



BOSBOUW

LES 4
FYSIOLOGIE



HOOFDSTUK 4

FYSIOLOGIE



INHOUD

- Inleiding
- Fotosynthese
- Respiratie
- Waterrelaties
- Transport van suikers in het floëem
- Jaarlijkse dynamiek in de koolstofbalans
- Aanpassingen bij verschillende boomsoorten
- Regulatie van groei
- Van fysiologie naar groei



INLEIDING

Bomen: autotroof

C ongeveer 50% van biomassa

Koolstofbalans

inkomsten: suikers uit fotosynthese

uitgaven: groei- en onderhoudsrespiratie (verbranden suikers)

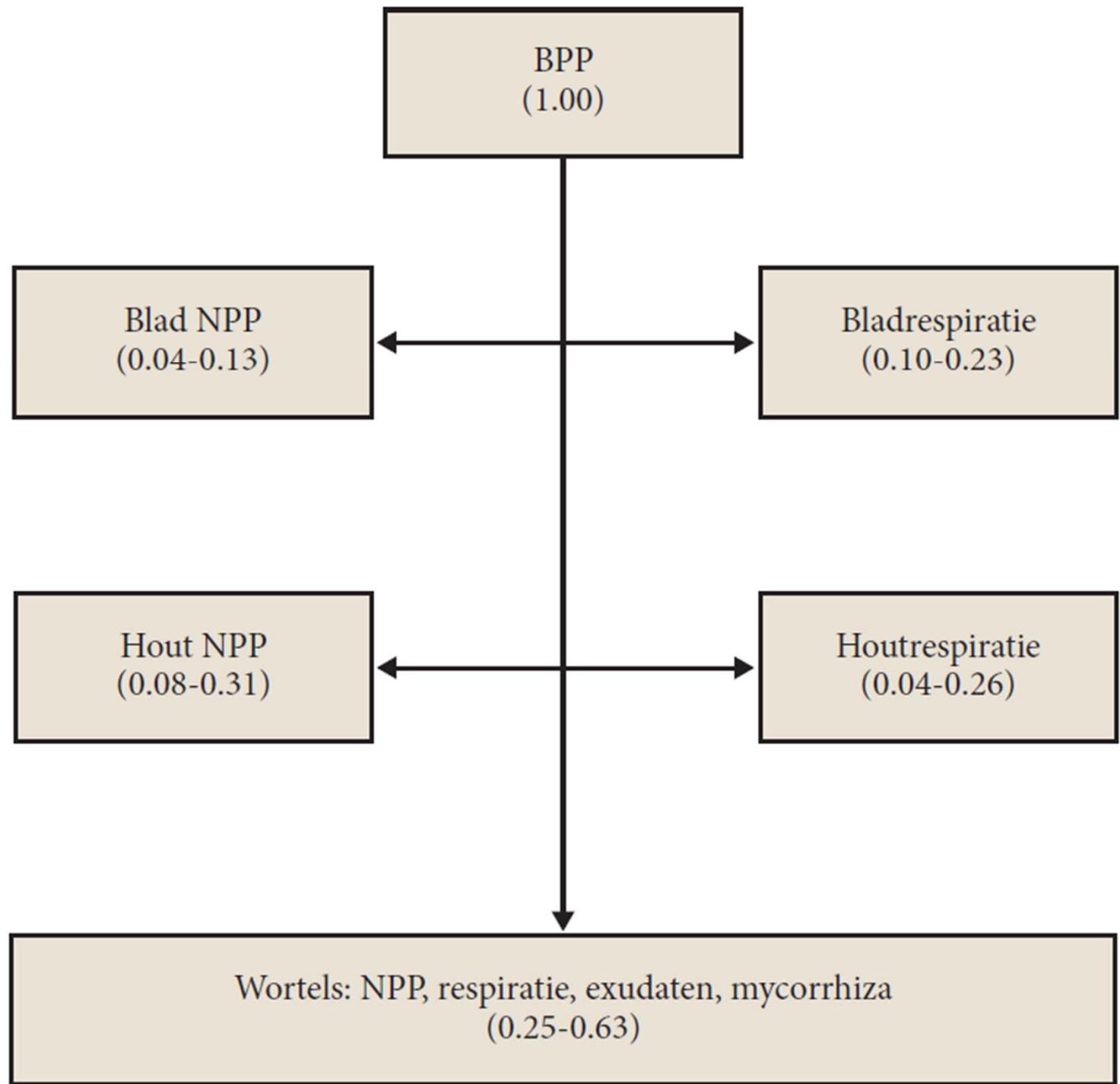
(f3-1)

Groei- en onderhoudsrespiratie en verdelen C over verschillende weefsels → stellen boom in staat functies te onderhouden

4



f3-1





INLEIDING

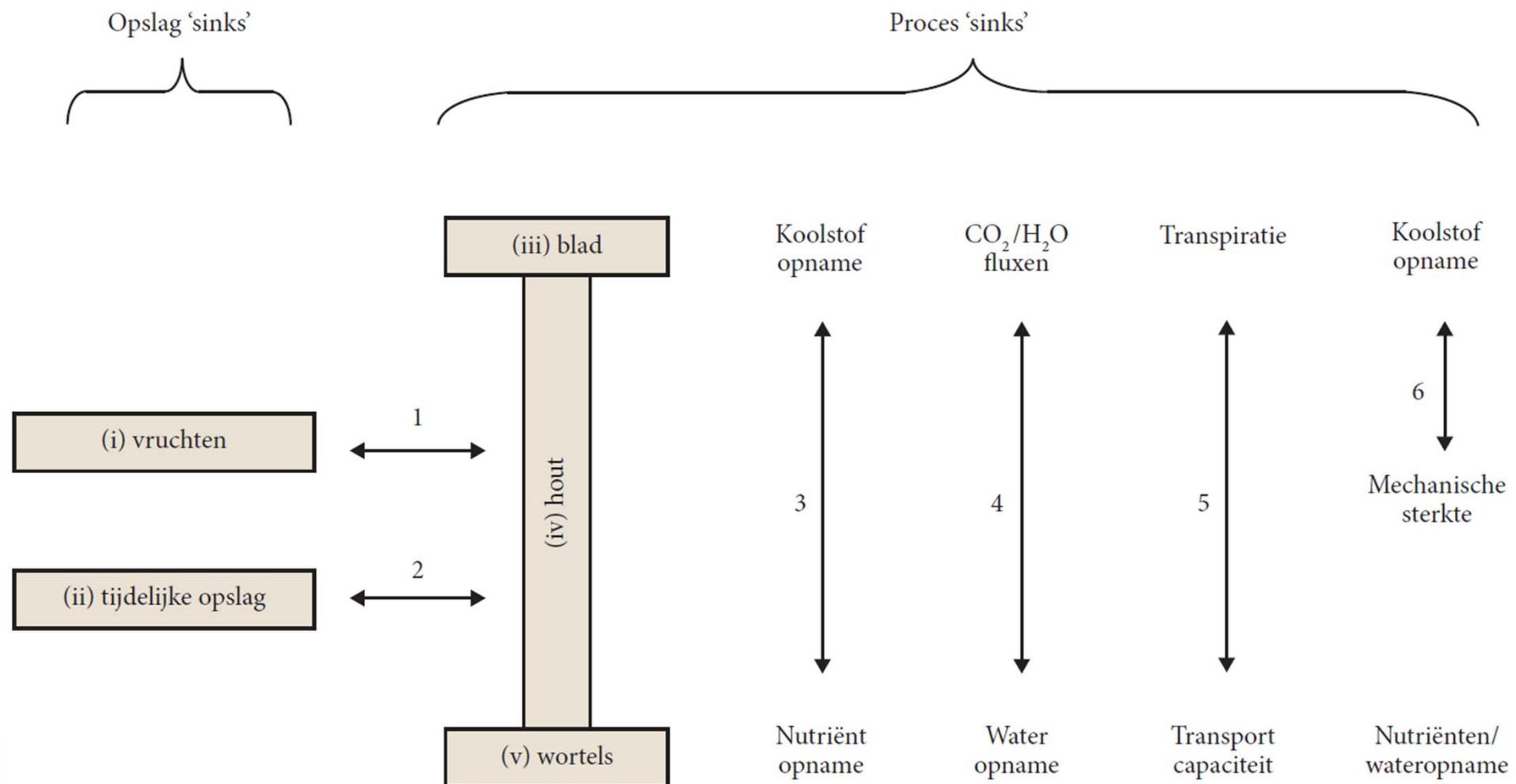
Plantstructuur: functionele balans waarbij investeringen in verschillende weefsels op elkaar zijn afgestemd om de verschillende functies optimaal te kunnen vervullen

Cannel en Dewar (1994) → 6 functionele balansen (**f3-2**)



INLEIDING

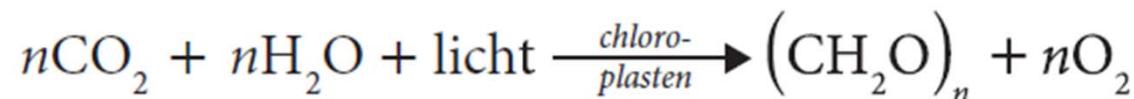
Cannel en Dewar (1994) → 6 functionele balansen (f3-2)





FOTOSYNTHES

Vereenvoudigd:



(CH_2O) : vereenvoudigde voorstelling verschillende gevormde koolhydraten

Basisvoorwaarde: lichtabsorptie

Lichtreacties: lichtenergie → chemische energie

Donkerreacties (**Calvin-cyclus**) CO_2 mbv chemische energie gebonden tot suikers

In chloroplasten



FOTOSYNTHESЕ: lichtreacties

Geïnitieerd na absorptie PAR door pigmenten in chloroplasten

chlorofyl-a, chlorofyl-b en carotenoïden

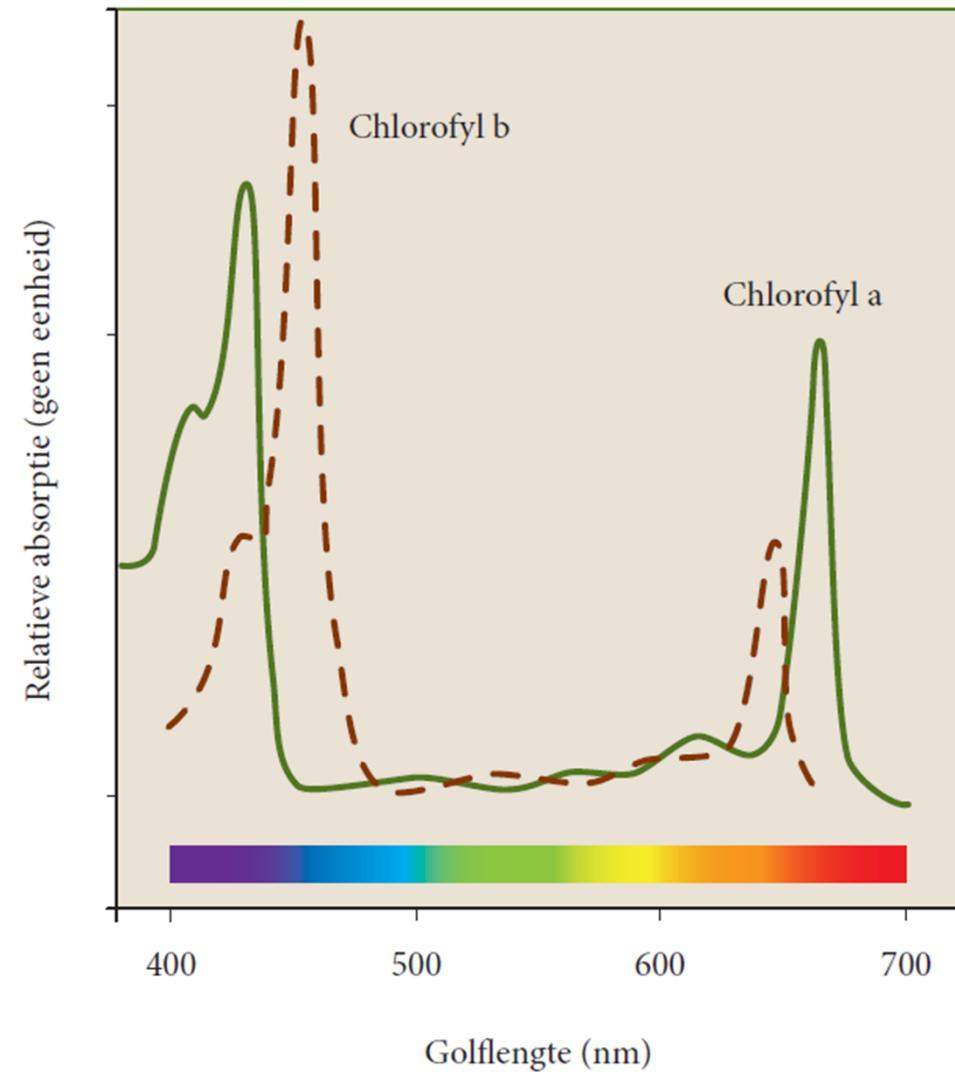
Aan membranen **thylakoïden**: twee geschakelde pigment systemen betrokken bij lichtreacties

Fotosysteem I: vnlk chlorofyl-a, absorptiepiek 430-662 nm

Fotosysteem II: hoger aandeel chlorofyl-b (absorptiepiek 453-642 nm) en xanthofyl (chlorofyl beschermen tegen te hoge insstraling → wegvangen overtollige energie; bepalen bladkleur)



FOTOSYNTHESЕ: lichtreacties



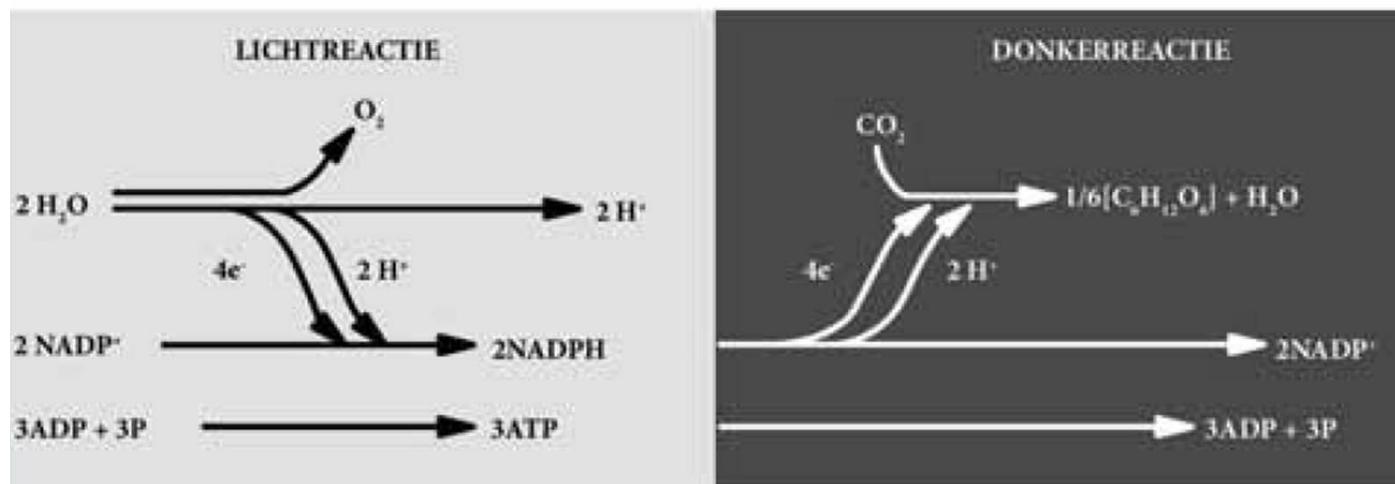
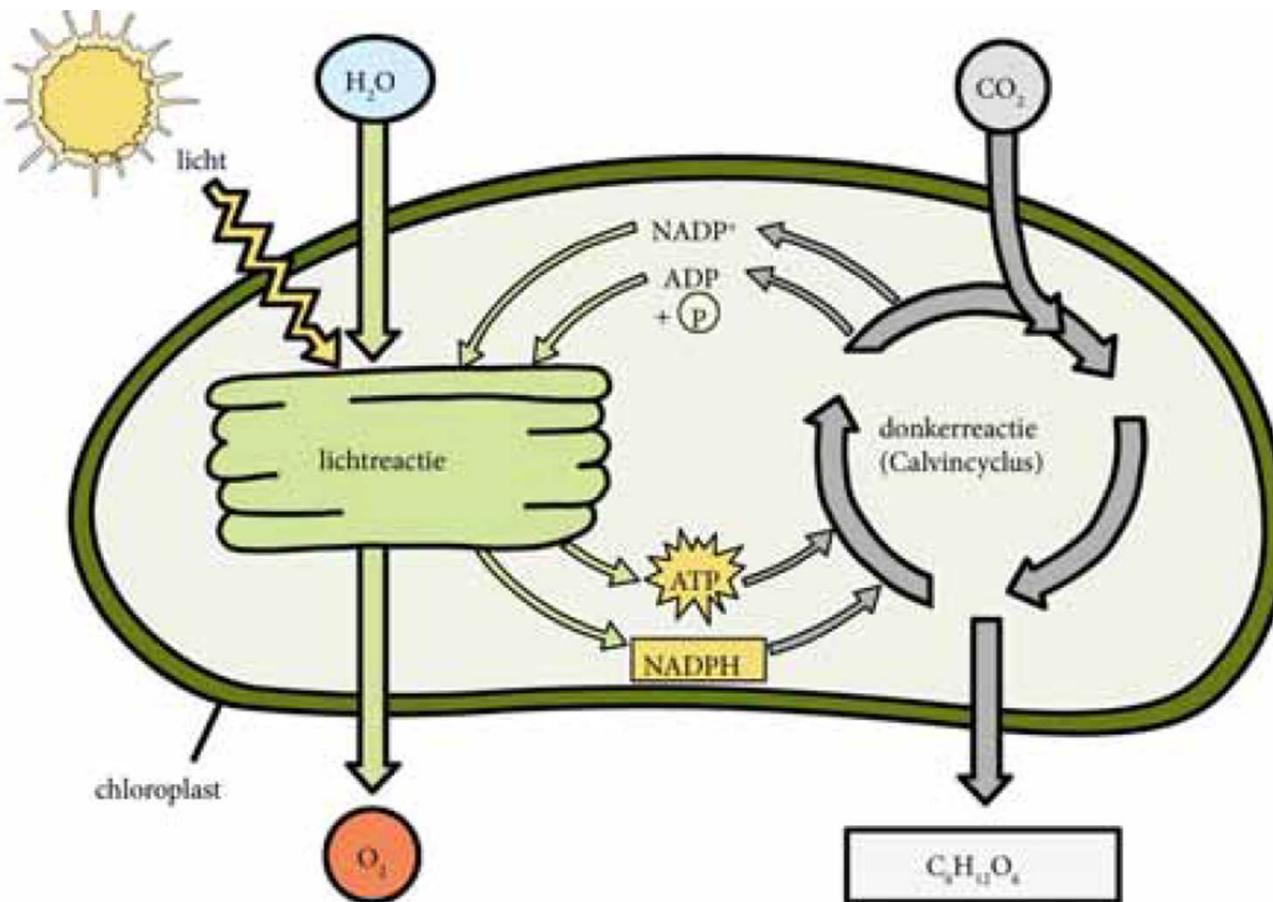


FOTOSYNTHESЕ: lichtreacties

In beide fotosystemen lichtinterceptie → verhoogde energietoestand elektronen
→ deze energietoestand omzetten in chemische energie via
NADP → NADPH
ADP → ATP

Aanwezigheid van groene weefsels onder schors → chlorofyl en fotosynthese

Sommige struiksoorten (brem, hulst, gaspeldoorn, taxus) bijna volledig groene twijgen
Fotosynthesecapaciteit houtachtige leeftijdsgebonden (schorsdikte) (blgrk als bladfotosynthese beperkt/afwezig),₁₁





FOTOSYNTHÈSE: donkerreacties

De tijdens lichtreacties verkregen chemische energie gebruikt om CO₂ tot suikers te binden
→ buiten thylakoïden in chloroplast

Rubisco: in hoge concentraties in bladeren (1/8-1/4 van alle bladproteïnen) → meest voorkomende enzym op aarde



RESPIRATIE

Proces waarbij koolhydraten geoxideerd tot CO_2 en H_2O en chemische energie vrijkomt
→ kan gebruikt om nieuwe bouwstoffen te synthetiseren

Twee types: **fotorespiratie** en **donkerrespiratie** (verschillend van heterotrofe respiratie: energie onttrokken aan afbraak organisch materiaal)

Fotorespiratie: geen energie gegenereerd, maar ATP verbruikt → ↓ beschikbaarheid Rubisco → ↓ synthese suikers en andere fotosyntheseproducten
→ onder huidige atmosferische condities: ↓ met 25-50%
→ rol atmosferisch CO_2 -gehalte!



RESPIRATIE

Donkerrespiratie: in alle levende cellen van plant; in donker en licht

Belichte cellen: 5-15% netto-fotosynthese

Suiker oxideert en bij elke stap vrijgekomen energie opgeslagen in ATP-verbindingen → sneller bij hogere temperaturen (maar geen invloed CO₂/O₂ in lucht)

Moeilijk van elkaar te onderscheiden → respiratie in koolstofbalans som van beide

Belangrijkste bron metabolische energie (ATP) in plant



RESPIRATIE

Donkerrespiratie

Energie nodig voor biosynthese en onderhoud van oa
aminozuren, proteïnen en andere levende biomassa

Donkerrespiratie → onderverdeeld in **groei-** en
onderhoudsrespiratie

Groeirespiratie: energie voor groei en synthese nieuwe
celstructuren

Onderhoudsrespiratie: energie leveren voor oa onderhoud
bestaande celstructuren, concentratiegradiënt en basaal
metabolisme



RESPIRATIE

Totale respiratie van bladeren, stam, takken, wortels van boscronen geschat op 70% bruto fotosynthese (vb voor spint op massabasis < bladeren; maar totale kan spint groter zijn)

Respiratie essentieel bij schatten totale koolstofbalans van boom

CO₂ is zeer mobiel in bomen → moeilijk respiratie goed op te meten



WATERRELATIES

Volwassen LB en NB transpireren $70 - 150 \text{ l d}^{-1}$; maar tot 400 l d^{-1}

<2% opgenomen of verbruikt in fotosynthese → rest transpiratie (>98%) door stomata
3-10% diffundeert rechtstreeks door cuticula



WATERRELATIES: mechanisme

Drijvende kracht transpiratie via bladeren

Ter hoogte van de substomatale ruimte heft zonne-energie de cohesiekrachten tussen watermoleculen op → verdampft

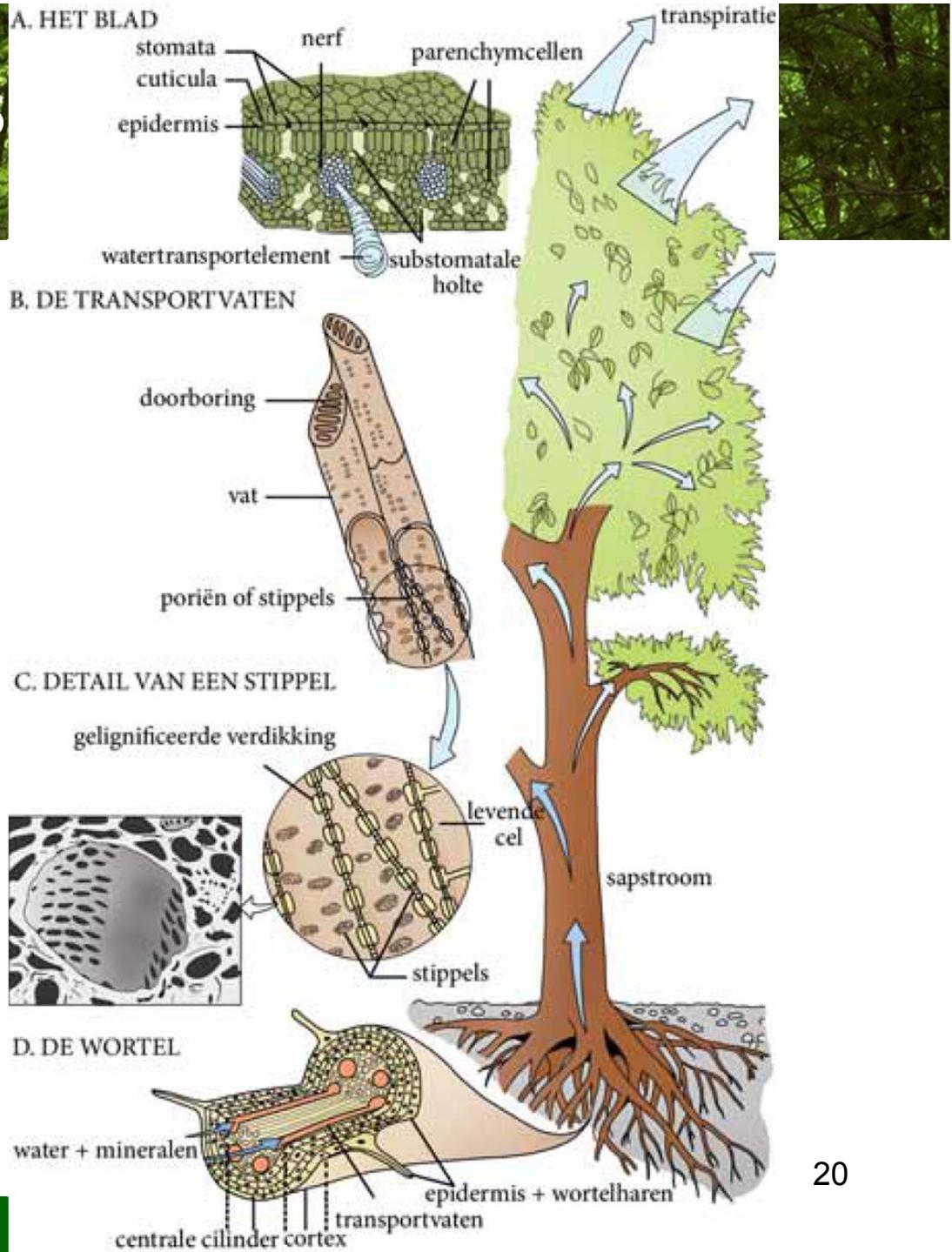
Cohesiekrachten in vloeibare waterkolom brengen zuigspanning over van bladeren tot in wortels

→ waterkolom in tracheïden of houtvaten onder spanning → water naar boomtop gezogen

→ cohesietheorie Dixon en Joly (1894): watertransport is passief (geen energieverbruik)



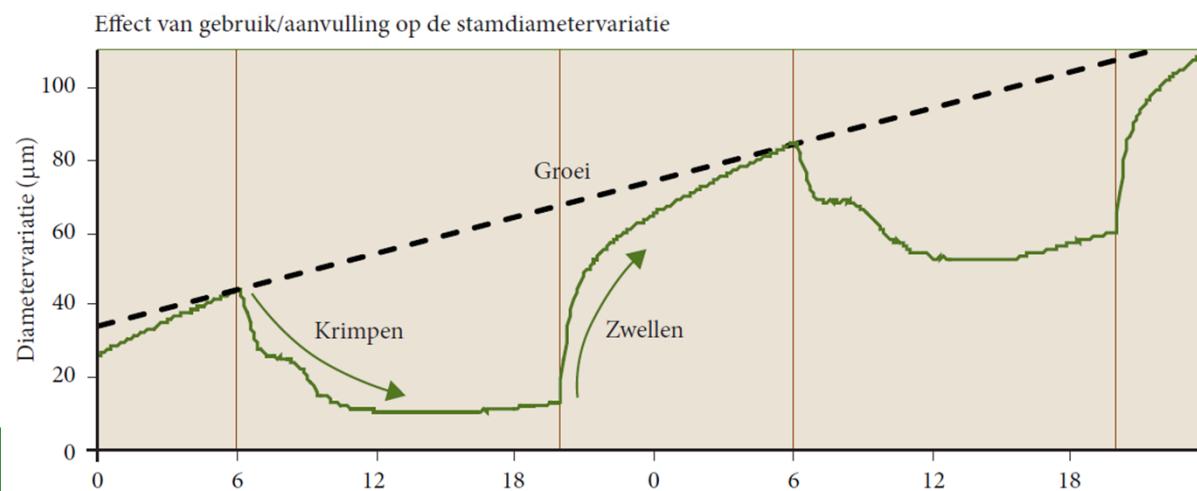
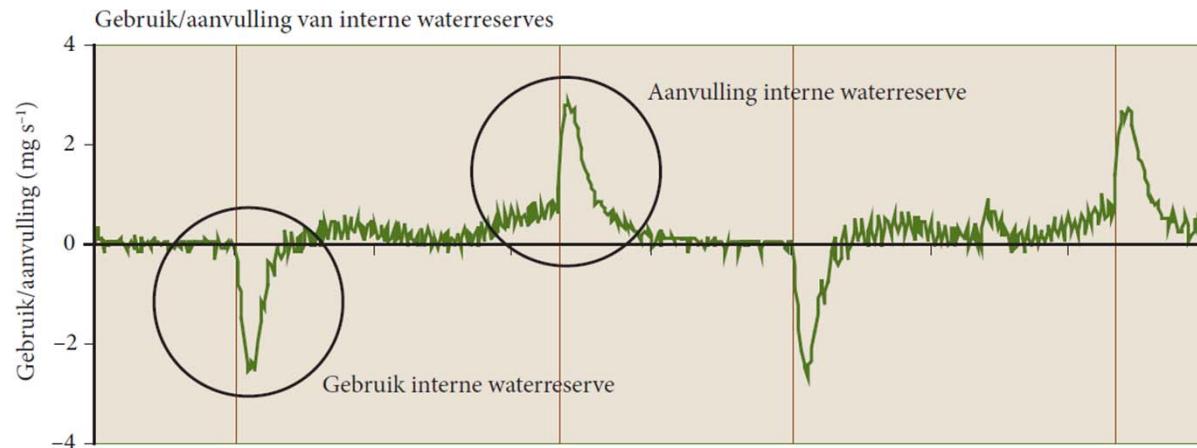
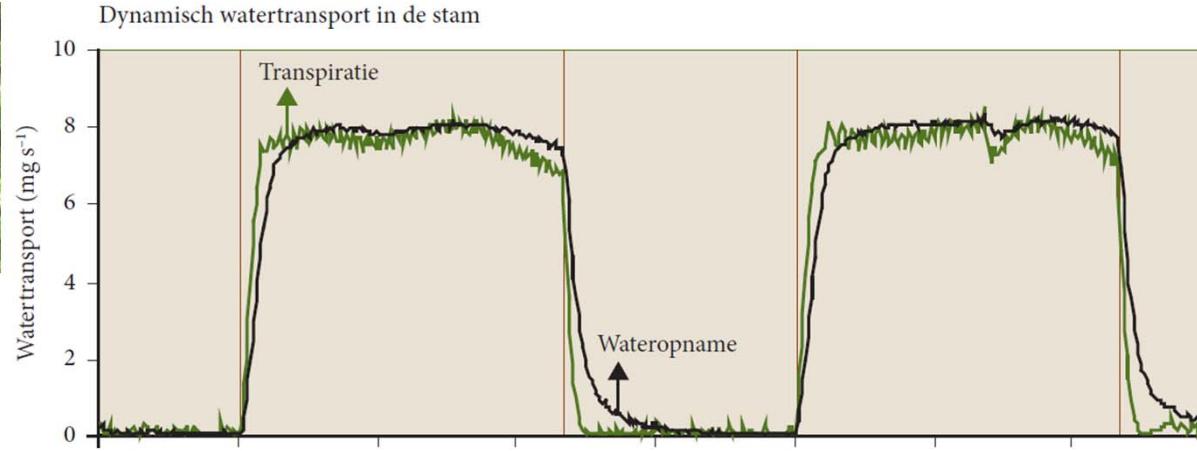
WATERRELATIES





WATERRELATIES: mechanisme

Door cohesietheorie wijkt sapstroom weinig af van transpiratie behalve in vroege ochtend → aanspreken waterreserves → naijlen sapstroom op transpiratie (**f3-6**)





WATERRELATIES: mechanisme

Drukverschil in de waterkolom tussen bodem en verdampend oppervlak: waterpotentiaal Ψ_w (MPa)

$$\Psi_w = \Psi_p + \Psi_s + \Psi_g$$

Ψ_p : turgordrukpotentiaal; positief in levende cellen, negatief in dode cellen vb xyleem

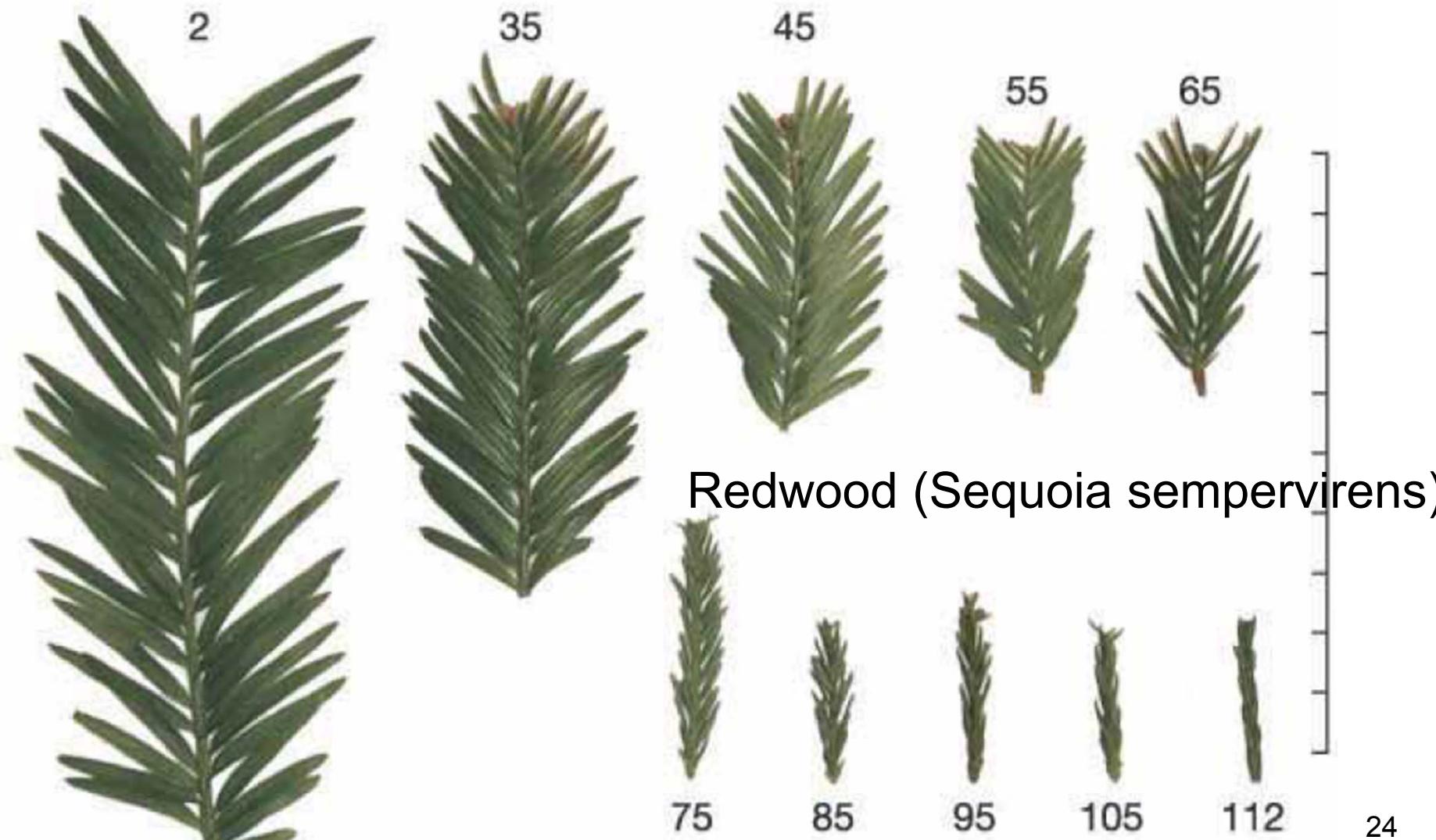
Ψ_s : osmotische potentiaal; negatief

Ψ_g : gravimetrische potentiaal; negatief; belangrijk in hoge bomen → beperking hoogtegroei

Bij extreem hoge bomen, vb mammoetbomen → bladeren in kroon kenmerken van woestijnbladeren (klein, dik) terwijl ze in vochtig klimaat groeien (f3-7)



WATERRELATIES: mechanism





WATERRELATIES: mechanisme

Wortels zijn in staat om ongewenste mineralen op te nemen en andere uit te scheiden → selectieve transport eiwitten

In wortelcortex beweegt via apoplast (watertransport buiten celmembranen) of symplast (watertransport via cytoplasma)

Bij hydrofobe bandjes van Caspary wordt het apoplastisch transport geblokkeerd (selectief membraan) → water alleen verder via symplast



WATERRELATIES: droogte en vorst

Om de waterstroom op gang te houden is het noodzakelijk dat de waterkolom over de gehele lengte continu en intact is

Cavitaie bij vorst en droogte → embolie

Indien waterpotentiaal in xyleem onder kritische grenswaarde → via stippels een luchtbel het vat of tracheïde in wordt gezogen → watertransport verhinderd

Vele boomsoorten sluiten huidmondjes van -1 tot -2 MPa → indien langdurig: vertraagde groei of bladval



WATERRELATIES: droogte en vorst

Boomsoorten met kleine stippels zijn beter aangepast aan droogte dan soorten met grote stippels

Bij vorst kan waterkolom bevriezen waarbij onopgeloste gassen kleine belletjes vormen

→ als smelten → belletjes kunnen cavitatie veroorzaken → vooral problemen met grote bellen (lossen moeilijk op) → alleen in grote vaten zoals voorjaarshout (ringporige soorten)
→ waarschijnlijk blgrke redenen waarom alleen coniferen met kleine tracheïden en diffuusporige soorten met relatief kleine vaten (zoals berk) zich handhaven in koude boreale streken



TRANSPORT VAN SUIKERS IN HET FLOËEM

Floëem voor neerwaartse assimilatiestroom

Ringen

Assimilaten getransporteerd vanuit bladeren (**sources**) naar groei- of opslagplaatsen (**sinks**) (vb wortels, onvolwassen bladeren, bloemen, niet rijpe vruchten)

Transport via levende zeefvaten (LB) of zeefcellen (NB)

Naast suikers ook aminozuren, proteïnen, vetten, planthormonen, anorganische ionen en secundaire componenten (oa RNA en celwandenzymen)



TRANSPORT VAN SUIKERS IN HET FLOËEM

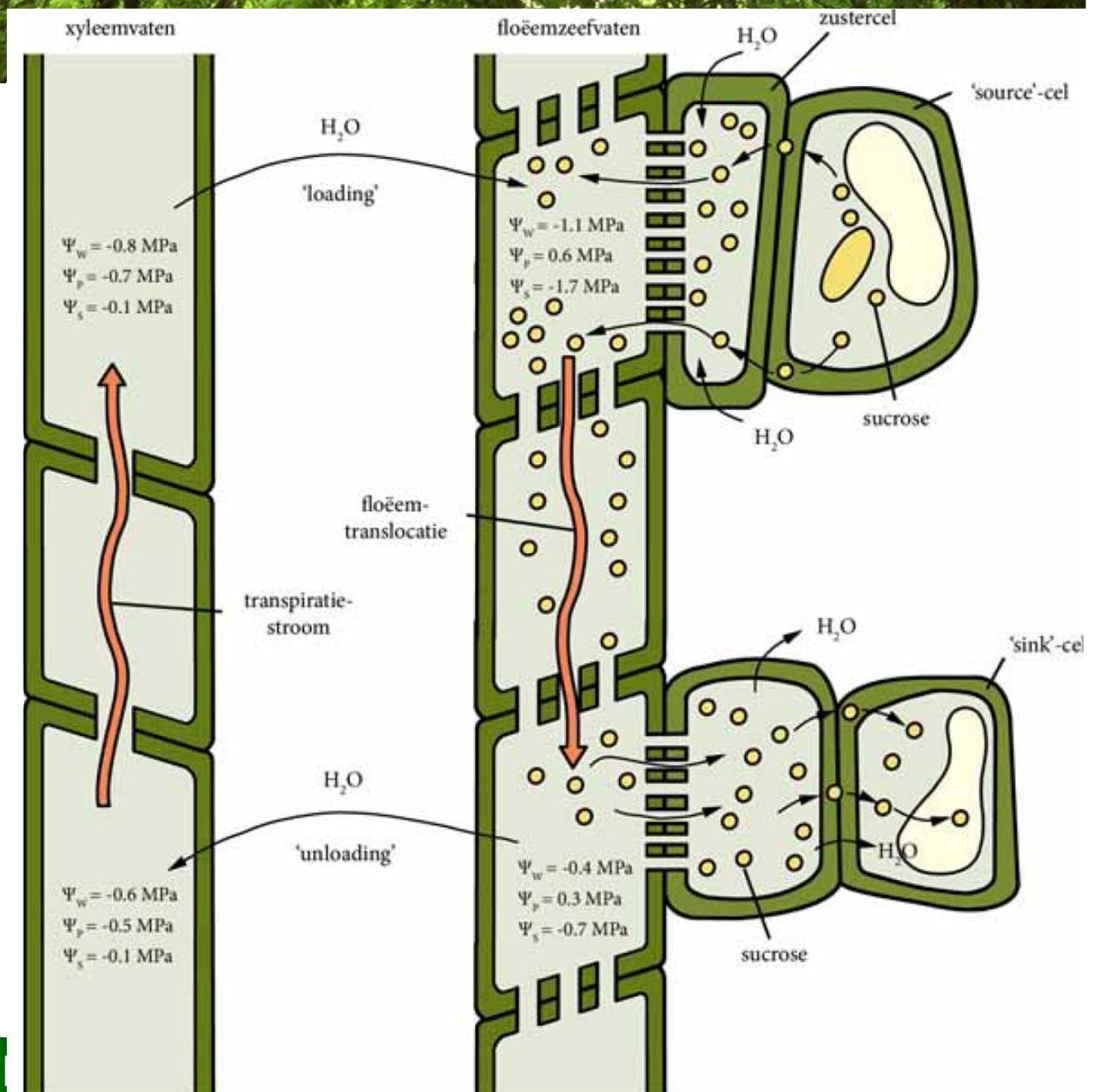
Zeefvaten en zeefcellen bevatten geen celkern en om te overleven en transport actief → metabolismisch ondersteund door begeleidende zustercellen

Transport is vaak actief van een lage naar een hoge suikerconcentratie → vereist energie: ATP
(bij populier ook passief)



TRANSPORT VAN SUIKERS IN HET FLOËEM

Transport door
bastweefsel →
verklaard door
“drukstroom”-
hypothese van
Münch (1930)





JAARLIJKSE DYNAMIEK IN DE KOOLSTOFBALANS

Verdeling van assimilaten stelt bomen in staat om functionele balans in stand te houden

Koolstof-'sinks': bladeren, bloemen, vruchten, bovengrondse delen, ondergrondse delen, en opslag

Begin groeiseizoen:

ringporige: eerst bladeren dan hout

diffuusporige: eerst houtvaten dan bladeren

Nadat bladeren volledig ontwikkeld: hout, vruchten, en parenchym (opslag zetmeel) als koolstof-'sink'



AANPASSINGEN BIJ VERSCHILLEND BOOMSOORTEN

Fotosynthese verschilt tussen soorten als gevolg van verschillen in:

- levensduur
- fotosynthesecapaciteit

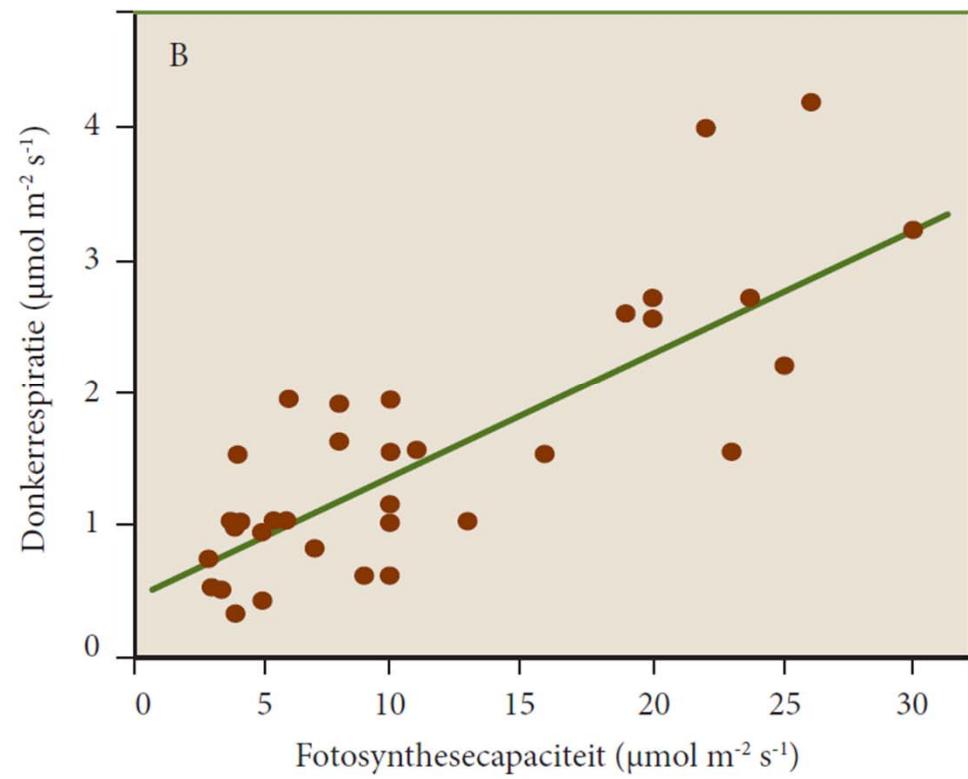
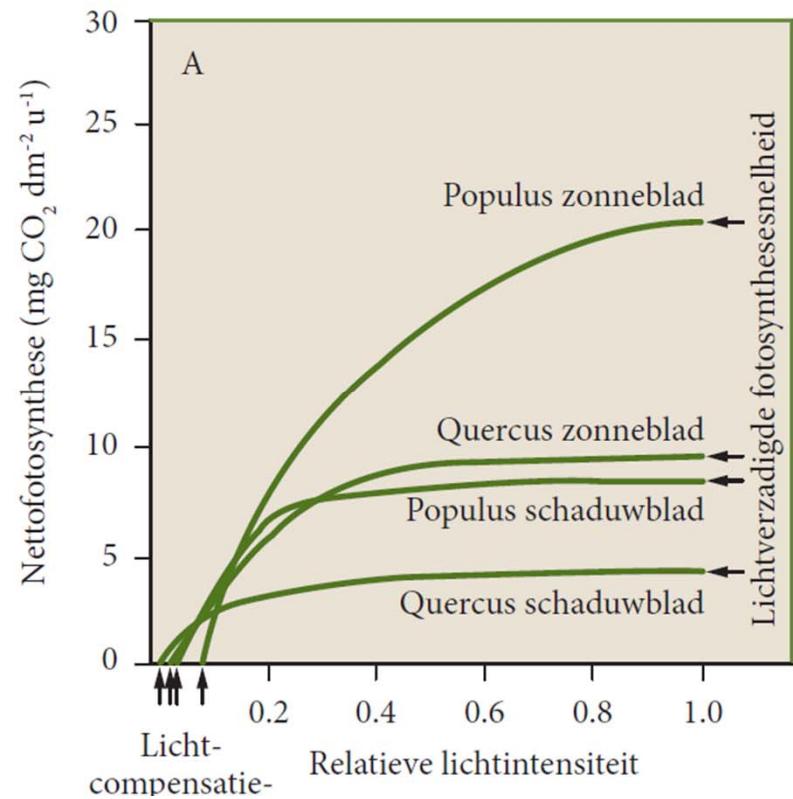
N kan gebruikt worden om de fotosynthesecapaciteit tussen soorten te vergelijken → want N belangrijk voor chlorofyl, lichtreacties en Rubisco



AANPASSINGEN BIJ VERSCHILLENDEN BOOMSOORTEN

Soort	Schaduwtolerantie (index 1-5)	Maximale assimilatie ($\mu\text{mol cm}^{-2} \text{s}^{-1}$)	SLA ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$)	Houtdichtheid (g cm^{-3})
Loofbomen				
<i>Betula pendula</i>	2.03	13.1	175	0.57
<i>Prunus serotina</i>	2.46	7.7	296	0.55
<i>Rhamnus frangula</i>	2.66	2.2	271	0.46
<i>Fraxinus excelsior</i>	2.66	-	253	0.45
<i>Sorbus aucuparia</i>	2.73	3.8	212	0.48
<i>Corylus avellana</i>	3.53	2.4	342	0.58
<i>Acer pseudoplatanus</i>	3.73	3.0	267	0.45
<i>Carpinus betulus</i>	3.97	4.2	292	0.45
<i>Acer platanoides</i>	4.20	-	359	0.46
<i>Fagus sylvatica</i>	4.56	2.7	299	0.62
Naaldbomen				
<i>Larix kaempferi</i>	1.38	12.8	110	0.38
<i>Pinus sylvestris</i>	1.67	16.2	55	0.49
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	2.78	3.5	80	0.58
<i>Picea sitchensis</i>	3.85	2.9	62	0.60

AANPASSINGEN BIJ VERSCHILLENDEN BOOMSOORTEN





AANPASSINGEN BIJ VERSCHILLENDEN BOOMSOORTEN

	Zonneblad	Schaduwblad
Bladoppervlakte	Groot	Klein
Bladdikte	Dik	Dun
SLA ($m^2 g^{-1}$)	Laag	Hoog
Cuticula	Dik	Dun
Palissadeparenchym	2-4 lagen Lange cellen	1 laag Korte cellen
Aantal chloroplasten per bladoppervlak	Veel	Weinig
Lichtdoorlatendheid	Laag	Hoog
Dichtheid huidmondjes	Hoog	Laag



AANPASSINGEN BIJ VERSCHILLEND BOOMSOORTEN

SLA bij LB

schaduwtolerante > lichteisende

schaduwbladeren > lichtbladeren

SLA bij NB

schaduwtolerante (vb *Picea*) < lichteisende (vb *Pinus*)

Schaduwtolerante soorten houden hun bladeren soms > 10 jaar → lage SLA aanpassing om bladlevensduur te verlengen → helpt om positieve koolstofbalans

Vb *Larix*: fragielere bladeren, kortere levensduur



REGULARISATIE VAN GROEI

Wijze waarop bouwstoffen verdeeld worden binnen boom en leiden tot groei van de verschillende weefsels (**allocatie**) → gereguleerd door samenspel plantenhormonen → **auxine** belangrijkste

Auxine geproduceerd in knoppen en bladeren en via cambiale zone, inclusief floëemcellen in richting wortels getransporteerd



REGULARISATIE VAN GROEI: rol hormoon auxine

Productie op gang in voorjaar → zet cambium aan tot radiale groei stam en takken → differentiëren xyleem en floëem zich geleidelijk vanuit de apicale knoppen in richting van wortels

Hoge auxineconcentraties → snelle celwandontwikkeling → cellen niet kunnen strekken → overgang vroeg- naar laathout verklaren (in lente auxine laag)

REGULARISATIE VAN GROEI: apicale dominantie en apicale controle

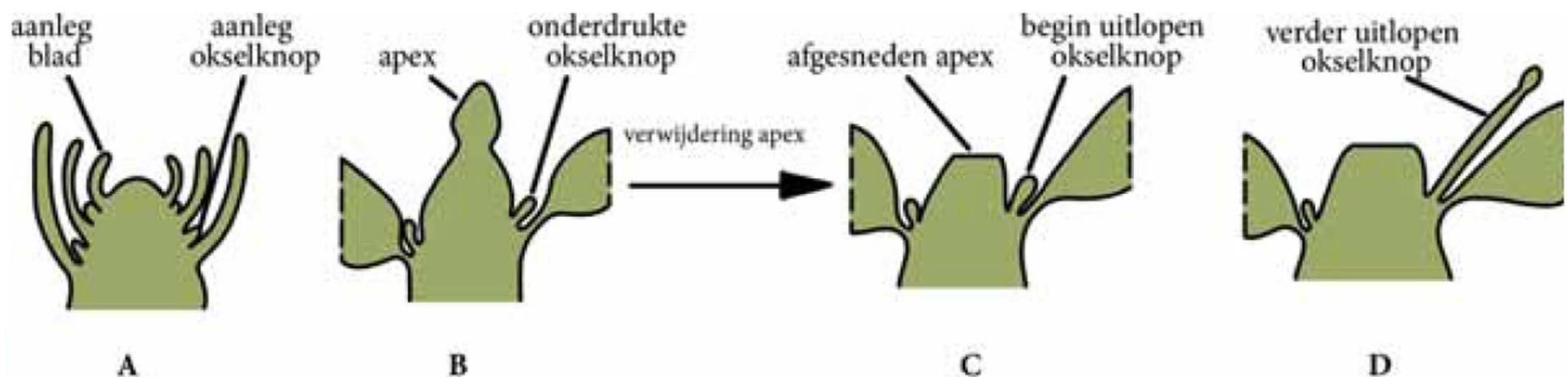
Apicale dominantie

veel verschil tussen soorten

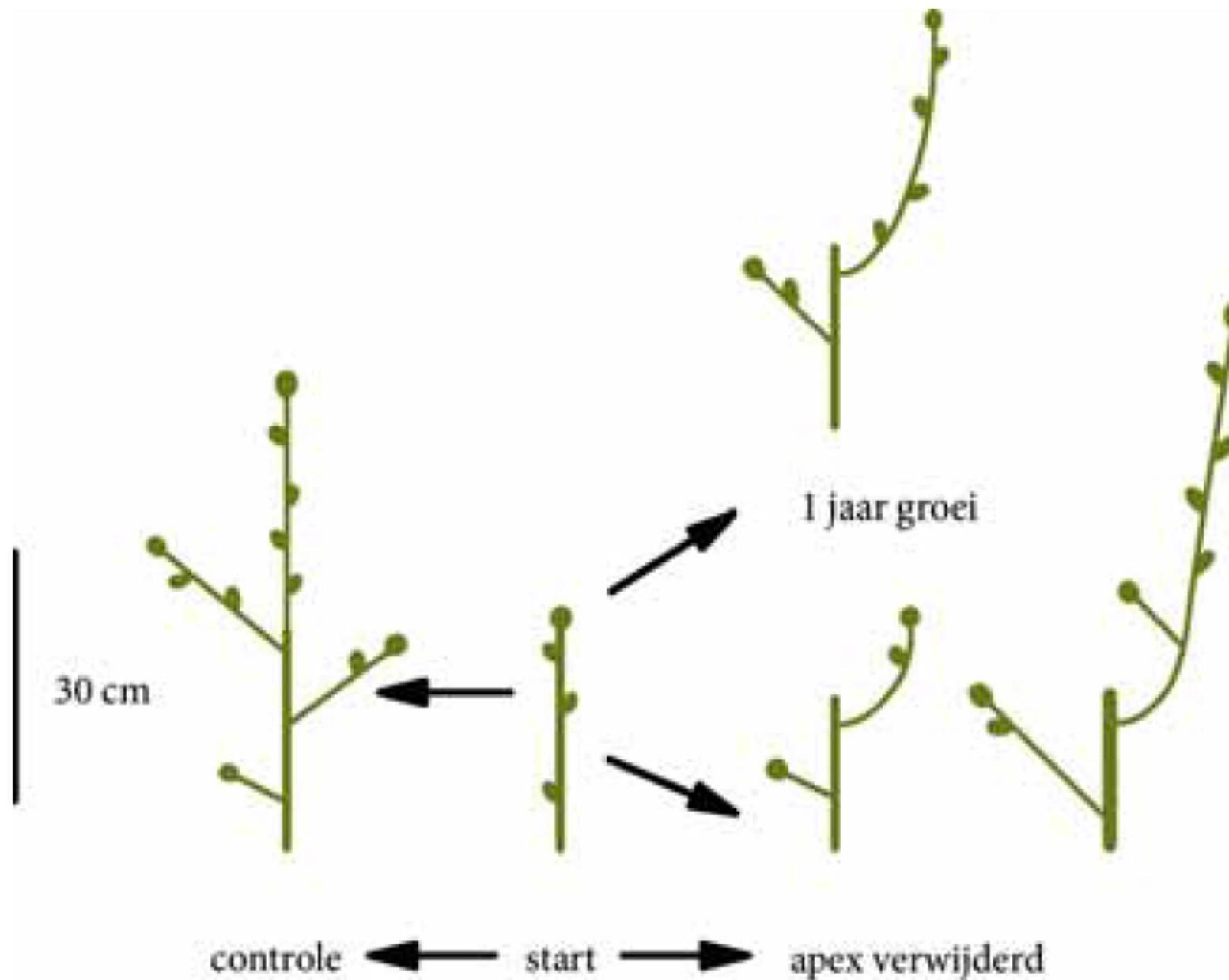
zwakker bij berk en wilgen

Apicale controle

zijscheuten eerder horizontaal groeien en minder
sterk in lengte en diameter dan hoofdscheut



REGULARISATIE VAN GROEI: apicale





REGULARISATIE VAN GROEI: apicale dominantie en apicale controle

Apicale dominantie bepaalt wanneer de groei (vanuit een knop) kan starten, en apicale controle bepaalt waarom sommige zijtakken eerder stoppen met groeien dan andere

NB: 1 dominante hoofdstam en dunnere, horizontale zijtakken → sterke apicale controle en vaak ook sterke apicale dominantie

Veel LB zoals beuk en eik: zwakke apicale controle en sterke apicale dominantie → uitlopen zijtakken 1 jaar onderdrukt, maar uitgelopen → minder onderscheid met hoofdscheut

Vele soorten anders reageren op auxine



REGULARISATIE VAN GROEI: reacties op lichtgradiënt en schade

Onder langdurige schaduwomstandigheden → apicale dominantie, nauwelijks apicale controle: boompjes weinig vertakt, en geen duidelijke verticale stam

Na vrijstelling reageren veel soorten met sterke stamontwikkeling en sterkere mate van vertakking → meer vrijstaande scheuten produceren meer auxine → nieuwe auxinegradiënten → sterke verticale ontwikkeling (toename apicale controle) en sterkere mate van vertakking (afname apicale dominantie)



REGULARISATIE VAN GROEI: reacties op lichtgradiënt en schade

Bij schade door wind, droogte of vraat → delen kroon afsterven → nieuwe hiërarchie in auxineproductie → nieuwe topscheuten in veel gevallen oprichten terwijl lagere onderdrukte takken trager en horizontaler blijven groeien

Hormoonhuishouding en modulaire structuur van bomen gezamenlijk een belangrijke bijdrage om bomen aan veranderende omstandigheden (licht, beschadiging) te laten aanpassen, en de oude functionele hiërarchie in de boomstructuur te herstellen