

Planteanatomi og plantefysiologi

Revidert utgave

Randi Skaugen

Planteanatomi og plantefysiologi

Revidert utgave

Randi Skaugen



Høgskolen i Nord-Trøndelag
Kompedium
Avdeling for lærerutdanning
ISBN 978-82-7456-587-6
Steinkjer 2009

Innhold

| | |
|---|----|
| <i>Fra frø til plante til frø....</i> | 4 |
| <i>Del 1: Frø og frøspiring</i> | 5 |
| <i>Frøet</i> | 5 |
| Kimen | 5 |
| Opplagsnæring | 7 |
| Frøskall | 7 |
| <i>Frøspiring</i> | 8 |
| Vannopptak | 8 |
| Stoffomsetning og vekst | 8 |
| Næringsmobilisering | 8 |
| <i>Oppgaver, del 1</i> | 11 |
| | |
| <i>Del 2: Planteanatomi</i> | 12 |
| <i>Plantecellen</i> | 12 |
| Cellevegg | 12 |
| Vakuole | 14 |
| Plastider | 15 |
| Peroksisomer | 15 |
| Glyoksysomer | 15 |
| <i>Vevstyper i planter</i> | 15 |
| Epidermis | 16 |
| Grunnvev | 17 |
| Ledningsvev | 17 |
| <i>Vekst og differensiering hos planter</i> | 20 |
| Delingssoner: | 20 |
| Primærvekst | 20 |
| Sekundærvekst | 20 |
| <i>Plantens organer</i> | 21 |
| Rota | 21 |
| Stengelen | 23 |
| Bladet | 25 |
| <i>Oppgaver, del 2</i> | 26 |

| | |
|---|----|
| <i>Del 3: Plantens næringskrav</i> | 28 |
| <i>Plantenes vannhusholdning</i> | 28 |
| Transport fra celle til celle: | 30 |
| Langtransport av vann | 31 |
| Kohesjonsteorien | 31 |
| Transpirasjon | 32 |
| Transporten i vedvevet | 33 |
| Vannopptaket i røttene | 34 |
| Rottrykk | 35 |
| Eksempler på faktorer som påvirker plantenes vannhusholdning | 36 |
| <i>Fotosyntese</i> | 36 |
| Lysavhengig fase | 37 |
| Lysuavhengig fase - Calvinsyklus | 38 |
| Fotorespirasjon | 39 |
| C4-planter | 39 |
| CAM-planter | 40 |
| Faktorer som påvirker fotosyntesen | 41 |
| Lys | 41 |
| CO ₂ | 44 |
| Vann | 44 |
| Temperatur | 45 |
| <i>Mineralnæring</i> | 46 |
| Hvorfor må plantene ha tilgang på mineraler? | 46 |
| Makronæringsstoffer | 46 |
| Mikronæringsstoffer | 46 |
| Jord som næringskilde | 47 |
| Opptak av mineraler | 48 |
| Nitrogen og nitrogenfiksering | 48 |
| <i>Transport i silvevet</i> | 50 |
| <i>Oppgaver, del 3</i> | 51 |

| | |
|--|----|
| <i>Del 4: Kontroll av vekst og differensiering</i> | 55 |
| <i>Plantehormoner</i> | 55 |
| Celledeling, vekst og differensiering | 56 |
| Apikal dominans | 58 |
| Tropismer og nastier | 58 |
| <i>Ytre faktorer som påvirker en plantes utvikling</i> | 60 |
| Fotoreseptorer | 60 |
| Lysets betydning for frøspiringen | 61 |
| Lysets betydning for vekst av frøplanten | 62 |
| Vegetativ fase og reprodutiv fase | 62 |
| Lysets betydning for blomstring: Fotoperiodisme | 63 |
| Blomstringshormonet: Florigen | 64 |
| Temperaturens betydning for blomstring | 65 |
| <i>Modning, elding og død</i> | 65 |
| Frømodning | 65 |
| Fruktdannelse og fruktmodning | 65 |
| Tilpasning til vinter | 66 |
| <i>Oppgaver, del 4</i> | 68 |
| <i>Litteratur</i> | 70 |
| <i>Ordlister</i> | 71 |
| <u><i>Vedlegg:</i></u> | |
| Vannpotensial | 87 |
| Delpotensialer | 87 |
| Vannpotensial og vannets bevegelse | 89 |

Fra frø til plante til frø...

*Slik frøet bærer skissen til et tre
Og en liguster-svermer allerede
I puppens cellekaos er tilstede,
Bebuder alt at noe skjønt vil skjje
A. Bjerke*

Plantefysiologi er læren om plantenes funksjon, planteanatomi er læren om plantenes struktur. Siden struktur og funksjon henger nøye sammen, kommer dette kurset til å omfatte litt av begge deler. Stort sett kommer vi til å konsentrere oss om frøplantene.

Frøplanter (altså planter som formerer seg ved hjelp av frø) kan deles inn i to hovedgrupper:

- Nakenfrøa planter – *Gymnosperma*. I Norge representeres denne gruppen av bartrærne våre. Hos disse utvikles frøene i en konge, ikke inne i en frukt. (Derav navnet ”nakenfrø”).
- Dekkfrøa planter – *Angiosperma*. Dette er det vi kaller ”blomsterplanter” – selv om blomstene ikke nødvendigvis er så prangende bestandig. Her finner vi både lauvtre, gress, og urter. Frøene utvikles inne i en eller annen form for frukt, derav navnet ”dekkfrø”.

De dekkfrøa plantene kan igjen deles inn i:

- Enfrøblada planter – *Monocotyledoneae* – gress, halvgress, liljer... (Engelsk: Monocots)
- Tofrøblada planter – *Dicotyledoneae* – lauvtre, lyng, urter... (Engelsk: Dicots)

Vi skal ta for oss disse plantenes livssyklus, fra det spirende frøet via den voksende planten, til blomstring og ny frøsetting. Vi skal se nærmere på de krav en plante stiller til sine omgivelser for å kunne vokse og trives, og vi skal se litt på hvilke faktorer som påvirker og kontrollerer plantens vekst. Kompendiet er ment som en støtte til forelesningsserien, og kan ikke benyttes som erstatning for oppgitt pensumlitteratur.

Del 1: Frø og frøspiring

Frøet

Et frø består av tre hovedkomponenter:

- Kimplante, eller embryo
- Opplagsnæring
- Frøskall

En plantes livssyklus kan deles inn i to hovedfaser:

- En *diploid* fase, der det dannes sporer – *sporofyttgenerasjonen*. Planter som er i denne fasen av sin livssyklus kalles *sporofytter*.
- En *haploid* fase, der det dannes kjønnsceller – *gametofyttgenerasjonen*. Planter som er i denne fasen kalles *gametofytter*.

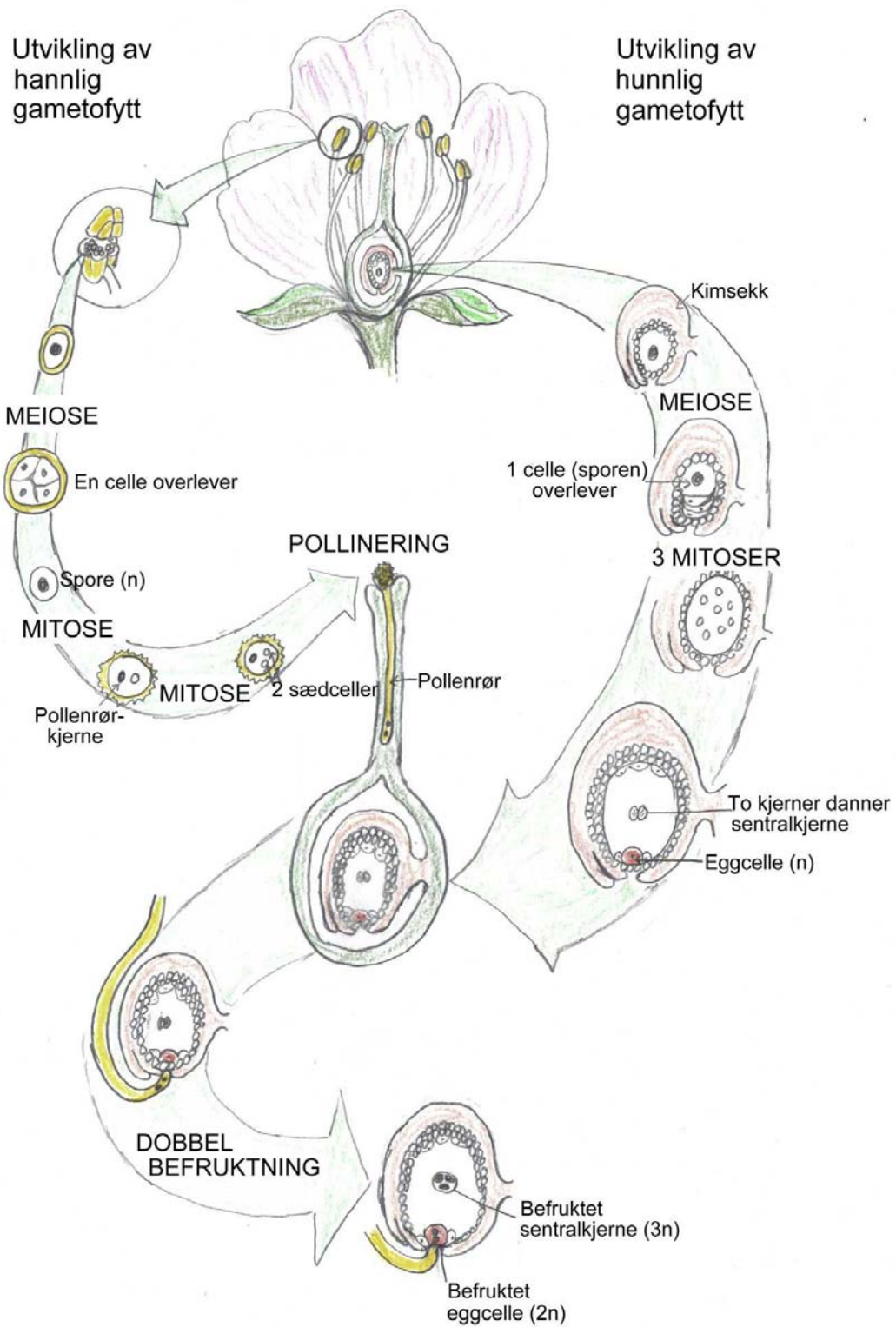
Hos de mer primitive plantegruppene, for eksempel hos mange alger, dominerer den haploide fasen. Men hos frøplantene dominerer den diploide fasen fullstendig. De plantene vi ser er med andre ord sporofytter. Disse sporofyttene danner små sporer som utvikles til gametofytter, men hos frøplantene skjer dette inne i plantens forplantningsorganer (altså i konglene eller i blomsten). Det er disse bitte små gametofyttene (egentlig er det bare noen ganske få celler) som danner kjønnscellene – eggceller og sædceller.

De nakenfrøa plantene – bartrærne – har en enkel befruktning, der ei befrukta eggcelle (en *zygote*) utvikles til kimplanten (som altså er diploid). Opplagsnæringen dannes fra den hunnlige gametofytten, og er dermed haploid. Frøskallet dannes fra sporofytten – altså morplanten – og er diploid.

De dekkfrøa plantene har en dobbel befruktning (figur 1). Her vil ei sædcelle befrukte eggcella, og zygoten utvikles videre til en diploid kimplante. Ei annen sædcelle befrukter det som kalles sentralkjerna i den hunnlige gametofytten – denne består egentlig av to kjerner som har smelta sammen. Resultatet av denne befruktningen blir dermed ei triploid celle, som hos de aller fleste frøplantene utvikles videre til opplagsnæring (*endosperm*). Frøskallet dannes fra sporofytten som hos de nakenfrøa plantene (figur 2).

Kimen

Kimen er plantens embryo. Etter befruktning av eggcellen starter en celledeling og differensiering som gir opphav til en bitte liten plante med ferdige anlegg til rot, stengel og blad. Typisk for kimplanten er *frøbladene*, som også kalles *kimblad* eller *kotyledon*. Allerede på dette tidlige stadiet i en plantes utvikling er det lett å skille mellom de ulike hovedgrupper av frøplantene: Som navnet tilsier har kimen hos de tofrøblada plantene (lauvtre, urter m.m.) to frøblad, mens det hos enfrøblada (gress, starr, orkidéer m.m.) er bare ett. Nakenfrøa planter (gran, furu m.m.) har mange frøblad.



Figur 1: Utvikling av gametofytt-generasjonen og befruktning hos dekkfrøa planter

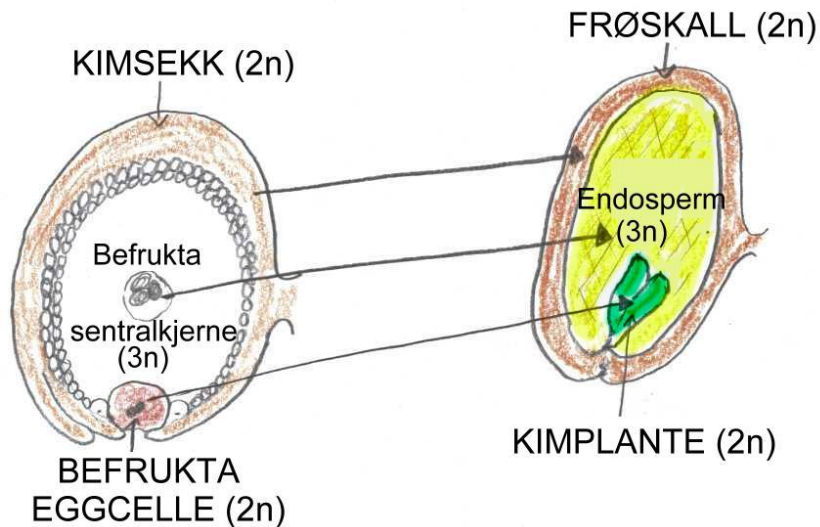
Opplagsnæring

Nesten alle frø inneholder opplagsnæring, unntaket er orkidéene. Opplagsnæringen har som oppgave å holde den spirende planten i live inntil den kan produsere sin egen næring gjennom fotosyntesen. Stivelse er det vanligste lagringsstoffet hos planter, men mange frø har også relativt stort innhold av fett i sin opplagsnæring. Dette har sammenheng med at fett har et større energiinnhold per vektenhet. Opplagsnæringen inneholder også en del proteiner.

Opplagsnæringen i et frø kan ligge utenfor selve kimen i det vi kaller *endosperm* eller *frøhvite*. Kornsorter som hvete, bygg, ris og mais er eksempel på dette. Men hos mange planter vil opplagsnæringen suges opp av kimen etter som frøet modnes, og lagres inne i kimplanten. Vanligvis er det frøbladene som er lagringsstedet. Eksempel på dette er erter, bønner, peanøtter og solsikke.

Frøskall

Frøskallet er et beskyttende lag som omgir frøet. Hos mange planter er frøskallet så hardt og motstandsdyktig at frøet kan overleve og fremdeles være spiredyktig etter mange års lagring. Som vi skal komme tilbake til senere, kan frøskallet også spille en viktig rolle i frøhvilen.



Figur 2: Frødannelsen hos dekkfrøa planter

Frøspiring

Et modent frø inneholder svært lite vann – vanligvis bare 5 – 20 %. Det lave vanninnholdet fører til at den biologiske aktiviteten inne i frøet er svært lav. I det modne frøet har all celledeling og vekst stoppet opp, vi sier at frøet er i en *dvaletilstand*.

Frøspiring består i at veksten gjenopptas, men for at det skal være mulig må frøet få tilført vann. Vann er slik et av de aller mest sentrale kravene for spiringen. Men i tillegg må andre krav til omgivelsene også være tilfredsstillende, slik som temperatur, lysforhold m.m. Dette kommer vi tilbake til.

Vannopptak

Når vi legger erter i vann før vi koker dem, er det for å få dem til å svulle. Svellingen skyldes rett og slett at de tørre frøene suger til seg vann fra omgivelsene. Svellingen er en fysisk prosess, og skjer uavhengig av temperatur, oksygentilgang og lignende. (Døde frø vil også svulle). Dersom vanntilgangen er kortvarig, kan frøet på nytt tørke inn, og fremdeles være spiredyktig. Dersom vanntilgangen er god nok, vil frøet imidlertid ”våkne” av sin dvale – det vil si at de biologiske prosessene inne i frøet gjenopptas.

Stoffomsetning og vekst

Når frøet sveller, vil også celler og vev inne i frøet ta opp vann og svulle. Dermed starter de biokjemiske prosessene som er grunnlaget for at veksten kan gjenopptas. Forutsetningen er imidlertid at temperaturforholdene er gunstige. Frø vil spire bare innenfor et visst temperaturområde, som gjerne er tilpasset det klima vedkommende art hører hjemme i. Noen frø er også avhengig av lys for å spire, for en del arter kan dette være en viktig ”sikkerhetsventil” som hindrer frøet i å spire dersom lysforholdene er for dårlige til at planten kan overleve. Oksygentilgang er også viktig, selv om de fleste frø kan klare seg uten oksygen i kortere perioder.

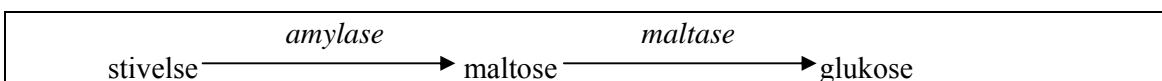
Når denne prosessen først har kommet skikkelig i gang, er det for sent å snu – frøet vil da ikke tåle en ny uttørring.

Utviklingen av frøet starter med celledelinger i spissen av rotanlegg (*kimrot*) og stengelskudd (*kimknopp*). Vanligvis kommer kimroten først i gang, slik at denne blir synlig før skuddet. Celledeling og vekst av cellene innebærer at kimplanten må produsere en mengde nye ”byggestoffer”, og dette krever både energi og ”byggesteiner”. Energien og de viktigste byggesteinene hentes fra opplagsnæringen i frøet.

Næringsmobilisering

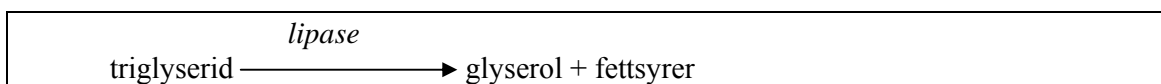
Før kimplanten kan utnytte de lagrede næringsstoffene, må de spaltes til mindre, enklere forbindelser som kan transporteres inn i cellene i kimplanten:

Stivelse er det vanligste lagringsstoffet. Stivelse består av lange kjeder av glukosemolekyler. Det er flere enzymer som bidrar til spaltingen:



Glukosen kan benyttes direkte, eller omdannes til sukrose (rørsukker) – det vanligste transportstoffet for karbohydrater i planter.

Mange frø lagrer som tidligere nevnt også store mengder fett (triglyserider). Spaltingen av fett skjer ved hjelp av enzymer som kalles *lipaser*:



Både glyserol og fettsyrer vil videre omdannes til sukrose. Omdanningen av fettsyrene er en komplisert prosess som delvis foregår i spesielle strukturer i cellene som kalles *glyoksysomer*. Fettrike frø har store mengder slike glyoksysomer under spiringen.

Proteiner finnes også i opplagsnæringen. Disse brytes ned til sine byggesteiner – aminosyrer – som transporteres inn til kimplanten og der benyttes til oppbygging av nye proteiner.

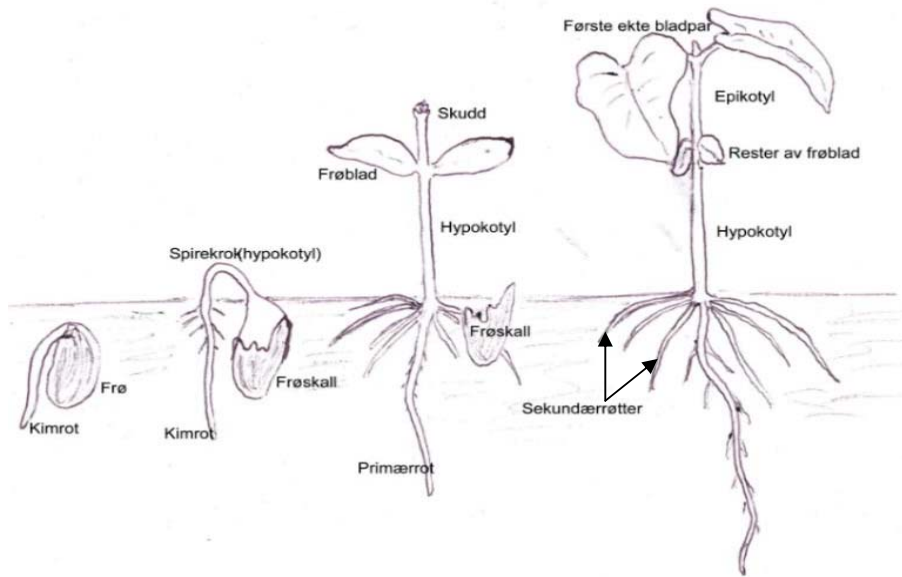
De enzymene som trengs for å spalte næringsstoffene må vanligvis syntetiseres under spiringen. Hos korn, spesielt bygg, er denne prosessen inngående studert: Når frøet tar opp vann, vil kimen starte produksjonen av et signalstoff som kalles *gibberellin*. (Dette er et plantehormon, som vi kommer tilbake til senere). Signalstoffet vandrer ut av kimen og gjennom endospermen. Det ytterste laget av endospermen – *aleuronalaget* – er særlig rikt på proteiner. Her stimulerer signalstoffet syntesen av amylase, som igjen vandrer inn i endospermen og starter spaltingen av stivelse. Frøbladet er hos korn omdannet til en spesiell struktur som kalles *skjoldblad*, eller *scutellum*. Scutellum tar opp glukose og aminosyrer fra opplagsnæringen. Glukosen omdannes her til sukrose, som transporteres videre inn til den voksende kimplanten. Også mange av aminosyrene omdannes i scutellum til andre aminosyrer, slik at den aminosyreblandingen som sendes inn til vekstområdene i kimplanten har en helt annen sammensetning enn lagringsproteinene.

Når veksten først har kommet i gang og næringsstoffene er mobilisert, vil den lille kimplanten vokse hurtig! Vanligvis er det kimroten som først dukker fram, deretter skuddet. Kimroten vokser nedover, for å finne feste i jorda og for å kunne ta opp vann. Skuddet derimot vokser oppover, mot lyset, slik at fotosyntesen kan komme i gang så raskt som mulig.

Hos gress vil det første vi ser over jorda være beskyttet av en hinne – *kimsliren* eller *koleoptilen*. Inni denne hinnen ligger skuddet med de første bladanleggene. (Frøbladet er igjen inne i frøet, og sørger for næringstransport inn til kimplanten). Kimsliren beskytter kimen slik at den ikke skades av å presses opp mellom jordpartiklene.

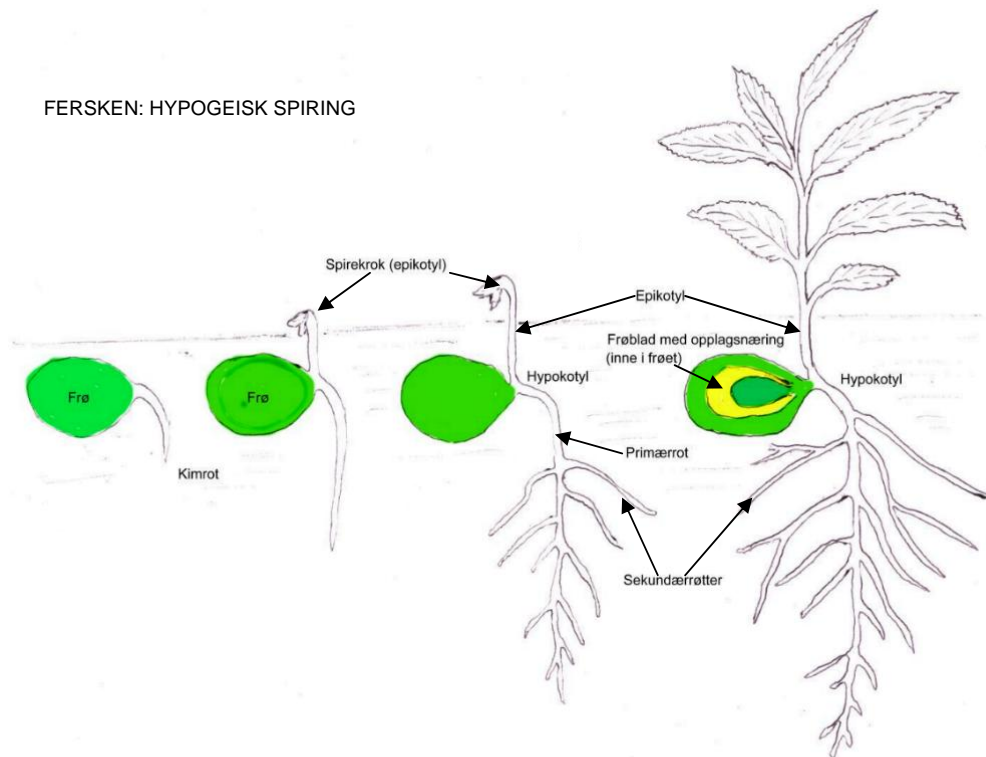
Hos tofrøblada planter kan veksten skje på to måter: Noen arter sender frøblada sine opp i lyset. Da vil frøblada bli grønne og produsere næring ved hjelp av fotosyntese. Men de faller relativt fort av, og erstattes av ”ekte” blad. Frøbladene er ofte helt ulik de bladene plantene senere får, derfor kan det være vanskelig å artsbestemme små frøplanter. Denne formen for spiring kaller vi *epigeisk spiring* (*epi = over, geo = jord, altså spiring med frøbladene over jorda*). Den delen av stengelen som sitter nedenfor frøbladene kaller vi *hypokotyl* (*hypo = under, kotyledon = frøblad*). Stengelen mellom frøbladene og første ekte bladpar kalles *epikotyl* (”over frøblad”). Se figur 3.

BØNNE: EPIGEISK SPIRING



Figur 3: Epigeisk spiring hos bønne

FERSKEN: HYPOGEISK SPIRING



Figur 4: Hypogeisk spiring hos fersken

Andre arter lar sine frøblad bli igjen nede i frøet – altså under jorda. Dette kaller vi *hypogeisk spiring*. Dette gjelder særlig arter som har mye næring lagret i frøbladene – da blir de tunge og uhåndterlige å presse opp gjennom jorda! Det første vi da ser over jorda er epikotylen med det første ekte bladparet. Frøbladene ligger igjen inne i frøet, og fortsetter å avgi næring til den lille planten inntil den har kommet godt i gang med fotosyntesen. Se figur 4.

Uansett om det er hypogeisk eller epigeisk spiring, er det viktig å beskytte den lille kimplanten best mulig på tur opp gjennom jorda. De tofrøblada plantene har ingen beskyttende kimslire slik grasplantene har. I stedet bøyer de skuddet, slik at det ikke er den sårbare skuddspissen som presses opp, men den relativt ”hardføre” stengelen. (hypokotylen dersom det er epigeisk spiring, epikotylen dersom det er hypogeisk spiring). Dette kalles *spirekrok*. Med en gang skuddet kommer opp i lyset rettes spirekroken ut, slik at bladene vendes opp mot sola.

Oppgaver, del 1

1. Hva består et frø av?
2. Hva er typisk for frø av henholdsvis nakenfrøa, enfrøblada og tofrøblada planter?
3. Forklar følgende begrep:
 - Endosperm
 - Kotyledon
 - Scutellum
 - Koleoptil
4. Forklar kort hva som skjer når et frø spirer.
5. Hva er en spirekrok, og hvilken nytte har plantene av å ha en slik spirekrok?
6. Hva menes med begrepene *hypogeisk* og *epigeisk* spiring?
7. Forklar følgende begrep:
 - Hypokotyl
 - Epikotyl
 - Adventivrøtter
8. Orkidéer har frø uten opplagsnæring. Hvordan klarer disse frøene å spire?

Del 2: Planteanatomi

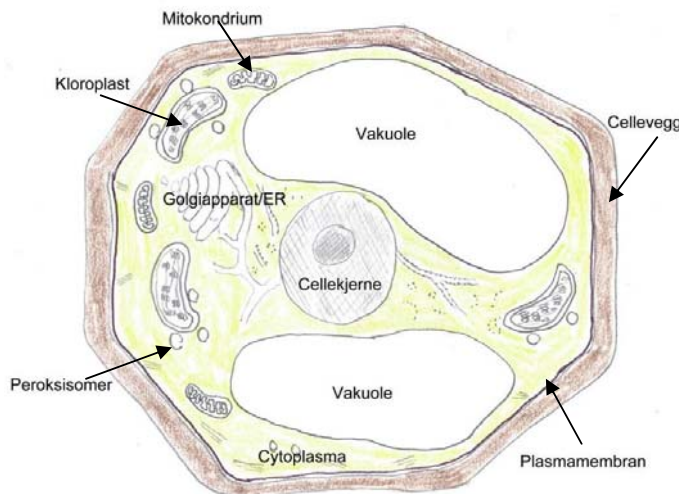
Plantecellen

Før vi kan se nærmere på den videre utvikling av ”vår” lille plantespire, må vi gå nærmere inn på oppbyggingen av de celler og vev vi finner i planten.

Den minste funksjonelle enhet i alle levende organismer er cellen. I cellebiologi er dyrecellens struktur og funksjon gjennomgått. En plantecelle har svært mange bygningstrekk felles med dyrecellen. Den mest iøynefallende forskjellen er at plantecellen er omgitt av en fast *cellevegg*. Den levende del av cellen – *protoplasten* – ligger innenfor celleveggen. Protoplasten kan igjen deles inn i 3 komponenter: *Cellekjerne*, *vakuole* og *cytoplasma*. Den er, på samme måte som dyrecellen, omgitt og avgrenset av en *cellemembran*, og i cytoplasmaet finner vi stort sett de samme organellene som dyrecellene har. Men i tillegg til dette har plantecellen enkelte organeller som vi ikke finner i dyrecellene.

Litt forenklet kan vi si at følgende strukturer skiller plantecellen fra dyrecellen:

- *Cellevegg*
- *Vakuole*
- *Plastider*
- *Peroksisomer*
- *Glyoksysomer*



Figur 5: Forenklet skisse av en ung plantecelle

Cellevegg

Et av de mest karakteristiske trekk ved planteceller er at de nesten alltid er omgitt av en cellevegg. Celleveggen er en relativt fast struktur, som gir plantecellen en bestemt form og størrelse. Tykke cellevegger gir også plantens vev og organer stivhet og styrke.

Celleveggen består av to hovedkomponenter:

Mikrofibriller, som utelukkende består av cellulose. Cellulose er et polysakkarid som består av mange (2000 – 14000) glukosemolekyler som er bundet sammen til lange, rette ”tråder”. En mikrofibrill består vanligvis av 30 – 100 slike cellulosestråder som ligger parallelt, holdt sammen av hydrogenbindinger. Cellulosefibrillene ligger avleiret i:

Matrix (grunnmasse) som består av mange ulike polysakkarider, proteiner og fenolderivater. Det er stor variasjon i sammensetningen av matrix, både mellom arter og mellom ulike celletyper. Etter løselighet skiller vi polysakkaridene i to hovedgrupper: *pektinstoffer* og *hemicelluloser*. Pektinstoffene løses relativt lett opp, mens hemicellulosene bindes relativt sterkt til cellulosefibrene og bidrar dermed til å gjøre veggen sterkere. *Lignin* er en polymer (et sammenhengende nettverk) av fenolderivater (3 ulike aromatiske alkoholer). Hos mange planteceller vil lignin gradvis avleires i veggen – den *lignifiseres*. Resultatet av dette er at veggen blir sterkere og dessuten ugjennomtrengelig for vann. I mikroskopsnitt vil lignifiserte cellevegger ofte ha en kraftig rødfarge, dette fordi slike snitt ofte farges med et rødt fargestoff som bindes til lignin.

De stoffene celleveggen er bygd opp av produseres av de levende cellene. En svært stor del av plantenes stoffproduksjon og energiforbruk går med til dette.

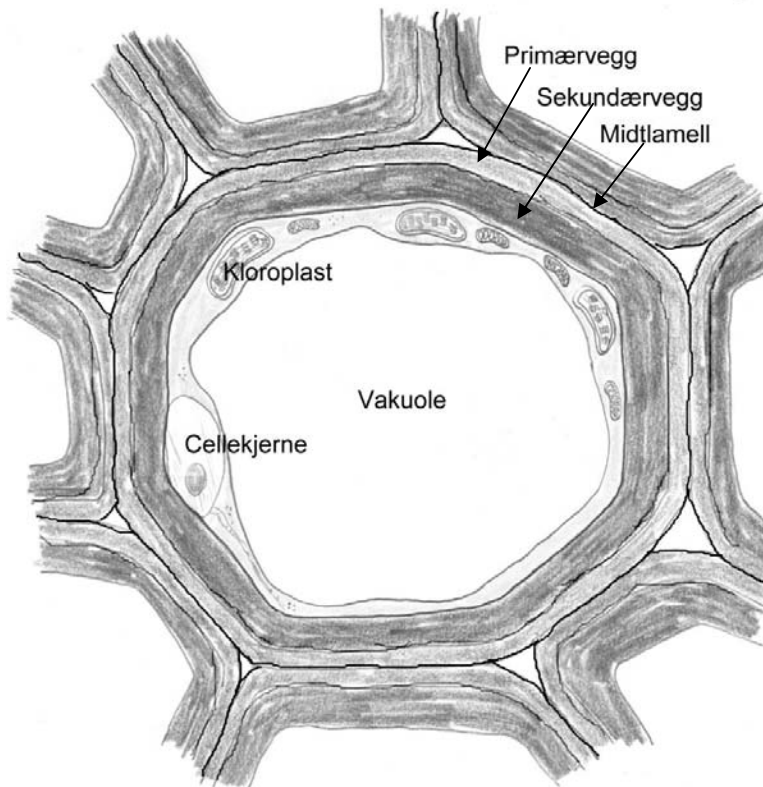
I de fleste cellevegger finner vi en lagdeling, dette skyldes at dannelsen av veggen skjer i flere trinn:

1. **Midtlamell.** Denne dannes allerede i forbindelse med celledelingen: I siste fase av delingen vil små membrandekkede blærer samles i det som skal bli skille mellom de to nye cellene. Blærene smelter sammen slik at membranen danner cellemembranen i de to nye cellene (en ny membran for hver av cellene), og innholdet i blærene danner en tynn plate mellom dem. Denne platen består stort sett av pektinstoffer, og fungerer som et slags geléaktig lim som holder cellene sammen. Siden pektinstoffene er relativt lett løselige, kan limet slutte å fungere slik at cellene løsner fra hverandre. Det er dette som skjer når modne epler blir ”melne”
2. **Primærvegg.** Straks midtlamellen er dannet vil hver av de to nye cellene starte produksjonen av sin egen veggsubstans. Blærer med matriks-stoffer dannes i Golgi-apparatet og transporteres ut av cellen. Cellulosen syntetiseres i selve cellemembranen. Utenfor cellemembranen avleires stoffene i et tynt lag mellom cellemembran og midtlamell.

Primærveggen må ha evnen til å tilpasse seg cellas vekst. De fleste planteceller vil øke sitt volum, og dermed sitt overflateareal, relativt raskt etter celledelingen. Vekstens retning bestemmes til en viss grad av cellulosefibrillenes orientering i veggen:

Primærveggen inneholder om lag 9 - 25 % cellulose. Cellulosefibrillene avleires i et bestemt mønster, bestemt av mikrotubuli. Vanligvis ligger de orientert på tvers av cellas lengderetning. Dette gir cella relativt stor mulighet til å utvide seg i lengderetningen (strekningsvekst), men liten mulighet til å vokse i tykkelse. Etter hvert som cella vokser forskyves fibrillene slik at de blir liggende på skrå eller i cellas lengderetning. Primærveggen vil slik etter hvert bestå av et nettverk av cellulosefibriller, der de eldste (de som ble anlagt først) står tilnærmet parallelt med cellas lengderetning, mens de nyeste fibrene står på tvers av denne.

3. **Sekundærvegg.** I noen planteceller består celleveggen bare av midtflamell og primærvegg. Mange planteceller fortsetter imidlertid å produsere ny celleveggsubstans etter at cellens vekst er avsluttet – det dannes da en sekundærvegg. Sekundærveggen inneholder 41 – 45 % cellulose. Avleiringen av veggsubstans skjer alltid i området rett utenfor cellemembranen, sekundærveggen blir dermed liggende mellom cellemembranen og primærveggen (figur 6). Sekundærveggen vil vanligvis bli mye tykkere enn primærveggen, men tykkelsen kan godt være ujevn. Den kan for eksempel bestå av ringer eller spiraler.



Figur 6: Forenklet skisse av eldre plantecelle, med stor sentral vakuole og sekundærvegg.

Vakuole

En vakuole er et væskefylt rom, omgitt av en enkel membran (*tonoplast*). Vakuoler er sjeldne i dyreceller, men typisk for plantecellen. Nydannede planteceller har mange små vakuoler, men etter hvert som cella vokser vil disse flytte sammen til en stor sentral vakuole som ofte fyller nesten hele cella. Cellekjernen og cytoplasma med organeller blir da fortrent til et tynt lag ytterst mot cellemembranen. Når vi ser på en slik plantecelle i et mikroskop, kan det se ut som om cellen er nesten helt tom (se figur 6).

Væsken inne i vakuolen – **cellesaft** – er en tynn, vandig løsning av ulike stoffer, for eksempel salter, sukkerstoffer, organiske syrer, fargestoffer m.m. Vakuolens funksjon er flerdelt:

- Den fungerer som et lager for enkelte avfallsstoffer som cellen ikke klarer å kvitte seg med.
- Den fungerer som et lager for stoffer som plantecellen skal bruke senere.
- Den fungerer som et lager for fargestoffer og smaksstoffer som planten mellom anna kan benytte som ”reklame”.

- Den er viktig for å opprettholde *saftspenningen (turgor)* i cellene. Innholdet av løste stoffer i vakuolen gjør at den suger til seg vann. Siden cella er omgitt av en fast vegg, fører dette til et ganske stort trykk (*turgortrykk*) inne i cella – vi sier at den er saftspent.
- Den inneholder en del enzymer som kan bidra til cellens stoffomsetning, for eksempel hydrolytiske enzymer som frigis når cellene eldes og dør (erstatte lysosomene i dyreceller)

Plastider

Plastider er organeller som på mange måter minner om mitokondrier. Men mens mitokondrier finnes i alle levende celler, finner vi plastidene utelukkende i planteceller.

Helt unge planteceller inneholder *proplastider*, disse kan utvikles i ulike retninger avhengig av celletype. Vanlige typer er:

Leukoplaster, som er fargeløse. Leukoplastene kan for eksempel lagre næringsstoffer som stivelse, fett eller protein. (Et annet navn på plastider som lagrer stivelse er *amyloplaster*).

Kromoplaster er gule, oransje eller røde på grunn av et høyt innhold av en gruppe fargestoffer som vi kaller karotenoider. Det er disse som gir farge til mange blomster, frukter og røtter.

Kloroplaster er grønne, fordi de i tillegg til karotenoider også inneholder det grønne fargestoffet klorofyll. Kloroplaster er sete for plantenes fotosyntese, og vil omtales spesielt i den forbindelsen.

Peroksisomer

Små organeller omgitt av en enkel membran. Peroksisomer finnes også i dyreceller, spesielt i lever- og nyreceller, der de mellom anna har som oppgave å beskytte cellene mot peroksider. (Bryter ned hydrogenperoksid ved hjelp av enzymet katalase). Når de allikevel nevnes spesielt her, er det fordi peroksisomene har en litt spesiell funksjon i planteceller. Her finnes de i tilknytning til kloroplaster i grønne planteceller, og inneholder enzymer som spiller en sentral rolle i fotorespirasjonen (se side 39).

Glykoxysomer

Små organeller omgitt av en enkel membran. Glykoxysomene inneholder enzymer som er viktig i omdanning av fett til karbohydrater, og finnes i store mengder i frø som har fett som opplagsnæring.

Vevstyper i planter

I flercella organismer vil flere celler av samme type slå seg sammen til det vi kaller et *vev*. Flere ulike vevstyper kan videre samarbeide om å danne et organ.

I en kimplante finner vi grovt sett bare tre typer vev:

- a. *Protoderm*, som danner epidermis, eventuelt også kork ved sekundær vekst.
- b. *Grunnmeristem*, som danner ulike typer grunnvev.
- c. *Prokambium*, som danner plantens ledningsvev.

Ved frøspiringen, når den lille kimplanten starter veksten, vil cellene i disse tre grunnformene raskt differensieres, slik at de tilpasser seg sine respektive oppgaver:

Epidermis

Epidermis er plantenes "hud". Den består av celler som sitter tett sammen, slik at de indre delene av planten beskyttes. Ofte vil disse cellene ha bølgeformede konturer, slik at de passer sammen som brikkene i et puslespill.

Vanligvis består epidermis av bare ett lag med celler. (Noen xeromorfe blad, for eksempel fiken, har flerlaget epidermis, da har de indre cellelagene av epidermis fått en annen funksjon - som vannlagringsvev).

Epidermis har vanligvis ikke kloroplaster (med unntak av lukkecellene rundt spalteåpningene). Unntak finnes bare hos svært tynne blad, for eksempel *Elodea*-bladet som består av bare to cellelag.

Utenpå epidermiscellene ligger alltid en *kutikula* av varierende tykkelse. Kutikula består hovedsakelig av et fettstoff som kalles *kutin*. Som de fleste andre fettstoffer er kutin vannavstøtende. Kutikula bidrar derfor til å redusere fordampingen fra bladets overflate, men beskytter også mot mekanisk skade og mot sykdomsfremkallende organismer. I tillegg kan voks skilles ut, og danne et lag utenpå kutikulaen (f. eks blåbær).

Hos blad og skudd varer epidermis vanligvis bare en sommer. Hos flerårige organer (stammer, røtter) vil den vanligvis støtes av og erstattes med kork når den sekundære veksten starter (se avsnitt om sekundærvekst). I enkelte familier, for eksempel rosefamilien, finner vi imidlertid også flerårig epidermis.

Stort sett består epidermis av bare en type celler, men fra epidermis dannes også rothår, ulike typer hår på blad og stengler og spalteåpninger med lukkeceller:

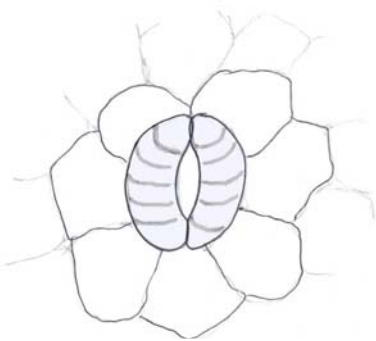
- **Rothår**

Unge røtter danner rothår, som er små, hårlignende utposinger fra epidermiscellene. Disse rothårene medvirker til at rotas overflate øker betydelig, og er derfor viktige i forbindelse med opptak av vann og mineraler fra jorda.

- **Hår**

Mange planter har ulike typer hår på blad og stengler. Disse hårene kan ha forskjellig utforming og forskjellig funksjon. Felles for dem er imidlertid at de er noe mer komplekse enn rothårene, de fleste typene består av flere celler.

- **Spalteåpninger**



Figur 7: Spalteåpning

På bladoverflaten, eventuelt også stengelen hos noen planter, dannes det små "porer" i epidermis. To lukkeceller omgir en spalteformet åpning inn til det indre luftrommet i bladet (figur 7). Begrepet spalteåpning brukes vanligvis om selve spalten + lukkecellene. Hos de fleste høyere planter er lukkecellene bønne- eller pøseformet. Den celleveggen som vender mot spalten er tykk og avstivet. Radiære mikrofibriller i celleveggen danner en ringformet avstiving rundt cellene, og forhindrer cellene i å bli tykkere - en eventuell utvidelse må derfor skje i lengderetningen. Siden de to cellene er sammenvokst i enden, vil en utvidelse av cellene føre til at de krummer seg mer - spalten mellom

dem utvides.

Hos gress og halvgress er lukkecellene formet som manualer, med tykk og avstivet vegg i den smale delen av manualen. Prinsippet for åpning og lukking av spalteåpningene er imidlertid det samme.

Spalteåpningene finnes enten bare på bladets underside, eventuelt på begge sider, men da som oftest flest på undersiden. Unntak er f. eks. flyteblad hos vannplanter, som har spalteåpninger bare på oversiden av bladet.

Antall spalteåpninger ligger vanligvis mellom 100 - 300 pr. mm² bladflate. Til tross for det store antallet, dekker spalteåpningene vanligvis ikke mer enn 1 - 2 % av bladflaten.

Grunnvev

Grunnvevet kan differensieres for å ivareta mange ulike funksjoner i planten. Vi kan litt grovt dele det inn i tre hovedgrupper:

- a. *Kollenkym*, eller levende støttevev. Dette er støttefibre som dannes hos relativt unge planter, og i de deler av planten som fortsatt vokser i lengden. Cellene har relativt tykke primærvegger, og de er stablet oppå hverandre slik at de danner sammenhengende fibre som bidrar til å avstive planten. Celleveggen har, siden det er en primærvegg, fremdeles evnen til å strekke seg slik at fibrene ikke hindrer plantens vekst.
- b. *Sklerekym*, eller dødt støttevev. Dette er døde celler, der bare celleveggen står igjen. Denne veggen er tykk og avstivet, ofte også lignifisert. Slik danner disse døde cellene et "skjelett" inne i eldre deler av planten.
- c. *Parenkym*, eller løst grunnvev. Dette er levende celler, ofte med relativt store *intercellularrom*. Parenkym har ulike oppgaver. I røtter, stengler, frukt m.m. er dette vevet viktig som lager for opplagsnæring, for eksempel stivelse. Hos enkelte planter kan det også være spesialisert for å lagre vann. I blad, eventuelt også stengler, har parenkymcellene kloroplaster, og driver fotosyntese. Det vevet som driver fotosyntese kalles oftest for:

Assimilasjonsvev

Det meste av bladets indre er fylt av assimilasjonsvev - *mesofyll* - med kloroplaster. Hos tofrøblada planter er assimilasjonsvevet ofte klart delt i en øvre del - *palisadevevet* - og en undre del - *svampvevet* (se figur 17). Palisadevevet består av sylindriske celler, oftest 2 - 3 lag, som står loddrett på epidermis og inneholder mange kloroplaster. Svampvevet er et løsere, uordnet vev, med færre kloroplaster og mye luft mellom cellene. Det samlede luftrom i bladene varierer fra art til art.

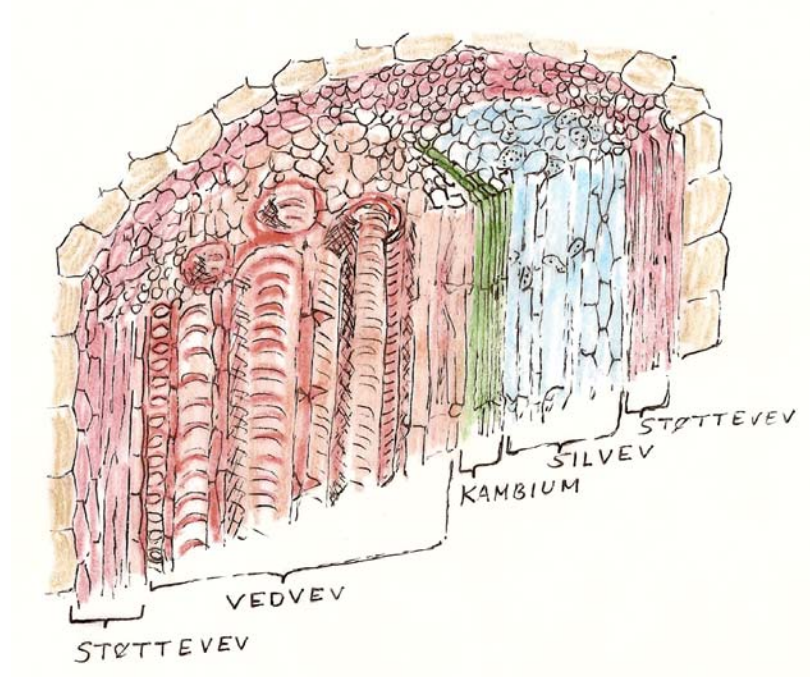
Hos gress og halvgress er assimilasjonsvevet mer eller mindre homogent i hele bladet. Det samme gjelder bartrær og en del tørketilpassa tofrøblada planter.

Ledningsvev

Ledningsvevet består av to hovedtyper vev:

- a. *vedvev* - eller *xylem* - og
- b. *silvev* - eller *floem*.

Hovedoppgaven er transport av vann og salter i vedvevet, og transport av organiske stoffer i silvevet. Ledningsvevet danner en sammenhengende transportvei fra rothårssonen i røttene og ut til de minste "nervene" i bladene. I tillegg har ledningsstrengene som oftest også støttevev som bidrar til å gi planten den nødvendige støtte. I røttene er ledningsvevet samlet i en *sentralsylinder*, omgitt av et cellelag som kalles *endoderm* (se figur 12). I urteaktige stengler er ledningsvevet samlet i ledningsstrenger, med silvevet utenfor vedvevet. Hos enfrøblada planter ligger disse ledningsstrengene mer eller mindre tilfeldig spredt i stengelen (figur 13). Hos unge nakenfrøa og tofrøblada planter er de vanligvis organisert i en nokså symmetrisk sirkel rundt stengelen (figur 14). Ledningsstrengene fortsetter inn i plantenes blad, der vi kan se dem som "bladnerver". Figur 8 viser en ledningsstreng fra en tofrøblada plante. Se også figur 13, som viser en ledningsstreng fra en enfrøblada plante.

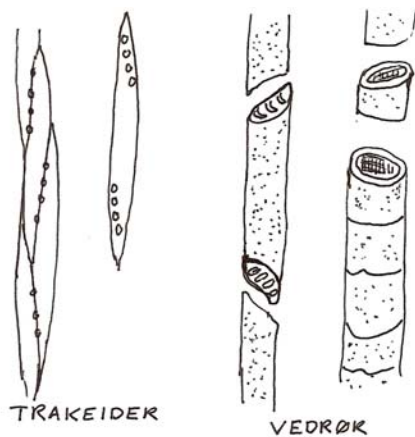


Figur 8: Snitt gjennom ledningsstreng fra tofrøblada plante

- **Vedvev**

Vedvevet består av flere celletyper, men vanntransporten er knyttet til *trakeider* og *vedrør*. Trakeidene er langstrakte, smale celler. Cellene er døde, bare celleveggen står igjen. *Linseporer* danner åpninger mellom cellene, slik at vann uhindret kan passere fra en celle til neste opp gjennom planten. Hos nakenfrøa planter (f.eks. bartrær) skjer vanntransporten utelukkende i trakeider.

Dekkfrøa planter (f.eks. lauvtrær) har både trakeider og vedrør. Vedrørene er bygd opp av sylindriske celler (*vedrørelementer*) som er stablet oppå hverandre. Også dette er døde celler - bare celleveggen står igjen. Skilleveggen mellom vedrørelementene er oppløst, slik at det dannes lange rør. Vedrørene er vesentlig videre enn trakeidene, og er de dominerende transportbanene for vannet i lauvtrærne. Når vannet skal passere fra ett vedrør til et annet, skjer det gjennom porer i veggen.



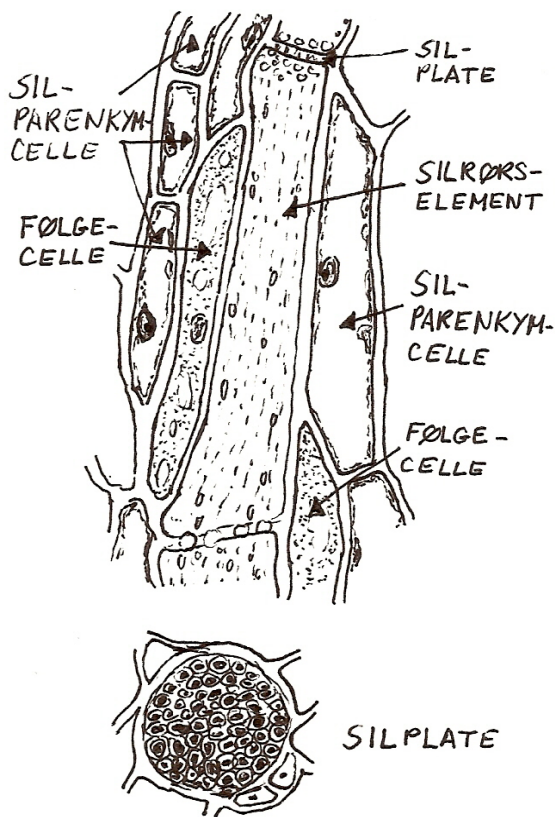
Figur 9: Trakeider og vedrør

Det finnes også andre celletyper i veden:
Vedfibre er rene støttevevceller, uten transportfunksjon.

Vedparenkym er levende celler som mellom anna kan lagre organisk stoff om vinteren.

Margstråler er rekker av celler som går på tvers av de øvrige cellene i vedvevet, fra stammens ytre del inn til margin (radiær retning). De kan fungere som transportbaner på tvers av stammen, men også som lagringssted.

- Silvev



Ledningsbanen i silvevet kalles *silrør*. Et silrør består av en lang rekke langstrakte celler - *silrørselementer* - som er skilt fra hverandre med perforerte tverrvegger - *silplater*. Silrørselementene er ikke tomme, eller døde celler, som vedrørene. Men celleinnholdet er redusert. Cellekjerne og tonoplast (membranen rundt vakuolen) er borte, likeledes ribosomer og Golgi-apparat. Cellene har imidlertid både mitokondrier og plastider.

Parallelt med hvert silrør ligger en rekke av følgeceller (mangler hos nakenfrøa). Dette er levende celler med cellekjerne. I tillegg finnes andre levende celler i silvevet: *silparenkym* og *margstråler*. Hos mange planter inneholder silvevet også døde celler - *bastfibre*.

Figur 9: Silvev

Vekst og differensiering hos planter

Vekst defineres som kvantitative, irreversible endringer, for eksempel økt lengde eller volum. Svelling av frø kan ikke defineres som vekst, da svellingen er en reversibel prosess. Celledeling kan, til tross for at celledelingen ikke nødvendigvis resulterer i synlig volumøkning, defineres som vekst fordi vi da får en irreversibel økning i antall celler.

Differensiering defineres som de kvalitative endringer som skjer, for eksempel i form av at celler endrer struktur for å tilpasse seg sine respektive oppgaver.

En plantes *utvikling* er summen av de kvantitative og kvalitative endringer som skjer med en plante gjennom hele dens livssyklus. Men begrepet kan også benyttes om endringer i de enkelte organer, cellevev eller celler. Ofte brukes også begrepet *morfogenese* ("skape form") i omtrent samme betydning som utvikling.

Delingssoner:

Hos planter er celledeling avgrenset til bestemte delingssoner - *meristemer*. I de øvrige deler av planten spesialiseres cellene til ulike oppgaver, og mister da evnen til å dele seg. Slike delingssoner finner vi i rotspissen og i skuddspissen - *apikalmeristemer*. I disse delingssonene er cellene relativt små og tilnærmet kubiske i formen. De har små vakuoler, og er omgitt av en tynn primærvegg. Når cellene deles, vil de to nye cellene umiddelbart vokse til om lag dobbel størrelse før de igjen deler seg. Dette kalles *plasmavekst*. Hele prosessen tar om lag ett døgn. På denne måten dannes stadig nye celler. En del av de nydannede cellene vil sørge for å opprettholde den kontinuerlige delingsprosessen, men "overskuddet" av celler kan "forlate" delingssonen og danne nytt vev i planten.

Primærvekst

Bak apikalmeristemene i rot og stengel finnes en *strekningssone*, der de nydannede cellene strekker seg slik at både rot og skudd kan få en hurtig lengdetilvekst - *primærvekst*. Denne strekningen skyldes at de nydannede cellene, i tillegg til plasmaveksten, tar opp mye vann som samles i vakuolen. Etter hvert vil vakuolen fylle det meste av cellen, noe som medfører at cellen utøver et stort trykk på celleveggen. Cellulosefibre i primærveggen forhindrer cellen i å bli tykkere, men gir i stedet rom for en utvidelse i lengden. Så godt som all vekst vil slik dirigeres i lengderetningen av rot eller stengel. Denne *strekningsveksten* kan være utrolig effektiv, det er for eksempel påvist at bambusskudd kan vokse opp til 57 cm per døgn!

Umiddelbart etter strekningssonen finner vi en *differensieringssone* der cellene differensieres til ulike vevstyper. Vev som stammer fra apikalmeristemene kalles *primærvev*.

Bladanlegg, forgrening av rot og stengel m.m. skjer ved at enkelte av cellene fra det apikale meristemet beholder delingsevnen, selv om de skilles fra skuddspiss/rotspiss av annet vev. Slike delingssoner kalles *interkalære meristemer*. Hos noen planter finnes slike interkalære meristemer permanent i deler av planten, men de er i en dvaletilstand. Celledeling og ny vekst utløses først ved bestemte ytre stimuli, for eksempel beiting eller nedtramping. Leddene hos gress er eksempler på slike meristemer.

Sekundærvekst

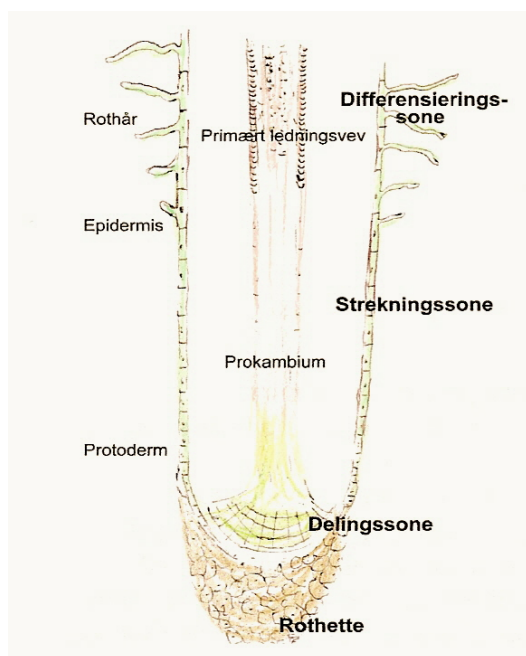
Alle nakenfrøa, og de fleste tofrøblada planter, har en sone med delingsvev i ledningsstrengene (mellom silvev og vedvev). Dette kalles *lateralt meristem* eller *kambium*. Delinger i kambiet fører til dannelse av nytt ledningsvev. Forveda planter vil også ha et lateralt meristem, *korkkambiet*, som danner *korkparenkym* (levende celler) innover mot

silvevet, og *kork* - et beskyttende lag av døde celler ytterst. Veggen i korkcellene er innsatt med et vannavstøtende stoff (*korkstoff* eller *suberin*). Vev som dannes fra kambiene kalles *sekundært vev*. Celledelingen i kambiet vil bare i liten grad etterfølges av strekning av cellene, i stedet blir stadig nye lag av celler avleiret, både i stengel og rot. Effekten av dette er at plantene i tillegg til en strekningsvekst også får en *sekundær tykkelsesvekst*. Enfrøblada planter har ingen sekundærvekst.

Hos planter med sekundær tykkelsesvekst, er det primære ledningsvevet vanligvis symmetrisk organisert i strenger rundt stengelens ytre del. Kambiet vil imidlertid danne en sammenhengende ring rundt hele stengelen, og vil produsere nytt ledningsvev (sekundært vedvev på innsiden, sekundært silvev på utsiden). Dette sekundære ledningsvevet vil danne en sammenhengende sylinder i flerårige, forvæda stammer. Kambiet har en årsrytme i sin aktivitet. Dette kan ses i veden i form av *årringer*. (Se også avsnittet om stengelen, med tilhørende figurer.)

Plantens organer

Svært forenklet kan vi si at en plante har tre ulike ”organer”: Rot, stengel og blad. (Bladene kan senere endre funksjon og danne blomster, som igjen danner frø og frukter. Dette kommer vi tilbake til senere).



Figur 11: Lengdesnitt av en rotspiss

Rota

Som tidligere nevnt er kimrota ofte det første som kommer fram fra det spirende frøet. I meristemet (delingssonen) i rotspissen skjer det en hurtig celledeling, og de cellene som blir liggende lengst fra spissen går inn i en tilsvarende rask strekning i rotens lengderetning. Dermed skyves rotspissen nedover i jorda, og vil raskt finne feste til det spirende frøet. Når spissen skyves mellom jordpartiklene fører det til en ganske stor slitasje på cellene. For å beskytte meristemet har derfor rota et lag med beskyttende celler helt ytterst på spissen – *rothetta*. Rothetta slites raskt, men cellene i den erstattes kontinuerlig med nydannede celler fra meristemet. Figur 11 gir en skjematisk oversikt over de ulike sonene i en ung rotspiss

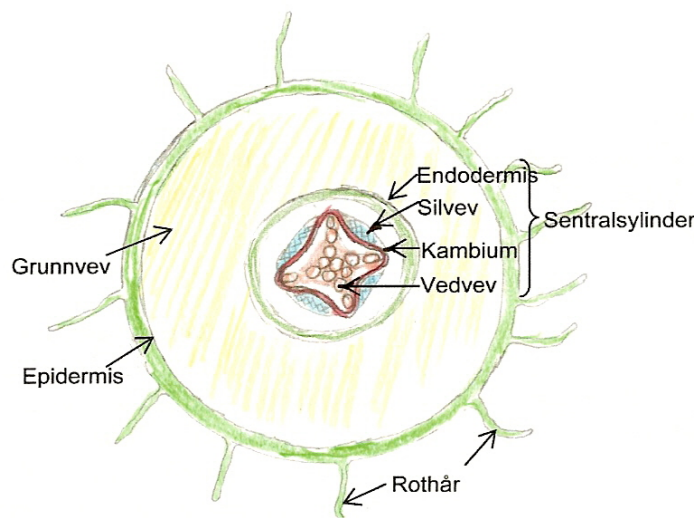
Differensieringen av de nydannede cellene skjer hovedsakelig i differensieringssonen (umiddelbart etter strekningssonen). Men silvevet, som skal transportere næringsstoffer til

meristemet, differensieres allerede i strekningssonen. Differensieringssonen i en rot kalles også for *rothårssonen*. Det er fordi epidermiscellene her utvikler rothår. Rothårene øker overflatearealet på rota enormt, og siden de har tynn, porøs cellevegg vil vann lett trenge inn i rota her. Levetiden for rothårene er ganske kort, fra noen døgn til en – to uker. Men det dannes stadig nye rothår i differensieringssonen, og siden rotspissen samtidig trenger gjennom

jorda vil de nye rothårene alltid komme i kontakt med nye soner i jorda, og nye vannreserver. Det aller meste av rotas vannopptak skjer gjennom rothårene.

Innenfor epidermis med rothårene finner vi en sone med løst grunnvev som kalles *primærbark* (*cortex*). Her har vevet vanligvis ganske store, luftfylte intercellulærrum. Hos litt eldre planter vil cellene i primærbarken ofte være fylt med stivelseskorn, og fungere som et lager for planten.

Ledningsstrengene i ei rot befinner seg i sentrum, omgitt av et cellelag som kalles *endodermis* ("indre hud"). (Se figur 12). Vi kaller området innenfor endodermis for *sentralsylinderen* eller *stelen*. Vedvevet ligger i midten, og har ofte en stjernelignende form. Silvevet ligger mellom "armene" på stjernen. Vi skal komme nærmere tilbake til sentralsylinderen og endodermis i forbindelse med rotas vannopptak.



Figur 10: Skjematisk tverrsnitt gjennom ung rot av tofrøblada plante

En rot bygd som den som er beskrevet her har utelukkende primærvev, dannet fra apikalmeristemet. Hos de fleste tofrøblada og alle nakenfrøa arter vokser rota videre ved sekundær tykkelsesvekst, og det dannes sekundære vev:

Kambiet mellom silvev og vedvev vil danne sekundært vedvev mot midten av rota, og sekundært silvev mot yttersida. Dette fører til at rota gradvis blir tykkere og mer kompakt, etter hvert blir vedvevet helt dominerende i hele den indre delen. Parallelt med dette vil korkkambiet danne korkvev, som erstatter epidermis. I eldre røtter brer korkvevet seg stadig innover i rota, og til slutt vil hele primærbarken og endodermis forsvinne. Eldre røtter vil ikke lenger ha mulighet til å ta opp vann fra jorda.

Hos de fleste nakenfrøa og tofrøblada planter vil kimroten utvikle seg til en hovedrot. Etter hvert dannes det siderøtter, som igjen kan få sine egne siderøtter osv. Det totale rotsystemet til en plante kan bli ganske enormt, men utviklingen påvirkes sterkt av vekstforholdene i jorda, mellom anna vanntilgang og oksygentilgang.

Hos de fleste enfrøblada planter vil det komme ut et lite knippe med røtter fra frøet like etter at kimrota har kommet ut. Senere dannes det røtter fra de nederste leddknutene på stengelen (*kronrøtter*). Kronrøttene vil ofte erstatte *frørøttene*, som da dør bort. Resultatet er uansett at vi får et knippe med røtter der vi ikke kan skille ut noen klar hovedrot.

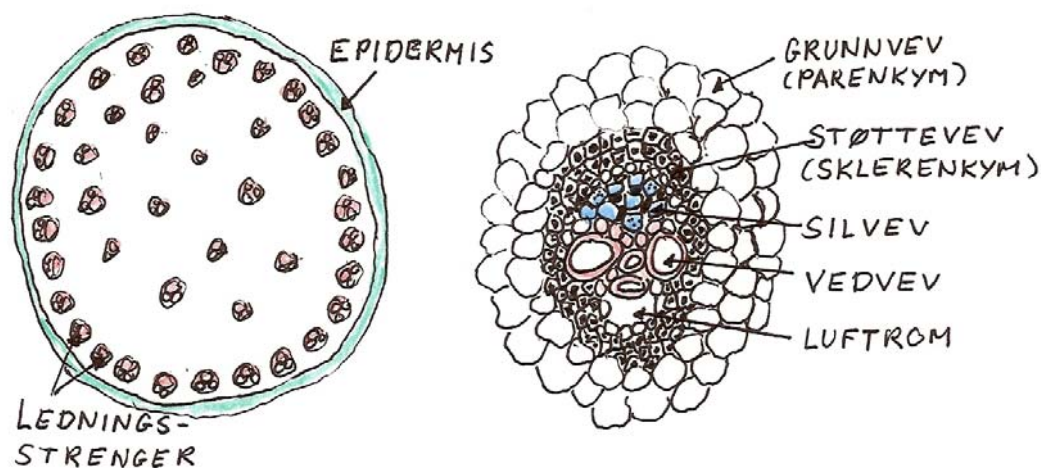
Generelt kalles alle røtter som har sitt utspring ovenfor kimroten for *adventivrøtter*. Dannes adventivrøttene over jorda, kaller vi dem for *luftrøtter*. Luftrøtter finnes også hos en del tofrøblada planter, der de mellom anna kan ha som funksjon å støtte planten.

Stengelen

Vanligvis vil skuddet bryte fram fra frøet rett etter kimrota. I prinsippet er den første vekst og differensiering som skjer i en stengel svært lik det som skjer i rota, men fordi skuddet i tillegg også har bladanlegg blir bildet litt mer komplisert.

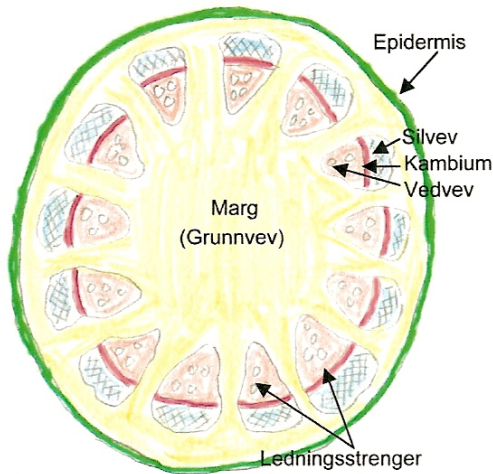
Helt i spissen av skuddet finner vi apikalmeristemet, der celledelingen skjer. Under denne sonen har vi en strekningssone, der cellene strekkes i stengelens lengderetning og en differensieringssone der cellene spesialiseres. Men de ulike sonene er ikke så klart markert som i en rot. Etter som skuddet strekkes, etterlates små ”øyer” av meristem, som gir opphav til blad, blomster og nye greiner.

Også skuddet har behov for å beskytte meristemets dersom det må presse seg opp gjennom jorda. Men i motsetning til rota har ikke skuddet noen beskyttende ”hette”. I stedet vil mange planter bøye skuddet så lenge det er i mørke (det vil si under jorda). Det dannes en *spirekrok*. (Se figur 3 og 4). Spirekroken medfører at det ikke er spissen – altså meristemet – som må ”ta støyten” når skuddet presser seg opp. Så snart skuddet kommer opp i lyset rettes spirekroken ut – det er ikke behov for en slik beskyttelse lenger. Grasplanter har ikke spirekrok, men de beskytter sitt skudd med en *kimslire* – *koleoptilen*. (Se også avsnittet om frøspiring).



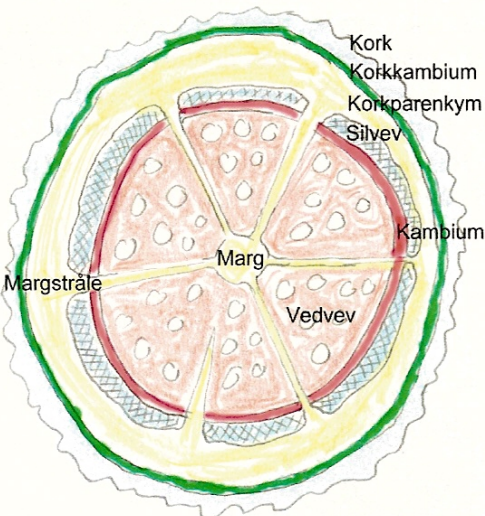
Figur 11: Tverrsnitt av stengel og ledningsstreng, enfrøblada plante

I stengelen ligger ledningsvevet samlet i ledningsstrenger. Ser vi på tverrsnitt av unge stengler, vil vi se at ledningsstrengene hos enfrøblada planter er spredt i hele stengelen (figur 13). Hos planter med sekundær vekst vil de imidlertid ligge i en ring rundt ytterkanten av stengelen (figur 14). Etter hvert vil kambiet mellom silvev og vedvev vokse sammen også mellom ledningsstrengene, slik at vi får dannet en sammenhengende sylinder rundt hele stengelen (figur 14 og 15). (Se også avsnittet om sekundærvekst).



Figur 12: Tverrsnitt av ung stengel, tofrøblada plante

Stengelen skal sørge for at planten holder seg oppreist, og kan strekke seg mot lyset. (Noen planter er riktig nok krypende eller klatrende, men...). De fleste stengler har derfor relativt mye støttevev. Svært ofte finner vi at dette støttevevet er samlet i en ring rundt stengelens ytre del. Dessuten finner vi også støttevev i tilknytning til ledningsstregene. Den indre delen av stengelen (*margen*) består av ganske løst, porøst grunnvev. En slik konstruksjon, der støttevevet nærmest danner en hul sylinder, gir stengelen styrke samtidig som den også fremdeles kan være ganske bøyelig.



Figur 13: Tverrsnitt av eldre stengel med sekundærvekst

I forvæda stammer, der sekundærveksten sørger for at vi får dannet stadig mer vedvev, vil veden gradvis ta over for støttevevet. (Vedrør, trakeider og vedfibre har alle tykk cellevegg, og gir dermed både styrke og stivhet). Innerst kan det imidlertid fremdeles ligge igjen en marg med løst grunnvev. Margstråler danner forbindelseslinjer mellom denne margen og de ytre delene av stammen.

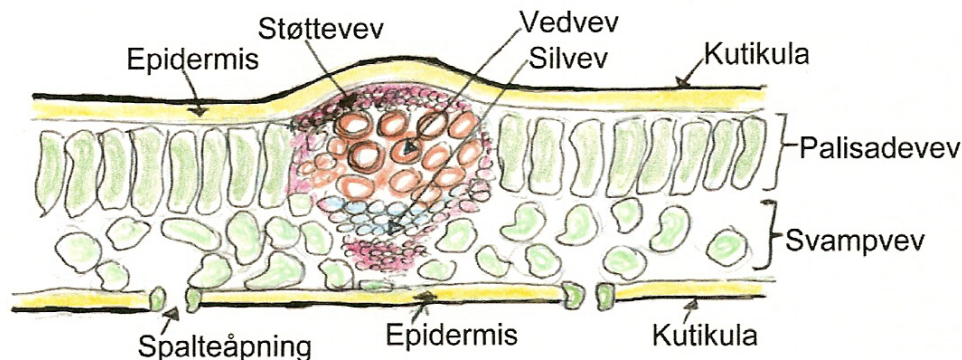
I motsetning til veden vil silvevet, som dannes på yttersida av kambiet, vanligvis være et ganske tynt lag. Dette kommer av at silvevet ødelegges ganske raskt, vanligvis varer det bare to til tre sesonger. Det vi kaller *bark* er alle lagene som ligger utenfor kambiet, det vil si både silvev, korkparenkym og kork. Dersom vi barker et tre fjerner vi med andre ord også transportbanen for organiske stoffer.

Ringbarking, der barken fjernes rundt hele stammen, vil før eller siden føre til at treet dør fordi rota ikke lenger kan få tilført organisk næring fra fotosyntesen i bladene.

Bladet

Bladets hovedoppgave er fotosyntesen, og dette gjenspeiles i måten bladet er bygd opp på. Dersom vi tar for oss et "standardblad" av en urt eller et lauvtre, er det mange bygningstrekk som er felles:

- Bladet består av en bladstilk, som forbinder bladet med stengelen/stammen, og en bladplate.
- Bladplata har relativt stor overflate, slik at den kan fange opp lyset mest mulig effektivt
- Hele bladet er omgitt av en beskyttende hud – *epidermis*.
- Bladet har spalteåpninger som slipper inn CO₂ til fotosyntesen, men som også slipper ut vanddamp. Spalteåpningene er på undersida av bladet.
- Bladet inneholder store mengder klorofyll, og det meste av dette klorofyllet er samlet på oversida av bladet (nærmest lyskilden) i det vi kaller *palisadevev*.
- Bladet er ofte relativt tynt, slik at CO₂ lett spres i hele bladet. Vevet på undersida av bladet er dessuten vanligvis ganske løst, med store luftrom mellom cellene (*svampvev*).
- *Ledningsstrenger* går fra ledningsvevet i stengel/stamme gjennom bladstilken og inn i bladplata. Her forgreines de til et fint nettverk ("bladnerver"), og sørger for transport av vann til cellene (vedvev), og transport av organiske stoffer fra fotosyntesen ut av cellene (silvev).



Figur 16: Tverrsnitt av et "standard" blad

I tillegg til at selve bladet er utformet for å gjennomføre fotosyntesen mest mulig effektivt, vil også bladenes plassering på planten ha betydning – svært ofte ser vi at bladene er plassert på en slik måte at de skygger minst mulig for hverandre. Dessuten vil planten ofte vokse på en slik måte at bladene vendes mot lyset – dette er tydelig på potteplanter som har stått en tid i vinduskarmen uten å bli snudd!

Bladene hos de enfrøblada plantene har ikke tydelig atskilt bladstilk og bladplate. Dessuten står de vanligvis mer oppreist, uten en helt tydelig over- og underside. Dette gjenspeiles i fordelingen av klorofyll i bladet – i stedet for et klart skille mellom palisadevev og svampvev har slike blad et mer ensartet assimilasjonsvev i hele bladet. Det samme gjelder også barnålene på bartrærne.

Hos enfrøblada planter danner ikke ledningsstrengene et nettverk inne i bladet, de ligger i stedet som parallelle strenger. I barnålene ligger ledningsstrengene samlet inne i midten av nåla, omgitt av en "indre hud" – endodermis.

I tillegg til dette finner vi også en lang rekke ulike variasjoner over temaet ”standardblad” også hos de tofrøbladete plantene – noe som viser at det kanskje ikke er helt enkelt å sette opp en klar ”standard” for hvordan et blad skal se ut likevel...

De ulike utformingene et blad kan ha, er imidlertid tilpasset det levesettet en plante har. Spesielt viktig her er plantens forhold til vann, mange av variasjonene i bladutforming er knyttet til at plantene benytter ulike ”kneper” for å spare mest mulig på vannet. Dette kommer vi tilbake til i forbindelse med plantenes vannhusholdning.

Oppgaver, del 2

Plantecellen:

1. Tegn en plantecelle, og sett navn på de ulike delene av cella
2. Hva er de viktigste forskjellene mellom en dyrecelle og en plantecelle?
3. Hvordan er celleveggen i en plantecelle bygd opp?
4. Hvilken funksjon har celleveggen?
5. Forklar hva vi mener med begrepet *lignifisering*. Hvilken funksjon har lignifiseringen i plantene?
6. Hvilken funksjon har vakuolen i en plantecelle?
7. Hvilken funksjon har plastidene i planteceller?

Plantenes vevstyper:

1. Hva er epidermis, og hvilken funksjon har dette vevet i en plante?
2. Forklar følgende begrep:
 - Rothår
 - Kutikula
3. Forklar hvordan en spalteåpning er bygd.
4. Forklar følgende begrep:
 - Sklerenkym
 - Kollenkym
 - Parenkym
 - Assimilasjonsvev
5. Hvilke oppgaver har de ulike vevstypene i spørsmål 4 i en plante?
6. Hvordan er en ledningsvevet i en tofrøblada plante bygd opp?
7. Tegn et tverrsnitt av en ledningsstreng fra en tofrøblada plante, og sett navn på de ulike delene.
8. Forklar følgende begrep:
 - Xylem
 - Floem
 - Trakéer
 - Trakeider
 - Vedfibre
 - Linseporer
 - Margstråler
 - Silplater
 - Følgeceller

9. Hva er den viktigste forskjellen på ledningsvevet i stammen på ei furu og ledningsvevet i stammen på ei bjørk?
10. Når trevirke benyttes til panel, møbelproduksjon og lignende er det mange som foretrekker mest mulig kvistfri materiale. Hva er egentlig kvistene i en planke for noe? Hvorfor blir kvisten så forskjellig fra veden rundt?
11. Hvorfor er det vanskelig å klyve ved med mye kvist i?

Plantenes organer, vekst og differensiering:

1. Forklar hva et *meristem* er.
2. Hvorfor er veksten hos planter begrenset til bestemte soner i planten?
3. Lag en skjematisk tegning av en rotspiss (lengdesnitt), og sett navn på de ulike delene
4. Tegn også et tverrsnitt av en ung rot (skjematisk), og sett navn på de ulike delene
5. Hvilken funksjon har rothårene?
6. Lag skjematiske skisser av tverrsnitt av unge stengler, både fra enfrøbladete og tofrøbladete planter. Sett navn på de ulike delene, og forklar hvilken funksjon de har i planten. Skisser kort hva som er hovedforskjellen mellom stengler fra enfrøblada og tofrøblada planter.
7. Forklar hva vi mener med begrepene primær vekst og sekundær vekst. I hvilke plantegrupper finner vi sekundær vekst?
8. Lag en skjematisk oversikt over hva som skjer i stengelen til en flerårig, tofrøblada plante når den vokser i tykkelse.
9. Forklar hva vi mener med følgende begrep:
 - Apikalmeristemer
 - Laterale meristemer
 - Kambium
 - Korkkambium
 - Primære vev
 - Sekundære vev
10. Forklar hvordan årringene i veden dannes.
11. Hva er egentlig det vi kaller bark?
12. Dersom dere har frukttrær i hagen, er det nå på tide å tenke på å beskytte stammen mot smågnagere! Dersom mus eller lignende gnager av barken rundt hele stammen, dør treet. Hvorfor?
13. Gjør rede for de viktigste bygningstrekkene i et vanlig blad, for eksempel et syrinblad.
14. Bladets hovedfunksjon er fotosyntesen. Hvordan er bladet anatomisk tilpasset til denne oppgaven?
15. Furunåla er ganske forskjellig fra bøkebladet, til tross for at hovedoppgaven (fotosyntese) er den samme. Prøv om du kan finne en forklaring på hvorfor det er slik.

Del 3: Plantens næringskrav

Som beskrevet i del 1, får den spirende frøplanten tilført næring fra opplagsnæringen i frøet. (Orkidéer, som mangler slik opplagsnæring, er i stedet avhengig av et samarbeid med sopp). Opplagsnæringen er imidlertid ikke evigvarende, før eller senere må planten greie seg på egen hånd!

De fleste planter er autotrofe organismer. Det vil si at de klarer seg uten tilførsel av organisk næring. Det betyr imidlertid ikke at plantene er helt uavhengige av miljøet rundt. De viktigste kravene en plante har til sitt livsmiljø er:

- Tilstrekkelig vanntilgang
- Gunstige forhold for fotosyntese
- Tilstrekkelig mineraltilgang

Dersom disse kravene innfris, vil planten være i stand til å produsere alle de ulike kjemiske forbindelser som er nødvendig i levende celler.

Plantenes vannusholdning

Vanninnholdet i en plante defineres som forskjellen mellom friskvekt (plantens vekt i "naturlig tilstand") og tørrvekt (plantens vekt etter at den har vært tørket ved 105 grader inntil vekten ikke lenger avtar (vanligvis ca 24 timer)). Vanninnholdet oppgis som prosent av friskvekten.

Vanninnholdet i planter er gjennomgående høyt (unntaket er tørre frø), men det kan variere mye gjennom døgnet og med det voksestedet planten har. I friske grønne blad er vanninnholdet vanligvis mellom 70 og 85 %.

Inne i planten finnes mye av vannet inne i cellene (i cytoplasma, og i vakuolen). Men det er også mye vann i celleveggene! Dersom celleveggen ikke er lignifisert eller impregnert på annen måte, fungerer den nærmest som et "trekkpapi" som suger til seg vann fra omgivelsene. Dette er viktig for de levende cellene – for dem fungerer celleveggen som et vannreservoar som de kan "fylle opp tanken" fra. (Merk: dersom celleveggen er lignifisert, er cellene inni vanligvis døde!) Men samtidig vil det også fordampe vann fra celleveggen inn til alle luftrommene inne i planten, og til lufta rundt planten. Dette fører til at plantene hele tiden taper vann, og dette vanntapet må erstattes fra jorda. Ei stor bjørk kan miste opp til 400 liter vann per døgn, noen planter kan faktisk på en dag miste en vannmengde som er 10 ganger større enn den totale vannmengden i planten! Det er ikke vanskelig å forstå at det er viktig for mange planter å ha god vanntilgang, når et så stort vanntap skal erstattes.

Når vann skal bevege seg gjennom en plante, skiller vi mellom:

- Transport fra celle til celle i planten
- Langtransport i vedvev

All bevegelse av vann er basert på vannmolekylens egenbevegelse. Denne er imidlertid tilfeldig, og går i alle retninger. Når vi får en netto bevegelse av vann fra et sted til et annet, kan vi grovt sett skille mellom tre ulike "drivkrefter" for bevegelsen:

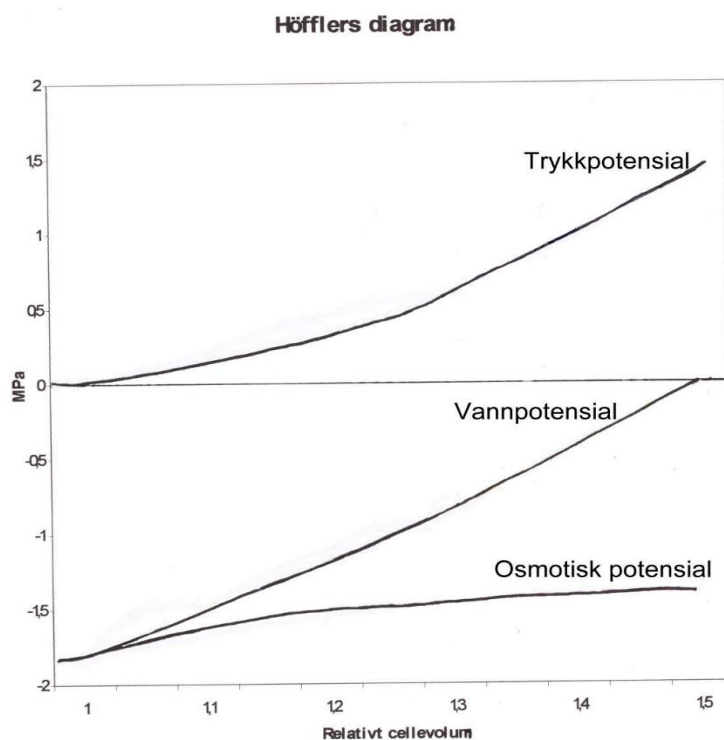
- **Diffusjon:**
Diffusjon er en fysisk prosess som skyldes atomers eller molekylers egenbevegelse. Egenbevegelsen vil føre til en utjevning av eventuelle konsentrasjonsforskjeller så sant det er fysisk mulig.
- **Osmose:**
Osmose er diffusjon av et løsemiddel (vanligvis vann) gjennom en selektivt permeabel membran. Osmosen forutsetter at det eksisterer en konsentrasjonsforskjell over membranen, og at denne konsentrasjonsforskjellen ikke kan utlignes på annen måte.
- **Imbibisjon:**
Imbibisjon (eller svelling) er en bevegelse av vann inn i en struktur som har stor evne til å binde vannmolekyler. Vi sier at strukturen hydratiseres, eller at den sveller. Slike strukturer kan for eksempel være proteiner, stivelse eller cellulose (store, hydrofile molekyler).

Både diffusjon, osmose og imbibisjon forutsetter at det er en forskjell i vannpotensial mellom to områder dersom vi skal få en netto bevegelse av vannmolekylene. Vannpotensialet er et mål på det frie energiinnholdet i vannet, vi kan også se på det som et mål på vannets evne til å utføre et arbeid (som for eksempel å bevege seg). **Vannet vil alltid bevege seg fra et område med høyere vannpotensial til et område med lavere vannpotensial. Vi sier at vannet beveger seg langs en vannpotensialgradient.** Nærmere definisjon og forklaring av begrepet vannpotensial er gitt i vedlegg 1.

I en plantecelle er det to faktorer som er særlig viktige for vannpotensialet: Trykket inne i cella (turgor), som påvirker trykkpotensialet, og mengden løste stoffer inne i cella, som påvirker det osmotiske potensialet.

Sammenhengen mellom trykkpotensial, osmotisk potensial og vannpotensial i ei plantecelle kan illustreres ved hjelp av Höfflers diagram (se figur 17). Legger vi ei plantecelle i reint vann, vil vannpotensialet inne i cella være lavere enn i vannet, dermed vil vann bevege seg inn i cella. Dette fører til at trykket inne i cella øker (økt turgor). Celleveggen kan gi litt etter for det økte trykket, men vanligvis ikke mye (med mindre cella befinner seg i strekningsfasen). Dermed vil trykkpotensialet relativt raskt bli så høyt at det motvirker det osmotiske potensialet i cella – vannpotensialet inne i cella nærmer seg 0 (som i rent vann), og vi får en likevekt uten netto bevegelse av vann. Dersom denne cella legges i løsninger som har lavere vannpotensial, vil vann gradvis trekkes ut av cella. Dermed minsker trykkpotensialet. Det osmotiske potensialet vil også synke noe, fordi celleinnholdet blir noe mer konsentrert. Dermed synker vannpotensialet i cella inntil en ny likevekt er opprettet.

Ved å legge vev av planter i en serie løsninger med ulik konsentrasjon (og dermed ulikt vannpotensial), kan vi bestemme vannpotensialet i cellene i dette vevet. Dersom vevet tar opp vann, slik at det blir tyngre, må vannpotensialet inne i cellene ha vært lavere enn i løsningen. Motsatt vil vevet miste vann – bli lettere – dersom vannpotensialet i cellene er høyere enn i løsningen. Dersom det ikke skjer noen endring, indikerer det at vannpotensialet i plantevevet i utgangspunktet var det samme som i løsningen. Og siden løsningen har kjent konsentrasjon av stoffer kan vannpotensialet beregnes.



Figur 17: Höfflers diagram

Dersom vannpotensialet i omgivelsene er svært lavt, for eksempel dersom vi legger cella i en konsentrert saltløsning, vil så mye vann trekkes ut av cella at den slipper celleveggen og skrumper sammen til en liten ”klump”. Dette kalles *plasmolyse*, vi sier at cella er *plasmolysert*. Plasserer vi planteceller i en serie løsninger med ulik konsentrasjon av løste stoffer, vil vi ved en bestemt konsentrasjon finne at cella så vidt har sluppet taket i celleveggen, men ennå ikke skrumpet helt sammen. Dette punktet kalles *grenseplasmolyse*. Siden cella ikke presser mot celleveggen er trykspotensialet 0, og cellas vannpotensial påvirkes bare av det osmotiske potensialet. Dette gir oss en mulighet til å bestemme det osmotiske potensiale i en plantecelle: Ved å finne ut hvilken ytre konsentrasjon som gir grenseplasmolyse, kan vi si at det osmotiske potensiale inne i cella er likt det osmotiske potensialet i løsningen (som er kjent).

Transport fra celle til celle:

Vann vil bevege seg fra celle til celle i en plante dersom det er vannpotensialforskjeller mellom cellene. Som tidligere nevnt, kan vannet fritt bevege seg i celleveggene, dersom disse ikke er lignifisert eller impregnert på annet vis. Celluloseveggene er svært porøse, og de vil suge til seg vann nærmest som et trekkpappir. (Dette er et eksempel på imbibisjon – cellulosen er hydrofil).

En transport i celleveggene kalles for apoplast-transport – vannet transporteres i *apoplasten*. Dersom en celle på grunn av lavt vannpotensial suger til seg vann fra celleveggen (osmose – vannet må da passere gjennom cellemembranen), vil celleveggens vanntap erstattes fra omliggende celler. (Eventuelt fra andre tilgjengelige vannkilder, for eksempel jordvann)

Mellom cellene i en plante er det ofte store intercellularrom. Disse rommene er vanligvis fylt med luft, men det er trolig at det vil dannes en vannfilm på celleveggoverflatene mot disse luftrommene. I en slik vannfilm kan vannet bevege seg raskt, fordi det er liten motstand mot bevegelsen. Men også dette er en form for apoplast-transport.

Vannet kan også bevege seg fra celle til celle gjennom *plasmodesmer* – cytoplasmaforbindelser som går gjennom celleveggene og forbinder de levende cellene med hverandre. Vi sier da at vannet beveger seg i *symplasten* (symplast-transport).

Vannmolekylene møter betydelig motstand mot sin bevegelse både i cytoplasmaet og i celleveggen. Minst motstand er det i eventuelle vannfilmer på celleveggen. Forskerne strides om hvilken transportvei som er viktigst. Sannsynligvis skjer vanntransport både i apoplast og symplast, men da slik at vannet hele tiden søker ”minste motstands vei”.

Langtransport av vann

For transport over lengre avstander skjer vanntransporten i de døde, vannførende cellene i vedvevet, altså i vedrør og trakeider. Her danner vannet sammenhengende søyler gjennom hele planten, og disse vannsøylene suges opp gjennom planten omtrent som når vi suger vann opp i et sugerør. Hvis du noen gang skulle befinne deg i toppen av et høyt tre, utstyrt med et laaangt sugerør, og den eneste vannkilden du hadde var et vannglass nede på bakken, ville du fort oppdage at trærne ikke har noen lett jobb når de skal transportere vann fra jorda opp til de høyeste greinene. (Prøv, om du har lyst – de fleste av oss vil finne det slitsomt nok å suges opp vann fra et glass som står på gulvet når vi selv står oppreist). Forskerne har lenge diskutert hvordan denne transporten er mulig – helt enige er de fremdeles ikke. Men de fleste plantefysiologer er i dag samlet om en hovedteori, som vi kan kalle:

Kohesjonsteorien

Svært forenklet kan teorien illustreres på følgende måte:

De sammenhengende vannsøylene i vedvevet i en plante kan sammenlignes med vognene i et tog. Hver vogn er ett vannmolekyl, og hver vogn er festet til vognen foran. For at toget skal bevege seg, må det til en drivkraft – et lokomotiv. For de fleste landplanter er den viktigste drivkraften et lokomotiv som drar vognene – vannmolekylene – etter seg: nemlig **transpirasjonen** (fordamping av vann fra bladene). (Derfor kalles denne teorien også transpirasjons-kohesjons-teorien). Dette lokomotivet drar, eller suger vannsøylene opp gjennom planten. Det er også mulig å plassere et lokomotiv bakerst i toget, for å dytte vognene framover. I planter finner vi en slik skyvkraft som kalles **rottrykk**, men for de fleste landplanter er skyvkraften liten i forhold til drakraften fra transpirasjonen.

For at ”toget” skal bevege seg som en enhet, må vognene henge sammen. Dersom vi bryter koblingen mellom to vogner, vil lokomotivet ”stikke av” med vognene foran bruddet, og vognene bak bruddet vil bli stående igjen dersom de mangler effektiv skyvkraft bak seg. I vedvevet i planten er det tilsvarende viktig at vannsøylene holdes sammen! Søylene holdes sammen av:

- *Kohesjonskrefter* mellom vannmolekylene i vannsøylen
- *Adhesjonskrefter* mellom vannmolekylene og veggen i vedrøret eller trakeiden

Bindingen mellom hvert enkelt vannmolekyl (kohesjon) er svak. Det samme gjelder bindingen mellom ett vannmolekyl og veggen (adhesjon). Men summerer vi disse bindingskreftene for milliarder av vannmolekyler, ender vi opp med en kraft som er sterk nok til å holde vannsøylene samlet opp til toppen av de høyeste trærne. (Og det er ganske imponerende høyder det er snakk om – verdens høyeste tre er i Guinness oppgitt til å være et

australsk eukalyptustre som ble målt til 132,6 meter – opprinnelig var det visstnok enda høyere).

For en nærmere gjennomdrøfting av teorien, deler vi vanntransporten inn i følgende fire ”faser”:

- Drakraften – transpirasjonen – som sikrer ”togets” bevegelse
- Kohesjons- og adhesjonskreftene som holder ”vognene” sammen
- Vannopptaket i rota
- Skyvkraften – rottrykket – som kan bidra til å skyve vognene framover
-

Figur 19 gir en forenklet oversikt over hele prosessen.

Transpirasjon

Transpirasjon er fordamping av vann fra levende organismer. I planter kan vi skille mellom tre typer:

- *Kutikulær transpirasjon*, som omfatter fordamping av vann fra bladets overflate (gjennom *kutikula*)
- *Lentikulær transpirasjon*, som omfatter fordamping av vann gjennom korkporer (*lentikler*) i stammer og greiner
- *Stomatær transpirasjon*, som omfatter fordamping av vann gjennom spalteåpninger (*stomata*)

Kutikulær transpirasjon og lentikulær transpirasjon er avhengig av plantens bygningstrekk, og kan ikke reguleres etter plantens behov. Stomatær transpirasjon er naturligvis også avhengig av anatomiske bygningstrekk, men i tillegg er det mulig for planten å regulere størrelsen av denne transpirasjonen gjennom å regulere åpning/lukking av spalteåpningene.

Som forklart tidligere er spalteåpningene åpne når lukkecellene er saftspente, dersom saftspenningen i lukkecellene avtar vil åpningen bli gradvis mindre inntil den er helt lukket. Med utgangspunkt i det vi nå har gått gjennom, ser vi at lukkecellene må være i stand til å regulere sitt vannpotensial hurtig og effektivt dersom denne lukkemekanismen skal fungere. Lukkecellenes cellemembran er utstyrt med en ”pumpe”, som kan transportere kaliumioner inn i cellene. Transporten er aktiv og energikrevende. Kaliumkonsentrasjonen i cellene vil naturligvis påvirke det osmotiske potensialet, og dermed også vannpotensialet. Ved en slik aktiv regulering av kaliumkonsentrasjonen i cellene, kan lukkecellene regulere sin saftspenning og dermed også kontrollere åpning og lukking av spalteåpningene.

Vannpotensialgradienten er drivkraften bak transpirasjon. I luft vil vannpotensialet være tilnærmet 0 dersom luften er mettet med vanndamp (100 % relativ fuktighet). En liten endring i den relative fuktigheten, vil imidlertid føre til at vannpotensialet blir negativt (se tabell x). Inne i bladet er luften i intercellulærrommene alltid tilnærmet mettet med vanndamp, på grunn av kontinuerlig fordamping fra celleveggene. Dermed vil det bli en potensialgradient som fører til en netto transport av vann gjennom spalteåpningene. Vannmolekylene møter en viss motstand i selve spalteåpningen – jo mindre åpningen er, jo vanskeligere vil det naturlig nok bli å komme ut. Rett utenfor spalteåpningene kan det også være en motstand mot transporten. Dette skyldes at vannmolekylene som fordampes ikke ”kommer seg vekk” raskt nok – vi får da dannet et grensesjikt med vannmettet luft.

Når vanntapet fra en plante skal begrenses, har den flere muligheter:

- For å begrense den kutikulære transpirasjonen kan bladenes overflateareal begrenses (barnåler, kaktus), dessuten kan overflaten gjøres mest mulig ”vanntett” med en tykk kutikula.
- For å begrense lentikulær transpirasjon må antallet lentikler i barken begrenses – en viss gassutveksling må stammen imidlertid ha.
- For å begrense stomatær transpirasjon kan planten øke motstanden mot fordampingen ved å gjøre spalteåpningene mindre, eventuelt lukke dem helt. Dessuten kan de sørge for at grensesjiktet over spalteåpningene er så tykt og stabilt som mulig. Det betyr at de på et eller annet vis må holde den vannmettede luften over spalteåpningene best mulig på plass. Det kan for eksempel gjøres ved å plassere spalteåpningene i innsenkninger på undersiden av bladet, ved å rulle bladkantene sammen, slik at spalteåpningene blir liggende i en ”hule”, ved å ha et tykt hårlag på bladene, eller lignende.

Tabell 1: Vannpotensial i luft

| Relativ luftfuktighet | Vannpotensial (Ψ) ved 20°C |
|-----------------------|-----------------------------------|
| 100 % | 0 MPa |
| 98 % | -2,8 MPa |
| 90 % | -14,2 MPa |
| 50 % | -94,4 MPa |
| 10 % | - 313,5 MPa |

Dersom planten stadig vekk må lukke spalteåpningene for å spare på vannet, kommer det i konflikt med fotosyntesens krav om å få tilført CO₂. Planter som er tilpasset å vokse på tørre steder har derfor bygningstrekk som gjør at de kan spare på vannet selv om spalteåpningene er åpne (små blad, tykk kutikula, behåring osv). Dette kalles *xeromorfe* (tørketilpassede) bygningstrekk, vi kaller slike planter for *xerofytter*. Noen tørketilpassede planter har enda flere spesialtilpassinger: De lagrer mye vann inne i plantevevet (tykke, saftige blad) og de har en spesialtilpassing som gjør det mulig for dem å stenge spalteåpningene helt om dagen når fordampingen er størst. Slike planter kalles *sukkulenter*.

Dersom planten er tilpasset å vokse i områder med svært god vanntilgang og høy luftfuktighet, vil bygningstrekkene også gjenspeile dette: Slike planter har store, tynne blad. Vanligvis er plantene også glatte, uten hår. Dette kalles *hygromorfe* bygningstrekk, vi kaller disse plantene for *hygrofytter*. (Rene vannplanter har mange trekk felles med disse, men da kaller vi dem *hydrofytter*)

De fleste plantene er en eller annen mellomting mellom disse to ytterpunktene. Slike planter kalles for *mesofytter*.

Transporten i vedvevet

Når vann fordamper fra bladet, vil cellenes og celleveggenes vanntap erstattes fra nærliggende celler, før eller siden vil noen av disse cellene ha kontakt med en av ledningsstregene og ta opp vann fra vedvevet der. Når vedvevet mister vann til omgivelsene skapes et sug, som trekker vannsøylen oppover.

For at vannsøylen ikke skal bryte må vannmolekylene ”henge sammen”. Dersom vi skal løfte et langt tau rett opp i lufta, vil tauet strekkes. (Hvor mye avhenger av hvor tungt tauet er, og hva det er laget av). Også vannsøylen i et tre strekkes når de løftes opp – det oppstår en

tensjon i dem. Tensjonen (strekket) er ekvivalent med et negativt trykk, og kan måles i MPa. Kohesjonskreftene må være sterke nok til å tåle denne tensjonen. Det er faktisk ganske store krefter vi her snakker om. Det trengs en trykkforskjell på ca. 2 MPa for å transportere vann opp til toppen av et høyt tre, vannsøylene må dermed tåle en tensjon – et sug – på minst – 2 MPa. I en trestamme kan vi faktisk måle at veden ”suges sammen” slik at stammens omkrets minker når transpirasjonen er høy!

Vannopptaket i røttene

Vannopptaket skjer primært i rothårssonen. For å komme inn til vedvevet i sentralsylindren av rota, må det passere gjennom epidermis, primærbarken og endodermis. Som tidligere nevnt kan vann transporteres både i symplast og apoplast. I rota vil imidlertid alt vann tvinges inn i symplasten, altså inn i de levende cellene, når det skal passere endodermis. Dette skyldes at fire av celleveggene i endodermiscellene er impregnert med et bånd av suberin (korkstoff) – de *kaspariske bånd*. Det betyr at vannet **må** passere cellemembraner (minst to ganger) ett eller annet sted på sin vei fra jorda inn i vedvevet. Dermed kan vi betrakte rota som et osmotisk system, med endodermis som den selektivt permeable membranen.

Dersom vann skal suges inn i sentralsylindren (og vedvevet der) ved hjelp av osmose, forutsettes det at vannpotensialet i vedvevet er lavere enn vannpotensialet utenfor endodermis er. En plante har to muligheter for å regulere vannpotensialet i sine celler: regulering av trykkpotensial og/eller regulering av osmotisk potensial.

I vedvevet transporteres løste salter, men vanligvis er konsentrasjonen av dem lav. Dermed vil det osmotiske potensialet i vedvevet bli litt, men ikke mye, negativt. Tensjonen i vannsøylene vil imidlertid ha stor betydning for trykkpotensialet i vedvevet, og vil dermed bidra til å gjøre vannpotensialet negativt. Vanlige verdier for vannpotensialet i ei rot er fra -0,5 til -1,5 MPa. I jorda er vannpotensialet naturlig nok svært avhengig av hvor mye vann jorda inneholder, og hvor sterkt dette vannet er bundet til jorda (se tabell 2). Men så lenge vannpotensialet inne i vedvevet holdes lavere enn vannpotensialet i jorda, suges vann inn!

Dette er den viktigste formen for vannopptak hos landplantene, og siden det er transpirasjonen fra bladene som, via tensjonen i vedrørens vannsøyler, er årsaken til den nødvendige senking av vannpotensiale i rotas vedvev, kaller vi det for et *passivt vannopptak*.

Tabell 2: Vannpotensialet i jord

| | |
|-----------------|---------------------------|
| Vannmettet jord | $\Psi \approx 0$ MPa |
| Feltkapasitet | $\Psi \approx - 0,03$ MPa |
| Visningsgrense | $\Psi \approx - 1,5$ MPa |

En plante vil alltid ta opp næringssalter fra jorda, og transportere dem inn i vedvevet ved hjelp av aktiv transport. Dette skjer helt uavhengig av vannopptaket, og har normalt liten betydning for dette. Under spesielle forhold kan imidlertid den aktive transporten av salter inn i vedvevet føre til at vi får en opphoping av salter her. Det kan for eksempel skje dersom det er lav eller ingen transpirasjon fra bladene, samtidig som forholdene nede i jorda er gunstige for ioneopptak. Da vil det osmotiske potensialet i vedvevet senkes betydelig, dermed senkes naturligvis også vannpotensialet. Under slike forhold vil vann suges inn i røttene på grunn av senket osmotisk potensial. Dette kaller vi et *osmotisk* eller *aktivt vannopptak*. (Aktivt, fordi det er koblet til den aktive transporten av ioner).

VANNPOTENSIAL I:

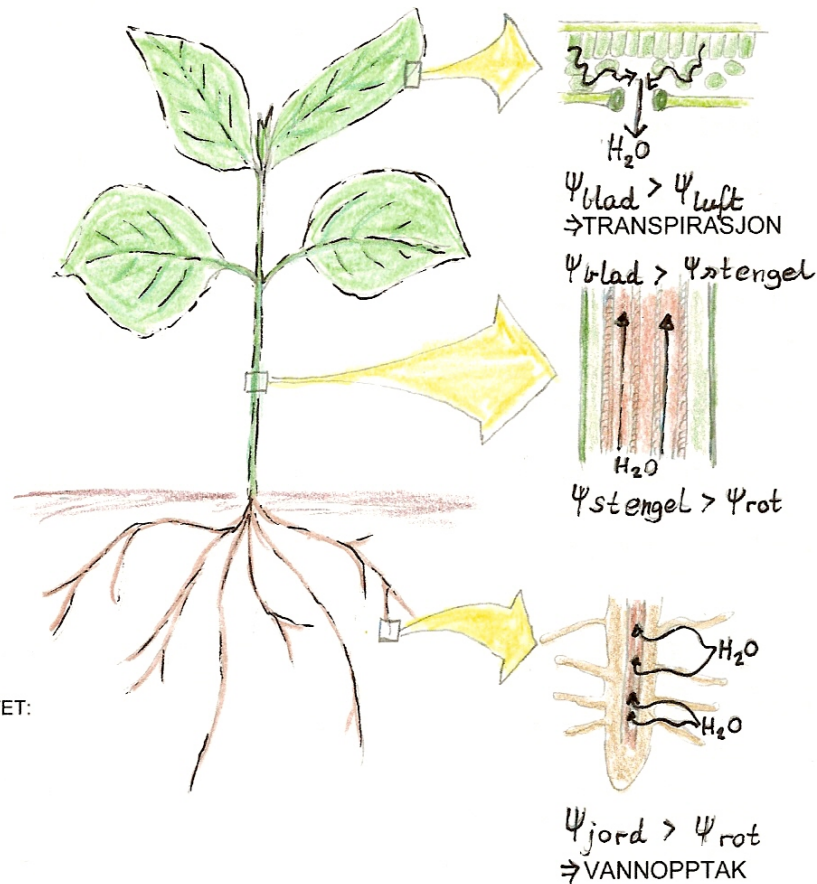
LUFT,
T: 20°C, RH: 90%:
- 14,2 MPa

BLAD:
ca. - 2 MPa

STENDEL:
ca. - 1,5 MPa

ROT:
ca. - 0,5 MPa

JORD, FELTKAPASITET:
- 0,03 MPa



Figur 18: Oversikt over vanntransporten i en plante

Rottrykk

Dersom planter tar opp vann ved hjelp av aktivt vannopptak kan det skapes et overtrykk inne i vedvevet. Dette overtrykket kan presse vann et stykke opp gjennom planten. Det er dette overtrykket vi kaller for rottrykk. Rottrykket er viktig for planter som hele eller deler av sitt liv lever under forhold der transpirasjonen fra bladene er liten, eventuelt mangler helt. For vannplanter er rottrykket den eneste drivkrafta for vanntransporten. Også for landplanter kan rottrykket være viktig. Under forhold der transpirasjonen er liten (høy luftfuktighet, lukkede spalteåpninger) kan rottrykket sikre transport av vann og salter opp gjennom planten. Vannet vil da kunne presses ut gjennom spesielle åpninger i epidermis – vannspalter eller hydatoder. Dette kaller vi *guttasjon*.

Det er sjelden målt rottrykk større enn ca 0,2MPa. Dette er alt for lavt til å presse vannet opp i toppen av høye trær. (Hos bartrærne er det for øvrig aldri målt noe rottrykk i det hele tatt). Selv om rottrykket kan bidra til vanntransporten under gitte forhold, regner vi derfor med at transpirasjonen og det passive vannopptaket er den klart viktigste mekanismen for opptak og transport av vann hos landplantene.

Eksempler på faktorer som påvirker plantenes vannhusholdning

Transpirasjonen påvirkes av temperatur, luftfuktighet, vind og direkte solinnstråling. Varm, tørr luft kombinert med kraftig vind, kan øke transpirasjonen så mye at plantene får problemer med å erstatte vanntapet selv om vanntilgangen i jorda er god.

Saltholdig jord kan være et stort problem for vannopptaket hos plantene. Dersom jordvannet har høyt saltinnhold vil vannpotensialet synke, dermed vil det bli vanskeligere for plantene å senke sitt eget vannpotensial nok til at opptaket blir effektivt. Halofytter – saltplanter – kompenserer ved å øke saltinnholdet i sine egne celler. Slike planter har betydelig lavere vannpotensial både i cellene og i vedvevet enn andre planter, dermed er de i stand til å opprettholde en vannpotensialgradient som gjør det mulig å ta opp vann fra saltholdig jord. Salturt (som her i Norge er den høyere planten som kan vokse lengst ut i fjæresonen) er et godt eksempel på en slik plante.

Frost vil naturligvis hindre vannopptaket dersom jordvannet fryser. Men for flerårige planter har frosten også en annen alvorlig effekt: Dersom vannet i vedvevet fryser, vil det lett kunne dannes luftbobler som bryter de sammenhengende vannsøylene, og dermed hindrer vanntransporten. I løvtrær dannes det relativt ofte slike luftbobler i de store vedrørene, vanntransporten skjer derfor primært i den nydannede veden. I bartrær, som har bare trakeider, brukes hele stammen til vanntransporten. Dette kan skyldes flere ting:

- Luftbobler dannes ikke like lett i de relativt trange trakeidene
- Dersom luftbobler dannes, kan linseporene mellom trakeidene ”stenge” luftboblen inne i en celle – vannet kan likevel danne sammenhengende transportbaner rundt den stengte cellen.
- Det ser ut til at bartrær, i større grad enn lauvtrær, kan få eventuelle luftbobler til å løse seg opp i vannsøylen og forsvinne. Mekanismen bak dette fenomenet er ikke klarlagt.

Fotosyntese

I fotosyntesen bruker plantene lysenergi for å omdanne de uorganiske, relativt energifattige stoffene karbondioksid (CO_2) og vann (H_2O) til energirike, organiske forbindelser som for eksempel stivelse. Samtidig dannes oksygen, som et avfallsprodukt.

De første fotosyntetiserende organismene - cyanobakterier - oppsto for om lag 3,5 milliarder år siden. To kjemiske forbindelser var sentrale i denne prosessen: Pigmentet klorofyll a, og enzymet Rubisco. Klorofyll a gjorde det mulig å ”fange” lysenergi, mens Rubisco gjorde det mulig å ”fange” CO_2 . Begge disse forbindelsene er fremdeles like sentrale i fotosyntesen.

Fotosyntesen førte til en radikal endring av livsbetingelsene på jorda: For det første ble organisk næring tilgjengelig i store mengder, noe som var udelt positivt for alt liv. Men i tillegg ble det også dannet store mengder oksygen, et stoff som er særdeles farlig for levende organismer fordi det er så reaktivt. De organismene som overlevde - og dermed dannet grunnlaget for den videre evolusjon fram til dagens situasjon - måtte enten lære å forsvare seg mot oksygenets skadevirkninger, eller stikke seg vekk i "avkroker" uten oksygen. Som vi vet har de fleste levende organismene i dag tilpasset seg oksygenet - de har til og med lært å utnytte det til sin egen fordel slik at de ikke lenger kan greie seg uten! Fotosyntesen danner

dermed grunnlaget for hele vår eksistens - vi er avhengige av både maten og oksygenet som produseres.

En eller annen gang i livets evolusjon har fotosyntetiserende cyanobakterier inngått i en tett symbiose med eukaryote celler - altså celler med cellekjerne. Det er disse cyanobakteriene vi i dag finner igjen som kloroplaster i plantecellene. Kloroplastene har beholdt cyanobakterienes evne til å drive fotosyntese, men i dag er de ikke lenger i stand til å overleve utenfor cellen de er en del av. Kloroplastens bygning er godt beskrevet i lærebøkene.

Vi deler fotosyntesen inn i to ulike faser:

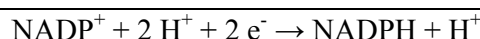
- Den lysavhengige fasen (light-dependent reactions), som er bundet til kloroplastenes thylakoidmembran.
- Den lysuavhengige fasen (light-independent reactions), som skjer i stroma.

Lysavhengig fase

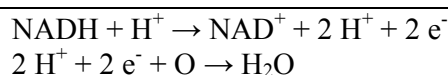
I den lysavhengige fasen omdannes lysenergi til kjemisk bundet energi i form av de energirike forbindelsene ATP og NADPH + H⁺. Kort forklart skjer dette ved at vann spaltes til elektroner, protoner og oksygen:



Oksyngengassen skilles ut som avfallsstoff, mens elektronene sendes inn i en elektrontransportkjede der endepunktet, den endelige elektronakseptoren, er NADP⁺:



Legg merke til at dette er det stikk motsatte av det som skjer i elektrontransporten i mitokondriene under respirasjonen. Her vil utgangspunktet for elektronene være NADH (eller FADH) og den endelige elektronakseptoren vil være oksygen (som omdannes til vann):



I mitokondriene er denne elektrontransporten mulig fordi elektronene i NADH er energirike. De vandrer derfor "nedstrøms" - mot et stadig lavere energinivå. I fotosyntesen må elektronene vandre "motstrøms" - fra et lavt energinivå i H₂O til et høyt energinivå i NADPH. For å greie det må de tilføres energi, de må "sparkes oppover". Her er det lyset kommer inn - det er lysenergien som gir elektronene de nødvendige "sparkene". Lysenergien fanges inn i lysfellene (light-harvesting complex) i fotosystem I og II. Hele prosessen er i detalj forklart i Campbell & Reece.

Legg merke til at elektrontransportkjedene er bundet til det indre membransystemet både i mitokondrier og kloroplaster. Dette skyldes rett og slett at de kjemiske forbindelsene som skal transportere elektronene må ligge i et ordnet system, slik at elektronene lett kan "hoppe" fra et stoff til et annet. Også når det gjelder den kjemiske struktur av de forbindelsene som inngår i elektrontransporten er det mange likhetstrekk mellom mitokondrier og kloroplaster, mellom anna er cytokrom-molekyler sentrale begge steder.

I respirasjonen i mitokondriene benyttes energien som frigjøres når elektronene vandrer fra NADH til oksygen til å danne ATP. Akkurat det samme skjer i kloroplastene under

fotosyntesen: De energirike elektronene som ”sparkes” ut fra fotosystem II overføres til fotosystem I samtidig som det meste av energien frigjøres. Denne frigjorte energien er hovedutgangspunktet for ATP-dannelsen. Mekanismen for ATP-dannelse er også den samme i mitokondrier og kloroplaster: Den frigjorte energien fra elektrontransportkjeden benyttes til å drive en protonpumpe som skaper en protongradient (H^+ -gradient). Den potensielle energien som ligger i denne gradienten kan deretter benyttes til å danne ATP fra ADP og uorganisk fosfat. Også her henviser jeg til Campbell & Reece for nærmere detaljer!

Resultatet av de lysavhengige reaksjonene er at planten omdanner lysenergi til kjemisk bundet energi i form av de energirike forbindelsene ATP og NADPH + H^+ . Dette er imidlertid ustabile forbindelser som er totalt uegnet som energilager. En videre ”bearbeiding” er derfor nødvendig, dette skjer i de lysuavhengige reaksjonene i stroma: Calvinsyklus.

Lysuavhengig fase - Calvinsyklus

Calvinsyklus starter med at CO_2 bindes til en 5-karbonforbindelse som heter ribulose-bi-fosfat (RuBP). Det er her Rubisco kommer inn i bildet. Dette enzymet katalyserer reaksjonen mellom CO_2 og RuBP). (Navnet Rubisco er en litt popularisert forkorting av det vitenskapelige navnet på enzymet: Ribulose-bi-fosfat-karboksyklase). Det hevdes at Rubisco er verdens vanligste enzym, kanskje også verdens vanligste protein. Jeg stiller meg kanskje litt tvilende til det, men det finnes i hvert fall i store mengder i alle fotosyntetiserende planter!

Når CO_2 bindes til RuBP dannes en forbindelse med totalt 6 karbonatomer, denne er imidlertid svært ustabil og spaltes umiddelbart i to trekarbonforbindelser. Ved hjelp av energi fra ATP og hydrogen fra NADPH + H^+ , reduseres disse trekarbonforbindelsene til molekyler glyseraldehydfosfat (G3P) – en forbindelse som dere kanskje gjenkjenner fra glykolysen, altså den første del av nedbrytingen av glukose.

Herfra er det flere ulike veier videre for G3P-molekylene. De fleste av dem vil benyttes til å regenerere RuBP, slik at syklusen kan fortsette og nye CO_2 -molekyler bindes. Men overskuddet kan forlate syklusen, og brukes som utgangspunkt for produksjonen av andre organiske forbindelser. De viktigste alternativene er:

- I kloroplastens stroma kan 2 G3P kobles sammen til glukose-1-P (en reversering av reaksjonene i første del av glykolysen), som igjen benyttes til å bygge opp stivelse.
- En god del av G3P-molekylene vil forlate kloroplastene, og ”bearbeides” videre i cellens cytoplasma. Hva som da skjer avhenger av cellenes behov:
 - G3P kan omdannes til glukose-1-fosfat, og videre til stivelse, som i kloroplasten
 - G3P kan gå rett inn i glykolysen, der den omdannes til acetyl-CoA som kan brytes videre ned i mitokondriene og frigjøre energi i form av ATP
 - Glukose-1-fosfat kan omdannes til andre sukkerarter, for eksempel sukrose som er det stoffet de fleste plantene benytter til transport av organisk materiale.
 - Glukose-1-fosfat kan også benyttes som et utgangspunkt for å danne cellulose til celleveggen
 - G3P-molekylene kan også inngå i en rekke andre reaksjoner i cellene, og danne utgangspunkt for fettstoffer, aminosyrer (under forutsetning av at nitrogen er tilgjengelig), stoffer til celleveggens matriks osv.

Også når det gjelder Calvinsyklus henviser jeg til Campbell & Reece for en mer detaljert beskrivelse.

Fotorespirasjon

Enzymet Rubisco ble utviklet under forhold der atmosfæren var nesten fri for oksygen, samtidig som det sannsynligvis var relativt god tilgang på CO₂. Rubisco er fremdeles enerådende – plantene **må** bruke dette enzymet for å greie å binde CO₂ i Calvinsyklus. Men forholdene enzymet skal fungere i er radikalt forandret. I dag er oksygeninnholdet i atmosfæren høyt, samtidig som karbondioksidinnholdet er relativt lavt. Dette er problematisk for plantene, Rubisco kan nemlig ”ta feil”, slik at oksygen bindes til RuBP! (Enzymet er ikke substrat-spesifikt. Riktignok foretrekkes binding av CO₂, men binding av oksygen er mulig. Og jo større konsentrasjonsforskjellen mellom de to stoffene er, jo oftere vil Rubisco ”ta feil”).

Bindingen av oksygen til RuBP fører til at molekylet spaltes til en trekarbonforbindelse (som kan gå videre i Calvinsyklus som normalt) og en tokarbonforbindelse (vi har jo ikke fått tilført noe ekstra karbon!). Tokarbonforbindelsen kan ikke gå videre i Calvinsyklus, i stedet tas den ut av kloroplastene og bearbeides videre i peroksisomer og mitokondrier. Denne prosessen fører til at CO₂ frigjøres – plantene ”mister” med andre ord stoffer som skulle vært brukt til å bygge opp organisk materiale i Calvinsyklus. Dessuten forbrukes ATP, og selv om nedbrytingen frigjør energi er det ikke mulig for cellene å binde noe av denne energien i ny ATP. Hele prosessen er med andre ord et rent tapsprosjekt for plantene!

Siden denne prosessen bryter ned organiske stoffer ved hjelp av oksygen, kaller vi den en respirasjonsprosess. Og siden den er koblet direkte til fotosyntesen, som kun foregår i lys, kaller vi denne formen for respirasjon **fotorespirasjon**. Det er viktig å skille mellom fotorespirasjon, som altså foregår kun i lys og som ikke gir noe energiutbytte i form av ATP, og den ”normale” respirasjonsprosessen som både planter og dyr er avhengig av!

(Det er en utbredt misforståelse at planter har kun fotosyntese om dagen, mens respirasjonen foregår bare om natten. Dette er feil! Respirasjonen foregår kontinuerlig i alle levende celler – døgnet rundt. Cellene er nemlig avhengig av kontinuerlig tilførsel av ATP for å fungere, det gjelder også plantecellene. Den ATP som produseres i fotosyntesens lysavhengige fase er stort sett forbeholdt Calvinsyklus – andre energikrevende reaksjoner i cellen avhenger av ATP-produksjonen i mitokondriene. Respirasjonen i planten skjer med andre ord både om dagen og om natten.)

Fotorespirasjonen fører til at plantene taper opp til 30 % av alt karbonet som bindes i fotosyntesen. Det er mulig at prosessen kan ha en viss positiv effekt for planten – enkelte forskere mener for eksempel at dette kan være en måte planten bruker for å beskytte seg mot de skadelige effektene av for høye oksygenkonsentrasjoner. Uansett er det en kostbar beskyttelse – det er derfor ikke så rart at naturlig seleksjon har ført til at en del planter har funnet mekanismer som gjør det mulig for dem å unngå problemet!

C4-planter

Fotorespirasjonen er størst i områder med høy lysintensitet (intens fotosyntese og stort CO₂-forbruk), og høy temperatur (fotorespirasjonen vil, på samme måte som andre kjemiske reaksjoner, gå raskere med økende temperatur). Det er derfor ikke overraskende at det er i tropiske og subtropiske områder vi finner de fleste eksempler på planter som kan unngå fotorespirasjon. Vi kaller disse plantene for **C4-planter**. Videre vil problemet forsterkes dersom plantene vokser i tette bestander, der konkurransen om CO₂ er intens, for eksempel i tett, høyt gress. Dermed er det heller ikke overraskende at ulike gress- og kornarter er godt representert blant C4-plantene.

Clouet for å unngå fotorespirasjon er å sørge for at Rubisco hele tiden får god tilgang på CO₂, samtidig som det beskyttes mot alt for stor oksygenpåvirkning. C4-plantene løser dette ved å bruke et annet enzym til den første fikseringen av CO₂. Dette enzymet binder CO₂ til fosfoenol-pyruvatesyre (PEP) – en 3-karbonforbindelse. Dermed dannes 4-karbonforbindelsen oksal-eddiksyre. Enzymet – **PEP-karboksylase** – er uhyre effektivt, og kan katalysere bindingen av CO₂ selv ved svært lave CO₂-konsentrasjoner. Dessuten er det substratspesifikt, det er med andre ord ingen fare for at dette enzymet skal binde oksygen eller lignende. Men den endelige bindingen må likevel skje i Calvinsyklus, ved hjelp av Rubisco. I C4-plantene har ulike celler i bladet spesialisert seg, slik at de tar seg av ulike deler av denne prosessen: De fleste cellene i bladet (mesofyll-cellene) har ”normale” kloroplaster, men rundt ledningsstrengene finnes det ett eller to lag med tykkveggede celler (slireceller, ”bundle sheath cells”). Disse cellene har store kloroplaster som ofte mangler en tydelig granastuktur, derimot har de ofte store stivelseskorn. Det er en arbeidsdeling mellom disse cellene i fotosyntesen: I mesofyllcellene fikseres CO₂, ved hjelp av PEP-karboksylase. Oksal-eddiksyren som da dannes, omdannes raskt til eplesyre eller andre 4-karbonforbindelser. Disse transporteres så inn i slirecellene, der CO₂ spaltes av. Trekarbonforbindelsen som blir igjen, transporteres på nytt tilbake til mesofyllcellene, og tilbakedannes til fosfoenolpyruvatesyre som kan binde til seg nye CO₂-molekyler. Hele denne rundgangen sørger for å ”mate” slirecellene med CO₂. I slirecellenes kloroplaster skjer den ”normale” Calvinsyklusen, der Rubisco er enerådende. Men på grunn av den kontinuerlige innmatningen av CO₂, kombinert med at den lysavhengige reaksjonen er lite aktiv i disse kloroplastene (dermed også oksygenproduksjonen), er det lite sannsynlig at Rubisco tar feil. Dermed unngås problemet med fotorespirasjon.

Navnet C4-planter, eller planter med C4-metabolisme, kommer av at de første forbindelsene som dannes etter karbondioksydbindingen har 4 karbonatomer. I ”vanlige” planter, der Rubisco står for bindingen, består de første forbindelsene som dannes av 3 karbonatomer. Derfor kaller vi slike planter for C3-planter, eller planter med C3-metabolisme.

C4-plantene kjennetegnes av at de har svært høy stoffproduksjon i forhold til C3-planter. Noen av de mest produktive jordbruksplantene våre – mais og sukkerrør – er C4-planter. Dessuten tåler C4-plantene også tørkestress ganske bra, den effektive CO₂-fikseringen gjør at de kan stenge spalteåpningene nesten helt igjen, og likevel greie å skaffe nok CO₂.

Siden karbondioksydbindingen blir langt mer effektiv når PEP-karboksylase benyttes, kan det virke merkelig at ikke alle planter benytter denne mekanismen. De aller fleste artene holder seg til den gode, gamle Calvinsyklusen og ser ut til å trives bra med den! En forklaring kan være at omveien om PEP-karboksylase er temmelig kostbar. C4-plantene må bruke to ekstra ATP-molekyler for hvert CO₂-molekyl som fikseres, i tillegg til det som må brukes for å drive Calvinsyklus.

CAM-planter

Det finnes en annen plantegruppe som binder CO₂ ved hjelp av PEP-karboksylase, på samme måte som C4-plantene. Men for disse plantene er formålet å spare vann! Det er sukkulentene, for eksempel kaktus og mange andre ørkenplanter. Her i Norge er bergknapp-artene det beste eksemplet. Fenomenet ble først beskrevet for arter av bergknapp-familien (Crassulaceae), og ble derfor kalt Crassulaceae Acid Metabolism – derav navnet CAM-planter! I disse plantene skjer CO₂-fiksering ved hjelp av PEP-karboksylase om natta! Det betyr naturligvis at spalteåpningene må holdes åpne om natta, men siden transpirasjonen normalt er mye mindre

om natta enn om dagen er dette en fordel for disse tørketilpassa artene. Oksaleddiksyren som dannes omdannes raskt til epletsyre, som lagres i vakuolen. I løpet av natta dannes det store mengder epletsyre – bladene av for eksempel bitterbergknapp vil derfor være tydelig surere om morgenen enn om kvelden. Om dagen, når faren for å miste vann gjennom spalteåpningene er størst, kan CAM-plantene trygt holde sine spalteåpninger lukket. Inne i cellene kan epletsyren nå spalte av CO₂, og slik sikre at Rubisco hele tiden får tilført nok til å drive Calvinsyklus!

CAM-plantene kjennetegnes av at de har relativt lav stoffproduksjon, men ekstremt effektiv vannhusholdning. De trenger med andre ord mye mindre vann for å produsere en gitt stoffmengde.

Faktorer som påvirker fotosyntesen

Plantenes fotosyntese påvirkes av en lang rekke ulike faktorer. Noen av de viktigste er lys, CO₂, vann og temperatur. Dette avsnittet omhandler primært disse fire faktorene. Men vi må ikke glemme at mange andre faktorer, for eksempel mineralnæring, forurensing, parasitter og plantesykdommer, også kan ha stor betydning.

Generelt kan vi si at fotosynteseaktiviteten i en plante til en hver tid vil være begrenset av den faktor som er til stede i minst mengde. Dersom det for eksempel er helt mørkt, vil lyset være den begrensende faktoren. Er det kaldt kan temperaturen være den begrensende faktoren, og da hjelper det ikke om planten får mer enn nok lys. Generelt kan vi også si at for lite og for mye aldri er av det gode – ved svært høye nivåer vil enhver faktor virke hemmende eller skadelig, slik at fotosyntesen avtar.

Fotosynteseaktiviteten måles vanligvis ved å måle plantens forbruk (opptak) av karbondioksid, eventuelt produksjon (utskilling) av oksygen. Men dersom vi måler opptaket av CO₂ i et blad vil dette være netto opptak, fordi respirasjonen i plantecellene hele tiden skiller ut CO₂. Denne respirasjonen pågår med noenlunde jevn hastighet både i lys og i mørke, og vi kan finne ut hvor stor den er ved å måle hvor mye CO₂ som skilles ut når bladet eller planten står helt mørkt. (Altså når det ikke er noen fotosyntese). Ut fra dette kan vi da skille mellom **brutto fotosyntese (reell fotosyntese)**, som er summen av CO₂-opptak målt i lys og CO₂-utskilling målt i mørke, og **netto fotosyntese**, som er differansen mellom brutto fotosyntese og respirasjon.

(Fotorespirasjonen vil ha stor betydning for netto fotosyntese. Men fotorespirasjon er så nært knyttet opp mot fotosyntesen at vi vanligvis ikke skiller ut den som en egen faktor).

Under relativt gode forhold vil fotosyntesen være 10 – 20 ganger større enn respirasjonen.

Lys

At lys er viktig for fotosyntesen er vel nærmest en selvfølge. To aspekter ved lyset er sentrale: *Lyskvalitet og lysintensitet.*

Lyskvalitet

Lyskvalitet er et mål på spektralfordelingen i det lyset som treffer planten. Lyskvalitetens betydning for fotosyntesen kommer tydelig til uttrykk dersom vi måler fotosynteseaktiviteten ved ulike bølgelengder. Det er da tydelig at aktiviteten er høyest dersom planten får rødt lys eller blått lys, lavest dersom planten får grønt lys. En slik framstilling av

fotosynteseaktiviteten i forhold til lysets bølgelengde kalles fotosyntesens aksjonsspekter. (Se figur 10.8 i Campbell). Sammenligner vi aksjonsspekteret med fotosyntesepigmentenes absorpsjon av de ulike bølgelengdene (absorpsjonsspekteret – se fig 10.8), ser vi at fotosynteseaktiviteten – ikke overraskende – er størst i de deler av spekteret som utnyttes av klorofyll og hjelpepigmentene i kloroplastenes lysfeller.

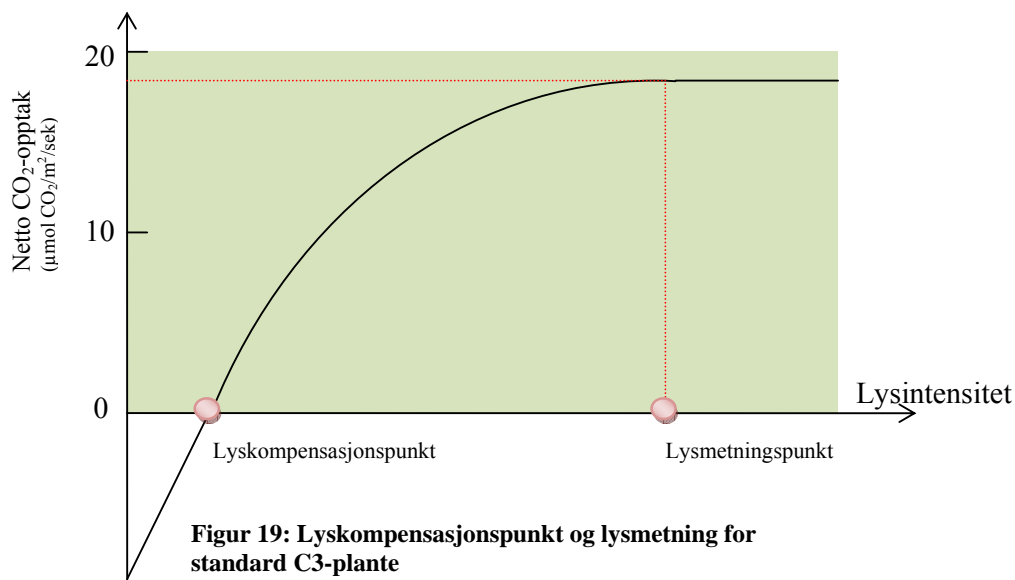
I praksis betyr dette at det er viktig for plantene at lyset som treffer dem inneholder tilstrekkelige mengder av de bølgelengdene som faktisk kan utnyttes i fotosyntesens lysavhengige reaksjon. I vanlig dagslys er ikke dette noe problem, lyset fra sola har i utgangspunktet en relativt jevn fordeling mellom de ulike bølgelengdene. Men dersom lyset er filtrert gjennom annen vegetasjon, for eksempel gjennom lauvverket i en tett skog, vil mye av det røde og det blå lyset ”stanses” i bladenes kloroplaster. Det lyset som kommer ned til skogbunnen vil derfor bestå av relativt mye grønt lys (som ikke brukes), relativt lite rødt og blått lys. Selv om det for våre øyne kan virke ganske lyst også inne i skogen, er det for mange planter alt for dårlig lyskvalitet til at de kan greie seg.

Også innendørs belysning kan ha dårlig lyskvalitet for plantene. Det er derfor det selges spesialbelysning for drivhus og vekstbenker. For vanlige pottedplanter skal det ikke være nødvendig, spesielt ikke dersom de er plassert i et vindu. Men det kan jo være greit å være klar over at et rom som virker lyst og innbydende for oss ikke nødvendigvis er like godt egnet for plantene!

Lysintensitet

Under forutsetning av at lyskvaliteten er brukbar, vil fotosynteseaktiviteten være avhengig av lysintensiteten.

Lysintensiteten er et mål på energiinnholdet i lyset som treffer planten. En kan benytte ulike måleenheter for å betegne lysintensiteten, for eksempel W/m^2 . Den maksimale lysintensiteten en skyfri sommerdag i Norge ligger på rundt $1000 W/m^2$. I plantefysiologien kan det være hensiktsmessig å måle lysintensiteten i hvor mange μmol fotoner som treffer en flate per sekund, siden det er fotonene som er drivkrafta i den lysavhengige delen av fotosyntesen. (Den aller vanligste måleenheten er lux, men dette er en måleenhet som er knyttet opp mot menneskeøyets lysfølsomhet, og vi er mest følsomme for gult lys. Siden plantenes fotosyntese utnytter de ulike bølgelengdene av lyset på en helt annen måte enn vårt øye, kan denne måleenheten være svært misvisende! Men det samme kan for så vidt sies også om de andre måleenhetene, siden heller ikke de gjenspeiler fotosyntesens krav til lyskvalitet).

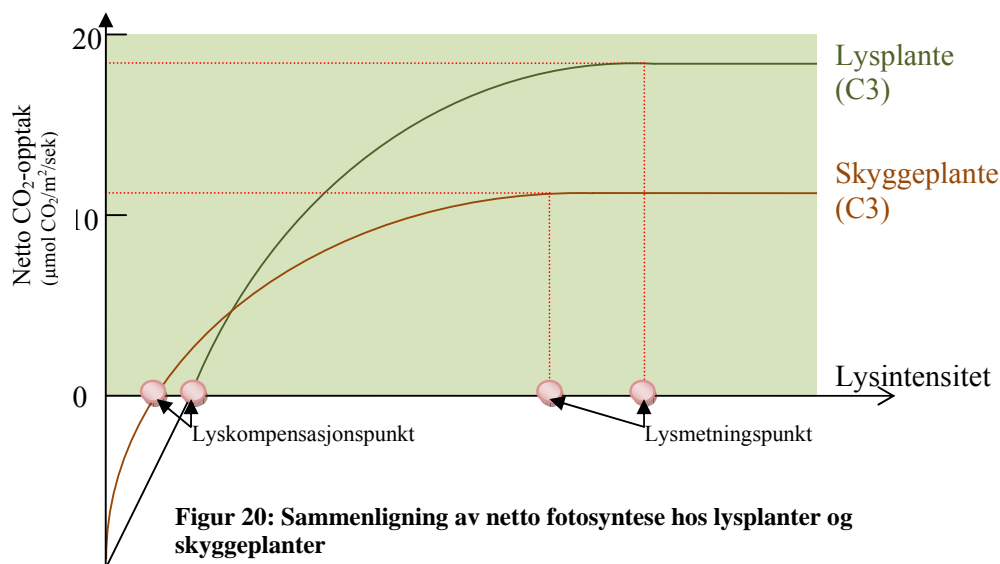


Figur 19: Lyskompensasjonspunkt og lysmetning for standard C3-plante

Ved lave lysintensiteter vil lyset ofte være den begrensende faktoren for fotosyntesen. Fotosynteseaktiviteten vil da øke proporsjonalt med økende lysintensitet. Ved svært lave lysintensiteter dominerer respirasjonen over fotosyntesen, slik at vi får et negativt opptak (=utskilling!) av CO₂. Ved en bestemt lysintensitet vil imidlertid fotosynteseaktiviteten være nøyaktig like stor som respirasjonen, men motsatt rettet. CO₂-opptaket vil da være 0 (og netto fotosyntese er 0). Denne lysintensiteten kalles for **lys-kompensasjonspunktet**. Planten produserer da nøyaktig like mye som den forbruker. Det vil med andre ord ikke være noe overskudd som kan brukes til vekst og differensiering av nye plantedeler.

Økes lysintensiteten ut over lys-kompensasjonspunktet, vil fotosyntesen begynne å dominere over respirasjonen. Fotosyntesen vil øke med økende lysintensitet inntil en annen faktor blir begrensende. Vi kan framstille dette med en kurve som vist i figur 19. Som figuren viser, vil kurven ved en viss lysintensitet flate ut, planten har da nådd sitt **lysmetningspunkt**. Den begrensende faktoren for fotosyntesen kan da være for eksempel antall kloroplaster i bladene eller CO₂-tilgangen.

Plantene vil naturligvis tilpasse seg sitt naturlige vokseområde, også når det gjelder lystilgang. Noen arter er tilpasset å vokse i lite lys, for eksempel gaukesyre som vokser i relativt tett skog. Slike planter kaller vi skyggeplanter. Typisk for skyggeplantene er at de har relativt tynne blad, med bare ett lag korte palisade-celler. Lyset som treffer de tynne bladene vil lett nå inn til kloroplastene i palisadevevet, og kan dermed utnyttes effektivt. Planten vil raskt nå sitt lyskompensasjonspunkt (vanligvis ved en lysintensitet på om lag 20 μmol/m²/sek), både fordi det lyset som treffer planten utnyttes godt og fordi planten har relativt lav respirasjonshastighet. Dermed kan skyggeplanten overleve på steder der andre planter ville ha "sultet i hjel". Men skyggeplantene vil også raskt nå sitt lysmetningspunkt, og maksimal netto fotosyntese vil dermed ikke være særlig høy. De er med andre ord ikke særlig produktive. Andre arter er tilpasset mye lys. Slike lysplanter har ofte tykkere blad med kraftigere utviklet palisadevev, gjerne også tykkere kutikula for å beskytte seg mot for stor fordamping av vann. De kan utnytte langt større lysmengder enn skyggeplantene, og har en mye høyere produksjon. Men de har også et høyere lyskompensasjonspunkt (ofte om lag 80 μmol/m²/sek), og vil dermed ikke overleve på skyggeplantenes voksesteder. Figur 20 viser forholdet mellom en typisk skyggeplante og en typisk lysplante. Begge er imidlertid C3-planter! C4-planterne, som er vanlige i svært solrike områder, har en kurve som ikke flater ut i det hele tatt ved normale lysintensiteter. De har med andre ord ikke noe lysmetningspunkt.



Forskjellene mellom lysplanter og skyggeplanter er genetisk bestemt. Innen en og samme plante kan det imidlertid også være stor forskjell på hvor mye lys som treffer de enkelte bladene. Bladene i toppen av et tre vil for eksempel motta mye mer sollys enn de bladene som vokser inne ved stammen nederst på treet. Bladene kan tilpasse seg dette, og utvikle seg til skyggeblad eller lysblad, avhengig av lystilgangen.

CO₂

Karbondioksidinnholdet i atmosfæren er, til tross for våre utslipp, svært lavt (ca 380 ppm, eller 0,038 %) Det kan dessuten være relativt store lokale svingninger. Tett ved jordoverflata vil konsentrasjonen ofte være vesentlig større enn lenger oppe i vegetasjonen, fordi CO₂ frigjøres ved respirasjonen hos mikroorganismer og små dyr i jordsmonnet. I en plantebestand kan konsentrasjonen svinge ganske mye gjennom døgnet, særlig dersom det er vindstille. Under naturlige forhold er CO₂-konsentrasjonen ofte den begrensende faktoren for fotosyntesen. Kunstig økning av CO₂-konsentrasjonen opp til 1000 – 1500 ppm kan øke netto fotosyntese 2 – 3 ganger. I praksis gjøres dette ofte i veksthus.

Synker CO₂-konsentrasjonen i lufta ned mot 40 – 50 ppm, vil det hos C3-plantene være balanse mellom fotosyntese og fotorespirasjon (netto fotosyntese er 0). Plantene klarer med andre ord ikke å utnytte lavere CO₂-konsentrasjoner. Vi sier at **CO₂-kompensasjonspunktet** for C3-planter er 40 – 50 ppm. C4-plantene, som unngår fotorespirasjon gjennom sin C4-metabolisme, har et langt lavere CO₂-kompensasjonspunkt (0 – 5 ppm). Disse plantene vil med andre ord ha netto fotosyntese selv ved ekstremt lave CO₂-konsentrasjoner.

Vann

Under 1 % av det vannet som planten tar opp brukes i selve fotosyntesen. Likevel er vanntilgangen svært viktig for plantens stoffproduksjon. Dette skyldes at spalteåpningene må holdes åpne for at CO₂ skal kunne diffundere inn i bladet. Opptaket av CO₂ til fotosyntesen skjer nemlig utelukkende gjennom spalteåpningene. Dermed kan det oppstå et konkurranseforhold mellom plantens behov for CO₂-opptak og dens behov for å spare på vann.

Drivkrafta for CO₂-opptaket er normalt langt mindre enn drivkrafta for fordamping av vann. For å spare på vannet, men samtidig ha et tilstrekkelig CO₂-opptak, kan plantene regulere hvor stor åpningen mellom lukkecellene skal være. Siden C4-plantene utnytter CO₂ så effektivt, kan de tillate seg å ha en mindre åpning enn C3-plantene. Dermed kan de faktisk, til tross for stor produksjon, spare på vannet. Vi sier at C4-plantene har en bedre vannøkonomi enn C3-plantene, det vil si et lavere vannforbruk per enhet tørrstoff som produseres. Under gode produksjonsforhold er dessuten C4-plantenes stoffproduksjon omtrent det dobbelte av C3-plantenes.

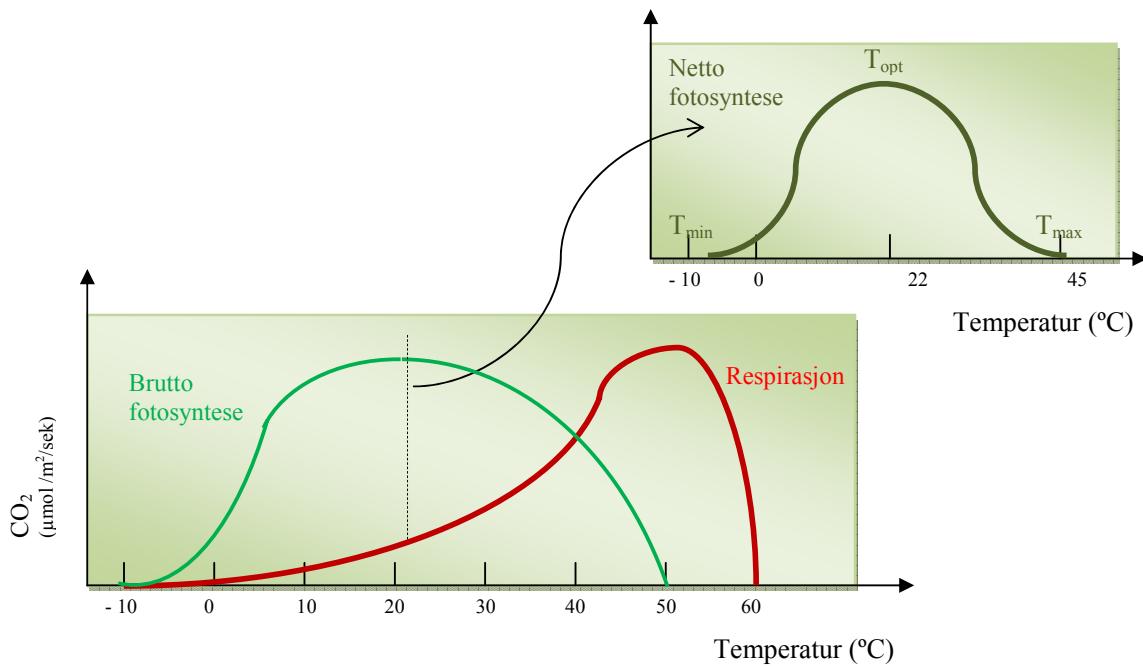
Ulike tørketilpassinger kan også ha stor betydning for en plantes vannøkonomi. Best i klassen i så måte er CAM-plantene (sukkulenter), som kan holde spalteåpningene helt lukket om dagen fordi de har lagret CO₂ i form av epletsyre gjennom natta. Men til gjengjeld har CAM-plantene relativt lav stoffproduksjon – de vokser seint.

Følgende tall viser vannforbruk i liter per kilo tørrstoff som er produsert:

| | |
|--------------|-----------|
| C3-planter: | 400 – 800 |
| C4-planter: | 200 – 350 |
| CAM-planter: | 50 – 100 |

Temperatur

Ved tilstrekkelig lys og CO₂-tilgang, vil plantenes fotosyntese følge en optimumskurve med hensyn til temperaturen. Det vil si at vi finner en minimumstemperatur, en optimaltemperatur og en maksimumstemperatur. Den netto fotosyntesen vi måler er resultatet av fotosynteseaktiviteten, minus effekten av respirasjon og fotorespirasjon. Begge respirasjonsprosessene vil, på samme måte som andre biokjemiske reaksjoner, øke med økende temperatur. Spesielt fotorespirasjonen øker raskt ved stigende temperatur! Også brutto fotosyntese påvirkes av temperaturen, men på en litt annen måte siden fotosyntesen er en fotokjemisk prosess. I et bestemt temperaturområde vil differansen mellom brutto fotosyntese og respirasjonsprosessene være størst, dette området er da det optimale temperaturområde for fotosyntesen. Dette er forsøkt framstilt i figur 21.



Figur 21: Temperaturens effekt på fotosyntesen

Ulike arter vil naturligvis være tilpasset sine naturlige vokseområder også når det gjelder temperaturkrav. Hos bartrær er det målt netto fotosyntese ved temperaturer under 5 kuldegrader, tropiske arter har vanligvis en minimumstemperatur på om lag 5 varmegrader. Maksimumstemperaturen er sjelden over 50 grader (vanligvis 40 – 45 grader for planter fra tempererte strøk), men det finnes enkelte unntak. (For eksempel blågrønnbakterier som lever i varme kilder).

C3-planter fra tempererte områder vil vanligvis ha et optimalt temperaturområde mellom 10 – 20 og 25 – 30 grader. Men arktiske lav og moser kan ha et temperaturoptimum helt ned på 5 grader. C4-plantene, som mangler fotorespirasjon, har et temperaturoptimum ved 30 – 40 grader.

Mineralnæring

Hvorfor må plantene ha tilgang på mineraler?

Gjennom fotosyntesen skaffer planten seg organiske byggesteiner i form av karbohydrater. Disse inneholder karbon (fra CO₂), oksygen (fra CO₂) og hydrogen (fra H₂O). Mange av de organiske molekylene i levende organismer inneholder imidlertid andre grunnstoffer. Slike stoffer finnes i jorda i form av mineraler.

Mineraler har ulike funksjoner i en plante. De viktigste er:

- Oppbygging av aminosyrer og proteiner:
nitrogen og svovel
- Oppbygging av nukleinsyrer (DNA og RNA):
nitrogen, svovel og fosfor
- Oppbygging av funksjonelle enzymer (kofaktorer, prostetiske grupper m.m.):
jern, mangan, magnesium, kobber, sink, molybden m.fl.
- Oppbygging av klorofyll:
jern, magnesium m. fl.
- Oppbygging av cellevegger:
kalsium (eventuelt også silisium hos sneller og noen grasarter)
- Normal membranfunksjon:
kalsium, kalium
- Energiomsetning:
fosfor, magnesium klor m. fl.
- Kontroll av osmotisk potensial:
kalium m. fl.

Makronæringsstoffer

Makronæringsstoffer defineres som mineraler som trengs i konsentrasjoner over 1000 mg/kg plantemateriale. Tabell 3 gir en oversikt over hvilke mineraler som defineres som makronæringsstoffer, og i hvilken form de blir tatt opp.

Tabell 3: Oversikt over makronæringsstoffer, og deres opptaksform

| Mineral | Opptaksform |
|----------------|---|
| Nitrogen (N) | NO ₃ ⁻ (NH ₄ ⁺) |
| Svovel (S) | SO ₄ ²⁻ |
| Fosfor (P) | H ₂ PO ₄ ⁻ (HPO ₄ ²⁻) |
| Kalium (K) | K ⁺ |
| Kalsium (Ca) | Ca ²⁺ |
| Magnesium (Mg) | Mg ⁺ |

Mikronæringsstoffer

Mikronæringsstoffer defineres som mineraler som trengs i konsentrasjoner under 100mg/kg plantemateriale. Tabell 4 gir en oversikt over hvilke mineraler som defineres som makronæringsstoffer, og i hvilken form de blir tatt opp.

Tabell 4: Oversikt over mikronæringsstoffer og deres opptaksform

| Mineral | Opptaksform | Essensiell for: |
|---------------|--------------------------------------|-------------------------------------|
| Jern (Fe) | Fe ²⁺ (Fe ³⁺) | Alle |
| Mangan (Mn) | Mn ²⁺ | Alle |
| Bor (B) | BO ₃ ³⁻ | Alle |
| Sink (Zn) | Zn ²⁺ | Alle |
| Kobber (Cu) | Cu ²⁺ (Cu ⁺) | Alle |
| Molybden (Mb) | MbO ₄ ²⁻ | Alle |
| Klor (Cl) | Cl ⁻ | Alle |
| Nikkel (Ni) | Ni ²⁺ | Alle |
| Natrium (Na) | Na ⁺ | Ørkenarter, saltplanter, alger |
| Silisium (Si) | H ₄ SiO ₄ | Sneller, noen grasarter, kiselalger |
| Kobolt (Co) | Co | Cyanobakterier m.m. |
| Jod (I) | I ⁻ | Marine alger |
| Selen (Se) | SeO ₄ ²⁻ | ? |

Jord som næringskilde

Mineralene i jorda stammer fra mineraljord, som igjen stammer fra erodert berggrunn. Mineralpartikler og humuspartikler danner det vi kaller jordkolloider. Disse er for det meste negativt ladet, og positivt ladde ioner (*kationer*) vil derfor bindes til overflaten av jordkolloidene. Det vil innstilles en likevekt mellom ioner som er løst i jordvannet, og ioner som er bundet til jordkolloider.

Ulike ioner bindes til jordkolloidene med ulik styrke. Hydrogenioner vil for eksempel bindes sterkere enn kalsiumioner, som igjen bindes sterkere enn magnesium. Naturligvis vil også konsentrasjonen av ionene være avgjørende. I surt jordsmonn kan hydrogenioner ”fordrive” andre ioner fra jordkolloidene, fordi de bindes så sterkt. Men dersom vi for eksempel gjødsler med ammonium kan hydrogenionene likevel fordrives fordi konsentrasjonen av ammoniumioner blir så stor.

Negativt ladde ioner (*anioner*) bindes i mindre grad til jordkolloider. Derfor finnes de stort sett løst i jordvannet, og vil derfor i større grad enn kationer være utsatt for utvasking. Det samme vil naturligvis også gjelde kationer dersom de er fordrevet fra jordkolloidene av H⁺, for eksempel på grunn av sur nedbør.

De fleste planter vokser best i svak sur jord, pH 5,5 – 6,5. Er jorda for sur øker faren for utvasking av næringsstoffer, dessuten vil lav pH hemme både rotvekst og vekst av mikroorganismer. Er jorda for basisk kan en del viktige mineraler felles ut, og slik bli mindre tilgjengelig for plantene.

Mineralinnholdet i jordsmonnet påvirkes av:

- Mineralinnhold i berggrunn og løsmasser
- Klimaforhold, for eksempel nedbørsmengde (utvasking) og temperatur (nedbrytingshastighet)
- Jordstrukturen, som har stor betydning for jordas evne til å binde ionene

- Jordas pH, som er avgjørende for mineralenes løselighet og deres mulighet til å binde seg til jordkolloidene
- Nedbryterorganismene (som på sin side avhenger av mellom anna klima, pH, vannbalanse og jordstruktur). Disse spiller en avgjørende rolle for nedbrytingen av organisk materiale, og for nitrogenomsetningen i jorda.
- Plantene selv har også betydning, mellom anna fordi strøfallet fra ulike planter har ulik sammensetning. Granplanting kan for eksempel bidra til å forsure jordsmonnet.
- Nitrogenfiksering (se eget avsnitt)
- Gjødsling

I tillegg til dette påvirkes den naturlige produktiviteten i jorda av:

- Porevolumet – god jord må være porøs, slik at det blir god gjennomlufting. (Røttene er avhengige av oksygen for sin vekst)
- Vannbindingsevnen/vannbalansen i jorda. Produktiv jord må ikke være for tørr, men heller ikke vassjuk!

I produktiv jord er bakterier, jordamøber, rundormer og meitemark de dominerende nedbryterorganismene.

I lavproduktiv jord vil sopp, urinsekter, edderkoppdyr, biller og insektlarver dominere.

Opptak av mineraler

Opptaket av mineraler er et aktivt, energikrevende opptak. Dessuten er det selektivt – plantene tar opp de mineraler de har bruk for. De aller fleste mineraler tas opp som ioner (se tabell 3 og 4) – unntaket er silisium. Ved opptak av ioner er det viktig å unngå elektrisk ubalanse. Derfor vil røttene ofte skille ut hydrogenioner (H^+) når de tar opp kationer, bikarbonat (HCO_3^-) når de tar opp anioner. Både HCO_3^- og H^+ stammer fra CO_2 , som igjen stammer fra respirasjonen (nedbryting av organiske stoffer) i røttene. Respirasjonen sørger også for nok ATP til å drive den aktive transporten.

Mykorrhiza – sopprot – er vanlig hos svært mange planter. Røttene infiseres da av soppmyser. Hos de fleste trær trenger soppmyser inn i røttens primærbark. Her får soppmyser tilført organisk næring som stammer fra plantenes fotosyntese. Til gjengjeld får treet tilført mineraler og vann, som soppmyser tar opp gjennom sitt rikt forgreinede nettverk av hyfer. Mange av de vanlige hattsoppene i skogen deltar i denne typen symbiose med trærne, for eksempel kantareller, risker, kremler osv.

Det er ikke absolutt nødvendig for treets vekst å ha et slikt samarbeid. Men på næringsfattig mark er mykorrhiza svært viktig, da både mineral- og vanntilførsel bedres.

Nitrogen og nitrogenfiksering

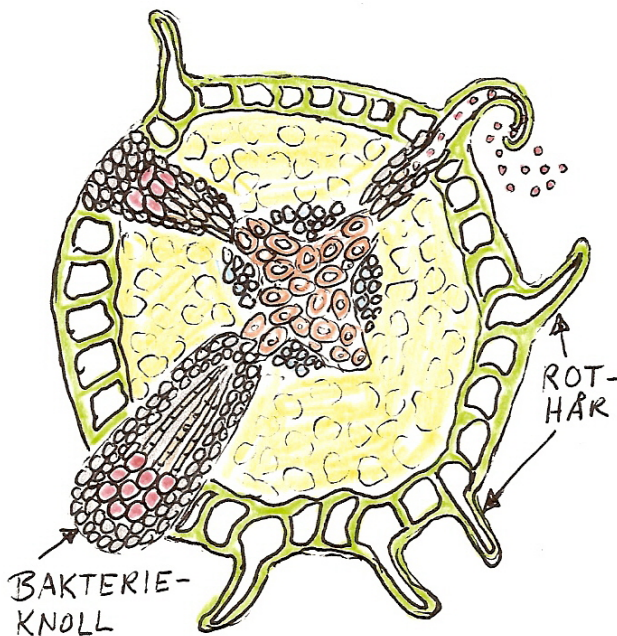
Siden nitrater lett vaskes ut, vil nitrogen ofte være en begrensende faktor for landplantenes vekst. (Denitrifikasjon, der nitrat omdannes til nitrogen gass av bakterier, bidrar også til dette).

Planter kan sikre seg bedre nitrogen tilgang på ulike måter:

- Lagring av eksisterende nitrogenressurser er viktig for svært mange arter. Nedbryting og tilbaketrekking av klorofyll før lauvfelling om høsten er et eksempel på dette.
- Mykorrhiza bedrer mineraltilførselen generelt, men er spesielt viktig for fosfat- og nitrattilførselen.

- Insektetende planter er en spesialtilpassing, eksempler fra norsk flora er blærerot, soldogg og tettegras. Insektetende arter utnytter proteinene i insektet som et ekstra nitrogenilskudd. (Det kan være verd å merke seg at insekter er proteinrik næring, som utgjør et viktig proteintilskudd i kostholdet også for en del mennesker).
- Nitrogenfiksering innebærer at nitrogenet i atmosfæren omdannes til ammonium. Dette er en ekstremt energikrevende prosess, og det er bare mikroorganismer som har de enzymene som er nødvendig. Høyere planter må dermed samarbeide med slike mikroorganismer dersom de skal nyte godt av atmosfæren som nitrogenkilde.

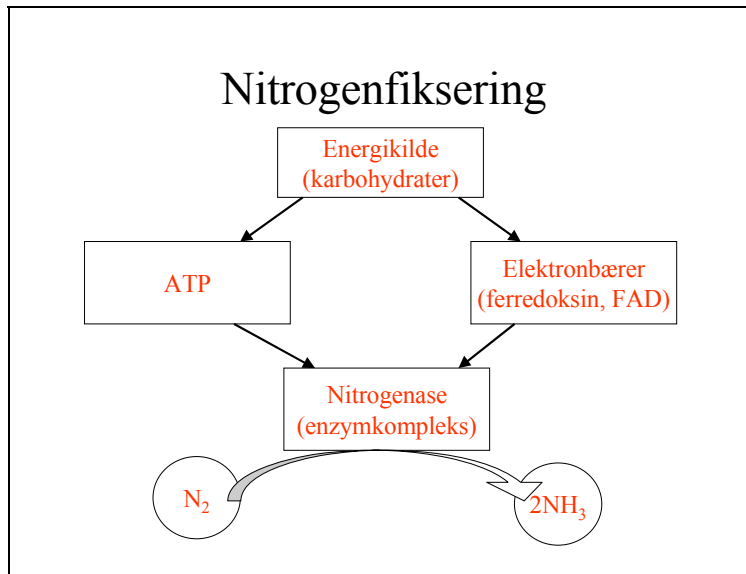
Noen av de nitrogenfikserende organismene er frittlevende, de fleste av disse skaffer seg den nødvendige energien ved at de selv har fotosyntese. Mange lever i assosiasjon (løst samarbeid) med høyere planter. Disse vil samles rundt planterøtter, som kan bidra med organisk næring til mikroorganismene i bytte med nitrogen fra nitrogenfiksering. Best kjent er imidlertid de mikroorganismer som lever i symbiose med høyere planter.



Belgplantene samarbeider med bakterier av slekten *Rhizobium*. Røttene av belgplanter sender ut kjemiske signaler som tiltrekker disse bakteriene. Når bakteriene nærmer seg, sender de i sin tur ut kjemiske signaler som fører til at rothår krøller seg rundt bakteriene, og slipper dem inn i rota. Det dannes et rør som bakteriene vandrer gjennom, inn til primærbarken. Fra primærbarken vokser det ut knoller, der bakteriene etablerer seg. Samtidig stimuleres rotcellene i knollen til å danne et rødt fargestoff – leghemoglobin. På samme vis som hemoglobin i blod, kan dette fargestoffet binde og transportere oksygen.

Figur 22: Tverrsnitt av rot med nitrogenfikserende bakterier

Først nå er bakteriene klare til å starte nitrogenfikseringen. Denne prosessen katalyseres av et enzymkompleks som kalles nitrogenase. Figur 23 viser en forenklet framstilling av prosessen, fikseringen skjer egentlig i flere trinn. Omdanningen av nitrogen til ammoniakk krever tilførsel av elektroner og hydrogen. Dessuten kreves energitilførsel, i form av ATP. I rotcellenes mitokondrier kan alt dette skaffes til veie, men det forutsetter at rotcellene har tilgang på oksygen. Men nitrogenase-komplekset tåler ikke oksygen – nitrogenfikseringen må skje anaerobt. Det er her leghemoglobinet kommer inn i bildet. Dette fargestoffet binder oksygenet, slik at det ikke kommer i kontakt med bakteriellknollens indre. Dermed beskyttes nitrogenase-komplekset, og nitrogenfikseringen kan skje uhindret.



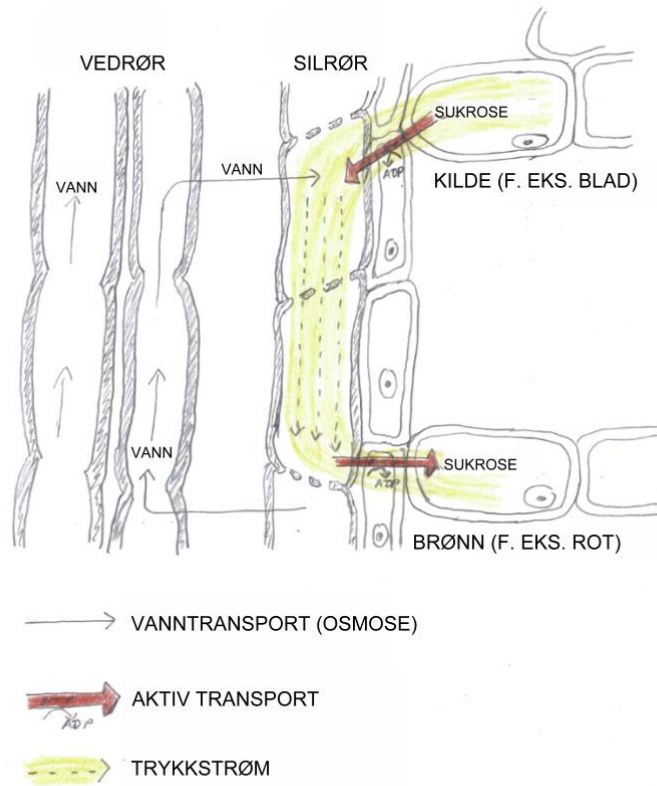
Figur 23: Nitrogenfiksering. (Forenklet oversikt)

Transport i silvevet

De organiske forbindelsene som dannes i fotosyntesen skal fungere som næringsgrunnlag for hele planten. Som tidligere nevnt transporteres organiske stoffer i silvevet. I motsetning til transporten i vedvev, der vann og mineraler alltid transporteres fra rota og oppover i planten, må transporten i silvevet kunne skje både oppover og nedover i planten. Næringsstoffene må transporteres dit det er behov for dem, og det kan like gjerne være til en blomst eller en frukt helt i toppen av planten som til rota eller stammen!

Ledningsbanen i silvevet – silrørene – er ikke tomme rør. Også dette skiller silvevstransporten fra transporten i vedvevet. Siden silrørene inneholder cytoplasma, kunne en tenke seg at næringsstoffer beveget seg gjennom silrørene ved hjelp av diffusjon. Dette ville imidlertid være en lite effektiv transportmekanisme, målinger viser at transporten går alt for raskt til at det kan være forklaringen.

De fleste plantefysiologier er i dag samlet om en modell for silvevstransporten som kalles **trykkstrøm-teorien** (eller massestrøm-teorien). Kort forklart går teorien ut på at vi i plantens transportsystem har noen områder der organisk materiale produseres – ”kildene” – og andre områder der organisk materiale lagres eller forbrukes – ”brønnene”. I kildene (de grønne delene av planten) vil organiske stoffer – først og fremst sukrose – transporteres **aktivt** inn i silrørene. Følgecellene spiller en viktig rolle i denne aktive transporten. Den økte konsentrasjonen av løste stoffer i silvevet ved kilden, fører til at vann suges inn på grunn av osmose. (Siden silvev og vedvev ligger tett sammen, er det rimelig å anta at vannet stammer herfra). Økt vannmengde fører naturlig nok til økt trykk. I brønnen skjer det motsatte: Organiske stoffer transporteres aktivt ut, dermed vil også vann forlate silrøret på grunn av osmose, og trykket reduseres. Slik oppstår en trykk-gradient mellom kilde og brønn, og denne trykk-gradienten fører til at innholdet i silrøret strømmer mot brønnen. Prosessen er illustrert i figur 24.



Figur 24: Trykkstrøm-teorien for transport i silvevet

Oppgaver, del 3

Plantens vannhusholdning

1. Forklar hva vi mener med begrepet *vannpotensial*, og gjør rede for hvilke faktorer som er viktig for vannpotensialet i en plantecelle.
2. Forklar hva vi mener med begrepet *transpirasjon*, og gjør rede for hvilke faktorer som påvirker transpirasjonen fra en plante.
3. Hvordan kan plantenes transpirasjon påvirke været?
4. Hva forstår vi med begrepet *grensesjikt*? Hvilken betydning har grensesjiktet for transpirasjonen?
5. Hvordan kan planter begrense sitt vanntap? Hva kalles planter som har bygningstrekk som bidrar til å begrense vanntapet?
6. Gjør rede for hvordan spalteåpningene i et blad er bygd, og hvordan åpningen kan reguleres.
7. Forklar følgende begrep:
 - Adhesjon
 - Kohesjon
 - Tensjon
8. Kohesjonsteorien, adhesjons-kohesjons-teorien, transpirasjons-kohesjons-teorien og transpirasjons- adhesjons-kohesjons-teorien er alle navn som benyttes på samme teori for

- hvordan vann transporteres gjennom vedvevet i en plante. Forklar kort hvordan vann, i følge denne teorien, kan løftes opp til 100 meter over bakken.
9. Bruk tilgjengelig litteratur, og sett opp en oversikt over vannpotensialgradienten fra jord, via vedvev i rot, vedvev i stamme/stengel, vedvev i blad, bladceller og intercellularrom i bladet, ut til luft. Forklar hvordan gradienten, slik dere har satt den opp, kan fungere som drivkraft for vanntransporten.
 10. Gjør rede for hvordan ei ung rot er bygd. Hvilken betydning har *endodermis* og *rothår* for vannopptaket?
 11. Forklar hva vi mener med begrepene symplast-transport og apoplast-transport av vann. Hvilken transportrute vil vannet følge fra jorda og inn til vedvevet i rota?
 12. Forklar hva vi mener med begrepene passivt vannopptak og aktivt vannopptak.
 13. Hva mener vi med begrepet *kapillær metning*?
 14. Hva betyr guttasjon?
 15. Forklar hva rottrykk er, og hvordan det oppstår
 16. Hvilken betydning kan rottrykk ha for landplantenes vanntransport?
 17. De senere år har store områder av ulike grunner blitt avskoget, det gjelder mellom anna i Tibet og i Amazonas. Parallelt med dette har mange landområder, for eksempel Bangladesh og nedre del av Amazonasdeltaet, hatt økende problemer med flom. Forklar sammenhengen mellom de to fenomenene.
 18. Et av de store problemene i internasjonalt landbruk er at i mange områder med kunstig vanning blir jorda gradvis forringet på grunn av opphoping av salter. Hvorfor er høyt saltinnhold i jorda et problem for landbruket?

Fotosyntese

1. Forklar hva vi mener med følgende begrep:
 - **Foton**
 - **Eksitasjon**
 - **Fluorescens**
 - **Ioniserende stråling**
2. Beskriv hvordan en **kloroplast** er bygd opp, og forklar hvor i kloroplasten den lysavhengige og den lysuavhengige delen av fotosyntesen foregår.
3. Hvilke pigmenter (fargestoffer) deltar i fotosyntesen i de høyere plantene?
4. Forklar hva et **absorpsjonsspekter** er, og forklar sammenhengen mellom absorpsjonsspekteret for fotosyntesepigmentene og **aksjonsspekteret** for fotosyntesen.
5. Forklar hvordan lysenergi kan fanges opp av "lysfellene" i fotosystem 1 og 2.
6. Lag en enkel skisse av det som skjer i den **lysavhengige delen av fotosyntesen**. Bruk skissen som et utgangspunkt for å forklare hvordan plantene bruker lysenergien til å danne de energirike forbindelsene ATP og NADH₂.
7. Hvorfor kan ikke ATP og NADH₂ brukes som energilager for plantene?
8. Hva er **RUBISCO**?

9. Lag en enkel skisse av den *lysuavhengige delen av fotosyntesen* (Calvin-syklus), og bruk denne som utgangspunkt for å forklare hvordan plantene klarer å syntetisere organiske forbindelser ut fra uorganiske ”byggesteiner” som karbondioksid og vann.
10. Når plantene har aktiv fotosyntese, frigjøres oksygen. Hvor kommer dette oksygenet fra?
11. Hva er *fotorespirasjon*?
12. Forklar hva vi mener med begrepene *C3-planter*, *C4-planter* og *CAM-planter*, og gjør rede for de viktigste forskjellene mellom de tre plantegruppene.
13. Jordbruksplanter som er C4-planter, for eksempel mais, hører til de dyrkede artene som har høyest produksjon. Hvorfor?
14. Hvilken betydning har lyskvaliteten for fotosynteseaktiviteten?
15. Hvilken betydning har lysintensiteten for fotosynteseaktiviteten?
16. Forklar hva vi mener med begrepene *kompensasjonspunkt for lys*, og *metningspunkt for lys*.
17. Dersom det tilsettes ekstra CO₂ til lufta i et veksthus, vil svært mange planter reagere med økt vekst/ økt produksjon. Hvorfor?
18. På varme, fine sommerdager vil fotosynteseaktiviteten for mange planter avta midt på dagen, altså den perioden hvor de har best lys. Hvorfor?
19. En del stueplanter tåler ikke å stå i sørvendte vinduer midt på sommeren. Hvorfor?
20. Vi regner med at en del av våre høyfjellsplanter kan få problemer med å overleve dersom drivhuseffekten fører til økning av sommertemperaturen i Norge. Hvorfor? (Dette er egentlig et ganske vanskelig spørsmål, ettersom det er mange ulike faktorer som vil påvirke overlevelsessevnen til disse artene. Dessuten er det slett ikke sikkert at middeltemperaturen vil stige for sommerhalvåret i våre områder. Men dere kan likevel tenke litt over det...)

Mineralnæring

1. Finn en flaske med vanlig plantegjødning, hjemme eller på en butikk. Bruk varedeklarasjonen for å finne ut hvilke mineraler den inneholder. Lag en oversikt over hvilke funksjoner disse mineralene har i en plante.
2. Finn ut hvilke av de essensielle mineralene plantegjødningen **ikke** inneholder. Hva kan årsaken være til at enkelte mineraler er utelatt i gjødningen?
3. I landbruksnæringa vil jordanalyser ofte ligge til grunn når kunstgjødsel tilføres, dermed kan gjødningen tilpasses slik at jorda tilføres de mineraler det faktisk er behov for. To ulike mineraler går imidlertid igjen i svært mange tilfeller, nemlig nitrogen og kalsium. Hvorfor er det så viktig med ”ekstra påfyll” av nettopp disse to mineralene?

4. Kløver er et anbefalt jordforbedringsmiddel på eng, plen og lignende. Hvorfor?
5. Gråor feller grønne blad om høsten. Hva kan det komme av?

Del 4: Kontroll av vekst og differensiering

En plantes utvikling vil primært være genetisk bestemt, som hos alle andre levende organismer. Genene legger rammen for hva som er mulig. Innenfor denne rammen vil imidlertid utviklingen kunne påvirkes i ulike retninger. Vi skal se nærmere på noen av de faktorer som påvirker utviklingen:

Plantehormoner

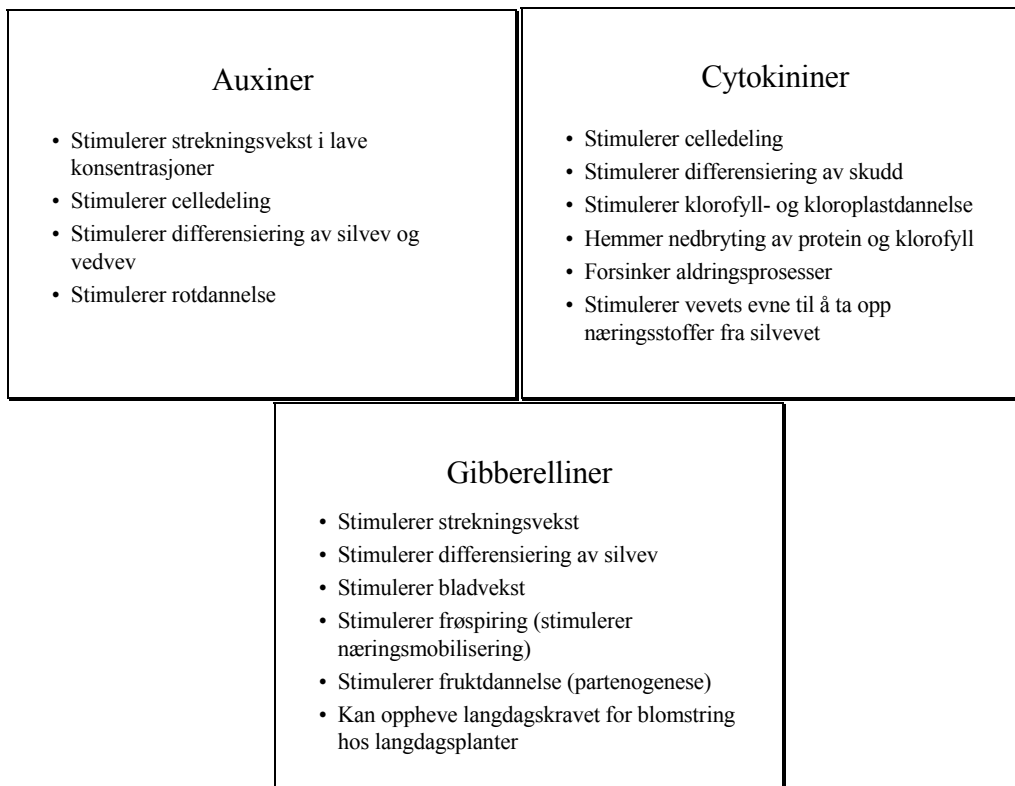
Det har lenge vært kjent at enkelte kjemiske stoffer i svært små konsentrasjoner kan påvirke en plantes utvikling. I dag vet vi at plantene selv produserer en rekke forbindelser som regulerer vekst og differensiering. I sin virkemåte har disse forbindelsene en rekke likhetstrekk med hormonene hos dyr, vi kaller dem derfor for plantehormoner. (Syntetiske forbindelser som har lignende effekt som plantehormonene kaller vi vanligvis vekstregulatorer).

Vi kan dele de best kjente plantehormonene inn i 5 hovedgrupper:

- **Auxiner**
- **Cytokininer**
- **Gibberelliner**
- **Abcisinsyre**
- **Eten**

De viktigste effektene av disse hovedgruppene av plantehormoner kan oppsummeres slik:

Vekstfremmende hormoner:



Veksthemmende hormoner:

| Abscisinsyre | Eten |
|---|--|
| <ul style="list-style-type: none">• Hemmer proteinsyntese og RNA-syntese• Hemmer celledeling og strekningsvekst• Kan ha betydning for hvile i knopper og frø• Induserer lukking av spalteåpningene ved tørkestress• Kan beskytte mot saltstress og kuldestress?• Kan oppheve kortdagskravet for blomstring hos kortdagsplanter | <ul style="list-style-type: none">• Hemmer strekningsvekst, men stimulerer radiær vekst• Hemmer bladplateutvikling, gir epinasti• Stimulerer felling av blad og frukt• Stimulerer fruktmodning• Stimulerer klorofyllnedbryting, spesielt i frukt• Stimulerer aldring i blad og blomster |

I løpet av de siste årene er det også funnet en rekke andre forbindelser som har vekstregulerende virkning i plantene, og som dermed må betraktes som plantehormoner. Effekten av disse er imidlertid relativt dårlig utforsket. Som en kuriositet kan jeg nevne at salisylsyre (det aktive stoffet i aspirin og mange andre hodepinetabletter) er et slikt plantehormon – mellom anna ser det ut til at denne forbindelsen har betydning for plantenes motstandskraft mot enkelte virussykdommer.

Når plantehormonene skal påvirke en plantes utvikling, må de være i stand til å gi signaler til cellene om ”hvordan de skal oppføre seg”. Og cellene må være i stand til å ”forstå” signalene fra hormonene. I dette samspillet benytter plantehormonene seg av mange av de samme mekanismene som vi finner i samspillet mellom hormoner og celler hos dyr:

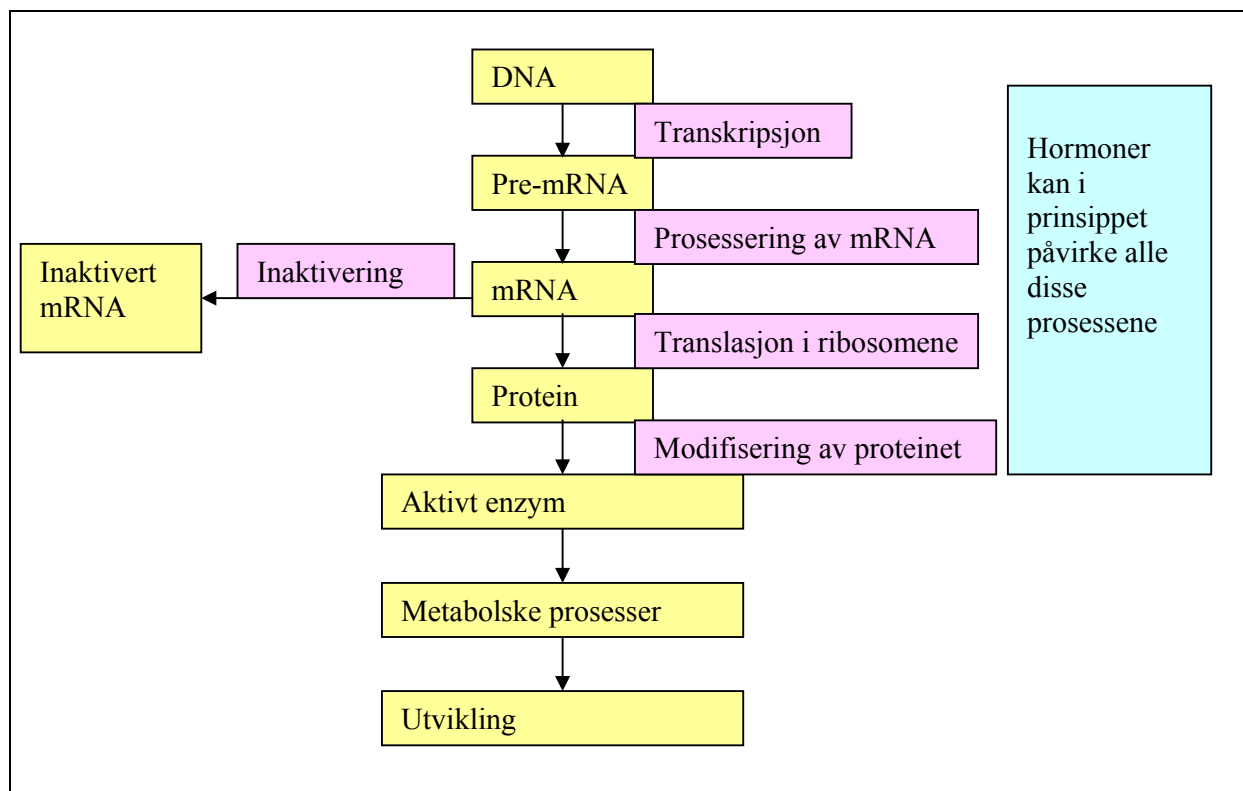
- Cellene må ha en ”mottaker” – en reseptor – som kan binde hormonet. Denne reseptoren finner vi vanligvis i cellemembranen, på utsida av cellen. Men dersom hormonet lett kan komme seg inn i cellen, kan den også befinne seg på membransystemer inne i cellen
- Reseptoren må videre være koblet til et system som kan påvirke biokjemiske prosesser inne i cella. I prinsippet kan dette skje på to måter:
 - Cellemembranen kan påvirkes, for eksempel ved å påvirke pumpesystemer i membranen. Et eksempel på dette er lukking av spalteåpningene ved tørkestress, der ABA hemmer kaliumpumpen slik at vannpotensialet i lukkecellene påvirkes.
 - Genaktiviteten kan påvirkes, for eksempel ved å påvirke hvilke gener som skal transkriberes eller ved å påvirke andre prosesser på veien fra et gen til det ferdige produktet. (se figur 25)

Når vi studerer effekten av plantehormoner, er det en ting som er ganske iøynefallende i de fleste tilfeller, nemlig at den totale effekten på planten er et resultat av et samvirke mellom flere hormoner! Noen eksempler:

Celledeling, vekst og differensiering

I delingssoner stimuleres celledelingen av cytokinin, men bare dersom auxin også er til stede! I apikalmeristemene i skudd og rot vil de nydannede cellene umiddelbart bli ”styrt” mot henholdsvis skudd- og rot-dannelse, sannsynligvis på grunn av påvirkning fra celler som allerede har startet sin differensiering, men muligens også på grunn av samspillet mellom auxin og cytokinin. Dersom celledelingen skjer i sårflater eller i en laboratoriekultur, vet vi at det relative forholdet mellom auxin og cytokinin vil være helt avgjørende for den videre utviklingen av de nydannede cellene. Dersom auxinnivået er høyt stimuleres rotdannelse, dersom cytokinin-nivået er høyt stimuleres skudd-dannelse. Den praktiske verdien av dette er

lett å se: Kapper vi roten av en plante, vil auxin produsert i skuddet stimulere til dannelse av nye røtter. (Jf. stiklinger av pottedplanter). Dessuten vil auxin som transporteres fra skuddet og nedover i planten stimulere dannelsen av adventivrøtter. En rot, der skuddet er fjernet, vil produsere lite auxin, men mye cytokinin. Her stimuleres planten altså til å danne et nytt skudd. (Jf. løvetann!!)



Figur 25: Modell som viser ulike nivåer i en plantes utvikling der plantehormoner kan ha effekt.

I kambiet styres dannelsen av sekundært vedvev og sekundært silvev av forholdet mellom auxin og gibberellin. Høyt auxinnivå (som er det vanligste) stimulerer til dannelse av mest vedvev, høyt gibberellinnivå stimulerer til dannelse av mer silvev.

Vi vet at auxin stimulerer strekningsvekst. Dette har sammenheng med at auxin gjør celleveggen ”løsere”, slik at den strekkes lettere. (Auxin stimulerer en membranbundet pumpe som transporterer H^+ inn i celleveggen slik at pH synker. Lavere pH fører til at hydrogenbindinger mellom matrixstoffer i veggen brytes). Men dersom vi tilfører auxin til intakte planter vil strekningsveksten ofte hemmes. Dette har sammenheng med at det i planten allerede er en god del auxin, kanskje nært opp til det optimale nivået. Økes konsentrasjonen ytterligere, hemmes veksten. Kanskje skyldes hemmingen at auxin stimulerer etenproduksjonen i planten, og eten hemmer strekningsveksten! Men det kan også tenkes at andre mekanismer, som vi i dag ikke kjenner, er involvert. (Det er observert at for stor auxinkonsentrasjon kan hemme strekningsvekst uten at eten-nivået i planten øker merkbart).

Eten vil som sagt hemme strekningsvekst. Eten gassen påvirker avleiringen av cellulosefibrer i celleveggen, slik at nydannede celler i større grad utvides radiært (blir ”tykkere”). Dette kan ha betydning for frøplanten når den spirer. Etiolerte frøplanter vil primært bruke all tilgjengelig energi på strekningsvekst. Men dersom frøplanten på tur opp mot lyset treffer en

hindring den ikke greier å komme forbi, vil planten stresses. Dermed øker etenproduksjonen. I stedet for å bli lang og spinkel, stimuleres planten til å bli tykk og kraftig – kanskje så kraftig at den greier å presse seg gjennom hinderet.

Tilførsel av gibberellin til intakte planter vil som oftest stimulere strekningsveksten i skuddet. Men bare dersom auxin er til stede! Mange kjente hageplanter finnes i ulike varianter med ulik grad av strekningsvekst. Vi kan for eksempel velge såkalte dvergmutanter (kortvokste planter) av så ulike arter som mais, sukkererter og blomkarse. Dvergmutantene er vanligvis kortvokste fordi de mangler evnen til å produsere nok gibberellin. Tilfører vi gibberellin til slike planter, vil de utvikle seg normalt. (Det finnes også eksempler på dvergmutanter som produserer nok gibberellin, men som har mistet evnen til å reagere på dette hormonet. Da vil naturligvis ikke kunstig gibberellintilførsel hjelpe på veksten). Stråforkortere som brukes i landbruket (Phosphon D, CCC m.fl.) virker ofte ved at de hemmer gibberellinsyntesen i plantene.

Apikal dominans

Når en plante vokser, må de forskjellige deler av planten utvikles i et samspill, slik at planten fungerer som en helhet. Dette kalles *vekstkorrelasjoner*. Samspillet mellom hormoner styrer utviklingen av skudd og rot, av silvev og vedvev, av vekstperioder og hvileperioder osv. Et annet eksempel på vekstkorrelasjoner er det fenomenet vi kaller *apikal dominans*. I en skuddspiss dannes det som regel en endeknopp og flere sideknopper. Utviklingen av sideknoppene vil imidlertid være forskjellig fra art til art. Hos noen vil de fleste sideknoppene vokse ut til nye sidegreiner, vi får da en buskaktig vekst. Men hos andre dominerer endeskuddet i større eller mindre grad over sideskuddene, og hemmer deres utvikling. Vi får da en tydelig markert hovedstamme (eller stengel). Det er dette vi kaller apikal dominans. Hos solsikke er den apikale dominansen fullstendig, dermed hemmes alle sideknopper slik at vi får en lang stengel helt uten sidegreiner. Hos gran er den apikale dominansen også sterk, men sidegreiner vil dannes. Greinene nærmest toppen vil imidlertid hemmes i sin vekst slik at de blir korte, dermed får grana sin tradisjonelle kjegleform.

Fjerner vi toppskuddet, vil en eller flere sideknopper bryte, og starte sin vekst. Dette utnytter vi for eksempel når vi skal få potteplanter til å ”buske seg” ved å knipe av toppskuddene. Er den apikale dominansen sterk, vil et av sideskuddene imidlertid raskt ”overta” som toppskudd, og hemme veksten i de andre. Det er for eksempel sjelden at ei gran har mer enn en hovedstamme.

Det er fremdeles ikke helt klarlagt hvordan toppskuddet dominerer over sideskuddene, men det antas at hormonene auxin og cytokinin er viktige faktorer i kontrollen. Auxin produsert i det voksende toppskuddet kan bidra til å styre transporten av næringsstoffer fra silvevet til sitt eget produksjonssted, slik at sideknoppene (som har lavere auxinproduksjon fordi de ikke er i aktiv vekst) får for lite næringstilførsel. Det er også mulig at tilførselen av cytokinin fra rota styres mot toppskuddet, slik at sideknoppene får for lite cytokinin til å stimulere veksten. Kunstig tilførsel av cytokinin til sideknopper får dem til å bryte, selv om planten har sterk apikal dominans!

Tropismer og nastier

Plantehormoner virker også i et samspill med ytre faktorer. Eksempler på dette er plantenes vekst i forhold til ytre stimuli:

Nastier er bevegelse (vanligvis reversibel) som påvirkes av ytre stimuli, men som ikke er retningsorienterte.

Det best kjente eksemplet er søvnbevegelser (*nyctinasti*) hos planter, for eksempel tomat som har hengende blad (*epinasti*) om natta, opprette blad om dagen. (Slike søvnbevegelser vil oftest reguleres av plantens egen indre rytme, men lys og mørke bidrar til å ”stille” den biologiske klokka). Et annet eksempel er *thigmonasti*, der planten reagerer på berøring. Et eksempel på *thigmonasti* er den insektetende planten soldogg. Når et insekt kommer i berøring med følehårene på soldoggbladet, vil både hår og blad bøyes inn mot midten og slik bidra til å fange insektet. (Dette går ikke spesielt fort, så i tillegg skiller soldoggbladenes kjertelhår ut slim, som holder insektet fanget).

Nastier skyldes svært ofte endringer i saftspenningen i cellene. Dersom et blad skal bøyes nedover, kan dette for eksempel skyldes at celler på undersida av bladstilken mister sin saftspenning slik at vevet skrumper litt sammen. Når saftspenningen stiger, retter bladet seg opp igjen. Dersom det er saftspenningen som endres, kan nastiske bevegelser skje ganske hurtig – det ser vi for eksempel hos *Mimosa* (”Rør-meg-ikke”), som raskt klapper sammen bladene sine hvis vi kommer i berøring med dem. Slike hurtige bevegelser i planter kontrolleres av spesielle hormoner som kalles *turgoriner*. Men nastiske bevegelser kan også skyldes endringer i veksthastighet. Dersom cellene på oversiden av en bladstilk strekkes raskere enn cellene på undersiden, vil også det føre til at bladet bøyes ned.

Tropismer er en retningsbestemt vekstbevegelse, der veksten orienteres i forhold til et ytre stimuli.

De to best kjente eksemplene på tropismer er *fototropisme*, der planten orienteres i forhold til lyset, og *gravitropisme*, der planten orienteres i forhold til tyngdekraften. Andre eksempler er *heliotropisme* (*diafototropisme*), der plantene følger solas gang på himmelen slik at de hele tiden er vendt mot sola, og *thigmotropisme*, som får slyngplanter til å vokse i en bestemt retning når de kommer i kontakt med et fast objekt.

Tropismene kan igjen deles opp etter hvordan plantene reagerer på stimuli:

- Positiv tropisme betyr at planten vokser rett mot stimuli
- Negativ tropisme betyr at planten vokser rett fra stimuli
- Plagiotropisme betyr at planten vokser/orienteres i en vinkel i forhold til stimuli
- Diotropisme betyr at planten vokser/orienteres i rett vinkel i forhold til stimuli

Uansett hvilke ytre stimuli en plante reagerer på, må den ha en reseptor for denne stimuleringen – et eller annet som kan påvirkes. Videre må denne reseptoren stå i forbindelse med et system som kan overføre informasjonen fra det ytre stimuli til de biokjemiske/fysiologiske prosesser som skal skje inne i planten. For å illustrere dette, skal vi se nærmere på *fototropisme* og *gravitropisme*

Fototropisme er best studert hos etiolerte kuleplanter av havre. Her er det påvist at responsen skyldes blått lys, fotoreseptoren må med andre ord være en forbindelse som reagerer på blått lys. Vi kaller denne forbindelsen for *kryptokrom*. Det er imidlertid flere pigmenter i en plante som reagerer på blått lys, og til tross for at fenomenet *fototropisme* har vært studert helt siden 1880, har vi fremdeles ikke klart å isolere *kryptokrom*! To pigmenter har vært mest i søkelyset: Karoten og riboflavin. For tiden er det riboflavin som ser ut til å ”lede” i denne drakampen, men...

Kryptokrom vil, når det påvirkes av blått lys, føre til en opphopning av auxin på skyggesiden av planten. Dette fører igjen til at koleoptilen strekkes mer på skyggesiden, dermed bøyes planten mot lyset.

Det kan være flere mulige forklaringer på at auxinkonsentrasjonen øker på skyggesiden. Den mest sannsynlige forklaringen for enfrøblada planter er at kryptokrom påvirker auxintransporten i skuddspissen, slik at auxin som produseres her transporteres over til skyggesiden før den transporteres videre ned gjennom planten. Det er imidlertid også ganske gode bevis for at kryptokrom hos enkelte tofrøblada arter heller påvirker fordelingen av et stoff som hemmer auxinvirkningen, slik at konsentrasjonen av hemmeren er størst på lyssiden. (Effekten blir uansett den samme)!

De fleste planter vil ha skudd med positiv fototropisme. Røtter kan ha negativ fototropisme (vokse vekk fra lyset), men ofte vil røttene ikke reagere spesielt på lys.

I *gravitropisme* er det tyngdekrafta som er det ytre stimuli planten reagerer på. Og her vil både rot og skudd påvirkes. Dersom vi legger en frøplante vertikalt, vil rota etter kort tid begynne å vokse nedover (positiv gravitropisme), mens skuddet vokser oppover (negativ fototropisme).

Reseptorene som påvirkes av tyngdekrafta er tunge partikler i cellene. Slike partikler vil synke ned mot bunnen av cellene og presse mot cellemembran eller andre membraner. Dermed kan plantene få informasjon om hva som er opp og ned. Vi kaller slike tunge partikler som reagerer på tyngdekrafta for *statolitter*. Alt tyder på at det i planter er amyloplaster, altså stivelsesholdige plastider, som er de viktigste statolittene.

I rota er det cellene i rothetta som inneholder flest statolitter, og som dermed er avgjørende for registrering av tyngdekraftpåvirkninga. Dersom rotspissen står horisontalt, vil statolittene samles nederst mot rotspissen. Men står den vertikalt vil statolittene samles langs den nederste sideveggen av cellene. Dette fører til at auxinet i rota skjevfordeles, slik at det blir mer auxin på undersida. Det samme skjer i skuddet, men her er de følsomme områdene vanligvis i bladslirer eller stengelledd. Også her vil auxinkonsentrasjonen øke på plantens underside. I skuddet vil økt auxinkonsentrasjon på undersida gi økt strekning her, dermed bøyes skuddet oppover. I rota vil derimot den økte auxinkonsentrasjonen gi en veksthemming, slik at rota vokser nedover. Vi må anta at dette skyldes at auxinkonsentrasjonen i rota i utgangspunktet er svært nær det optimale nivå, slik at en økning vil slå negativt ut på strekningen.

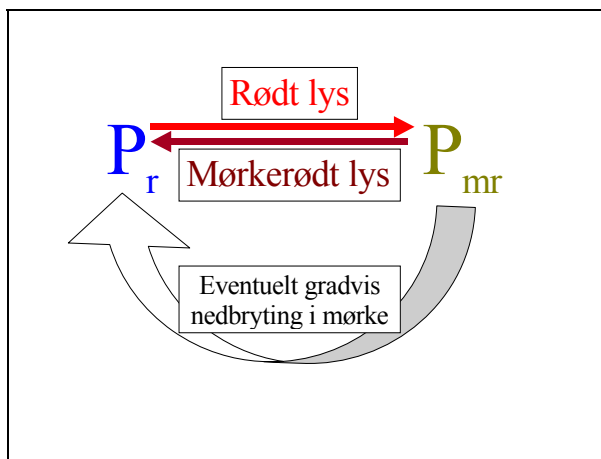
Ytre faktorer som påvirker en plantes utvikling

Nastier og tropismer er eksempler på at ytre stimulering har betydning for en plantes vekst. Vi kan tenke oss en lang rekke forhold som kan påvirke en plantes: Næringstilgang, lystilgang, temperaturforhold, luftfuktighet, vind, saltpåvirkning, beiting osv. osv. Vi skal her se nærmere på lysets betydning.

Fotoreseptorer

Dersom planter skal påvirkes av lys, må de ha en måte å registrere lyset på – en *fotoreseptor*. (Vi må med andre ord ha et samvirke mellom ytre og indre faktorer for å få en respons!) I fotosyntesen er klorofyll a den viktigste fotoreseptoren. Men planter har også andre fotoreseptorer, som ikke er knyttet direkte til fotosyntesen. Kryptokrom er omtalt i forbindelse med fototropisme. Bedre kjent er imidlertid pigmentet *fytokrom*, som reagerer på rødt og mørkerødt lys. Fytokrom er et pigment som finnes i to varianter: Utgangspunktet er et blått

pigment som absorberer rødt lys. Størst absorpsjon finner sted ved bølgelengde 666 nm, vi kaller derfor dette pigmentet P_{666} eller P_r (r for rødt). Absorpsjon av lys fører til at det blå pigmentet omdannes til en olivengrønn variant. Denne varianten absorberer mørkerødt lys, med et absorpsjonsmaksimum på ca 730 nm, og kalles derfor P_{730} , eller P_{mr} . Absorpsjonen av mørkerødt lys fører til at P_{mr} tilbakedannes til P_r . Enkelte former for P_{mr} er ustabile, og vil gradvis omdannes til P_r også i mørke. Prosessen er oppsummert i figur 26



Figur 26: Fytokromsystemet

I planten syntetiseres kun P_r . Det er imidlertid den andre varianten, P_{mr} , som er fysiologisk aktiv, og som kan påvirke plantens utvikling! En lyspåvirkning vil dermed fungere som et signal for planten. Men **hvordan** planten reagerer på dette signalet avhenger av hvilket stadium i sin livssyklus den er i.

Grovt sett kan vi si at fytokromsystemets primære funksjon er å gi planten informasjon om den står lyst eller mørkt. Denne informasjonen er viktig både i forbindelse med frøspiring og i forbindelse med vekst av frøplanten. I tillegg kan fytokromsystemet også gi informasjon om daglengden (fotoperioden) – da i samarbeid med plantens endogene rytme. (Dette kaller vi *fotoperiodisme*). En slik informasjon er avgjørende for plantenes evne til å tilpasse seg årstidsvekslinger.

Lysets betydning for frøspiringen

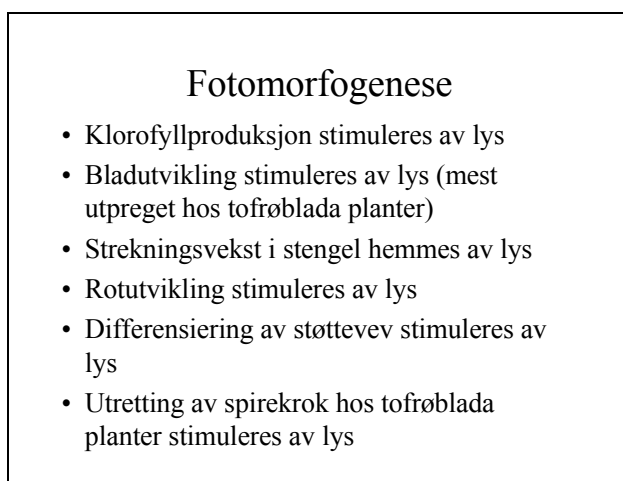
Vi har tidligere omtalt de primære behov et frø har for å spire: Vanntilgang, oksygentilgang og gunstig temperatur. Mange frø vil imidlertid ikke spire selv om alle disse kravene er tilfredsstillt. En årsak kan være at frøet også har spesielle lyskrav! Ulike arter har ulike økologiske tilpasninger, dette gjenspeiles i de krav frøene har for å spire. Hos ganske mange av de viltvoksende artene våre, stimuleres frøspiringen av lys. Stimuleringen skyldes fytokromsystemet, og frøene reagerer på ekstremt lave lysintensiteter. En mulig forklaring på denne lysstimuleringen kan være at disse frøene har begrenset mengde opplagsnæring, derfor er det en fordel for dem å ikke ligge for dypt i jorda. De små lysmengdene som trenger ned i det øverste jordlaget kan da være et signal om at de er så nær jordoverflata at de rekker opp i lyset før opplagsnæringa tar slutt. Hos andre arter kan lyskravet kanskje heller være en tilpasning til lysforholdene på voksestedet. Dersom frøet ligger under et tett plantedekke, vil mye av det røde lyset filtreres vekk av fotosyntesepigmenter før det når bakken. Det lyset som da treffer frøet vil være anrikt på mørkerødt lys, dermed hemmes frøspiringen. Først når vegetasjonsdekket tynnes ut, for eksempel ved hogst eller skogbrann, vil frøet spire.

Det finnes også eksempler på at frøspiringen hemmes av lys, selv om dette er langt sjeldnere. En mulig forklaring på en slik tilpassing kan være at frøet på den måten er sikret at det er godt dekt av jord, og dermed noe sikrere på en jevn vanntilførsel.

Hos mange av de dyrkede artene våre vil lyspåvirkning ikke ha noen betydning for frøspiringen. Dette kan ha sammenheng med at disse plantene gjennom lang tid er foredlet med tanke på god avkastning. En slik foredling har for eksempel ført til at dyrkede kornslag har større frø med mer opplagsnæring enn sine viltvoksende slektninger. Dermed vil planten ”tåle” å spire, selv om frøet ligger relativt dypt i jorda.

Lysets betydning for vekst av frøplanten

Lysets betydning for en plantes vekst og differensiering kalles fotomorfo-genese (se figur 27). Frøplanter som vokser i mørke blir etiolerte, det vil si at de blir lange, slappe og bleke. Når frøplanten vokser vil fytokromsystemet fungere som et signal om at plantene har kommet opp i lyset, og må starte forberedelsene til en ”normal” tilværelse med fotosyntese: Spirekrok rettes ut, strekningsveksten hemmes, klorofyllsyntesen fullføres, bladutvikling stimuleres, osv.



Figur 27: Oversikt over noen av de viktigste effektene av lyspåvirkning

Oppheving av etioleringen av frøplanter krever lave lysintensiteter, og kort eksponeringstid. En normal utvikling av frøplanten forutsetter imidlertid at den eksponeres for noe høyere lysintensiteter over noe lengre tid. Dette kaller vi høyintensitets-reaksjonen (High Irradiance Response HIR). Responsen stimuleres av rødt lys, men også av blått lys! Vi regner derfor med at kryptokrom er viktig i HIR, sammen med fytokrom. Kanskje må kryptokrom stimuleres for å få full effekt av fytokromresponsen?

En normal utvikling av planten over lenger tid krever naturlig nok enda høyere lysintensiteter – da er det fotosyntesen som skal sørge for næringstilgangen til vekst og differensiering!

Vegetativ fase og reprodutiv fase

Under forutsetning av at planten får dekket behovet for lys, vann, karbondioksid og mineralnæring, kan veksten av frøplanten nå fortsette. Vi kaller denne vekstfasen for *vegetativ fase*. Planten har i denne fasen ikke kjønnet formering. Det betyr ikke nødvendigvis at den ikke formerer seg, mange planter har ukjønnet, eller *vegetativ formering*. Det kan for eksempel være nye småplanter som dannes på utløpere fra morplanten, som hos jordbær. Eller

det kan være yngleknopper, slik vi finner det hos harerug. Eller småplanter som dannes fra vegetative deler av blomsterstanden, slik vi finner det hos en del vivipare gressarter. Uansett vil slik vegetativ formering gi opphav til nye planter som har identisk arvemateriale med morplanten, vi får dannet en *klon*.

Kjønnet formering innebærer at planten må produsere blomster og sette frø. Når dette skjer går planten over fra vegetativ fase til *reproduktiv fase*.

I ettårige planter vil den vegetative fasen vanligvis være relativt kortvarig. Noen kan fullføre sin livssyklus med vekst, blomstring og frøsetting i løpet av noen få, hektiske uker. Men mange flerårige planter kan ha mange år med ren vegetativ vekst før de blomstrer. Flerårige planter vil ofte også fortsette sin vegetative vekst under og etter blomstringen.

Når planten skal danne blomster, vil et apikalmeristem endre seg, slik at det danner blomsterdeler i stedet for blad. Vi sier at det endres fra et *vegetativt meristem* til et *reproduktivt meristem*. Endringene som skjer innebærer at bladanleggene utvikles til strukturer som kronblad, begerblad, fruktknute og pollenkorn. Dessuten stanser strekningsveksten mellom bladanleggene, slik at alle disse strukturene komprimeres til en enhet – blomsten. (Men mange arter vil få en sterk strekningsvekst av stengelen nedenfor blomsteranlegget).

Lysets betydning for blomstring: Fotoperiodisme

Alle levende organismer har en innebygd ”biologisk klokke” – en døgnrytme. Vi kaller dette for en endogen (indre) rytme. At dyr (og mennesker) har en slik døgnrytme er vel kjent, kanskje er det noe mer overraskende at vi finner det samme mønsteret også hos planter. Søvnbevegelsene hos en tomat vil for eksempel fortsette, selv om planten settes i konstant belysning. (Vanligvis vil imidlertid responsen bli mindre over tid). Det finnes ulike teorier om hvordan denne ”klokken” fungerer, noe av dette kommer vi nærmere tilbake til i zoofysiologien og etologien.

Planter og dyr har også mulighet til å måle lengden av fotoperioden – på den måten får de en relativt sikker indikator på årstiden. Hos planter kan dette være av vesentlig betydning i mange sammenhenger, for eksempel kan det være viktig å kontrollere tidspunktet for blomstring.

Hittil har vi stort sett konsentrert oss om den vegetative fasen i en plantes utvikling. Før eller siden må imidlertid planten blomstre og sette frø. Blomstringstidspunktet varierer, som vi vet fra art til art, fra de typiske vårplantene som blåveis og hestehov, til sentblomstrende arter som blåklokke, røsslyng osv.

For en del arter er blomstringstidspunktet utelukkende knyttet til plantens vegetative utvikling, den kan for eksempel være ”programmert” til å blomstre når den har dannet et visst antall blad. Slike planter kalles dagnøytrale – fotoperioden har ingen betydning for blomstringen

Svært mange arter vil imidlertid tilpasse blomstringstidspunktet til årstidsvekslingene. Vi skiller mellom:

- Langdagsplanter - LDP, der blomstringen indueres av lange dager og korte netter, og
- Kortdagsplanter - KDP, som blomstrer ved korte dager og lange netter

Noen av plantene har absolutte krav til fotoperioden, og vil slett ikke blomstre dersom fotoperioden er feil. Disse kaller vi obligate LDP og obligate KDP.

Andre planter er noe mindre kravstore. De blomstrer riktignok raskest dersom fotoperioden er riktig for dem, men kravet er ikke absolutt. Disse kalles fakultative LDP og fakultative KDP. Endelig er det også en del arter som har krav til en veksling av fotoperioden før blomstring. For eksempel kan de først kreve korte dager (en vinter) og så lange dager (en vår) før de blomstrer. (KDP-LDP)

Eksempler på kortdagsplanter finner vi først og fremst hos arter som har sin opprinnelse i tropiske områder: julestjerne, sojabønne (begge disse er obligate KDP), sukkerrør og bomull (fakultative)

Eksempler på langdagsplanter er havre, timotei, kløver, reddik (obligate), hvete, bygg, rug og ert (fakultative).

Mange planter i norsk flora, både gress og blomsterplanter, er kortdag-langdagsplanter. Disse blomstrer relativt tidlig på sommeren. (Korte dager kan hos disse plantene ofte erstattes med vernalisering, se avsnittet om temperaturens betydning for blomstring). Planter som blomstrer sensommer/høst er ofte langdag-kortdagsplanter.

I alle disse tilfellene spiller fytokromsystemet en avgjørende rolle for blomstringen. Forsøk med ulike arter har vist at fytokromsystemet ikke måler fotoperioden, derimot er det den sammenhengende mørkeperioden som er avgjørende. Dersom en obligat kortdagsplante får 16 timers sammenhengende mørkeperiode, vil blomstring induseres. Men dersom denne mørkeperioden avbrytes av en kortvarig lysperiode, blomstrer den ikke. På samme måte som med andre fytokromresponser, er rødt lys det aktive. Og virkningen av det røde lyset oppheves dersom det etterfølges av mørkerødt lys.

Vi vet ikke med sikkerhet hvordan fytokromsystemet bidrar til å måle mørkeperiodens lengde, men svært mye tyder på at det dreier seg om et samspill mellom fytokrom og plantens endogene rytme.

Blomstringshormonet: Florigen

Det er meristemene som danner blomstene, men mange forsøk har vist at det er bladene som registrerer fotoperioden. Dette innebærer at det må gå et signal fra bladet til meristemet! Mye tyder på at dette signalet er et hormon som transporteres i silvevet, men vi har ennå ikke klart å identifisere dette hormonet. Vi har likevel gitt det et navn: *Florigen*. Det er antatt at dette hormonet syntetiseres i bladene når fytokromsystemet her registrerer ”riktig” fotoperiode. Forsøk viser at dersom blad eller greiner fra en plante som har fått riktig fotoperiode podes over til en annen plante som ikke har fått samme fotoperiode, vil begge plantene blomstre.

Gibberellin spiller en viktig rolle for blomstring hos mange arter, for eksempel kan mange langdagsplanter induseres til å blomstre ved kort dag dersom de får tilført gibberellin. Dette gjelder imidlertid først og fremst planter som vokser vegetativt med en bladrosett, og som senere får sterk strekningsvekst av stengelen etterfulgt av blomstring. Siden GA induserer strekningsvekst (se s. 55 og 56) er det sannsynlig at effekten på blomstring har sammenheng med effekten på strekningsvekst. På de aller fleste kortdagsplantene har GA ingen, eller hemmende effekt på blomstringen. Vi kan med andre ord ikke sette likhetstegn mellom GA og florigen.

Også andre plantehormoner har vært i søkelyset som potensielle kandidater til rollen som blomstringshormon, men etter 70 års forskning på området er florigen fremdeles ikke identifisert.

Temperaturens betydning for blomstring

En del arter krever en periode med lav temperatur før de kan blomstre. En slik stimulering av blomstring med lav temperatur kalles *vernalisering*. Det er ikke nødvendig med sprengkulde, de mest virksomme temperaturene er i området fra -1 til $+9$ grader Celsius. Eksempler på planter som trenger vernalisering er høstsortene av korn (vinterhvet, vinterrug), en god del toårige planter som gulrot og kål, samt en del vårblostmrende viltvoksende arter, for eksempel vårrubloom.

Ofte ser vi at det er et samspill mellom temperatur og fotoperiodisme. En del arter må vernaliseres før de kan reagere på riktig fotoperiode. Vanligere er det at lave temperaturer kan erstatte krav om kort dag. Her i Norge er det for eksempel mange viltvoksende arter som er kortdags-langdags-planter. (Blomstrer om våren/forsommeren, etter at de først har vært gjennom en vinter). Hos disse kan lav temperatur (altså en vinter) erstatte kortdagskravet.

Hos en del toårige planter som normalt ikke skal blomstre første år – for eksempel kål, kålrot eller gulrot – kan en av og til oppleve det som kalles ”stokkløping” det første vekståret, det vil si at stengelen strekker seg og blomstrer. Dette skyldes at plantene har fått en sen kuldeperiode om våren en tid etter såingen, slik at de har blitt vernalisert.

Hos mange trær og busker dannes blomsteranlegg allerede foregående sommer, før knoppene går i hvile. Den videre utvikling av blomstene skjer ikke før neste vår. Her er det imidlertid ikke snakk om vernalisering, men at knopper med blomsteranlegg i likhet med vegetative knopper må ha en periode med lav temperatur for å bryte hvilen.

Modning, elding og død

Etter blomstring skal frø og frukter modnes, og frøene skal spres slik at nye planter kan vokse opp. Ettårige planter vil med det ha fullført sin livssyklus, og vil visne og dø. Flerårige planter vil etter blomstring kunne gå inn i en ny vegetativ fase med vekst, men i de fleste klimasoner vil de flerårige plantene være avhengig av å overleve en periode med ugunstige vekstforhold.

Frømodning

Etter pollinering vil utviklingen av embryo i frøet kontrolleres av de vekststimulerende hormonene auxin, cytokinin og gibberellin. Disse produseres i embryo, og stimulerer celledeling, vekst og differensiering. Men også veksthemmende hormoner er viktige. Abscisinsyre (fra frøskall eller morplante) vil etter en stund stoppe veksten av embryo, slik at planten unngår at frøspireringen skjer for tidlig. ABA vil samtidig stimulere til økt næringslagring i frøet, og stimulerer dannelsen av spesielle proteiner som gjør at embryo tåler dehydrering.

Fruktdannelse og fruktmodning

Ekte frukter dannes fra selve fruktknuten. Dersom blomsten ikke pollineres, vil fruktknuten vanligvis skrumpe sammen og falle av – det er ingen vits i å produsere frukter dersom det ikke er noen frø som skal spres!

Pollinering stimulerer fruktknutens vekst, fordi pollenkornene skiller ut auxin. Kunstig tilførsel av auxin kan erstatte pollinering, og føre til utvikling av frukter uten frø

(partenokarpi). Hos enkelte arter virker GA på samme måte. Etter pollinering vil embryo produsere auxin og GA, og slik stimulere fruktens videre utvikling.

Fruktmodning innebærer at frukten endres slik at frøene skal spres mest mulig effektivt. For spiselige frukter innebærer dette mellom anna at fruktkjøttet blir løsere (cellevegger brytes delvis ned), organiske syrer og stivelse omdannes til sukker, klorofyll brytes ned, og det dannes ulike fargestoffer (reklame). Denne modningsprosessen stimuleres av eten.

Hos mange frukter varierer respirasjonsintensiteten under modningen på en karakteristisk måte: Under fruktens vekstperiode er respirasjonen høy, men avtar så. Under modningsprosessen utover høsten øker den imidlertid sterkt, hos eple til det dobbelte, hos pære og banan til det tredobbelte. Dette kalles *klimakteriet*, og faller vanligvis sammen med at frukten blir fullmoden. Klimakteriet varer en eller to uker, deretter synker respirasjonen igjen. I denne perioden er også etenproduksjonen i frukten høy. Det er derfor ikke anbefalt å plassere fruktstak sammen med blomsterbuketter, da etenet kan påvirke en del blomster slik at de raskere visner eller faller av. (Det er ikke alle frukter som har et slikt klimakterium, det mangler for eksempel hos sitrusfrukter, jordbær og agurk. Disse fruktene produserer ikke like mye eten selv, men er likevel følsomme for det. Det anbefales for eksempel ikke å lagre tomat og agurk i samme pose, fordi eten fra tomaten stimulerer klorofyllnedbryting i agurken slik at den blir gul).

Tilpasning til vinter

Ettårige planter overlever som frø! For dem er utfordringen først og fremst å vokse fort nok, slik at de rekker å blomstre og sette nye frø før vinteren kommer på nytt. Selve frøet er svært motstandsdyktig. Modne frø inneholder svært lite vann, og vil dermed ikke skades av tørke eller frost.

Mange flerårige planter overlever ved hjelp av røtter, knoller eller lignende under jorda. Her vil det være langt mindre temperatursvingninger enn i lufta over jordoverflata, men temperaturen kan jo falle under 0. I områder med tele, må slike røtter ha evnen til å tåle frost, enten ved å produsere "kjølevæske" som hindrer vannet i å fryse eller ved en kontrollert isdannelse utenfor cellene. For en del arter kan en slik frostperiode faktisk være viktig for å overleve, muligens fordi røttene da beskyttes mot infeksjoner?

Andre flerårige planter, som trær, busker og lyng, har overvintrende deler over jorda. Vi kan da skille mellom de vintergrønne artene (f.eks. gran, tyttebær) og de lauvfellende artene (f. eks. bjørk, blåbær). Allerede i juli/august kan disse plantene begynne å forberede seg til vinteren. For mange av dem er det fotoperioden som er det viktigste signalet om at sommeren er på hell. Veksten stopper opp (noe som fører til at vi kan se årringer i veden), næringsstoffer lagres og vinterknopper som skal sørge for neste års tilvekst produseres. Etter hvert vil de også lagre sukkerstoffer som fungerer som kjølevæske.

De vintergrønne artene som beholder sine blad, kan teoretisk drive fotosyntese gjennom hele vinteren. Hos bartrær er det påvist fotosynteseaktivitet helt ned mot 10 kuldegrader. Ved så lave temperaturer er aktiviteten riktignok svært lav, og når dagene i tillegg er korte sier det seg selv at produksjonen i vinterhalvåret er minimal! Lav temperatur kan være problematisk for de vintergrønne artene, men et langt større problem er vannmangel! Når vannet i jorda fryser, klarer ikke røttene å ta opp nytt vann. Samtidig vil det alltid være en viss fordampning fra de grønne plantedelene. Det er viktig for de vintergrønne artene å gjøre denne

fordampingen så liten som mulig, ellers vil de tørke ut. Det er derfor typisk at slike vintergrønne arter har xeromorfe blad.

Lauvfellende arter beskytter seg mot tørke ved å felle bladene, de kvitter seg med andre ord med de delene som har størst vanntap! Først produseres vinterknopper i bladhjørnene. Deretter vil mange av stoffene i bladene brytes ned, transporteres inn til stamme eller rot, og lagres over vinteren. Nedbrytingen framskyndes av ABA og eten. Det er først og fremst nitrogenet som det er viktig å ta vare på – og siden klorofyll inneholder mye nitrogen, vil det vanligvis fjernes fra bladene før felling. Dette er hovedårsaken til fargeendringene om høsten: Når det klorofyllet fjernes, trer de gule karotenoidene fram. (Gråor feller grønne blad – siden den har symbiose med nitrogenfikserende bakterier, er det ikke nødvendig å spare på nitrogenressursen).

De røde fargene vi ser om høsten, kan skyldes karotenoider, men vanligere er det at de stammer fra anthocyanin. Fargestoffet lagres i vakuolen, og har ikke noen direkte sammenheng med fotosyntesen. Vi tror at det fungerer som et UV-filter for plantene, derfor vil fargene bli ekstra fine dersom det er mange soldager om høsten.

Bladfellingene kontrolleres av et samspill mellom hormonene auxin, cytokinin og eten. (Se vedlegg 5). Når vinterknopper og/eller frø er dannet, er det viktig for plantene at disse ikke starter ny vekst før neste vekstsesong. De vil derfor gå inn i en hvilefase. Vi skiller da mellom **hvile** (*dormancy*) der veksten er midlertidig innstilt på grunn av forhold inne i planten, og **dvale** (*quiescence*) der veksten er midlertidig innstilt på grunn av ugunstige vekstforhold.

Knoppvile:

En knopp dannes ved at strekningsveksten hemmes sterkt, slik at bladanleggene blir liggende tett sammen. De nederste bladanleggene danner vanligvis knoppkjell, som beskytter knoppen. Like etter at en slik knopp er dannet vil den kunne gjenoppta veksten dersom bladene nedenfor knoppen fjernes. Hvilten er altså ikke særlig dyp, og er avhengig av de utvokste bladene ved knoppen. Denne fasen kaller vi *forhvile*.

Noe senere vil hvilen bli dypere, og veksten gjenopptas ikke selv om utvokste blad fjernes. Årsaken til hvilen ligger da i selve knoppen. Denne fasen kaller vi *midthvile*.

Etter en viss periode med midthvile kommer en fase, der gjenopptaking av veksten etter hvert blir mulig dersom de ytre forholdene blir gunstige. Denne fasen kalles *etterhvile*. Dersom de ytre vekstforholdene fortsetter å være ugunstige, går knoppen etter hvert over i dvale – da er det utelukkende de ytre forholdene som er avgjørende.

Tidligere ble det antatt at ABA spilte en stor rolle for knoppvilen, men dette anses i dag som meget usikkert. Derimot vet vi at GA spiller en sentral rolle for å bryte hvilen. Både fotoperioden (korte dager om vinteren) og temperaturen (lave temperaturer høst og vinter) påvirker innholdet av GA i knoppene og bidrar til å bryte hvilen. Et konkret eksempel på dette er bjørkeris: Tar vi inn greiner av bjørk før jul, er det vanskelig å få grønne blad på dem – knoppene er da i midthvile. Senere på vinteren, for eksempel ved påsketider, er det imidlertid vanlig å pynte med grønt bjørkeris – da er knoppene i etterhvile og bryter lett når vekstforholdene blir gode.

Frøhvile:

Mange frø er i stand til å spire rett etter frøspredningen. Men hos de fleste av våre viltvoksende planter må frøene gjennom en hvilefase som bidrar til at de ikke spirer før neste vekstsesong.

Det er flere ulike årsaker til slik frøhvile:

Hardt frøskall kan hindre vann, ofte også oksygen, i å trenge inn til kimen. Før spiring må skallet svekkes. Det kan skje for eksempel ved hjelp av bakteriell nedbryting, sliping mot sand- eller iskrystaller, brann og lignende.

Umodent embryo som må gjennom en ettermodning etter frøspredning finner vi hos arter som hvitveis og soleiehov. Ettermodningen kan ta flere måneder, og frøene må i denne perioden ha tilgang på vann.

Spirehemmende stoffer i frøet eller i frukten som omgir frøet, for eksempel ABA. Utvasking eller lav temperatur vil over tid redusere innholdet av ABA, slik at frøet kan spire. (Samtidig øker konsentrasjonen av GA, på samme måte som i knopper). Det finnes også spirehemmende stoffer i jorda, utenfor frøet. Disse skiller ut av andre planter, og kan gjøre det vanskelig for en del frø å spire i etablerte plantesamfunn.

Spiretreghet er et fenomen vi finner hos mange arter (for eksempel mange av kornslagene våre). Vi kjenner ikke årsaken til spiretreghet, men frøene vil ikke spire før etter en viss lagringstid.

Også hos frø har lav temperatur ofte betydning for å bryte hvilen. I tillegg kan lyspåvirkning ha stor betydning for en del arter. (Se avsnittet ”lysets betydning for frøspiringen, s. 61).

Bjork og furu er eksempler på arter der spiringen stimuleres av lys. Det er imidlertid lite trolig at fotoperioden har betydning for bryting av frøhvile, slik vi finner eksempler på hos knopper.

Når frøhvilen først er brutt vil frøet, dersom de ytre vekstforholdene er gunstige, være i stand til å spire. Dermed er ringen sluttet – en ny plante kan vokse opp og fullføre sin livssyklus.

Oppgaver, del 4

1. Definer begrepene *vekst* og *differensiering*.
2. Forklar hva vi mener med begrepene *fotomorfogenese* og *etiolering*.
3. Forklar hva vi mener med begrepet *fotoperiodisme*.
4. Gjør rede for hvordan *fytokromsystemet* virker.
5. Lag en liste over de 5 hovedgruppene av plantehormoner, med en kort beskrivelse av de viktigste effektene de ulike plantehormonene har.
6. Hva er forskjellen på *tropismer* og *nastier*?
7. Gjør rede for auxins betydning for *fototropisme* og *gravitropisme*.
8. Hva er *apikal dominans*? Hvilken betydning kan auxin ha for apikal dominans?

9. Forklar hvilken betydning fotoperiode og temperatur kan ha på blomstring hos planter.
10. Hva forstår vi med begrepet *endogen rytme*? Forklar hvordan fytokromsystemet kan virke sammen med den endogene rytmen i kontroll av blomstring.
11. Hva forstår vi med begrepet *vernalisering*? Gi eksempler på samspillet mellom vernalisering og fotoperiode i kontroll av blomstring.
12. Hvilke indikasjoner har vi for at det finnes et eget ”blomstringshormon” – florigen? Beskriv hvordan du ville gå fram for å finne og isolere et slikt hormon.
13. Definer begrepene *hvile* og *dvale*.
14. Frø av viltvoksende norske planter spres vanligvis på sensommeren og høsten, men vil normalt ikke spire før neste vår. Gjør rede for ulike faktorer som kan bidra til å hindre at frøet spirer på et ugunstig tidspunkt.
15. Hva forstår vi med begrepet *stratifisering*?
16. Forklar hvordan modning av frukt og frø reguleres i planter
17. Forklar hvordan felling av blad, blomster og frukt forberedes og kontrolleres av plantene.
18. Gjør rede for hvordan et lauvtre, for eksempel ei bjørk i Trøndelag, forbereder seg på vinteren.

Litteratur

Berner, 1993: Plantefysiologi. Pensumtjeneste

Salisbury & Ross, 1992: Plant Physiology, 4. ed. Wadsworth, Inc.

Campbell & Reece, 2008: Biology, 8. ed. Pearson Education, Inc.

*Mot ruten i mitt arbeidsrom
Er epleblomster kommet.
Av hvitt champagneperleskum
Står treet overflommet.*

.....

*Nu er det at min arbeidslyst
Forlater skrivebordet.
Min penn tar ikke opp en dyst
Med epleblomsterfloret.*

*Hva kan vi stille opp mot slikt,
Vi ordets døgenikter?
Hva nytter det å skrive dikt
Når epletreet dikter?*

Fra "En større kollega" av André Bjerke

Ordliste

A

ABA – abscisinsyre:

Et veksthemmende plantehormon. Viktig for regulering av spalteåpningene.

Absorpsjonsspekter

Viser hvilke bølgelengder av lyset et stoff (for eksempel klorofyll) absorberer.

Adhesjon

Svake bindingskrefter, mellom anna mellom vannmolekyler og cellevegg el. l.

Adventivrøtter

Røtter som har sitt utspring overfor kimroten.

Aksjonsspekter

Viser hvilke bølgelengder av lyset som har størst betydning for fotosynteseaktiviteten

Aleuronlag

Det ytterste, proteinrike laget av endospermen i gressfrø

Amyloplast

Plastide som lagrer stivelse

Amylase

Enzym som spalter stivelse til *maltose*

Angiosperma

Dekkkfrøa planter

Anion

Negativt ladet ion

Anthocyaniner:

Røde/blålige, vannløselige fargestoffer som dannes i mange planter. Finnes vanligvis lagret i *vakuolen*.

Apikal dominans

En vekstform der toppskuddet dominerer over sideskuddene, slik at planten får en tydelig hovedstamme/hovedstengel.

Apikalmeristem

Delingssone i skuddspiss og rotspiss

Apoplast:

De ikke-levende delene av en plante, det vil si døde (tomme) celler, cellevegger og *intercellularrom*.

Assimilasjonsvev

Grunnvev (*parenkym*) der cellene inneholder *kloroplaster*, og som derfor driver fotosyntese.

Auxiner:

En gruppe vekstfremmende plantehormoner, for eksempel indol-eddiksyre (IAA)

B

Bark

Alle lag utenfor *kambiet* (inkludert silvevet)

Bastfibre

Dødt støttevev i silvevet

C

Calvinsyklus

Den lysuavhengige delen av fotosyntesen. Syklisk reaksjonskjede, som ved hjelp av energirike forbindelser fra den lysavhengige delen av fotosyntesen binder karbondioksid og omdanner det til organiske forbindelser.

Cortex

Se *primærbark*

Cytokininer:

En gruppe veksthemmende plantehormoner.

D

Differensiering

Kvalitative endringer i celler og vev, spesialisering til ulike oppgaver

Differensieringssone

Avgrenset område der nydannede celler differensieres. Differensieringssoner finnes for eksempel i området umiddelbart etter *strekningssonen* i skudd og røtter.

Diffusjon

Fri bevegelse av molekyler fra områder med høyere konsentrasjon til områder med lavere konsentrasjon.

Dicotyledoneae

Tofrøblada planter

Diploid

Dobbelt sett kromosomer

Dvale

En tilstand der biologisk aktivitet i en plante er opphørt på grunn av ytre faktorer, som for eksempel lav temperatur, tørke el. l.

E

Endodermis:

”Indre hud”. Et cellelag som omgir ledningsvevet i røttene. Kan også finnes i enkelte andre plantedeler, for eksempel barnåler.

Endosperm:

Frøhvite. Opplagsnæring i frø.

Epidermis:

”Ytre hud”. Det beskyttende hudlaget som omgir blad, stengel og rot. (Hos eldre planter med *sekundær vekst*, vil epidermis erstattes av *kork*).

Epigeisk spiring:

Spiring der *frøbladene* blir med skuddet opp over jorda når frøet spirer.

Epikotyl:

Den delen av stengelen som ligger over *frøbladene*, altså mellom frøblad og første egentlige bladpar.

Epinasti

”Hengende blad”

Eten (etylen):

Et veksthemmende plantehormon.

Etiolering

En tilstand som skyldes at planten vokser uten tilgang på lys. Etiolering gir gulbleke, langstrakte og ”skranglete” planter.

F

Fakultativ

”Frivillig” eller ”valgfri” – for eksempel fakultative kortdagsplanter

Feltkapasitet:

Kapillær metning, det vil si at alle større hulrom i jorda er fylt med luft, mens alle små hulrom er fylt med vann. Begrepet sier noe om jordas evne til å ”holde på” vannet.

Floem:

Silvev. Den delen av ledningsvevet i planten som transporterer organiske stoffer.

Florigen

Hypotetisk blomstringshormon

Fluorescens:

Eksiterte elektroner som sender ut energi i form av lys når de faller tilbake til sitt opprinnelige energinivå. Et beslektet fenomen er *fosforescens*. Her er de eksiterte elektronene noe mer stabile, slik at det tar noe lenger tid før de faller tilbake til sitt

laveste energinivå. Hvis vi belyser et fosforescerende stoff, og deretter slukker lyset, vil vi se lysenergien som elektronene sender ut – stoffet er ”selvlysende”.

Fotomorfogenese

Lyspåvirkningens betydning for plantens utvikling

Fotoperiodisme

Reaksjon på døgnetts fotoperiode – det vil si daglengde.

Fotorespirasjon:

En respirasjon (nedbryting av organiske stoffer) som er nært knyttet til fotosyntesen i de fleste grønne planter. Fotorespirasjonen skjer bare i lys, og plantene får ikke noe energiutbytte av denne prosessen.

Fototropisme:

En vekstbevegelse som er orientert etter lyset. (Se også *tropismer*)

Frøblad

Kimplantens første bladanlegg. Kalles også *kimblad* eller *kotyledon*. Enfrøblada planter har ett frøblad. Tofrøblada planter har to frøblad. Nakenfrøa har mange frøblad.

Frøhvite

Se *endosperm*

Frørotter

Røtter som vokser ut fra frøet hos enfrøblada planter

Fytokrom:

Et fargestoff som absorberer rødt og mørkerødt lys. Fytokromsystemet er viktig for plantenes evne til å reagere på lys og på variasjoner i daglengde.

Følgecelle

Levende celler som ligger inntil *silvrørselementene* i silvevet, og som er dannet fra samme morcelle som silvrørselementet.

G

Gametofytt

”Den som danner kjønnsceller”. Hos planter er gametofytten *haploid*.

Gibberelliner (GA):

En gruppe vekstfremmende plantehormoner.

Glyoksysomer:

En organell som er spesielt vanlig i frø som har fett som opplagsnæring. Glyoksysomene er blærer, omgitt av en enkel membran, som inneholder enzymer for å omdanne fett til karbohydrater (*glyoksylysyresyklusen*)

Grenseplasmolyse

En tilstand der cellene har mistet så mye vann at cellemembranen er i ferd med å slippe tak i celleveggen. Trykkpotensialet i cellen er da 0.

Gravitropisme (geotropisme):

En vekstbevegelse som er orientert etter tyngdekraften. (Se også *tropismer*).

Grunnmeristem

Det vevet i kimplanten som gir opphav til grunnvevet i planten

Guttasjon:

En utskilling av vann som skyldes overtrykk i vedvevet. (Se rottrykk).

Gymnosperma

Nakenfrøa planter

H

Halofytt

”Saltelskende” plante – planter som tåler saltholdig jord.

Haploid

Enkelt kromosomsett

Heliotropisme

En vekstbevegelse der plantene følger solens gang over himmelen

Hemicellulose

Et polysakkarid som finnes i plantenes cellevegg, i *matrix*. Fungerer som ”sement” mellom cellulosefibrene i veggen.

HIR

”Høy-intensitets-reaksjonen” – en reaksjon på høyere lysintensiteter enn det som er nødvendig for å oppheve *etiolerings*, men som likevel er nødvendig for normal vekst hos planter.

Hvile

En tilstand der biologisk aktivitet i en plante er opphørt på grunn av indre faktorer, for eksempel spirehemmende stoffer i et frø

Hydrofil:

”Vannelskende”

Hydrofob:

Vannavstøtende

Hydrofytt:

Vannplante

Hygrofytt:

Fuktighetselskende plante.

Hypogeisk spiring:

Spiring der frøbladene blir værende igjen i jorda når frøet spirer.

Hypokotyl:

Den delen av stengelen som ligger under frøbladene.

I

IAA

Indol-eddik-syre. Et naturlig forekommende *auxin*

Imbibisjon:

Vannbevegelse som skyldes at vann trenger inn i faste strukturer (for eksempel stivelseskorn) slik at de sveller.

Intercellularrom

Åpne luftfylte rom mellom cellene i et vev

Interkalært meristem

Delingssoner som stammer fra *apikalmeristemet*, men som blir skilt fra disse av annet vev. Ligger som små "lommer" av delingsvev i stengler og røtter, og kan gi opphav til greiner, siderøtter m.m.

K

Kambium

En sone av delingsvev som hos nakenfrøa og tofrøblada planter ligger mellom vedvev og silvev. Delingsaktiviteten her fører til at det dannes nytt vedvev på innsiden av kambiet, nytt silvev på utsiden av kambiet. (*Sekundært vedvev og silvev*)

Kaspariske bånd

Impregnerte bånd i celleveggen i endodermis. Cellene i endodermis er impregnert med suberin på fire sider. Vann kan dermed ikke passere gjennom endodermis via celleveggene, men tvinges inn i de levende cellene før det kommer inn til ledningsvevet.

Karotenoider:

Gule – oransje fargestoffer som finnes i kloroplastene. Fungerer som hjelpepigmenter under fotosyntesen.

Kation

Positivt ladet ion

KDP

Kortdagsplanter. Planter som krever en daglengde under en viss minimumsgrense for å blomstre

Kimblad

Se *frøblad*

Kimknopp

Kimplantens stengelskudd

Kimplante

Plantens embryo – planteanlegget som finnes inne i frøet

Kimrot

Kimplantens rotanlegg

Kimslire

Se *koleoptil*

Kloroplaster

Se *plastider*

Klorose

Gulfarging på grunn av klorofyllnedbryting eller manglende klorofyllsyntese.

Kohesjon

Svake bindingskrefter mellom vannmolekyler

Koleoptil

Kimslire. En beskyttende hinne som sitter rundt stengelskudd og bladanlegg hos spirende frø av gress- og halvgress

Kollenkym:

Levende støttevev.

Kork

Celler som dannes på utsida av *korkkambiet*. Celleveggene i disse cellene vil impregneres med *suberin*, og cellene vil raskt dø. Danner et beskyttende lag av døde celler ytterst i barken.

Korkkambium:

Et delingslag som dannes like under epidermis hos planter med sekundær vekst. Delinger i korkkambiet produserer *kork* (døde celler der celleveggen er impregnert med *suberin*) mot yttersiden, eventuelt også noe *korkparenkym* (levende celler) mot innsiden av stammen.

Korkparenkym

Levende celler som dannes på innsida av *korkkambiet*

Kotyledon

Se *frøblad*

Kromoplaster:

Plastider som inneholder ulike fargestoffer, for eksempel karotenoider, men som ikke inneholder klorofyll. (Disse plastidene driver altså ikke fotosyntese). Gir farge til ulike planteorganer, for eksempel gulrøtter.

Kronrøtter

Røtter som dannes fra de nederste leddknutene på stengelen hos enfrøblada planter.

Kryptokrom

En fotoreseptor som reagerer på blått lys.

Kutikula:

Et beskyttende lag utenpå epidermis. Kutikula består primært av *kutin*, et hydrofobt (vannavstøtende) stoff som skilles ut av epidermiscellene. Laget beskytter mot vanntap fra plantens overflate, og bidrar også til å beskytte planten mot parasitter og mekaniske skader.

Kutin

Et fettstoff som i planter danner den beskyttende hinnen *kutikula* utenpå *epidermis*

L

Laterale meristemer

Delingssoner som i mange planter gir grunnlag for en vekst på tvers av lengderetningen. (*Sekundær tykkelsesvekst*).

Lateral transport:

En transport på tvers av lengderetningen i planten. I stammer skjer den laterale transporten i margstråler. Det skjer også en laterale transport mellom silvev og vedev i en plante.

Leghemoglobin:

Et rødt fargestoff som binder oksygen på omlag samme måte som hemoglobin. Dannes i rotknoller hos belgplanter som lever i symbiose med nitrogenfikserende organismer.

Lentikler

Porer i barken på trær

Leukoplaster

Se *plastider*

Lignin

”Vedstoff”. Et nettverk av aromatiske alkoholer (fenolderivater) som ”impregnerer” celleveggen i mange planteceller. (Se *lignifisering*).

Lignifisering

Forveding. Celleveggene i cellene i ved, støttevev m.m. ”impregneres” med lignin, slik at de blir vannavstøtende.

Linseporer

Spesielle porer mellom *trakeidene* i veden. Porene har en linseformet ”ventil” som gjør at poren stenges dersom det oppstår trykkforskjeller mellom trakeidene.

Lysmetning:

Fotosynteseaktiviteten i en plante vil øke med økende lysintensitet inntil den når et metningspunkt der ytterligere økning av lysintensiteten ikke vil ha betydning for fotosyntesen. Lysmetningen inntreffer når det er andre faktorer enn lysintensiteten som virker begrensende på fotosyntesen, for eksempel klorofyllmengden i planten eller CO₂-tilgangen.

M

Maltase

Enzym som bryter ned *maltose* til glukose

Maltose

Maltsukker. Disakkarid som består av to glukosemolekyler

Marg

Indre del av en stamme eller ei rot

Margstråler:

Større eller mindre soner med levende celler (*parenkym*) som danner sammenhengende stråler gjennom veden i trær, fra margen i sentrum av stammen ut til barken ytterst. Viktig for *lateral transport* i stammen, kan også fungere som lagringssted.

Matrix

Egentlig ”grunnmasse”. I planter brukes begrepet om den massen som cellulosefibrene er avleiret i plantenes cellevegger.

Meristem:

Delingssone i en plante. Vi skiller mellom ulike typer:

Apikalmeristem:

Delingssonene i rotspiss og skuddspiss. Disse gir opphav til *primær vekst*.

Lateralt meristem:

Kambium og korkkambium. (Se dette) Gir opphav til *sekundær vekst*.

Interkalære meristemer

Soner der celler har beholdt delingsevnen selv om de er skilt fra apikalmeristemene. Slike delingssoner danner utgangspunkt for forgreining av rot og stengel. Hos gressplanter finnes slike interkalære meristemer også i stengelleddene.

Mesofyll

Assimilasjonsvevet i blad

Mesofytter:

Planter som er tilpasset normal vanntilgang. Tåler moderat tørke i kortere perioder, men trives best ved jevn vanntilgang.

Midtlamell:

Grenselaget mellom to planteceller. Består hovedsakelig av pektinstoffer, fungerer ofte som et slags ”kitt” som holder cellene sammen. Ved celledeling dannes midtlamellen først, celleveggene til de to nye cellene avsettes deretter på hver side av denne.

Mikrofibriller

Egentlig ”små fibre”. I planter benyttes begrepet om cellulosefibre som ligger avleiret i celleveggene.

Monocotyledoneae

Enfrøblada planter

Morfogenese

En plantes utvikling (summen av vekst og differensiering) mot en bestemt form (morfogenese betyr å ”skape form”)

Mykorrhiza

Sopprot. Symbiose mellom sopphyfer og røtter hos høyere planter.

N

Nastier

Bevegelser som ikke er orientert i forhold til ytre stimuli

Nekrose:

Brunfarging på grunn av celledød.

Nitrogenfiksering:

Evnen til å omdanne atmosfærisk nitrogen (N_2) til ammoniakk (NH_3). Prosessen er svært energikrevende, og det er kun enkelte mikroorganismer som er i stand til dette.

O

Obligat

”Tvungen” eller ”nødvendig”. For eksempel obligat kortdagsplante

Osmose

Bevegelse av et løsemiddel (vanligvis vann) over en selektivt permeabel membran

P

Palisadevev:

Assimilasjonsvev der cellene ligger tett, og regelmessig anordnet i øvre del av bladet. (Vanlig hos tofrøblada planter).

Parenkym:

Løst grunnvev. Levende vev som har ulik funksjon i planter. I bladene er det parenkymet som driver fotosyntese (da kaller vi det ofte *assimilasjonsvev*), i røtter, frukt m.m. fungerer det som lagringsvev. Kan også være viktig for lateral transport i en plante (*margstråler*).

Pektin

Et polysakkarid som finnes i plantenes cellevegg, spesielt i *midtlamellen*. Relativt lettløselig

PEP-karboksyklase

Enzym som binder karbondioksid til PEP – fosfo-enyl-pyrodruesyre. Viktig i fotosyntesen hos C4-planter og CAM-planter.

Peroksysom

Organell i plantecellen. I assimilasjonsvevet ligger peroksysomene vanligvis tett inntil kloroplastene, og fungerer som sete for en del av de viktigste reaksjonene i *fotorespirasjonen*.

Plasmalemma:

Plasmamembran. Cellemembranen som omgir den levende cellen.

Plasmavekst

Vekst av cellen der det totale cellevolumet øker på grunn av nysyntese av cytoplasma, organeller m.m. (Sammenlign *strekningsvekst*).

Plasmodesmer:

Cytoplasmaforbindelser mellom levende celler.

Plasmolyse:

Når plantecellen mister så mye vann at den krymper og slipper taket i celleveggen.

Plastider:

En gruppe organeller som finnes i alle planteceller. Vi skiller mellom ulike typer, for eksempel:

Leukoplaster:

Fargeløse. Fungerer ofte som lagringssted for stivelse o.l.

Kromoplaster:

Gul- eller rød-fargede på grunn av *karotenoider*.

Kloroplaster:

Grønnfargede på grunn av klorofyll. Fungerer som sete for fotosyntesen.

Primærbark

Et lag med levende celler (løst grunnvev) som i unge røtter ligger mellom *epidermis* og *endodermis*. Kalles også *cortex*. (Hos eldre, *forvæda* røtter erstattes primærbarken ofte helt med *kork*.)

Primærvegg:

Celleveggen som dannes i unge, voksende celler. Består hovedsakelig av cellulosefibre, innleiret i en grunnsubstans (matrix). Primærveggen er karakterisert ved et relativt lavt innhold av cellulose i forhold til grunnsubstans, og ved at cellulosefibrene er relativt uordnet. (Dette har sammenheng med cellens vekst).

Primærvekst

Vekst som er knyttet til delingsaktiviteten i *apikalmeristemene*, det vil si *strekningsveksten* i skudd- og rotspiss

Primærvev

Vev som er dannet fra *apikalmeristemene* i planten

Prokambium

Det vevet i kimplanten som gir opphav til ledningsvevet i planten

Protoderm

Det vevet i kimplanten som gir opphav til epidermis

Protoplast

Den levende cellen – hos planter regnes ikke celleveggen med til protoplasten

R

Reproduktiv fase

Plantenes blomstringsfase, periode med kjønnnet formering

Reproduktivt meristem

Apikalt meristem som danner blomster i stedet for skudd/blad

Rothette

Et beskyttende lag av celler som ligger helt ytterst på rotspissen. Beskytter delingssonen i rota.

Rothår

Utposninger av epidermiscellene i unge røtter

Rothårssone

Tilsvarende *differensieringssonen* i ei rot, det vil si den sonen der rothårene dannes.

Rottrykk:

Et overtrykk i vedvevet som dannes ved aktivt opptak av vann. Det aktive vannopptaket er knyttet til et aktivt opptak av salter fra jord til vedvev, noe som

medfører at vann går inn i vedvevet på grunn av osmose. (Vannpotensialet i vedvevet senkes på grunn av høyt innhold av løste stoffer).

Rubisco

Sentralt enzym i bindingen av karbondioksid i *Calvin-syklus*.

S

Saftspenning

Et overtrykk – en ”spenning” – inne i cellene, som skyldes at vakuolen presser celleinnholdet mot celleveggen. Dette overtrykket kalles *turgortrykk*, og når cellen er saftspent sier vi at den har full *turgor*

Scutellum

Se *skutellum*

Sekundærvegg

Cellevegg som dannes etter at cellens vekst er avsluttet. Ligger innenfor primærveggen (nærmest cellemembranen). Vanligvis vesentlig tykkere enn primærveggen, med et høyere celluloseinnhold og et ordnet mønster av cellulosefibre. Kan være *lignifisert*. Det er ikke alle planteceller som har sekundærvegg.

Sekundær vekst

Vekst som er knyttet til delingsaktiviteten i *laterale meristemer*. Denne delingsaktiviteten fører til at plantene vokser i tykkelse, vi snakker derfor også ofte om sekundær tykkelsesvekst.

Sekundære vev

Vev som er dannet fra *laterale meristemer*

Sentralsylinder

Indre del av rota, området innenfor *endodermis* der ledningsvevet er samla. Kalles også *stele*.

Silrørselement:

En celle som utgjør en del av et silrør.

Silparenkym

Levende celler i silvevet

Silplate:

Gjennomhullet plate (rest av cellevegg) som danner skille mellom silrørselementene i et silrør.

Silvev

Se *floem*

Skarifisering

Kunstig svekkelse av harde frøskall for å øke spire-evnen hos frø.

Skjoldblad

Se *skutellum*

Sklerenkym:

Dødt støttevev. Vanligvis lignifiserte cellevegger.

Skutellum:

Frøbladet hos enfrøblada planter. I frøene hos enfrøblada planter omdannes frøbladet til et oppsugingsorgan, som under spiringen suger opp næring fra *endospermen* og transporterer denne næringen inn til den voksende kimen.

Sporofytt

”Den som danner sporer”. Hos planter er sporofytten diploid

Statolitt

Tunge partikler som reagerer på tyngdekraften. I planter ofte *amyloplaster*.

Stele

Se *sentralsylinder*

Stratifisering

Kunstig lav-temperatur-behandling av frø for å øke spireevnen. (Begrepet betyr egentlig ”lagdeling” – frøene legges lagvis i fuktig sand eller torv)

Strekningsvekst

Lengdevekst av cellen eller planten. Skyldes hurtig vannopptak i *vakuolen*, slik at denne presser celleinnholdet mot celleveggen. I unge celler vil celleveggen være plastisk, men på grunn av cellulosefibreneres retning vil den ”gi etter” i cellas lengderetning – cella strekkes.

Spirekrok

En bøy på stengelskuddet som hos tofrøblada planter sørger for at delingssone og bladanlegg beskyttes på tur opp gjennom jorda. Rettes ut når planten kommer opp i lyset

Stomata:

Spalteåpning

Suberin:

”Korkstoff”. Et stoff som impregnerer celleveggen i kork, og i de Kaspariske bånd i endodermis. Kjemisk beslektet med kutin.

Sukkulenter:

”Saftplanter”. En spesiell form for tørketilpassing, der plantene lagrer vann i blad/stengel. I tillegg har sukkulentene en spesiell stoffomsetning som reduserer transpirasjonen.

Svampvev:

Et løse, ustrukturert assimilasjonsvev som vi ofte finner på undersiden av bladet hos tofrøblada planter.

Symplast:

Den levende delen av en plante, det vil si de levende cellene, unntatt celleveggene.

T

Tonoplast

Membranen som omgir vakuolen

Transpirasjon:

Fordamping av vann fra levende organismer. I planter skiller vi mellom:

Kutikulær transpirasjon:

Fordamping av vann fra plantens overflate, altså gjennom kutikula

Lentikulær transpirasjon:

Fordamping av vann gjennom spesielle porer (lentikler) i barken på trær

Stomatær transpirasjon:

Fordamping av vann gjennom spalteåpningene (stomata)

Trakéer

Vedrør/vedkar. Den viktigste transportbanen for vann i vedvevet hos de dekkfrøa plantene.

Trakeider:

Langstrakte, smale, døde celler som er forbundet med porer. Fungerer som transportbane for vann i vedvevet. Veden i nakenfrøa planter (bartrær) har ikke vedrør, trakeidene blir dermed den eneste transportbanen for vann i disse plantene.

Triploid

Tredobbelt sett med kromosomer

Tropismer:

Retningsbestemte vekstbevegelser. En bevegelse som skyldes aktiv vekst, og der vekstretningen bestemmes av et ytre stimuli.

Turgor:

Se *saftspenning*.

Turgortrykk

Se *saftspenning*

V

Vakuole

Saftrom. En væskefylt blære i plantecellene.

Vedfibre

Dødt støttevev i vedvevet

Vedparenkym

Levende celler som finnes i vedvevet.

Vedrørelement

En sylindrisk celle som danner grunnlaget for å bygge opp vedrør (*trakéer*).

Vedvev

Se *xylem*

Vegetativ

Ukjønnet. For eksempel:

Vegetativ formering – ukjønnet formering

Vegetativ vekst – plantens vekst før blomstring

Vegetativt meristem – meristemer som danner plantens vegetative deler (rot, blad osv)

Vekst

En irreversibel, kvantitativ endring i en plante, en celle eller et vev

Vernalisering

Lav-temperatur-påvirkning som hos mange planter kan være nødvendig for å indusere blomstring.

X

Xerofytter:

Tørketilpassa planter.

Xeromorf

Tørketilpassa. En bygning som viser at planten er tilpasset å overleve der vanntilgangen er liten

Xylem

Vedvev. Den delen av ledningsvevet i planten som transporterer vann og salter.

Z

Zygote

Befrukta eggcelle

Vedlegg 1:

Vannpotensial

Mennesket har i århundrer utnyttet vannets energi til å utføre ulike former for arbeid. Gårdskverna og dampmaskina er gode eksempel på dette. Den frie energien i vannet, altså den energien som kan utnyttes til å utføre et arbeid, kaller vi for vannets *vannpotensial* (eller vannets kjemiske potensial). I plantefysiologien benyttes dette begrepet for å forklare hvorfor vann beveger seg fra et sted til et annet. (En slik bevegelse kan også betraktes som en form for arbeid).

Vannets evne til å utføre arbeid – eller til å bevege seg – påvirkes av mange ulike faktorer. Et absolutt mål på energiinnholdet er det vanskelig å angi, men vi kan lett finne *forskjellen* i energiinnhold mellom for eksempel varmt og kaldt vann. Vannpotensialet oppgis derfor ikke som en absolutt verdi, men som en relativ verdi sett i forhold til et fast definert utgangspunkt – en *referanseverdi*.

Den referanseverdien vi benytter er vannpotensialet i helt rent vann ved normal temperatur (20 grader Celsius) og normalt atmosfærisk trykk (altså ved havoverflata). Vannpotensialet defineres her til 0. Det betyr naturligvis ikke at rent vann ved havoverflata ikke har noe fri energi, eller ingen evne til å utføre arbeid. Referanseverdien er bare et utgangspunkt for sammenligning – dersom vannpotensialet er lavere enn null (negativt) betyr det at mengden fri energi (og arbeidsevne) er lavere enn i rent vann ved havoverflata. Er vannpotensialet høyere betyr det at mengden fri energi (og arbeidsevne) er tilsvarende høyere.

Vannpotensialet betegnes med den greske bokstaven Ψ (psi).

Ψ uttrykkes med trykkenheten megapascal (MPa).

Dette kan virke litt underlig, siden det egentlig dreier seg om et mål på energi-innhold. Men i plantefysiologien har det vist seg mest hensiktsmessig å benytte en trykkenhet.

Ut fra dette kan vi altså si at referanseverdien for vannpotensial (rent vann ved normal temperatur og trykk) er null megapascal:

$$\Psi_{\text{ref}} = 0$$

Delpotensialer

Som nevnt er det mange ulike faktorer som påvirker vannpotensialet. Disse ulike faktorene kaller vi for *delpotensialer*. De viktigste delpotensialene er:

Temperatur (T)

At temperatur er viktig er kanskje en selvfølge? Økt temperatur øker vannets arbeidsevne – tenk på dampmaskina. Det er lett å skjønne hvorfor det må være slik, for temperaturen i et stoff er egentlig et mål på hvor hurtig molekylene i stoffet beveger seg. Når vi tilfører varmeenergi til vann, vil vannmolekylene bevege seg raskere og raskere. Det er den økte bevegeligheten som gjør at vannmolekylene ”bryter opp” og beveger seg ut i lufta som vanndamp når vannet koker. Temperaturen (T) vil med andre ord øke vannpotensialet dersom den stiger over standardtemperaturen som benyttes som referanse. Og motsatt vil en lavere temperatur føre til et lavere vannpotensial.

Gravitasjonspotensiale (F)

Høyde over (eller under) havet har også stor betydning. Vannpotensialet øker med økende høyde over havet. Det betyr med andre ord at vann i et vannmagasin i fjellet vil ha mer fri energi enn vann i et tilsvarende magasin ved havoverflata. Når vannet renner nedover vil energien gradvis frigjøres – det er denne energien vi utnytter til å drive skovlene i en kvern eller turbinene i et vannkraftverk. Delpotensialet kaller vi for gravitasjonspotensialet, og det er direkte relatert til høyden over havet slik at det er 0 ved havoverflata (referanseverdi), får økende positiv verdi jo høyere over havoverflata vi kommer og tilsvarende økt negativ verdi hvis vi går under havoverflata.

Trykkpotensiale (P)

Ytre trykk (ut over atmosfæretrykket) vil også påvirke vannpotensialet. Setter vi en væske under trykk, øker evnen til å utføre arbeid. Det utnytter vi mellom anna i ulike hydrauliske systemer. Trykkpotensialet er uavhengig av gravitasjonspotensialet, i en åpen vannskål vil trykkpotensialet alltid være 0 uansett høyde over havet. Men dersom vi har en lukket beholder der vannet kan settes under et trykk som er høyere, eventuelt lavere enn det atmosfæriske trykket i omgivelsene, så vil vannpotensialet påvirkes. Vannpotensialet stiger dersom vi har et overtrykk, synker dersom vi har et undertrykk. Trykkpotensialet kan altså være både positivt og negativt.

Osmotisk potensiale (π)

Det osmotiske potensialet er et mål på hvor mye løste stoffer det er i vannet. At stoffer som er løst opp i vannet skal ha betydning for vannets frie energi er kanskje ikke helt enkelt å forstå sånn uten videre. Men når et stoff løses opp i vann, vil molekylene eller ionene som stoffet består av bli ”pakket inn” i vannmolekyler. Det er denne ”innpakningen” som gjør at stoffets molekyler/ioner holdes fra hverandre i løsningen. I en liter rent vann er alle vannmolekylene ”ledige”, men tømmer vi litt koksalt (NaCl) opp i vannet vil mange av vannmolekylene bli ”opptatt” med å pakke inn natriumionene (Na^+) og kloridionene (Cl^-). Dermed blir det færre ledige vannmolekyler igjen til andre ”arbeidsoppgaver”. Med dette som bakgrunn er det kanskje enklere å forstå at stoffer som er løst i vannet vil minske vannets arbeidsevne, altså senke vannpotensialet.

Det osmotiske potensialet vil alltid være negativt. (Utgangspunktet er jo rent vann, med vannpotensial 0. En senking av vannpotensialet fra dette utgangspunktet må nødvendigvis bety en negativ verdi!)

Matrikspotensiale (m)

Matrikspotensialet er et delpotensial som på mange måter minner om det osmotiske potensialet. Men her er det ikke løste stoffer som binder opp vannmolekylene, men store makromolekyler eller andre strukturer som binder til seg vann. Cellulose og stivelse er eksempler på store molekyler som binder vannmolekylene.

Matrikspotensialet vil på samme måte som det osmotiske potensialet alltid være negativt.

Vannpotensialet vil til en hver tid være summen av alle de ulike delpotensialene som påvirker vannets frie energiinnhold:

$$\Psi = T + F + P + \pi + m$$

Vannpotensial og vannets bevegelse

I plantefysiologien benytter vi forskjeller i vannpotensiale for å forklare hvordan vann beveger seg i planten. Vann vil **alltid** bevege seg fra et område med høyere vannpotensial til et område med lavere vannpotensial. Vi sier at vannet beveger seg langs en potensialgradient.

Dette krever kanskje litt nærmere forklaring:

I vann, som i alle andre kjemiske stoffer, vil molekylene være i konstant bevegelse. Temperatur er rett og slett et mål på hvor stor denne bevegelsen er – det er bare ved det absolutte nullpunkt (0 grader Kelvin, eller ca 273 kuldegrader på Celsiusskalaen) at molekylene er i ro! Det betyr at også i faste stoffer, som is, er molekylene i bevegelse. Bevegelsen er imidlertid ikke så stor at molekylene brytes fra hverandre. Men siden økt temperatur fører til økt bevegelse av molekylene vil alle faste stoffer før eller siden komme til et punkt der molekylene er så "urolige" at de ikke lenger kan holdes like godt sammen, stoffet blir da flytende. For vann skjer dette ved en temperatur på 0 °C – isen smelter og blir til vann. I en væske – som vann – er molekylene fri til å bevege seg ganske mye. De ulike delpotensialene vi nå har beskrevet påvirker denne friheten, for eksempel ved å binde vannmolekyler opp til løste stoffer. Jo større bevegelsesfriheten er, jo lettere vil vannmolekylene naturligvis ha for å bevege seg fra et punkt til et annet. Dersom to områder har forskjellig vannpotensial, og vannmolekylene har mulighet for å bevege seg fra det ene området til det andre, vil mange vannmolekyler fra det området som har høyest vannpotensial finne veien over til det området som har lavere vannpotensial. En del molekyler vil også bevege seg den andre veien, men fordi molekylene fra området med lavest vannpotensial har mindre bevegelsesfrihet blir det ikke så mange. Dermed får vi en netto transport av vann mellom de to områdene, inntil forskjellen i vannpotensial er utjevnet. Vannmolekylene vil da fortsatt bevege seg mellom de to områdene, men vi får ikke lenger noen netto transport fordi bevegelsen går like lett i begge retninger.

Siden vannet beveger seg langs en potensialgradient, er det eventuelle forskjeller i vannpotensial som er avgjørende for hvordan vann beveger seg i en plante. I plantefysiologien vil det dermed være viktig å konsentrere seg om de faktorer som kan påvirke slike forskjeller inne i planten.

Da kan vi vanligvis se bort fra temperatur og gravitasjonspotensialet, rett og slett fordi temperaturforskjellene og høydeforskjellene inne i en plante vanligvis vil være svært små, og dermed ha liten betydning for forskjeller i vannpotensial inne i planten. Trykkpotensiale, osmotisk potensiale og matrikspotensiale vil derimot alle ha stor betydning, siden de kan variere ganske mye mellom de ulike delene av en plante. Rent praktisk kan det imidlertid være svært vanskelig å skille mellom osmotisk potensiale og matrikspotensiale inne i en plantecelle. Derfor slår vi vanligvis disse to sammen til en enhet som vi kaller osmotisk potensiale (π), men som egentlig også inkluderer matrikspotensialet. En forenklet ligning for vannpotensialet i en plantecelle er da:

$$\Psi = P + \pi$$