

INHOUD

1. DE PLANTENCEL	3
1.1 Verklaar volgende planten structuren zeer gedetailleerd : plasmodesmata, stomata, plastiden en vacuole(tonoplast).....	3
1.1.1 Vacuole met tonoplast.....	3
1.1.2. chloroplasten en plastiden	3
1.1.3 plasmodesmata	4
1.1.4. stomata	4
1.2 Plantencel vs eukaryoten cel (ik denk dus dierlijke cel)	4
1.3 Plantenweefsels?	4
2. WATER EN DE PLANTENCEL	5
2.1 Leg uit wat een waterpotentiaal is en bespreek de Hofflerdiagram (7)	5
3. WATERBALANS VAN PLANTEN	8
3.1 Drijvende kracht en transportweg van water en assimilaten in de plant. (9)	8
4. MINERALE VOEDING	10
4.1 Biochemische indeling van mineralen en functies (2)	10
4.2 Welke zones onderscheidt men bij de wortel op betrekking van minerale voeding	12
4.3 Mycorrhiza	12
5. FLOEËMTRANSPORT	13
5.1 Drukstroomprincipe voor floëem lading en ontlading.	13
5.2 Allocatie en partitie	13
6. ASSIMILATIE VAN STIKSTOF	14
6.1 Symbiotische stikstoffixatie bij vlinderbloemigen + probleem bij endosymbiotische stikstof fixerende bacteriën bij vlinderbloemigen.....	14
6.2 Stikstof, ammonium en nitraat assimilatie	15
6.3 Assimilatie van ijzer, zwavel en fosfor.	16
7. SECUNDAIRE METABOLIETEN	17
7.1 Secundaire metabolieten: wat? Waarvoor? Groepen? Structuur? En voorbeelden.....	17
7.1.1 Terpenoïden	17
7.1.2 Glycosiden	18
7.1.3 Fenolen	18
7.1.4 Flavonoïden	19
7.1.5 Alkaloïden	19

8. FYTOHORMONEN	20
8.1 van ABA en Gibberelline op dormantie en kieuwen van zaad.....	20
8.2 Geef de 5 hormonen, eigenschappen, opbouw, rol en de synthese	20
8.2.1 Auxinen	20
8.2.2 Gibberellinen	22
8.2.3 Cytokininen	22
8.2.4 Abscisinezuur	23
8.2.5 Ethyleen	23
8.3 Infectie agrobacterium tumefaciens leidt tot tumor	24
9. STRESSFYSIOLOGIE.....	25
9.1 Oxidatieve stress en antioxidatiefsysteem in planten. Geef de rol en eigenschap van 4 moleculaire en 2 enzymatische antioxidantia.	25
9.2 Biotische stress + hypergevoelige respons + systemische geïnduceerde resistentie	25
9.3 Wat is stress en geef 4 soorten abiotische stress en de plant zijn aanpassing hiervoor?	27
10. FOTOBIOLOGIE	28
10.1 Alles over cryptochroom en fytochroom.....	28
10.2 Actie- en absorptiespectra.....	29

PLANTENFYSIOLOGIE

1. DE PLANTENCEL

1.1 VERKLAAR VOLGENDE PLANTEN STRUCTUREN ZEER GEDETAILLEERD : PLASMODESMATA, STOMATA, PLASTIDEN EN VACUOLE(TONOPLAST)

1.1.1 VACUOLE MET TONOPLAST

Volwassen plantencellen bevatten doorgaans een grote, met water (+ enzymen, suikers en secundaire metabolieten = verdediging plant) gevulde centrale vacuole. Elke vacuole wordt omgeven door een membraan, de tonoplast, de transporteiwitten controleren de flux van ionen en organische moleculen doorheen de tonoplast. De osmotische opname van water in de vacuole wordt mogelijk gemaakt door actief transport van moleculen door de tonoplast. De turgordruk die ontstaat door de wateropname is essentieel voor cel expansie, en voor de structurele rigiditeit die planten zonder houdachtige celwanden rechtop houdt. Het zijn grote lytische compartimenten met hydrolytische enzymen. Tijdens de senescentie van plantencellen komen deze enzymen vrij in het cytoplasma en ondersteunen de recyclage van belangrijke moleculen voor het nog levende deel van de plant. Eiwitlichaampjes zijn vacuolen die gespecialiseerd zijn in de opslag van eiwitten en komen veelvuldig voor in zaden. De hydrolytische enzymen voor de afbraak van deze eiwitten zitten opgeslagen in de lytische vacuolen, die versmelten met de eiwitlichaampjes om de afbraak te initiëren.

1.1.2. CHLOROPLASTEN EN PLASTIDEN

Plastiden zijn een groep van organellen waaronder chromoplasten (= plastiden met pigment), leukoplasten (= plastiden zonder pigment) en chromoplasten. Soorten plastiden kunnen in elkaar worden omgezet en vervullen verschillende functies.

Chloroplasten zijn organellen met een dubbele membraan (binnen en buiten). Zij hebben eveneens nog een 3^e membraansysteem, wat het thylakoïde membraan wordt genoemd. Grana zijn dan stapeltjes van deze thylakoïden. Deze grana worden verbonden door stroma lamellen. Het thylakoïde membraan bevat ATP synthetasen die door verplaatsing van elektronen een proton gradiënt opbouwen en zo ATP aanmaken. Chloroplasten bezitten hun eigen DNA en de machinerie voor de synthese van eiwitten. Dit komt door het proces endosymbiose, dat wil zeggen dat het organel ontwikkeld is uit endosymbiotische micro-organismen. Het DNA van de chloroplast codeert voor rRNA, tRNA, rubisco grote subeenheid. In de stroma van de chloroplast bevinden zich circulaire chromosomen en zijn polyploïd (= meerdere kopieën van het circulaire chromosoom) in gedifferentieerde cellen.

In meristeen cellen vinden we proplastiden (= zonder chlorofyl, membraan, fotosynthesemachine). Deze zullen evolueren tot chloroplasten indien de cellen belicht worden of tot etioplast indien de plant niet belicht wordt. Etioplasten hebben prolamellaire lichaampjes (= semi-kristallijne tubulaire structuren) en protochlorofyllide, wat een geel/ groen precursor pigment is.

Het behoud van de chloroplast is lichtafhankelijk. Zij kunnen (de)differentiëren. Chloroplasten kunnen omgezet worden in chromoplasten (bv. herfst bladeren). Maar ook etioplasten of amyloplasten kunnen differentiëren tot chloroplasten bij belichting.

1.1.3 PLASMODESMATA

Tubulaire extensies van de plasmamembraan die door de celwand heen lopen en het cytoplasma van naburige cellen verbinden. Omdat de meeste plantencellen op deze manier verbonden zijn, vormt het cytoplasma een continuüm, de symplast. Ze spelen een rol in cel-cel communicatie. Primaire plasmodesmata ontstaan tijdens de cytokinese bij de fusie van de golgivesikels ter hoogte van de cel plaat deze bevat de poriën waar overblijfselen van de spoelfiguur en microtubuli doorheen steken, en de fusie van vesikels verhinderen. De afzetting van celwandmateriaal veroorzaakt de verdikking van de primaire wand waarbij kanalen openblijven afgelijnd met een membraan. De primaire plasmodesmata verbinden dus de cellen die door de deling van elkaar zijn afgeleid. Secundaire ontstaan tussen cellen nadat de celwand al gevormd is. Ze ontstaan door uitstulping van de plasmamembraan aan de cel oppervlakte, of door vertakking van de primaire plasmodesmata. Verbinden cellen die niet door klonen van elkaar afgeleid zijn. Elke plasmodata bevat een dunne buis van ER, de desmotubulus, die continu is met het ER dus de symplast verbindt niet alleen het cytosol van de naburige cellen, maar ook de inhoud van het ER. Het transport van macromoleculen gebeurt in de cytoplasmatische mouw tussen de desmotubulus en de plasmamembraan. Het is afgelijnd met globulaire eiwitten, gerangschikt in helices en verbonden door spaakachtige extensies waardoor de mauw wordt verdeeld in microkanalen die de grote bepalen voor de macromoleculen.

1.1.4. STOMATA

De huidmondjes vormen een lage weerstand voor de uitwisseling van waterdamp en CO₂ met de omgeving. Via controle op de huidmondjes via sluitcellen is de plant in staat zeer nauwkeurig de gasuitwisseling te controleren. Tijdens de nacht zijn de stomatale openingen doorgaans klein want er is geen behoefte aan koolstofdioxide. Op een zonnige ochtend staan ze maximaal open indien er ruim water voorhanden is en hierdoor de balans waterafgifte en CO₂ opname positief is. Bij grassen hebben deze sluitcellen een haltervorm en worden ze geflankeerd door twee nevencellen. De nevencellen en de sluitcellen worden samen het stomatale complex genoemd. De sluitcellen in dicotylen en niet-gras monocotylen zijn niervormig en meestal zonder nevencellen. De eerste veranderingen in de sluitcellen zijn doorgaans een verhoogde ionenconcentratie, het belangrijkste effect hiervan is dat de osmotische potentiaal van de cellen daalt met wateropnamen als gevolg en dit veroorzaakt een toename in turgor van de cellen, die op zijn beurt resulteren in de opening van de stomatale porie en verhoogde gasuitwisseling.

1.2 PLANTENCEL VS EUKARYOTEN CEL (IK DENK DUS DIERLIJKE CEL)

Een fundamenteel verschil is het voorkomen van een rigide celwand, behalve dat dit een onderdeel is van het uiteindelijke plantenlichaam verhindert de celwand ook de migratie van cellen tijdens de embryogenese, doordat naburige cellen stevig aan elkaar verbonden zijn door de middenlamella. Het plantenlichaam is hierdoor uitsluitend het resultaat van celdeling en celdgroei. Plantcellen hebben 2 verschillende types van celwanden, de primaire en de secundaire. De primaire is doorgaans dun en komt voor bij jonge groeiende cellen, terwijl de secundaire sterker en dikker is en ontstaat door afzetting van celwandmateriaal na de celdgroei. De sterkte wordt bepaald door lignine, cirkelvormige openingen in de celwand worden stippels genoemd. Het is vooral de secundaire wand die de sterke hoogtegroeï en kolonisatie van landmassa heeft mogelijk gemaakt.

1.3 PLANTENWEEFSELS?

Het plantenlichaam bestaat uit drie belangrijke weefsels die de opbouw van de plantenorganen bepalen. De oppervlakte cellen, het grondweefsel, en vasculair weefsel.

- Oppervlakte cellen: epidermis → epidermis cellen, guard cellen, haarcellen, kliercellen
- Grondweefsel: sclerenchym, collenchym → parenchymcellen, fibers, sclerids, collenchymcellen
- Vasculairweefsel: xyleem en floëem

2. WATER EN DE PLANTENCEL

2.1 LEG UIT WAT EEN WATERPOTENTIAAL IS EN BESPREEK DE HOFFLERDIAGRAM (7)

De waterpotentiaal (= chemische potentiaal/ molale volume van water) is de maat voor vrije energie van water per eenheid volume ($\text{J}\cdot\text{m}^{-3}$) om arbeid te kunnen verrichten. Met andere woorden, de waterpotentiaal is de energiestatus van de plant en wordt bepaald door 3 à 4 factoren.

$$\psi_w = \psi_s + \psi_p + \psi_g + \dots$$

ψ_s is de osmotische potentiaal. Dit geeft het effect van de opgeloste stoffen in het water weer en hangt af van de aard van die opgeloste stoffen. De aanwezigheid van een opgeloste stof in water vermindert de vrije energie van water door verdunning en verhoogt de entropie. Deze kan geschat worden door de wet Van't Hoff voor verdunde oplossingen van niet dissociërende moleculen.

ψ_p is de drukpotentiaal. Deze geeft de hydrostatische druk of de uitwendige druk op de watermassa weer. Die is positief voor bijvoorbeeld de turgordruk in de cel en negatief door de trekkracht op water in xyleem.

ψ_g is de zwaartekrachts potentiaal en is afhankelijk van de hoogte van het water boven de referentiepositie, de dichtheid en de zwaartekracht. Op celniveau is deze echter verwaarloosbaar klein.

Als het waterpotentiaal in droge bodems, in droog plantenweefsel met laag watergehalte wordt besproken, dan wordt er nog een 4^e potentiaal in rekening gebracht. Namelijk de matrixpotentiaal. Dit is een maat voor hoe sterk de watermassa is gebonden aan de fysische omgeving.

Een plantencel in oplossing is een osmotisch systeem dat omgeven wordt door een semi-permeabele membraan. De celwand nagenoeg volledig doorlaatbaar voor water en de meeste kleine moleculen. De opname en afgifte van water staat in functie van de waterpotentiaal.

A) Open beker met zuiver water.

- Druk op het water is gelijk aan de omgevingsdruk
 $\psi_p = 0 \text{ MPA}$
- Er zijn geen opgeloste stoffen aanwezig in het water
 $\psi_s = 0 \text{ MPA}$
- De beker is het referentiesysteem
 $\psi_g = 0 \text{ MPA}$

⇒ $\psi_w = 0 \text{ MPA}$

B) Er wordt een oplossing van 0,1M sucrose toegevoegd

- Druk op het water is gelijk aan de omgevingsdruk
 $\psi_p = 0 \text{ MPA}$
- De oplossing sucrose zorgt voor een daling van de osmotische potentiaal
 $\psi_s = -0,244 \text{ MPA}$
- De beker is nog steeds het referentiesysteem
 $\psi_g = 0 \text{ MPA}$

⇒ $\psi_w = \psi_p + \psi_s = -0,244 \text{ MPA}$

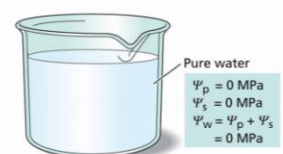
C) Flaccid cel wordt in de oplossing gebracht

- De Flaccid cel, zonder turgor, heeft een interne sucrose van 0,3 M
 $\psi_p = 0 \text{ MPA}$
 $\psi_s = -0,732 \text{ MPA}$

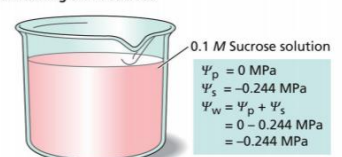
⇒ $\psi_w = \psi_p + \psi_s = -0,732 \text{ MPA}$

- De waterpotentiaal van de oplossing > de waterpotentiaal van de cel

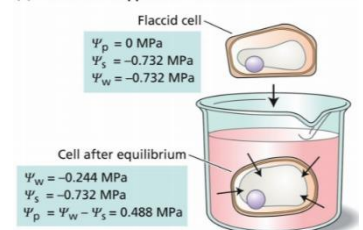
(A) Pure water



(B) Solution containing 0.1 M sucrose



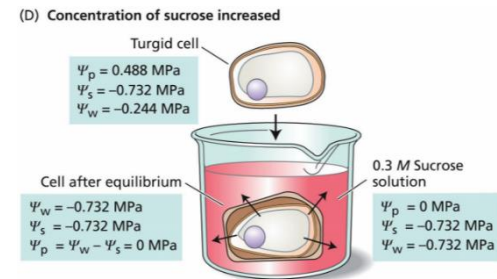
(C) Flaccid cell dropped into sucrose solution



- Water zal van het hoogste waterpotentiaal naar laagste vloeien; water vloeit in de cel
- De turgordruk van de cel neemt toe door het invloeiende water
 - Waterpotentiaal wordt ook groter binnenin de cel
 - Verschil in waterpotentiaal tussen de oplossing en de cel neemt af
 - Er zal een evenwicht bereikt worden waarbij $\psi_{w,cel} = \psi_{w,opl} = -0,244 \text{ MPA}$
 - $\Delta\psi_w = 0$; de cel is dan **maximaal turgescient**
 - $\psi_p = \psi_w - \psi_s = 0,488 \text{ MPA}$

D) De turgesciente cel van 0,1M wordt in een oplossing van 0,3M gebracht

- Waterpotentiaal van de cel > waterpotentiaal van de oplossing
- Water zal van de cel naar de oplossing vloeien
- Cel verliest water & celvolume daalt
 - Protoplast laat de celwand los = plasmolyse
 - Turgordruk daalt
 - Waterpotentiaal daalt
- Evenwicht:
 - $\psi_{w,cel} = \psi_{w,opl} = -0,744 \text{ MPA}$
 - $\Rightarrow \psi_p = \psi_w - \psi_s = 0 \text{ MPA}$

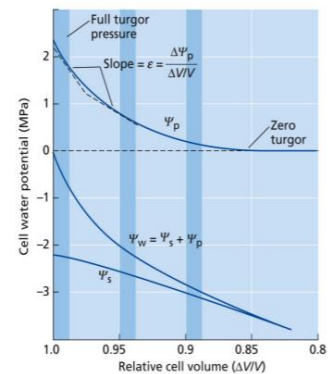


Dit transport van water over de membraan volgens de waterpotentiaalgradiënt wordt passief transport genoemd. Hiervoor is geen tussenkomst van ATP (energie) verrijkt.

Omdat de celwand rigide is, zal een kleine verandering in waterpotentiaal een grote verandering op de drukpotentiaal tweeweg brengen. Dit wordt geïllustreerd door het Hoffer diagram. Het diagram geeft het verloop van ψ_p , ψ_w , ψ_s weer als functie van het relatieve volume van de cel.

Bij een afname van het celvolume zal de waterpotentiaal dalen, aangezien de drukpotentiaal daalt. Wanneer $\psi_p = 0 \Rightarrow \psi_w = \psi_s$.

Bij volledige turgescentie is de $\psi_w = 0$ want ψ_p en ψ_s heffen elkaar op. En de slope of helling zal iets zeggen over de elasticiteit van de celwand.



De waterpotential is gedefinieerd als de chemische potentiaal van water ($\mu_w = \mu_w^* + RTc_w + pV_w + \rho gh$ met μ_w^* de potentiaal onder standaardomstandigheden) gedeeld door het partiële molaire volume van water: $18 \cdot 10^{-6} \text{ m}^3 \text{ mol}^{-1}$. De waterpotential is een maat voor de vrije energie van water per eenheid volume (Jm^{-3}).

De belangrijkste factoren die de waterpotential bepalen zijn concentratie, druk en zwaartekracht. $\Psi_w = \psi_s + \psi_p + \psi_g$. potentiaal componenten bepaald door de aard van de molecule, de druk, en de zwaartekracht. De referentiepotential is doorgaans die van zuiver water onder plaatselijke condities van druk en temperatuur.

- Oplossingspotential/osmotische potential vertegenwoordigt het effect van de opgeloste stof op de waterpotential. De aanwezigheid van opgeloste stof vermindert de vrije energie van water door verdunning en een verhoging van de entropie. Dit betekent dat de osmotische potential afhangt van de aard van de opgeloste stof. Voor verdunde oplossingen van niet-dissociërende moleculen kan de osmotische potential geschat worden met de wet van 't Hoff: $\psi_s = -RTc_s$ het minteken geeft aan dat de opgeloste stof de waterpotential vermindert
- De drukpotential stelt de hydrostatische druk voor op de oplossing. Een positieve hydrostatische druk wordt bijvoorbeeld uitgeoefend door de turgordruk in de cel, en een negatieve druk kan ontstaan door de trekkracht op het water in het xyleem. Bij standaard omstandigheden bedraagt de druk 0 MPa
- Zwaartekratchpotential is afhankelijk van de hoogte van het water boven het referentiepunt, de dichtheid van het water en de zwaartekracht.

Een cel op celniveau bevat meestal geen zwaartekracht component. Bij de bespreking van de waterpotential in droge bodems en droge plantenweefsels, met zeer laag watergehalte, wordt doorgaans nog een matrix potential gedefinieerd.

Stel een verwelkte cel zonder turgor met een interne sucrose concentratie van 0,3 M. deze concentratie levert een osmotisch potential van -0,732 en deze is ook gelijk aan de waterpotential (geen druk). Als men deze cel in een sucrose oplossing brengt is de waterpotential van de oplossing (-0,244) hoger dan die van de cel en stroomt het water van de oplossing naar de cel. Dit gaat door tot er een evenwicht wordt bereikt tussen instroom en uitstroom van het water.

Een toenemende concentratie sucrose in de oplossing doet de cel water verliezen en reduceert de turgordruk van de cel, in dit geval laat de protoplast los van de celwand (plasmolyse). Omdat sucrose molecule gemakkelijk doorheen de relatief grote openingen van de celwand dringen, bestaat het verschil in osmotische potential volledig over de plasmamembraan.

Kleine veranderingen in cel volume veroorzaken grote veranderingen in de turgor. Omdat de plantencelwand zeer rigide is, levert een kleine verandering in waterpotential meestal een grote verandering op in de drukpotential. Dit wordt geïllustreerd in de grafische weergave van het verlopen van de potentialen als functie van het relatieve cel volume, het zogenaamde Hoffer diagram. Verandering van 0 tot -2MPa het cel volume neemt maar 5% af, voornamelijk te wijten aan een afname van de druk en door waterverlies neemt ook de concentratie opgeloste stoffen in de cel af. **(zie les voor extra uitleg)**

Door waterverlies als gevolg van transpiratie is de plant zelden in volledige gehydrateerde toestand. Men spreekt van de waterstatus van de plant, en deze wordt dikwijls beschreven in de termen van de waterpotential. Een volledige hydratatie beïnvloedt verschillende fysiologische processen, in een meer of mindere mate. De mate waarin een bepaald fysiologisch proces gevoelig is aan de waterstatus van de plant reflecteert de adaptaties van de plant aan de droogte omstandigheden. Vooral cel expansie is gevoelig aan de waterstatus. Dit is te verklaren door het feit dat de cel expansie nagenoeg volledig gedreven wordt door de turgordruk van de cellen op de celwand. Bij veel planten heeft een aanhoudende droogte een toename in wortelvolum tot gevolg en dit door het vormen van nieuwe wortels en niet door strekkingsgroei.

3. WATERBALANS VAN PLANTEN

3.1 DRIJVENDE KRACHT EN TRANSPORTWEG VAN WATER EN ASSIMILATEN IN DE PLANT. (9)

Water

Voornamelijk door xyleem dat bestaat uit houtvaten en tracheïden. Tijdens de differentiatie van deze elementen, wordt secundair celwand materiaal afgezet en sterft de cel. Tracheïden bestaan uit langgerekte, spoelvormige cellen en het water stroomt door en tussen de tracheïden door middel van stippels, vaak bezitten deze stippels een verdikking de torus die dient als afsluitklep zodat verspreiding van luchtbellen doorheen het xyleem verhinderd worden. Houtvaten hebben geperforeerde wanden waardoor deze langen vaten vormen.

Nauw contact tussen de oppervlakte van de bodemdeeltjes en de worteloppervlakte is essentieel voor de waterabsorptie van de wortel. Dit contact wordt verzekerd door de wortelhaartjes. Water komt voornamelijk binnen langs de worteltop, de rest van de wortel is beschermd door een exodermis. Het bodemwater kan drie wegen volgen.

- Apoplast: het continuüm van extracellulaire ruimtes en celwanden van de plant. In deze pathway beweegt het water in de wortelcortex doorheen de celwanden en met water gevulde extracellulaire holtes. Ter hoogte van de lijsten van Casparie (endodermis) wordt deze weg geblokkeerd. Deze band van radiaal georiënteerde celwanden, doordrenkt met suberine laat geen water door. Water wordt dus gedwongen om door de plasmamembraan te permeëren.
- Symplast: netwerk van cel inhoud (cytoplasma) verbonden door de plasmodesmata. In deze weg voor watertransport verplaatst het water zich doorheen de wortelcortex via de plasmodesmata. Bij beide moet het water geen semipermeabele membraan passeren dus de drijvende kracht bestaat voornamelijk uit een hydrostatisch drukgradiënt.
- Transmembranair; watermoleculen migreren van cel naar cel door permeatie van membranen, vooral de celmembraan. Tonoplast kan ook betrokken zijn indien water wordt opgeslagen in de vacuole voor het verhogen van de turgor. Dit transport wordt gedreven door de waterpotentiaal gradiënt.

Welke transportweg wordt gebruikt is afhankelijk van de plantensoort, groeiomstandigheden en ontwikkelingsstadium.

De afgesneden stengel van de plant verliest nog sap ter hoogte van de wonde dit noemt men worteldruk (0,05-0,5 MPa). Door stoffen uit de omgeving (ionen) opgelost te houden in het xyleem verlaagt hierin de osmotische potentiaal en dus ook de waterpotentiaal. Dit levert de drijvende kracht voor het aantrekken van water uit de omgeving naar de xyleem cellen en genereert op deze manier een hydrostatische druk. Planten die worteldruk ontwikkelen vertonen vaak druppeltjes aan de rand van de bladeren. Dit fenomeen heet guttatie, en is te wijten aan de druk vanuit het xyleem. De druppeltjes ontstaan ter hoogte van de hydátoden, bladnerven die eindigen aan de bladrand.

De worteldruk is zelden hoger dan 0,1 MPa en dus ruim onvoldoende voor grote waterverplaatsing. Er wordt aangenomen dat het water niet omhoog geduwd wordt maar gezogen. Door transpiratie van water aan het bladopp ontstaat een negatieve druk in de intracellulaire holtes in het blad. De cellulose fibrillen van de celwand vormen een fijn capillair netwerk waarin het water door sterke cohesie en oppspanning naar de watervrije zones kan getrokken worden. Water verlaat het blad door de stomatale openingen, de drijvende kracht is voornamelijk diffusie gebaseerd op de concentratiegradiënt van water in het mesofyl en in de atmosfeer.

Assimilaten (hoofdstuk 5)

Groei van niet fotosynthetische delen van de plant is afhankelijk van assimilaten geproduceerd op een andere plaats en floëem is de transportweg tussen plaats van productie en die van verbruik. Het floëem bestaat voornamelijk uit zeefvaten met zeefplaten die cytoplasmatisch contact verzekeren tussen de aaneengeschakelde zeefvaten. Een begeleidende cel bevat ook cytoplasmatische connecties met een zeefvat dit wijst op een functionele samenhang tussen beide celtypes, de begeleidende cel geeft metabolische ondersteuning en is betrokken bij het onderhouden van het suikertransport.

Het floëemtransport wordt geregeld door het drukstroomprincipe, dit stelt dat materiaal in oplossing van de source naar de sink, d.m.v. een hydrostatisch drukgradiënt, wordt verplaatst. De translocatie in het floëem is geassocieerd met de waterstroom veroorzaakt door transpiratie en de continue recirculatie van water in de plant. De translocatie start met het opnemen van suiker in een zeefvat, in de buurt van een source cel dit verschijnsel wordt floëemlading genoemd. Door de verhoogde suikerconcentratie wordt de waterpotentiaal negatiever en zal het water vanuit het nabijgelegen xyleem aangezogen worden. Hierdoor ontstaat een hogere hydrostatische druk in het zeefvat gelegen aan het source einde. Op het zelfde moment wordt suiker ontladen aan het sink einde waardoor de hydrostatische druk dus lager wordt dan het water dat het zeefvat verlaat en naar het xyleem vloeit. Zolang assimilaten worden geladen aan de source en de sink zal het hydrostatisch drukverschil in stand worden gehouden, waardoor water aan het source gedeelte het floëem binnendringt en uittreed aan het sink gedeelte en assimilaten zullen op passieve wijze meegestuurd worden.

4. MINERALE VOEDING

4.1 BIOCHEMISCHE INDELING VAN MINERALEN EN FUNCTIES (2)

Een essentieel mineraal element wordt gedefinieerd als een element dat een intrinsieke component is van een structuur of een essentiële rol speelt in het metabolisme, en waarvan een gebrek ernstige afwijkingen veroorzaakt in groei, ontwikkeling of reproductie van de plant. Ze worden op basis van hun relatieve voorkomen in plantenweefsels doorgaans ingedeeld in macronutriënten en micronutriënten. Echter in veel gevallen is het verschil in voorkomen van een bepaald element niet zo uitgesproken. Veel elementen komen bovendien in hogere concentraties voor dan minimaal nodig voor de plant.

Classificatie van minerale elementen op basis van hun biochemische functie

- Stikstof en zwavel maken deel van de 1^{ste} groep van essentiële elementen, deze worden door de plant verworven door oxidatie en reductie reacties waarin covalente bindingen gevormd worden met koolstof en organische verbindingen. Stikstof maakt deel uit van aminozuren, amines, proteïnen, co-enzymen... terwijl zwavel een component is van proteïnen, cystine, methioïne, glutathion...
- De tweede groep speelt een belangrijke rol in de energieopslag en het behoud van de structuur van de plant. De elementen in deze groep komen vaak voor als esters met fosfaat, boraat en silicaat, waarin het essentiële element covalent gebonden is aan een hydroxylgroep van een organische molecule. (Fosfor is een component van suikerfosfaat, nucleotiden, co-enzymen, fosfolipiden, heeft een sleutelrol in ATP gerelateerde reacties... Silicium zorgt voor elasticiteit van de celwand... boor is betrokken bij de elongatie van de cel).
- De derde groep elementen komen in de plant doorgaans voor als vrije ionen opgelost in water, of ionen die elektrostatisch gebonden zijn aan organische zuren in de plantencelwand. Ze spelen een rol als cofactor voor enzymen en in regulatie van osmotische potentiaal. (K cel turgor en cel neutraliteit, Ca tweede messenger, Mg enzymen, Cl fotosynthese, Mn activeren enzymen en fotosynthese, Na in het CAM metabolisme)
- De elementen van de vierde groep omvatten metalen die een belangrijke rol spelen in reacties waarin elektronen moeten overgedragen worden (Fe betrokken bij fotosynthese stikstoffixatie en respiratie, Zn, Cu, Ni, Mo)

Om aan te tonen dat een bepaald element essentieel is voor de plant, moeten planten gekweekt kunnen worden onder omstandigheden waarin enkel de concentratie van het betreffende element gevarieerd kan worden. Hiervoor gebruikt men hydrocultuur wortels worden ondergedompeld in een oplossing met anorganische zouten. De voedingsoplossing die werd samengesteld bevat enkel KNO_3 , $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, KH_2PO_4 , MgSO_4 en ijzerzout. Deze zouten waren onzuiver waardoor deze nog andere elementen bevatten die ook essentieel blijken te zijn. Momenteel gebruikt men de gewijzigde Hoagland oplossing, deze bevat alle essentiële elementen bij de hoogste concentratie die niet toxisch is voor de plant. Zulke hoge concentraties verzekeren een langdurige groei van planten in de hydrocultuur, maar kunnen soms ook schadelijk zijn voor de jonge planten. In de praktijk wordt daarom toch een verdunde oplossing gebruikt. Nog een extra aanpassing is dat stikstof wordt aangeboden als ammonium en nitraat zodat de pH langer stabiel blijft en zorgt voor een betere kation/anion balans in de wortel.

Deficiënties in mineralen verstoren het plantenmetabolisme.

Een tekort van essentiële mineralen uit zich vaak in specifieke symptomen. Een bepaalde deficiëntie heeft bv een specifiek patroon van ontkleuring in het blad voor gevolg. De diagnose van het ontbrekend element is echter complex omdat:

- Deficiënties van verschillende elementen vaak gelijk optreden.
- Deficiënties/overmaat van één element vaak hetzelfde voor een ander element met zich meebrengt.
- Sommige virussen gelijkaardige symptomen veroorzaken.

De symptomen die worden waargenomen bij bepaalde deficiënties hangen nauw samen met de metabolische functies waarin het element een belangrijke rol speelt. De meeste mineralen zijn betrokken in de structuur, het metabolisme en in de osmoseregulatie. Sommige elementen verplaatsen zich gemakkelijk van het ene naar het andere orgaan, terwijl andere immobiel zijn in de plant. Deficiënties in immobiele elementen treden eerst op in de jonge bladeren, terwijl die van mobiele elementen eerst in oudere bladeren optreden.

Stikstof

- Snelle remming groei
- Chlorose in de oudere bladeren
- Indien langzaam → dunne en houtige stengel (gebrek aan omzetting van suikers naar aminozuren met opstapeling van koolhydraten wat leidt tot anthocyaanvorming)

Zwavel (in oudere en jongere bladeren)

- Chlorose
- Belemmerde groei
- Anthocyaan opstapeling

Fosfor

- Beperkte groei
- Donkergroen kleuring van bladeren
- Misvorming bladeren
- Necrotische vlekken

Silicium

- Zwak
- Vallen om
- Gevoeliger aan schimmelinfectie

Boor

- Zwarte necrose (jonge bladeren)
- Stijve stengel en breekbaar
- Verlies apicale dominantie → sterk vertakte planten, waarbij de nieuwe scheuten echter vroeger afsterven door het blokkeren van de celdeling

Kalium

- Gevlekte chlorose of op het tip van het blad, bladrand of tussen de bladnerven
- Verschrompelde bladeren
- Bladeren die opkrullen
- Korte internodia en zwakke stengels
- Gevoelig voor wortelrot

Calcium

- Necrose van jonge delen (tip)
- Chlorose
- Neerbuiging en vervorming bladeren
- Bruin, kort en sterk vertakt wortelsysteem

Magnesium

- Chlorose tussen de bladnerven
- Vroegtijdig afvallen van bladeren

Chloor

- Verwelkte bladpunten
- Chlorose en necrose
- Gereduceerde groei van bladeren
- Verkort wortelstelsel

Mangaan

- Chlorose tussen de nerven
- Necrotische spots

Natrium

- Chlorose
- Necrose
- Geen bloei

Ijzer

- Chlorose tussen bladnerven (jongere bladeren)
- Wit blad

Zink

- Verkorte internodia → rhozetvorming
- Kleine en vervormde bladeren
- Gedrongen groei

Koper

- Donkergroene bladeren
- Necrotische vlekken
- Gekrulde en vervormde bladeren

Nikkel

- Accumulatie ureum met necrose tot gevolg

Molybdeen

- Chlorose tussen de bladnerven in oudere bladeren
- Krullen van bladeren
- Verhinderende bloemvorming
- Gebrek aan stikstof

De behoefte van planten aan bepaalde mineralen varieert met het ontwikkelingsstadium van de plant.

4.2 WELKE ZONES ONDERSCHIEDT MEN BIJ DE WORTEL OP BETREKKING VAN MINERALE VOEDING

De micro-omgeving van de wortel wordt de rhizosfeer genoemd. Als die arm is aan water en nutriënten groeit het wortelsysteem langzaam, terwijl als er voldoende van alles is, dit sneller kan groeien dan de bovengrondse scheuten.

Bij monocotylen heeft men: 3-6 primaire wortel assen vanuit het zaad en tijdens de groei ontwikkelt de plant bijwortels.

Bij dicotylen planten ontwikkelt het wortelstelsel zich uit de hoofdwortel, die secundaire diktegroei kan vertonen en later vertakt tot een uitgebreid lateraal netwerk.

In het uiteinde van de wortel worden verschillende zones onderscheiden, met name:

- Merismatisch zone: deling en vorming wortelkap, rol in bescherming en gravitropie (bepalen groeirichting), rustcentrum.
- Elongatiezone: celstrekking, vorming van endodermis.
- Maturatie (of differentiatie) zone: strekking en differentiatie, wortelhaarvorming.

4.3 MYCORRHIZA

Een aantal schimmelsoorten kunnen een efficiënte symbiose vormen met de wortels van planten, waarbij de plant de schimmel voorziet van suikers, in ruil voor water en nutriënten. De fungi bestaat uit fijne schimmeldraden die samen het mycelium vormen. Er worden 2 klassen van mycorrhiza onderscheiden, de ectotrofe en de endotrofe/vesikulaire.

De ectotrofe schimmels vormen een dikke mantel van mycelia om de worteloppervlakte en een deel van de schimmeldraden dringt door tot tussen de cortex cellen van de wortel. Het netwerk van mycelium dat zo in de cortex ontstaat wordt het Hartig netwerk genoemd. Het strekt zich ook uit in de bodem waar het vruchtlichamen vormt. Doordat de schimmeldraden zeer fijn zijn verhoogd voor de wortel de capaciteit om nutriënten op te nemen. Komen enkel voor bij bomen.

De endotrofe schimmels groeien in minder dichte netwerken zowel aan de worteloppervlakte als doorheen de cortex cellen. De mycelia groeien daarbij zowel tussen de cellen als in de cellen. In de cellen worden dikwijls vesikelachtige structuren gevormd of vertakte structuren die arbuskels worden genoemd. Deze vertakkingen zijn de plaats waar nutriënten worden uitgewisseld tussen plant en schimmel.

De associatie van schimmels met wortels verhoogt in belangrijke mate de fosfaatopname en de opname van de sporenelementen zink en koper.

5. FLOEËMTRANSPORT

5.1 DRUKSTROOMPRINCIPE VOOR FLOEËM LADING EN ONTLADING.

Source cel: Een begeleidende cel van een zeefvat dat in de buurt ligt van cellen die te veel sucrose synthetiseren (bv. Volwassen bladeren).

Sink cel: Een begeleidende cel van een zeefvat dat in de buurt van cellen liggen die sucrose en andere bouwstoffen meer nodig hebben (bv. Jong blad).

Het floëemtransport wordt geregeld door het drukstroomprincipe, dit stelt dat materiaal in oplossing van de source naar de sink, d.m.v. een hydrostatisch drukgradiënt, wordt verplaatst. De translocatie in het floëem is geassocieerd met de waterstroom veroorzaakt door transpiratie en de continue recirculatie van water in de plant. De translocatie start met het opnemen van suiker in een zeefvat, in de buurt van een source cel dit verschijnsel wordt floëemlading genoemd. de sucrose verplaatst zich door diffusie van mesofylcellen naar floëemparenchymcellen via de plasmodesmata.

Vanaf dit punt kan het via de symplastisch weg verplaatsen, waarbij de sucrose gewoon verder via de plasmodesmata in zeefvaten terechtkomt. Hierbij werd het polymeer trap model voorgesteld: Volgens dit model zou sucrose vanuit de mesofylcel of bundelschedecel diffunderen in de begeleidende cel via de plasmodesmata. In de begeleidende cel wordt de sucrose omgezet tot een oligosacharide zoals raffinose en stachyose dat te groot is om terug te diffunderen door het plasmamembraan, het zit gevangen “trapped”. Vervoer is dan mogelijk via de massaflux doorheen de zeefvaten.

Een andere mogelijkheid bestaat uit de apoplastische weg, hier zouden suikers via de plasmamembraan in de celwandruimte terechtkomen vanwaar het opgenomen wordt door het zeefatbegeleidende cel complex om in het lange afstands transportsysteem opgenomen te worden. Sucrose kan tegen een concentratie gradiënt in selectief opgenomen worden, de realisatie hiervan gebeurt door een co-transport met protonen en voor de noodzakelijke opbouw van een proton motive force zou een proton ATPasen instaan (mechanisme om uitgelekte sucrose terug te pompen).

Een aangekomen in het sink-gebied moeten de assimilaten overgebracht worden vanuit het zeefvaten-begeleidende cellencomplex. De symplastische weg zou via de plasmodesmata verlopen en de flux zou ontstaan doordat sucrose omgezet zou worden tot glucose en fructose die verder verbruikt worden zodat er een concentratiegradiënt zou ontstaan. In de apoplastische weg zou de sucrose door diffusie opgenomen worden in de apoplast hier zal het gesplitst worden in glucose en fructose door het zure invertase. Het glucose en fructose worden opgenomen door de sink-cellen en hier wordt terug sucrose gevormd en deze wordt dan opgeslagen in de vacuole.

5.2 ALLOCATIE EN PARTITIE

Allocatie refereert naar het metabolisch lot van het assimilaat aan de bron of aan de sink. Bij de source zijn er 3 voorname wijzen waarop de assimilaten worden gebruikt

- Bladmetabolisme: cel activiteit in het blad vereist energie, via de respiratie van de assimilaten wordt hieraan voldaan. Het blad heeft een opstapeling van assimilaten onder de vorm van zetmeel en in mindere mate sucrose. De koolstof opstapeling in het blad is dus een buffer tegen fluctuaties in de energievoorziening die onmiddellijk kan aangesproken worden.
- Korte termijnopslag
- Export

De distributie tussen de diverse sinks staat bekend als partitie. Alle sinks zijn met elkaar in competitie. Verschillende factoren bepalen de partitie. De aard van de vasculaire correctie, de afstand tussen source en sink en de zogeheten sinksterkte (capaciteit om metabolieten te accumuleren) deze bepaalt waarin de translocatie zal gebeuren. Het is algemeen gekend dat bij gelijke sink sterkte de sink het dichtst gelegen bij de source bevorderd wordt. Zo zullen de fotosynthetiserende bladeren aan de top van de plant hun assimilaten naar de stengelapex sturen en de lagergelegen bladeren naar de wortels. De richting van de translocatie houdt verband met de grootte van de hydrostatische drukgradiënt in de zeefvaten.

6. ASSIMILATIE VAN STIKSTOF

6.1 SYMBIOTISCHE STIKSTOFFIXATIE BIJ VLINDERBLOEMIGEN + PROBLEEM BIJ ENDOSYMBIOTISCHE STIKSTOF FIXERENDE BACTERIËN BIJ VLINDERBLOEMIGEN

Het proces waarbij stikstofgas gereduceerd wordt tot ammonium wordt stikstoffixatie genoemd. 60 procent van de gefixeerde stikstof op wereldschaal gebeurt door biologische activiteit. Dit gebeurt door de prokaryoten, deze bevatten het enzym complex nitrogenase. Dit katalyseert de reductie van N_2 tot ammonium. Het is een multimeer eiwitcomplex opgebouwd uit twee proteïne van verschillende grootte. De kleine proteïne (Fe-prot) is een dimeer bestaande uit twee identieke polypeptiden. De grote (MoFe-prot). Reductie van N_2 is een tweestapsreactie, in de eerste stap wordt het Fe-prot gereduceerd door een primaire elektron donor (ferredoxine) In een tweede stap geeft het gereduceerde Fe-prot de elektron door aan het MoFe-prot wat op zijn beurt de reductie van N_2 en H^+ katalyseert. Dit proces vereist 25 ATP/ N_2

Vrijlevende stikstoffixeerders zijn wijdverspreid. De meeste hiervan zijn microaeroob. Er zijn ook nog symbiotische stikstof fixerende associatie gekend. In symbiotische associatie wordt de plant aangeduid als gastheer en de partner als microsymbiont. Algemene vorm van de associatie geeft aanleiding tot de ontwikkeling van de nodulen (grote multi cellulaire structuren) Bij de vlinderbloemigen behoort de symbiont tot de genera Rhizobium, Bradyrhizobium of Azorhizobium.

Kolonisatie en nodule initiatie

In de aanwezigheid van de wortels van de gastheer, beginnen de bacteriën te delen en koloniseren. De initiële aantrekking van rhizobia naar de wortels van de gastheer noemen we positieve chemotaxis, dit laat toe dat micro-organismen nutriënten en andere chemische componenten kunnen detecteren die voordelig kunnen zijn voor hun groei en ontwikkeling. Wortels scheiden aminozuren, suikers en organische zuren af die kunnen dienstdoen als voedingsstoffen voor de rhizobia. Een groot aantal flavonoïden worden uitgescheiden de gastheer specifieke flavonoïden zijn belangrijk in de synthese van de nod factor. Deze wordt gesynthetiseerd na de invasie door de bacteriën zelf, het zijn chitine afgeleiden met een vetzuurstaart (lipo-chito-oligosacchariden). Ze worden gesecreteerd door de rhizobia en uitgescheiden in de rhizosfeer. Hier induceren ze veranderingen in de groei en het metabolisme van de wortel (verhoogde wortelhaar productie, ontwikkeling van korte dikke wortelharen, vertakking en krulling)

Voordat de gastheer gekoloniseerd wordt scheiden de rhizobia ook een mitogeen signaal uit waardoor celdeling in de wortelcortex wordt geïnduceerd en een primaire nodule meristeem ontwikkelt. Een tweede meristeem ontwikkelt zich in de pericykel de twee celdelingszones zullen vergroeien en vormen de uiteindelijke nodule.

Invasie van de wortelharen en de infectiedraad

In een tweede stadium moet de bacterie binnendringen in de celwand van de gastheer. Finaal moet de bacterie terecht komen tussen de celwand en de plasmamembraan. Aanhechting gebeurt aan de tip van het groeiende wortelhaar, hierbij wordt nieuw celwandmateriaal aangelegd aan de tip. Een kolonie wordt gevangen in de krullende wortelhaar cel. Celwand degraderende enzymen worden uitgescheiden zodat de bacteriën toegang krijgen tot het onderliggende plasmamembraan. De celmembraan invagineert zodat er een tubulaire instulping ontstaat. Dit is de infectiedraad, deze bevat de koloniserende bacteriën. De infectiedraad elongeert door toevoeging van vers membraanmateriaal, de infectiedraad gaat verder totdat de basis van de wortelhaar cel wordt bereikt. Hier versmelt het met plasmamembraan van de volgende cel, en dit alles terwijl de bacteriën blijven delen. Wanneer de infectiedraad zich beweegt door de cortex, vertakt hij zich zodat er meerder cellen worden geïnfecteerd.

Vrijstelling van bacteriën

Het membraan van de infectiedraad vormt vesikels. Kort nadat ze zijn vrijgesteld in de gastheer stoppen de bacteriën met deling, ze groeien en differentiëren tot gespecialiseerde, stikstoffixerende cellen, de bacteroiden, dit gaat gepaard met een aantal metabolische veranderingen inclusief synthese van enzymen voor stikstoffixatie. Ze blijven omgeven door een membraan, het peribacteroid membraan. Nodulen groeien door de activiteit van het nodule meristeem. Er worden vaatbundels aangelegd waardoor er een verbinding ontstaat met de vaatbundel van de wortel van de gastheer. Deze vertakking is noodzakelijk voor de aanvoer van de koolstof en de afvoer van de gefixeerde stikstof.

Problemen

Het nitrogenase ($N_2 \rightarrow NH_3$) is gevoelig voor zuurstof. Zowel het Fe- als het MoFe-proteïne worden snel en irreversibel geïnactiveerd door moleculaire zuurstof. Toch is zuurstof nodig voor de respiratie. Dit kan op verschillende manieren opgelost worden:

- Verschillende vrijlevende bacteriële stikstoffixeerders hebben een al dan niet facultieve anaerobe levenswijze ontwikkeld. Enkel stikstof fixeren onder anaerobe condities. ATP is wel minder efficiënt onder deze condities.
- Het stikstofapparaat scheiden in **heterocysten**. Deze hebben een meerlagige celwand die de diffusie van zuurstof tegenhoudt.
- In de nodulen wordt de zuurstoftoevoer gereguleerd door de aanwezigheid van **leghemoglobine**, gesynthetiseerd door de gastheer. Het zorgt voor controle op de vrijstelling van zuurstof in de buurt van de bacteroïde.

Waterstofgas is een onvermijdelijk bijproduct van de stikstoffixatie, twintig tot dertig procent van de ATP wordt eigenlijk gebruikt voor de productie van waterstofgas. Veel organismen bevatten een zuurstof-afhankelijk enzym, hydrogenase, waardoor een gedeelte van het energieverlies kan gecompenseerd worden.

6.2 STIKSTOF, AMMONIUM EN NITRAAT ASSIMILATIE

Het ammonium dat geproduceerd wordt door de stikstoffixatie, moet worden omgezet tot organische stikstof voordat deze molecule beschikbaar is voor de plant. Het eerste stabiel product dat beschikbaar is na de fixatie is ammoniak. Bij de pH in de cel wordt het onmiddellijk geprotoneerd waardoor het ammonium vormt. Planten die geen stikstof kunnen fixeren nemen hun stikstof op uit de bodem in de vorm van ammonium, of nitraat. In de meeste bodems wordt het ammonium ion snel omgezet tot nitraat door door nitrificerende bacteriën.

Ammonium is onmiddellijk beschikbaar voor de plant, maar heeft een toxische werking het inhibeert de werking van het nitrogenase en interfereert met de ATP-productie. De plant zal ammonium onmiddellijk omzetten naar aminozuren namelijk glutamine. Dit gebeurt in de glutamaat synthese cyclus (GS en GOGAT komen tot expressie aan de buitenzijde van het peribacteroïde membraan. (ammonium moet dus door membraan diffunderen)). Eerste stap ammonium aan glutamaat → glutamine, hierna wordt het terug omgezet naar glutamaat door de transfer van deze amide groep. De tweede stap vereist aanwezigheid van NADH. Er worden 2 moleculen glutamaat gevormd en elke molecule geeft 1 molecule glutamine, eentje hiervan is noodzakelijk voor de cyclus in stand te houden en de andere kan geëxporteerd worden naar de gastheer.

Nitraat dient eerst gereduceerd te worden tot ammonium voordat het geïncorpeerd kan worden in aminozuren en ander organische moleculen. Eerste stap is reductie van nitraat tot nitriet door het enzym nitraat reductase. Het nitriet verplaatst zich naar de plastide of de chloroplast daar wordt het snel gereduceerd tot ammonium door nitriet reductase. Het gevormde ammonium wordt snel geassimileerd on organische verbindingen zoals aminozuren en amiden.

6.3 ASSIMILATIE VAN IJZER, ZWAVEL EN FOSFOR.

Fosfor

Fosfor wordt steeds meer en meer “zeldzaam” in de bodem. Fosfaten worden opgenomen door bomen en planten en komen daardoor in andere ecosystemen terecht waardoor deze beschikbaar zijn voor andere organismen. Algen fosfaten die in de landbouw terecht komen. Voor planten is belangrijk dat in de wortelhaarplasmamembraan fosfaat transporters aanwezig zijn die fosfaat ionen transporteren door heen de carrier naar het cytosol van de wortelhaar cel doormiddel van co-transport met protonen. De protonen moet aanwezig zijn in de apoplast van de cel en deze zijn afkomstig van een ATPase. Wortelcellen moeten in staat zijn om carboxylaten te secretere om de pH van de bodem te verlagen en kunnen de fosfaten verdringen van de bodemdeeltjes waar ze op verbonden zijn. Ze maken de fosfaten zo beschikbaar voor de transporten. De helices van het PHT-transporteiwit bindt met een proton waardoor het fosfaat kan opnemen en hierdoor ondergaat het een conformatie verandering en stellen daardoor de fosfaat vrij.

Zwavel

Het wordt in verschillende vormen opgenomen. Voor de zwavelhuishouding is het belangrijk dat zwavel in een sterk gereduceerde of geoxideerde toestand voorkomt. In planten treedt vaak reductie van sulfaat op met behulp van energie zodat zwavel kan worden ingebouwd in essentiële aminozuren.

Opnamen door zwavel transporter in de membraan van de wortelhaarcellen, ook hier wordt het getransporteerd door co-transport met protonen afkomstig van het plasmamembraan ATPase. Lage concentratie van zwavel is al zeer effectief voor het transport.

Er is ook een low affinity sulfaat transporter deze heeft een grote concentratie van sulfaat nodig voor transport. Het werkt ook via co-transport met protonen.

Na opname in de cel kan het sulfaat worden opgeslagen in de vacuole van zowel de wortel als het blad, het kan ook opgeslagen worden in de plastiden waar het gereduceerd kan worden tot S^{2-} dat kan ingebouwd worden in Cys met behulp van verschillende moleculen. Moleculen die sulfaten binden kunnen aanwezig zijn in de cel net zoals cys die een belangrijke rol speelt in het metabolisme (de vorming van glutathion, dit is een belangrijke oxidant).

Glutathion is een tripeptide niet gekoppeld door een klassieke peptide binding tussen Cys (met SH) en gamma-Glu waardoor het een proton donor capaciteit heeft het kan NADPH vormen wanneer het geoxideerd wordt. En vormt het een zwavel-zwavel binding tussen de Glutathion moleculen. Bouwsteen voor fytochelatines → kunnen complexere met metalen waardoor deze worden gedeactiveerd.

Ijzer

Twee verschillende opname systemen. Die voorkomen afhankelijk van organisme. In eudicotylen hebben we het ferric reductase oxidase systeem en in grassen een systeem gebaseerd op transport van gelaten.

FOR bevindt zich in de plasmamembraan dat ijzer drie plus gebonden aan gelaten reduceert met verbruik van NADPH tot ijzer twee plus en deze worden getransporteerd door specifieke transporters. De gelaten zijn carboxylaten die gesecreteerd worden in de bodem die instaat zijn om ijzer te complexeren en in oplossing te houden.

In grassen fitosidroforen gesecreteerd door eiwtitten in de membraan en deze complexeren ijzer drie plus van de bodem pratikels en deze worden opgenomen door andere eiwittransportoren en worden dan pas gereduceerd tot ijzer twee plus

7. SECUNDAIRE METABOLIETEN

7.1 SECUNDAIRE METABOLIETEN: WAT? WAARVOOR? GROEPEN? STRUCTUUR? EN VOORBEELDEN.

Metabolisme is de som van alle chemische reacties die plaats vinden in een organisme. Dit is een evenwicht tussen synthetische processen en afbraakprocessen. De bio synthetische delen van het metabolisme= anabool en het afbraak deel= katabolisme.

Het merendeel van de koolstof en de energie die uit de fotosynthese en respiratie wordt gehaald komt uiteindelijk terecht in eiwitten, suikers, nucleïnezuren, vetten en andere moleculen die eigen zijn aan iedere cel en die nodig is voor het goed functioneren van de cellen. = Primaire metabolieten

Een deel van de geassimileerde koolstof en energie gebruikt voor de synthese van organische moleculen die geen onmiddellijke rol hebben in de ontwikkeling en groei van de plant dit zijn de secundaire metabolieten. Ze zijn zeer specifiek, sommige dienen om het effect van vraat van insecten of dieren te verminderen of zijn betrokken bij de bescherming van de plant. Het effectieve belang is meestal vaag.

7.1.1 TERPENOÏDEN

Meest diverse klasse van natuurlijke producten. Alle terpenoïden zijn opgebouwd uit dezelfde basiseenheid van 5 koolstoffen namelijk isopentaan. De grote diversiteit binnen de groep vindt zijn oorsprong in het onbeperkt aantal basiseenheden die op verschillende wijze achtereen geplaatst worden.; De vorming van ringstructuren, het toevoegen van zuurstofhoudende groepen en de conjugatie met suikers en andere moleculen verhoogt het aantal mogelijkheden binnen deze groep. De naamgeving is gebaseerd op het aantal isopreeneenheden waaruit het koolstofskelet bestaat. Hemiterpenen (5C), monoterpenen (10C), sesquiterpenen (15C)

Al deze stoffen hebben een gemeenschappelijke precursor namelijk isopentyldifosfaat (IPP). In de biosynthese van de terpenen zijn 4 grote stappen te herkennen.

- De vorming van de precursor IPP door middel van de Mevalonaat pathway (3 acetyl-Co enzymen A \rightarrow 3 hydroxy-3-methylglutaryl-CoA + NADPH \rightarrow mevalonzuur + NADP⁺ // MVA + 2ATP \rightarrow IPP en koolstofdioxide)
- Opbouw basisskelet van de terpenen door een sequentie van addities van IPP en zijn isomeer dimethylallyldifosfaat. De aaneenschakeling van deze 5 C eenheden gebeurt via 'head-to-tail' condensaties. 1 molecule IPP en 1 molecule dimethylfosfaat vormen samen een 10 C molecule deze vormt de basis voor de monoterpenen. Deze stap wordt gekatalyseerd door prenyltransferase.
- Terpenoïd synthases katalyseren de cyclisatie en afsplitsing van de difosfaatgroep
- Via secundaire enzymatische modificaties zorgen voor toevoeging van functionele groepen op het basisskelet.

De meeste van deze groep kunnen echter doorgaan als echte secundaire metabolieten met functie in verdediging van de planten. Een van de bekendste is Pyrethrin de functie hiervan is de plant beschermen tegen vraat door insecten. Het zijn neurotoxines die interferen met natriumkanalen in de membraan van zenuwcellen van insecten die deze stof binnen krijgen. Een aantal terpenen kennen een duidelijke afstotende werking op de insecten die ze tegenkomen, bv hars. In de hars zit een mengeling van terpenoïden. Verschillende planten en kruiden produceren een complex mengsel van alcoholen, aldehyde ketonen en terpenoïden die bekend staan onder de naam essentiële oliën, deze geven de typische geur en smaak maar kennen een afstotende werking op insecten. De terpenen worden in de meeste planten geproduceerd in speciale haartjes de trichomen die verspreid zijn op het bladoppervlak. De secretorische cellen produceren deze oliën en secreteren ze dan in een extracellulaire holte tussen deze cel en de cuticula. Indien een insect het blad verorberd komt de olie vrij.

7.1.2 GLYCOSIDEN

Bevatten een glycosidische verbinding tussen suiker gecondenseerd aan een hydroxyl groep.

- Saponinen: terpeen (hydrofoob) en een suikergroep (hydrofiel) → oppervlakte actieve stof/detergent. Het effect van de saponinen op dierlijke organisme is nogal variabel. Ze zijn niet echt toxisch maar smaken zeer bitter en veroorzaken ernstige irritaties aan de maag/darm. Als ze rechtstreeks in de bloedstroom geïnjecteerd worden dan veroorzaken ze echter hemolyse van de rode bloedcellen.
- Cardiacale glycosiden: gelijken op Saponinen maar dan met een lacton-ring en de zeldzame suikers, ze kennen een wijde verspreiding. De meest bekende is wss te vinden in de Digitalis deze bevat digitoxine, digoxine en digitonine. De toxiciteit ligt in de interferentie op de hartspier, ze verstoren de werking van natrium/kalium-ATPase pomp die de werking van de hartspier reguleert. Ze hebben nu een rol in de geneeskunde, ze kunnen in de juiste dosis gebruikt worden om het hartritme te verlagen.
- Cyanogene glycosiden: basis een aminozuur of nicotinezuur en een natuurlijke suikergroep. Na enzymatische afbraak kan HCN vrijgesteld worden. Eerst wordt de suiker vrijgesteld via de werking van glycosidase dit leidt tot een labiel product dat spontaan HCN zal vrijstellen. Het is slechts wanneer het weefsel verwond of vermalen wordt dat de cyanogene plaatsvindt. (Enzym en glycosiden gescheiden) sommige soorten zijn in staat een kleine hoeveelheid HCN af te breken. Het effect van de glycosiden is dan ook sterk verbonden aan de concentratie en de snelheid waarmee ze werken. Dhuririn in Sorghum accumuleert als de planten onder temperatuur of droogtestress komen te staan en dan vormt dit wel een probleem.
- Glucosinolaten; stikstof- en zwavelhoudende componenten die voornamelijk gevonden worden in de mosterd familie. Het zijn precursoren van de mosterdolie en zijn van economisch belang daar ze een scherpe smaak geven aan mosterd en mierikswortel, ze zorgen ook voor de typische smaak van kolen, broccoli en bloemkool. Biologische activiteit ligt voornamelijk in de mogelijke enzymatische afbraak tot mosterdolie. Eerst wordt de suikergroep afgesplitst en daarna wordt spontaan thiocynaat gevormd.

7.1.3 FENOLEN

De basisstructuur van alle fenolen is een gehydroxyleerde aromatische ring. Vele fenolen zijn betrokken in plant/herbivoor interacties. En andere zijn belangrijke structurele componenten. Voor ons zijn ze vooral belangrijk daar ze smaak bepalen van heel wat producten zoals gember, kaneel, vanille, kruidnagel, nootmuskaat en alsook de geur van orchideeën.

De biosynthese van de meeste fenolen begint bij de synthese van aromatische aminozuren. De belangrijkste precursoren zijn fenylalanine en tryptofaan, deze worden beschouwd als essentiële voedingsstoffen voor de mens.

De eigenlijke synthese van de fenolen begint bij de deaminatie van phenylalanine naar cinnaminezuur, een reactie gekatalyseerd door het enzym fenyl ammonia lyase. Dit enzym kan beschouwd worden als een sleutelenzym die de switch van primaire naar secundaire componenten reguleert. Het cinnaminezuur zal verder worden omgezet tot coumarinezuur door additie van een hydroxylgroep. De verdere toevoeging van hydroxyl en methoxygroep geeft dan vorming van cafeïnezuur en ferulinezuur. Deze componenten worden eenvoudige fenolen genoemd. Geen enkele van deze zal echter accumuleren in planten, maar dient als directe precursor van de meer complexe fenolen.

- Coumarines: basis → lacton gevormd na sluiting van de ringstructuur van hydroxycinnaminezuur, ze hebben een karakteristieke geur (gemaaid gras en bergamotolie). Omzetting van coumarine naar dicoumarol gebeurt onder invloed van schimmels en leidt tot een giftig product. Dicoumarol inhibeert de werking van vitamine K (speelt een essentiële rol als co-factor in de bloedstolling) Scoloptine het meest voorkomende coumarine is aanwezig in de zaadhuid en werkt als inhibitor van de kieming.
- Lignine: een sterk polymeer van drie simpele fenolische alcoholen als basis. In de celwand van de plant worden deze alcoholen omgezet tot vrije radicalen door de werking van peroxidasen. Deze vrije radicalen zullen dan spontaan en ad random reageren om lignine te vormen. Door herhaling van dit proces zullen er sterkte vertakte 3D structuren ontstaan. De functie is duidelijk, het is een structurele component. Het wordt gevormd in secundaire dikte groei en het is juist deze component die van hout, hout maakt. Het heeft ook een functie als defensieve component, het kan niet verteerd worden door herbivoren. Fenolische componenten accumuleren op de plaats waar een fungus de celwand binnendringt om de snelheid waarmee de celwand wordt afgebroken te doen dalen.

7.1.4 FLAVONOÏDEN

Ter hoogte van de vacuolen en bestaan uit drie ringstructuren afkomstig enerzijds van coumaroyl-CoA en anderzijds van malonyl-CoA. Anthocyaan pigmenten zijn flavonoïden die kleur geven aan bloemen en die dienen om bestuivers aan te trekken. Sommige worden gesynthetiseerd als fytoalexinen op het ogenblik dat er infectie optreedt en zijn ze ook betrokken in het ontstaan van de symbiose tussen stikstoffixerende bacteriën en wortelcellen. Ze bieden bescherming tegen UV-licht.

- Tanninen/looizuren: de naam is afkomstig van het historische gebruik van plantenextracten om dierlijke huiden te looien om er leder van te maken. Deze extracten bevatten fenolderivaten die aan proteïnen binden en daardoor deze eiwitten denatureren. Gecondenseerde tanninen zijn polymeren die flavonoïde eenheden bevatten die verbonden zijn met een sterke koolstof-koolstof bindingen. Daarnaast zijn er hydrolyseerbare tanninen waarvan de basisstructurele component een suiker is verbonden met gallinezuur. Tanninen hebben een sterke en scherpe smaak (ook van wijn en thee), ze zouden ook de voedingswaarde doen dalen door te binden met eiwitten.

7.1.5 ALKALOÏDEN

Farmalogische waarde en medische toepassingen. Er is geen gemeenschappelijke biosynthese weg maar ze zijn verwant door:

- Hoge oplosbaarheid in water
- De aanwezigheid van een stikstofatoom
- Hoge biologische activiteit
- Heterocyclisch
- Licht basis karakter

Ze genereren verschillende fysiologische en psychologische effecten in de mens en dier voornamelijk door de interferentie met de werking van neurotransmitters in het zenuwstelsel. In hoge dosis zijn ze zeer toxisch maar in lage gecontroleerde dosis vervullen ze een belangrijke rol in de geneeskunde. Ze worden geklasseerd op basis van hun ringstructuur. Ze worden gevormd uit een beperkt aantal precursoren meestal algemene aminozuren. De meeste planten vertonen hun eigen specifieke, genetische bepaalde patronen aan alkaloiden. Zo zijn codeïne morfine en papaverine slechts 3 van de 20 verschillende alkaloiden die gevormd worden in de capsule van onrijp papaverzaad.

De meeste alkaloiden hebben een bittere smaak, ze zijn allemaal biologisch actief de meeste zelfs zeer toxisch. Nicotine is zeer giftig voor insecten en wordt reeds gebruikt als insecticide. Nicotine is altijd aanwezig in planten. N-acetylnicotine wordt slechts geproduceerd op het ogenblik dat een tabaksplant wordt aangevallen door insecten die ongevoelig zijn voor nicotine. Ze kennen een antibiotische werking wat een rol in defensie tegen bacteriële aanval suggereert. De weefsels die een hoge concentratie bevatten zijn meestal gevoelig naar de groei van de plant toe.

Zeer zeldzame alkaloiden hebben dikwijls een grote therapeutische waarde. Bv: vinblastine en vincristine die worden geproduceerd in een plantje dat enkel voorkomt in Madagaskar kan de celdeling in de metafase stoppen, het wordt gebruikt voor de behandeling van leukemie en andere kankersoorten. De totale hoeveelheid van deze stof in de plant is zeer beperkt waardoor de extractie ervan sterk wordt bemoeilijkt.

8. FYTOHORMONEN

8.1 VAN ABA EN GIBBERELLINE OP DORMANTIE EN KIEUWEN VAN ZAAD

Gibberelline

Een rol in de mobilisering van reserves tijdens zaadkieming. Kiemende granen scheiden hydrolytische enzymen af. Granen zoals gerst kunnen doormidden worden gesneden waarbij slecht 1 helft van het zaad de emebryo bevat. Dit deel zal blijven alfa-amylase uitscheiden waardoor het zetmeel bevattende endosperm verder wordt afgebroken en het zaad kan beginnen kiemen. Na toevoeging van gibberelline zuur aan het embryo-loze deel, zal ook hier een hoge productie van alfa-amylase optreden. De aleuronelaag (laag cellen die endosperm in zaden van grassen omringen) moet hiervoor noodzakelijk aanwezig zijn.

ABA

Geen overtuigende argumenten gevonden dat ABA een rol speelt in de inductie/onderhouden van de dormantie.

Zaadontwikkeling wordt dikwijls gekenmerkt door een drastische wijziging in de hormoon niveaus. In de meeste zaden zijn de cytokinin niveaus het hoogst gedurende de vroege ontwikkelingsstadia van het embryo. Vanaf het moment dat deze concentraties beginnen te dalen en het zaad een fase van snelle groei ondergaat, stijgen de niveaus van zowel GA als IAA. Hierdoor gaan de ABA-concentraties ook stijgen. De hoogste waarden worden gevonden tijdens het maturatiestadium wanneer het zaadvolume en het drooggewicht ook hun maximum bereiken; Maturatie van het embryo wordt gekenmerkt door het afbreken van de zaadgroei, de accumulatie van nutriëntenreserves en, de ontwikkeling van tolerantie tegen uitdrooging. ABA dient vivipary (een kieming die plaats vindt voordat het embryo volwassen is of het zaad bevrijd is van de vrucht) te voorkomen. Stimuleert ook de proteïneaccumulatie in de latere fases van de embryo ontwikkeling en het inhibeert de GA-geïnduceerde alfa-amylase biosynthese in granen.

8.2 GEEF DE 5 HORMONEN, EIGENSCHAPPEN, OPBOUW, ROL EN DE SYNTHESE

Hormonen zijn chemische boodschappers die informatie van cel tot cel overbrengen en op deze wijze de groei en ontwikkeling coördineren. Het eerste onderzoek naar plantenhormonen werd uitgevoerd door Charles Darwin. Hij voerde een aantal eenvoudige en elegante experimenten uit i.v.m. fototropie bij grassen, graskiem planten hebben de neiging om naar het licht te groeien. Dit leidde uiteindelijk tot de isolatie van de eerste actieve substantie die betrokken is bij fototropie. Volgens de huidige gangbare definitie zijn hormonen natuurlijk voorkomende organische stoffen die bij lage concentraties een uitgesproken invloed uitoefenen op een fysiologisch proces. De productie van hormonen gebeurt bij planten meer diffuus en kan niet altijd aan een bepaald orgaan toegewezen worden zoals bij dieren.

8.2.1 AUXINEN

Het zijn de eerste plantenhormonen ontdekt, ze worden gesynthetiseerd in de apex van de stengel en wortel en worden doorheen de plant-as getransporteerd. Ze worden voornamelijk gekenmerkt door hun capaciteit om de celstrekking te stimuleren. Maar ze beïnvloeden ook een tal van andere ontwikkelingsresponsen zoals wortelinitiatie, differentiatie van weefsels, tropie, ontwikkeling van okselknoppen, bloemen en vruchten.

Het belangrijkste auxine is IAA. De ontdekking hiervan heeft het zoeken naar andere stoffen met een gelijkaardige werking gestimuleerd. Tal van synthetische stoffen vertonen een auxine-achtige activiteit. Het gemeenschappelijke kenmerk van moleculen met auxine-activiteit is de aanwezigheid van een zure zijketen op een aromatische ring.

Auxine biosynthese gebeurt voornamelijk uit indol of tryptofaan, indien met het aminozuur tryptofaan deamineert dan bekom je een indol ring met een zure groep. De concentratie van actieve auxine in de cel wordt gecontroleerd door biosynthese (aanmaak van auxine), afbraak (van auxine door enzymen) en conjugatie met andere moleculen aminozuren bijvoorbeeld of met suiker en dan krijg je een inactief auxine.

Polair transport van morfologische top naar basis noemt met basipetaal. IAA is een zwak zure, lipofiele molecule afhankelijk van de pH komt het voor in de geprotoneerde of in de niet-geprotoneerde anionische vorm. De celwand heeft een pH van 5 waardoor de IAA- dat in de celwand komt onmiddellijk geprotoneerd wordt waardoor het een hogere vetoplosbaarheid krijgt en het gemakkelijker door de celwand kan migreren. In het cytoplasma is de pH 7 onder deze condities zal IAAH dissociëren. Het pH verschil tussen de celwand en het cytoplasma is voldoende om de concentratiegradiënt te behouden waardoor IAAH blijft diffunderen naar de cel. En blijft IAA- accumuleren in de cel. Deze zit hier gevangen omdat in anionische vorm het niet onmiddellijk terug door de membraan kan. De diffusie van IAAH in de cel en de aanwezigheid van auxinecarriers aan de basis van de cel zijn de basis voor de chemiosmotisch polair diffusie model. Auxinecarriers zorgen voor de efflux van IAA uit de cel, deze efflux wordt in de hand gewerkt door het normale membraanpotentiaal over de plasmamembraan. Eens in de celwand ruimte wordt IAA geprotoneerd tot IAAH en dit IAAH diffundeert door de celwand naar de aanpalende cel. Het IAA- binnen de cel komt door cytoplasmatische stroming terecht aan de basis van de cel daar wordt het door de effluxcarrier terug naar de celwand uitgescheiden. Netto krijgen we hierdoor een preferentieel besipetale beweging van auxine doorheen een rij cellen. ATP-gedreven protonenpompen behouden de pH-gradiënt. Er zijn ook carrier Proteïnen aanwezig die zorgen voor een IAAH opnamen via een auxin/proton symport systeem. Ze versnellen de opname. Op weefselniveau zijn er verschillende auxine stromen. Deze eiwitten die hier voorzorgen noemt men PIN-eiwitten, deze spelen een rol in de lokale verdeling van auxine. Indien men deze uitschakelt krijgt met een pin structuur van het weefsel.

Algemeen wordt aanvaard dat auxine voornamelijk de celgroei en de stengelelongatie reguleert. De auxine respons neemt toe moet de concentratie aan auxine tot een optimale concentratie bereikt wordt. Bij een nog hogere concentratie neemt het effect enigszins af. En soms heeft het zelfs een negatief effect. Dit wordt weergegeven in een dosis-respons-curve. Intacte stengels en coleoptielen reageren niet op exogeen toegediend auxine. Auxine speelt ook een rol bij de cel differentiatie? De inductie van de differentiatie van vaatweefsel in stengel wordt gecontroleerd door de auxine productie in jonge snelgroeiende bladeren. Er werd aangetoond dat de productie van xyleem aan de basis van de bladstelen toeneemt met de stroom aan diffundeerbare IAA door de bladsteel. Regeneratie van vaatweefsel rond wonden wordt ook gecontroleerd door auxine, wanneer men een spinvormige incisie in de stengel maakt dan herstelt deze zich door de differentiatie van de parenchymcellen rondom de wonden. Wanneer boven de wonden de bladeren (bron van auxine) worden weggenomen vermindert de xyleemgeneratie. De regeneratie kan worden hersteld worden door exogene toediening van auxine.

In een groeiende stengel produceert het apicaal meristeem continu nieuwe bladprimordia. Een groepje cellen in de zone tussen het bladprimordium en de stengel wordt geïsoleerd van het apicale meristeem en vormen een okselknop. Bij de meeste planten stopt de celdeling en celgroei in deze knop, wanneer nu de top van de stengel verwijderd wordt dan wordt de groei van de okselknoppen opnieuw gestimuleerd. De apicale knop oefent een invloed uit op de okselknoppen en onderdrukt de celdeling en celgroei in de onderliggende knoppen. Dit verschijnsel wordt apicale dominantie genoemd. Dit wordt veroorzaakt door auxine dat in de stengeltop geproduceerd wordt. De optimale auxine concentratie voor groei van okselknoppen is veel lager dan die voor stengelgroei. De continue stroom van auxine van de stengeltop naar de basis van de plant houdt de auxine niveaus ter hoogte van de okselknoppen voldoende hoog om hun groei te inhiberen.

Abscisie van bladeren wordt veroorzaakt door de abscisielaag, aan de basis van de bladsteel. Dit proces hangt af van de relatieve hoeveelheid auxine aan beide zijden van de abscisielaag. Het auxine gehalte is lager aan de bladwaarste zijde.

IAA stimuleert de groei van geïsoleerde wortelsegmenten en intacte wortels bij zeer lage concentraties, bij hogere concentraties die stengelgroei stimuleren wordt de wortelgroei geremd. Deze remming wordt gedeeltelijk gestimuleerd door ethyleenproductie die gestimuleerd wordt door hoge concentraties auxine. Deze concentraties stimuleren de vorming van secundaire wortels.

Toevoeging van exogene auxine zorgt voor remming van bloemvorming dit komt door de auxine geïnduceerde ethyleenproductie. Auxine controleert wel het geslacht van de bloem bij tweehuizige soorten en blijkt de vorming van vrouwelijke bloemen in de hand te werken. Pollen zijn rijk aan auxine en stimuleren de vruchtvorming van niet bestoven tomaten. Bij aardbeien is aangetoond dat de ontwikkelende zaden, die zich aan de buitenkant van de aardbei bevinden auxine produceren die noodzakelijk is voor de vruchtontwikkeling.

8.2.2 GIBBERELLINEN

Ze worden geproduceerd door hogere planten en fungi. De exogene toediening van gibberellinen geeft aanleiding tot hyperelongatie van stengels. Verder spelen gibberellinen ook een belangrijke rol in zaadkieming, de mobilisatie van reserves uit het endosperm tijdens de vroege embryonale groei en de bloem- en vruchtontwikkeling.

Ze vormen een grote chemische familie gebaseerd op de ent-gibberellaan structuur. Er zijn momenteel meer dan 80 GAs gekend. 1/3 beschikt over 20 C-atomen en de rest over 19 C- atomen. Gibbereline zuur was een van de eerste GA's die werd ontdekt en gekarakteriseerd. GA1 en GA20 zijn het meest actief en daarom de belangrijkste in de hogere planten. De meeste hebben echter geen of weinig biologische activiteit. Ze zijn tussenvormen in de biosynthese van de actieve vormen of zijn gemetaboliseerd tot een vorm waarbij de basisstructuur behouden blijft. Een noodzakelijk kenmerk voor biologische activiteit is de carboxyl-groep op C7 en de introductie van een hydroxylgroep op C2 heeft een inactivatie tot gevolg.

Hyperelongatie van stengelweefsel blijft een van de meest gekende effecten in hogere planten. Dit is het meest duidelijk bij de controle van de internodia elongatie in genetische dwergen. Bij deze mutanten wordt het normale, langere fenotypen terug verkregen na exogene toediening van gibberellinen. In maïs zijn er meer dan 30 mutaties beschreven die de hoogte van de plant beïnvloeden. Iedere mutatie blokkeert een andere stap in de biosynthese naar GA1. Maïsplanten die deze mutaties tot expressie brengen, hebben kortere internodia. Ten minste 5 van deze mutanten verkrijgen een normaal fenotype wanneer ze behandeld worden met GA3. Bij toevoeging van kleine hoeveelheden gibberellinen bij rozetplanten wordt een hyperelongatie geïnduceerd.

Zaadkieming zie vraag over GA en ABA

Gibberellinen beïnvloedt de capaciteit van bloemvorming, de seksuele karakteristieken van bloemen en de daaruit volgende vruchtontwikkeling. De meeste planten moeten een minimale ontwikkeling bereikt hebben voor ze kunnen bloeien deze doorlopen eerst een juveniele fase. In de meeste planten is deze fase enkel te onderscheiden door de onmogelijkheid tot bloeien. Bij coniferen duurt de juveniele fase 10-20 jaar waardoor deze geen dennenappels produceren. Indien men gibberellinen toevoegt produceert deze toch dennenappels. De vorming van mannelijke of vrouwelijke bloemen hangt af van de balans tussen gibberelline/auxine/ethyleen. In cannabis zullen de auxine en ethyleen zorgen voor vrouwelijke bloemdelen terwijl de GA zorgt voor mannelijke bloemdelen.

Gibberelines zijn gekoppeld aan de biosynthese van terpeen, uit de primaire GGPP-structuur komt de ent-kaurene structuur en die wordt in het endoplasmatisch reticulum gemodificeerd tot de verschillende gibberelines

8.2.3 CYTOKININEN

Het zijn N6-gesubstitueerde derivaten van de purinebase adenine en ze zijn gekenmerkt door een stimulerende werking op de celdeling in weefselstructuren. Kinetine was het eerste cytokinine dat werd ontdekt als DNA uit afbraakproduct. Het meest voorkomende cytokinine in hogere planten is het zeatine, ze bezitten een ribose of een ribose fosfaat groep op de 9^{de} positie. Ze beïnvloeden ook de stengel- en worteldifferentiatie in weefselscheuten, de groei van laterale knoppen, de bladexpansie, chloroplastontwikkeling, bladsenescentie en zorgt voor onderdrukking van de wortelgroei.

Inducerende werking op celdeling in plantenweefsel en celculturen. Op een vast agar medium kunnen cellen afgeleid van de cortex bladeren of andere weefsels beginnen te delen en groeien waardoor ze een massa ongedifferentieerde cellen vormen (callus weefsel). Door zacht te schudden worden de cellen van elkaar gescheiden en vormen ze een celstructuur. De deling van cellen kan niet doorgaan zonder de aanwezigheid van cytokininen. Na een periode van achtereenvolgende subculturen, zullen de weefsels zelf terug de capaciteit verwerven om zelf cytokininen aan te maken en ze worden onafhankelijk van de toegevoegde hormonen. = Gehabitueerd.

Het onderhoudt van ongedifferentieerd callusweefsel vereist een ongeveer gelijke concentratie van cytokininen en auxine in het medium. Hogere concentratie auxine leidt tot wortelontwikkeling en hogere concentratie cytokininen leidt tot scheuten ontwikkeling. Het is dus mogelijk om door de cytokinine/auxine balans in het medium aan te passen, uit ongedifferentieerde callus weefsel in steriel medium gehele plantjes te regenereren.

Deze eigenschap om de morfogenese in weefselculturen te sturen heeft veel toepassingen in de landbouw. Bij micropropagatie kan weefselcultuur worden gebruikt om een groot aantal virtueel identieke, bacterievrije klonen te kweken in korte tijd. Als laatste zorgen de cytokininen voor een vertraging van de senescentie.

De biosynthese: nucleotide structuur (ATP/ADP) als precursor en er wordt een isopreen eenheid enzymatisch gekoppeld het ondergaat enkele modificaties en daarvan wordt het suiker door glucosidase afgekoppeld.

8.2.4 ABSCISINEZUUR

Het is een terpenoïd betrokken in de regulatie van zaadkieming, de inductie van synthese van opslagproteïnen en de respons van waterstress. ABA is de enige vertegenwoordiger van deze klasse. Het is algemeen geweten dat het de fotosynthese producten transporteert naar ontwikkelende zaden en dat het de vorming van opslagproteïnen bevordert. Gedurende de kieming van granen, werkt ABA de stimulerende werking van GA's op de vorming van alfa-amylase tegen en in de bladeren worden grote hoeveelheden ABA gesynthetiseerd als reactie op waterstress, waar het een belangrijke rol speelt bij het sluiten en openen van de stomata.

De meest prominente rol van ABA in de plant zou plaatsgrijpen in twee totaal verschillende processen: zaadrijping en stomatale werking. Voor de zaadrijping zie vraag over ABA en GA. Het meest gekende ABA-effect is de inhibitie van stomatale opening in verschillende soorten planten. Het exogeen toevoegen van ABA aan planten zal leiden tot sluiting huidmondjes. Bladeren die water te kort hebbe maken binnen de 30 minuten een grote concentratie van ABA aan.

- ABA bindt aan receptor → productie ROS → activatie Ca^{2+} kanalen → opname Ca^{2+} uit apoplast → toename van NO → toename cADPR, IP3 → vrijstelling Ca^{2+} uit de vacuole → blokkeren van kalium kanalen → calcium stimuleert chloor export wat leidt tot depolarisatie en het blokkeert ook de PM ATPase want eveneens leidt tot depolarisatie. → Stimulatie kalium kanalen.

Isopreen afgeleide moleculen worden aaneengeschakeld door IPP daar komen carotenoïnen uit verdere synthese leidt tot Xanthoxin wat een voorloper is van ABA

8.2.5 ETHYLEEN

Wordt vooral gesynthetiseerd in antwoord op stresssituatie. Het kan in grote hoeveelheden geproduceerd worden door weefsels die senescentie of rijping ondergaan. Het wordt commercieel gebruikt om groene bananen en andere fruitsoorten sneller te doen rijpen. Wordt ook geproduceerd wanneer hoge concentraties auxine aanwezig zijn. Ethyleen stimuleert elongatie van de stengel, petiolen, wortels en bloemstructuren van aquatische en semi-aquatische planten. Het effect van ethyleen is vooral duidelijk in aquatische planten omdat in water het gas meer aanwezig blijft. Geen effect indien gibberelline aanwezig is maar bevordert de synthese van gibberelline wel. Ethyleen stimuleert abnormale groeipatronen zoals zwelling van de stengelweefsels en het naar beneden krullen van ontwikkelende bladeren (epinastie). Reduceert de apicale dominantie en reduceert de wortelinitiatie.

In de meeste gevallen gaat vrijstelling van ethyleen gepaard met scherpe stijging van de respiratie (de climacterische piek). Ethyleen is autokatalytisch, de ethyleen dat is vrijgesteld uit fruit gaat op zijn beurt de ethyleenproductie in ander fruit stimuleren. De vrucht wordt zachter opslag van suiker...

Tripel respons: indien met plantjes met ethyleen bewerkt ziet men dat de hypocotyl korter en dikker wordt en dat ze een verstoorde gravitropie vertonen.

Ethyleen ontstaat door oxidatie van ACC en deze is afkomstig van S-adenosyl-methionine en deze is dan weer afkomstig van methionine.

8.3 INFECTIE AGROBACTERIUM TUMEFASIENS LEIDT TOT TUMOR

Agrobacterium tumefaciens is een bacterie die gewond weefsel infecteert. Cellen in de onmiddellijke nabijheid zullen grote, ongedifferentieerde celmassa's, "crown gall" tumoren vormen. Deze geïnfecteerde cellen zijn zodanig genetisch gewijzigd dat ze de mogelijkheid verwerven om cytokininen en auxinen te synthetiseren. Door ze te verwarmen of te behandelen met antibiotica, kunnen deze cellen worden ontdaan van de bacteriën. De infecterende stammen van *Agrobacterium* bezitten een circulair extra chromosomaal DNA: het Ti-plasmide. Een deel van dit plasmide bevat de genen die coderen voor de enzymen die verantwoordelijk zijn voor de synthese van cytokininen, auxinen en een klasse koolstof- en stikstofrijke componenten, de opines genaamd. Na invasie worden de genen overgebracht naar het nucleaire DNA van de gastheerplant hierdoor wordt een neoplastische groei gestimuleerd. Door deze eigenschap van het Ti plasmide om plantencellen te transformeren wordt deze bacterie vaak gebruikt voor genetische manipulatie.

9. STRESSFYSIOLOGIE

9.1 OXIDATIEVE STRESS EN ANTIOXIDATIEFSYSTEEM IN PLANTEN. GEEF DE ROL EN EIGENSCHAP VAN 4 MOLECULAIRE EN 2 ENZYMATISCHE ANTIOXIDANTIA.

Oxidatieve stress is het gevolg van condities die de vorming van ROS bevordert. ROS zijn reactieve zuurstof moleculen die ontstaan door gedeeltelijke reductie van zuurstof. Verschuiving in metabolisme kan leiden tot concentratieveranderingen van metabolieten met eventuele toxische effecten als gevolg. Reactie van ROS met macromoleculen (DNA...), leidt tot verstoring van de cel functies. Er wordt ROS gevormd in reactie op talrijke abiotische en biotische stressfactoren.

Het geheel van de reacties die in de plant ervoor zorgen dat gevormde zuurstofradicalen weggevangen en onschadelijk gemaakt worden, noemt het antioxidatief systeem. De niet enzymatische componenten (ascorbaat, catalase, ...) in planten zijn meestal kleine moleculen en worden moleculaire antioxidantia genoemd (vitamine C, GSH, caroteen, ...). Deze componenten werken door de reductie van ROS waarbij ze zelf een elektron afstaan. Na oxidatie zullen de antioxidantia worden geregenereerd door enzymen zoals glutathion reductase, dehydroascorbaat reductase,... Uiteindelijk leidt dit tot het verbruik van NAD(P)H en wijst dus op een energie verbruikend proces. Het geheel functioneert als het zogenaamde ascorbaat-glutathion cyclus

Moleculaire antioxidantia:

- Ascorbaat: polyalcohol, afgeleid van galactose en is wateroplosbaar. Het kan 1 of 2 elektronen afstaan. (vacuole)
- Glutathion: tripeptide met S atoom, de gereduceerde vorm kan oxideren met vorming van S-S binding tussen 2 glutathion moleculen (mitochondriën)
- Alpha-tocopherol: lipide oplosbaar antioxidans (celmembraan)
- Caroteen: hydrofobe molecule

Enzymatische antioxidantia:

- Ascorbaat peroxidase: Ascorbaat-glutathion cyclus. O.a. in het cytosol.
- Catalase: afbraak waterstofperoxide in de glyoxisomen/peroxisomen.
- Glutathion reductase: Ascorbaat-glutathion cyclus. O.a. in het cytosol en mitochondriën.

9.2 BIOTISCHE STRESS + HYPERGEVOELIGE RESPONS + SYSTEMISCHE GEÏNDUCEERDE RESISTENTIE

Naast alle abiotische factoren moet een plant zich ook constant verdedigen tegen aanvallen van bacteriën, virussen, schimmels, invertebrata en zelfs andere planten. Planten zijn immobiel en kunnen dus niet wegvlugten daarom hebben ze verschillende strategieën ontwikkeld om ziektes te weerstaan. Als er een ziekte optreedt dan beperkt deze zich tot enkele planten of slecht enkele weefsels.

Elk pathogeen heeft zo een eigen manier om binnen te dringen, sommige zullen door oppervlakte lagen dringen door mechanische druk of door enzymatische activiteit waarbij anderen nood hebben aan een bestaande opening. We kunnen drie strategieën onderscheiden.

- Necrotrofen: plant dient enkel als substraat en dood de plantencel
- Biotroof houdt de plant in leven
- Hemibiotrofen: initieel in leven en in latere fase wordt gedood.

Slechts een klein deel van de pathogeen infecties zal echter resulteren in een zieke plant

- Omgevingsfactoren die veranderen kunnen de ontwikkeling van de pathogeen verhinderen
- De pathogeen valt de verkeerde plant aan, deze voldoet niet aan de vereiste voor de ontwikkeling
- De plant beschikt over structurele barrières of toxische componenten die ervoor zorgen dat er geen infectie kan plaatsvinden
- Na herkenning van de pathogeen zullen er defensiemechanismen geactiveerd worden. (pathogeen geïnduceerde defensie reactie)

Zowel de pathogenen als de planten bevatten genen die de aard van hun interacties zullen bepalen: virulent (de ziekte ontwikkelt zich) of avirulent (geen ziekte). In dit gen-gen-model spreekt men voor het pathogeen organisme van avirulente genen (coderen voor elicitoren die coderen voor metabolieten van de pathogeen maar ook voor enzymen die de afbraak van de plantencelwand induceren) en voor de plant van resistentie genen (coderen voor componenten die elicitoren herkennen). Een ziekte zal zich ontwikkelen indien de avr-genen ontbreken of wanneer de R-genen recessief zijn. Om geïnduceerde resistentie op gang te brengen zal er een overeenkomstig paar avr-genen met R-genen aanwezig moeten zijn.

Hypersensitieve respons

Na herkenning van een genetisch incompatibele pathogeen zullen er complexe series van defensie responsen geactiveerd worden. Dit is een zeer gecoördineerd proces zowel in tijd als in de ruimte zodat enkel de nodige plantencellen effectief worden ingezet in de defensie. Deze snelle en zeer gelokaliseerde inductie van plant defensie responsen resulteert in een conditie waarin de pathogeen niet verder kan groeien of ontwikkelen. Volledige activatie van deze respons gebeurt binnen de 24u en leidt meestal tot zeer gelokaliseerde celdood (te zien als kleine necrotische vlekjes). Hierbij worden onder meer ROS (vooral H_2O_2 en $O_2^{\bullet-}$) geproduceerd die in de haard van de infectie celdood op gang kunnen brengen waar ze aan de rand eerder gebruikt worden in processen waar de celwand verstrekt wordt om verdere spreiding van pathogenen tegen te gaan. De activatie van deze defensiemechanismen die leiden tot de gelokaliseerde celdood wordt de hypersensitieve respons (HR) genoemd.

Systemisch geïnduceerde responsen

Binnen enkele minuten na pathogeen, insect of nemathode aanval worden defensie responsen in cellen rondom de plaats van infectie geactiveerd. Binnen enkele uren van de infectie worden ook dikwijls defensie responsen waargenomen in de weefsels ver weg van de plaats van infectie of zelfs soms in naburige planten. Dit wordt systematisch verworven resistentie of SAR genoemd. Vooraleer SAR optreedt, zal initiële infectie geleid hebben tot de vorming van necrotische vlekjes via de HR respons. In de respons (HR) worden bepaalde secundaire metabolieten geproduceerd die als signaal naar andere cellen of weefsels gestuurd worden om deze voor te bereiden voor een volgende aanval. Eén component die hier zeker bij betrokken is, is salicylzuur dat kan omgezet tot het vluchtige methylsalicylzuur zodat ook naburige planten resistent worden. Ook Jasmonaten leiden tot activatie van een verhoogde defensie geïnduceerd door verwonding.

9.3 WAT IS STRESS EN GEEF 4 SOORTEN ABIOTSISCHE STRESS EN DE PLANT ZIJN AANPASSING HIERVOOR?

Stress wordt gedefinieerd als suboptimale groeiomstandigheden, die leiden tot verminderde productiviteit/schade. De plant ontwikkelt beneden zijn genetische potentieel. Bijvoorbeeld verminderde lichtintensiteit zorgt voor een verminderde fotosynthese, en verminderde energie toevoer. De plant kan hiervoor compenseren met verminderde biosynthese, en verminderde groei tot gevolg, ofwel door het aanspreken van de energiereserve. Het vermogen van het metabolisme ligt bepaald in het genotype. Dit codeert voor de sensoren en signaaltransductie componenten. Gebaseerd op omgevingssignalen kan de energiehuishouding worden bijgesteld, en tracht het organisme een nieuwe homeostase te bereiken. Aanpassingen geïnduceerd door stress, betekenen dat er trade-off's gemaakt moeten worden tussen investeren en in vegetatieve en reproductieve ontwikkeling. Het vermogen om stresscondities te weerstaan en te overleven, wordt in belangrijke mate bepaald door de factoren zoals intensiteit van de blootstelling en het ontwikkelingsstadium van de plant. BV rijstplanten zijn relatief resistent aan milde droogte, maar vertonen sterke groeireductie in meer intense droogte.

In welke mate planten schade ondervinden van stress condities hangt af van een reeks metabolische aanpassingen, waaronder bijvoorbeeld verschuiving in het energiemetabolisme, maar ook inductie van verdedigingsmechanismen. Voorbeelden van adaptatie zijn de Saguaro cactus met fotosynthese in de stengel, de mesquite met een extra diep wortelstelsel de woestijnster met korte levenscyclus. Een voorbeeld van acclimatisatie is spinazie, waarin osmotische aanpassingen gebeuren bij droogte en koude.

Verdedigingsmechanisme kunnen aanwezig zijn, onafhankelijk van de stressconditie ze komen constitutief tot expressie. Dit zijn adaptaties en zijn tot stand gekomen door evolutionaire selectie. Andere verdedigingsmechanismen worden geïnitieerd bij de stress blootstelling, en zijn tijdelijk. Deze acclimatisatie kan op uiteenlopende niveaus optreden, in metabolisme, in morfologie en, in fysiologie. Epigenetische mechanismen kunnen de acclimatisatie bestendig en overerfbaar maken.

- Watergebrek: Circa 2% van het water in de plant wordt gebruikt voor de turgor en celexpansie, verminderde celexpansie beïnvloedt in belangrijke mate de orgaanontwikkeling (bladopp en wortellengte) Dehydratatie van de plant resulteert in een verlaagde waterpotentiaal van de apoplast en dus aantrekken van water uit de cel. Waterverlies veroorzaakt verhoogde ionenconcentraties, sluiting van de stomata en vorming van ROS. De relatieve waterinhoud wordt bepaald als parameter om de waterstatus te beschrijven en is gedefinieerd als de verhouding van het actuele watergehalte, t.o.v. het watergehalte in maximaal turgescence conditie.
- Zoutstress: 20% van alle geïrrigeerde land heeft te hoge zoutconcentraties wat osmotische stress veroorzaakt en schade door opstapeling van te hoge ionen concentraties. Wat leidt tot eiwitdenaturatie en membraandestillatie door inferentie met de watermantel. Er bestaan zout tolerante soorten de halofyten, terwijl minder tolerante soorten glycofyten genoemd worden.
- Lichtstress: talrijke planten zijn tijdelijk of permanent aangepast aan schaduw of zwakke lichtcondities. Blootstelling aan volle lichtintensiteit leidt tot lichtstress, door over-excitatie van de fotosystemen en verlies van geëxciteerde elektronen. Door onvoldoende capaciteit van C-fixerende reacties, kunnen elektronen worden doorgegeven aan zuurstof met ROS vorming tot gevolg. Compensatie door toename van light-harvesting complexen met toename van antennecapaciteit of een toename van PSII/PSI ratio.
- Temperatuurstress: het verstoort eiwitmetabolisme wat leidt tot verstoring van het celmetabolisme. Temperatuurveranderingen beïnvloeden de membraanfluiditeit en als gevolg verstoren ze de membraanfuncties zoals permeabiliteit, activiteit van transporteiwitten en elektronentransport. Structuurveranderingen in RNA en DNA door de temperatuur geven aanleiding tot gewijzigde transcriptie en translatie.

10. FOTOBIOLOGIE

10.1 ALLES OVER CRYPTOCHROOM EN FYTOCHROOM

Behalve energie levert zonlicht ook informatie, onder meer over de richting en de kwaliteit van het invallend licht. Verschillende fysiologische reacties zijn gekoppeld aan de lichtkwaliteit

- Heliotropie: oriënteren van de bladeren naar invallend licht
- Fotomorfogenese: de controle over groei en ontwikkeling
- Fototropie: het aanpassen van de groei in richting van het invallend licht.
- Fotonastie en nyctinastie, openen en sluiten van het blad tijdens dag en nacht
- Fotoperiodiciteit: synchroniseren van fysiologische functies met de daglengte.

Planten beschikken over specifieke fotoreceptoren voor deze functies.

Fytochroom

Het is een 125kDa eiwit, het rode licht activeert de fotoreceptor en donkerroodlicht inactieveert de molecule. Fitochroom is betrokken in een relatief groot aantal fysiologische processen, waaronder de zaadkieming, de-etiolatie, primordia vorming, de bloeiremming...

Fitochroom bestaat uit 3 domeinen, PAS(per, Arnt, Sim), GAF (cGMP-specific phosphodiesterase, adenylyl cylase, FhIA), PHY die de chromofoor binden, en de molecule stabiliseren in de Pfr vorm. Daarnaast zijn er PRD domeinen die betrokken zijn in de translocatie van fitochroom naar de nucleus, en een HKRD (histidine kinase-achtig) domein.

In het donker reserveert Pfr langzaam naar Pr, of door bestraling met roodlicht gebeurt dit zeer snel (fotoreversibiliteit). Bloedstellen van Pr aan rood licht, veroorzaakt cis-trans conformatieverandering en draaiing in fitochromobiline die leidt tot conformatieveranderingen in het eiwit. Door de overlappende absorptiespectra, is de conversie van Pfr naar Pr en van Pr naar Pfr nooit volledig. Bij verzadiging met rood licht komt circa 88% in de Pfr vorm voor en verzadiging met donkerroodlicht zorgt voor 98% Pr. Het bereikte evenwicht in bepaalde lichtcondities is de foto-stationaire toestand.

VLFR: reacties gestart bij zeer lage lichtintensiteit, vergelijkbaar met licht van sterren en vuurvliegjes, die komt voor bij de zaadkieming in de arabidopsis. De reacties resulteren in minder dan 0,02% omzetting naar Pfr. De reacties zijn niet omkeerbaar door donkerroodlicht.

LFR: reacties worden gestart door medium intensiteit komt voor bij de stimulatie van zaadkieming in sla, remming van de hypocotylgroei en de regulatie van bladbeweging.

HFR: reacties worden geïnduceerd door langdurige blootstelling aan relatief hoge lichtintensiteit. Bijvoorbeeld inductie van anthocyaansynthese en flavonoiden synthese, ethyleenproductie in sorgum, remming van hypocotylgroei in mosterd, kropsla en petunia.

Reacties gemedieerd door fotoreceptoren omvatten dikwijls ionen fluxen deze inducerend de verandering van de membraanpotentiaal. Dit veronderstelt een plasmamembraan lokalisatie van fitochroom molecule. De activatie van fitochroom leidt tot veranderingen in genexpressie van duizenden genen, betrokken in de fotomorfogenese.

Cryptochroom

Het zijn blauw-licht receptoren, die onder meer hypocotylgroei onderdrukken, expansie van cotylen bevorderen, membraan depolarisatie veroorzaken, remming van de bladsteelgroei veroorzaken, synthese van anthocyanen beïnvloeden en een rol spelen in de afstemming van de circadiaanse klok. Het is een 75kDa eiwit met een homologie van microbiële fotolyasen. Cryptochroom bindt een flavine adenine dinucleotide molecule en MTHF als chromoforen. FAD is een primair chromofoor en fotonabsorptie resulteert in een veranderde redoxstatus van FAD. Dit geeft dan weer aanleiding tot een veranderde conformatie. Deze verandering initieert binding met andere eiwitten voor verdere signaaltransductie. Cryptochroom bevat een C-terminaal domein deze is

noodzakelijk voor de activiteit. In arabidopsis zijn er 3 iso vormen aanwezig CRY1 CRY2 beide gelokaliseerd in de nucleus en de CRY3 in de chloroplast en de mitochondriën.

Het cryptochroom in de nucleus verhindert de COP1- geïnduceerde eiwitafbraak. Na activatie door licht en fosforylering van cryptochroom in de celkern, vormt het een complex met SPA1 en COP1 waardoor de eiwitdegradatie afgeremd wordt. Hierdoor vermindert de afbraak van transcriptiefactor HY5 wat de transcriptie van fotomorfogenese-betrokken genen bevordert.

De circadiaanse klok wordt gereguleerd door meerdere fotoreceptoren. De synchronisatie van de interne, cellulaire, klok met de veranderende dag-/nacht lengtes hangt af van de perceptie door fytochroom en cryptochroom en van de activiteit van de genen van early flowering3 en time for coffee. De fotoperiodiciteit verwijst dus naar het vermogen van planten om cellulaire en fysiologische processen af te stemmen op daglengte. Afhankelijk van de rol die de daglengte speelt in de bloei inductie van de plant worden deze opgedeeld in lange dag planten en korte dag planten. Voor LDG geldt dat de nachtlengte korter moet zijn dan een kritische lengte, om te kunnen bloeien, terwijl SDP enkel bloeien als de nachtlengte langer is dan een kritische waarde.

Fototropines

Door het werk van Winslow met arabidopsis fototropiemutanten heeft men NPH1 locus ontdekt, Dit zijn eiwitten, fototropines genaamd. Behalve de controle van de fototropie zorgt het ook voor de optimalisatie van de fotosynthese en de groei door bladoriëntatie en chloroplast beweging. Deze zaken gebeuren voornamelijk in lage lichtintensiteit.

In de Arabidopsis zelf zijn PHOT1 en PHOT2 aanwezig met PHOT1 actief in lage en hoge lichtintensiteit en PHOT2 enkel in hoge intensiteit.

Fototropines zijn opgebouwd uit LOV-domeinen, met daarin non-covalent gebonden een flavine adenine monofosfaat molecule. Bij fotonabsorptie vormt het FMN een adduct met Cys, wat leidt tot conformatieverandering en toegankelijk maken van een proteïne kinase domein, autofosforylering op meerdere Ser residu's, en fosforylering van een substraat.

In reactie op wijzigende lichtintensiteit kunnen bladcellen de distributie van chloroplasten aanpassen. Dit leidt tot meer of minder foton-absorptie, en optimalisatie van de fotosynthese. Door mutantenanalyse is men tot de ontdekking gekomen van CHUP1, een nieuw F-actine bindend eiwit, in de chloroplast envelope. CHUP1 brengt nieuwe actine elementen aan waardoor de chloroplasten zich kunnen verplaatsen in de cel.

Blauw licht stimuleert de opening van de huidmondjes en fototropine is een primair fotoreceptor voor blauw-licht reacties. Signaaltransductie voor blauw licht perceptie verloopt via BLUS1 dat door PHOT1 of PHOT2 gefosforyleerd wordt. BLUS1 activeert een eiwit (PP1) dat een kinase activeert, dat op zijn beurt het ATPase activeert door fosforylatie van SER en of THR. Het ATPase pompt H^+ uit de cel waardoor de membraanpotentiaal vergoot, deze activeert voltage gated inward rectifying K^+ channels. Waardoor kalium de cel instroomt waardoor de waterpotentiaal verlaagt en hierdoor water wordt aangetrokken en de cellen nemen in volume toe.

10.2 ACTIE- EN ABSORPTIESPECTRA

Verschillende fotoreceptorensystemen interageren, wat ontrafelen van de rol van elke receptor in specifieke fysiologische reacties bemoeilijkt. Bv de-etiolatie wordt gecontroleerd door fytochroom maar ook door cryptochroom draagt bij aan de fysiologische reactie en mogelijk ook chlorofyl. Om de fotoreceptoren van fysiologische reacties te identificeren worden onder meer actiespectra gemaakt = de golflengte-specificiteit van een bepaalde fysiologische reactie wordt weergegeven. Door de specifieke structuur van de fotoreceptoren, zijn de absorptie eigenschappen (absorptiespectrum) telkens anders. De vergelijking van actiespectrum en absorptiespectra kan daarom informatie leveren over de aard van de fotoreceptor. Bij de fotosynthese overlappen het actiespectrum van de zuurstofgas productie, en het absorptiespectrum van geïsoleerde chloroplasten zeer sterk. Wat wijst dat de absorptie van licht vooral gebeurt door de chlorofyl als pigment/fotoreceptor.