

Georg Hygen

I N N F Ø R I N G

I

A L M I N N E L I G B O T A N I K K

Vårsemesteret 1973

~~INNHOLD~~
Norges Landbrukshøgskole,
1432 ÅS-NLH.

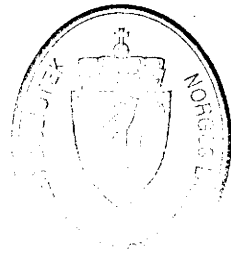
~~Botanikk 52~~
Botanikk 52

Georg Hygen

I N N F Ø R I N G

I

A L M I N N E L I G B O T A N I K K



KURS B 4

i studieplanen

ved

Norges Landbrukshøgskole

Vårsemesteret 1973

Til brukerne :

Dette er et konsentrat av forelesningene i B 4 - kurset vårsemesteret 1973. Teksten er meget sterkt forkortet, til dels ned til telegramstil. Derimot er det aller meste av det dokumentariske materialet som ble nyttet, tatt med ubeskåret (reaksjonsskjemaer, tabeller, figurer og diagrammer).

Konsentratet vil antakelig gi et noenlunde riktig begrep om rammen for kurset, selv om den konsentrerte teksten ikke er representativ for fremstillingen.

Jeg vil være takknemlig for å bli gjort oppmerksom på feil (som sikkert forekommer), og for å få forslag til endringer og forbedringer. Mitt motto for dette kurset har vært: "Til lags åt alle kan ingen gjera", men jeg vil gjerne prøve å gjøre litt flere litt bedre til lags neste gang kurset skal holdes, i vårsemesteret 1974.

Ås-NLH, april 1973

G.Hygen

I. INNLEDNING

Landbruk = anvendt naturvitenskap. Planteproduksjon = anvendt plantefysiologi. Eksperimentell vitenskap. Forkunnskaper i cytologi, planteanatomi og biokjemi er ønskelig.

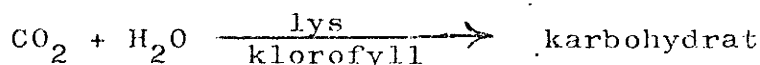
Lærebok: Adams, Baker and Allen, The Study of Botany.

Grønne, klorofyllholdige planter er de primære produsenter av organisk stoff i biosfæren.

Biosfæren = summen av alt liv på jordkloden.

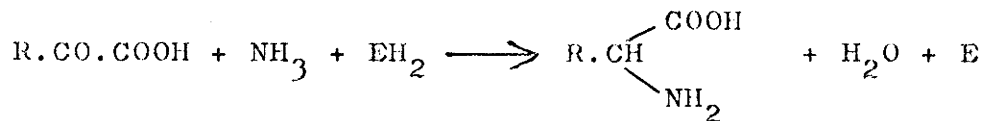
Primære synteser :

1. Fotosyntesen



Fra karbohydrater videre til organiske syrer (R.COOH) og til lipider (fettstoff). I den generelle syreformelen er -COOH en karboksylgruppe, og R betegner resten av molekylet som kan være nokså forskjellig sammensatt.

2. Aminosyresyntesen



Her betegner R.CO.CO.OH en ketosyre, EH₂ er den reduserte formen av et enzym og E den oksyderte formen. R.CH(NH₂).COOH er den generelle formelen for en alfa-aminosyre. (Amitogruppen -NH₂ er bundet til samme karbonatom som karboksylgruppen -COOH.)

Blant de biokjemiske fundamentalprosessene i planteceller velger vi ut tre til nærmere studium :

RESPIRASJON, FOTOSYNTSE og PROTEINSYNTSE.

II. CELLER OG CELLEFYSIOLOGI

II.1 Celledimensjoner.

Måle-enheter :

$1/1000 \text{ mm} = 10^{-6} \text{ m} = 1 \text{ mikrometer (mikron)} = 1 \mu\text{m}$
(ofte forkortet my etter gresk bokstav μ).

$1/1000 \mu\text{m} = 10^{-9} \text{ m} = 1 \text{ nanometer} = 1 \text{ nm} (= 1 \text{ millimikron})$
($1/10 \text{ nm} = 10^{-8} \text{ cm} = 10^{-10} \text{ m} = 1 \text{ Ångström}$)

$1/1000 \text{ nm} = 10^{-12} \text{ m} = 1 \text{ picometer}$

Gjennomsnittsdimensjoner for lite spesialiserte, rundaktige eller eskeformete celler mellom 10 og 60-80 μm .

II.2 Struktur og funksjon.

Fysiologi = studium av livsprosesser.

Livsprosessenes hovedresultat: vekst og reproduksjon,
dvs. byggevirksomhet som krever byggemateriale og
arbeidskraft.

Byggemateriale = vann (omkring 90 % i levende planteceller)
+ uorganiske salter

Byggematerialene må :

- a) tas opp av plantene stoffopptak
- b) transporteres til byggeplassene ... stofftransport
- c) brukes til produksjon av plantestoff: synteser
- d) og så må avfall fjernes ekskresjon

Alle disse prosessene (a-d) sammenfattes under betegnelsen metabolisme (= stoffskifte).

Mange delreaksjoner i stoffskiftet er energikrevende = endergoniske prosesser. Motsetning eksergoniske prosesser gir energitap (til omgivelsene).

Stoffskifte og energiomsetning to sider av samme sak.

Bare klorofyllholdige planter kan utnytte sollyset som primær energikilde. Oppdaget på slutten av 1700-tallet (nærmere om dette siden).

Vegen fra CO_2 og H_2O til karbohydrat må nødvendigvis føre gjennom mange mellomprodukter. Ingen av dem var kjent før siste krig (1939).

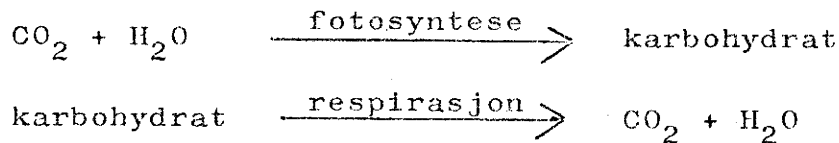
Vendepunkt: oppdagelsen av radioaktive karbon-isotoper.

Vanlig karbon atomvekt 12.

Ustabile karbonisotoper med atomvekt 11 og 13.

Viktigst er den stabile karbonisotopen ^{14}C med halveringstid omkring 5000 år.

Samtidig i samme celle :



Biokjemisk problem : kartlegging av reaksjonsbanene.

Strukturproblem : hvordan greier cellene å holde de ulike reaksjonssystemene fra hverandre ?

II.3 Celle-organeller.

Ultrastrukturer = strukturer som ikke kan studeres med vanlig lysmikroskop.

Oversikt over de viktigste organelle i klorofyllholdige celler :

- 1) Cellevegg. Planteceller har fast cellevegg til forskjell fra dyreceller. Unntak: sværnesporer, plasmodier av slimsopp.
- 2) Cytoplasma. Fyller unge (nydelte) celler nesten fullstendig, men bare tynt "tapet" langs veggen i eldre, fullt utvokste celler.
- 3) Vakuole. Større eller mindre blærer fylt med cellesaft. I unge celler flere små v. som etter hvert smelter sammen til én stor v. Cellesaften er en tynn, vandig løsning av forskjellige uorganiske og organiske stoffer, oftest vannklar, men undertiden farget (eks. kronblad).

- 4) Plasmalemma. Semipermeabel grenseflarting dannet av det yreste cytoplasmalaget nærmest celleveggen. En semipermeabel hinne er en hinne som nok så lett slipper vann og enkelte andre små molekylar iggjennom, men holder større molekylar tilbake.
- 5) Tonoplast. En tilsvarende semipermeabel hinne som avgrjner cytoplasmalaget på innsiden, mot vakuolen. Plasmalemma og tonoplast har i almdanelighet noe ulike permeabilitets-egenskaper.
- 6) Cellekjernen.
- 7) Nukleolus. Kuleformet legeme inne i cellekjernen (kjernalegemet) med sterkere lysbrytning (ser lysere ut).
- 8) Kloroplast. Små linseformete legemer med klorofyll og andre fargestoffer. Innleiret i cytoplasmalaget langs celleveggen.
- 9) Mitokondrier. Meget små, bindestrek-formete, fargeløse smårusk innimellom kloroplastene.

Disse ni organellene kan studeres med vanlig lysmikroskop og ble oppdaget og beskrevet av cytologiens pionerer i slutten forrige århundre. Mange supplerende data kom til under videre utviklingen av den mikroskopiske teknikk i mellomkrigstiden.

III. MIKROSKOPER OG MIKROSKOPISK TEKNIKK

III.1 Linsesystemer, forstørrelse og oppløsningsevne.

Mikroskopet har tre linsesystemer : kondensoren under objektbordet, nærmest lyskilden, objektivet nærmest preparatet (objektet), festet i den nederste enden av tubus, og okularet, nærmest øyet, øverst i tubus.

Linsesystemenes kvalitet og pris avhenger dels av hvor godt de er korrigert for sfærisk og kromatisk aberrasjon, for objektiv og kondensor også av den numeriske apertur.

Sfærisk aberrasjon. Objektivet danner et reelt bilde av preparatet inne i mikroskoptubus. Dette bildet betrakter vi gjennom okularet som i prinsippet er en vanlig lupe. Et dårlig korrigert objektiv avbilder et plant preparat på en kuleflate med sentrum i preparatets plan (når midtpartiet er skarpt innstilt). Det betyr at de perifere delene av det mikroskopiske bildet blir uskarpe når midtpartiet er skarpt, og omvendt. Slik uklarhet kalles sfærisk aberrasjon. De beste objektivene er satt sammen av et stort antall enkeltlinser og gir et tilnærmet plant bilde av preparatet.

Kromatisk aberrasjon. Både dagslys og andre lyskilder omfatter et bredt spektrum av ulike bølgelengder. Lys med ulik bølgelengde brytes ikke like sterkt i en samlelinse. Dårlig korrigerede objektiver gir egentlig en hel serie bilder i litt forskjellig plan, med det blå bildet nærmest objektivet og det røde lengst oppe. Dette vil gi uklare, regnbuefargete konturer når en ser i mikroskopet på et preparat : kromatisk aberrasjon.

Akromatiske objektiver er godt korrigert for kromatisk aberrasjon, og apokromatiske objektiver meget godt korrigert.

III.2 Forstørrelse og oppløsningsevne.

Den forstørrelse mikroskopet gir, er lik produktet av de forstørrelsesfaktorer som er påstemplet objektiv og okular (eks. obj. 40 x og ok. 15 x = 600 x forst.). Enklere fabrikater har undertiden nummer på linsesystemene istedenfor forstørrelsesfaktorer.

Kvaliteten av det mikroskopiske bildet avhenger ikke så mye av forstørrelsen, men av hvor fine detaljer objektivet er i stand til å vise. Dette er bestemt av den numeriske apertur (N.A.) som skal være påstemplet alle objektiver. Jo større numerisk apertur, dess større oppløsningsevne.

Den numeriske apertur er bestemt ved formelen :

$$NA = n \cdot \sin \varphi$$

hvor φ er linsesystemets halve åpningsvinkel, og n er brytningsindeks for mediet mellom preparat og linse.

Den minste avstand mellom to punkter i et mikroskopisk preparat som kan sees tydelig atskilt, d , er bestemt ved formelen

$$d = \frac{\lambda}{NA_k + NA_o}$$

Her er λ lysets bølgelengde, NA_k kondensorens numeriske apertur og NA_o objektivets numeriske apertur.

I praksis lønner det seg ikke å bruke større forstørrelse enn ca. 1000 x objektivets numeriske apertur.

Den aperturverdien som er påstemplet linsesystemene, er beregnet for $n = 1$ (luft mellom preparat og frontlinser). Ved å bruke medier med høyere brytningsindeks mellom kondensator og preparat, og mellom preparat og objektiv, kan en øke den numeriske apertur og dermed oppløsningsevnen. En må da bruke spesielle immersjonsobjektiver. Vanlige tørrobjectiver har NA opp til ca. 0,65, og immersjonsobjektiver opp til det dobbelte av dette.

III.3 Preparater til mikroskopering.

Levende plantemateriale ofte dårlig egnet for mikroskopiske detaljstudier. Kjemisk behandling nødvendig : fiksering, farging og innleiring.

Artifakter = avvik fra opprinnelig struktur som følge av prepareringsmetodene.

Vitalfarger = fargestoffer som er egnet til farging av levende cellemateriale.

Cytokjemiske reagenser = Reagenser som gir karakteristiske reaksjoner med bestemte celle-bestanddeler (eks. stivelse, cellulose, proteiner, nukleinsyrer).

Radio-autografi = Behandling av plantemateriale med radioaktive isotoper som akkumuleres i bestemte celleorganeller (eller hele organer), slik at preparatet vil "ta et bilde av seg selv" når det i mørke legges på en fotografisk film eller plate (radioaktiv utstråling).

III.4 Mikroskoptyper.

- 1) Vanlig lysmikroskop.
- 2) Mørkfeltmikroskop (= "ultramikroskop") er et vanlig mikroskop med et spesielt kondensorsystem som kaster lyset sidelengs mot preparatet.
- 3) Fluorescensmikroskopet. Vanlig mikroskop med spesielt kondensorsystem av kvarts eller annet materiale som slipper ultrafiolette stråler igjennom. (Objektglassene må også være laget av slikt materiale.)
- 4) Polarisasjonsmikroskopet. Vanlig mikroskop som opererer med polarisert lys. En polarisator plasseres i kondensorsystemet, og en analysator like over okularet. Det kan være Nicol-prismer eller polarisasjonsfiltre.
- 5) Fasemikroskopet. Mikroskop med spesialoptikk som forsterker alle kontraster som skyldes ulikheter i lysbrytning.
- 6) Pålysmikroskop. Mikroskop med spesielt belysnings- og kondensorsystem som kaster lyset ovenfra ned på preparatet. Bildet dannes altså av reflekterte stråler istedenfor som ellers av gjennomfallende.
- 7) Elektronmikroskopet er helt forskjellig fra alle andre mikroskopkonstruksjoner. Det opererer med elektronstråler istedenfor lysstråler, elektromagnetiske felt istedenfor optiske linsesystemer, og gir bilder som ikke kan iakttas direkte med øyet, men registreres på fotografisk plate eller fluorescerende skjerm. Oppløsningsevne ned til ca. 1 nm mot ca. 0,2 μm i vanlig lysmikroskop.

IV. ULTRASTRUKTURER I CELLENE

IV.1 Flere organeller.

Elektronmikroskopiske undersøkelser har vist at det er flere ultramikroskopiske organeller i tillegg til de ni organellene som kan ses i vanlig lysmikroskop (s. 3-4) :

10) Endoplasmatisk retikulum (ER).

Retikulum betyr et lite nett og sikter til de uregelmessige nettlignende strukturene som elektronmikroskopet avkker i cytoplasmaet. Denne nettstrukturen representerer et optisk snitt gjennom en tredimensjonal membranstruktur.

11) Gogi-legemer.

Oppkalt etter en italiensk biolog som i 1898 beskrev disse strukturene i nerveceller hos tårnugle og katt. Først meget senere påvist i planteceller. Ganske små legemer, ca. 1 μm i tverrmål, sammensatt av en serie skålformede membraner i stabel.

12) Mikrotubuler er noen fine, rørformete trådbeter, bare 25 nm i diameter. I celler som ikke er i deling, ligger de perifert i cytoplasmaet, nokså nær plasmalemma.

13) Sfærosomer er små, kuleformete partikler med diameter omkring 1 μm , fordelt i cytoplasmaet.

14) Lysosomer er snaut halvparten av dette, ca. 0,4 μm i diam.

15) Ribosomene er de minste, og kanskje de viktigste av disse små-organellene. De er ikke mer enn rundt 25 nm i diameter. Under stoffskiftet kan en ofte finne flere ribosomer sammen i en klasse: polysomer.

Omtrentlige gjennomsnittsverdier

Organell	Størrelse	Antall pr. celle
Cellekjerne	10-20 μm	1
Kloroplaster	5 x 2 -	20
Mitokondrier	1 -	700
Golgi-legemer	2 x 0,5 -	400
Sfærosomer	1 -	300
Ribosomer	25 nm	500.000
Enzym-molekyler (Ca. 10.000 ulike slag)	2 nm	5.000.000 (?)

IV.2 Elektronmikroskopisk teknikk.

Bare ultratynne snitt slipper elektronstråler igjennom. Skjæres med ultramikrotom. Fullstendig dehydrering. Preparatet er i mikroskopet plassert i høyt vakuum og utsettes for et kraftig elektronbombardement (oppvarming). Dette gir stor fare for artefakter. Mange tekniske kunstgrep for å unngå dette og gi så naturtro og kontrastrike bilder som mulig.

IV.3 Funksjonsoversikt.

Organell	Hovedfunksjon
1. Cellevegg	Mekanisk avstiving, transport
2. Cytoplasma	Mangfoldig metabolisme
3. Vakuole	Vannforråd, saftspenning
4. Plasmalemma	Importkontroll
5. Tonoplast	Stoffutveksling mellom cytoplasma og vakuole
6. Cellekjerne	Styring og arv
7. Nukleolus	Nukleinsyre-lagring
8. Kloroplaster	<u>Fotosyntese</u>
9. Mitokondrier	<u>Respirasjon</u>
10. Endoplasmatisk retikulum	Enzym-stativ
11. Golgi-legemer	Pektinstoff-syntese
12. Mikrotubuler	Cellevegg-dannelse
13. Sfærosomer	Fettsyntese
14. Lysosomer	Lagring av spaltingsenzymer
15. Ribosomer	<u>Proteinsyntese</u>

V.1. Oversikt, fosforylering.

Utgangsmaterialet = respirasjonssubstratet kan være karbohydrater, fett eller proteiner. Hos blomsterplantene er det ofte stivelse, som består av et stort antall glukosemolekyler, koplet sammen i kjeder.

Karbohydratene generelt lite reaktive, men stivelsen kan nokså lett brytes ned av flere samvirkende enzymer til glukose. For å få respirasjonsprosessen i gang, er en fosforylering nødvendig. Syntese av sukkerfosfater, som er mer reaksjonslystne (det vil si mer energirike) enn de rene sukkerartene. Dette er endergoniske synteser som krever tilførsel av energi.

Cellenes fosforyleringsverktøy er adenosinfosfat-systemet, som består av de tre organiske fosfatene:

adenosin-monofosfat (AMP),
adenosin-difosfat (ADP), og
adenosin-trifosfat (ATP).

Fosforylering av glukose fører til dannelsen av et glukosefosfat. Også fra andre respirasjonssubstrater enn stivelse går vegen via glukosefosfat.

To alternative hovedløyper: EMP-ruten og pentosefosfat-ruten. EMP-ruten oftest den dominerende. Oppkalt etter Embden, Meyerhof og Parnas som bidro mye til å kartlegge den.

To hovedetapper i EMP-ruten, med pyrodruesyre som mellomstasjon. ($\text{CH}_3\text{CO}\text{COOH}$ = ketosyre, $-\text{CO}-$ ketogruppe, $-\text{COOH}$ karboksylgruppe.)

Første etappe fra stivelse eller et annet respirasjonssubstrat til pyrodruesyre kalles glykolysen.

V.2 Glykolysen.

Med stivelse som utgangsmateriale 11 reaksjonstrinn (forenkling) :

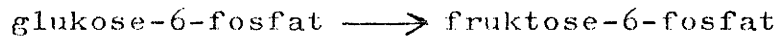
1) Enzymatisk nedbrytning av stivelse.

stivelse \longrightarrow glukose

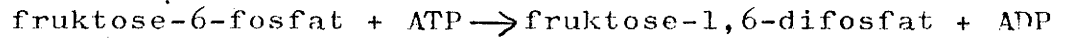
2) Fosforylering av glukose.

glukose + ATP \longrightarrow glukose-6-fosfat + ADP

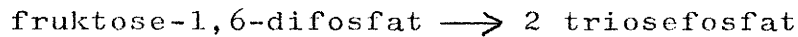
(Under nedbrytning av stivelse kan det også dannes glukose-1-fosfat, men det omdannes lett til glukose-6-fosfat.)

3) Over til fruktosestruktur.

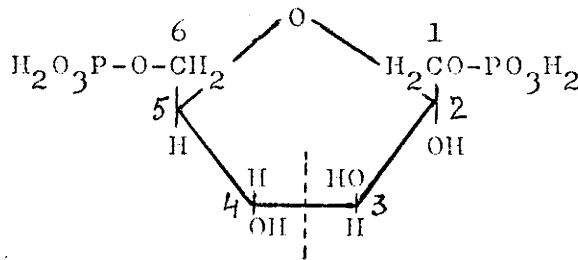
Mindre stabil struktur enn glukosefosfatene.

4) Ny pågang fra ATP.

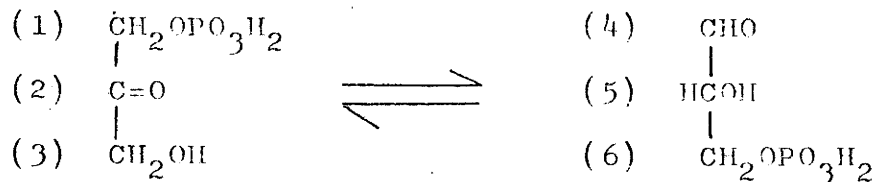
Gunstig posisjon for hovedslaget :

5) Fra heksose til triose.

To strukturisomere triosefosfater.



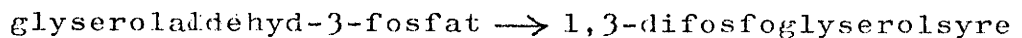
fruktose-1,6-difosfat

6) Reversibel likevekt mellom triosefosfatene.

dihydroksey-acetonfosfat

glyserol-aldehydfosfat

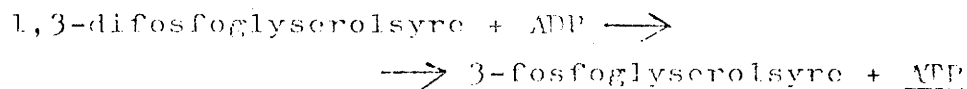
Bare glyserolaldehyd-fosfatet går videre. Dihydroksey-acetonfosfatet blindtarm.

7) Fra sukker til syre.

Opptak av uorganisk fosfat underveis (3-trinns-reaksjon).

NB! Eneste oksydasjonstrinn under glykolysen !

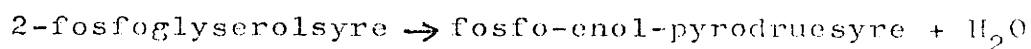
Oksydasjonen skjer ved dehydrogenering, dvs. ved at det fra hvert molekyl glyserolaldehydfosfat plukkes ut ett ^{parr}elektron/og ett ^{parr}protoner (= et ^{parr}hydrogenatom^{er}).

8) Avspalting av en fosfatgruppe.

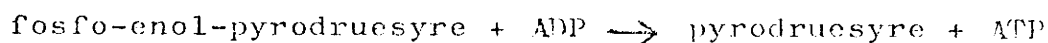
NB! Her får cellene tilbake noe av det adenosin-trifosfatet som er satt inn tidligere.

9) Intramolekylær omleiring.

3-fosfoglyserolsyre \rightarrow 2-fosfoglyserolsyre
Nødvendig forberedelse for neste reaksjonstrinn.

10) Avspalting av vann.

Pyrodruesyren, $\text{CH}_3\text{CO}\cdot\text{COOH}$, har en strukturisomer forbindelse som heter enol-pyrodruesyre. Den har en dobbeltbinding: $\text{CH}_2=\text{C}(\text{OH})\cdot\text{COOH}$. I fosfo-enol-pyrodruesyre er den hydroksylgruppen som sitter i midten av molekylet (i 2-stilling) forestret med fosforsyre.

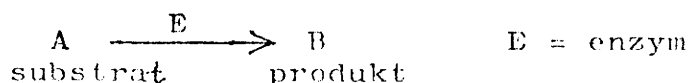
11) Avspalting av den siste fosfatgruppen.

Merk: ATP-regnskapet for glykolysen gir overskudd.
(Men bare et lite overskudd. Husk at reaksjon 1-5 foregår på C_6 -trinnet og reaksjon 6-11 på C_3 -trinnet.)

V.3 ENZYMER .

V.3.1 Definisjoner.

Praktisk talt alle enkeltreaksjoner i stoffskiftet er enzymatiske reaksjoner. Utgangsmaterialet for en biokjemisk reaksjon kalles reaksjonssubstratet eller bare substratet.



Enzymer = katalyttisk aktive proteiner, enkle eller sammensatte.

Enkle proteiner : bare aminosyrer som komponenter.

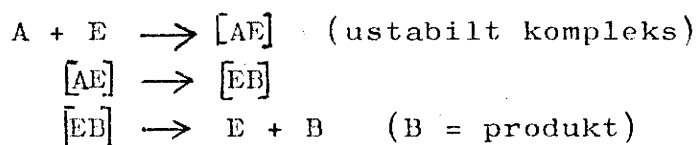
Sammensatte proteiner : Påhektet lavmolekylær gruppe = prostetisk gruppe eller virkegruppe.

Virkegruppen bestemmer hva slags reaksjon enzymet kan få i stand, og proteinresten bestemmer hvilket stoff enzymet kan reagere med.

Virkegruppen kan i enkelte enzymer sitte så løst at den lett avspaltes (dissosieres). Slike virkegrupper kalles coenzymer. Samme coenzym kan undertiden operere med flere forskjellige proteinpartnere.

Prostetisk gruppe undertiden metall-atom. Coenzym ofte et vitamin, i_sær av vitamin B-gruppen.

NB! Alle enzymatiske reaksjoner innledes ved at det dannes en ustabil kompleksforbindelse mellom substrat og enzym.



Substratmolekylene bindes på enzymoverflaten i slike posisjoner at en reaksjon kommer i stand, enten syntese ("Kirsten Giftekniv"), eller separasjon, alt etter omstendighetene.

V.3.2 Fri energi og aktiveringsenergi.

Reaksjonstype som eksempel : $A + B \longrightarrow C + D$

F_s = substratets fri energi (substrat = A + B)

F_p = Produktets fri energi (produkt = C + D)

Energitilvekst under reaksjonen, $\Delta F = F_p - F_s$ (1)

$$\frac{[C] \cdot [D]}{[A] \cdot [B]} = K \quad \text{likevektstilstand} \quad (2)$$

Kvantitativ sammenheng mellom endringen i fri energi, ΔF , og reaksjonskonstanten K :

$$\Delta F = -RT \cdot \ln K + RT \cdot \ln \frac{[C] \cdot [D]}{[A] \cdot [B]} \quad (3)$$

$\Delta F = 0$ når systemet er i likevekt.

Hvis en reaksjon skal kunne forløpe spontant, dvs. uten energitilførsel utenfra, er grunnbetingelsen at ΔF er negativ.

Omvendt betyr en positiv verdi av ΔF at reaksjonen ikke kan komme i stand uten energitilførsel utenfra.

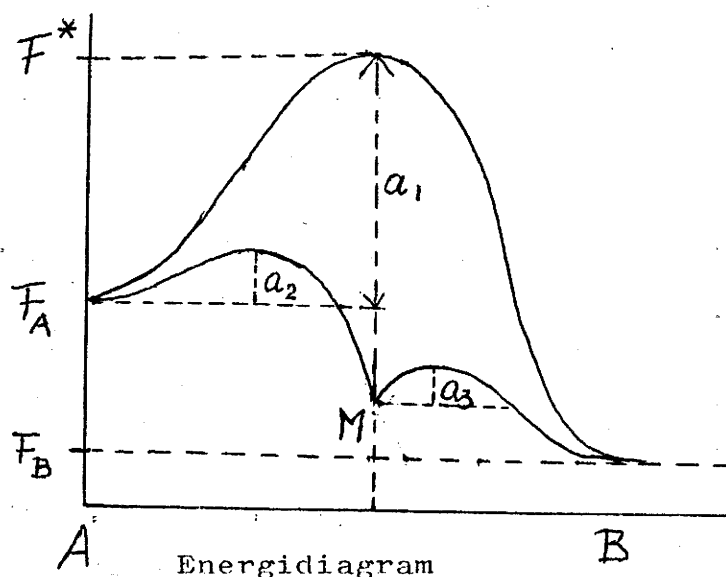
I likning (3) foran er R gasskonstanten = 1,987 kal. pr. grad Celsius pr. mol, og T er den absolutte temperatur = $-273,1^{\circ}\text{C} + t$. Størrelsen F gir et mål for det mekaniske arbeid som reaksjonen teoretisk ville kunne gi. ΔF beror bare på forholdet mellom substratets fri energi og produktets fri energi, og er altså uavhengig av hvilken reaksjonsveg som fører fra substrat til produkt.

V.3.3. Eksergoniske reaksjoner. Energidiagram.

Reaksjoner som fører fra et høyere til et lavere energinivå, har en negativ ΔF og kalles eksergoniske. Bare slike reaksjoner kan "gå av seg selv", dvs. uten energitilførsel utenfra.

Når ΔF er negativ, er reaksjonen termodynamisk mulig. Dette er første grunnvilkår. Det andre grunnvilkåret er at reaksjonen må være kjemisk mulig (kjemisk farbar veg fra substrat til produkt. Tredje grunnvilkår at aktiveringsenergien ikke er så høy at den hindrer reaksjonen fra å komme i gang.

Enzymenes virkning beror på at de senker aktiveringsenergien.



A = substrat, F_A = substratets fri energi, B = produkt, F_B = produktets fri energi. F^* = det energinivået som substratet må heves opp til for å reagere uten enzymtilførsel (oppvarming), a_1 = aktiveringsenergi for vanlig kjemisk reaksjon. M = enzym-substrat-kompleks (mellomprodukt), a_2 = aktiveringsenergi for dannelse, og a_3 for spalting av komplekset, $a_2 + a_3$ = samlet aktiveringsenergi for enzymatisk reaksjon.

V.3.4 Temperatur-inaktivering.

Vi vet at de fleste biologiske reaksjoner går i stå når temperaturen stiger en del over 40°C. Enzymene er proteiner, og proteiner koagulerer ved høy temperatur (ca. 80°), men hvorfor streiker de alt ved 40-45° ?

Dette er et strukturproblem som henger sammen med proteinmolekylenes stereometriske fasong. Proteinstrukturen har tre "dimensjoner" eller komplikasjonsnivåer: primær, sekundær og tertiær struktur.

Den primære struktur er bestemt av antall og rekkefølge av de forskjellige aminosyrer som er kjedet sammen, og tilkopling av eventuell prostetisk gruppe (eller coenzym). Disse lange molekylkjedene er kveilet opp i en alfa-helix-spiral : sekundær struktur, og disse spiralene er igjen tullet sammen til et tilnærmet rundaktig nøste på lovmessig måte: tertiær struktur.

Når temperaturen øker, løsner vindingene i nøstet som ruller seg opp etter hvert. Dermed forsvinner enzymaktiviteten.

V.3.5 Hemming av enzymreaksjoner.

Forskjellige enzymgifter kan sette enzymene ut av spill.

Eks.: blåsyre (HCN) danner kompleksforbindelser med metallatomer i virkegruppen, arsenater reagerer med -SH grupper, organiske fosfater (insekticider) danner enzym-fosfat-estere.

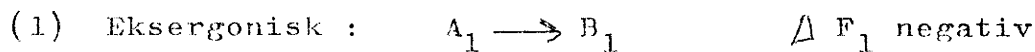
En spesiell type er konkurrerende hemning: stoff som likner på enzymets "riktige" substrat koples til enzymet og blokkerer de reaktive gruppene. Eks.: malonsyre blokkerer ravsyre-dehydrogenase, fordi enzymet "tar feil av" ravsyre og malonsyre.

V.3.6 Endergoniske reaksjoner.

Dissimilasjonsprosesser = spaltninger, nedbrytninger og oksydasjoner med negativ ΔF (eksergoniske reaksjoner). Samlet energitap pr. mol glukose ved fullstendig oksydasjon til CO_2 og H_2O under fysiologiske betingelser ca. 700 000 kal. Dette er ikke netto tap. Noe av energien nyttes til kjemisk arbeid: endergoniske reaksjoner, dvs. reaksjoner som fører fra et lavere til et høyere energinivå (ΔF positiv).

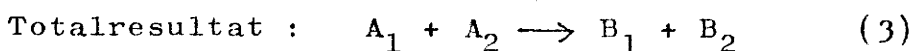
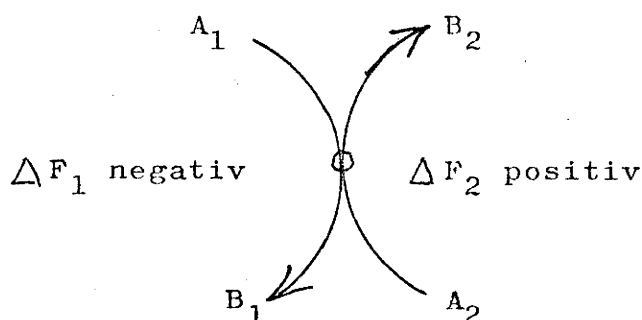
V.3.7 Reaksjonskopling.

Reaksjonskopling foreligger når den energien som "frigjøres" i en eksergonisk reaksjon, nyttes til gjennomføring av en annen, endergonisk reaksjon.



Hvis her tallverdien av ΔF_2 er mindre enn tallverdien av ΔF_1 kan reaksjon (1) teoretisk drive reaksjon (2).

Skjematisk :



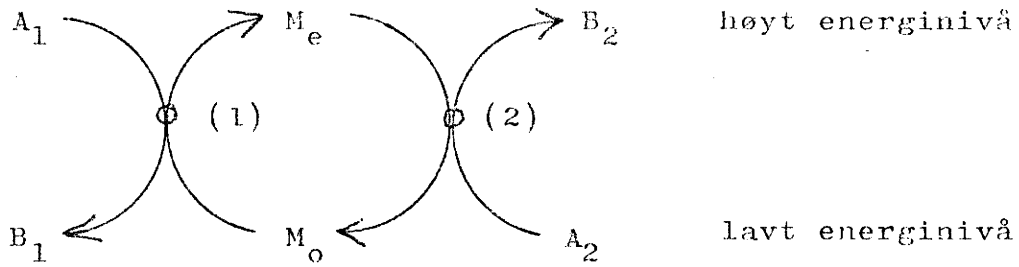
Energiutbytte : $\sum \Delta F = \Delta F_1 + \Delta F_2$

Når ΔF_1 er negativ og større i tallverdi enn ΔF_2 , blir summen: $\sum \Delta F$ negativ, dvs. reaksjon (3) er termodynamisk mulig.

V.3.8 Reaksjonskopling med mellommann.

Hovedregel: Energi kan bare overføres fra en reaksjon til en annen gjennom et stoff som er felles for begge reaksjoner.

Hvis dissimilasjonen $A_1 \rightarrow B_1$ skal kunne drive syntesen $A_2 \rightarrow B_2$, så må det dannes en eller annen slags kompleksforbindelse mellom A_1 og A_2 (sml. skjemaet ovenfor). Dette gir en sterk begrensning av reaksjonsmulighetene. Naturens løsning på problemet : "energi-mellomhandlere" (M). Stoff med stor reaksjonsevne som avvekslende kan oppta og avgi energi (M_o = energifattig utgangstilstand, M_e = ustabil, energirik mellomtilstand). Se reaksjonsskjema neste side.



A_1 behøver ikke å kunne reagere direkte med A_2 , når bare "mellommannen" M kan reagere med begge. Når begge delreaksjoner er gjennomført, er M tilbake i utgangstilstanden, klar til ny innsats. Hverken reaksjon (1) eller (2) kan gå med 100 % energi-utbytte. B_2 kan derfor aldri komme helt opp på samme energinivå som A_1 .

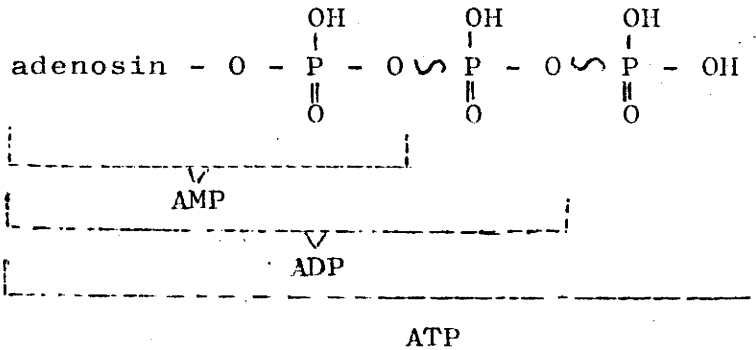
Adenosinfosfatsystemet hovedrolle som mellommann i biosfæren.

5.3.9 Adenosinfosfat-systemet.

Viktigste egenskap: store energi-endringer ved opptak og avspalting av fosfatgrupper. Hydrolyse (= protolyse) av adenosintrifosfat til adenosindifosfat + uorganisk fosfat gir en ΔF på ca. - 7000 kal/mol, mens hydrolyse av en vanlig fosfatester-binding bare gir ca. - 3000 kal/mol.

I adenosintrifosfat er de tre fosfatgruppene koplet i serie. Avspalting av den ytterste gir $\Delta F =$ ca. - 7000 kal. Avspalting av den nest ytterste (fra ADP til AMP) gir samme energi-endring. Men avspalting av den siste (fra AMP) bare gir $\Delta F =$ - 3000 kal/mol. De to første kalles derfor "energirike bindinger" (\sim).

Formler :



ADENOSINFOSFAT-SYSTEMET

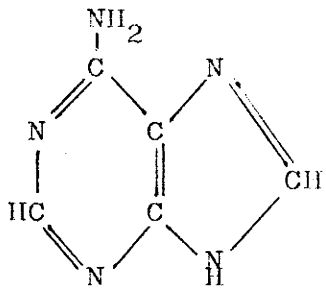


Adenosinfosfatene h rer til nukleotidene. Det er kompleksforbindelser som er dannet ved sammenkopling av nitrogenbaser, sukkerarter, og fosfatgrupper. N r fosfatgruppene spaltes av, blir det tilbake et nukleosid.

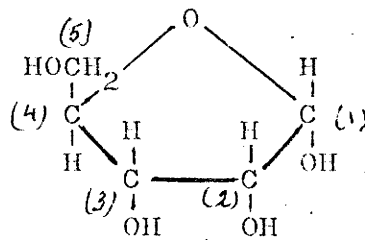
Adenin = nitrogenbase

Adenin + ribose = adenosin (nukleosid)

Adenosin + fosfatgruppe(r) = adenosinfosfater (nukleotider)

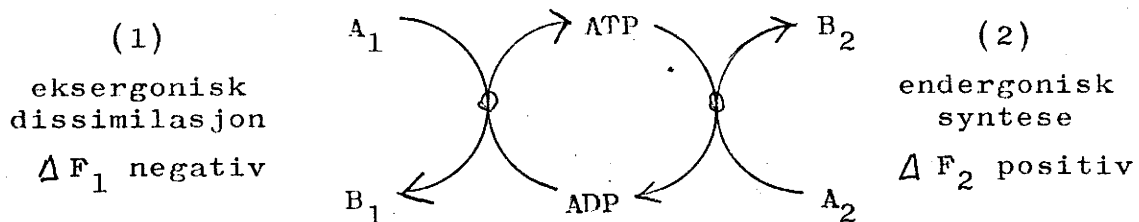


adenin



D-ribose

Skjemaet for en energioverf ring med adenosinfosfat-systemet som "energi-mellomhandler" kan vi skrive slik :



Den samme mengde ADP som g r inn i reaksjon (1), kommer ut igjen av reaksjon (2). Det trenges alts a en meget liten mengde for   holde reaksjonen i gang. Adenosinfosfatene fungerer som energibriketter, som lades opp av eksergoniske reaksjoner, og brukes enten straks eller senere til   drive endergoniske reaksjoner. Under respirasjonen skjer oksydasjonen trinnvis gjennom en lang rekke mellomprodukter, p  en slik m te at energien kan porsjoneres ut i form av ATP.

Hele vit sen ved det kompliserte reaksjonsforl pet under respirasjonen er produksjon av ATP.

5.3.10 Enzym-systematikk og nomenklatur.

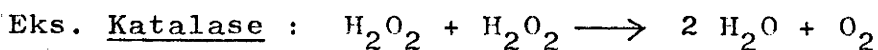
Etter internasjonal konvensjon har alle enzymer et nummer og et vitenskapelig navn. En del velkjente enzymer har dessuten et populærnavn som tillates brukt for lettvinthets skyld.

Enzymnummeret består av fire tall atskilt med punktum.

Det første tallet angir hovedklassen :

- Klasse 1 - Oksydoreduktaser.
- 2 - Transferaser.
- 3 - Hydrolaser.
- 4 - Lyaser.
- 5 - Isomeraser.
- 6 - Ligaser.

Det andre tallet angir underklasse (inndelt etter hvilke stoff og/eller bindinger som deltar i reaksjonen). Tredje tall angir gruppe innenfor underklassen og fjerde tall enzymets individuelle nummer innenfor gruppen.

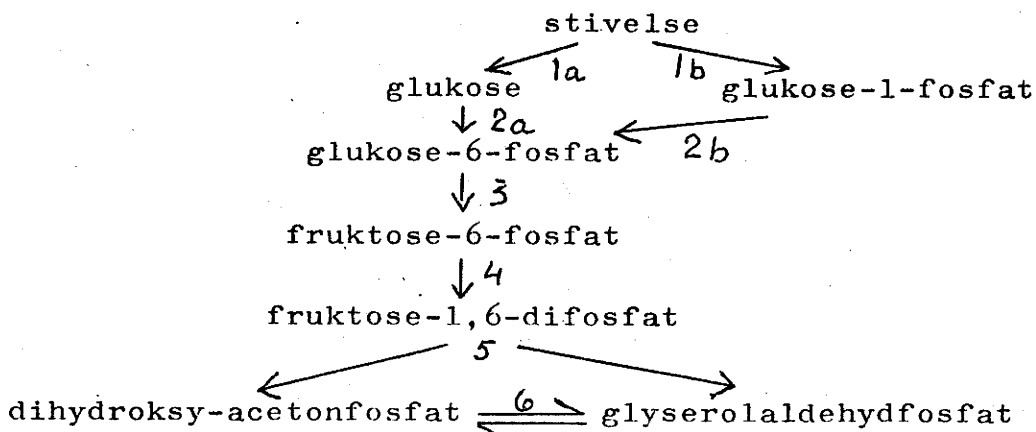


Nr. 1.11.1.6 - Hydrogenperoksyd-hydrogenperoksyd-oksydoreduktase.

5.3.11 Glykolyse-enzymene.

Oversikt over reaksjonsforløpet, fram til C_3 -trinnet.

REAKSJON 1 - 6



Første reaksjon er en nedbrytning av stivelse. Den kan gå to veier, enten til glukose (1a) eller til glukose-1-fosfat (1b) etter hvilke enzymer som virker inn på molekylet. Nedbrytningen til glukose blir besørget av flere forskjellige hydrolaser: α -amylase, β -amylase, o.fl. Dette er enzymer som bevirker hydrolyse av de bindingene som holder glukose-enhetene sammen. Vann går altså inn i reaksjonen, 1 molekyl H_2O for hver binding som brytes: enzymklasse 3.

Reaksjon (1 b) er en fosforylering: overføring av fosfatgrupper fra uorganisk fosfat til de glukose-fragmentene som stivelsesmolekylet er bygd opp av. Gruppe-flyttende enzymer = transferaser, klasse 2. De som flytter på fosfatgrupper: fosforylaser. I reaksjon 1 b: nr. 2.4.1.1 = α -glukan-fosforylase (som vi kan kalle stivelse-fosforylase).

Reaksjon 2 a er også en fosforylering, men her kommer fosfatgruppen fra ATP. Transferaser som overfører fosfatgrupper fra ATP kalles generelt kinaser. Her: nr. 2.7.1.1, heksokinase.

I reaksjon 2 b er det igjen en fosfatgruppe som blir flyttet, men nå ser det ut til å være en intern forflytning innenfor glukosefosfatmolekylet. I virkeligheten 2-trinns-reaksjon, hvor fosfatgruppen "hopper" fra et molekyl til et annet. Altså en transferase, nr. 2.7.5.1 = fosfo-gluko-mutase.

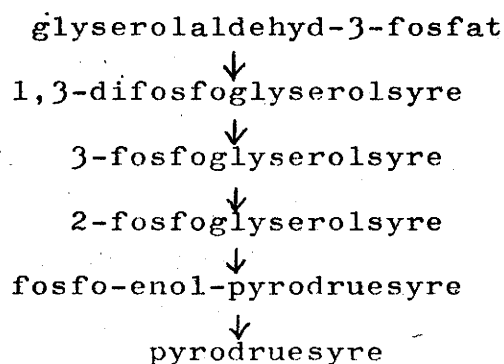
Reaksjon 3 : glukosefosfat-isomerase (nr. 5.3.1.9)

Reaksjon 4 : fosfo-frukto-kinase (nr. 2.7.1.11)

Reaksjon 5 : fruktosedifosfat-aldolase (nr. 4.1.2.13)

Reaksjon 6 : triosefosfat-isomerase (nr. 5.3.1.1)

REAKSJON 7 - 11



I reaksjon nr. 7 foregår den viktige oksydasjonen av aldehyd til syre, under medvirkning av en oksydoreduktase (kl. 1).
Spesiell type oksydasjon: - 2H = dehydrogenering, medvirkende enzymer dehydrogenaser.

Reaksjon 7 : triosefosfat-dehydrogenase (nr. 1.2.1.12)

Reaksjon 8 : fosfoglyserat-kinase (nr. 2.7.2.3)

Reaksjon 9 : fosfo-glysero-mutase (nr. 2.7.5.3)

Reaksjon 10 : fosfo-pyruvat-hydratase (nr. 4.2.1.11)

Reaksjon 11 : pyruvat-kinase (nr. 2.7.1.40)

5.3.12 Lokalisering av glykolyse-enzymene i cytoplasmaet.

Fraksjonering av celleinnholdet ved hjelp av vanlige sentrifuger og ultra-sentrifuger (opp til 50-60.000 omdreininger pr. min., sentrifugalkraft opp til $\frac{1}{2}$ million x tyngdekraften).

Sikkert bevist at glykolyse-enzymene er lokalisert i cytoplasmaet, sannsynligvis lovmessig montert i det endoplasmatiske retikulum.

ER konstruert av proteiner og lipider (fettstoffer). Lipidene er ypperlige membrandannere (eks. såpebobler).

5.4 KREBS-CYKLEN

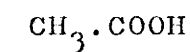
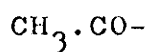
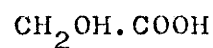
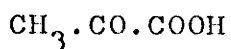
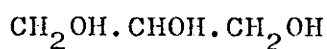
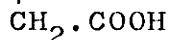
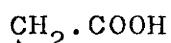
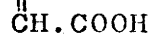
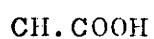
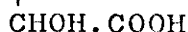
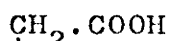
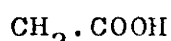
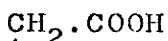
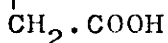
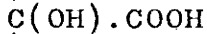
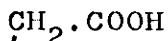
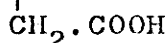
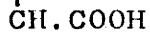
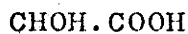
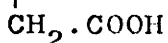
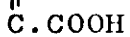
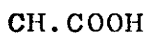
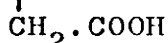
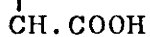
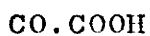
5.4.1 Oversikt.

Annen hovedetappe på EMP-ruten: fra pyrodruesyre til vann og karbondioksyd. Mange reaksjonsveier fører fra pyrodruesyre i forskjellige retninger. Krebs-cykelen oppkalt etter tysk biokjemiker H.A.KREBS. Forsøksmateriale: brystmuskler av due. Forløper: ungarsk nobelpristaker SZENT-GYÖRGY (fra 1935).

Den fullstendige oksydasjon av pyrodruesyre følger stort sett samme mønster hos planter, dyr og mennesker.

Andre navn på Krebs-cykelen : trikarboksylysyre-cykelen og sitronsyre-cykelen.

Sikter til at sitronsyre er et viktig mellomprodukt under reaksjons-serien, og sitronsyre er en trikarboksylysyre, dvs. en organisk syre med tre karboksylylgrupper (-COOH).

V.4.2 Noen organiske syrer.Syrer med to C-atomereddiksyreacetylgruppenglykolsyreoksalsyreglyoksylsyreSyrer med tre C-atomerpyrodruesyreglyserolsyreSyrer med fire C-atomerravsyrefumarsyreeplesyreoksal-eddiksyreSyre med fem C-atomer α -keto-glutarsyreSyrer med seks C-atomersitronsyreiso-sitronsyrecis-aconitinsyreoksal-ravsyre

V.4.3 Oksydasjoner og dehydrogenaser.

Tre typer av reaksjoner under Krebscykelen :

- a) Dekarboksyleringer
- b) Oksydasjoner
- c) Opptak eller avspalting av H₂O

To typer av dekarboksyleringer, enkle og oksydative.

Enkel dekarboksylering : $R.CO_2H \rightarrow RH + CO_2$

Oksydasjonene formidles av dehydrogenaser (E).

Eks.: $\text{ravsyre} + E \rightarrow \text{fumarsyre} + E.H_2$ (E=ravsyre-dehydrogenase)

Oksydativ dekarboksylering: samtidig oksydasjon og dekarboksylering.

Kompleks reaksjon med flere trinn og enzymsystemer.

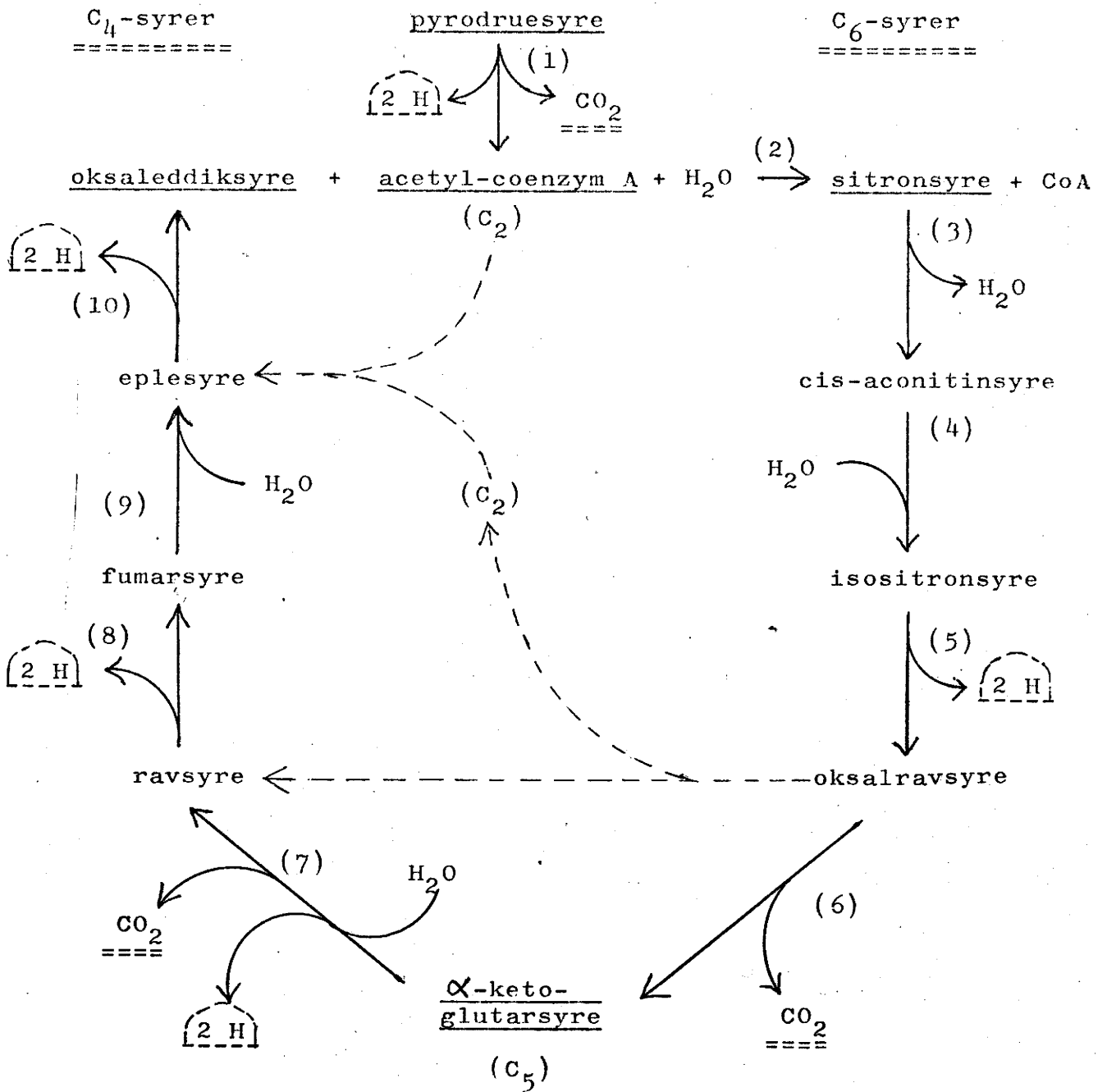
Eks.: $CH_3.CO.CO_2H + E + CoA \rightarrow CH_3.CO-CoA + E.H_2$
pyrodruesyre acetyl-coenzym A

CoA = coenzym A, svovelholdig forbindelse som deltar i mange viktige reaksjoner.

Det samme gjelder liponsyre, en svovelholdig organisk syre som medvirker under den oksydative dekarboksyleringen.

Videre: $\text{acetyl-CoA} + \text{oksaeddiksyre} + H_2O \rightarrow \text{sitronsyre} + CoA$

V.4.4 Skjema over Krebs-cykelen. (Summarisk).



Stiplet: glyoksylysyre-shunten

Merk fem dehydrogenase-reaksjoner: 1, 5, 7, 8 og 10.

Resultat: 5 mol E.H₂ for hvert mol pyrodruesyre oksydert =
 10 mol E.H₂ - - - glukose -

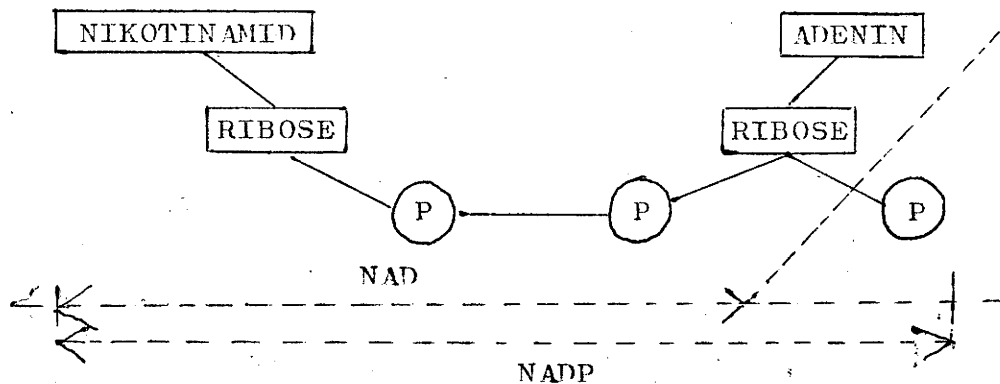
I tillegg 2 mol E.H₂ under glykolyisen, altså sum 12 mol E.H₂ for hvert mol glukose fullstendig oksydert til CO₂ og vann.

V.4.5 Dehydrogenaser.

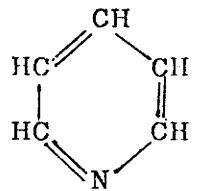
Stort antall dehydrogenaser kjent, spesifikke for en lang rekke biologiske oksydasjoner. Mange av dem opererer med samme prostetiske gruppe, NAD = nikotinamid-adenin-dinukleotid. NAD kan lett dissosieres fra sin proteinpartner og hører derfor hjemme blant coenzymene.

dehydrogenase = coenzym + proteinpartner

Viktigste coenzym er NAD (mer enn 70 ulike proteinpartnere), og den nære slektning NADP, som har en ekstra fosfatgruppe.



Nikotinsyre og nikotinamid hører til vitaminene. Begge er derivater av pyrimidin:



pyrimidin

Andre prostetiske grupper i dehydrogenaser :

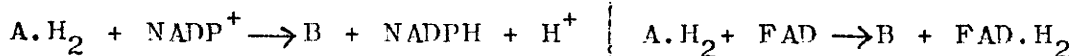
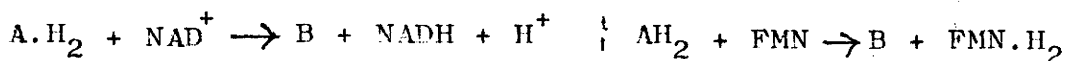
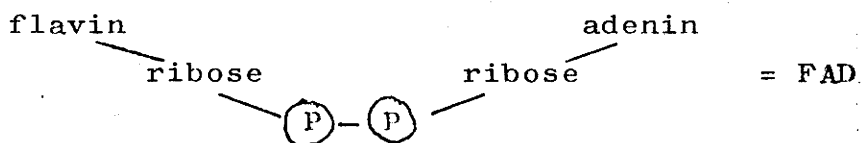
FMN = flavin-mononukleotid

FAD = flavin-adenin-dinukleotid

Oksydert form gul farget, redusert form fargeløs.

flavin-ribose = riboflavin = vitamin B₂

flavin-ribose-fosfat = FMN



NAD og NADP er coenzym, FMN og FAD fastsittende grupper.

En oksydasjon er definisjonsmessig avgivelse av elektroner fra et stoff som blir oksydert til et annet stoff som blir redusert (= oksydoreduksjon = redoksprosess).

I noen tilfelle avgis samtidig elektroner og protoner. De kan holde sammen som hydrogenatomer, eller de kan skille lag, f.eks. slik at elektronene hopper over på det stoffet som blir redusert, mens protonene slipper fri i miljøet som hydrogenioner (= hydroksoniumioner).

V.5 Redokskjeder.

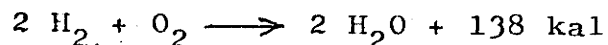
V.5.1 Feedback-prinsippet.

Generelt forstår vi med "feedback" det forhold at et stoff som dannes på et av de senere trinn i en prosess, virker inn på forløpet av et tidligere reaksjonstrinn. Positiv feedback (autokatalyse) når det tidligere trinnet stimuleres, negativ når det hemmes.

Øks.: Dehydrogenasenes rolle under respirasjonen. Blir først redusert og settes dermed ut av spill som oksydasjonsenzym, men blir på et senere trinn oksydert igjen til ny omgang.

V.5.2 Snik-oksydasjon og redokskjeder.

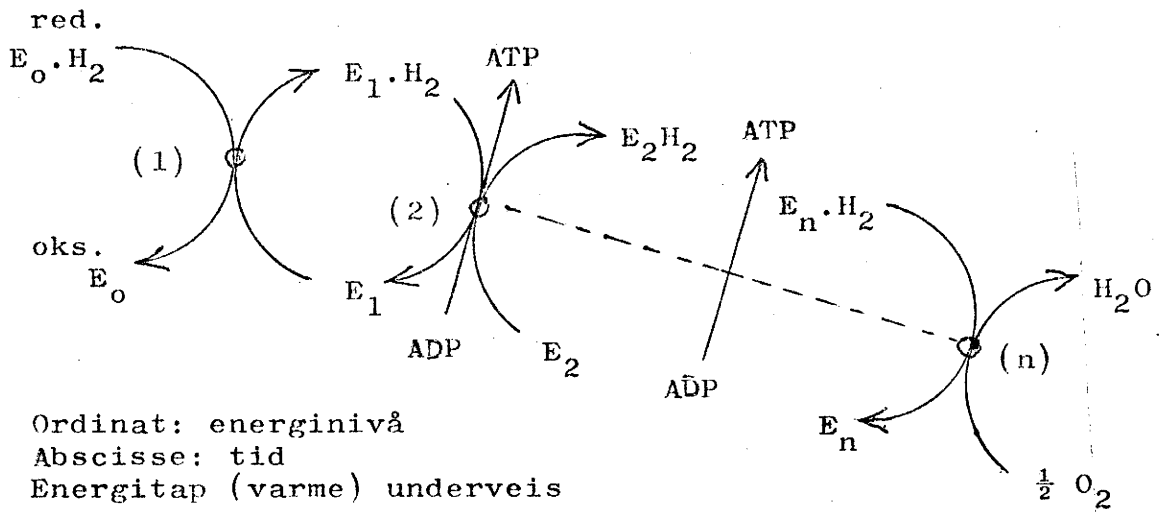
Det primære produkt av glykolyse + Krebscyklus er 12 E.H₂ pr. oksydert glukose-enhet. Direkte forbrenning av H₂-gass utvikler store varmemengder (knallgass = H₂ + O₂ i forhold 2:1).



Fullstendig hydrolyse av ADP gir ca. 10.000 kal/mol, og av ATP ca 17.000 kal/mol, differens ca. 7.000 kal/mol.

Optimalt utbytte av ATP ved reaksjonskopling under oksydasjonen av H₂ når den foregår trinnvis (snik-oksydasjon), med passende tilmålte energisprang, slik at det kan syntetiseres mer enn ett mol ATP pr. mol oksydert E.H₂.

Den biologiske oksydasjon av E.H₂ skjer gjennom redokskjeder = elektrontransportkjeder = hydrogentransportkjeder = ATP-syntese-kjeder.



Skjematisk fremstilling av redokskjede

Eksempel på feedback: Under syntesen av ATP blir ADP brukt opp etter hvert. Forbruk av ATP i energikrevende prosesser regenererer ADP og stimulerer derved oksydasjonshastigheten. Hvis energiforbruket øker, vil også respirasjonshastigheten øke: selvregulerende system.

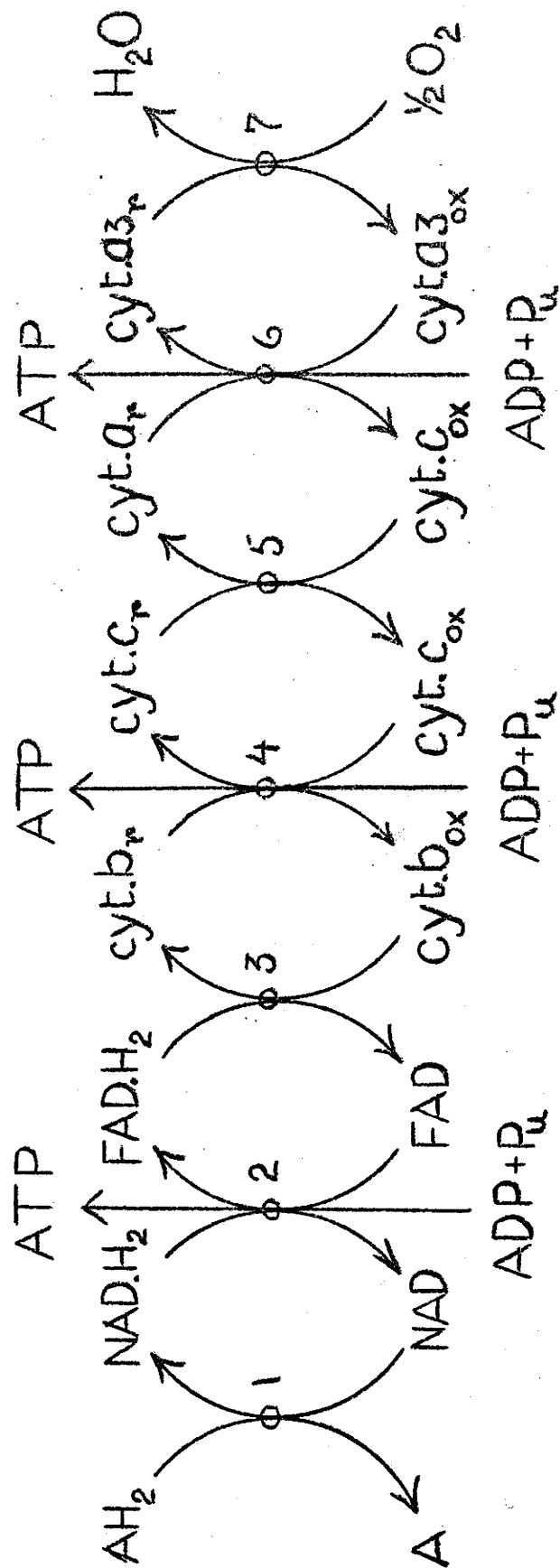
V.5.3 Cytokromene.

Cytokrom = cellefargestoff. Rød farge. Jernporfyrin-derivater kjemisk nær beslektet med hemoglobin og klorofyll (klorofyll har et sentralt Mg-atom i molekylet istedenfor et Fe-atom). Tre hovedtyper etter sterkeste absorpsjonsbånd:

cytokrom a, a_1 , og a_3	ca. 600 nm
cytokrom b, b_1 , b_2 , b_3 , osv.....	- 560 -
cytokrom c, c_1 , c_3 og c_6	- 550 -

Jernporfyringruppen er i levende celler bundet til en protein-partner. En fjerde gruppe, cytokrom d, finnes ikke hos blomsterplanter.

Elektrontransportkjeden best undersøkt med gjær og dyrisk cellemateriale, se skjema s. 28. Merk: 3 mol ATP syntetiseres for hvert mol oksydert dehydrogenase når den opererer med NAD eller NADP, men bare 2 mol ATP blir dannet pr. mol oksydert flavin-dehydrogenase.



Oksydasjon av dehydrogenasene koplet sammen med produksjon av ATP under aërob respirasjon .

Hos blomsterplantene sannsynligvis litt andre varianter av cytokromene, men samme rekkefølge (b-c-a-a₃). Det er kanskje også litt flere ledd i transportkjeden. Merk lokalisering av første ATP-syntese før flavin-enzymet overtar elektronene.

V.6 Energiregnskap.

Vi tar utgangspunkt i glukose som respirasjonssubstrat. Siden 1 mol hekose gir to mol triose, må alle reaksjonslikninger på C₃-trinnet multipliseres med 2 hvis regnskapet skal stemme.

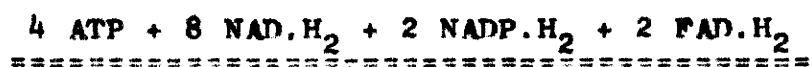
a) <u>Glykolysen</u>	Utbytte av :			
	ATP	NAD.H ₂	NADP.H ₂	FAD.H ₂
glukose → glukose-6-fosfat	- 1			
fruktosefosfat → fr.difosfat	- 1			
2xglyserolaldehyd-fosfat → → 2 fosfo-glyserolsyre		+ 2		
2x1,3-difosfoglyserolsyre → → 2x3-fosfoglyserolsyre	+ 2			
2 enol-pyrodruesyre → → 2 pyrodruesyre	+ 2			

Sum: 2 ATP + 2 NAD.H₂
=====

b) <u>Krebscyklen</u>	Utbytte av :			
	ATP	NAD.H ₂	NADP.H ₂	FAD.H ₂
2 pyrodruesyre → 2 acetyl-CoA		+ 2		
2 isositronsyre → 2 oksal- ravsyre			+ 2	
2 alfa-keto-glutarsyre → → 2 ravsyre	+ 2	+ 2		
2 ravsyre → 2 fumarsyre				+ 2
2 epleesyre → 2 oksal- eddiksyre		+ 2		

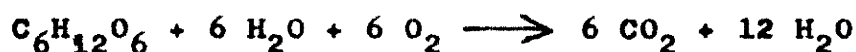
Sum : 2 ATP + 6 NAD.H₂ + 2 NADP.H₂ + 2 FAD.H₂
=====

Ved å regne sammen utbyttet av glykolyse og Krebscyklen finner vi det samlede utbytte pr. mol glukose :



V.6.2 Spalting av vann.

Dette blir til sammen 12 mol redusert hydrogenase, ekvivalent med $12 \text{ H}_2 = 24$ hydrogenatomer. Ikke mer enn 12 H i hvert molekyl glukose ($\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$). Konklusjon: halvparten av de 24 må stamme fra vann. Det foregår en fordekt spalting av vann under respirasjonen (biokjemisk parallellitet med fotosyntesen).
Konsekvens: omformulering av respirasjonslikningen til:



V.6.3 Energiregnskap (2)

Syntetisert direkte under Krebscyklen	4 mol ATP
8 mol NAD.H ₂ gir ved oksydasjon.....	24 - -
2 mol NADP.H ₂ - " -	6 - -
2 mol FAD.H ₂ - " -	4 - -

Sum pr. mol glukose: 38 mol ATP
=====

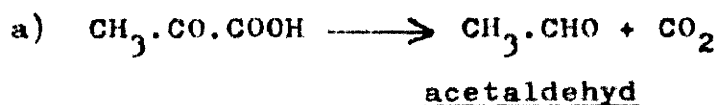
Energidifferensen mellom ATP og ADP er beregnet til ca. 7 000 kal.
Utbyttet = $7.000 \times 38 \text{ kal} = \underline{266.000 \text{ kal.}}$

Tapet av fri energi ved fullstendig oksydasjon av glukose = ca. 700.000 kal pr. mol, dvs. utbyttet = ca. 38 %. Av dette nesten 4/5 fra Krebscyklen og litt over 1/5 fra glykolyse.

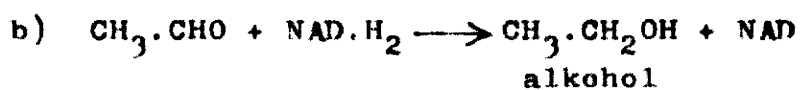
V.7 Alkoholgjæring.

Normal aërob respirasjon gir følgelig meget større energiutbytte enn alkoholgjæringen, som foregår under anaërobe forhold, hvor Krebscyklen ikke fungerer. Glykolyse går derimot videre etter samme skjema.

Reaksjon 7 under glykolyse (oksydasjon av triosefosfat) krever konstant tilførsel av triosefosfat-dehydrogenase i oksydert form. Det vil si at coenzymet NAD.H_2 må bli oksydert igjen til NAD . Dette skjer under reduksjonen av pyrodruesyre til alkohol :



Enzym: pyrodruesyre-dekarboksylase med thiamin-pyrofosfat som prostetisk gruppe (thiamin = vitamin B_1).



Enzym: alkohol-dehydrogenase med NAD som coenzym.

V.8 Mitokondrier.

Dimensjon: fra $\frac{1}{2}$ til $1 \mu\text{m}$ diam., inntil $10 \mu\text{m}$ i lengde.

Semipermeabel yttermembran + uregelmessig foldet innermembran som danner "falske skillevegger" = crístae.

Kjemisk analyse: ca. 70% protein, ca. 25% fosfolipider + små mengder av DNA, RNA, mineralioner og andre stoffer.

Membransystemet består av lipoprotein-partikler, ordnet i regelmessig mønster. Funksjonsfordeling mellom de indre strukturene :

Grunnplasma	Mitokondrier	
	væskefase	crístae
Glykolyse	Krebscyklus	Elektrontransport

Hovedprodukt ATP avgis til omgivelsene. Porer i yttermembranen letter transporten.

V.9 Enzymgift-forsøk.

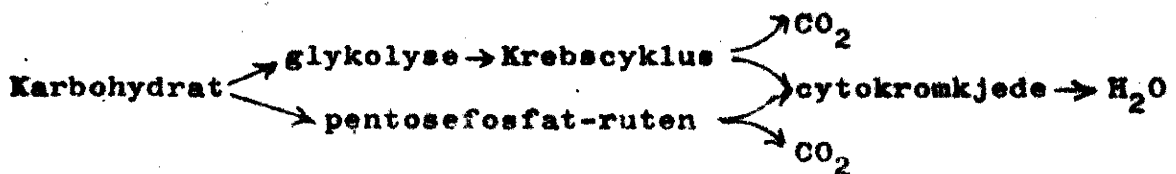
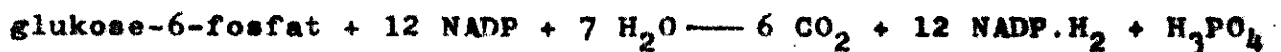
Respirasjonen avhengig av at glykolyse, Krebscyklus og elektrontransport går i takt under vekslende miljøforhold (temperatur, vanninnhold, pH, etc). Regulator: massevirkningsloven + feedback. Spesifikke enzymgifter viktig hjelpemiddel til oppklaring av reaksjons-rekkefølgen (opphoping av mellomprodukter).

V.10 Pentosefosfat-ruten.

Når glykolyzen lammes med enzymgifter, fortsetter respirasjonen med redusert hastighet. Plantecellene har et annet respirasjonssystem i reserve, ved siden av EMP-ruten: pentosefosfat-ruten. Utgangspunkt: glukose-6-fosfat som oksyderes direkte til 6-fosfo-glukonsyre. Lite stabil forbindelse som blir oksydativt dekarboksylert til ribulosefosfat.

Ribulosefosfat og -difosfat wiktig funksjon under fotosyntesen.

To "bakevjer" fører via fruktose-6-fosfat tilbake til utgangspunktet, glukose-6-fosfat (se skjema s. 33). Hele seks runder gjennom cykelen nødvendig for fullstendig oksydasjon av glukose-6-fosfat til CO_2 og E.H_2 (coenzym NADP).

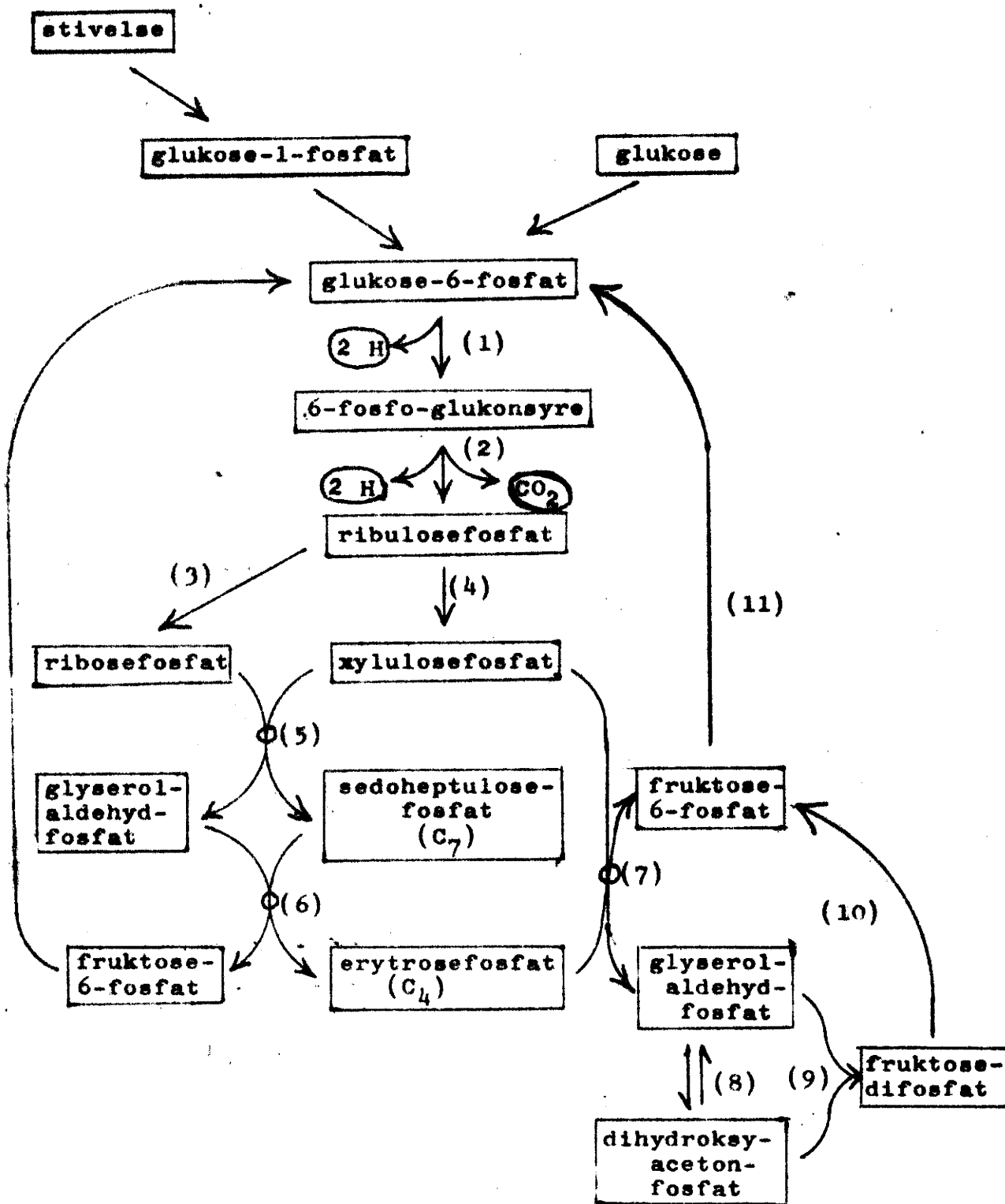


V.11 Cyanid-resistent respirasjon.

Enten respirasjonen følger EMP-ruten eller pentosefosfat-ruten, vil elektronene til slutt gå inn i cytokromkjeden. Cytokromene kan lammes ved hjelp av blåsyre og cyanider som danner kompleksforbindelser med cytokromenes jernatomer. Plantenes respirasjon blir da kraftig hemmet, men ikke helt stoppet. Plantecellene har en reserve-rute som delvis kan erstatte cytokromkjeden. Dårlig kartlagt. Fører antakelig via flavoproteiner, men gir ikke noe ATP-utbytte. Dårlig erstatning for cytokromkjeden.

V.12 Oppsummering.

Hele det innviklede respirasjonssystemet tjener én enkel hovedfunksjon: produksjon av ATP. Men dessuten kan mange av mellomproduktene utnyttes i andre reaksjonssystemer (fotosyntese, proteinsyntese, fettsyntese, m.m.m.).

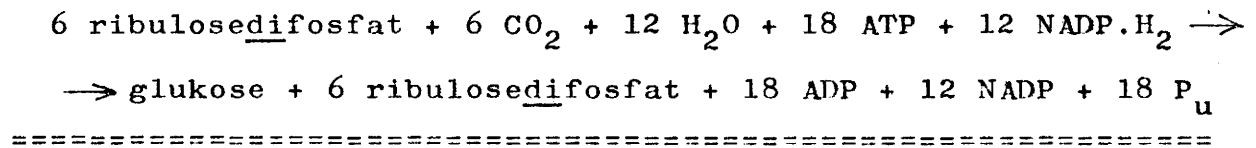


Pentosefosfat-eykelen

VI.5.7 REAKSJONSREGNSKAP FOR CALVIN-CYKELEN.

- 1) 6 ribulosedifosfat + 6 H₂O + 6 CO₂ → 12 fosfoglyserolsyre
- 2) 12 fosfoglyserolsyre + 12 ATP → 12 difosfoglyserolsyre + 12 ADP
- 3) 12 difosfoglyserolsyre + 12 NADP.H₂ →
→ 12 glyserolaldehydfosfat + 12 NADP + 12 P_u
- 4) 5 glyserolaldehydfosfat → 5 dihydroksy-acetonfosfat
- 5) 3 glyserolaldehydfosfat + 3 dihydroksy-acetonfosfat →
→ 3 fruktosedifosfat
- 6) 3 fruktosedifosfat + 3 H₂O → 3 fruktosefosfat + 3 P_u
- 7) 1 fruktosefosfat → 1 glukosefosfat
- 7b) 1 glukosefosfat + H₂O → glukose + P_u
- 10) 2 glyserolaldehydfosfat + 2 fruktosefosfat →
→ 2 xylulosefosfat + 2 erytrosefosfat
(C₅) (C₄)
- 11) Se etter 14)
- 12) 2 dihydroksyacetonfosfat + 2 erytrosefosfat →
→ 2 sedoheptulosedifosfat
(C₇)
- 13) 2 sedoheptulosedifosfat + 2 H₂O → 2 sedoheptulosefosfat + 2 P_u
- 14) 2 glyserolaldehydfosfat + 2 sedoheptulosefosfat →
→ 2 xylulosefosfat + 2 ribosefosfat
- 11) 4 xylulosefosfat → 4 ribulosefosfat
- 15) 2 ribosefosfat → 2 ribulosefosfat
- 16) 6 ribulosefosfat + 6 ATP → 6 ribulosedifosfat + 6 ADP

Sum brutto :



Merk : Det kreves en halv gang til så mye ATP som NADP.H₂.

Vi får like mye ribulosedifosfat igjen som vi setter inn: reaksjonscykelen er selvforsynt med substrat når den først er kommet i gang.

I et mol er det N molekyler, hvor N er Avogadros tall, = $6,0225 \cdot 10^{23}$. Til eksitering av et mol kreves absorpsjon av N fotoner. Denne lysmengden kalles 1 Einstein.

lysfarge	bølgelengde (nm)	energi pr. einstein (kal)
infrarødt	1000	28 580
mørkerødt	700	40 830
orange	620	46 100
gult	580	49 280
grønt	530	53 930
blått	470	60 820
fiolett	420	68 060
ultrafiolett	300	95 280

Den energitilstanden som klorofyllmolekylet lettest kan bringes opp til ved eksitering, ligger ca. 41 000 kal/mol høyere enn grunntilstanden. Derav følger at grensen for synlig lys i den røde enden av spekteret, ca. 700 nm, faller nokså nær sammen med yttergrensen for klorofyllets absorpsjons-spektrum.

I fiolett strekker det synlige lyset seg utover til ca. 400 nm. Et foton av blått lys (400 nm) inneholder 1.75 ganger så mye energi som et foton av rødt lys (700 nm). "Blå fotoner" kan bringe klorofyllmolekyler opp til et øvre energinivå som ligger ca. 65 000 kal/mol over grunntilstanden, men det er liten hjelp i. Denne energitilstanden er nemlig så ustabil (levetid 10^{-11} sek) at molekylene ramler ned igjen til nivået 41 000 kal/mol over grunntilstanden før de kan rekke å gå inn i noen kjemisk reaksjon.

La E være den energien som bindes kjemisk pr. mol ved eksitering med lys av ulik bølgelengde. Da er utbyttet (energiutbyttet) :

$$U_1 = \frac{E}{N \cdot h/\lambda_1} = \frac{E}{N \cdot h} \cdot \lambda_1 \text{ og } U_2 = \frac{E}{N \cdot h} \lambda_2$$

$$U_1 : U_2 = \lambda_1 : \lambda_2$$

Energiutbyttet ved en fotokjemisk prosess er proporsjonalt med bølgelengden av det absorberte lys : Einsteins fotokjemiske ekvivalenslov.

De eksiterte molekylene kan miste eksiteringsenergien igjen på forskjellig måte : a) som varme, b) som fluorescenslys og c) ved kjemisk reaksjon. Fluorescenslyset har alltid noe større bølgelengde enn det absorberte lyset. Celler som driver aktiv fotosyntese, fluorescerer ikke. Fluorescensen kan derfor gi opplysninger om hvordan kjemiske og fysiske faktorer virker inn på fotosyntesen.

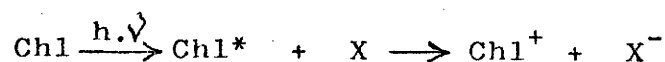
Energiberegninger tyder på at eksitering av et enkelt klorofyllmolekyl ikke gir tilstrekkelig energi til å greie de energisprangene som må til for å få produsert nok ATP og NADP.H₂ til reduksjonen av fosfoglyserolsyre. Etter mye klabb og babb har man funnet ut at to eksiteringsreaksjoner må virke sammen i samme reaksjonssystem.

VI.6.3 Hill-reaksjonen.

ROBERT HILL (1937) arbeidet med suspensjon av isolerte kloroplaste. Han fikk dem ikke til å redusere CO₂ til karbohydrat, men i godt lys ble ferri-oksalat redusert til ferro-oksalat. Denne reaksjonen viser mange likhetspunkter med fotosyntesen og har vært et godt hjelpemiddel i fotosyntesestudiet.

Under Hill-reaksjonen utvikles det oksygen uten at det samtidig blir redusert CO₂ : oksygenutviklingen prinsipielt uavhengig av karbonløypa. Nærmere presisering av hva som skjer mulig.

Eksiteringen bevirker en intern ladnings-separasjon i klorofyllmolekylet (et elektron skifter plass). Det perifere elektronet kan lett hoppe over på en elektron-akseptor X :

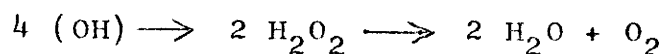


Ladnings-separasjonen fører til en redoks-reaksjon.

Elektron-akseptoren X kan nå gå inn i en eller annen elektron-transportkjede av liknende type som den cytokromkjeden elektronene passerer gjennom under respirasjonen.

I klorofyllmolekylet er det oppstått et "hull" etter det unnslupne elektronet. Det kan fylles av et elektron som hopper over fra en elektron-donator i nabolaget.

Dette kan føre til enny elektrontransportkjede som til slutt ender med at et hydroksyl-ion mister sitt elektron. Derved dannes ustabile hydroksyl-radikaler :

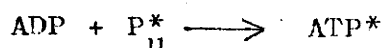


Nettoresultat: treverdige jern redusert til toverdige, og O_2 utviklet. Alle andre aktører er tilbake i utgangstilstanden, klar til en ny omgang.

Ved tilsetning av diverse enzymer, metallioner, fosfater, osv., har en nå oppnådd å få isolerte kloroplaster til å redusere CO_2 på samme måte som de gjør i levende celler. Blant de nødvendige stoffene var adenosindifosfat og uorganisk fosfat.

VI.6.4 Fotosyntetisk fosforylering.

I 1952 beviste DAVID ARNON ved forsøk med Chlorella at det foregår en syntese av ATP parallelt med reduksjonen av CO_2 . Ildfluer ble brukt til påvisning av ATP (kjemoluminescens). Senere bekreftet ved forsøk med det radioaktive ^{32}P (P^*) :



Syntesen starter med en gang lyset blir slått på og øker raskt opp til et maksimum. Når lyset blir slått av igjen, faller ATP-konsentrasjonen momentant meget sterkt: bevis for at det forbrukes ATP et eller annet sted i karbonløypa.

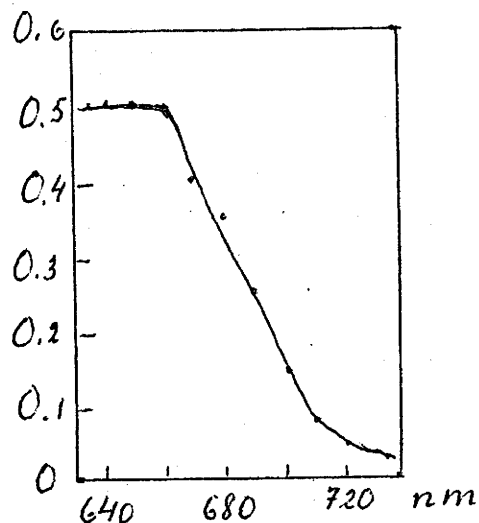
VI.6.5 Emerson-effekten.

Hos blomsterplantene er det to hovedtyper av klorofyll: a og b. Absorpsjonsspekteret for klorofyll a strekker seg lenger utover enn absorpsjonsspekteret for kl. b, både i det røde og blå (jfr. fig. 9-15 på s. 168 i Adams, Baker og Allen).

Emerson oppdaget at fotosyntesen i den ytterste røde delen av spekteret var mye svakere enn man skulle vente etter den absorberte mengde lysenergi ("the red drop"). Se diagrammet øverst på neste side. Hvis det i tillegg til dette lite effektive røde lyset samtidig ble gitt blått lys av passende intensitet, så ble fotosyntese-utbyttet av blandingslyset større enn summen av effektene av det røde og blå lyset hver for seg : Emersons forsterkingseffekt.

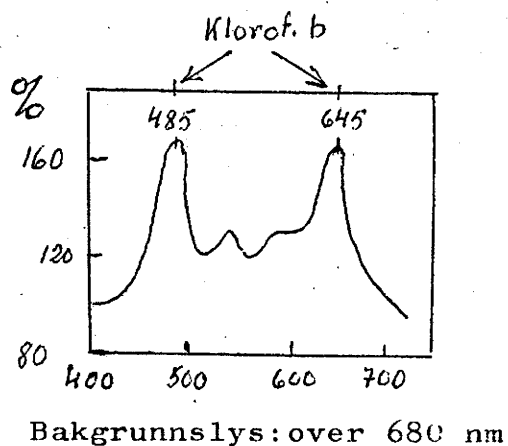
"Rødkleiva" i kurve som viser hvordan fotosyntese-utbyttet varierer med bølgelengden. Utbyttet er her beregnet som antall elektroner satt inn i fotosyntesen pr. absorbert foton (lyskvant) av vedkommende bølgelengde.

Emersons forsterkingseffekt ledet fram til to-pigment-hypotesen : To pigmentsystemer med litt ulike absorpsjonsegenskaper antas å virke sammen ved normal fotosyntese.



VI.6.6 Blinks-effekten.

Emerson-effekten er også påvist i forsøk med blomsterplanter. Man gir da en grunnbelysning med rødt lys med bølgelengde over 680 nm, og i en rekke parallelle forsøk en tilleggsbelysning av annen bølgelengde, avpasset slik at det i alle forsøksledd absorberes like mange fotoner pr. sek av tilleggslyset. Som diagrammet her viser, blir det størst forsterkings-effekt av de bølgelengdene som absorberes sterkest av klorofyll b.



Istedenfor å gi lys av to ulike bølgelengder samtidig, brukte BLINKS to bølgelengder avvekslende, med meget korte mellomrom. Også da større fotosynteseutbytte enn man skulle vente etter effekten av de to lyskvalitetene hver for seg.

Disse forsøkene tillater presisering av to-pigment-hypotesen : Under normal fotosyntese hos blomsterplantene virker to pigmentsystemer sammen: pigmentsystem I, hvor klorofyll a dominerer, og pigmentsystem II, hvor også klorofyll b har en viktig funksjon. Altså: To eksiteringsreaksjoner og to pigmentsystemer. Gjetning: en eksiteringsreaksjon i hvert pigmentsystem.

VI.6.7 Tidsfaktoren : a) Svaktlys-forsøk.

Når lysintensiteten svekkes, går fotosyntesen etter hvert langsommere og langsommere. Ved forsøk i meget svakt lys er det vist at fotosyntesen arbeider sakte, men sikkert under forhold hvor det i gjennomsnitt går over 7 min. mellom hver gang et klorofyllmolekyl har statistisk sjanse til å innfange et foton.

Klorofyllmolekylene kan ikke holde seg i den eksiterte tilstanden mer enn ca. 10^{-11} sek. Reduksjon av et molekyl CO_2 krever mer energi enn et enkelt, eksitert klorofyllmolekyl sitter inne med. Når reduksjonen kan komme i stand med så lange mellomrom mellom eksiteringene, må det bety at det finnes en eller annen mekanisme for akkumulering av eksiteringsenergien, slik at energien fra flere eksiteringer kan settes inn i samme kjemiske arbeidsoperasjon.

VI.6.8 Tidsfaktoren: b) Blinklysforsøk.

Med moderne blinklysutstyr kan intermitterende belysning tilpasses slik at ikke noe klorofyllmolekyl kan bli eksitert mer enn én gang pr. lysblink, og slik at mørke-intervallene gir alle eksiterte molekyler tid til å vende tilbake til utgangstilstanden.

Antall klorofyllmolekyler som blir eksitert i hvert lysblink, vil da være proporsjonal med lysintensiteten. Den kan økes til lysmetning. Da skulle alle klorofyllmolekyler som i det hele kan eksiteres, også bli eksitert.

EMERSON og ARNOLD, som utførte de første forsøkene av denne typen, fant at det ved lysmetning bare ble redusert et molekyl CO_2 pr. 2500 molekyler klorofyll. Etter energiberegninger skulle det ikke mer enn 8-10 eksiteringer til pr. molekyl CO_2 redusert. Konklusjon: Det må være noe som ikke stemmer.

VI.6.9 Fotosyntetisk enhet og reaksjonscenter.

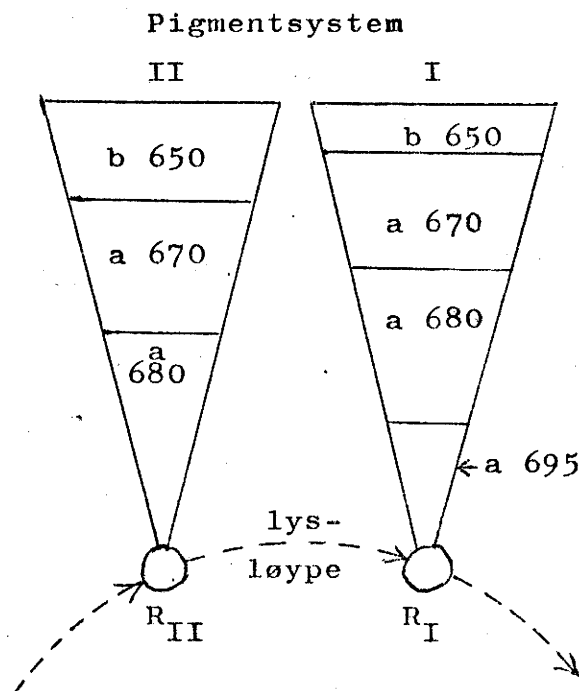
For å forklare de urimelighetene som disse undersøkelsene av tidsforløpet viste, fremsatte Emerson og Arnold den hypotese at det må kunne foregå en transport av eksiteringsenergi innenfor et kompleks av klorofyllmolekyler.

Hvis en slik transport kunne gå uten energitap og tilstrekkelig raskt, måtte energien fra flere eksiteringer kunne samles i et reaksjonssenter og settes inn i en slags kjemisk dugnad.

Senere undersøkelser har vist at en resonnansoverføring av eksiteringsenergi mellom pigmentmolekyler kan foregå med nesten 100 % effektivitet når avstanden mellom dem er mindre enn en viss grenseverdi. En regner nå med at klorofyllmolekylene i kloroplastene er organisert i enheter med ca. 300 molekyler i hver, og med et spesielt klorofyll a - molekyl knyttet til et reaksjonssenter. Etter den modellen som er skissert på figuren nedenfor, skal det være to typer av slike energi-akkumulatorer, montert parrvis langs elektronbanen.

Som minimum må det kreves et elektronparr for hver reaksjons- serie under fotoprosessen, og fire parr for hvert molekyl O_2 produsert (= CO_2 redusert). Altså 8 "batterier" i virksomhet for å få redusert et molekyl CO_2 . $8 \times 300 = 2400$ klorofyll- molekyler, hvilket rimer godt med Emerson og Arnolds forsøk.

Skjematisk modell som illustrerer to-pigment-hypotesen og viser den kvantitative sammensetningen av de to pigmentsyste- mene. Ulike klorofyllmodifikasjoner angitt ved abs.maksimum.



Merk: ca. 300 klorofyllmolekyler pr. enhet. Mye mere kl. b i system II enn i system I. R = reaksjonssenter.

VI.6.10 Siksaløypa.

Fotosyntesen er en reduksjon av CO_2 med vann som reduksjonsmiddel. Det vil si at reaksjonskjeden må starte med vann og gå fram til CO_2 . Det gjelder å rekonstruere den redokskjeden som ligger imellom. En har ennå ikke fått helt sikkert bestemt hvilke "elektronmellomhandlere" som deltar i prosessen og i hvilken rekkefølge de skal plasseres. Det er på det rene at det blir produsert ATP (fotosyntetisk fosforylering), men hvor i reaksjons-sekvensen ATP-syntesen er lokalisert, vet en heller ikke sikkert.

Redokspotensialene for mulige reaksjonspartnere kan være en god hjelp til å rekonstruere systemet. Merk at et sterkt negativt redokspotensial svarer til høyt energi-innhold. Redokspotensialet måles i elektronvolt. Nullpunktet på den fysiologiske potensialskalaen ligger ved $-0,42$ eV, fordi det refererer til $\text{pH} = 7,0$, mens det fysikalske standardpotensialet refererer til $\text{pH} = 0$. En potensialforskjell på 1 elektronvolt svarer til en energiforskjell på 23.060 små kalorier. For syntese av ATP (7.300 kal) kreves altså et energisprang på mer enn 0,3 elektronvolt. Dette viser hvilke redoksreaksjoner som i det hele kan tenkes å være koplet sammen med syntese av ATP.

Et viktig holdpunkt gir redokspotensialet for systemet $\text{NADP}^+ / \text{NADPH} + \text{H}^+$, som ligger på $-0,324$ eV, mens potensialet for systemet vann/oksygen ligger på $+0,815$ eV. Målområdet i denne lysløypa ligger altså på et nivå som er omtrent $1,15$ eV høyere enn startpunktet.

Blant de stoffene som inngår i redokskjeden, nevnes følgende :

Plastokinon (PQ), med redokspotensial nær null, må ligge meget nær den primære elektronakseptoren for pigmentsystem II.

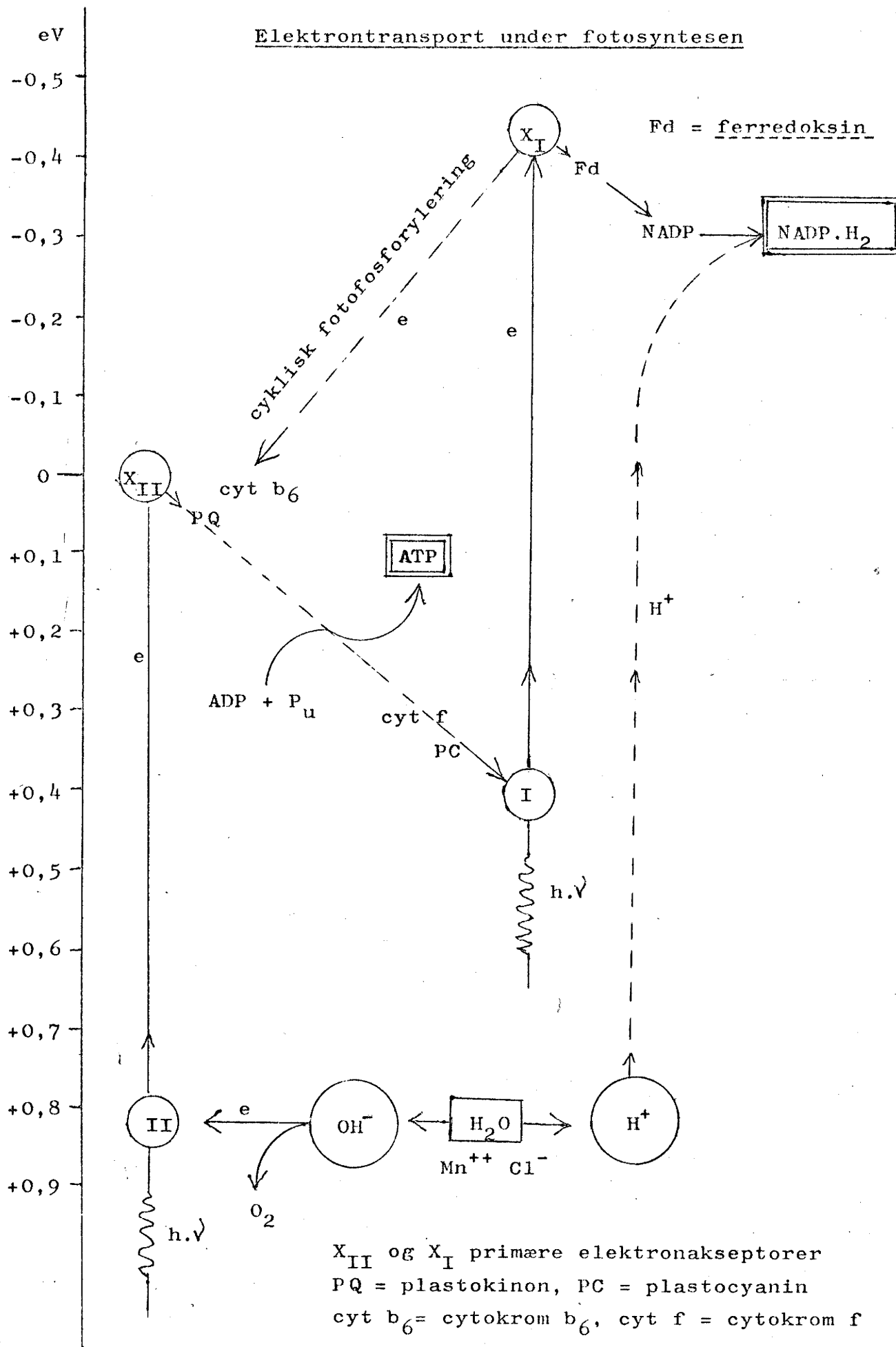
Cytokrom b_6 er ikke helt sikkert plassert i bildet.

Cytokrom f med potensial $0,37$ ligger på et så meget lavere energinivå enn plastokinon at spranget gir mulighet for ATP-syntese.

Plastocyanin er et kopperholdig protein nokså nær $+0,4$.

Et diagram over en mulig rute er vist på neste side.

Elektrontransport under fotosyntesen



Eksiteringen av pigmentsystem I fører til at elektronet skytes opp til et energinivå helt oppe i nærheten av $-0,45$ eV. Fra dette nivået har elektronene et valg mellom to ruter. De kan gå videre til NADP, eller de kan slå inn på en rundkjøring som fører tilbake til pigmentsystem I, hvor det da inntar sin tidligere plass.

Ferredoxin er et jernholdig protein som spiller en meget viktig rolle i lysprosessen. Det er ikke helt klart om det fungerer som primær elektronakseptor for pigmentsystem I, eller om det ligger et ukjent X_I foran, men med redokspotensial $-0,432$ ligger det iallfall meget nær mottakerstasjonen for elektronene fra pigmentsystem I. Ferredoxinet er et av de kraftigste reduksjonsmidlene som er påvist i biologisk materiale.

Veien er ikke lang fra ferredoxin til $NADP^+$ som blir redusert til $NADPH + H^+$ med assistanse av et parr hydrogenioner som er skaffet til veie fra H_2O .

Denne spaltingen av vann kommer i stand ved at OH^- ioner avgir elektroner til klorofyll, til erstatning for dem som er "rømt" fra pigmentsystem II. Detaljene i denne reaksjonen er ikke helt klarlagt, men det er vist at både Mn^{++} ioner og Cl^- ioner virker med på dette punktet.

VI.6.11 Syklisk fotofosforylering.

Dersom veien til reduksjon av NADP er sperret av en eller annen grunn, kan elektronet fra det høye energinivået omkring $-0,45$ eV gå inn i en "bakevje" som fører tilbake til pigmentsystem I. Etter den hypotesen som er skissert i skjemaet på s. 51, følger det da en rute som koples inn på banen mellom de to pigmentsystemene i nærheten av cytokrom b_6 /plastokinon omkring 0 eV. Det vil si at det kan syntetiseres ATP uavhengig av reduksjonen av NADP. Tilbaketuren mellom PG og cytokrom f gir mulighet for syntese av et molekyl ATP, og etter størrelsen av energispranget kan det også tenkes at det blir produsert et molekyl ATP under første etappe i bakevjen, mellom X_I og PQ.

Flere usikre detaljer i løypekartet på s. 51 : I en avhandling fra 1971 blir ATP-produksjonen under fotosyntese og respirasjon karakterisert som et av de største uløste problemer i moderne biokjemi.

De to elektronakseptorene X_{II} og X_I er ikke sikkert identifisert. Det er mulig at vi har en ukjent Y også, mellom vann og pigment-system II nederst på kartet. Kanskje er det innskutt en kort redokskjede her.

VI.7 Alternativt siksakskjema.

Skjemaet på s. 51 er ikke den eneste mulige formulering. Et alternativt skjema er vist på s. 54. De to eksiteringsreaksjonene er de samme, og også de tre viktigste trigonometriske punktene :

PQ = plastokinon som nabo til elektronakseptoren X_{II}

PC = plastocyanin som nabo til pigment-system I, ved foten av skråbakken fra PC

Fd = ferredoksin som nabo til elektronakseptoren X_I

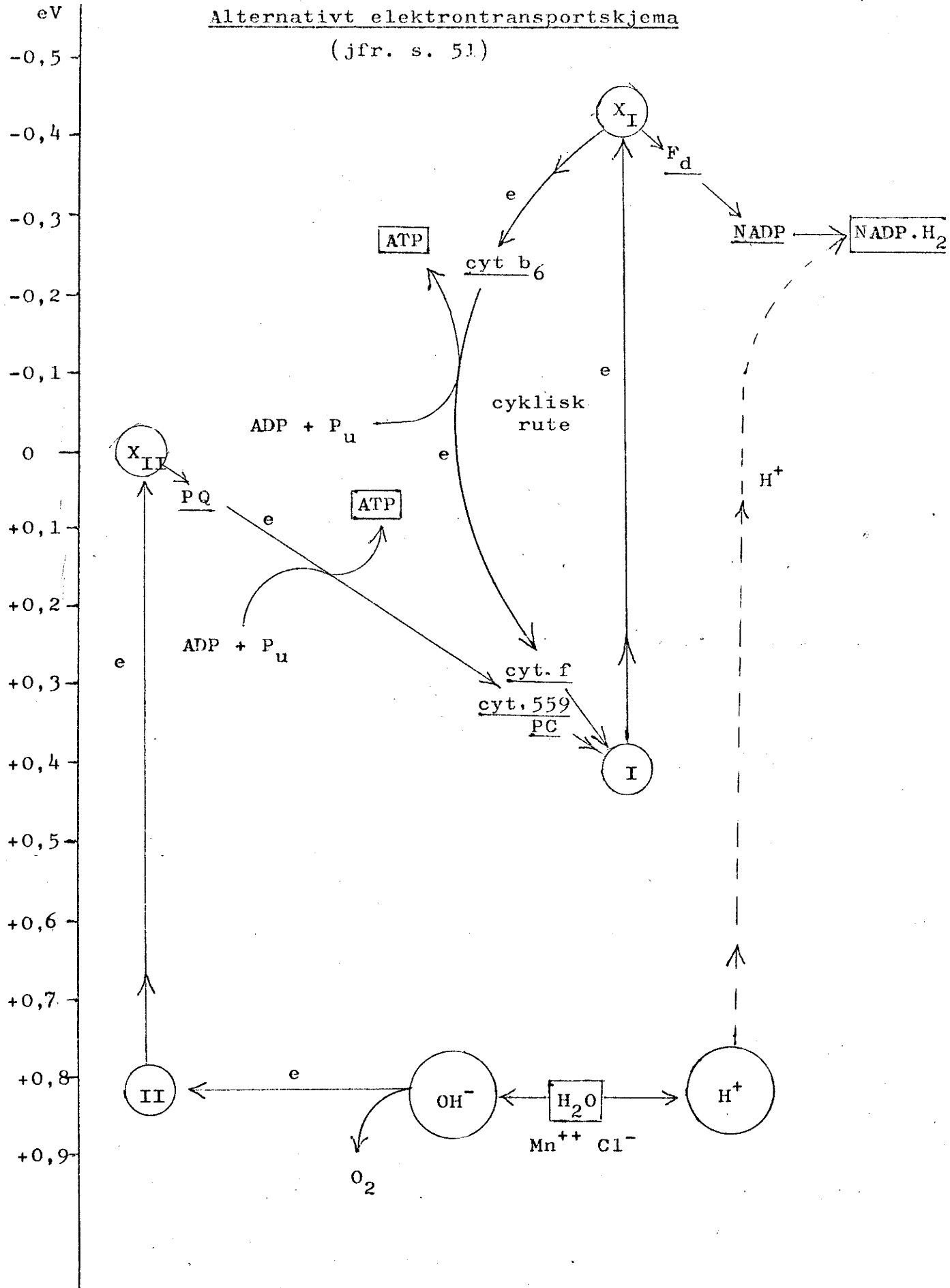
Vannets rolle er den samme, og sluttproduktet $NADP.H_2$ er også på samme plass.

Den viktigste forskjell ligger i rundkjøringen innenfor system I, den cykliske fotofosforyleringen, som her har fått en helt selvstendig rute, uavhengig av forbindelsen mellom PQ og system I. Både cytokrom b_6 og cytokrom f er plassert i denne rundkjøringen, mens det er kommet inn et nytt cytokrom, b 559, mellom PQ og pigment-system I.

Den syntesen av ATP som foregår på denne etappen, mellom PQ og system I, betegnes som en acyklisk fotofosforylering, fordi den obligatorisk er koplet sammen med reduksjonen av NADP på veien videre til Calvin-cykelen.

Alternativt elektrontransportskjema

(jfr. s. 51)



VI.8 Tilbake til karbonløypa.

Under lysreaksjonen har vi fått produsert ATP og NADP.H_2 (egentlig $\text{NADPH} + \text{H}^+$). I Calvin-cykelen er det én reaksjon som er særlig energikrevende, nemlig reduksjonen av fosfoglyserolsyre til triosefosfat. Det er her de to energibrikkene fra lysløypa kommer inn.

Reduksjonen går i to trinn. Først skjer det en såkalt aktivering av fosfoglyserolsyren. Den består ganske enkelt i at det dannes difosfoglyserolsyre ved reaksjon med ATP. Dermed blir energi-avstanden til triosefosfatet såpass mye mindre at NADP.H_2 er i stand til å besørge reduksjonen. (Husk at ATP kommer inn på et annet trinn i Calvin-cykelen også, nemlig ved omdanning av ribulosefosfat til ribulose-difosfat.)

VI.9 Ribulose-difosfatets opprinnelse.

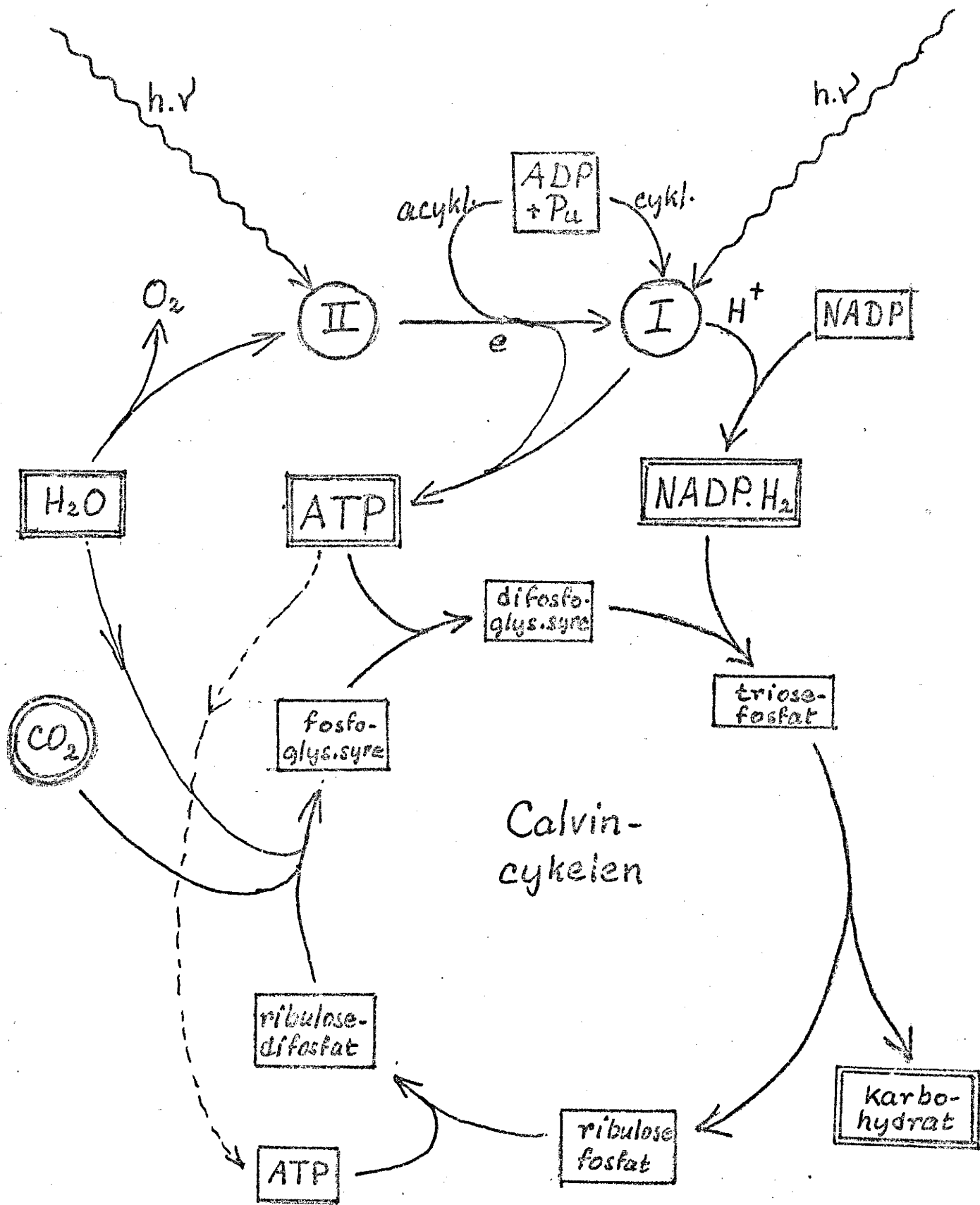
Oppsummeringen av alle reaksjoner i Calvin-cykelen viser at det kommer ut like mye ribulosedifosfat som vi setter inn (jfr. s. 42). Altså: uten ribulosedifosfat ingen CO_2 -assimilasjon, men uten CO_2 -assimilasjon blir det heller ingen reaksjons-bakevje som fører til syntese av ribulosedifosfat. Hva kommer først, egget eller høna ?

Her kommer respirasjonen inn i bildet. Under pentosefosfat-cykelen dannes ribulosefosfat som mellomprodukt, og noe av dette kan tjene som startkapital for Calvin-cykelen.

VI.10 Oversiktsskjema.

Ved innkoplingen av ATP og NADP.H_2 under reduksjonen av fosfoglyserolsyre har vi fått den fotokjemiske og den rent kjemiske delen av fotosyntesen sydd sammen til et rimelig helhetsbilde. Tross de forenklingene som er gjort i reaksjonsskjemaet er dette bildet blitt ganske komplisert. Fotosyntesen er komplisert, det er det ingen råd med.

Det kan derfor være nyttig å lage seg et sterkt forenklet oversiktsskjema av hele sulamitten, hvor bare de aller viktigste hovedpunktene er tatt med. Et slikt skjema er vist på s. 56.



Fotosyntesen. - Oversikt.

VII. KLOORPLASTER OG ANDRE PLASTIDER

=====

VII.1 Metodikk.

Vanlig lysmikroskop har for liten oppløsningsevne til detaljstudier av kloroplastenes indre struktur. Elektronmikroskopet har vist mye nytt. Fremstilling av preparater ved frostetsing gir særlig gode bilder :

- a) Cellematerialet blir meget raskt nedkjølt i vakuum til ca. - 100°C ("glassfrysing" uten krystalldannelse).
- b) Skjæring av ultratynne snitt som gir delvis oppflising langs svakhetssoner i preparatet.
- c) Forsiktig sublimering av så mye is at overflatestrukturene trer fram i relieff.
- d) Pådamping i vakuum av en C-Pt-film.
- e) Etter justering av lufttrykket "fløtes" filmen bort med vann og mikroskoperes.

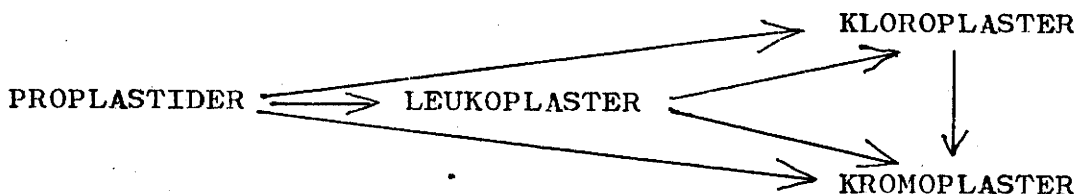
VII. 2 Plastide-typer.

Kloroplaster er plastider som inneholder klorofyll.

Proplastider er små, fargeløse forstadier til plastider.

Leukoplaster er plastider som ikke inneholder noe fargestoff.

Kromoplaster er plastider som ikke inneholder klorofyll, men andre fargestoffer, som oftest karotenoider.



Merk: Kloroplaster er ikke alltid grønne, fordi klorofyll-fargen kan være overdekket av andre fargestoffer.

Tre typer av leukoplaster: amyloplaster syntetiserer stivelse, proteinoplaster syntetiserer proteiner (variant: aleuronkorn), elaioplaster syntetiserer lipider (fettstoff).

VII.3 Plastide-fargestoffer.

Hos høyere planter klorofyll a og b i forholdet 2-3 : 1. Formel se s. 165 i Adams, Baker og Allen : Magnesium-porfyrin, forestret med fytol, $C_{20}H_{39}OH$. Merk systemet av konjugerte dobbeltbindinger i porfyrinkjernen som gir stor bevegelsesfrihet til en del av elektronene: π -elektroner. Lysabsorpsjon (og farge) oppstår ved at energien i fotoner av bestemte bølgelengder støter π -elektroner utover i mer perifere baner.

Hos lavere planter klorofyll c og d, og bakterioklorofyll.

Karotenoider er den andre gruppen av plastidefargestoffer som virker med under fotosyntesen hos høyere planter. To undergrupper: karotener, som er rene hydrokarboner ($C_{40}H_{56}$), og xantofyller, som er hydroksyl-derivater. Merk molekylens symmetriske padleåre-fasong med en rad av konjugerte dobbeltbindinger i "stangen" (fig. s. 59).

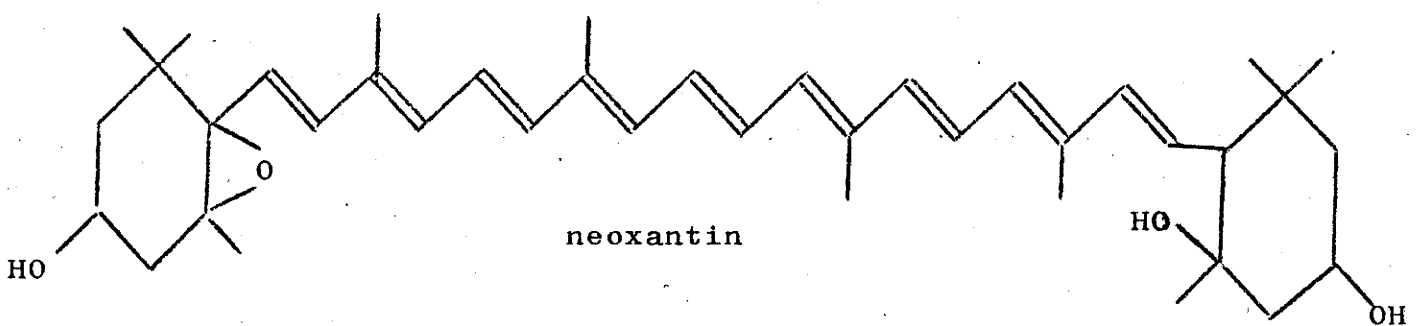
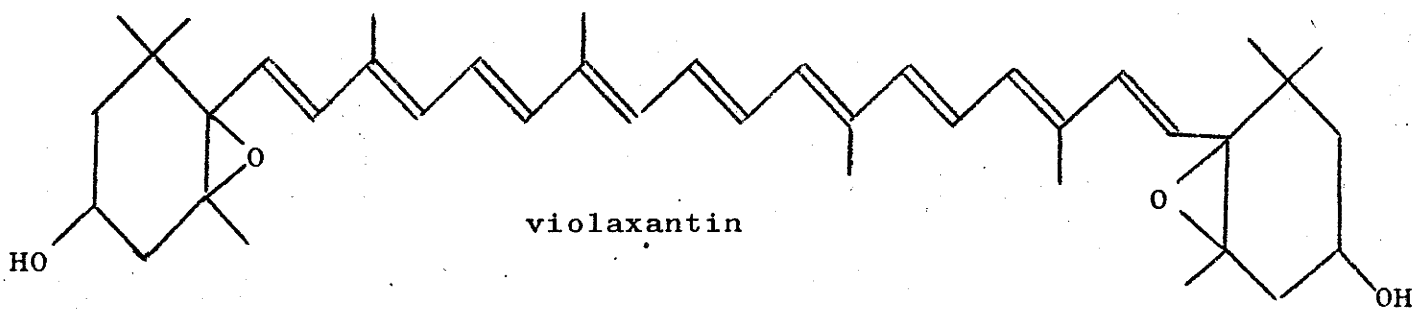
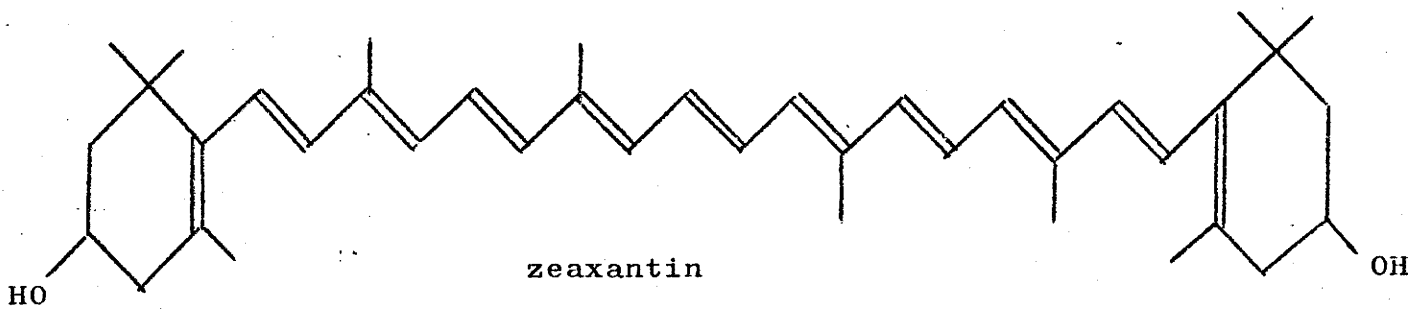
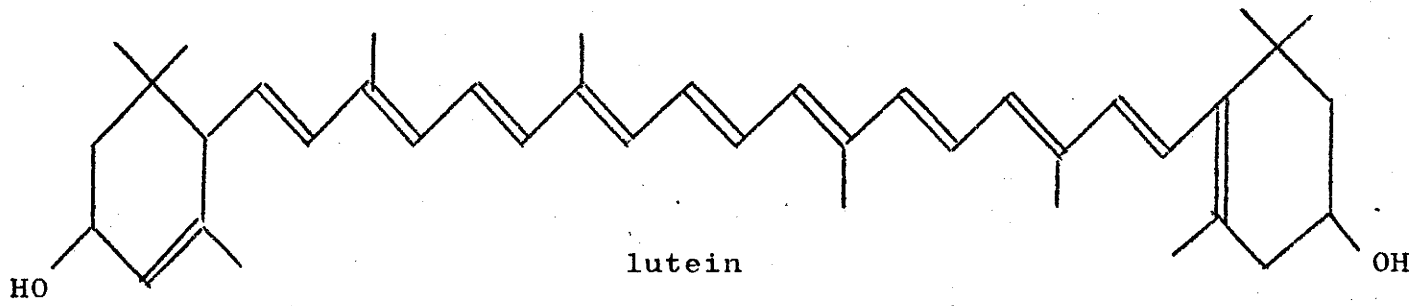
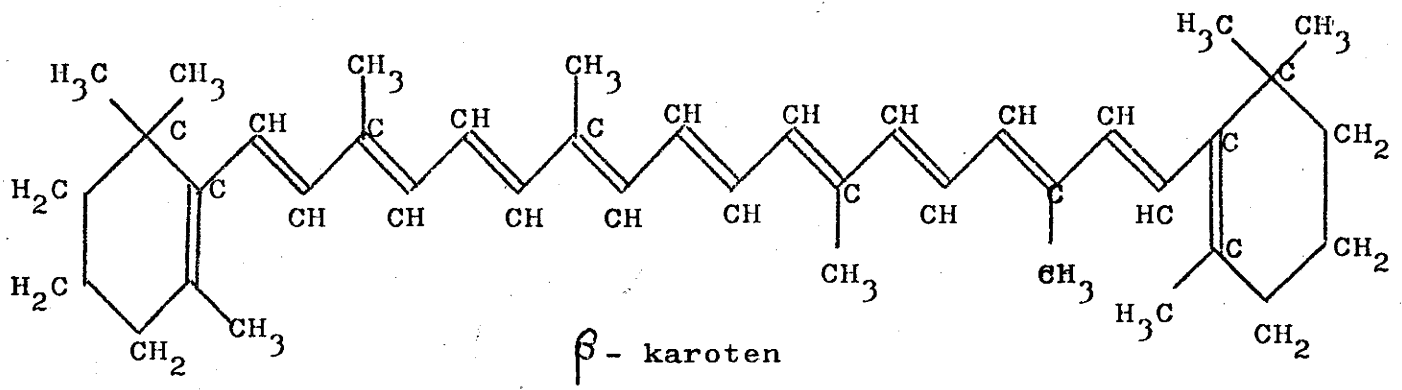
Hos algene finnes en tredje gruppe fotosyntetisk aktive pigmenter: biliproteiner. De viktigste er fykocyan og fykoerytrin. Alle plastider inneholder også små mengder av cytokromer. Hos høyere planter cytokrom b_6 , cytokrom b 559 og cytokrom f. (Betegnelsen b 559 betyr en cytokrom b -type med absorpsjonsmaksimum ved bølgelengde 559 nanometer.)

VII.4 Primære og aksessoriske pigmenter.

Med primære fotosyntese-pigmenter menes fargestoffer som deltar direkte i den fotokjemiske prosess og ikke kan erstattes av andre. Hos de høyere planter er dette bare klorofyllene a og b.

Med sekundære fotosyntese-pigmenter menes fargestoffer som er slik montert i plastidene at noe av den energien de absorberer, kan overføres til klorofyllene og nyttiggjøres under fotosyntesen. Hos de høyere planter er dette karotenoider.

De ulike pigmentenes rolle i fotosyntesen kan undersøkes ved sammenlikning av kloroplastenes absorpsjonsspektrum med fotosyntesens aksjonsspektrum.



Absorpsjonsspektret konstrueres som et diagram med bølgelengden som abscisse og antall absorberte fotoner pr. innstrålt enhet lysenergi som ordinat. Aksjonsspekteret er et tilsvarende diagram med bølgelengden som abscisse og fotosyntese pr. innstrålt enhet lysenergi som ordinat.

Hvis alle absorberte fotoner hadde samme fotokjemiske effekt, måtte de to spektrene bli identiske. Det er de ikke. Stort sett godt samsvar i den røde enden av spekteret, hvor klorofyllene besørger det meste av absorpsjonen. Til dels store avvik i blått omkring 450 nm, hvor karotenoidene kommer sterkt inn i bildet. Merk følgende:

1) Energioverføring mellom ulike pigmentmolekyler går alltid i retning mot høyere absorpsjonsmaksimum (bølgelengde). Det er bare den modifikasjonen av klorofyll a som har absorpsjonsmaksimum lengst ute i det røde, ved 700 nm, som deltar direkte i den fotokjemiske prosessen (P 700). Det utgjør bare omkring 1 % av alt klorofyll.

2) Den lysenergien som absorberes av andre klorofyll a - molekyler, overføres praktisk talt kvantitativt til P 700. Også det lyset som absorberes av klorofyll b, overføres med meget høy effektivitet til P 700 (ca. 95 %).

3) Av lys som absorberes av karotenoidene, overføres bare en mindre del av energien til P 700 (25-40 %).

Disse resultatene viser at det egentlig bare er klorofyll a - modifikasjonen P 700 som burde klassifiseres som primært fotosyntesepigment. Både klorofyll b, karotenoidene og det meste av klorofyll a - molekylene fungerer som aksessoriske pigmenter. Hovedsaken er likevel at all lysenergi som utnytted under fotosyntesen, må passere gjennom klorofyll a.

Karotenoidene har en annen viktig funksjon : de beskytter klorofyll mot foto-oksydasjon. Blått lys kan redusere oksygen til H_2O_2 som cellene tåler lite av.

Energioverføring fra karotenoider til klorofyll a kan påvises ved fluorescensforsøk: Belysning med blått lys i CO_2 -fritt miljø gir fluorescenslys som må komme fra klorofyll a.

VII.5 Andre kloroplast-stoffer.

Nær 70 % av tørrvekten er protein, derav mye enzym-protein. Kloroplastene inneholder også mye lipider (fettstoff), ca. 20 % av tørrvekten. Tre hovedtyper: fosfo-lipider, sulfo-lipider og glyko-lipider.

Lipidene er glimrende membrandannere (jfr. såpebobler), ofte i forbindelse med proteiner (lipoprotein).

Kloroplastene inneholder også små mengder av nukleinsyrer, både DNA og RNA. DNA gir kloroplastene selvstendig genutstyr, RNA i ribosomer sørger for egen proteinproduksjon. Kloroplast-ribosomene avviker litt fra ribosomene ellers i cellene, blant annet i størrelse, og likner mye på ribosomer hos bakterier og blågrønnalger.

VII.6 Kloroplastenes ultrastruktur.

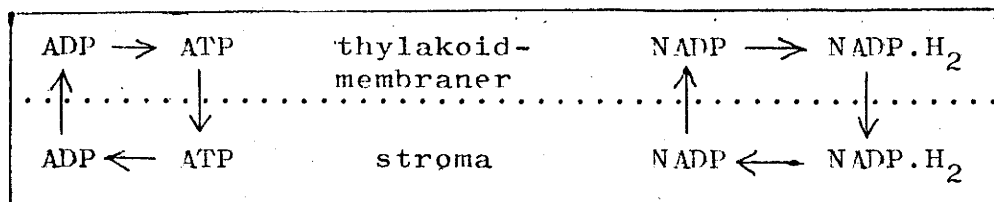
I gode lysmikroskoper kan kloroplastene virke "fregnet". En skiller mellom mørkegrønne grana innleiret i et fargeløst stroma.

Elektronmikroskopiske undersøkelser viser en komplisert struktur. Ytre dobbeltmembran av lipoprotein. Dessuten indre membranstruktur: stabler av flattrykte blærer som kalles thylakoider. Alt fargestoff konsentrert i disse thylakoid-membranene. Stabler av grana-thylakoider, forbundet med enkelte stroma-thylakoider (se fig. ABA s. 166).

VII.7 Ultrastruktur og funksjonsfordeling.

- Alt fargestoff og alle redoks-enzymmer som deltar i elektrontransporten lokalisert i thylakoidene.
- Alle enzymssystemer og mellomprodukter i Calvin-cykelen finnes i stroma.

Følgelig må det foregå stoffutveksling under fotosyntesen :



VII.8 Thylakoidpartikler og funksjonsfordeling.

Elektronmikroskopiske bilder av frost-etsings-preparater viser at thylakoidmembranene er bygd opp av småpartikler av to størrelsesklasser: "makropartikler" og "mikropartikler". (Tidligere regnet man bare med en partikkeltype som ble kalt kvantasomer (ABA s. 167), men de oppfattes nå som artifakter. Begge partikkeltypene er ca. 9 nm i tykkelse (= membran-tykkelsen), de små er ca. 12 nm i diameter og de større ca. 17,5 nm i diameter.

En foreløpig hypotese om funksjonsfordelingen er oppsummert i følgende skjema : (NB! HYPOTETISK !!!)

Organel	Kloroplast		
Komponent	Membransystem		Stroma
Thylakoid-type	Stroma-thylakoider	Grana-thylakoider	
Partikkel-type	o = 9 nm x 12 nm	o = 9 x 12 nm o = 9 x 17,5 -	
Prosess	Cyklisk fotofosforylering	Fullstendig fotoprosess	Calvin-cykelen
Produkt	ATP	ATP + NADP.H ₂	Karbohydrat
Pigment-system	I	I + II	

VII.9 Plastidenes "sjølråderett".

Alle plastider i det enkelte individ stammer fra andre plastider eller fra proplastider. Plastidenes DNA forskjellig fra cellekjernens DNA. Plastidenes ribosomer ulike cytoplasmaets. Relativ genetisk selvstendighet. Hypotese: Plastidene hos høyere planter stammer opprinnelig fra "encellede blågrønnalger" eller liknende urplanter som er gått i symbiose med andre.

VIII PROTEINPROBLEMET

VIII.1 Proteinbehov og proteinmangelsykdom (kwashiorkor).

Proteiner er det viktigste byggematerialet for alle våre legemsdeler og organer. Men de er ustabile. Eks.: røde blodlegemer med levetid 3-4 uker. Balanse mellom oppbygning og nedbrytning. Konsekvens: Regelmessig tilførsel av protein i kosten helt nødvendig for å erstatte nedbrytnings-tapet.

Hos barn og hos gravide og diegivende kvinner kommer et vekstbehov i tillegg til erstatningsbehovet. Vekstbehovet relativt størst hos speharn som vokser relativt mye raskere enn eldre barn og voksne. Resultat: kvinner og barn særlig utsatt for kwashiorkor. (Jfr. Biafra-krisen).

Nær sammenheng mellom kaloribehov og proteinbehov. Normalt dekkes kaloribehovet stort sett av karbohydrater og fett. Bli det for lite av det, blir en større eller mindre del av matproteinene også nyttet som respirasjonssubstrat, så sjansen for proteinmangel-effekter øker (protein-calory-malnutrition = PCM). Generell svekkelse med økt mottakelighet for diaréer og alle mulige infeksjonssykdommer. Komplekst sykdomsbilde (PCM-syndrom), hvor det ofte er uråd å fordele "skylden" på alle medvirkende faktorer. Men svært ofte er det proteinmangel som starter elendigheten.

Rask helbredelse ved godt stell og fullverdig ernæring når utviklingen ikke er kommet for langt. Men angrep i spebarns-alderen gir betydelig risiko for irreversibel hjerneskade.

Situasjonen forverret i vårt århundre i mange utviklingsland p.g.a. uheldige bivirkninger av kontakten med den hvite manns sivilisasjon.

VIII.2 Matmangel og befolkningseksplasjon.

Hovedårsak til forverringen er den voldsomme økningen i folketallet i verden. I dag rundt regnet 3 ganger så mange munnar å mette som for 100 år siden. Fortsatt økning av størrelsesorden 90 mill. pr. år.

Minst halvparten av jordens folk får i dag utilstrekkelig ernæring, dels underernæring, dels feilernæring. Minsket motstandsevne og over-sykkelighet.

Barn mest utsatt. I dag rundt regnet 1 milliard barn, hvorav anslagsvis 300 mill. lider av så grov underernæring og/eller feilernæring at de vil bli varig skadet. Samtidig får bønder i industrilandene betaling for å la være å produsere mat.

Nøkterne prognoser tyder på at det i år 2000 vil være omtrent dobbelt så mange mennesker på jorda som i dag, dvs. mer enn 2 milliarder barn. Lite lystelig perspektiv. For å unngå katastrofe må vi lage færre barn og mere mat.

Barnebegrensning absolutt nødvendig, også her i landet. Men samtidig må matproduksjonen økes, og det må skapes et bedre distribusjonssystem, sånn at maten kommer fram til dem som trenger den. Dette er framtidens største utfordring til landbruket og landbrukspolitikerne.

VIII.3 Protein i ernæringen.

VIII.3.1 Variasjon i proteinstrukturen.

Nesten alle matvarer inneholder protein, fra noen få promille opp til 30-40 %, men ikke alt protein er like mye verdt. Proteinstrukturen gir nesten ubegrensede variasjonsmuligheter. 20 forskjellige aminosyrer i ulike mengdeforhold kjedet sammen til kjempemolekyler med opp til flere millioner i molekylvekt. Eks.: Et protein med 100 ledd er relativt lite til protein å være. Antall varianter må skrives med ca. 1000 nuller. Til sammenlikning er det litt over 10^{46} vannmolekyler i alle verdenshav. Likevel styres syntesen så nøyaktig at hver enkelt art får konstant proteinmønster, bare med individuelle variasjoner som styres av kromosomenes gen-utstyr.

VIII.3.2 Aminosyresammensetning.

Matproteinene spaltes under fordøyelsen, og de enkelte aminosyrer tas opp gjennom tarmen. Syntesemekanismen kan bare fungere riktig når alle nødvendige aminosyrer tilføres i riktig mengdeforhold.

Planteproteinene har generelt et aminosyrespektrum som er dårligere tilpasset til vårt behov enn dyreprotein (utviklingshistorisk slektskap?). Hvis det er underskudd på en enkelt, livsviktig aminosyre, hjelper det ikke det minste om det er overskudd på andre. Dette overskuddet går "til spille", dvs. det går inn i respirasjonssystemet som "brennstoff".

Ikke alle de 20 aminosyrene er like nødvendige. Noen er såpass nær beslektet at de kan gå over i hverandre i organismen ved transamineringer. Vår organisme har likevel en nokså begrenset kapasitet til å foreta slike omsnekringer på molekylstrukturen. 10 av aminosyrene er absolutt livsviktige eller essensielle for barn, og 8 for voksne.

Aminosyresammensetningen i dyreprotein stemmer stort sett bedre overens med våre egne proteiner og utnyttes derfor bedre enn planteproteiner, som hovedregel. Animalsk protein er mangelvare i de fleste utviklingsland, iallfall for de brede lag av folket. Mange lever av ensidig plantekost: ris, mais, stivelsesrike rotfrukter, kokebananer etc., som disponerer for proteinmangelsykdom.

VIII.4 Mere og bedre matprotein.

FN godkjente høsten 1967 programmet "internasjonal aksjon for å avverge den truende proteinkrisen". FAO fulgte opp noe senere med en verdensplan for landbruksutvikling, hvor proteinforsyningen har fått 1.prioritet. Men hittil er det blitt mere papir enn mat.

Etter tradisjonell tankegang er det mest nærliggende å satse på økt husdyrhold etc., siden animalsk protein utnyttes best. Men husdyr og andre dyr får alt råstoff til sin proteinproduksjon fra plantene de spiser, og det meste av planteproteinet går til spille under fordøyelsen. I heldigste tilfelle er tapet ca. 70 %, men det kommer ofte opp i over 90 %. Bedre ressursøkonomi å sikte mot produksjon av ernæringsmessig fullverdig planteprotein. Tre fremgangsmåter mulige:

a) Hensiktsmessig blanding av flere planteprodukter med tilnærmet komplementære aminosyrespektrere. Eks.: kornprodukter som regel sterkt underskudd på lysin, men relativt bra innhold av metionin og cystin. Omvendt har leguminoseprodukter ofte rikelig med lysin, men lite av svovelholdige aminosyrer. Et måltid av bønner og brød kan komme meget nær opp mot kjøtt i næringsverdi.

b) På lang sikt mest å vinne ved foredling. Lagringsproteinene viser seg å ha et mindre gunstig aminosyrespektrum enn cytoplasma-proteinene. Stor avling gir derfor ofte et mindreverdige protein. Den "grønne revolusjon" viser at det er store muligheter.

c) Modifikasjon av dyrkingsmetodene kan i mange tilfelle gi positive resultater. Både lysforhold, temperatur og vannforsyning har innflytelse på proteinproduksjonen, og framfor alt næringstilgangen: riktig gjødsling gitt i rette tid kan ha ganske stor effekt.

IX. PROTEINSYNTESSEN

IX.1 Oversikt.

Alt som foregår i cellekjernen, betraktes som genetikk-problemer. Budstikke-RNA (messenger-RNA) overfører informasjon fra cellekjernen til cytoplasmaet om hvilke proteiner som skal lages. Det er RNA-tråder av ulike lengde, dannet som speilbilder av kortere og lengere seksjoner av kromosomenes DNA-molekyler.

Budskapet gis i form av en serie kode-ord på tre "runer", dannet av et runge-alfabet med fire tegn. Med utgangspunkt i denne instruksjonen skal det syntetiseres et fullt ferdig protein. Hvert kode-ord "oversettes" med en bestemt aminosyre blant de 20 som inngår i proteiner. For å kunne følge denne prosessen, bør vi kjenne "startsted" og "målområde", dvs.:

Aminosyrenes struktur, og

Proteinenes struktur.

I proteinmolekylet er et stort antall aminosyrer kjedet sammen med peptidbindinger. Peptidene deles inn etter antall aminosyre-enheter som er gått sammen: 2 = di-peptider, 3 = tri-, 4 = tetra-, peptider, osv. , opp til polypeptider med mange. Kommer antallet over en viss grense (ikke skarp), får vi proteiner. Denne grensen kan praktisk settes til molekylvekt 6 000, som er omtrent molekylvekten for grunn-enheten i insulin.

Gjennomsnittlig molekylvekt for protein-aminosyreene er ca. 140. Molekylvekt 10 000 svarer til ca. 70 aminosyre-enheter. De fleste vanlige proteiner har molekylvekt mellom 30-40 000 og 2-3 millioner (virus-protein opp til 1-2 milliarder). Det viktigste ledd i disse strukturene er :

Peptid-bindingen.

Ribosomene representerer synteseverkestedet. Navnet viser til innholdet av ribonukleinsyre (RNA). Det er tre typer av RNA som virker sammen under proteinsyntesen :

Budstikke-RNA (= messenger RNA),
Pendler-RNA (= transfer RNA = soluble RNA), og
Ribosom-RNA .

Ribosomene fungerer etter et slags kjemisk glidelåsprinsipp, som er nøye tilpasset til funksjonen. En kan ikke forstå proteinsyntesen uten kjennskap til

Ribosomenes ultra-struktur.

Med disse aktørene på scenen foregår en serie syntesereaksjoner, hvor proteinkjeden dannes i femte og siste akt :

Syntese av aminosyrer,
"Aktivering" av aminosyrer,
Kontakt mellom budstikke-RNA og ribosom,
Aminosyreene samles inn av pendler-RNA,
Proteinkjeden dannes.

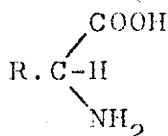
Etterspill : Hvordan kan det gå til at celler i samme individ, med nøyaktig samme kromosom-utstyr, får til dels svært forskjellig størrelse og form, og syntetiserer ulike proteiner ?

Dette er en hard nøtt å knekke :

Celledifferensierings-problemet.

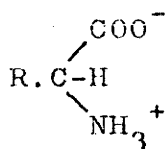
IX.2 Aminosyrenes struktur og inndeling.

Alle de aminosyrene som inngår i proteiner, er alfa-aminosyrer. Det vil si at aminogruppen $-NH_2$ er festet til samme karbonatom som karboksylgruppen $-COOH$ i den ene enden av molekylet. Den generelle formelen for en α -aminosyre kan skrives slik :

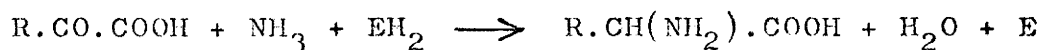


hvor R står for resten av molekylet. Det er 20 forskjellige aminosyrer som inngår i de fleste proteiner, og noen få andre som er funnet i sjeldnere tilfelle.

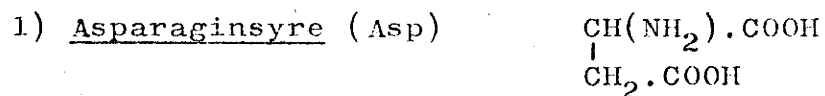
Aminosyrene er amfetære elektrolytter. Ved pH 7 har de i vandig oppløsning både sure og basiske egenskaper. Dette kommer av at karboksylgruppen lett avspalter et proton, mens aminogruppen kan innfange et proton :



Generelt kan aminosyrene tenkes avledet av de tilsvarende ketosyrene ved reduktiv aminering :



Et redoksenzym er med i reaksjonen : $\text{E}/\text{E.H}_2$. De 20 protein-aminosyrene kan inndeles på forskjellig vis, f.eks. i 7 grupper :

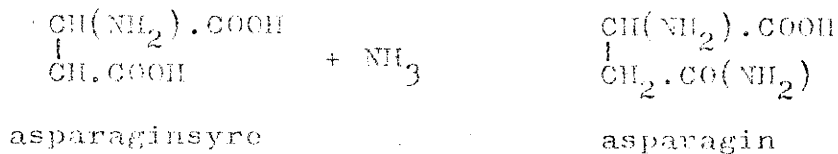
Gruppe I. Asparaginsyre/asparagin og glutaminsyre/glutamin.

Nær i slekt med oksal-eddiksyre : $\begin{array}{c} \text{CO.CO}^{\text{O}}\text{H} \\ | \\ \text{CH}_2.\text{CO}^{\text{O}}\text{H} \end{array}$

Asparaginsyre og glutaminsyre er sure aminosyrer. På grunn av de to karboksylgruppene får syrekarakteren overtaket over basekarakteren. Asparaginsyren spiller en viktig rolle under nitrogentransporten hos høyere planter.

1 b) Asparagin (Asp. NH₂)

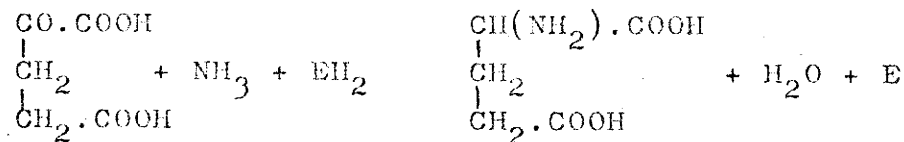
Amider er forbindelser som har en NH₂-gruppe hengt i enden på en karboksylgruppe : -CO(NH₂). De dannes ved forestring, mellom en karboksylsyre og ammonjakk :



Amidene fungerer som nitrogen-lagringsstoffer. Syntesen er en energikrevende prosess med ATP som energileverandør

2) Glutaminsyre (Glu)

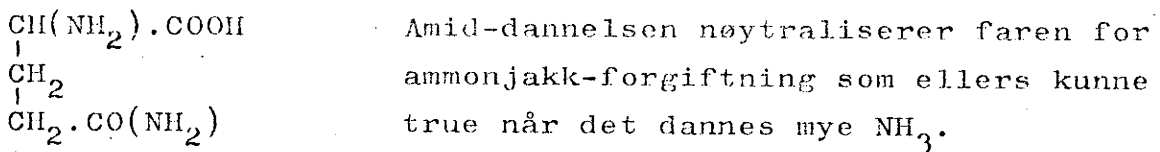
En C₅-syre som dannes ved reduktiv aminering av -ketoglutarsyre :



NB! NB! NB! Dette er hovedvegen fra uorganisk til organisk nitrogen, en syntese som plantene har monopol på.

2b) Glutamin (Glu. NH₂)

Dannes ved reaksjon mellom glutaminsyre og ammonjakk :



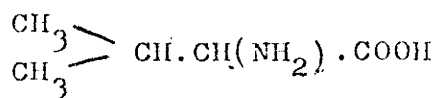
Gruppe II. Glysin, alanin, valin, leusin og isoleusin (gavli).

3) Glysin (Gly) CH₂(NH₂).COOH

De minste molekylene av alle aminosyrer.

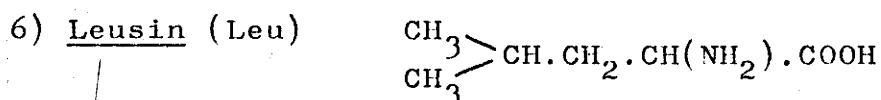
4) Alanin (Ala) CH₃.CH(NH₂).COOH

Merk: Nært slektskap med pyrodruesyre, CH₃.CO.CO.OH.

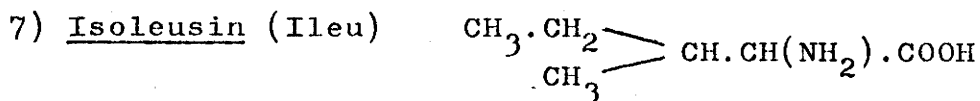
5) Valin (Val)

Metylgruppene gir hydrofobe (vannskyende) egenskaper, som kan gi grunnlag for hydrofobe bindinger som hjelper til å holde den tertiære proteinstrukturen sammen (nøstefasongen).

Gruppe II, forts.

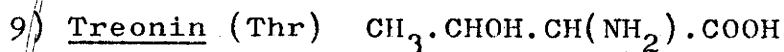
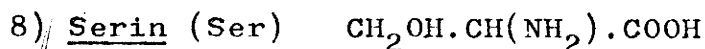


Skiller seg fra valin ved en ekstra CH_2 -gruppe innskutt midt i molekylet (altså en C_6 -syre).



Merk: Aminosyrene i gruppe II er alle sammen nøytrale : de har en karboksylgruppe og en aminogruppe som kompenserer hverandre.

Gruppe III. Serin og treonin.



Serin er nær beslektet med alanin. Det er bare et av hydrogenatomene som er byttet ut med hydroksyl (CH_2OH - istf. CH_3 -).

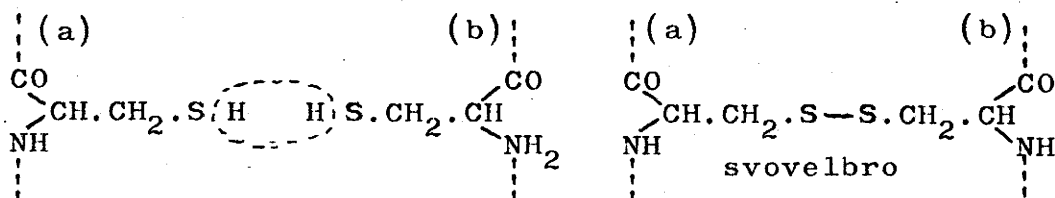
Treonin (threonin) har også en hydroksylgruppe. Det er en C_4 -syre, mens serin er en C_3 -syre.

Gruppe IV. Cystein, cystin og metionin.

Dette er de svovelholdige aminosyrene: en meget viktig gruppe, både fordi svovelbroer er et viktig element i proteinstrukturen, og fordi de ofte representerer minimumsfaktorer i kostholdet.



Cystein er den enkleste av de tre, nær beslektet med serin.

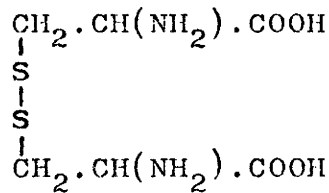


Når to proteinkjeder (eller to seksjoner av samme proteinkjede) blir liggende ved siden av hverandre, slik at et cystein-ledd i den ene kommer i kontakt med et cystein-ledd i den andre, kan det dannes en svovelbro ved oksydasjon. Det er da et redoks-enzym som stikker av med hydrogenet ($\text{E} \rightarrow \text{E} \cdot \text{H}_2$).

Gruppe IV, forts.

11) Cystin (Cys)

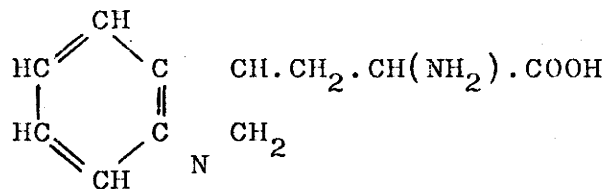
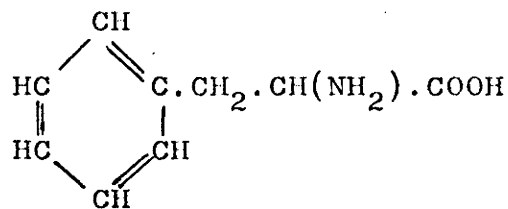
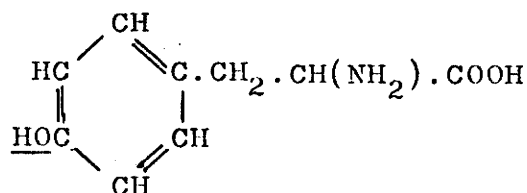
Det kan også dannes en svovelbro mellom to frie cystein-molekyler, slik at det blir et dobbeltmolekyl: cystin. (Huskeregelen: Når cysteinet mister e'en, mister molekylet H'en.)

12) Metionin (Met) $\text{CH}_3 \cdot \text{S} \cdot \text{CH}_2 \cdot \text{CH}_2 \cdot \text{CH}(\text{NH}_2) \cdot \text{COOH}$

I ernæringen er dette den viktigste av de tre svovelholdige aminosyrene, fordi den ikke kan erstattes av noen av de andre. Får vi tilstrekkelig mye metionin, så kan noe av den omdannes til cystein og cystin, men denne reaksjonen går ikke i motsatt retning.

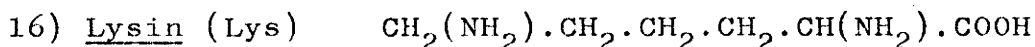
Gruppe V: Tryptofan, fenylalanin og tyrosin.

Dette er tre aromatiske aminosyrer, dvs. syrer med en bensolring i molekylet.

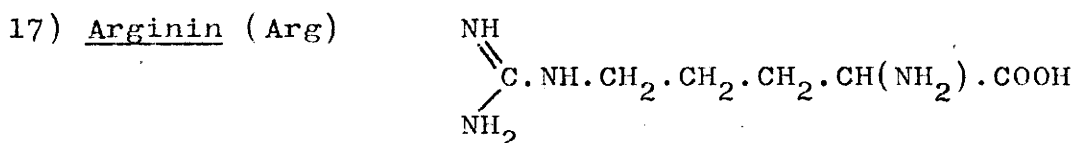
13) Tryptofan (Try)14) Fenylalanin (Phe)15) Tyrosin (Tyr)

Gruppe VI. Lysin, arginin og histidin.

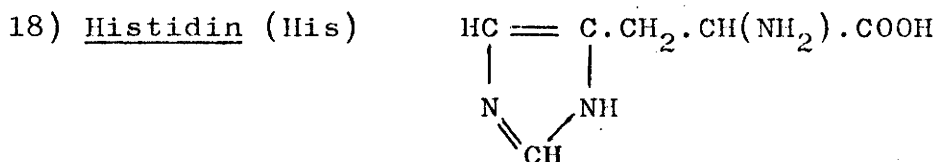
Dette er de eneste aminosyrene som har basisk karakter. Det henger sammen med et overskudd av aminogruupper. En annen felles egenskap er absorpsjon av ultrafiolett lys (hovedårsak til proteinenes absorpsjonsspektrum i ultrafiolett).



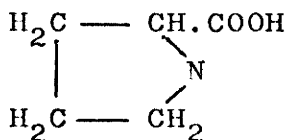
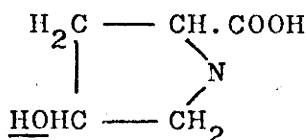
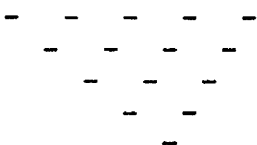
Lysin er den av aminosyrene som har vært sterkest i søkelyset som minimumsfaktor i ernæringen. Det er lite lysin i frøhviteproteinet hos kornslagene, og spesielt hos hvete.



Argininet er det fremste nitrogen-lagringsstoffet, bl.a. hos frukttrær, som kan inneholde ganske mye fritt arginin, især under hvileperioden. Merk tre ekstra nitrogen-atomer i molekylet, i tillegg til den som sitter i alfa-stillingen.



Ved dekarboksylering av histidin kan det dannes histamin, som spiller ganske stor rolle i zoofysiologi og human fysiologi. Sidekjeden fra femringen blir da : $-\text{CH}_2.\text{CH}_2.\text{NH}_2$.

Gruppe VII. Prolin og hydroksyprolin.19) Prolin (Pro)20) Hydroksyprolin (HO-Pro)

Noen hovedpunkter om aminosyrene :

- a) Viktigste N-lagringsstoff: Amidene asparagin og glutamin
+ aminosyren arginin.
- b) Utgangsmateriale for syntese: Glutaminsyre .
- c) Nær kontakt med mellomprodukter i Krebs-lykelen :
- asparaginsyre oksaleddiksyre
glutaminsyre -ketoglutarsyre
alanin pyrodruesyre.
- d) Svovelholdige aminosyrer: cystein, cystin og metionin.
- e) Minimumsfaktor i kornprotein: Lysin.

ESSENSIELLE AMINOSYRER

	Aminosyre	Døgnbehov
Gr. II	Valin	Ca. 0,8 g
	Leusin	- 1,1 -
	Isoleusin	- 0,7 -
Gr. III	Treonin	- 0,5 -
Gr. IV	Metionin	- 1,1 -
Gr. V	Tryptofan	- 0,25 -
Gr. VI	Lysin	- 0,8 -

	Arginin)	Essensielle bare
	Histidin)	for barn

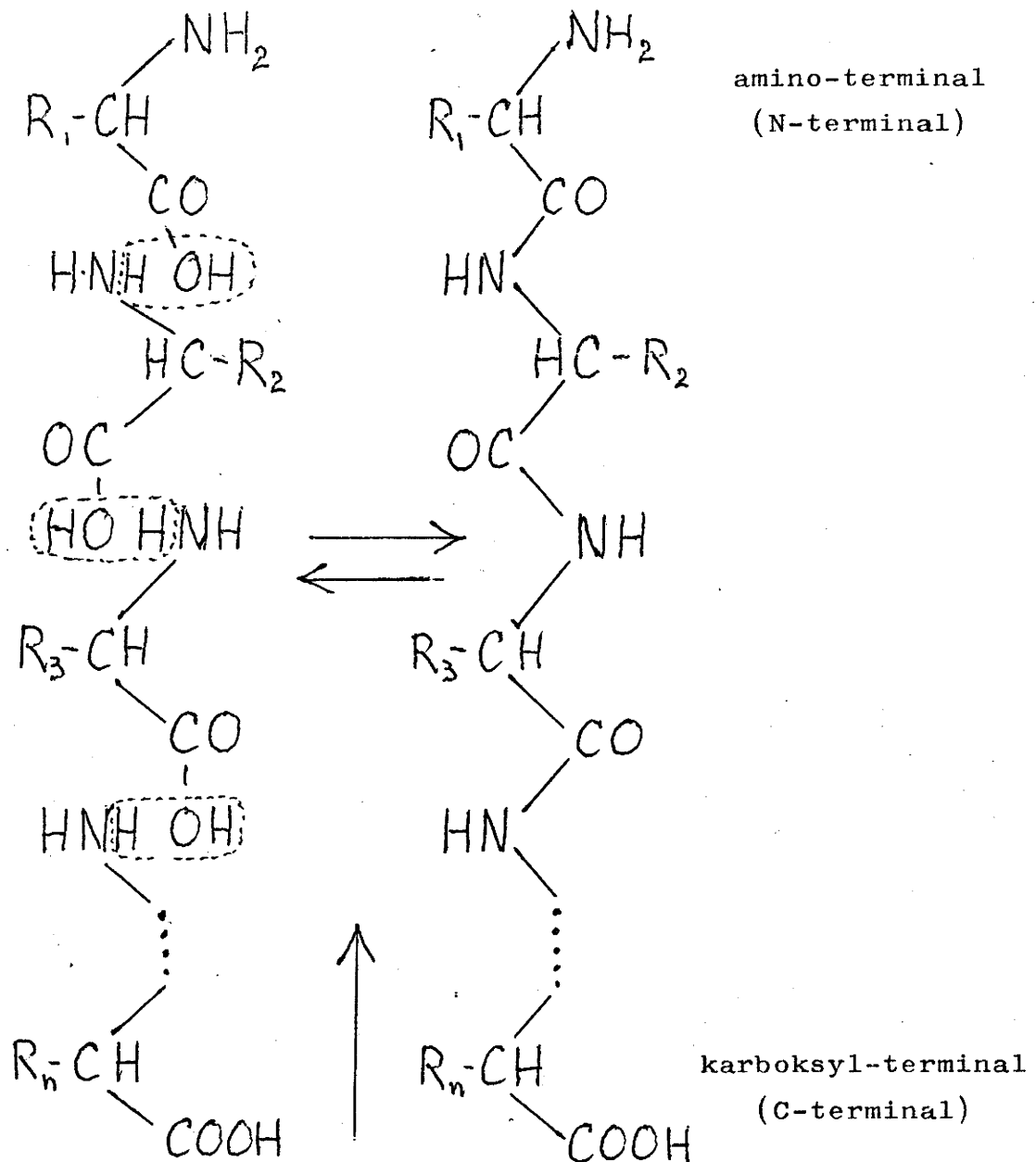
Disse verdiene må bare oppfattes som omtrentlige gjennomsnittsverdier. Ikke alle verdier som er oppgitt i litteraturen er helt pålitelige. Behovet kan også variere etter individuelle egenskaper og eventuell stress-situasjon.

IX.3 Proteinenes struktur.

IX.3.1 Primær struktur.

Primær struktur = antall og rekkefølge av aminosyre-enhetene i kjede-molekylet. Alle proteiner har en amino-terminal (N-terminal) i den ene enden, og en karboksyl-terminal (C-terminal) i den andre.

Insulin var det første proteinet som ble fullstendig struktur-bestemt, F.SANGER og medarbeidere 1955 (nobelpris). Molekylet består av to ulike lange kjeder, sammenkoplet med to S-broer. Lengste kjede med 30, den andre med 21 aminosyre-ledd.

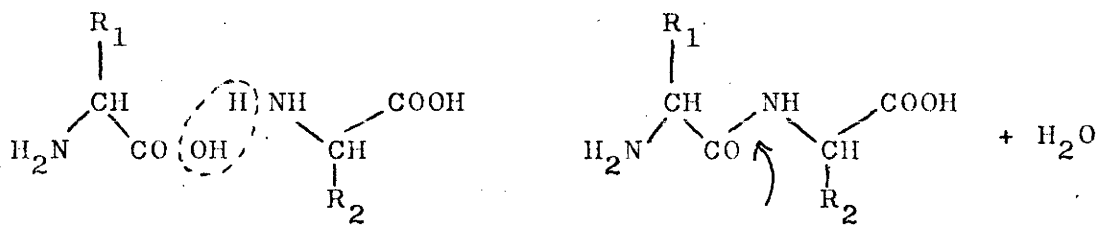


IX.3.3 Tertiær struktur.

Den tertiære strukturen beror på bindinger mellom sidekjedene, som fører til at den lange spiraltråden blir rullet sammen til et rundaktig "nøste" (globulære proteiner). Dette er relativt svake bindinger som nokså lett brytes ved oppvarming: denaturering av proteiner ved temperaturer mellom 40 og 50°. Bindingene kan være av ulike slag: hydrogenbindinger, elektrostatiske bindinger, dipolbindinger, hydrofobe bindinger, osv.

IX.4 Peptidbindingen.

En peptidbinding er en binding mellom to aminosyrer, som dannes ved reaksjon mellom den endestilte karboksylgruppen i den ene og alfa-aminogruppen i den andre (se fig.)



Det blir altså dannet en C-N-binding (-CO-NH-), under medvirkning av ligaser (kl. 6), aminosyreligaser, tidligere kalt peptid-syntesaser.

Hydrolyse av en peptidbinding gir en ΔF på 4-6000 kal. Syntesen av peptidbindinger er altså en endergonisk prosess, som krever innsats av ATP.

IX.5 "Aktivering" av aminosyrer.

Før aminosyrene kan gå inn i proteinsyntesen, må de "aktiveres". Betegnelsen laget før man visste hva som foregikk. Det er en reaksjon mellom aminosyre, ATP og ligase (E) :



Det dannes et amino-adenylat (amino-acyl-adenylat) som inntil videre blir bundet til enzym-molekylet.

Dette amino-adenylat-enzym-komplekset reagerer i neste omgang med en bestemt type av "pendler-RNA" (tRNA), slik at aminosyren blir bundet til pendler-RNA, mens ligase-enzymet og adenosin-monofosfat kommer på frifot igjen :



Enzymet E kan mer presist kalles en amino-acyl-tRNA-ligase.

Merk: Like mange forskjellige slag av disse ligasene som det er av aminosyrer, og også like mange typer av pendler-RNA.

IX.6 RNA-TRIUMVIRATET .

Tre ulike typer av ribonukleinsyre medvirker under proteinsyntesen :

pendler-RNA = tRNA (transfer RNA) = sRNA (soluble RNA)

budstikke-RNA = mRNA (messenger RNA)

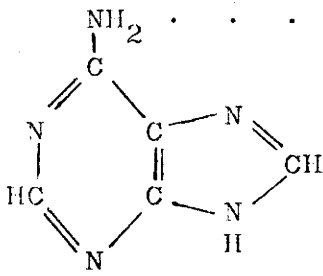
ribosom-RNA = rRNA

Felles for de to nukleinsyrene DNA og RNA er at de er dannet ved sammenkjeding av fire forskjellige nitrogenbaser :

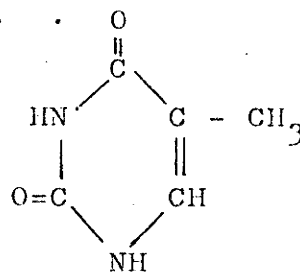
<u>Deoksy-ribonukleinsyre (DNA)</u>	<u>Ribonukleinsyre (RNA)</u>
adenin <u>thymin</u>	adenin <u>uracil</u>
guanin cytosin	guanin cytosin

N-base	adenin	thymin	guanin	cytosin	uracil
Nukleosid	adenosin	thymidin	guanosin	cytidin	uridin
Syre	adenylsyre	thymidyl- syre	guanyl- syre	cytidyl- syre	uridyl- syre
Trifosfat	adenosin- trifosfat	thymidin- trifosfat	guanosin- trifosfat	cytidin- trifosfat	uridin- trifosfat

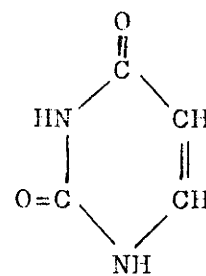
Adenin og guanin har molekyler som består av en seksring koplet sammen med en femring. Thymin, uracil og cytosin er derivater av en heterocyklisk seksring med to N-atomer i ringen.



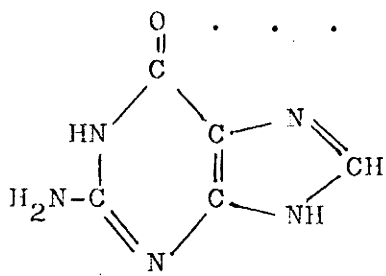
adenin



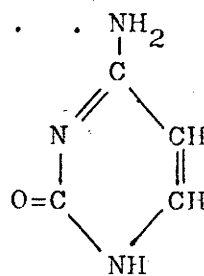
thymin



uracil



guanin

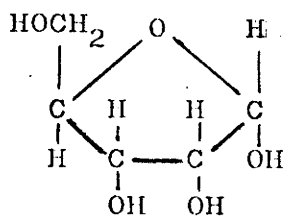


cytosin

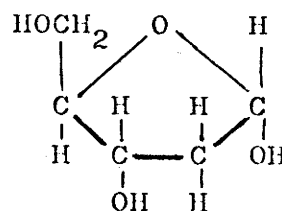
I kromosomene ligger alltid to DNA-tråder parallelt, slik at adenin står vis a vis thymin, og guanin vis a vis cytosin, bundet parrvis sammen med hydrogenbindinger, slik som stipplingen ovenfor antyder (se også formelbildene på s. 78).

Ribonukleinsyrene avviker fra deoksy-ribonukleinsyrene på tre hovedpunkter :

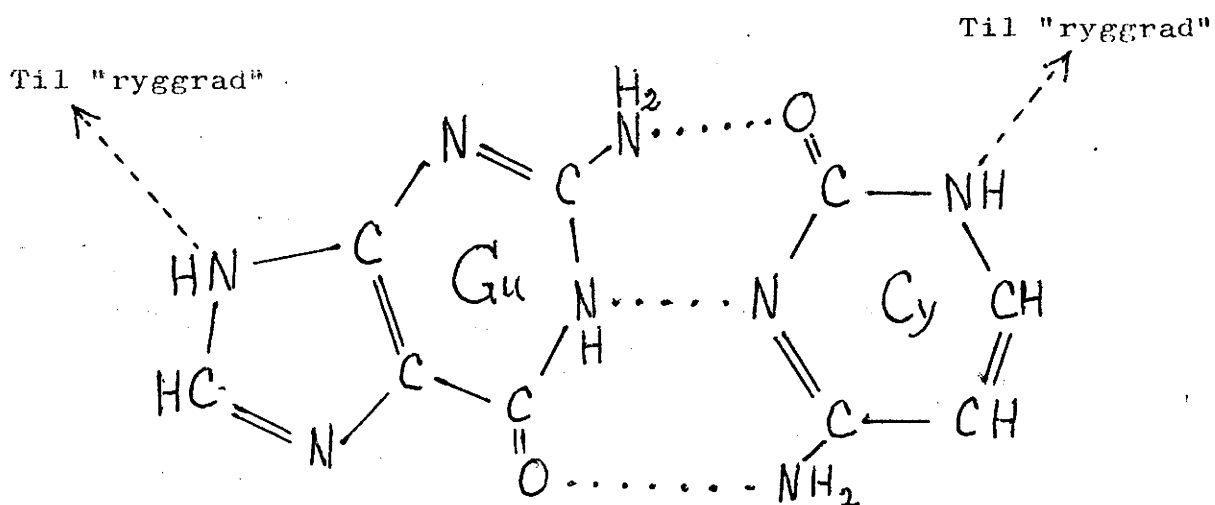
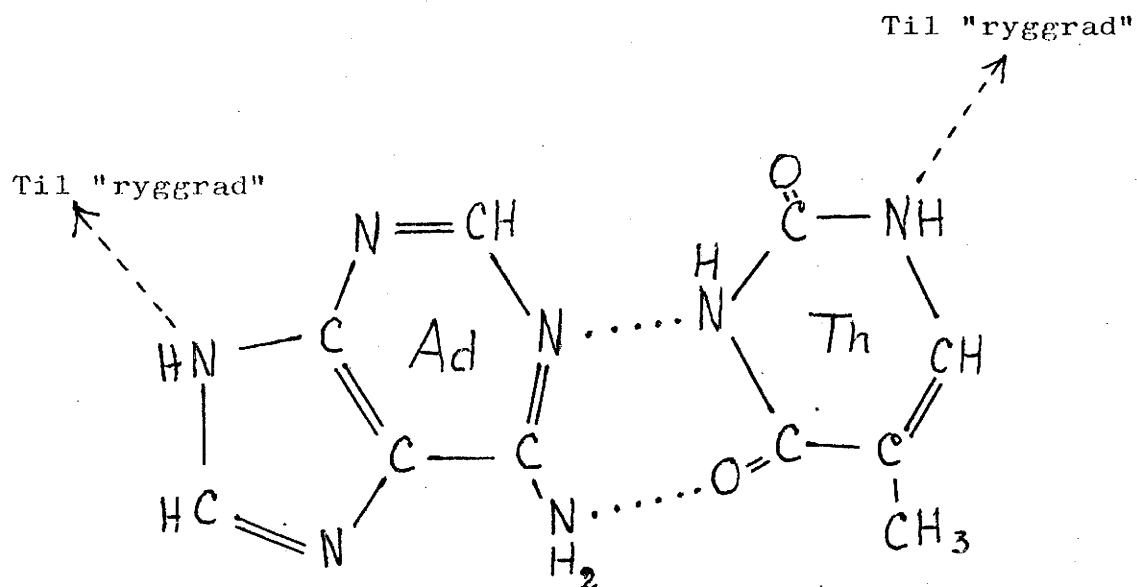
- Nitrogenbasen thymin i DNA er byttet ut med uracil i RNA.
- RNA-molekylene består av bare én enkelt basekjede, mens to er tvinnet sammen i DNA-molekylene.
- I RNA er sukkerarten ribose, mens DNA har deoksyribose.



ribose



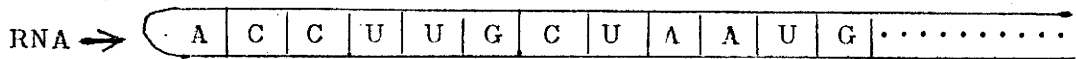
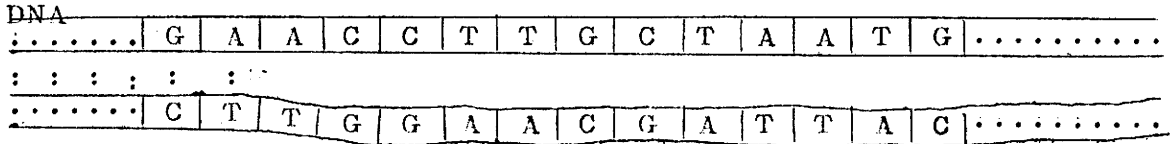
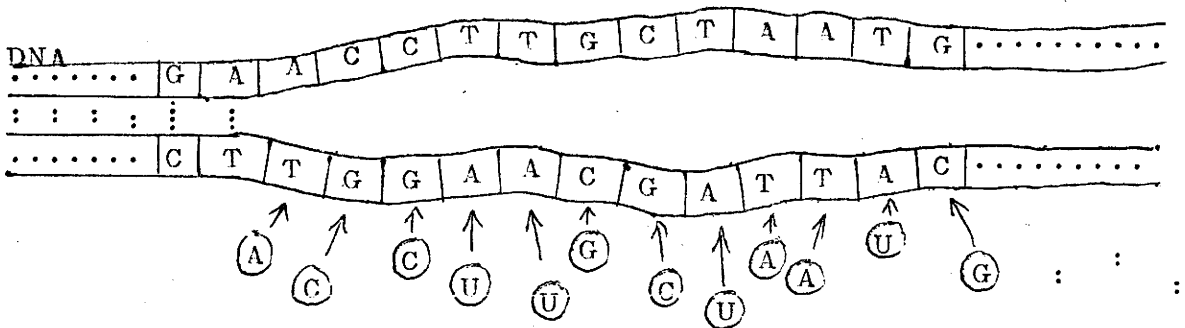
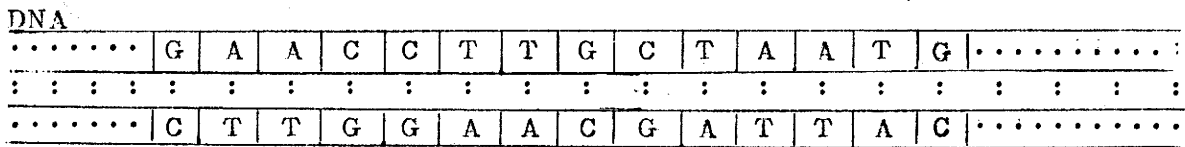
deoksy-ribose



Formelskjema som viser hvordan de to DNA-trådene blir bundet sammen ved hydrogenbindinger mellom adenin-thymin og mellom guanin-cytosin. I RNA er det bare enkle tråder med uracil istedenfor thymin. Formlene for thymin og uracil er såpass like (s. 77) at adenin i DNA kan parre seg med uracil under syntesen av RNA.

IX.7 RNA-syntesen.

Mest sannsynlig at syntesen alltid styres av DNA. Mulig at de to DNA-trådene i heliksen viker fra hverandre under delvis "de-spiralisering", sånn at det dannes kortere og lengere sprekker mellom dem. Dette vil kunne føre til syntese av speilbildesymmetriske RNA-kjeder, slik som skjemaet nedenfor viser. (Her er heliks-strukturen ikke antydnet.)



A = adenin, T = thymin, G = guanin, C = cytosin, U = uracil

Syntesen krever ATP og en RNA-polymerase (enzym nr. 2.7.7.6 : RNA-nukleotidyl-transferase).

De tre RNA-typene atskiller seg blant annet ved ulik molekylvekt.

Pendler-RNA er minst, med ca. 75 - 85 ledd i kjeden, molekylvekt ca. 25-30 000. Felles basekjede i den ene enden: --|C--|C--|A . Det er her amino-adenylat-ligase som henger seg fast under proteinsyntesen.

Budstikke-RNA har uhyre lange molekyler, med molekylvekt av størrelsesorden 1 million.

Ribosom-RNA er ikke noe homogent stoff. Tre RNA-tråder i hvert ribosom. Den lengste er hos høyere planter enda lenger enn mRNA, molekylvekt ca. halvannen million. Nr. 2 omkring 750 000, og nr. 3 bare ca. 40.000.

Budstikke-RNA medbringer cellekjernens syntese-instruks i en kode (den genetiske koden) som består av tre-bokstavs-ord i et rune-alfabet med bare fire runer : A, U, G og C.

Hvert kode-ord svarer til én bestemt aminosyre. Eksempler :

Kode-ord	Betydning
GUA	asparaginsyre
GAA	glutaminsyre
AAC og AGA	glutamin
CCG	alanin
UGU og UCC	serin
UGA	metionin
GGU	tryptofan
AAA og AAU	lysin

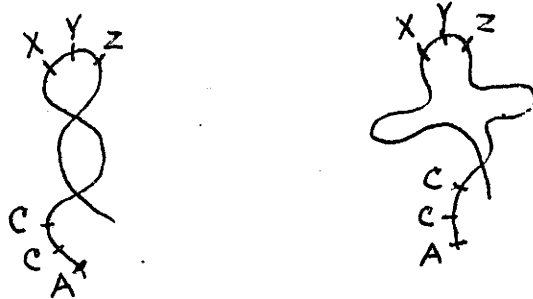
Kode-budskapet oversettes av ribosomene til en aminosyresekvens.

IX.8 Ribosomenes struktur og funksjon.

Ribosomene består av to rundaktige del-partikler med ca. 25 nm diameter, liggende sammen som delene av en overskåret hvetebolle. Hos de høyere planter består de av ribonukleinsyre og protein i forhold nær 1:1. Den lengste og den korteste RNA-kjeden sitter i "overdelen" (største del-partikkel), og den mellomste i "underdelen". Uorganiske ioner viktig bestanddel av alle ribosomer, især Mg⁺⁺-ioner.

Ribosomet fungerer som en slags biokjemisk glidelås. Et molekyl av budstikke-RNA trær seg inn mellom de to del-partiklene. Etter hvert som den glir videre, passerer de

forskjellige kode-ordene i tur og orden den strategiske syntese-posisjonen på ribosomet. Her innfanges et molekyl av pendler-RNA med påsittende aminosyre. Pendler-RNA-molekylene har hårnål- eller kløverblad-fasong, med det avgjørende kode-ordet eksponert i bøyen på hårnålen (eller ytterst på det midtre kløverbladet). På skissen nedenfor er eventuelt heliks-tvinn i kløverbladet ikke tegnet, for tydelighets skyld.



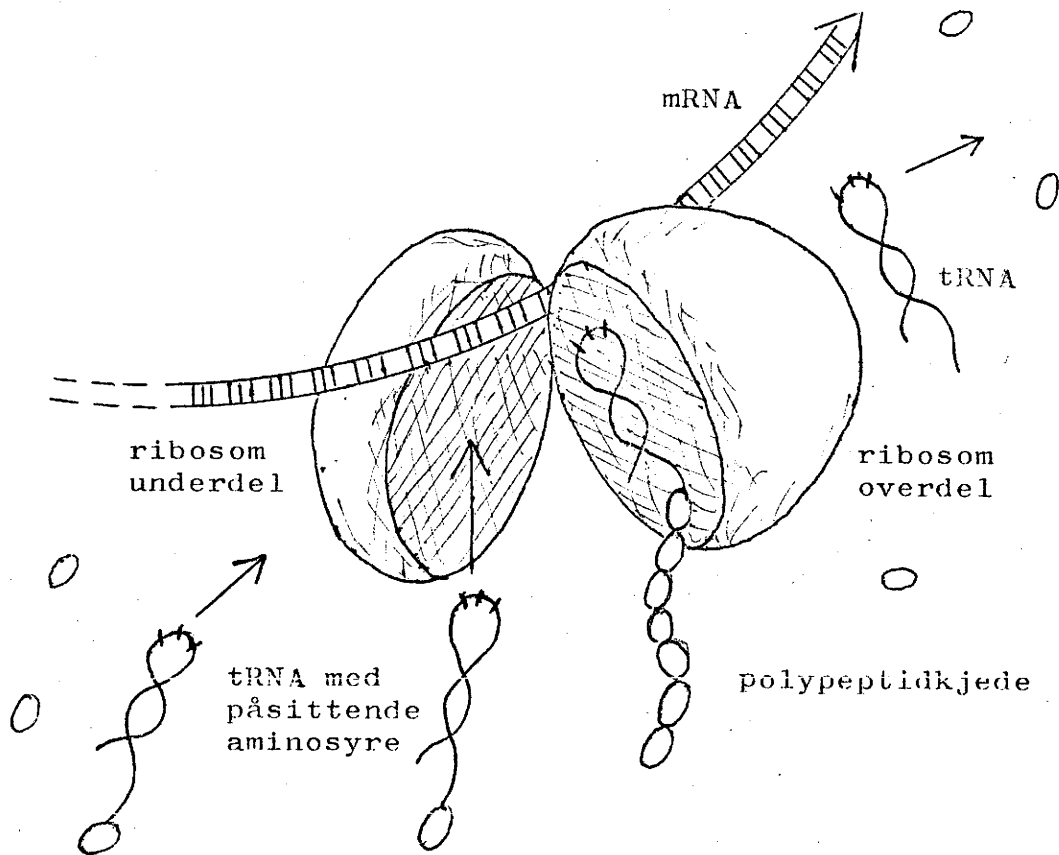
Tilkoplingen av et slikt tRNA-aminosyre-kompleks går bare når det eksponerte kode-ordet er en nøyaktig speilbildekopi av det kodeordet på mRNA som er kommet i riktig posisjon på ribosomet.

Det første pendler-RNA-molekylet som "får klaff" blir innfanget og festet til "grunnflaten" på den største ribosompartikkelen. Budstikke-RNA-kjeden glir nå "et hakk" videre, så neste kode-ord kommer over i syntese-posisjonen. Nå innfanges et annet pendler-RNA-molekyl med påsittende aminosyre i en slik posisjon at denne nye aminosyren kommer i intim kontakt med den foregående. Dermed blir det slått en peptidbinding mellom dem. Det sist ankomne pendler-RNA-molekylet slipper da løs og kan dra avgårde for å fiske et nytt molekyl av "sin" aminosyre.

Under gunstige forhold kan det tilkoples to aminosyreledd i sekundet.

Undertiden kan flere ribosomer sitte langs samme kjede av budstikke-RNA, i ferd med å "strikke" hver sin peptidkjede. Når polypeptidkjedene blir lenger enn en viss grense, omkring molekylvekt 6-8 000, er det blitt proteinkjeder.

Foruten ATP medvirker også GTP, CTP og UTP. GTP synes å ha en særlig viktig funksjon. Disse nye trifosfatene får sine fosfatgrupper overlevert fra ATP. Proteinsyntesen medfører altså et sterkt forbruk av ATP. Det gir seg utslag i høy respirasjonsintensitet.



Skjematisk skisse som viser et ribosom i ferd med å syntetisere en polypeptidkjede etter instruks fra et molekyl mRNA. De to delpartiklene er brettet fra hverandre for tydelighets skyld. Under syntesen ligger de med flatsidene inn mot hverandre.

Det først ankomne tRNA-molekylet blir sittende på den største delpartikkelen til proteinkjeden er ferdig, og slipper først fri når "slutt-ordet" på mRNA kommer i posisjon.

Cytoplasma-ribosomene hos høyere planter er større enn ribosomene i kloroplaster og mitokondrier, som stemmer bedre overens med ribosomene hos bakterier og blågrønnalger.

(Sedimenteringskonstanter henholdsvis 80 S og 70 S, S = enheten Svedberg).

IX.9 Celledifferensiering.

Hos høyere planter har utvokste individer mange ulike cellyper, med stor variasjon i form og størrelse, celleinnhold og stoffskiftemønster. Men alle har identiske arveanlegg. En regner med at alle celler i samme individ er prinsipielt omnipotente, men at ytre og indre miljøfaktorer leder utviklingen i forskjellig retning.

Utviklingsfysiologiens hovedproblem er å gjennomføre en fullstendig kausalanalyse av disse differensieringsprosessene. Det er en ikke kommet så langt med.

Hos høyere planter er bare små seksjoner av kromosomenes DNA-spiraler aktive i syntese til enhver tid. Størstedelen er tildekket av basiske proteiner: histoner og protaminer, som danner nukleo-proteid-forbindelser.

Man tenker seg at forskjellige genkomplekser kan "skrus av" eller "skrus på" ved påleiring eller avspalting av slike proteiner langs ulike seksjoner av DNA-heliksen.

Represjon = inaktivering, og derepresjon = aktivering av gener eller genkomplekser. I forsøk med bakterier er det påvist at bestemte regulatorgener er med på å styre disse prosessene (JACOB og MONOD). Liknende mekanismer kan tenkes å fungere hos høyere planter også. Disse forholdene behandles nærmere i genetikken.

X. VANN OG VANNOPPTAK

X.1 Innledning.

Vann er en hovedfaktor på alle stadier i plantenes livshistorie. Det er også et merkelig stoff rent kjemisk. Det fortjener et eget kapittel.

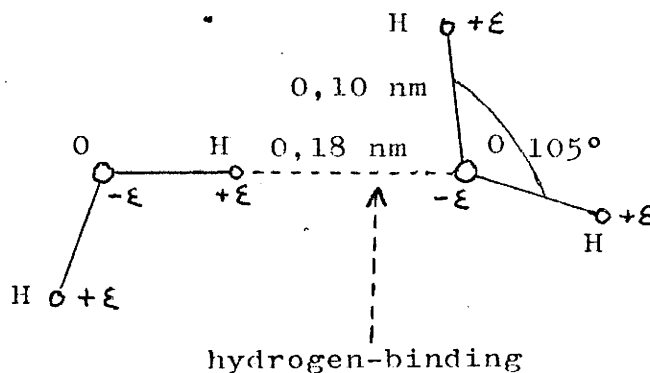
X.2 Terminologi.

På grunn av den historiske utvikling er det blitt mye rot i begreper og betegnelser som brukes til å karakterisere relasjonene mellom planter og vann. Begrepet "sugekraft" er et godt eksempel. Det gjorde god tjeneste i plante-fysiologiens barndom, men kan ikke godtas i dag, fordi en i fysikalsk-kjemisk teori ikke opererer med "sug" som noen veldefinert størrelse.

I moderne engelsk-amerikansk litteratur er begrepet "vannpotensial" brukt for å karakterisere plantenes evne til å ta opp vann, men det er definert på en slik måte at planter med stor vannopptaks-evne får et negativt vannpotensial. Vi skal her legge vekt på å velge en lett forståelig og praktisk brukbar terminologi. Om den er absolutt prikkfri rent teoretisk- spiller mindre rolle.

X.3 Vannmolekylet.

Vannmolekylet har en utpreget dipol-karakter på grunn av den stereometriske fasongen. Det blir en negativ restladning på oksygenatomet og en positiv restladning på hvert av de to hydrogenatomene, slik at det kan dannes hydrogenbindinger mellom nabomolekyler.



Disse bindingene mellom nabomolekyler er grunnen til vannets uvanlig høye smelte- og kokepunkt. Til sammenlikning data for noen andre molekyler med samme antall (10) protoner og elektroner (10) i molekyltet :

Molekyl :	CH ₄	NH ₃	H ₂ O	HF	Ne
H-atomer	4	3	2	1	0
Smeltepunkt	- 184°	- 78°	0°	- 92°	- 249°
Kokepunkt	- 161°	- 33°	100°	19°	- 246°

Selv i væskeform har vannet delvis krystallinsk struktur p.g.a. disse hydrogenbindingene.

X.4 Hydratasjonsvann.

I en oppløsning vil alle ioner og alle ladede grupper, både positive og negative, omgi seg med et "hylster" av vannmolekyler. Omkring positive ioner og grupper er de orientert med oksygensiden inn, og omvendt omkring negative.

Ionediametre, målt i picometer (10^{-12} m)

Ioneslag	Li ⁺	Na ⁺	K ⁺	NH ₄ ⁺	Rb ⁺	Cs ⁺
Uten vannkappe	78	98	133	145	146	166
Med vannkappe	366	281	188	189	181	180

På grunn av dette hylsteret av hydratasjonsvann blir ionenes egen ladning delvis nøytralisert, slik at deres tilværelse som ioner blir stabilisert. Tiltrekningen mellom Na⁺ og Cl⁻ er 43 ganger mindre i vann enn i heksan (upolart løsningsmidd.)

Særlig sterk tiltrekning på vann over hydrofile kolloider (eks. gelatin), som sveller i vann.

X.5 Opptak av vann.

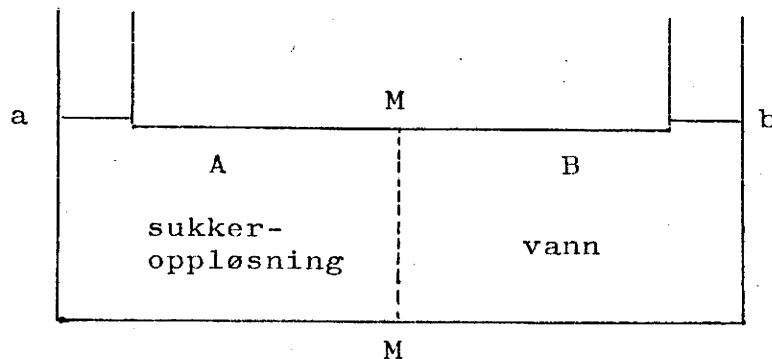
Vannets fordeling i biosfæren kan betraktes som resultat av en konkurransen i vannbindingsevne mellom alle levende og døde systemer. Det foregår en stadig vandring av vannmolekyler fra systemer med liten vannbindingsevne til andre med større.

Tre fysikalsk-kjemiske mekanismer dirigerer vannbevegelsene :

- a) Kapillarkrefter.
- b) Hydratasjonskrefter. Svelning = opptak av hydratasjonsvann med samtidig volumutvidelse. Imbibering = opptak av hydratasjonsvann uten volumendring.
- c) Osmose = diffusjon gjennom semipermeable membraner, som plantecellene er rikt utstyrt med (plasmalemma, tonoplast). Semipermeabel = delvis permeabel : slipper vann ganske lett igjennom, ioner noe vanskeligere, og holder store molekyler tilbake.

X.6 Osmotisk trykk, osmotisk likevekt og osmotisk potensial.

Osmotisk vannbevegelse kan illustreres ved et modellforsøk :



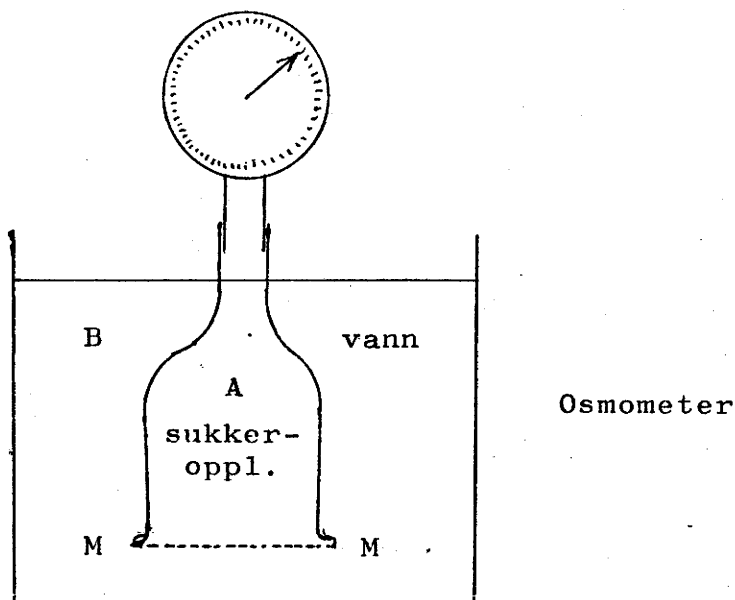
Siden vannkonsentrasjonen i A, C_A , er mindre enn vannkonsentrasjonen i B, C_B , må det til å begynne med diffundere et overskudd av vannmolekyler fra B til A gjennom den semipermeable membranen M-M. Væsknivået stiger ved a og synker ved b.

Det oppstår et osmotisk trykk i A. Vannmolekylene beveger seg fra B til A langs en negativ konsentrasjonsgradient ($C_A - C_B$).

Strengt tatt er det ikke forskjellen i vannkonsentrasjon som dirigerer den osmotiske vannbevegelsen, men forskjellen i kjemisk aktivitet ($a_A - a_B$) eller i kjemisk potensial ($\mu_A - \mu_B$).

På grunn av bindinger til de oppløste stoffene vil vannmolekylene bevegelsesfrihet i A bli sterkere redusert enn en skulle vente etter en ren konsentrasjonsberegning.

Vi tenker oss modellforsøket utført på en litt annen måte, med sukkeroppløsningen i et lukket kar A som er avgrenset med en semipermeabel membran fra vannet i karet B, som det er nedsenket i. A er forbundet med et manometer som er arrangert slik at volumet av væsken i A kan holdes konstant.



Det oppstår et trykk i A, på grunn av forskjellen i vannkonsentrasjon (vannaktivitet). Dette osmotiske trykket (P) øker inntil det har innstilt seg en osmotisk likevekt. Trykket øker vannmolekylenes energi i A, slik at det blir en større prosent som slipper igjennom når de støter mot membranen M-M.

Hvis membranen er absolutt semipermeabel (bare slipper vann igjennom) har vi et ideelt osmometer, hvor trykket P vil oppnå maksimal verdi.

Enhver oppløsning av uorganiske eller organiske stoffer har evne til å utvikle et osmotisk trykk når den:

- a) befinner seg innenfor en semipermeabel membran, og
- b) gjennom denne membranen står i kontakt med rent vann.

Det maksimaltrykket som oppløsningen ville kunne utvikle i et ideelt osmometer, kaller vi oppløsningens osmotiske potensial. Det betegnes her med O_p , fordi bokstaven O lett kan forveksles med tallet null.

X.7 Frysepunkts-nedsettelse, kokepunkts-forhøyelse
og damptrykkdepresjon.

Vannmolekylernes fordeling mellom de forskjellige systemene blir bestemt ved en balanse mellom kapillaritet, hydratasjon og osmose. Det dreier seg om bindinger som reduserer vannmolekylernes bevegelsesfrihet (fri energi). Disse bindingene virker inn på oppløsningens frysepunkt, kokepunkt og på vanddampens metningstrykk over oppløsningen.

- a) Frysepunktsdepresjon : frysepunktet senkes fordi alle bindingene hindrer vannmolekylene i å ordne seg i det regelmessige krystallgitteret som isstrukturen er betinget av (jfr. sjøvann/ferskvann).
- b) Kokepunktforhøyelse : oppløsningens kokepunkt forhøyes fordi bindingene bremser vannmolekylernes fri bevegelse og derfor gjør det vanskeligere for dem å komme seg opp fra væskeoverflaten. (Verken a) eller b) gir noe godt grunnlag for målinger med levende plantemateriale.)
- c) Damptrykkdepresjon. Når rent vann befinner seg på bunnen av et lukket kar, vil luften inne i karet etter hvert bli mettet med vanddamp. Vanddampens partialtrykk ved metning kalles metningstrykket som øker sterkt med temperaturen :

Vanddampens metningstrykk i mm Hg

0° C	-	4,58	20° C	-	17,54
5°	-	6,54	25°	-	23,76
10°	-	9,21	30°	-	31,82
15°	-	12,79	35°	-	42,18

Hvis væsken inneholder oppløste stoffer, blir vannmolekylene mer eller mindre fast tjoret til dem, slik at metningstrykket avtar. På grunn av denne sammenhengen kan vi bruke vanddampens metningsdefisit (= differensen mellom metningstrykket over rent vann og over oppløsningen ved samme temperatur), eller forskjellen i relativ fuktighet (= damptrykket over oppløsningen i prosent av damptrykket over rent vann av samme temperatur) som mål for oppløsningens osmotiske potensial.

Mol NaCl	Osmot.pot. atm	Osmot.pot. atm	Relativ fukt. %
0,1	3,8	1,32	99,9
0,2	7,6	6,7	99,5
0,3	11,4	13,4	99,0
0,6	22,8	26,9	98
1,0	38,0	54,4	96
2,0	72,0	140,5	90
4,0	130,0	475,6	70
Mettet LiCl, mettet	375,0 965,0	924,2 3070,3	50 10

De to tabellene ovenfor viser hvor langsomt den relative fuktighet over oppløsninger synker med stigende konsentrasjon og osmotisk potensial.

I sterkt fortynnete oppløsninger kan konsentrasjonen av oppløst stoff uten stor feil brukes som mål for det osmotiske potensialet. (For elektrolytter er det da antall ioner som teller.)

Da gjelder tilnærmet :

$$O_p = RT.C$$

hvor R er gasskonstanten, T den absolutte temperatur og C oppløsningens konsentrasjon. I mer konsentrerte løsninger er temperaturavhengigheten ikke så enkel (jfr. X.10).

X.8 Likevektsforholdene i en celle.

En plantecelle består av cellevegg, cytoplasma og vakuole. Celleveggen er et porøst flettverk av trådformete molekylbunter av diverse hydrofile kolloider. Her vil kapillarkrefter og hydratasjonskrefter gjøre seg sterkt gjeldende. Cytoplasmaet har et meget høyt kolloidinnhold, mens vakuolens celledsaft ofte er en ren oppløsning. Celledsaftens osmotiske potensial må da holde likevekt med vannbindingskreftene i cellevegg og cytoplasma. Vi kan derfor bruke celledsaftens osmotiske potensial (O_p) som karakteristikk av hele cellens vannbindingsevne. For lettvinthets skyld snakker en da ofte om cellens osmotiske potensial (men mener celledsaftens).

På grunn av likevektsforholdene i cellen må væsken i celleveggens kapillære hulrom inneholde oppløste stoffer i svakere konsentrasjon enn vakuolens celledsaft.

X.9 Turgortrykk, absorpsjonspotensial og osmotisk grunnlikning.

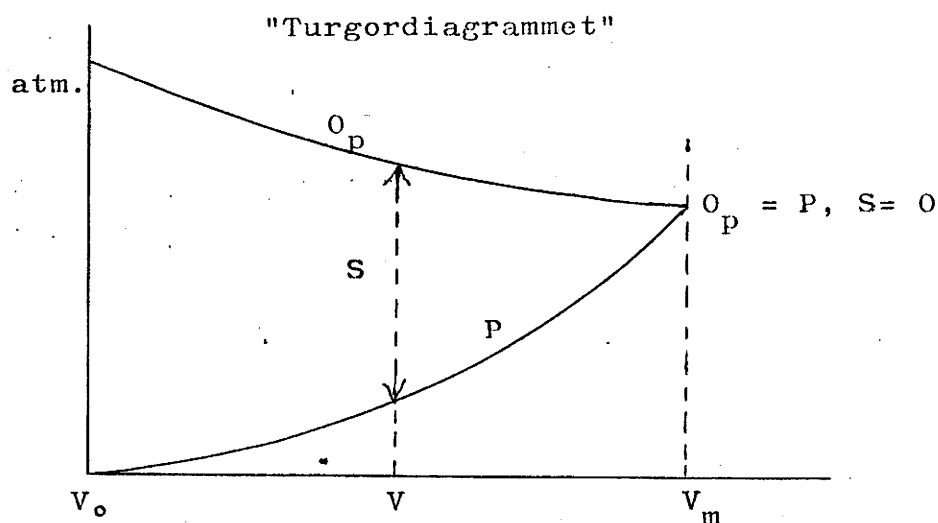
De fleste levende celler er saftspente, de har et hydrostatisk overtrykk i forhold til atmosfæretrykket. Dette overtrykket kalles turgortrykket eller bare turgor (P).

Trykk kan måles i atmosfærer eller i bar:

1 bar = 10^6 dyn/cm² = 0,987 atm = 750 mm Hg ved havets nivå.

1 atm = $1,013 \cdot 10^6$ dyn/cm² = 1,013 bar = 760 mm Hg - " -

I en celle med helt avslappet cellevegg er turgortrykket lik null, og volumet et minimum, V_0 . Det osmotiske potensialet er da maksimalt. Kommer en slik celle i vann, vil vann trenge inn i den, så turgortrykket øker. Samtidig øker også volumet på grunn av celleveggs elastisitet. Derved fortynnes celledsaften noe, og det osmotiske potensialet avtar. Prosessen fortsetter inntil turgortrykket holder de osmotiske kreftene (og andre vannbindingskrefter) i likevekt, slik at det pr. sek går like mye vann ut og inn av cellen. Nedenstående diagram ("turgordiagrammet") illustrerer forløpet :



O_p = osmotisk potensial, P = turgortrykk, V = volum,

V_0 = helt avslappet cellevegg, V_m = maksimal saftspenning.

S = "sugekraft" = absorpsjonspotensial.

I naturlig tilstand vil de fleste celler ha et volum V som ligger mellom V_0 (volumet ved turgortrykk null) og V_m (volumet ved maksimal saftspenning). Det osmotiske potensialet arbeider da på å trekke mer vann inn i cellen, mens turgortrykket arbeider på å presse vann ut av cellen. Differensen er et mål for cellens evne til å fortsette vannopptaket fra rent vann ved samme temperatur. Denne størrelsen kalles her cellens absorpsjonspotensial (S):

$$S = \frac{0}{p} - P \quad \begin{array}{l} \text{Den osmotiske} \\ \text{grunnlikning.} \end{array}$$

(Vannpotensialet er samme størrelse, men med motsatt fortegn : $\psi = -S$. I denne vannpotensial-terminologien har da også det osmotiske potensialet fått negativt fortegn.)

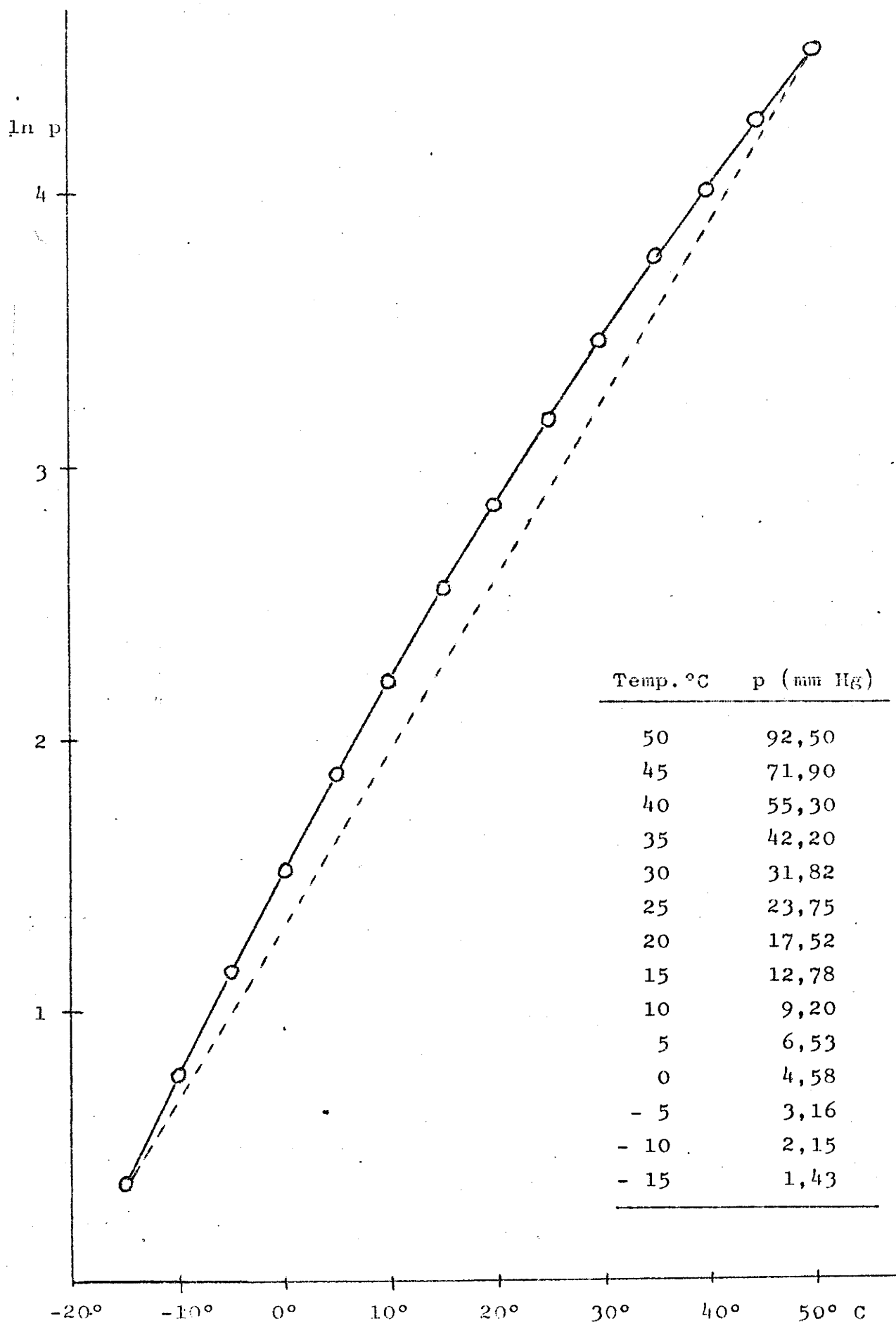
X.10 Temperaturfaktoren.

Når en har valgt å bruke som standard eller sammenlikningsgrunnlag rent vann med samme temperatur som det systemet en undersøker, kommer det av at sammenhengen mellom potensial og temperatur ikke er så enkel. For sterkt fortynnete løsninger er potensialet tilnærmet proporsjonalt med den absolutte temperatur (jfr. 10.7). Mer generelt kan vi bruke det kjemiske potensialet som en karakteristikk av vannmolekylenes energitilstand :

$$\mu = \mu_0 + RT \cdot \ln \frac{p}{p_0}$$

Her er μ_0 det kjemiske potensialet ved den standard-tilstanden en har valgt, R er gasskonstanten, T den absolutte temperatur, p er metningstrykket ved temperatur T , og p_0 metningstrykket ved standard-temperaturen.

Metningstrykket p øker med temperaturen, tilnærmet logaritmisk (se diagrammet på s. 92). Temperaturavhengigheten lar seg altså ikke uttrykke ved noen enkel formel som gjelder eksakt. Ved sammenlikning mellom systemer med ulik temperatur er det enklere å bygge på nøyaktige målinger av vandedampens metningstrykk ved ulike temperaturer enn på formler.



Vanndampens metningstrykk over rent vann øker tilnærmet logaritmisk med temperaturen. (Rett linje stiplet.)

X.11 Målemetoder.

Hovedprinsipp: plantematerialet sammenliknes med en serie oppløsninger med kjent konsentrasjon, osmotisk potensial og damptrykkdefisit. Man søker å finne den konsentrasjon som holder plantematerialet i likevekt (samme vannbindingsevne).

To typer av likevekt: diffusjonslikevekt i væskemiljø, eller damptrykklikevekt.

Prøver av plantematerialet kan legges i en serie oppløsninger med stigende konsentrasjon av et osmotisk aktivt stoff. Man bestemmer enten om plantematerialet endrer vekt eller volum, eller om oppløsningen endrer konsentrasjon (refraktometer).

Ved plasmolyseforsøk kan man bestemme cellenes (cellesaftens) osmotiske potensial ved grenseplasmolyse. Plasmolyse = celleinnholdet løser seg fra celleveggen.

Prøver av plantematerialet kan også plasseres i et lukket kar ved siden av små skåler e.l. med oppløsninger av stigende konsentrasjon. Karet står ved konstant temperatur inntil det har innstilt seg damptrykklikevekt.

Praktisk formål å undersøke hvordan plantene greier seg i jord med forskjellig struktur og vanninnhold, hva de tåler av vannunderskudd i forskjellige utviklingsfaser, og hvordan en best kan vurdere vanningsbehovet.

X.12 Nøkkel til annen terminologi.

NB!!! Dette avsnittet bør bare leses av studenter som kommer bort i annen terminologi enn den som er brukt her. Alle andre bør bla videre !!!

a) Osmotisk trykk og osmotisk potensial.

I eldre litteratur er det ikke skilt klart mellom det reelle osmotiske trykk som faktisk eksisterer i et osmotisk system som har kontakt med rent vann (= osmotisk trykk), og den evne er isolert osmotisk system har til å utvikle trykk dersom det bringes i kontakt med rent vann (potensielt osmotisk trykk = osmotisk potensial).

For å holde disse to tingene klart fra hverandre har senere forfattere brukt mange ulike betegnelser for den størrelsen som her er kalt cellens (cellesaftens) osmotiske potensial :

potensielt osmotisk trykk
 osmotisk konsentrasjon
 osmotisk potens
 osmotisk sugeverdi
 osmotisk verdi

Det er brukt omtrent like mange forskjellige bokstavsymboler, blant annet O, OC, OP, O.P., P, P_i, S_i, π og π* :

I den nye vannpotensial-terminologien er det osmotiske potentialet pr. definisjon negativt under normale forhold :

$$\psi_{\pi} = - O_p.$$

b) Turgortrykket.

Turgortrykket er det hydrostatiske trykket som celleinnholdet i en saftspent celle øver mot celleveggen. Den elastisk utspente celleveggen øver da et like stort mottrykk innover mot celleinnholdet = veggtrykket. En del forfattere bruker betegnelsen veggtrykk (W eller WP) istedenfor turgortrykk.

Vanlige bokstavbetegnelser for turgor har vært TP, P og T (det siste uheldig p.ga. forveksling med abs.temp.).

c) Absorpsjonspotensialet.

Størst rot omkring den størrelsen som her er kalt absorpsjonspotensialet (= osmotisk potensial minus turgor) :

sugekraft
 sugetrykk
 sugespenning
 osmotisk ekvivalent
 "enter tendency"
 diffusjonstrykk-defisit
 sorbans

Bokstavbetegnelser: S, Sz, S.P., E, DPD, og dessuten vannpotensialet $\psi = - S = - DPD$.

XI. FRØ OG FRØSPIRING

XI.1 Frø-anatomi.

Et frø består av frøskall, frøhvite og kimen = groen. Frøhviten triploid hos angiospermene, haploid hos gymnospermene. Eksempel hvetekorn = skallfrukt, sammenvokset frøskall og fruktskall.

Endospermen (= frøhviten) er et typisk lagringsvev. To typer av lagringsceller. Et lag med aleuronceller like under frøskallet (se fig. s. 96). Stappfulle med små aleuronkorn som består av protein (mest enzymprotein). Det indre av frøhviten er oppfylt av stivelsesceller (jodreaksjon: mørk blåfiolett farge). To størrelsesklasser av stivelseskorn hos hvete.

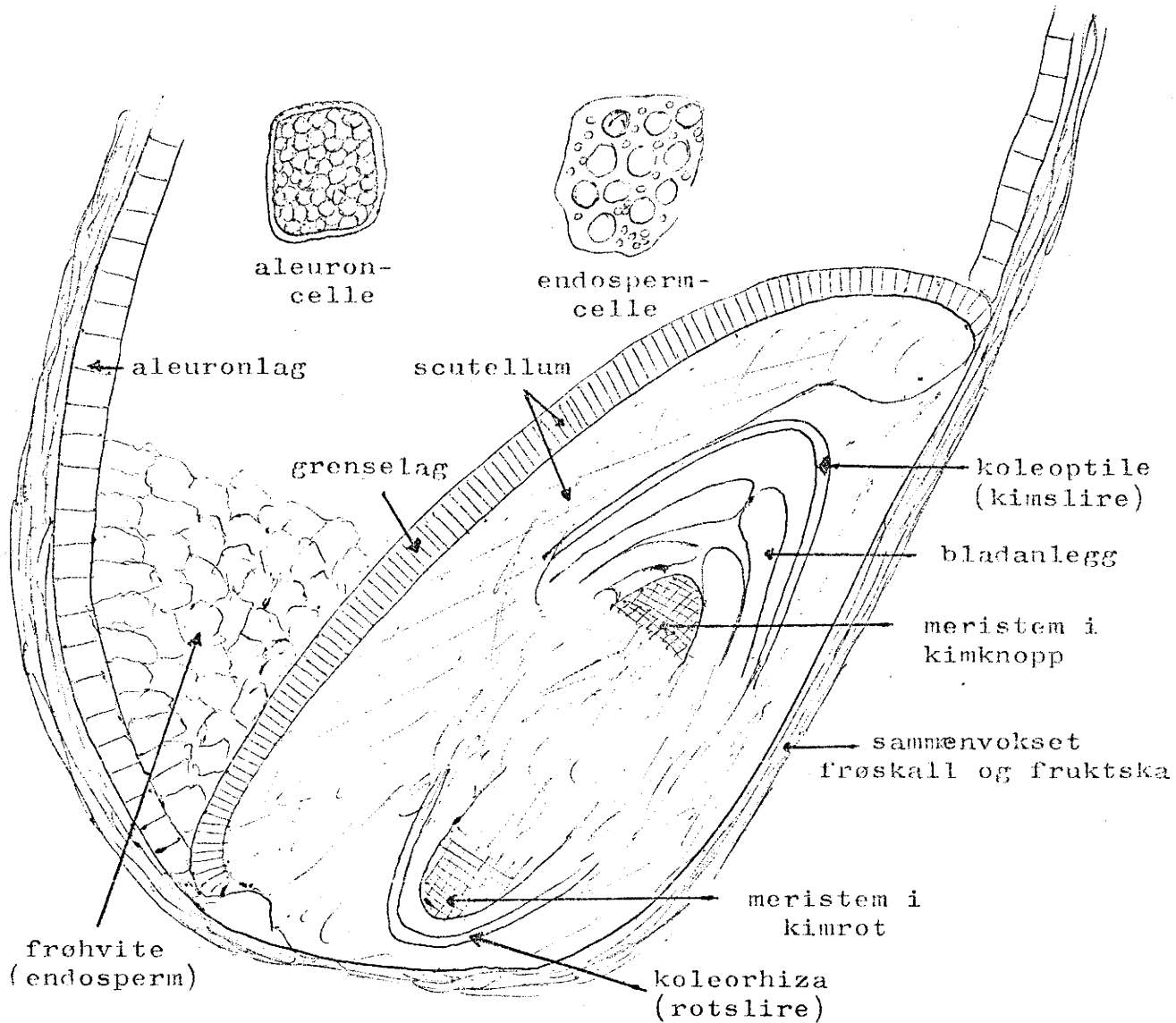
Embryo (= kimen) er et velutviklet plantefoster med anlegg til rot, stengel og blad. Frøbladet er omdannet til et skjoldformet organ som avgrenser embryo fra resten av frøet, og som blir liggende på plass under spiringen. Grenselaget består av smale celler som er tett fylt med cytoplasma og spiller en viktig rolle under spiringen.

Koleorhiza og koleoptile er tynne slirer omkring rotknopp og skuddknopp. Rotspiss og skuddspiss er oppfylt av et meristem (= delingsvev), som består av små, tynnveggede cytoplasmafylte og delingsdyktige celler. (Plassering = toppmeristem.)

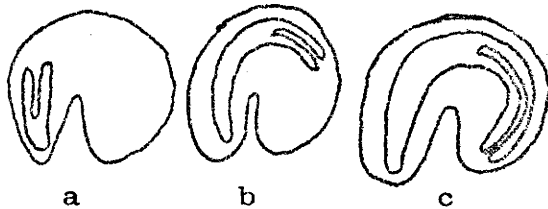
Kornproteinet kan skilles i flere fraksjoner på grunn av ulike løselighetsforhold: albumin + globulin = cytoplasmaproteiner, og gliadin + glutelin = lagringsproteiner, fattige på lysin.

XI.2 Frømodning, spiretreghet og frøhvile.

Frø kan ikke spire før embryo er ferdig differensiert. For å forstå variasjoner i spire-evne og spireforløp må en kjenne frøets forhistorie. Frømodningen er en sterkt temperatur-avhengig vekstfase (Q_{10} større enn 2).

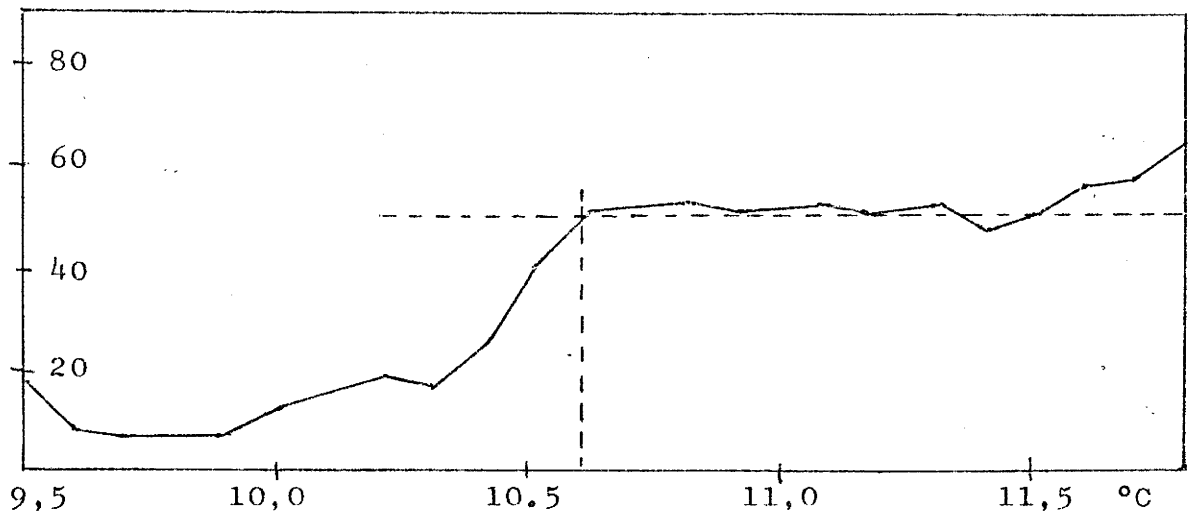


Hvetekorn: skjematisk riss av lengdesnitt gjennom basaldelen



Lerkespore : snitt av frø på ulike stadier av ettermodningen. a) Nyelig høstet, b) etter et par måneders lagring, c) spiremodent (10 mnd.).

Temperaturen avgjørende både for modning og ettermodning. Pionerundersøkelser av frømodningen hos furu utført av professor Oscar Hagem :



Frømodning hos furu i Norge. Abscisse = "sommertemperatur", temp.gjennomsnitt for juni-september. Ordinatt: spireprosent.

Dårlig frømodning ved sommertemperatur under 10,5°C, god modning over 10,6°.

Ugunstig temperatur under frømodningen kan få ettervirkning på frøplantenes vekst (dårlig start) :

Frøspiring hos klinte (*Agrostemma githago*)

Morplantens veksttemp.	10°	14°	17°	20°
Frøplantenes skuddlengde (20 d)	47,5 mm	129,5 mm	112,8 mm	83,3 mm

Når frøet ikke er ferdig differensiert ved modningen, må det gjennomgå en ettermodning. En slik spiretreghet kan være en livsviktig økologisk tilpasning til klimaforholdene. Blant treslagene kan asken trenge ca. $\frac{1}{2}$ år på å få fullført embryo-utviklingen. De fleste trenger bare noen uker, men det er stor variasjon (se fig., s.97, lerkespore).

Spiretreghet kan også skyldes en fysiologisk frøhvile.

Frøet spirer ikke, selv om embryo er ferdig differensiert og de ytre forholdene gunstige for spiring.

I litteraturen brukes ofte betegnelsen dvale (= dormancy) om en latenstilstand som er påtvunget frøet av miljøet, eksogent betinget hvile. En endogent betinget latenstilstand kalles da hvile (= rest). I norsk språkbruk er disse definisjonene uheldige.

Eksogen hvile : Frø trenger vann, varme og luft for å spire. Får de ikke gunstige miljøbetingelser, holder de seg i ro, i en eksogent betinget hviletilstand (eksogen= noe som skyldes ytre faktorer). Selv riskorn trenger en smule oksygen.

Endogen hvile kan skyldes mange forskjellige årsaker.

Frø med harde og impermeable frøskall kan ikke spire før frøskallet er nedbrutt. Jo lavere vanninnhold frøet har ved modningen, dess lenger kan det beholde spireevnen.

Hos en del erteblomstrede er frøfestet (hilum) utformet som en énvegsventil som slipper vanndamp ut i tørr luft. Frøskallet kan hindre vannopptak og/eller gassdiffusjon (oksygenmangel). Oksygenmangel kan føre til høy CO₂-konsentrasjon i frøet. Frøskall-hemningene er fysiologisk beslektet med eksogen hvile. miljøet kan være gunstig, men embryo kommer ikke i kontakt med det

Spirehemmende stoffer er ofte årsak til hvile. De kan sitte i frøskall eller fruktskall (eventuelt fruktkjøtt). Eks. tomat, eple og Citrusfrukter. Kumarin påvist som hemningsstoff.

Flyktige hemningsstoffer finnes også. I noen tilfelle kan frøspiringen hemmes av stoffer som skilles ut fra andre arter (nabo-konkurransen) :

Spiring av frø av åkersennep i svelningsvann av andre frøslag

Medium (svelningsv.)	Spireprosent etter 4 d.
Ledningsvann	82
Lin, svelningsvn.	74
Rug, hvete, -	38
Havre, -	24
Bygg, lusern,-	10

Nabovirkning = allelopati.

Hemningsfaktoren kan også være lokalisert i selve embryo-knoppen. Eks.: rogn og andre planter av rosefamilien. Ved dyrking av embryo fra slike frø i hvile utvikles bare puslete dvergplanter, tross gode vekstbetingelser.

XI.3 SPIREVILKÅR.

XI.3.1 Levealder.

Levealderen avhengig av frøstørrelsen (mengde opplagsnæring), av miljøforholdene (respirasjonsintensitet), og av genetiske faktorer. Store artsforskjeller. Rekord Nelumbo (vannlilje) ca. 1000 år.

Spireevnen kan prøves ved spireforsøk under standardiserte betingelser, eller ved fargereaksjon med tetrazolium-salter.

XI.3.2 Vann.

Alle frø inneholder store mengder av hydrofile kolloider (proteiner, stivelse, andre polysakkarider) som har meget stor vannbindingsevne (svelning). Eks. tørr stivelse med svelningspotensial 2-3000 atmosfærer.

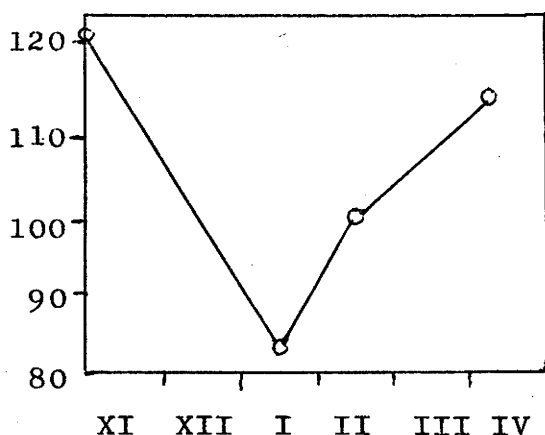
I frø likevekt mellom hydratasjon, osmose og kapillaritet, men en snakker likevel ofte om svelningspotensial, fordi det er svelningen av kolloidene som dominerer kvantitativt. Størst absorpsjonspotensial hos frø av xerofytter (= planter som vokser i tørre strøk). Eks. Broddfrø = *Xanthium pennsylvanicum*.

Vannopptak i frø av broddfrø

<u>Oppløsning</u>	<u>Osmotisk potensial</u>	<u>Vannopptak i prosent</u>
Rent vann	0,0	51,6
0,4 m NaCl	15,2	40,3
1,0 - -	38,0	26,7
2,0 - -	72,0	18,5
4,0 - -	130,0	11,8
Mettet -	375,0	6,4
- LiCl	965	- 0,3

Merk: Svelning av frø i en mettet oppløsning av koksalt!

Vannopptaket avhenger av cytoplasmamembranenes permeabilitet, som varierer med trykk og temperatur. Slike endringer i vannpermeabiliteten kan være medvirkende årsak til årsrytme i svelning og spiring. Eks. opiumsvalmuen :



Papaver somniferum
Årsrytme i svelningsevne,
tilsvarende i spireevne.
Abscisse: måned.
Ordinat: Vektøkning av frø
etter 12 timer i prosent
av startvekten.

XI.3.3 Temperatur.

Svelningshastigheten er noe avhengig av temperaturen. Alle diffusjonshastigheter øker med økende temperatur. Øket vannpermeabilitet kan også spille en rolle.

Svelningsforsøk med byggkorn

Svelnings- tid, timer	Vannopptak i prosent 10° C	20° C
12	22,5	28,8
24	31,0	37,8
48	40,1	49,0
72	46,3	54,0
96	49,8	58,6
120	54,0	60,8
144	57,0	61,4
192	62,7	62,8

Merk: Svelningen går først raskt, men slakker etter hvert. Høy temperatur gir forsprang, men svelningsmaksimum er det samme.

Vannopptak alene fører ikke alltid til spiring. Temperaturen må også være gunstig, verken for lav eller for høy. Temperatur-effekten kan karakteriseres ved de tre kardinaltemperaturene :

Minimum = så vidt målbar hastighet av vedkommende prosess.

Optimum = den temperatur som gir maksimal hastighet.

Maksimum = øvre grense før prosessen går i stå.

Noen kardinaltemperaturer for frøspiring

Art	Minimum	Optimum	Maksimum	
Løk	1 - 2	15	30	°C
Gulrot	4 - 5	22	30	-
Bygg	3 - 5	19-27	30-37	-
Lusern	3 - 5	31-37	37-44	-
Mais	8- 10	32-35	44-50	-
Agurk	16 - 19	31-37	44-50	-

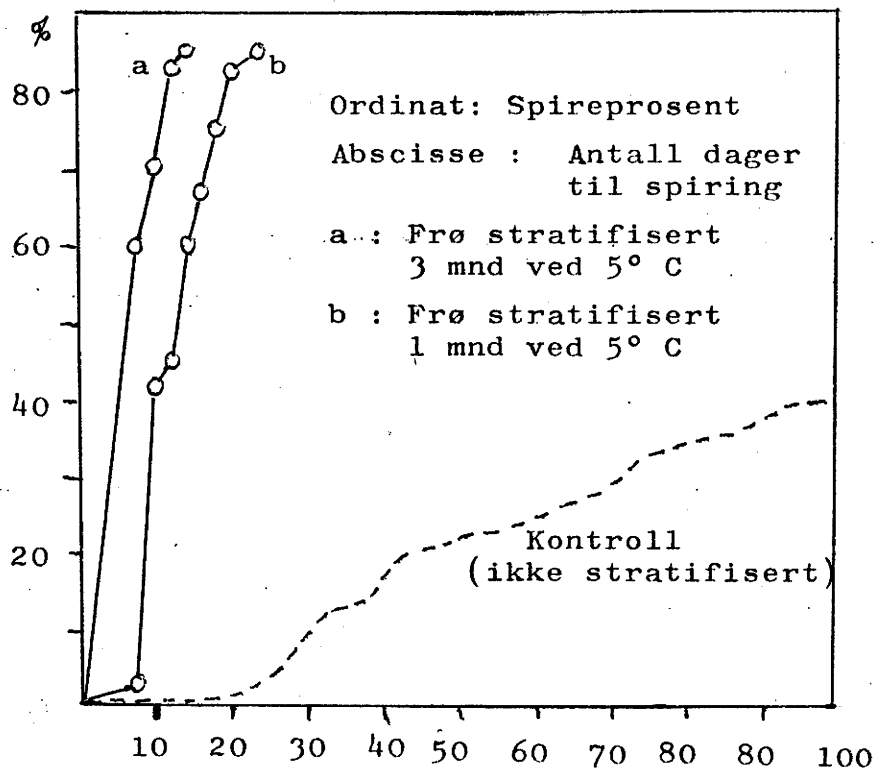
XI.3.4 Oksygen.

Spiring er en sterkt energikrevende prosess. Energibehovet må dekkes ved produksjon av ATP under respirasjon. Spiring er derfor generelt forbundet med relativt høy respirasjon.

XI.4 Bryting av frøhvile.

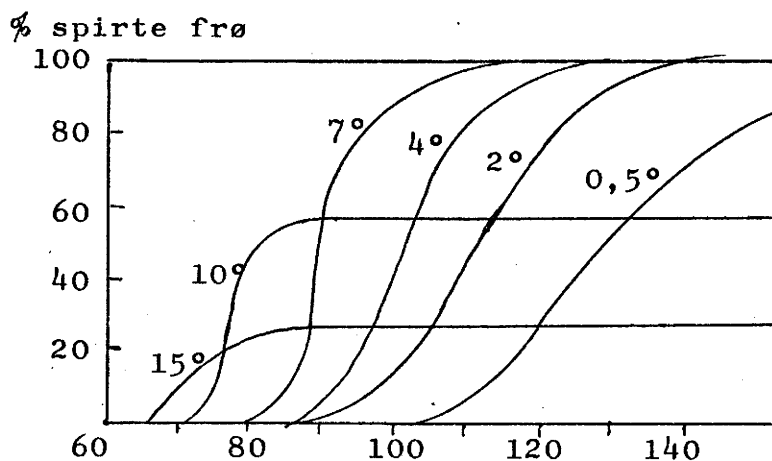
Hvis hvilen skyldes harde og/eller impermeable frøskall, kan frøskallet svekkes, mekanisk eller kjemisk (svovelsyre).

En fysiologisk bestemt embryohvile kan ofte brytes ved stratifisering : fuktig kulde i lengere tid (3-5° C). Eks:



Spireforsøk med Pinus taeda (Loblolly pine)

Hvis stratifiseringstemperaturen blir for lav, skjer det ingen ting. Kommer den for høyt, kan det bli induisert en sekundær hviletilstand. Se kurvene for 10 og 15° på diagrammet nedenfor :



Stratifiseringsforsøk med eplefrø (Rød Astrakan)

Abscisse: antall dager fra forsøket startet.
Alle frø lå de første 60 dagene ved + 2° C, og ble deretter overført til de temperaturene som er ført på spirekurvene.

I noen tilfelle kan frøhvilen også brytes ved kortvarig oppvarming til høy temperatur (60-70°).

Ellers kan kjemiske midler være effektive hvilebrytere. Eks. blåsyre, gjæring (tomat, agurk). Spesialtilfelle: Snylterotfrø (Orobanche) spirer bare i kontakt med røtter av en vertsplante.

XI.5 Respirasjonssubstrat og respirasjonskvotient.

XI.5.1 Målemetoder.

Spiringen er en vekstprosess som krever mye energi (ATP). Grønne blad 50-150 kal pr. g tørrvekt pr døgn, menneske med tungt kroppsarbeid 200, spirende frø og frøplanter ca. 600 kal pr. g tørrvekt pr. døgn.

Tre målbare størrelser karakteriserer respirasjonshastigheten: forbruk av oksygen, produksjon av CO₂, og vekttap.

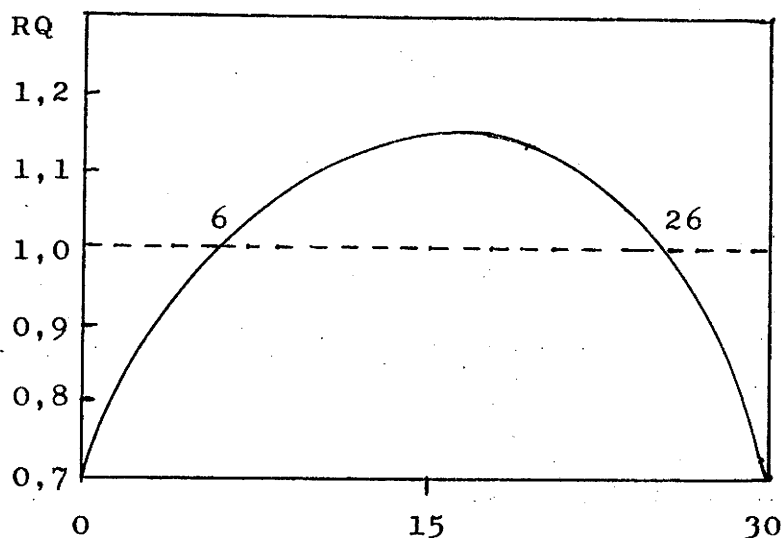
CO₂-bestemmelser gir størst nøyaktighet, fordi det blir størst prosentvis endring av CO₂-konsentrasjonen under respirasjon. En kan eventuelt lede CO₂-fri luft forbi spirende frø i en kolbe og bestemme CO₂-konsentrasjonen etter passasjen, enten

- ved absorpsjon i NaOH og titrering, eller
- ved absorpsjon i Ba(OH)₂, filtrering, tørking av bunnfallet og veining, eller
- ved måling av lysabsorpsjonen i infrarødt, etter at alt vann er fjernet.

Warburgmetoden bygger på manometrisk bestemmelse av endringer i lufttrykket i en lukket kolbe hvor planteprøven er innesperret ved siden av en absorpsjonsbrønn med lut. Trykkreduksjon er proporsjonal med oksygenforbruket (NB! Konstant temperatur). Når HCl tilsettes absorpsjonsvæsken til slutt, frigjøres den absorberte CO₂ som bestemmes ved trykkstigningen.

XI.5.2 Respirasjonskvotienten, RQ.

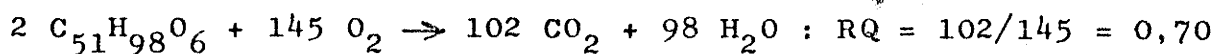
Definisjon: RQ = utskilt CO₂ : opptatt O₂. Kvantitative bestemmelser kan fortelle atskillig om spiringsprosessen. Ved normal respirasjon med karbohydrat som substrat må respirasjonskvotienten bli lik 1,0. Eks. på avvik :



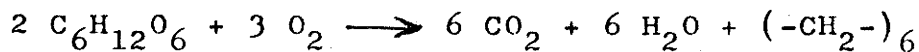
Endring av respirasjonskvotienten under frømodningen hos vanlig oljeplante (*Ricinus communis*)

Abscisse: Antall dager etter pollineringen. Tallene 6 og 26 angir fettprosenten i frøene på de to avmerkete tidspunkt.

Når fett tjener som respirasjonssubstrat blir RQ = ca. 0,7.



Når sukker reduseres til fett under frømodningen, blir de medvirkende dehydrogenasene oksydert, og forbruket av atmosfærisk oksygen tilsvarende mindre :

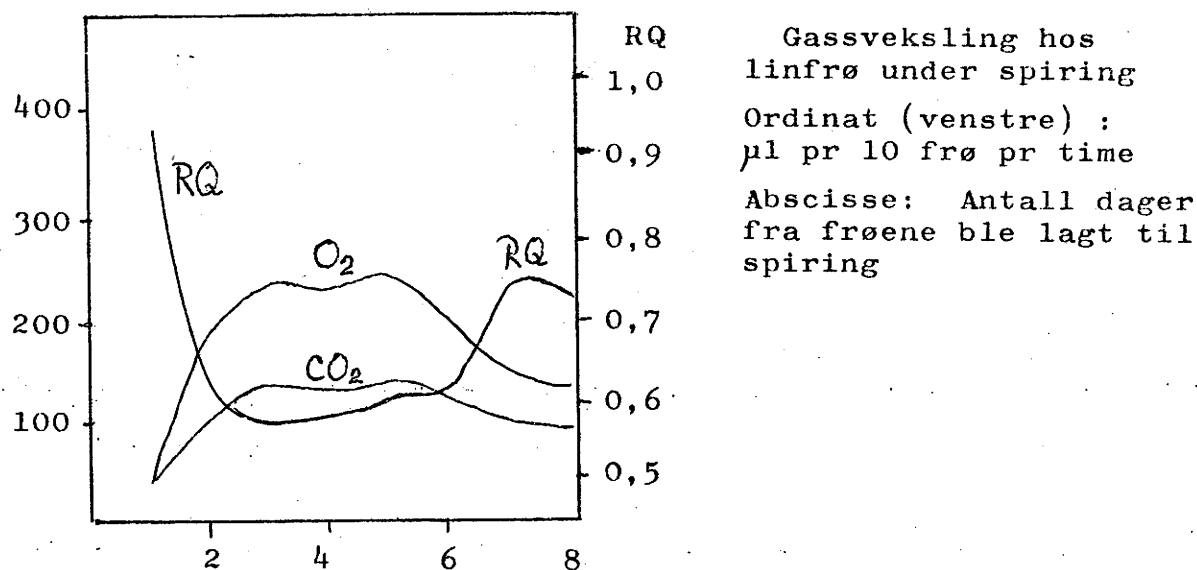


Fett som opplagsnæring er vanlig i frø :

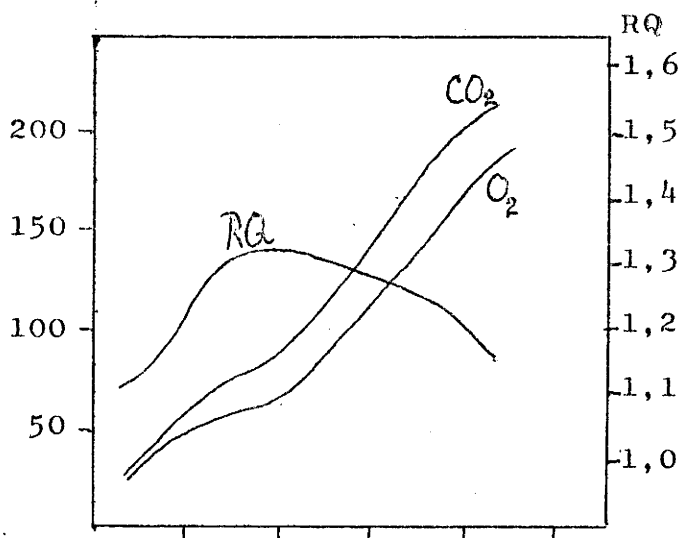
Opplagsnæring i frø (g pr. 100 g tørrvekt)

Karbohydrat	69	53	72	23	2	4	2
Fett	2	2	2	34	55	55	51
Protein	12	23	10	23	20	24	36
	Hvete	Ert	Bokhvete	Lin	Ricinus	Solsikke	Gresskar

Under spiringen av fettholdige frø må det omvendt kreves en ekstra porsjon O_2 for oksydasjon til karbohydrat som er det egentlige kjemiske substrat for glykolysen. Da blir RQ lav :



Til å begynne med er det et sterkt overforbruk av oksygen i forhold til mengden av utskilt CO_2 på grunn av oksydasjonen av fett til sukker. RQ synker til verdier under 0,6. Etter hvert vil forholdet mellom sukkerkonsentrasjon og fettkonsentrasjon stabiliseres, slik at det pr. time oksyderes like mye fett til sukker som det spaltes sukker under glykolysen. RQ vil da bli liggende omkring 0,7 eller litt over.



Gassveksling hos hvete-
korn under spiring

Ordinat (venstre) :
µl pr g pr time

Abscisse: Antall timer
fra frøene ble lagt
til spiring

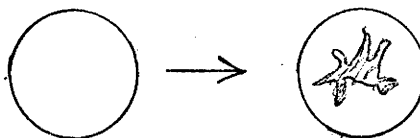
I et tilsvarende forsøk med hvetekorn viser RQ-kurven et helt annet forløp. Siden stivelse er opplagsnæring, skulle man ventet $RQ = 1,0$. Årsak til overvekten av CO_2 : etter god bløyting kan det bli vansker med oksygenforsyningen så lenge frøskallet er intakt. (Svak alkoholgjæring parallelt med respirasjonen.)

Ved ufullstendig oksydasjon med organiske syrer som mellomprodukt blir RQ mindre enn 1.

XI.6 Mobilisering av opplagsnæringen under hormokontroll.

XI.6.1 Amylasesyntese i aleuronlaget.

Enzymatisk nedbrytning av stivelse katalyseres av amylaser med assistanse av maltase. Det dannes korrosjons-sprekker i stivelseskornene :



Det er nesten ikke noe amylase i tørre frø, men etter svelling skjer det en kraftig amylasesyntese i aleuronlaget (bare når embryo og endosperm henger sammen). Konklusjon: Embryo lager små mengder av et hormon som diffunderer inn i endospermen og setter amylase-syntesen i gang.

XI.6.2 Plantehormoner : definisjon og gruppering.

Alle hormoner er organiske stoffer som forekommer i meget svake konsentrasjoner i cellene, men som kan ha svært stor innflytelse på utviklingsforløpet.

Regelen er at de ledes bort fra produksjonsstedet og utfolder sin virkning i andre celler eller organer.

Fire hovedgrupper av plantehormoner påvist til nå :

auxiner

gibberelliner

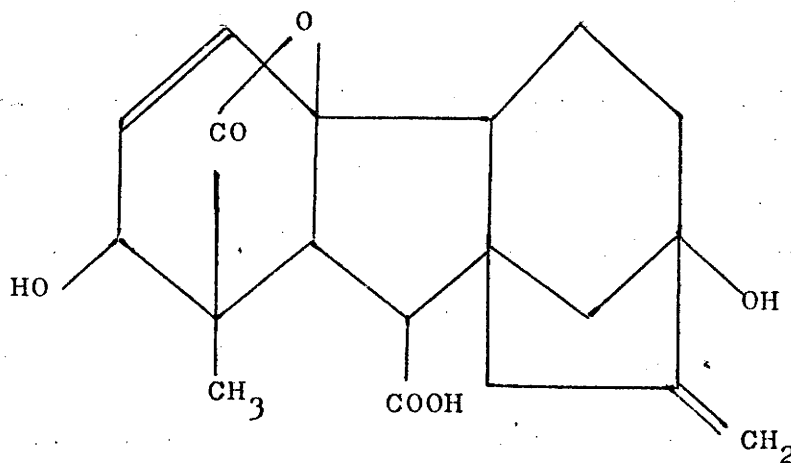
cytokininer

abscissiner

Mangfoldig virkning. Ofte samspill mellom ulike hormoner. Flere typer i hver gruppe. Ofte bundet til protein i aktiv form. Undertiden også bundet slik at de ingen virkning har. Mange av plantehormonene er nå sikkert kjemisk identifisert. Bare naturlig forekommende stoffer skal kalles hormoner, men syntetiske stoffer som likner mye på dem, kan undertiden ha like sterk effekt, eller til og med sterkere.

XI.6.3 Gibberellin.

Under frøspiringen er det gibberellin som fungerer som sendebud fra embryo til aleuronlaget og setter amylasesyntesen i gang.



Gibberellin A 3 =
Gibberellinsyre

Gibberellinenes oppdagelseshistorie startet i Japan. Først etter 1950 ble dette arbeidet kjent i Europa og U.S.A.

"Bakanæ"-syke på ris : abnorm lengdevækst, gulbleik farge, opp til 40 % avlingstap. SAWADA påviste 1912 en Fusarium-art som årsak. Omdøpt til Gibberella fujikuroi etter at fruktlegemer ble kjent. Senere påviste KUROSAWA at soppen utskiller et vekststimulerende stoff. Renframstilt i begynnelsen av 30-årene av en japansk forskergruppe og døpt gibberellin.

Etter 1950 ble det funnet dvergformer av mais og erter som reagerte meget ømfintlig på gibberellin : helt normal vekst. Gibberellin først påvist i blomsterplanter 1958 (bønnefrø). Nå kjenner man ca. 30 gibberelliner, alle med samme grunnskjelett i formelstrukturen.

Gibberellinene er ikke rene strekningsvekst-hormoner, som man først trodde. Gibberellin kan få hvilende frø og knoller til å spire, få knopper på hvilende trær til å skyte, sette i gang veksten av hvilende kambier, få vegetative planter til å blomstre, m.m.m. I flere tilfelle er det påvist samspill mellom gibberellin og auxin, og mellom gibberellin og abscissin.

I hvetekornet setter gibberellinet i gang amylasesyntese i aleuronlaget (gibberellinet produseres antakelig av cellene i grenselaget i scutellum og diffunderer inn i endospermen derfra), amylasene diffunderer tilbake innover i endospermen, stivelsen spaltes til sukker, sukkeret diffunderer gjennom scutellum til merist^emene i embryo, og spiringen begynner.

Kimrota kommer først ut og vokser nedover (positivt geotropisk), koleoptilen med kimstengelen kommer litt seinere og vokser oppover (negativt geotropisk). Koleoptilen er også positivt fototropisk: den bøyer seg mot lyset.

XI.7 Lys som spirefaktor via fytokromsystemet.

XI.7.1 Rødt lys (660 nm) kontra mørkerødt (730 nm).

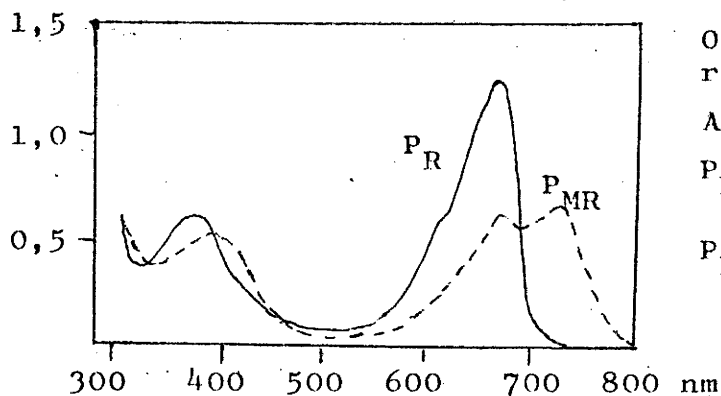
Noen frø trenger lys for å spire. Bare noen få min.s belysning er tilstrekkelig. Overraskende fra økologisk synspunkt. Problem: Hvordan oppfatter de lyssignalet? Grunnleggende undersøkelser av "Beltsville-gruppen" i U.S.A.

Spiring av salatfrø etter avvekslende belysning noen få minutter med rødt lys (R) og mørkerødt (MR)

Belysning	Spireprosent (20° C)
R	70
R + MR	6
R + MR + R	74
R + MR + R + MR	6
R + MR + R + MR + R	76
R + MR + R + MR + R + MR	7
R + MR + R + MR + R + MR + R	81
R + MR + R + MR + R + MR + R + MR	7

Den belysningen frøene har fått sist, bestemmer reaksjonen. Absorpsjonsmaksimum for det virksomme pigmentet skiftet mellom 660 nm og 730 nm ettersom belysningen skiftet :

Absorpsjonsspektre for fytokrom i frøplanter av havre



Ordinat: absorpsjon i relative enheter

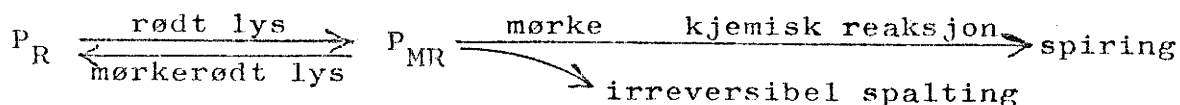
Abscisse: bølgelengde

P_R : Pigment med absorpsjonsmaksimum ved 660 nm

P_{MR} : Pigment m. absorpsjonsmaksimum ved 730 nm

660 nm ligger nær absorpsjonsmaksimum for klorofyll, hvilket kompliserer undersøkelsen, men det virksomme pigmentet i spiringsreaksjonene kunne ikke være klorofyll.

Pigmentet var også meget ustabil. Man antok som arbeidshypotese at det var samme fargestoff som opptrådte i to ulike modifikasjoner som kunne gå reversibelt over i hverandre: P_R med absorpsjonsmaksimum ved 660 nm går ved belysning med rødt lys over i P_{MR} som har absorpsjonsmaksimum ved 730 nm og ved belysning (med mørkerødt lys) omdannes til P_R :

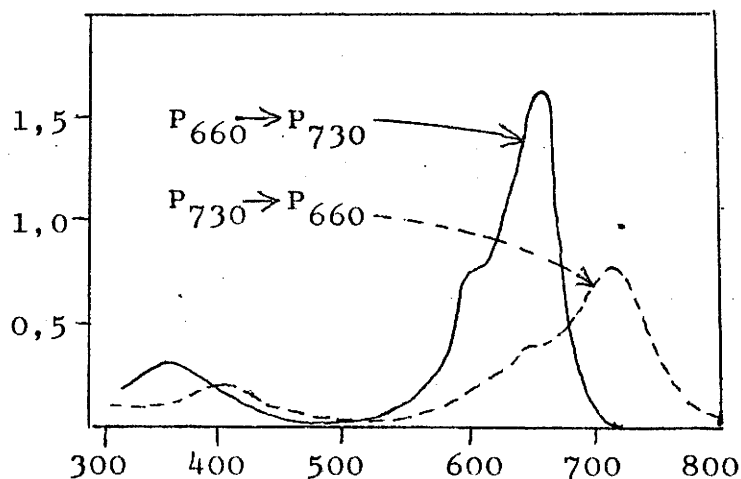


Absorpsjonsspektrene for P_R og P_{MR} griper over i hverandre. Ved konstant belysning vil det innstille seg en likevekt, avhengig av intensitet og bølgelengde. P_{MR} er den biokjemisk aktive formen. Selv 0,03 % av totalmengden kan ha effekt.

XI.7.2 FYTOKROM.

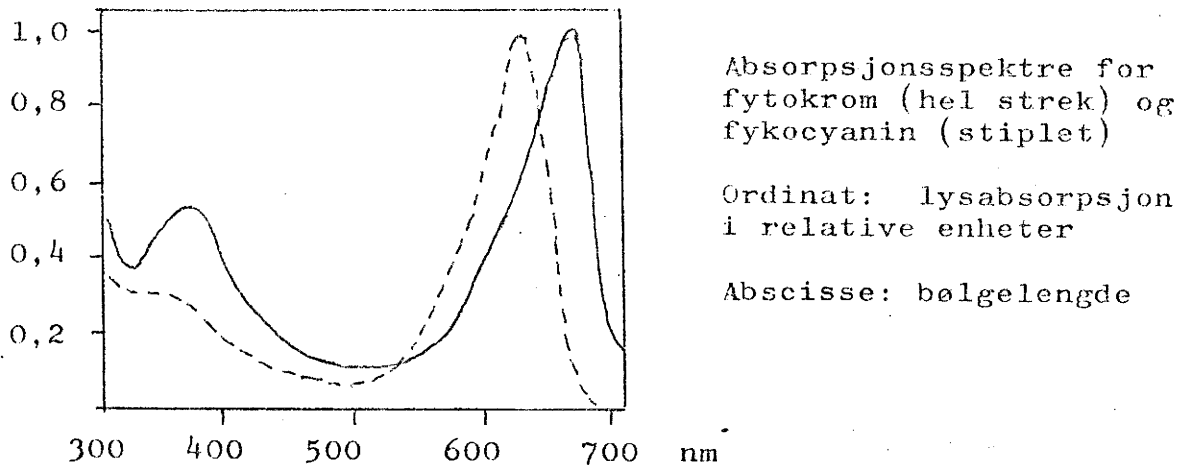
Pigmentet har vist seg å være et kromoproteid som har fått navnet fytochrom (= plantefarge). P_R har i oppløsning en svak blågrønn fargetone, mens P_{MR} er renere lysegrønn. Den reversible omdannelsen kan gjennomføres i oppløsning ved belysning avvekslende med rødt lys (660 nm) og mørkerødt (730 nm). Aksjons-spekteret for disse reaksjonene stemmer utmerket med absorpsjons-spektrene for de to modifikasjonene i levende materiale. Sammenlikn diagrammet nedenfor med det på s. 108.

Effekt
mol / Einstein

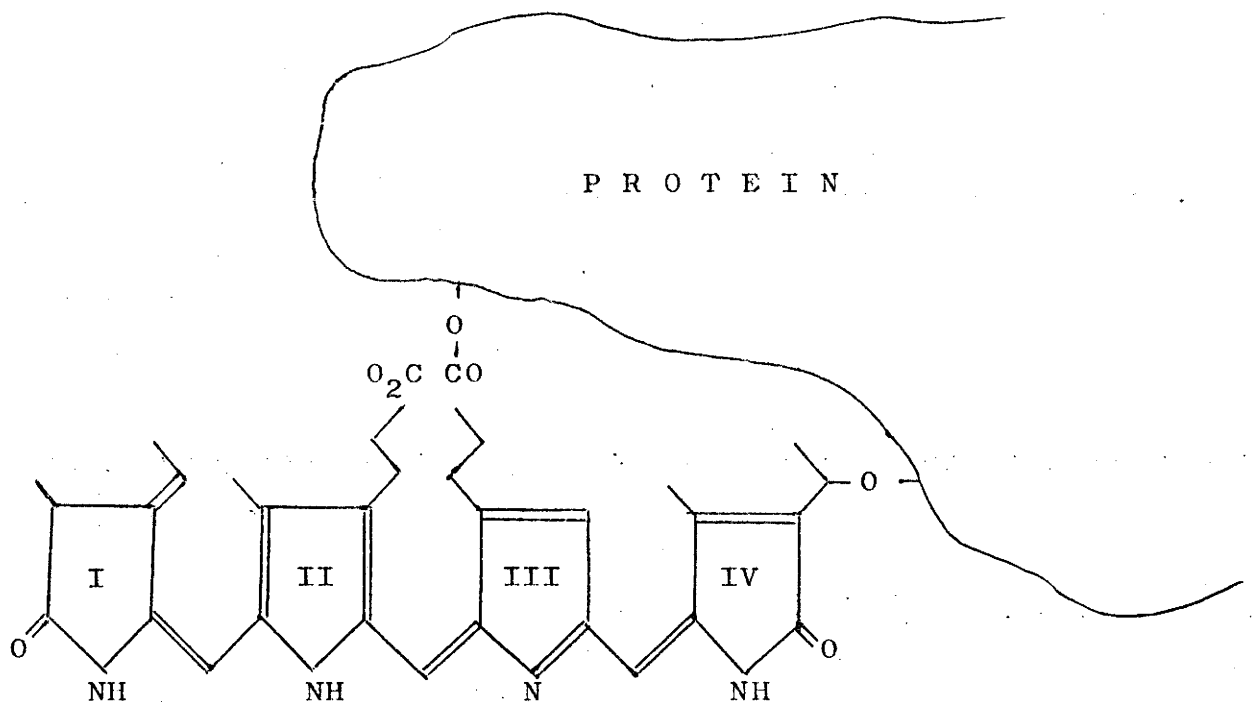


Aksjonsspektrum for den reversible fotokjemiske reaksjonen mellom P_R og P_{MR} i en fytochromopløsning

Sammenlikning av absorpsjonsspekteret for $P_R = P_{660}$ med spektrene for andre kromoproteider viste stor likhet med fotokjemisk aktive algefargestoffer av gruppen biliproteiner, f.eks. blågrønnalgenes fargestoff fykocyanin :



Med dette utgangspunkt lyktes det å bestemme strukturen for kromofor-gruppen, som består av fire pyrrolringer i serie :

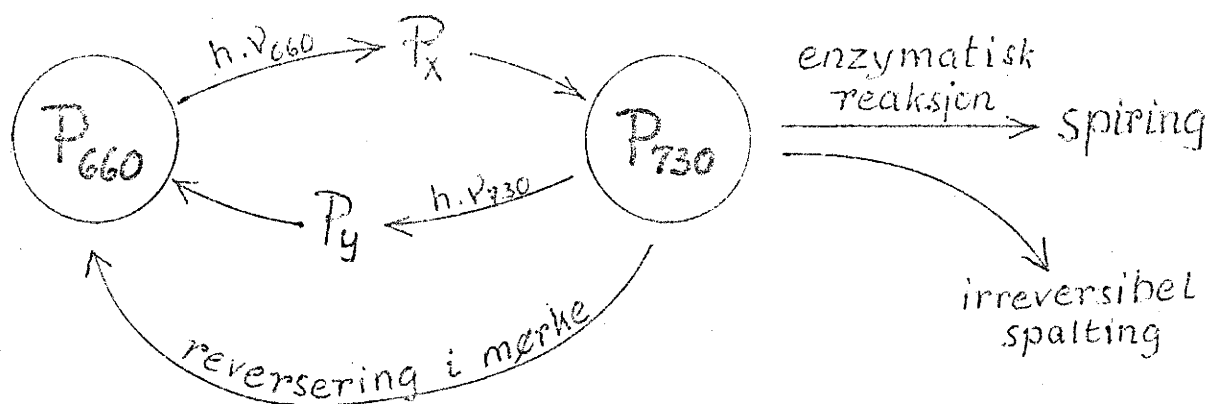


Sannsynlig struktur for fytokrom

(Sammenlikn med strukturene for klorofyller og cytokromer.)

De fotokjemiske omdanningene fra P_{660} til P_{730} og omvendt går for raskt til å være vanlige kjemiske reaksjoner. Sannsynligvis er det endringer i proteinstrukturen eller/og i bindingen mellom kromofor og protein.

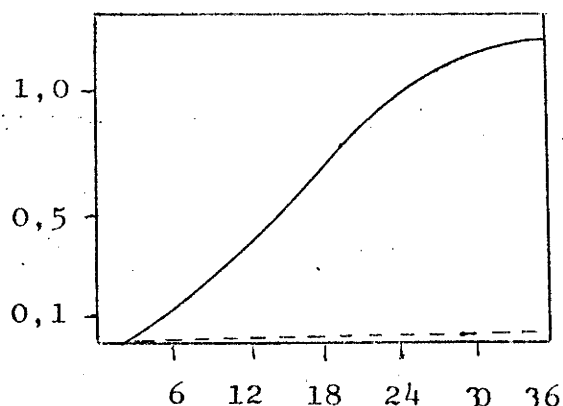
P_{730} , som er den biokjemisk aktive formen, har i mørke tre veier å velge mellom : a) enzymatisk reaksjon, b) irreversibel spalting, c) retur til P_{660} (langsom) :



XI.7.3 Andre fytokrom-reaksjoner.

Fytokromsystemet virker med i styringen av svært mange utviklingsprosesser hos blomsterplantene, blant annet i selve blomstrings-induksjonen. Hos langdagsplanter induseres blomstringen ved lang dag (kort natt), og omvendt hos kortdagsplanter ved kort dag (lang natt). Fytokromsystemet er ansvarlig for disse lysreaksjonene.

Det virker også med ved syntesen av antocyaniner, røde, blå og fiolette fargestoffer i celledaften, f.eks. i eplekall.



Antocyanin i frøplanter av sennep

Abscisse: antall timer fra start av belysningen

Ordinat: mengde antocyanin i relative enheter

Hel strek: belyst med rødt lys fra en lyskilde som ga likevekt mellom P_R og P_{MR} ved 2,5 % P_{MR}

Stiplet : kontroll i mørke

Av mere livsviktig betydning er oppbygningen av plastider, som hos frøplanter foregår under medvirkning av fytokromsystemet (selve plastidekroppen). Fargestoffene kommer til senere ved andre reaksjonssystemer.

Prosesser hvor lyset virker inn på plantenes morfologiske utvikling, kalles generelt fotomorfogeneser (= lysbetinget formdannelse). Fytokromsystemet deltar i de fleste.

Planter som vokser i absolutt mørke, blir unormalt lange, tynne, bleike og slappe, uten blad eller med sterkt reduserte blad : etiolering. Lys forhindrer etiolering, og denne lys-effekten formidles av fytokromsystemet. (Se fig.)

XI.7.4 Fytokromsystemets reaksjonsmåte.

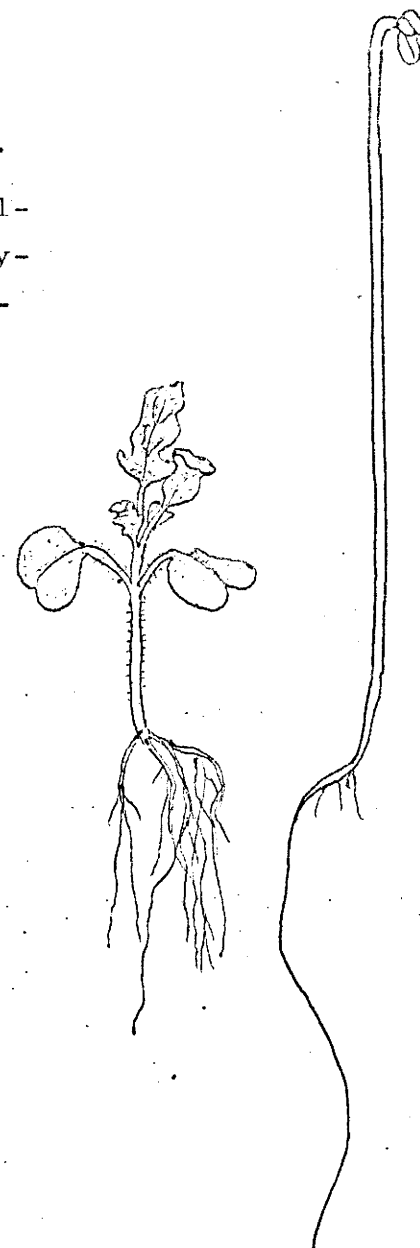
Man antar at P_{730} , som er den biokjemisk aktive formen av fytokrom, setter i gang diverse enzymatiske reaksjoner, men det har hittil ikke lyktes å identifisere noen av dem. Det er fremsatt to temmelig usikre arbeidshypoteser:

a) Forsøk i polarisert lys tyder på at fytokrom-molekylene er lokalisert i det ytterste cytoplasmalaget, kanskje i plasmalemma, og meget lovmessig orientert. Lysreaksjonen kan da tenkes å virke på cytoplasma-permeabiliteten, og dette kunne trekke andre reaksjoner etter.

b) Fytokromsystemet medvirker ved forskjellige enzymsynteser. Det er genene som styrer enzymsyntesene ved hjelp av budstikke-RNA. Fytokromsystemet kunne muligens ha noe med represjon og derepresjon av gener å gjøre.

Konklusjon: Presis kunnskap meget nær lik null.

Fig.: To like gamle og genetisk identiske frøplanter av sennep (*Sinapis alba*), den ene vokset i lys og den andre i fullstendig mørke, under samme forhold ellers.



XII. HAVREKOLEOPTILER OG AUXIN .

XII.1 Historikk.

XII.1.1 CHARLES DARWIN.

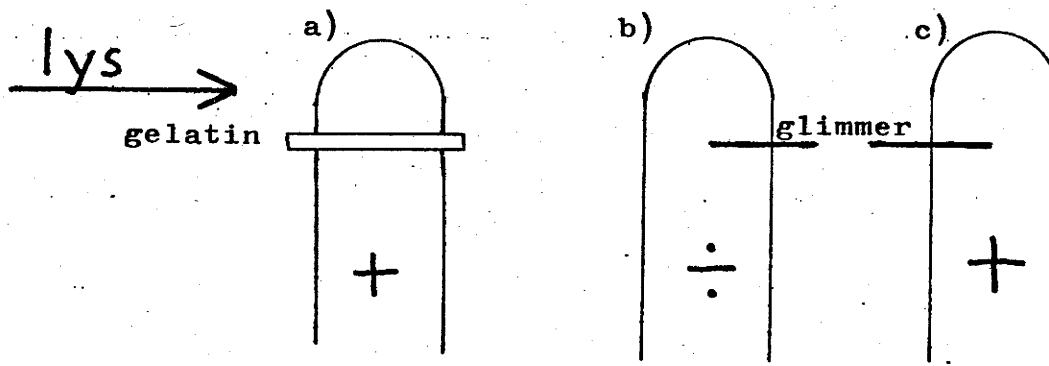
Ch. og F. Darwin 1880: The Power of Movement in Plants. - grunnleggende undersøkelser over plantenes fototropiske og geotropiske krumninger, med koleoptiler av kanarigras (*Phalaris canariensis*) og havre (*Avena sativa*) som viktigste forsøksobjekter. Dermed startet den utviklingen som har ført fram til de moderne plantevernmidlene.

Hovedkonklusjon: "Vi må derfor slutte at når frøplantene er utsatt for ensidig belysning, så blir en eller annen impuls overført fra den øvre til den nedre delen og fremkaller en krumning der. - Disse resultatene synes å innebære tilstedeværelsen av et eller annet stoff i den øvre delen, som blir påvirket av lys og som overfører lysvirkningen til den nedre delen."

Tropismer er generelt bevegelser hvis retning er bestemt av en ytre påvirkning. Positiv fototropisme er bøyninger mot lyset, og negativ fra lyset. Positiv geotropisme er bøyninger nedover mot jorden og negativ bøyninger oppover, fra jorden.

XII.1.2 BOYSEN JENSEN.

Dansk plantefysiolog ved Universitetet i København førte Darwins undersøkelser videre :



Tre forsøkstyper fra Boysen Jensens arbeider.

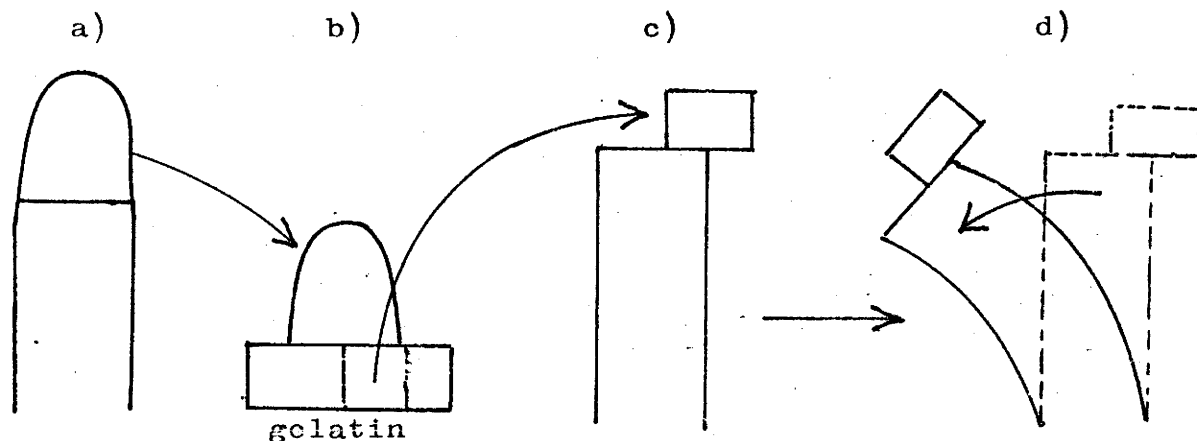
+ : krumning mot lyset, ÷ : ingen reaksjon.

Konklusjon: krumningsreaksjonen skyldes et stoff som vandrer ned fra spissen på baksiden av koleoptilen og fremkaller en krumningsreaksjon.

Krumningen kommer i stand ved en vekstreaksjon : cellene på skyggesiden av koleoptilen vokser raskere enn cellene på lys-siden (ren strekningsvekst). Det ukjente stoffet kunne derfor defineres som et veksthormon.

XII.1.3 FRITZ WENT.

Ung hollandsk student i 1926 (sen^ere utvandret til U.S.A. og mest kjent for sin "fytotron"). Forsøkte å lokke veksthormonet ut av koleoptilen for å studere stabiliteten overfor lys :



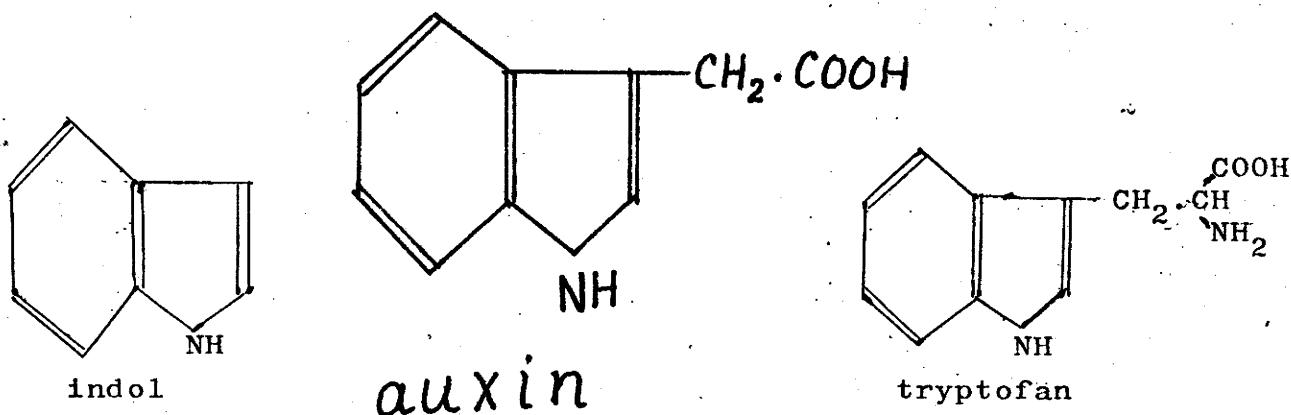
Kvantitativ metode : standardisering av alle forsøksbetingelser og nøyaktig måling av krumningen. Vendepunkt i veksthormon-forskningen.

Neste skritt: kjemisk isolasjon og konstitusjonsbestemmelse med sykehus-urin som råstoff (!)

XII.2 Auxin og auxiner.

XII.2.1 Naturlig forekommende auxiner.

Auxin = beta-indolyl-eddiksyre, syntese via tryptofan.



NB! Auxinet har vist seg å være et generelt utbredt vekst-hormon hos høyere planter (alle som er undersøkt).

UTEN AUXIN INGEN VEKST

Auxiner som gruppe er indolderivater og strukturbeslektede stoffer som kan øke lengdeveksten hos høyere planter. De av auxinene som er påvist i levende planter, kalles veksthormoner, andre syntetiske auxiner kalles vekstregulerende stoffer eller vekststoffer.

Påvist i plantevev, utenom auxinet selv :

Stoff	Sidekjede
Indol-3-acetaldehyd	- CH ₂ .CHO
Indol-3-acetonitril	- CH ₂ .CN
Indol-3-etanol	- CH ₂ .CH ₂ OH
Indol-3-pyrodruesyre	- CH ₂ .CO.COOH

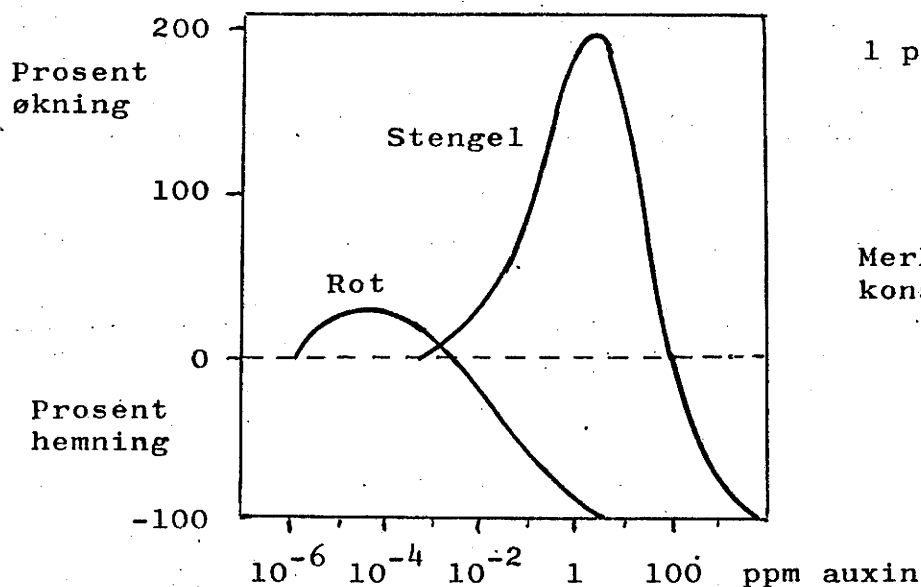
Sannsynligvis blir disse stoffene omdannet til β -indolyl-eddiksyre før de virker på veksten. Ellers tre ting å merke fra auxinkjemien:

- Auxinet blir lett ødelagt ved oksydasjon (auxin-oksydaser).
- Auxinet blir lett inaktivert ved kompleksdannelse.
- Auxinet kan også inaktiveres av diverse hemningsstoffer. En spesiell type kalles antiauxiner : inaktive struktur-analoge stoffer som "tar auxinets plass".

Alle biologiske effekter varierer med auxinkonsentrasjonen etter en optimumskurve. Både konsentrasjons-optimum og kurvefasongen avhenger av forsøksmateriale og forsøksbetingelser.

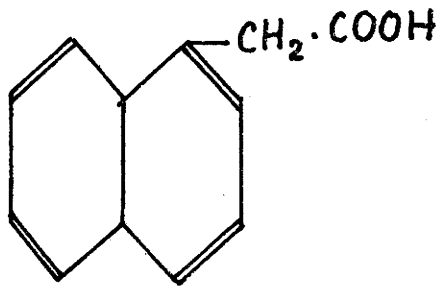
Eksempel :

Auxin-effekt på lengdevekst av stengel og rot.

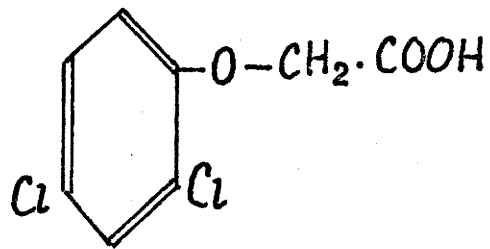


XII.2.2 Syntetiske auxin-analoger og herbicider.

Over 500 stoffer med auxinliknende struktur er prøvd i vekst-forsøk. Mange av dem har vist vekststimulerende effekter, iallfall overfor enkelte arter. To eksempler :



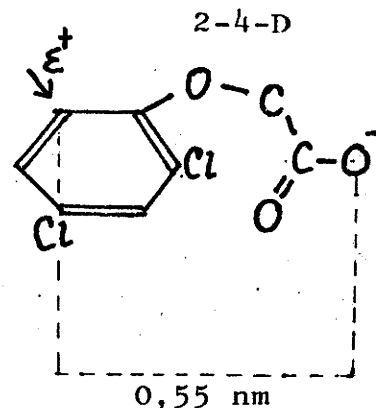
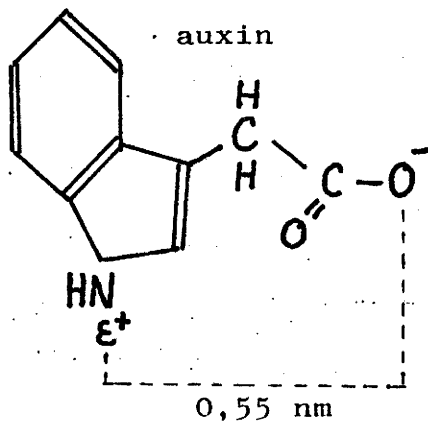
α-naftyl-eddiksyre



2-4-D
=2,4-dikloro-fenoksy-eddiksyre

2-4-D har hatt veldig betydning som plantevernmiddel. Ulempen er risiko for forgiftning av naturmiljøet.

Vilkåret for effektivitet er en ringstruktur med en sidekjede i en ganske bestemt stereometrisk fasong, og kanskje med en restladning på et av atomene i ringstrukturen i en avstand på 0,55 nm fra den negative ladningen på karboksylgruppen :

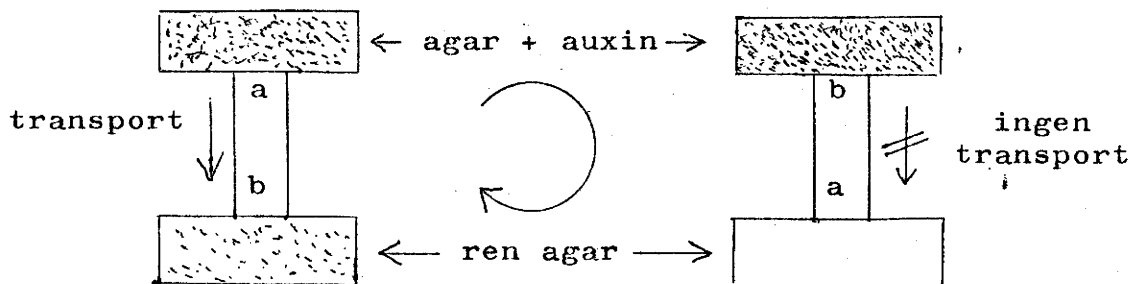


Man håpet at slike strukturanalyser skulle lede på sporet etter auxinets reaksjonspartner, men ingen har greid å oppspore den hittil.

Auxin-analogenes giftvirkning beror antakelig på at hele stoffskiftet kommer i ulage (jfr. optimumskurven). Kanskje er det cellekjernens styringsmekanisme som klikker. Syntesen av DNA og RNA kommer inn i galt spor, og dermed også syntesen av diverse enzymproteiner.

XII.3 Polar og lateral transport.

I koleoptilene ledes auxinet fra spissen nedover mot basis, ikke omvendt : polar transport :



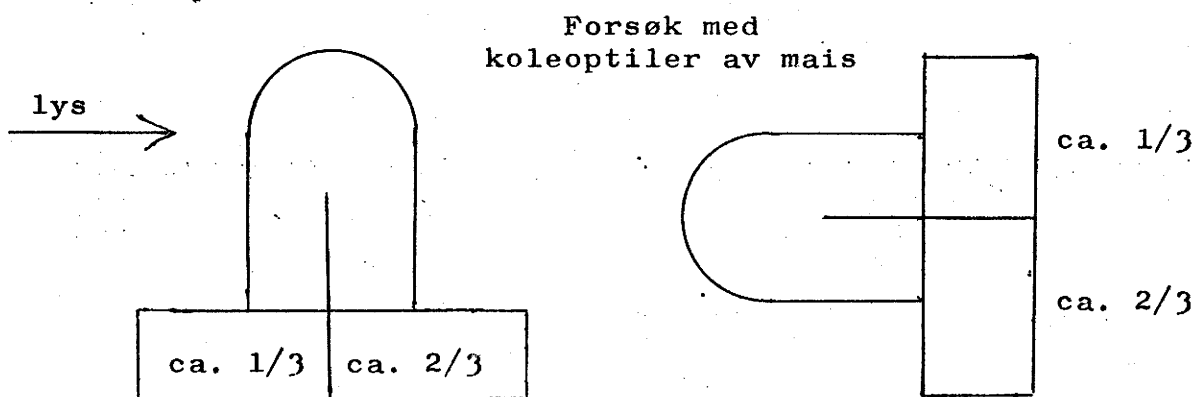
a-b koleoptilesylinder, til venstre i naturlig stilling, til høyre snudd opp ned. Ellers alt likt.

I frøet: Syntese antakelig sentralt i embryokroppen, transport oppover i inaktiv form, omdanning til aktivt auxin i koleoptilespissen, og derfra polar transport nedover igjen.

I eldre planter : Syntese i bladene, transport derfra i inaktiv form (bundet auxin), ut gjennom bladstilken, oppover til skuddknoppen, omdanning til aktivt auxin i toppmeristemet, og polar transport fra skuddspissen og nedover.

Transport fra celle til celle, ca. 1 cm pr time.

Både ved fototropiske og geotropiske reaksjoner oppstår det primært en konsentrasjonsforskjell mellom de to halvdelene av koleoptilen :



Det foregår tilsynelatende en lateral (sidelengs) transport av auxin som primær effekt av lys- eller tyngdepåvirkning. Samme effekt kunne også oppstå hvis lengdetransporten ble bremsset på forsiden (lyssiden) under fototropiske reaksjoner og på oversiden under geotropiske reaksjoner.

XII.4 Røtter.

Stengler og røtter reagerer motsatt, både overfor lys og tyngdekraft (meget hensiktsmessig). Dette henger sikkert sammen med forskjeller i optimumskonsentrasjon (se fig. s.115). Den naturlige auxinkonsentrasjonen i stengler er lavere enn optimum. Da vil veksten øke ved stigende konsentrasjon. Den naturlige auxinkonsentrasjonen i røtter er høyere enn vekstoptimum. Da må veksten avta ved stigende konsentrasjon.

Alle røtter som har evne til geotropisk reaksjon, har også statolittstivelse: nokså store stivelseskorn som skifter plass i cellene når røttene endrer stillingen. De er tyngre enn cytoplasmaet og synker ned mot den celleveggen som ligger lavest. Når røttene legges horisontalt, blir det ytterveggene i den nedre halvdel av koleoptilen, men innerveggene i den øvre halvdel. Dette kan bestemme reaksjonsmåten.

I røttene setter auxinet også i gang en produksjon av etylen ($\text{CH}_2=\text{CH}_2$) som virker veksthemmende. Dette kompliserer tolkingen av forsøkene. Ellers virker etylen sterkt stimulerende på fruktmodningen hos mange planter.

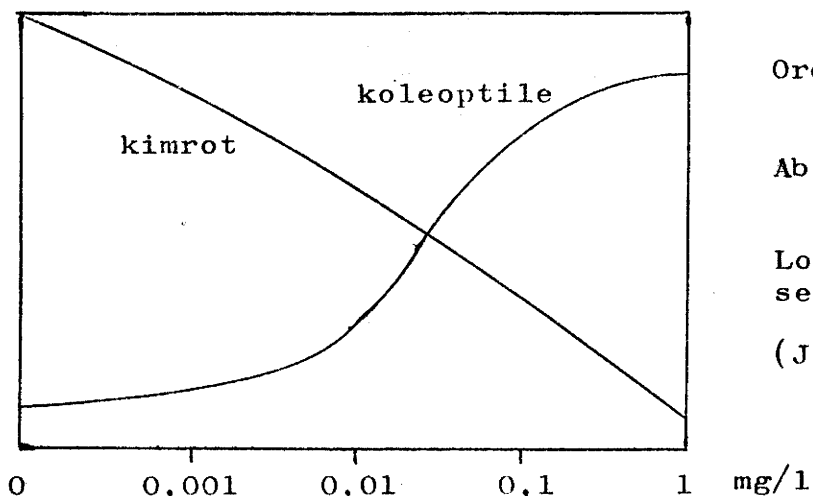
Røttenes vekst er helt avhengig av tilførsel fra skuddet, både av byggemateriale (karbohydrater etc.) og av vekststoffer. I tillegg til auxin trenger røttene ofte en tilførsel av forskjellige vitaminer. Stor artsforskjell :

Vitaminbehov for vekst av røtter

ART	Vitamin B ₁ = thiamin	Nikotin- syre	Vitamin B ₆ = pyridoksin
Lin	+	÷	÷
Ert Kløver Reddik	+	+	÷
Gulrot	+	÷	+
Tomat	+	(+)*	+
Solsikke	+	+	+

+ nødvendig for vekst, ÷ unødvendig, * sortsforskjeller

Frøplanter av havre

XII.5 Andre auxin-effekter.

Auxinet er ikke noe rent strekningsvekst-hormon, som man først trodde. Det virker blant annet også sterkt stimulerende på rotdanningen hos stiklinger. Når de nederste cm av en lignosestikling dyppes i en auxin-oppløsning eller smøres med en auxinpasta, begynner celledelinger i ferdig utviklede celler. Det dannes nye vekstpunkter (meristemer) som utvikles til rotanlegg og røtter.

Rotutviklingen kommer alltid fra den morfologiske basaldelen, selv om stiklingen snus opp ned. Polariteten er innebygd i skuddet, slik at auxinet alltid vil transporteres i den retningen som opprinnelig førte nedover til rota.

Dette er årsaken til den apikale dominans: Fra endeknoppen i toppskuddet, hvor auxinet dannes (settes fri), diffunderer det nedover. Sideknoppene blir da "behandlet" med en auxinkonsentrasjon som ligger så meget over vekstoptimum at de ikke skyter.

Den samme nedgående auxinstrømmen setter i gang tykkelsesveksten i kambiet (sevjelaget) om våren. Auxinet kan altså stimulere både delingsvekst og strekningsvekst.

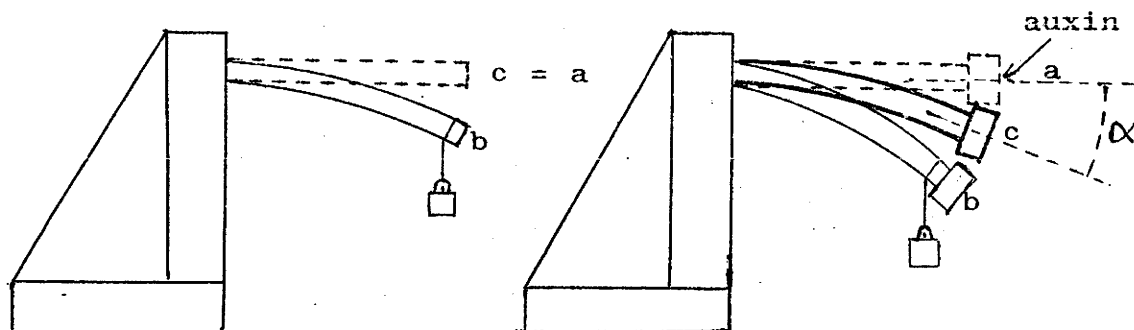
Når samme auxinmengde kan hemme sideknopper og stimulere kambiet, kommer det av at de forskjellige cellevev og organer har forskjellig vekstoptimum (se fig. øverst).

Auxinet virker i alminnelighet ikke på induksjonen av blomstring (unntak ananas), men det kan ha stor innflytelse på utviklingen av blomster og frukt. Eks.: Tynning av frukttrær ved for sterk blomstring. Induksjon av partenokarpi = utvikling av frukt uten befruktning.

XII.6 To hypoteser om virkningsmekanismen.

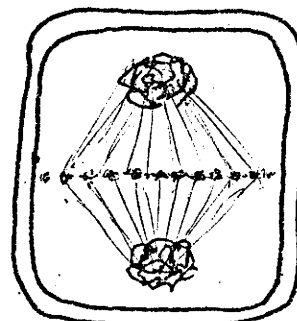
XII.6.1 Celleveggens plastisitet.

Strekningsvekst foregår ved at celleveggene utvider seg. Virkningen av tilført auxin kommer ofte så raskt at det tyder på en direkte reaksjon i selve veggsubstansen. Celleveggen har både elastisitet (reversibel utvidelse) og plastisitet (irreversibel utvidelse). Auxinet øker celleveggenes plastisitet. Dette kan påvises ved forsøk med vektbelastning av horisontalt fastspente koleoptilesylindre :



a = utgangsstilling, b = belastet, c = belastningen fjernet,
 α = varig plastisk krumning

Forklaring av denne effekten må bygge på kjennskap til celleveggens struktur og kjemiske komponenter. Ved celledelingen dannes det første anlegg til en ny vegg i kjernespindelens diametralplan ved at små klumper av veggsubstans på midten av spindeltrådene flyter sammen og danner midtlamellen i den nye mellomveggen, samtidig som kromosom-halvdelene samler seg til to nye "datterkjerner".



I neste fase trer Golgi-legemene i funksjon (se s. 8-9). Randsonen av de skålformede membranene svulmer opp og avsnører små blærer som vandrer ut mot den nydannede skillemembranen og tømmer innholdet ut mellom den og plasmalemma (fig. neste side).

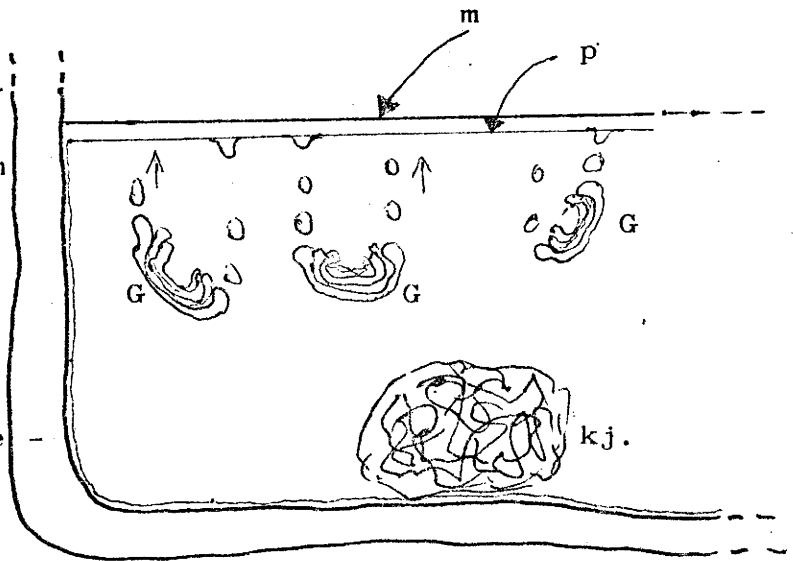
Utvikling av skille-
vegg etter deling.

m = skillemembran som
danner midtlamellen

p = plasmalemma

G = Golgi-legemer,
sterkt overdrevet
størrelse

kj. = nydannet celle-
kjerne



Det dannes etter hvert et tykkere og tykkere lag av Golgi-
substans mellom plasmalemma og den nye midtlamellen. Denne
Golgisubstansen består vesentlig av pektin (pektinsyre og
pektinstoffer). Dette er lange, sterkt hydrofile kjedemolekyler
med molekylvekt ca. 25.000 - 100.000. De er bygd opp av heksoser
(mest galaktose) og karboksylderivater av heksoser (mest galakt-
uronsyre).

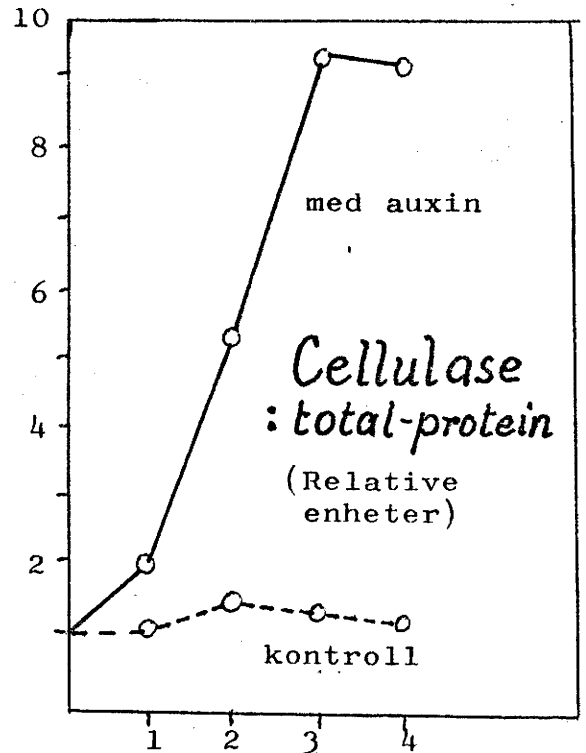
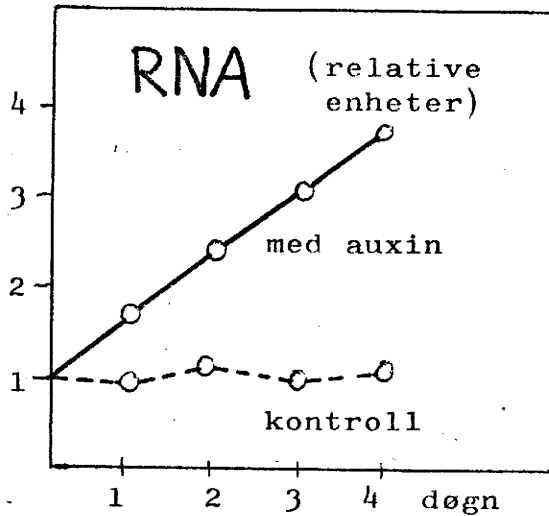
Pektinlaget danner en matriks for den nye skilleveggen som
blir fastere etter hvert ved syntese av hemicelluloser og
cellulose, som blir hovedbestanddelen av den ferdige veggen.
Denne syntesen besørgeres av små proteinkorn med syntese-enzymmer
som løsner fra plasmalemma og vandrer inn i pektin-matriksen.

Samtidig løsner den eldre delen av veggen i sammenføyningene
ved at bindinger mellom de forskjellige strukturstoffene brytes,
så veggen blir mere tøyelig og gir etter for turgortrykket.
Turgortrykket er den drivende kraft for celleutvidelsen. Under
utvidelsen må det naturligvis tas opp en vannmengde som svarer
til volumøkningen. Auxinets effekt skulle da bestå i å med-
virke til å bryte bindinger mellom de lange kjedemolekylene
som betinger fastheten i veggstrukturen.

XII.6.2 Enzymsynteser.

I siste fase av delingsprosessen blir ny veggsubstans leiret på,
sånn at veggen gjenvinner sin normale tykkelse. Syntesevirk-
somheten må altså bli kraftig stimulert av auxin.

Forsøk med korte stengel-seg-
menter av frøplanter
av erter (*Pisum sativum*,
var. Alaska)



Auxinet kunne virke ved å avdekke hvilende genkomplekser i cellekjernen (fraspalting av histon), slik at nye typer av budstikke-RNA ville bli syntetisert og gi nye instruksjoner om enzym-syntesen til ribosomene. At dette skjer, synes sikkert, men akkurat hvordan er det ingen som kan forklare.

XIII. VEGETATIV VEKST

XIII.1 Definisjon.

Vi vet alle hva vekst er. Definisjoner er egentlig unødvendige og ofte lite dekkende (eks.: irreversibel volumøkning). Vekstprosessen er et resultat av celledeling og cellestrekning. Under begge disse delprosessene skjer det en rask syntese av strukturstoffer.

Celledeling og cellestrekning (= utvidelse) går ikke alltid parallelt og er ofte morfologisk atskilt (eks. toppmeristemer). Det er fysiologisk og biokjemisk forskjellige prosesser. Det kan derfor være praktisk å skille mellom delingsvekst og strekningsvekst.

XIII.2 Delingsvekst og cytokininer.

XIII.2.1 Problemstilling.

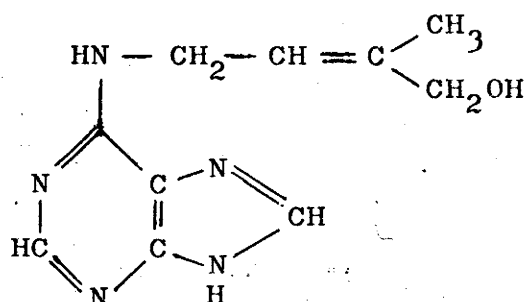
Hva kommer det av at en celle går i deling? I visse situasjoner kan fullt utvokste og tilsynelatende ferdig differensierte celler plutselig begynne å dele seg, f.eks. som reaksjon på såring.

Det indre av en potet består av lagringsvev. Hvis poteten skjæres over og får ligge en tid, begynner lagringscellene nærmest snittflaten å dele seg. Det dannes et helt nytt lag av sårkork. Spørsmålet om hvordan denne delingsveksten kommer i stand, ble først tatt opp av G.Haberlandt (1913). Han antok at det måtte være spesielle sårhormoner på ferde.

XIII.2.2 Oppdagelsen av cytokininer.

Plantevev kan dyrkes i steril kultur på liknende måte som mikro-organismer. Til å begynne med fikk man bare cellene til å holde seg i live, men uten delinger. Nærmest tilfeldig ble det oppdaget at en gjærsoppinfeksjon fremkalte celledeling. Det samme gjorde gjærekstrakter, uten levende gjær-celler.

Under videre prøver fant man at kokosmelk hadde en utpreget delingsstimulerende effekt. Kjemiske undersøkelser tydet på at det virksomme stoffet kunne være et nedbrytningsprodukt av nukleinsyrer. Et sterkt delingsstimulerende stoff ble isolert fra sildemelke. Etter at konstitusjonen var bestemt fikk det navnet kinetin. Det er ikke påvist i plantemateriale, men et meget nær beslektet delingshormon ble snart etter isolert fra maisfrø: zeatin (etter *Zea mays*).



ZEATIN

Zeatinet er et adenin-derivat (jfr. formel s. 18). Det er isolert flere delingshormoner med zeatinliknende struktur fra annet plantemateriale. De kalles cytokininer (= noe som setter celler i bevegelse. Som cytokinintest brukes vevskulturer av forskjellig materiale, f.eks. margvev fra tobakkplante-stengler, gulrotvev, vev fra sojaplanter etc. Hormonaktivitet er påvist ved konsentrasjoner helt ned til 10^{-11} M.

XIII.2.3 Cytokininer i organdifferensieringen.

Cytokininene kan ha innflytelse på svært mange andre fysiologiske prosesser utenom celledelingene, bl.a. på celledrekning (særlig i blad), på stoffskiftebalansen, blomstring, aldring, osv. I samspill med andre hormoner kan de virke bestemmende på organdifferensieringen.

Når små betar av et eller annet plantevev dyrkes sterilt på et passende næringssubstrat, dannes i første omgang en uregelmessig klump av udifferensierte celler, et kallus. Den videre utvikling av et sånt kallus bestemmes av hormonbalansen. Ved overvekt av auxin dannes røtter, ved overvekt av cytokinin dannes knopper som kan utvikle seg til fullstendige planter.

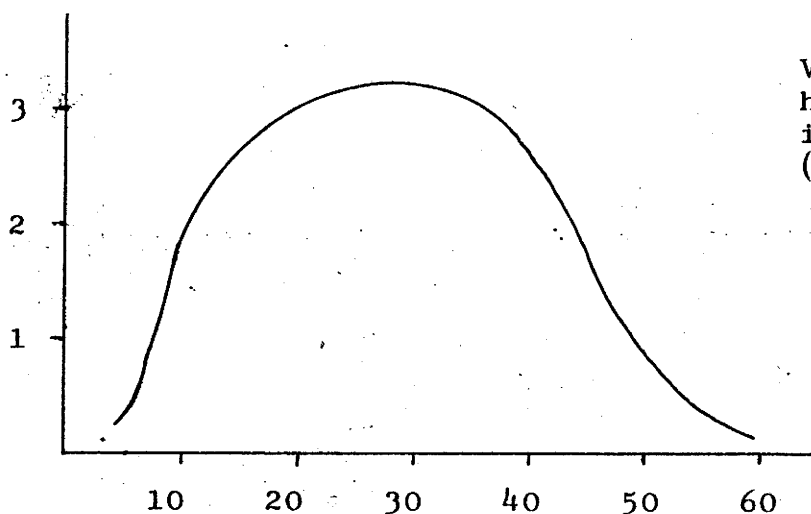
XIII.2.4 Cytokininenes virkemåte.

Cytokininene kan forandre cellenes skjebne ganske radikalt. Det tyder på at de griper inn på et strategisk punkt i selve styringsmekanismen. Dette bekreftes av den virkningen som er funnet på diverse enzymsynteser. Det er ikke en omlegning av synteseapparatet til helt nye enzyttyper som foregår, men mere en endring av mengdeforholdet mellom de enzymene som syntetiseres.

Biokjemiske undersøkelser har vist at cytokininene kan gå inn som bestanddeler av visse pendler-RNA-molekyler, og da i umiddelbart naboskap til det basetriumviratet som besørger tilkopling til budstikke-RNA under proteinsyntesen (se fig. s. 82). Det er bare ett cytokininmolekyl som går inn i hvert molekyl av tRNA. Disse og andre forsøk tyder på at cytokininet regulerer proteinsyntesen via tRNA-bindingene.

XIII.3 Vekstmålinger, vekstkurver og vekstformler.

Vekststudier ble drevet lenge før veksthormonene ble oppdaget. Det var da tidsforløpet av den synlige veksten man var opptatt av, dvs. strekningsveksten, og miljøfaktorenes innflytelse på den. Veksten følger et mønster som kalles vekstens store periode. Den begynner langsomt, øker på til maksimal hastighet etter hvert, og dabber så av igjen inntil den stopper helt :

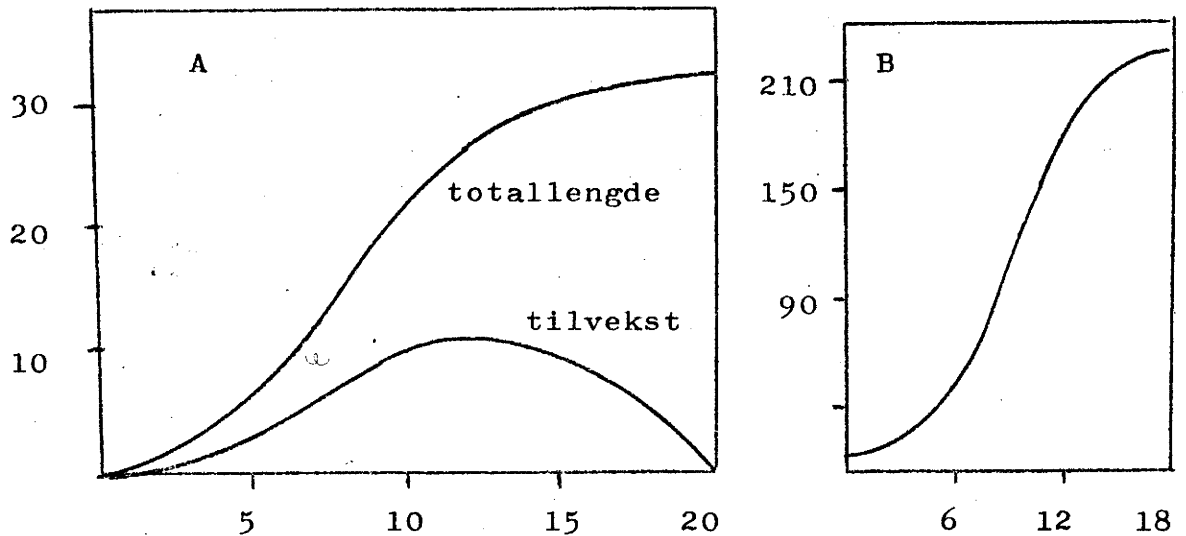


Veksten av toppskudd hos gran på Hirkjølen i Gudbrandsdalen (etter E.Mork)

Ordinat: % tilvekst pr. døgn

Abscisse: alder i døgn

Veksten registrert på dager med middeltemperatur 18° C for de 6 varmeste timene på dagen.



A : Typiske vekstkurver for stengel. Abscisse, veksttid i døgn. Ordinatt, mm lengde og tilvekst pr. døgn.

B : Bladvekst hos agurk. Abscisse, veksttid i døgn. Ordinatt, bladareal i cm^2 .

Veksten kan karakteriseres både ved tilvekstkurver og ved kurver som viser hvordan totalstørrelsen øker (lengde, vekt, flateinnhold, diameter, etc.). Hvis de ytre forholdene er noenlunde konstante, får totalvekst-kurvene en karakteristisk form ("S-kurve

Slike kurver kan ofte beskrives meget bra ved en eksponensial-funksjon. Det er lagt mye arbeid i utvikling av vekstformler som alle bygger på dette. Et eksempel :

$$dg/dt = K.g.(G - g)$$

g er den størrelsen som måles og G den maksimumsverdi den får når veksten er avsluttet, K er en konstant og t tiden. En antar altså at veksthastigheten dg/dt er proporsjonal med størrelsen av g til enhver tid, og også med det som ennå mangler på maksimalstørrelsen. Ved integrasjon får man vekstformelen :

$$g = \frac{G}{1 + a.e^{-kt}}$$

Her er e grunntallet i det naturlige logaritmesystemet, og a og k er konstanter. Slike formler kan stemme godt, både for lengde- og flatevekst, og f.eks. for veksten av antall individer i en populasjon (eks. s. 127).

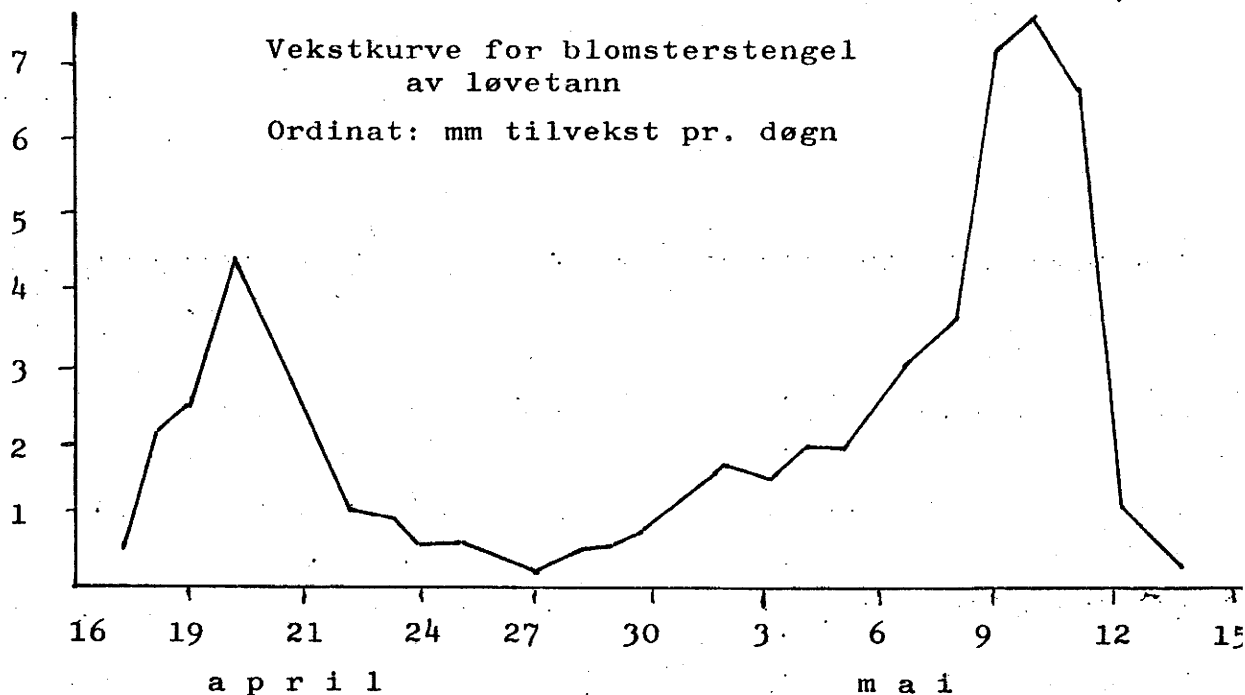
Befolkningstilvekst i U.S.A. (mill.)

$$N = \frac{197\,273\,000}{1 + e^{-0,03134 \cdot (t - 1913,25)}}$$

(1913,25 = 1.april 1914, t= tid i år)

År	Telling	Beregnet	År	Telling	Beregnet
1790	3,9	3,9	1870	38,7	39,4
1800	5,3	5,3	1880	50,3	50,2
1810	7,2	7,2	1890	63,1	62,8
1820	9,6	9,8	1900	76,1	76,9
1830	12,9	13,1	1910	92,3	92,0
1840	17,1	17,5	1920	106,5	109,4
1850	23,2	23,2	1930	123,2	123,9
1860.	31,5	30,4			

I mange tilfelle kan det registreres vekstforløp som ikke rimer med noen formel. Eks.: veksten av blomsterstengler av hestehov og løvetann, som stopper mens blomsten er fullt utsprunget :



Alle vekstforløp står under hormonkontroll, men samspillet mellom auxiner, gibberelliner, cytokininer og abscissiner er ikke lett å få kartlagt nøyaktig.

XIII.4 Morfologisk og anatomisk differensiering.

XIII.4.1 Cellevev.

Et cellevev kan defineres som en sammenhengende gruppe celler med ensartet form og funksjon.

Homogene cellevev består av samme slags celler, mens heterogene cellevev består av flere ulike celletyper.

Alle cellevev stammer fra delingsvev = meristemer. En skiller mellom primære og sekundære meristemer. Primære meristemer er i aktivitet allerede under frøspiringen. Sekundære meristemer (= kambier) oppstår på seinere tidspunkt ved at utvokste, hvilende celler starter ny delingsvekst. Alle cellevev som stammer fra primære meristemer, kalles primære cellevev, mens de som stammer fra kambier kalles sekundære cellevev.

En regner med fem hovedtyper av cellevev hos blomsterplantene :

- | | |
|-------------------------------------|---------------------|
| 1) <u>Meristemer</u> (= delingsvev) | 3) <u>Hudvev</u> |
| 2) <u>Parenkymer</u> (= grunnvev) | 4) <u>Styrkevev</u> |
| 5) <u>Ledningsvev</u> | |

Meristemene består av små, tynnveggete celler som er tett fylt med protoplasma og nesten uten vakuoler.

Parenkymene består av enkelt bygde celler. De er levende, ofte rundaktige, eskeformete eller sylindriske, ikke særlig lange, nokså tynnveggete, og med stor, sentral vakuole.

Hudvevet er nokså ulikt utformet hos yngre og eldre plantedeler. Det ytterste cellelaget i unge plantedeler kalles epidermis. Det består av eskeformete celler med tykk yttervegg. De slutter tett sammen og er på utsiden dekket av en kutikula, et tynt lag av et voksaktig stoff som kalles kutin. Det kan også være tykkere vokslag og/eller behåring utenpå. Undertiden kan det nest ytterste cellelaget, hypodermis, også være utformet som hudvev. Sekundære hudvev består som regel mest av kork.

Styrkevevet består av særlig tykkveggete celler som hjelper til å stive opp plantene. Det er i stengler gjerne plassert perifert (bøyningsfasthet), men i røtter aksialt (strekkestyrke).

Ledningsvevet er et utpreget heterogent vev. Egentlig er det to typer av ledningsvev med forskjellig struktur og funksjon :

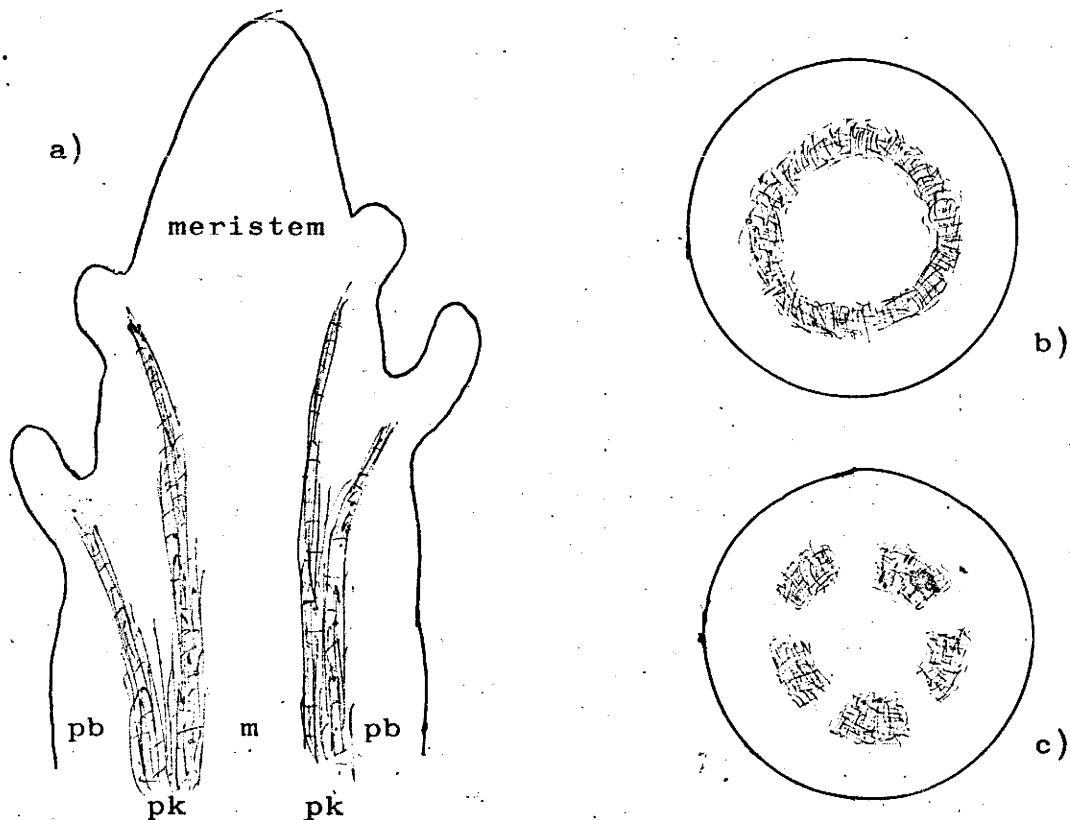
5 a) Vedvev = xylem, og

5 b) Silvev = phloëm (utt. flo-ém)

Strukturen av ledningsvevene blir behandlet i forbindelse med transportfunksjonen (kap. XIV og XVII).

XIII.4.2 Prokambiet.

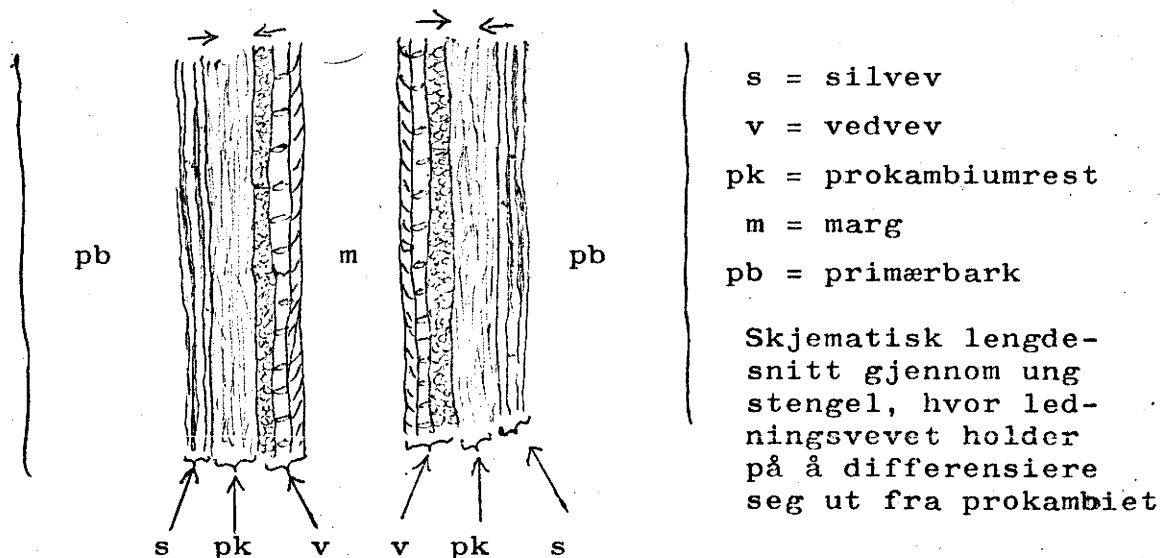
Utviklingen av stengelens indre struktur kan lettest studeres hos planter i vekst, hvor bygningen endrer seg fra toppmeristemet nedover mot basis, etter som differensieringen skrider fram. De første bladanleggene kan sees som vorteformete utbuktninger på siden av den kjegleformete stengeltoppen. Litt nedenfor disse bladanleggene kan prokambiet skjernes som en litt mørkere stripe på hver side av aksen (se fig. a).



Prokambiet (pk) er det første anlegget til ledningsvev. På tverrsnitt kan det danne en nokså sammenhengende sylinder (b) eller en ring av parallelle sprosser (c). Innenfor prokambiet ligger marginen (m) og utenfor primærbarken (pb), som begge består av parenkym.

XII.4.3 Primært ledningsvev.

De ytterste celledlagene i prokambiet utvikler seg til silvev, og de innerste, nærmest margen, blir til vedvev. Differensieringen brer seg etter hvert innover fra silvevet (s) og utover fra vedvevet (v), slik at prokambiumsylinderen blir stadig tynnere. I urtaktige stengler kan denne prokambiumresten (pk) til slutt bli helt "oppbrukt", sånn at silvev og vedvev får direkte kontakt.



XIII.4.4 Sekundært ledningsvev. Tykkelsesvekst.

Hos trær, busker og flerårige urter blir det liggende igjen en tynn mansjett av prokambium mellom silvev og vedvev når den primære veksten er avsluttet. Det er denne prokambiumresten som gjenopptar delingsveksten etter en hvileperiode og dermed blir til et kambium. Dette kambiet avsetter datterceller både utover og innover. De som avsettes utover blir til sekundært silvev, og de som avsettes innover til sekundært vedvev. Alt silvevet blir altså liggende utenfor kambiet, og alt vedvevet innenfor.

Hos flerårige urter er prokambiet oftest oppdelt i parallelle sprosper, og det blir da også ledningsvevet. De kalles ledningsstrenger (= karstrenger). Hver ledningsstreng består av en sildel ytterst og en veddel innerst, med kambiet imellom. I sildelen ligger det primære vevet ytterst og i veddelen innerst. I mellomrommene mellom ledningsstrengene danner kambiet parenkym.

I litt eldre og tykkere greiner og stammer danner dette mellomstrengs-parenkymet smale vertikale skiver som skjærer seg fra kambiet utover gjennom silvevet til barken, og innover gjennom vedvevet til marginen. På tverrsnitt ser det ut som smale striper som stråler ut fra marginen : Margstråler.

Like under epidermis danner det seg et annet sekundært delingsvev : Korkkambiet. Det gir opprinnelsen til et sekundært hudvev som erstatter epidermis, og som vesentlig består av korkceller. Til forskjell fra dette kalles det indre kambiet gjerne for vedkambiet.

Kambieaktiviteten fører til en utvidelse i tverrmål, en sekundær tykkelsesvekst. Det oppstår derved et utadrettet trykk i radiær retning. Barken blir for trang. Den kan utvide seg noe i tangential retning ved cellestreking og enkelte delinger, men ofte dannes det lengdesprekker i de ytterste lagene.

XIII.4.5 Auxin som differensierings-dirigent.

Differensieringen av ledningsvevet skjer under innflytelse av auxin. Dette er vist bl.a. ved forsøk med vevskultur av syrin. Når en syrinnopp ble podet inn på en klump av udifferensiert kallusvev, utviklet det seg elementer av ledningsvev under knoppen. Det samme skjedde når knoppen ble erstattet med en tilsetning av sukker og auxin. Sukkeret tjener som respirasjonssubstrat og byggemateriale, mens auxinet setter differensieringen i gang.

I naturen er det den nedgående auxinstrømmen fra voksende knopper som setter i gang delingsvekst i kambiet, og de nydannede dattercellene differensieres til ledningsvev.

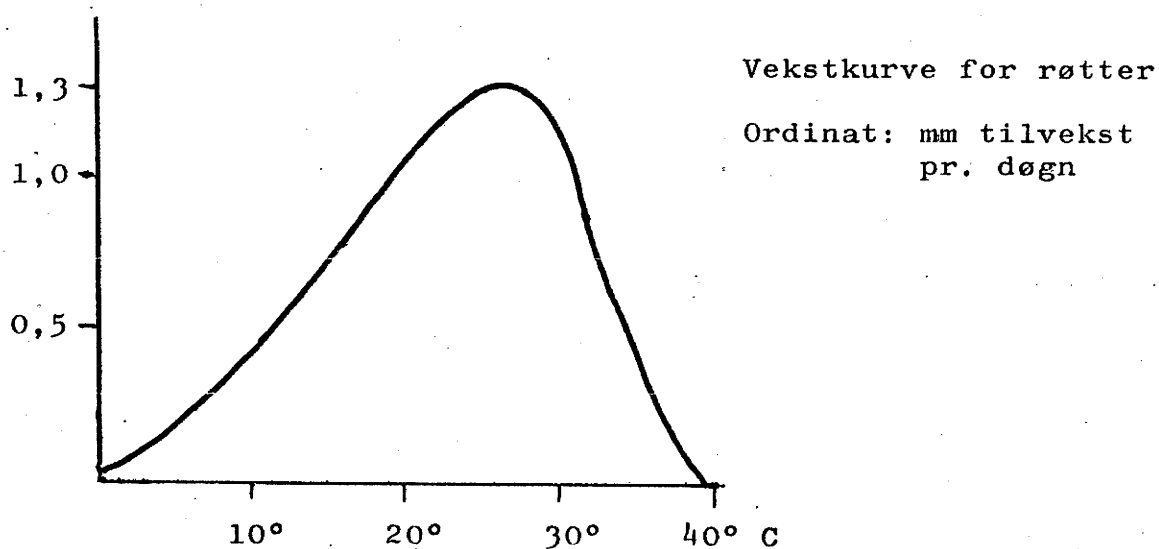
XIII.5 Miljøfaktorenes innflytelse på veksten.

XIII.5.1 Temperaturen - dagtemperatur og nattemperatur.

På grunn av det store energiforbruket under veksten ved diverse endergoniske synteser må det bli en nær sammenheng mellom respirasjon og vekst. Begge disse prosessene er sterkt temperaturavhengige.

Dahl og Mork fant i et materiale av temperatur- og vekst-målinger i granskog på Hirkjølen direkte proporsjonalitet mellom prosent tilvekst og en temperaturparameter som de kalte respirasjonsekvivalenten. Dette er en veiet temperatursum hvor temperaturene tillegges vekt-faktorer etter den innflytelse de har på respirasjonshastigheten.

En kan ikke vente å finne så god korrelasjon i alle tilfelle, fordi veksten omfatter mange prosesser som ikke inngår i respirasjonssystemet. Spesielt er veksten mere følsom for høye temperaturer. Både optimum og maksimum for vekst ligger i alminnelighet lavere enn for respirasjonen, og vekstkurvene faller brattere av mot høye temperaturer (fig.).

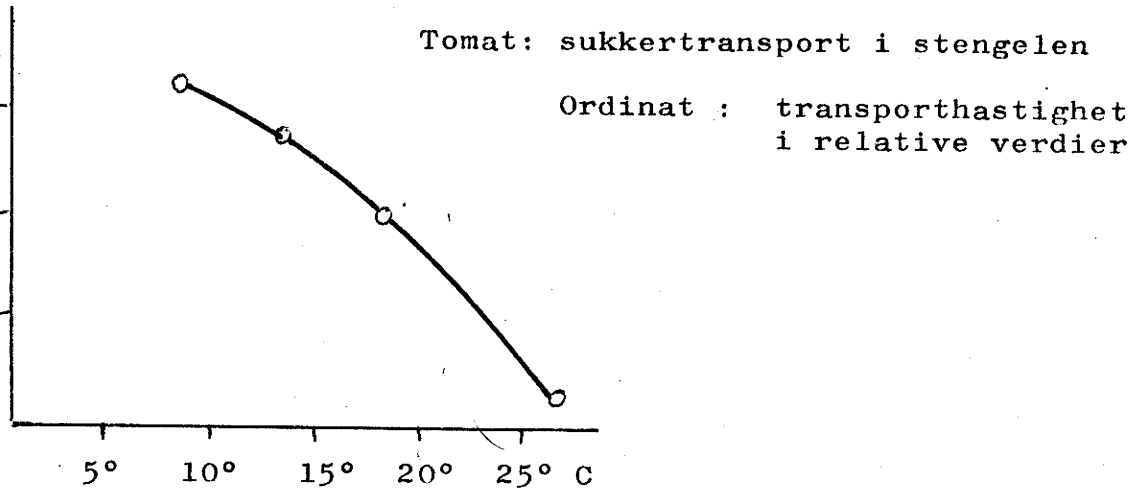


Temperatureffekten varierer ofte ganske mye med plantenes alder og utviklingsstadium. Ertestengler (sort Vinco) som eksempel :

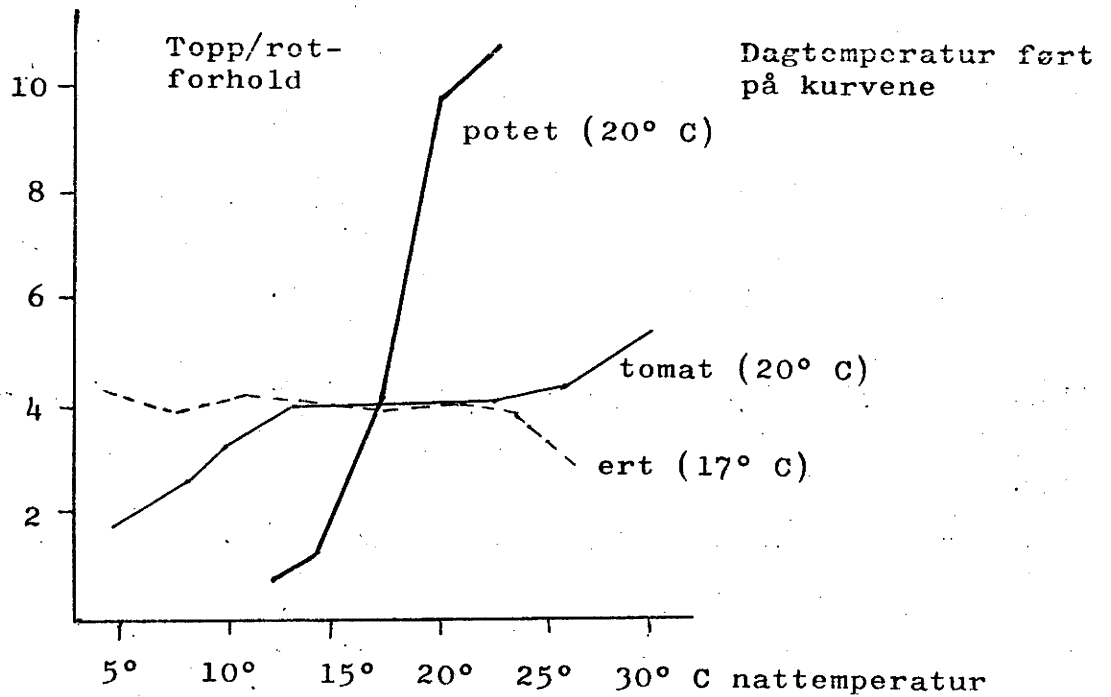
Alder fra spiring: (døgn)	9	13	18	27	40
Temperaturoptimum:	26°	23°	20°	17°	14° C

Ved studier av sammenhengen mellom temperatur og vekst bør som regel dagtemperatur og nattertemperatur behandles som selvstendige vekstfaktorer. Plantenes stoffskifte er svært ulikt dag og natt, og likedan vannbalansen. Stammediameteren på trær viser f.eks. døgnsvingninger som henger sammen med variasjoner i vanninnholdet (dendrograf). I alminnelighet går fysiologiske og biokjemiske prosesser raskest ved høy temperatur, men kompliserte samspilleffekter kan snu opp ned på denne relasjonen i enkelte tilfelle.

Transporten av sukker fra bladene (fotosynteseprodukt) nedover gjennom stengelen til røttene går i alminnelighet raskest ved lav temperatur. Eks.:

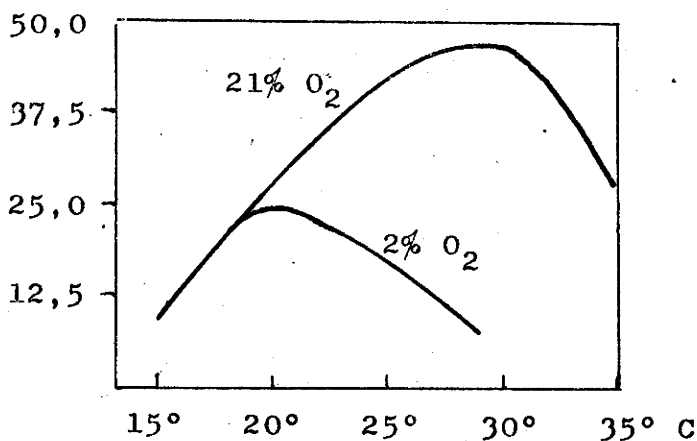


Siden sukkertransporten gir materiale til røttenes respirasjon og vekst, kan relativt lav temperatur ofte være til fordel for dem. Dette kommer fram ved beregning av topp/rot-forholdet (tørrvekten av skuddet : tørrvekten av rotsystemet).



XIII.5.2 Oksygen.

På grunn av den nære sammenhengen mellom respirasjon og vekst er veksten sterkt avhengig av oksygentilførsel. Hos landplanter er rotsystemet mest utsatt for oksygenmangel (vannsyk jord). Det kan da bli omsjaltning fra aërob respirasjon til alkoholgjæring. Særlig acetaldehydet virker giftig. Vann- og sumpplanter har et romslig dimensjonert system av luftkanaler som fører fra stengelen ned gjennom røttene, så de får tilstrekkelig luft.

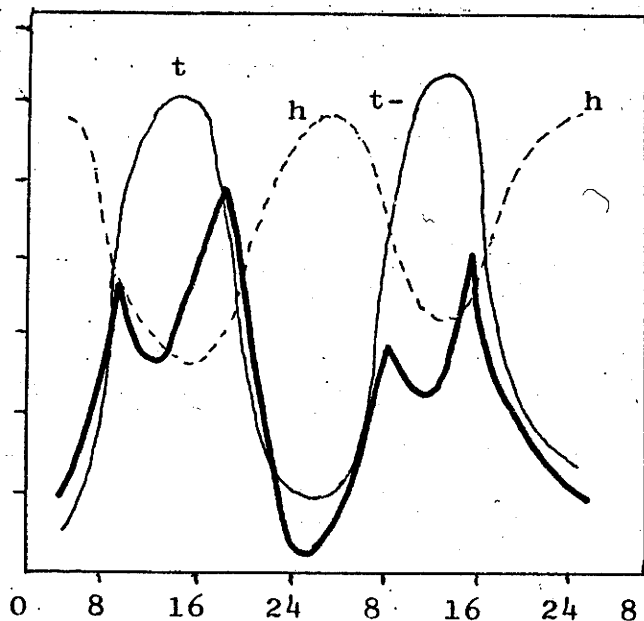


Tilveksten av bomulls-røtter ved ulike temperaturer og oksygeninnhold i rotmiljøet

Ordinat: samlet tilvekst i mm pr. døgn

XIII.5.3 Vann.

Siden turgortrykket er den drivende kraft for all strekningsvekst, må veksten hemmes meget raskt hvis turgortrykket synker under det normale, på grunn av ugunstig vannbalanse. I godvær kan det ofte bli redusert vanninnhold i blad og stengler midt på formiddagen. Døgnkurvene for vekst kan da bli totoppet.



Bladvekst hos Ricinus, målt på to dager med godvær

Tynn strek (t) = temperatur

Stiplet : relativ luftfuktighet (h)

Fet strek: tilvekst

Abscisse: klokkeslett

XIII.5.4 Lys.

Det er lyset som driver fotosyntesen, og dermed stoffproduksjon og vekst. Det er likevel ingen direkte positiv korrelasjon mellom lysintensitet og veksthastighet. Det har flere årsaker. Plantene har som regel nok assimilater på lager til å kunne holde respirasjon og vekst ved like en tid. Mange vokser til og med raskest om natten når de bare får godt lys om dagen (dagvoksere/nattvoksere).

Lyset er korrelert med temperatur og vannbalanse og kan derfor indirekte virke negativt på veksthastigheten. Lyset har også sterk innflytelse på utviklingsretningen, blant annet på vekstingen mellom perioder med rent vegetativ vekst, perioder med blomstring og fruktsetting, og rene hvileperioder.

- - -

Det er også mange andre faktorer som virker på veksten : Næringstilgangen fra jorda, bakteriefloraen i rotsonen, eventuell konkurranse om livsrom, angrep av plantesykdommer, kulturingrep, sprøytemidler, luftforurensninger, osv. osv.

XIII.5.5 Vekstrytmer.

Alle klimafaktorene virker sammen til å påtvinge plantene en bestemt døgnrytme og årsrytme i veksten. Dette har de i tidens løp tilpasset seg til, sånn at rytmene til dels også gjør seg gjeldende ved dyrking under konstante klimaforhold. Det gjelder flere typer av døgnrytmer, som også kalles cirkadiske rytmer (av cirka dies = omtrent et døgn).

Årsrytmene er særlig påfallende i vårt klima, hvor vinteren stopper all vekst. Dette viser seg blant annet ved årringdannelsen hos lignoser (= busker og trær), som kommer mye tydeligere fram i veden enn i silvevet. Årring-grensene oppstår fordi vårveden består av videre og mer tynnveggede celler enn sommerveden.

Dendrokronologien utnytter årringmålinger til aldersbestemmelse av trevirke og til studier av tidligere tiders klima-endringer. Korrelasjonen mellom årringbredde og vekstklime er ikke så enkel, så tolkningen av årringsmålinger er ofte usikker.

I kongleår blir årringene smalere enn ellers hos bartrær, fordi det blir mindre byggemateriale til overs til vegetativ vekst. Det samme gjelder for bæreår hos frukttrær (Ljones).

En periode med særlig ugunstig klima midt i vekstsesongen, f.eks. en tørkeperiode, kan stoppe veksten helt. Det kan da oppstå en falsk årring, hvis veksten blir gjenopptatt siden.

Frostringer kan dannes ved sein vårfrost, etter at kambieaktiviteten er kommet i gang. Det kan dannes is i sevjelaget, slik at barken sprenges ut på grunn av utvidelsen. Når isen smelter, er trykkforholdene i stammen m.v. forandret. Kambiet går da over til å produsere parenkym en tid.

XIV. PLANTENES VANNHUSHOLDNING

XIV.1 Oversikt.

Plantene lever av luft og vann (med oppløste næringssalter). De må være bygget slik at dette næringsbehovet kan dekkes på voksestedet. Derav følger to motstridende konstruksjonskrav. Plantene må ha størst mulig overflate for å sikre CO₂-forsyningen (0,03 % i atmosfæren). Plantene må ha minst mulig overflate for å begrense transpirasjonstapet. Naturens svar på dette dilemma er bladet.

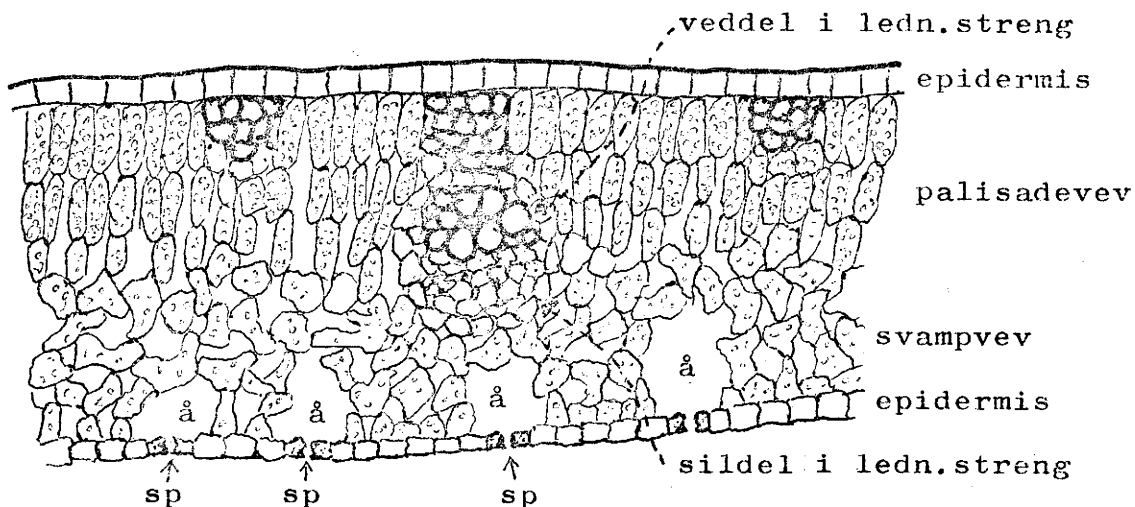
Blad varierer sterkt i størrelse, form og overflateutvikling (overflate:volum eller overflate:friskvekt), men de har to ting felles. a) De har en meget stor indre overflate (intercellularkanaler med fra 6-8 opp til 20-30 ganger så stor veggflate som den ytre overflaten). b) Luftvekslingen mellom den ytre atmosfære og intercellularsystemet kan kontrolleres ved et system av regulerbare ventiler: spalteåpninger (= stomata).

En viss transpirasjon er ikke til å unngå. Dette vanntapet må erstattes. Rotsystemets morfologi og anatomi er bestemt av de forsyningskrav som skuddbygningen medfører.

Avstanden mellom blad og røtter skaper vanskelige transport- og distribusjonsproblemer. Transpirasjon fra bladarealet, vannopptak gjennom rotsystemet og vanntransport fra røtter til skudd bestemmer balanseforholdet.

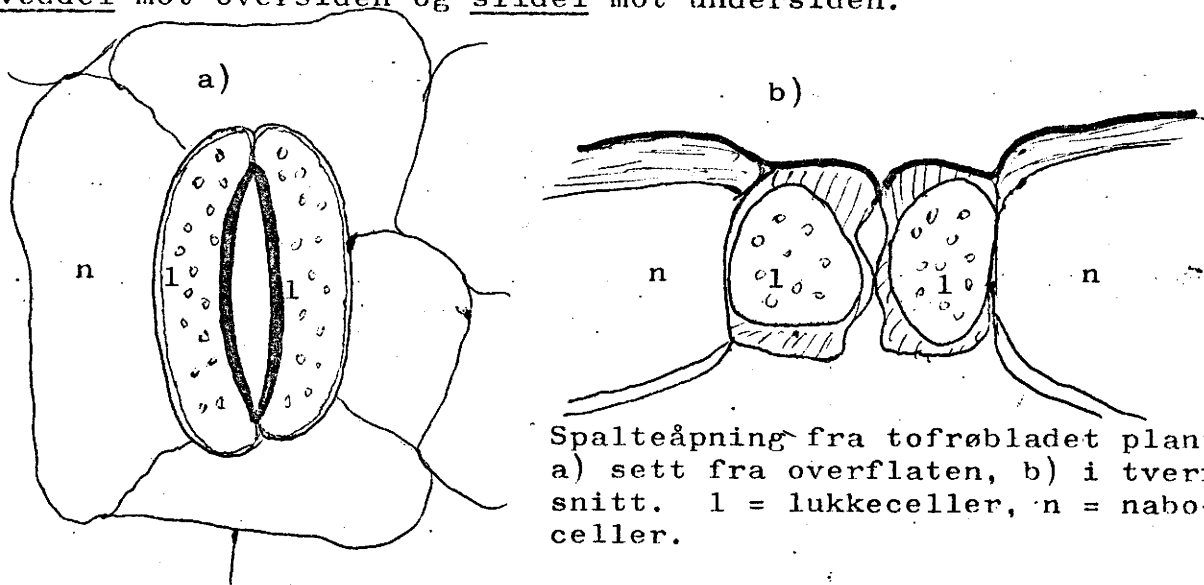
XIV.2 Bladbygningen.XIV.2.1 Anatomi.

Hos tofrøbladete planter har bladene oftest en dorsiventral struktur, med tydelig forskjell på overside (bukside) og underside (ryggside). Hos enfrøbladete er bladene ofte vertikaltstilt og isolaterale.



Tverrsnitt av tofrøbladete bladtype (skjematisk)

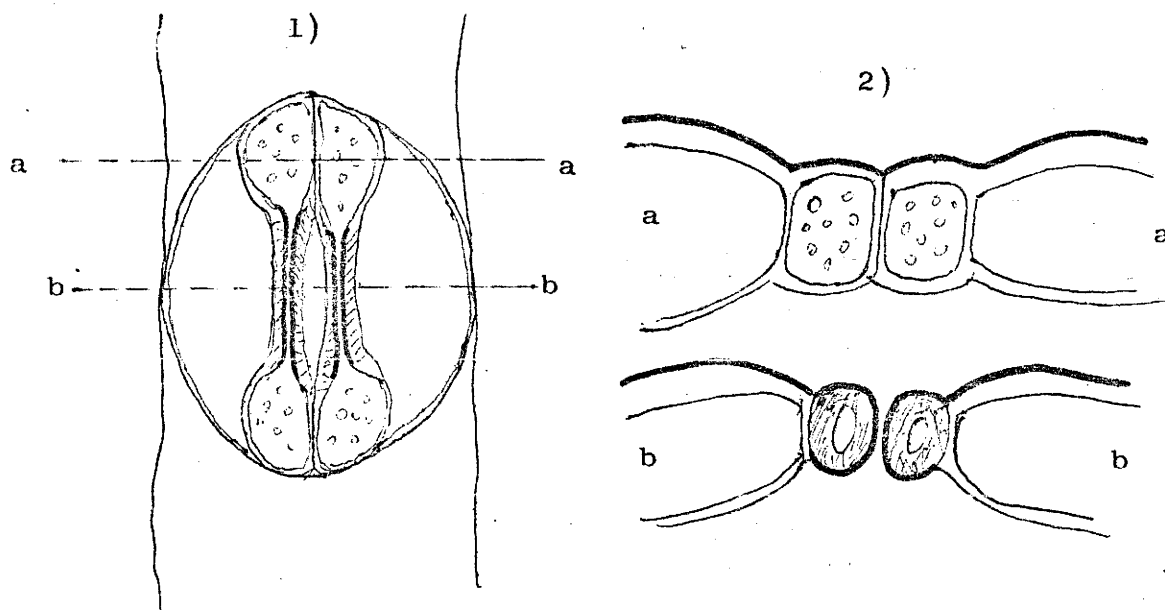
Epidermis er som regel kraftig og mer tykkvegget på oversiden enn på undersiden. Assimilasjonsparenkymet består av \pm sylindriske celler med tallrike kloroplaster mot oversiden (palisadevev), og uregelmessige celler med færre kloroplaster og store intercellularkanaler mot undersiden (svampvev). Spalteåpningene (her tegnet bare i epidermis på undersiden) fører inn til romslige åpninger i svampvevet ("åndehuler"). Under epidermis på oversiden strenger av styrkevev. Hist og her tverrsnitt av ledningsstrenger (nerver) omtrent midt i bladjøttet, med veddel mot oversiden og siddel mot undersiden.



Spalteåpning fra tofrøbladete plante
a) sett fra overflaten, b) i tverrsnitt.
1 = lukkeceller, n = naboceller.

Spalteåpningene (stomata) er montert i epidermis, fortrinnsvis på undersiden. De består av to bønneformede lukkeceller (l) med tilgrensende naboceller (n). Lukkecellene har karakteristiske fortykningslister inn mot spalten, mens "bakveggen" er tynn. De er konstruert slik at spalteåpningen åpner seg ved høyt turgortrykk og lukker seg ved lavt. Denne bevegelsen kan gå ganske raskt.

Hos gras og andre enfrøbladete har lukkecellene en annen konstruksjon (manualform, se fig.), men de fungerer på liknende måte ved endringer av turgortrykket.



Spalteåpning hos gras, skjematisk.

1) sett ovenfra, 2) i tverrsnitt, a-a gjennom lukkecellens "endeblærer", b-b gjennom "midtstengene"

På grunn av tykk yttervegg, kutikula og eventuelt vokslag og/eller behåring er epidermis lite permeabel for vann. Kutikula er et tynt lag av et vokslignende stoff, kutin, som danner et overtrekk over hele bladoverflaten. Ved lukning av spalteåpningene blir transpirasjonen sterkt redusert. Den kutikulære transpirasjonen utgjør fra 5 % opp til 50 % av totaltranspirasjonen med åpne spalter, så den stomatære transpirasjonen dominerer kvantitativt hos de fleste arter, unntatt ekstreme skyggeplanter.

NB! Lukkecellene inneholder alltid kloroplaster, i motsetning til epidermiscellene ellers.

XIV.2.2 Spalteåpningenes bevegelser.

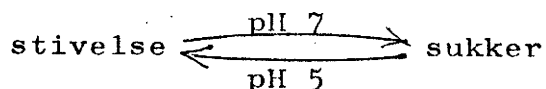
Lukkecellenes bevegelser er typiske turgorbevegelser. De kommer i stand ved forskyvninger av absorpsjonstrykk-likevekten mellom lukkeceller og naboceller. Spaltevidden øker gradvis med stigende turgortrykk i lukkecellene :

Målinger av turgortrykk og spaltevidde hos *Convolvallaria*

Turgor (atm.)	Spaltevidde (μ)	Turgor	Spaltevidde
0 - 1	0,4	4 - 5	2,6
1 - 2	1,0	5 - 8	2,6
2 - 3	1,6	8 - 10	3,8
3 - 4	2,1	10-16,8	7,0

Det er fremsatt mange hypoteser som søker å forklare hvordan turgorendringene kommer i stand. Her nevnes tre :

- Lukkecellene inneholder kloroplaster, altså kan de produsere karbohydrater i lys. Hvis dette delvis er sukker, må det osmotiske potensialet øke, og dermed også turgortrykket. Smukt, men akk: reaksjonen går for langsomt til å kunne forklare de raskeste åpnings- og lukningsreaksjonene.
- Om natten blir CO_2 -konsentrasjonen høy på grunn av respirasjonen, og pH derfor lav. Ved dag gry starter fotosyntesen, og pH stiger fordi CO_2 blir brukt opp. Likevekten mellom sukker og stivelse kan forskyves ved pH-endringer :

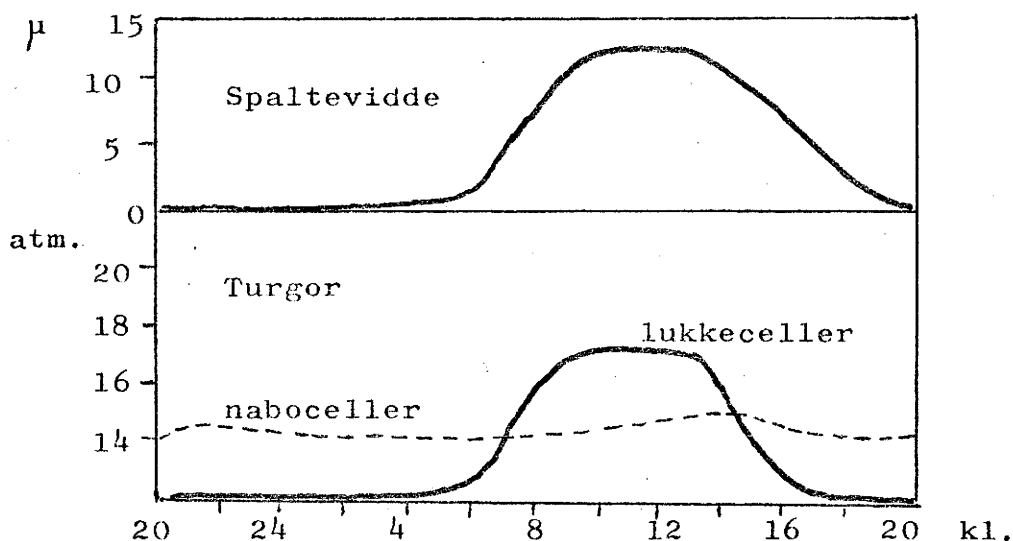


Hypotesen har mange tilhengere. Reaksjonen kan gå fortere, men ingen enzymatisk reaksjon (som dette er) går fort nok.

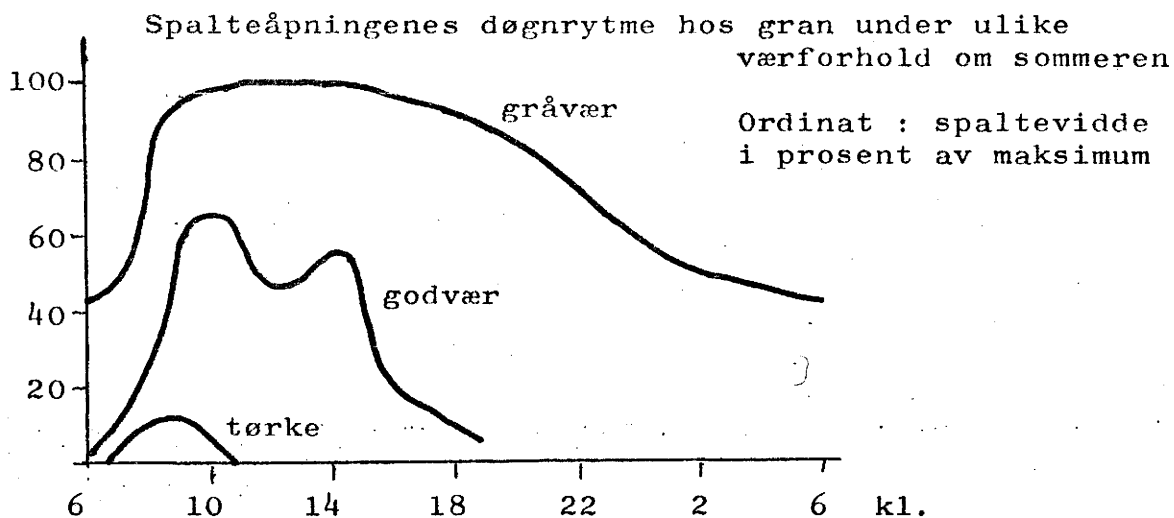
- Analysen viser at K^+ -konsentrasjonen i lukkecellene øker når spaltene åpner seg og avtar når de lukker seg. Det dreier seg om et aktivt K^+ -opptak (avhengig av energitilførsel). Dette kan være en lynsnar reaksjon (jfr. impulsledning i nervene hos dyr og mennesker).

Det er vel mest sannsynlig at alle disse reaksjonene og kanskje flere til samvirker ved regulering av spaltebevegelsene i naturen. Lukkecellene viser da en karakteristisk døgnrytme: åpning om morgenen og lukning om kvelden (som småbarns øyne).

Rumex : døgnrytme i spaltebevegelser.



Denne døgnrytmen kan bli sterkt modifisert av fuktighetsforholdene. Spaltene lukker seg i tørke, allerede ved et nokså beskjedent vanntap. I lukkecellene bevirker tørken omdanning av sukker til stivelse. Omvendt blir stivelse hydrolysert til sukker i nabocellene. Dermed forskyves likevekten raskt.



På godværsdager med tørr luft kan det bli en "middagslukning" som bremser både transpirasjon, fotosyntese og vekst midt på dagen. (Jfr. vekstkurven nederst på s. 134.)

Antall spalteåpninger varierer sterkt fra art til art, hos den enkelte art etter vekstvilkårene, og hos individet etter bladenes posisjon på skuddet.

XIV.3 Transpirasjon.

XIV.3.1 Evaporasjon, relativ fuktighet og damptrykkdefisit.

Evaporasjonen er den mengde vann som fordunster fra en fri vannflate eller et fuktig fysisk objekt pr. tidsenhet og overflate-enhet. Evaporasjonen fra en fri vannflate kan brukes som sammenlikningsgrunnlag ved vurdering av transpirasjonen.

Forskjeller i relativ fuktighet kan ikke sammenliknes hvis det er temperaturforskjeller med i bildet. Da må alle sammenlikninger bygge på beregning av damptrykkdefisit, som er en resultant av temperatur og luftfuktighet.

Eksempel: Vi sammenlikner to situasjoner med samme relative fuktighet, 70 %, og samme temperatur i vann og luft: a) 10°C og b) 20° C. Av tabellen i avsn. X.7 kan de tilsvarende verdiene av damptrykkdefisit beregnes til 2,76 mm Hg i situasjon a) og 5,26 mm Hg i situasjon b).

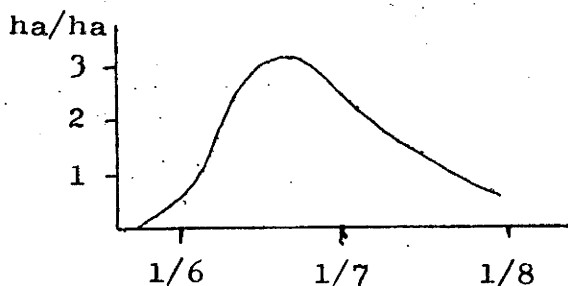
Luftens damptrykkdefisit er den viktigste miljøfaktor for vurdering av plantenes transpirasjon.

I naturlig vegetasjon foregår det samtidig en evaporasjon fra jordoverflaten mellom plantene, og en transpirasjon fra plantene selv. Summen kalles evapotranspirasjon.

XIV.3.2 Strukturfaktorenes innflytelse.

I vekstsesongen spiller transpirasjonen fra stengler, kvister, greiner og stammer liten rolle kvantitativt i forhold til bladtranspirasjonen. Den avhenger av det totale bladarealet og av gjennomsnittstranspirasjonen pr. cm^2 bladflate.

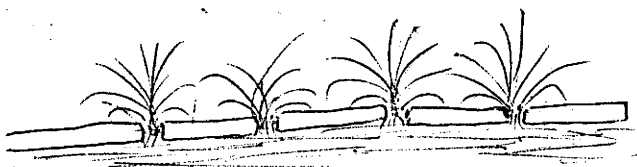
Bladarealet ~~ned~~drer seg naturligvis sterkt med årstiden hos flerårige urter og løvfellende trær og busker. Eks.:



Bladareal hos sennep,
endring med årstiden

Bladarealet midt i vekstsesongen er ofte 2-6 ganger så stort som den bevokste flaten. Ved siden av bladarealet har også bladenes form og struktur stor innflytelse på transpirasjonen. Oppdelte blad har under ellers like forhold større transpirasjon enn hele blad med samme areal. Bladenes orientering og form kan ofte endres ved turgorbevegelser (dag- og nattstilling, sammenrulling, etc.).

Bladbygningen er i alminnelighet sterkt preget av fuktighetsforholdene på voksestedet. Xerofytter vokser på tørre steder og har gjerne små, tykke blad med tykk epidermisvegg og kutikula, ofte nedsenkede spalteåpninger, vokslag og/eller behåring. Den kutikulære transpirasjon blir meget svak, men den stomatære kan ofte være større enn hos andre planter, beregnet pr. flateenhet. Hygrofytterne vokser på våte steder og har gjerne store, tynne blad med tynnveggete epidermisceller, svakt utviklet kutikula og ofte opphøyde spalteåpninger. Mesofyttene vokser på middels fuktige steder og inntar en mellomstilling i bladbygning. Xerofyttenes lukkeceller reagerer meget raskt, hygrofyttenes langsomt og lite effektivt, med mesofyttene imellom. Transpirasjonen pr. cm^2 bladoverflate er sterkt avhengig av spalteåpningstilstanden. Dette henger sammen med randvirkningen som fører til at transpirasjonen er tilnærmet proporsjonal med porediameteren. Selv om porearealet sjelden kommer opp i mere enn 1-2 % av bladarealet, kan transpirasjonen fra en bladflate med åpne spalter komme opp i halvparten av evaporasjonen fra en fri vannflate under samme forhold.



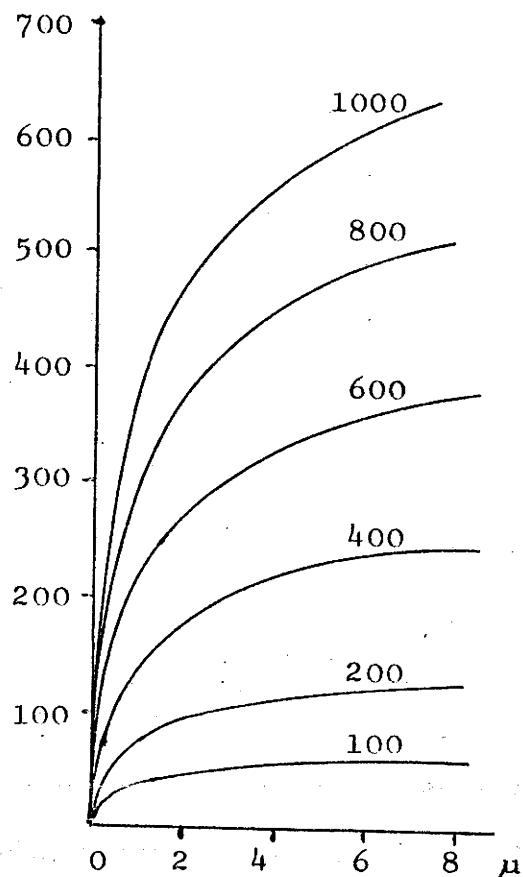
Randvirkning
(modellforsøk)

Porediam. mm	Relativt poreareal	Relativ evaporasjon	Relativ pore-omkrets
2,64	1,00	1,00	1,00
1,60	0,37	0,59	0,61
0,95	0,13	0,35	0,36
0,81	0,09	0,29	0,31
0,56	0,05	0,18	0,21
0,35	0,01	0,14	0,13

Når spaltene er tett tillukket, blir transpirasjonen sterkt redusert på grunn av den store diffusjonsmotstanden som vannmolekylene møter under passasjen gjennom epidermiscellenes yttervegg og kutikula. Men på grunn av randvirkningen har en ganske smal sprekke i spalteåpningene stor effekt.

Diagrammet viser sammenhengen mellom transpirasjon og spaltevidde hos bjørk i stille luft med forskjellig damptrykkdefisitt. Evaporasjonsverdier er påført transpirasjonskurvene (mg/25 cm²/time evaporert fra en fuktig flate). Ordinat :

Transpirasjon i mg/25 cm² bladflate pr. time. Abscisse: spalteåpning



For økologiske sammenlikninger er det riktigere å beregne transpirasjonen pr. g. vanninnhold eller pr. g friskvekt, fordi virkningen av en bestemt transpirasjon beror helt på hvor mye vann plantene har å rutte med (jfr. tynne og tykke blad med samme overflate-transpirasjon).

Bladcellenes osmotiske potensial har liten innflytelse på damptrykkgradienten blad/luft og kan derfor ikke redusere transpirasjonen så det monner (jfr. tabell i avsn. X.7).

XIV.3.3 Klimafaktorenes innflytelse.

Klimafaktorene virker dels direkte ved endringer av damptrykkgradienten blad/luft, dels indirekte via spalteåpningsapparatet. Hvis luft og blad har samme temperatur, varierer transpirasjonen i takt med damptrykkdefisitt så lenge spalteåpningstilstanden er konstant. Men hvis det er forskjell på lufttemperatur og bladtemperatur, kan luftens damptrykkdefisitt alene ikke fortelle noe om transpirasjonen.

I vanlige tynne løvblad som ikke er direkte utsatt for solstråling, går varmeutvekslingen med atmosfæren ved utstråling og konveksjon meget raskt, så temperaturforskjellen blir sjelden mer enn noen få tiendedels grader.

Ved direkte solstråling kan bladene få en overtemperatur på flere grader. Transpirasjonen vil da bero på "den fysiologiske metningsdefisit" :

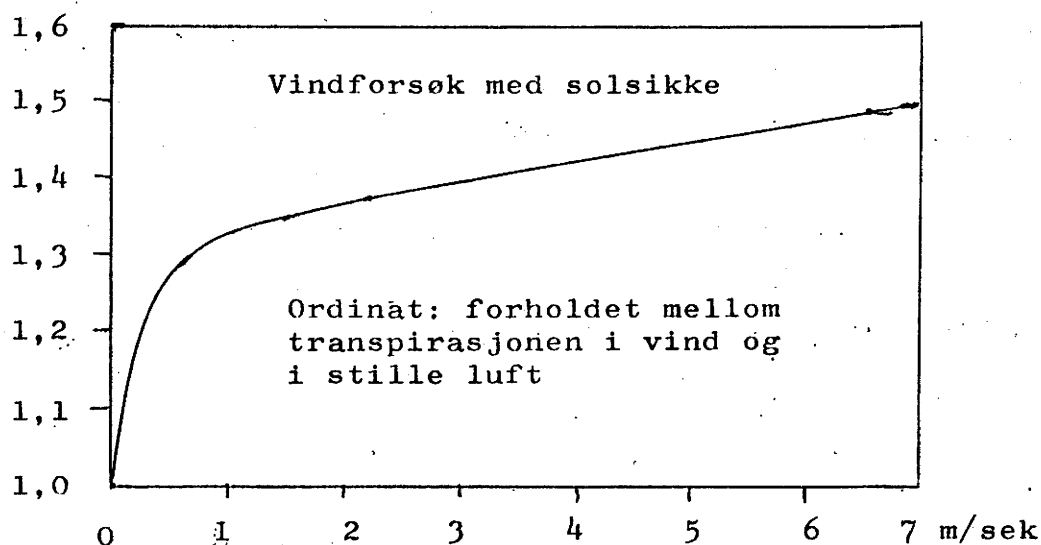
$$D_{\text{fysiol.}} = f_m' - f = f_m' - r/100 \cdot f_m$$

(Her er f_m' = vanndampens metningstrykk ved bladets temperatur, f_m metningstrykket ved luftens temperatur, f vanndampens partialtrykk i atmosfæren og $r/100$ luftens relative fuktighet.)

Beregningen bygger på den tilnærmet riktige forutsetning at intercellularluften i bladet er mettet med vanndamp.

Hvis f.eks. uteluften holder 15° C og 70 % relativ fuktighet, mens bladtemperaturen er kommet opp i 20° C, er "den fysiologiske metningsdefisit" = 17,54 - 0,7 · 12,79 = 8,59 mm Hg, mens luftens fysiske metningsdefisit er 0,3 · 12,79 = 3,84 mm.

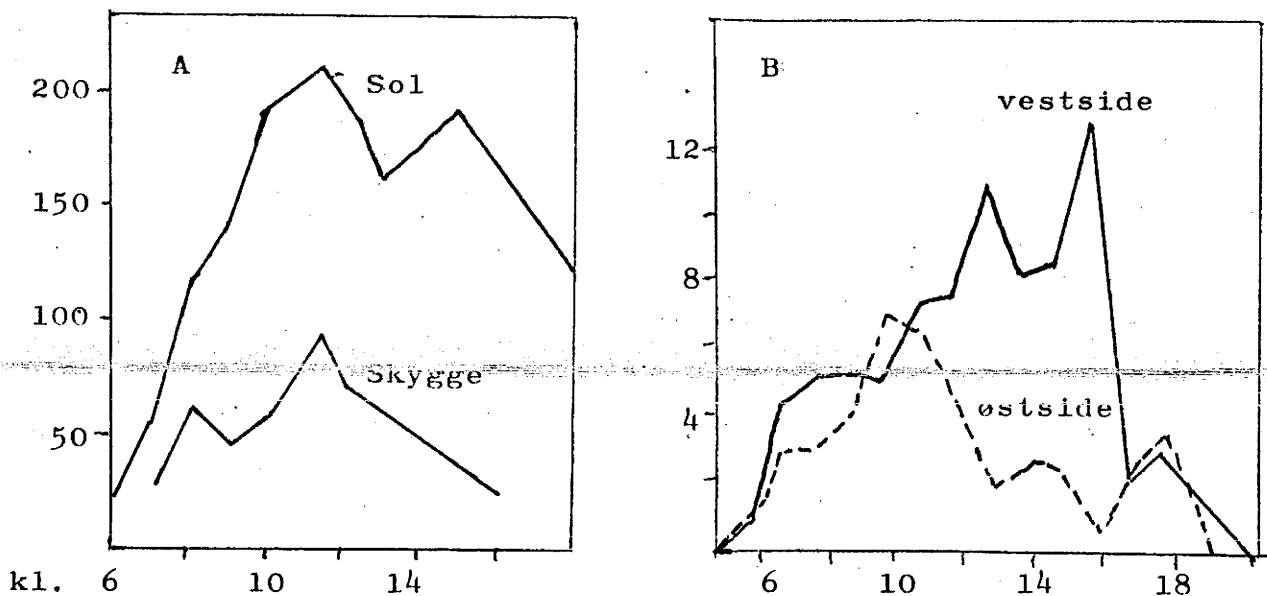
I stille luft vil det bli en relativt slak diffusjonsgradient fra bladoverflaten oppover i luftlaget. Vind feier dette luftlaget bort, så damptrykkgradienten blir mye steilere, men samtidig tar den også bort randvirkningen. Vinden øker derfor ikke transpirasjonshastigheten så sterkt som en skulle vente. Små vindhastigheter, opp til mellom $\frac{1}{2}$ og 1 m/sek har ganske stor effekt, men videre økning monner lite :



Selv når det er stille vær i meteorologisk forstand, vil det alltid være svake turbulensbevegelser i luften omkring planter på friland. "Stille luft" er aldri stille.

XIV.3.4 Transpirasjonen i plantebestand.

Mikroklimaet i en plantebestand kan variere sterkt over små avstander. De enkelte bladene får ulike lys-, temperatur-, fuktighets- og vindforhold etter posisjonen på skuddet.



Døgnrytmer i transpirasjon. A på sol- og skyggesiden av et grantre (ordinat mg/g/time), B på øst- og vestsiden av et Johannesbrødtre i Jerusalem i vind fra SO (ordinat mg/g/min)

På grunn av slike variasjoner blir ekstrapolering fra laboratoriemålinger svært usikker. Meteorologiske målinger og beregninger kan ofte gi bedre resultater (Penmans formel).

Noen tallverdier :

	Skyfri sommerdag	Middel juni-aug.
Bøk	4,1 mm/døgn	2,9 mm/døgn
Eik	4,3 -	2,7 -
Ask	3,3 -	1,7 -
Gran	3,6 -	2,4 -

Fra U.S.A.

	Liter vann pr. plante i vekstsesongen
Vignabønne	49
Høsthvete	94
Tomat	128
Mais	204

XIV.4 Røtter i vannforsyningstjenesten.

XIV.4.1 Oversikt.

Plantene kan ikke unngå å transpirere. Det er røttenes jobb å erstatte vanntapet. Under vannopptaket vil det danne seg et skikt av tørr jord langs rotoverflaten. Vanddiffusjon gjennom tørr jord går uhyre langsomt. Absorpsjonssonen strekker seg derfor bare noen få cm fra rotoverflaten. Vannbehovet kan bare dekkes hvis røttene er i kontinuerlig vekst.

Vannopptaket kan betraktes som resultat av en kappestrid mellom røtter og jordpartikler om vannet. Det avgjørende blir hvor de største vannbindingskreftene kan mobiliseres. Vannets binding i jord og diffusjon gjennom jord behandles i jordfysikken. Her tar vi bare med de få dråpene som er nødvendig for å forstå plantenes situasjon.

XIV.4.2 Vanninnholdet i jord.

Jord består av sand, leirpartikler og humus i ulike blandingsforhold. Både leire og humus har stort innhold av hydrofile kolloider med sterk vannbindingsevne. Vanninnholdet i gjennomfuktet jord varierer sterkt etter jordslaget. Det angis i % av tørrvekten (g vann pr. 100 g jord).

Under langvarig regn kan grunnvannspeilet stige helt opp til overflaten, så all luft blir fortrenget fra de kapillære hullrommene mellom jordpartiklene: Absolutt metning. Etter regn blir det en sigevannsbevegelse nedover under tyngdekraftens innflytelse. Den likevektstilstanden som inntrer når jorda har rent fra seg (etter 2-3 døgn) kkalles kapillar metning. Sandjord kan da inneholde 35-40 % vann, leirjord det dobbelte. Storparten av det vannet som da er igjen, er dels bundet av kapillarkrefter, dels av hydratasjonskrefter.

XIV.4.3 Jordpotensialet.

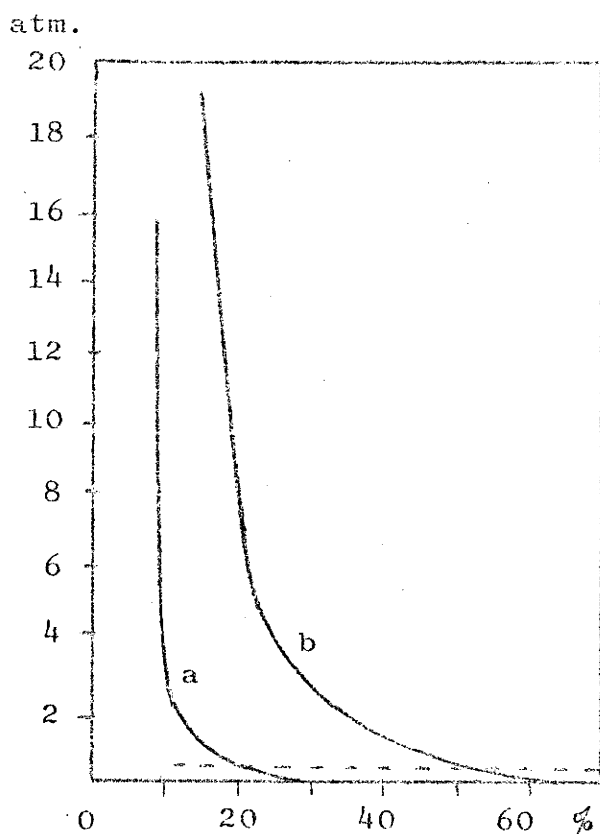
Vannets bindingstilstand i jord kan mest eksakt karakteriseres ved beregning av vannmolekylenes gjennomsnittlige fri energi. I plantefysiologisk sammenheng er det mer praktisk å definere en potensialverdi som kan sammenliknes direkte med røttenes absorpsjonspotensial.

Jordpotensialet er lik det osmotiske potensialet til en oppløsning som er i damptrykklivevekt med jorda.

Dette potensialet kalles i litteraturen ellers ofte for kapillarpotensialet eller fuktighetspotensialet.

Et grunnvilkår for at planterøtter skal kunne ta opp vann fra jord, er da at røttenes absorpsjonspotensial må være større enn jordpotensialet.

For et bestemt jordslag vil det være en lovmessig sammenheng mellom vanninnhold og potensial. Den kan karakteriseres ved en potensialkurve. Kurveforløpet vil variere etter hva slags jord en har å gjøre med :



Potensialkurver for
a : sandjord, og
b : leirjord

Abscisse : vanninnhold,
Ordinat : jordpotensial
Stiplet : potensialnivået
ved kapillær metning

Kurveforløpet viser at en stor del av det vannet som jorda inneholder ved kapillær metning, er ganske løst bundet. I det området hvor kurvene begynner å stige steilt, er det ikke stort mere vann røttene kan få tak i.

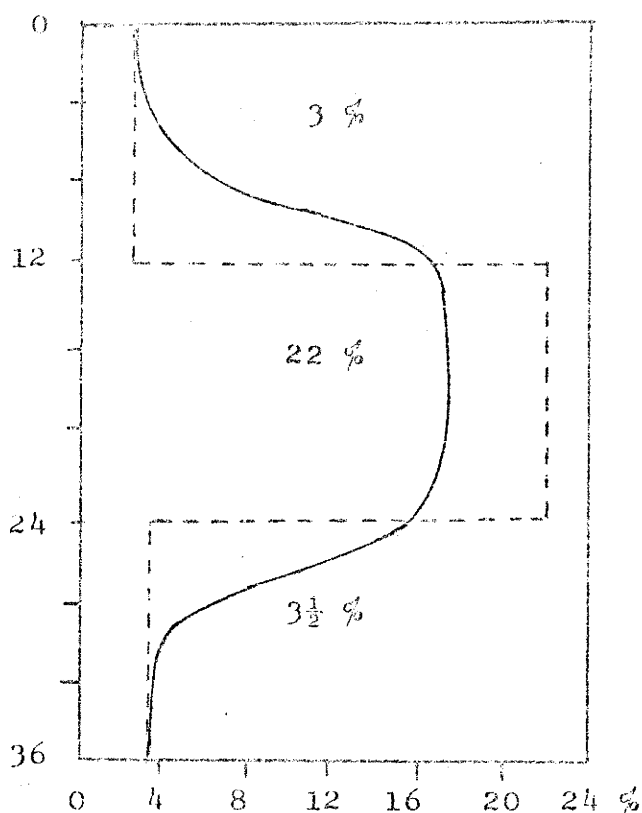
XIV.4.4 Vannbevegelsen i jord.

Det er helt avgjørende for plantenes vannbalanse ikke bare om det er nok vann i jorda, men om det kan avgis tilstrekkelig raskt. Potensialgradienten angir den gjennomsnittlige endring i jordpotensialet pr. cm, dm eller m langs en bestemt målelinje. Jo brattere gradient, dess raskere vannbevegelse.

Under like potensialforhold går bevegelsen langsommere i jord med høy vannbindingsevne (leirjord) enn i jord med liten vannbindingsevne (sandjord).

Diffusjonshastigheten avhenger av temperaturen. Vann av 25° C har bare halvparten så høy viskositet som vann av 0°. Diffusjonshastigheten øker omtrent i samme forhold som viskositeten avtar.

Ved samme temperatur og potensialgradient går bevegelsen raskere jo høyere vanninnholdet er. Bare i godt gjennomfuktet jord kan det bli noen vanntransport som monner.



Langsom diffusjon av vann fra fuktig til tørr jord.

Tre 12 tommer dype jordlag ble pakket godt over hverandre, nederst et lag med $3\frac{1}{2}\%$ vann, så et lag med 22 %, og øverst et lag med 3 % vanninnhold. (Stiplet.)

Den helt opptrukne kurven viser vannfordelingen etter 21 uker (26.8 - 17.1).

Vannet har ikke vandret langt, verken oppover (kapillaritet) eller nedover.

XIV.4.5 Røttenes vekst i relasjon til vannopptaket.

Få dager etter et regnvær vil jordpotensialet i rotsonen kanskje alt være kommet opp i 0,1 atm. Alt da begynner vannbevegelsen å bli vanskelig. Røttenes absorpsjonspotensial kan justeres noe oppover, så potensialgradienten jord/rot blir brattere. Reduksjon av turgortrykket kan monne litt. Viktigere er omdanning av stivelse til sukker og fortsatt opptak av uorganiske stoffer. Hos vanlige landbruksplanter kan det osmotiske potensialet i røttene komme opp i 5-10 atm.

Forsøksledd	O substrat	Osmotiske verdier i røttene			
		atm.:	S	O	P
Røtter i fuktig sogmugg	Ikke målt		1,4	9,0	7,6
Etter flere da- ger i vann	0		0,0	7,5	7,5
Etter flere dager i 0,2 mol sukker	5,3		5,3	13,7	8,4

Når det begynner å skorte på vann, er det røttenes vekst det står på. De vokser i den retning hvor vannet er å finne (hydrotropisme). Hos kornplanter med velutviklet rotsystem kan den samlede tilveksten av alle smårøtter under gunstige forhold komme opp i mange hundre m pr. døgn.

Det er en livsbetingelse for plantene å kunne holde rotsystemet i kontinuerlig vekst gjennom hele produksjonssesongen. Det er et hovedformål med all jordbearbeiding å skape gode vekstvilkår for røttene.

XIV.4.6 Miljøfaktorenes innflytelse på rotveksten.

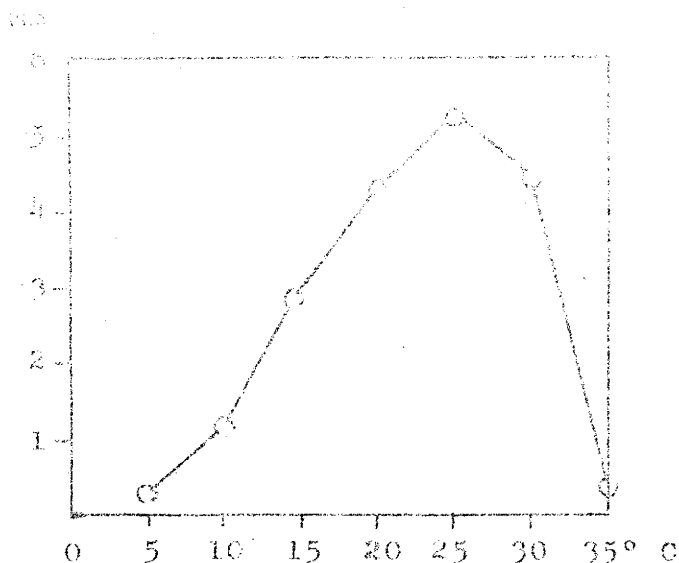
Røttene må ha passende jordfuktighet for å vokse godt, verken for lav eller for høy. I våt jord blir det lett luftmangel.

I jord med høyt næringsinnhold blir rotsystemet bedre utviklet og rikere forgreinet enn i mager jord.

Surhetsgraden er en viktig faktor. Kommer pH ned mot 3-4 eller opp mot 9, opptrer det skadevirkninger som har sammenheng med ioneopptaket. I sur jord kan det bli et direkte tap av Ca og Mg fra Ca-Mg-pektinatene i celleveggen.

Ved høy pH går fosfatopptaket dårlig. Det kan også bli mangel på jern og andre sporstoffer på grunn av utfelninger.

Temperaturen er den av miljøfaktorene som virker sterkest og mest direkte på veksten. Sammenhengen kan beskrives ved optimumskurver med noe varierende form og forskjellig beliggenhet av kardinalpunktene. Optimum for røttenes vekst ligger i alminnelighet lavere enn optimum for veksten av skuddet. Planter fra sydligere strøk krever høyere rottemperatur enn planter fra tempererte og arktiske strøk, som rimelig er.



Pinus taeda
Ordinat : Gjennomsnittlig
rottilvekst pr. døgn.

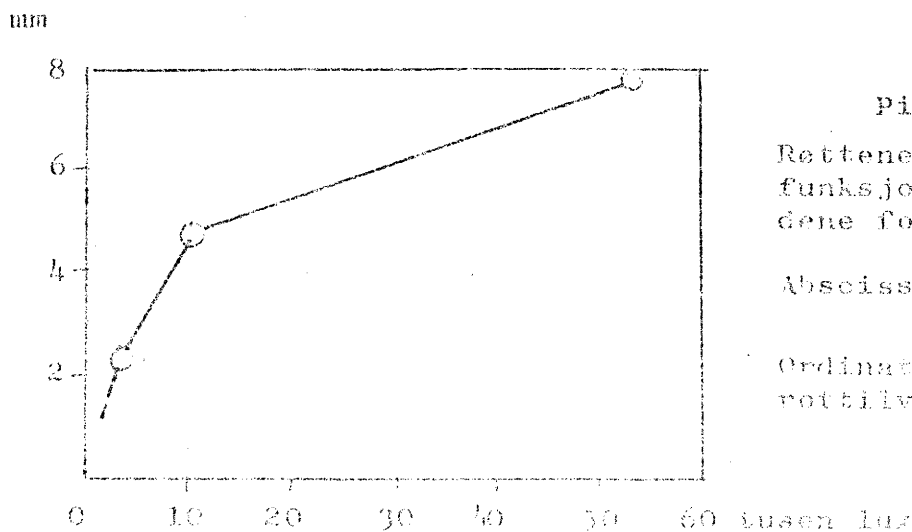
God oksygentilgang er særlig viktig i begynnelsen av vekstsesongen, fordi en dårlig start på rotveksten gir stor risiko for tørkeskade siden. Forsøk med luft med varierende O_2 -innhold viser redusert rotvekst ved moderat senkning av O_2 -innholdet.

Høy temperatur øker oksygenbehovet. O_2 -konsentrasjonen virker også på røttenes anatomiske og fysiologiske struktur, særlig på utviklingen av intercellularkanaler under veksten.

XIV.4.7 Forholdet mellom røtter og skudd.

Mellom røtter og skudd er det et gjensidig avhengighetsforhold, og også en viss konkurranse om vann og næringsstoffer. Skort på faktorer i rotmiljøet går hardest ut over skuddet, mens vansker for skuddet går hardest ut over rotsystemet.

Lyset har mye å si for rotsystemets utvikling, fordi veksten bekostes av produksjonsoverskudd fra skuddet.



Pinus taeda
Røttenes vekst som funksjon av lysforholdene for skuddet.
Abscisse: Belysning av skuddet.
Ordinat: Gjennomsnittlig rottilvekst pr. døgn.

Samspeillet mellom miljøfaktorenes innvirkning på skudd og røtter kommer aller klarest fram ved beregning av T/R-forholdet. I vekstforsøk med engkvein, *Agrostis canina*, ga planter dyrket i godt lys et topp/rot-forhold på 1,1, mens planter som vokste i skygge ga 5,9. Noen flere eksempler :

Mais

Jordfuktighet, % av metning :	98	80	60	40	20
Topp/rot-forhold (tørrvekt) :	8,6	6,7	7,2	6,1	5,2

Bygg

N-innhold i jorda	Røtter	T/R
Lavt	100	5,4
Middels	80	8,2
Høyt	64,5	9,1

Fosfatinnhold i jorda	Hvete		Gulrot	
	Røtter	T/R	Røtter	T/R
Lavt	100	6,7	100	0,46
Høyt	151	5,0	187	0,26

Gulrot

N-innhold i jorda	Røtter	T/R
Lavt	100	0,24
Middels	163	0,41
Høyt	177	0,50

XIV.4.8 Rotsystemets bygning.

Under gunstige vekstforhold blir rotsystemet sterkt greinet, og den totale lengden av alle smårøtter kan komme opp i utrolige tall. (Rug: 13,8 mill. røtter, samlet overflate 1/4 dekar, total lengde 600 km, 14 milliarder rothår.)

Rotsystemets utvikling er sterkt avhengig av hvilket livsrom som står til disposisjon, både for skudd og røtter (såtetthet, plantetetthet, frøplanter i tett gammel bestand, osv.).

Den maksimale dybde er i naturen som oftest bestemt av grunnvannstanden. Hos vanlige kulturplanter i vårt klima kan det være mellom 1 og $1\frac{1}{2}$ m.

Utviklingen av rothår like bak rotspissene øker rotsystemets samlede overflate (2-10 x) og bidrar mye til vannopptaket. Rothår dannes ved utposninger av epidermiscellene, ca. 2-500 pr. mm^2 rotoverflate. De kan bli opp til 10 mm lange og 10 μm i tverrmål, og kan vokse opp til 1-2 μm pr. minutt. De er uhyre ømfintlige både for uttørring og forsuring.

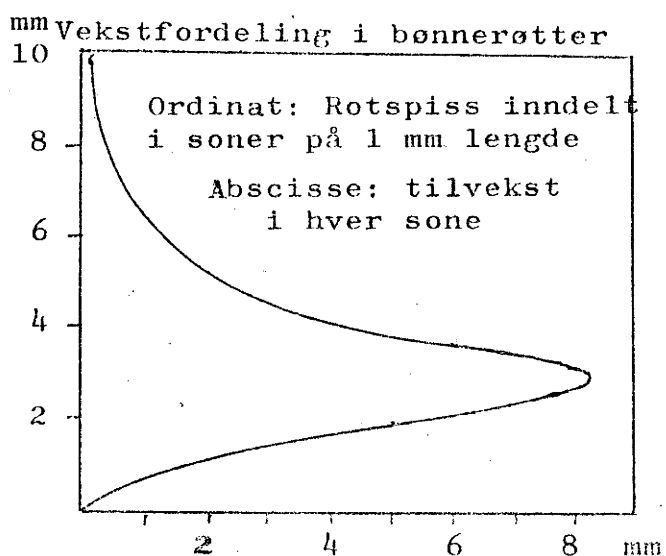
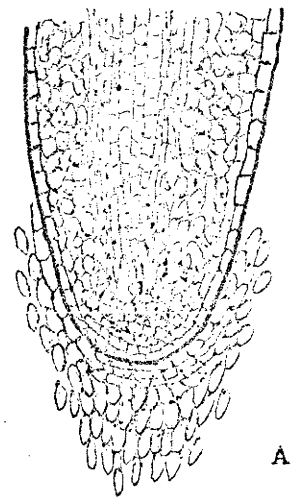
XIV.4.9 Røttenes indre struktur.

a) Rotspissen.

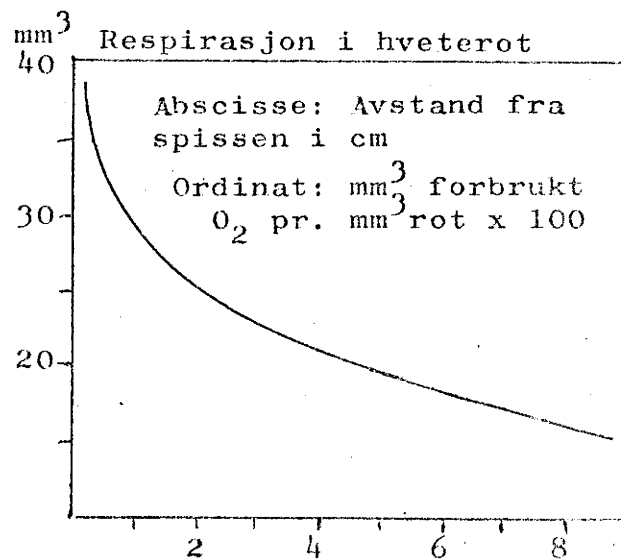
Rotspissen er beskyttet av en rothette med eget meristem. Ytterst epidermis, innenfor den en parenkymatisk rotbark som omgir en indre sylinder av prokambium, og undertiden en aksial marg.

Delingssonen ytterst i rotspissen ("vekstpunktet") går gradvis over i en strekningssone hvor det foregår en meget rask vekst (se fig. B).

På grunn av den raske veksten i strekningssonen blir det også en meget høy respirasjonsintensitet (jfr. fig. C).



B

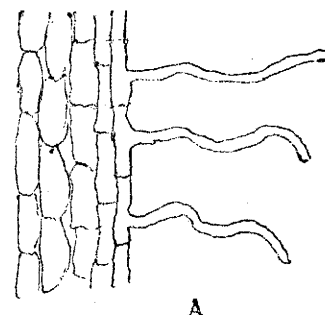


C

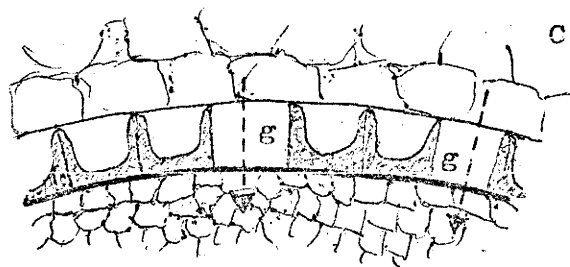
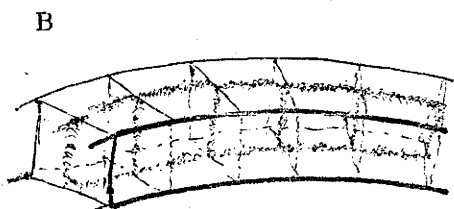
b) Primær differensiering.

Umiddelbart bakenfor strekningssonen begynner differensieringen. Her dannes rothår ved utposninger av epidermiscellene. Epidermiscellene mangler kutikula og er ganske tynnvegget.

Det innerste cellelaget i rotbarken får en spesiell struktur og danner endodermis (innerhud). Den sperrer all radiær transport innover gjennom celleveggene.



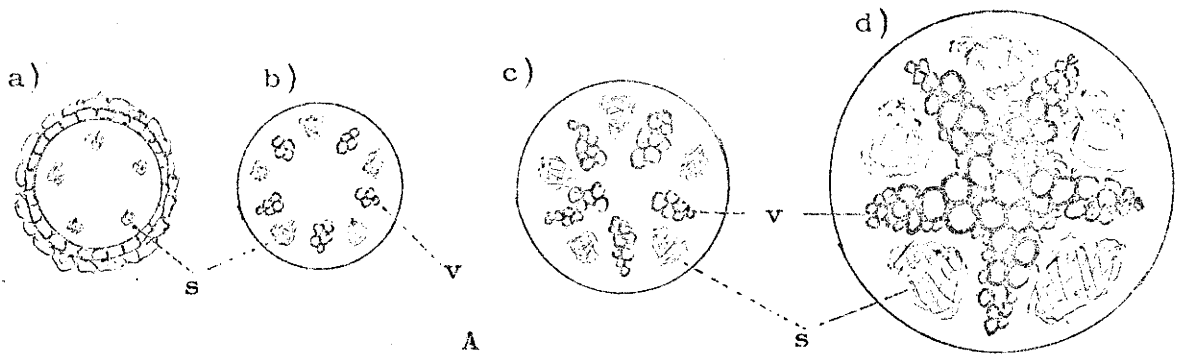
Hos tofrøbladete utfelles korkstoff i celleveggen i en smal sone som danner et magebelte rundt hver celle: Casparyske striper (i tverrsnitt "punkter"). Se fig. B. Hos enfrøbladete er ofte både radialvegger og innervegger i de fleste endodermiscellene sterkt fortykket og godt impregnert (fig. C).



Men med passende mellomrom er det montert striper av ganske tynnveggete gjennomgangsceller (g på fig. C). All stofftransport ut og inn er altså under kontroll av levende celler.

Alt som ligger innenfor endodermis kalles sentralsylindren, eller stelen. Det ytterste laget i den er et småcellet parenkym : pericykelen, hvor anlegg til siderøtter oppstår. Prokambiumcellene innenfor pericykelen blir mer og mer langstrakte etter hvert og differensieres gradvis til ledningsvev.

Først dannes et antall tynne strenger av silvev like innenfor pericykelen. Litt lenger bak spissen dannes samme antall strenger av vedvev i mellomrommene mellom silvevstrengene. Både i silvev og vedvev fortsetter differensieringen utenfra innover, slik at de eldste og trangeste cellene blir liggende ytterst. Vedvevet brer seg raskest, så vedstrengene kan smelte sammen og undertiden danne en massiv, furet stav.



Differensiering av ledningsvev i rot av tofrøbl. (skjematisk)

På grensen mellom vedvev og silvev blir det liggende et skikt av "ubrukt" prokambium som går over til tynnvegget parenkym.

c) Sekundær tykkelsesvekst.

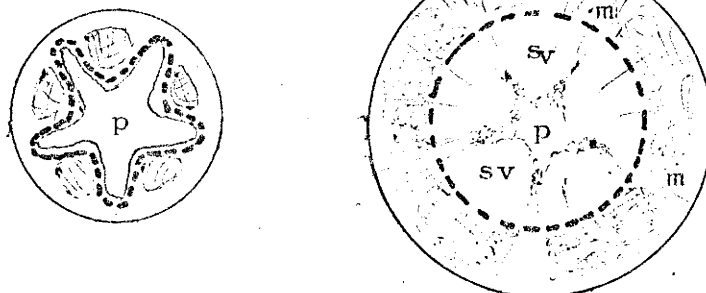
Også i røttene kan det dannes et kambium. Det dannes ved at cellene i det tynnveggete parenkymskiktet på grensen mellom silvev og vedvev begynner å dele seg. Kambiet bukter seg altså hele vegen utenom vedstrengene og innenom silvevet, så det danner til å begynne med en slags bølget sylinder hvor silvevstrengene ligger på bunnen av furene.

De fleste cellene som avsettes innover, blir til sekundær ved, og de som avsettes utover, blir til sekundært silvev. Men langsgående smale striper i kambiet danner parenkym istedenfor ledningsvev : margstråler.

I furene avsettes det mere av nydannet vev innover enn utover, slik at furene blir grunnere og grunnere og til slutt utjevnes helt, så kambiet danner en jevn sylinder (fig. B). Et korkkambium dannes et stykke ute i primærbarken, så røttene får en sekundær korkbark. På eldre stadier er det liten forskjell i indre struktur mellom røtter og skudd.

B Sekundær tykkelsesvekst, utvikling i sentralsylindren.

Kambium stiplet



primær ved = p, sekundær ved = sv, silvev = s, margstråle = m

XIV.5 Vannledningen.

XIV.5.1 Oversikt.

Som følge av transpirasjon og vannopptak må det gå en kontinuerlig vannstrøm oppover fra røtter til blad. Dette reiser to hovedspørsmål: Hvilke ledningsbaner følger vannstrømmen, og hvilke krefter er det som driver den? Veggen fra rotoverflaten til bladoverflaten faller i tre etapper:

- a) Fra rotoverflaten inn til ledningsvevet i rota,
- b) Opp gjennom ledningsstrengene fra røtter til blad,
- c) Fra "bladnervene" ut til bladoverflaten.

Transportbaneproblemet har vært undersøkt i over 100 år, ved hel eller delvis blokkering (fett, innsnitt, luftblærer etc.) og ved indikatorforsøk (fargestoffer, fluorescerende stoffer, radioaktive isotoper osv.). Det er ført klart bevis for at vannet på etappe a) hovedsakelig diffunderer langs celleveggene, på etappe b) strømmer i vedvevet, og på etappe c) igjen i celleveggene.

Under normale transpirasjonsforhold er det undertrykk i de ledende elementer i vedvevet. Cellene ville klappe sammen hvis veggene ikke var forsterket. Undertrykket oppstår som direkte konsekvens av transpirasjonen. Undertrykket forplanter seg gjennom ledningsstrengene ned i røttene. Der kan det etter hvert utliknes ved "påfyll" av vann fra rotparenkymet. På denne måten "trekker" transpirasjonen væskesøylene opp gjennom ledningsvevet: Kohesjonsteorien (se pkt. XIV.5.7).

Når transpirasjonen er helt minimal (doggfall), kan vannopptaket undertiden gå så langt at det blir overtrykk i ledningsstrengene: rottrykket. Dette henger sammen med ioneopptaket.

XIV.5.2 Sentripetal radialtransport i røttene.

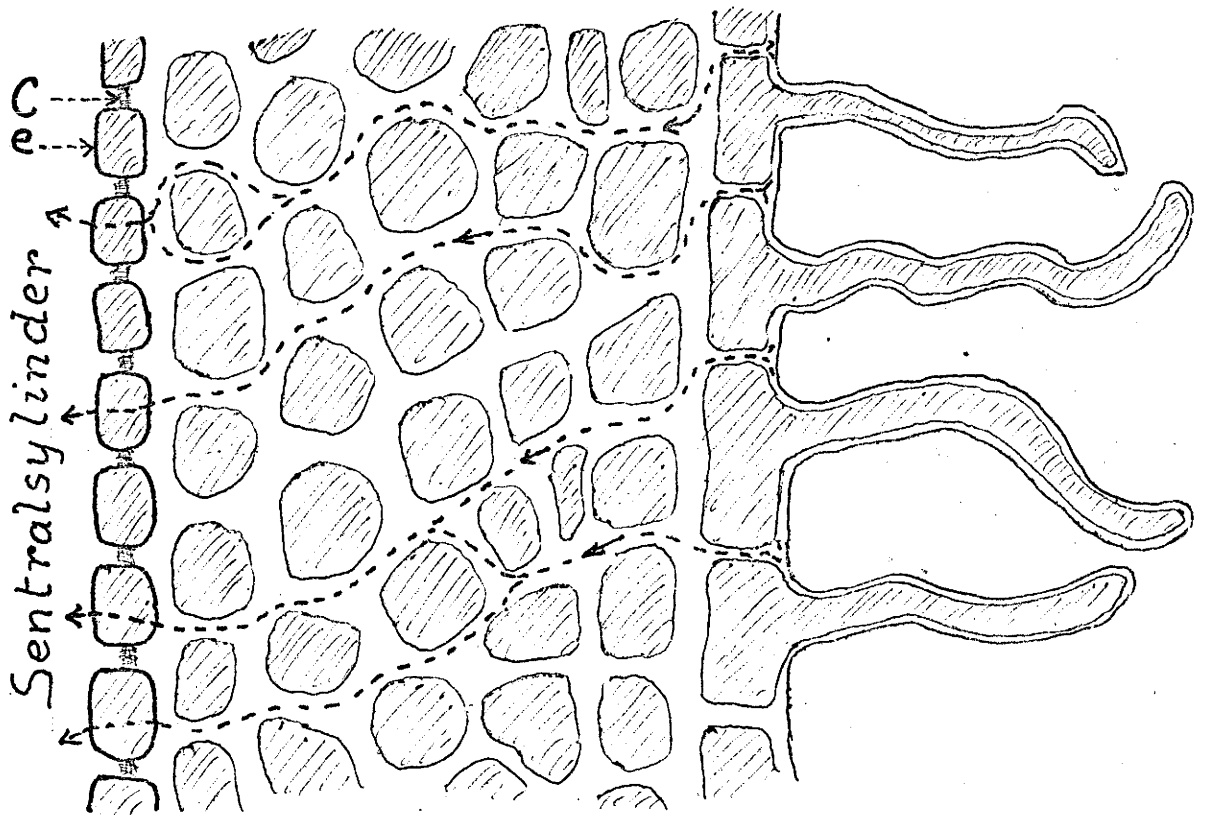
Celleveggene i rotparenkymet består av et submikroskopisk flettverk av strukturstoff-fibre (cellulose, hemicellulose og pektinstoffer). Det er så åpent i maskene at det blir romslig plass for diffusjon av vann (trekkpapireffekt). Forutsetningen for en slik vanntransport fra rotoverflaten inn til endodermis er at ledningsstrengenes absorpsjonspotensial S_v er større enn jordpotensialet O_j .

Absorpsjonspotensialet er bestemt ved den osmotiske grunnlikningen (s. 91). De ledende elementene i veden er døde celler som ikke alene ville kunne prestere noe osmotisk trykk, men sentralsylindren vil fungere som et osmotisk system hvor endodermis representerer den semipermeable membranen.

Konsentrasjonsforskjellen mellom jordvæsken og væsken i veden er ikke stor. Det er først og fremst undertrykket i veden, P' , som skaper potensialgradienten. Det er ekvivalent med et negativt turgortrykk :

$$P = - P' \quad S_v = O_v + P' > O_j$$

Under konstante osmotiske forhold vil energigradienten (og potensialgradienten) jordvæske/ledningsvev variere i takt med undertrykket i veden. Samtidig må det foregå en løpende justering av absorpsjonspotensialet i rotbark-parenkymet, slik at likevekten cellevegg/cytoplasma/cellesaft opprettholdes. Figuren nedenfor gir en skjematisk illustrasjon av vannets veg på denne første etappen fra rotoverflaten til endodermis.



Skjematisk illustrasjon av den radiale vanntransporten fra rotoverflaten inn til sentralsylindren. e = endodermis, C = Casparyske "punkter", levende celler skravert.

XIV.5.3 Cellevegger og porer i vedvevet.

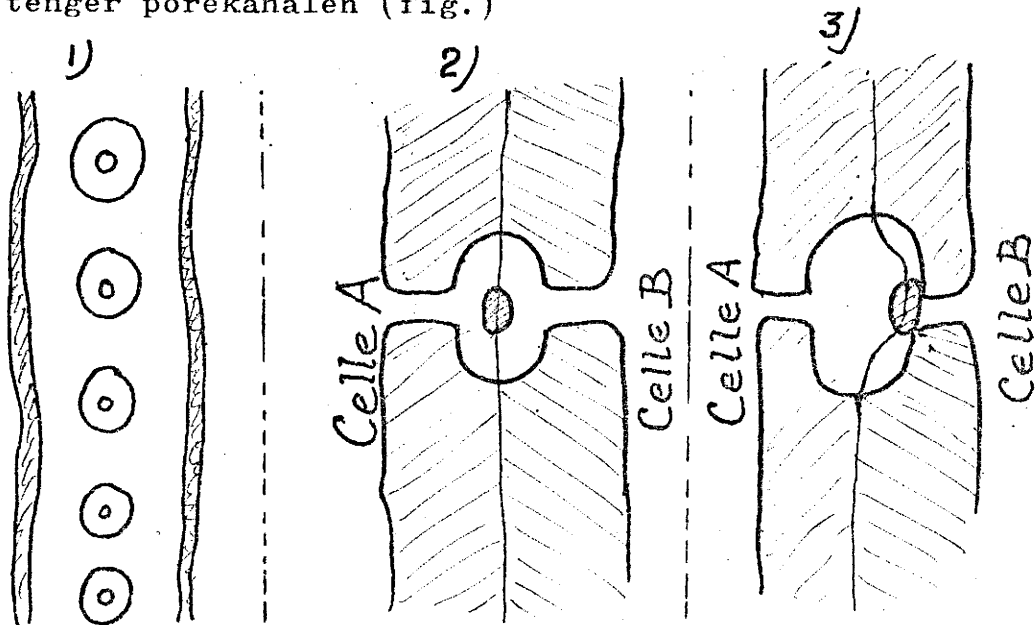
Vedvevet er et heterogent cellevev som omfatter fire celletyper:

<u>Trakeider</u>) vannledende elementer, døde celler
<u>Vedrør (kar)</u>	
<u>Vedfibre</u>	styrkevev, døde celler
<u>Vedparenkym</u>	tynnveggete levende celler

Alle celler i veden er langsmale, også parenkymcellene som har vanlige cellevegger av cellulose og pektin.

Celleveggene i de døde cellene er impregnert med lignin (= vedstoff), og er derfor nesten ugjennomtrengelige for vann. Men det er god poreforbindelse mellom cellene i veden. Porer er ikke åpne huller i veggen, men groper eller kanaler som fra begge sider fører inn til en tynn poremembran midt i veggen. Dette er en liten flekk av den opprinnelige primærveggen som ikke er blitt fortykket ved påleiring av veggstoff. Poremembranene er lett permeable for vann.

I ved er det utviklet en spesiell type som kalles linseporer. Porekanalene utvider seg fra begge sider som en slags omvendt trakt innover mot poremembranen, slik at det dannes et linseformig hulrom inne i veggen. Disse linseporene er konstruert som trykkventiler. Midtpartiet av poremembranen er fortykket til en liten, linseformet klump, torus, som er impregnert med lignin. Hvis det kommer luft inn i den ene av to naboceller, smekker torus på grunn av undertrykket over mot den andre og stenger porekanalen (fig.)



middels sterk
forstørrelse

meget sterk forstørrelse

Ligninutfellingen er en interessant prosess. Etter at strekningsveksten er avsluttet, øker celleveggene i tykkelse ved påleiring av ny veggsubstans som mest består av cellulose. Veggene kan bli flere ganger så tykk som opprinnelig. Bare porene blir stående som utsparinger. Det kan også dannes et komplisert system av forsterkningslister på innsiden av cellene. Men plutselig sjaltes hele syntesemaskineriet om, og det produseres lignin isteden. Det ser nå ut til at det kan være cytokininer som dirigerer omsjaltningen. Antakelig er det en ny gruppe gener som blir aktivert.

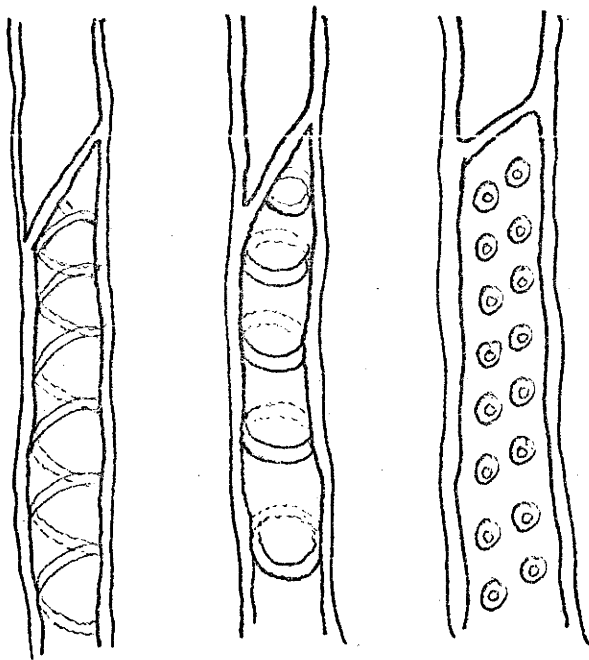
XIV.5.4 Celletyper i veden.

Trakeidene er langsmale, døde celler, tilspisset i begge ender, så det blir skråttstilte tverrvegger (større areal, og derfor større permeabilitet). De har tykke vegger, ofte forsterkningslister og god innbyrdes poreforbindelse. Vanlige typer er spiraltrakeider, ringtrakeider og poretrakeider (se fig.)

Vedrørene (kar) er dannet av langsgående rekker av sylindriske celler som kan være meget videre enn trakeidene. Tverrveggene er \dagger oppløst, så det blir fri væskepassasje. Veggene er sterkt fortykket og har en liknende forsterkningsstruktur som trakeidene.

Vedfibrene er meget lange, trange og tykkvegget med redusert porestruktur. De har en ren avstivingsfunksjon.

Vedparenkymet består av temmelig lange, tynnveggete og levende celler. De har vel sin viktigste funksjon under differensieringen av veden (tilførsel av byggemateriale).



XIV.5.5 Sentrifugal transport i bladparenkymet.

Bladparenkymet utvikler et høyt absorpsjonspotensial under transpirasjonen. De cellene som ligger nærmest vedvevet tar opp vann derfra. Ledningsmotstanden på en rute fra celle til celle ut mot overflaten ville være større enn ledningsmotstanden i veggene, så vannet følger samme veg som i rotparenkymet. Når spalteåpningene står åpne, skjer størstedelen av transpirasjonen ved at vann fordunster fra den indre overflaten langs intercellularkanalene og diffunderer ut gjennom stomata i dampform. Når spalteåpningene står åpne, diffunderer vannet via celleveggene i bladparenkymet ut til ytterveggene i epidermis og fordunster derfra.

Transport fra celle til celle i bladparenkymet er naturligvis også mulig. Det er god poreforbindelse mellom naboceller. Poremembranene er også gjennomtrengt av tallrike cytoplasma-strenger, plasmodesmer. Organiske stoffer følger denne ruten (sukker, aminosyrer, auxin, virus, etc.).

XIV.5.7 Kohesjonsteorien.

Transpirasjonen øker absorpsjonspotensialet i bladvevet. Det dekker tapet ved å ta opp vann fra vedvevet i nervene. Derved oppstår et undertrykk i ledningsstrengene. Det forplanter seg nedover til røttene. Der forskyves likevekten sånn at ledningsstrengene tar opp vann fra rotparenkymet. Dette starter en sentripetal vanntransport i celleveggene i rotparenkymet. I siste runde blir vanntapet erstattet ved opptak fra jorda. Dette er hovedinnholdet i kohesjonsteorien som først ble fremsatt i 1894.

Hvis dette systemet skal fungere, må to viktige forutsetninger være oppfylt : Det må eksistere ubrutte vannsøyler i vedvevet "fra topp til tå", og det må være en trykkgradient i lengderetningen, tilstrekkelig til å heve vannet oppover.

Modellforsøk med tynne kapillarrør viser at det lett dannes luftblærer ved undertrykk. Derved brytes vannsøylen. Luftblærer dannes også når vannet fryser og tiner igjen. Plantene er åpenbart i stand til å eliminere slike luftblærer. Ingen skjønner akkurat hvordan.

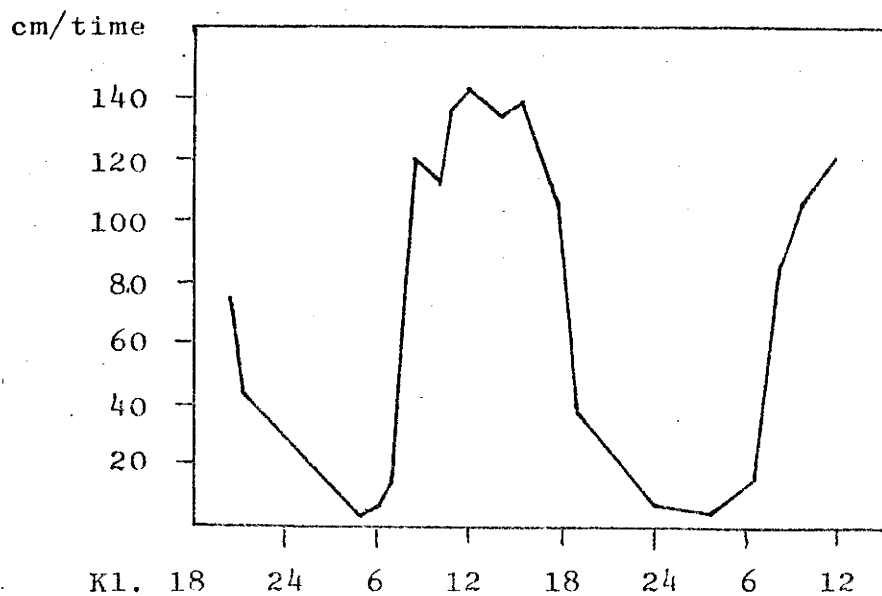
Den trykkgradienten som skal til for å overvinne ledningsmotstanden i en vanlig trestamme, er ca. 2-3 atmosfærer pr. 10 m. I tillegg kommer ca. 1 atm. pr. 10 m på grunn av høydeforskjellen, i alt ca. 4 atmosfærer pr. 10 m. I et 30 m høyt tre skulle man altså vente å finne et absorpsjonspotensial på minst 12 atm. i den øvre del av kronen. Målinger viser alltid mer enn dette.

Undertrykket i trestammer kan måles direkte ved hjelp av spesialkonstruerte manometre. Verdiene stemmer bra med det man skulle vente etter kohesjonsteorien.

XIV.5.8 Hastighetsmålinger.

Vannet ledningshastighet opp gjennom trestammer kan måles ved en rekke forskjellige metoder. Den varierer veldig etter plantemateriale og forsøksbetingelser. Hos urtaktige planter i vårt klima blir det sjelden mer enn 1 m pr. time. Hos løvtrær med spredtporet ved kan en finne hastigheter på 3-4 m pr. time, og i trær med ringporet ved det tidobbelte. Hos nåletrær går vannstrømmen meget langsommere, ca. $\frac{1}{2}$ m pr. time. Det henger sammen med at nåletrærne ikke har vedrør, men bare trakeider i veden.

Hastigheten svinger i takt med transpirasjonen, med en viss faseforskyvning som skyldes tregheten i systemet.



Døgnvariasjon i vannbevegelsen opp gjennom en stamme av lerk

XIV.6 Vannet som produksjonsfaktor.

XIV.6.1 Visning og visningspunkt.

I verdensmålestokk er skort på vann en av de viktigste årsaker til avlingstap i jordbruk og skogbruk. I mange områder er vannressursene for knappe til å gi mulighet for optimal produksjon. Det er utført en mengde undersøkelser over jordfuktighetens innflytelse på vekst og avling hos kulturplanter og skogstrær. For å få fullstendig oversikt over vannbalansen må transpirasjon og transport også vurderes. Hovedkonklusjonen av dette arbeidet formuleres av D.Müller slik :

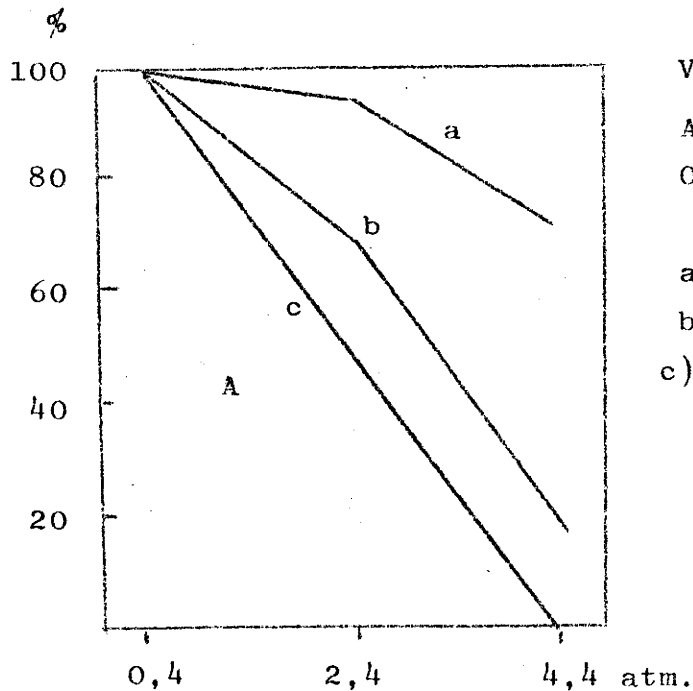
"Naar Planterne tvunget av Omstendighederne maa omgaaes sparsomt med Vandet, lukkes Spalteaabningerne, og dermed nedsættes Fotosyntesen og Stofproduktionen til en ganske utilfredsstillende Værdi. Derfor er intet mere vigtigt her paa Jorden end at Planterne har Adgang til saa meget Vand, at de trods stor Transpiration kan holde Spalteaabningerne aabne."

Hvis plantene mister for mye vann, visner de. En skiller mellom forbigående og permanent visning. Permanent visning inntrer når jorda er blitt så tørr at vannopptaket stopper helt. Denne kritiske jordfuktigheten kan karakteriseres ved visningsprosenten eller visningspotensialet. For de fleste kulturplanter ligger visningspotensialet mellom 10 og 15 atm. Visningsprosenten vil naturligvis variere sterkt etter jordslaget.

Når jordfuktigheten nærmere seg visningspotensialet kan det i visse situasjoner foregå et vannopptak mot potensialgradienten. Dette må sees i sammenheng med ioneopptaket.

XIV.6.2 Moderat vanndefisit.

Selv et ganske moderat vannunderskudd kan redusere fotosyntese, vekst og avling. Det viser seg f.eks. i vannkulturforsøk med tilsetning av kjemisk nøytrale, men osmotisk aktive stoffer som gjør det mulig å regulere det osmotiske potensialet i næringsløsningen (eks. se fig øverst på neste side).



Vekstforsøk i næringsløsning

Abscisse: Osmotisk potensial

Ordinat: Relativ avling
(friskvekt)

a) Sukkerbeter

b) Gulrøtter

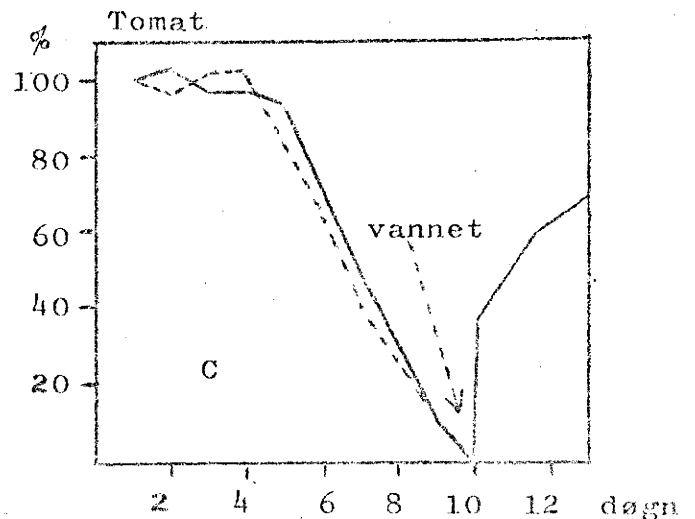
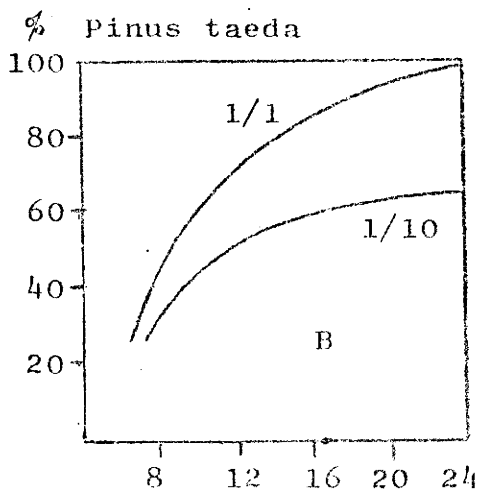
c) Bønner

Tre reaksjonssystemer virker sammen til å hemme utviklingen:

- (1) For det første vil en vanddefisitt føre til hel eller delvis lukning av spalteåpningene og dermed begrense CO_2 -opptaket.
- (2) Vannmangel reduserer turgortrykket og stopper veksten.
- (3) Cellenes synteseapparat settes ut av funksjon hvis cytoplasmaets hydratasjonstilstand synker noe videre under det normale.

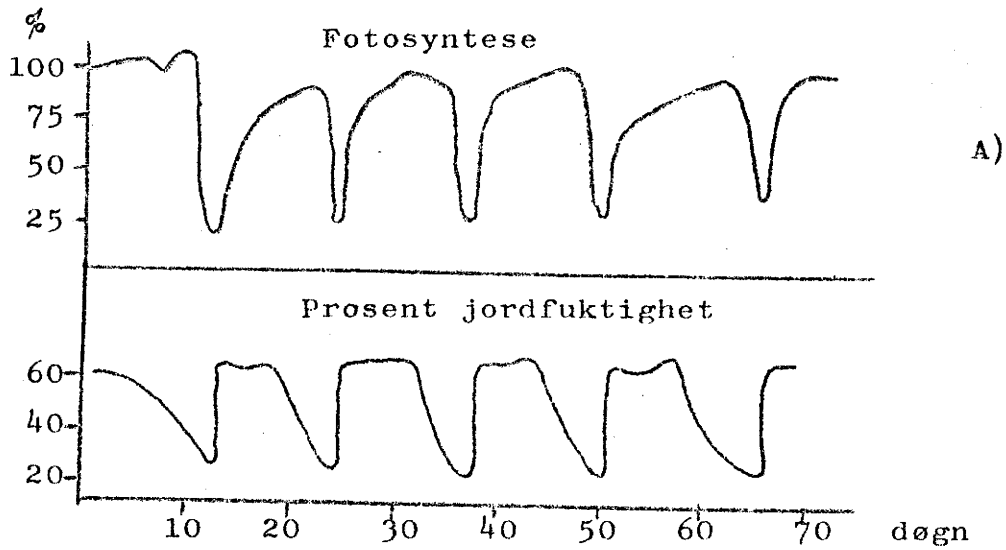
Disse sammenhengene kommer ofte meget klart fram i forsøk.

Noen eksempler :



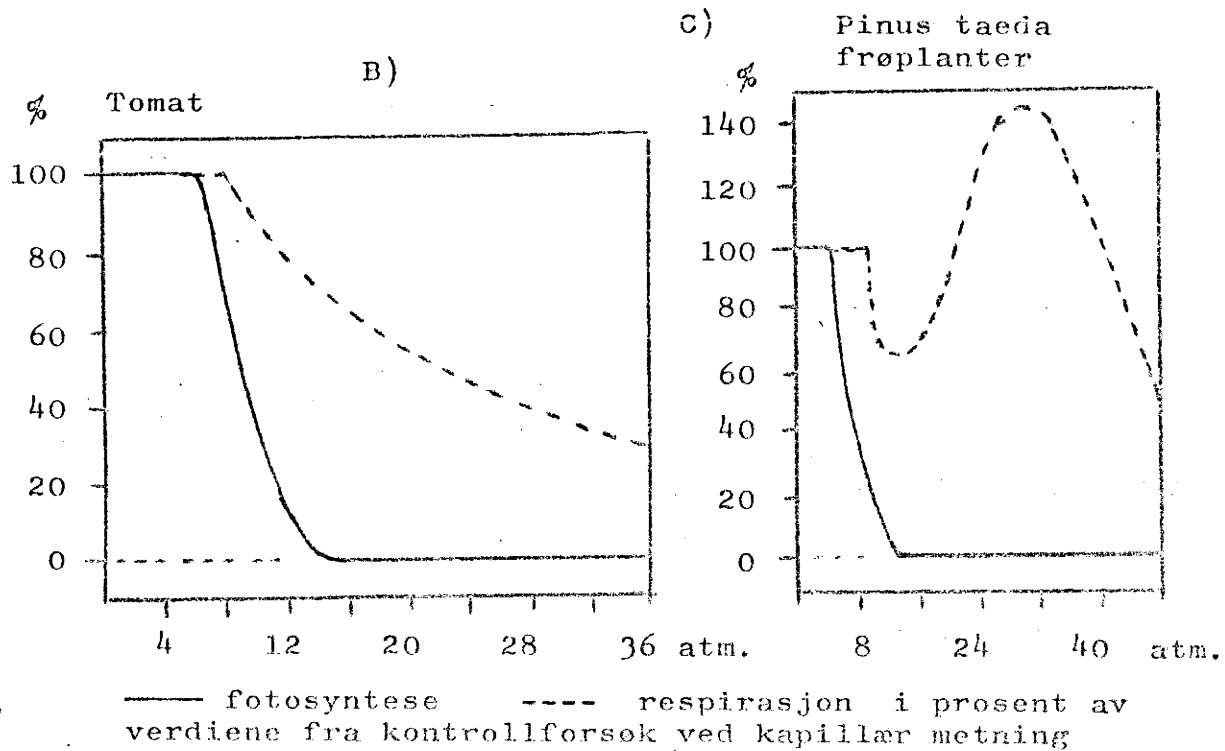
Abscisse: jordfuktighet
Ordinat: fotosyntese
Relativ lysintensitet
påført kurvene

Hel strek: fotosyntese
Stiplet: transpirasjon



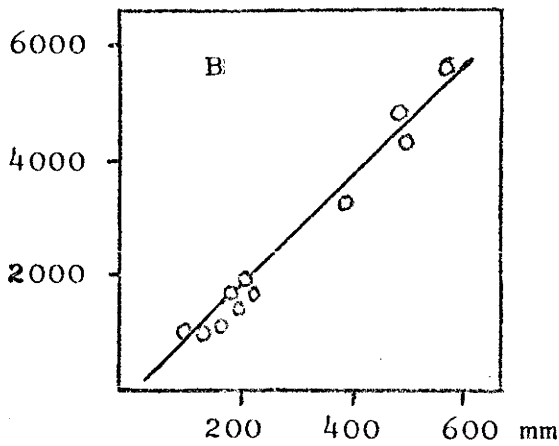
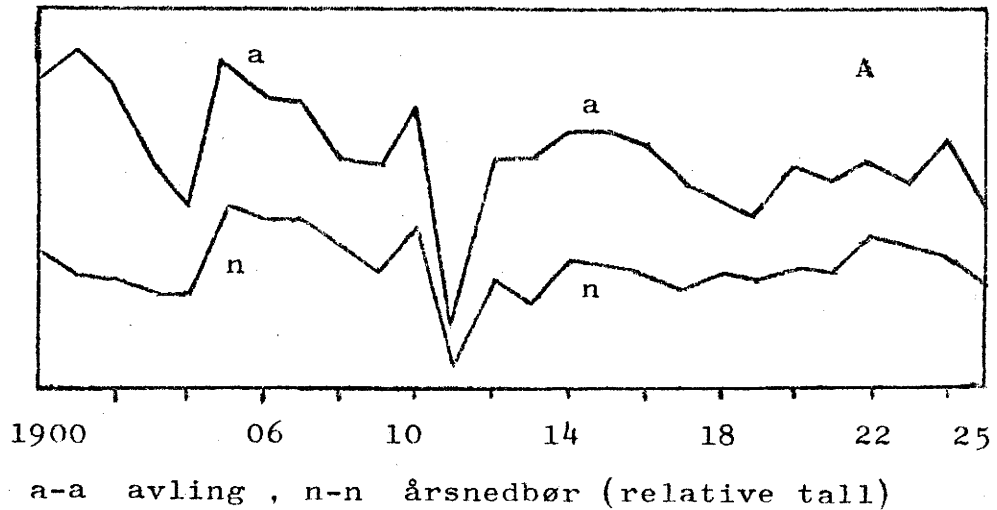
Vanningsforsøk med sukkerrør

Stoffproduksjonen kan bli ennå sterkere hemmet enn fotosyntesen ved vannmangel, fordi respirasjonen ikke hemmes så mye som fotosyntesen. I enkelte tilfelle kan respirasjonen til og med vise en forbigående stigning, en slags feberreaksjon. Stivelse omdannes til sukker som stimulerer respirasjonen.



På grunn av den klare sammenhengen mellom vannforsyning, fotosyntese og vekst kan man ofte finne meget høy korrelasjon mellom nedbør og avling. Et par eksempler i diagrammene øverst på neste side.

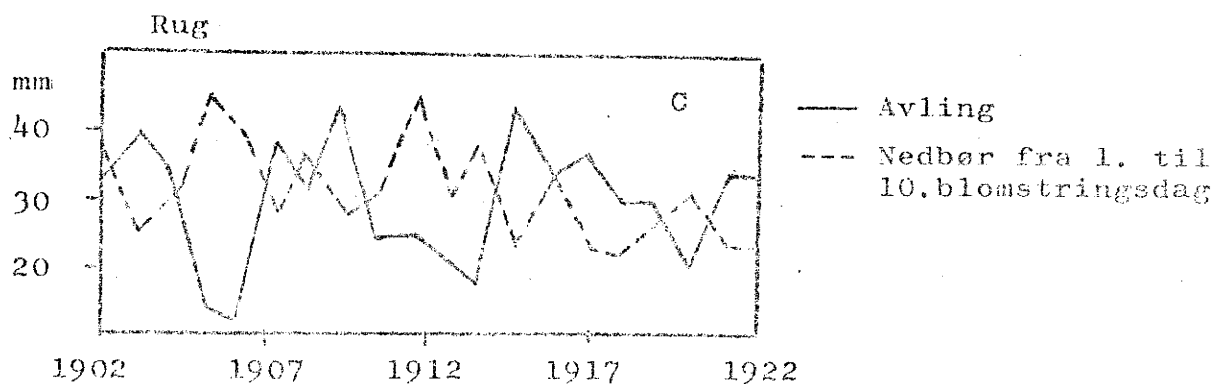
Sukkerbeter (tyske undersøkelser)

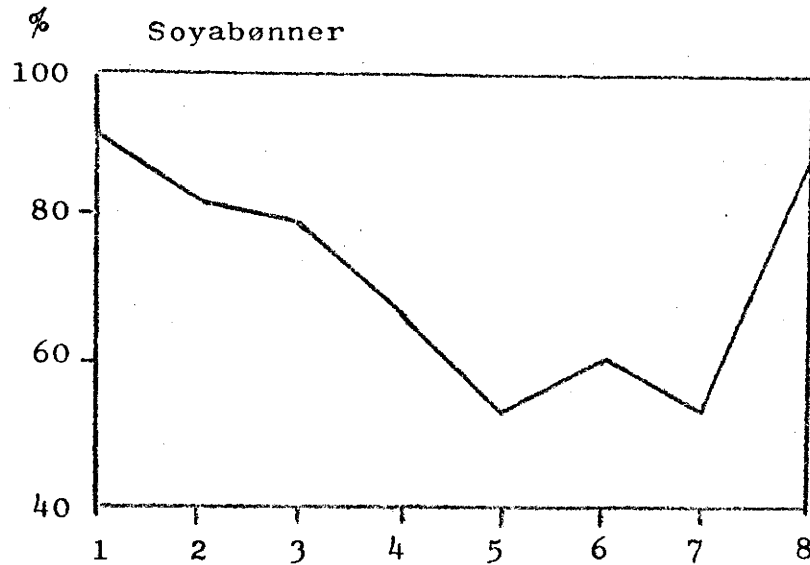


Grasavlinger i Sørvest-Afrika
Kg tørrstoff pr. ha pr. år
Abscisse: årsnedbør

XIV.6.3 Kritiske perioder.

Det er viktig å være klar over at plantenes reaksjon på vannmangel varierer ganske mye etter hvilket utviklingsstadium de befinner seg på (jfr. rotutvikling hos frøplanter/tørkerisiko ved løvsprett). Det kan ofte utpekes visse kritiske perioder med særlig høy følsomhet. Hos planter med vindpollinering og insektpollinering er tørrvær under blomstringen en betingelse for god frøsetting. Rugen er et godt eksempel :





Plantene dyrket i godt fuktig jord med avbrudd av 1 ukens tørkeperiode. Ordinatt: Avling i prosent av kontroll uten tørkeperiode. Abscisse: Ukenr. for tørkeperioden.

I vårt klimalaboratorium har assistent Kolderup utført en del forsøk med hvete som illustrerer dette forholdet godt. Den kritiske perioden er her aksskyting og blomstring. Vekstperioden ble delt i tre : 1) Spiring og vegetativ vekst fram til "tykkmagestadiet", 2) aksskyting, blomstring og frøsetting, 3) fram til gulmodning. H betyr høy og L lav fuktighet.

Karforsøk med "Møystad" hvete
Avling i gram pr. kar

Jord	H-H-H	H-H-H	H-L-H	H-L-H
Luft	H-H-H	H-L-H	H-H-H	H-L-H
Avling	57,4	53,5	14,3	5,2

Strå lengde i cm

Jord	H-H-H	H-H-H	H-H-H	H-L-H	H-L-H	L-L-L	L-L-L
Luft	H-H-H	H-L-H	L-L-L	H-H-H	H-L-H	H-H-H	L-L-L
Avling	103,0	96,2	85,9	73,5	55,1	65,5	53,3

Gjennomsnitt av 3 sorter, vekslende jordfuktighet
Avling i g pr. kar

H-H-H	H-H-L	H-L-H	H-L-L	L-H-H	L-H-L	L-L-H	L-L-L
47,1	37,8	7,1	4,1	35,2	19,8	12,9	6,0

XV. PLANTENES MINERALNÆRING

XV.1 Oversikt.

Plantenes ernæringsproblem ble først tatt opp av ARISTOTELES omkring 350 år f.Kr. (384-322). Han la grunnlaget for den såkalte humusteorien som rådde grunnen helt til 1840, da JUSTUS VON LIEBIG utformet mineralstoffteorien. Den første som satte prøve på humusteorien ved forsøk, var visstnok LEONARDO DA VINCI, som kom til at plantene levde av vann.

Utforskningen av forholdet mellom jord og planter er nå blitt et utpreget tverrfaglig arbeidsområde som blant annet omfatter jordbunns lære, gjødslingslære, plantepatologi og biokjemi. Her skal vi legge hovedvekten på spørsmålet om hvilke mineralstoffer plantene trenger, og hvorfor de trenger dem, uten å gå noe videre inn på hypoteser og teorier om forhold som ennå ikke er ordentlig forstått.

XV.2 Plantefysiologer på jakt etter jern.

XV.2.1 Eusèbe Gris.

Det har ikke vært lett å finne ut hvilke stoffer plantene må ha for normal vekst og utvikling. Jernets oppdagelseshistorie er et godt eksempel. E.Gris fastslo i en melding til vitenskapsakademiet i Paris 2.okt. 1843 at grønne planter ikke kunne utvikle seg normalt i et jernfritt miljø. Plantene ble da angrepet av klorose. Jernvirkningen var helt spesifikk, dvs. at ikke noe annet stoff kunne erstatte jern.

Gris hadde observert noen små grønne fargekorn i blad, som ble avbleket ved jernmangel, og trakk analogislutninger ved sammenlikning med hemoglobins funksjon i blod.

I 1939 formulerte ARNON og STOUT tre kriterier som må være oppfylt hvis et element skal godtas som livsviktig :

1) Mangel av vedkommende element skal hindre normal utvikling av planten, enten i det vegetative eller det reproduktive stadium.

2) Elementet må ha en spesifikk effekt, slik at mangelsymptomene ikke kan oppheves på noen annen måte enn ved tilførsel av vedkommende element.

3) Elementet må være direkte engasjert i plantenes stoffskifte og ikke bare virke gjennom kjemiske omdannelser i det ytre medium

De gamle pionerundersøkelsene til Gris har oppfylt disse kriteriene til punkt og prikke. Han var langt forut for sin tid.

Begrepet klorose er nå utvidet til å gjelde et hvilket som helst tilfelle av synlig klorofyllmangel, uansett årsak.

Med mineralstoffer menes stoffer som opprinnelig er dannet ved forvitring av mineraler i jordskorpen.

XV.2.2 Hans Molisch.

Klorose-symptomene ville få en enkel forklaring hvis jernet gikk inn i klorofyllmolekylet, slik som i hemoglobin. De første klorofyllanalysene bekreftet denne hypotesen. Jern var konstant til stede. Først i 1892 beviste Molisch at jern ikke inngår i klorofyllmolekylet. Han hevdet også at jernet ikke behøvde å ha noe med klorofyllsyntesen å gjøre. Også klorofyllfri organismer (*Aspørgillus*) måtte nemlig ha jern for å utvikle seg normalt. Kanskje kunne jernmangel volde forstyrrelser som hemmer protoplasma-aktiviteten hos alle organismer. Hos grønne planter kunne det være selve plastideoppbyggingen som ble hemmet.

XV.2.3 Jernkrigen mellom Warburg og Wieland.

Omtrent på denne tiden kom enzymene inn i bildet. BUCHNER oppdaget i 1896 at en gjærekstrakt uten levende celler kan fremkalle alkoholgjæring (enzym = i gjær). Dette innledet utforskningen av åndings- og gjæringsenzymene, hvor vi stadig støter på navnet OTTO WARBURG. Han var etter hvert blitt mer og mer overbevist om at jernet måtte spille en avgjørende rolle ved oksygenopptaket under respirasjonen. Han postulerte at det måtte eksistere et jernholdig "oksygenoverførende enzym". Dette rimet dårlig med den rådende respirasjonsteori, som var utformet av H. WIELAND, en fremrakende tysk fysiolog.

Han betraktet respirasjonen som en gradvis dehydrogenering av substratet under frigjøring av "aktivert hydrogen" som skulle reagere direkte med atmosfærisk oksygen, uten at noe jern-enzym kom inn i bildet. Vi innser nå at begge parter hadde litt rett, men den gang var begge innbitt oppsatt på å bevise at den andre hadde urett.

XV.2.4 David Keilin og cytokromene.

KEILIN i England tok opp tråden fra en gammel og glemt skotsk undersøkelse av et rødt cellefargestoff som skulle være beslektet med hemoglobin. I en berømt avhandling fra 1925 beviste han at det dreide seg om universelt utbredte hempigmenter som han kalte cytokrom a, b og c. Han påviste også at disse cytokromene hadde en sentral funksjon i respirasjonsmekanismen. Etter atskillig strid mellom Keilin og Warburg, ble det til slutt klart at Warburgs "oksygenoverførende enzym" nettopp var et cytokrom, nemlig cytokrom a₃.

XV.2.5 Cytokromer i fotosyntesen.

Det var kjent at ca. 80 % av alt jern i klorofyllførende bladceller sitter i kloroplastene. Det lå da nær å tenke seg at de også kunne inneholde cytokrom. En intens ettersøking ledet til oppdagelsen av cytokrom f, cytokrom b₆ og cytokrom 559 (jfr. skjema s. 54).

Under normale forhold er det en nær sammenheng mellom CO₂-assimilasjon i kloroplastene og proteinsyntese. Aminosyrer blir dannet ved sidereaksjoner (via glutaminsyre) og brukt til proteinframstilling. Når plantene får nitrogenet som nitrat, må en nitratreduksjon gå forut for aminosyresyntesen. Denne reduksjonen går i to trinn, med nitritt som mellomprodukt. Første reaksjonstrinn katalyseres av nitratreduktase, som har vist seg å være et jernholdig enzym. Cytokromer er også engasjert i prosessen. En ny viktig funksjon for jernet.

XV.2.6 Ferredoksin.

Ingen av cytokromene kan redusere NADP. Det er et annet jernproteid som greier denne krevende jobben: ferredoksin. Ferredoksinet medvirker også ved reduksjonen av nitritt til ammonium.

XV.2.7 Klorofyllsyntesen.

Jern inngår ikke i klorofyllmolekylet, men strukturen viser stor likhet med de jernholdige hemepigmentene hemoglobin og cytokrom. Klorofyll og cytokrom har et felles forstadium : protoporfyrin IX. Utredning av syntesevegen har vist at et jernholdig coenzym er nødvendig som katalysator i et av de tidligste reaksjonstrinnene på denne vegen. Klorosen skyldes altså både at plastideoppbyggingen svikter og at klorofyllsyntesen blokkeres ved jernmangel.

XV.3 Vann- og sandkultur, næringsløsninger.

I løpet av 1850- og 60-årene ble vannkultur- og sandkulturmetodene utviklet nokså parallelt, og dermed kom det mere fart i studiet av plantenes mineralnæring. Ved vannkultur må god lufttilførsel til røttene sikres. I sandkultur ga ren, syrevasket kvartssand størst sikkerhet mot forurensning. Forsøksprinsippet var enkelt. Man utprøvde først en næringsløsning som ga god vekst og normal utvikling, på grunnlag av askeanalyser av plantemateriale fra markforsøk. Så fjernet man ett for ett av de tilsatte stoffene for å se om plantene kunne greie seg uten. Siden det ikke er mulig å fjerne bare den ene komponenten i et næringssalt, ble Na^+ og Cl^- brukt som "erstatningsioner". Det kunne man gjøre fordi det hadde vist seg at plantene var lite følsomme for konsentrasjonsendringer av Na^+ og Cl^- .

Renheten av vann og kjemikalier var meget viktig. Undertiden var det nødvendig å dyrke plantene gjennom flere generasjoner for å bli kvitt de mineralstoffene som fulgte med frøet. Et par eksempler på næringsløsninger illustrerer utviklingen :

KNOPs næringsløsning (1865)

KNO_3	0,2	g/liter
$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	0,8	-
KH_2PO_4	0,2	-
$\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$...	0,2	-
FePO_4	0,1	-

HEWITTs næringsløsning (1952)

KNO_3	0,505	g/liter
$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	0,820	-
$\text{NaH}_2\text{PO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$	0,208	-
$\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	0,369	-
Ferrisitrat	0,0245	-
MnSO_4	0,00223	-
$\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$	0,000240	-
$\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	0,000296	-
H_3BO_3	0,00186	-
$(\text{NH}_4)_6\text{Mo}_7\text{O}_{24} \cdot 4\text{H}_2\text{O}$	0,000035	-
$\text{CoSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	0,000028	-
NaCl	0,00585	-

Forsøkene tok først og fremst sikte på å finne ut hvilke stoffer som var nødvendige og tilstrekkelige til å gi helt normal vekst og utvikling. Man ønsket også å bestemme det optimale mengdeforholdet mellom dem, med sikte på praktisk anvendelse i gjødslingsprogrammer. Dette lyktes dårlig, på grunn av kjemiske komplikasjoner i jord (bindinger til jordpartiklene, kompleksdannelser, pH-forskyvninger, endringer av oksydasjonstilstanden, osv.).

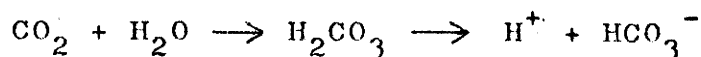
XV.4 Makronæringsstoffene (hovednæringsstoff).

Med makronæringsstoff menes næringsstoffer som plantene trenger i ganske store mengder (mer enn 100 mg/liter). Siden karbondioksyd og vann er utgangsmaterialet for fotosyntesen, er det klart at plantene må ha rikelig tilgang på de tre elementene C, H og O. Det gjenstår tre ikke-metaller og tre "lette" metaller :

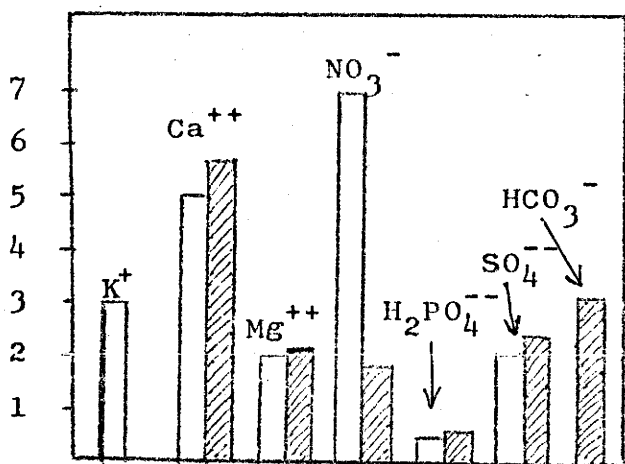
N	P	S
K	Ca	Mg

Plantene tar opp disse elementene i ioneform. Det må da være en rimelig balanse i opptaket av kationer og anioner, fordi opptak av begge ioneslag ville bli umulig hvis det bygde seg opp en potensialforskjell rot/miljø : elektronøytralitetsprinsippet.

Nå har ikke plantene alltid behov for like store mengder av de tilstedeværende kationer og anioner. De kan greie denne situasjonen ved ionebytte. Under respirasjonen produseres CO_2 :



Hvis røttene tar opp et overskudd av kationer, bevares nøytraliteten ved at de avgir H^+ -ioner med samme ladningssum. Hvis de tar opp et overskudd av anioner, avgis HCO_3^- -ioner med samme ladningssum.



Ioneopptaksforsøk med bygg i næringsløsning

Ordinat: konsentrasjon i næringsløsningen i milliekvivalenter pr. liter

Åpne kloner: ved starten av forsøket

Skravert: etter 24 timer

XV.5 Nitrogen.

XV.5.1 Nitrogenkilder.

Plantene trenger mye nitrogen. Det er ofte en direkte sammenheng mellom nitrogentilførsel og vegetativ vekst. Nitrogenet er ikke noe ekte mineralstoff, fordi nokså mye stammer fra atmosfæren som inneholder 78,1 volumprosent N_2 . Det blir litt mere enn N-innholdet i den faste jordskorpen ned til 20 km dyp.

Nitrogenreservoaret i atmosfæren er av sekundær opprinnelse. For et par milliarder år siden var det nesten ikke noe fritt nitrogen og oksygen i atmosfæren som besto av H_2 , CH_4 , NH_4 og vanndamp. En regner med at det i en slik atmosfære kunne bli syntetisert organiske forbindelser under innvirkning av elektriske utladninger og energirik stråling. Dette er et hovedpunkt i moderne teorier om hvordan det første liv er oppstått på jorda.

Med den atmosfæren vi har nå, er det bare levende organismer som kan syntetisere organiske nitrogenforbindelser. Plantene kan nytte uorganiske N-forbindelser som råstoff til syntesene, mens dyr og mennesker må ha nitrogenet i organisk form. (Det gjelder også mange heterotrofe planter.)

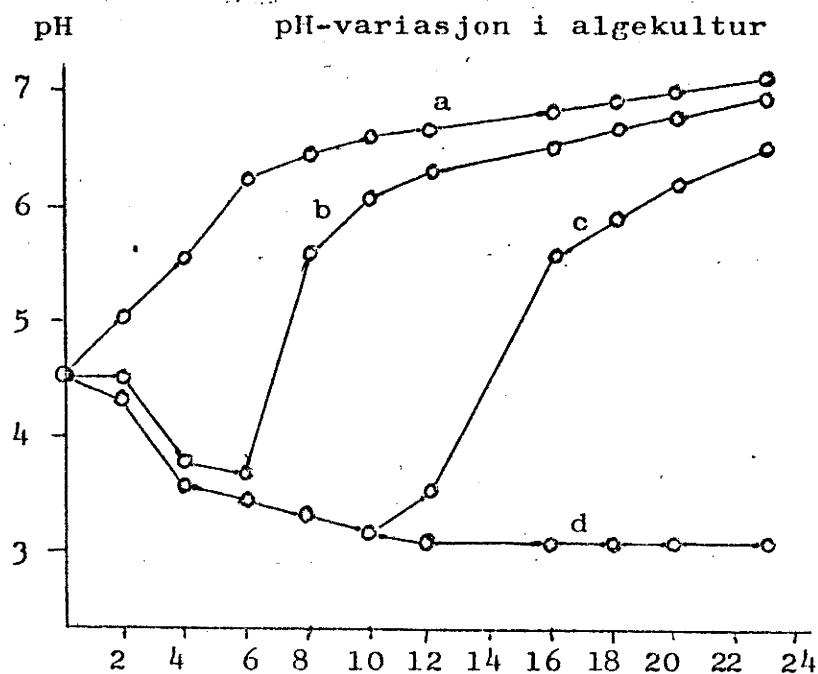
De uorganiske N-forbindelsene som kan komme på tale, er nitrater og nitritter, ammoniakk og ammoniumsalter, og molekylært N₂.

Nitrater og nitritter fins i jordbunnen. I praksis kan vi se bort fra nitrittene. Ammoniakk og ammoniumsalter er den opprinneligste form for uorganisk nitrogen. Tilførsel av NH₃ til atmosfæren ved vulkansk aktivitet oppveier sånn omtrent tapet fra jordbunnen ved utvasking og sedimentering på havbunn.

XV.5.2 Nitrat og ammonium.

En skulle tro at NH₄⁺ rent kjemisk måtte være bedre egnet som plantenæring enn NO₃⁻, siden nitrogenet primært går inn i organisk binding som aminogrupeer (-NH₂). Det må jo en kraftig, energikrevende reduksjon til for å overføre nitrat til -NH₂. Likevel trives de fleste planter utmerket med nitrater som N-kilde, ofte bedre enn med ammonium. Dette kan henge sammen med pH-effekter.

Ammoniumsalter er fysiologisk sure, mens nitrater er fysiologisk alkaliske. Det vil si at pH i miljøet forskyves i sur retning når plantene gjødsles me ammoniumsalter, men i alkalisk retning når de gjødsles med nitrater. Dette er en konsekvens av ionebyttet (NH₄⁺ mot H⁺, NO₃⁻ mot HCO₃⁻). Et eksempel :



- a- bare nitrat
- b- NO₃⁻/NH₄⁺ = 9:1
- c- " " = 8:2
- d- " " = 5:5

Ammonium blir tatt opp raskest når begge ioner er til stede

En pH-forskyvning i rotmiljøet kan virke på opptaket av andre ioner. Det virker også tilbake på N-opptaket. Nitrat absorberes lettest ved svakt sur reaksjon, NH_4^+ ved pH 7-8. Både røttenes oksygenbehov og opptakshastigheten spiller også en rolle (mindre O_2 -behov med nitrat enn med ammonium).

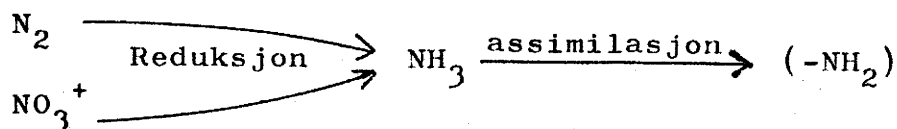
XV.5.3 Nitrogenbinding.

Høyere planter kan ikke på egen hånd assimilere N_2 , men flere mikrober greier det, til dels i symbiose med høyere planter (Clostridium, Azotobacter, Rhizobium, Torula, Nostoc o.fl.). Andre reduserer nitrat i jordbunnen til fritt nitrogen.

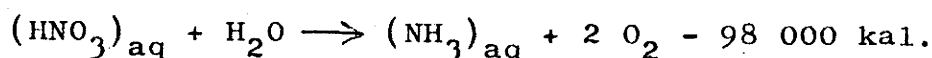
Reaksjonsvegen fra uorganisk til organisk nitrogen går i alle tilfelle via ammoniakk.

XV.5.4 Nitratreduksjon.

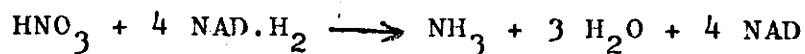
Hvis utgangsmaterialet for syntesen er nitrat eller molekylært nitrogen, faller syntesearbeidet i to trinn, en reduksjonsfase som fører fram til ammoniakk, og en assimilasjonsfase som fører fra ammoniakk til organiske nitrogenforbindelser :



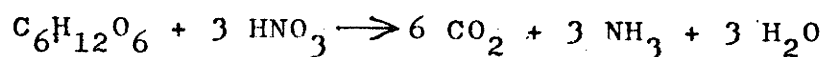
Nitratreduksjonen er en sterkt energikrevende prosess :



Ved biologisk nitratreduksjon utvikles ikke oksygen. Reduksjonen kan foregå både i røtter og blad etter følgende skjema :



"Reduksjonsånding" oppstår ved sammenkopling av respirasjon og nitratreduksjon (eventuelt sulfatreduksjon) :



Dette gir naturligvis utslag i respirasjonskvotienten.

Nitratreduksjonen styres av et enzymssystem som inneholder molybden : nitratreduktase. Plantene trenger derfor mere Mo når det gjødsles med nitrat enn med ammonium. Også mikrobenes N_2 -assimilasjon er helt avhengig av molybden.

XV.5.5 Nedbrytning av organiske N-forbindelser.

Alt dødt organisk stoff som oppsamles i jordbunnen blir så småningom dekomponert. Vegen tilbake fra organisk til uorganisk nitrogen går gjennom deamineringer, avspalting av ammoniakk. Dette er ikke noen direkte reverskjøring av amineringsreaksjonene. Deamineringene er eksergoniske reaksjoner som stiller små krav til det kjemiske miljø. En hel bråte forskjellige stoffer kan deamineres ved ulike reaksjonstyper.

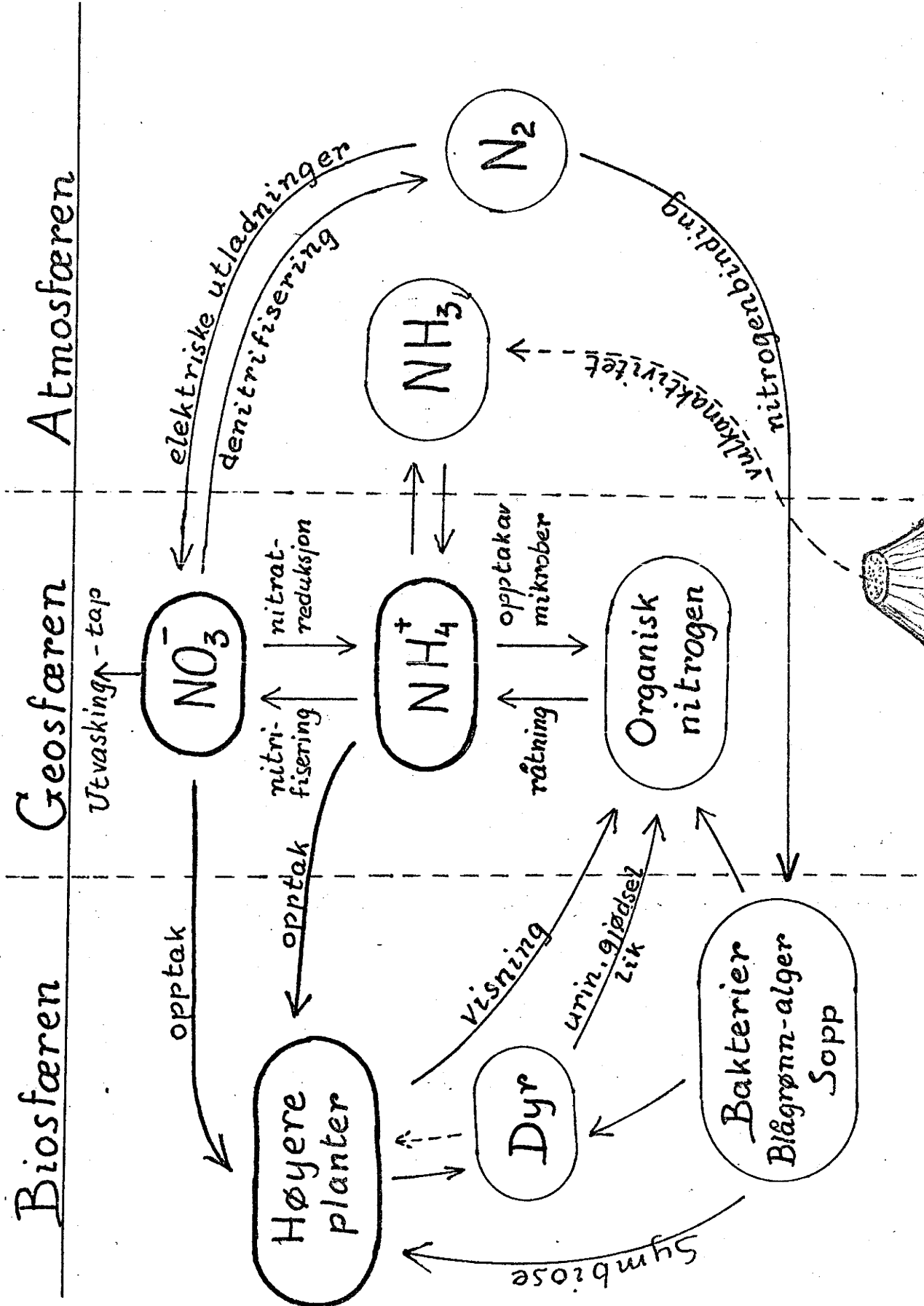
Noe av den ammoniakken som utvikles, unnviker til atmosfæren. Noe blir tatt opp av mikroorganismer eller høyere planter og kommer inn i biosfæren igjen. Ammonium i jord omdannes raskt til nitrat av nitrifiserende bakterier. En del av nitrogenet vaskes ut med nedbøren. Noe føres da ut i havet, og en viss prosent ender i sedimenter på store havdyb.

Noe av den frigjorte ammoniakken går også inn i syntese av huminsyrer (humusstoffer), sammen med lignin og karbohydrater. Huminsyrene spiller en viktig rolle som nitrogenbuffer og nitrogenreservoar. Selve huminsyre-syntesen er en rent kjemisk prosess som foregår uten medvirkning av mikrober.

XV.5.6 Nitrogenets kretsløp i naturen.

En prøver ofte å skaffe seg oversikt over alle de forskjellige prosessene som nitrogen og nitrogenforbindelser deltar i, ved å konstruere et slags kretsløp som fører fra uorganiske stoffer i geosfæren og atmosfæren via aminosyresyntese inn i biosfæren og tilbake igjen til jord og atmosfære ved død og forråtning.

I dette kretsløpet spiller diverse mikro-organismer en meget stor rolle. Disse mikrobielle prosessene blir ikke gjennomgått her, men de hører med i et kretsløp-skjema. Et slikt skjema er vist på neste side. Det er ufullstendig. Hvis en prøver å få alt med, blir skjemaet så komplisert at det bare virker forvirrende.



XV.6 De andre hovednæringsstoffene.

XV.6.1 Fosfor og svovel.

Fosfor og svovel er naboer i det periodiske system og har også visse felles trekk i biologisk sammenheng. De opptas som anioner og hører med blant strukturstoffene (byggestoffer). De inngår i membranstrukturer som fosfolipider og sulfolipider, fosfatgrupper også i nukleinsyrer.

Fosfatgrupper inngår i mange biokjemisk aktive stoffer, f.eks. i adenosinfosfatene, pyridin-nukleotidene, flavin-nukleotidene og vitamin B₁. Som lagringsstoff finner vi fytin hos korn, et Ca-Mg-salt av inositolfosforsyre.

Svovelatomer er obligatoriske deltakere i alle proteinsynteser, som bestanddel av cystein, cystin og metionin (jfr. svovelbroer, s. 70-71). Dessuten går svovel inn i coenzym A (s.23).

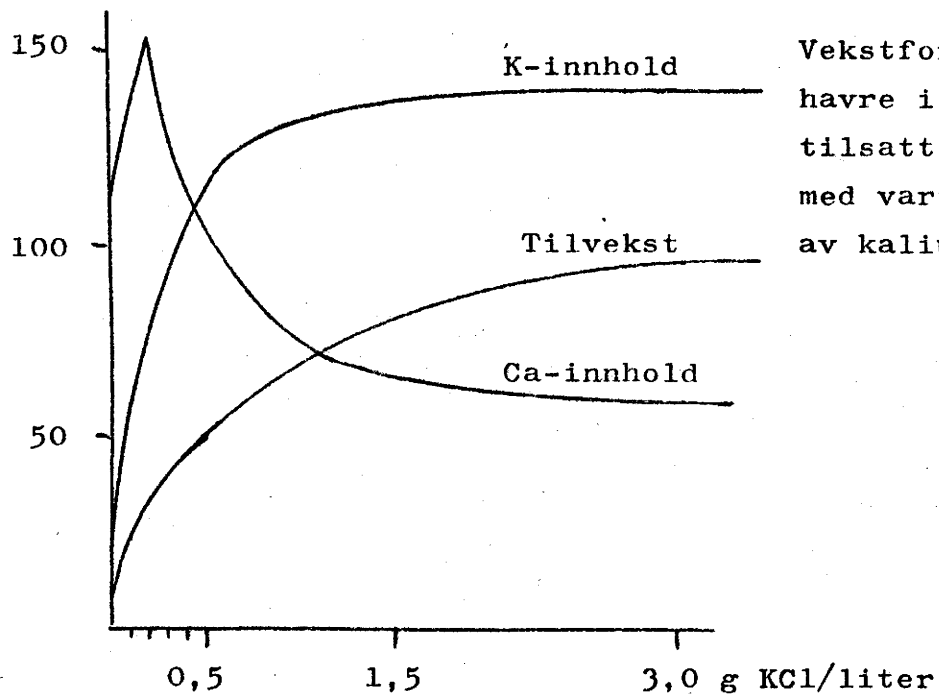
I motsetning til fosfatene må sulfatene reduseres før de går inn i organisk binding (fra SO_4^{--} til -SH). Dette er en meget energikrevende reaksjon, biokjemisk på mange måter en parallell til nitratreduksjonen.

XV.6.2 Kalium og kalsium.

K og Ca er også naboer i det periodiske system. De opptas som kationer og mesteparten blir værende i ioneform i cellene. De bindes til negativt ladete grupper i cytoplasmaproteinene og andre hydrofile kolloider. En passende $\text{K}^+/\text{Ca}^{++}$ -balanse er nødvendig for normal hydratasjonstilstand og dermed for at livsprosessene skal forløpe normalt. K^+ -ioner øker hydratasjonsgraden, mens Ca^{++} -ioner minsker den (ladning/diameter).

Denne ionebalansen virker også på cytoplasmamebranenes permeabilitet. Mellom K^+ og Ca^{++} er det et visst motsetningsforhold: en ioneantagonisme. Et overskudd av K^+ hindrer opptaket av Ca^{++} og omvendt. Se fig. øverst på neste side.

Tross intens leting er det ikke sikkert påvist noen organiske K-forbindelser i cellene. Ca inngår derimot som strukturstoff under oppbygningen av unge cellevegger (pektin).



Vekstforsøk med havre i kvartssand tilsatt næringsløsning med varierende mengde av kaliumklorid

Ioneantagonisme mellom K^+ og Ca^{++}

XV.6.2 Magnesium.

Mg^{++} viser en viss antagonisme både overfor K^+ og Ca^{++} .

Mg har en sentral posisjon i klorofyllmolekylet, men dessuten er Mg^{++} nødvendig "aktivator" eller "co-faktor" ved en hel del viktige enzymatiske reaksjoner.

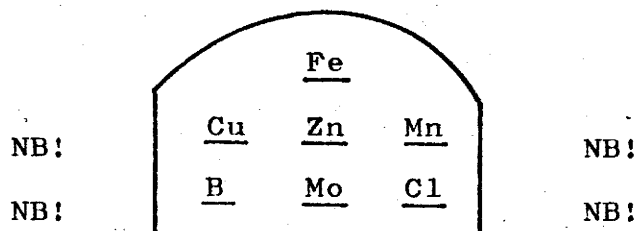
XV.7 Mikronæringsstoffene (sporstoffer).

XV.7.1 7 livsviktige elementer.

Med mikronæringsstoffer eller sporstoffer menes stoffer som er absolutt nødvendige, men bare i meget små mengder (< 1 ppm).

Jern hører hit. Valensvekslingen gjør jernforbindelsene til meget effektive redokszymer (oksydoreduktaser).

Jernet er senior i dette selskapet. De andre ble oppdaget i perioden 1920-50. En regner nå med disse :



Når disse stoffene kan være virksomme i konsentrasjoner fra 1 mg pr. liter ned til 0,00001 mg/liter (!), tyder det på at de må ha en katalyttisk funksjon. Det stemmer, men det er ikke så lett å finne ut nøyaktig hva de utretter :

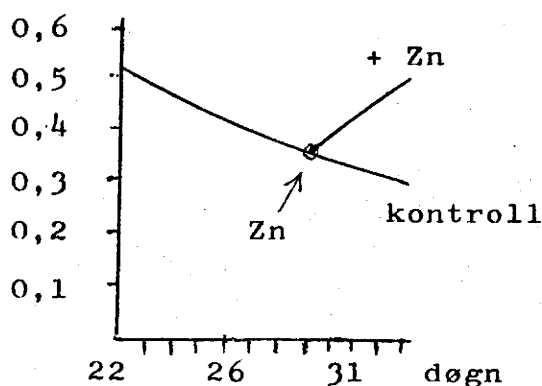
- (1) Det dreier seg om så minimale mengder at de analyttiske metodene ofte svikter.
- (2) Det er så mange reaksjonskjeder infiltrert i hverandre at det kan være uråd å finne hva som svikter primært når det opptrer mangelsymptomer.
- (3) Det er mange samspilleffekter mellom sporstoffene innbyrdes, både i miljøet, under opptaksprosessen, under transporten, og under selve stoffskiftet.

XV.7.2 Noen sporstoff-effekter.

Kopper ble tidlig kjent som giftstoff. CuSO_4 (Bordeauxvæske) var et av de første plantevernmidlene. På grunn av uventet positive vekstreksjoner etter sprøyting mot sykdom, ble kopperets funksjon som næringsstoff oppdaget. Ingen planter kan greie seg uten kopper. Det inngår i diverse oksydase-enzymmer (cytokrom-oksydase, ascorbinsyre-oksydase o.fl., ascorbinsyre = vitamin C). Viktigere å vite er det at plastocyaninet er en Cu-forbindelse (s.50-53).

Sink ble også litt tilfeldig oppdaget som næringsstoff, under forsøk på å bekjempe visse bladsykdommer hos frukttrær. Det viste seg å være sinkmangel-symptomer. Sinkbehovet varierer etter klimaforholdene. Sterkt lys og høy temperatur disponerer for sinkmangel. Det er store artsforskjeller i evnen til å ekstrahere sinken fra jord, hvor den kan være meget fast bundet. Lusern meget dyktig i så måte.

Mange enzymer er sinkproteider, blant annet glutaminsyre-dehydrogenase (proteinsyntese). Zn er også engasjert i syntesen av tryptofan som er råstoff for videre syntese av auxin. Det er derfor nær sammenheng mellom Zn-tilførsel og vekst.



Vekstforsøk med tomat med relativt lite Zn i næringsløsningen

Ordinat: proteininnhold i blad (% av friskvekt)

Abscisse: plantenes alder

Mangan er ved siden av magnesium den vanligste metall-aktivator av enzymreaksjoner, og har en sentral funksjon under oksygen-avspaltingen i fotosyntesen (sammen med Cl^- , skjema s. 54).

Bor-mangel går særlig ut over meristemer og silvev. Det ble først oppdaget at B er nødvendig for vekst i forsøk med pollenspiring hos vannliljer. Det er nå klart at det ikke blir noen vekst uten bor. En antar det henger sammen med borets evne til å danne kompleksforbindelser med sukkerarter (OH-grupper). Bormangel hindrer knolldannelse på røtter av leguminoser som normalt lever i symbiose med N-bindende bakterier (*Rhizobium*).

Molybden har en særlig funksjon ved denne N-bindingen, idet det inngår i det enzymsystemet som gir bakteriene evne til å redusere N_2 . Mo er også nødvendig for andre høyere planter, blant annet som bestanddel av nitratreduktase.

Klor er til stede over alt, så det er vanskelig å fremkalle klormangel. Men det har vist seg å være nødvendig, blant annet for O_2 -avspaltingen under fotosyntesen.

XV.7.3 Planter med særkrav.

Det fins enkelte arter som trenger andre elementer i tillegg til disse 7. Det er ikke lett å avgjøre om de er absolutt nødvendige, eller om de bare virker gunstig, fordi det dreier seg om så minimale mengder. Noen eksempler :

Natrium er sammen med klor viktig for saltvannsalger og for høyere planter som lever i sjøen eller på havstrand (osmotisk effekt).

Kisel (Si) er nødvendig for diatomeer, som har kiselskall. Det er også nødvendig for normal utvikling av sneller som har mye Si i celleveggene (*Equisetum*), kanskje også for en del gras.

Aluminium er viktig for kråkefotplanter (*Lycopodium*). Hortensia (*Hydrangea*) får røde blomster ved Al-mangel (nøytral/alkalisk jord) og blå blomster med tilgang på aluminium (sur jord). Det er mange slike indirekte pH-effekter.

Vanadium (V) er nødvendig for den encellede grønnalgen *Scenedesmus*. Det kan muligens helt eller delvis erstatte molybden i diverse andre tilfelle, men det er mer usikkert.

Jod tas opp i ganske stor mengde av forskjellige marine alger og ble tidligere framstilt av tang- og tareaske. Om det er helt nødvendig for normal utvikling er noe tvilsomt.

Kobolt (Co) er kanskje det mest interessante av disse særtilfellene. Det inngår i vitamin B₁₂ (kobalamin) og er nødvendig for mange alger og mikro-organismer, blant annet for *Rhizobium* (N-binding).

XV.7.4 Summa summarum 16.

Fra luft	C	H	O	og vann
Nødvendige mineralnæringsstoffer	N	P	S	Makro
	K	Ca	Mg	
	metaller			Mikro
	Cu	Zn	Mn	
	B	Mo	Cl	
Funksjon tvilsom	Na	Si	Al	Spesielle arter
	V	J	Co	

XV.8 Opptaksprosessen.XV.8.1 Noen hovedtrekk.

Opprinnelig trodde man at de oppløste stoffene i jordvæsken fulgte passivt med transpirasjonsstrømmen inn i planten. Analysene hadde nemlig vist at plantene tar opp alle de ioneslagene som fins i rotmiljøet.

Hvis ionene kom drivende passivt inn på denne måten, skulle en vente å finne dem i samme mengdeforhold i plantene som i jordvæsken. Men det stemte ikke. Et eksempel :

	Na :	K :	Mg :	Ca
Sjøvann:	100 :	2,5 :	11,3 :	2,4
Valonia :	100 :	572 :	0 :	1,9
Brakkvann :	100 :	2,3 :	21,6 :	6,0
Chara :	100 :	62 :	21,8 :	7,4

Slike undersøkelser førte til formulering av selektivitetsprinsippet : De ulike ioneslagene blir tatt opp i et annet mengdeforhold enn de fins i jordvæsken. Røttene gjør et valg. Selektiv permeabilitet i cytoplasmamembranene kan forklare noe av ulikheten, men ikke alt.

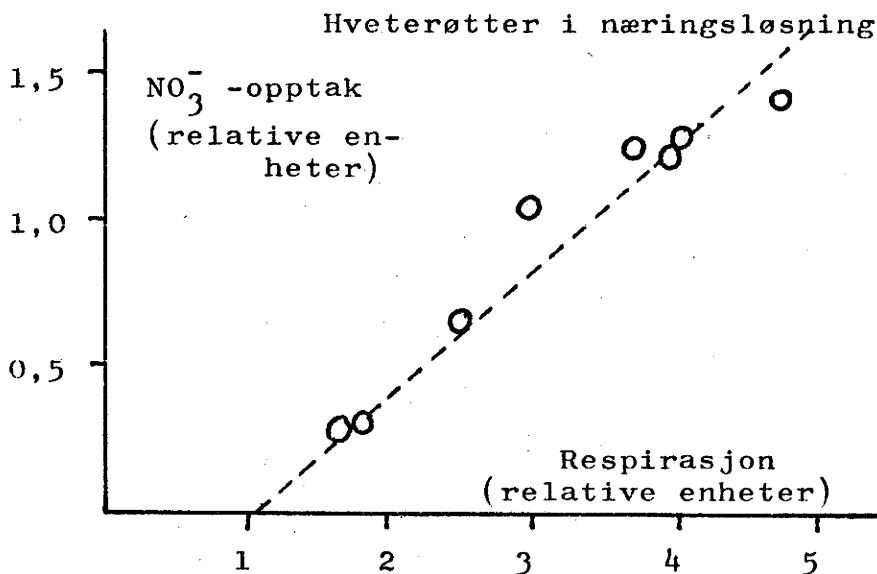
Videre undersøkelser viste at røttene kan ta opp ioner mot en konsentrasjonsgradient. Spesielt er de grådige på K^+ -ioner. Dette kommer klarest fram ved dyrking i vannkultur. Kransnålalgen *Nitella* har så store celler at celledsaften kan tas ut med en mikropipette. Et forsøksresultat :

Millimol/liter	K^+	Na^+	Ca^{++}	Mg^{++}	Cl^-	SO_4^{--}	Totalt
Bløtt ferskvann	Spor	0,2	0,8	1,7	0,9	0,3	3,9
<i>Nitella clavata</i>	54,3	10,0	10,2	17,7	90,7	8,3	191,2

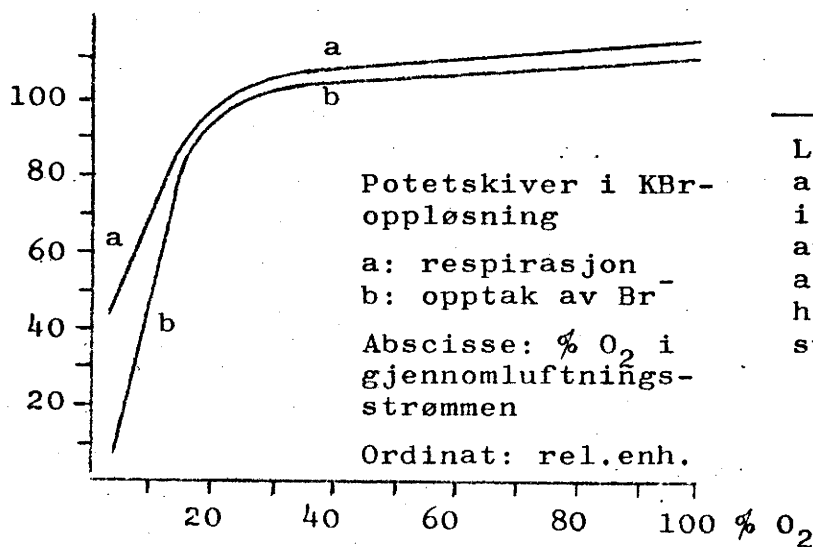
Dette fenomenet kalles ione-akkumulering (= oppsamling). Anionene går straks inn i organisk binding i cytoplasmaet, mens kationene for det meste blir værende i ioneform og oppsamles i vakuolen.

Det krever energi både å skape en konsentrasjonsforskjell og å holde den ved like. Prosesser som krever energi, kalles aktive. Ioneopptaket må altså være en aktiv prosess som står i forbindelse med stoffskiftet, og spesielt med respirasjonen.

Denne sammenhengen er påvist på to måter: a) Respirasjonen øker i røtter når de får adgang til å drive ioneopptak. b) Under vekslende miljøforhold varierer rotånding og ioneopptak i takt. Det var den svenske plantefysiolog LUNDEGÅRDH som først viste at respirasjonen i røtter øker kraftig under ioneopptak. Han fant i mange tilfelle proporsjonalitet mellom respirasjonsøkningen og opptaket av anioner, mens kationopptaket ikke viste så klar sammenheng med respirasjonen.



Lundegårdh kalte denne tilleggsrespirasjonen for anionånding eller saltånding, til forskjell fra den grunnåndingen som foregår når røttene ikke driver ioneopptak.

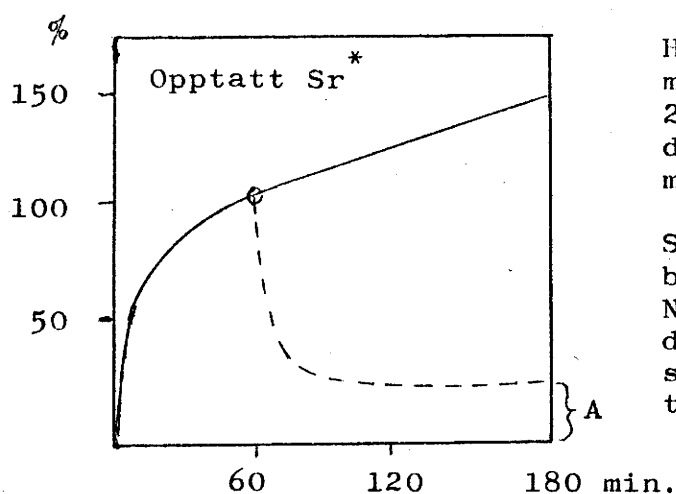


Et eksempel på parallellitet mellom respirasjon og ioneopptak.

Lundegårdh viste også at både respirasjon og ioneopptak hemmes helt av blåsyre. Det viser at ioneopptaket er avhengig av cytokromsystemets funksjon.

XV.8.2 Diffusjonsvolum ("free space").

Vannet kan passere fra rotoverflaten inn til endodermis ved diffusjon gjennom celleveggene. Da burde ionene kunne følge samme veg. Forsøk med radioaktive isotoper viser at de gjør det. Avskårne byggrotter ble plassert i en oppløsning med radioaktivt strontium (^{89}Sr):



Hel strek: opptaket går meget raskt de første 20 min. omtrent, så slakker det sterkt av og fortsetter med konstant hastighet.

Stiplet: røttene ført tilbake i Sr-fri oppløsning. Noe av det opptatte strontium diffunderer ut igjen like fort som det kom inn, men litt blir tilbake (A).

Mengden av det strontium som ble tilbake i røttene økte proporsjonalt med forsøks tiden. EPSTEIN og LEGGETT (1954) tolket forsøkene slik : De Sr-ionene som diffunderer raskt ut igjen, befinner seg i celleveggene i rotbarken, de som ikke slipper ut, er akkumulert i vakuolene i rotparenkymet.

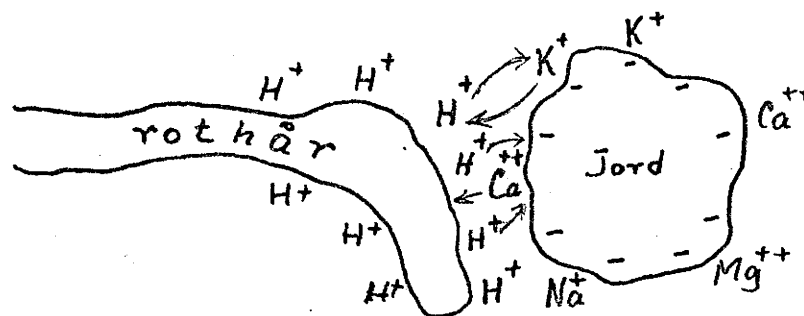
Det cellevegg-volumet som ionene kan vandre inn og ut gjennom, kaller vi diffusjonsvolumet. Under naturlige forhold må det være et samspill mellom passiv diffusjon (utenfra inn i celleveggens diffusjonsvolum) og aktiv akkumulering (fra veggvæsken inn i vakuolene).

Ionekonsentrasjonen i veggvæsken behøver ikke være den samme som i det ytre miljøet. På grunn av veggstoffenes overskudd av negativt ladete grupper vil det normalt bli noe større kation-konsentrasjon inne i veggen enn utenfor, og mindre anion-konsentrasjon.

XV.8.3 Ionebytte mellom røtter og jordpartikler.

På grunn av den tette kontakten mellom smårøtter/rothår og jordpartikler, kan det foregå et direkte ionebytte, uten at ionene først kommer ut i jordvæsken.

Jordkolloidene er negativt ladet ved vanlig pH, og holder diverse kationer bundet på overflaten. Røttene produserer H^+ -ioner ved respirasjonen :



XV.9 Rottrykk.

Ioneopptaket må føre til et visst vannopptak. For det første har alle ioner en "vannkappe" som de tar med seg inn. Dessuten øker røttenes osmotiske potensial p.g.a. øket ionekonsentrasjon, så likevekten forskyves og det opptas mere vann. Hvis transpirasjonen da er sjaltet ut (dampmettet luft i doggvåte netter) kan det oppstå et overtrykk i vedvevet : rottrykket. Det blir sjelden mer enn 1-2 atm., med det kan virke på vanntransporten.

Enkelte planter kan under slike forhold skille ut små væskedråper fra bladene (guttasjon): spirende korn, marikåpe. Noen har også spesielle vannspalter (hydatoder) som væsken slipper ut gjennom.

På grunn av ioneopptak/rottrykk-mekanismen kan røttene i visse situasjoner kanskje ta opp vann mot potensialgradienten (s.161).

XV.10 Ionetransport.

Det har vært mange stridende hypoteser og teorier om ionetransporten oppover fra røttene til stengler og blad. Det er ikke lett å få undersøkt hva som foregår inne i en rot uten å bringe forstyrrelser inn i systemet. Lenger enn til endodermis kan ionene ikke komme ved fri diffusjon gjennom de submikroskopiske kapillarkanalene i celleveggene (diffusjonsvolumet). Endodermis-veggene er sperret for radiær transport av de Casparyske stripene. En må anta at endodermis fungerer som et sekresjonsvev ved å ta opp ioner fra rotbarken utenfor gjennom ytterveggene, og skille dem ut igjen gjennom innerveggene, inn i sentralsylinderen.

At det fins celler som kan fungere slik, viser forekomsten av saltkjertler hos strand- og ørkenplanter. Hvis endodermiscellene dytter ioner inn i sentralsylindren, må de lett kunne komme inn i vedrør og trakeider ved ren diffusjon. Kanskje kan de levende cellene i pericykelen og vedparenkymet være med på å ordne dette.

Dersom endodermis fungerer på denne måten, må det være en aktiv prosess som drives med respirasjonsenergi. Ioneopptaket skulle da i prinsippet være uavhengig av vannopptak og vannledning ("transpirasjonsstrømmen"). Hvis forsøksplantene har rikelig med karbohydrater i røttene (respirasjonssubstrat) og lav saltkonsentrasjon, er ioneopptaket temmelig uavhengig av ~~transpirasjonen~~ respirasjonsintensiteten, så det stemmer bra.

Hvis plantene derimot har lav karbohydratkonsentrasjon i røttene, men høy saltkonsentrasjon allerede når forsøket starter, går det annerledes. Jo høyere ionekonsentrasjon det har bygget seg opp inne i røttene, dess vanskeligere vil fortsatt opptak være, især når det skorter på respirasjonssubstrat. Under slike forhold vil ioneopptaket kunne være tilnærmet proporsjonalt med transpirasjonen. (Vannstrømmen feier saltet unna fra røttene, så det blir plass til ny forsyning.)

Ulikheter i forsøksplantenes fysiologiske tilstand kan forklare hvorfor undersøkelser av forholdet mellom transpirasjon og ioneopptak har gitt så mange motstridende resultater.

Når den ioneholdige væsken passerer oppover gjennom ledningsstrengen, vil levende celler i naboskapet kunne ta opp det de trenger underveis. I bladene vil både vann og ioner kunne ta vegen gjennom celleveggene ut mot overflaten.

XV.11 Uløste problemer.

I teorien er endodermiscellenes funksjon nokså klar, men en har ikke noe bevis for at de fungerer slik som de burde gjøre. Selve opptaksmekanismen i de levende parenkymcellene er heller ikke klarlagt. Carrier-teoriene går ut på at det finnes spesielle ionebærer-molekyler som tar opp ioner ute ved plasmalemma og tar dem med inn til tonoplasten, hvor de sender ionelasten inn i vakuolen, altså en slags korttids-pendlere.

Mange mener at det er så god innbyrdes forbindelse mellom parenkymcellene i rotbarken at man kan betrakte alle enkeltcellenes cytoplasma som et sammenhengende system, "symplasten", hvor ionetransporten kunne gå like lett eller lettere enn i celleveggene. En tenker seg da også at ionene skulle kunne diffundere direkte inn gjennom plasmalemma uten noen energikrevende aktivitet fra cellenes side. Cytoplasmaet betraktes altså som en del av diffusjonsvolumet. Det er imidlertid ikke ført noe bevis for at de tynne plasmodesmene kan formidle en slik ionetransport.

XV.12 Bevegelighet og mangelsymptomer.

Noen ioneslag blir nokså fast bundet i de cellene som de først kommer inn i, mens andre er relativt lett bevegelige og kan vandre omkring i plantekroppen dit behovet er størst. Når det blir mangel på lett bevegelige ioner (eks. K^+ , Mg^{++}) vil det som er disponibelt transporteres til meristemer og voksende organer. Mangelsymptomer vil da først bli synlige i de eldste bladene.

Omvendt vil en mangel på tungt bevegelige stoffer (kalsium, svovel, jern, bor) nettopp ramme de yngste, ennå voksende organene sterkest, så symptomene melder seg først der.

XV.13 Lekkasje.

Cytoplasmamembranene er ikke absolutt semipermeable. Når likevektsforholdene endres, kan ioner lekke ut igjen. Særlig fra eldre blad kan dette lekkasjetapet bli ganske sterkt i regnvær. Også doggfall kan trekke ioner ut av cellene. I en plantebestand kan tapet komme opp i flere kg pr. dekar.

En forsuring av nedbøren vil i høy grad kunne forsterke dette tapet. Bladverket er ikke bygd med sikte på å tåle syrevask.

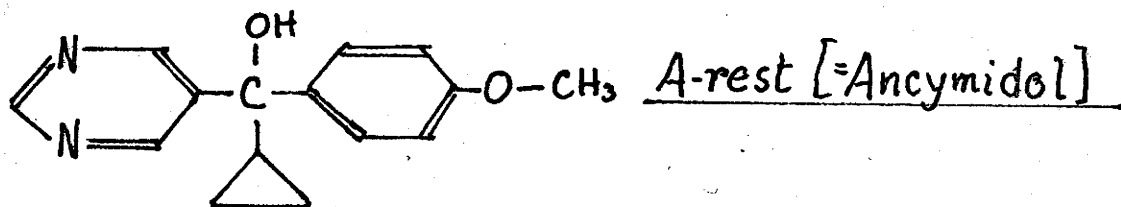
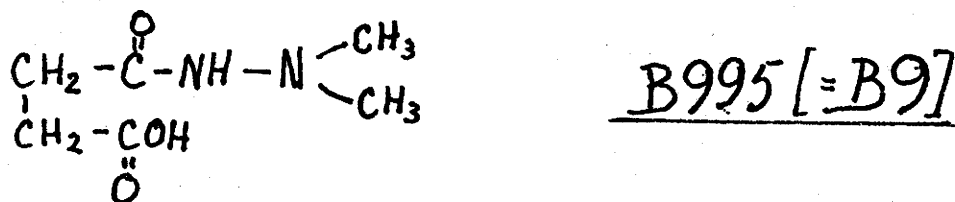
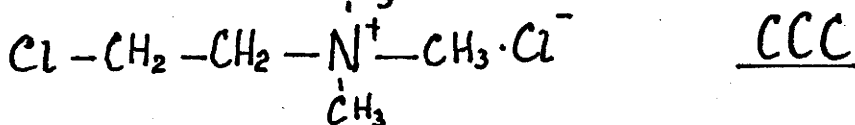
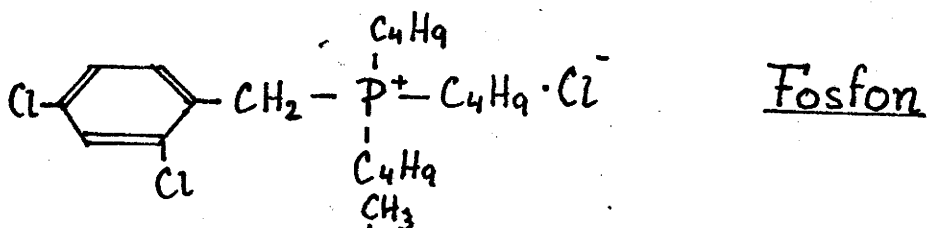
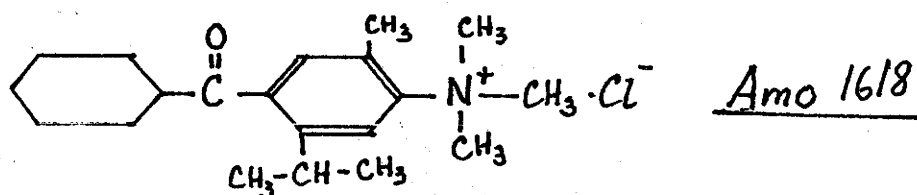
Det kan også foregå en ionelekasje fra røtter, især fra eldre røtter. Det er store variasjoner fra art til art, og etter miljøforholdene og plantenes fysiologiske tilstand. Lekkasjen kan også omfatte organiske stoffer, spesielt karbohydrater. I en eplehage ble det f.eks. beregnet en karbohydratlekasje fra bladverket på 80 kg pr dekar og år. Det kan bli en god gjødsling for jordbunnens mikroflora.

XVI. VEKSTHEMMENDE STOFFER.

XVI.1 Vekstretardanter.

I veksthusproduksjon av pryddplanter kan det undertiden være fordelaktig å bremse veksten, for å gi plantene en mer kompakt form. Under leting etter nye plantevernmidler er man i U.S.A. fra 1949 og utover kommet over en del stoffer som bare bremser veksten uten å skade plantene. De får kortere stengelledd, ofte tykkere og mørkere grønne blad, og undertiden rikere blomstring. Disse stoffene kalles vekstretardanter. De er ikke påvist i naturen.

Vekstretardantene virker spesielt på tofrøbladete planter, bare sjelden på enfrøbladete. Hos bregner og gymnospermer er det ikke påvist noen virkning. Kjemisk har de ikke mye til felles, som formlene nedenfor viser. De går under korte kode-navn, fordi de kjemiske betegnelsene blir for tungvinte.

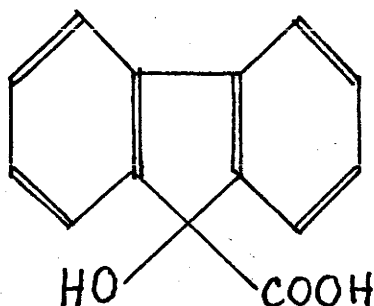


Virkningen av disse stoffene i ulike konsentrasjoner er utprøvd på et stort antall prydblomster. Resultatene gir et broket bilde. Noen reagerer ømfintlig på CCC, men ikke på B 9, og for andre er det omvendt. De virksomme konsentrasjonene kan variere fra 1 ppm til 1000 ppm. I enkelte tilfelle har de svakeste konsentrasjonene stimulert veksten.

Det er også nokså uklart hvordan virkningen kommer i stand. Hos enkelte arter er det antakelig syntesen av gibberellin som er hemmet. Hos andre kan auxin-aktiviteten være berørt. På en eller annen måte griper vekstretardantene åpenbart inn i den normale hormonreguleringen av veksten, men det biokjemiske reaksjonsforløpet er sikkert ikke det samme hos alle arter.

XVI.2 Morfaktiner.

Morfaktiner er fellesbetegnelsen på en gruppe veksthemmende stoffer som er derivater av flurenol :



I motsetning til vekstretardantene virker morfaktinene ikke bare hemmende på veksten, men de fører som oftest også til mer eller mindre utpregete abnormiteter i utviklingsforløpet. De har fått en begrenset anvendelse i ugrasbekjempelsen, men visstnok ikke i blomsterkulturen. Virkningsmåten er også for disse stoffene foreløpig nokså uklar.

XVII. ASSIMILAT-TRANSPORT I SILVEVET.

XVII.1 Transportproblemet.

Under veksten forbrukes karbohydrater og andre assimilater både som respirasjonssubstrat og byggemateriale. Noe blir også lagret i frukter og frø, røtter og knoller. Det kan være lang veg fra produksjonsstedet i bladene til vekstpunkter og lagringsvev.

Til å begynne med gikk man uten videre ut fra at assimilattransporten hos plantene måtte foregå ved diffusjon. Det er ingen tvil om at det oppstår konsentrasjonsgradienter fra produserende vev mot forbrukende vev. Vilkårene for diffusjon er tilstede. Problemet er om diffusjonen går fort nok. Det varte lenge før noen tok dette opp til eksperimentell undersøkelse.

Det ble tidlig påvist at assimilattransporten foregår i silvevet, og at det normalt er sukrose (= rørsukker) som finnes i størst konsentrasjon der, omkring 10 %. Dessuten kan det være ca. $\frac{1}{2}$ % aminosyrer og amider.

Ringningsforsøk viser at assimilattransporten fra blad til røtter stopper hvis silvev-forbindelsen brytes. Innsnittsforsøk viser at det pipler en sukkerholdig væske ut av silvevet under gunstige forhold (jfr. palmevin). Nyere undersøkelser med fargestoffer, plantevernmidler, virusinfeksjon, radioaktive isotoper m.m. som indikatorer på transportbanene bekrefter at assimilat-transporten går gjennom silrørene.

Bladlus har vært verdifulle forsøksassistenter. De stikker sugesnabelen inn i et enkelt silrør og suger saft fra det. Hvis man bedøver dem og skjærer vekk bakkroppen, siver det silrørsaft ut av hodet, ca. 1 mm^3 pr. time pr. hode. Dette viser at det er overtrykk i silvevet.

XVII.2 Silvevet.

Silvevet er et heterogent vev hvor en finner fire forskjellige cellyper :

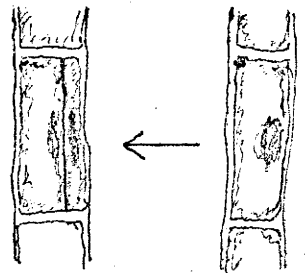
Silrør Følgeceller Silparenkym Bastfiberceller

Bastfibercellene er døde celler, lange, trange og tykkveggete. De er samlet i grupper som danner styrkevevstrenger, bastfibre. I stengler kan det ofte ligge en takrenneformet baststreng utenpå sildelen i hver ledningsstreng.

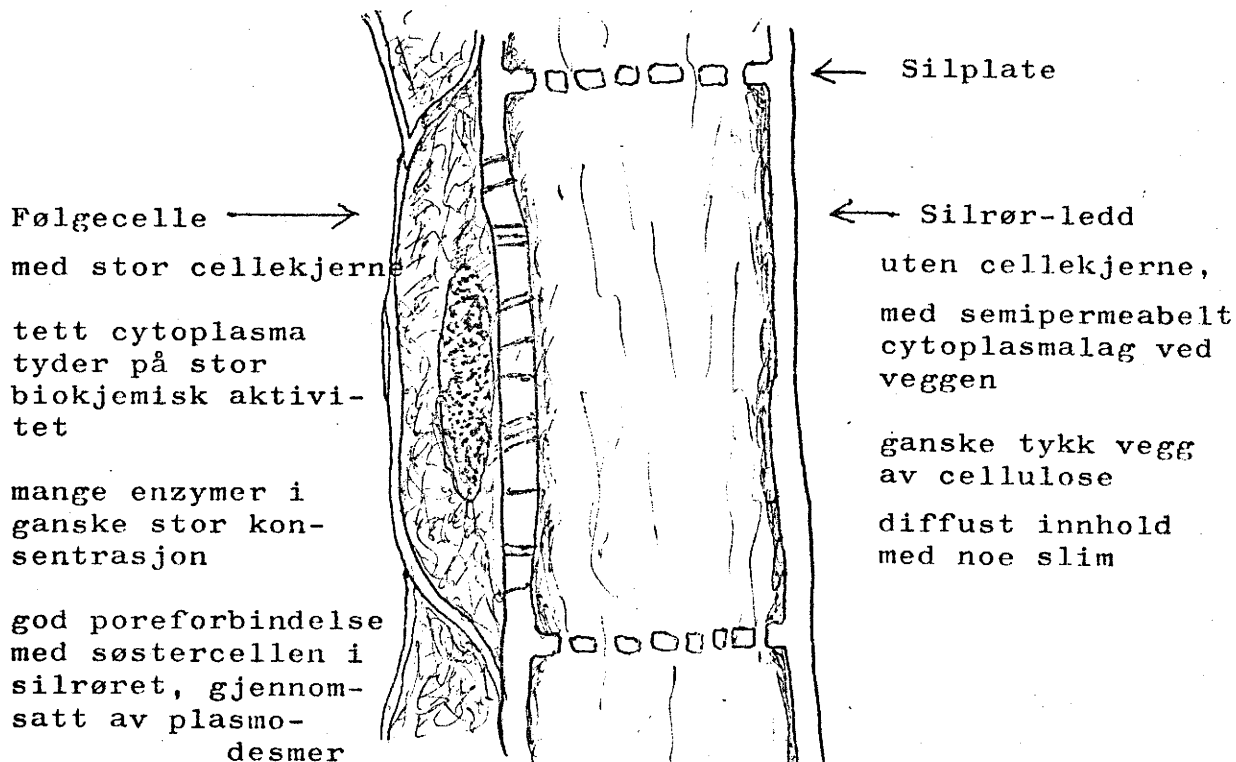
Silparenkymet er levende, tynnveggete, langstrakte celler som kan ligge omkring sildelen eller spredt mellom de andre cellene.

Silrørene er bygget ved sammenkopling av en lang rad sylindriske celler som står kant i kant og har god forbindelse gjennom tverrveggene. Disse tverrveggene er gjennomhullet som en sil og kalles silplater. Navnet phloëm på silvev kommer av et gresk ord for bark, phloios.

De enkelte leddene i silrøret dannes ved deling av en morcelle på langs i to ulike store deler. Den største blir til et silrørledd. Den minste blir til en eller flere følgeceller.



De enkelte silrørleddene er levende celler med en semipermeabel cytoplasmahinne langs veggen (plasmalemma). De skiller seg fra andre levende celler ved at cellekjernen går i oppløsning under differensieringen. Tonoplasten forsvinner også. Skillet mellom vakuole og cytoplasma utviskes.



Følgecellene har meget stor cellekjerne og tett cytoplasma nesten uten vakuole. Dette tyder på stor biokjemisk aktivitet. Celleveggene er av cellulose, både i silrør og følgeceller. Cellene er nokså skjøre, med kort levetid. Det er meget god poreforbindelse mellom følgeceller og silrør.

Elektronmikroskopiske undersøkelser viser at porene i silplatene er åpne kanaler som gir mulighet for direkte væskepassasje fra ledd til ledd langs røret. Ved såring eller andre miljøpåvirkninger blir disse porene meget lett tettet igjen, enten av slim og cytoplasma, eller av kallose. Det er et karbohydrat beslektet med cellulose og kan dannes uhyre raskt.

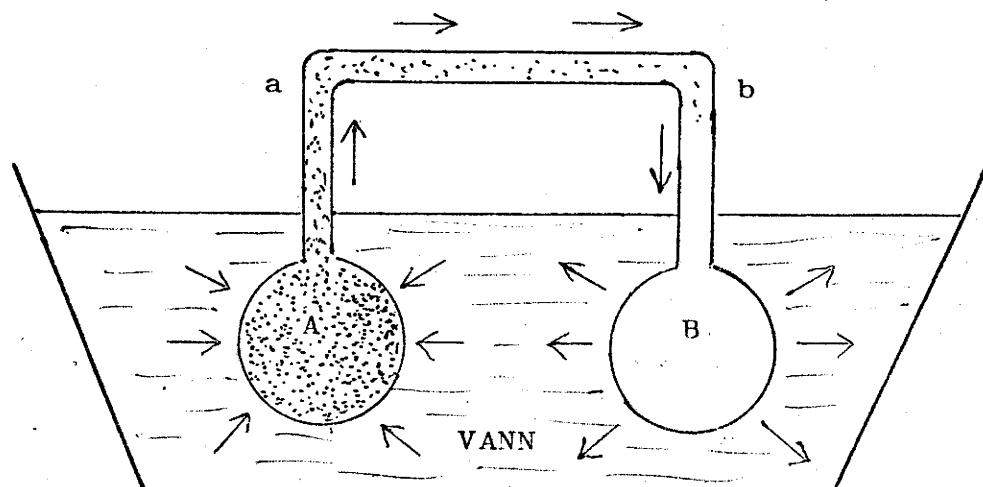
Hos gymnospermene finnes ikke silrør. De har langstrakte, smale silceller med meget skrå endevegger hvor det er god plass til porer.

XVII.3 Transportprosessen - Münchs teori.

Protoplasmaet i levende celler er ofte i bevegelse: protoplasmastrømninger. Man tenkte seg at disse strømmingene kunne hjelpe litt til så transporten kunne gå noe raskere enn vanlig diffusjon. Målinger forelå ikke.

DIXON beregnet i begynnelsen av 1920-årene hvilken transporthastighet som var nødvendig for å få fylt en vanlig potet med stivelse gjennom den tynne utløperen. Han kom til at den gjennomsnittlige hastigheten måtte være ca. 50 cm pr. time. Det var mange tusen ganger raskere enn noen diffusjon.

På dette grunnlag utviklet den sveitsiske forstbotanikeren ERNST MÜNCH sin trykkstrømsteori. Han tok utgangspunkt i det enkle modellforsøket som er illustrert nedenfor :

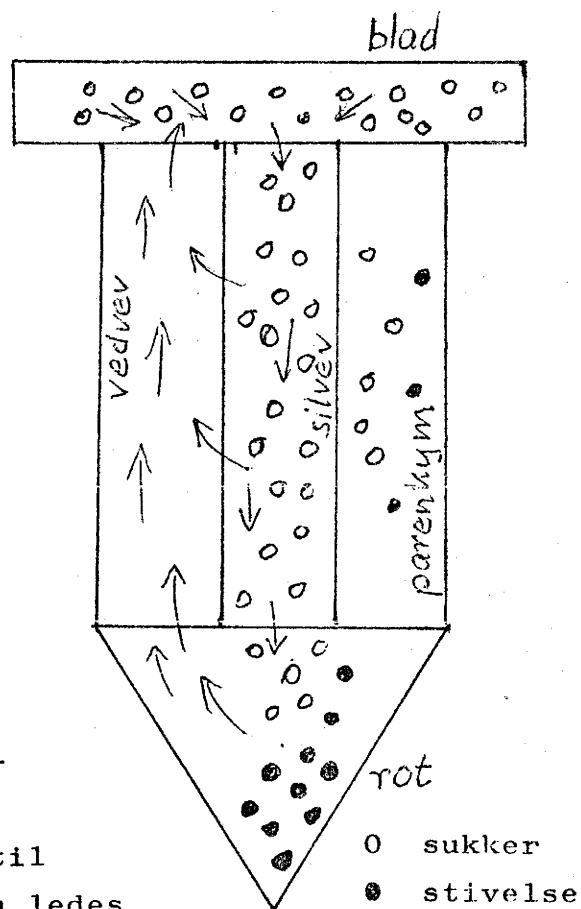


To osmotiske celler, A og B, med faste, semipermeable vegger, er forbundet med et glassrør a-b. Den ene cellen (A) er fylt med en sukkerløsning, den andre (B) med rent vann. Begge senkes ned i et kar med rent vann. Vann vil strømme inn i A på grunn av det osmotiske potensialet i sukkerløsningen. Det oppstår et overtrykk som vil presse vann ut av B. Sukkerløsning vil strømme fra A til B inntil konsentrasjonsforskjellen mellom A og B er utjevnet.

Denne modellen kan anvendes på en plante. Celle A representerer bladet hvor det produseres sukker ved fotosyntese. Celle B representerer et sukkerforbrukende cellevev, enten lagringsvev eller vekstvev. Røret a-b er silrørforbindelsen mellom bladet og forbrukervevet. Så lenge det lages sukker i A og forbrukes sukker i B må det gå en sukkerholdig væskestrøm i retning a-b gjennom silrørene. Silrørene i bladet tar opp vann fra vedvevet. Det oppstår et osmotisk overtrykk som driver væskestrømmen. Noe sukker siver ut i parenkymet underveis og omdannes til lagringsstivelse der. Mesteparten ledes ned til rota som fylles med lagringsstivelse. Vann som blir "til overs" presses ut av silrørene og inn i vedvevet hvor det flyter oppover til bladet igjen. (Vekstvev er ikke tatt med på denne skissen for enkelhets skyld.) Konsentrasjonsgradienter i ledningsvevet bestemmer transportretningen.

XVII.4 Konsentrasjonsgradienter i bladet.

Vegen fra de assimilerende cellene i bladvevet til ledningsstrengene i de fineste bladnervene er aldri lang. Det kan være ca. 1 meter nervelengde pr. cm² bladflate.



På så kort strekning skulle diffusjon + cytoplasmabevegelse kunne greie transporten. Man regnet med at det måtte være synkende sukkerkonsentrasjon fra assimilasjonscellene i retning av silrørene.

Det stemte ikke. Silrørsaft kunne plasmolysere cellene i assimilasjonsvevet og hadde altså en høyere sukkerkonsentrasjon enn produsent-cellene. Konsentrasjonsgradienten går den gale vegen.

Løsningen av dette paradokset kom ved nøyere analyse. Det er heksosefosfater som diffunderer fra assimilasjonscellene innover til følgecellene som i en fleretrinns-operasjon syntetiserer rørsukker og dytter rørsuktermolekylene inn i silrørene. De har det nødvendige enzymutstyret til det.

XVII.5 ETTER MÜNCH.

Trykkstrømteorien har vært meget omstridt like fra den ble fremsatt i slutten av 1920-årene til i dag. Hastighetsmålinger har bekreftet at Dixons beregninger ga riktig størrelsesorden. De fleste verdiene som er funnet, ligger i området mellom $\frac{1}{2}$ og 1 m, med maksimum opp til et par m pr. time. Kritikken bygger for en del på gamle observasjoner som tydet på at silplatene ikke var åpne for væskegjennomstrømning. Det har vært fremsatt diverse alternative hypoteser, men av temmelig spekulativ karakter ("aktivert diffusjon" etc.)

XVIII. PLANTENES STOFFPRODUKSJON

XVIII.1 Oversikt.

Den største inntektsposten i plantenes produksjonsregnskap er fotosyntesen av karbohydrater i kloroplastene. Den største utgiftsposten er respirasjonen. Vannomsetningen tas ikke med i dette regnskapet. Med "stoff" menes tørrstoff. Det er mange andre mindre inntekts- og utgiftsposter, opptak av mineralstoffer, lekkasjetap, tap av døde celler og organer, etc. Hovedinteressen samler seg om balansen mellom fotosyntese og respirasjon, fordi disse prosessene dominerer kvantitativt.

Denne balansen påvirkes sterkt av miljøfaktorene, fordi fotosyntese og respirasjon ikke alltid varierer i takt. Samme prosentvise endring kan forskyve balansen fordi fotosyntesen normalt har større omsetningskapasitet enn respirasjonen. Forholdet mellom produserende og forbrukende cellelev og organer spiller også stor rolle for utslaget av miljøfaktorenes variasjon.

Den lysintensiteten hvor fotosyntese og respirasjon holder hverandre nøyaktig i likevekt, kalles kompensasjonspunktet. Det kan lett bestemmes eksperimentelt. Ellers var det før bare nettoresultatet av omsetningen en kunne bestemme ved forsøk i lys : assimilasjonsoverskuddet. Man kunne ikke avgjøre hvordan lyset virket på respirasjonen, fordi fotosyntesen ville overskygge eventuelle effekter. Alle beregninger ble derfor bygget på det postulat at respirasjonen var den samme i lys som i mørke.

På dette punktet har isotopkjemien gitt helt nye muligheter. Vi kan "merke" forskjellige stoffer som deltar i omsetningen med radioaktive atomer, og på den måten holde fotosyntese og respirasjon ganske godt fra hverandre. Det har da vist seg at lyset øker respirasjonen hos de aller fleste planter. Man snakker om en egen fotorespirasjon.

De såkalte C₄-plantene skiller seg ut. De har praktisk talt ingen fotorespirasjon og arbeider derfor mer økonomisk. Mais og sukkerrør er de mest kjente. Til forskjell fra dem kalles vanlige planter med fotorespirasjon for C₃-planter.

En annen gruppe med spesiell produksjonsøkonomi er sukkulente. Deres stoffskifte viser en ganske genial tilpasning til den uhyre vanskelige økologiske situasjon de lever i : knusktørre og ofte glovarme voksesteder.

XVIII.2 Litt historikk.

XVIII.2.1 Fra Aristoteles til Priestley.

ARISTOTELES mente at jorda fungerte som mage for plantene, så de fikk sin næring i fullt ferdig form gjennom røttene. Den enorme autoritet som alle hans skrifter fikk, hindret all nytenkning opp gjennom middelalderen.

LEONARDO DA VINCI var den første som satte eksperimentell prøve på teorien og fant at den var gal. Men en kardinal, P.N.DE CUSA (1401-64) hadde litt tidligere gjort et tankeeksperiment som også pekte i retning av at plantene måtte ernære seg av vann.

På den tiden, i alkjemiens glansperiode, falt det helt rimelig å tenke seg at vann kunne bli forvandlet til plantestoff. Man var jo på jakt etter "De Vises Sten" som skulle kunne forvandle saker og ting til gull. Jaktutbyttet ble magert.

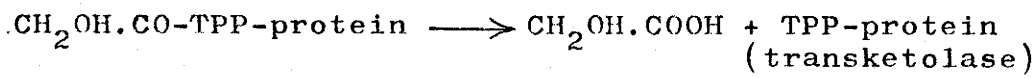
Vi kommer over i den iatrokjemiske epoke, hvor signaturlæren dominerte i biologi og medisin. Den gikk ut på at det fantes legedom for alle sykdommer i planteriket, og at Gud hadde gitt legeplantene kjennetegn (signatur) som viste hva de dudde til for den som kunne se. Læren ble mest konsekvent utformet av PARACELSUS (1493-1541), døpt Aurelius Philippus Theophrastus Bombastus von Hohenheim. Nyreformete blad skulle helbrede nyresyke, lungeurt lungesyke, blåveis leversyke (Anemone hepatica av hepar = lever), osv.

Et av de store navn i denne epoken var JEAN BAPTISTE VAN HELMONT (1577-1644) som er blitt berømt for det seljeforsøket som han gjennomførte etter de Cusa's oppskrift. I en nøyaktig oppveid mengde jord vokste en seljestikling i løpet av 5 år til et ganske pent tre med bare vann som næring, og uten at jorda viste nevneverdig vekttap.

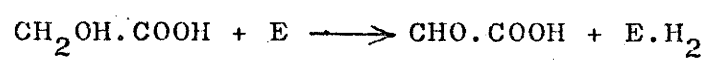
Van Helmont var den første som skilte klart mellom forskjellige "luftarter". Han påviste blant annet CO_2 ("gas sylvestre") og utredet hvordan den dannes bl.a. ved forbrenning og gjæring. Han viste også at det kan dannes mus ved en reaksjon mellom skitne skjorter og hvetemel (!)

Man ble etter hvert klar over at plantene ikke kunne leve av vann alene, men at det måtte være stoffer oppløst i vannet. MARIOTTE viste f.eks. at stoffene i planteaske stammer fra jordbunnen. Lenger kom man ikke i det 17de århundre.

-- "Plantefysiologiens far", den engelske presten STEPHEN HALES (1677-1761), en samtidig av NEWTON, fant ut at plantene måtte ta opp en del av sin næring fra luften, i form av små partikler. Han mente også at lyspartikler kunne opptas i bladene og "bidra til en foredling av plantestoffene".



Glykolsyren oksyderes lett videre til glykoxylsyre :



Glykoxylsyren er et meget reaktivt stoff som kan ta ulike veger, f.eks. til maursyre, oksalsyre, eplesyre, eller til glycin (CH₂.NH₂.COOH), men i alle tilfelle vil det før eller seinere bli avspaltet CO₂. Det er kjernepunktet i fotorespirasjonen.

Hvilken fysiologisk funksjon denne fotorespirasjonen med glykolsyre som primært substrat kan ha, er foreløpig uklart.

XVIII.7 C₄-planter.

XVIII.7.1 CO₂-minimum, lysmetning og lysutnyttning.

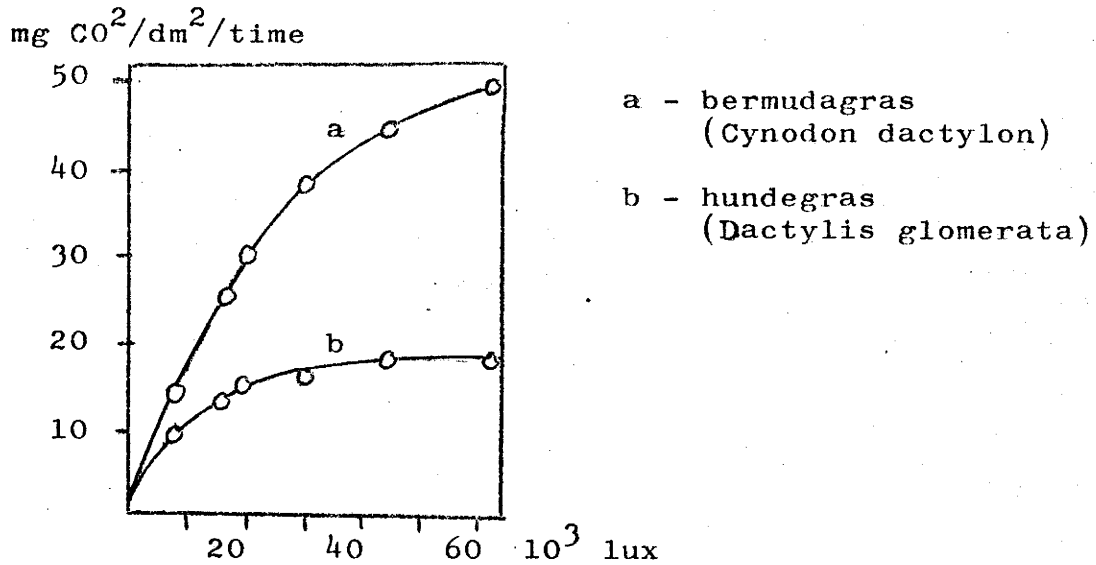
Det var fotosynteseforsøk med mais som først viste at det fins planter som er mer effektive stoffprodusenter enn de vanlige C₃-plantene. Når maisplanter står i et lukket kar med godt lys, blir det nesten ikke målbare mengder av CO₂ igjen i luften, mindre enn 0,001 % og ofte meget mindre (CO₂-minimum for C₃-planter ligger mellom 0,005 og 0,015 %). Maisplantene hadde også høyere lysmetningsnivå og høyere assimilasjonsutbytte enn man hadde funnet hos andre arter.

Snart kom andre arter til med samme egenskaper. Først sukkerrøret (Saccharum officinarum). I 1971 kjente man rundt regnet 175 C₄-planter. Nesten 2/3 hører til grasfamilien. Så er det noen få halvgras og vel 50 tofrøbladete, med Amaranthus, Atriplex og Euphorbia som de dominerende slektene.

Felles for alle disse plantene er :

- (a) et meget lavt CO₂-kompensasjonsnivå,
- (b) en høy lysmetningsintensitet,
- (c) et meget høyt assimilasjonsutbytte, og
- (d) ubetydelig fotorespirasjon.

Mens det maksimale assimilasjonsoverskuddet hos C_3 -plantene er 10-25 mg $CO_2/dm^2/time$, kan det hos de fleste C_4 -plantene komme over 60, og hos sukkerrør over 90 mg $CO_2/dm^2/time$. Diagrammet nedenfor viser typiske assimilasjonskurver for to gras-arter, en fra hver gruppe.

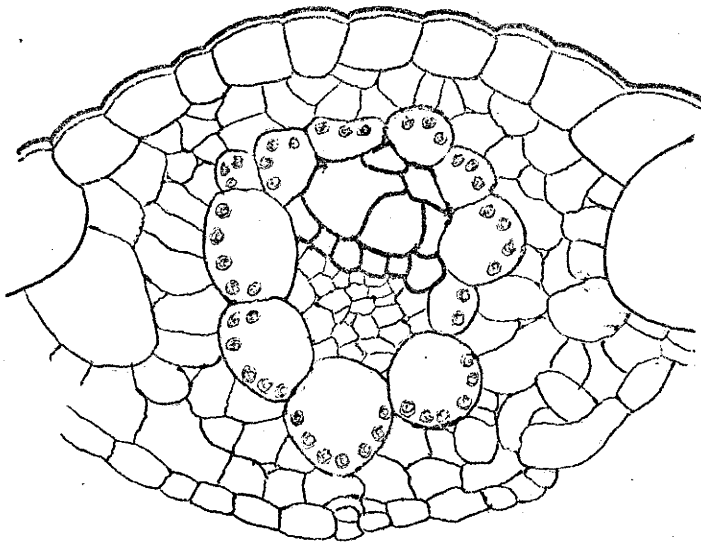


C_4 -plantene hører stort sett hjemme i tropiske og subtropiske områder. Deres overlegenhet som stoffprodusenter kommer særlig godt fram ved høy temperatur. Ved 30° kan f.eks. halvparten av bruttoproduksjonen gå bort i fotorespirasjon hos C_3 -plantene, mens C_4 -plantene bare har et nesten umerkelig tap.

Hos C_3 -plantene finner man et kraftig CO_2 -utbrudd ved brå overgang fra sterkt lys til mørke. Fotorespirasjonen fortsetter noen sekunder i mørke med oppsamlet glykolsyre fra fotosyntesen som substrat. Noe slikt CO_2 -utbrudd finnes ikke hos C_4 -planter.

XVIII.7.2 Bladanatomi.

Alle C_4 -planter har kranstype-anatomi. Bladnervene ligger inne i en tett slire av store parenkymceller med kloroplaster. Sliren kan bestå av et eller to cellelag. Det er tverrsnittsbildet som ligger til grunn for navnet "kranstype". De store, kloroplastholdige parenkymcellene danner på tverrsnitt en krans omkring ledningsstrengen (se fig. neste side). Hos C_3 -planter kan det også være en parenkymslire omkring ledningsstrengene i bladet, men cellene mangler da alltid kloroplaster.



Sukkerrør

Bladverrsnitt med ledningsstreng omgitt av et enkelt lag av kransparenkym-celler.

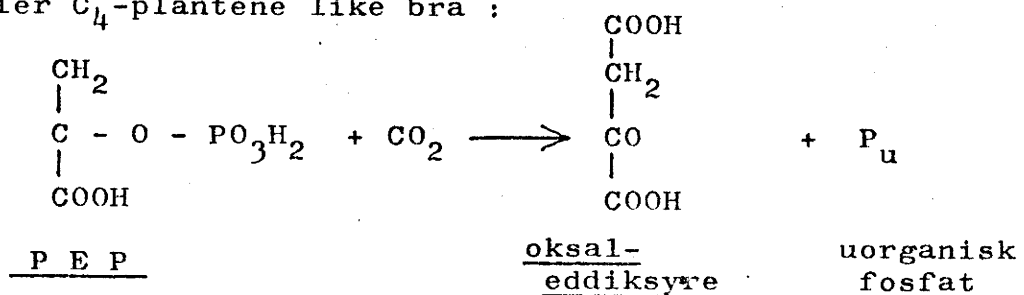
I ledningsstrengen veddel øverst og siddel nederst.

Kloroplastene i kransparenkymcellene er forskjellige fra kloroplastene i assimilasjonparenkymet ellers i bladet. De har en annen granastruktur, og stivelseskorn fins bare i kransparenkym-kloroplastene. C₄-plantene har altså :

- (e) kransparenkymslire omkring bladnervene, og
- (f) to ulike typer av kloroplaster.

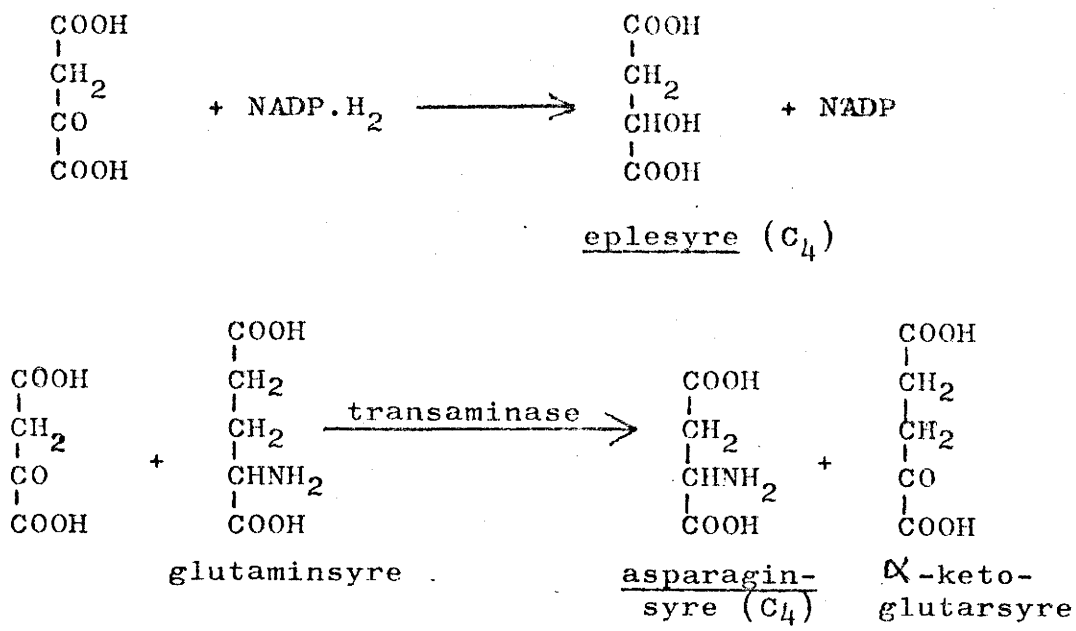
XVIII.7.3 PEP.

HATCH og SLACKs teori for C₄-plantenes fotosyntese bygger på det faktum at de har PEP. PEP er en vanlig forkortelse for fosfo-enol-pyrdruesyre (mer korrekt fosfo-enol-pyruvat). Man visste fra tidligere at propionsyrebakterier og enkelte andre kan assimilere CO₂ ved karboksylering av PEP. Det greier C₄-plantene like bra :



Dette er syrer vi kjenner fra EMP-ruten (s. 20-24).

Oksaleddiksyren kan lett bli omdannet videre, enten til eplesyre eller til asparaginsyre :

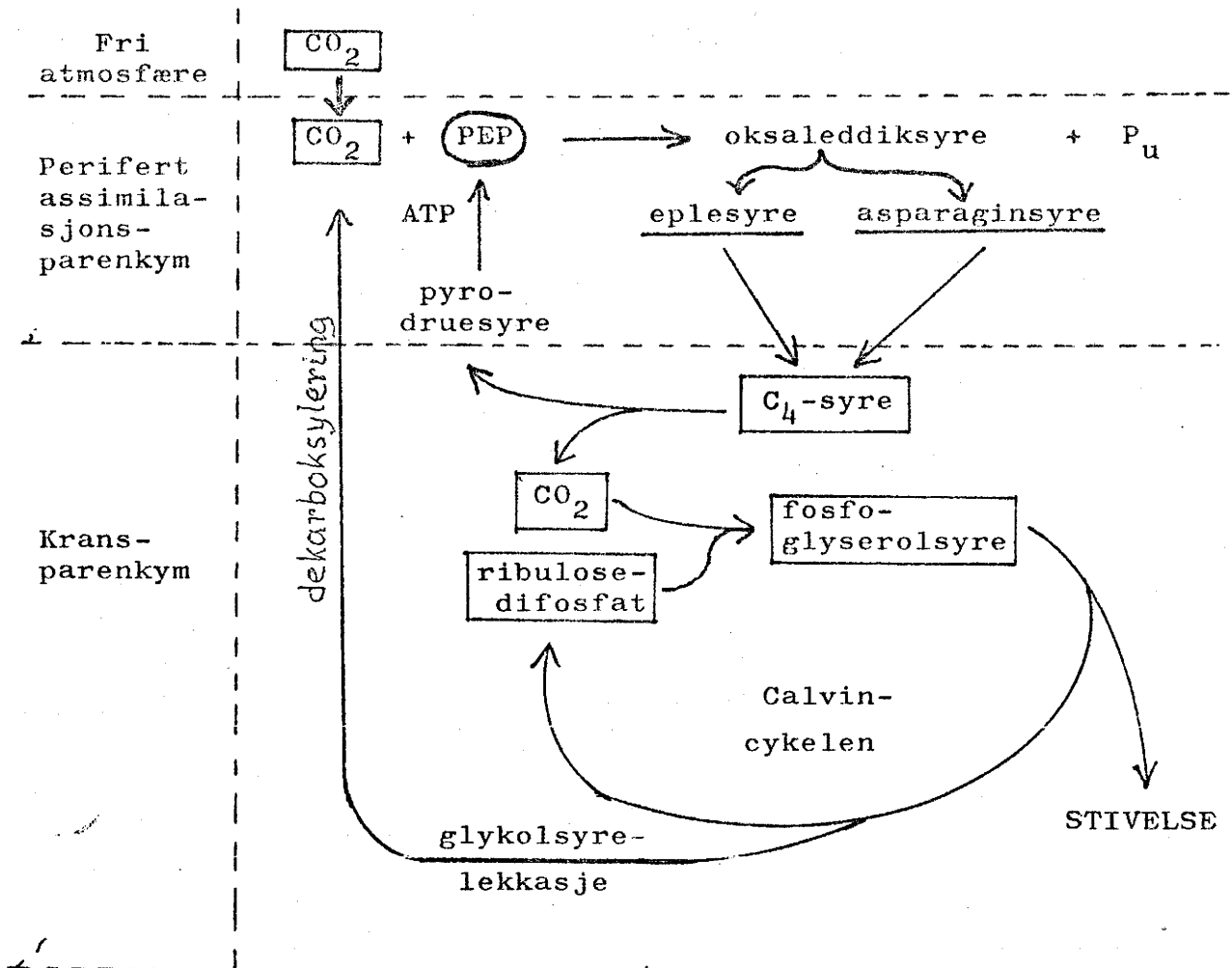


Hos noen arter dannes det mest eplesyre, hos andre mest av asparaginsyre. Det er disse tre C₄-syrene som har gitt gruppen navn. De har en helt ny form for CO₂-assimilasjon som tidligere var ukjent hos høyere planter (karboksylering av PEP til oksaleddiksyre).

Eplesyre og/eller asparaginsyre diffunderer nå inn i kransparenkymet rundt ledningsstrengene. Der blir de først dekarboksylert igjen. All CO₂ som settes fri, går inn i den vanlige Calvin-cykelen (s. 41), som kransparenkymcellene har komplett enzymutstyr til. Eplesyre og asparaginsyre fungerer altså bare som "CO₂-ferger".

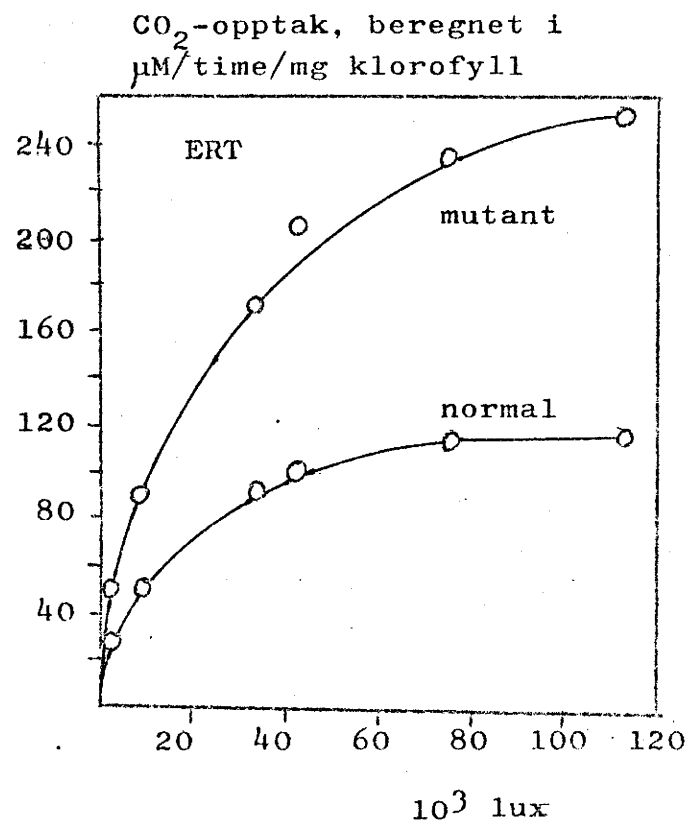
Det er ikke til å unngå at det lekker noe glykolsyre ut av kransparenkymcellene under Calvin-cykelen. Den vil da bli dekarboksylert på samme måte som hos C₃-plantene. Men her kan karbondioksydet ikke slippe ut av bladet. Det fanges momentant inn igjen av PEP i det perifere assimilasjonsparenkymet. PEP-karboksy lasen er uhyre effektiv og påpasselig. Ingen CO₂-molekyler slipper forbi.

C₄-plantene kan altså ikke helt unngå fotorespirasjon, men de har uskadeliggjort den. Glykolsyre-produksjonen er lokalisert i et eget "Calvin-verksted" midt inne i bladet, sånn at det blir mulig å fukke inn igjen all karbondioksyd som blir dannet ved dekarboksyleringsreaksjonene.

XVIII.7.4 Oversiktsskjema.XVIII.7.5 Genetikk.

Det fins C₃- og C₄-arter i samme slekt i enkelte tilfelle (Atriplex). Det kan tyde på at det genetiske grunnlaget for forskjellen er enkelt. Muligheten for å lage nye C₄-typer ved krysning eller mutasjon er ikke så helt fjern.

Fig. viser assimilasjonskurven for en klorofyllfattig erte-mutant, sammenliknet med normaltypen.



XVIII.8 Sukkulent-metabolisme.

De fleste sukkulenter lever på så tørre og varme lokaliteter at de ofte (kanskje som regel) tvinges til å holde spalteåpningene lukket det meste av dagen (kaktus, bergknapp, yngelblad = Bryophyllum, eldtopp = Kalanchoë). Mange av dem har en særegen karbon-metabolisme som minner litt om C_4 -planter.

I forsøk med fikenkaktus (Opuntia) oppdaget DE SAUSSURE allerede i 1804 et de kunne ha en negativ RQ. Respirasjonskvotienten er forholdet mellom utskilt CO_2 og opptatt O_2 . Denne fikenkaktusen tok opp både CO_2 og O_2 i mørke.

Det viser seg at det hoper seg opp eplesyre i ganske store mengder i vakuolene i løpet av natten. Litt mere av andre syrer kan det også bli dannet, f.eks. av sitronsyre.

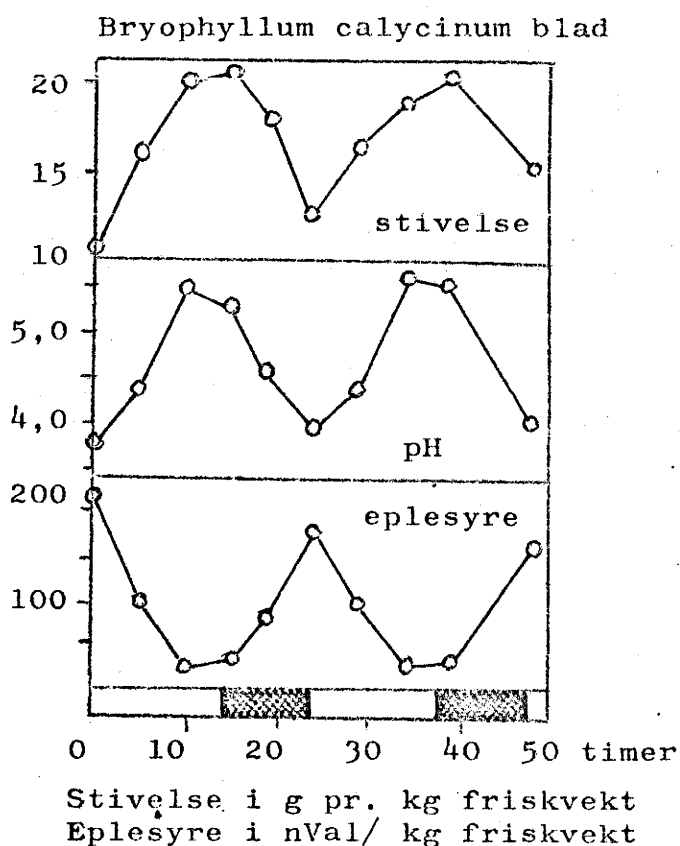
I varmt vær smekker spalteåpningene igjen snart etter at det blir lyst. I dagens løp vil eplesyren litt etter litt bli dekarboksylert.

Alt karbondioksyd som blir frigjort, går inn i Calvencykelen og ender i sukker og stivelse. Plantene greier altså å drive normal fotosyntese om dagen, tross lukkede spalteåpninger, ved å tære på nattens fangst av CO_2 som er lagret i eplesyremolekylene.

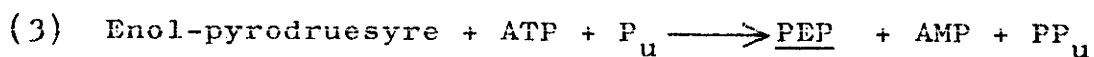
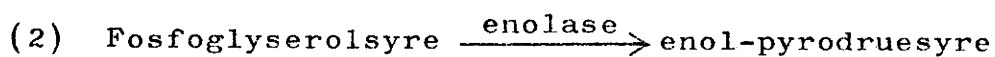
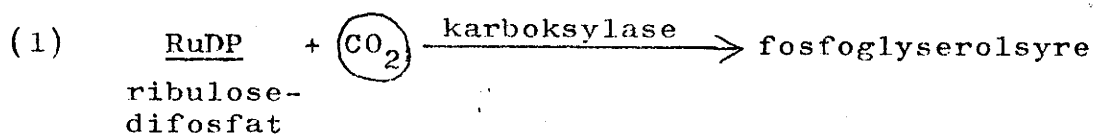
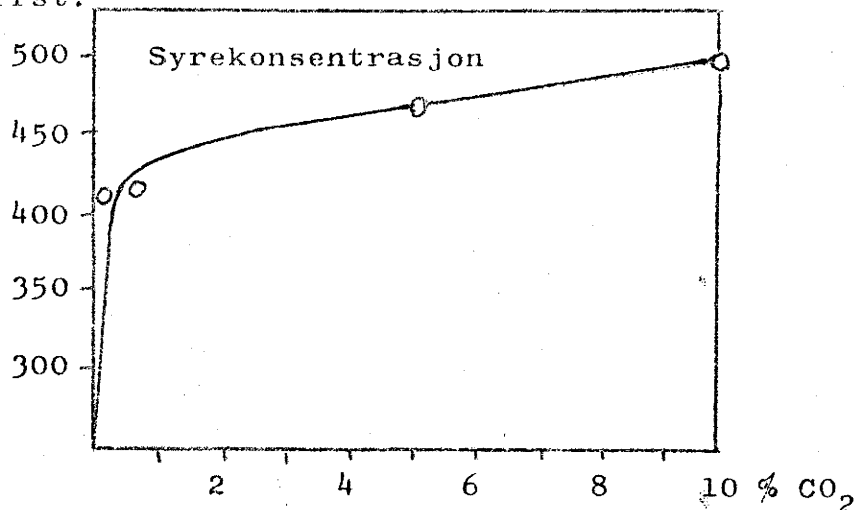
Det viser seg at det nattlige opptaket av

CO_2 og produksjonen av syre er sterkt avhengig av CO_2 -konsentrasjonen i atmosfæren (fig. neste side). Det tyder på at eplesyre-syntesen foregår ved karboksyleringsreaksjoner.

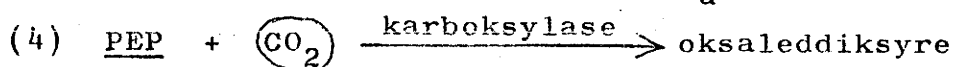
Det ser ut til å være en samkjøring av to slike reaksjoner.



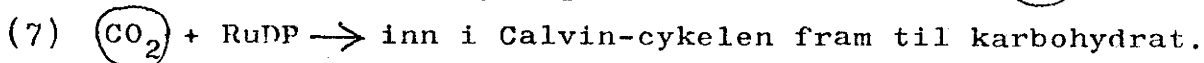
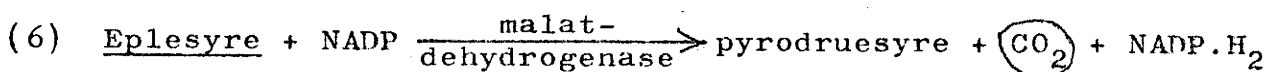
mVal pr. Bryophyllum crenatum
100 g tørrst.



(AMP = adenosin-monofosfat, PP_u = uorganisk pyrofosfat)



Dette er det sannsynlige reaksjonsforløpet for syntesen av eplesyre om natten. Dekarboksyleringen om dagen er enklere :



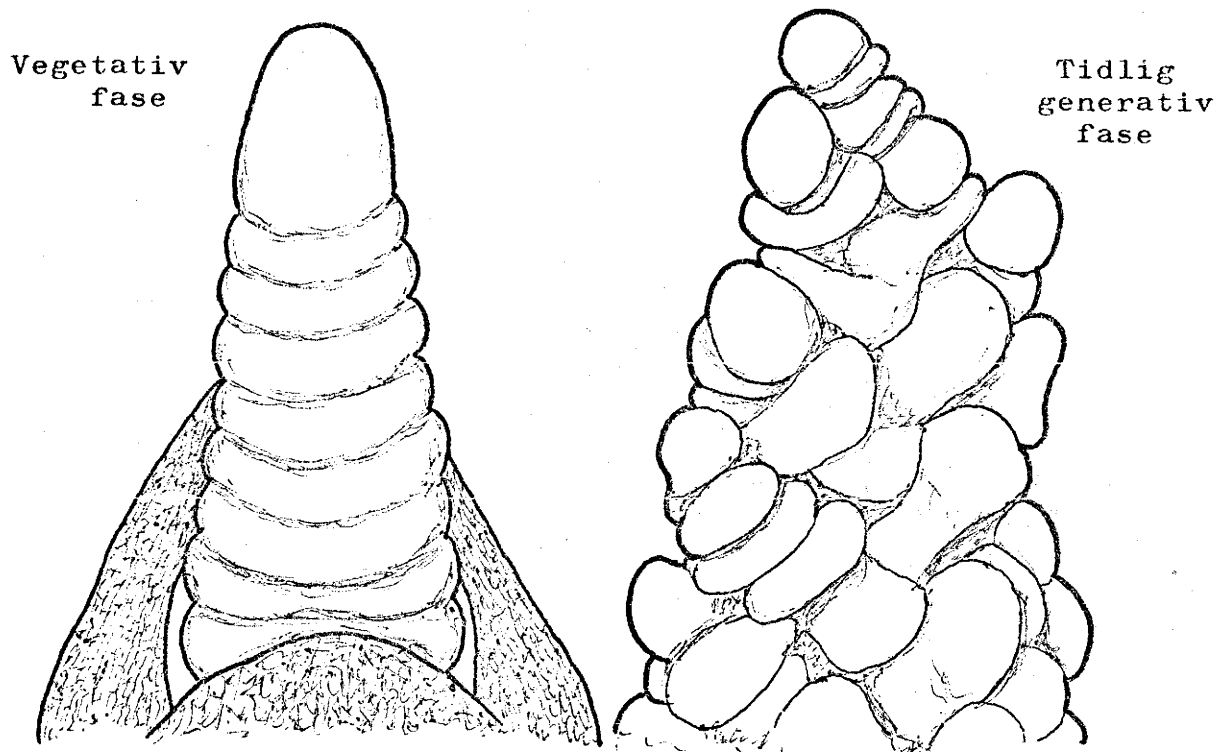
På denne måten kan sukkulentene drive CO₂-butikken med overskudd, selv om det som oftest blir svært lite de kan få tak i utenfra om dagen. I engelsk-amerikansk litteratur kalles denne omsetningen for Crassulacean Acid Metabolism, ofte forkortet til CAM (etter Crassulaceae = tykkbladete).

XIX. BLOMSTRINGSFYSIOLOGI

XIX.1 Orientering.

Det er en radikal omlegging av plantenes utviklingsmønster som skjer ved overgangen fra den vegetative til den generative fase. De slutter å lage blad og begynner å lage blomster isteden. De aller første tegn er endring av delingsmønsteret i toppmeristemene som fører til at vegetasjonsskjeglen skifter form :

Stengelspiss av hvete



Når en skal prøve å utrede hvorfor plantene blomstrer når de blomstrer, og hvordan de kan holde rede på kalenderen, må en skille mellom flere stadier eller faser i den utviklingsprosessen som ender med blomstring :

Ungdomsfase

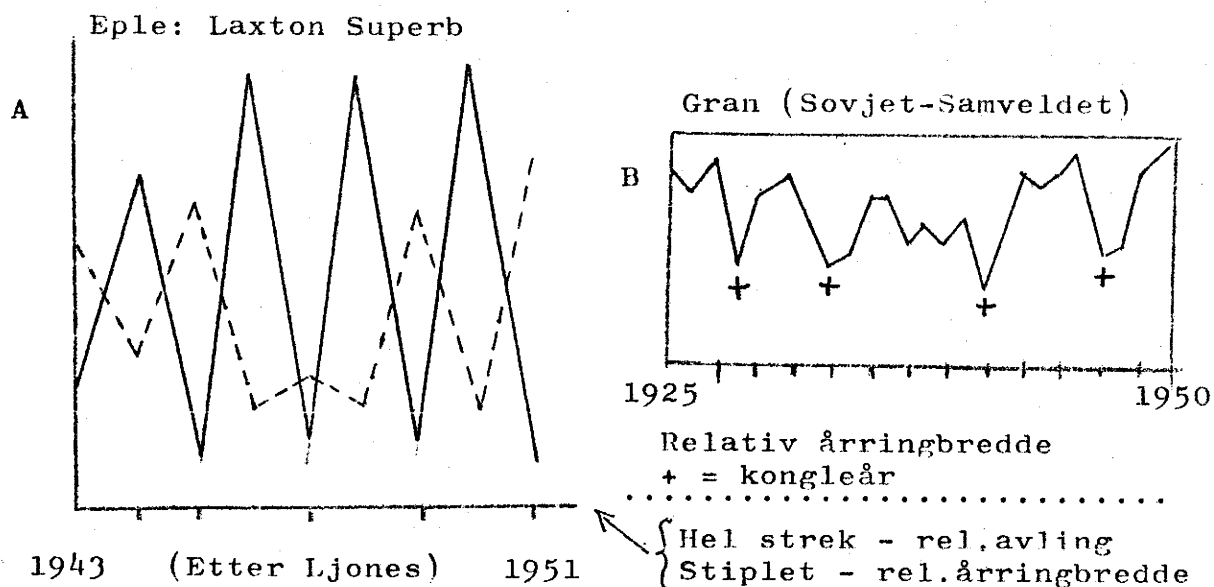
Blomstrings-induksjon

Knopp utvikling

Eventuell knoppvile

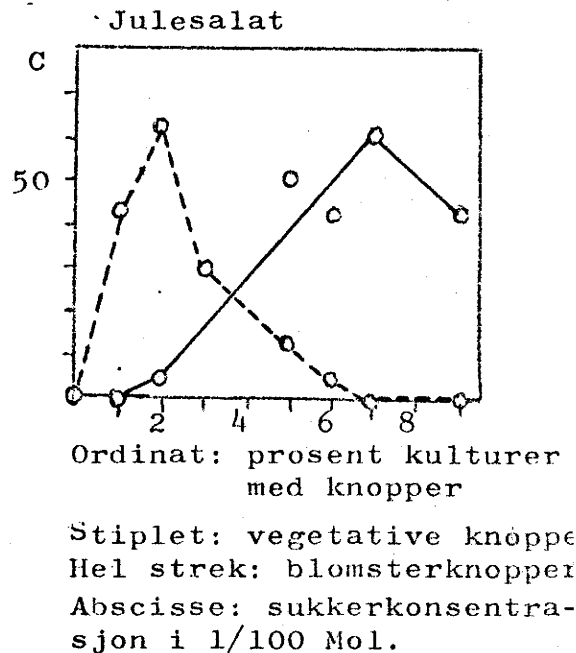
Blomsterutvikling

Frøplanter blomstrer ikke. Plantene må gjennom et kortere eller lengere ungdomsstadium før de er i stand til å blomstre. Før blomsterutviklingen starter må det være skjedd noe på det biokjemisk-fysiologiske plan som pener utviklingen over i det nye sporet. Plantene må ha fått en blomstringsinduksjon. Utviklingen av blomsterknopper er en vekstprosess som krever rikelig tilførsel av byggemateriale og respirasjonssubstrat. Når denne oppgaven får prioritet, må den vegetative veksten dempes (konkurransforhold):



Plantene trenger et solid assimilasjonsoverskudd å ta av for å kunne blomstre. Dette kommer aller klarest fram i vevskultur-forsøk :

Små stengelbeter av julesalat (*Cichorium intybus*) ble skåret ut sterilt og dyrket på et passende substrat med sukker som karbonkilde. Kinetin og adenin var tilsatt i forholdet 1:13 mg/liter. Det utviklet seg knopper på det kallusvevet som ble dannet. Ved svak konsentrasjon bare vegetative, men økende antall blomsterknopper med økende sukkerkonsentrasjon.



Når blomsterknoppene er ferdig utviklet, må de ikke sjelden ta en kortere eller lengere hvileperiode før de springer ut. Selve blomsterutviklingen er igjen en periode med rask vekst og spesielle krav til lys, temperatur og fuktighetsforhold.

Det er blomsterinduksjonen det har vært arbeidet mest med. Siden blomstringen er så nøye korrelert med årstidene, lå det nær å tenke at de miljøfaktorene som skifter sterkest med årstidene, kan være hovedansvarlige for blomsterinduksjonen. Det er i første rekke lys og temperatur.

Lysintensiteten varierer sterkt med årstidene, og den kom først i søkelyset. Det var til å begynne med ingen som tenkte på døgnrytmen, vekslingen mellom dagslys og nattemørke, men det viser seg at det er den som teller for blomsterinduksjonen. Effekten kalles for fotoperiodisitet. En kan grovt skille mellom langdagsplanter som trenger lang dag for å blomstre, og kortdagsplanter som trenger lang natt. Det fins også arter som ikke tar det så nøye, de dagnøytrale.

Temperaturavhengigheten var også annerledes enn man gjettet. Mange planter må ha en periode med lav temperatur på tidlig utviklingsstadium for å bli indusert til å blomstre. En slik lavtemperatur-behandling kalles vernalisering.

Forsøksteknikken består i å dyrke plantene i kontrollert klima med god tilgang på vann og næringssalter, og prøve å forandre blomstringsvanene ved å manipulere med temperatur og daglengde. Man registrerer tidspunktet for blomstring og blomstermengden. Når klimafaktorene endres, virker det ikke bare på blomstringen, men også på den vegetative utvikling. Det kan bli urene forsøksresultater fordi plantene ikke er like langt utviklet i de forskjellige forsøksleddene. For å unngå denne feilkilden, kan man bruke en fysiologisk tidsskala, inndelt f.eks. etter antall fullt utvikte blad.

Hvis man venter med å registrere effekten til blomsterknopper er synlige, får man bare bestemt en gjennomsnittseffekt over minst to vesensforskjellige utviklingsfaser: induksjon og knopp utvikling. Kanskje inkluderer man en knopp hvile også. Det er ikke sikkert knoppene kan sees før hvilen er avsluttet.

Denne vanskeligheten kan man bare komme utenom ved å foreta mikroskopiske undersøkelser av toppmeristemet med korte mellomrom gjennom hele utviklingsperioden, noe som krever mye arbeid og stort plantemateriale.

Slike undersøkelser har gitt god innsikt i reaksjonsmåten for en lang rekke arter, men den bakenforliggende årsakskjeden har man ikke fått skikkelig tak på. For mer enn 100 år siden fremsatte JULIUS SACHS ("plantefysiologiens grunnlegger") en hypotese om at det må være spesielle blomstringshormoner på ferde. Denne hypotesen ble nærmere presisert i 1936-37 av den russiske plantefysiologen M.H.Tsjailachan, som kalte det hypotetiske hormonet for florigen (= blomsterskaper). Mange har siden vært på jakt etter dette hormonet, men ingen har funnet det. En er derfor blitt mer oppmerksom på et annet alternativ. Det kan tenkes at induksjonen blir bestemt av en kvantitativ balanse mellom flere hormoner og stoffer (gibberelliner, auxiner, cytokininer, abscissiner, eventuelt også etylen, adenin, sukkerkonsentrasjon, etc.). Det foreligger atskillige forsøksresultater som viser at de kjente plantehormonene kan ha et ord med i laget når plantene bestemmer seg for å blomstre.

Startpunktet i årsakskjeden for de fotoperiodeiske reaksjonene er det eneste som er blitt helt sikkert bestemt. Siden det er en lysreaksjon, må det være et fotokjemisk aktivt pigmentsystem som absorberer lyskvantene. Det viser seg å være fytokromsystemet, med de to modifikasjonene P₆₇₀ og P₇₃₀ (s. 109-112). Dette gjelder både langdagsplanter og kortdagsplanter. Men hvilke enzymsystemer fytokromet tar kontakt med, og hvilke reaksjonsserier som settes i gang, det har man ennå ingen peiling av. Heller ikke har man kunnet forklare hvorfor langdagsplanter og kortdagsplanter reagerer så forskjellig. Jo mindre man vet sikkert, dess større spillerom er det for fantasien. Hypotesene er talløse - og løse, de fleste.

XIX.2 Ungdomsfase.

I alminnelighet kan man ikke få frøplanter til å blomstre, men det fins unntak. Ved å trikse med lys og temperatur har en f.eks. fått rødmelde (*Chenopodium rubrum*) til å blomstre som bitte små frøplanter i en skål med fuktig filterpapir. Men ellers må plantene normalt ha nådd et visst vegetativt utviklingsstadium før de kan induseres til å blomstre.

Høstrug-sorten Petkus blir ikke blomstringsmoden før den har utviklet minst 7 blad. Normalt blir den sådd om høsten, overvintrer som småplanter, og skyter aks neste sommer. Da pleier det å bli dannet 25 blad før akset kommer. I vernaliseringsforsøk har en kunnet presse antallet ned til 7, men ikke lenger.

I andre tilfelle kan ungdomsfasen vare i årevis, hos trær i 50 år og mere.

Hos enkelte arter er det en tydelig morfologisk forskjell på skudd i ungdomsstadiet og blomstringsmoden tilstand.

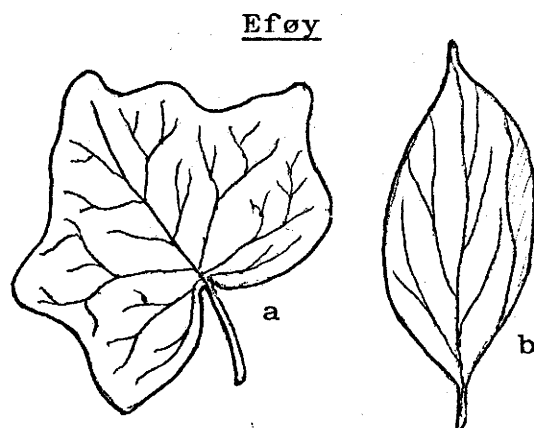
Eføy (*Hedera helix*) er et godt eksempel i vår flora :

a - blad fra skudd i ungdomsfasen, b- fra blomsterskudd.

Det fins treslag hvor ungdomsform og "voksne" trær først ble regnet til forskjellige slekter.

Men selv om de to formene er morfologisk like, kan det være fysiologiske forskjeller som ikke

bare gjelder evnen til å danne blomster, men f.eks. stiklingenes evne til å danne røtter. Hos trær danner stiklinger fra ungdomsfasen som regel lett røtter. Likedan stiklinger fra de nederste greinene av eldre trær, og især fra rotskudd. Stiklinger fra greiner oppe i kronen på eldre trær vil derimot vanskelig slå rot. Det er sannsynlig at forskjeller i auxinkonsentrasjon kan spille en rolle her. Rent generelt kan man ikke si mer enn at overgangen fra ungdomsfase til blomstringsmodne planter skjer ved endringer i den indre hormonbalansen.



Sekelplanten, *Agave americana*, kan bli svært gammel før den blomstrer. Den blomstrer bare én gang og dør. I U.S.A., hvor den hører hjemme, kan den bli ca. 8-10 år før den blomstrer, men i Europa kanskje 40-50 år. Dette viser at miljøforholdene kan ha mye å si for ungdomsfasens varighet. Det er især fruktdyrkere som har vært opptatt av dette. De har utviklet mange slags kunstgrep for å korte inn ungdomsfasen. Ellers er en slik innkorting av stor betydning i treforedlingen. Her er stikkordet podning. Ved å pode kvister fra ganske unge trær inn på eldre, blomstermodne trær kan man i mange tilfelle få podekvistene raskt over i blomstring.

XIX.3 Vernalisering.

XIX.3.1 Kuldebehandling i biologi og ideologi.

Med vernalisering menes en lavtemperatur-behandling på tidlig utviklingsstadium som korter inn tiden fra frøspiring til blomstring.

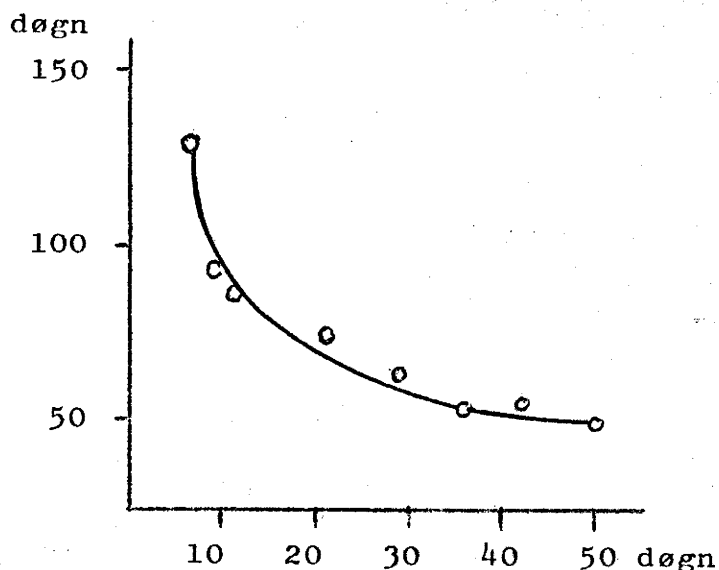
Metoden ble lansert i Sovjet-Samveldet i 1928 av landbruksforskeren TROFIM LYSENKO, som hjelpemiddel i korndyrkingen. De første forsøkene var gode, men siden tok ideologien overhånd og da gikk det mindre bra. Lysenko svang seg opp til en slags biologi-diktator i Stalin-tiden. Det gikk hardt ut over sovjetrussisk biologi - og biologer.

Man hadde ofte store problemer i Sovjet, både med høstsæd og med vårsæd. Hard vinterfrost kunne rasere de åkrene som ble sådd om høsten. Korte, kjølige somre kunne gjøre det vanskelig å få vårkornet modent.

Lysenkos metode, som ble kalt vernalisering (russ. jarovisering), gikk ut på å bløte såkornet av høstsorter til ca. 50% svelling og så lagre det kjølig og fuktig ca. 6-8 uker. Etter forsiktig tørking kunne det da bli sådd om våren, og oppførte seg da som vårsæd. Det spirte og skjøt aks samme sommer.

Foredlingsarbeid med høstsorter kan ved vernalisering gå dobbelt så fort som ellers, fordi man kan få en ny generasjon hvert år. I Sovjet ble metoden også brukt noen år i kornproduksjonen (ca. 40 mill.dekar tilsådd med vernalisert såkorn i 1937), men resultatene har nok vært skuffende.

Fig. viser resultatene av vernaliseringsforsøk med høstrug. Abscisse: kuldebehandlingens varighet. Ordinatt: tid fra såing til full blomstring.



Lysenko mente at høstsæden etter noen sesonger med effektiv vernalisering gikk over til å bli vårsæd. Dette var i tråd med "Mitsjurin-biologien"s hovedtese, at en målrettet forandring av arve-egenskaper kan oppnås ved hensiktsmessig miljøpåvirkning.

Kornslagene kan altså vernaliseres på frøstadiet. Prosessen kan komme i gang alt mens frøene ennå sitter på akset, i kjølig og fuktig vær. De mest effektive vernaliseringstemperaturene ligger for kornslagene mellom $+3$ og $+5^{\circ}$ C.

XIX.3.2 Stokkløping.

Der er vanligere at plantene ikke reagerer positivt på kuldebehandling før de er kommet et lite stykke på veg i vegetativ utvikling. "Naturlig vernalisering" under ungdomsfasen er årsak til uttidig stokkløping hos toårige arter (kål, kålrot, rødbete, gulrot o.fl.). Med stokkløping menes utvikling av blomsterskudd allerede første år. Normalt danner disse artene bare en rent vegetativ bladrosett første år. Det er klare sortsforskjeller i tendensen til stokkløping. På steder med risiko for seine kuldeperioder om våren kan stokkløpingen gi store tap for dyrkerne.

Planter som har fått en utilsiktet vernalisering, kan på forskjellig måte devernaliseres. Det må skje kort etter kuldebehandling, før blomstringsprosessen er kommet i sving. En kan bruke varmebehandling, oksygenfri atmosfære, kortdagsbehandling, vekstretardanter (B 9) o.a.

Noen arter har et absolutt kuldekrav. De kommer aldri i blomst hvis de dyrkes kontinuerlig ved vanlig værelsetemperatur f.eks. Det gjelder blant annet bulmeurten (*Hyoscyamus niger*), som har vært meget brukt som forsøksplante. Andre arter blomstrer nok til slutt i alle fall, men svært forsinket hvis de ikke får noen kuldebehandling.

XIX.3.3 Fysiologi.

En vet lite sikkert om hva som skjer under vernaliseringen, men hyør det skjer, er på det rene. Effekten er strengt lokalisert til aktive meristemer, spesielt til knoppmeristemene.

Det lar seg gjøre å kjøle ned enkelte knopper. Da blir det bare dem som utvikler blomster. Dette er viktig. Det viser at det ikke blir produsert noe blomstringshormon som svinser omkring i hele planten.

Podningsforsøk med bulmeurt o.fl. ble til å begynne med tatt som bevis for en slik hormonteori. Det er både toårige og ettårige sorter av bulmeurt. Hvis man poder et blomstrende sideskudd eller blad fra en ettårig plante inn på rosetten av en toårig plante, så smitter blomstringsimpulsen over. Da skyter det opp et blomsterskudd fra den rosetten som ellers først ville skyte året etter. I noen tilfelle kan en krysse artsgrenser i slike podningsforsøk. Blomstringsinduserte skudd av tobakk eller potet kan f.eks. indusere blomstring hos bulmeurt. Det hypotetiske hormonet ble døpt vernalinn.

Disse forsøkene rimet dårlig med det store bevismaterialet som tydet på at vernaliseringseffekten er strengt lokalisert til de meristemene som direkte har følt kulden på kroppen. Det var også påvist at det må være celledelinger i gang i dem hvis det skal bli noen effekt. Hvis man hemmer delingsaktiviteten, f.eks. med respirasjonsgifter, blir behandlingen uten virkning.

Forsøk med gibberellin ser ut til å kunne oppklare denne motsetningen. Rosettdannelsen hos toårige arter er en spesiell form for dvergvekst. Gibberellin har en utpreget evne til å oppheve dvergvekst. Man kan som regel tvinge slike rosetter til å utvikle opprette skudd ved gibberellinbehandling.

Hos bulmeurten og en del andre toårige arter ser det ut til at blomstringen kommer som en automatisk konsekvens av skuddutviklingen. Bulmeurten blomstrer like bra etter gibberellinbehandling som etter vernalisering. Det er da ikke nødvendig å postulere at det fins et spesielt vernaliseringshormon for å kunne forklare podingsforsøkene. Det kan like godt være en ren gibberellineffekt.

Kjemiske analyser av vernaliserte og uvernaliserte embryo av rug, dyrket på et sukkerholdig substrat, tyder på at det dannes en ny type av lavmolekylære proteiner som direkte konsekvens av kuldebehandlingen. Det kan være histoner. Etter Jacob og Monods teori (s. 83) er det påleiring og avspalting av histoner på kromosomenes DNA-helikser som bestemmer hvilke genkomplekser som skal være i aktivitet i den enkelte celle. Ved aktivering av nye gengrupper ville en histonavspalting under vernaliseringen kunne styre meristemene inn på en ny utviklingskurs mot blomstring.

Hvis denne hypotesen er riktig, er det klart at genaktivering må være strengt bundet til etterkommerne av de meristemcellene som selv er blitt kulde-aktivert. Det er også rimelig at kuldebehandlingen må være langvarig. Ved lav temperatur går celledelingene smått. Det er få celler som er i deling til enhver tid. Derfor må det vare en stund før så mange celler er blitt aktivert at de kan styre utviklingen. Det rimer også bra at det har vært mulig å oppnå blomstringsinduksjon ved en oppstykket kuldebehandling. (mange korte kuldeperioder med nøytrale intervaller).

Nattlys-arten *Oenothera biennis* er en toårig art med absolutt kuldebehov. Den lar seg ikke indusere til blomstring ved konstant lav temperatur, men lett ved regelmessig veksling mellom $+3^{\circ}$ om natten og $+11^{\circ}$ om dagen. En slik veksling svarer vel omtrent til normalt vinterklima i de områdene i U.S.A. hvor denne arten hører hjemme. Konstant lav temperatur vil antakelig stoppe all celledeling etter hvert. Når dagtemperaturen ligger høyere, kan delingsaktiviteten ta seg opp igjen.

Vernaliseringsforsøk lykkes bare når plantene får godt lys gjennom hele kuldeperioden. Det er nødvendig for å vedlikeholde en tilstrekkelig høy sukkerkonsentrasjon i meristemene.

XIX.4 Fotoperiodisitet.

XIX.4.1 Oppdagelse, definisjoner og reaksjonstyper.

Under foredlingsarbeid med tobakksplanter i U.S.A. fikk man fram en type som ble over 3 m høy, men som ikke ville blomstre på friland: Maryland Mammoth. Avleggere som var satt inn i veksthus, blomstret til alles overraskelse i desember.

Samtidig arbeidet GARNER og ALLARD med soyabønne-sorten Biloxi som pleide å blomstre i september, uansett såtid :

Såtidforsøk med Biloxi

<u>Såtid</u>	<u>1.blomst</u>	<u>Veksttid</u>
2.mai	4.sept.	125 døgn
16.juni	11. -	92 -
2.aug.	29. -	58 -

Alle forsøk på å korrelere disse variasjonene med endringer i en eller annen miljøfaktor, var lenge helt misslykket. Til slutt ble gåten løst: Årsaken var den sesongbestemte endringen av døgnrytmen, forholdet mellom daglengde og nattlengde. Begge arter var kortdagsplanter (1920). Videre forsøk med andre arter tydet på at plantene kan deles i tre hovedgrupper :

Kortdagsplanter - blomstrer bare hvis dagen er kortere enn en viss kritisk daglengde.

Langdagsplanter - blomstrer bare hvis dagen er lengere enn en viss kritisk daglengde

Dagnøytrale planter - blomstrer relativt uavhengig av daglengden under ellers gode forhold.

Døgnrytmens innflytelse på blomstringen kalles fotoperiodisitet. Reaksjonen kan omfatte tidspunktet for blomstring, mengden av blomster, eller begge deler. De daglengdene som induserer blomstring, kalles induktive daglengder.

Første forutsetning for blomstring er at stoffproduksjonen er tilstrekkelig til å dekke behovet for respirasjonssubstrat og byggemateriale. En grunnbelysning med 8 timers godt dagslys skulle være tilstrekkelig for dette formålet. Daglengden kan så varieres med en tilleggsbelysning av så svak intensitet at stoffproduksjonen blir omtrent den samme i alle forsøksledd (ca. 100 lux).

Det fotoperiodiske reaksjonssystemet er meget ømfintlig. Klart måneskinn og gatelamper kan være virksomt. I plantasjer av sukkerrør (kortdagsplante) har en brukt helikopter-lyskaster for å hindre blomstring. Timeberegningen kan også være meget presis. Hos broddfrø, *Xanthium strumarium* (= *X. pennsylvanicum*) kan en innkorting av daglengden med 30 min. endre reaksjonen fra rent vegetativ utvikling til 100 % blomstring. Det har vist seg at det fins flere reaksjonstyper enn de tre som først ble definert :

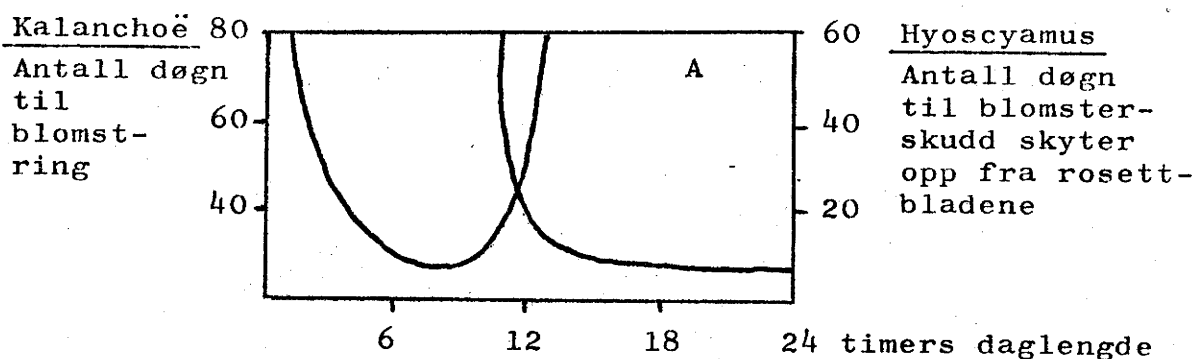
Lang-kortdagsplanter må først ha en langdagsperiode og så korte dager for å komme i blomst.

Kort-langdagsplanter må omvendt ha korte dager først en tid, og så lange.

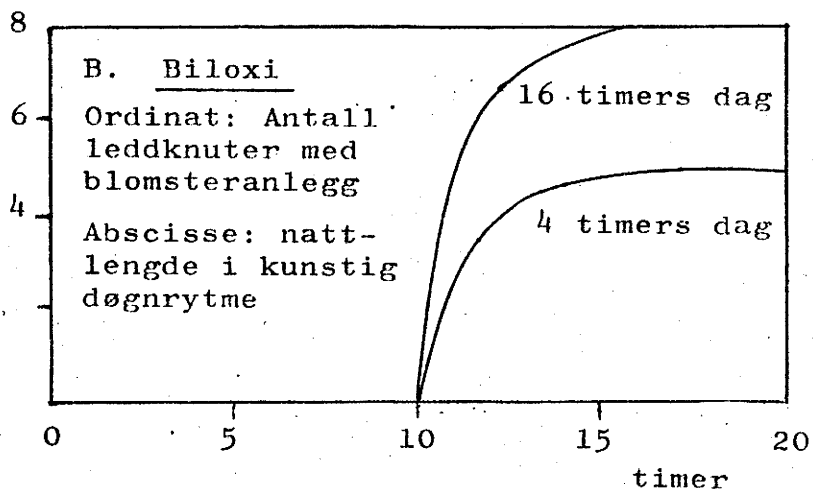
Noen arter blomstrer bare ved middelslange dager, og andre nettopp ikke ved middels lange dager.

XIX.4.2 Kvantitative variasjoner i reaksjonsmåten.

Noen planter har et absolutt daglengdekrav. De går til varig blomstringsstreik hvis de ikke får "riktig" daglengde. Langdagsplanten bulmeurt (*Hyoscyamus niger*) og kortdagsplanten eldtopp (*Kalanchoë blossfeldiana*) hører begge til disse prinsipprytterne, se fig. A.



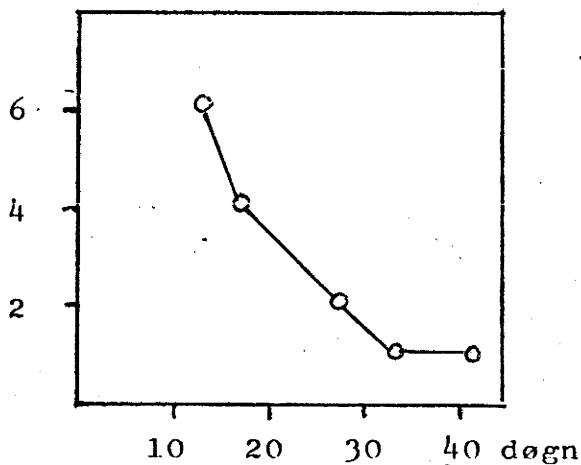
Soyabønne-sorten Biloxi vil ikke blomstre dersom natten er kortere enn 10 timer, uansett hvor lang dagen er (fig. B)



Andre arter har et relativt daglengdekrav : De blomstrer til slutt i alle fall, men sterkt forsinket hvis de får "gal" daglengde. (Istedenfor betegnelsene absolutt/relativ brukes ofte kvalitativ/kvantitativ).

Noen arter blomstrer bare hvis de får induktiv daglengde noen døgn i trekk. Andre blomstrer hvis de får ett døgn med optimal daglengde. Hele planten, eller storparten, må ha den induktive daglengden hos mange arter. Det fins også arter som blomstrer hvis et enkelt blad er blitt indusert.

Noen arter fortsetter å blomstre når de er vel i gang, selv om de da blir overført til en ikke induktiv daglengde, mens andre da slutter nokså snart. Alderen spiller også en rolle. Som regel skal det mindre induktiv påvirkning til for å få gamle planter i blomst enn unge (se fig.).



Svimling, *Lolium temulentum*

Abscisse: plantenes alder fra såing

Ordinat: antall døgn med lang dag som gir 100 % blomstring.

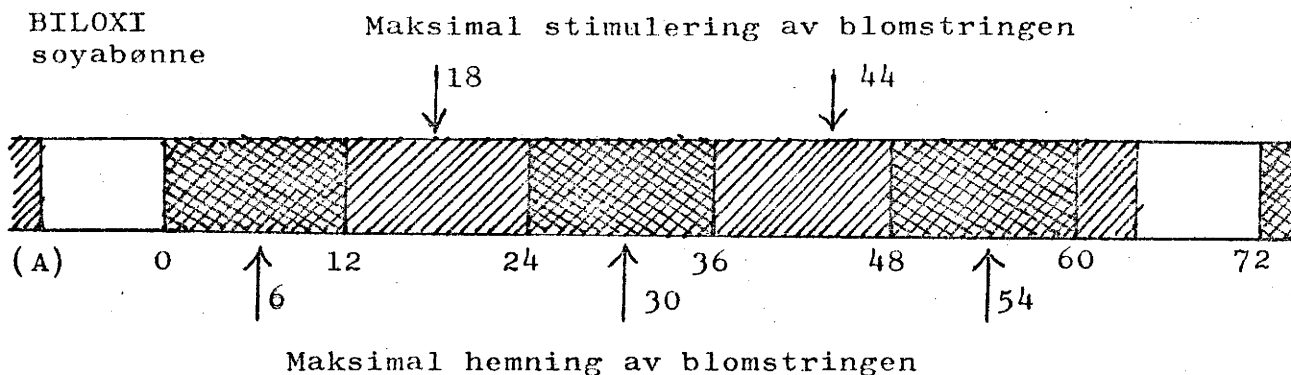
(Plantene dyrket i kort dag og overført til lang dag på angitte tidspunkter.)

Temperaturen kan også modifisere reaksjonsmåten. Hvis bulmeurten dyrkes ved 30° må den ha minst 12 timers dag for å blomstre, men ved 15° er 9 timer tilstrekkelig. Det fins også arter som kan slå helt om ved en temperaturendring.

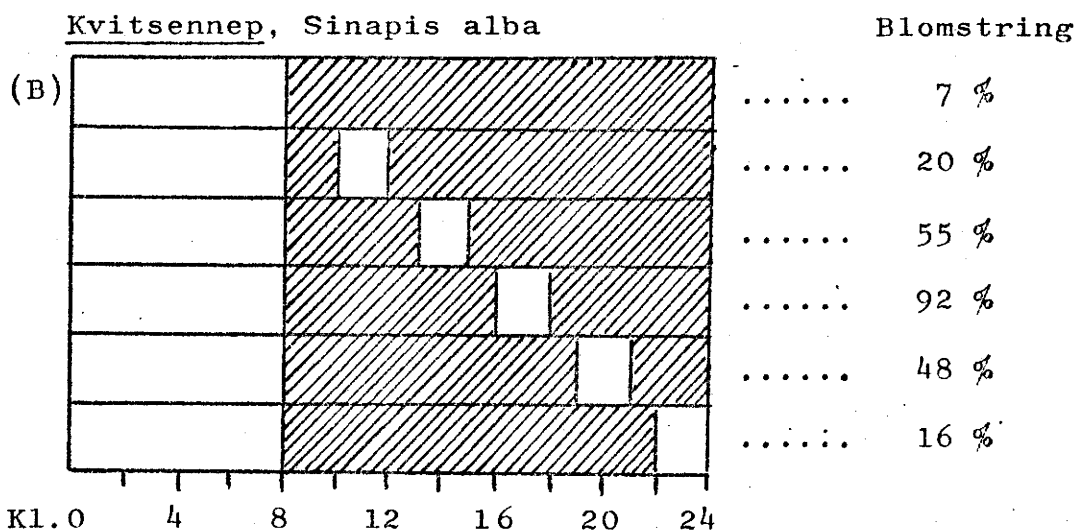
XIX.4.3 Interferens med cirkadiske rytmer.

Daglengde-effektene viser at plantene må ha et instrument til å måle tid, en biologisk klokke. De viser en fysiologisk døgnrytme selv om de dyrkes under helt konstante klimaforhold: cirkadiske rytmer (av cirka dies = ca. et døgn). Plantene svinger mellom en dagtilstand og en natttilstand.

Plantene reagerer ulikt på belysning etter som lyset treffer dem i dagtilstand eller natttilstand. Dette kompliserer daglengdereaksjonene. Samspillet kommer klarest fram i forsøk med kortdagsplanter som får nattavbrudd med noen få minutters belysning på forskjellig tid. Figuren nedenfor illustrerer resultatene av en slik forsøksserie med Biloxi.



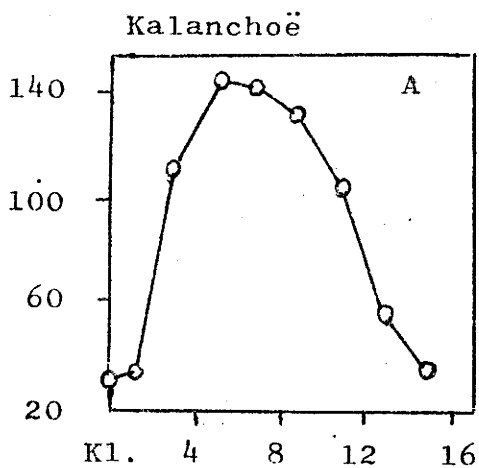
Plantene ble dyrket i en kunstig døgnrytme med 8 timers dag og 64 timers natt. Når lyset slukkes, går plantene over fra dagtilstand til natttilstand. Selv om det nå er kontinuerlig mørke i 64 timer, vil natttilstand (dobbel skravering) og dagtilstand (enkel skravering) skifte med 12 timers mellomrom. Avbruddsbelysningen hemmet blomstringen når den traff plantene i natttilstand, men stimulerte blomstringen når den traff i dagtilstand. Noen flere eksempler :



Kvitsennep er en relativ langdagsplante. Den ble dyrket under kortdagsforhold før og etter en induksjonsperiode på 6 dager med 2 timers avbruddslys til forskjellig tid, slik diagrammet viser.

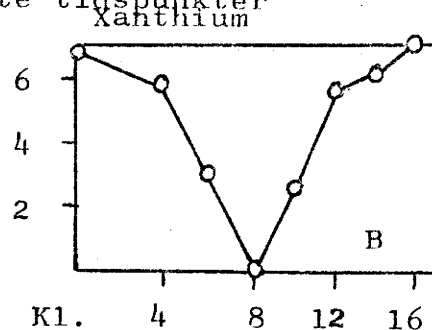
Lysavbruddsforsøk med kortdagsplanter

8 timer dag + 16 timer natt



Ordinat: antall dager til blomstring

Abscisse: klokkeslett regnet fra starten av mørkeperioden (kl. 0)
Kortvarig avbruddsbelysning på angitte tidspunkter

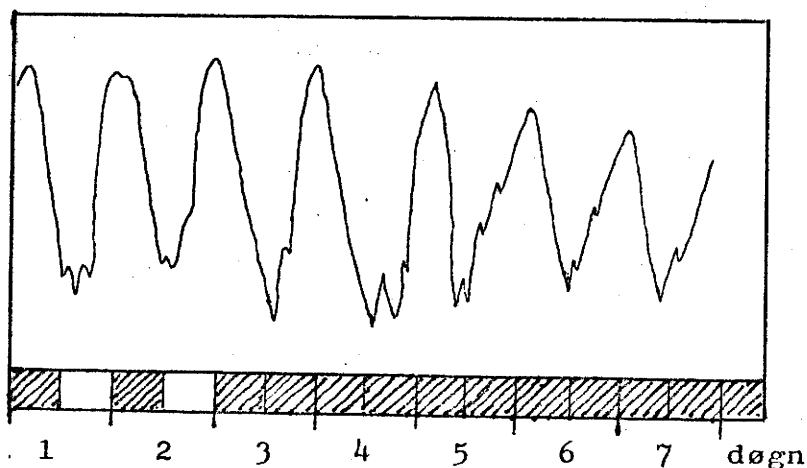


Ordinat: blomstringsstadium funnet ved anatomisk undersøkelse

De cirkadiske rytmene kommer blant annet til syne ved døgnrytmiske bladbevegelser som fortsetter etter at plantene er satt under helt konstante forhold. Hos enkelte arter er disse bevegelsene så klare at de kan registreres ved hjelp av en skriver. Et eksempel fra BÜNNINGS undersøkelser :

Canavalia ensiformis - Døgnrytmiske bladbevegelser.

Bladene svinger mellom en dagstilling og en nattstilling.



Fra og med 3.døgn sto plantene i mørke ved konstant temperatur.

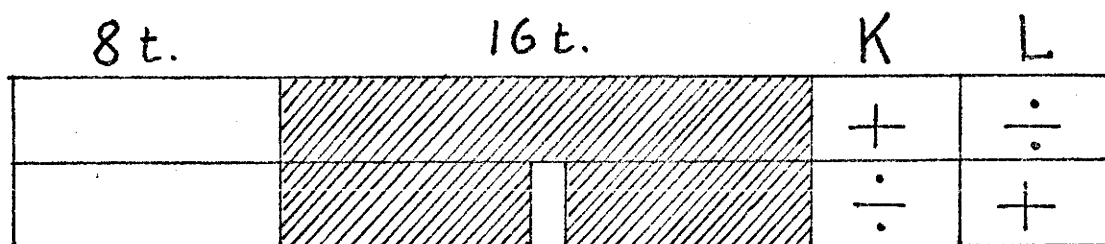
Bevegelsene fortsetter med langsomt avtagende amplityde.

XIX.4.4 Avbruddsforsøk og aksjonsspektrum : fytokrom.

Det fins planter som blomstrer etter induktiv belysning av et enkelt blad. Dette viser at den primære fotokjemiske reaksjonen må foregå i bladene. (Vernaliseringen virker på knoppmeristemet. Det første spørsmål som da reiser seg, er hvilket pigmentsystem som eksiteres. For å få rede på dette, må en prøve å bestemme aksjonsspekteret for effekten.

Det kan en best gjøre ved lysavbruddsforsøk med planter som bare trenger ett døgn med induktiv daglengde for å blomstre. Avbruddsbelysningen gis i alle forsøksledd på nøyaktig samme tidspunkt og med samme intensitet (antall kvanter pr. mm^2 pr. millisek.), men med ulike bølgelengde. Ved en grunnbelysning på 8 timer godt dagslys vil lysavbruddet da hindre kortdagsplanter fra å blomstre, men stimulere langdagsplanter til å gjøre det. Effektiviteten av de ulike bølgelengden kan måles ved registrering av tidspunktet for blomstring eller mengden av blomster (eventuelt blomsteranlegg).

Slike forsøk viste snart at rødt lys (640-660 nm) var mest effektivt, både til å hindre blomstringen av kortdagsplanter og til å indusere blomstring hos langdagsplanter (NB!).



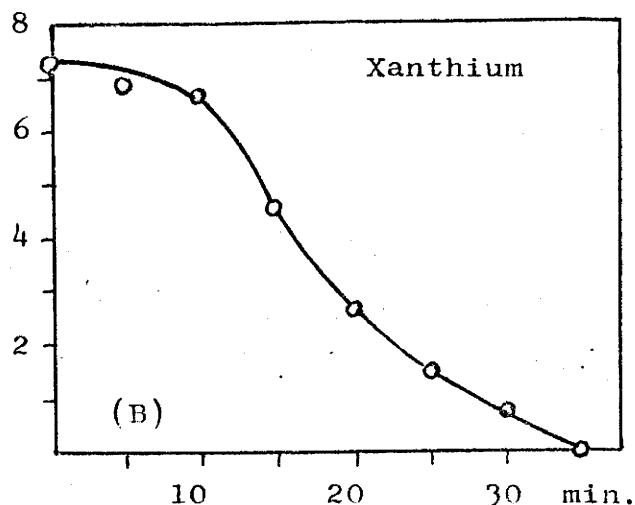
(A)

↑ Rødt lys mest effektivt

K = kortdagsplanter, L = langdagsplanter, + = blomstring induseres, - = ingen induksjon

Denne rødtlys-effekten motvirkes av mørkerødt lys (730 nm), hvis det kommer umiddelbart etter det røde lyset. Går det noen minutter mellom de to lysperiodene, så har det mørkerøde lyset mindre virkning.

Fig. B viser resultatene av et slikt forsøk. Det ble gitt 2 min. rødt lys etterfulgt av 3 min. mørkerødt med økende tidsavstand (abscisse). Ordinaten angir blomstringsstadiet som ble registrert i de forskjellige leddene.



Slike forsøk viser helt klart at det aktive pigmentsystemet må være fytochrom. (Se side 111.)

Etter 8 timers godt lys vil mesteparten av fytokromet være kommet over i den mørkerødt-absorberende formen P_{730} . I løpet av 16 timers mørke går reaksjonen langsomt tilbake til P_{660} . Hvis denne reversjonen hindres ved lysavbrudd, blir blomstringen av kortdagsplanter hindret. Blomstringen hindres altså ved overvekt av P_{730} . Vilkåret for blomstringsinduksjon kan da forsøksvis formuleres slik :

$$P_{660} / P_{730} > K$$

hvor K er en slags spesifikk "blomstringskonstant". Det dreier seg åpenbart om ganske hårfine balanseforhold. Dette bekreftes ved avbladingsforsøk. Fullvoksne planter av svimling som dyrkes under kortdagsforhold, induseres til å blomstre hvis ett blad får én lang dag. Effekten forsterkes hvis noen av de andre bladene (som bare har stått i kort dag) blir fjernet, og jo tidligere, dess bedre. Fjerner man derimot det ene langdagsbladet, så hemmes blomstringen, og mest hvis det fjernes like etter at den lange dagen er slutt.

Hos langdagsplantene virker rødt avbruddslys til å indusere blomstring. Siden rødt lys omdanner P_{660} til P_{730} , må P_{730} virke induktivt på langdagsplanter. Vilkåret for induksjon skulle da bli :

$$P_{660} / P_{730} < L$$

hvor L er en tilsvarende "blomstringskonstant", naturligvis med forskjellig verdi etter art og eventuelt geografisk rase.

Andre forsøk tyder på at denne forestillingen kan være for enkel. Det biokjemiske reaksjonsforløpet er kanskje programmert for et bestemt endringsforløp i forholdet P_{660} / P_{730} i løpet av mørkeperioden.

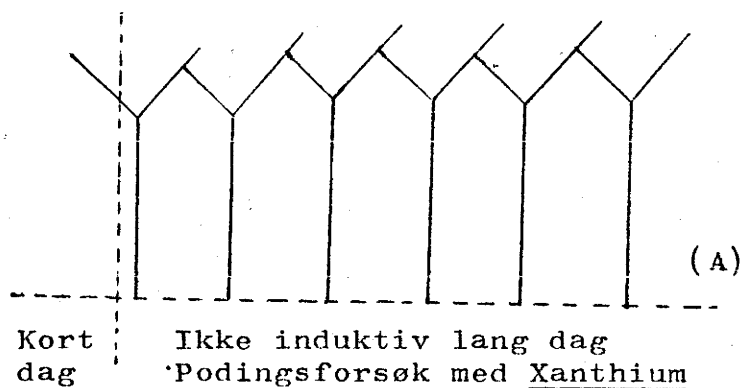
XIX.4.5 Fra blad til knoppmeristem.

Siden den primære lysreaksjonen skjer i bladene, må det gå en stofftransport fra blad til knoppmeristemer, antakelig gjennom silvevet. Vi vet ikke hva som transporteres, men kaller det florigen for å ha et navn på det. Dette må ikke forlede en til å tro at eksistensen av et slikt stoff er bevist.

At det faktisk foregår en transport av et eller annet, er derimot sikkert bevist. Avbladingsforsøkene med svimling og andre arter viser det klart nok. En annen type avbladingsforsøk er utført med en kortdagsvarietet av *Chrysanthemum*. Bladene blir ribbet av den øvre delen av skuddet, men får sitte på nederst. Hvis nå den nakne toppen får langdagsbelysning og bladene nederst kortdagsbelysning, så blir det dannet blomsterknopper i toppen. Hvis omvendt toppen får kortdagsbelysning og bladene langdagsbelysning, blir det ikke dannet blomsterknopper. Konklusjonen er entydig.

Også ved podingsforsøk er det påvist at noe transporteres, her fra en plante til en annen. I et kjent forsøk ble det laget en serie togreinete planter av broddfør (gaffelgreining), og de ble så podet sammen arm i arm. (Se fig.)

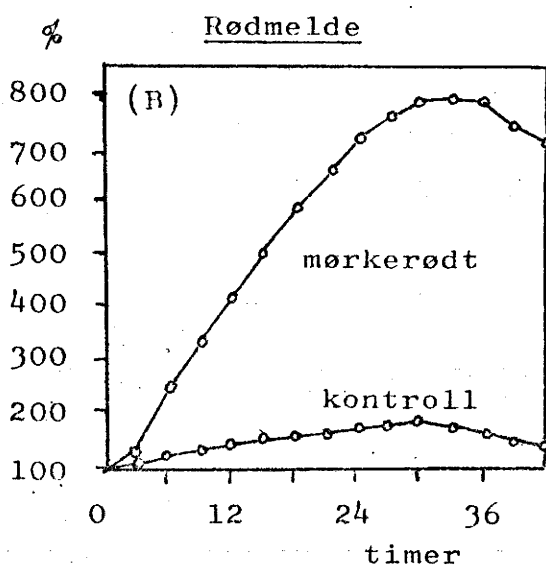
Den ytterste frie greinen av plante nr. 1 fikk kort dag, mens alle de andre sto i en nøytral daglengde som ikke induserer blomstring. Samtlige planter dannet blomster på begge greiner.



Alle planter kom i blomst.

XIX.4.6 Biokjemi.

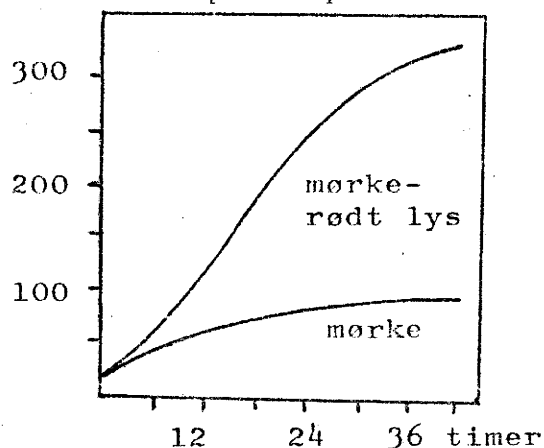
For å komme på spor etter det biokjemiske reaksjonssystemet som settes i sving av fytokrom, har man prøvd å bruke enklere forsøksobjekter. Fig. B viser hvordan aktiviteten av enzymet glyserolaldehydfosfat-dehydrogenase øker når 72 dager gamle frøplanter av rødmelde (*Chenopodium rubrum*) blir belyst med mørkerødt lys. Et annet eksempel er vist i diagrammet øverst på neste side



Innholdet av ascorbinsyre-
oksydase i frøbladene av
36 timer gamle senneps-
frøplanter øker svært mye
raskere i mørkerødt lys
enn i mørke. Det er påvist
flere slike effekter, men
de har hittil ikke hjulpet
til å oppklare prosessen.

I en del tilfelle er det også
påvist endringer i konsentra-
sjonen av DNA og RNA.

Senneps-frøplanter



XIX.5 Samspill-effekter.

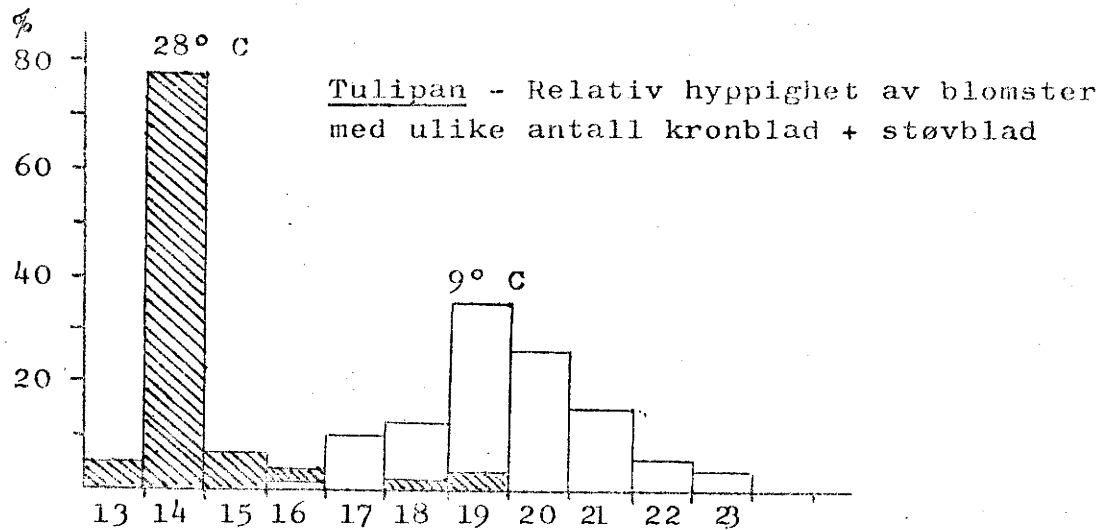
Det er mange faktorer som kan virke på blomstrings-induksjonen: Lavtemperatur-behandling (vernalisering), daglengdeklima, gibberellin, auxin, abscissinsyre, CCC m.m. Hos rødsmelle (*Silene armeria*) kan f.eks. blomstring bli indusert i lang dag ved normal temperatur, i kort dag ved høy temperatur, og også ved behandling med gibberellin.

Når så mange faktorer griper inn i samme prosess, kan det bli mange lite gjennomsiktede samspill-effekter. Rødsmellens reaksjonsomslag er et godt eksempel. Den kritiske daglengden for bulmeurt endrer seg med temperaturen (s.227). Gibberellin kan delvis erstatte både vernalisering og langdagsbehandling. Slike ting gjør det ikke enklere å finne årsakssammenhengen.

XIX.6 Blomstringen.

Utviklingen fra knopp til blomst er også avhengig av miljø-faktorene. Stort sett virker lys, temperatur og vannbalanse på samme måte som på vegetativ vekst, men blomsterorganene tåler mindre av tørke, regn, frost, og andre påkjenninger.

Temperaturen under tidlig knopp utvikling kan ha ganske stor innflytelse på blomstenes størrelse, form og farge. Hos tulipaner varierer f.eks. summen av antall blomsterdekkblad og støvblad med temperaturen (homologe organer), se fig. øverst på neste side.



Kinanøkleblom (*Primula sinensis*) får hvite blomster hvis temperaturen under knopp utviklingen er over 30°, ellers lilla. Omvendt får *Petunia* hvite blomster ved lav temperatur. Enkelte georginer blir gule ved normal temperatur og røde ved høy temperatur. Hos gjøglerblomsten (*Mimulus*) blir både tegninger og fargenyanser sterkt påvirket av temperaturen under knopp utviklingen. Lysforholdene (lysintensitet og daglengde) har også mye å si for fargestoffsyntesen.

Alle vindbestøvere og insektbestøvere må ha godt vær under blomstringen for pollenutvikling og bestøving. Nektarproduksjonen varierer også sterkt etter fuktighet og temperatur.

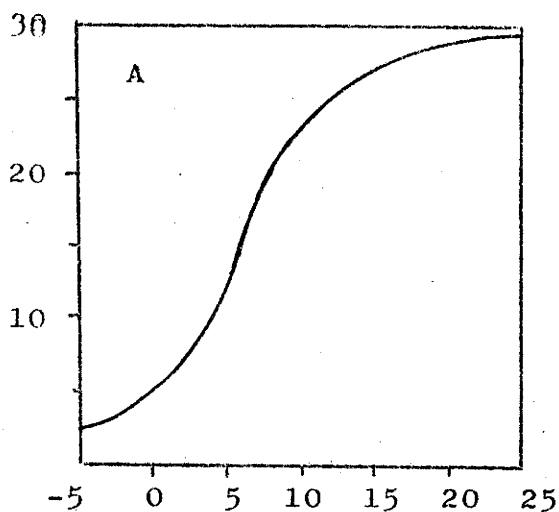
XX. MODNING OG VEKSTAVSLUTNING

XX.1 Fruktutvikling.

Fruktutviklingen er en ren vekstprosess. På tidlig kart stadium foregår både celledelinger og cellestrekning, men siden blir det ren strekningsvekst. Den er sterkt avhengig av tilførsler fra skuddet. Her merkes konkurransen mellom vegetativ vekst og fruktutvikling. Forskjellige kunstgrep kan brukes for å lede utviklingen i den ene eller den andre retning.

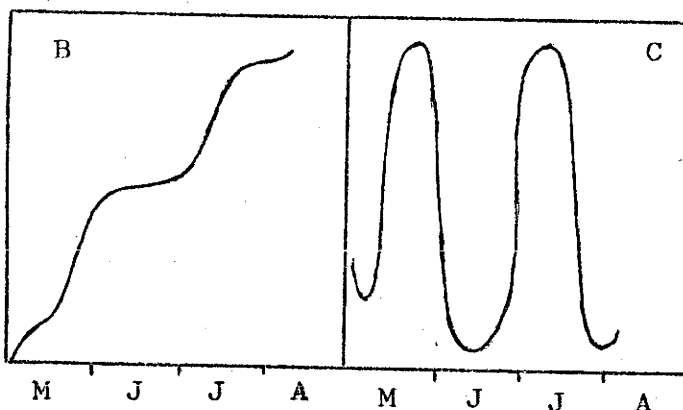
En finner to hovedtyper av vekstkurver hos frukt, dels enkle eksponensialkurver som ellers vanlig for vegetative organer, dels kurver som viser to vekstfaser (se fig. på neste side). De to vekstfasene kommer best fram hvis man konstruerer tilvekstkurver istedenfor totalvekstkurver.

mm diameter



Vekstkurve for frukt av
Cucumis anguria

Abscisse: Antall dager
fra blomsten springer ut



Sotkirsebær

B - Totalvekst
C - Tilvekst

M - J - J - A :
Mai-juni-juli-august

I første fase øker fruktemnet i størrelse, i mellomfasen foregår embryovekst, embryodifferensiering og utvikling av endosperm, og i siste fase blir veksten av fruktveggen gjenopptatt.

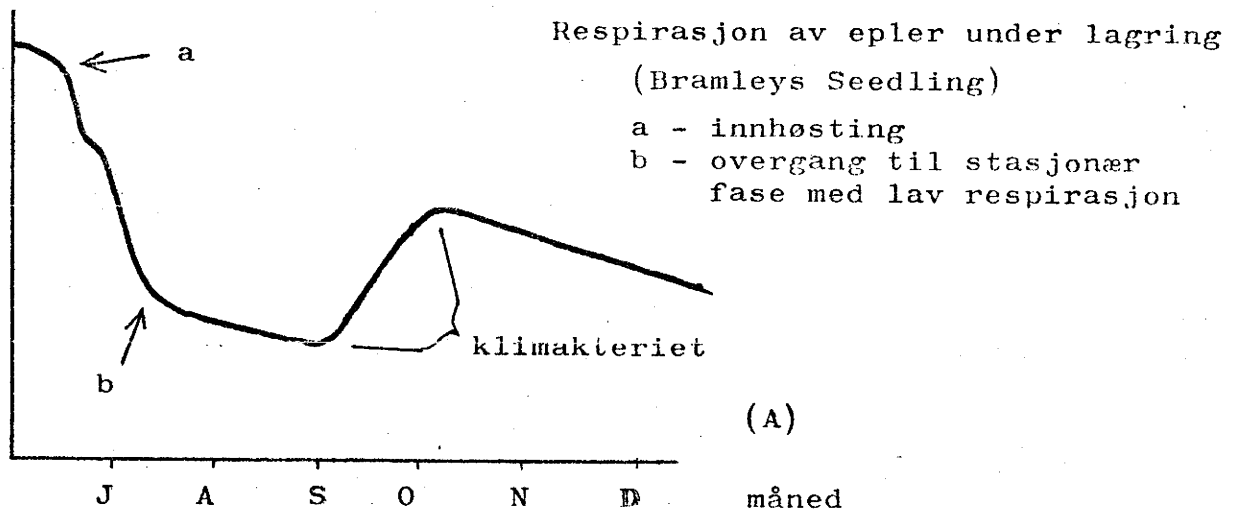
Fruktutviklingen er kontrollert av hormoner, særlig auxin og gibberellin. Hormonproduksjonen foregår i alminnelighet i frøene. "Bæret" i jordbær er dannet av blomsterbunnen. Det er de små gryna på overflaten som er fruktene. Hvis de blir fjernet, blir det ikke noe jordbær. Men hvis de erstattes med auxinholdige agarbiter, går utviklingen nesten som normalt : partenokarpi (= fruktutvikling uten befruktning). Kunstig partenokarpi kan også fremkalles med auxin hos tomat og med gibberellin hos eple.

Under siste del av fruktutviklingen syntetiseres organiske syrer, sukker, proteiner, fargestoffer, aromastoffer, m.m.m Ofte dannes pektinaser som oppløser midtlamellene så cellene løsner fra hverandre (epler blir melne, etc.).

XX.2 Etylen.XX.2.1 Etylen i fruktmodningen.

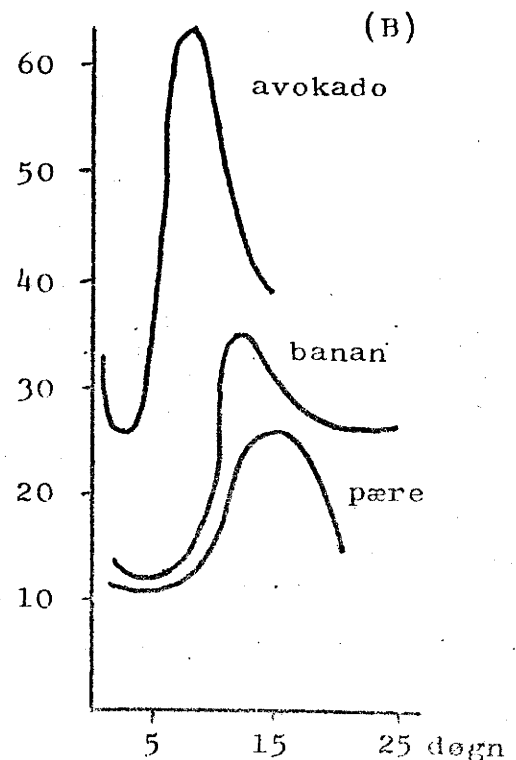
Folk som hadde mye med frukt å gjøre, la tidlig merke til at overmoden og halvråtten frukt kan "smitte" god frukt som ligger sammen med den, selv om det ikke er noen fysisk kontakt. Først i begynnelsen av "trettiåra" ble det påvist at frukt under modning skiller ut etylen ($\text{CH}_2=\text{CH}_2$), og at denne gassen også aksellererer modningsprosessen (autokatalyttisk reaksjon).

Etylenproduksjonen er nøye korrelert med respirasjonen. På et bestemt stadium under modningen finner en hos mange fruktslag en meget rask økning av respirasjonen : klimakteriet (se fig.)



Noen flere respirasjonskurver med tydelig markert klimakterium er vist på fig. B.

Klimakteriet innledes med en økning av etylenproduksjonen. Sammenhengen mellom etylenkonsentrasjon, respirasjon og modningshastighet er i mange tilfelle helt klar. Etylene virker da som en utløsende og aksellererende faktor, men modningen går ellers som normalt. Det er mulig at etylenet primært virker på cellenes permeabilitet.



XX.2.2 Etylen som vekstregulator.

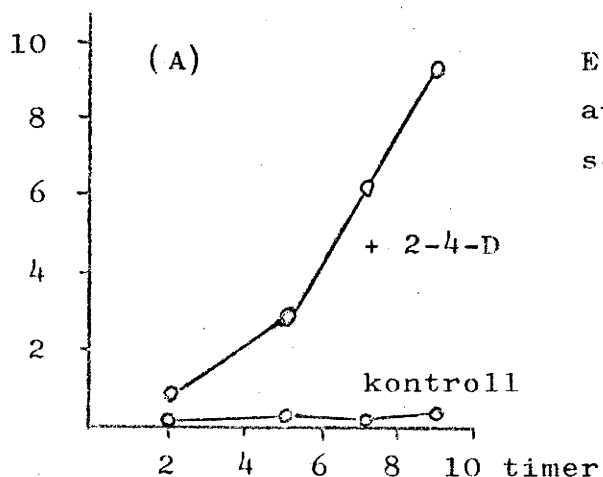
Etylen virker på mange vekst- og utviklingsprosesser, til dels i samspill med andre hormoner. Det er gasskromatografien som har gjort det mulig å studere slike effekter. Vanlig cellevev kan produsere mellom 0,5 og 5 nanoliter pr. g pr time av etylen, og frukt under klimakteriet kan skille ut ca. 100 nl/g/time. Rekorden har visnende orkidéblomster med 3400 nl/g/time. Ved gasskromatografisk analyse kan en påvise ned til 10^{-12} mol. En oversikt over effekter som hittil er påvist, viser slående likhet med andre plante-hormoner :

	Auxin	Gibberellin	Cytokinin	Abscissinsyre	Etylen
Hviletilstander		X	X	X	X
Ungdomsfase	X	X			
Veksthastighet	X	X	X	X	X
Blomstringsinduksjon	X	X	X	X	X
Kjønnsbestemmelse	X	X	X		X
Fruktsetting	X	X	X		X
Fruktmodning	X	X	X		X
Knolldannelse	X	X	X	X	X
Bladfelling	X	X	X	X	X
Rotdanning	X	X	X		X
Aldring	X	X	X	X	X

(Husk at abscissinsyren er oppdaget nokså nylig.)

Det var unormale vekstreaksjoner i lysgass-forurenset laboratorieluft som først satte en på spor av etylen. Det viste seg å være den mest virksomme komponenten. Tidlig ble det også oppdaget at gassforurensning kan fremkalle bladfelling.

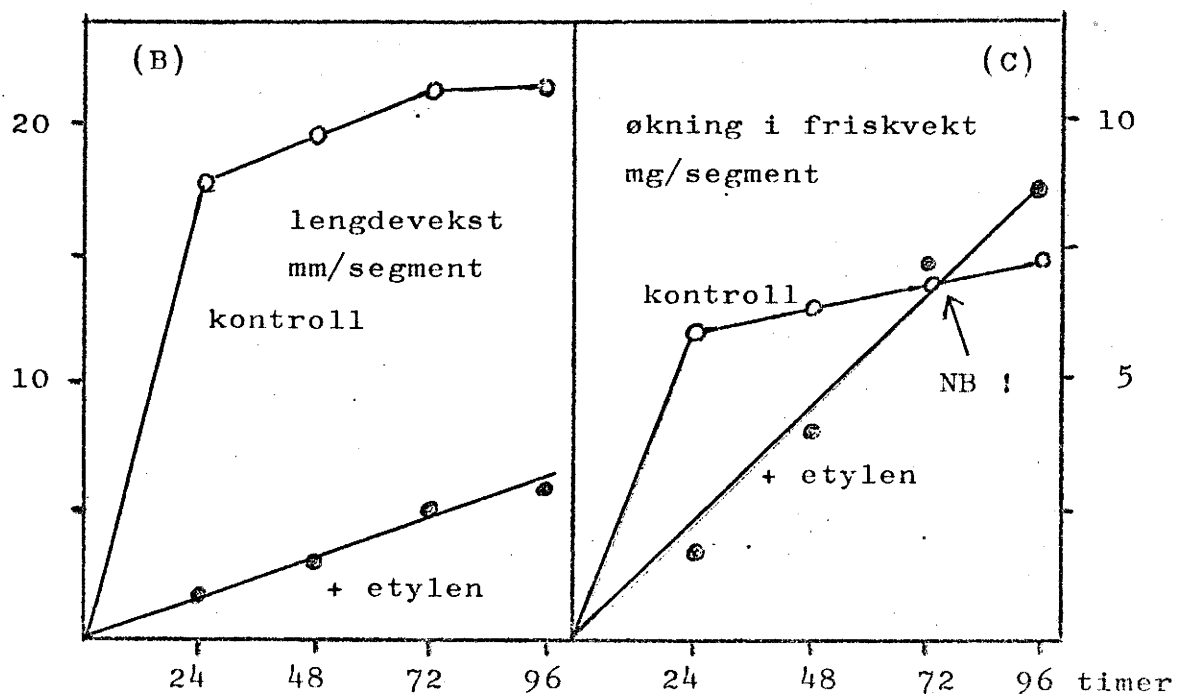
Behandling med vekststoffer av auxingruppen kan bevirke en kraftig økning av etylenproduksjonen (se fig. neste side). Den biokjemiske reaksjonsvegen fra auxin til etylen er ikke klar, men mange av de effektene som tidligere ble tilskrevet auxin, er antakelig fremkalt av økt etylenproduksjon. Det gjelder blant annet røttenes positive geotropisme og induksjonen av blomstring hos ananas.



Etylenproduksjon i småbeter av bønne (nl/time) etter tilsetning av 2-4-D (blåstilk)

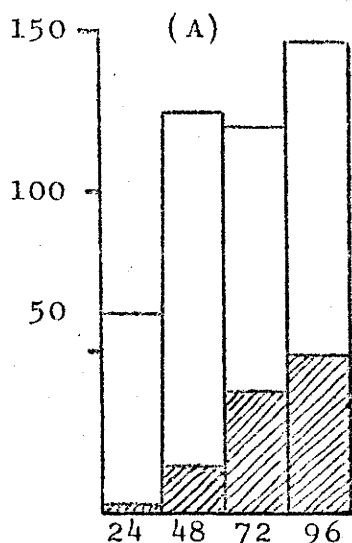
Etylenet har små molekyler. Det løses lett både i vann og i lipider og kan diffundere raskt gjennom cellevev, både i væskefasen og i intercellularluften.

Etylenet virker stort sett veksthemmende. Det hemmer syntesen av DNA og dermed all delingsvekst. Virkningen på strekningsveksten er mer komplisert. Det bremser cellestrekingen, men hemmer også "tilstivningen" av veggen og forlenger vekstfasen. Det fører som regel til økning av diameter og volum, og undertiden til større sluttlengthe.



Etyleneffekt på veksten av 5 mm lange segmenter av etiolerte stengler av ertefrøplanter. Plantene var 7 dager gamle ved starten av forsøket. De utskårne segmentene veide 10 mg.

Etylenet kan sinke den normale differensieringen og lignin-syntesen i vedvev, og helt hindre utfelling av lignin i celleveggene i styrkevev. Fig A viser hvordan tilsetning av 50 ppm



i etiolerte ertefrøplanter. Ordinaten angir antall differensierte vedceller pr segment med etylen (skravert) og uten.

Den autokatalytiske effekten som er nevnt ved fruktmodning, kan også registreres i vanlig cellevev (fig. B).

I forsøk med ertefrøplanter er det oppdaget at de reagerer på en mekanisk hindring med øket etylenproduksjon. Vekstreaksjonen vil da gjøre stengelen

tykkere og bedre i stand til å forsere hindringen. Etyleninnholdet i intercellularluften i trestammer øker også ved mekanisk spenning (vindvirkning etc.)

Fig. B viser hvordan tilsetning av etylen (pil) øker produksjonen av etylen i segmenter av etiolerte frøplantestengler av erter. Ordinaten: utviklet etylen i nl pr. segment.

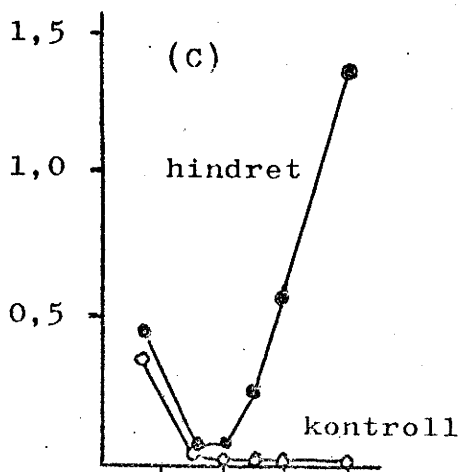
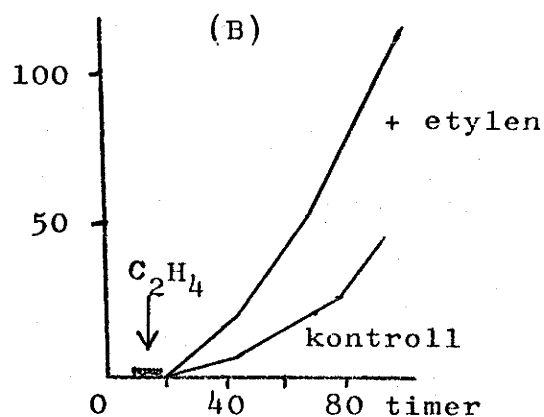
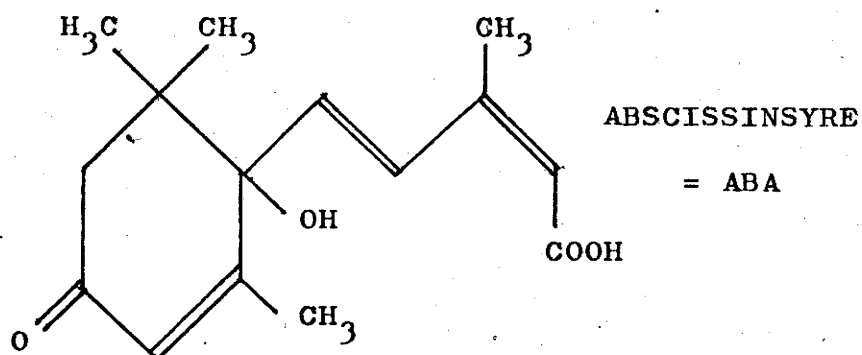


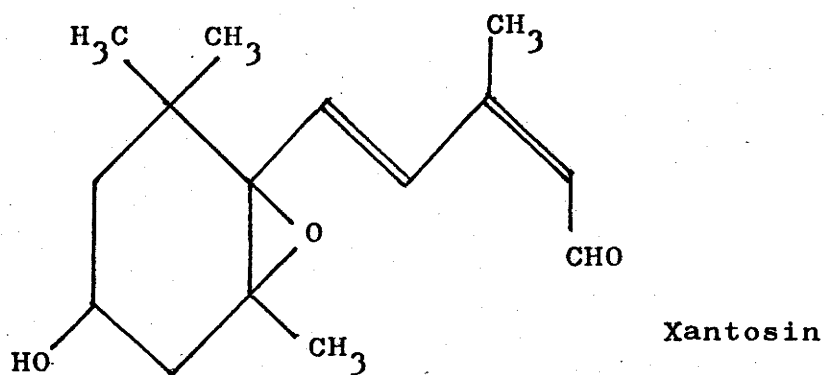
Fig. C viser hvordan frøplanter av erter reagerer på en mekanisk hindring ved øket produksjon av etylen. Ordinaten: utskilt etylen i nanoliter pr. g pr time.

XX.3 Abscissinsyre.XX.3.1 Oppdagelse og isolering.

I begynnelsen av 1960-årene ble det oppdaget en ny gruppe veksthormoner som regulerer hviletilstander, løvfelling, fruktfelling, m.m. Den viktigste representanten er ABA = abscissinsyre :



En litteraturoversikt fra 1970 omfatter allerede mer enn 500 avhandlinger om dette hormonet, som ble konstitusjonsbestemt i 1965. Mange flere er kommet til siden. Det er påvist noen få andre, strukturbeslektede stoffer i plantemateriale, deriblant xantosin, som er et oksydasjonsprodukt av xantofyll :



Det er også fremstilt en del aktive abscissinsyrederivater syntetisk, men det er usikkert om aktiviteten kommer av at de omdannes til ABA i plantevevet.

XX.3.2 ABA i blad- og fruktfelling.

Navnet abscissinsyre er avledet av engelsk abscission og abscission layer. Det sikter til et skillevev av tynnveggete, parenkymatiske celler som dannes på tvers av blad- og fruktstilker mot slutten av vekstsesongen. Etter at blad og frukter er falt av, utvikler det gjenværende skillevevet seg til et korklag som beskytter arrflaten.

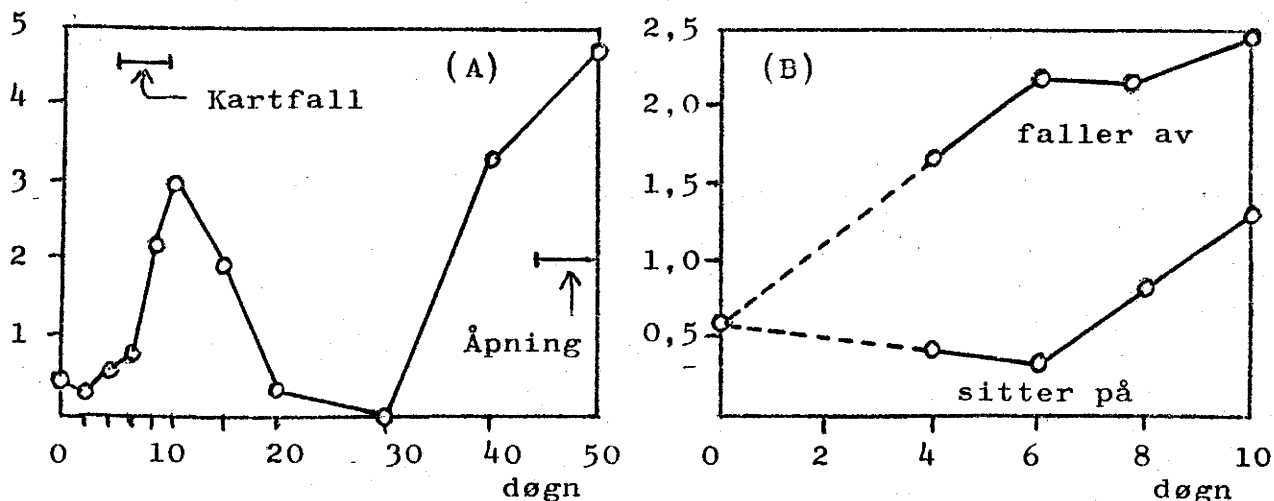
I blad er dette siste fase av en ganske komplisert aldringsprosess. Denne prosessen sinkes av auxin og cytokinin, men aksellereres av etylen og abscissinsyre. Et sikkert symptom på aldring er nedbrytning av klorofyll. Bladet gulner da fordi karotenoidene kommer til syne.

Etylen, som aksellererer fruktmodningen, kan også påskynde gulningen av blad. Disse to prosessene har mange fellestrekk. Under aldringen foregår det en nøyaktig programmert omlegging av stoffskiftet, slik at enzymatiske spaltings- og nedbrytningsprosesser får overvekt. Mange av spaltingsproduktene ledes ut gjennom bladstilken og lagres til neste sesong i parenkymet i stengler, stammer, røtter og knoller. Mye av bladproteinet reddes unna i form av aminosyrer og amider. En god del fosfater følger med, dessuten sukker og lettbevegelige kationer, især K⁺ og Mg⁺⁺.

Nedbrytningen besørges delvis av enzymer som har vært lagret i lysosomene (s.9). Det kan være endringer av membranpermeabiliteten som er årsaken til at de nå settes på frifot.

Parallelt med nedbrytningen foregår det fortsatt også en del synteser, blant annet av fargestoffer av antocyanidingruppen (høstfarger). Det blir også syntetisert enzymer som har en særlig funksjon ved bladfallet, f.eks. cellulase og pektinase.

Det er altså en aktiv vekstprosess som fører til at blad og frukter faller av. Selv om forsøksmaterialet ennå er nokså begrenset, er det helt tydelig at viktige faser av aldringsprosessen styres av abscissinsyre, eventuelt i samspill med andre hormoner. Det er sannsynlig at det kan være artsforskjeller i denne reguleringen.

ABA under modning av bomullskapsler

Ordinat: Abscissinsyre-innhold pr. kapsel i μg (begge fig.)

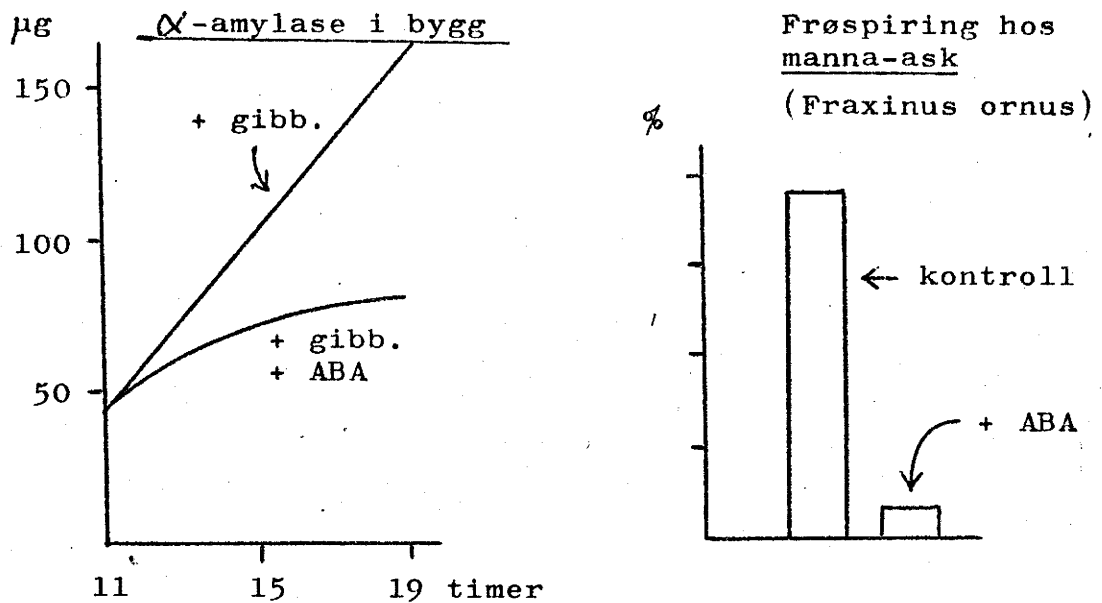
Det er et tidlig kartfall når fruktene er 5-10 dogn gamle, parallelt med en sterk økning i ABA-innholdet. Konsentrasjonen i de fruktene som detter av, er mye høyere enn i de andre som blir sittende (B). Etter kartfallet synker ABA-konsentrasjonen til nesten null. Men når fruktmodningen kommer i gang for alvor etter 30 dogn, ryker den i været igjen inntil skillevevet er ferdig utviklet og kapslene åpner seg (A).

XX.3.3 ABA under frøhvilen.

Under disse forsøkene med bomullskapsler viste det seg at frøenes spire-evne varierte i takt med ABA-innholdet : ingen spiring av 10 d gamle frø, meget god spiring av frø som ble tatt fra 20-30 d gamle kapsler, men ingen spiring av frø fra modne kapsler.

Andre forsøk viser at abscissinsyren fungerer som hvileregulerings-hormon i svært mange tilfelle, kanskje helt generelt. Abscissinsyreinnholdet i frø som trenger en langvarig stratifiseringsperiode, synker jevnt under stratifiseringen, hos kvitask (*Fraxinus americana*) med 68 %.

Spiringen av byggkorn innledes med at gibberellinsyre setter i gang en syntese av amylaser som spalter stivelsen i endospermen. Abscissinsyre hemmer denne amylasesyntesen (fig. A på neste side). Tilsetning av ABA til spiremediet kan også hemme spiringen sterkt (fig. B neste s.)



XX.3.4 ABA under vekstavslutning og knoppvile.

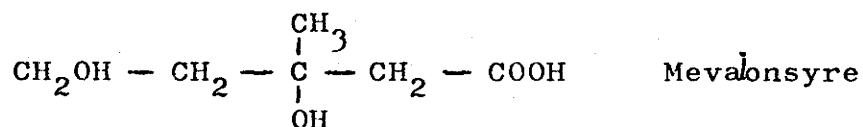
Det er påfallende hvor samtidig alle trær i en bestand avslutter veksten ut på sommeren og danner vinterknopper som straks går inn i en hviletilstand. WAREING og medarbeidere har vist at dette er en daglengde-effekt, og at fytokrom er det fotokjemisk aktive pigmentet. Under overgangen fra vekst til hvile øker frostresistensen sterkt. Dette er et uhyre viktig ledd i trærnes vinterforberedelse.

Når granplanter overføres fra langdagsklima til kortdagklima, stopper veksten helt i løpet av en ukes tid, og det utvikles vinterknopper i skuddspissene (HEIDE). Nordlige og sørlige provenienser har høyst forskjellig oppfatning av hva som er korte dager. De er tilpasset klimaet på voksestedet.

Overgangen fra aktiv vekst til hvile er hormonbetinget, og det er helt klart at abscissinsyren medvirker i mange tilfelle. Men det er antakelig også andre veksthemmende stoffer som kan spille en rolle hos enkelte arter. Undersøkelsene tyder på at abscissinsyren under naturlige forhold syntetiseres i bladene ved overgang til kort dag, og så transporteres fra dem til knoppmeristemene, antakelig i silvevet. Behandling med ABA hemmer veksten under langdagsforhold. Om våren kan knoppvilen forlenges ved ABA-behandling, både hos trær og knoller (potet).

I mange tilfelle er det påvist en klar antagonisme mellom gibberellin og abscissinsyre. Gibberellin fremmer mange vekst- og utviklingsprosesser, og abscissinsyre hemmer dem.

Nå har biokjemiske undersøkelser vist at begge disse hormonene har samme utgangssubstrat for syntesen, nemlig mevalonsyre :



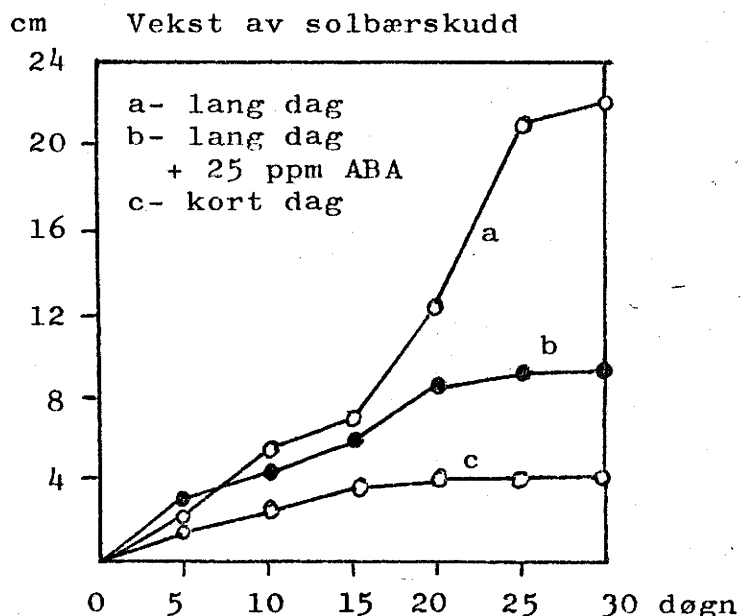
Kanskje kunne fytokromsystemet fungere som "pensemenn" på syntesebånen og lede reaksjonen enten til den ene eller den andre

XX.3.5 ABA i stomatakontrollen.

Enda en ABA-funksjon er oppdaget ganske nylig. Det ser ut til at abscissinsyren har kontroll over spalteåpningsbevegelsene. Sprøyting av blad med ABA fører til kraftig reduksjon av transpirasjonen som følge av spaltelukning. Under visningsforsøk finner man en merkbar økning av bladenes innhold av ABA, selv ved en nokså beskjedne vanddefisitt. Et eksempel :

Erte-frøplanter		
Tilstand	Vanninnhold prosent	ABA-innhold µg/1000 planter
Normal	90	25,4
Svak visning	87,7	163
Sterk visning	76,4	375

En meget rask turgorsenkning i lukkecellene kan komme i stand ved eksport av K^+ -ioner. ABA kan tenkes å indusere en slik eksport ved påvirkning av membranpermeabiliteten.



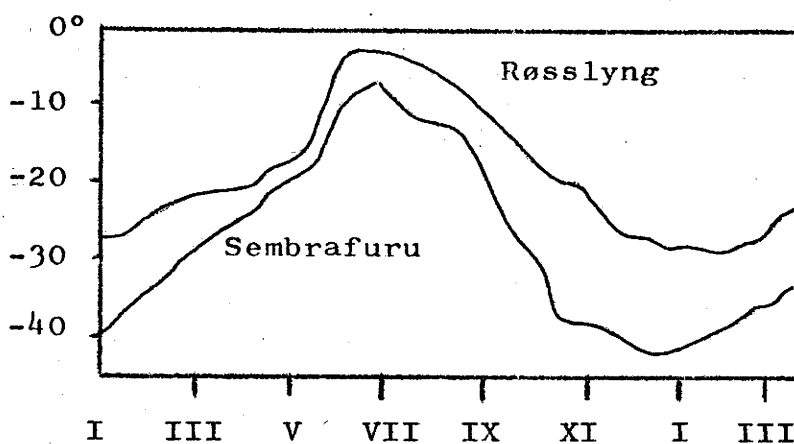
XXI. FROSTSKADE OG FROSTRESISTENS

XXI.1 Innledning.

Det er stor forskjell på plantenes evne til å tåle lave temperaturer. Mange arter fra varme strøk kan få en undertiden dødelig kuldeskade ved temperaturer over frysepunktet (0-5° C). Skader som oppstår ved minus-temperaturer, kalles frostskader. Årsaken til kuldeskader er ikke klarlagt. Det kan være enzymatiske likevekter under stoffskiftet som kommer i ulage.

Planter som hører hjemme i vårt klima, blir normalt ikke skadd før temperaturen synker under null. Jo flere kuldegrader det er, og jo lengere frosten varer, dess større skaderisiko. Et plutselig temperaturomslag er farligere enn en langsom temperatursenkning.

Frostømfintligheten varierer etter plantenes utviklingsstadium og fysiologiske tilstand. De tåler generelt mye mindre når de er i aktiv vekst enn når de er i hvile. Frostømfintligheten viser derfor en tydelig årsrytme hos flerårige arter. (Fig.)



XXI.2 Problemstillinger og metoder.

Nesten alle undersøkelser over frostskade og frostresistens er utført med landbruksplanter, inklusive skogstrær. En gruppe arbeider tar sikte på å registrere hva forskjellige arter, sorter og provenienser tåler av frost. Dette er viktig å vite, både for plantedyrkere, skogplantere og foredlere.

En annen gruppe arbeider tar sikte på å finne ut hva som er årsaken til at forskjellige planteslag har ulik resistens, og hvordan og hvorfor de blir skadd av frost.

I alle tilfelle trenger man metoder til å undersøke hva som skjer under nedkjølingen, og man trenger en slags målestokk for skaden. Svært mange undersøkelser går ut på å bestemme letaltemperaturen, dvs. den temperatur som bare 50% av plantematerialet overlever. Det er ingen entydig størrelse. Den avhenger blant annet av hvor raskt nedkjølingen foregår, hvor lenge letaltemperaturen får virke, og hvor raskt opptiningen skjer. Den kan også variere etter lys- og fuktighetsforhold.

Letaltemperaturen alene gir ikke noen uttømmende karakteristikk av skaden. Det hender f.eks. ikke sjelden at frukttrær bukker under litt ut på sommeren etter en hard vinterfrost, selv om de virker normale under knoppskytingen.

Frilandsobservasjoner blir nokså upresise og må suppleres med laboratorieforsøk hvor en kan gi plantematerialet nøyaktig tilmålte kulderasjoner. Når alle forsøk gjennomføres etter et standardisert program, kan bestemmelser av letaltemperaturen gi en god gradering av relativ frostresistens. Kvantitative data er det vanskeligere å skaffe, fordi det er så mange indre og ytre faktorer som kan modifisere reaksjonen.

Det har vist seg vanskelig å oppklare årsakssammenhengene på dette området. En kan registrere diverse fysiologiske og biokjemiske endringer under frysing og tining, men det er ikke lett å skille mellom det som er årsaker til at skaden oppstår, og det som er følger av den skaden som alt er skjedd.

Det er også uklare punkter omkring isdannelsen i så enkle systemer som rent vann og uorganiske oppløsninger. Hvor langt ned en oppløsning kan underkjøles, avhenger f.eks. ikke bare av konsentrasjonen. Det spiller også en rolle hva slags stoffer som er oppløst, men denne sammenhengen er ikke lett å analysere.

Små iskrystaller er mindre stabile enn store. Krystallstørrelsen vil derfor øke etter hvert ved at vannmolekyler evaporerer fra overflaten av små krystaller og slår seg ned på de større.

Denne omkrystalliseringen er en meget langsom prosess med en helt ekstrem temperaturavhengighet : hastigheten synker til tiendeparten når temperaturen synker 5°.

Vann i tynne skikt fryser meget vanskeligere enn fritt vann. En vannfilm på 10 µm mellom to glassplater fryser først ved 30 kuldegrader.

Fryseforsøk med forskjellig plantemateriale viser at skaden beror på hvor mye av vannet i cellene som omdannes til is :

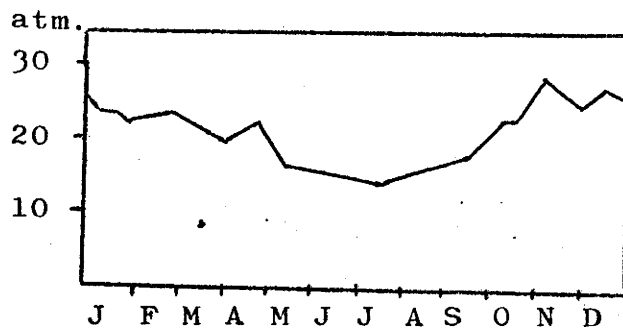
Fryseforsøk med potet

Varighet av nedkjøling	Vevstemperatur ° C	Prosent vann frosset til is	Prosent celler i live
12 min.	- 1,5	34,8	100
15 -	- 1,9	43,6	93,3
18 -	- 2,2	52,1	78,9
20 -	- 2,8	57,5	61,5
22 -	- 3,2	62,7	23,1
25 -	- 4,6	70,4	2,7
26	- 4,7	72,7	0

XXI.3 Osmotisk potensial og underkjøling.

En sier at plantene fryser når det dannes is i dem. På grunn av celledaftsens osmotiske potensial vil frysepunktet ligge noe under null. En øking av celledaftsens osmotiske potensial kan være et middel til å unngå frysing. En slik øking kan f.eks. komme i stand ved spalting av stivelse til sukker eller av proteiner til aminosyrer. I mange tilfelle finner man en tydelig årsrytme i osmotisk potensial som løper parallelt med årsrytmen i frostresistens.

Diagrammet viser årsrytmen i osmotisk potensial hos blågran (*Picea pungens*), fra undersøkelser i U.S.A.



Sammenhengen mellom osmotisk potensial og frysepunktsdepresjon viser at det ikke er så mange grader frysepunktet kan senkes ved slik regulering, men det kan spille stor rolle for plantenes sjanser til å overleve likevel, i områder med relativt mildt vinterklima. Se tabell på neste side.

Sukroseløsninger ved 20° C

Konsentrasjon g/100 g H ₂ O	Frysepunkts- depresjon, ° C	Osmotisk potensial	Relativ luft- fuktighet
0.0	0.0	0 atm.	100 %
9.5	0.52	7 -	99.5 %
18.2	1.05	14 -	99 %
34.7	2.10	27 -	98 %
49.2	3.10	40 -	97 %
61.5	4.05	52 -	96 %
74.5	5.05	65 -	95 %
140	11.0	142 -	90 %

Hos planter i vår flora er det sjelden å finne potensialverdier over ca. 40 atmosfærer.

Det er en annen måte til å unngå frysing som betyr mer : underkjøling. Isdannelsen kommer vanskelig i gang hvis det ikke finnes passende krystallisasjonskjerner som vannmolekylene kan ordne seg omkring. Sammensetningen av celledsaft og cytoplasma har stor innflytelse på dette forholdet. Noen eksempler :

Treknopper	fryser ved - 18° til - 26,5° C
Eføy	- - - - 20° C
Furunåler	- - - - 21° C
Blad av vintergrønn	- 32° C

Når et sterkt underkjølet plantevev fryser, går isdannelsen meget raskt. I fryseforsøk kan en ved hjelp av flytende luft eller nitrogen undertiden oppnå en så rask nedkjøling at det ikke dannes iskrystaller. Ved en slik glassfrysing kan cellene tåle meget lavere temperaturer enn når det dannes iskrystaller. Glassfrysing forekommer sikkert ikke i naturen.

Betingelsen for at det skal dannes iskrystaller, er at det er nok vann til stede. Helt tørre planter og planteorganer kan derfor tåle meget hardere frost enn saftige organer.

Moser og lav som vokser på trestammer over snøen kan tåle de laveste vintertemperaturene som forekommer i naturen. Helt tørre frø har vært kjølet ned til et par hundre kuldegrader uten å ta skade, og sporer og pollenkorn så langt ned mot det absolutte nullpunktet som det er mulig å komme.

XXI.4 Ekstracellulær og intracellulær isdannelse.

En må skille mellom to typer av isdannelse: intracellulær isdannelse, hvor det dannes iskrystaller inne i cellene, og ekstracellulær, hvor isen utkrystalliseres utenfor (mellom) cellene.

Intracellulær isdannelse synes å være dødelig i alle tilfelle, men den spiller liten rolle i naturen, fordi nedkjølingen i alminnelighet går meget langsommere enn det kreves for intracellulær isdannelse.

Under vanlige forhold ute dannes de første iskrystallene alltid i intercellularrommene, altså utenpå celleveggene. Årsaken til dette er ikke klar. Men når de første krystallene er dannet, vil videre utkrystallisering skje ved at de vokser, slik at det ikke blir betingelser for isdannelse inne i cellene.

Det forutsetter at cytoplasmamembranenes vannpermeabilitet er såpass høy at vannmolekylene kan diffundere raskt nok ut av cellen, i takt med nedkjølingshastigheten.

Hvis det dannes is mellom cellene i større mengde, kan de bli sprengt fra hverandre. Frostringer hos trær oppstår på denne måten. Frostsprenning av trestammer skyldes to samvirkende effekter: volumutvidelsen på grunn av isdannelse, og sterkere skrumpning av de ytterste cellelagene som inneholder mest vann.

XXI.5 Frostskade som uttørringseffekt.

Cellene mister mer og mer vann under den ekstracellulære isdannelsen. En så sterk dehydrering kan skade cellene på mange forskjellige måter.

(1) Reduksjonen av vanninnholdet er i seg selv uheldig. Turgortrykket forsvinner, vekst og fotosyntese stopper, men ikke respirasjonen. Stoffbalansen blir ugunstig, men på kort sikt skulle en ikke vente noen irreversibel skade.

(2) Celleinnholdet skrumper på grunn av vanntapet. Det kan løsne fra veggen: frostplasmolyse. Cellemembranene kan da bli så sterkt skadet at cellene ikke blir helt restituert under opptiningen, men skranter og vil kanskje dø.

(3) Saltkonsentrasjonen øker. Det er en meget farlig konsekvens av uttørringen, fordi høy saltkonsentrasjon kan føre til at cytoplasmaproteinene koagulerer : utsalting. Denne prosessen er i alminnelighet irreversibel.

(4) Proteinenes hydratasjonstilstand endrer seg. Vannkappen omkring reaktive grupper svinner inn, så de lettere kommer i kontakt. Det kan f.eks. bli dannet svovelbroer mellom tråd-molekylene der det sitter SH-grupper. Andre bindings- og utfellingsreaksjoner kan også bli utløst. En kan ikke regne med at de alltid er reversible.

(5) Direkte utfelling av tungt oppløselige stoffer kan også foregå når konsentrasjonen kommer over en viss grense.

(6) pH-endringer kan ofte opptre som bivirkning av de andre biokjemiske endringene. Det kan ha ganske stor innflytelse både på proteinenes stabilitet og på enzymaktiviteten.

En regner nå med at frostskaadene i alminnelighet må oppfattes som dehydreringsskader. Det er mye som tyder på at skadevirkningene først og fremst skyldes ødeleggelse av cellenes indre membransystemer. Modellforsøk viser at spesielt lipoprotein-strukturer er meget ømfintlige overfor dehydrering.

Sammenfatning: Frosten bevirker en så sterk ekstracellulær isdannelse at den dehydreringen som følger med, vil ødelegge livsviktige elementer i cellenes indre struktur.

XXI.6 Frosterding.

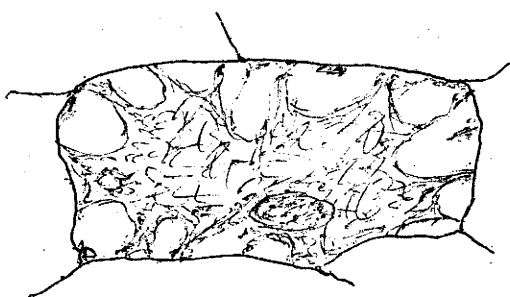
Normalt vil plantenes evne til å tåle frost øke ut over etter-sommeren, etter at veksten er avsluttet. Det inntreer en frosterding. Kjølilig klarvær fremmer en effektiv herding, mens fuktig mildvær iallfall sinker prosessen, og i verste fall hindrer den helt. Det har ikke vært lett å finne ut hva frosterdingen egentlig består i. Følgende fire hovedtrekk synes å være nokså generelle.

(1) Cellesaftens konsentrasjon av osmotisk aktive stoffer øker. Det kan til dels skyldes fotosyntese. Men lav temperatur stimulerer også en omdanning av store molekyler til små, og det monner mer på det osmotiske potensialet.

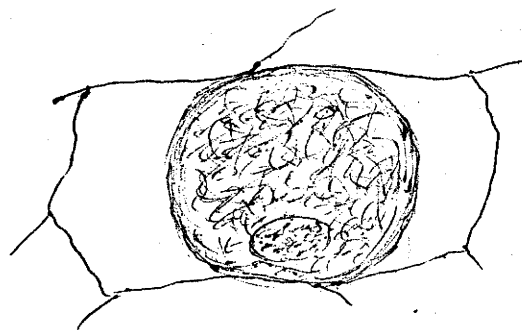
(2) Cellenes vanninnhold minker. Lav jordtemperatur bremser vannopptaket, samtidig som godt lys, tørr luft, og eventuelt direkte soloppvarming fremmer transpirasjonen. Med synkende vanninnhold øker det osmotiske potensialet. Vel så viktig er det vel at det blir mindre vann disponibelt for isproduksjon.

(3) Protoplasmaets hydratasjon øker. Det er mere vann som blir bundet til protoplasmaproteinene, og det blir fastere bundet. Noen tilfredsstillende fysikalsk-kjemisk forklaring på at det går slik, har en ikke. Men det er et meget viktig ledd i herdingsprosessen. Cytoplasmaet blir smidigere og mere elastisk. Det tåler bedre de deformasjoner som vanntapet fører med seg.

Særlig tydelig kommer forskjellen fram i plasmolyseforsøk. Celler med liten resistens viser ofte en "krampeplasmolyse" ved lav temperatur, mens resistente celler gir et helt annet bilde. Her løsner cytoplasmaet glatt fra veggen og celleinnholdet runder seg pent av til en klump i midten av cellen :



Krampeplasmolyse



Glatt plasmolyse

(4) Vannpermeabiliteten øker. Det henger sammen med hydratasjonsendringen. En høy vannpermeabilitet letter diffusjonen av vann ut til iskrystallene i intercellularrommene og forebygger dermed intracellulær isdannelse.

XXI.7 Frostbeskyttelse.

Det beste en kan gjøre for å forebygge frostskafer, er å la være å så eller plante kuldskjære arter på frostlendt mark. Ellers har fire beskyttelsestiltak vært brukt: a) Fyring i billige kullovner spredt mellom trærne i fruktplantasjer, b) Røyklegging, c) Vanning med spredere, d) Dusjing, med vann tilsatt kjemikalier.

Så var det slutt,
og det var vel på tide!