og hjelper med å etablere mykorrhizonale assosiasjoner.

39.3 Lysresponser

Lys er viktige for å gjennomføre fotosyntese, men trigger også en rekke begivenheter i plantevekst og -utvikling, samlet omtalt som **fotomorforenese**. Planter oppfatter ikke kun lysets tilstedeværelse, men også lysets retning, intensitet og bølgelengde. Observasjonene av aksjons- og absorpsjonsspekteret førte til oppdagelsen av to store klasser av lysreseptorer; blålys-fotoreseptorer og fytokromer.

Blålys-fotoreseptorer

Blått lys initierer responser som fototropisme, lysindusert åpning, stomataåpning og lysindusert senking av hypokotyl-forlengelse. **Blålys-fotoreseptorer** kalles også **kryptokromer**. De er involvert i den blålysinduserte forlengelsen av stilker. Fototropin er en proteinkinase involvert i meklingen av blålys ved stomataåpning, kloroplastbevegelse og fototropiske svingninger.

Fytokrome fotoreseptorer

Fytokromer absorberer hovedsakelig **rødt lys** og regulerer mange planteresponser til lys inkluderer frøspiring og skyggeunngåelse. Rødt lys med bølgelengde 660 nm får antall spirende frø til å øke, mens antallet minker desom fjern-rødt lys på 720 nm benyttes. Det er det siste lysglimt som bestemmer frøets respons, effektene av rødt- og fjern-rødt lys er dermed reversibelt. Fytokromer er ansvarlig for effektene av rødt og fjern-rødt lys. Det er identifisert fem ulike typer med ulike polypeptidkomponenter. Fytokromsystemet bidrar også med informasjon om lysets kvalitet fordi sollys inneholder både rødt og fjern-rødt lys. Lave trær tar opp mer fjern-rødt lys ettersom de høye trærne benytter seg av rødt lys for fotosyntesen. Dette induserer trær til å prioritere å vokse i høyden. Fytokromer bidrar også med å holde styr på dager og sesonger. Mange av planters prosesser følges en syklus med 24 timers intervaller. Noen av de sykliske variasjonene er responser på lysnivå og temperatur, men syklusene følger

24 timers intervallene selv om miljøbetingelsene er konstante. Slike circadianriske rytmer kommer fra plantens indre. Uten ytre signaler kan rytmene desynkroniseres, tilsvarende jetlag hos mennesker. Lys medvirker til at den biologiske klokken er presis og både fytokromer og blålysreseptorer bidrar til det.

Fotoperiodisme og stressresponser

Sesongbaserte hendelser er kritiske for livssyklusen for planter ettersom de påvirker blomstring, frøspiring og avbryter knoppvilen. **Lengde på dagen** er signalet plantene benytter for å merke av tiden på året. **Fotoperiodisme** er fysiologisk respons til spesifikke lengder på dager og/eller netter. **Kortdagsplanter** krever en lysperiode kortere enn kritisk lengde for å blomstre og blomstrer gjerne sent på sommeren, om høsten eller vinteren.

Langdagsplanter krever fotoperioder på en gitt lengde eller lenger og blomstrer sent om våren eller om sommeren. **Dagsnøytrale planter** påvirkes ikke av fotoperioden og blomstrer så lenge de har nådd modningsstadiet. Blomstringen av kortdags- og langdagsplanter bestemmes av nattelengden. Kortdagsplanter er dermed egentlig langnattsplanter og motsatt. Det som skiller typene fra hverandre er ikke den konkrete nattelengden, men om det kreves minimum eller maksimum antall timer mørke før de blomstrer. Rødt lys avbryter nattelengden mest effektivt. Planter måler nattelengden veldig presist

Blomstringshormon

Blomster dannes på de apikale eller aksillære knoppmeristemene, men det er bladene som oppdager endringer i fotoperioden og produserer signalmolekyler som signaliserer til knoppene om å danne blomster. Det hypotetiske signalmolekyler kalles **florigen**. Florigen er et protein.

39.4 Andre stimuli

Gravitasjon

Planter er avhengige av et skuddsystem som vokser opp mot lyset og et rotsystem som vokser ned i jorden. Det er derfor viktig at frøet kan orientere seg om **opp- og ned-retningen**. Som deres respons til gravitasjon, **gravitropisme**, opplever røttene **positiv gravitropisme** og skuddene **negativ gravitropisme**. Gravitropisme forekommer med en gang frøet spirer for å forsikre at skudd- og rotsystemet vokser i riktig retning. Gravitasjon kan oppdages av **statolitter**, tette cytoplasmiske komponenter som etableres i bunn av cellen. I vaskulære

planter er statolitter spesialiserte plastider med tette korn av stivelse. I røttene er statolittene i enkelte celler i rothetten. Fallende statolitter er ikke nødvendig for gravitropisme, men forbedrer gravitasjonsføling.

Mekanisk stimuli

Thigmofogense er formforandring som resultat av **mekanisk forstyrrelse**. Planter er sensitive for mekanisk stress. Slynge- og klatreplanter er spesialiserte på å reagere på mekanisk stimuli i form av berøring. Plantene vokser i utgangspunktet rett, men stimulien forårsaker kveilingsrespons som kommer av differensiert vekst av celler på motsatte sider av slyngen. Responsen, **thigmotropisme**, lar plantene utnytte mekanisk støtte. En annen berøringsstimuli finnes i *Mimosa pudica* som responderer på berøringsstimuli ved å klappe bladene sine sammen. Dette skjer som resultat av raskt tap i cellens turgortrykk i spesialiserte celler. Cellene blir flaccide og vann forlater cellen via osmose. Aksjonspotensialer i bladene får bladene til å klappe sammen.

Omgivelsesstress

Flom, tørke og ekstreme temperaturer er ulike omgivelsesfaktorer. Disse stressfaktorene er **abiotiske**. **Tørke** kan føre til at planter visner og potensielt dør. Vannmangel gjør at stomata lukkes, transpirasjonen senkes og stimulerer økt syntese og utslipp av ABA. Bladene responderer på ulike måter, visse rulles sammen, andre feller bladene. **Flom** fører til at planter kveles av manglende oksygentilførsel for å drive cellulær respirasjon i røttene.

Oksygenmangelen stimulerer etylenproduksjon som får celler i rotcortex til å dø. Det dannes lufttuber som fungerer som snorkler og bidrar med luft til røttene.

Saltstress

De er to grunner til at overflødig plant kan true planter. Den første er av **vannpotensialet minker** og planten kan oppleve vannmangel, selv med tilgang på vann. Vannet beveger seg ned potensialgradienten og opptaket av vann til røttene minkes. Den andre grunnen er at natrium og andre ioner er **toksiske** for planten i for **høy konsentrasjon**. Planter kan respondere på moderat saltnivå ved å produsere organiske komponenter som holder vannpotensialet i cellene mer negativt enn jordløsningen. Toksiske nivåer av salt over lang tid dreper de fleste planter. Unntaket er halofytter, salt-tolerante planter, med tilpasninger som saltkjertler som pumper salt ut av planten.

Varmestress

Overflødig varme kan skade eller drepe planten ved å **denaturere** dens **enzymer**.

Transpirasjon hjelper å kjøle planten ned via fordamping fra overflaten. Tørt vær kan få planten til å lukke stomata og da forhindres nedkjølingen fra fordamping. Over en viss temperatur begynner planteceller å syntetisere **varmesjokkproteiner** som beskytter andre proteiner fra varmistress.

Kuldestress

Ved **kulde** kan flyten i cellemembranen endres fordi lipidene låses i **krystallstruktur**. Dette **påvirker transporten** av stoffer langs membranen og dermed funksjonene til membranproteiner. Plantene responderer med å endre lipidkomposisjonen i membranene, men det tar tid. **Plutselig temperaturfall** er dermed mer stressende enn **gradvis temperaturfall**. **Frysning** er en annen form for kuldestress. Cytosol fryser generelt ikke, men frysning forårsaker en reduksjon av fritt vann i cytosol som igjen gir høyere konsentrasjon av ioner i cytoplasma. Dette kan drepe planten dersom cellene ikke er godt nok tilpasset dehydrering.

39.5 Angrep av patogener og herbivorer

Det er mange **interaksjoner** mellom planter og andre organismer. Noen av interaksjonene er gjensidig fordelaktige, men de fleste interaksjonene **gagner ikke planten**. Som primærprodusent utsettes planter for herbivorer, virus, bakterier og sopp som kan ødelegge vev eller drepe planten. For å kjempe imot angrepene har plantene utviklet et **forsvarssystem**.

Forsvar mot patogener

Plantens første forsvarsmekanisme mot infeksjon er plantens **epidermis** og **periderm**. De to lagene fungerer som plantens hud. Mekaniske sår forårsaket av herbivorer kan likevel gi portaler for patogener, det samme kan plantenes egne åpninger, stomata. Når den fysiske forsvarsmekanismen er passert slår PAMP-trigget- og effektor-trigget immunitet inn. PAMP står for *Pathogen Associated Molecular Patterns*. **PAMP-trigget immunitet** er når det settes i gang et kjemisk angrep for å isolere patogenet og hindre det i å spre seg. PAMP immunitet avhenger av plantens egenskap til å gjenkjenne PAMP, molekylsekvenser spesifikke for bestemt patogener. Dersom en spesifikk aminosyresekvens fra patogenet oppfattes av reseptorer i planten fører det til en rekke signaler som ender i lokal produksjon av bredspektret antimikrobe kjemikaliser, fytoaleksiner, som inneholder sopp- og

bakteriedrepende komponenter. PAMP kan derimot overgå av evolusjon av patogenet slik at det ikke oppdages. Plantens cellevegger er også herdet og hindrer patogenangrep. **Effektor trigger immunitet** ligner PAMP-trigget, men er sterke og settes i gang av det sekundære immunforsvaret. Plantens forsvar er bygd opp av sykdomsresistente (R) gener. Hvert R-gen koder for et R-protein som aktiveres av en spesifikk effektor. Signaltransduksjon fører til forsvarsresponser, inkludert et lokalt forsvar, den hypersensitive responsen, og et generelt forsvar, systemisk ervervet respons. Den hypersensitive responsen referer til den lokale cellen og vevsdød nær infeksjonsområdet. Systemisk respons oppstår fra plantens uttrykk av forsvarsgener. Den er uspesifikk og gir beskyttelse mot mange patogener over flere dager. Et signalmolekyl produseres rundt infeksjonsområdet og forflyttes via floem gjennom planten. Deretter konverteres det til salisylik syre i avsidesliggende områder fra infeksjonsområdet. Syren aktiverer en signaltransduksjon som balanserer forsvarssystemet til å respondere raskt til en ny infeksjon. Både lokale og systemiske responser krever omfattende genetisk reprogrammering. Derfor aktiveres dette forsvar kun dersom et patogen oppdages.

Forsvar mot herbivorer

Herbivori, dyr som spiser planter, er en **stressfaktor** i planter i alle økosystemer. Den mekaniske skaden fører til en **størrelsesreduksjon** hos planten som hindrer muligheten til å tilegne seg ressurser. Skadene åpner også for angrep fra sopp, bakterier og virus. Planteetere kan også begrense vekst ved at planten må **prioritere forsvar** framfor vekst. Planten tar i bruk flere mekanismer for å forsvare seg mot herbivorer. På **molekylært nivå** produserer planter kjemiske komponenter som **terpenoider**, **fenoliner** eller **alkaloider**. Fenolinet tannis har f.eks. en ubehagelig smak og forhindrer fordøyelsen av proteinet. Slike stoffer fremheves gjerne ved et angrep. På **cellulært nivå** kan sentrale vakuoler lagre kjemikalier som forhindrer herbivori. **Idioblaster** er spesialiserte celler i blader og stilker. Cellene kan inneholde rafides som penetrerer tungen og ganen til herbivoren og kan føre til midlertidig hevelse av lepper, munn og hals. På **vevsnivå** forhindres angrep ved å utvikle blader som er vanskelige å tygge. På **organnivå** kan planteorganer være formet slik at de gir herbivorene smerte eller fremstår som uappetittlig. Pigger og torner gir **mekanisk beskyttelse**. Blader kan også formes slik at det ser ut som de er spist på eller mimikere insektegg. På **organismenivå**, hindrer planten angrep ved å endre fysiologi ved f.eks. å endre blomstringstidspunktet. Enda høyere opp, på **populasjonsnivå**, kan **koordinert atferd** bidra ved at plantet uttrykker stress ved å skille ut molekyler og dermed advare nærliggende planter.

A til Å

A

Abscisinsyre (ABA): veksthemmende hormon hos planter, forhindrer at frø ikke spirer før det er gode nok levekår

Absorpsjonsspekter: dannes når lys absorberes av stoffet som lyset går gjennom eller reflekteres fra. Stoffet absorberer bestemte bølgelengder og disse vises som svarte linjer

Adhesjon: molekylær attraksjon i kontaktflatene mellom stoffenheter i fast eller flytende form

Aksjonsspekter: hvilke deler av lysspekteret som har en fysiologisk virkning, fiolett, blått og rødt lys for fotosyntesen (minst virkning for grønt lys)

Aktivator: øker transkripsjon av spesifikke gener

Alkaloider: basisk gruppe av nitrogenholdige plantestoffer (sekundære metabolitter), kraftige fysiske virkninger, giftige for beitende dyr og mennesker

Aleuronlag: ytterste levende proteinrike cellelagene utenfor endospermen (*frøhvite*) hos frukten i gressfamilien (*frø*), sammen med kimen utgjør de kjernen av frøet

Amfipatisk: et molekyl med både hydrofile og hydrofobe egenskaper, både polare og upolare

Amyloplast: en type plastid, dobbeltkappede organeller involverte i biologiske veier, ikke-pigmentholdig

Anion: negativt ladde ioner

Apikal dominans: tendens for at vekst konsentreres på tuppen av planteskuddet, fordi apikalknoppen delvis forhindrer aksillær knoppvekst

Apikalmeristem: delingsvevet som finnes i spissen av alle røtter, stenger og grener av disse organene

Apoplast: de døde delene av planten, som celleveggen og cellerommet i døde celler, vedrør og trakeider

Apoptose: utbrudd av programmert celledød (senescence), nylig dannende enzymer bryter ned kjemiske komponenter, som klorofyll, DNA, RNA, proteiner og membranlipider

Asymmetrisk celledeling: en dattercelle mottar mer cytoplasma enn den andre, dattercellene har to ulike størrelser

Auxin: vekststimulerende hormon

Avirulent: betyr ufarlig, brukes bakterier som ikke forårsaker sykdom

Aquaporin: kanalproteiner for vanntransport

B

Biotrof patogen: organisme som henter næringen sin fra andre organismer som fungerer som en vert. Typisk bakterier, sopp og parasitter.

Brassinosteroid: plantehormon, ligner på kolesterol og kjønnshormonene hos dyr, forårsaker celleforlengelse, celledeling, sakker ned farten på bladfelling og promoterer for xylem-differensiering

C

C₄ fotosyntese: fotosyntesemekanisme i noen planter, første produkt under karbonfikseringen er et 4-karbonkomponent

Calvin-syklus: mørkereaksjonen, bruker kjemisk energi generert under lysreaksjonene for å produsere sukker.

CAM fotosyntese: fotosyntesemekanisme, CO₂ som går inn stomata om natten omdannes til organiske syrer som slipper ut CO₂ til

calvinsyklusen om dagen når stomata er lukket, vanlig i ørkenplanter

Casparysk bånd: vegg mellom endodermis i røttene og vaskulær sylinder, består av suberin

Celledifferensiering: prosess der to genetisk identiske celler blir ulike fra hverandre

Circadisk rytme: indre biologisk klokke til planteceller med intervaller på omtrent 24-timer, Uavhengig av miljøbetingelsene rundt

Cortex: ytre lag av stamme eller rot i vaskulær plante, under epidermis og over vaskulær bundles

Cytokrom b6-f: type cytokrom, Cytokrom b6f er koblet til plastokinol i tylakoidmembranene og deltar i fosforyleringen

Cytokinin: klasse med plantevekststoffer som fremmer celledeling (*cytokinese*) i plantens røtter og skudd, deltar i celledeling, organdannelse, økning i celle- og organstørrelse, forsinkelse av klorofyllnedbrytning og aldring, kloroplastutvikling og knopp- og skuddutvikling

Cytokrom: bundet til proteiner, fungerer som en elektrontransportør i fotosyntesen og cellulær respirasjon

D

Dermalt vev: ytre beskyttende vevet hos planter

Diffusjon: tilfeldig bevegelse av molekyler fra høy til lav konsentrasjon

E

Embryohvile: også kalt frøhvile, forhindrer at frøet spirer ved ugunstige forhold, ABA akkumuleres i frøet, embryoet produserer inhibitorer og unngår produksjon av promotorer, innebærer ofte dehydrering

Endodermis: innerste cellelaget av primærbarken hos røtter

Etylen: stoff planter produserer som blant annet en stressreaksjon, har fire effekter; respons til mekanisk stress, begynnende alderdom

Ekspansin: planteenzym som bryter ned kryssbindinger (*hydrogenbindinger*) mellom cellulosemikrofibriller og andre komponenter i celleveggen, løsner celleveggstoffet

Eudikoter: tofrøbladete planter, f.eks. roser, epler og jordbær

Epidermis: plantens overhud

Etiolasjon: plantenes morfologiske tilpasninger for å vokse i mørket

F

Fagocytose: prosessen der en celle tar opp virus, bakterier eller cellerester fra utenfor cellen

Fasilitert diffusjon: diffusjon av stoffer gjennom membran ved hjelp av membranproteiner

Fenoler: involvert i planteforsvar, finnes mange typer som syntetiseres ved hjelp av ulike enzym

Flaccid: slapp celle, i isoton løsning

Flavonoid: fenoltype, fargepigment som kan brukes for å lage UV-mønster som får planten til å se skummel ut, antioksidant

Floem: ledningsveve for transport av organiske stoffer fra bladene til andre plantedeler, også kalt silvev

Floem-ap: løsningen som strømmer gjennom sieve-tubene

Florigen: signalprotein i planter som signaliserer blomstring

Fluorescens: eksitert elektron går tilbake til normaltilstand uten å videresende eksitasjonsenergien til et annet pigment, lys sendes ut, tegn på trøbbel da planten ikke bruker lysenergien den absorberer, brukt for å studere fotosyntese og stress

Foton: elementærpartikler for lys

Fotorepirasjon: metabolsk mekanisme som forbruker oksygen og ATP, slipper ut CO₂, og minker fotosynteseproduktene, skjer vanligvis med stomata lukket, grunnet varm og tørt vært, slik at forholdet mellom O₂ og CO₂ avtar

Fotosystem I: har to P700-klorofyll a molekyler

Fotosystem II: har to P680-klorofyll a molekyler

Fotosystem I og II: lysfangende enheter i tylakoidmembranene i kloroplast, består av reaksjonscenterkomplekser omringet av lyshøstende komplekser

Fototropisme: veksten som respons på lysstimuli

Fytoaleksin: bredspektret antimikrobe kjemikalier, inneholder komponenter som virker bakterie- og soppdrepende

Fytokrom: pigmentsystem med to hovedformer ansvarlige for å ta opp rødt og mørkerødt lys, med på å bestemme når et frø spirer og ikke

Fytoremediering: teknologi som søker etter å hente tilbake forurensede områder ved å utnytte noen plantearters egenskap til å hente ut tungmetaller og andre forurensende stoffer fra jorden og konsentrere dem i deler av planten som er enkelt å høste inn

Følgecelle: del av floem (*silvevet*), sitter inntil silrørselementene og har alle organellene intakt, gjør det mulig å laste sukrose inn og ut av floemet til/fra sukker-sinks eller kilder

G

Gametofytt: multicellulær, haploid struktur

Gassutveksling: utvekslingen med atmosfæren, tar opp CO₂ og skiller ut O₂

Gibberellinsyre (GA): gruppe hormoner, stimulerer vekst i stengler og blader, trigger frøspiring og brytning av knopphvilen, samt (med auksin) stimulerer fruktutvikling

Granum / grana: disker av tylakoider oppå hverandre i kloroplastene eller cyanobakterier

Gravitasjonspotensial: effekten gravitasjon har for å skyve vann nedover, må større kraft motsatt retning til for at løsning beveger seg oppover

Gravitropisme: plantens respons og tilpasning til gravitasjon

Grunnermeristem: meristem som lager primærvevet bortsett fra epidermis og stelen

Guttasjon: eksudasjon av vandrdåper, kan bli sett på plantebladens tupper eller ender om morgenen

H

Heliotropisme: bevegelse av blad eller blomst mot eller vekk fra solen

Heterospori: forekomst av to sporetyper; makro- og mikrosporer, i karsporeplanter

forekomst av to slags sporer, storsporer (makrosporer) og småsporer (mikrosporer) hos karsporeplanter

Hormon: utskilte molekyler dannet i spesialiserte celler, fungerer på spesifikke målceller i andre deler av organismen, endrer funksjonen til målcellene

Hvile: stadie der det planten/frøet/embryoet har en ekstremt lav metabolsk rate og utsetter vekst og utvikling

Hydrofil: vannelskende

Hydrofob: vannhatende

Hypersensitiv respons (HR): effektor-trigget respons til patogenangrep, referer til den lokale cellen og vevsdød som forekommer ved eller nær infeksjonsområdet

Hypertonisk: løsning med høyere konsentrasjon enn en annen

Hypotonisk: løsning med lavere konsentrasjon enn en annen

Hypokotyl: delen av frøplantens stengel som ligger under kimbladene

I

Induserbart forsvar: forsvarsmekanisme etter angrep, planten må gjenkjenne skadeorganisme, fysisk og kjemisk, gir immunitet

Irrigasjon: kunstige tilførsel av vann

Isoprenoid (terpenoid): brukes i planteforsvar, følger isoprenregelen med isoprenenheter med 5 karbonatomer

Isoton: løsning med lik konsentrasjon som annen løsning

K

Kanalprotein: ionekanal, molekyl som passivt muliggjør diffusjon gjennom membranen av stoffer som ellers ikke vil kunne diffundere gjennom

Karbonfiksering: innblanding av karbon fra CO₂ i et organisk komponent av en autotrof organisme

Karotenoid: ekstra pigment, gult eller oransje, i kloroplastene, utvider spekteret av bølgelengder som tas opp

Kation: positivt ladde ioner

Kationbyttning: prosess der positivt ladde mineraler gjøres tilgjengelig til en plante når hydrogenioner i jorden forflytter mineralioner fra leirepartikler

Kavitasjon: fenomen der raske trykkforandringer i en væske fører til dannelse av små dampfylte hulrom på steder der trykket er relativt lavt

Kilde/forbrukerceller (Source/sink cells): i forbindelse med floemstrømmen. Skjer fra sukkerkilden der det produseres, som modne blader, til sukkerforbrukere, som blader som vokser, frukt som dannes eller blomster

Kjemiosmotisk fosforlyring: generering av ATP basert på en protongradient, proton pumpes inn i tylakoid i tillegg til protonene som kommer av splittelsen av vann

Klimakteriet: overgangsperiode når frukt er mest moden, perioden øker fruktens respirasjon og utskillelse av CO₂, samt en økning i syntesen av etylen som produseres i frukten

Kloroplast: organelle hos fotoautotrofe organismer, absorberer sollys og omdanner den til kjemisk energi

Klorofyll: grønt pigment nødvendig for fotosyntese, hovedsakelig i kloroplaster

Kohesjon: kraft som skyldes tiltrekning mellom like molekyler, forklarer overflatespenning

Kohesjon-tensjons teori: teorien om at tilførsel av mineraler og ioner via vann fra røttene til bladene skjer fordi vann fordamper fra bladene og at hydrogenbindingene drar vannmolekylene oppover mot tyngdekraften

Koleoptile: beskyttende skjeden som det første bladet vokser gjennom,

Kollenkym: består av kollenkymceller som støtter unge deler av planteveksten, celletypen er oftest en forlenget versjon av parenkymcellene men med tykkere primærvegg, unge skudd og petioler har ofte kordeler (*strands*) med kollenkymceller rett under epidermisen, fordi celletypen bidrar med fleksibel støtte uten å hemme veksten

Kolumella: søyle med celler i rothetta til angiospermer og gymnospermer, har store stivelseskorner som reagerer på tyngdekraften (*gravitropisme*)

Karbondioksidkompensasjonspunkt: når CO₂ opptaket er likt som mengden CO₂ planten avgir ved respirasjon

Kollenkymceller: langstrakte, levende, stiver av planter under utvikling

Konstitutivt forsvar: permanent forsvar mot potensielle patogener og herbivorer, alltid tilstede, trenger ikke indusering

Korkkambium: lateralt sekundært meristem på utsiden av cortex stengel eller rot. danner ytterbarken på busker og trær og ytterhuden på potet eller gulrot

Kortdagsplante: planter som krever en lysperiode kortere enn en kritisk lengde for å blomstre, omvendt av langdagsplanter

Kronblad: bladene som ofte er fargerike og innenfor begerbladene

Kutikula: hinne som dekker plantens epidermis på alle stengler og blader, lite gjennomtrengelig for vanddamp, beskytter planten mot for sterk transpirasjon

L

Lateralt: hører til siden

Lateralt meristem: meristem på siden eller langsetter planteorgan

Ledningstrengslire: fotosyntetiserende celle ordnet i tett pakke skjelheter rundt venene på bladene

Lyshøstende kompleks: proteinkompleks assosiert med pigmentmolekyler som fanger lysenergi og overfører den til reaksjonssenterpigmentene i fotosystemet

Lyskompensasjonspunkt: Den lysintensiteten der lyset som blir tatt opp er likt som mengden CO₂ som blir avgitt fra planten ved respirasjon. (varierer fra art til art og ligger f.eks. vesentlig lavere hos skyggeplanter enn lysplanter.) Over

kompensasjonspunktet har plantene en positiv stoffbalanse/produksjon, og negativ under

Lysreaksjoner: første del av fotosyntesen, direkte avhengig av sollys, rekke med kjemiske og fysiske reaksjoner, omdanner lysenergi til kjemisk energi ved hjelp av klorofyll og vann, produserer IKKE sukker

M

Massestrøm: vann som strømmer gjennom mer eller mindre åpne rør, i en retning

Meristem: består av udifferensierte celler i stand til celledeling

Membranpotensial: beskriver spenningsforskjellen mellom innsiden og utsiden av en cellemembran, måles i mV

Monokoter: medlem av den fylogenetiske gruppen bestående av blomsterplanter med et embryonisk frøblad (*kotyledon*). F..eks. tulipan, løk og ris

Morfogenese: dannelse av form og struktur hos en organisme eller deler av en organisme

Mykorrhiza: type symbiose mellom trær og sopp, sånn at trærne kan ta opp mest mulig nitrogen fra bakken.

Mørkereaksjoner: annet navn for Calvin-syklusen, gjennomføres uten direkte tilgang på sollys, produserer sukker og BRUKER energi

Mønsterdannelse: utvikling av spesifikke strukturer på spesifikke områder

N

Nastisk bevegelse (*nastier*): bevegelse av fastsittende planteorganer, fremkalt av ytre faktorer (*lys, temperatur, tyngdekraft m.m.*)

Nitrogenase: enzym som driver omdannelsen av N₂ til NH₃

Næringsassimilering: prosess der uorganisk nitrogen overføres til organiske nitrogenforbindelser

O

Oksidativt ubrudd (*oxidative burst*): brukt i induserbart forsvar, innebærer RASK utskillelse av reaktive oksygenforbindelser (*ROS*), oftest vist etter PAMPs av reseptorer på celleoverflaten, produksjon av ROS skjer via NADPH-oksidasen

Osmotisk potensial: del av vannpotensialet som påvirkes av oppløste stoffer, per definisjon lik null for rent vann ved atmosfæretrykk, negativ verdi hvis stoffer er oppløst i vann

Ovule: megasporangium, megaspore og deres integumenter. En kvinnelig gametofytt utvikles fra en megasporer og produserer en eller flere egg i hver ovule

P

Palisademesofyll: palisadevev i blad bestående av sylindrerformede parenkymceller med kloroplaster,

Palisadeparenkym: mesofyllceller som står i relativt enhetlig rader like under epidermis på oversiden i et dorsiventralt blad

Parenkym: uspesifisert celletype som gjennomfører mesteparten av metabolismen, syntesen, lagrer organiske molekyler og differensieres til mer spesialiserte celletyper

Passiv transport: transport uten energiinvestering

PEP karboksylase: enzym som legger til CO₂ til fosfoenolpyruvat (*PEP*) for å danne oxalacetat i mesofyllcellene til C₄-planter

Pericycle: sylindrer med parenkym- eller kollenkymceller

Peroxisom: planteorganelle, forbruker hydrogenperoksid, viktig for nedbryting

Pith: medulla vevet i stilkene/stammene til vaskulære planter, Består av myke, svampete parenkymceller som lagrer og transporter næringsstoffer rundt om i planten

Plasmodesmata: cytoplasmatiske kanaler, knytter de levende plantecellene sammen

Plasmolyse: cellens protoplast minker og trekkes vekk fra celleveggen

Plastoquinon: molekyl som frakter elektroner fra fotosystem II til fotosystem I via cytokrom 6-f-komplekset i fotosyntesen, elektronakseptor

Polar transport: transport som ikke er relatert til tyngdekraften, f.eks. transport av auksin fra skuddtupp til base

Primærvekst: lengdevekst nær organismens spiss, første typen vekst som foregår

Primordium: organ eller vev i det tidligste gjenkjennelige utviklingsstadiet

Prokambium: delen av plantens apikalmeristem som gir opphav til det primære ledningsvevet

Protoderm: ytterste cellelag i plantens apikalmeristem, gir opphav til epidermis

Protoplast: levende innhold i en plantecelle

R

Respressor: minker transkripsjon

Rhizomer: vokser horisontalt, vanligvis under jorden, ligner en rot

Rhizosfære: område av jorda påvirket av planterøtter, aktiv vekst av mikroorganismer som skyldes planterøttene

Rotapikalmeristem: vekspunktet i rotspissen

Rothette: ligger som et beskyttende lag på rotapikalmeristemen, cellene i rothetta løsner lett og skiller ut et karbohydrat som smører jorden rota er

på vei gjennom, noen røtter inneholder også statolitter som responderer på tyngdekraften

Rotknoller: oppsvulming på roten med oppslagsnæring for overvintring, finnes hos en rekke grønnsakplanter, f.eks. i jordskokk, kålrot og søtpotet

RuBisCO: enzym i kloroplastene som binder CO₂ til ribulose-1,5-bifosfat, gir to molekyler 3-fosfoglycersyre i det første trinnet i Calvin-syklusen

Rødt-mørkerødt reverserbarhet: når planter utsettes for fjern-rødt lys som reverserer prosessene forårsaket av rødt lys, kan være lengden på nettene som kreves for at en plant skal blomstre, ved rødt lys avbrytes lengden på natten, ved fjern-rødt lys reverseres effekten av det røde lyset

S

Skarifisering: mekanisk fjerning av frøskallet for å få frøet til å spire, ettersom mange frø ikke spirer før skallet er borte

Skuddapikalmeristem: vekstpunktet i stengelen som danner skudd

Sklerenkym: rigid og støttende celletype, mangler ofte protoplast, har tykk sekundær vegg som styrkes med lignin under modning

Sekundærvekst: Tykkelsesvekst hos planter, karakteristisk hos vedplanter og noen tofrøede planter

Sekundær vegg: sekundær vegg rundt plasmamembranen, bidrar med beskyttelse og støtte

Selektiv permeabilitet: membranen tillater passasje av visse stoffer og blokkerer passasje av andre

Senescens: programmert celledød i visse celler, organer, eller hele planten

Sepal: begerblad, de ytre bladene i en blomst

Silrør: floem

Sklerenkymceller: rigide celler med tykk sekundær cellevegg, ofte døde (uten protoplast)

Sieve-tube celler: spesialiserte celler, viktige for floem, tynne cellevegger, mangler kjerne

Statolitt: tette cytoplasmatiske komponenter, etableres under påvirkning fra gravitasjon til de lavere delene av cellen

Stoloner: horisontal, krypende stengel

Stomata / spalteåpninger: åpninger på plantenes overhud, epidermis. Finnes på de fleste blader og på noen stengler. Sørger for gassutveksling og vannfordampning.

Stress: ulike faktorer som kan påvirke planten negativt, f.eks. herbivori, mekanisk press, flom, tørke, for intenst lys, for lite lys, næringsmangel m.m.

Strekningssone: bestemte soner der planten kan foreta primærvekst (lengdevekst). Finnes nær spissen av røtter, stengler og grener

Strigolakton: xylem-mobile kjemikalier, stimulerer frøspiring, undertrykker rotformering, bidrar med å kontrollere apikaldomians og hjelper med å etablere mykorrhizonale assosiasjoner

Stroma: fargeløs grunnsubstans utenfor tylakoidene, utgjør resten av kloroplasten

Suberin: kompleks planteepidermis og periderm cellevegg, beskyttende barriere

Syklisk fotofosforylering: fotosyntetisk prosess, lyseksiterte elektroner fra fotosystem I går via et membranbundet elektrontransportsystem som pumper elektronene tilbake til fotosystem I samtidig som det lages ATP, unngår fotosystem II.

Syrevekst hypotese: hypotese om at protonpumpene spiller en stor rolle i vekstresponsen til cellene grunnet auksin

Sukkulent: plantetype, benytter CAM-fotosyntese, kan lagre vann i en type cellevev i stengler og blader

Svampmesofyll: parenkymceller som ligger under palisademesofyll, løst organisering av sklerenkymcellene, luftlommer mellom cellene med CO₂ og O₂, store luftrom ved stomata

Stomata: bladets poreåpninger

Symplast: transportruten gjennom levende celler, innebærer floem og sieve-tubeelementer

Symplastinnlastning: når fotosynteseprodukter fraktes fra tynne ledningsstrenger via plasmodesmata mellom mesofyllceller, følgeceller og silrørselementer

Systemisk ervervet resistens: bredt spekter av forsvarsmekanismer som aktiveres ved angrep av sopp eller andre sykdomsfremkallende organismer

T

Tannin: fenoltype, bindes til proteiner og inhiberer enzymaktivitet, forhindrer fordøyelse, en del av det kvantitative forsvaret, trenger relativt høye konsentrasjoner for å forhindre at herbivorer skal spise mer

Taproot: plantens hovedrot under utviklingen

Terpenoid: stoffer som brukes i planteforsvar

Thigmotropisme: bøyning av planteorgan som respons på et berøringsstimuli

Thylakoid: membranbundne rom i kloroplaster eller cyanobakterier der lysavhengige prosesser i fotosyntesen forekommer, består av tylakoidmembranen og tylakoidlumen

Tonisitet: mål på den effektive osmotiske trykkgradienten

Translokasjon: transport av fotosynteseprodukter fra modne blader til deler av planten lenger nede, benytter floem

Transpirasjon: fordampning av vann fra plantens overflate

Trikom: hårlignende utvekster fra plantenes epidermis (*overhud*), kan være encellet, flercellet, greinet, eller ugreinet

Trakeide: døde, vannledende celler med tykk, porete cellevegg, del av xylem

Transportprotein: protein som flytter andre materialer, avgjørende for vekst og liv, ulike typer

Trippleffekt / trippelrespons: vekstmanøver som gjør det mulig for roten til et skudd å unngå hindringer i jorden, stilken forlenges, blir tykkere, og får en svingning som gjør at den vokser horisontalt

Trykkstrømshypotese: hypotesen om at floem-sap beveger seg fra kilde til sink på bakgrunn av høyere trykk ved kilden og reduksjon av trykk ved sinken

Tubers: spesialisert for lagring, ofte korte og tykke og under jorden, består av stivelse

Turgid: når vann beveger seg inn i cellen og membranen presses mot celleveggen

Turgortrykk: det hydrostatiske trykket på celleveggen

Tylakoider: membranbundne rom i kloroplaster, stedet for lysreaksjonene

U

Ubegrenset (åpen) vekst: vekst av deler av planten som ikke når maxstørrelse

V

Vaskulært kambium: hoved vekstvev i stammer og røtter, produserer sekundært xylem innover og sekundært floem utover

Vaskulært vev: samme som ledningsvev, samlebetegnelse for xylem og floem

Vedrør: samme som xylem.

Vener: vaskulært vev i blader, i spongy lag i mesofyll

Vernalisering: bruk av kulde for å indusere blomstring

Vesentlig grunnstoff: elementære grunnstoffer planter ikke klarer seg uten, inkluderer karbon, hydrogen og oksygen som de ikke-minerale grunnstoffene og de tre viktigste makronæringsstoffene nitrogen, fosfor og kalium

Vesseelementer; celletype i xylem, vannledende vev

Vivipari: reproduksjon der de unge plantene vokser på morplanten

Vannpotensial: vannets kjemiske potensial, vannets evne til å bevege seg, null for rent vann under normale forhold (*havnivå og romtemperatur*)

X

Xanthofyll: gulfargete pigmenter, absorberer blått lys, type karotenoid som inneholder oksygen

Xerofytt: planter tilpasset tørre omgivelser

Xylem: ledningsvev for transport av vann og ioner fra rot til skudd hos planter, kalles også vedvev

Xylem-sap: vann og oppløste mineraler i xyle