

PLANTKUNDE: MORFOLOGIE EN DIVERSITEIT

Prof. dr. Pieter De Frenne

Bachelor of Science in de biowetenschappen
Academiejaar 2019 – 2020



Inhoudsopgave

1	Inleiding	1
1.1	Situering en richtlijnen	1
1.1.1	Practica	1
1.1.2	Herbarium	2
	Belang herbaria	2
	De A, B en C-lijst	2
	Het inzamelen	5
	Determinatie	6
	Drogen en opplakken van planten en bewaren van het herbarium	6
	Het indienen en beoordelen van het herbarium	8
	Het herbarium op het examen	8
1.2	Takken van de plantkunde	9
1.3	Ontstaan van levende organismen en landplanten	10
1.4	Systematiek van de levende organismen	10
1.5	Onderscheid plant vs. andere levende organismen	15
1.6	Diversiteit binnen de planten	18
1.6.1	Systematiek	18
	Classificatie	18
	Het begrip soort	20
	Hoe ontstaan soorten?	20
	Hoeveel planten zijn er?	23
	Waar groeien planten?	25
	Waarom zijn er meer plantensoorten in de tropen?	28
	Welke planten eten we?	30
1.6.2	Nomenclatuur	34
1.6.3	Systematisch overzicht van planten	36
1.7	Biodiversiteit en ecosysteemdiensten	41
1.8	Test jezelf	45
1.9	Bronnen	46

2	De plantencel	49
2.1	Algemene beschrijving van de plantencel	49
2.2	Plastiden	55
2.2.1	Chloroplasten	57
2.2.2	Chromoplasten	61
2.2.3	Amyloplasten en leucoplasten	61
2.3	Vacuole	64
2.4	Celwand	67
2.4.1	Macromoleculen van de celwand	69
	Cellulose	69
	Callose	70
	Hemicellulosen	70
	Pectinen	71
	Eiwitten	73
	Aromatische verbindingen	73
2.4.2	Architectuur van de celwand	77
	Primaire celwand	78
	Secundaire celwand	80
2.4.3	Vorming van de celwand	84
	Vorming middenlamel	84
	Vorming primaire celwand op de middenlamel	84
	Vorming secundaire celwand tijdens de celdifferentiatie	85
2.4.4	Stippels	88
2.5	Test jezelf	94
2.6	Bronnen	94
3	Histologie	97
3.1	Meristemen	99
3.1.1	Primaire meristemen	101
3.1.2	Secundaire meristemen	104
3.2	Volwassen weefsel	104
3.2.1	Bedekkingsweefsel	104
	Bouw epidermis	105
	Stomata	109
	Hydathoden	117
	Trichomen	117
	Wortelharen	118
	Emergentia	118

3.2.2	Parenchym	120
3.2.3	Steunweefsel	124
	Collenchym	125
	Sclerenchym	129
3.2.4	Secretieweefsel	131
	Nectarklieren	133
	Hydathoden	137
	Klierharen	137
	Zoutafscheidende kliercellen	137
	Secreterende cellen	140
	Secreterende holten en kanalen	140
	Latexsecreterende structuren	140
3.2.5	Transportweefsel	143
	Xyleem	143
	Transportelementen: tracheïden en tracheeën	143
	Xyleemvezels	151
	Xyleemparenchym	151
	Floëem	152
	Zeefcellen en zeefvaten	152
	Floëmparenchym	158
	Floëemvezels	158
	Vaatbundels	159
	Concentrische vaatbundels	159
	Collaterale vaatbundels	159
	Bicollaterale vaatbundels	159
	Radiale vaatbundels	159
3.2.6	Transferweefsel	162
3.3	Test jezelf	163
3.4	Bronnen	163
4	Morfologie en anatomie	165
4.1	Stengel	166
4.1.1	Uitwendige morfologie	166
	Delen en aard van een stengel	167
	Bladstand	169
	Vertakkingspatronen van de stengel	170
4.1.2	Metamorfofen van de stengel	172
	Stengelknol	172

	Bolschijf	172
	Rhizomen	173
	Stolonen	174
	Cladodiën en fyllocladiën	174
	Succulentie	174
	Stengelranken en hechtschijffes	175
	Takdoornen	175
	Wortelachtige stengels	175
	Bloemstelen	175
4.1.3	Anatomie	176
	Weefseldifferentiatie	176
	Primaire weefsels	177
	Stengelepidermis	177
	Cortex	178
	Stele	179
	Secundaire groei	183
	Vasculair cambium	183
	Secundair xyleem	189
	Secundair floëem	194
	Periderm	196
	Cambiale activiteit bij kruidachtige dicotyle planten	198
	Diktegroeï bij monocotylen	199
4.1.4	Relatie stengel en omgeving	199
4.2	Wortel	201
4.2.1	Uitwendige morfologie	201
	Calyptra	201
	Gladde zone	202
	Wortelharenzone	202
	Exodermis	203
	Wortelhals	203
	Wortelstelsels	203
4.2.2	Metamorfofen van de wortel	206
	Wortelknollen	206
	Luchtwortels	206
	Steunwortels	206
	Assimilerende of bladachtige wortels	208
	Plankwortels	208
	Steltwortels	209

	Ademwortels	209
	Haustoriën	209
	Verdikte wortels	209
	Wortelranken	209
	Hechtwortels	210
	Worteldoornen	210
	Contractiele wortels	210
	Corticale wortels	210
4.2.3	Anatomie	211
	Weefseldifferentiatie	211
	Primair weefsel	214
	Wortelepidermis	214
	Calyptra	217
	Exodermis	218
	Cortex	219
	Stele	225
	Secundaire groei	231
4.2.4	Relatie wortel en omgeving	233
4.3	Blad	236
4.3.1	Delen van een blad	238
	Bladschede	238
	Bladsteel	238
	Bladschijf	240
4.3.2	Bladmetamorfosen	243
	Heterofyllie	243
	Fyllodium	243
	Bladranken	243
	Bladbeker of -kan	243
	Vangblad	245
	Bladdoornen	245
	Wortelachtige bladeren	245
	Bladrokken	245
	Succulente bladeren	245
	Bloemdelen	246
	Laagtebladeren	246
	Hoogtebladeren	246
	Mantelbladeren	246
	Vlotters	246

4.3.3	Anatomie	247
	Ontstaan van bladweefsel	247
	Angiospermen	248
	Bladepidermis	248
	Mesofylweefsel	249
	Gymnospermen	254
4.3.4	Relatie blad en omgeving	255
	Licht	255
	Bodemvocht	258
	Xerofyten	258
	Mesofyten	259
	Hygrofyten	259
	Hydrofyten	259
	Temperatuur	260
4.4	Bloem	263
4.4.1	Morfologie van de bloem	263
	Bloembodem	271
	Kelk	271
	Kroon	272
	Bloemdekbladeren	272
	Meeldraden	273
	Stamper	277
	Stempel en stijl	277
	Vruchtbeginsel	279
	Zaadbeginsel	281
	Nectariën	282
4.4.2	Bloemgestellen	283
4.4.3	Ontogenie van pollen	286
4.4.4	Ontogenie van de embryozak en eicel	293
4.4.5	Bestuiving	297
4.4.6	Bevruchting	299
4.5	Zaad	303
4.5.1	Funiculus	307
4.5.2	Zaadhuid	307
4.5.3	Zaadkern	308
	Kiem of embryo	308
	Kiemwit en zaadlobben	311
4.5.4	Zaadverspreiding	315

4.5.5	Dormantie en kieming	315
4.5.6	Relatie zaad en omgeving	319
4.6	Vrucht	320
4.6.1	Echte vruchten	324
	Droge vruchten	324
	Vlezige vruchten	325
4.6.2	Schijnvruchten	326
4.7	Kieplant	328
4.8	Test jezelf	330
4.9	Bronnen	330

1

Inleiding

1.1 Situering en richtlijnen

1.1.1 Practica

De practica bestaan uit **begeleide oefeningen, een begeleide excursie en het aanleggen van een herbarium (groepswerk)**. Tijdens de begeleide oefeningen is het de bedoeling om de identificatie van plantensoorten & cel- en weefseltypes in te oefenen. De excursie focust op de diversiteit en economisch belangrijke tropische planten (Plantentuin UGent, Ledeganckstraat, Gent).

Via **Ufora** wordt bij de start van het semester een overzicht met de geplande practica en excursie vrijgegeven. Dit overzicht is onder voorbehoud; wijzigingen zijn steeds mogelijk. Raadpleeg daarom regelmatig Ufora en e-mails. Bij het overzicht wordt eveneens vermeld welk materiaal moet meegenomen worden voor deelname aan het practicum en/of de excursie. **Houd bij de excursies zeker rekening met slecht weer**. Gepaste kledij en schoeisel voor regen, wind en vorst (laarzen of hoge schoenen) zijn zeker nodig. Handig is ook een schrijfplank met potlood en, indien er regenweer voorspeld wordt, een paraplu.

1.1.2 Herbarium

Tijdens het academiejaar dient u in het kader van deze cursus een herbarium aan te leggen. Dit is een **groepswerk**. De groepsindeling wordt via **Ufora** bekend gemaakt. Er wordt **ten stelligste** aangeraden om **onmiddellijk en zo vroeg mogelijk** te starten met het verzamelen van het plantenmateriaal (letterlijk vanaf de eerste lesweek!). Vanaf de eerste vorst sterven immers veel kruidachtige planten af en veel bomen en struiken zijn hun bladeren kwijt vanaf midden oktober.

Belang herbaria

Een **herbarium** is een verzameling van zorgvuldig gedroogde planten (**Fig. 1.1**). Nog steeds vormt het herbarium een belangrijk werktuig voor nomenclatuur, systematiek en ander plantkundig onderzoek. Voor tal van andere wetenschapsdomeinen (bv. fyto-geografie, ecologie, farmacie,...) is het herbarium een onmisbaar hulpmiddel (bv. determinatie, het nazicht van namen, bewaring van uitgeroeide of bedreigde soorten, voor geografische gegevens, ...). In de Kew Gardens in centraal London bijvoorbeeld (<http://www.kew.org/kew-science/collections/herbarium>) liggen 7 miljoen gedroogde planten opgeborgen (**Fig. 1.2**). Daarvan zijn circa 350,000 specimens '**type-exemplaren**'. Dit betekent dat dit het originele specimen is waarop de beschrijving van een nieuwe, pas ontdekte soort gebaseerd is. Sommige van deze specimens werden reeds in de 18e eeuw verzameld. Ze beschrijven een soort en zijn naam 'voor de eeuwigheid' en worden dus gebruikt als referentiemateriaal om later verzamelde specimens aan af te toetsen. Ook de herbaria van het Muséum National d'Histoire Naturelle te Parijs (9.5 miljoen), de New York Botanical Garden (7.3 miljoen) en het Komarov Botanical Institute te Sint-Petersburg (7.2 miljoen) bevatten meer dan 7 miljoen specimens.

Het belang van herbaria spruit voort uit het feit dat gedroogd plantenmateriaal, mits een goede verzorging, **haast onbeperkt houdbaar** is. Voor studenten heeft het aanleggen van een herbarium een grote **didactische meerwaarde**: men leert planten uit de eigen omgeving kennen en men verwerft meer inzicht in de verscheidenheid van de families en de logica van de systematische classificatie. Op korte tijd wordt ervaring opgedaan met het leren observeren, identificeren en bewaren van planten.

De A, B en C-lijst

Via Ufora wordt een **plantenlijst van 100 plantensoorten beschikbaar** gesteld. Deze lijst wordt ingedeeld in 3 sublijsten, i.e., een shortlist A met 40 soorten, shortlist B met 40 soorten, shortlist C met 20 soorten. De soorten van **shortlist A en B** zijn soorten die in België, en zeker ook in de regio rond Gent, relatief makkelijk te



Figuur 1.1: Het prepareren en bewaren van herbariumspecimens (bron: Judd *et al.* 2016).

vinden en in te zamelen zijn. De **shortlist B** bevat soorten die **morfologisch en/of functioneel gelijkaardig** zijn en te verwarren zijn met de soorten van shortlist A. De soorten van **shortlist C** zijn voornamelijk **tropische of Mediterrane planten**;



Figuur 1.2: Enkele voorbeelden van herbariumspecimens uit het wereldberoemde Kew herbarium te Londen. Merk op dat hier niet elk etiket in de linkerbenedenhoek gekleefd is, wat wel de bedoeling is met het herbarium voor deze cursus (bron: www.kew.org).

zij moeten **niet verzameld** worden voor het herbarium. De soorten van lijst C zijn echter wel te zien tijdens de excursies (bv. banaan, thee, rijst, papaja, ananas, etc.). **Studenten moeten alle 100 soorten kennen voor het examen.**

We gaan als volgt te werk:

- Het totaal aantal studenten wordt opgesplitst in 2 helften. In elke helft worden **groepen gemaakt van ongeveer 6 studenten**. De groepen van de ene helft maken een herbarium met de 40 soorten van lijst A. De groepen van de andere helft maken een herbarium met de 40 soorten van lijst B. De exacte groepslijst en -indeling wordt zo snel mogelijk beschikbaar gesteld via Ufora.
- Groepen die een herbarium maken met de soorten van shortlist A bestuderen (maar moeten ze dus **niet** in het eigen herbarium plaatsen) de soorten van shortlist B tijdens de inzameling van de soorten van shortlist A. Analoog voor de groepen die een herbarium maken met soorten van shortlist B. Het bestuderen van een herbarium van een andere groep is natuurlijk een bijkomende mogelijkheid om de soorten die niet in het eigen herbarium zitten te studeren.

Met andere woorden: er dient — per groep van ongeveer 6 studenten —

één herbarium ingediend te worden met 40 plantensoorten. De beoordeling gebeurt per groep, eventueel gecorrigeerd na peer assessment. Meer uitleg over de peer-assessment procedure wordt tijdens de practica en theorielessen gegeven.

Het inzamelen

Van alle planten wordt zoveel als mogelijk de **wortel** (niet bij bomen en struiken), **stengel** (deel van een tak bij bomen en struiken), **blad**, en **bloemen** en/of **vruchten** ingezameld.

In geen geval mogen de bij wet **beschermde soorten** worden verzameld (zie 'Koninklijk besluit houdende maatregelen ter bescherming van bepaalde in het wild groeiende plantensoorten').

Tracht de planten zoveel mogelijk in de flora op te zoeken met behulp van **vers materiaal** en dus zoveel mogelijk te determineren op het terrein zonder de planten uit te graven. Op die manier voorkomt men ook het beschadigen van zeldzame soorten.

Van grotere planten verzamelt men in de mate van het mogelijke zo veel mogelijk delen op één plant (bv. wortel, stengel met bladeren, bloeiend gedeelte). **Een goed mes of kleine snoeischaar kan handig zijn.** Resterende delen kunnen op het herbariumblad bijgekleefd worden (bv. vruchten). Kleinere planten worden in hun geheel genomen en bij het inleggen zo nodig geplooid (in L, V of N-vorm). Planten (behalve bomen en struiken) worden NIET in stukken geknipt.

Het te bestuderen materiaal neem je mee zonder het te laten verwelken, door het onmiddellijk tussen gevouwen kranten of tussen kartons te persen in een verzamelmap. Het te drogen materiaal moet zo goed mogelijk uitgespreid worden en krijgt een volgnummer.

In een **notaboek** worden onder dit volgnummer allerlei gegevens genoteerd over de plant: vindplaats (geografische gegevens, gemeente), standplaats (ecologische gegevens bv. vochtige weide, loofbos), evenals de datum van verzamelen, bijzondere kenmerken (morfologische gegevens, geur, kleur, . . .) die eventueel later niet meer aan het materiaal zouden te zien zijn. Dit notaboekje dient niet ingediend te worden.

Thuis wordt het plantenmateriaal onmiddellijk mooi uitgespreid gedroogd. De bladeren en bloemen liggen niet gekruld, gevouwen of op elkaar geplakt. De morfologische kenmerken van de plant zijn zo goed als mogelijk zichtbaar gebleven.

Determinatie

Voor de **determinatie** van het plantenmateriaal wordt bij voorkeur gebruik gemaakt van een goede flora. Tijdens de practica wordt de 'Heukels' Flora van Nederland' (Ruud van der Meijden, Noordhoff Uitgevers) gebruikt. Andere goede bronnen waarvan gebruik gemaakt kan worden, worden tijdens de lessen vermeld.

Drogen en opplakken van planten en bewaren van het herbarium

De kranten waartussen de planten liggen te drogen, worden regelmatig vervangen (in het begin elke dag). Hierbij kan de positie en 'plooiing' van de plant nog verbeterd worden. Alles wordt steeds flink geperst onder enkele zware voorwerpen in een droge ruimte. Het is aan te raden om stukken bruin karton van oude dozen tussen de te drogen planten te steken (voor een betere luchtdoorstroming). Het droogproces moet zo vlug mogelijk voltrokken zijn (de planten zijn dan stijf) maar gebruik zeker nooit een strijkijzer.

Het gedroogde materiaal wordt tenslotte op stevig, wit tekenpapier formaat Din A3 bevestigd met strookjes wit gegomd papier (fijne strookjes, en zeker geen doorschijnende kleefband want die komt later los en verkleurt), waarbij in de **linkerbenedenhoek** plaats gelaten wordt voor het herbariumetiket (**Fig. 1.2**). Zwaardere planten worden best met wit garen vastgenaaid op het herbariumblad. Vruchten, zaden, stukjes schors, etc. kunnen op het blad gekleefd worden of in een doorschijnend omslagje op het blad bevestigd worden. Er komt slechts één specimen per herbariumblad (gebruik dus enkel de voorkant van elk blad).

Op ieder herbariumblad moet in de **linkerbenedenhoek** een etiket aanwezig zijn waarop de volgende gegevens worden vermeld (getypt!):

- Volgnummer plant (zie A en B-lijst Ufora);
- Wetenschappelijke naam van de plantenfamilie (cursief);
- Nederlandse naam van de plantenfamilie;
- Wetenschappelijke naam van de plant (cursief!) inclusief de afgekorte auteursnaam (niet cursief!); een correct voorbeeld is dus *Anemone nemorosa* L.
- Nederlandse naam van de plant;
- Vind- en standplaats met GPS coördinaten (tot op drie cijfers na de komma);
- Belangrijke waarnemingen met betrekking tot de plant;

- Inzameldatum;
- Groepsnummer (zie Ufora);
- Naam van de studenten in de groep.

Een voorbeeld van een herbariumetiket:

Volgnummer 29
<i>Urticaceae</i>
Brandnetelfamilie
<i>Urtica dioica</i> L.
Grote brandnetel
Vindplaats: Wegberm, Melle, 50.997N, 3.807E
Waarnemingen: Behaarde stengel, plant kleeft bij aanraking
Inzameldatum: 30 september 2017
Groep 8
Student X, <u>Y</u> , Z, ...

Alle herbariumbladen worden verzameld in een grijze **kartonnen map** (net groot genoeg voor tekenbladen formaat A3), die sluit met behulp van linten. Deze map en herbariumbladen zijn te koop via de studentenvereniging. Vooraan wordt een **inhoudstafel** gestoken, met de botanische soortnamen en hun volgnummer vermeld in de volgorde zoals aangegeven op de A en B-lijst op Ufora. Uiteindelijk worden alle herbariumbladen ook zo in de map verzameld in deze volgorde. Op de inhoudstafel staat (i) bovenaan ook het groepsnummer en de namen van de studenten in de groep, en (ii) onderaan alle bronnen die gebruikt werden bij de determinatie (boeken, websites, ...). De namen van de studenten alsook het groepsnummer worden ook aan de buitenkant van de map vermeld. Per etiket wordt de naam (of namen) van de verzamelaar(s) van dat specifieke specimen onderlijnd. Samenvattend: het groepsnummer en de namen van alle leden van de groep staan dus op (i) het voorblad, (ii) de inhoudstafel en (iii) elk etiket.

Opgelet! De wetenschappelijke naam van een plant bestaat steeds uit drie delen: genus, species en afkorting auteursnaam (zie theorielessen en practica). Voor de namen van de families worden steeds de nieuwste, aanbevolen namen gebruikt, d.w.z.: *Asteraceae* i.p.v. *Compositae*, *Apiaceae* i.p.v. *Umbelliferae*, *Brassicaceae* i.p.v. *Cruciferae*, *Fabaceae* i.p.v. *Papilionaceae*, *Lamiaceae* i.p.v. *Labiatae*, *Poaceae* i.p.v. *Gramineae*,...

Het indienen en beoordelen van het herbarium

In de loop van het academiejaar krijgt u de nodige uitleg over het **indienen** van het herbarium (tijdstip, lokaal, ...). Alle herbaria worden ingediend tegen **ca. begin december**. Het herbarium wordt persoonlijk ingediend enkel en alleen op de dag die via Ufora tijdig zal bekend gemaakt worden. Bij afgifte van het herbarium ondertekent één vertegenwoordiger per groep een officiële naamlijst.

Het herbarium zal **beoordeeld** worden op correcte wetenschappelijke determinatie van de planten, toepassing van de juiste classificatie en nomenclatuur, de volledigheid (vereist aantal planten, etikettering, ...) en de netheid en verzorgdheid van het herbarium zelf (lay-out, drogen, opplakken, ...).

Het herbarium op het examen

Op het examen wordt het herbarium en de herbariumlijst ook getoetst. Alle 100 soorten van de A, B en C-lijst moeten gekend zijn voor het examen. Ze moeten eerst en vooral kunnen herkend worden op basis van foto's of tekeningen. Daarnaast moet de Nederlandstalige en wetenschappelijk soort- en geslachtsnaam gekend zijn en moet elke plant binnen de plantensystematiek kunnen gesitueerd worden. Auteursnamen (bv. L.) en de familienamen moeten niet gekend zijn.

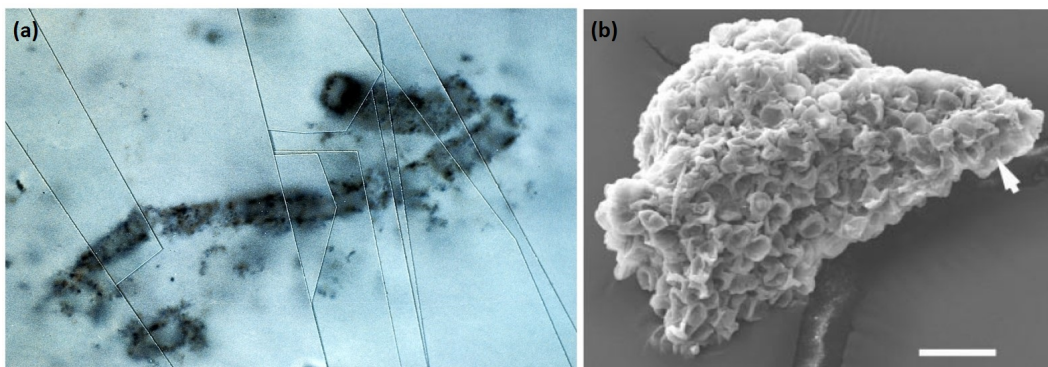
1.2 Takken van de plantkunde

Plantkunde, of **botanie**, is volgens Van Dale *de wetenschap die de kennis van de planten in de ruimste zin tot object heeft*. Er bestaan verschillende takken van de plantkunde:

- **Morfologie**: studie van de bouwplannen (bv. van stengel, wortel, blad) van planten.
- **Anatomie**: studie van de inwendige (microscopische) bouw van planten (celbouw, weefselbouw, orgaanbouw).
- **Systematiek**: het rangschikken of ordenen in hiërarchische groepen van planten en beschrijven van levenscycli en vormenrijkdom (zie verder p. 18).
- **Nomenclatuur**: naamgeving van planten (zie verder p. 34).
- **Fysiologie**: leer van de levensverschijnselen van planten, zoals fotosynthese, transport in het xyleem en floëem, assimilatie van nutriënten, symbiose, ... (zie cursus Plantenfysiologie).
- **Ecologie**: leer van de betrekkingen of wisselwerking tussen planten onderling en hun milieu. Hiertoe behoort ook de studie van de effecten van vervuiling, klimaatverandering, invasieve soorten, ... op planten (zie cursus 2de bachelor).
- **Dendrologie**: leer van houtige planten zoals bomen en struiken.
- **Biochemie**: studie van de chemie van de levensprocessen.
- **Genetica**: studie van de erfelijke factoren van planten.
- **Fytogeografie**: onderzoek naar de verspreiding van planten op continentale of globale schaal en de oorzaken daarvan.
- **Paleontologie, palynologie en paleoecologie**: studie van fossiele planten of plantenresten (zoals pollen). **Paleoecologie** is de ecologie van fossiele planten of plantenresten. **Palynologie** (pollenanalyse) is het onderzoek van zowel recent als fossiel pollen, sporen en andere microfossielen.

1.3 Ontstaan van levende organismen en landplanten

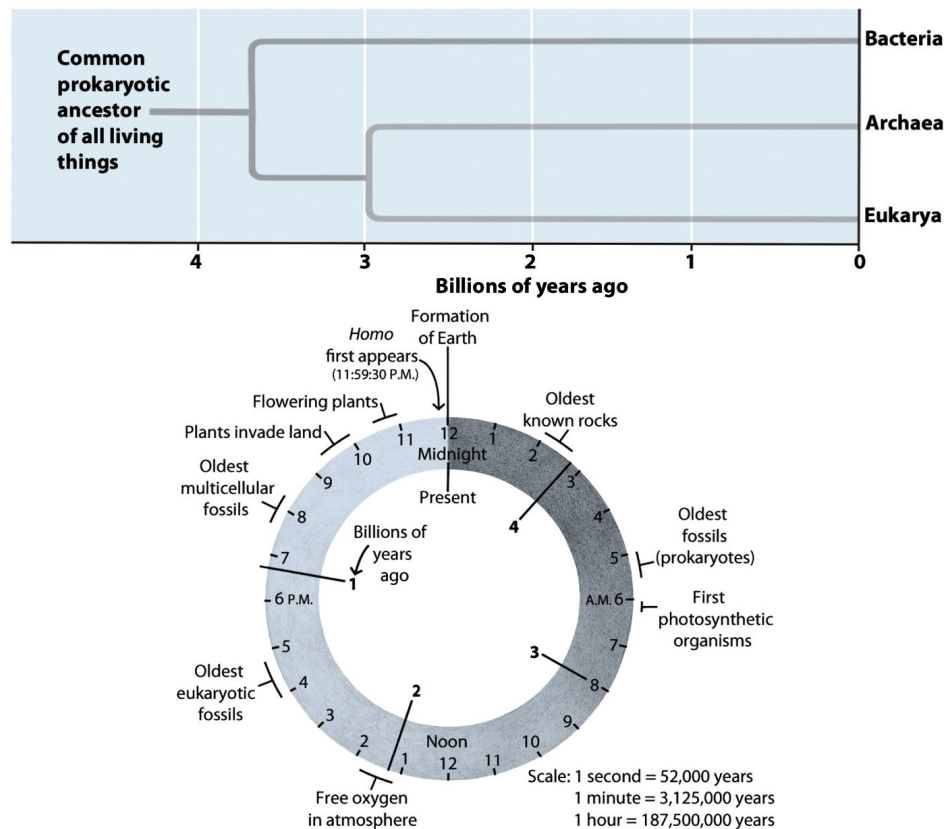
De oudste bekende fossielen van levende organismen bestaan uit filamenteuze micro-organismen, prokaryoten, die lijken op bacteriën en die gedateerd werden als 3.5 miljard jaar oud (noot: de aarde zelf is *ca.* 4.6 miljard jaar oud). Deze werden ontdekt in gesteenten in west Australië (**Fig. 1.3**). Er zijn echter weinig geschikte oudere gesteenten waar naar nóg oudere fossielen gezocht kan worden. Van een zelfde leeftijd zijn wel nog oude *stromatolieten*, gefossiliseerde 'matten' die bestaan uit laagjes filamenteuze micro-organismen en sediment. Stromatolieten bestaan vandaag nog steeds, maar worden nu gevormd door cyanobacteriën (blauwalgen die aan fotosynthese doen). Meer complexe organismen (eukaryoten) ontstonden pas *ca.* 2–3 miljard jaar geleden (**Fig. 1.4**). De eerste echte landplanten ontstonden *ca.* 450 miljoen jaar geleden, waarschijnlijk in een gebied in het huidige Oman. Het verschijnen van landplanten heeft een enorme invloed gehad op het klimaat en alle biogeochemische cycli op aarde. Hierdoor werd ook de evolutie van alle andere terrestrische eukaryoten, alsook de kolonisatie van quasi alle terrestrische habitats, mogelijk.



Figuur 1.3: Het oudste bewijs van leven en landplanten op aarde: (a) gefossiliseerde prokaryoten (bemonsterd in gesteente in west Australië; 3.5 miljard jaar oud) en (b) bewijs van één van de oudste landplanten op aarde (bemonsterd in Oman; *ca.* 450 miljoen jaar oud). De schaal in (b) is $50\ \mu\text{m}$ (bron: Raven *et al.* 2013 en Wellman *et al.* 2003).

1.4 Systematiek van de levende organismen

De biosfeer wordt vandaag gekenmerkt door een enorme verscheidenheid. Al van oudsher trachten mensen orde te scheppen in deze diversiteit. Tot circa 1850 deelde men door gebrek aan adequate onderzoeksapparatuur de levende organismen in twee rijken in: het planten- en dierenrijk. Voor heel wat micro-organismen was deze indeling echter



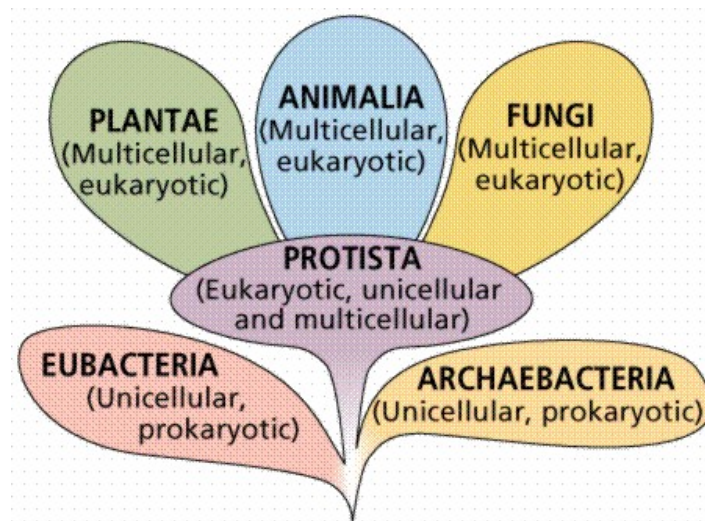
Figuur 1.4: Boven: de evolutionaire relatie tussen de drie domeinen *Bacteria*, *Archaea* en *Eukarya*. Alle levende organismen delen een gemeenschappelijke voorouder, en de *Archaea* en *Eukarya* delen een meer recente voorouder dan de *Bacteria*. Onder: de bio-geologische geschiedenis van de aarde in 24h (bron: Raven *et al.* 2013).

niet houdbaar. Sommige soorten hadden immers zowel plantaardige als dierlijke eigenschappen. De Duitse zoöloog **Haeckel** stelde daarom voor een derde rijk in te voeren: de *Protista*. Hierin werden de bacteriën, gisten, wieren en protozoa ondergebracht. Spoedig werd echter duidelijk dat bij de micro-organismen twee celtypes aanwezig waren, i.e., de **prokaryotische** en de **eukaryotische** structuur. In 1969 stelde Robert Whittaker voor, o.a. steunend op de voedingswijze, de biosfeer op te splitsen in vijf rijken:

- Rijk 1: *Monera*: omvat alle prokaryoten zoals bacteriën en Cyanobacteria;
- Rijk 2: *Protista* (of protoctista): omvat de ééncellige protozoa (met inbegrip van de Myxomycota) en de één- en meercellige wieren;
- Rijk 3: *Animalia*: Dieren zijn meercellige eukaryoten zonder harde celwand. Dieren consumeren organische verbindingen (ingestie);

- Rijk 4: *Fungi* (schimmels) zijn meercellig en eukaryotisch. Ze zijn heterotroof via absorptie van noodzakelijke componenten.
- Rijk 5: *Plantae* zijn meestal autotrofe meercellige organismen. Diploïde cellen en haploïde cellen komen voor in de levenscyclus¹.

De *Archaea*, een groep van 'bacteriën' waarvan men initiëel dacht dat ze enkel leven onder extreme omstandigheden maar waarvan nu blijkt dat ze meer wijdverspreid zijn dan eerst gedacht, blijken duidelijk afwijkende kenmerken te hebben t.o.v. de andere *Monera*. Zo zijn er verschillen in de **lipiden- en celwandsamenstelling**. De meeste systematici stellen dan ook voor om de **Archaea** in een afzonderlijk 6de rijk onder te brengen (zie **Fig. 1.5**).



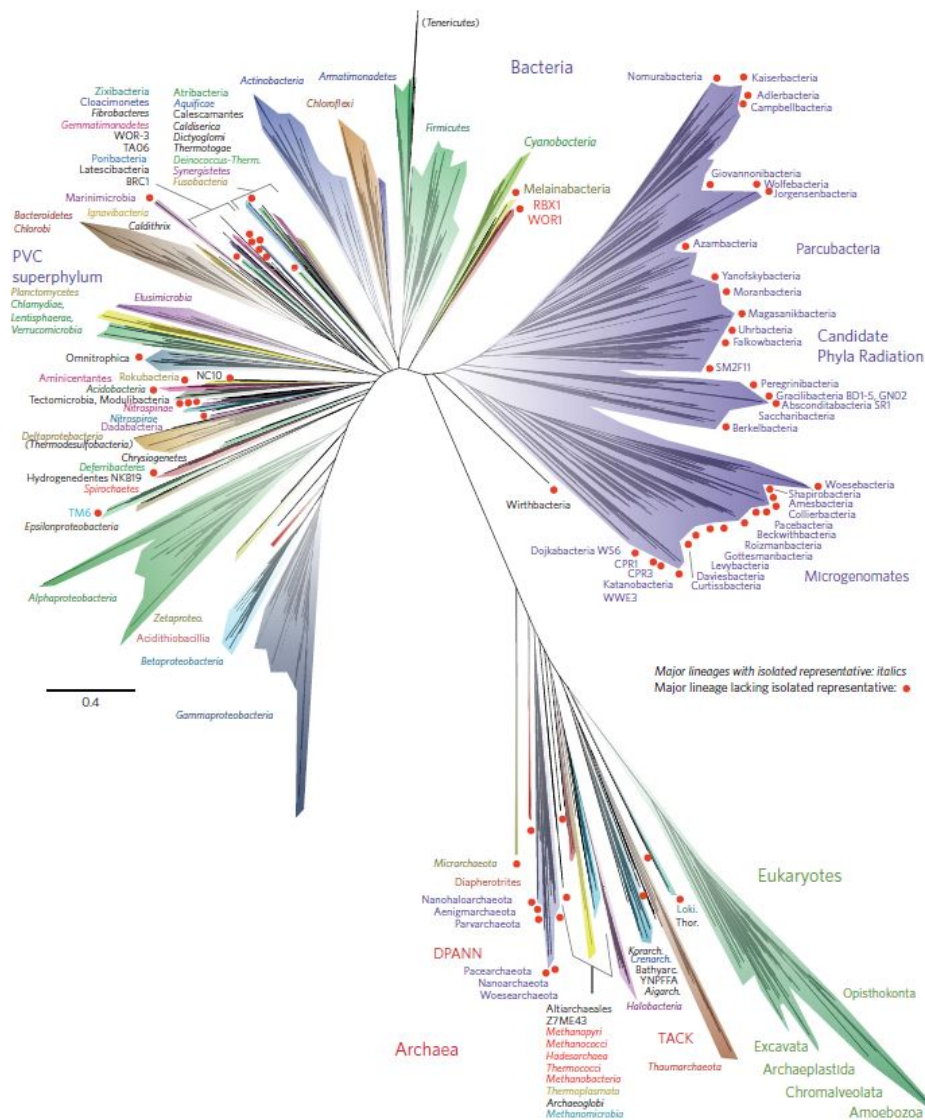
Figuur 1.5: Zesrijksysteem waarbij de *Monera* worden opgesplitst in de *Eubacteria* en de *Archaea*

De meest recente classificatie (die nog steeds *work in progress* is) maakt echter gebruik van een classificatieniveau boven een rijk: een superrijk of domein. Hierbij onderscheidt men drie domeinen (**Fig. 1.4** en **Fig. 1.6**):

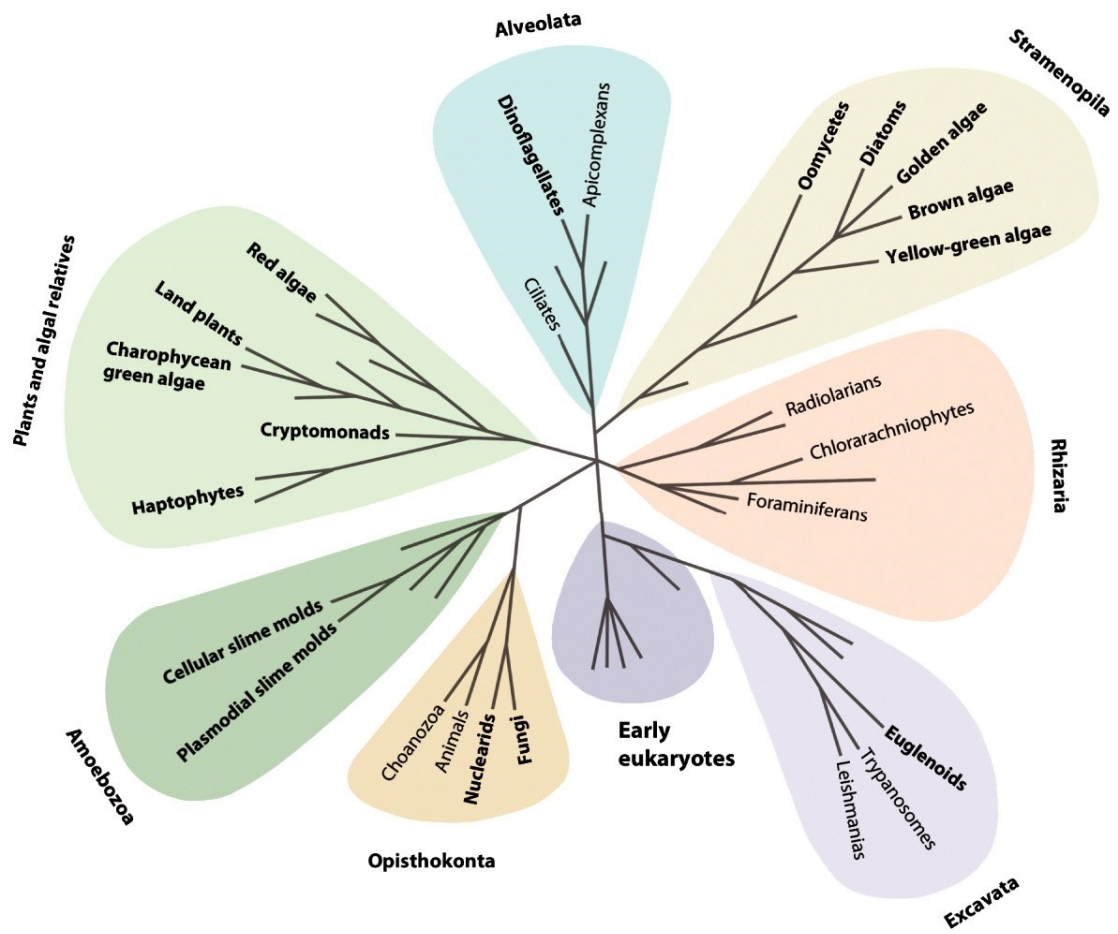
- Domein I: *Bacteria*
- Domein II: *Archaea*
- Domein III: *Eukarya*

¹In een diploïde cel komen chromosomen in paren voor. Haploïde cellen bezitten slechts één stel chromosomen per cel.

Binnen het domein van de *Eukarya* situeren zich vervolgens zeven 'supergroepen' (**Fig. 1.7**). Naast de *Animalia*, *Plantae* en *Fungi* zijn dit allemaal *Protista*. *Protista* zijn dus een parafyletische groep (i.e., niet alle afstammelingen van een zelfde voorouder behoren hiertoe). Dieren en schimmels behoren tot de *Opisthokonta*. De planten behoren, samen met enkele (maar niet alle) algen, tot eenzelfde supergroep zonder naam (de meeste reeds gesuggereerde namen, zoals Archaeplastida, werden betwist door recente fylogenomische studies).



Figuur 1.6: Een van de meest recente classificaties van de drie domeinen *Bacteria*, *Archaea* en *Eukarya* op basis van ribosomale eiwitten. De landplanten bevinden zich binnen de *Archaeplastida*, samen met de algen (bron: Hug *et al.* 2016).

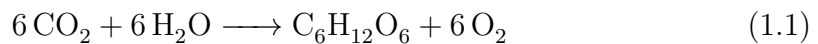


Figuur 1.7: De zeven supergroepen binnen de *Eukarya* (bron: Raven *et al.* 2013).

1.5 Onderscheid plant vs. andere levende organismen

Planten zijn levende organismen en worden dan ook gekenmerkt door een metabolisme, groei en ontwikkeling, de capaciteit tot adaptatie en het vermogen tot vermenigvuldigen. Planten bezitten echter een aantal unieke eigenschappen die ze onderscheidt van andere levende organismen:

- Op het niveau van hun **assimilatie**: planten kunnen via de fotosynthese en met behulp van chlorofyl uit zeer eenvoudige anorganische grondstoffen als H_2O , CO_2 en minerale elementen (bijvoorbeeld ammonium NH_4^+ en nitraat NO_3^- , P, S, etc.) eigen complexe organische structuren (koolhydraten, vetten, eiwitten, etc.) aanmaken. Ze zijn dus (meestal) **autotroof**. Fungi en dieren zijn **heterotroof**. De basisformule van de fotosynthese is (met vele tussenstappen, zie Plantenfysiologie):



Met andere woorden: planten groeien voornamelijk op water, CO_2 , zonlicht en een paar mineralen. Het glucose wordt meestal verder omgezet tot zetmeel $(\text{C}_6\text{H}_{10}\text{O}_5)_n$.

Het proces van de fotosynthese fascineert de mens reeds lang. In de 17e eeuw toonde de Belgische art en alchemist Jan Baptist van Helmont voor de eerste maal aan dat een plant niet louter groeit door nutriënten uit de bodem om te zetten in zijn eigen biomassa. Hij plantte een kleine wilg in een pot en woog die elke paar maanden: na vijf jaar bleek het boompje 77 kg zwaarder te zijn, terwijl de grond in de pot met slechts 57 g was afgenomen. van Helmont trok wel de verkeerde conclusie: hij dacht dat de plant uitsluitend groeide van het water dat gegeven was. Wij weten nu dat de gewichtsvermeerdering het gevolg is van de omzetting van CO_2 tot koolhydraten, terwijl het gewichtsverlies van de potgrond te wijten is aan de opname van nutriënten zoals K, P, Ca en N. Water wordt opgenomen via de wortels en is betrokken bij de fotosynthese maar verlaat de plant weer via de huidmondjes in het blad.

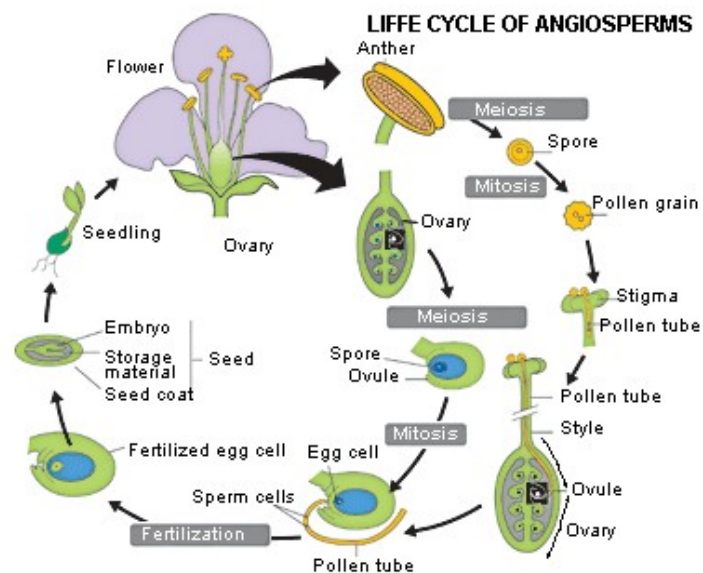
Fotosynthese via chlorofyl is ontstaan binnen de Bacteria. Er bestaan zes fyla binnen de Bacteria die aan fotosynthese kunnen doen, maar slechts één fyllum – de Cyanobacteria – doet aan fotosynthese met productie van zuurstof (zoals planten). De andere bacteriën die aan fotosynthese doen, doen dit via een andere vorm zonder productie van O_2 . De celorganellen in bladeren van planten die verantwoordelijk zijn voor fotosynthese (plastiden, en meer specifiek de chloroplasten) stammen af van bacteriën die op een bepaald moment gedurende de evolutie van

planten de cel zijn binnengedrongen en daar verder leven in symbiose met de plant (**endosymbiontentheorie**) (zie p. 55).

- Op niveau van **groei**: planten worden gekenmerkt door een open groeisysteem. Planten blijven doorgroeien ook al zijn ze volwassen: meristemen blijven actief tot het moment van afsterven van de plant en vormen nieuwe weefsels die kunnen uitgroeien tot plantenonderdelen (bv. scheuten, bladeren, wortels). Planten hebben m.a.w. (meestal) een onbepaald aantal onderdelen in tegenstelling tot dierlijke organismen waar het aantal onderdelen bij volwassenheid vast ligt.
- Op het niveau van de **celbouw**: Plantencellen worden gekenmerkt door een duidelijke centrale vacuole en het bezit van plastiden. Plantencellen worden ook gekenmerkt door een celwand waarvan cellulose het hoofdbestanddeel is. Deze celwand bepaalt voor levend cellen de groeisnelheid en -richting en draagt aldus ook bij tot de plantenmorfologie en -ontwikkeling. De celwand ondersteunt tevens de functie die plantencellen uitoefenen. De vacuole is meer dan een stockageplaats; de vacuole speelt een rol bij de recyclage van 'versleten' celonderdelen en het onderhouden van de turgordruk. Plastiden (chloroplasten, amyloplasten, leucoplasten, e.a.) kunnen een verschillende vorm, kleur en functie bezitten in relatie tot het celtype en de ontwikkelingsfase van de plant. Dieren hebben een **celmembraan** zonder cellulose (slap) en cytoplasma (meestal) zonder vacuoles.
- Op niveau van de **ontwikkeling**: planten doorlopen een levenscyclus bestaande uit kwalitatief te onderscheiden ontwikkelingsfasen. De ontwikkeling gaat gepaard met complexe doch geordende structurele veranderingen zonder dat daarbij groei noodzakelijk is. De overgang tussen de verschillende ontwikkelingsfasen wordt meestal gestuurd door uitwendige omstandigheden (temperatuur, daglengte, etc.) zodat er een synchronisatie bestaat tussen ontwikkelingscyclus en groeiseizoen. Het doorlopen van de levenscyclus gaat gepaard met verouderingsverschijnselen (senescentie). De lengte van de levenscyclus kan enkele weken, één groeiseizoen of meerdere jaren bedragen. **Fig. 1.8** geeft het schema weer van de voornaamste ontwikkelingsstadia van een bloemplant. Opmerkelijk is dat deze levenscyclus eindigt met het vormen van nieuwe zaden en de fysiologische dood van de moederplant (niet altijd, bv. bomen).
- Op niveau van de **vermenigvuldiging**: planten vermenigvuldigen zich meestal geslachtelijk (versmelting van twee gameten met de vorming van zaden als gevolg) doch tal van plantensoorten kunnen zich ook ongeslachtelijk vermenigvuldigen (bv. door rhizomen, stekken, bollen, knollen, e.a.). De nakomelingen zijn dan genetisch identiek aan de moederplant.

- Op het niveau van het **aanpassingsvermogen**: planten zitten (meestal) vast in het substraat en kunnen zich dus niet verplaatsen bij ongunstige groeiomstandigheden (bv. droogte). Het aanpassingsvermogen met betrekking tot de omgevingsfactoren is dan ook soms zeer uitgesproken. Zo kunnen planten mits een voldoende adaptatieperiode zich aanpassen aan extreem hoge en lage temperaturen, watertekort, zoutovermaat in de wortelzone, etc.

Het onderscheid tussen planten en andere groepen van levende organismen is niet altijd duidelijk. Bepaalde typische kenmerken van planten kunnen ontbreken of plantkundige kenmerken kunnen in andere groepen voorkomen. Zo zijn bepaalde plantensoorten (bv. parasitaire planten zoals *Orobanche* en *Cuscuta*-soorten) heterotroof en is chlorofyl afwezig. Bij bepaalde protista zijn chloroplasten met chlorofyl aanwezig; andere morfologische, fysiologische, organisatorische en fylogenetische kenmerken bepalen dan waar deze organismen geklasseerd worden.



Figuur 1.8: Voorbeeld van een levenscyclus van een angiosperme bloeiende plant

1.6 Diversiteit binnen de planten

1.6.1 Systematiek

Classificatie

Classificatie is het afbakenen en rangschikken (of ordenen) in hiërarchische groepen van alle planten. De taxonomie is dat deel van de plantensystematiek dat zich bezighoudt met het classificeren en het benoemen van de afzonderlijke soorten, geslachten, enz. welke eenheden samengevat worden onder de term **taxa** (enkelvoud: taxon). Taxa zijn dus de namen voor deze hiërarchische categoriën. Het klasseren gebeurt op basis van gelijkenissen en verwantschappen (evolutionaire geschiedenis of **fylogenie**). Hiervoor worden diverse comparatieve technieken gebruikt, waarbij op zoek wordt gegaan naar een **synapomorfie**: een gemeenschappelijk kenmerk dat alle leden van een taxon bezitten, en dat ze geërfd hebben van hun laatste gemeenschappelijke voorouder. Een fylogenie kan opgesteld worden op basis van:

- **Homologe structuren**: kenmerken met **eenzelfde oorsprong**, maar niet noodzakelijk dezelfde **functie**. Hoewel de voorarm van de mens, de vleugel van een vleermuis en de borstvin van een dolfijn uitwendig sterk van elkaar verschillen en een andere functie hebben, vertonen ze toch eenzelfde bouwpatroon. Bij elk van de vermelde diersoorten vinden we eenzelfde rangschikking van beenderen, spieren en zenuwen. Deze homologe structuren doen vermoeden dat deze organismen via een **divergente evolutie** van een gemeenschappelijke ouder afstammen. Een voorbeeld van een homologe structuur bij planten is bijvoorbeeld het voorkomen van kegels bij de coniferen, die er wel anders kunnen uitzien (bv. bij de grove den (*Pinus sylvestris*) vs. bij de jeneverbes (*Juniperus communis*)). Hier dient opgelet te worden voor **convergente evolutie** (de evolutie van dezelfde eigenschap bij niet duidelijk verwante taxonomische groepen) zoals bij *Cactaceae*, *Apocynaceae* en *Euphorbiaceae*. Enkel *Cactaceae* zijn echte cactussen maar komen enkel voor op het Amerikaanse continent². In woestijnen in Azië en Afrika zijn vergelijkbare soorten lid van de *Apocynaceae* en *Euphorbiaceae*; hun typische 'cactusuitzicht' is ontstaan via convergente evolutie.
- **Primitieve en afgeleide kenmerken**: kenmerken die lang geleden verschenen en nu nog waarneembaar zijn, noemt men primitieve kenmerken. Afgeleide kenmerken zijn meer recent tot stand gekomen; zij wijzen op een meer recente gemeenschappelijke voorganger.

²Echter ook hier is er één uitzondering: *Rhipsalis baccifera* is een echte cactussoort die ook in Afrika en Sri Lanka voorkomt

- **Anatomische, morfologische en fysiologische kenmerken:** hierbij wordt o.a. gekeken naar de opbouw en het functioneren van het organisme, zoals bijvoorbeeld de opbouw van de celwand, de manier van bevruchting, morfologie van niet-volwassen exemplaren, etc.
- **Aminozuursequenties in eiwitten:** een klassiek voorbeeld is de aminozuursequentie van cytochroom C (eiwit in de mitochondria). De graad van overeenkomst in aminozuren is uiteraard een maat voor de graad van verwantschap.
- **Nucleotidensequenties in DNA en RNA:** gezien de erfelijke eigenschappen van een individu gelegen zijn op het DNA moeten organismen waarvan het DNA onderling weinig verschilt, nauw verwant zijn. DNA-merkeronderzoek is dan ook zeer geschikt voor evolutie- en verwantschapsonderzoek. De nucleotidensequenties in verschillende genen (met eventueel contrasterende snelheden van verandering t.g.v. evolutie) kan gebruikt worden om evolutionaire relaties te bestuderen. Het bepalen van de nucleotidensequenties in **ribosomaal RNA** is eveneens een geschikte methode gezien de ribosomale genen slechts weinig aan verandering onderhevig zijn (maar dan moeten de soorten dus al sterk van elkaar verschillen). Ook onderzoek van **mitochondriaal DNA** is geschikt en biedt het voordeel dat het slechts langs moederszijde wordt overgeërfd waardoor het opstellen van een stamboom vergemakkelijkt wordt (maar ook dit DNA evolueert traag). Ook het DNA in de **chloroplasten** (bv. vooral nucleotidensequenties van het chloroplastgen *rbcL*) wordt hiervoor gebruikt.

Sterk gelijkende individuen worden samen geordend in één **plantensoort** of species (kleinste taxonomische eenheid). Dicht verwante soorten behoren tot hetzelfde geslacht (*genus*). Op basis van gemeenschappelijke kenmerken worden geslachten samengebracht in één familie (*familia*; eindigt op *-aceae*) waarbij families gegroepeerd worden in een orde (*ordo*; eindigt op *-ales*). Verschillende orden vormen een klasse (*classis*; eindigt op *-opsida*); klassen kunnen in een afdeling (*divisio* of *fylum*; eindigt op *-phyta*) worden samengebracht. Verschillende afdelingen vormen een rijk. Sommige taxa worden soms verder onderverdeeld (bv. families in subfamilies en stammen). Binnen een soort onderscheidt men soms botanische variëteiten, ondersoorten, etc.

Een voorbeeld: voor de zomereik is de afdeling of fylum *Anthophyta*, de klasse *Magnoliopsida*, de orde *Fagales*, de familie *Fagaceae*, het geslacht *Quercus* en de soort *Quercus robur* en de auteursnaam L. Een synoniem is *Quercus aestivalis* Steven.

Het begrip soort

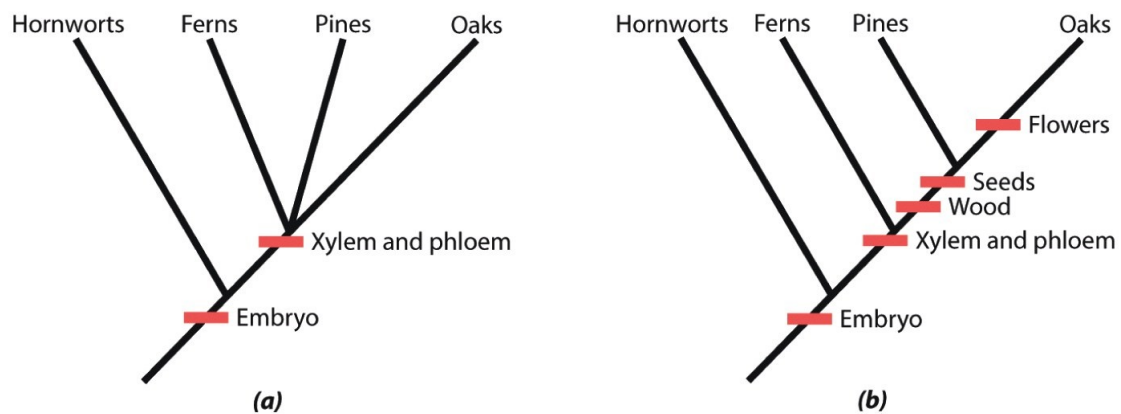
Wat is een soort? Hoewel het begrip **soort** aan de basis ligt van de systematiek en de evolutieleer, bestaat er geen consensus over de definitie van dit begrip. Volgende definities worden gehanteerd in functie van het uitgangspunt:

- Soorten zijn groepen van onderling kruisende natuurlijke populaties, die reproductief geïsoleerd zijn van andere groepen en nakomelingen kunnen produceren (**biologisch** soortbegrip). Sommige individuen behorend tot verschillende soorten kunnen echter fertiele hybriden maken.
- Een soort kan ook gedefinieerd worden op basis van voldoende gelijkenissen in de **DNA sequentie**.
- Soorten kunnen ook onderverdeeld worden op basis van **morfologische kenmerken, gedrag of hun niche** (dat is de rol en positie die een soort inneemt in zijn omgeving, bijvoorbeeld de set aan omgevingsvariabelen waaronder ze normaal voorkomen en welke interacties ze aangaan met andere soorten).

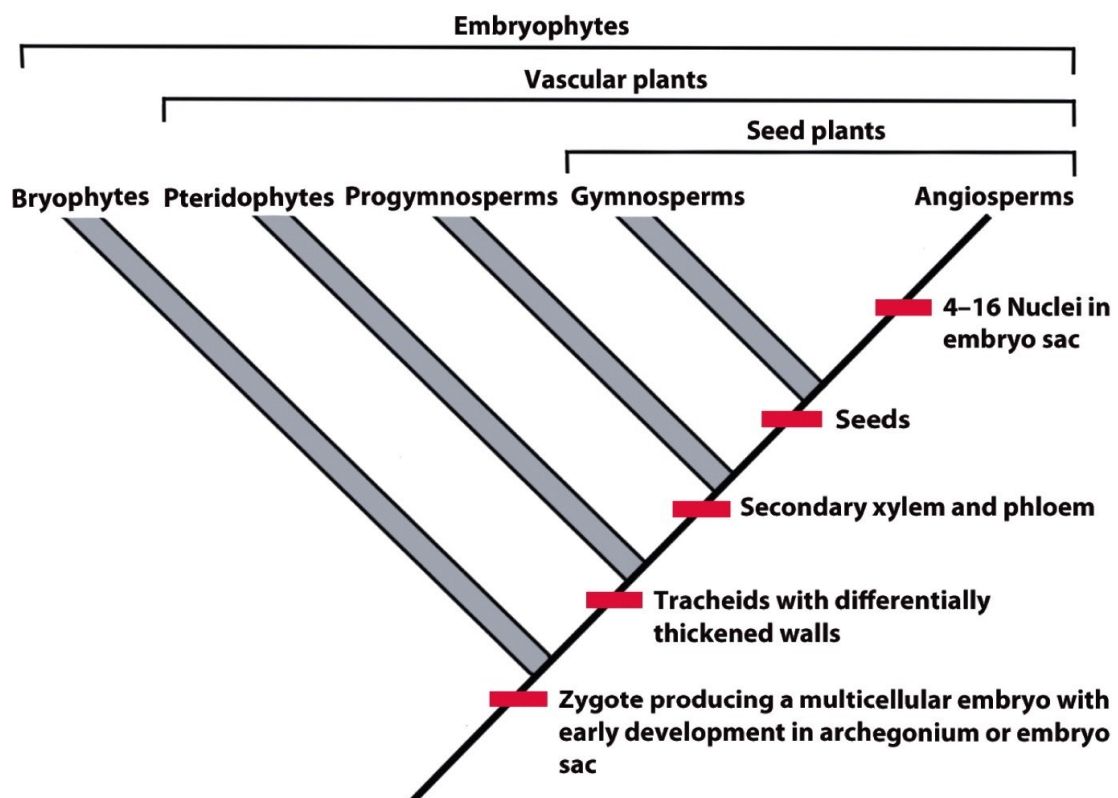
Hoe ontstaan soorten?

Soortvorming is vaak het resultaat van een ruimtelijke scheiding waardoor oorspronkelijk twee of meerdere subpopulaties ontstaan (**Fig. 1.9; Fig. 1.10**). Doordat de subpopulaties groeien onder andere milieuomstandigheden (bv. neerslag, druk van herbivoren, nutriënten) is er een verschillende selectiedruk (*survival of the fittest*). Hierdoor zullen andere genotypes per subgroep domineren en onderdrukte genotypes verdwijnen. Soms kan de selectiedruk extreem zijn. Hierdoor gaan populaties meer en meer genetisch van mekaar verschillen. Uiteindelijk eindigt de ruimtelijke isolatie in subpopulaties die geen interacties meer hebben met elkaar en ontstaat een nieuwe soort.

Soortvorming kan ook het resultaat zijn van genetische abnormaliteiten: bestaande soorten die toch kruisen met elkaar. Onze cultuurtarwe (*Triticum aestivum*) is het resultaat van drie dergelijke hybridisaties en draagt drie verschillende genomen (**Fig. 1.11**). Ook het verdubbelen van hetzelfde genoom door afwijkende diploïde gameten leidt tot genetische isolatie en soortvorming (bv. bij de aardappel, *Solanum tuberosum*).

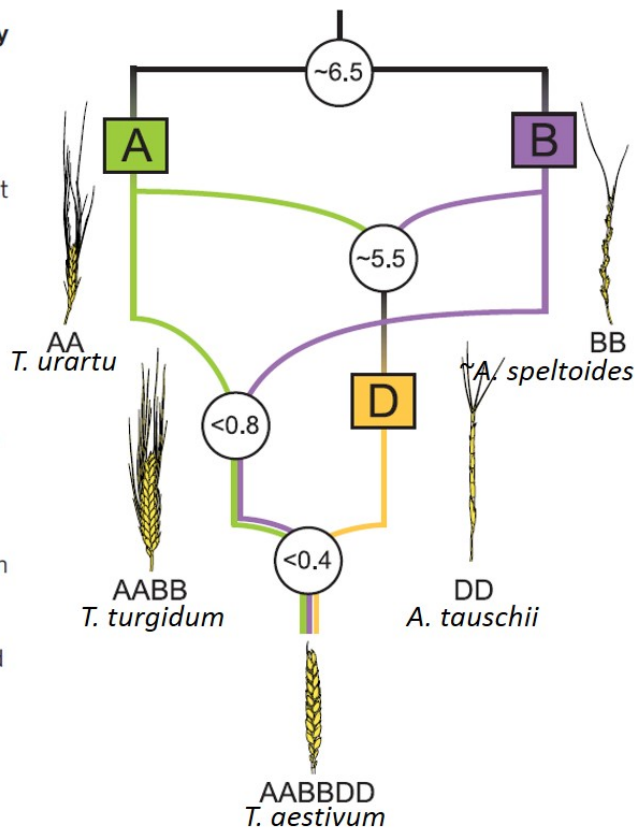


Figuur 1.9: Fylogenetisch verband tussen soorten (hier bijvoorbeeld tussen varens, dennen en eiken). Varens onderscheiden zich bijvoorbeeld van dennen en eiken door het afwezig zijn van zaden, hout en bloemen (bron: Raven *et al.* 2013).



Figuur 1.10: Fylogenie van de landplanten (embryofyten) (bron: Raven *et al.* 2013).

Fig. 3. Model of the phylogenetic history of bread wheat (*Triticum aestivum*; AABBDD). Approximate dates for divergence and the three hybridization events are given in white circles in units of million years ago. Differentiation of the wheat lineage (*Triticum* and *Aegilops*) from a common ancestor into the A and B genome lineages began ~6.5 Ma. The first hybridization occurred ~5.5 Ma between the A and B genome lineages and led to the origin of the D genome lineage by homoploid hybrid speciation. The second hybridization, between a close relative (BB) of *Ae. speltoides* and *T. urartu* (AA), gave rise to the allotetraploid emmer wheat (*T. turgidum*; AABB) by polyploidization. Bread wheat originated by allopolyploidization from a third hybridization, between emmer wheat and *Ae. tauschii* (DD). The three diploid lineages are indicated with color and labels. Inflorescences (spikes) illustrate extant species closely related to those involved in the polyploidizations.



Figuur 1.11: Fylogenetische geschiedenis van broodtarwe (*Triticum aestivum*) (bron: Marcussen *et al.* 2014).

Hoeveel planten zijn er?

Dit lijkt een eenvoudige vraag, maar die is het absoluut niet omdat nog niet alle ontdekte soorten voldoende beschreven zijn en omdat nog niet alle soorten ontdekt zijn. Om die complexe vraag te beantwoorden focussen we op de bloemplanten (*Angiospermae*).

Om tot een goede schatting te komen, kan men beginnen van het aantal beschreven plantensoorten. Er zijn anno 2014 *ca.* 298,900 aanvaarde soortennamen voor bloemplanten, 477,601 synoniemen en 263,925 onopgeloste soortnamen. Met andere woorden, 38 % van de opgeloste soortnamen zijn aanvaard. Men kan aannemen dat dezelfde proportie van de nog onopgeloste soorten op termijn zal aanvaard worden. Het geschat totaal aantal landplantensoorten komt dus op *ca.* 400,000. Ten tweede, nog niet alle soorten zijn ontdekt. Modellen voorspellen dat er nog *ca.* 15% moet ontdekt worden (17 % van de monocotylen en 13 % van de dicotylen). Het totaal aantal bloemplanten zou dus meer dan 450,000 soorten moeten bedragen³.

Er zijn ongeveer 400 families bloemplanten. De meest soortenrijke families zijn de *Orchidaceae* (orchideeënfamilie), *Poaceae* (grassenfamilie) en *Cyperaceae* (cypergrassenfamilie) bij de monocotylen en de *Asteraceae* (compositiefamilie) en *Fabaceae* (vlinderbloemenfamilie) bij de dicotylen (**Tabel 1.1**). Met andere woorden, 27 % van alle (gekende en aanvaarde) bloemplanten op aarde zijn een orchidee, een compositie of een vlinderbloemige. De familie *Ginkgoaceae* bevat slechts één lid, namelijk de *Ginkgo biloba*.

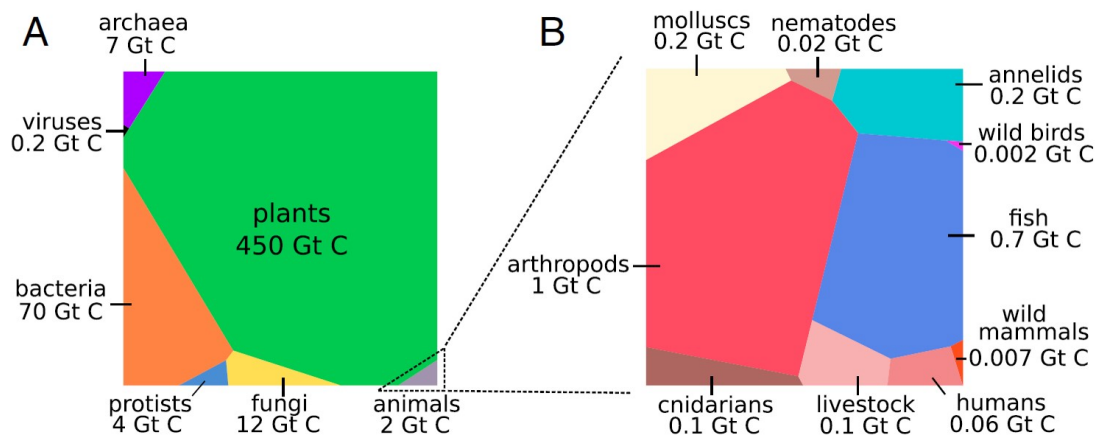
Een 60,000-tal soorten, dat is ongeveer 20 % van de gekende bloemplanten en coniferen, zijn **bomen**. De helft van alle boomsoorten zit verzameld in slechts drie families: *Fabaceae*, *Rubiaceae*, en de *Myrtaceae*.

Wat betreft hun biomassa zijn planten ook allesbehalve onbelangrijk. Van de in totaal 550 gigaton koolstof (Gt C, wat 10^{15} g C is) die levende organismen op aarde in hun biomassa hebben vast liggen, bevindt er zich maar liefst 450 Gt C in planten. Dat is 82 % (**Fig. 1.12**). Bacteriën vertegenwoordigen ongeveer 70 Gt C, dieren ongeveer 2 Gt C (waarvan 0.06 Gt C in mensen). Als gevolg daarvan is rubisco (het eiwit verantwoordelijk voor de fotosynthese) het meest voorkomende eiwit ter wereld. Gemiddeld 3 % van de massa van bladeren is rubisco, resulterend in een totale massa van 0.7 Gt rubisco ter wereld.

³Het totaal aantal soorten eukaryoten wordt op 8.7 miljoen geschat.

Tabel 1.1: Soortenrijkdom voor enkele families van monocotylen, dicotylen en gymnospermen (bron: *The Plant List*, www.theplantlist.org).

Familie	Fylogenetisch verband	Soortenrijkdom
<i>Orchidaceae</i>	Monocotyl	27801
<i>Poaceae</i>	Monocotyl	11554
<i>Cyperaceae</i>	Monocotyl	5784
<i>Araceae</i>	Monocotyl	3368
<i>Bromeliaceae</i>	Monocotyl	3320
<i>Asteraceae</i>	Dicotyl	32913
<i>Fabaceae</i>	Dicotyl	24505
<i>Rubiaceae</i>	Dicotyl	13673
<i>Lamiaceae</i>	Dicotyl	7886
<i>Euphorbiaceae</i>	Dicotyl	6547
<i>Pinaceae</i>	Gymnospermen	255
<i>Podocarpaceae</i>	Gymnosperm	191
<i>Cupressaceae</i>	Gymnosperm	166
<i>Taxaceae</i>	Gymnosperm	9
<i>Ginkgoaceae</i>	Gymnosperm	1

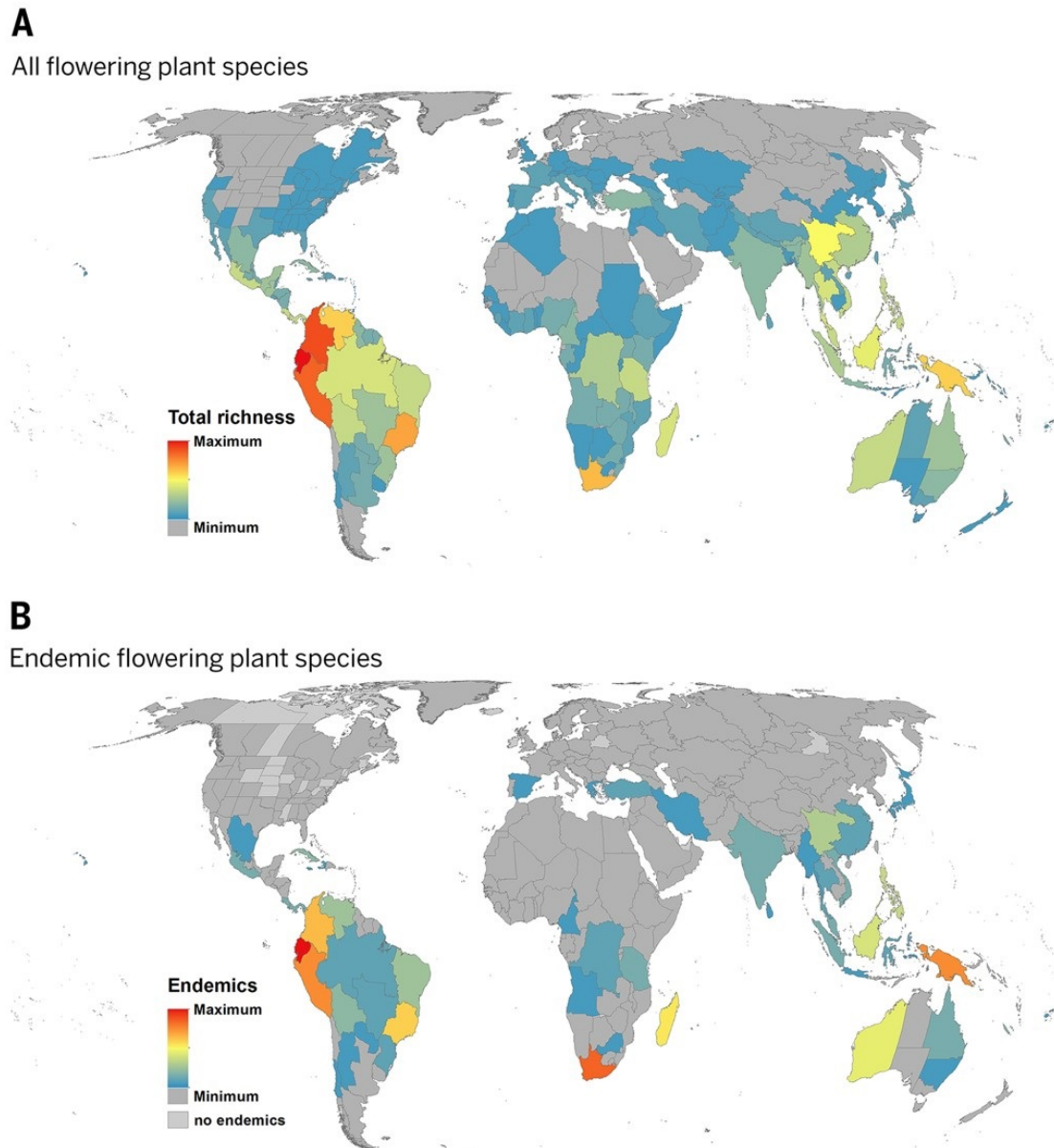


Figuur 1.12: Grafische weergave van de biomassadistributie op aarde per taxon. Planten vertegenwoordigen 82% van alle biomassa (bron: Bar-On *et al.* 2018).

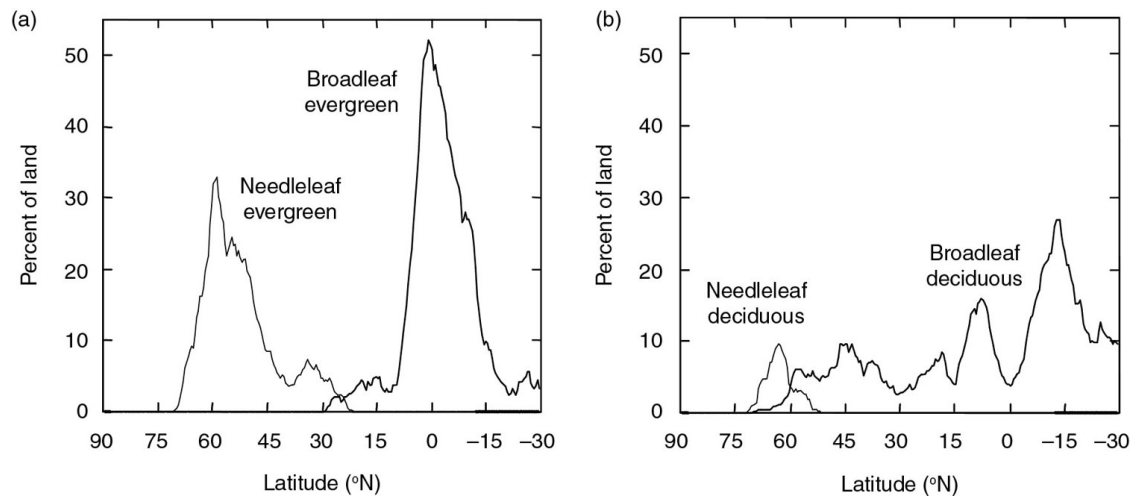
Waar groeien planten?

Het aantal planten per oppervlakte-eenheid is niet constant. In Ecuador zijn er stukken regenwoud met meer dan 900 boomsoorten op één hectare (dus zonder de kruidachtigen, epifyten, struiken, etc. die samen nog eens tot twee derde van de diversiteit kunnen uitmaken). Op gans Antarctica (qua oppervlakte ongeveer tweemaal zo groot als Australië) zijn er echter slechts twee inheemse plantensoorten, namelijk *Deschampsia antarctica* (een gras verwant aan onze ruwe smele, *Deschampsia cespitosa*) en *Colobanthus quitensis* (een kruidachtige lid van de *Caryophyllaceae*). Als algemene regel geldt: Het hoogste aantal soorten bloemplanten per oppervlakte-eenheid komt voor in de tropen, het laagste aantal dichter bij de polen (**Fig. 1.13**).

De verdeling van loof- en naaldbomen over het aardoppervlak is ook niet constant. Er zijn meer altijdgroene loofbomen dicht bij de tropen (en ze nemen meer oppervlakte in). Anderzijds zijn er meer coniferen op noordelijke breedtegraden (**Fig. 1.14**).



Figuur 1.13: Relatieve soortenrijkdom bij de bloemplanten (bovenaan: alle soorten; onderaan: endemische soorten met een klein verspreidingsgebied) (bron: Pimm *et al.* 2014).



Figuur 1.14: Biogeografie van naaldbomen en loofbomen. De altijdgroene bomen staan links (*evergreen*), de bladverliezende bomen rechts (*deciduous*). *Needleleaf* slaat op coniferen (naaldbomen), *broadleaf* op dicotyle bomen (loofbomen) (bron: Bonan 2016).

Waarom zijn er meer plantensoorten in de tropen?

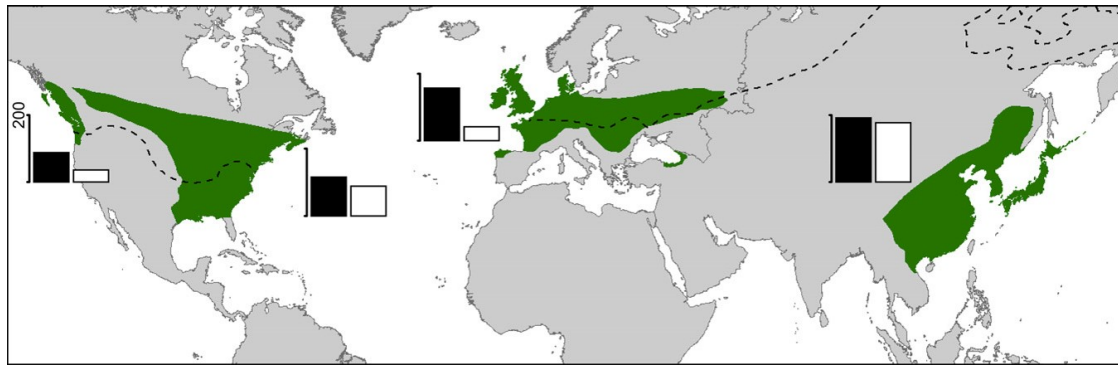
De gradiënt van de tropen naar de polen is één van de meest universele en fundamentele patronen van het leven op aarde. Deze regel geldt niet enkel voor plantensoorten, maar ook voor vele andere taxa (vogels, zoogdieren, vissen, insecten, koraal, etc.; er zijn enkele uitzonderingen zoals bv. mycorrhizaschimmels). De gradiënt werd reeds beschreven door Alexander von Humboldt (1769—1859, bekende ontdekkingsreiziger en botanicus) en Charles Darwin (1809—1882).

Hoe universeel ook, over de oorzaak bestaan veel verschillende theorieën. De belangrijkste zijn⁴:

- **Stochastische processen (mid-domain effect)**: bij een random verdeling van een vast aantal soorten in een domein (de aarde) met harde grenzen (de polen) wordt — zonder enig ecologisch of evolutionair proces — automatisch de hoogste diversiteit voorspeld in het midden van het domein (i.e., op de evenaar).
- De **hogere beschikbare hoeveelheid energie, water en landoppervlakte** in de tropen kan leiden tot hogere evolutionaire snelheden en dus het ontstaan geven aan meer soorten. Hogere temperatuur en energie (bv. afkomstig van de zon) kan leiden tot snellere fysiologie, mutaties en levenscycli. Een grotere landoppervlakte verdraagt makkelijker verschillende individuen en verschillende soorten.
- **Stabiliteit**: een snellere speciatie en lagere extinctie in de tropen is mogelijk ten gevolge van hun relatieve stabiliteit en voorspelbaarheid (bv. in termen van klimaat). Klimaatstabiliteit (ook seizoenaliteit) laat persistentie van taxa makkelijker toe, terwijl relatief snelle fluctuaties (denk aan de ijstijden in het Pleistoceen) meestal tot het uitsterven van een aantal soorten leidt (**Fig. 1.15**). De 'evolutionaire tijd'-hypothese veronderstelt dat oudere gemeenschappen meer divers zijn.
- **Biotische interacties** (interacties tussen soorten zoals competitie, predatie, parasitisme, symbiose) veranderen ook met de breedtegraad. Deze hypothese veronderstelt dat een toegenomen competitie- en/of predatiegraad een grotere soortenrijkdom in de tropen tot gevolg kan hebben omdat bv. competitie resulteert in meer soorten per eenheid habitatoppervlakte, of predatie kleinere prooipopulaties tot gevolg kan hebben waardoor meer soorten prooi kunnen coexisteren.
- **De regel van Rapoport**, ten slotte, stelt dat de grootte van het **verspreidingsgebied** van soorten recht evenredig is met de (gemiddelde) breedtegraad

⁴Het debat over het relatief belang van deze (vaak gecorreleerde) factoren en hun interacties is echter nog volop aan de gang.

(latitude) waarop ze voorkomen. Met andere woorden, de grootte van het verspreidingsgebied van tropische plantensoorten is gemiddeld kleiner dan die van planten die nabij de polen voorkomen. Denk aan het gigantische verspreidingsgebied van de jeneverbess (*Juniperus communis*) en fijnspar (*Picea abies*) versus de vele endemische plantensoorten in de tropen (**Fig. 1.13**). Omdat de seizoenschommelingen dicht bij de polen groter zijn, is het beter voor soorten om een brede klimatologische tolerantie te hebben. Zulke brede toleranties leiden meestal tot een groot verspreidingsgebied. Omgekeerd hebben tropische soorten een nauwere niche en beperkte klimatologische tolerantie. Een andere oorzaak voor dit patroon kan liggen in de ijstijden die ervoor gezorgd kunnen hebben dat soorten met een klein verspreidingsgebied vaker uitstierven dicht bij de polen.



Figuur 1.15: Verspreiding van de gematigde klimaten op aarde in het westen van Noord Amerika, het oosten van Noord Amerika, Europa en oost Azië. De stippellijn geeft de maximale uitbreiding van het Quaternaire continentale landijs. De staafdiagrammen geven het aantal boomgenera (angiospermen en gymnospermen) per regio in het Tertiair (circa 66 tot 2.5 miljoen jaar geleden; zwart) en nu (wit) (bron: Eiserhardt *et al.* 2015).

Welke planten eten we?

De schattingen van het aantal planten dat wereldwijd eetbaar is, en deze van het aantal dat effectief gegeten wordt, lopen nogal uiteen. Volgens de Food and Agriculture Organization van de Verenigde Naties FAO (<http://www.fao.org>) zijn naar schatting 4% van alle planten eetbaar. Gebruik makend van onze eerdere schatting van 450,000 soorten betekent dit dus dat een 18,000-tal soorten eetbaar zouden moeten zijn. Slechts 150 tot 200 soorten worden effectief gegeten (andere bronnen schatten dit aantal boven de duizend soorten).

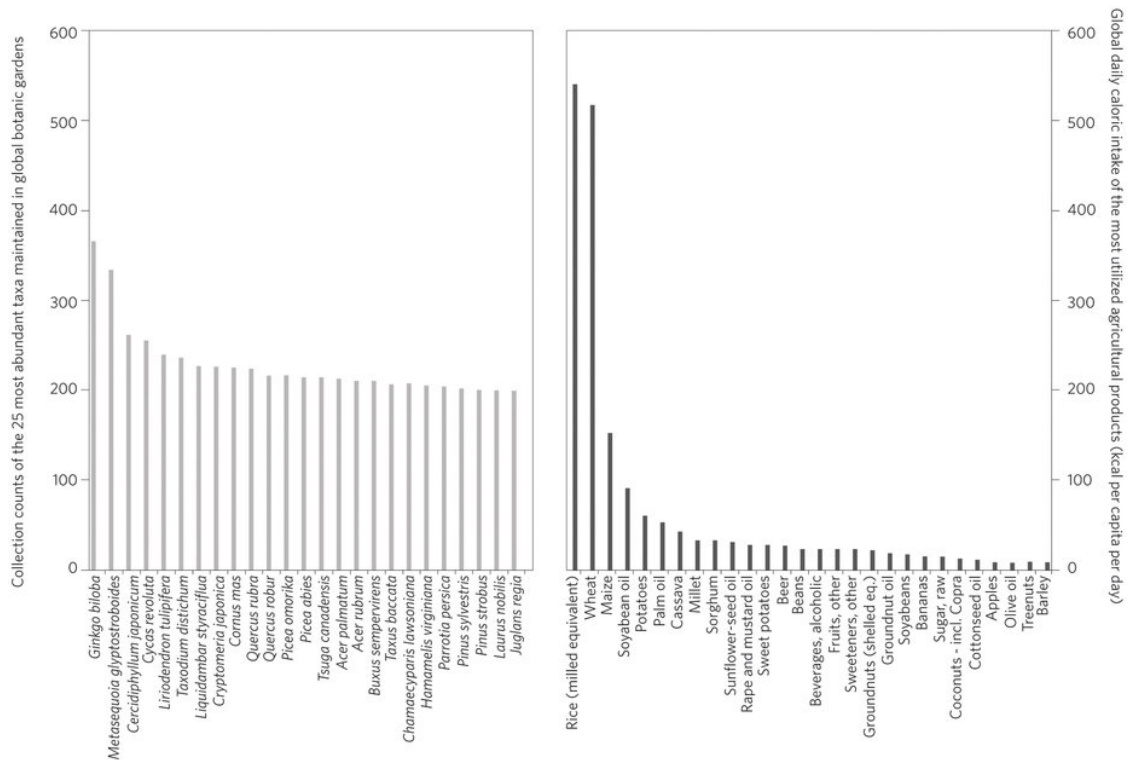
Ongeveer 10,000 jaar geleden begon de mens aan de overstap van het verzamelen van voedsel 'in het wild' naar de landbouw en het systematisch aanplanten van gewenste plantensoorten. De planten kregen daarbij water en voedingsstoffen (bv. via mest), vijanden werden op afstand gehouden (bv. wilde grazers) en onkruiden en ziekte werden bestreden (bv. door insecten en zieke planten te verwijderen). Bij de oogst selecteerde men de planten die er het beste uitzagen, de grootste oogst gaven, beter verteerbaar waren of de langst bewaarbare vruchten hadden. Men verbeterde ook de teelt door bijvoorbeeld de grond te harken. Door al deze acties samen ontstonden genetische verschuivingen in de populaties van planten. Zo vormen zich eerst aparte rassen en uiteindelijk onderscheidbare soorten. Dit proces heet **domesticatie**. Domesticatie is dus fundamenteel verschillend van natuurlijke evolutie van biodiversiteit.

De planten die we vandaag de dag eten werden ook niet op toevallige plaatsen gedomesticeerd. De Russische botanicus Nikolai **Vavilov** was de eerste die de zogenaamde *centra van plantendomesticatie* beschreef. Zijn theorie was dat de mens planten niet op willekeurige plaatsen op aarde tot goede landbouwgewassen heeft gemaakt, maar dat er specifieke regio's zijn waar de domesticatie startte (**Tabel 1.2**). Het is ook opmerkelijk dat deze soorten fylogenetisch geclusterd zijn binnen vier families: de *Poaceae* (grassen), *Fabaceae* (vlinderbloemigen), *Cucurbitaceae* (komkommerfamilie) en *Amaranthaceae* (Amarantenfamilie). Quasi niets van wat we vandaag de dag in noordwest Europa eten komt oorspronkelijk daarvandaan.

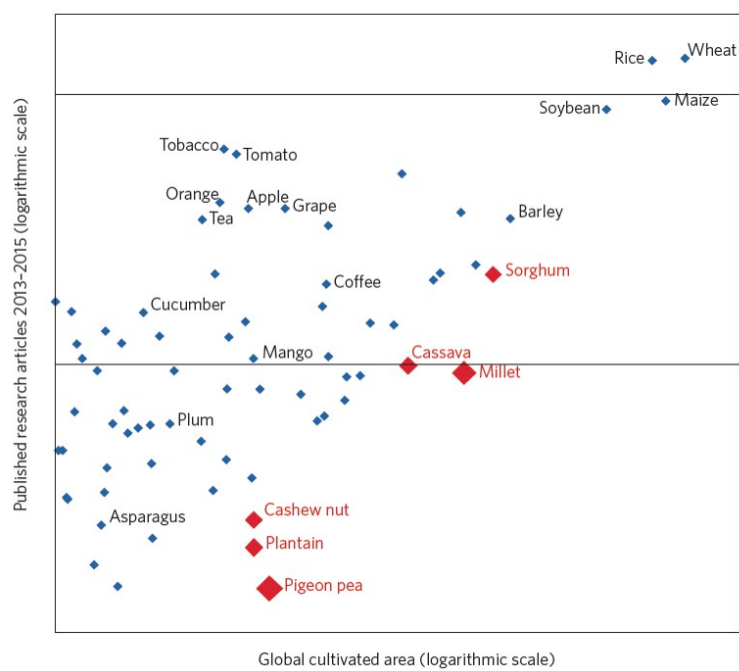
Drie plantensoorten leveren meer dan de helft (circa 60%) van de plantaardige calorieën en de plantaardige eiwitten van de gemiddelde mens op aarde: maïs, rijst en tarwe. Dit zijn niet toevallig drie grassen, lid van de *Poaceae* (**Fig. 1.16** en **Fig. 1.17**). Tarwe (*Triticum* sp.) is zonder twijfel het belangrijkste gewas in onze geschiedenis: het wordt op alle werelddelen gegeten en onder zeer uiteenlopende omstandigheden geteeld (van Canada tot Ethiopië).

Tabel 1.2: De centra van plantendomesticatie van Vavilov en de soorten die daar tot landbouwgewas gedomesticeerd werden (bron: Warren 2015).

Regio	<i>Poaceae</i> (granen)	<i>Fabaceae</i>	<i>Cucurbitaceae</i>	<i>Amaranthaceae</i>
Mexico & Centraal Amerika	Maïs	Boterboon (<i>Phaseolus lunatus</i>), gewone boon (<i>Phaseolus vulgaris</i>), pronkboon (<i>Phaseolus coccineus</i>)	Courgette, pompoen	Quinoa
Zuid-Amerika	Maïs	Boterboon (<i>Phaseolus lunatus</i>), gewone boon (<i>Phaseolus vulgaris</i>), pinda (<i>Arachis hypogaea</i>)	Pompoen	Quinoa
Middellandse Zee & Midden Oosten	Tarwe, gerst, rogge, haver	Erwt, lupine, linzen	Meloen	(Suiker)biet
Afrika	Millet, sorghum	Cowpea (<i>Vigna</i> sp.), locust bean	Watermeloen	Celosia
China	Rijst, millet	Soja	Wintermeloen (<i>Benincasa hispida</i>)	Chinese spinazie (<i>Amaranthus tricolor</i>)
India	Rijst, millet	Kikkererwt	Komkommer	Spinazie



Figuur 1.16: Belangrijkste plantensoorten op aarde gebaseerd op (links) hoe vaak ze geteeld worden in botanische tuinen (in aantal botanische tuinen die dat taxon in hun bezit hebben) en (rechts) hun gebruik voor de menselijke consumptie (in dagelijkse calorische inname van landbouwproducten per capita). Deze 25 producten vertegenwoordigen 60% van de gemiddelde dagelijkse calorische opname van mensen wereldwijd. Merk op dat er helemaal géén overlap is tussen beide groepen (bron: Miller *et al.* 2015).



Figuur 1.17: Het aantal onderzoeksartikels in relatie tot de wereldwijde teeltoppervlakte van enkele gewassen. De teeltoppervlakte van tarwe, maïs en rijst bedraagt respectievelijk 219, 185 en 165 miljoen ha (bron: Surridge *et al.* 2015).

1.6.2 Nomenclatuur

Nomenclatuur of naamgeving zorgt ervoor dat iedere soort (of species) een unieke, internationaal bruikbare en herkenbare naam krijgt. Het was de Zweedse botanicus Linnaeus (Carl von Linné) die het binaire ('tweedelig') naamsysteem introduceerde in zijn basiswerk *Species Plantarum* (1753). De huidige nomenclatuurregels voor plantensoorten zijn vastgelegd in de 'International Code of Botanical Nomenclature' waarbij de jongste versie dateert van 2012 (McNeill *et al.* 2012). Een basisprincipe is dat in principe de oudste geldig gegeven en gepubliceerde naam de wetenschappelijk aanvaarde naam is. De regels voor botanische en zoölogische nomenclatuur zijn gesteund op dezelfde regels, maar toch zijn er enkele belangrijke verschillen:

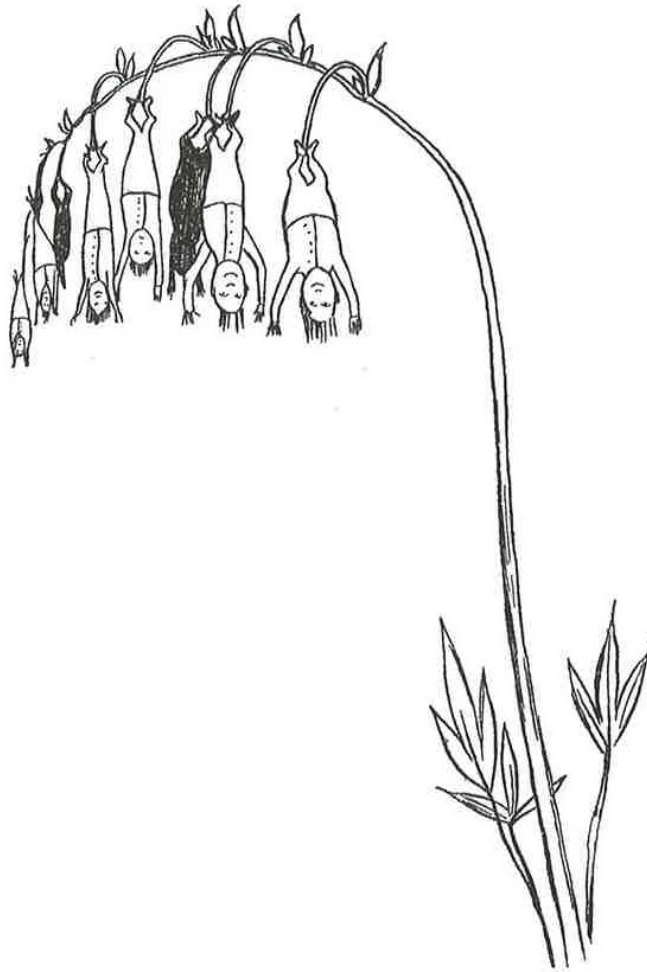
- Familienamen eindigen op *-aceae* bij de botanische nomenclatuur (-*edae* bij de zoölogische nomenclatuur).
- Tautoniemen (zelfde soortnaam en genusnaam zoals bij sommige dieren bv. bij de ree *Capreolus capreolus*) zijn **verboden** in de botanische nomenclatuur.
- Altijd binaire soortnamen bij planten bestaande uit één substantief (genusnaam) en één adjectief (soortepitheton).
- Auteursnaam is verplicht toe te voegen in de botanische nomenclatuur, niet in de zoölogische nomenclatuur (al wordt dit in de praktijk wel vaak weggelaten). De auteursnaam wordt niet cursief geschreven.

Erg belangrijk is het volgende: Familie en geslacht van de wetenschappelijke naam worden steeds met een **hoofdletter** geschreven, de soortbepaling met een **kleine letter**. Verder worden botanisch-wetenschappelijke namen (dus zowel de familie- als de soortnaam) **cursief geschreven**. De auteursnaam staat **niet cursief**. Met andere woorden: *Quercus robur* L. is de zomereik.

Enkele andere voorbeelden (**Fig. 1.18**):

- *Fagus sylvatica* L.
- *Lolium perenne* L.
- *Cirsium arvense* (L.) Scop.
- *Solanum lycopersicum* L.

Het komt voor dat verschillende botanici onafhankelijk van elkaar dezelfde plantensoort onder verschillende benamingen beschrijven. Bij de momenteel correcte naam staat de afkorting van de naam van de auteur die de soort als eerste, maar onder een



Figuur 1.18: *Manypeeplia upsidownia* (bron: Mabey 2016).

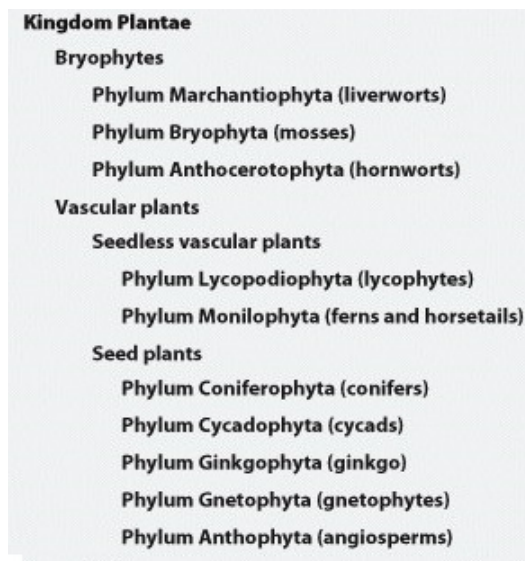
andere naam, beschreven had dan tussen haakjes (zie voorbeeld hierboven bij *Cirsium arvense*). Hierbij kunnen twee soorten van synoniemen ontstaan:

- **Nomenclatorische** synoniemen: verschillende namen voor eenzelfde soort (beschreven op één en hetzelfde type-exemplaar of duplicaten van één typecollectie).
- **Taxonomische** synoniemen: verschillende namen gebaseerd op verschillende stalen en exemplaren van verschillende collecties die door (sommige) botanici als dezelfde soort aanzien worden.

Nederlandstalige namen worden met een kleine letter geschreven, behalve als er een adjectief voor staat dat naar een plaatsnaam verwijst (bv. Spaanse aak, Amerikaanse eik, Gelderse roos, Engels raaigras, Italiaans raaigras, ... maar dus veldesdoorn, zomereik, rietzwenkgras, okkernoot, ...).

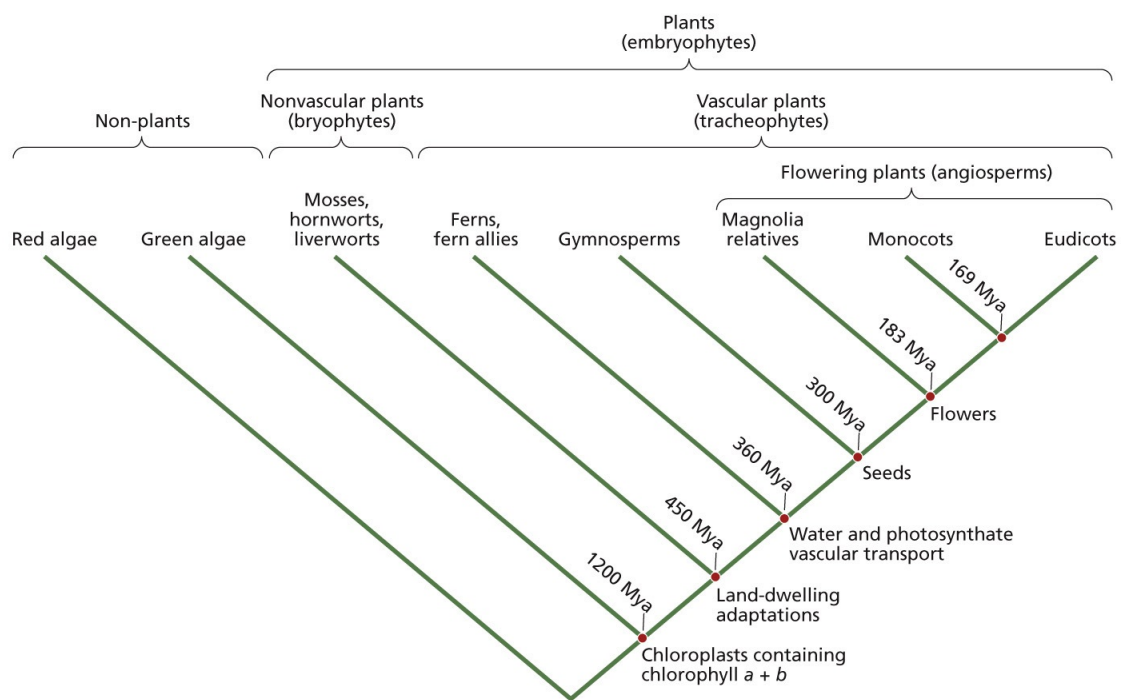
1.6.3 Systematisch overzicht van planten

Binnen de supergroep zonder naam (**Fig. 1.7**) zit het 'oude' rijk van de *Plantae*. **Over deze soorten handelt deze cursus.** Deze *Plantae sensu stricto*, of *Embryophyta* (landplanten), zijn de verzameling van de mosachtigen, de zaadloze vasculaire planten (bv. varens en paardenstaarten; soms verzameld onder de naam *Pteridophyta*) en zaadplanten (*Spermatophyta*). Zij delen volgende karakteristieken (**Fig. 1.10** en **Fig. 1.19**):



Figuur 1.19: Indeling van het rijk van de *Plantae* volgens Raven *et al.* (2013).

- Ze zijn (voornamelijk) terrestrisch (in contrast tot de algen bijvoorbeeld die voornamelijk aquatisch zijn);
- Ze hebben een cuticula;
- Ze hebben een diplobiontische levenscyclus (i.e., haploïd en diploïd gedeelte);
- Ze hebben antheridia (bevat de mannelijke gameten) en archegonia (bevat de vrouwelijke gameten);
- Ze hebben allen een extreem resistent polymeer, sporopollenine, in de wand van de sporen;
- Ze hebben plasmodesmata, plastiden en cellulose in de celwand.



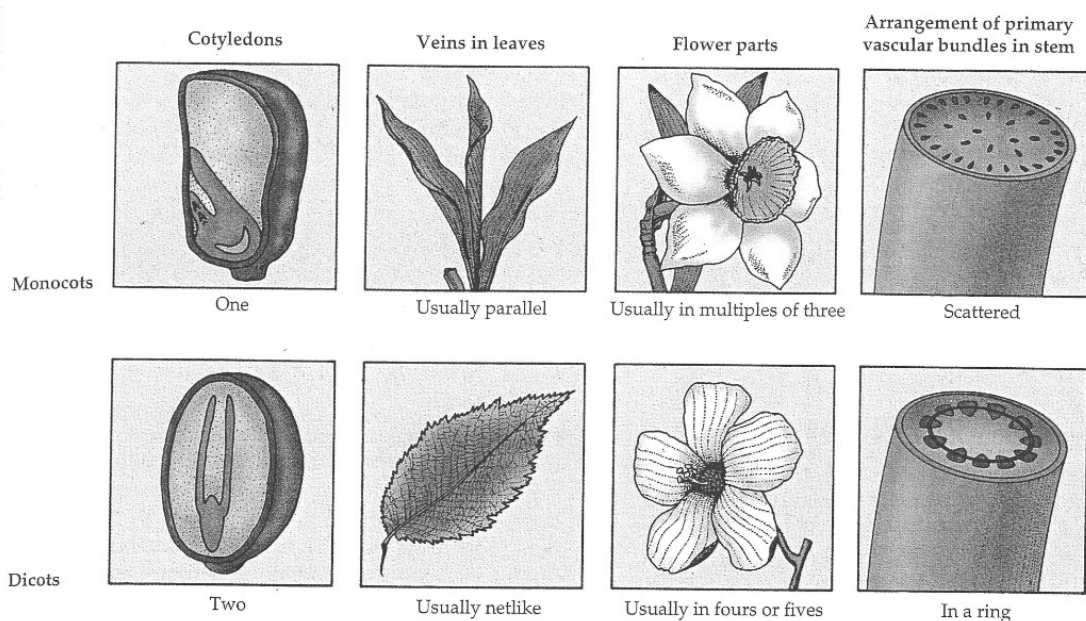
Figuur 1.20: Indeling van het rijk van de *Plantae* volgens Taiz *et al.* (2015). Mya, million years ago.

Binnen de planten zijn voor deze cursus de volgende afdelingen en klassen belangrijk (deze onderverdeling volgt Raven *et al.* 2013; **Fig. 1.19**):

- Afdeling ***Bryophyta*** (echte (blad)mossen): zijn niet uitgerust met echte bladeren en wortels en er ontbreekt een vaatbundelsysteem; ze produceren sporen (cryptogam); het zijn kleine landplanten (zelden hoger dan een paar cm). Er is water nodig voor de verplaatsing van de gameten.
- Afdeling *Marchantiophyta*: levermossen.
- Afdeling *Anthocerotophyta*: hauwmossen.
- Afdeling ***Monilophyta*** (varens en paardenstaarten): vaatcryptogamen; ze bezitten echte bladeren en een wortelstelsel; ze vormen steunweefsel waardoor sommige soorten een 'boomachtige structuur' kunnen vormen. Ze vormen net als de mossen sporen. Water is net als bij de *Bryophyta* nodig om de bevruchting te realiseren.
- Afdeling *Lycopodiophyta*: wolfsklauwen.
- Afdeling ***Coniferophyta***: de *Gymnospermen*. Vanaf deze afdeling vormen planten een zaadstructuur die uit een embryo en reservestoffen is opgebouwd. Zaadstructuren kunnen in dormante toestand overleven. Voor de bevruchting moet het pollen vanuit de meeldraden overgebracht worden (o.a. door wind, insecten) naar de stempel van het vruchtbeginsel. De zygote ontstaat door versmelting van een spermakern met de eicel. Ze kunnen in grote hoeveelheden steunweefsel vormen. Bij de coniferen liggen de zaadknoppen gelokaliseerd op de schubben van kegelachtige structuren (bv. *Pinus*, *Taxus*, *Ginkgo*).
- Afdelingen *Cycadophyta*, *Ginkgophyta* en *Gnetophyta* (behoren ook tot de gymnospermen).
- Afdeling ***Anthophyta***: de *Angiospermen*, bedektzadigen, bloemplanten: de zaadknoppen liggen beschermd in het vruchtbeginsel. Optreden van **dubbele bevruchting**. Hebben meestal triploïd endosperm in het zaad. Kunnen op hun beurt in volgende groepen onderverdeeld worden:
 1. Basale angiospermen: bloemen meestal spiraalsgewijs gerangschikt. Verwante aan *Magnolia* sp. Voorbeelden: *Magnoliaceae*, *Piperaceae*, *Nymphaeaceae*, *Aristolochiaceae*.
 2. Eudicotylen of 'echte' tweezaadlobbigen: kiemplant met meestal twee zaadlobben, het wortelstelsel is meestal opgebouwd uit een hoofdwortel en zijwortels, de bladeren zijn niet parallelnervig (meestal veer- of handnervig), de

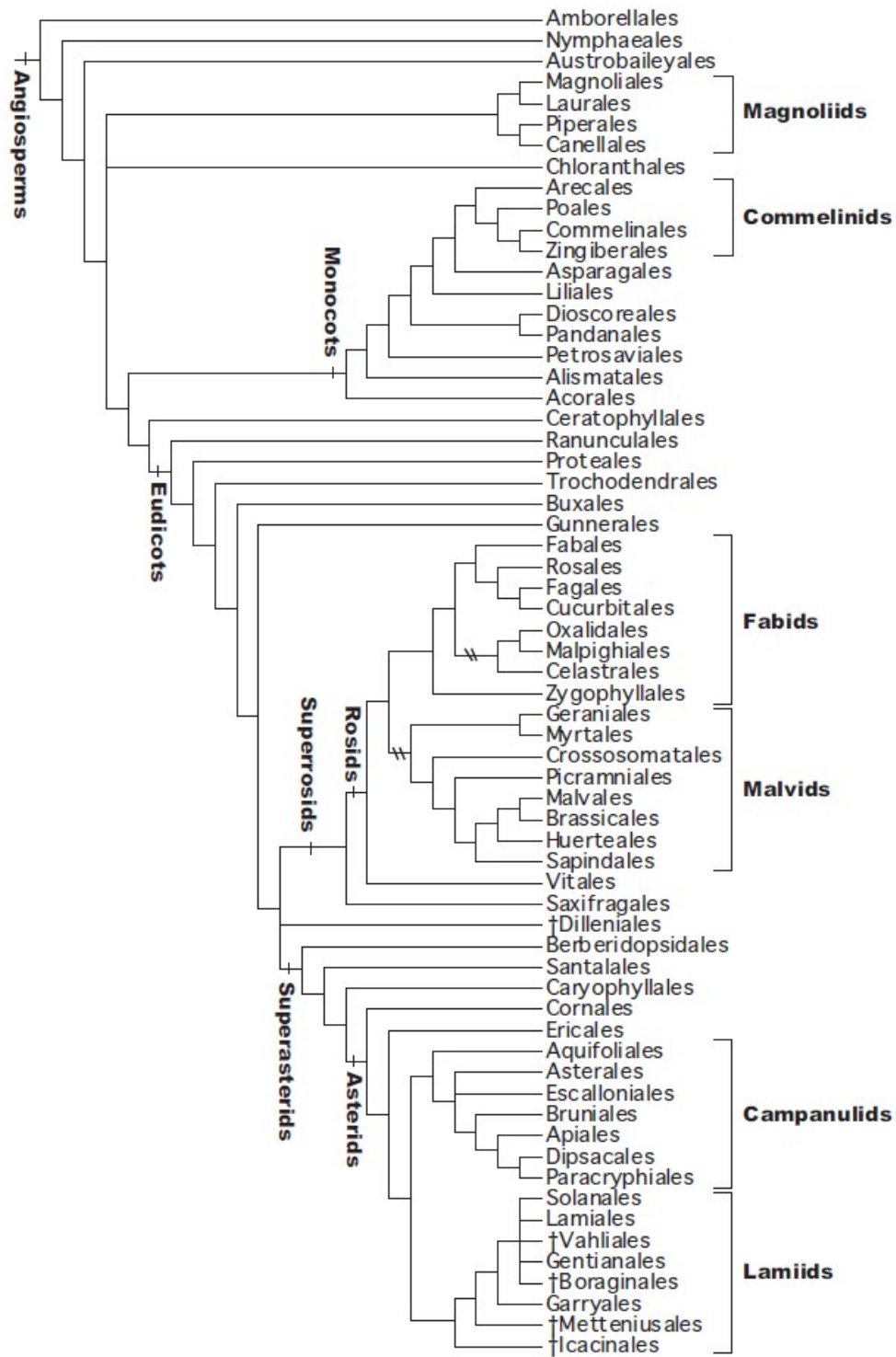
vaatbundels zijn in de stengel ringvormig gerangschikt en de bloemen zijn vaak 2-, 4- of 5-tallig (**Fig. 1.21**). Voorbeelden: *Fagaceae*, *Ranunculaceae*, *Rosaceae*, *Violaceae*, *Lamiaceae*.

3. Monocotylen of eenzaadlobbigen: kiemplant meestal één zaadlob, de bladeren zijn parallelnervig, de vaatbundels liggen verspreid in de stengel, en cortex en merg zijn niet duidelijk afgescheiden, de bloeiwijzen zijn meestal 3-tallig (**Fig. 1.21**). Echte secundaire groei met een vasculair cambium (houtvorming) is zeldzaam bij de monocotylen. Voorbeelden: *Poaceae*, *Orchidaceae*, *Liliaceae*.



Figuur 1.21: Vereenvoudigde weergave van de verschillen tussen de dicotylen en monocotylen (bron: Purves *et al.* 1998).

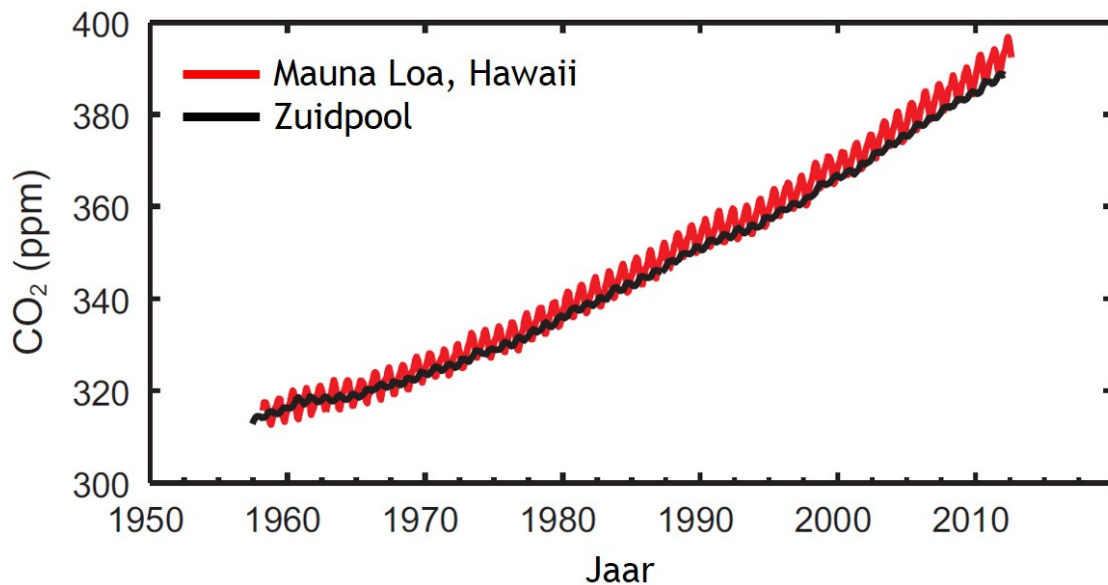
De standaardindeling van de angiospermen gebeurt door een combinatie van moleculaire en morfologisch-anatomische kenmerken door de **Angiosperm Phylogeny Group** (laatste editie: 2016). Hun indeling van de angiospermen staat in **Fig. 1.22**.



Figuur 1.22: Fylogenie van de angiospermen. † betekent dat deze orde nieuw was voor de meest recente classificatie (bron: APG 2016).

1.7 Biodiversiteit en ecosysteemdiensten

Planten spelen een **centrale rol** in onze ecosystemen. Planten zijn cruciaal voor de gasuitwisseling: ze gebruiken CO_2 als grondstof voor de fotosynthese en produceren O_2 . Tevens staan planten aan het begin van de voedselketen en centraal in de koolstof- en mineralencyclus. De invloed van deze processen is zo groot dat dit bijvoorbeeld te zien is in de globale koolstofcyclus: de concentratie van CO_2 in de atmosfeer stijgt elke winter (in de noordelijke hemisfeer) als gevolg van het grootschalige afsterven van plantenmateriaal en optreden van dormantie. Wanneer de zomer terugkeert in de noordelijke hemisfeer dalen de CO_2 -niveaus terug. Op lange termijn is er echter een stijgende trend waarneembaar als gevolg van emissies van broeikasgassen (**Fig. 1.23**).



Figuur 1.23: De CO_2 -concentratie in de atmosfeer gemeten op een vulkaan in Hawaï en op de zuidpool. De invloed van planten is duidelijk waarneembaar (bron: IPCC 2013). Bekijk ook dit filmpje van de NASA op <http://youtu.be/x1SgmFa0r04>.

Planten komen voor in nagenoeg iedere leefomgeving en groeien in diverse associaties met andere planten en organismen. Dit zorgt voor een enorme diversiteit in verschijningsvormen en adaptaties die zowel morfologische als fysiologisch tot uiting kunnen komen. Planten overleven de meest extreme omstandigheden. Bepaalde plantensoorten overleven in aride gebieden met een gemiddelde neerslag van minder dan 200 mm, terwijl berken, wilgen en gymnospermen de vorsttemperaturen binnen de Noordpoolcirkel kunnen trotseren. De *Sequoia sempervirens* haalt aan de westkust van de V.S.

hoogtes van meer dan 100 m (en ze leven meer dan 3000 jaar) terwijl een groot aantal kruidachtige planten slechts enkele cm hoog opgroeien en binnen één groeiseizoen hun levenscyclus voltooien. Er bestaan exemplaren van de olijfboom (*Olea europaea*) die meer dan 2000 jaar oud zijn (wat dus zou kunnen betekenen dat Jezus nog olijven van diezelfde boom heeft geplukt). Planten kunnen kruid- of houtachtig zijn, éénjarig of doorlevend zijn, autotroof of parasitair zijn, in de bodem verankerd zitten, epifytisch groeien op andere planten of drijvend op of in het water leven, ...

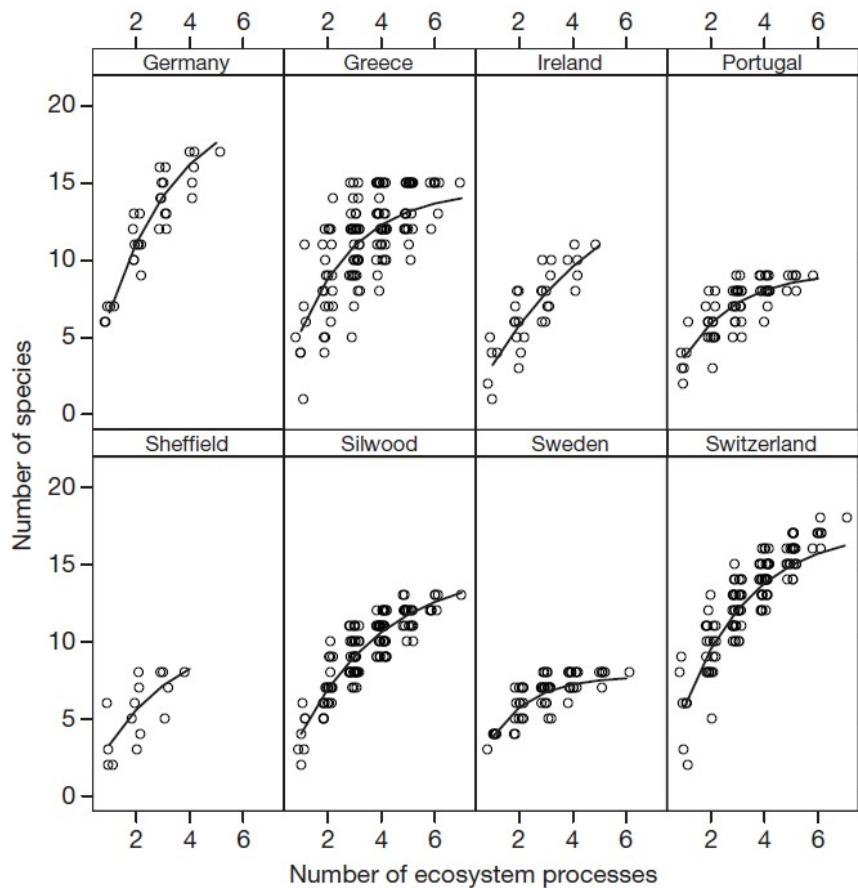
Bij tal van plantensoorten zijn over een termijn van duizenden jaren mutanten geselecteerd door de specifieke groeiomstandigheden. Deze mutanten overleefden beter onder de heersende groeivoorwaarden zodat ze op termijn de ganse soort gingen uitmaken. Vaak gingen deze mutaties gepaard met duidelijke morfologische veranderingen van plantenorganen waardoor zelfs plantendelen hun oorspronkelijke functie verloren en de oorspronkelijke structuren nog nauwelijks herkenbaar zijn (bv. bladeren die de wortelfunctie overnemen). Dergelijke wijzigingen noemt men **metamorfofen**. Dergelijke metamorfofen kunnen helpen de planten ongunstige periodes te overbruggen (bv. extra reserves in knollen of bollen), zijn een extra vermeerderingstroef (bv. aardappelknollen of rhizomen van kweek), helpen de plant een lange periode zonder neerslag te overleven, geven de plant extra steun, etc.

Door de steeds groter worden impact van de **menselijke activiteiten** op het milieu komt de diversiteit binnen de planten onder druk te staan. Doordat waardevolle ecosystemen vaak moeten wijken voor leefruimte, industriële en landbouwactiviteiten verdwijnen plantensoorten en hun ecosystemen. Klimaatverandering, verontreiniging van grond en lucht door menselijke activiteiten (bv. meststoffen en pesticiden afkomstig uit de landbouw, zwavelverbindingen en zure regen afkomstig van de industrie en het verkeer) veranderen de groeiomstandigheden en hebben meestal een verarming van de biodiversiteit tot gevolg. Relatief zeldzame plantensoorten verdwijnen doordat de voor hen specifieke groeivoorwaarden veranderen; introductie van vreemde soorten, overexploitatie van natuurlijke hulpbronnen, verzuring en vermesting en klimaatverandering zet de inheemse flora en fauna onder druk. Nochtans is het behoud van de botanische diversiteit van levensbelang: veel levensvormen op de aarde zijn afhankelijk van elkaar. Daarin speelt variatie een belangrijke rol. **Om dit moment zijn 21 % van alle plantensoorten wereldwijd bedreigd.**

Biodiversiteitsbehoud is behalve voor ethische en esthetische, ook nodig omwille van **praktische redenen**. Het zorgt niet alleen voor schoon water, vruchtbare grond en een stabiel klimaat, maar levert ook voedsel en grondstoffen voor huisvesting, kleding, brandstof en medicijnen. De ontwikkeling van de menselijke cultuur is ingrijpend

beïnvloed door planten als bron voor voedsel, kledij, energie, geneesmiddelen, kleurstoffen, bouwstoffen, etc. Deze natuurlijke hulpbronnen verschaffen bestaanszekerheid en vormen de basis voor onze welvaart. Biodiversiteit draagt bij aan de kwaliteit van leven en het welzijn van mensen. De diensten die ecosystemen ons leveren kunnen onderverdeeld worden in **ondersteunende diensten** (bv. nutriëntenkringlopen, bodemvorming, primaire productie), **bevoorradende diensten** (voedsel, water, hout, vezels, brandstof), **regulerende diensten** (klimaatregulatie, overstromingsregulatie, waterzuivering, pestregulatie) en **culturele diensten** (esthetiek, educatie, recreatie, bezinning). Recent werd de waarde van één van die diensten — het wegvangen van fijn stof door bossen — in Vlaanderen berekend. Bossen kunnen ons helpen om fijn stof uit te lucht te filteren. Na afzetting op planten (voornamelijk op bladeren) kan het fijn stof door de wind terug in de lucht gebracht worden of door regenval van het blad afgespoeld worden. We kunnen dus pas echt van een verwijdering spreken indien het fijn stof met de regen mee de bodem bereikt. Een grovedennenbos verwijdert zo jaarlijks ongeveer 7.4 kg fijn stof per hectare, wat per ha bos leidt tot een besparing van *ca.* 1100 € per jaar aan gezondheidskosten.

De relatie tussen biodiversiteit en **ecosysteemdiensten** is een *hot topic* in de wetenschappelijke literatuur en de maatschappij. Meestal worden positieve relaties gevonden tussen het aantal soorten in een plot, bos of landschap, en het aantal ecosysteemdiensten die vervolgens geleverd worden (**Fig. 1.24**). Deze relaties zijn echter sterk afhankelijk van het ecosysteem (bv. bos vs. grasland), het schaalniveau, de taxonomische groepen en de ecosysteemdiensten die beschouwd worden.



Figuur 1.24: Positieve relaties tussen een aantal ecosysteemprocessen en het aantal soorten die één of meerdere aspecten van ecosysteemfunctioneren beïnvloeden in graslanden in acht Europese regio's. De punten tonen het aantal soorten dat nodig zijn om alle combinaties van ecosysteemprocessen door te laten gaan. De ecosysteemprocessen die bestudeerd werden waren de productie van bovengrondse en ondergrondse biomassa, stikstofopname door de vegetatie, stikstofmineralisatie, de hoeveelheid licht op de grond en de decompositie (ontbinding) van lignine en cellulose (bron: Hector & Bagchi 2007).

1.8 Test jezelf

Aan het einde van elk hoofdstuk worden een aantal **voorbeeldvragen** vermeld. Dit zijn voorbeeldvragen. Sommige zijn representatief voor mogelijke examenvragen, maar andere zeker ook niet. Deze zijn enkel gegeven als voorbeeld om jezelf te oefenen bij het studeren.

- Wat zijn de belangrijkste verschillen tussen planten enerzijds en dieren en schimmels anderzijds?
- Hoe worden de landplanten ingedeeld tot op fylumniveau (volgens Raven *et al.* 2013)?
- Wat zijn de belangrijkste verschillen tussen de botanische en zoölogische nomenclatuur?
- Tot welk fylum behoort de den? En rijst?
- Wat zijn de meest gebruikte technieken in de classificatie van plantensoorten?
- Waarom komen er meer plantensoorten voor in Ecuador dan in het Verenigd Koninkrijk, ook al hebben beide landen ongeveer dezelfde landoppervlakte?
- Waarom is biodiversiteit belangrijk?
- Tot slot een oefening (**Tabel 1.3**).

Tabel 1.3: Zijn volgende plantensoorten een conifeer, dictotyl of monocotyl, en tot welke familie behoren ze? Zoek tevens hun wetenschappelijke naam op.

Ananas	Banaan	Appel	Sinaasappel	Druif
Dadel	Kokosnoot	Meloen	Pompoen	Courgette
Tomaat	Vijg	Aardbei	Komkommer	Tarwe
Maïs	Rijst	Haver	Zonnebloem	Koolzaad
Aardappel	Suikerbiet	Suikerriet	Krokus	Narcis
Lelie	Aronskelk	Begonia	Roos	Azalea
Tulp	Boshyacint	Iris	Bosanemoon	Lavendel
Rozemarijn	Bloemkool	Prei	Wortel	Erwt
Sojaboon	Spinazie	Ui	Look	Knolselder
Eik	Linde	Beuk	Populier	Esdoorn
Brandnetel	Wilgeroosje	Vogelmuur	Gele dovenetel	Witte klaver
Engels raaigras	Fijnspar	Lork	Kropaar	Braam
Butternutpompoen	Aubergine	Sierpompoen	Paprika	Hortensia

1.9 Bronnen

- APG (2016) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society* **181**:1.
- Bar-On *et al.* (2018) The biomass distribution on Earth. *PNAS* **115**:6506.
- Bar-On & Milo (2019) The global mass and average rate of rubisco. *PNAS* **116**:4738
- Eggelte *et al.* (2015) *Veldgids Nederlandse Flora*. KNNV Uitgeverij, Zeist.
- Eiserhardt *et al.* (2015) Climate-driven extinctions shape the phylogenetic structure of temperate tree floras. *Ecology Letters* **18**:263.
- Fresco (2012) *Hamburgers in het paradijs: voedsel in tijden van schaarste en overvloed*. Prometheus, Amsterdam.
- IPCC (2013) *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hector & Bagchi (2007) Biodiversity and ecosystem multifunctionality. *Nature* **448**:188.
- Hug *et al.* (2016) A new view of the tree of life. *Nature Microbiology* **1**:16048.
- Joppa *et al.* (2011) How many species of flowering plants are there? *Proceedings of the Royal Society B* **278**:554.
- Judd *et al.* (2016) *Plant Systematics: A Phylogenetic Approach*. Sinauer Associates.
- Mabey (2016) *The cabaret of plants: forty thousand years of plant life and the human imagination*. W.W. Norton & Company, New York.
- Marcussen *et al.* (2014) Ancient hybridizations among the ancestral genomes of bread wheat. *Science* **345**:1250092.
- McNeill *et al.* (2012) *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants*. Melbourne Code.

-
- Miller *et al.* (2015) Expanding the role of botanical gardens in the future of food. *Nature Plants* **1**:15078.
 - Mora *et al.* (2011) How Many Species Are There on Earth and in the Ocean? *PLoS Biology* **9**:e1001127.
 - Pimm *et al.* (2014) The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. *Science* **344**:1246752.
 - Purves *et al.* (1998) *Life. The Science of Biology*. Fifth edition. Sinauer Associates, Inc. & W.H. Freeman and Company.
 - Raven, Evert & Eichhorn (2013) *Biology of Plants*. W.H. Freeman, New York.
 - RBG Kew (2016) *State of the World's Plants*. Royal Botanic Gardens, Kew, UK.
 - Rubinstein *et al.* (2010) Early Middle Ordovician evidence for land plants in Argentina (eastern Gondwana). *New Phytologist* **188**:365.
 - Schaubroeck (2014) *Including man-nature relationships in environmental sustainability assessment of forest-based production systems*. PhD thesis, Ghent University, Ghent.
 - Surridge *et al.* (2015) Neglected tropical crops? *Nature Plants* **1**:15204.
 - Taiz *et al.* (2015) *Plant Physiology and Development*. Sinauer Associates Inc., Sunderland.
 - Warren (2015) *The Nature of Crops: How We Came to Eat the Plants We Do*. CABI. Wallingford, UK.
 - Wellman *et al.* (2003) Fragments of the earliest land plants. *Nature* **425**:282.
 - Willig *et al.* (2003) Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **34**:273.
 - Wilson *et al.* (2012) Plant species richness: the world records. *Journal of Vegetation Science* **23**:796.

2

De plantencel

2.1 Algemene beschrijving van de plantencel

Er zijn twee fundamenteel verschillende groepen van organismen: **prokaryoten** en **eukaryoten** (zie ook vorig hoofdstuk). De moderne prokaryoten bevatten de Archaea en de bacteriën. Prokaryotische cellen verschillen voornamelijk van eukaryotische doordat ze geen kern hebben: hun DNA is dus niet omringd door een membraan. Hun DNA heeft de vorm van een grote, cirkelvormige molecule en is gelokaliseerd in de zogenaamde regio **nucleoïde**. Prokaryoten hebben ook geen gespecialiseerde membraangebonden structuren (**organellen**). In de eukaryoten zijn de chromosomen omringd door een dubbele membraan (kernmembraan). Het DNA is lineair en gebonden aan speciale eiwitten (**histonen**). Voor de belangrijkste **verschillen** tussen eukaryoten en prokaryoten, zie **Fig. 2.1**.

Plantencellen bevatten zoals elke eukaryotische cel een **nucleus** en **cytoplasma met organellen**. Het cytoplasma zonder organellen heet **cytosol**. Alle levende onderdelen van een cel samen vormen het **protoplasma**. Het protoplasma van één cel is de **protoplast**. De **apoplast** is het continuüm van celwanden en intercellulaire (met lucht gevulde) ruimten in plantenweefsels. Alles zit verpakt in een celmembraan: de grenslaag. Rond elke cel zit bovendien een **celwand** met als voornaamste component cellulose. Volwassen plantencellen hebben (in tegenstelling tot dierlijke en fungale cellen) enkele duidelijk afwijkende kenmerken. Ze bezitten immers **plastiden**, specifieke **microbodies** en een duidelijke centrale **vacuole**. Ook is de samenstelling van de celwand in vergelijking met bv. de celwand van schimmels duidelijk

verschillend. Enkel op deze afwijkende aspecten wordt in dit hoofdstuk dieper ingegaan.

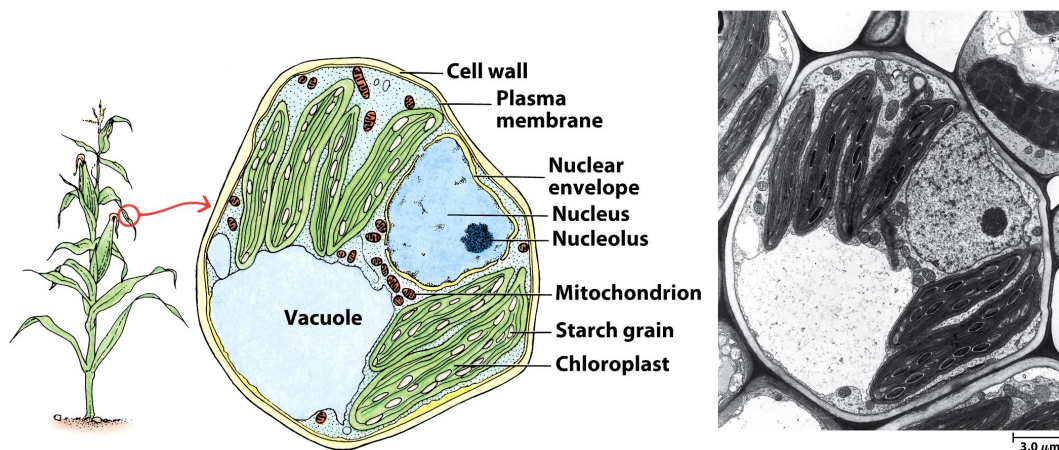
Een plantencel bevat algemeen volgende organellen (**Fig. 2.2**, **Fig. 2.3**, **Fig. 2.4** en **Fig. 2.5**):

- Plasmamembraan
- Nucleus
- Ribosomen
- Endoplasmatisch reticulum
- Golgi apparaat
- Plastiden
- Mitochondriën
- Microbodies
- Vacuole
- Celwand
- Cytoskelet

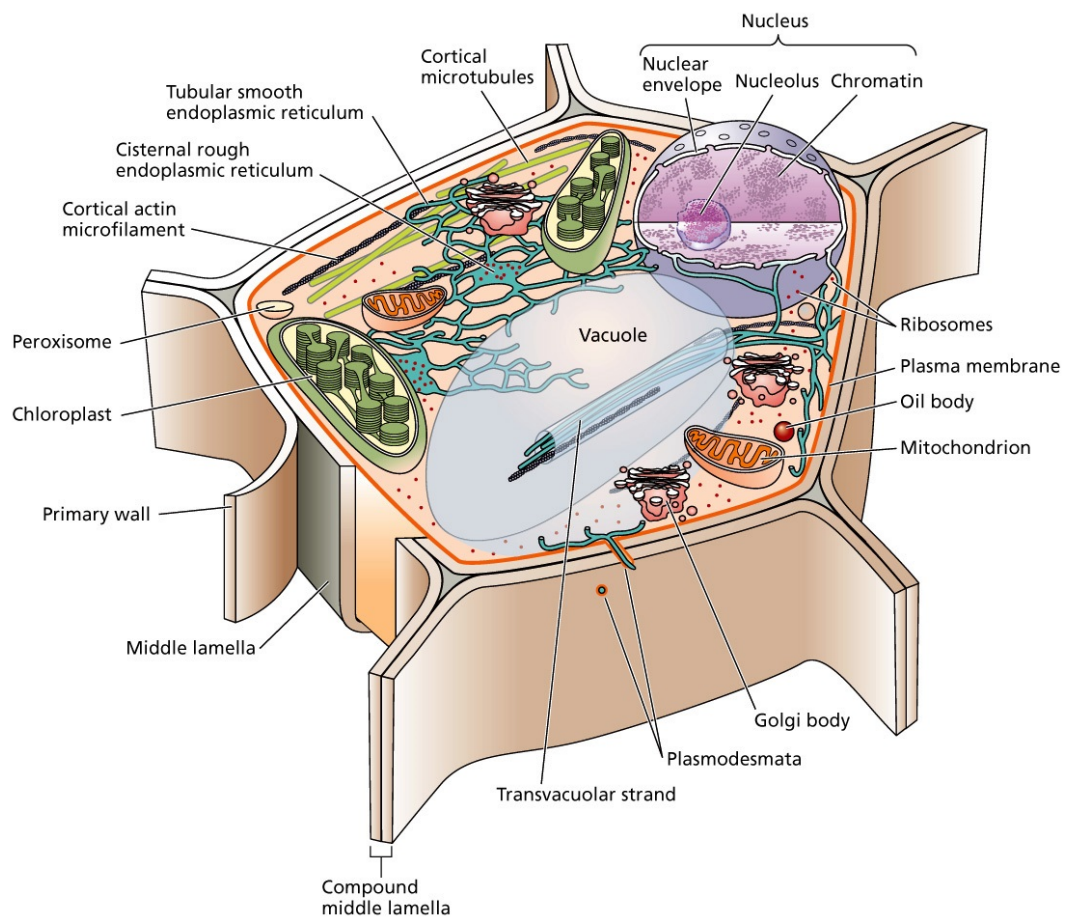
We gaan hier enkel dieper in op de plastiden, vacuole en celwand. Voor de andere organellen wordt verwezen naar de cursus Cellulaire en moleculaire biologie.

	Prokaryotic cells	Eukaryotic cells
Cell size (length)	Generally 1–10 micrometers	Generally 5–100 micrometers (animals at low end, plants at high end, of that range); many much longer than 100 micrometers
Nuclear envelope	Absent	Present
DNA	Circular, in nucleoid	Linear, in nucleus
Organelles (e.g., mitochondria and chloroplasts)	Absent	Present
Cytoskeleton (microtubules and actin filaments)	Absent	Present

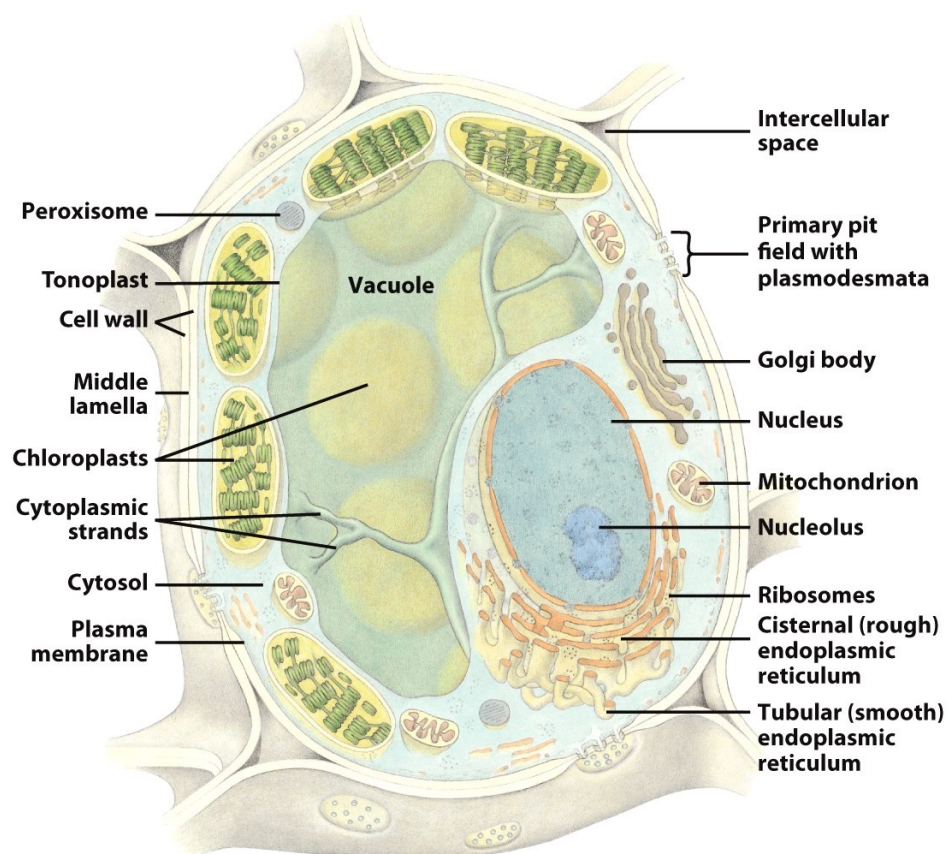
Figuur 2.1: Vergelijking van enkele belangrijke kenmerken van de prokaryoten en eukaryoten (bron: Raven *et al.* 2013).



Figuur 2.2: Een voorbeeld van een cel uit een maïsblad (*Zea mays*) (links een schema, rechts een elektronenmicroscopisch beeld). Let op de vele chloroplasten en mitochondria (bron: Raven *et al.* 2013).



Figuur 2.3: Schematische voorstelling van een plantencel (bron: Taiz *et al.* 2015).



Figuur 2.4: Schematische voorstelling van een plantencel met chloroplasten (bron: Raven *et al.* 2013).

Cell wall	Middle lamella Primary wall Secondary wall Plasmodesmata	
Protoplast	Nucleus	Nuclear envelope Nucleoplasm Chromatin Nucleolus
	Cytoplasm	Plasma membrane (outer boundary of cytoplasm) Cytosol Organelles surrounded by two membranes: Plastids Mitochondria Organelles surrounded by one membrane: Peroxisomes Vacuoles, surrounded by tonoplast Endomembrane system (major components):* Endoplasmic reticulum Golgi apparatus Vesicles Cytoskeleton Microtubules Actin filaments Ribosomes Oil bodies
<p>* The endomembrane system also includes the plasma membrane, the nuclear envelope, the tonoplast, and all other internal membranes, with the exception of mitochondrial, plastid, and peroxisomal membranes.</p>		

Figuur 2.5: Een 'inventaris' van de plantencel (bron: Raven *et al.* 2013).

2.2 Plastiden

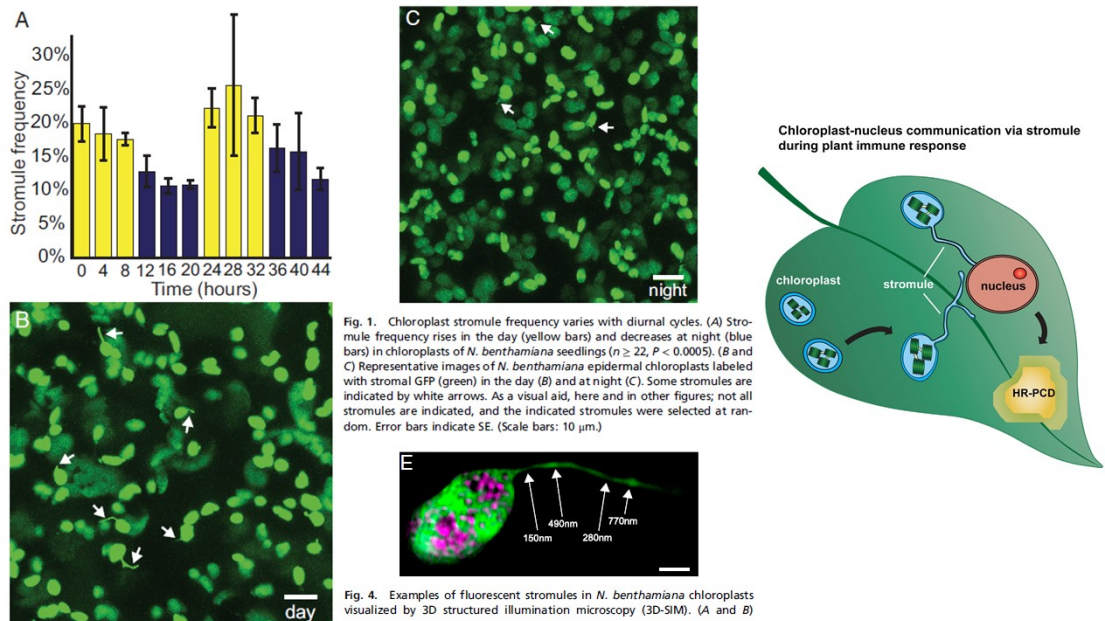
Plastiden zijn ovale organellen die diverse functies kunnen vervullen. Ze zijn omgeven door een **dubbel membraan**. Ze worden enkel in planten- en algencellen teruggevonden. Plastiden kunnen variëren in vorm, afmetingen, inhoud en functie. Ze staan in voor de fotosynthese, stockeren diverse verbindingen (bv. zetmeel) en maken sleutelmoleculen aan die een rol spelen in de celarchitectuur en -fysiologie.

Plastiden zijn **semi-autonome organellen** met **eigen DNA** (chloroplast DNA, afgekort tot cpDNA of ctDNA) en **ribosomen**. Dit is het gevolg van het feit dat plastiden afstammen van bacteriën die op een bepaald moment gedurende de evolutie van planten de cel zijn binnengedrongen en daar verder leven in symbiose met de plant (**endosymbiontentheorie**). Fotoynthese via chlorofyl is immers ontstaan binnen de Bacteria. Er bestaan zes fyta binnen de Bacteria die aan fotosynthese kunnen doen, maar slechts één fyllum – de Cyanobacteria – doet aan fotosynthese met productie van zuurstof (zoals planten). De andere bacteriën die aan fotosynthese doen, doen dit via een andere vorm zonder productie van O₂. Er bestaan **zelfs dieren die 'fotosynthetiseren'**: de 'Sacoglossa' zeeslakken (fyllum Mollusca, klasse Gastropoda) zoals bijvoorbeeld de soort *Elysia chlorotica* sekwestreert de chloroplasten uit de algen die ze eet waardoor de slak maar liefst een jaar kan overleven zonder extern voedsel. Dit fenomeen heet **kleptoplastie**.

Plastiden bevatten circa 300 eiwitten waarvan er twee derden dienen geïmporteerd te worden vanuit het cytosol. Plastiden zijn in staat zichzelf te repliceren. Het aantal plastiden in een cel varieert van 20 tot 50 en iedere plastide bezit 10 tot 200 kopieën van het ctDNA. Het ctDNA kan zelfstandig verdubbelen en de verdubbeling is niet gelinkt aan de deling van het organel. Het genoom van een plastide bestaat uit tenminste 50 dubbelstrengige en cirkelvormige DNA-eenheden.

Plastiden zijn in staat tubulaire extensies te vormen: **stromules** (**Fig. 2.6**). Deze extensies hebben een diameter tussen de 0.35 en 0.85 μm en een lengte tot 220 μm . De stromules associëren zich via actine-elementen met het microskelet van de cel en met andere organellen zoals de **mitochondria** of met de **kern** voor bepaalde fysiologische processen waarbij beide organellen intens moeten samenwerken (bv. fotorespiratie of immuunrespons). Ze beginnen zich tevens te vormen na inductie van stress. De stromules zorgen ook voor verbindingen tussen de plastiden waardoor er een mogelijkheid bestaat voor uitwisseling van genetisch materiaal.

Alle plastiden ontstaan uit **proplastiden**. Proplastiden zijn reeds aanwezig in de jonge meristematische zones van planten. In meristematische cellen van Angiospermen worden tot 20 proplastiden per cel geteld. Proplastiden bezitten geen vaste vorm (ze zijn meestal wel sferisch tot ovaal) en afmetingen, maar zijn al wel omringd door een **dubbele membraan**.



Figuur 2.6: Stromules in de chloroplasten van *Nicotiana benthamiana* (bronnen: Brunkard *et al.* 2015 en Caplan *et al.* 2015).

Het stroma van proplastiden is vrij homogeen en vertoont een fijne granulaire structuur. De proplastiden bevatten minder ribosomen dan volwassen plastiden, één of een beperkt aantal DNA structuren zijn aanwezig en de binnenste membraan is slechts zwak ontwikkeld. Enkel een beperkt aantal platte lamellen zijn reeds gevormd. Soms wordt de aanwezigheid van fytoferritine vastgesteld. Dit is een stockagevorm van ijzer die enkel in de proplastiden voorkomt (meestal in deze die later differentiëren tot stockageorganellen). Bij de celdifferentiatie evolueren de proplastiden naar een bepaald plastidentype.

Plastiden bezitten een opmerkelijke flexibiliteit waardoor ze gemakkelijk **differentiëren, dedifferentiëren en redifferentiëren**. Zo kunnen de verschillende plastidentypes omgezet worden in elkaar (bv. chloroplast naar chromoplast, amyloplast naar chloroplast, etc.) Deze transformaties gaan gepaard met wijzigingen in de interne membraanstructuur. Er is weinig geweten over welke factoren aan de basis liggen van deze wijzigingen. Wel weet men dat op het ogenblik van transformatie verschillende nieuwe eiwitten worden geïmporteerd waaronder diverse proteinasen (afbraak van eiwitten).

Plastiden zijn betrokken in belangrijke synthese- en metabolische processen; niet alleen in verbindingen die we nadien terug vinden in de plastiden (bv. chlorofyl, carotenoiden, etc.) maar ook verbindingen die algemeen een rol spelen in het cellulair metabolisme (bv. purinen, pyrimidinen, vetzuren). Vetzuren ontstaan in planten enkel in plastiden terwijl de reductie van nitraat en sulfaat ook plaats vindt in plastiden.

De plastiden kunnen op basis van kleur onderverdeeld worden in twee groepen: de kleurloze **leucoplasten** en **amyloplasten** en de pigment bevattende **chromoplasten** en **chloroplasten**.

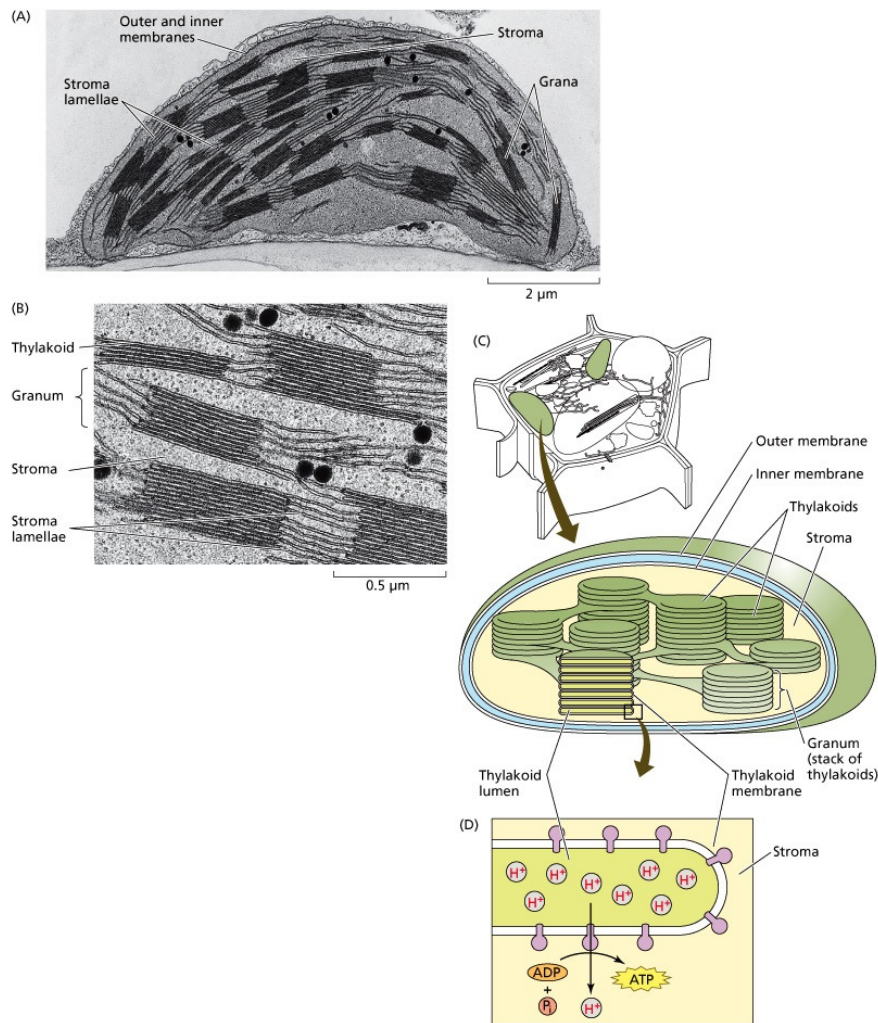
2.2.1 Chloroplasten

Chloroplasten zijn bij de **fotosynthese** betrokken. Chloroplasten zijn meestal ellipsvormig in hogere planten (lengte: 3 – 6 μm ; diameter: 1 μm ; **Fig. 2.7** en **Fig. 2.8**). Bij wieren komt echter een grote verscheidenheid in vorm voor (plaatvormig, bandvormig, netvormig, gegroefd, ...). Het aantal chloroplasten verschilt van celtype tot celtype. Chloroplasten zitten enkel in groene plantendelen. In palissade-mesofylcellen van de castorboon (*Ricinus communis*) vinden we gemiddeld 36 chloroplasten per cel terug; in het sponsparenchym van dezelfde soort slechts 20 per cel (typisch ligt dit getal tussen 40 — 50 in mesofylcellen). Gemiddeld komen er circa 500,000 chloroplasten per mm^2 voor in het fotosynthetisch actief weefsel van de castorboon.

Licht is de basisvoorwaarde voor het volledig tot ontwikkeling komen van de inwendige structuur van de chloroplast. Zaden kiemen doorgaans in de bodem (waar het duister is) en de chloroplasten ontwikkelen pas als de kiemplant licht ervaart. Wanneer de ontwikkeling van proplastiden tot chloroplasten door lichtgebrek of een te laag lichtniveau wordt onderbroken ontstaan **etioplasten**. Etioplasten zijn niet te beschouwen als een intermediair stadium maar een afwijkende structuur die we aantreffen in witte, geelachtige of lichtgroen gekleurde bladeren. Etioplasten bevatten geen **chlorofyl** maar zijn wel rijk aan een geel pigment, chlorofyl-precursoren (**protochlorofylliden**). De binnenste membraan is slechts zwak ontwikkeld. Etioplasten stockeren membraanlipiden onder de vorm van kristalijne membraanachtige tubulaire structuren, de prolamellaire bodies. De prolamellaire structuren bevatten niet alleen tot 70 % membraanlipiden maar ook membraaneiwwitten. Wanneer etioplasten belicht worden ontwikkelen ze zich tot chloroplasten (kan binnen enkele minuten). Licht geeft aanleiding tot de synthese van chlorofyl uit protochlorofylliden; uit de opgeslagen membraanlipiden ontwikkelen zich de typische fotosynthetisch actieve thylacoïde membraansystemen.

Er is **licht** nodig om chloroplasten te laten (blijven) functioneren. Tijdens lange perioden van duisternis kunnen chloroplasten weer etioplasten worden. Chloroplasten kunnen zich ook omvormen tot chromoplasten: dit is wat er gebeurt in de bladeren van loofbomen tijdens de herfst met als gevolg de typische herfstkleuren en dit is ook wat er gebeurt als fruit op vruchtbomen rijpt. Ook het omgekeerde is mogelijk: in sommige wortels worden amyloplasten chloroplasten als ze aan licht blootstaan.

De **buitenste membraan** van chloroplasten is vlak en is voorzien van niet-specifieke 'pore' eiwwitten die transport mogelijk maken van watermoleculen, ionen en metabolieten tot in de intermembraanruimte. Tevens hebben elektronenmicroscopische studies duidelijk gemaakt

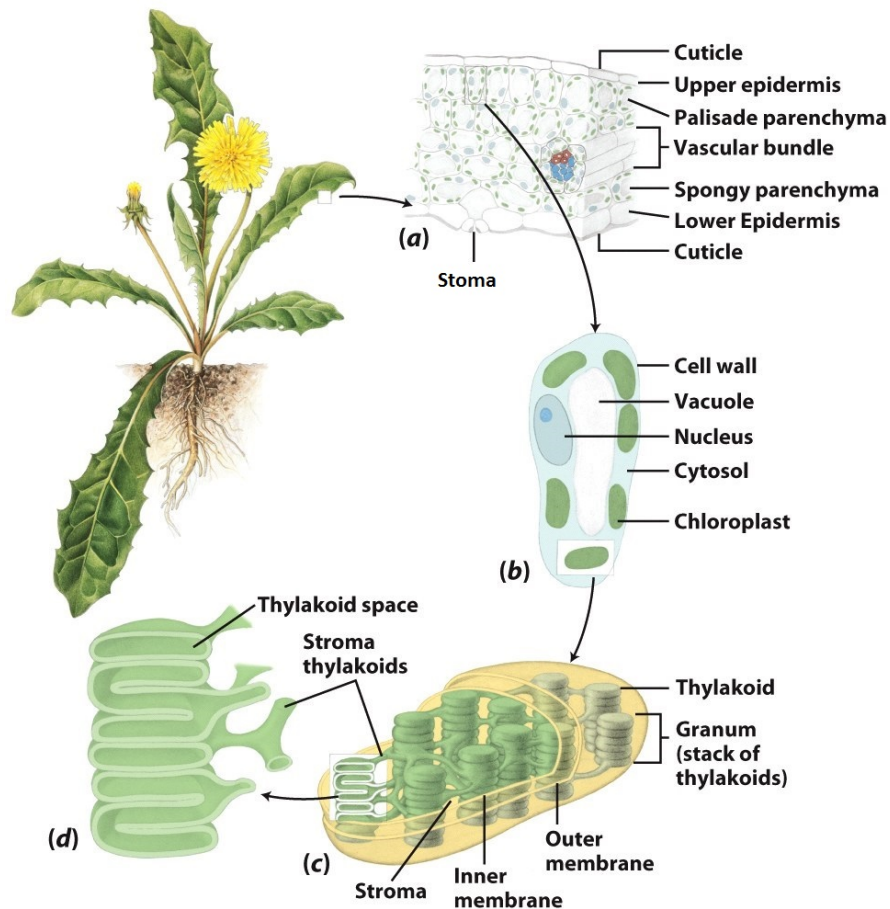


Figuur 2.7: Chloroplast van timoteegras (*Phleum pratense*) met aanduiding van het grana en het stroma. Tijdens de fotosynthese ontstaat onder invloed van lichtenergie een protongradiënt over het thylakoïdmembraan. Net zoals in de mitochondriën ontstaat ATP wanneer de protonengradiënt via het ATP-ase wordt weggewerkt (zie Plantenfysiologie) (bron: Taiz *et al.* 2015).

dat er eiwitverbindingen bestaan tussen de buitenste en de binnenste membraan. Deze structuren zouden het mogelijk maken dat eiwitten vanuit de cytosol (dus gecodeerd in de kern) tot in de stroma van de chloroplasten kunnen gebracht worden.

De binnenste membraan ontwikkelt in aanwezigheid van licht tot een complexe membraanstructuur, i.e. de **thylacoïde membraanstructuur**. Deze membraanstructuur bevat het instrumentarium om de lichtreacties uit te voeren en dus de gecapteerde zonne-energie vast te leggen in ATP en NADPH.

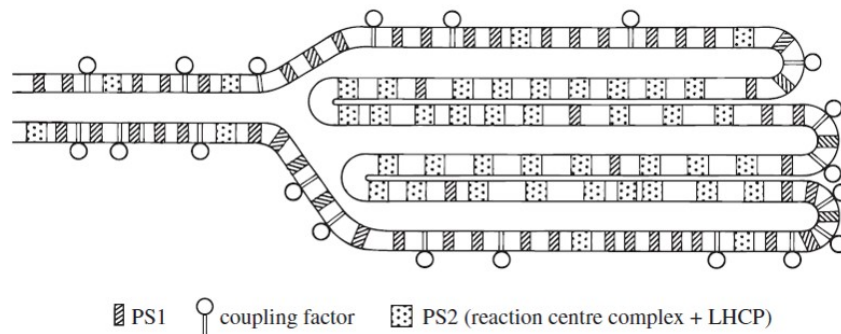
De binnenste membraan vormt in de matrix (**stroma**) een aantal volgens de lengterichting



Figuur 2.8: Structuur en voorkomen van plantenchloroplasten in paardenbloembladeren (bron: Raven *et al.* 2013).

lopende lamellen: de **primaire thylacoïden**. De primaire thylacoïden vertonen bij hogere planten secundaire uitstulpingen onder de vorm van schijfjes: de **secundaire thylacoïden (grana)**. Dit thylacoïde netwerk omringt een interne ruimte (het thylacoïde lumen) die we als een doorlopend continuüm moeten beschouwen. De granastructuur is afwezig in jonge chloroplasten. Tijdens de ontwikkeling van de chloroplasten worden uit 'tongachtige' uitgroeiingen de grana gevormd uit de primaire thylacoïden. Primaire niet-gestapelde thylacoïden verbinden de verschillende granazones met elkaar (**Fig. 2.9**). Het aantal thylacoïde blaasjes in een granastapel varieert van een paar tot meer dan 40 en hangt af van de plantensoort, de hoeveelheid licht en andere uitwendige condities. **Schaduwbladeren** in de kruin van een boom vormen meer en dikkere grana dan **lichtbladeren**.

De lichtreacties van de fotosynthese grijpen plaats ter hoogte van de thylacoïdemembranen in twee **fotosystemen** (PS I en PS II). Fotosystemen zijn opgebouwd uit fotosynthetische eenheden en een elektronentransportketen. Fotosynthetische eenheden zijn opgebouwd uit



Figuur 2.9: Verspreiding van photo system II (PSII), PSI en ATP-synthase (hier 'coupling factor' genoemd) doorheen het thylacoïd membraanetwerk en de heterogene opbouw tussen de gestapelde en niet-gestapelde zones. LHCP: *light harvesting chlorofyl protein* (bron: Anderson 2012).

200-300 chlorofyl-moleculen in clusters gegroepeerd (chlorofyl-antennemoleculen) en een fotochemisch actief reactiecentrum. De antennemoleculen absorberen het zonlicht en geven het door aan het reactiecentrum. De oriëntatie van en de afstand tussen de antennemoleculen binnen de clusters is derwijze dat de energie-ontvangst en -transfer geoptimaliseerd is (95 tot 99 % van de geabsorbeerde fotonen komen terecht in het reactiecentrum). Het reactiecentrum (een gespecialiseerde chlorofyl a molecule) accumuleert de geabsorbeerde energie en geeft ze door aan de **electronentransportketen** van de fotosystemen. Alle chlorofylmoleculen (ook het reactiecentrum) en nevenpigmenten zijn gebonden aan gespecialiseerde eiwitstructuren.

In de thylacoïde membranen komen vier grote eiwitcomplexen voor: beide fotosystemen, ATP-asen (enzymencomplexen die instaat voor de ATP productie) en het cytochroom b6-f (zorgt voor de verbinding tussen beide fotosystemen). Fotosysteem II ligt vooral gelokaliseerd in de stapelzones van de grana terwijl fotosystemen I en de ATPase systemen zich overwegend bevinden op de primaire thylacoïden en de overgangszones van de grana naar de primaire thylacoïden (**Fig. 2.9**).

Chlorofyl a en b, carotenoïden en xanthofyllen (een vorm van carotenoïden) zijn actief als fotosynthetisch pigment. Chlorofyl a en b zijn hoofdpigmenten terwijl carotenoïden en xanthofyllen fungeren als nevenpigmenten. Elk pigment bezit een typisch absorptiespectrum (**Fig. 2.10**). Chlorofyl a en b absorberen vooral in het blauwe licht en het rode licht, terwijl carotenoïden enkel blauw licht absorberen. Chlorofyl reflecteert dus groen licht - dit is de reden waarom bladeren groen zijn. Chlorophyl a vertegenwoordigt meestal ongeveer 75 % van de totale chlorofylhoeveelheid in de bladeren van de meeste groene planten. Chlorofyl b (dat dus meestal de resterende 25 % uitmaakt) heeft slechts een lichtjes afwijkend absorptiespectrum en chemische structuur in vergelijking met chlorofyl a (**Fig. 2.11**). Dit pigment is niet direct betrokken bij de fotosynthese maar geeft de energie slechts door aan chlorofyl a. Chlorofyl b

helpt dus de bruikbare golflengten voor de fotosynthese uit te breiden.

In planten kunnen dus **verschillende soorten** chlorofyl voorkomen. Landplanten en groenwieren bevatten chlorofyl a en b, terwijl bij bruin- en roodwieren naast chlorofyl a resp. chlorofyl c en d voorkomt. Bedoeling van de diverse chlorofylsoorten en geassocieerde pigmenten is steeds het absorptie-spectrum te verruimen (bijvoorbeeld omdat ze voorkomen op plaatsen waar het blauwe en rode licht reeds grotendeels werd opgenomen).

Er is aangetoond dat de positie van chloroplasten in de plantencel voortdurend wisselt onder invloed van lichtintensiteit. Bij lage lichtintensiteiten zullen de chloroplasten zich concentreren aan de celwanden die parallel liggen met het bladoppervlakte (op deze wijze wordt de captatie van zonlicht gemaximaliseerd) terwijl bij hoge lichtintensiteit de chloroplasten zich vooral bevinden aan de celwanden die loodrecht staan op het bladoppervlakte (minimale lichtcaptatie en reductie van foto-oxidatie). Actinefilamenten zouden instaan voor de verplaatsing van de chloroplasten (**Fig. 2.12**).

Tengevolge van de **absorptie van rood licht door chlorofyl** verandert tevens de samenstelling van het licht onder de vegetatie (wat van belang is voor organismen die in de schaduw van andere planten leven) (**Tabel 2.1**).

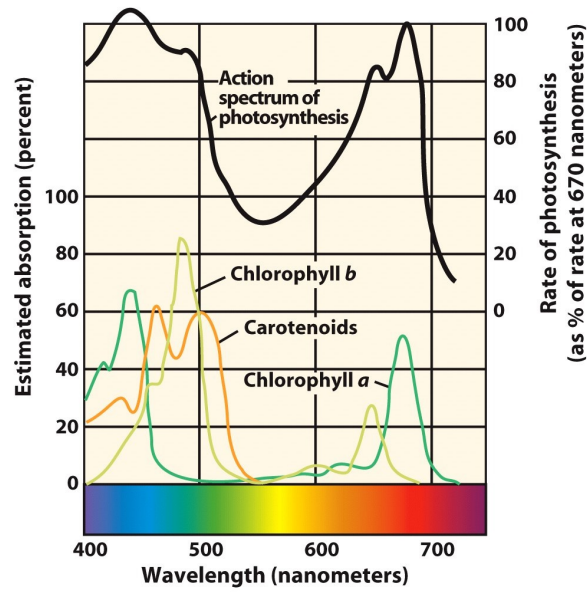
2.2.2 Chromoplasten

Plastiden die hoge concentraties **carotenoïden** bevatten i.p.v. chlorofyl, heten **chromoplasten**: zij zorgen voor de kleuren in de plantenwereld. Carotenoïden zorgen voor een gele, oranje tot rode kleur. Chromoplasten zijn verantwoordelijk voor de kleur van de meeste vruchten (tomaat, sinaasappel, etc.), bloemen en wortels (tunwortel, zoete aardappel, etc.). Chromoplasten kunnen direct ontstaan uit proplastiden of uit chloroplasten bij rijping van bv. groene vruchten (bv. bij de tomat). Soms kunnen chromoplasten terug evolueren naar chloroplasten zoals bv. gebeurt bij de wortel wanneer deze terug zonlicht capteert.

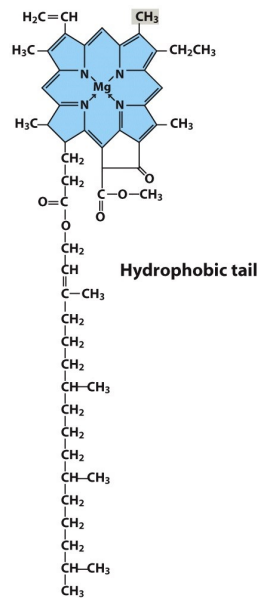
Binnen de chromoplasten kan een **membranensysteem** waargenomen worden, doch **zonder grana structuur**. De pigmenten zijn ofwel membraangebonden maar kunnen ook voorkomen onder de vorm van druppels (plastoglobuli) of kristallen (**Fig. 2.13**). Bij het rijpen van vruchten zullen de chloroplasten vrij grote hoeveelheden pigmenten vormen. Dit hangt samen met de activering van vrij grote hoeveelheden caroteen-producerende enzymen. Dit proces gaat tevens gepaard met een wijziging van de thylacoïde structuur zodat de chloroplasten evolueren naar chromoplasten.

2.2.3 Amyloplasten en leucoplasten

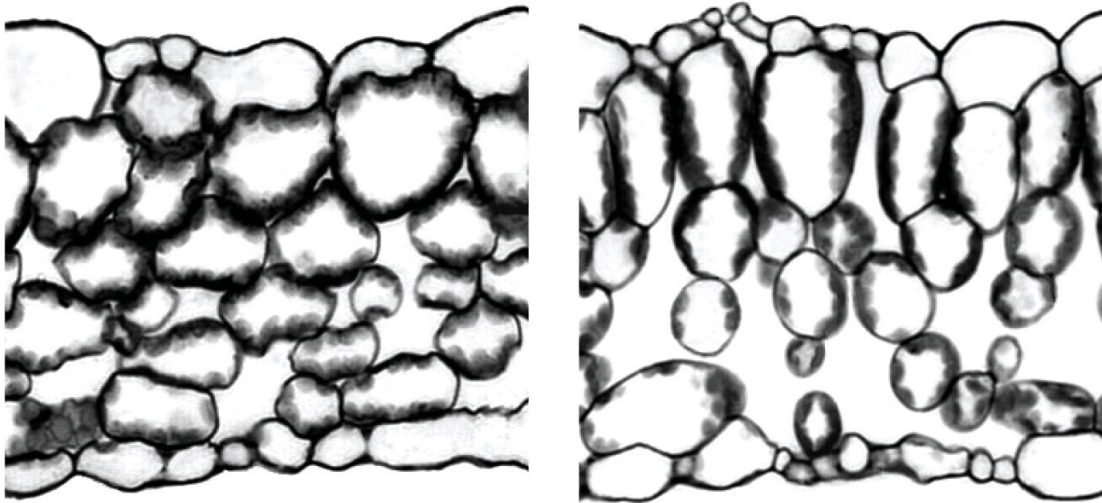
Leucoplasten zijn plastiden die gevuld zijn met ongekleurde substanties. De belangrijkste zijn de amyloplasten: plastiden vol zetmeel. **Amyloplasten** zijn kleurloos, qua opbouw



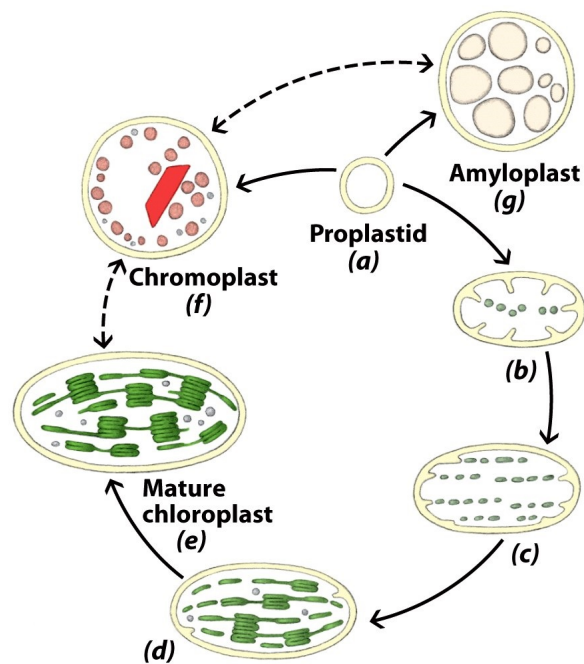
Figuur 2.10: Actiespectrum van het licht van de fotosynthese (bovenste deel van de figuur) en absorptiespectrum van chlorofyl a, b en carotenoïden in een plantenchloroplast (onderste deel) (bron: Raven *et al.* 2013).



Figuur 2.11: Structuur van chlorophyl a gebruikt voor de fotoynthese door alle fotosynthetiserende eukaryoten en de cyanobacteriën. Chlorofyl bevat een centraal Mg-ion. Het verschil met chlorofyl b is dat de CH_3 -groep (in grijs) dan vervangen wordt door een CHO-groep (bron: Raven *et al.* 2013).



Figuur 2.12: Verplaatsing van chloroplasten in bladeren van *Arabidopsis thaliana* in functie van de lichtintensiteit met (links) lage lichtintensiteit en (rechts) hoge lichtintensiteit (bron: Raven *et al.* 2013).



Figuur 2.13: Ontwikkeling van chloroplasten, chromoplasten en amyloplasten uit proplastiden (bron: Raven *et al.* 2013).

vergelijkbaar met proplastiden en typerend voor voorraadweefsel zoals zetmeelrijke zaden, knollen en bollen. Bij amyloplasten zijn enzymen actief die zorgen voor de polymerisatie

Tabel 2.1: Metingen van fotosynthetisch actieve straling in een open site en onder de vegetatie tonen aan dat de ratio van rood:ver-rood licht verandert. De absorptie van rood licht door bladeren resulteert in relatief meer ver-rood licht (700 – 850 nm) onder het bladerdek. Deze variatie in lichtspectrum gaat mee de kieming, kiemrust en groei van planten bepalen (bron: Daws *et al.* 2002).

Table 2. Mean (\pm SE) photosynthetically active radiation relative to full sunlight and red : far-red ratio in an understory site, gaps of two different sizes and a nearby open site in the Barro Colorado nature Monument, Panamá

Location	Gap size (m ²)	PAR (%)	Red : far-red ratio
Understorey	0	0.89 (0.02)	0.23 (0.02)
Small gap	67	5.70 (0.02)	0.45 (0.01)
Large gap	320	34.00 (0.01)	0.95 (0.01)
Open site	–	100	1.10 (0.01)

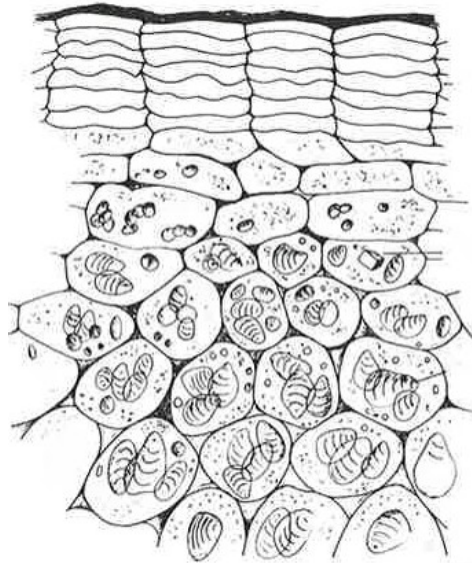
Measurements were made in June 1999 and the means reported for all values recorded between 06.30 and 18.00 on each of 16 consecutive days. It was not possible to quantify gap size for the open site as it was completely open to the sky.

van glucose-moleculen tot zetmeel. Zetmeel wordt gestockeerd in zetmeelkorrels. Zetmeelkorrels kunnen bijna de gehele ruimte van de amyloplast opvullen (bv. in aardappelknollen; **Fig. 2.14**). Amyloplasten kunnen onder invloed van licht differentiëren naar chloroplasten, terwijl chloroplasten na de afbraak van de thylacoïde structuren kunnen omgezet worden naar amyloplasten.

Leucoplasten vindt men ook terug in specifieke secretorische cellen die gelinkt zijn aan trichomen van bladeren en stengels; ook in de schil van citrusvruchten komen ze voor in de secretorische holten. Leucoplasten bezitten een eenvoudig binnenste membraan, een gering aantal ribosomen en kleine plastoglobuli (kleine vetdruppels in het stroma). Ze kunnen bv. oliën produceren.

2.3 Vacuole

Naar het einde van de embryonale fase van de cel worden door wateropname meerdere vacuolen gevormd. Deze kleinere en verspreide vacuolen in meristematische cellen versmelten tot één grote centrale vacuole in volwassen cellen. Deze centrale vacuole neemt tot 80–90 % van het celvolume in. Dit herleidt het cytoplasma soms tot een dunne perifere laag aangedrukt tegen het plasmamembraan (**Fig. 2.2**). De vacuole in plantencellen is evolutief gezien een belangrijk gegeven. Ze lieten planten toe relatief grote celeenheden te produceren (zoals bladcellen om zonlicht te capteren) zonder de cytoplasmatische kost te hoog te laten oplopen.



Figuur 2.14: Doorsnede doorheen een aardappelknol met aanduiding van de amyloplasten (bron: Fahh 1990).

De centrale vacuole wordt gescheiden van de rest van het cytoplasma door de **tonoplast** (vacuolemembraan). De tonoplast wordt gevormd uit differentiërende zones van het endoplasmatisch reticulum (ER) waarin de typerende tonoplasteiwitten zich opstapelen. Deze ER-zones worden provacuolen genoemd. Nadat de provacuolen zijn losgekomen van het ER 'zwellen' ze op en groeien uit tot echte vacuolen.

De tonoplast is **semi-permeabel** zodat de vacuole moet gezien worden als een actieve osmotische eenheid. Een voldoende hoge osmotische waarde van het vacuoolvocht is noodzakelijk om voldoende water aan te trekken om (i) in kruidachtige planten via de turgordruk planten hun kenmerkend fenotype te geven, en (ii) om celstrekking toe te laten bij jonge cellen (enkel uitgerust met een rekbare primaire celwand). De tonoplast is een complexe structuur die verwijst naar de fysiologische en morfologische rol die vacuolen in plantencellen spelen. Om de turgordruk hoog te houden dient de osmotische waarde van het vacuoolvocht op peil gehouden te worden. Dit gebeurt door de import van osmotisch actieve componenten zoals K^+ , Na^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Cl^- , SO_4^{2-} , PO_4^{3-} en NO_3^- -ionen, organische zuren (o.a. appelzuur) en suikers. De import wordt geregeld door een elektrochemische gradiënt gecreëerd door protonenpompen. De penetratie van water doorheen de tonoplast wordt gefaciliteerd door de aanwezigheid van **aquaporines**. Dit zijn integrale eiwitten doorheen de tonoplast (en/of fosfolipidemembraan) die selectief water doorheen deze membranen geleiden.

De inhoud van de vacuole is vaak kleurloos en waterachtig. Vacuolen kunnen een diversiteit

aan verbindingen stockeren: ionen, organische zuren, eiwitten, enzymen, suikers en tal van secundaire metabolieten. Tevens kunnen binnen het celvocht kristallen voorkomen (meestal Ca-oxalaat).

De vacuole is een multifunctioneel celcompartiment. Ze vervult belangrijke fysiologische functies vaak gerelateerd met groeiprocessen. De verschillende functies kunnen als volgt samengevat worden:

- **Stockage:** de vacuole doet dienst als verzamelplaats van suikers, ionen, aminozuren, pigmenten, polysachariden, organische zuren, etc. Deze verbindingen kunnen teruggepompt worden in het cytoplasma en gebruikt worden in metabolische processen. In zaden worden grote hoeveelheden reserve-eiwitten in de vacuolen opgestapeld (**protein bodies**). Tijdens het kiemen wordt deze voorraad proteïnen gehydrolyseerd tot aminozuren, en vervoerd naar het cytosol om er eiwitten te kunnen synthetiseren nodig voor de groei. Smaak- en geurstoffen van groenten en fruit zijn ook meestal terug te vinden in de vacuolen.
- **Afbraak en recyclage:** in plantenvacuolen worden tal van enzymen teruggevonden zoals proteasen, nucleasen, glycosidasen en lipasen. Deze enzymen breken 'versleten' celstructuren af tot elementaire verbindingen die terug in het celmetabolisme kunnen gestopt worden. Deze afbraakprocessen spelen eveneens een belangrijke rol bij de afrijping (gaat gepaard met senescentieverschijnselen zoals chlorose en necrose): cellen worden ontmanteld zodat de suikers, aminozuren, etc. kunnen verplaatst worden en gestockeerd in bv. de zaden.
- **pH en ionische homeostasis:** de vacuolen fungeren als belangrijke reservoirs van protonen en ionen. Door protonen en ionen in of uit de vacuole te pompen kunnen plantencellen de pH en de ionenconcentratie van het cytosol optimaal houden voor de metabolische processen (de activiteit van enzymen is bv. sterk gelinkt aan de pH).
- **Verdediging:** planten stockeren toxische secundaire metabolieten in hun vacuolen (toxisch voor andere organismen). Op deze wijze kunnen ze zich verdedigen tegen herbivoren en micro-organismen. Bittere alkaloiden kunnen ervoor zorgen dat bv. sommige grassen onaantrekkelijk zijn voor herbivoren. Enkele voorbeelden:
 - Fenolen, alkaloiden, ...
 - Enzymen zoals chitinase die de celwand kunnen afbreken
 - Saponinen (hydrofobe polymeren met een fungicide en insecticidewerking zoals bv. in quinoa, *Chenopodium quinoa*)
- **Stockage van fytotoxische componenten:** in de vacuole kunnen toxische componenten (toxisch voor de plant) die worden opgenomen via blad of wortelstelsel worden gestockeerd en geneutraliseerd.

- **Pigmentatie:** in vacuolen kunnen pigmenten worden opgestapeld. Dit kan bv. aanleiding geven tot gekleurde kroonblaadjes en op deze wijze de bestuiving door insecten bevorderen. Pigmentatie kan er ook voor zorgen dat UV geabsorbeerd wordt en niet doordringt tot het fotosynthesesysteem (foto-oxidatie wordt verhinderd).

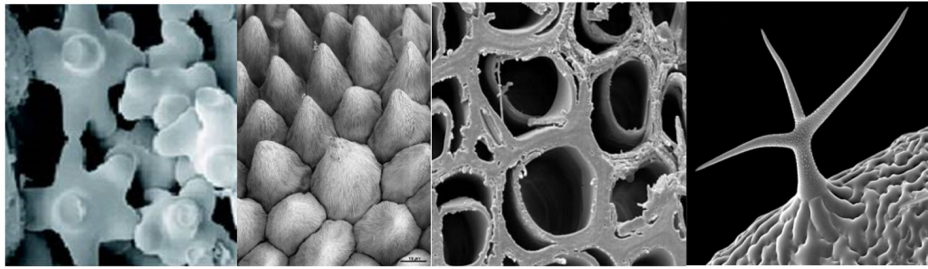
2.4 Celwand

Plantaardige cellen zijn, in tegenstelling tot dierlijke cellen, omgeven door een stevige en stijve celwand. De vorm en grootte van de cel worden sterk bepaald door de celwand. Zonder celwand (na behandeling met celwanddegraderende enzymen) nemen plantencellen een sferische vorm aan. Celwanden bepalen eveneens de snelheid en richting van celgroei en beïnvloeden dan ook de ontwikkeling en morfologie van de planten. Celwanden dragen ook in belangrijke mate bij tot de **functionele specialisatie** van cellen (**Fig. 2.15**):

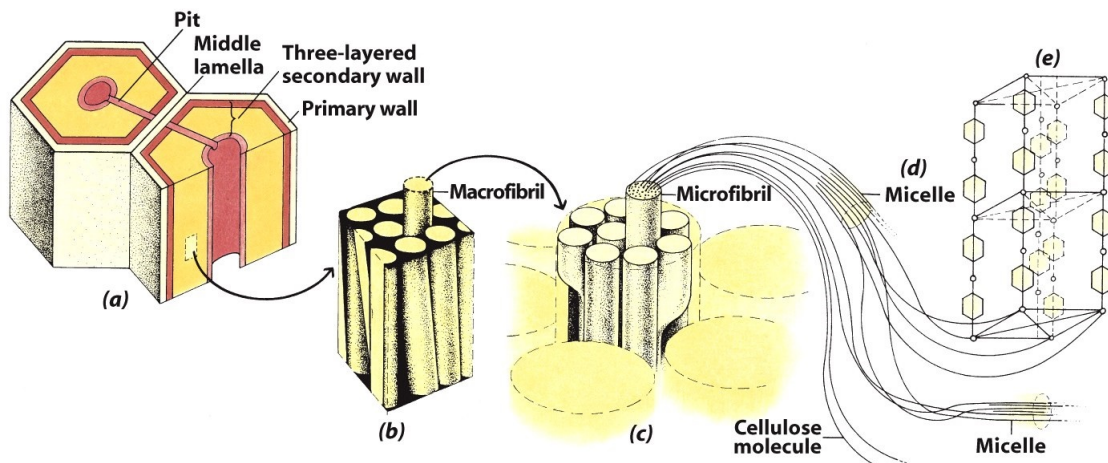
- Celwanden van sponsparenchymcellen in bladeren zorgen ervoor dat er minimaal contact is tussen de cellen maar maximale ruimte voor **gasuitwisseling** (bv. voor CO₂).
- De specifieke vorm van de epidermale cellen van de kroonbladeren van leeuwenbeksoorten zorgen voor **lichtreflecties** en daardoor zijn ze attractiever voor insecten.
- De secundaire verdikkingen van een tracheïdecel (tijdens de differentiatie gaat de protoplast verloren) zorgen ervoor dat een goed **watertransport** mogelijk is.
- Trichomen kunnen extreem vertakt zijn en zorgen dat behaarde bladeren beter **gewapend zijn tegen uitdroging en/of herbivoren**.

De celwand is een **dynamisch** gegeven dat gedurende de ontwikkeling van de cel verandert wat betreft de vorm, dikte en samenstelling. Ook tijdens afrijping van vruchten wijzigt de consistentie en samenstelling van de celwand. De primaire celwand ontstaat op het einde van de celdeling (**cytokinese**) en neemt snel in oppervlakte toe gezien de snelle groei van de cel. De middenlamel zorgt voor de binding van de primaire celwanden van twee buurcellen (**Fig. 2.16**); hierdoor kunnen plantencellen niet migreren (in tegenstelling tot dierlijke embryonale cellen bijvoorbeeld). Wanneer de cel volgroeid is wordt tijdens de differentiatie bij de meeste celtypes een secundaire wand aangelegd met vaak complexe structuren in relatie tot de functie van de cel. De celwand is een door de **protoplast** aangemaakt product.

De celwand van planten bestaat uit verschillende soorten polysachariden, eiwitten en aromatische verbindingen. **Polymeren van suikers** zijn het voornaamste bestanddeel van de celwand. De afzonderlijke moleculen zijn hierbij covalent aan elkaar gebonden (dit kan op verschillende posities). De suikerpolymeren kunnen daarenboven voorzien zijn van zijketens met een verschillende lengte. Elf verschillende monosachariden (**Fig. 2.17**) kunnen voorkomen als bouwsteen in de suikerpolymeren van een celwand.



Figuur 2.15: Voorbeelden van verschillende celwandarchitecturen (van links naar rechts: sponsparenchym van *Zinnia* sp.; epidermale cellen van de kroonbladeren van *Antirrhinum majus* (leeuwenbek); celwand van tracheïden; trichoom van *Arabidopsis thaliana*).

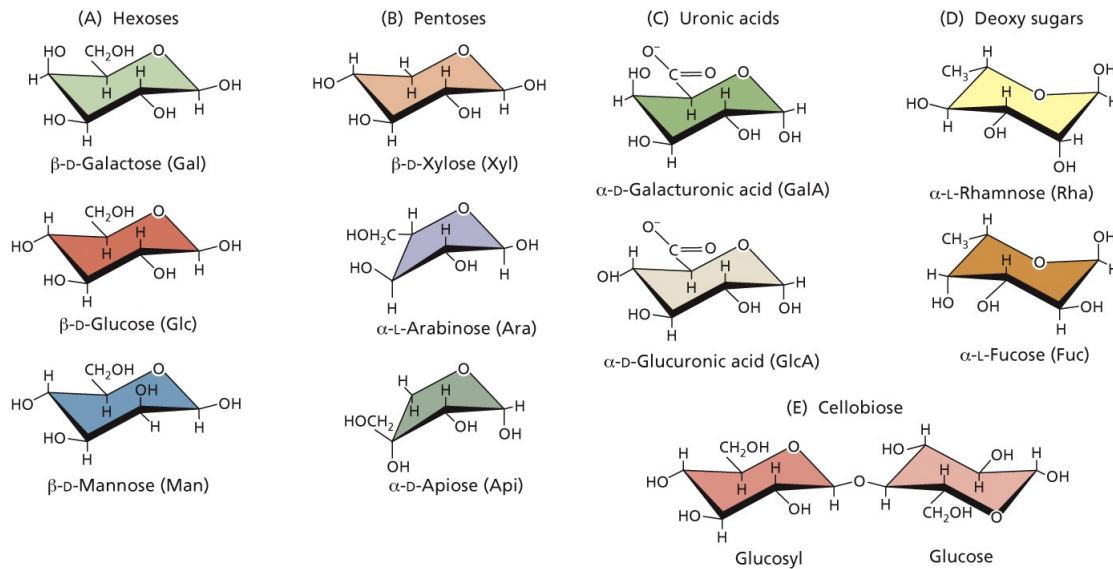


Figuur 2.16: Gedetailleerde structuur van de celwand (bron: Raven *et al.* 2013).

Polysachariden vormen een uitgebreid netwerk in de celwand en bestaan vooral uit **cellulose** en **hemicellulose**. Wat maakt **suikermoleculen** zo geschikt als component voor celwanden? Suikers kunnen bindingen aangaan op verschillende posities. Dit geeft de mogelijkheid om vertakte suikerpolymeren te produceren.

De functie van de celwand is **niet alleen structureel**. Sommige celwandmoleculen markeren de positie van een cel binnen de plant en sturen mee de ontwikkeling. Bepaalde moleculen van de celwand hebben een signaalfunctie in de cel-cel of celwand-celkern communicatie. Bepaalde celwandcomponenten stellen tevens het resistentiemechanisme in werking van de plant na penetratie door een pathogeen. De celwand kan ook meer gelignificeerd worden waardoor die een moeilijk te penetreren barrière vormt (o.a. voor schimmels).

Celwanden bevatten **verschillende types polysachariden** die genoemd zijn naar het dominante type suiker die ze bevatten. Glucan is bijvoorbeeld een polymeer van glucose-eenheden,



Figuur 2.17: Structuur van de 11 suikers die vaak voorkomen in de celwand van planten (bron: Taiz *et al.* 2015).

xylaan is een polymeer van xylose, mannaan van mannose, etc. (**Fig. 2.17**). Ze kunnen vertakt of onvertakt zijn. Bij vertakte polysachariden is de 'ruggengraat' van de polysacharide gewoonlijk het laatste deel van de naam. Bijvoorbeeld in xyloglucaan is de ruggengraat een glucoseketen met xylosesuikers als zijketens.

Celwanden van plantencellen zijn **economisch belangrijk**: we verhandelen ze als hout, papier en vezels (vlas, hennep, katoen, ...) en als producten gemaakt van celwandbestanddelen: plastics, films, gels, vulstoffen, coatings, ... Een groot deel van de koolstof geassimileerd tijdens de fotosynthese eindigt als polysachariden in celwanden. Plantencellen zijn daarom de grootste organische koolstofreservoirs op aarde. Humus, dat de bodemvruchtbaarheid verbetert, is ervan afgeleid. **We eten dagelijks grote hoeveelheden celwanden.**

Celwanden doen ook dienst als reserveweefsel want een deel van de polysacharide bouwstenen kunnen in tijden van nood via hydrolyse uiteenvallen in hun componenten om de cel te laten overleven. Dit fenomeen is uitgesproken in zaden: de polysachariden van de celwanden van het endospermweefsel of van de cotyledonen zijn echte voedselreservoirs voor de kiemplant.

2.4.1 Macromoleculen van de celwand

Cellulose

Cellulose is de voornaamste component van de celwand en het meest voorkomende biopolymeer op aarde (**Tabel 2.2**). Op basis van het drooggewicht kan het aandeel cellulose in de

primaire celwand oplopen tot 30 % terwijl dit in de secundaire celwand meer dan 90 % kan zijn. Cellulose komt voor onder de vorm van **microfibrillen**; iedere microfibril is opgebouwd uit meerdere cellulosestrengen (1 → 4) β -D-glucaan (D-isomeer: een verschillende chemische structuur). Bij Angiospermen hebben de microfibrillen een diameter tussen de 5 en 12 nm; iedere cellulosestreng kan opgebouwd zijn uit duizenden glucosemoleculen (meestal tussen de 3000 tot 8000). Ze halen een gemiddelde lengte van 2 – 3 μ m. De cellulosestrengen worden door **waterstofbruggen** tussen de OH-groepen van de glucose-moleculen aan elkaar geklit tot microfibrillen (**Fig. 2.18**). Gezien de individuele cellulosestrengen op een verschillende plaats kunnen beginnen of eindigen binnen een microfibril, vinden we microfibrillen terug met een lengte van > 100 μ m en opgebouwd uit 1000 of meer cellulosestrengen (op een doorsnede zien we gemiddeld 18 tot 24 strengen). Cellulose is niet in water oplosbaar en chemisch stabiel. De synthese van cellulose gebeurt in de plasmamembranen via tussenkomst van het **cellulose synthetase**. De pas gesynthetiseerde cellulose komt terecht in de celwand (zie verder, **Fig. 2.29**).

Callose

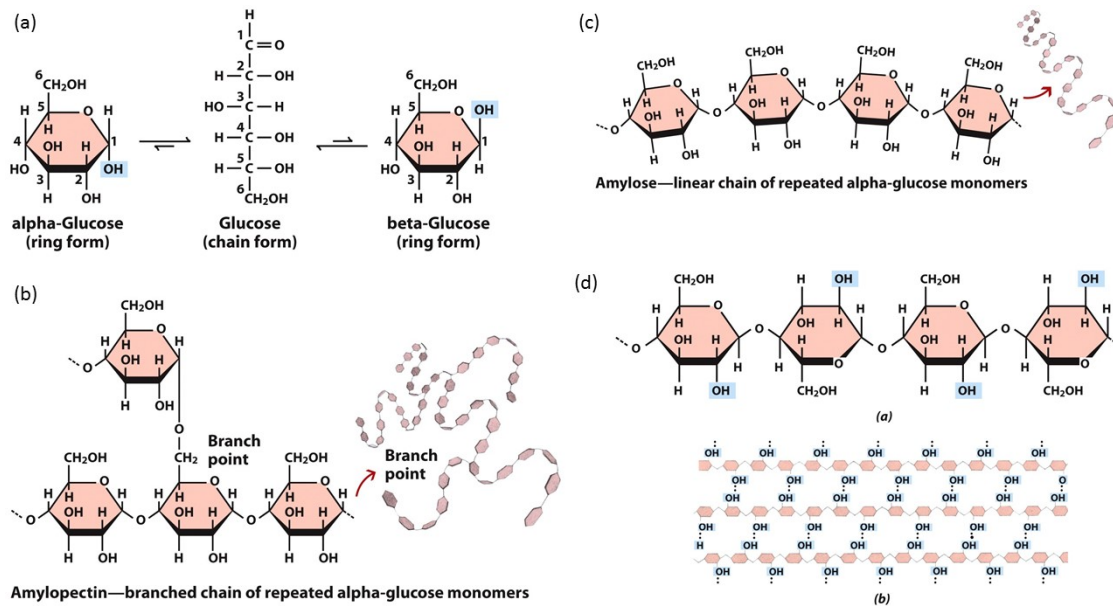
Callose is, in tegenstelling tot cellulose, opgebouwd uit (1 → 3) β -D-glucaan. Callose wordt aangemaakt door specifieke celtypes gedurende een bepaalde fase van de celwandvorming. Dit is o.a. het geval bij cellen in groeiende pollenkiembuizen en in de celplaten bij delende cellen. Callose wordt ook gevormd als wondweefsel of ter hoogte van de zeefplaten bij floëmvaten wanneer bv. schimmels of bacteriën binnengedrongen zijn in de vaten.

Hemicellulosen

Hemicellulosen zijn een heterogene groep van polysachariden voornamelijk opgebouwd uit (1 → 4) β -D-glucose, maar vormen, in tegenstelling tot cellulose (dat een duidelijke lineaire structuur heeft), een **vertakte structuur** (**Fig. 2.19**). Ze zijn te extraheren uit de celwand met alkali (hemicellulosemoleculen lossen goed op in 0,1 tot 4 M NaOH) en zijn via waterstofbruggen gebonden aan microfibrillen. Hemicellulose ligt meestal gebonden aan de oppervlakte van cellulose. Op deze wijze kunnen ze de microfibrillen *coaten* en met elkaar

Tabel 2.2: Typische samenstelling (%) van de belangrijkste componenten van celwanden in verschillende types biomassa (dicotylen, grassen, naaldbomen en loofbomen) (bron: Marriott *et al.* 2016).

	Dicots	Grasses	Softwoods	Hardwoods
Cellulose	45–50	35–45	25–50	40–55
Hemicellulose	20–30	40–50	20–30	20–35
Lignin	7–10	c. 20	25–35	18–25



Figuur 2.18: Glucose $C_6H_{12}O_6$ (a), zetmeel (b en c) en cellulose (d) (bron: Raven *et al.* 2013).

verbinden zodat een netwerk ontstaat.

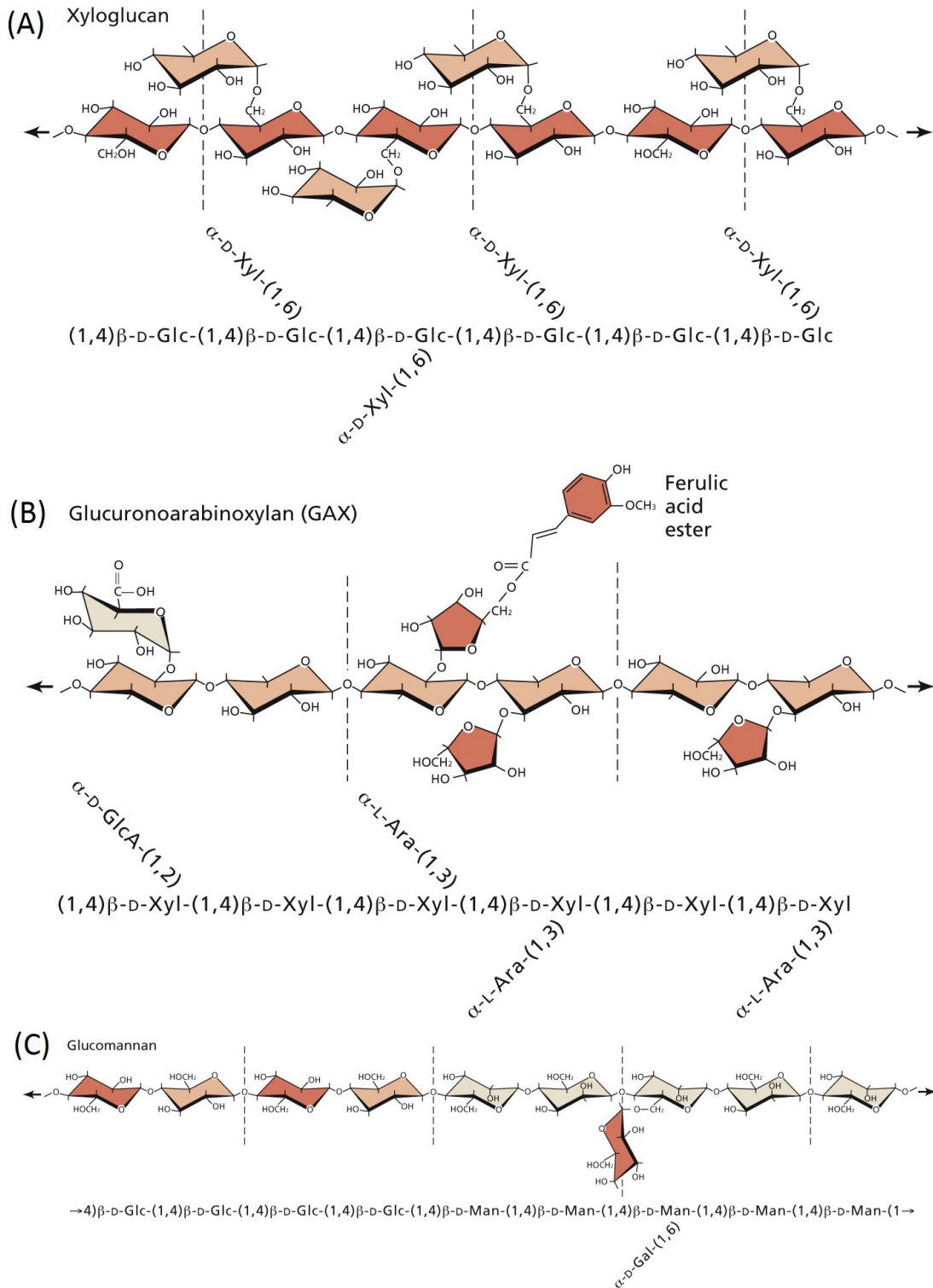
De twee voornaamste hemicellulosen in de **primaire celwand** van kruidachtige planten zijn xyloglucaan (afgekort tot XyGs) en glucuronoarabinoxylaan (afgekort tot GAXs). De **dominante hemicellulose in plantencelwanden is xyloglucaan**. De structuur van xyloglucaan varieert van soort tot soort. Xyloglucaan komt vooral voor bij dicotylen en bij sommige monocotylen terwijl glucuronoarabinoxylaan bij de commeliniden (monocotylen zoals palmen, grassen, *Bromeliaceae*, ...) de voornaamste component is. Xyloglucanen en pectinen zijn ook aanwezig in celwanden van grassen, maar in veel mindere mate.

De **secundaire wand** van houtig weefsel bevat minder pectine en xyloglucaan. De matrixpolysacchariden zijn dan eerder xylaan en glucomannaan. In het hout van gymnospermen is glucomannaan de dominante hemicellulose.

Bij de grassen (*Poaceae*) vindt men, naast glucuronoarabinoxylaan, ook gemengde (1 → 3),(1 → 4)- β -D-glucaan-ketens.

Pectinen

Pectinen zijn de **meest voorkomende component in de meeste primaire celwanden**. **Pectinen** zijn een groep van heterogene, vertakte en sterk gehydrateerde polysacchariden die rijk zijn aan **D-galacturonzuur**. Ze vormen een gelachtige fase waarin het netwerk van cellulose en hemicellulose ligt. Pectinen doen dienst als **vulstof** zodat het netwerk niet



Figuur 2.19: Structuur van de belangrijkste hemicelluloses (bron: Taiz *et al.* 2015).

ineenklaapt. Ze vormen waterige gels waarin de negatief geladen COO- carboxylgroepen via Ca^{2+} aan elkaar hangen. Ze bepalen de porositeit van de celwand voor macromoleculen. Pectinen zijn uit de celwand te extraheren door bijvoorbeeld EDTA en ammoniumoxalaat.

Pectinen hebben verschillende functies:

- Ze bepalen de graad van porositeit van de celwand;
- Ze moduleren de pH en de ionenbalans van de celwand;
- Ze zorgen voor de adhesie tussen twee buurcellen via de middenlamella (aan elkaar kitten);
- Ze hebben een signaalfunctie: ze 'waarschuwen' planten voor symbiotische en pathogene organismen;
- Ze fungeren tevens als bindingsplaats voor bepaalde enzymen die actief zijn in bepaalde zones van de celwand (bv. bij celgroei laten ze de verankering toe van enzymen die de bindingen tussen de componenten van de primaire celwand losser zullen maken).

Eiwitten

Niettemin de celwand vooral is opgebouwd uit koolhydraten komt er ook een eiwitnetwerk voor. Er zijn vier belangrijke eiwitstructuren die worden aangetroffen in de celwand:

- Hydroxyproline-rijke glycoproteïnen (HRGPs). Glycoproteïnen zijn proteïnen gekoppeld aan een suikermolecule.
- Proline-rijke proteïnen (PRPs)
- Glycine-rijke proteïnen (GRPs)
- Arabinogalactaan proteïnen (AGPs)

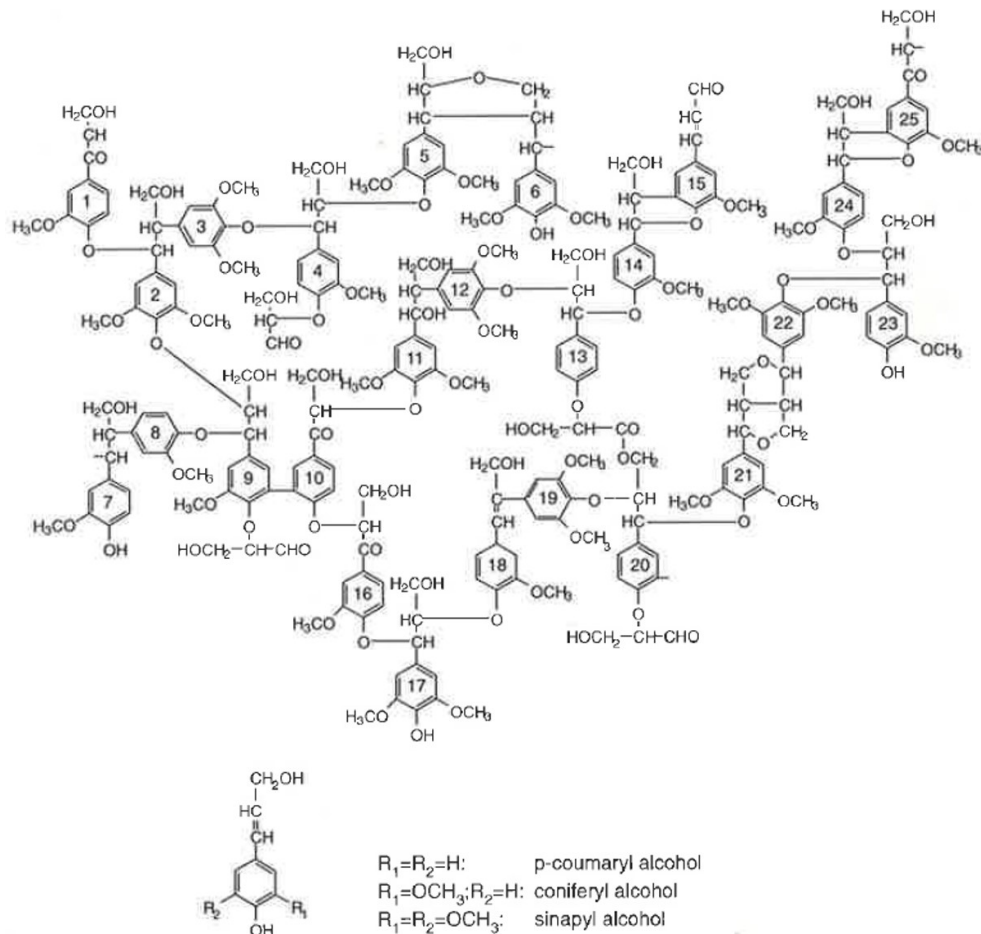
Bij de drie eerste eiwitgroepen wordt de synthese gestuurd door de ontwikkeling van de cel; de teruggevonden hoeveelheden zijn afhankelijk van het weefsel en de soort. De eiwitten worden aangemaakt op de ribosomen die verankerd zijn met het endoplasmatisch reticulum.

Aromatische verbindingen

De primaire celwand van sommige monocotylen en *Amaranthaceae* (bv. suikerbiet en spinazie) bevatten belangrijke hoeveelheden aromatische verbindingen. Deze verbindingen zorgen ervoor dat de celwanden fluoresceren bij belichting met UV light. Voorbeelden van aromatische verbindingen zijn hydroxycinnaminezuren zoals feruline en p-coumarine. De aromatische verbindingen associëren zich met de hemicellulosen en versterken op deze wijze de matrix van

de primaire celwand. Hydroxycinnaminezuren worden in planten gereduceerd tot hydroxycinnamoylalcoholen wat een precursor is voor lignine en gelignificeerde structuren. Lignine wordt **enkel** in de secundaire celwand afgezet (start bij de vorming van de secundaire wand).

Lignine is een complexe, erg vertakte aromatische (fenolische) verbinding (**Fig. 2.20**) met drie bouwstenen: p-coumaryl alcohol, sinapyl alcohol en coniferyl alcohol. Lignine van de dicotylen bevat voornamelijk coniferylalcoholen en sinapylalcoholen, en in mindere mate p-coumaryl alcohol (gemiddelde verhouding in beuk is respectievelijk 100:70:7). De lignine van de gymnospermen bevat minder sinapylalcoholen. Lignine van de grassen bevat, naast sinapyl- en coniferylalcoholen, tot 30 % p-coumaryl alcohol. **Bryofyten** hebben geen lignine.



Figuur 2.20: Structureel model van de lignine van beuk (*Fagus sylvatica*) (bron: Larcher 2003).

Lignine heeft ook een **beschermfunctie** in planten. Omdat ligninehoudende weefsels erg taai zijn, eten herbivoren ze niet graag. **Lignine is onverteerbaar**. Door de binding aan cellulose en eiwitten vermindert bovendien de verteerbaarheid van cellulose en eiwitten in de

celwanden. Kortom, hoe meer lignine, hoe slechter de verteerbaarheid. Omdat de concentratie lignine toeneemt in oudere weefsels daalt de verteerbaarheid van oudere en afrijpende weefsels. Dit gegeven is erg belangrijk in de teelt van grassen en ruwvoerders bestemd voor herbivoor vee.

De definitie van **verteerbaarheid** is het verdwijnen van voedingsstoffen uit het verteringskanaal of van de bodem (denk aan 'slecht verteerbaar strooisel'). Om cellulose te verteren, moet de keten van glucosemoleculen worden verbroken tot glucosemoleculen. Daarvoor is een enzym nodig, nl. **cellulase**. Gewervelde dieren produceren echter geen cellulase en moeten de cellulose uit plantenweefsels verteren met de hulp van micro-organismen die wel cellulase produceren. Cellulose (afhankelijk van het ontwikkelingsstadium van het orgaan) kan 40 tot 50 % uitmaken van de droge stof van plantenweefsels in bladeren, stengels en wortels. Het ligninegehalte van hout in angiospermen varieert tussen 25—35 % terwijl dit varieert tussen 18—25 % bij de coniferen (**Tabel 2.2**).

Eénmagigen of enkelmagige dieren (paarden, konijnen, varkens, mensen, . . .) en vogels kunnen cellulose slechter verteren dan herkauwers (runderen, herten, schapen, geiten, kamelen).

Herkauwers (meermagigen) hebben een speciaal verteringssysteem waardoor zij uitermate goed zijn uitgerust om plantencellen te verteren. Hun pensmaag is als een groot (anaëroob) fermentatievat vol micro-organismen (bacteriën en protozoa) die o.a. cellulase produceren waardoor herkauwers zeer goed en veel celluloserijk materiaal kunnen verteren. Omdat de pens zo groot is, kunnen ze veel ineens eten. De micro-organismen metaboliseren de glucose uit cellulose tot vluchtige vetzuren; deze vetzuren worden doorheen de penswand geabsorbeerd en leveren energie aan het dier. De micro-organismen fermenteren eveneens een groot deel van het eiwit en gebruiken de aminozuren en een deel van de geproduceerde koolhydraten voor zichzelf en groeien daardoor exponentieel in de pens. Van tijd tot tijd stromen er grote hoeveelheden micro-organismen in de dunne darm van herkauwers waar ze worden verteerd en o.a. aminozuren en vitaminen aanleveren.

Eénmagigen hebben geen pens vol micro-organismen. Hun maag is bovendien niet volumineus, waardoor ze niet zo veel ineens kunnen eten als herkauwers. De fermentatie van cellulose gebeurt in de dikke en blinde darm, opnieuw door cellulase-producerende micro-organismen. Is de dikke (plus blinde) darm lang, dan halen éénmagigen vrij veel energie en bouwstoffen uit cellulose, is de darm kort, dan is de verteerbaarheid van cellulose slecht. Varkens kunnen ongeveer de helft van de opgenomen cellulose verteren, mensen slechts een heel kleine fractie.

Paarden hebben een vrij lange dikke darm (konijnen een lange blinde darm) waardoor ze veel cellulose kunnen verteren: het verteringsproces gebeurt analoog als bij de herkauwers en de dieren absorberen vluchtige vetzuren als energiebron. De hoogwaardige proteïnen uit de micro-organismen gaan echter voor het grootste deel verloren omdat de absorptie van amino-

zuren voornamelijk in de dunne darm gebeurt en die ligt vóór de dikke darm. Dieren zoals paarden verspillen dus meer voedingsstoffen dan herkauwers (en de mest is ook stikstofrijker!); als compensatie gebeurt de passage door het verteringskanaal van paarden veel sneller dan bij herkauwers waardoor er continu een verse aanvoer is en waardoor het dier genoeg energie en bouwstenen kan opnemen. **Mensen** kunnen haast geen cellulose verteren, want de fermentatie gebeurt slechts over een lengte van 17% van het verteringskanaal. Vezelrijke voeding vult wel het spijsverteringskanaal en absorbeert veel water, waardoor de passage door het verteringskanaal vergemakkelijkt. In 'light' producten voegt men veel vezelrijk materiaal toe (b.v. inuline gewonnen uit cichorei, *Cichorium intybus* L.).

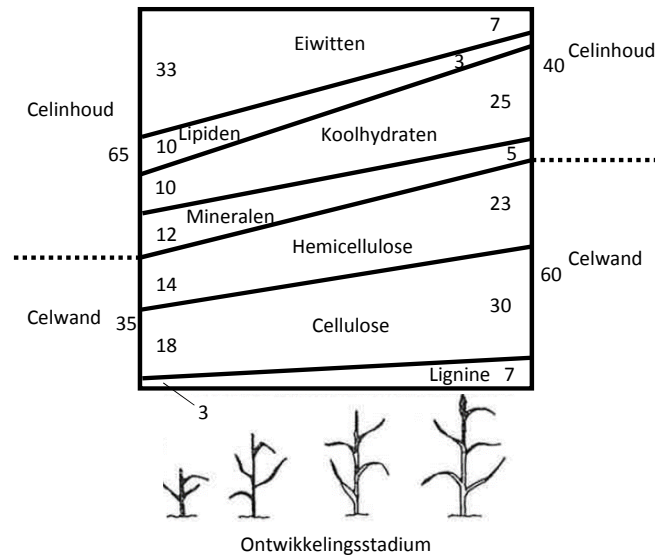
Een **schaap** haalt veel meer energie en voedingsstoffen uit een tuinwortel of een krop sla dan een varken of een konijn en een mens haalt er nog minder uit. **Vogels** met een lange dikke darm zoals ganzen en eenden kunnen veel cellulose verteren, kippen niet want hun dikke darm is te kort.

Waarom verandert de verteerbaarheid van plantenweefsels met de seizoenen? In de celwanden zit cellulose verweven met lignine (**ligno-cellulose**). Hoe intenser die verwevenheid, hoe moeilijker de cellulase bij de cellulose kan en hoe slechter de verteerbaarheid. In vergelijking met jonge plantenweefsels bevatten oudere plantenweefsels meer celwanden en dus meer cellulose, hemicellulose en lignine (**Fig. 2.21**). Oudere plantenweefsels (b.v. oud gras, hooi van oud gras, stro) zijn om drie redenen slechter verteerbaar:

- Het aandeel celwanden stijgt: grosso modo van 1/3 in jonge weefsels naar 2/3 in oude weefsels;
- Het aandeel lignine stijgt;
- De cellulose zit veel meer vervlochten in andere structuren, zodat een deel van de cellulose niet of minder verteerbaar wordt.

Lignine speelt ook een rol in het **verweer van planten** tegen infecties van bacteriën en schimmels. Veel planten maken in zulke omstandigheden spontaan extra lignine aan zodat pathogenen de celwanden moeilijker kunnen doorbreken waardoor de verspreiding van de pathogenen in de plant vertraagt.

De groeiende kennis over lignine heeft geleid tot het maken van planten die **minder lignine** aanmaken. Populieren met minder lignine laten toe om de lignine makkelijker uit de papierpulp te halen. Papier bestaat voornamelijk uit cellulose gewonnen uit bv. hout of gras. Voedergewassen met een lager ligninegehalte zijn theoretisch beter verteerbaar. Maar elke medaille heeft een keerzijde: minder lignine betekent veelal minder stevigheid. Zo bestaat er in maïs een spontaan voorkomende mutant, nl. de *brown midrib mutant*. Zulke maïsplanten



Figuur 2.21: De verhouding celinhoud (eiwitten, vetten, koolhydraten en mineralen) en celwandbestanddelen (cellulose, hemicellulose en lignine) in grassen varieert doorheen het groeiseizoen in functie van hun ontwikkeling en afrijping (bron: Pearson & Ison 1997).

hebben fenotypisch bladeren met een paarsgekleurde middennerf (vandaar de naam brown midrib) en veel anthocyaan in de stengel. De vaatweefsels bevatten minder lignine. Het gewas is daardoor beter verteerbaar voor herbivoren. Omdat er minder lignine aanwezig is, zijn de planten slapper en vallen om bij windvlagen, wat het potentieel voordeel van de betere verteerbaarheid helemaal teniet doet.

De lignineconcentratie in bladeren van bomen varieert ook sterk van soort tot soort. Zo bevatten bladeren van eik en linde ongeveer 21 % lignine, deze van de es of kers slechts 12–13 % lignine. Deze parameter, samen met de concentraties van andere nutriënten in de bladeren zoals N, P, Ca en K, gaat sterk de afbraaksnelheid van de bladeren op de (bos)bodem bepalen.

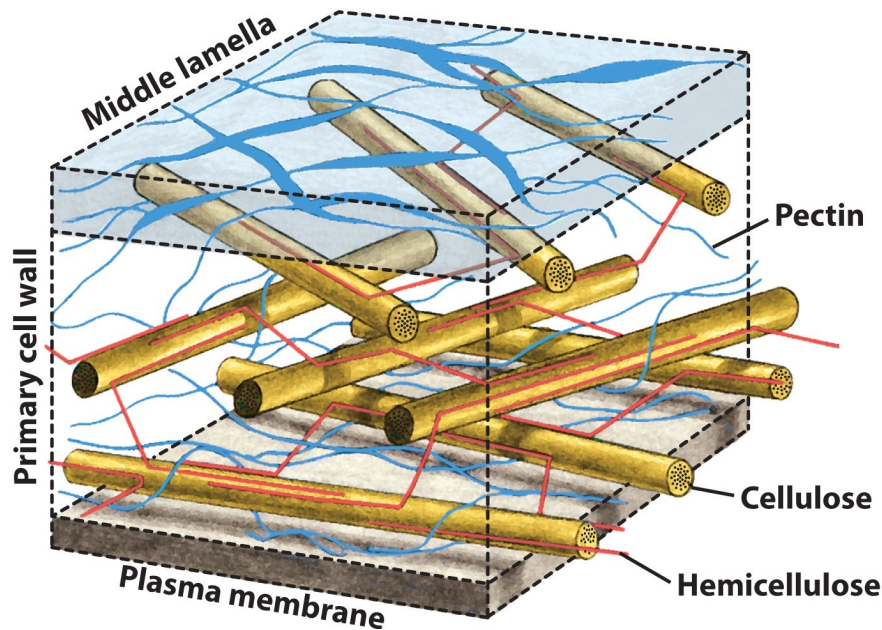
2.4.2 Architectuur van de celwand

Primaire wanden zijn wanden van groeiende cellen. Secundaire wanden zijn wanden van cellen die niet meer groeien: ze hebben een bijzondere structuur en samenstelling volgens het weefsel

waar ze functioneren. Secundaire celwanden ontstaan bij het einde van de celvergroting. Ze zijn dikker en sterker dan primaire wanden. Het is de lignine die zorgt voor de sterkte.

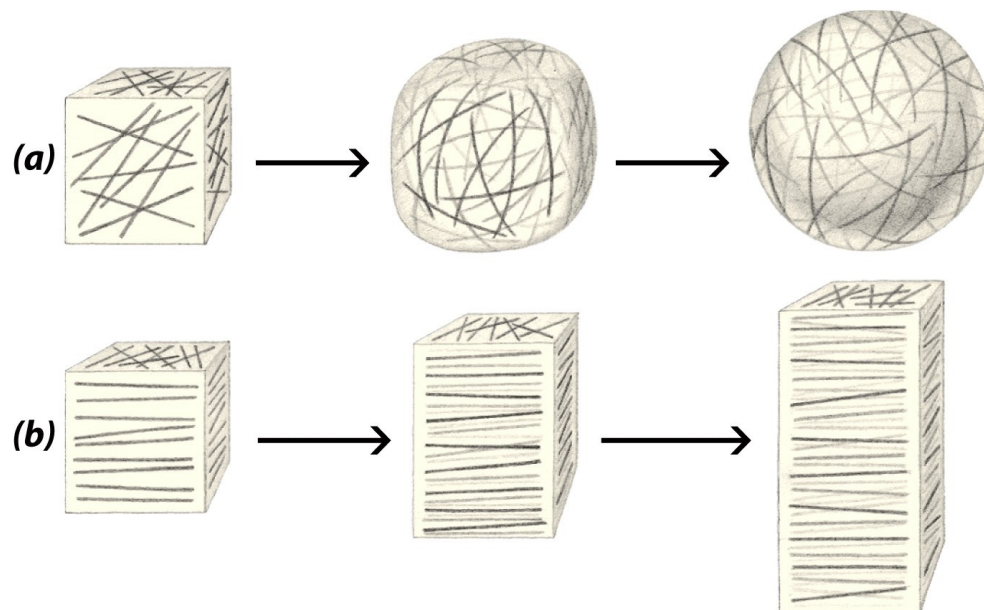
Primaire celwand

De primaire celwand is opgebouwd uit twee, soms drie verschillende maar met elkaar interagerende netwerken. Het basisnetwerk van cellulose en de daarmee verbonden hemicelluloseketens zitten ingebed in een tweede netwerk van pectineachtige polysachariden (**Fig. 2.22**, **Fig. 2.23** en verder nog in **Fig. 2.29**). Het derde netwerk bestaat uit structurele eiwitten of uit een fenylpropanoïde-structuur (aromatische verbindingen). De primaire celwand is dun ($< 1 \mu\text{m}$ tot $3 \mu\text{m}$) en is typisch voor jonge groeiende cellen. In zijn droge stof zit ongeveer 25 % cellulose, 25 % hemicellulose, 35 % pectinen en 1 tot 8 % structurele eiwitten. Maar er zijn grote verschillen: grascoleoptielen bevatten ongeveer een kwart cellulose en wel 60 tot 70 % hemicellulose en maar 10 % pectinen. Celwanden van het endospermweefsel van granen bevatten 80 tot 85 % hemicellulose.



Figuur 2.22: Schematische voorstelling van de verbindingen tussen cellulosemicrofibrillen en hemicellulosemoleculen (bron: Raven *et al.* 2013).

Veel polymeren die deel uitmaken van de primaire celwand worden gemodificeerd door verestering, acetylatie of arabinoxylatie. Daardoor stijgt de oplosbaarheid en zijn ze gemakkelijker verplaatsbaar. **Water** is een van de belangrijkste componenten van een primaire celwand. Water zit voornamelijk in de matrix die wel van 75 tot 80 % water bevat. Water speelt dan ook een bijzonder rol: het houdt de polymeren in de juiste configuratie; het zorgt voor de



Figuur 2.23: De oriëntatie van de cellulosemicrofibrillen bepaalt de richting van de celexpansie. Nieuw gevormde cellen in meristemen zijn gewoonlijk isodiametrisch ('bolvormig'). Veel plantencellen zijn echter eerder cilindrisch van vorm dan bolvormig. Het afzetten van nieuw gevormde cellulosevezels gebeurt niet ad random: de vezels oriënteren zich niet in alle richtingen, maar in éénzelfde richting en transversaal, zoals hoepels rond de duigen van een ton. De cel vergroot in een richting loodrecht op de richting waarin de cellulosevezels worden afgezet. Daardoor wordt een cel cilindervormig. Het zijn de microtubuli die de oriëntatie van de cellulose vezels bepalen. Eens de polariteit vastligt, kunnen cellen hun volume vertien- tot verhonderdvoudigen vóór ze volwassen worden. Tijdens dit groeiproces wordt de celwand niet dunner want er is voortdurend synthese van nieuwe celwandcomponenten. Celwanden groeien in één specifieke cel niet noodzakelijk overal even hard of even dik (bron: Raven *et al.* 2013).

passage van ionen en signaalmoleculen; en het creëert de juiste condities voor de activiteit van de enzymen. Het watergehalte van de celwand bepaalt in belangrijke mate de eigenschappen van de wand: minder water maakt de wand stijf en minder rekbaar. De pH van de apoplast is *ca.* 5.5 (zie verder de figuur op p. 222). Moleculen met een diameter kleiner dan 4 nm kunnen gemakkelijk migreren doorheen de primaire wand. Grotere openingen zorgen ervoor dat ook grotere moleculen kunnen passeren en verplaatst worden in de richting van het plasmamembraan.

Afzettingen van **suberine** in de primaire wand kunnen de celwanden ondoorlaatbaar voor water maken; dit vinden we o.a. in de verkurkte zone van de wortel, peridermweefsel en endodermiscellen. Suberine is een lignine-achtige verbinding uitgerust met een lange koolstofketen en is de belangrijkste component van de celwanden van kurkcellen (de cellen die de buitenste laag vormen, het felleem, van de periderm op stengels en wortels van houtige planten).

Secundaire celwand

De celwand moet gezien worden als een dynamisch geheel. Celgroei vereist dat de celwand architecturaal verandert zodat het volume van de cel kan toenemen en nieuwe componenten kunnen worden toegevoegd aan de celwand. Dit vereist nieuwe enzymatische activiteit die de bindingen binnen de primaire celwand losser maakt zodat de toename van volume mogelijk wordt (**Fig. 2.23**). Celgroei betekent dat de celwandoppervlakte constant toeneemt (soms tot honderdmaal de oorspronkelijke oppervlakte).

Wanneer de cel zijn definitief volume heeft ingenomen en stopt met groeien, vormen veel cellen een **secundaire celwand**. Secundaire celwanden zijn dikker dan primaire; het cellulosegehalte is groter en ze bevatten soms lignine. Lignine is sterk gebonden aan cellulose en vergroot de sterkte van de celwand. De wanden van secundaire (ongerote) **vlasvezels** bevatten ongeveer 57 % cellulose, 15 % hemicellulose, 3 % lignine, 4 % pectine, 10 % water en 11 % wateroplosbare bestanddelen. **Katoenvezels** bestaan tot 98 % uit cellulose.

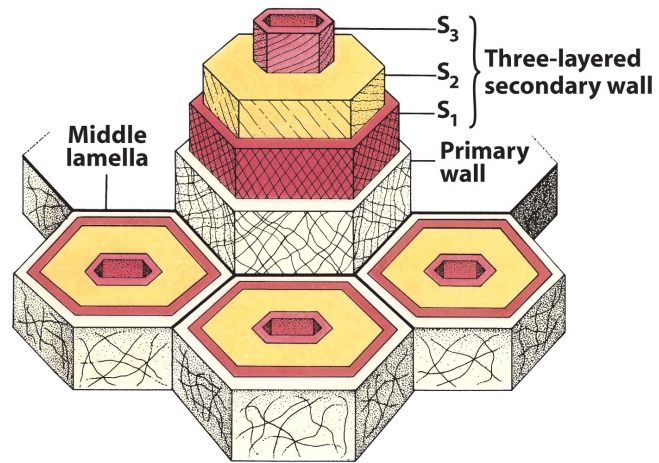
Vorming van de secundaire wand gebeurt gelijktijdig met de celdifferentiatie waarbij de cel haar definitieve functie krijgt. De vorming van een secundaire celwand gaat meestal gepaard met een sterke specialisatie. Bij bv. sclereïden (een vorm van steunweefsel) en xyleemvezels wordt over het ganse celoppervlak egaal secundair materiaal afgezet dat vooral bestaat uit cellulose-microfibrillen. Op deze wijze kan het ganse cellumen worden opgevuld.

De secundaire wand is vaak laagsgewijs opgebouwd (**Fig. 2.24** en **Fig. 2.25**). Dit is o.a. het geval bij de trachea of xyleemvaten. De eerste en de laatste laag is meestal een overgangslaag waarbij de laatste S-laag soms als een tertiaire celwand wordt omschreven. De dominante S-lagen zijn opgebouwd uit meerdere dunne laagjes waarbinnen de microfibrillen parallel zijn gerangschikt (**Fig. 2.26** en **Fig. 2.27**).

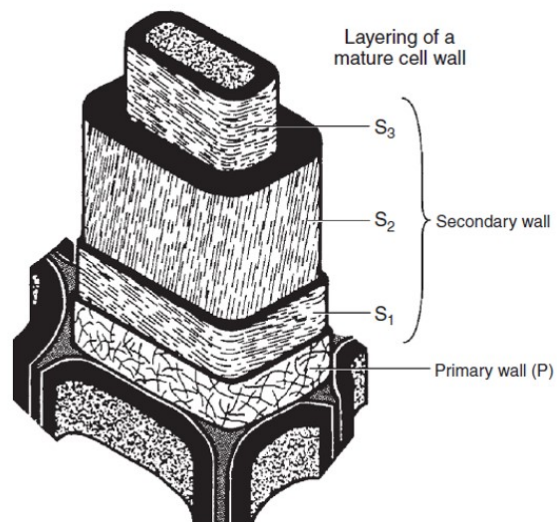
Cellen met een uitgebreide secundaire celwand sterven af en krijgen een steun- of transportfunctie (**Fig. 2.28**). In de wanden van vezelcellen is de strekkingsrichting van de parallel gelegen fibrillen van doorslaggevende betekenis voor de mechanische eigenschappen van de vezel. Wanneer de strekkingsrichting ongeveer evenwijdig is met de lengteas, spreekt men van een **vezeltextuur** (bv. bij vlas en hennep). Vezeltexturen zijn zeer trekvast doch weinig elastisch.

Niet alle celwandverdikkingen zijn secundair van aard. Soms worden extra lagen met een primaire samenstelling afgezet. Dit is o.a. het geval bij sluitcellen van huidmondjes, epidermale cellen en floëmvaten.

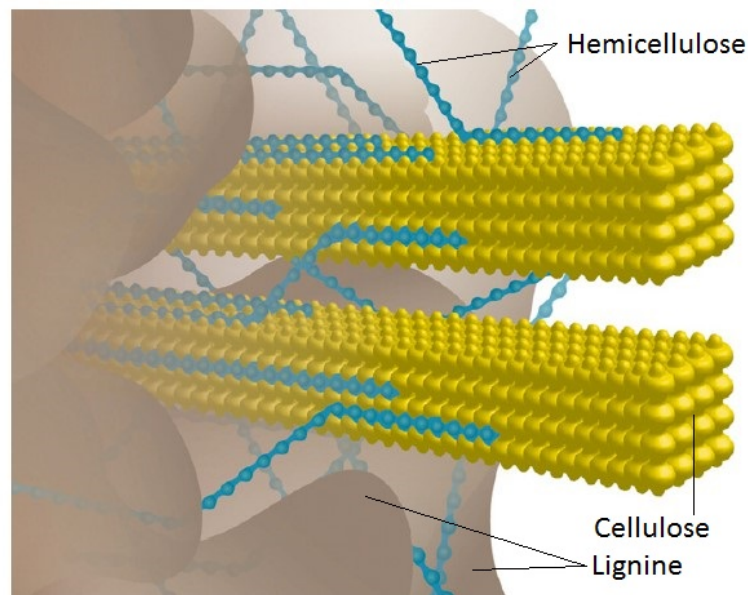
Bij zaden worden tijdens de afrijping vooral hemicellulosen afgezet in de secundaire celwand. Deze worden dan opnieuw afgebroken tijdens de kieming zodat de secundaire wand ook fungeert als voorraadplaats.



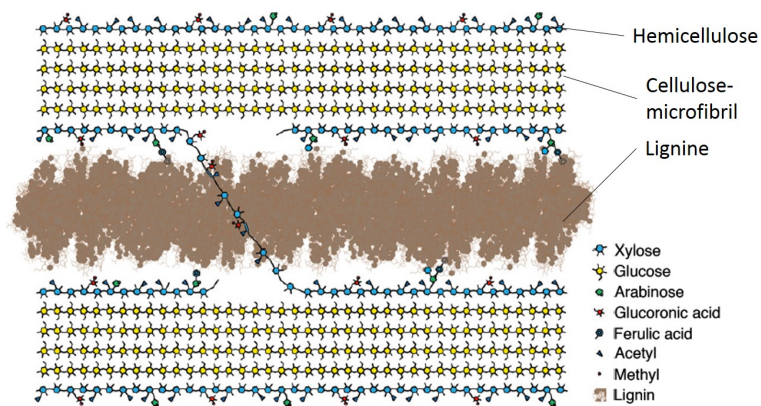
Figuur 2.24: De lagen van de secundaire celwand (bron: Raven *et al.* 2013).



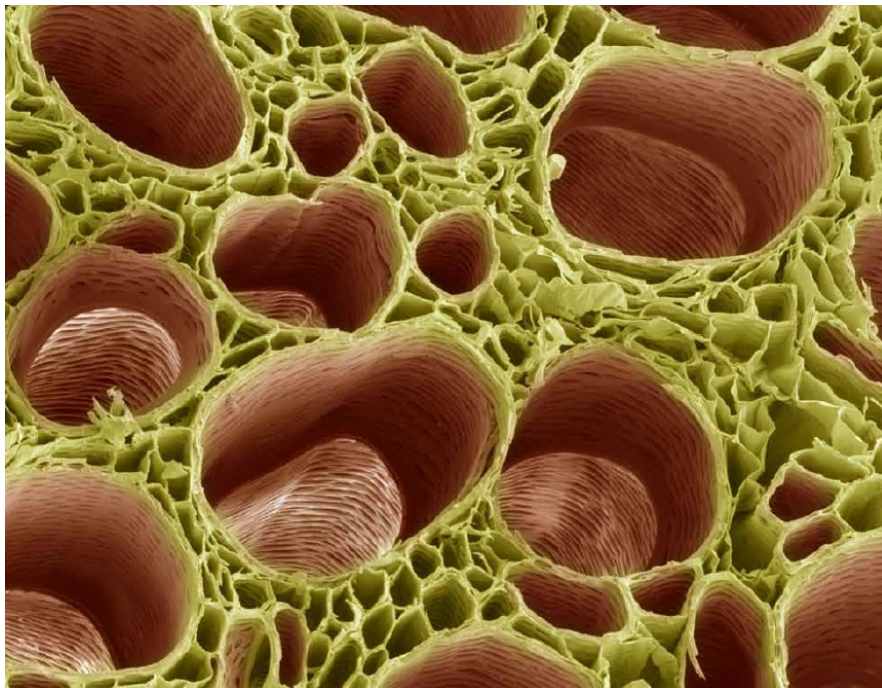
Figuur 2.25: De lagen van de secundaire celwand (bron: Eriksson & Bermek 2009).



Figuur 2.26: Schematische voorstelling van de secundaire celwand. Cellulosemicrofibrillen zijn de belangrijkste component (in geel). Het aantal glucaanketens in een microfibril is niet met zekerheid gekend, maar varieert waarschijnlijk tussen 18 en 24. De hemicellulosemoleculen zijn in het blauw weergegeven en zijn lange polysaccharideketens die vele zijketens vormen. Het ligninenetwerk wordt in grijs weergegeven (bron: Marriott *et al.* 2016).



Figuur 2.27: Het hemicellulose-cellulosenetwerk in de celwand van grassen. De hemicellulosemoleculen (glucuronarabinoxylaan) worden weergegeven in blauw en kunnen binden op delen van de cellulosemicrofibrillen (in geel) (bron: Marriott *et al.* 2016).



Figuur 2.28: Xyleemvaten met dikke secundaire wanden versterkt met lignine (bron: Dide 2014).

2.4.3 Vorming van de celwand

Vorming middenlamel

Na celdeling wordt eerst de middenlamel gevormd. In het scheidingsvlak ontstaat de zogenaamde **fragmoplast**. De fragmoplast bevat microtubuli en actinefilamenten uit het microskelet die Golgiblaasjes kunnen groeperen. Deze Golgiblaasjes zijn omgeven met het toekomstig plasmamembraan; in de blaasjes zitten vooral pectinen voor de opbouw van de middenlamella (begint centraal, dan naar de zijkanten). De middenlamella houdt de twee naburige cellen aan elkaar.

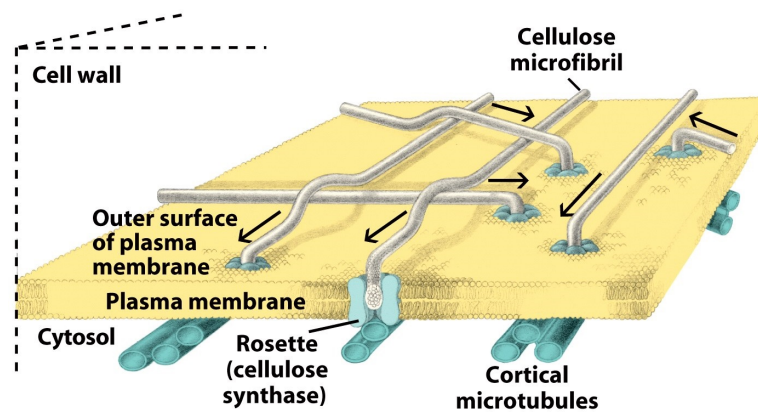
De Golgiblaasjes, gecentraliseerd in de fragmoplast, zullen vervolgens versmelten met elkaar en zo de celplaat vormen. De celplaat is een structuur van toekomstig plasmamembraan met daartussen het eerste materiaal voor de middenlamella. Het inwendige van de celplaat is aanvankelijk een dunne vloeibare film die opstijft door de afzetting van **pectine**. De celplaat groeit vanuit het midden naar de oude wanden toe. De middenlamella ontstaat uit de celplaat nadat de diverse pectinestrengen aan elkaar werden gekit door Ca^{2+} of Mg^{2+} (calcium- of magnesiumpectaat). De middenlamella bezit een amorfe bouw.

Vorming primaire celwand op de middenlamel

Nadat de middenlamella is gevormd beginnen de protoplasten van de beide dochtercellen verdikkingen af te zetten tegen de nieuwe middenlamella. Deze eerste verdikkingen worden de primaire wand genoemd. De primaire wand bevat in toenemende mate microfibrillen. Deze microfibrillen geassocieerd met hemicellulose liggen kriskras gerangschikt in een pectine matrix (**Fig. 2.22**). De matrix vormt een min of meer solide gel. Hierdoor wordt het netwerk van de microfibrillen gefixeerd en verkrijgt men een structuur vergelijkbaar met glasvezels.

De bestanddelen van de matrix worden grotendeels aangebracht via de Golgiblaasjes. Dit wijst op de belangrijke rol van het Golgi-apparaat bij de synthese van suikers. De celwandeiwitten ontstaan aan ribosomen en in het ER; ze worden nadien aangepast in de Golgi-lichaampjes.

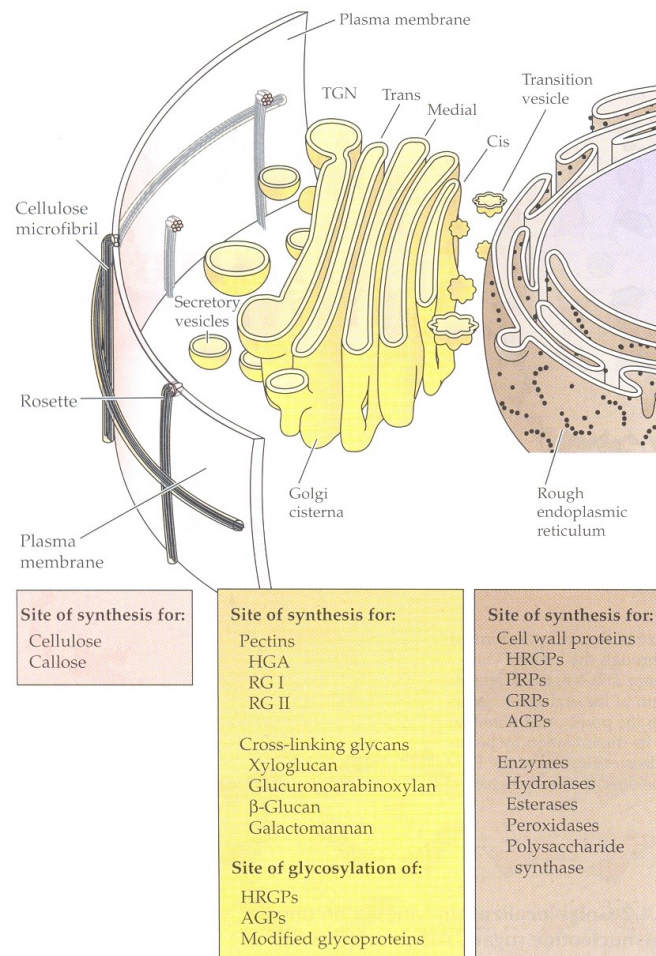
De synthese van cellulose en de vorming van microfibrillen echter, grijpt plaats op de plasmamembranen ter hoogte van de zgn. rozetten (**Fig. 2.29**). Dit zijn complexen opgebouwd uit moleculen van het enzym cellulosesynthase. Als integrale membraaneiwwitten, ingebed in de fosfolipidenlaag, kunnen de rozetten zich lateraal verplaatsen in de membraan. Door interactie met microtubuli worden de rozetten vastgezet en liggen de microfibrillen mooi geordend. Deze interactie bestaat niet tijdens de vorming van de primaire celwand en dus enkel bij de vorming van de secundaire celwand. **Fig. 2.30** en **Fig. 2.31** beschrijven de synthese van de celwandcomponenten.



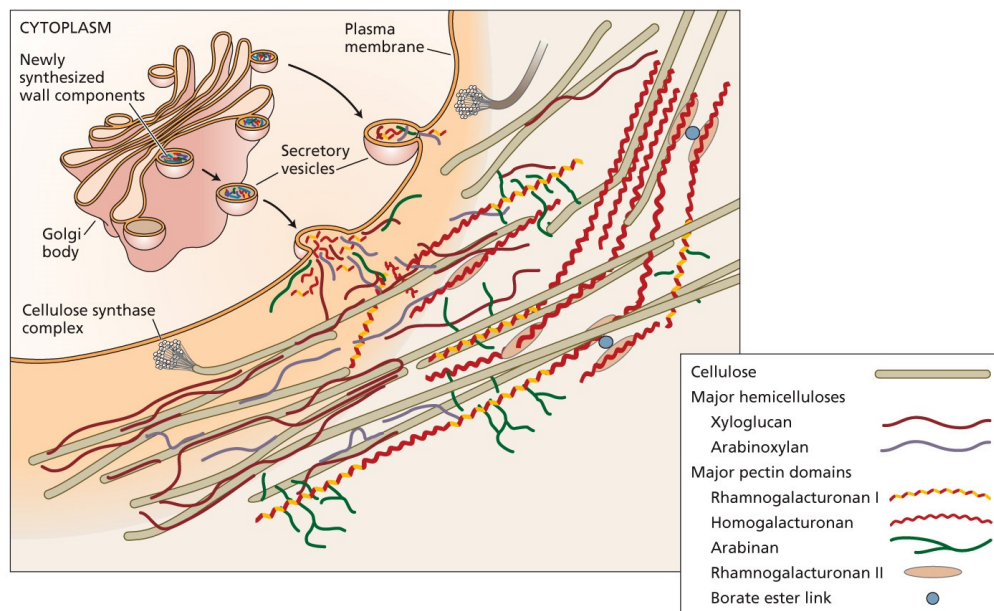
Figuur 2.29: Synthese van de cellulosemicrofibrillen door enzymcomplexen die binnen het vlak van de plasmamembraan bewegen (bron: Raven *et al.* 2013).

Vorming secundaire celwand tijdens de celdifferentiatie

Tegen het einde van de celgroei wordt bij bepaalde celtypes een secundaire wand gevormd. De secundaire wand wordt door een overgangslamel gebonden aan de primaire wand. Deze overgangslamel bezit nog een vlechtwerk van elkaar kruisende microfibrillen. De secundaire wand bevat heel wat meer cellulose en in evenredigheid minder matrixstoffen (zie hoger). Aan de binnenkant kan nog een tertiaire wand voorkomen. Dit is een wratachtige structuur die een vrij groot aandeel matrixsubstantie bevat.



Figuur 2.30: Synthesepaatsen van de celwandcomponenten



Figuur 2.31: Synthese van de primaire celwand (bron: Taiz *et al.* 2015).

2.4.4 Stippels

Stippels zijn plaatsen waar geen wandverdikkingen afgezet worden. Tijdens de afzetting van celwandmateriaal worden de stippelplaatsen open gehouden door zwellingen en microtubuli van het protoplasma. Deze opzwellingen schuiven de microfibrillen opzij zodat een ringvormig gezwel om de stippel gevormd wordt. Doorheen de stippels lopen **plasmodesmata** (uitlopers van het endoplasmatisch reticulum). **Plasmodesmata** hebben een diameter van circa 30 – 50 nm en zijn een complexe structuur (o.a. met gespecialiseerde eiwitcomplexen). In de plasmodesmata treft men meestal een dun cilindrisch buisje van ER aan (de **desmotubulus**) (**Fig. 2.32**, **Fig. 2.33** en **Fig. 2.34**).

Door de plasmodesmata staan de cytoplasma's van aangrenzende cellen met elkaar in verbinding, waardoor het cytoplasma eigenlijk een continuüm vormt over de cellen heen, de **symplast**. Het transport van opgeloste stoffen doorheen de plasmodesmata tussen twee samenhangende cellen heet **symplastisch transport**. De **apoplast** is het continuüm van celwanden en intercellulaire (met lucht gevulde) ruimten in plantenweefsels (cf. **apoplastisch transport**; zie verder p. 222). De desmotubule verbindt dus het ER van aangrenzende cellen en de symplast verenigt niet alleen het cytosol maar ook het ER.

Primaire plasmodesmata ontstaan reeds tijdens de vorming van celplaten: de celplaat is dus geen ononderbroken plaat maar ze bevat vanaf het begin al vele poriën. Secundaire plasmodesmata ontstaan achteraf nadat de celwanden zijn aangelegd.

De membranen van het ER worden in de opening samengedrukt door globulaire proteïnen waardoor het niet zeker is dat er effectief communicatie is tussen cellen via het ER (**Fig. 2.34**). Deze proteïnen zitten zowel op het ER als op het plasmamembraan en zijn met elkaar verbonden met 'spaken' zodat ze de opening, gevormd door het plasmodesma, verdelen in een aantal (8–10) kleine kanalen, waardoor zoiets ontstaat als een zeef: moleculen met een diameter van 1.5 tot 2 nm kunnen door, grotere niet. Even narekenen laat zien dat hier iets niet klopt: de doormeter van het plasmodesma is 30 – 50 nm. Hieruit kunnen we de oppervlakte van een doorsnede van een plasmodesma bepalen:

$$\pi \times 25^2 = 1963.5 \text{ nm}^2$$

Een achtste deel van deze oppervlakte is dan:

$$245.4 \text{ nm}^2$$

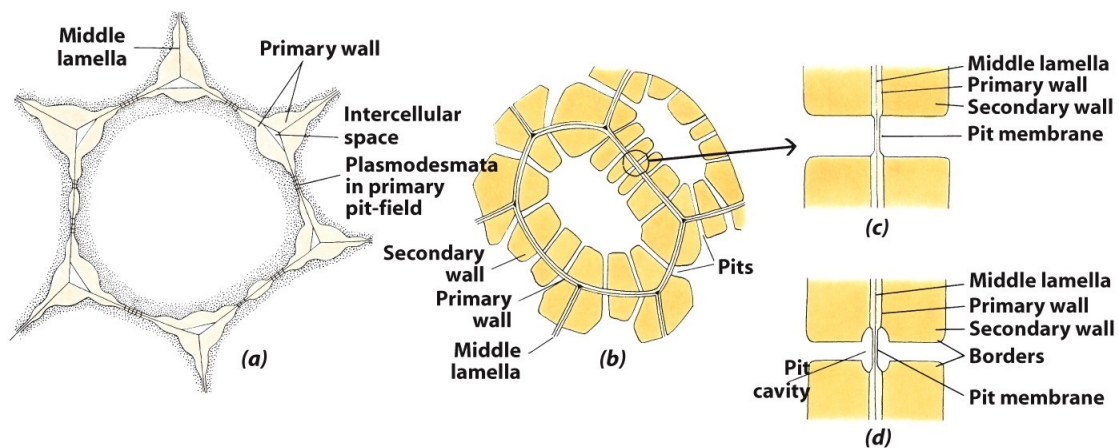
We benaderen deze oppervlakte als een cirkel, dus hieruit kunnen we de straal afleiden van de kanalen:

$$= \sqrt{245.4/\pi}$$

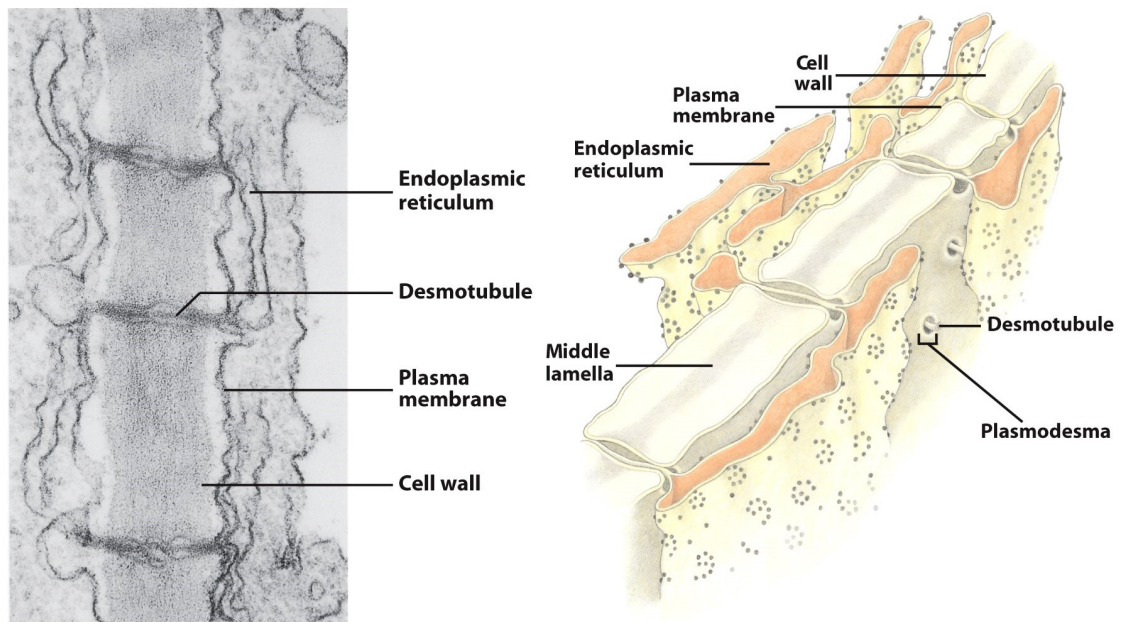
$$= 8,8 \text{ nm}$$

en toch kunnen maar moleculen met diameter $1.5 - 2 \text{ nm}$ door. Het zijn de globulaire eiwitmoleculen die via andere mechanismen bepalen welke moleculen uiteindelijk wel of niet passeren.

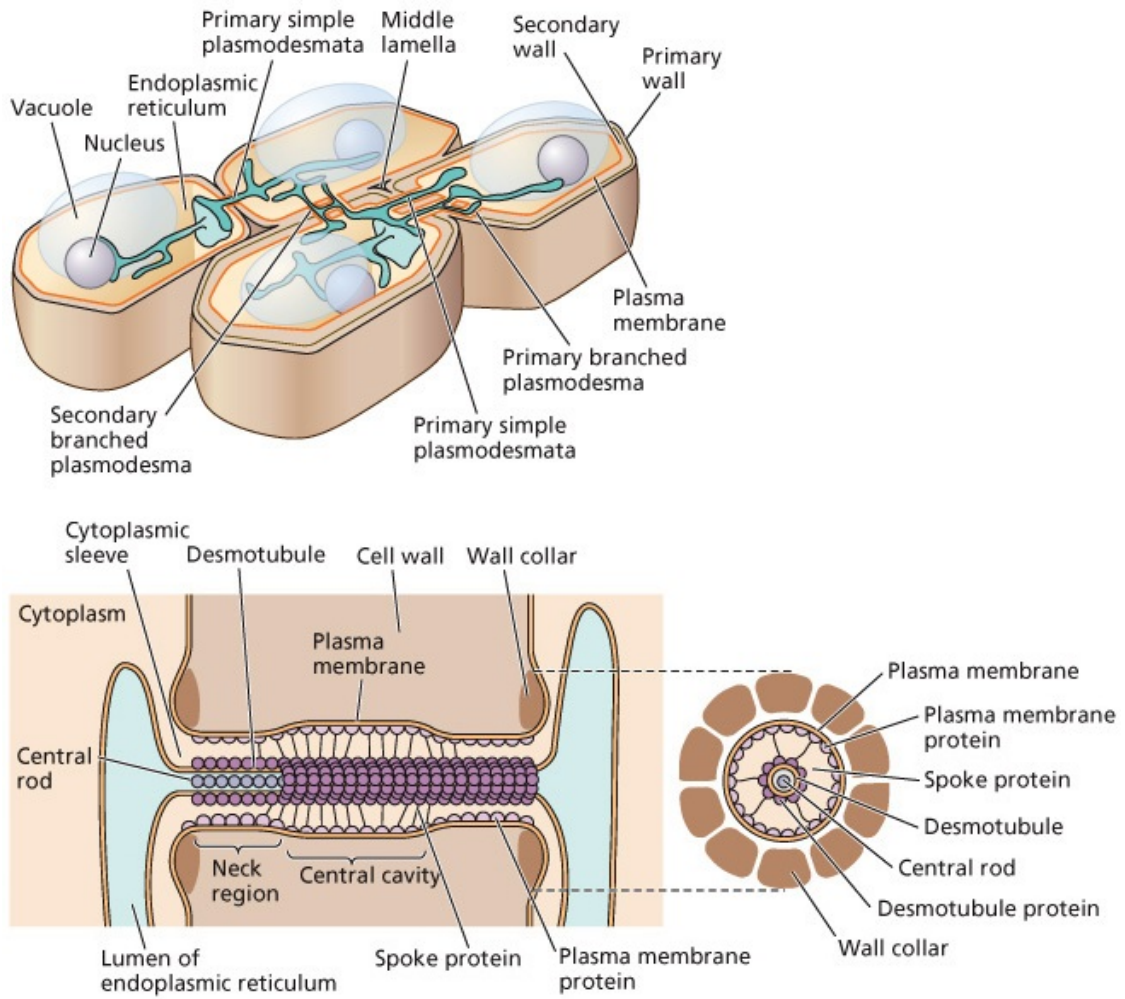
De **stippelvorm** varieert nogal. Bij sterke verdikking van de secundaire wand kan een echt stoppelkanaal ontstaan. Bij een stoppelkanaal is de diameter overal gelijk. Bij **hofstoppels** daarentegen is de openingsbreedte ter hoogte van het plasmamembraan smaller dan de doorgang ter hoogte van het sluitvlies (**margo**). Bij coniferen vormt het sluitvlies een schuifvormige verdikking (**torus**) die naargelang de druk de ene of de andere zijde zal afsluiten (**Fig. 2.35** en **Fig. 2.36**). **Hofstoppels met torus zijn typerend voor hout van de gymnospermen.**



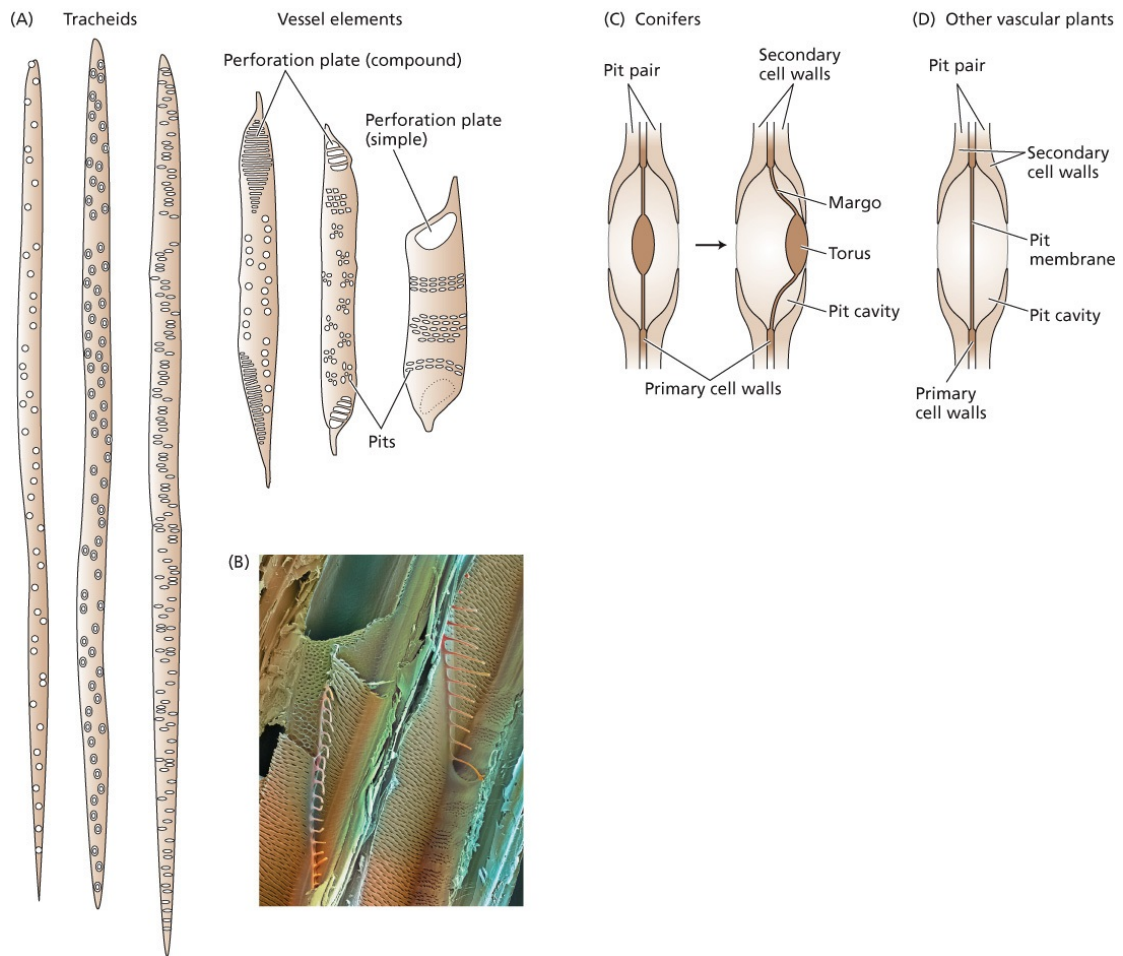
Figuur 2.32: Stoppels en plasmodesmata (bron: Raven *et al.* 2013).



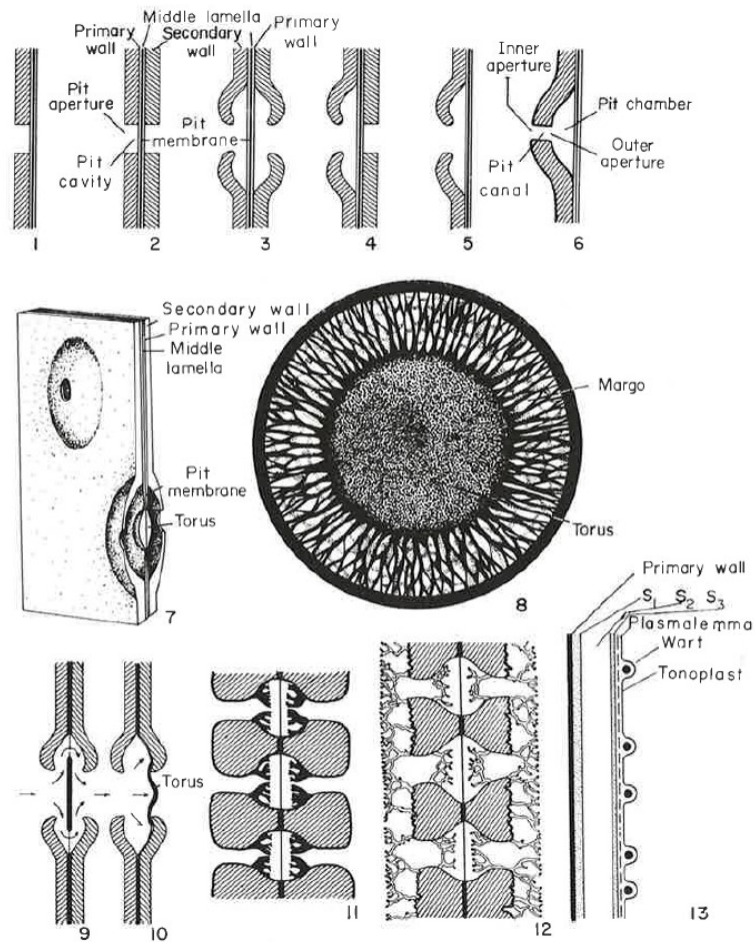
Figuur 2.33: Plasmodesmata en desmotubuli (bron: Raven *et al.* 2013).



Figuur 2.34: Schema van plantencelwanden en plasmodesmata (bron: Taiz *et al.* 2015).



Figuur 2.35: Xylemelementen: tracheïden en vaten met aanduiding van de stippels. De wanden bevatten vele stippels waar geen secundaire wand is afgezet (bron: Taiz *et al.* 2015).



Figuur 2.36: Structuur van stippels. Specifiek is (7) een 3D-diagram van een deel van de celwanden van twee tracheïden, (8) een diagram van het stippelmembraan en torus van een *Pinus* soort, en (9-10) een schema van het watertransport doorheen een hofstippel (bron: Fahn 1990).

2.5 Test jezelf

- Wat zijn de verschillende types van plastiden, en welke rol spelen ze elk in de cel?
- Hoe verschilt de primaire van de secundaire celwand?
- Geef drie belangrijke structurele en functionele verschillen tussen cellulose, hemicellulose en lignine in plantencellen.
- Antwoord op één lijn: wat is de functie van de vacuole in plantencellen?
- Corrigeer volgende uitspraak indien nodig: 'Secundaire celwanden bevatten lignine en komen dus enkel voor bij boomsoorten'.
- Verklaar de functie van volgende celorganellen: chloroplasten, chromoplasten.

2.6 Bronnen

- Anderson (2012) Lateral heterogeneity of plant thylakoid protein complexes: early reminiscences. *Phil. Trans. R. Soc. B* **367**:3384.
- Blankenship (2017) How Cyanobacteria went green. *Science* **355**:1372.
- Brunkard *et al.* (2015) Chloroplasts extend stromules independently and in response to internal redox signals. *PNAS* **112**:10044.
- Cai *et al.* (2019) A draft genome assembly of the solar-powered sea slug *Elysia chlorotica*. *Scientific Data* **6**:190022.
- Caplan *et al.* (2015) Chloroplast Stromules Function during Innate Immunity. *Developmental Cell* **34**:45.
- Daws *et al.* (2002) Differences in seed germination responses may promote coexistence of four sympatric *Piper* species. *Functional Ecology* **16**:258.
- De Schijver *et al.* (2012) Tree species traits cause divergence in soil acidification during four decades of postagricultural forest development. *Global Change Biology* **18**:1127.
- Didde (2014) The lignin refinery. *Wageningen World* **2**:32.
- Eriksson & Bermek (2009) Lignin, lignocellulose, ligninase. *Applied Microbiology: Industrial* 373.
- Fahn (1990) *Plant Anatomy*. Pergamon Press, Oxford.
- Larcher (2003) *Physiological Plant Ecology*. Springer, Berlin.

-
- Marriott *et al.* (2016) Unlocking the potential of lignocellulosic biomass through plant science. *New Phytologist* **209**:1366.
 - Pearson & Ison (1997) *Agronomy of Grassland Systems*. Cambridge University Press, Cambridge.
 - Petit *et al.* (2005) Comparative organization of chloroplast, mitochondrial and nuclear diversity in plant populations. *Molecular Ecology* **14**:689.
 - Raven, Evert & Eichhorn (2013) *Biology of Plants*. W.H. Freeman, New York.
 - Taiz *et al.* (2015) *Plant Physiology and Development*. Sinauer Associates Inc., Sunderland.