Architectuur, geometrie en transportstromen binnen een boom

M.P.M. Derkx

Praktijkonderzoek Plant & Omgeving
Bollen, Boomkwekerij en Fruit
april 2010

PPO nr. 323611890

© 2010 Wageningen, Stichting Dienst Landbouwkundig Onderzoek (DLO)
Alle intellectuele eigendomsrechten en auteursrechten op de inhoud van dit document behoren uitsluitend toe aan de Stichting Dienst Landbouwkundig Onderzoek (DLO). Elke openbaarmaking, reproductie, verspreiding en/of ongeoorloofd gebruik van de informatie beschreven in dit document is niet toegestaan zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van DLO.
Voor nadere informatie gelieve contact op te nemen met: DLO in het bijzonder onderzoeksinstituut Praktijkonderzoek Plant & Omgeving

DLO is niet aansprakelijk voor eventuele schadelijke gevolgen die kunnen ontstaan bij gebruik van gegevens uit deze uitgave.

Projectnummer: 323611890

Praktijkonderzoek Plant & Omgeving
Bollen, Boomkwekerij en Fruit
Adres : Professor van Slogterenweg 2, Lisse
: Postbus 85, 2160 AB Lisse
Tel. : 0252 - 46 21 21

Fax : 0252 - 46 21 00
E-mail : infobomen.ppo@wur.nl
Internet : www.ppo.wur.nl

Inhoudsopgave

pagina

1 INLEIDING 5
1.1 Opdrachtgever 5
1.2 Vraagstelling 5

2 CELLEN EN WEEFSELS IN EEN PLANT 6
2.1 Xyleem 6
2.2 Floëem 6
2.3 Primair en secundair weefsel 7

3 ANATOMIE EN MORFOLOGIE VAN EEN BOOM 10
3.1 Bouw en ontwikkeling van de wortel 10
3.2 Bouw van de stam 12
3.3 Bouw van het blad 13

4 GROEI EN ONTWIKKELING 15
4.1 Groei van de wortel 15
4.2 Groei van de bovengrondse delen 16

5 TRANSPORTSTROMEN IN EEN BOOM 17
5.1 Opname en transport van water en nutriënten 18
5.2 Transport van assimilaten 20

6 METEN VAN TRANSPORTSTROMEN 21

7 REFERENTIES 22

© Praktijkonderzoek Plant & Omgeving

1 Inleiding

1.1 Opdrachtgever

Christina Della Giustina
M.v.B. Bastiaansestraat 75
1054 RT Amsterdam
tel./fax: 020 - 6245160
mobiel: 06 - 21892991
email: dg_c@hotmail.com
url: http://www.dg-c.org

1.2 Vraagstelling

De uitdaging van het project 'tree [vol. 06]' bestaat erin een omgeving te creëren die zo nauwkeurig mogelijk de omstandigheden en levensverrichtingen toont zoals zich deze voordoen en afspelen binnen een boom.

Kennis van de boom als levend organisme, de anatomie, morfologie en fysiologie, zullen hierbij inzicht kunnen geven in hoe het uit ziet, hoe het klinkt, hoe het ruikt, hoe het voelt etc. binnen een boom.

Voor de eenvoud en helderheid structureer ik de boom in een eerste stap in 3 samenhangende delen: wortel, stem/takken, blad.
Van deze drie, samenhangende delen zou ik graag beeld- en tekstinformatie verkrijgen m.b.t. zowel de architectuur en geometrie, als ook de biologische processen [biochemische en/of natuurkundige processen] die zich binnen een boom in uitwisseling met zijn omgeving afspelen:

- architectuur en geometrie van wortel, stem en blad [eventueel aangevuld door MRI visualisaties]
- waterstroom in xyleem [hoeveelheid, samenstelling, snelheid, richting, timing etc., eventueel aangevuld door MRI visualisaties]
- sap-stroom in floëem [hoeveelheid, samenstelling, snelheid, richting, timing etc., eventueel aangevuld door MRI visualisaties]
- eventuele verdere aandachtspunten

2 Cellen en weefsels in een plant

In een volwassen boom komen gespecialiseerde cellen voor, die sterk verschillen in vorm en functie. Een cel bestaat van buiten naar binnen uit een dunne celwand, een celmembraan, cytoplasma en een grote, centrale ruimte die gevuld is met water en opgeloste stoffen: de vacuole. Cellen zijn omsloten door een celwand, aanvankelijk een primaire celwand die de cel nog toestaat te groeien, later een secundaire celwand, die star is en geen groei van de cel meer toestaat. Soms worden nog extra stoffen afgezet in of op de celwand, bijvoorbeeld lignine (op houtcellen), suberine (kurk), cutine en wassen. Dit kan gevolgen hebben voor de mechanisch-chemische eigenschappen van de wand. Cellen kunnen contact met elkaar maken via kanaaltjes, zogenaamde plasmodesmata. Deze zijn vaak gegroepeerd, bijvoorbeeld in stippels en zeefporiën. Gelijksoortige cellen liggen vaak bij elkaar en vormen weefsels. De belangrijkste weefsels zijn het afsluitingsweefsel met epidermis en kurk, het grondweefsel bestaande uit parenchymatisch, chlorenchymatisch en stevigheidsweefsel en het transportweefsel bestaande uit xyleem en floëem. In dit rapport wordt in de hoofdstukken 2.1 en 2.2 dieper ingegaan op het transportweefsel.

2.1 Xyleem

Xyleem zorgt voor het transport van water met daarin opgeloste stoffen vanuit de wortel naar de bladeren. De belangrijkste elementen zijn de tracheïden en de houtvatleden (Figuur 3). Houtvaten en tracheïden hebben stevige wanden om te voorkomen dat ze dichtklappen als reactie op de lage druk die meestal in het houtvat en de tracheïde heerst.
Tracheïden zijn dode langwerpige cellen met verhoute wanden. In geheel verdikte wanden komen contactplaatsen voor. Deze worden hofstippels genoemd. Hofstippels zijn ontstaan doordat tijdens de differentiatie van de tracheïde plaatselijk geen secundaire celwand is afgezet. Er is wel een sluitvlies dat poreus is voor water. Omdat het cytoplasma verdwenen is kan het water via het sluitvlies van de ene tracheïde naar de andere tracheïde stromen. De stroomsnelheid is beperkt. Dit komt door hun geringe diameter en de onregelmatige wanden.
Houtvatleden vormen samen een houtvat (Figuur 1, 2) waardoor water getransporteerd wordt. Houtvatleden lijken sterk op tracheïden, maar de wanden tussen (in de lengterichting) aan elkaar grenzende houtvatleden zijn geperforeerd. Op die plekken zijn de houtvaten enigszins vernauwd. De binnenkant van houtvaten is ruw. De tussenwanden van de houtvatleden zijn opgelost, waardoor een relatief lange buis ontstaat, het houtvat. Een houtvat kan vele meters zijn, bijvoorbeeld in eikenhout 6 m. De diameter ligt tussen de 10 en 1000 µm. Er zijn soorten met kleine vaten (micropoor hout), bijvoorbeeld beuk en soorten met grotere vaten (macropoor hout), bijvoorbeeld eik. Binnen het xyleem ligt een grote verzameling vaten met verschillende diameter. Een deel hiervan is functioneel, een deel niet. De lengtewanden van houtvatleden kunnen verschillende wandverstevigingen of –verdikkingen hebben: ringvormige (ringvaten), spiraalvormige (spiraalvaten), netvormige (netvaten) of gedeeltelijk verdikt en verhout zijn en voorzien van hofstippels (stippelvaten).

2.2 Floëem

In het floëem worden fotosyntheseproducten vervoerd. In het floëem kan in twee richtingen transport plaatsvinden: vanuit het blad naar alle andere delen van de plant, maar ook andersom. Dit laatste gebeurt wanneer onvoldoende assimilaten geproduceerd worden. Vanuit de opslagorganen gaat dan omgekeerd transport plaatsvinden. Dit kan bijvoorbeeld gebeuren bij het uitlopen van de bomen in het voorjaar of bij beschadiging van bovengrondse delen. Floëem bestaat uit twee typen cellen: zeefvatleden en begeleidende of zustercellen (companion cells)(Figuur 4). Zeefvatleden zijn levende, kernloze cellen die samen een zeefvat vormen (Figuur 1). De wanden tussen in de lengterichting aan elkaar grenzende leden zijn niet geheel doorboord maar voorzien van talrijke, relatief grote poriën, waardoor de suikers van het ene naar het andere element stromen. Deze gespecialiseerde eindwanden worden zeefplaten genoemd. Begeleidende

cellen zijn langgerekte, levende en zeer plasmarijke cellen die wel een kern bevatten. Zij liggen naast de zeefvatleden en hebben een dunne wand naar het zeefvatlid. Begeleidende cellen zijn metabolisch zeer actief en voorzien de zeefvatleden van energie. Zeefvatleden en begeleidende cellen zijn verbonden via plasmodesmata. Zeefvaten hebben over het algemeen een kleinere diameter dan houtvaten, gemiddeld ongeveer 50-100 maal zo klein.

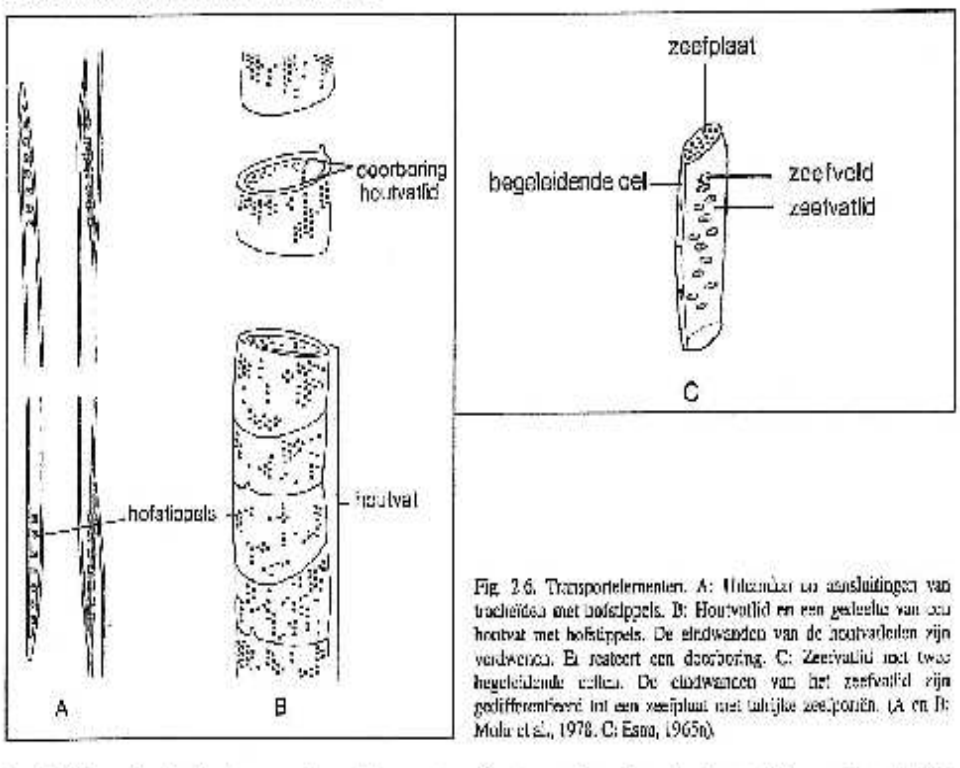
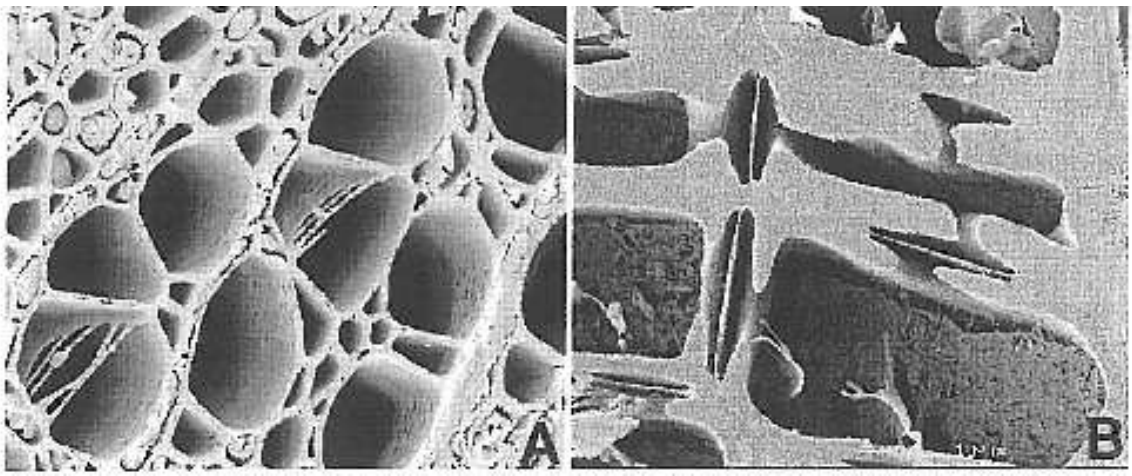


Fig. 2.6. Transportelementen. A: Uiteinden en aansluitingen van tracheïden met hofstippels. B: Houtvatlid en een gedeelte van een houtvat met hofstippels. De eindwanden van de houtvatleden zijn verdwenen. Er resteert een doorboring. C: Zeefvatlid met twee begeleidende cellen. De eindwanden van het zeefvatlid zijn gedifferentieerd tot een zeefplaat met talrijke zeefporiën. (A en B: Mohr et al., 1978. C: Esau, 1965a).

Figuur 1. Transportelementen. A. Uiteinden en aansluitingen van tracheïden met hofstippels. B. Houtvatlid en een gedeelte van een houtvat met hofstippels. De eindwanden van de houtvatleden zijn verdwenen. Er resteert een doorboring. C. Zeefvatlid met twee begeleidende cellen. De eindwanden van het zeefvatlid zijn gedifferentieerd tot een zeefplaat met talrijke zeefporiën. A en B: Uit Mohr e.a., 1978, C: uit Esau, 1965.

2.3 Primair en secundair weefsel

Er wordt onderscheid gemaakt tussen primair en secundair xyleem en floëem. Primair xyleem en floëem worden in het topmeristeem van de stengel of in het wortelmeristeem aangelegd. In de toppen gebeurt dat in de vorm van vaatbundels, in de wortels in een ander patroon, dat van soort tot soort verschilt, bijvoorbeeld stervormig (Figuur 5). Tussen het primaire floëem en het primaire xyleem blijft vaak een verbindend laagje parenchym bestaan. Hier vindt celdeling plaats als begin van de cambiumactiviteit. Cambium is een laag cellen dat zelf door deling nieuwe cellen vormt. Secundair xyleem en secundair floëem worden door het cambium gevormd: xyleem naar binnen toe en floëem naar buiten. De delingsactiviteit van het cambium naar binnen en naar buiten is vaak verschillend. Meestal wordt veel meer secundair xyleem dan secundair floëem gevormd en is de diameter van het xyleem groter dan die van het floëem. In den hebben het floëem en xyleem dezelfde diameter.
Er is een overgangsstadium tussen primair en secundair weefsel. De vaatbundels gaan over van een ringvormige rangschikking naar een gesloten ring. Als de ring helemaal gesloten is, gaat het cambium het secundaire weefsel vormen.



Figuur 2. Scanning-electronenmicroscopische opnamen van het xyleem. A. Dwarsdoorsnede van houtvaten met een laddervormig doorboorde tussenwand. B. Detail van celwanden met hofstippels.

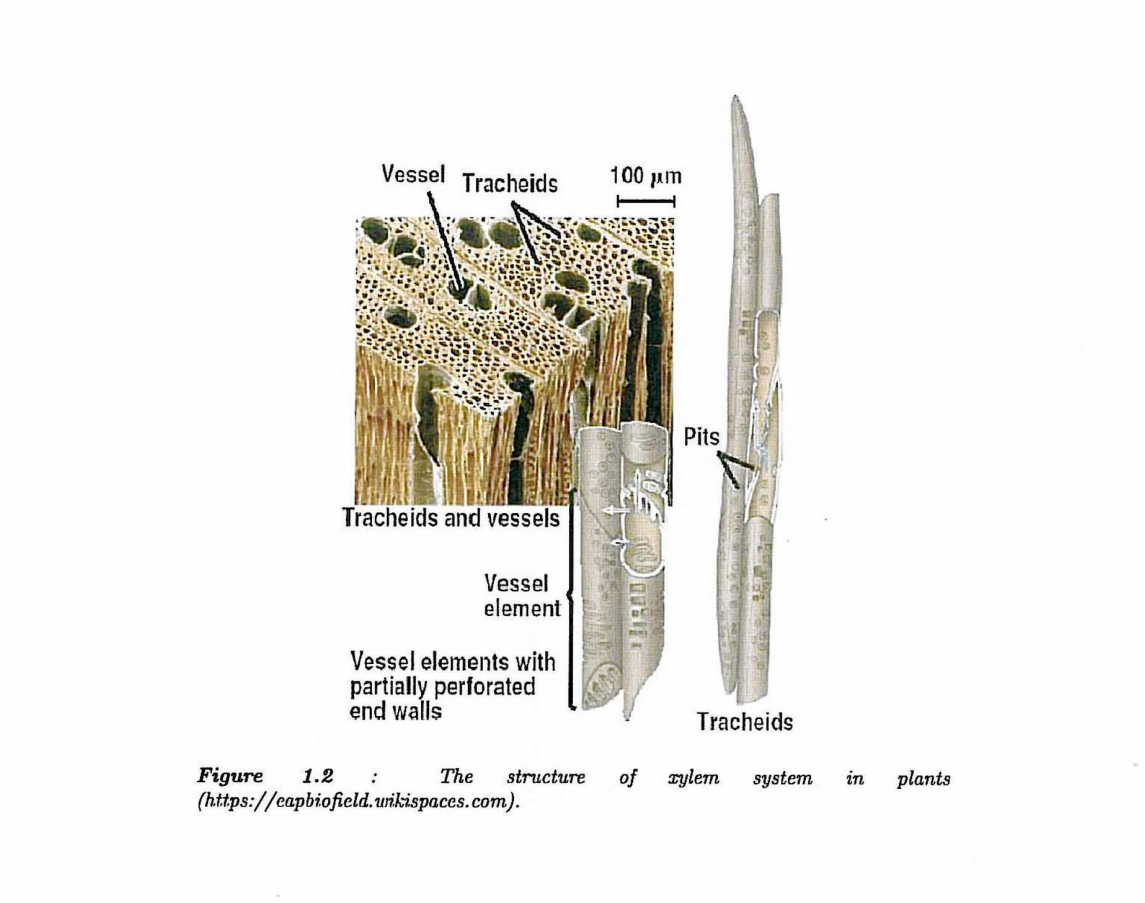


***Figure 1.2** : The structure of xylem system in plants (https://eapbiofield.wikispaces.com).*

Figuur 3. Structuur van het xyleem. Uit: https://eapbiofield.wikispaces.com.

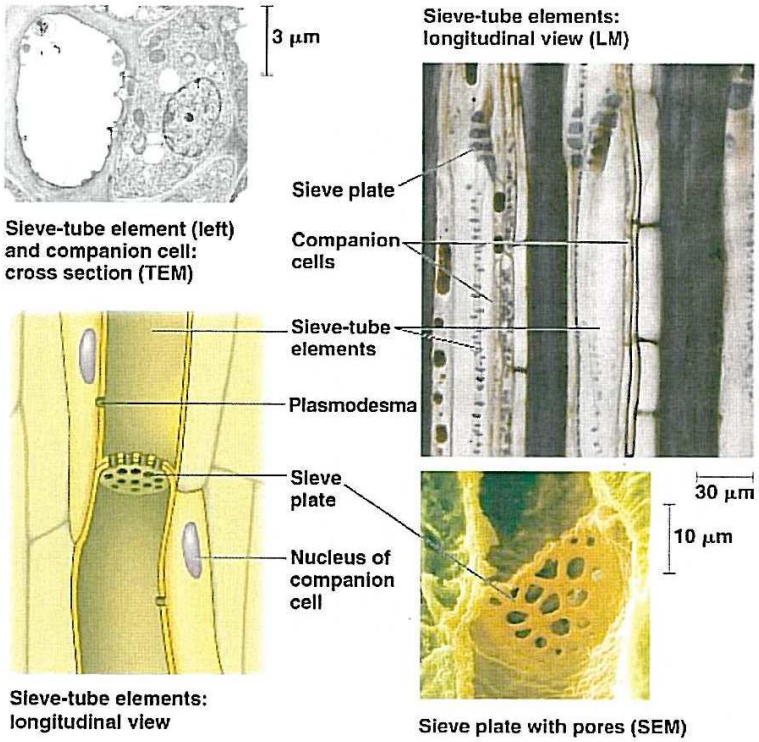
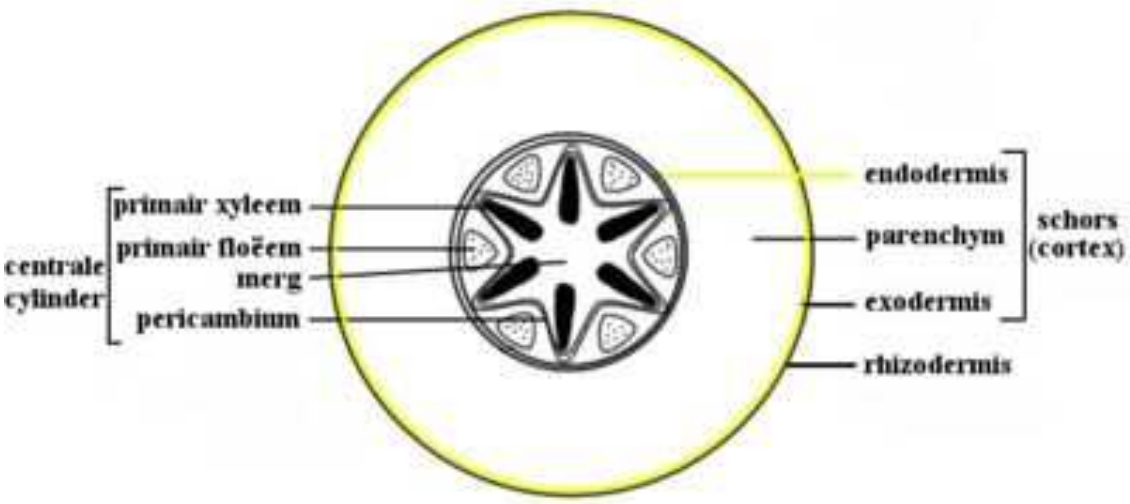


***Figure 1.3** : The structure of phloem in plants (https://eapbiofield.wikispaces.com).*

Figuur 4. De structuur van het floëem. Uit: https://eapbiofield.wikispaces.com.

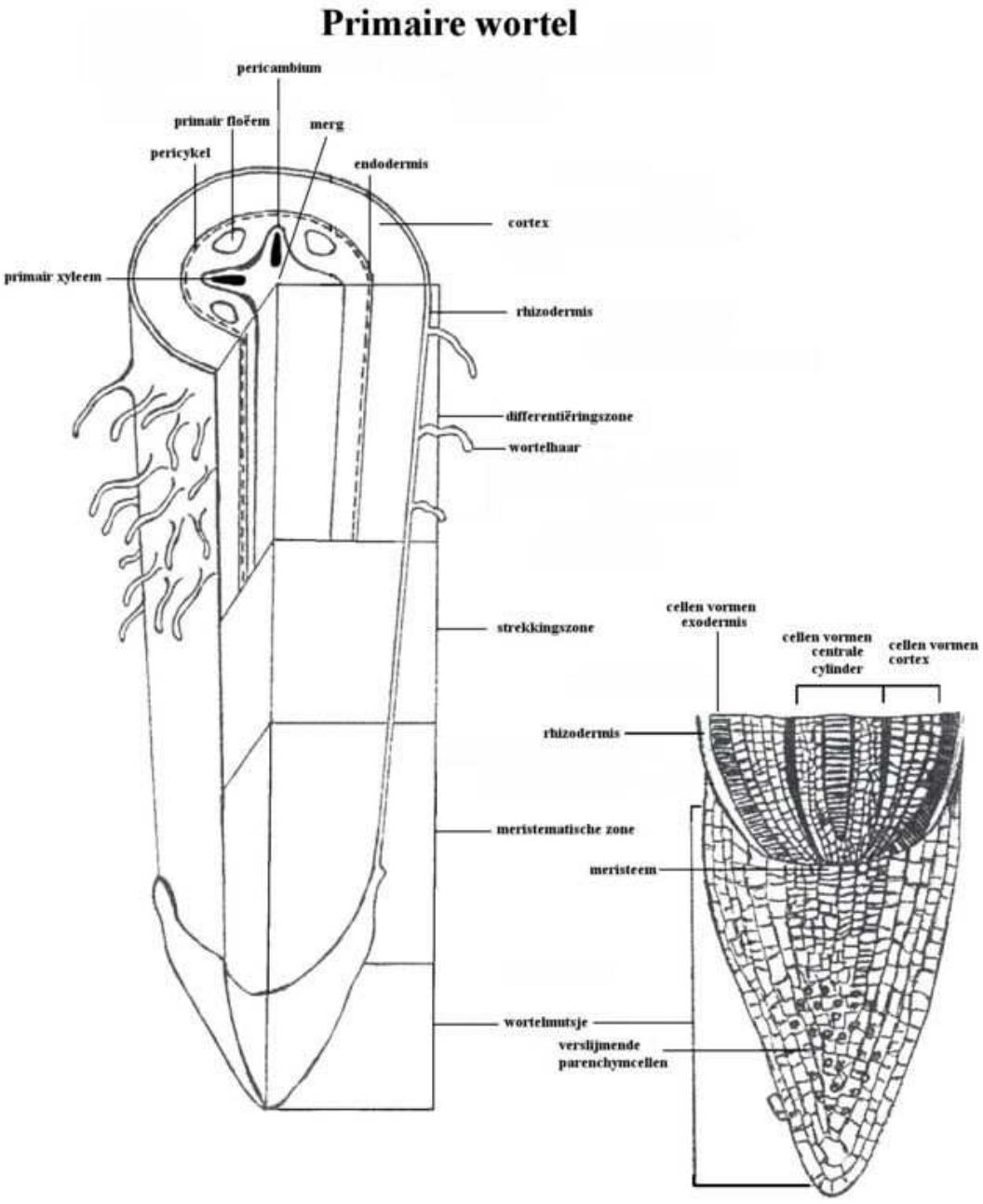


Figuur 5. Schematisch overzicht van een dwarsdoorsnede door een wortel, met van buiten naar binnen: epidermis, schors met als binnenste laag de endodermis en de centrale cylinder met daarin het vatensysteem. Uit: http://nl.wikipedia.org.

3 Anatomie en morfologie van een boom

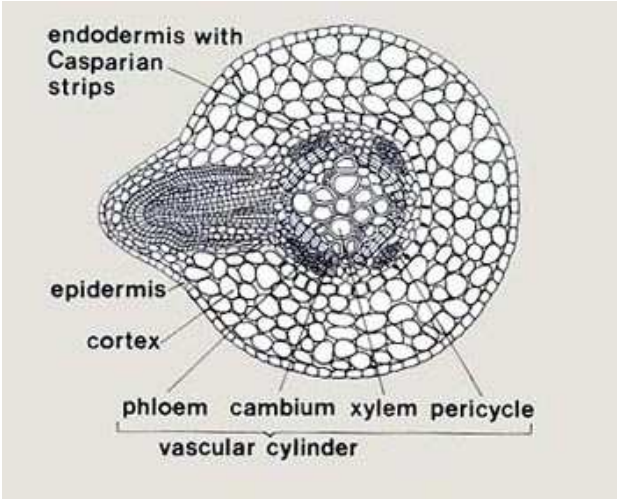
Een boom bestaat morfologisch uit drie hoofdorganen: wortel, stengel en blad. Alle andere plantendelen kunnen van een van deze drie afgeleid worden en heten afgeleide organen, bijvoorbeeld een bloemblad of een bladrank.

3.1 Bouw en ontwikkeling van de wortel



Figuur 6. Overzicht van een plantenwortel. Uit: http//nl.wikipedia.org.

In de uiterste top van de wortel bevindt zich de meristematische zone (Figuur 6). In deze zone vinden celdelingen plaats. Daarboven ligt de strekkingszone en hierop sluit de differentatiezone aan. Hier vindt de eerste differentiatie in vaten plaats. De differentatiezone is gekenmerkt door het voorkomen van wortelharen. Dit zijn uitstulpingen van epidermiscellen, die sterk oppervlaktevergrotend werken. De wortelharen groeien tussen de bodemdeeltjes door en hebben met hen en met het bodemvocht een intensief contact en zorgen voor de opname van water en zouten. Het oudere deel van de wortel wordt gekenmerkt door secundaire diktegroei, cutinevorming op de epidermiscellen en verkurking van epidermis en schors. Verder van de top vermindert de wateropname snel door de verkurking.
Vanuit de rhizodermis of epidermis (laag van aaneengesloten cellen aan de buitenkant van de wortel) en de grote intercellulairen van het schorsparenchym komt het bodemvocht in de endodermis (laag cellen tussen de schors (cortex) en de centrale cylinder met daarin het vatensysteem (Figuur 7). Wasachtige stoffen in de endodermis, zoals suberine en lignine zorgen voor de vorming van de bandjes van Caspari. Deze verhinderen de ongecontroleerde opname van bodemvocht in de centrale cilinder met daarin het vatensysteem (stele). Anderzijds wordt ook het teruglekken vanuit de centrale cylinder naar buiten voorkomen. De centrale cilinder bestaat uit houtvaten (xyleem) en zeefvaten (floëem) en zorgt voor het transport van water, voedingsstoffen en assimilaten. De hout- en zeefvaten worden omsloten door één of meerdere lagen cellen, dat pericambium en bij oudere wortels pericykel wordt genoemd. In deze laag worden de apicale meristemen voor de zijwortels gevormd.



Figuur 7. Dwarsdoorsnede door een wortel met aan de linkerkant de vorming van een haarwortel. Uit http://en.wikipedia.org.

De meeste bomen gaan aan hun wortels een samenwerking aan met hogere bodemschimmels, zogenaamde mycorrhizae (Figuur 8). Het schimmelmycelium omringt de wortel met een mantel of schede en dringt tussen de wortelschorscelwanden door, echter zonder de cellen binnen te dringen. De wortel krijgt daardoor een koraalachtig uiterlijk. Voor beide partijen biedt dit voordelen. Het absorberend oppervlak van het wortelstelsel wordt hierdoor tot honderden malen groter en de exploitatie van schaarse, weinig mobiele elementen, zoals fosfor en spoorelementen, wordt veel effectiever. De boom voorziet de schimmel van organische stoffen uit de wortelcellen, zoals suikers en B-vitaminen, die de schimmel nodig heeft voor de vorming van vruchtlichamen, de paddenstoelen. Mycorrhizae zorgen er verder voor dat de plant beter bestand is tegen stress-omstandigheden, zoals droogte, zout, toxische metalen etc. Ook is de boom beter beschermd tegen bodemziektes. Mycorrhizae zorgen voor een betere bodemstructuur en een rijker bodemleven.

Figuur 8. Mycorrhizae op een wortel van *Woollsia pungens* (dwarsdoorsnede). Uit: http://nl.wikipedia.org.

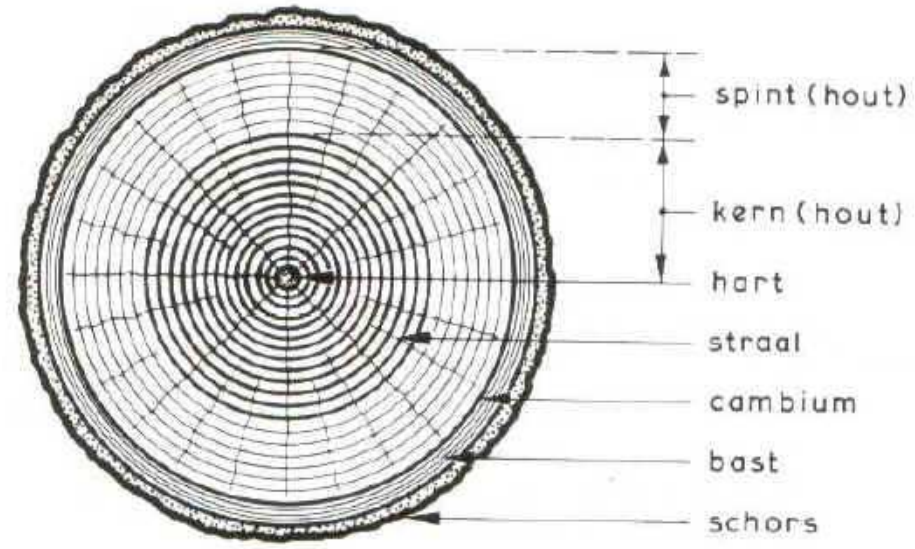
3.2 Bouw van de stam

Binnen een stam van een boom onderscheiden we van buiten naar binnen (Figuur 9):

- Schors: dit is de afgestorven verkurkte bast. De schors beschermt de boom voor invloeden van buiten (vorst, aantasting).
- Bast: in de bastvaten vindt transport van assimilaten plaats. Ook beschermt de bast onderliggende weefsels tegen uitdrogen en infecties. Binnen de bast wordt soms nog onderscheid gemaakt tussen het sapvlies en de gedeeltelijk levende bast. Het sapvlies grenst direct aan het cambium en speelt een belangrijke rol bij het transport van assimilaten. Zowel zeefvaten als begeleidende cellen in het sapvlies functioneren. In de gedeeltelijk levende bast zijn de parenchymatische elementen levend. De zeefvaten en begeleidende cellen in de gedeeltelijk levende bast zijn dood. Dit weefsel vervult de functie van opslag (in de parenchymatische cellen) en stevigheid (bastvezels). Ook vindt enig transport van assimilaten plaats in radiale richting. Oud, niet meer functionerend floëem wordt platgedrukt en als dood weefsel (korst) regelmatig afgeworpen. In het secundaire floëem, komen net als in het secundaire xyleem jaarringen voor, maar deze liggen dicht bij elkaar omdat elk jaar maar weinig floëem gevormd wordt. De dikte van de bast verschilt van soort tot soort: 0,5 – 1 cm is een indicatie. Bij peer zijn ongeveer 7-8 cellagen die tegen het cambium aan liggen en het laatst gevormd zijn, actief in het transport en zijn andere cellagen niet actief. Bij linde speelt het gehele floëem een rol in het transport van assimilaten.

Schors en bast worden soms samen aangeduid als schil.

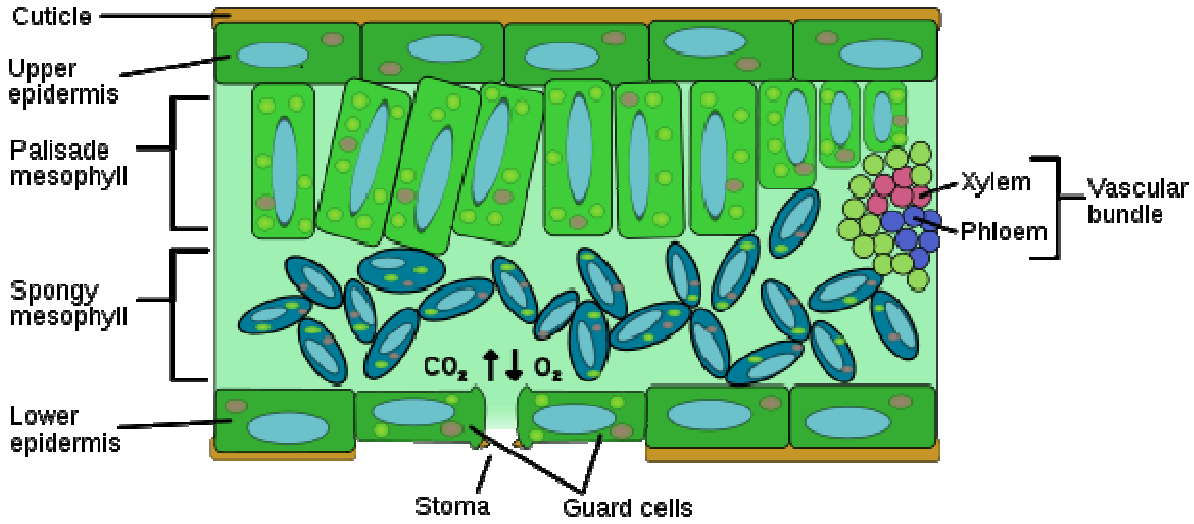
- Cambiale zone. Het cambium deelt zich steeds in het groeiseizoen en zet naar buiten toe bastcellen af en naar binnen houtcellen. Het cambium is één cellaag dik (0.02 – 0.03 mm).
- Hout: direct tegen het cambium ligt het licht gekleurde spinthout; meer naar binnen in de stam ligt het donker gekleurde kernhout.
  In het spinthout zijn de parenchymatische elementen nog in leven. In het spinthout vindt het transport van water en opgeloste stoffen plaats vanuit de wortel naar de kroon. In tegenstelling tot wat lang gedacht is, vindt niet in alle lagen van het spinthout transport van water plaats. Eigenlijk zijn alleen de vaten van enkele jaren actief en dat zijn de laatst gevormde vaten die het dichtst tegen het cambium aanliggen.
  In het kernhout zijn alle cellen afgestorven. De transportfunctie is verloren gegaan. Kernhout vervult een belangrijke rol als steunfunctie en beschermt de boom tegen aanvallen van schimmels en bacteriën. In oudere stammen zijn concentrische ringen zichtbaar: de groeiringen. In ons klimaat zijn deze groeiringen tevens jaarringen. De jaarringen zijn sterk van elkaar afgegrensd door de jaargrenzen. Elke jaarring bevat aan de binnenzijde voorjaarshout (vroeghout) en aan de buitenzijde zomerhout (laathout). De elementen van het voorjaarshout hebben over het algemeen een grotere diameter in radiale richting en bezitten een dunnere wand dan de elementen van het zomerhout.



Figuur 9. Doorsnede door een stam. Uit: http://nl.wikipedia.org.

3.3 Bouw van het blad

Over het algemeen zijn bladeren groen en dienen voor de fotosynthese. De vorm van het blad kan zeer verschillend zijn, evenals de bladstand. Bladen worden aangelegd in het topmeristeem van stengels en knoppen.
Een volwassen blad is opgebouwd uit een bovenepidermis en een onderepidermis met daartussen grondweefsel en transportweefsel (Figuur 10). Grondweefsel is weer onder te verdelen in schors en stele. In het blad heet dit mesofyl en deelstele. Het mesofyl is homoloog met de schors en bestaat uit chloroplasten-bevattende parenchymcellen. De deelstele kan worden opgevat als een zijdelings afgebogen deel van de stengelstele. De deelstele bevat de transportweefsels xyleem en floëem. Epidermis en mesofyl vormen samen het bladmoes. Het transportweefsel vormt samen met het weefsel eromheen en de epidermissen de nerven.
In de epidermis bevinden zich regelbare, spleetvormige openingen, omsloten door twee sluitcellen. Deze openingen, meestal aan de onderkant van het blad, maar soms aan beide zijden of alleen aan de bovenkant, heten huidmondjes of stomata. Via de huidmondjes (10-40 µm lang en 2-12 µm breed, 10.000 per cm^2 blad) kan het blad gassen, zoals waterdamp en kooldioxide uitwisselen met de buitenwereld. Deze gassen zijn nodig voor de fotosynthese: het omzetten van water en kooldioxide in suikers en zuurstof (zie hoofdstuk 4.2). Huidmondjes gaan open wanneer het licht wordt en sluiten zich als het donker wordt. 's Nachts kan dan ook geen fotosynthese plaatsvinden. Op een warme zonnige dag blijft de wateropname door de wortels achter bij de afgifte van water door het blad. Dit kan leiden tot verwelking en de huidmondjes kunnen dan dicht gaan.



Figuur 10. Doorsnede door een blad. Uit: http://en.wikipedia.org.

4 Groei en ontwikkeling

Een plant kenmerkt zich door groei en ontwikkeling. Beide processen verlopen gelijktijdig. Groei is de toename in massa en afmetingen. Meestal verloopt de groei volgens een S-vormige (sigmoïde) curve. De groei van een plant vindt vooral plaats aan de toppen van stengels en wortels, maar ook in de internodiën, bladeren, bloemen en vruchten, terwijl ook diktegroei plaatsvindt. Groei vindt plaats doordat cellen zich delen en strekken. De grootste groei vindt plaats in de celstrekkingszone. Celstrekking is een specifiek plantaardig proces. Hierbij nemen de cellen onder wateropname enorm toe in volume, vooral in de lengterichting.
Ontwikkeling is de voortgang door achtereenvolgende stadia van de levenscyclus van een cel of orgaan van jong tot oud, of van een organisme, bijvoorbeeld van zaad tot zaad. In de loop van de ontwikkeling treedt differentiatie op.
Groei en ontwikkeling zijn niet absoluut gekoppeld. Bij een slechte voedingstoestand, is de groei traag, maar de ontwikkeling kan heel snel gaan, bijvoorbeeld bij noodrijpheid van granen. Rijke voeding kan daarentegen een sterke groei veroorzaken en de bloei vertragen. Ook omgevingsfactoren, zoals de temperatuur kunnen de verhouding tussen groei en ontwikkeling veranderen.
Groei en ontwikkeling zijn genetisch bepaald. Factoren, zoals temperatuur, seizoen, voeding en plantdichtheid en interne condities, zoals de leeftijd of de aanwezigheid van een ander orgaan, treden daarbij modulerend op. Lage temperaturen of voedselgebrek kunnen bijvoorbeeld rechtstreeks de groei remmen, maar ook indirect via invloed op de genen. Bij deze regulatie van groei en ontwikkeling spelen hormonen een rol. Hormonen zijn stoffen die onder invloed van interne en externe factoren in zeer geringe hoeveelheden gevormd worden in plantedelen en getransporteerd kunnen worden naar andere plantedelen. Voorbeelden van hormonen zijn auxinen en cytokininen. Auxinen worden vooral gevormd in de groeitoppen van stengels, in bladeren, in bloemen en in zaden van groeiende vruchten. Zij spelen een rol bij de opname van stoffen uit het floëem. Cytokininen worden in de worteltoppen gevormd. Zij bevorderen de groei van zijscheuten en gaan de veroudering van de plant tegen.

4.1 Groei van de wortel

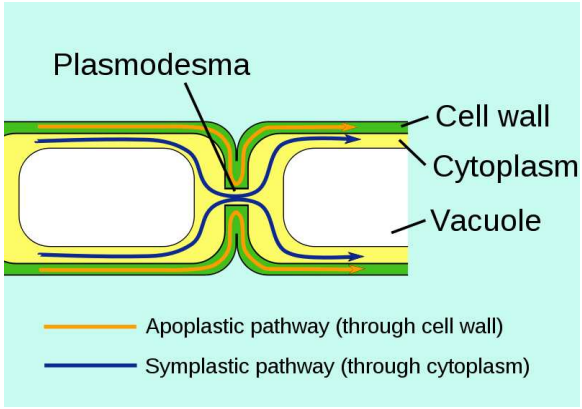
Primaire functies van de wortels zijn verankering en opname van water en voedingsstoffen. Bij een aantal soorten spelen de wortels een rol bij de opslag van voedingsstoffen en bij de vermeerdering. In actief groeiende worteltoppen worden hormonen gemaakt, met name cytokininen. Een honderdjarige boom kan, afhankelijk van soort en groeiplaats een wortelstelsel hebben met een totale lengte van 50 km. De langste wortel die ooit gevonden is, had een lengte van 350 m.
Wortelgroei hangt af van de bovengrondse aanvoer van assimilaten, welke op haar beurt afhangt van het bladoppervlak, de CO_2 concentratie, de lichtintensiteit, en het transport van assimilaten van bovengrondse delen naar ondergrondse delen. De wortelgroei hangt ook af van de bodemomstandigheden, zoals de vochtigheid en dichtheid van de grond, de pH, het zuurstofgehalte, het poriënvolume met lucht gevuld en de temperatuur. De optimale temperatuur voor wortelgroei hangt af van het type plant en is bijvoorbeeld 35°C voor cassave en 15-20°C voor aardappel. De opname van water kan door lage temperaturen worden belemmerd omdat de permeabiliteit van de membranen wordt verlaagd en de beschikbaarheid van energie voor de wateropname afneemt.
Goed groeiende wortels zijn essentieel voor een goede groei van bovengrondse delen. Alleen in de groeipuntjes van groeiende wortels kan een plant tweewaardige nutriënten, zoals calcium en magnesium opnemen. Bij slechte wortelgroei kan er dus een tekort aan deze elementen ontstaan. Het hormoon cytokinine wordt ook alleen in de wortelpuntjes van groeiende wortels gemaakt. Dit hormoon stuurt de uitloop van bovengrondse okselknoppen aan, resulterend in een betere vertakking.
Wortels passen zich sterk aan de omstandigheden aan, bijvoorbeeld aan de vochttoestand van de bodem.

4.2 Groei van de bovengrondse delen

De bladeren hebben vooral als taak om suikers voor de plant te maken. Onder invloed van zonlicht zetten planten kooldioxide en water om in zuurstof en suikers, zoals glucose. Dit assimilatieproces heet fotosynthese. Kooldioxide haalt de plant uit de lucht, water komt uit de bodem. De glucose die bij fotosynthese ontstaat, kan een bouwsteen zijn voor andere organische verbindingen, zoals koolhydraten, zetmeel, vetten, aminozuren (eiwitten) en cellulose en dus voor de groei van de plant of gebruikt worden als brandstof. Wanneer glucose verbrand wordt, heet dat dissimilatie. Het proces loopt dan ruwweg omgekeerd aan fotosynthese: er ontstaat water, kooldioxide en (chemische) energie. Beide processen verlopen via vele stappen en zijn in detail zeer verschillend. Bij het maken van andere organische verbindingen uit glucose zijn vaak nog andere elementen nodig, bijvoorbeeld stikstof (zit bijvoorbeeld in eiwitten en nucleïnezuren), fosfor (zit in nucleïnezuren en co-enzymen), kalium, calcium, magnesium, ijzer (o.a. bestanddelen van enzymen). Deze elementen betrekt de plant veelal als ionen uit de bodem. Ook stof uit de atmosfeer kan aan de minerale voeding bijdragen. Zure regen levert tot 40 kg stikstof per ha per jaar.
Tijdens zijn ontwikkeling gaat een blad over van assimilaten importerend naar exporterend. Aanvankelijk importeert het jonge blad assimilaten. Een volgroeid blad levert juist assimilaten aan jonge groeiende organen, zoals de toppen van wortels en stengels, jonge bladeren, bloemen, vruchten, zaden, knollen en bollen.
De stam ondersteunt de takken met bladeren en voorziet de takken en bladeren van water en nutriënten die via de wortel opgenomen zijn. De stam en takken proberen zoveel mogelijk bladeren in de zon te krijgen.

5 Transportstromen in een boom

In een boom vindt transport plaats van water, nutriënten, assimilaten (bijvoorbeeld glucose) en hormonen. We kunnen onderscheid maken tussen apoplastisch en symplastisch transport (Figuur 11).



Figuur 11. Apoplastisch en symplastisch transport in planten. Uit: http://en.wikipedia.org.

Al het transport in de plant buiten de levende cellen is het apoplastisch transport. Hiertoe behoren het transport in de intercellulairen en in de celwanden van de worteltop, het transport in de houtvaten van het xyleem en het transport in de celwanden en de intercellulairen van het blad. Dit transport is gericht naar de volgroeide, transpirerende bladeren.
De snelheid van het watertransport omhoog in de stam hangt af van het type boom en van de verdampingssnelheid. 's Nachts is de snelheid lager dan overdag. Voor bomen met wijde vaten (doorsnede 100-200 µm) zijn snelheden van 16-45 meter per uur (4-13 mm per seconde) gemeten, voor bomen met nauwere vaten (25-75 µm) snelheden tussen 1 en 6 meter per uur (0.3 – 1.7 mm per seconde)(Taiz en Zeiger, 2006). In een eik wordt water sneller getransporteerd dan in een es: 45 m per uur tegen 25 m per uur. Een actieve boom kan wel 300 liter water per dag transporteren. In kruidachtige gewassen zijn snelheden van enkele tientallen meters per uur gemeten en in lianen 150 meter per uur. Water verplaatst zich in bomen via laminaire stroming. Er vindt nauwelijks stroming loodrecht op de hoofdstroom plaats, zoals bij turbulente stroming. Bij laminaire stroming glijdt het medium ordelijk in laagjes over elkaar. De buitenste laag staat stil. De volgende laag glijdt iets sneller. In het midden heerst de hoogste snelheid om daarna weer af te nemen tot stilstand. Het is niet aannemelijk dat deze laminaire waterstroom hoorbaar is. De viscositeit van xyleemsap komt overeen met die van water: 10^{-3} Pa s.

Symplastisch transport is het transport binnen de cel en van cel tot cel via plasmodesmata. Het floëem- of zeefvattransport via de zeefelementen behoort hiertoe. Het zeefvattransport gaat uit van de volgroeide, assimilerende bladeren en dient voor de voeding van jonge groeiende organen, zoals toppen van wortels en stengels, jonge bladeren, bloemen, vruchten, zaden, knollen en bollen. Het transport verloopt zowel naar boven als naar beneden. Het zeefvattransport is veel geringer van omvang (waarschijnlijk minder dan 10%) en verloopt veel langzamer dan het houtvattransport. De snelheid van zeefvattransport is ongeveer 1 meter per uur. In tegenstelling tot het xyleemtransport, dat sterk varieert over de loop van de dag en de nacht, is het zeefvattransport in hoge mate constant. Waarschijnlijk bestaat er een bovengrens voor stroomsnelheden die voor kunnen komen in het floëem. Floëemsap is enigszins visceus. Het sap bevat ongeveer 20% suiker, te vergelijken met limonade. Het floëem speelt een belangrijke rol bij de signaaltransductie in de plant. Bij te sterke variaties zou het transport van signaalstoffen onvoorspelbaar kunnen worden. Het assimilaatgehalte in de stengel ijlt na bij dat in de bladeren.

Ook tussen xyleem en floëem kan transport plaatsvinden. Houtvaten zijn dode elementen, vanwaar de inhoud kan weglekken naar de intercellulairen en celwanden van het omringende weefsel. Door dit laterale

transport kunnen waardevolle nutriënten worden verplaatst van het xyleem naar het floëem, vanwaar zeefvaten verlopen naar jonge, ontwikkelende delen, die aan deze voedingsstoffen de meeste behoefte hebben.

5.1 Opname en transport van water en nutriënten

Water dat door de wortels opgenomen wordt, komt in de wortelcellen terecht. Vanuit de wortels komt het water in het xyleem van de wortel en van daaruit in de houtvaten van de stengel of stam en dan in de bladstelen, bladnerven, parenchymcellen, intercellulairen van het blad en epidermis en huidmondjes. Water verdampt vervolgens via diffusie uit het blad naar de buitenlucht.

Na binnenkomst van water in de wortel wordt het op drie verschillende manieren getransporteerd: 1) via de apoplast, d.w.z. via celwanden en intercellulaire ruimten; 2) via de symplast, d.w.z. door het cytoplasma van cellen via de plasmodesmata; 3) cel-tot-cel-transport via membranen (Steudle, 2000).
In de apoplast is de weerstand veel geringer dan in de symplast, waar membranen gepasseerd moeten worden.

De opname van water door de wortels wordt bepaald door twee drijvende krachten: een hydrostatische drukgradiënt tussen de bodem en het xyleem van de wortel en een osmotische gradiënt. De hydrostatische druk en de osmotische druk bepalen samen de waterpotentiaal volgens de formule:

$\Psi_w = \Psi_s + \Psi_p$, waarin:

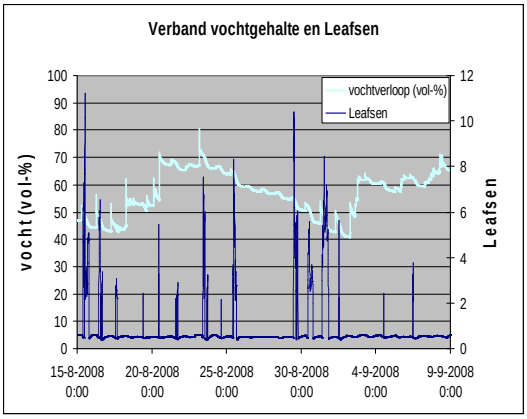
Ψ_w = waterpotentiaal
Ψ_s = hydrostatische druk (de druk die ontstaat door het gewicht van de hoeveelheid vloeistof boven het meetpunt. De hydrostatische druk is negatief in xyleem, maar kan in andere cellen positief zijn).
Ψ_p = osmotische potentiaal (dit is een functie van het aantal opgeloste moleculen. De osmotische potentiaal is groter (meer negatief) naarmate meer moleculen in het water opgelost zijn).

Een belangrijk deel van de wateropname wordt veroorzaakt door de verlaagde waterpotentiaal in de plant door de verdamping van water in het blad. Verdamping van water is nodig om de overdag ingestraalde en geproduceerde warmte aan de bladeren te onttrekken. De verdamping vindt plaats via de ademholten die onder de huidmondjes in de bladeren liggen. Het water dat uit de ademholten verdampt, wordt aangevuld uit de waterfilm rondom de cellen. Vanuit de bladeren plant de aanzuiging zich voort tot in de wortels, tegen de zwaartekracht in. Het water passeert daarbij allerlei weefsels. Elk weefsel vormt een bepaalde weerstand. De grootste weerstand is bepalend voor de uiteindelijke transportsnelheid. De weerstand van de huidmondjes is het grootst en deze is dus bepalend voor het hele watertransport. Regulatie is daar mogelijk door het openings- en sluitingsmechanisme van de huidmondjes. De mate van verdamping wordt dus bepaald door het verschil in dampdruk van de met water verzadigde ademholten (100%) en de omringende lucht en door de diffusieweerstand van de huidmondjes. De verdamping van een plant wordt beïnvloed door diverse omgevingsfactoren, zoals de relatieve luchtvochtigheid, de temperatuur en de windsnelheid. Bij stijging van de temperatuur door instraling van de zon loopt de temperatuur van een blad op. Op een zomerse dag kunnen bladeren in de zon al gauw 8-10°C warmer worden dan de omringende lucht. Waterdeeltjes in de vloeibare toestand gaan daardoor over naar de gasvormige toestand. Deze waterdamp gaat door de huidmondjes naar buiten. Door het onttrekken van verdampingswarmte zal het blad afkoelen. Om weer in evenwicht met de omringende lucht te komen, neemt ook de temperatuur van de omringende lucht af. Vandaar dat mens, dier en plant koelte onder bomen ervaren. De relatieve luchtvochtigheid neemt af als de temperatuur toeneemt. Een lage relatieve luchtvochtigheid draagt ook bij aan een sterkere verdamping. Als er geen wind is, vlakt de verdamping af bij toenemende openingstoestand van de huidmondjes. Bij wind wordt een waterdampgradiënt in stand gehouden en blijft de verdamping sterk toenemen.

Een deel van de wateropname wordt bepaald door de opname van nutriënten, zoals stikstof, fosfor, kalium

en calcium. Epidermiscellen met hun wortelharen, schorsparenchym en endodermiscellen kunnen ionen, bijvoorbeeld NH_4^+, NO_3^-, PO_4^{3-}, uit het bodemvocht opnemen. Dit is een actief proces. De osmotische potentiaal in de vacuolen daalt en daarmee de waterpotentiaal. In de houtvaten is de osmotische potentiaal het laagst. Hierdoor wordt osmotisch water aangetrokken uit het bodemvocht. Via de plasmodesmata van de endodermiscellen kunnen de ionen getransporteerd worden naar de parenchymcellen in de centrale cylinder, welke de ionen verder symplastisch transporteren of via actief transport overbrengen naar hun vacuolen of naar de aangrenzende xyleemvaten. Ook verder transport naar een vacuole of naar de houtvaten (apoplast) is een actief proces en vergt energie. De opname vindt plaats via carriers. Dit zijn membraaneiwitten die de passage van specifieke stoffen mogelijk maken, zelfs tegen een concentratiegradiënt in. De ionenopname is verzadigbaar. Wanneer alle carriers zijn bezet, kan de opnamesnelheid niet worden vergroot bij toename van de concentratie. Verhoging van de temperatuur kan wel voor een verhoogde opname zorgen omdat de activiteit van de carriers dan toeneemt.

De opname van water is volledig passief, zowel de wateropname als gevolg van verdamping als de wateropname als gevolg van de actieve opname van ionen. De eerste component vindt alleen overdag plaats. De tweede component vindt zowel overdag als 's nachts plaats. Ook 's nachts vindt dus opstuwing van water in de houtvaten plaats als gevolg van de osmotische wateropname. Dit wordt wel worteldruk genoemd. Osmotische potentiaal van het bodemvocht, temperatuur en zuurstofspanning in de bodem bepalen de worteldruk. Als gevolg van deze wateropname kunnen planten 's nachts herstellen van een hoge verdamping overdag. De plant kan dit water voor een deel gebruiken voor celstrekking, wat bijdraagt aan de groei. Soms kunnen planten in de vroege ochtend druppelen als gevolg van de worteldruk. Dit gebeurt aan de nerfuiteinden van de bladeren. Het bloedingsvocht is houtvatsap en bevat naast anorganische ionen, organische zuren, aminozuren en hormonen. In het vroege voorjaar kan de worteldruk een rol spelen bij het uitlopen van knoppen. Het precieze belang van de worteldruk is niet duidelijk. Het is zeer de vraag in hoeverre de worteldruk voldoende is om een waterkolom hoog de lucht in te hijsen. Adhesie van watermoleculen aan de celwanden in de bladcellen en het xyleem zorgt ervoor dat de zwaartekracht overwonnen kan worden. Cohesie tussen watermoleculen zorgt voor de overdracht van de zuigkracht van blad naar stam naar wortel. Theoretisch kan hierdoor water omhooggetrokken worden tot een hoogte van 122-130 m (Koch e.a., 2004). Dit komt overeen met de hoogte van de grootste bomen op aarde: een 115 m hoge sequoia boom in een Nationaal Park in Californië. De waterbanen in de xyleemvaten blijven intact door de cohesie van de watermoleculen, maar de diameter van bomen slinkt overdag en neemt 's nachts weer toe. Variaties in de stengeldikte kunnen gemeten worden met een lineair variabele differentiaaltransformator (LVDT)(Kozlowski, 1967; Powel, 1976), waaruit snel en betrouwbaar de diagnose voor een tekort aan water vastgesteld kan worden (Goldhamer e.a., 1999; Ortuño e.a., 2006). Hiervan wordt wel gebruik gemaakt in irrigatieschema's van bijvoorbeeld olijfbomen en citroenbomen. Net als de stengeldikte, varieert ook de bladdikte afhankelijk van veranderingen in de waterstatus in de plant. De Leafsen meet deze variaties (Figuur 12).



Figuur 12. De Leafsen meet dagelijkse veranderingen in bladdikte en geeft hiermee inzicht in de waterstatus van het blad. Links: sensor op een blad van *Viburnum tinus.* Rechts: meetsignalen. Door verkeerde aansluiting laat de Leafsen in deze grafiek pieken zien ipv dalen bij daling van het vochtgehalte.

Slechts een klein deel van het water dat een plant opneemt (ongeveer 1%) blijft in de plant zelf, dus verdamping is een belangrijke bron van waterdamp. Een volwassen stadsboom met een kroondiameter van 10 m kan wel 60.000 liter per jaar verdampen.

5.2 Transport van assimilaten

Via de zeefvaten worden assimilaten vervoerd die in de bladeren zijn gevormd. De belangrijkste component is de transportsuiker saccharose. Saccharose vormt ongeveer 90% van het drooggewicht van het zeefvatsap. De concentratie kan wel 1 mol per liter bedragen. Het droge-stofpercentage van het floëemsap bedraagt 10-15%. De pH is hoog. Door de hoge suikerconcentratie in de zeefvaten wordt osmotisch water aangetrokken uit de omringende bladcellen, zodat in het bladfloëem een overdruk ontstaat. Bij aansnijden blijft het zeefvatsap vloeien. Zo'n blad wordt een "source" genoemd. In groeiende delen wordt de suiker weer aan de zeefvaten onttrokken. De groeiende delen worden ook wel "sinks" genoemd. Omdat sinks uit de zeefvaten ook water osmotisch aanzuigen, ontstaat daar een relatieve onderdruk. Zeefvattransport is dus een massastroming van hogere (sources) naar lagere (sinks) druk. Ook stoffen die eerder door bladeren waren geïmporteerd kunnen via de zeefvaten geredistribueerd worden. Dit kan gaan om mineralen en hormonen die vanuit de wortel naar het blad waren vervoerd. Tijdens zijn ontwikkeling gaat een blad over van voedsel importerend naar exporterend.

6 Meten van transportstromen

Het meten van sapstromen in xyleem en floëem is lastig. Invasieve technieken hebben hun beperkingen omdat ze het weefsel beschadigen of de drukverschillen die er aan ten grondslag liggen, verstoren. NMR Flow Imaging, ook wel bekend als Magnetic Resonance Imaging (MRI) heeft dat nadeel niet. Inmiddels zijn MRI technieken beschikbaar waarmee xyleemtransport en floëemtransport kwantitatief en *in vivo* te meten zijn (Windt, 2007; Homan, 2009).

7 Referenties

Bruinsma, J. 1985. Syllabus college inleiding tot de plantenfysiologie. Wageningen Universiteit, Plantenwetenschappen.

Esau, K. 1965. Plant Anatomy. Wiley, New York.

Goldhamer, D.A., Fereres, E., Mata, M., Girona, J., Cohen, M. 1999. Sensitivity of continuous and discrete plant and soil water status monitoring in peach trees subjected to deficit irrigation. Journal of the American Society of Horticultural Science 124: 437-444.

Homan, N. 2009. Functional Magnetic Resonance Microscopy of long- and short-distance water transport in trees. Proefschrift Wageningen University.

Koch, G.W., Sillett, S.C., Jennings, G.M. en Davis, S.D. 2004. The limits to tree height. Nature 428: 851-854.

Kozlowski, T.T. 1967. Diurnal variations in stem diameters of small trees. Botanical Gazette 128(1): 60-68.

Lammeren, A.A.M. 2008. Structuur en functie van planten. Wageningen Universiteit, Plantenwetenschappen.

Mohr, H. en Schopfer, P. 1978. Lehrbuch der Pflanzenphysiologie. Springer, Berlin.

Ortuño, M.F., García-Orellana, Y., Conejero, W., Ruiz-Sánchez, M.C., Mounzer, O., Alarcón, J.J., Torrecillas, A. 2006b. Relationships between climatic variables and sap flow, stem water potential and maximum daily trunk shrinkage in lemon trees. Plant Soil 279: 229-242.

Powel, D.B.B. 1976. Continuous measurement of shoot extension and stem expansion in the field. Journal of Experimental Botany 27: 1361-1369.

Steudle, E. 2000. Water uptake by plant roots: an integration of views. Plant and Soil 226: 45-56.

Taiz, L en Zeiger, E. 2006. Plant Physiology, Fourth Edition. Sinauer Associates Publishers, Sunderland, Massachusetts.

Windt, C.W. 2007. Nuclear Magnetic Resonance Imaging of sap flow in plants. Proefschrift Wageningen University.