**FYSIOLOGIE HOOFDSTUK 8: Fytohormonen**

1. Inleiding

* Hormonen
  + = chemische boodschappers die informatie van cel tot cel brengen en op deze wijze de groei en ontwikkeling coördineren
  + = chemische boodschappers die werken bij ‘lage’ concentraties en meestal werkzaam zijn op een andere plaats dan die vd synthese
  + Functie: intercellulaire communicatie tussen cellen
* Plantenhormonen
  + 5 groepen: auxinen, gibberellinen, cytokininen, abscisine zuur (ABA) en ethyleen
    - Andere actieve groepen: polyaminen, jasmijnzuur, salicylzuur, brassinosteroïden, oligosacchariden
  + Beïnvloeden talrijke processen
  + Ppt p1
    - 5 hiervan zijn de klassieke hormonen => de groeiregulators
    - Andere moleculen zijn analogen => ook groeiregulators
      * Vb: SA= actieve molecule in aspirine
      * BR = lijkt op cholesterol
      * NO = vluchtige gas zoals ethyleen, maar typisch hormoo,

2. Auxinen

* Auxine: onderzoeken (niet belangrijk, ik denk geen examenleerstof)
  + **Julian Sachs**: er bestaan orgaanvormende substanties in planten’
    - Vb: wortelvormende substanties in blad gevormd => migreren via stam naar beneden => verantwoordelijk voor vorming van wortels boven wondzone
  + **Charles Darwin, Fritz Went**: er is een actieve substantie betrokken bij fototropie
    - Experiment Darwin: fototropie bij grassen / coleoptiel buis test
      * Graskiemplanten => licht bestralen => neiging om naar licht te groeien
      * Observaties
        + 1) coleoptiel buit af naar waar licht vandaan komt
        + 2) als coleoptiel afsnijden => geen afbuiging
        + 3) coleoptiel/kap afdekken => geen afbuiging
    - Fritz Went:
      * 1) Coleoptiel afsnijden zonder lichtstimuli => leggen op gelatine plaatje => uit coleoptiel diffundeert iets naar gelatine
      * 2) andersom: gelatine op coleoptiel leggen (asymmetrisch) => waar gelatine op coleoptiel ligt groeit het sneller => daardoor afbuiging Darwin
    - Conclusie: er is iets dat diffundeert en de groei stimuleert = auxine
  + Coleoptiel
    - indien MC kiemen zal eerst wortel uit embryo groeien en rond de 1° bladeren blijft een huls zitten = laag cellen = coleoptiel
    - in coleoptiel komt de kiemplant voor
    - functie: beschermen kiemplant & gevoelig aan stimuli
* Auxine
  + = groep moleculen waarvan een aantal een IAA werking hebben
  + Gesynthetiseerd in apex van stengels en wortels
    - => Doorheen plant-as getransporteerd
  + Belangrijkste auxine: **indool-3-azijnzuur** **(IAA)** 
    - = actief auxine
  + Tal van andere stoffen vertonen auxine activiteit / auxine-achtig
    - **Indol-3-boterzuur, fenylazijnzuur, 2,4-dichlorofenoxyazijnzuur (2,4-D)**
    - => Nog niet zeker om deze als natuurlijke auxines te beschouwen
    - => Wel gem. kenmerk met auxinen: zure zijketen op aromatische ring
  + Hoofdfunctie: elongatie groei in geïsoleerde (afgesneden) stengel en coleoptielsecties dmv celstrekking
* Structuur
  + Zure zijketen op aromatische ring (essentieel voor binden met receptor)
  + Ringstructuur
  + Extra zie ppt
    - Indole: NH = heterocyclische N
* Fysiologische werking
  + Algemeen: celgroei en stengelelongatie reguleren
  + Celstrekking
    - IAA in Avena/havercoleoptiel
      * Erwten stengel test
        + Stengelstukjes van erwtenverzameling => incuberen in medium in aan of afwezigheid van auxine
        + => segmenten in auxine oplossen => auxine bevordert celstrekking => segmenten w langer
      * De **dosis-respons curve**
        + Auxinerespons neemt toe met conc. auxine => tot optimale concentratie is bereikt
        + Bij nog hogere conc. => effect neemt af
        + => groeiresponsen vaak gebruikt als middel om onbekende conc. auxine te bepalen
        + Waarnemingen

0 effect zone, optimale zone, toxische fase

Logaritmische schaal

Concentratie laag waarbij strekking optreedt

* + - Weinig effect op intacte weefsels
      * Intacte stengels & coleoptielen reageren niet op exogeen toegediend auxine
      * Conclusie: intacte weefsels=> toedienen van extra auxine geen effect
      * Gevolg: effect van toegevoegd auxine enkel meetbaar in geïsoleerde weefsels => afgesneden vd normale auxine toevoer
  + Celdifferentiatie & regeneratie van vaatweefsel
    - Diff: Auxine productie in jonge snelgroeiende bladeren => controleert de inductie van differentiatie van vaatweefsels in stengels
      * Vb Coleus: bewijs productie xyleem aan basis vd bladstelen => neemt toe met de stoom aan differentieerbaar IAA door bladsteel
        + => Verwijderen vd epicotylen reduceert xyleemvorming
        + => Aanbrengen IAA op bladsteel stimuleert xyleemvorming
    - Reg: Auxine productie => controleert de regeneratie van vaatweefsel rond wonden
      * Vb Coleus: spie vormige incissie in stengel die vatbundel doorsnijdt
        + => herstelt door diff. vd parenchymcellen rond wond
        + => Verwijderen auxine boven wonde => xyleemregeneratie vermindert
        + => Aanbrengen exogene IAA => xyleemregeneratie herstel
      * Wanneer bladeren onder wonde worden verwijderd => geen effect!
        + **=> Auxine beweegt in stengel van boven naar beneden**
    - Toepassing in kweek van callusweefsel en enten
      * Auxine ndzklk voor diff. van vaatweefsel in weefselculturen
        + Knoppen (bron auxine) => geënt op ongedifferenteerd callusweefsel => parenchymcellen rond implant differentiëren tot vaatweefsel
  + **Apicale dominantie** & onderdrukken okselknoppen
    - Apicaal meristeem produceert continu nieuwe bladprimordia in groeiende stengel
      * Gevolg: In okselknop stopt celdeling en celgroei
    - Oplossing: top stengel verwijderen
      * Gevolg: groei okselknoppen wordt gestimuleerd
    - Conclusie: **apicale dominantie** 
      * = apicale knop oefent invloed uit op de okselknoppen => onderdrukt de celdeling en groei
      * Veroorzaakt door auxine productie in stengeltop
        + Nadat top weggesneden is => apicale dominantie herstellen door toevoegen van exogeen auxine => zijknop onderdrukt
        + De continue stroom auxine van stengeltop naar basis plant => auxine niveaus knoppen hoog gng om groei te inhiberen
      * Bewijs rol van auxine transport
        + 1) Sterk vertakkende tomatenvariëteiten (geen ap. Dom)

=> transporteren geen radioactief IAA uit stengeltop

* + - * + 2) Stoffen die auxine transport remmen stimuleren ontwikkeling van okselknoppen
    - Conclusie: hoge concentraties auxine => okselknoppen onderdrukt => zijscheuten groeien niet uit
  + Bladabscisie
    - = vallen van bladeren en vruchten
    - Oorzaak: ontwikkeling van laag cellen, de abscisielaag, aan basis bladsteel
      * => absiscielaag veroudert => CW zwakker => CW komen los
    - ~ auxine hoeveelheden aan beide zijden vd absiscielaag
      * => bladschijf verwijderen => snijvlak exogeen auxine toevoegen => afvallen vertraagt
  + Stimulatie wortelgroei (wortelelongatie en ontwikkeling)
    - Bij zeer lage concentraties: IAA stimuleert de groei van geïsoleerde wortelsegmenten & intacte wortels
    - Bij hogere concentratie:
      * 1) wortelgroei geremd
        + Normaal stimuleren ze stengelgroei
        + Oorzaak: ethyleenproductie die gestimuleerd w door hoge auxineconcentratie
      * 2) stimuleren secundaire wortelgroei
        + => verwijderen van jonge bladeren & knoppen (bronnen auxine) => stimuleert vertakking van wortels
      * 3) induceren vorming van adventiefwortels op stengel
    - Conclusie: vorming secundaire wortels w gereguleerd door auxine productie in stengel
  + Remming bloeivorming
    - Start bloemvorming: toevoegen van exogeen auxine => remt bloemvorming
      * Oorzaak: auxine geïnduceerde ethyleenproductie
  + Invloed op geslacht van bloemen
    - Eens bloemvorming gestart: auxine controleert het geslacht van bloemen bij 2huizige soorten & werkt vorming vrouwelijke bloemen in de hand
      * => Veel planten w vrouwelijke of mannelijke organen in vroeg stadium vd ontwikkeling geaborteerd => eenslachtige bloemen
      * => Toevoeging auxine => resulteert in vorming vrouwelijke bloemen
    - Conclusie: auxine bevorderen vrouwelijke bloemen
  + Auxine in pollen
    - Pollen = bron van auxinen
    - Vb: Pollen stimuleren vruchtvorming in niet bestoven tomaten
      * = parthenocarpie
    - Conclusie: Pollen/ auxine stimuleren vruchtvorming
  + Aardbeien: auxineproductie in zaden
    - Zaden van aardbeien produceren auxinen => ontwikkeling vrucht
      * => Verwijderen zaden => remt vruchtvorming
      * => Exogeen toevoegen auxine => stimuleert vruchtvorming
* Extra interacties auxine
  + = complicatiefactor fysiologische processen
  + Interactie auxine en ethyleen
    - 1) Auxineproductie kan ethyleenproductie stimuleren
    - 2) Inhiberende effecten van auxinen = gevolg van verhoogde ethyleenproductie
  + Interactie auxine en cytokinine (apicale dominantie)
    - 1) Cytokininen werken het effect van auxinen tegen
      * Aanbrengen van cytokininen op stengelapex => stimuleert de ontwikkeling vd okselknopen
    - 2) Wnnr jonge bladeren van cytokinine overproducerende planten verwijderd w => bij intacte apex => zijknoppen lopen toch uit
      * Jonge bladeren = cytokininesink
      * Reden: verwijderen jonge bladeren = verwijderen vd cytokininesink
        + => cytokininen accumuleren aan bladsteel => cytokininconcentratie w hoog genoeg om auxine effect (onderdrukken zijknoppen) op te heffen => zijtakken ontwikkelen
  + Interactie auxine en ABBA (apicale dominantie )
    - 1) ABA in knop zelf remt de groei
      * Apex verwijderen => daling in ABA i
        + => daling ABA wordt tenietgedaan door aanbrengen van IAA op snijvlak
      * Conclusie: ABBA gehalte in knop w gecontroleerd door IAA
* Biosynthese
  + Auxine/ IAA gesynthetiseerd uit **indol** of **tryptofaan** 
    - Synthese gebeurt in actief groeiende delen vd plant: stengel en wortelapex
  + Bronnen biosynthese
    - Auxine IAA komt algemeen voor in plant
    - Hoogste concentraties in meristematische zones & actief delende organen
      * Vb: coleoptieltop, worteltip, stengelapex, kiemende zaden
  + Niveaus in de cel bepaald door biosynthese
    - 1) Biosynthese levert auxine => auxine kan geconjugeerd of afgebroken w
    - 2) Indien geconjugeerd => IAA conjugeren met AZ door amido synthetase
    - 3) Geconjugeerd IAA kan:
      * 1) opgeslagen worden
      * 2) afgebroken worden
        + Vb: indien er meer dan nodig IAA werd geproduceerd
    - = de homeosatase v/e auxine
    - = dit proces bepaalt de concentratie auxinen
* Transport (examen)
  + IAA polair transport
    - = de beweging van auxine van top naar basis
      * Basipetaal: indien beweging van morfologische top naar basis
        + Vb: stengeltop naar basis
        + Vb: worteltop naar basis
      * Acropetaal: indien beweging van basis naar top
    - = enkel voor auxinen
    - = IAA polair basipetaal transport
    - Functie: hormonen (auxine) transporteren tussen weefsels en organen
      * => transport in en uit weefsel is bepalend voor hoeveelheid aan hormoon er in een bepaald weefsel aanwezig is
    - Vb: mobilisatie IAA conjugaten van endosperm naar scheut
  + Bewijzen basipetaal transport auxines
    - Zie ppt foto boven: scheut voldoende vochtig houden & nutriënten geven & ondersteboven => wortels vormen beneden aan scheut wat beneden vroeger was
    - Zie ppt foto onder: zaaiiling => stuk hypocotiel nemen => voeden met radioactief gemerkt ligand substraat aan bovenkant via agar block
      * Als stengel w geinverteerd => gebeurt niets
      * Als stengel niet geinverteerd => transport naar receptor
  + Principe
    - 1) Biosynthese auxine in de meristemen: stengelapex en wortelapex
    - 2) Auxine w dan polair getransporteerd in basipetale richting
  + Proces: chemiosmotisch model
    - IAA = zwak zure lipofiele molecule
      * Afhankelijk vd pH => geprotoneerd IAA of niet geprotoneerd IAA-
    - 1) Synthese auxine in apex van stengels en wortels
    - 2) IAA- => komt toe in CW => wordt IAAH
      * Reden: CW is licht zuur met pH 5.0 => IAAH
      * Gevolg: IAAH heeft hogere vetoplosbaarheid & w gemakkelijker getransporteerd door celmembraan dan IAA-
    - 3) Door concentratiegradiënt diffundeert IAAH uit CW naar binnen in cel
    - 4) IAAH dissocieërt binnen in cel tot IAA- en H+
      * Reden: Cytoplasma pH is 7,0
      * Extra: Ph verschil tussen cytoplasma en CW is voldoende om IAAH concentratiegradiënt te behouden => er blijft IAAH in cel diffunderen
        + Hierdoor blijft ook IAA- accumuleren in cel
    - 5) IAA- zit gevangen in de cel want deze ionische vorm kan niet door membraan
    - 6) Auxinecarriers aan basis vd cel zorgen voor efflux van IAA- uit cel
      * Auxinecarrier zitten enkel vanonder
        + Gevolg: hierdoor kan polariteit gefixt worden
      * Effux van IAA- gaat gepaard met H+ cotransport en ATP verbruik
        + ~ wortel bij opname nutriënten
        + ~ foeemlading
      * ATP gedreven protonenpompen zorgen ervoor dat protonen niet accumuleren in cytoplasma & zorgen voor behoud pH gradiënt
    - 7) In CW ruimte IAA- geprotoneerd tot IAAH
    - 8) IAAH diffundeert door CW naar aanpalende cel
    - 9) IAAH door CW => IAA- komt binnenin cel => door cytoplasmatisch stroming naar basis cel => efflux door auxinecarrier IAA- etc.
    - Extra
      * ATP gedreven protonenpompen zorgen ervoor dat protonen niet accumuleren in cytoplasma & zorgen voor behoud pH gradiënt
      * Transporteiwitten betrokken
        + Ook carrier proteïnen voor IAAH opname via een auxin/ proton symport systeem

Buiten enkel IAAH via diffusie doorheen plasmamembraan

Functie: opnamecarrier versnelt opname IAAH

* + - * + De auxinetransporters
    - Samenvatting
      * Netto: basipetale beweging van auxinen doorheen een rij cellen
      * Acropetaal transport gebeurt door vaatbundels
      * Conclusie: de diffusie van IAAH in cel & de aanwezigheid van auxinecarriers aan basis vd cel = basis vh Chemiosmotisc polair diffusie model
  + Fontein effect
  + Weefselspecifieke circulatie
  + PIN = pinoïde (ook dit geven bij IAA transport examen)
    - Pin eiwitten
      * = eiwitten die betrokken zijn bij chemiosmotisch model
      * = afkomstig van pinoïde
    - Vb: arabidobsis plant (foto A) => indien pin eiwitten uitgeschakeld dan krijgt plant een pinachtige structuur (foto B)
    - Reden: doordat auxinetransport doorheen de pin eiwitten gaan zoals een fontein (tekening zie notities)
* Tropische bewegingen
  + Planten groeien in bepaalde richting => auxine speelt hierin een rol
  + Gravitropie = groei van planten w beïnvloedt door Fz
    - Experiment: coleoptiel op 2 blokjes agar => bovenste blokje bevat meer auxine => onderste blokje geeft effect, bovenste niet
      * Reden: komt door gravitatie agar blokjes => in bovenste blokje zit meer auxine => wordt herverdeeld door Fz naar onderste blokje
    - Experiment: Hoe zien wortels wat beneden is?
      * Statolieten = plastiden vol met zetmeel => door zetmeel zwaar gewicht => statolieten drukken op ER => daardoor gaan ionen stromen veranderen in cel
        + => als wortel niet verticaal is => duwen statolieten niet egaal => laterale re-distributie van auxine
  + Fototropie = organisme reageert op uitwendige lichtprikkel
    - Vb: oiv licht afbuigen naar kant waar licht vandaan komt (coleoptiel test)
  + Thigmotropie = oiv aanraking een draaiende beweging maken (vb rond iets)

3. Gibberellinen

* Gibberellinen GA
  + Geproduceerd door hogere planten en fungi
  + Chemisch goed gedefinieerde moleculen
    - => gedefinieerd op basis van hun chemische structuur ipv biolog. Activiteit
  + Vormen grote chemische familie: **ent-gibberellaan**
  + > 80 GA’s met C20 of C19 (veel!)
    - 1/3 bezit 20C atomen => C20 gibberellinen
    - De overige bezitten 19C atomen => C19 Giberellinen
  + Natuurlijk voorkomende Giberellines aangeduid met ‘A’ nummer
    - Toegekend in volgorde van ontdekking
    - Vb: GA3 = C20 gibberelline = **gibberellinezuur**
    - Vb: GA1, GA20 = C19 gibberellines
      * Meest actief => belangrijkste GA’s in hogere planten
  + Meeste vormen weinig of geen biologische activiteit
    - Het zijn tussenvormen/intermediairen in de biosynthese van actieve vormen
    - => GA1 = enige vorm die actief is in regulatie vd stengeleongatie van hogere planten
  + Groot aantal weefsel en ontwikkelingsstadia
  + Hoofdfunctie: (hyper)elongatie groei in gehele planten die een abnormaliteit hebben
    - Vb: internoden zeer kort (rozetplant)
    - ⬄ elongatie door celstrekking & in geïsoleerde weefsels bij auxinen
    - Ppt p12
      * Bij normale planten GA toevoegen => geen verschil
      * Bij dwergplanten GA toevoegen => korte internoden groeien
        + Bewijs dat afwijking/abnormaliteit nodig is
  + Extra ppt p15
    - Foto E= reporter gene opname
      * = gen dat we gebruiken om iets te rapporteren dat anders niet zichtbaar is
      * => gen vervangen door reporter gen => zien waar enzymen extra actief zijn
* Structuur
  + Gelijkend op sterol
    - Terpenoïdeachtig
  + Basisstructuur: Ent-gibberellaan structuur
  + Carboxylgroep COOH op C7
    - = kenmerk van alle gibberelline**zuren** & ndzklk voor biologische activiteit
  + Introductie Oh groep op C2
    - = inactivatie vd molecule
    - => mechanisme waarbij de groep actieve hormonen onder controle kan houden
  + Niet veel analoogstructuren
* Fysiologische werking
  + Rol/ controle in **stengelelongatie**
    - Gibberellinen stimuleren enkel elongatie op gehele planten
      * ⬄ Auxinen stimuleren elongatie enkel op afgesneden weefsel
  + Hyperelongatie van (intact) stengelweefsel
    - Gibberellines stimuleren hyperelongatie van stengelweefsel
      * Hyperelongatie = extreme stengel elongatie
      * Stimuleren enkel elongatie op gehele planten
        + ⬄ Auxinen stimuleren elongatie op afgesneden weefsel
    - Exp 1:Dwergmutanten
      * Onderzoek: controle vd internode elongatie in dwergenmutanten
        + => Bij mutanten w normale, lange fenotype terug verkregen na exogene toediening van gibberellinen
    - Exp 2:Rozetplanten
      * Rozetplant vertoont een extreme vorm van dwerggroei
        + => ontbreken van internode elongatie => compact fenotype
        + => Door toediening van gibberellinen => hyperelongatie in stengel geïnduceerd
      * Extra: Net voor bloeien ondergaan sommige soorten een extreme toename in internodiumlengte
        + Oorzaak: omgevingssignaal vb: fotoperiode en/of lage T
        + Indien onder niet-inducerende condities (oorzaak)

=> gibberelline toedienen => ook extreme toename in internodiumlengte

* + - * Conclusie:
        + 1) Gibberellinen = een limiterende factor in groei van rozetplanten
        + 2) Effect van lange dag of koudebehandeling dient om deze limitering op te heffen
  + Zaadontwikkeling
    - Gibberellinen rol in mobilisering van reserves tijdens zaadkieming
    - Kiemende granen scheiden hydrolytische enzymen af (a-amylase en proteasen) => betrokken bij afbraak suikers en eiwitten
    - Granen vb gerst door midden snijden
      * => 1 helft bevat embryo => blijft hydrolytische enzymen uitscheiden
        + Gevolg: zetmeel bevattend endosperm breekt verder af => kiemt
      * => 1 helft zonder embryo => geen hoge niveaus uitscheiden & niet kiemen
        + Behandeling gibberelline zuur => aanmaak hoge niveau’s a-amylase

Voor GA gestimuleerde a-amylase afscheiding is de aleuronelaag noodzakelijk

Aleuronelaag = laag cellen die endosperm in zaden van grassen omringt

* + - Extra notities ppt: rol van GA in zaadontwikkeling
      * Zaad **MC** + kiemplantje
        + => zaad MC aleurone cells = laag met metabolisch actievev cellen
      * Als zaad signaal kiemen krijgt => GA gevormd in kiem => GA migreren naar aleurone laag => in aleurone laag induceert GA het messenger RNA => messenger RNA codeert voor a-amylase
        + A-amylase breekt zetmeel af in endosperm & glucose
        + Glucose nodig voor ontwikkeling kiemplant
      * = hormooncontrole
    - Conclusie rol GA
      * In zaadontwikkeling
      * Activatie aleuronelaag
      * Vrijstellen amylasen
      * Vrijstellen suikers
    - Figuur op examen ku maken
  + Beïnvloed de seksuele karakteristieken van bloemen
    - Vrouwelijke of mannelijke bloemen
      * ~ balans tussen GA, auxine en ethyleen
    - Vb: Cannabis
      * Auxine/Ethyleen promoot vorming vrouwelijke bloemen
      * Toedienen Giberelline promoot vorming mannelijke bloemen
        + Toedienen groeiremmende stoffen => GA’s verlagen => vorming vrouwelijke bloemen
  + Breken juveniele fase (capaciteit bloemvorming)
    - Sommige planten onmiddellijk na kieming => bloeien => bloemen vormen
    - Meeste planten na kiemen => minimale ontwikkeling nodig => dan bloeien
      * Doorlopen een **juveniele fase** 
        + Juveniele fase = fase **voor** geslachtsrijpheid
        + Lengte juveniele fase varieert van weken tot jaren
    - Vb: Coniferen juveniele fase 10-20j
      * Probleem: niet produceren dennenappels is commercieel obstakel
      * Oplossing: toedienen van gibberellinen => juveniel fase breken => dennenappels vroegtijdig ontwikkelen
        + Stoppen gibberelline => abscissie dennenappels => terugkeren naar juveniele fase
  + Pollenbuisontwikkeling
* Biosynthese
  + MVA-IPP-GGPP ~ terpeensynthese
    - GGP = geranylgeranylpyrofosfaat = terpenoideskelet
  + Voorkomen: In chloroplast
  + Modificaties in ER en cytoplasme
    - Telkens de OH groepen veranderen /oxylering
  + Proces
    - 1) MVA => IPP
    - 2) GGPP => Ent-Kaurene
      * Ent-Kaurene = basis voor GA
    - 3) modificatie in ER
    - 4) modificatie in cytoplasma tot actief GA

4. Cytokinine

* Cytokinine
  + = N6 gesubstitueerde derivaten van de purine base adenine
  + Kinetine
    - = eerste cytokinine ontdekt
    - = ontdekt als DNA afbraakproduct
  + Natuurlijke cytokininen
    - **Zeatine** 
      * = meest natuurlijk voorkomende cytokinine in hogere planten
      * = gemodificieerde base dat als plantenhormoon werkt
    - **Zeatine-riboside** 
      * = zeatine + ribose (riboside) groep op positie 9
  + Hoofdfunctie: stimuleren van celdeling in weefselculturen, stengel en worteldifferentiatie
    - Ppt p18 foto boven: afwijkende celdeling => tumorgroei => ziek cytokinine effect
* Structuur (zie ppt)
  + Natuurlijk voorkomende cytokininen: ribose (riboside) of ribose fosfaat (ribotide) op 9 positie
  + N6 gesubstitueerd
  + Basisstructuur verschillen in restgroep
    - Aromatische derivaten,…
* Fysiologische rol
  + Stimulatie van celdeling in weefselculturen, stengel en worteldifferentiatie
  + Vorming ongedifferentieerd callusweefsel op artificieel weefsel
    - Cytokininen => inducerende werking op celdeling on planten en celculturen
    - Proces: Cellen stoppen met delen eens ze gedifferentieerd zijn
      * 1) Indien op artificieel medium aangebracht dat optimale conc hormonen, vitaminen etc. w gebracht => toch terug delen
      * 2) Indien op vast agar medium => cellen, cotyledonen, bladeren en andere weefsels delen terug => groeien
        + => Vormen massa ongedifferentieerde cellen = **callusweefsel**
        + => Callusweefsel = bron voor **celculturen**
        + Conclusie: in beide gevallen zal celdeling niet doorgaan zonder cytokininen
      * 3) Na opeenvolging van subculturen => weefsel terug capaciteit om zelf cytokinen maken => geen toevoeging hormonen meer nodig
        + => **Gehabitueerde weefsels** = weefsels die onafh. worden van hormoontoevoegingen
      * 4) Cytokininen beïnvloeden de morfogenese van celculturen
        + Onderhoud ongediff callusweefsel vereist een gelijke concentratie van cytokininen & auxine in medium
        + => hogere conc cytokinine tov auxine => scheutontwikkeling & wortel bevorderen
        + => hogere conc. auxine tov cytokinine => stimuleren wortelontwikkeling & blad
        + Door cytokinine/auxine balans aan te passen => uit ongediff callusweefsel => geheel plantje regenereren => overbrengen in grond
        + => sturen van morfogenese in weefselculturen door auxine/cytokinine balans
        + => toepassing: **micropropagatie**

= weefselcultuur w gebruikt om groot aantal virtueel identieke bacterie vrije clonen te kweken op KT

* + Interacties met auxine
    - Cytokinine/auxine balans beïnvloedt de scheutvorming en wortelontwikkeling (zie hierboven)
      * Meer cytokinine: meer blad of wortel
      * Meer auxine: meer scheut of wortel
      * => mogelijk om planten te recupereren
    - Zie ook p4 samenvatting
  + Onderdrukking wortelgroei
  + Stimulatie okselknoppen
    - ⬄ auxine (antagonistische werking)
  + Regulatie celcyclus
  + Vertraging senescentie
    - Senescentie
      * Volgroeid blad verwijderen van plant => senescentie ondergaan
      * Kenmerken
        + Afbraak van proteïnen en nucleïnzuren en andere
        + Verlies van chlorofyl
        + Accumulatie van oplosbare stikstofproducten zoals AZ
      * Oorzaak: ouderdomsproces
    - 3 bewijzen voor een rol van cytokininen in senescentie
      * 1) exogeen toegediend cytokinine in afgesneden blad
        + => vertraagt senescentieproces + houdt proteineniveau hoog + afbraak chlorofyl verhinderen
      * 2) exogeen toegediend cytokinine
        + => vertraagt ook de natuurlijke senescentie van bladeren die nog aan plant hangen (niet afgesneden)
      * 3) correlatie tussen endogene cytokinine & senescentie
        + => afgesneden bladeren behandeld met auxine => blijven eventjes gezond & vormen wortels aan petiolen

Wortels = bron van cytokininesynthese

* + - * + => cytokinine w via xyleem getransporteerd naar blad => senescentie blad vertraagt

Indien wortels constant w verwijderd => senescentie versneld

* Biosynthese
  + ATP + DMAPP
  + Essentie: ATP bron + terpeenbouwsteen => komt zeatine uit (dit KE)
  + Proces
    - 1) ATP precursor + terpenoïde DMAPP
    - 2) levert ZTP = gefosforyleerd
    - 3) wordt zeatine
* Plantentransformatie
  + Cytokinine gestuurde celdeling: de vorming tumoren/ gallen na bacteriële infectie
    - Agrobacterium tumefaciens = bacterie die gewond weefsel infecteert
      * => cellen in nabijheid van dit weefsel => vormen grote ongedifferentieerde celmassa’s: **crown gall tumoren**
    - De geïnfecteerde cellen
      * => zijn genetisch gewijzigd dat ze cytokininen en auxinen ku synthetiseren
      * => Door ze te verwarmen tot 42°C of antibiotica toe te voegen => bacterie verwijderen
        + Hierdoor ku ze op steriel medium, zonder cytokinine, verder kweken
    - Het tumorweefsel
      * => heeft mogelijkheid om zelf cytokininen en auxinen te synthetiseren
    - Conclusie: Callusweefsel bij infectie met Agrobacterium tumefacies => vorming Crown gall
  + Bacterie Agrobacterium
    - Bezit **Ti plasmide** 
      * **= tumorinducerend plasmide**
      * = circulair extrachromosomaal DNA
    - Ti plasmide bevat **T-DNA**
      * = bevatten genen die coderen voor de enzymen verantwoordelijk voor synthese van cytokininen en auxinen
      * Deze genen komen niet tot expressie in bacterie => worden na invasie overgebracht naar nucleair DNA vd gastheerplant
        + 1) gastheer w getransformeerd
        + 2) genen komen tot expressie
        + 3) getransformeerde cellen produceren hierdoor overmaat cytokinine en auxine

=> tumorachtige uitgroei

* + - Conclusie: Ti plasmide kan plantencellen transformeren
    - Toepassing: genetische manipulatie
      * = inbreng van vreemde genen in panten
      * 1) Ti plasmide w ontdaan van de genen verantw voor biosynthese cytokinine en auxine
      * 2) Gewilde genen inbrengen in plant => gecloneerd in plasmide
      * 3) Gewijzigde plasmide gebruiken om plantencellen te transformeren
  + Extra notities ppt (samenvatting)
    - Bodembacterie => in planten tumoren induceren
    - Reden: bacterie gaat in planten stuk DNA induceren in genoom => DNA gemodificieerd
      * Want in bacterie zit Ti plasmide => in Ti plasmide zit T-DNA
      * T-DNA kan interageren met chromosoom van gastheercel
      * => genen T-DNA tot expressie => verhoogde biosynthese cytokinine en auxine => tumorgroei

5. Abscisinezuur

* Abscisinezuur (ABA)
  + = enige vertegenwoordiger in de klasse
  + Naam afkomstig van bladabscissie
  + Hoofdfunctie: regulatie van zaadkieming en respons op waterstress,….
* Structuur
  + Terpenoïde structuur
* Fysiologische rol
  + Rol in bladabscissie
  + Reactie op **waterstress** (sluiting huidmondjes)
    - Rol ABA: ontwikkeling en reactie van bladeren op waterstress
      * Grote hoeveelheden ABA synthese in blad als reactie op waterstress
      * => ABA belangrijke rol in openen en sluiten stomata
    - Zie verder
  + Onderhoud van knopdominantie (herfst + winter groeistop)
    - Normaal: Houtvormende planten uit gematigde zones => ondergaan groeistop tegen einde vh groeiseizoen
      * => knoppen zullen dormantie ingaan
      * Opm: verwijderen van auxinebron door decapitatie heeft geen invloed op de dormante knoppen ⬄ apicale dominantie
      * => intensiteit van dormantie is max vd vroege tot midwinter & daalt dan terug (~ lage T) => normale knopgroei in lente
    - Relatie ABA, koudebehandeling en dormantie onzeker
  + Regulatie van **zaadkieming** 
    - Rol ABA: Mobilisatie van reserves bij zaadkieming
      * ABA transporteert fotosynthese prod. naar ontwikkelende zaden
    - Rol ABA: Gedurende kieming werkt ABA de stimulerende werking van GA’s op vorming van a-amylase tegen
    - Zie ook maturatie en viviparie
  + Maturatie van embryo (reserve eiwitten, lipiden)
    - In meeste zaden:
      * 1) cytokinine niveau’s hoogste in vroege ontw. stadia
        + => niveau celdeling ook het hoogst
      * 2) cytokinineconcentraties dalen na tijd
        + => zaad fase van snelle groei
        + => niveau GA en IAA stijgen
      * 3) GA en IAA niveaus dalen na tijd
        + => ABA niveaus beginnen te stijgen
    - Hoogste waarden ABA gevonden tijdens maturatiestadium
      * Hier bereikt het zaadvolume en drooggewicht ook max.
      * Maturatistadium kenmerken
        + Afbreken vd zaadgroei
        + Accumulatie van nutrientreserves
        + Ontwikkeling van tolerantie tegen uitdroging
    - Conclusie: het samenvallen van ABA accumulatie & embryomaturatie veronderstelt dat ABA een fysiologische rol heeft in maturatieproces
      * Vb: ABA dient ontwikkeling van viviparie te voorkomen
    - Zie ook viviparie
  + Onderdrukken **viviparie** 
    - Viviparie = kieming die plaats vindt voor het embryo volwassen is of het zaad bevrijd is vd vrucht
    - Vb: embryo’s van sojabonen vroegtijdig doen kiemen door ABA gehalte te verlagen
    - Vb: maïskolf => maïszaden uitgelopen
      * Zaden zijn al gekiemd terwijl zaad nog aan moederplant zat
* Biosynthese
  + IPP- carotenoïden
  + 1) IPP synthese => komen carotenoïden uit
  + 2) Carotenoïden = precursor voor vorming ABBA
* Huidmondjes (waterstress)
  + ABA = regulator vd waterbalans in plant
  + ABA = inhibeert de stomatale opening
    - Indien planten opgegroeid met minimale conc. ABA
      * => exogeen toedienen ABA => induceert sluiting stomata
    - Planten die veel water beschikbaar hebben => bezitten weinig ABA
    - Planten die water te kort hebben => vertonen enorme toename ABA
  + Proces
    - 1) ABA binding aan receptor : ligand ABA + receptor
    - 2) door binding productie/ vorming ROS
      * = reactive oxygen species
      * = reactieve O2 vormen
      * => antioxidantia om ROS te onderdrukken
    - 3) ROS is signaalmolecule dat zorgt dat Ca2+ kanalen in PM opengaan
      * Normaal Ca2+ IN: laag
      * Normaal Ca2+ UIT: hoog
      * Reden: Ca= 2de boodschapper
        + Doordat het laag is kan ze nog verhogen!
    - 4) Opname Ca2+ uit apoplast in de cel
      * Verhoogt in cytoplasma
      * Kan andere moleculen stimuleren om Ca2+ vrij te stellen uit vacuole
    - 5) Door binding vorming van NO (signaalmolecule)
    - 6) Toename NO => toename cADPR en IP3 (via trimeer G proteine)
    - 7) Dit signaal stelt Ca2+ vrij uit vacuole
    - 8) Hierdoor verhoging Ca2+
  + Verhoging Ca belangrijk voor:
    - 1) Ca2+ blokkeert Kin kanalen
      * => minder K in cel
    - 2) Ca2+ stimuleert Cl- export (kanalen)
      * => membraan depolarisatie => membraanpotentiaal daalt
    - 3) Ca2+ blokkeert PM ATPase
      * => membraan depolarisatie
  + Depolarisatie
    - 1) Stimuleert K+out kanalen
    - Waarom?
      * K in cel verlagen want laat niet meer naar binnen & pompt het naar buiten
    - Gevolg
      * minder ionen => minder neg. waterpotentiaal => minder water aantrekken => minder zwellen => minder openen/Sluiten stomata

6. Ethyleen

* Ethyleen
  + = éénvoudigste gasvormige koolwaterstof verbinding met structuur H2C=CH2
  + Gesynthetiseerd als respons op stresssituaties
  + Hoofdfunctie: ontwikkeling van wortels en scheuten & rol in fruitrijping
    - Niet nodig voor normale vegetatieve groei
* Structuur
  + CH2=CH2
* Fysiologische rol
  + **Fruitrijping, climatorische reactie** (respiratie burst)
    - 1) Ethyleen stimuleert fruitrijping
    - 2) In latere fasen van rijpingsproces zetten vruchten ethyleen vrij
    - 3) Vrijzetting ethyleen
      * Stimuleert ethyleenproductie in ander fruit
        + Reden: ethyleen is autokatalytisch
        + Gevolg: veroorzaakt de climatorische piek & snellere rijping ook in andere vruchten
      * Gaat gepaard met scherpe stijging in respiratie
        + = **climatorische piek**
    - 4) Gevolg
      * In vrucht aantal metabolische veranderingen
      * Vb: stockeren suikers, zachter w van weefsels doordat CW w afgebroken, synthese van pigmenten en smaakcomponenten
    - Algemeen: ethyleen fixt verhoogde respiratieactiviteit => rijping sneller
    - Economisch belang:
      * bananen etc geoogst wanneer ze nog niet rijp zijn => easy transport via schepen => aankomst behandeling ethyleen => rijpe vruchten fixen
      * als vrucht langer bewaard moet blijven => opslagen in ethyleenvrije ruimte
    - ⬄ als ethyleenproductie onderdrukt wordt => vruchtrijping vertraagd
  + **Etephon** 
    - = synthetische bron van ethyleen
    - = kan ethyleen vrijzetten / ethyleen produceren
    - = kan omgezet worden tot ethyleen en zo effecten van ethyleen nabootsen
      * => om artificieel fruit te rijpen
  + Breekt zaad en knopdormantie
  + Bevorderd zaadkieming
  + Bevordering wortelhaarvorming
  + **Bladepinastie** 
    - Algemeen
      * Ethyleen stimuleert elongatie in stengel
      * Ethyleen inhibeert elongatie in wortel en scheut
    - Ethyleen stimuleert abnormale groeipatronen vb zwelling stengelweefsel & naar beneden krullen van ontwikkelende bladeren
      * **= bladepinastie (wegbuigen)**
  + Invloed op bladabscissie (met auxine)
    - Wanneer senescentie vordert
      * => auxine etc nemen af
      * => ethyleen stimuleert vorming laag cellen aan bladrand => beschermt tegen indringen micro-organismen na bladval
  + Onderdrukken bloemvorming
    - Ethyleen onderdrukt / vertraagt bloemvorming
    - Uitzondering: ananas en naaldbomen familie
      * Ethyleen stimuleert de bloemvorming
      * Oorzaak: door auxine gestimuleerde ethyleenproductie
      * Oplossing: etephon en ethyleenvrijzetters gebruiken om uniforme bloemvorming in dennenboomvelden te fixen
  + **Triple respons** 
    - = artificiele respons
    - = respons om te kijken of moleculen zich gedragen als ethyleen
    - Reden artificieel: want in geethyoleerde planten
      * = gekiemd zonder licht = witte plant (geen chlorofyl)
    - => in deze witte planten
      * 1) kortere hypocotylen
      * 2) dikkere hypocotielen
      * 3) verstoorde gravitropie
    - Indien voldaan aan deze 3 kenmerken => dan ethyleen achter de werking
  + Extra interactie auxine
    - Indien auxine toegevoegd w => ethyleenproductie gestimuleerd
  + Gevaar
    - Ethyleen is bijproduct van hydrocarbon verbranding
      * Gevolg: ethyleen is luchtverontreiniger die serregewassen en labo-experimenten kan vernietigen
* Biosynthese
  + Essentie: ethyleen komt van methionine (=precursor)
  + Proces
    - 1) methionine +ATP => adoMet
      * AdoMet = precursor voor veel org. moleculen
    - 2) vorming van ACC uit zijgroep van Adomet
    - 3) een CO2 afsplitsen => ethyleen