**FYSIOLOGIE HOOFDSTUK 3: De waterbalans van planten**

1. Inleiding

* Uitdaging planten = leven in de atmosfeer
  + Enerzijds atmosfeer = noodzakelijke bron van CO2 => fotosynthese
  + Anderzijds atmosfeer = droog
    - Hierdoor bij opname CO2 => plant waterverlies
      * Effect versterkt doordat concentratiegradiënt voor opname CO2 kleiner is dan concentratiegradiënt die leidt tot waterverlies
  + Oplossing: aanpassingen tegen waterverlies + efficiënte watertoevoer

2. Water in de bodem

* Watergehalte v/e bodem
  + Bepaald door fysische eigenschappen van die bodem (eg deeltjesgrootte)
  + Water in bodem:
    - => als moleculen gebonden aan bodemdeeltjes
    - => als water in de capillaire holten
  + Vb: zandbodem: grote partikels & zeer beperkte opp/gram bodem = slecht
  + Vb: kleibodem: kleine partikels & grote opp/gram bodem = goed
    - Door toevoegen van OM (humus) => tot grote partikels aggregeren => verluchting & infiltratie water versterken
* **Veldcapaciteit** 
  + = vermogen van bodem om water vast te houden
  + = water dat in de bodem dat achterblijft nadat een volledig waterverzadigde bodem gedraineerd w
  + Vb: kleibodem
    - Hoog humus gehalte => hoge veldcapaciteit => ca. 40% vasthouden
  + Vb: zandbodem
    - Ruimte tussen deeltjes soms zo groot => lage veldcapaciteit => ca 3% vast
* Bodem waterpotentiaal
  + ~ waterpotentiaal vd plantencel
  + Bestaat uit 3 of 4 componenten
    - Osmotische potentiaal Ψs
      * = bepaald door opgeloste componenten
      * Weinig opgeloste stof in bodems => weinig bijdrage want is klein
      * Uitz: hoge zoutconcentraties => Ψs hoog => probleem wateropname
    - Hydrostatische druk Ψp
      * In natte bodems: ~0
      * In droge bodems: soms zeer negatief door oppspanning
        + Water sterke oppspanning => in droge bodems water sterk aan opp vd bodemdeeltjes gebonden
        + Efficiënte wateropname: wortelhaartjes dicht bij bodemdeeltjes => contactopp max.
    - Zwaartekrachtpotentiaal
      * Verwaarloosbaar over kleine dieptes
    - Matrixpotentiaal
      * Afhankelijk van deeltjesopp.

3. Waterabsorptie door de wortel

3.1 Waterabsorptie door de wortel: apoplast, symplast en transmembranair

* **Examen: verklaar watertransport in plant**
* **Wortelharen** 
  + = microscopisch kleine extensies vd cellen vd wortelepidermis
  + Functie
    - Zorgt voor nauw contact tussen wortel & bodemdeeltjes
    - Essentieel voor wateropname vd wortel
  + Plaats wateropname:
    - Ter hoogte vd worteltop
    - Hogere delen zijn versterkt met exodermis => ondoorlaatbaar water
      * Afscherming essentieel voor opwaarts watertransport in plant
  + Associatie wortelhaar & bodem easy verstoort door verplanten
    - Daarom 1 ste dagen na verplante extra bewateren
* Transport
  + Water beweegt in wortel door apoplast, symplast en transmembranaire pathways
  + **De apoplast**
    - = continuum van extracellulaire ruimtes en celwanden vd plant
    - Pathway: water beweegt **in** wortelcortex doorheen celwanden & de met water gevulde extracellulaire holtes (naar vaatbundels)
  + **De symplast** 
    - = netwerk van celinhouden (cytoplasma) verbonden door plasmodesmata (naar vaatbundels)
    - Pathway: water beweegt **doorheen** wortelcortex via plasmodesmata
    - Zowel symplastisch als apoplastisch transport => geen semipermeabele membranen passeren => hydrostatische drukgrad. is drijvende kracht ∆Ψp
  + **Transmembranair transport**
    - = watermoleculen migreren van cel naar cel door permeatie van membranen (celmembraan of plasmamembraan)
    - Water potentiaalgradiënt ∆Ψw is de drijvende kracht
  + Lijsten van Caspari
    - = band van radiaal georiënteerde celwanden, doordrenkt met wasachtige hydrofobe suberine => geen water doorlaten
    - = cellaag met in celwand een verdichting of afzetting van lignine
    - Ter hoogte vd endodermis => apoplastische transport geblokkeerd
      * Water gedwongen om **door** plasmamembraan te permeëren =transmembrainair transport!
      * Aquaporines!!!!
* Wateropname
  + = energie afhankelijk (temperatuur, zuurstofgehalte)
    - Vermindert bij lage T, anaërobe omstandigheden
  + Bewijs: regulatie van opening van aquaporines in respons op omgevingssignalen
    - Door de intracellulaire pH en via gewijzigde Ca2+ concentraties
    - Vertaling omgevingssignalen => veranderingen op eiwitniveau
      * = complex proces (signaaltransductie) => vele plaatsen ENafhankelijk
  + Figuur:
    - Sluiting van aquaporines bij droogte = gevolg vd defosforylering van sterk geconserveerde serine residu’s
    - Opening gereguleerd door de protonering van histidine
    - IP = eiwit = inrinsic protein = allemaal aquaporines ~ waterhuishouding fixen

3.2 Opstapeling van opgeloste stoffen in xyleem genereert een worteldruk

* Worteldruk
  + Afgesneden plant verliest ‘sap’ ter hoogte vh xyleem = **worteldruk**
  + Oorzaak
    - Door stoffen uit omgeving (ionen) opgelost te houden in xyleem => osmotische potentiaal verlaagt hierin => waterpotentiaal in xyleem verlaagt
    - Verlaagde waterpot. = drijvende kracht voor aantrekken van water uit omgeving naar xyleem cellen
      * => hydrostatische druk in xyleem
    - Planten met worteldruk => ontwikkelen druppels aan bladrand
      * => **Guttatie** = waterverlies aan bladrand
      * => Ter hoogte vd **hydatoden** = waterporie= bladnerven die eindigen aan bladrand
  + Uitleg notities
    - Worteldruk water van bodem via vaatbundels naar boven **geduwd**
      * Als waterpot in cel laag is => cel water opnemen bodem => turgorcel => worteldruk wordt groter => water omhooggeduwd in xyleem => guttatie
    - Worteldruk wordt tegengegaan door Fz
      * Mechanisme worteldruk niet genoeg om water naar boven te sturen

4. Watertransport door het xyleem

4.1 Xyleem bestaat uit twee typen tracheïden

* Xyleem
  + = ‘dode’ gelignificeerde cellen zonder kern of andere structuren
  + = twee typen tracheïden
  + Functie: watertransport => pathway met weinig weerstand
  + Vorming:
    - 1) Tijdens differentiatie = secundair celwand materiaal afgezet
    - 2) celwandverdikkingen => afsterven cel = **geprogrammeerde celdood** 
      * Cytoplasma en alle cellulaire componenten gaan verloren
  + Bouw:
    - **Tracheïden**: Gymnospermen & angiospermen
      * = langgerekte spoelvormige cellen georganiseerd in verticale reeksen
      * Water stroomt door en tussen tracheïden & door **stippels** in celwand
      * Stippels/pits
        + = plaatsen waar water met weinig weerstand vd ene tracheïde in de andere kan vloeien
        + Geheel 1e celwand & middenlamella = stippelmembraan
        + Ontbreekt 2e celwand
      * Stippels met **torus** (coniferen)
        + = centrale verdikking vd stippelmembranen
        + = soort klep die stippel kan afsluiten => verhindert de verspreiding van luchtbellen in xyleem

Stippels zonder torus => poriën stippelmembraan heel klein => ook verhindering luchtbel verplaatsing

* + - **Houtvaten**: Angiospermen
      * = korter en breder
      * Stippels op laterale wanden & geperforeerde wanden aan uiteinde cellen
        + Perforaties => houtvat = langgerekte reeks van vaten waardoor continue waterstroom mogelijk is

4.2 Drukverschil

* Drukverschil overwonnen om water naar boomtop van 100m hoog te voeren?
  + Drukverschil overwonnen in xyleem voor 100m: 2MPa => adhv weerstand
  + Ook zwaartekracht => waterkolom van 100 m: 1MPa druk
  + Totaal drukverschil: 3MPa moet overwonnen w!!
    - => worteldruk is onvoldoende voor watertransport => cohesietheorie!

4.3 Cohesietheorie

* Cohesietheorie
  + = Water wordt niet omhoog **geduwd** (worteldruk), maar omhoog **getrokken door evaporatie/ transpiratie** (verdamping H20)
  + = cohesie en oppspanning trekt water naar watervrije zones in het blad
  + **Drukbom metingen** 
    - tak afsnijden => water trekt zich normaal terug
    - afgesneden tak in druk bom zetten => druk op bladdeel => groot genoeg om water omhoog te duwen
    - Door gelijke tegengestelde druk uit te oefenen => water terugdringen naar xyleem (?)
  + 1) Door **transpiratie** van water aan bladopp. => waterverlies intracellulaire holtes => negatieve druk
  + 2) cellulose fibrillen vd celwand => fijn capillair vormen => water door sterke cohesie en oppspanning naar watervrije zones getrokken w
    - Waterverplaatsing = combo negatieve druk (1) en capillaire werking (2)
* Conclusie: Drijvende kracht watertransport
  + = Ter hoogte vd bladeren

4.4 Watertransport in xyleem is grote fysische uitdaging

* 1ste uitdaging: oppervlaktespanning
  + Oppspanning => sterke inwaartse kracht op xyleem celwanden
    - Weerstaan door ringvormige sec. verdikkingen vd CW vd tracheïden & vaten
* 2de uitdaging: negatieve hydrostatische druk
  + 1) trekkracht op waterdraad => metastabiele toestand
  + 2) gas wordt gasbellen
    - Waterstofbruggen verhinderen normaal snel breken waterdraad
    - Echter als hydrostatische druk in vloeibaar water = dampdruk bij verzadiging
    - => faseverandering => grote gasbellen
  + 3) onderbreking waterdraad
    - Door grote gasbelletjes => breken waterdraad
    - => verhindert verder watertransport in vat waarin luchtbel optreedt
  + **= cavitatie**
* Obstructie omzeilen/ herstellen manieren:
  + 1) Zeer fijne poriën in 1e CW ter hoogte vd stippels => verhindert verspreiding gasbel
    - De verbindingen tussen cellen => water => gasbel omzeilen
  + 2) Gasbellen ku ook terug oplossen in xyleemsap
  + 3) Jaarlijkse aanmaak nieuw xyleem (2e diktegroei) = strategie om niet meer functioneerbare vaten door cavitatie af te schrijven

5. Waterafgifte vh blad aan de atmosfeer

* Hoe wordt water afgegeven?

5.1 Waterafgifte vh blad aan de atmosfeer

* Waterafgifte
  + Water door xyleemCW => in CW vd mesofylcellen => in bladholtes getrokken => via **stomata** => naar atmosfeer
  + Drijvende kracht: diffusie gebaseerd op de concentratiegradiënt van water in mesofyl & atmosfeer
  + Opm: Concentratiegradiënt CO2 tegenovergestelde richting (zie ppt)
* Waterafgifte: 3 (?) bepalende factoren
  + 1) Waterdampconcentratie = **water vapor deficit**
    - = Cwd(blad)-Cwd(lucht)
    - Cwd in lucht meetbaar
    - Cwd in bladholtes niet meetbaar
      * Wel bij waterpotentiaal in blad => Cwd in de bladholtes is nagenoeg op verzadigingspunt => dus Cwd(blad) schatten adhv bladtemperatuur
  + 2) Diffusieweerstand
    - Sponsparenchym ect. = grote interne opp. = grote opp voor diffusieweerstand
      * Weinig R = grote diffusie (?)
    - Bladholtes: interne opp waarvan het water in blad kan verdampen = 7-30 keer uitwendige bladoppervlakte => vergemakkelijkt de waterafgifte
  + 3) **Bladweerstanden** 
    - **Stomatale weerstand (rs)** 
      * = weerstand door de huidmondjes
      * Stomata gesloten => R maximaal
    - **Grenslaag weerstand (rb)**
      * =weerstand vd onbeweeglijke luchtlaag op bladopp. (1)
        + ~ Dikte vd onbeweeglijke luchtlaag

~ windsnelheid (dikte)

Windstil => zo dikke laag => transpiratie onmogelijk

Hoge windsnelheid => grenslaagweerstand neemt af

* + - * + ~ anatomie

Haren op bladopp. = windbrekers => grenslaagweerstand verhoogt

* + - * = of weerstand van de wasachtige cuticula (2)
        + laat minder dan 5% vh water door

5.2 Controle vd stomatale opening koppelt transpiratie aan fotosynthese

* **Stomata/huidmondjes**
  + = alle vasculaire planten (en mossen en levermossen)
  + = lage weerstand
  + 1) controle opening => controle transpiratiesnelheid
    - Omdat cuticula bijna geen water doorlaat => transpiratiesnelheid controleren door controle vd opening vd stomata
  + 2) controle opening => waterdamp & CO2 => controle fotosynthese
    - Probleem: opname CO2 => ook grote waterafgifte
    - Oplossing: actieve controle opening stomata => beide behoeften optimaal
  + 1&2) controle opening => koppeling transpiratie & fotosynthese
  + Openen en sluiten gecontroleerd in respons op waterstatus, licht en CO2 conc.
    - Nacht: stomatale opening klein
      * => waterverlies beperkt
      * Reden: gebrek aan licht => geen behoefte aan CO2 voor fotosynth
    - Zonnige ochtend: maximaal geopend of gesloten
      * Reden: resp. water beschikbaar of weinig water beschikbaar
* **Sluitcellen/**guard cells
  + = controleren / reguleren stomatale opening
  + 2 typen
    - Grassen
      * **Haltervormige**/ Dumbell structuur
      * Geflankeerd door 2 subsidiaire cellen of **nevencellen**
        + Nevencellen regelen ionen concentraties in stomata
      * Sluitcel + nevencel = **stomataal complex**
    - Dicotylen/ niet-gras monocotylen
      * **Niervormige** sluitcellen met opening centraal tssn de cellen
      * Nevencellen zijn meestal afwezig
  + Gespecialiseerde celwandstructuur
    - CW sterk verdikt => verdikkingen anders georganiseerd dan normaal
    - Normaal: cellulosemicrofibrillen in CW in lengterichting
    - Niervormige sluitcel: radiale verdikkingen
    - Haltervormige sluitcel: aanwezig in handvat deel vd cellen
    - Gevolg
      * zwellen vd cel => poriën openen
  + Mechanisme
    - Algemeen: stomata opent door toename vd turgordruk in sluitcel
    - Veranderingen in waterstatus, licht, CO2 => signalen vertaald => leiden tot regulatie stomatale opening
      * 1) 1steregulatie: verhoogde ionenopname
        + => toename opgeloste stoffen
      * 2) hierdoor verlaging vd osmotische potentiaal vd cellen
      * 3) hierdoor wateropname
      * 4) hierdoor toename in turgor
        + => zwellen sluitcellen
      * 5) opening huidmondje
        + => verhoogde gasuitwisseling