



## **De Microscopische Wereld van Bladeren: pdf document**

Dit gecomprimeerd pdf document biedt een gebruikersvriendelijke afdrukversie in het Nederlands van de “Microwereld van Bladeren”, een virtuele tour n.a.v. **vragen** over de anatomie van bladeren. De tour bevat meer dan 100 thumbnail plaatjes. In de originele html versie kunnen deze plaatjes aangeklikt worden om in te zoomen op grotere beelden voorzien van labels of om animaties te activeren. Deze virtuele tour maakt deel uit van de Virtual Classroom Biologie (Universiteit van Nijmegen; <http://www-vcbio.sci.kun.nl> ).

### **Inhoud**

#### **1. Algemeen**

- 1.1. Inleiding
- 1.2. Bronnen
- 1.3. Auteurs en contact
- 1.4. Auteursrechten en aansprakelijkheid

#### **2. Bladarchitectuur**

- 2.1. Fotosynthese en anatomie
- 2.2. Basale anatomie van het blad
- 2.3. Celltypen in bladeren
  - 2.3.1. Opperhuid (huidmondjes inbegrepen)
  - 2.3.2. Bladmoes (palissade- en sponsparenchym)
  - 2.3.3. Nerven – Vaatbundels (hout en bast)
  - 2.3.4. Steunweefsel (sclerenchym en collenchym)

#### **3. Taxonomische variaties**

- 3.1. Eigenschappen van bladeren van tweezaadlobbigen
- 3.2. Eigenschappen van bladeren van eenzaadlobbigen
- 3.3. Bladvorming
  - 3.3.1. Beginstadium
  - 3.3.2. Bladontwikkeling in tweezaadlobbigen
  - 3.3.3. Bladontwikkeling in eenzaadlobbigen

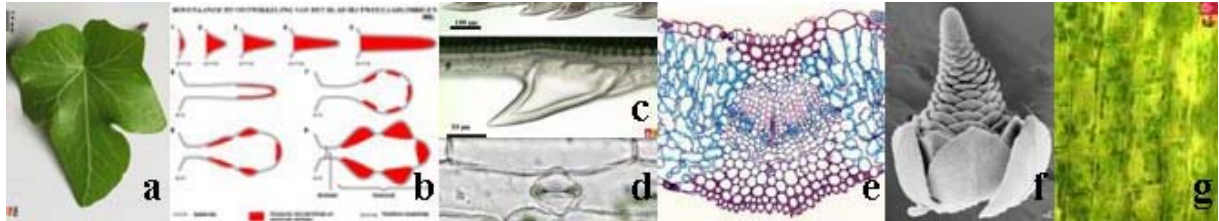
#### **4. Anatomische aanpassing aan de omgeving**

- 4.1. Blad van mesomorfe planten
- 4.2. Blad van xeromorfe planten
  - 4.2.2. Succulenten - CAM planten
- 4.3. Blad van hygromorfe planten en waterplanten
- 4.4. Modificaties van economisch belang

## 1. Algemeen

### 1.1. Inleiding

Biologie is een veelzijdige wetenschap. In het onderwijs en het onderzoek in de biologie aan de Universiteit Nijmegen worden de meest uiteenlopende onderwerpen behandeld en worden er vaak ingewikkelde technieken toegepast. Toch kunnen veel basale feiten over het leven met eenvoudige middelen thuis of op school waargenomen worden, bijvoorbeeld met een simpele lichtmicroscop. We nodigen je uit om in deze virtuele tour een praktikum van het eerste jaars onderwijs over de microwereld van bladeren mee te volgen.



Figuur 1. Enkele voorbeelden van figuren die in de virtuele tour over de “Microwereld van bladeren” worden getoond. a. Close-up opname; b. Illustratie; c en d. Lichtmicroscopie van vers materiaal; e. Lichtmicroscopie van een gekleurde coupe; f. Scanning electronen microscopie; g. Filmpje

Je weet natuurlijk wat een blad is, **maar heb je er ooit bij stil gestaan dat jouw bestaan en die van bijna alle andere levensvormen op aarde uiteindelijk afhangt van de activiteit van bladeren en wieren?** Bladeren vangen lichtenergie op en zetten deze om in chemische energie door organische stoffen te produceren, een proces dat fotosynthese wordt genoemd. **Hoe zijn bladeren in staat om biomateriaal aan te maken? Hoe kunnen bladeren deze functie zo goed uitvoeren, zelfs onder de meest extreme klimaat- en weersomstandigheden?** Bladeren komen in allerlei vormen en grootten voor, maar kunnen toch steeds als blad herkend worden. **Wat hebben alle bladeren, hoe verschillend ze er dan ook uit mogen zien, gemeenschappelijk? Hoe ontstaat een blad?** Dit zijn een paar van de onderwerpen die in deze rijkelijk geïllustreerde tour (Fig. 1) over de microwereld van bladeren aan bod zullen komen.

### 1.2. Bronnen

Esau K. 1963. Plant anatomy. John Wiley and Sons. New York, London. 735 pp.

Raven P.H., Evert R.F. and Eichhorn S.E. 1999. Biology of plants. W.H. Freeman and Company. New York. 944 pp.

### 1.3. Auteurs en contact

**Inhoud:** W.L.P. Janssen, M. Wolters-Arts, J. Derksen en E.S. Pierson (Biologie Algemeen, Celbiologie van de Plant, GI; KUNv)

**Beeldmateriaal:** W.L.P. Janssen, D. van Aalst, B. van der Linden, J. Hiddink, H. Geurts, E.S. Pierson (Biologie Algemeen, Fotografie, Audiovisuele Dienst, Grafische Vormgeving, GI; KUN)

**Plantenmateriaal:** G. van der Weerden (Botanische Tuin;KUN)

**Webstructuur:** R. Aalbers (CNCZ; KUN)

**Contact en coördinatie:** [epierson@sci.kun.nl](mailto:epierson@sci.kun.nl)

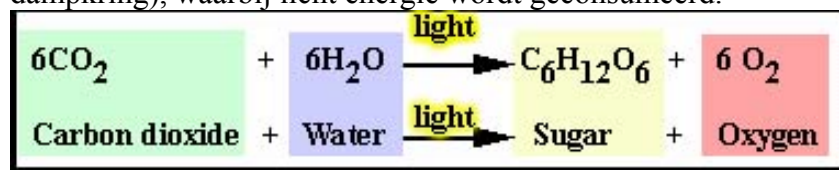
#### 1.4. Auteursrechten en aansprakelijkheid

Alle pdf en html documenten die deel uitmaken van de virtuele tour door de Microwereld van Bladeren (<http://www-vcbio.sci.kun.nl/virtuallessons/leaf> en subdocumenten) zijn eigendom van de Universiteit Nijmegen (KUN). Mits de oorsprong (Virtual Classroom Biology - Universiteit Nijmegen) genoemd wordt, mogen deze stukken vrij gebruikt worden voor niet-commerciële onderwijsdoelen, volgens de voorwaarden die geformuleerd zijn onder <http://www-vcbio.sci.kun.nl/image-gallery/copyright>. De KUN is niet aansprakelijk voor enige schade die direct of indirect zou kunnen ontstaan door het gebruik van de informatie in deze documenten, met inbegrip van schade veroorzaakt door onnauwkeurigheden, omissies of fouten. © KUN. Nijmegen, September 2002

## 2. Bladarchitectuur

### 2.1 Fotosynthese en anatomie

Planten nemen een fundamentele plaats in in het voedselweb, omdat ze als primaire bron van organisch materiaal (producent) dienen voor dier en mens (consumenten). Planten gebruiken hun bladeren om suikers aan te maken in een licht-afhankelijk proces dat fotosynthese (foto = licht; synthese = aanmaak) genoemd wordt. De vereenvoudigde reactievergelijking voor de fotosynthese (Fig. 2) laat zien dat water (H<sub>2</sub>O, de bron van H en O) en kooldioxide (CO<sub>2</sub>, de bron van C) omgezet worden in een suikergroep (C<sub>6</sub>H<sub>12</sub>O<sub>6</sub>) en zuurstof (O<sub>2</sub>; afgegeven aan de dampkring), waarbij licht energie wordt geconsumeerd.



Figuur 2. Vereenvoudigde netto fotosynthese reactie

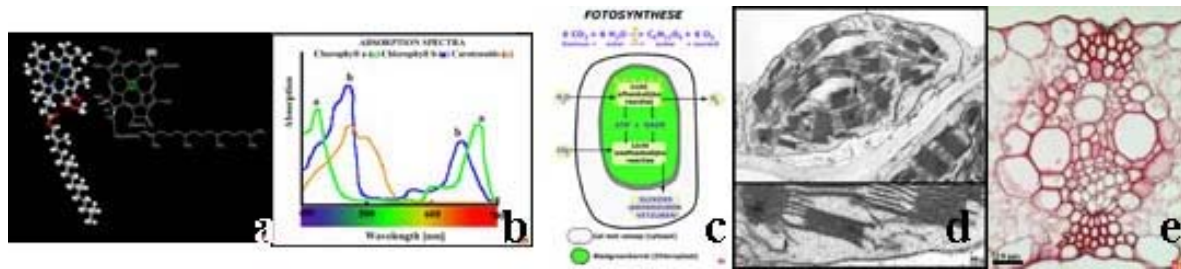
Fotosynthese vindt plaats in de bladgroenkorrels (=chloroplasten; Fig. 3 d) van het bladmoes (= mesofyl weefsel in het blad; Fig. 5). Het hele proces vergt een logistieke stunt van de hele plant (kijk naar schema Fig. 5). Water bereikt het blad na translocatie vanuit de wortel door de houtvaten van de stengel. CO<sub>2</sub> komt in de chloroplasten door diffusie vanuit de lucht door de huidmondjes (soort poriën in het blad) en de intercellulaire holten gelegen tussen de sponsparenchym cellen. De suikerachtige producten die door de fotosynthese ontstaan worden verdeeld over de hele plant via de bastvaten. Een deel van de zuurstof dat bij de foto-reactie vrijkomt verlaat de plant via de intercellulaire holten en de huidmondjes, waarlangs ook water verdampt.

Waarom zien bladeren er groen uit in de zomer maar worden ze goudkleurig in de herfst?

Antwoord: in de zomer bevatten de bladeren veel chlorofyl en caroteen. De moleculen absorberen blauw en rood licht en reflecteren groen-ged licht. Wat je ziet is dus het groen-ged licht. In de herfst daalt de temperatuur en neemt de hoeveelheid opgeslagen rode anthocyanen in de vaten toe. Bovendien breekt chlorofyl geleidelijk af, terwijl de stabilere gele, oranje en rode caroteenpigmenten en behouden blijven en de ideale schakering overheersen

Meer in details: de fotosynthese begint met de zogenaamde lichtreactie. Lichtenergie van de zon wordt gevangen door pigmentmoleculen (chlorofyl a, chlorofyl b en carotenen; Fig 3a and b) die in de interne membranen (thylakoiden) van de chloroplasten (=bladgroenkorrels) liggen (Fig. 3c). Deze energie wordt geconsumeerd om reducerende stoffen te maken (met H<sup>+</sup> groepen = protonen) en om moleculair zuurstof (O<sub>2</sub>) uit water moleculen (H<sub>2</sub>O) vrij te maken. De reductent wordt gebruikt om ATP (adenosine trifosfaat) en NADPH (gereduceerd nicotine amide adenine dinucleotide fosfaat) te genereren. Dan worden in de zogenaamde donker-reactie (een proces dat geen licht behoeft, maar dat niet persé in het

donker moet gebeuren) ATP en NADPH ingeschakeld om het anorganisch CO<sub>2</sub> in een organisch molecuul in te bouwen. Vervolgens worden in een ingewikkelde reeks reacties, die

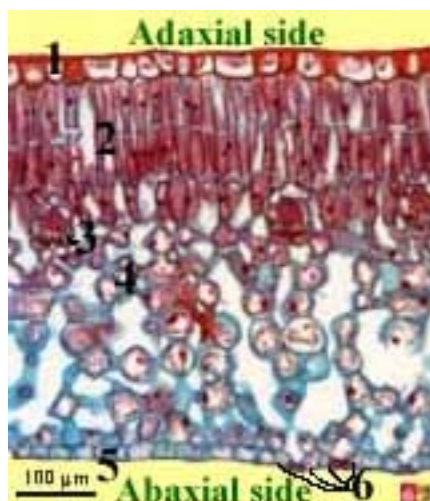


Figuur 3. Fotosynthese. a. Chlorofyl molecuul. b. Spectra van fotosynthetische pigmenten. c. Calvin cyclus. d. Chloroplast. e. Kranz anatomie in mais.

als de Calvin cyclus wordt aangeduid, het eerste product van de CO<sub>2</sub> fixatie tot suikers omgezet. Deze netto productie van koolhydraten (suikerachtige stof) gebeurt in de stroma (de vloeistof binnen de bladgroenkorrels; Fig. 3c). De meeste angiospermen en gymnospermen behoren tot de groep van de zogenaamde C<sub>3</sub> planten, omdat het eerste product na incorporatie van CO<sub>2</sub> een molecuul met 3 koolstof atomen is: 3-fosfoglyceraat. In C<sub>4</sub> planten, zoals mais en suikerriet, wordt de Calvin cyclus voorafgegaan door fixatie van CO<sub>2</sub> in een molecuul met 4 C atomen (oxaloacetaat). Dit gebeurt onder invloed van het enzym fosfoenolpyruvaat [=PEP] carboxylase, dat een hoge affiniteit heeft voor CO<sub>2</sub>. De efficiëntie van het C<sub>4</sub> mechanisme hangt mede samen met de unieke bouwplan van het blad (Kranz anatomie; Fig. 3c), waarbij er nauw contact is tussen de bladnerven, de daaromheen gelegen schedecellen die betrokken zijn bij de CO<sub>2</sub> fixatie en de weer daaromheenligende mesofylcellen waar de Calvin cyclus plaats vindt.

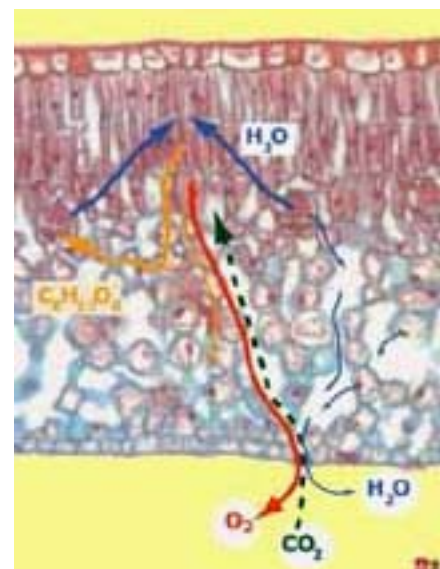
## 2.2. Basale anatomie van het blad

Bladeren zijn uit een stengel geëvolueerd tot een afgevlakt orgaan met een grote, dunne bladschijf die geschikt is om stralen zonlicht voor de fotosynthese op te vangen. Uitgegroeide bladeren hebben een algemeen basaal bouwplan, dat hier geïllustreerd wordt aan de hand van de klimop, *Hedera helix*. De meeste bladeren hebben een kenmerkende zogenaamde bi-faciale (tweezijdige) structuur, wat inhoudt dat de adaxiale zijde een andere opbouw heeft dan de abaxiale zijde (zie meer uitleg hierover in paragraaf 2.3.3.). In een dwarse doorsnede van een blad kan men verscheidene lagen onderscheiden (Fig. 4):



Figuur 4. (links-interactieve animatie in de html versie)

- 1 Bovenepidermis (opperhuidlaag) met cuticula
- 2 Palissade parenchym
- 3 Klein bladnerf (vaatbundel)
- 4 Sponsparenchym met intercellulaire holten
- 5 Onderepidermis met cuticula
- 6 Guard cells of the stomata



Figuur 5. (rechts). Beweging van componenten die bij de fotosynthese betrokken zijn

## 2.3. Celltypen in bladeren

### 2.3.1. Epidermis

#### (huidmondjes inbegrepen)

De epidermis (= opperhuid; heeft dan

ook een vergelijkbare functie als je huid) komt overeen met de buitenste laag of lagen weefsel in het blad. Boven- en onderepidermis zijn vaak verschillend, ten gevolge van de verschillen in blootstelling aan zonlicht. Epidermale cellen hebben meestal een dikke ondoorlaatbare celwand, bevatten geen bladgroen-korrels, en vormen een aaneensluitende dekkende laag. De epidermis zorgt voor bescherming van de interne weefsels tegen uitdroging, overmatige zonnestraling (vooral ultraviolet licht) en mechanische stress. De epidermis heeft ook als functie om vraat door herbivoren (plantetende dieren, bijv. insecten en vee) en schade door parasieten te beperken. Daarbij wordt een grote verscheidenheid aan beschermingsmechanismen ingezet (Fig. 6): een meerlagige epidermis (a), een- of meercellige trichomen (uitgroeisels) zoals haren en haken met een scherpe punt of rand (c, d, en e), cellen met tannine (f), of kiezelzuurkristallen in hun vacuole, of cellen die plakkerige (g), irriterende, harde (kiezelzuurkristallen), onverteerbare of zelfs giftige stoffen bevatten of afscheiden. Omdat uitdroging de belangrijkste bedreiging is voor planten, zijn epidermale cellen vaak bedekt met een cuticula (a) die uit een stevige vetachtige en waterdoorlaatbare substantie (cutine) bestaat. Bovendien is er vaak nog een waslaag aanwezig (b).

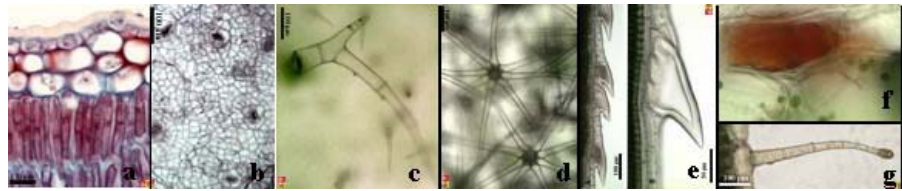


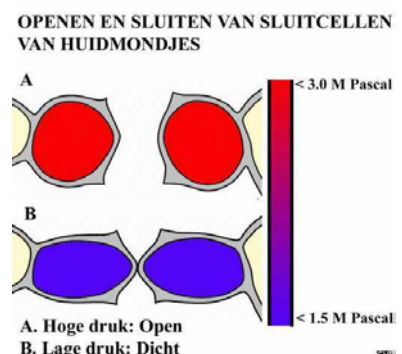
Figure 6. Epidermale cellen in bladeren. a. Meerlagig met een dikke cuticula. b. Bovenaanzicht op huidmondjes en epidermiscellen die bedekt zijn met een waslaag. c. Meercellige trichoom. d. Tandvormige trichoom. f. Epidermiscel gevuld met tannine. g. Klierhaar.



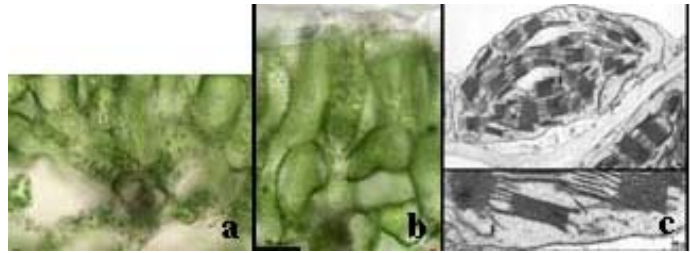
Figure 7. a-f. Sluitcellen en huidmondjes. a. Dwarse doorsnede. b. gesloten huidmondje c Open huidmondje van een tweezaadlobbige. d. Bovenaanzicht op een stripje van de opperhuidlaag van een eenzaadlobbige. e. Dwarse doorsnede door een eenzaadlobbige. f. Scanning electronen microfoto

Als speciale aanpassing op het landleven zijn in de epidermislaag sluitcellen ontstaan (Fig. 7 a tot f) die het openen en sluiten van huidmondjes (een soort poriën of deurtjes) moduleren. Wanneer sluitcellen water accumuleren worden ze turgescient (zoals een opgeblazen boonvormig ballon). Daarbij veranderen ze lichtelijk van vorm waardoor de huidmondjes open gaan (Fig. 8. b dicht; c open). Wateropname in sluitcellen wordt op zijn beurt beïnvloed door o.a. lichtomstandigheden, luchtvochtigheid, de temperatuur en het CO<sub>2</sub> gehalte. Sluitcellen controleren de gasuitwisseling tussen de binnenkant van het blad en de externe omgeving. Soms worden sluitcellen hierbij geholpen door buurcellen. In tegenstelling tot de cellen uit de epidermale laag bevatten sluitcellen bladgroenkorrels. Ondergedoken waterplanten hebben geen sluitcellen en huidmondjes maar wisselen gassen rechtstreeks uit via de dunne cuticula en celwand van de gewone epidermiscellen.

Figuur 8. (rechts. Animatie in de html versie). Wanneer sluitcellen water opnemen, stijgt de interne druk van ong. 1.5 (blauw in B) tot 3 mega Pascal (rood in A). Doordat sluitcellen een relatief flexibele wand hebben (S), expanderen ze, hier in verticale richting, waarbij het huidmondje open gaat (situatie in A). Huidmondjes volgen een omgekeerd proces.



Figuur 9. Mesofyl. a. Sponsparenchym met intercellulaire holten. b. Staafvormige palissade parenchym. c. Transmissie electronen microscopie van een bladgroenkorrel.

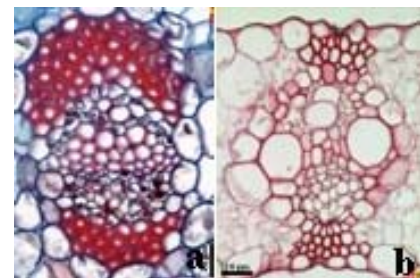


### 3.3.2. Mesofyl (palissade- en sponsparenchym)

Het weefsel dat gespecialiseerd is in de fotosynthese is het mesofyl, oftewel chlorenchym of bladmoes, een weefsel dat rijk is aan chloroplasten (= bladgroenkorrels; zie detail in Fig. 9 c). Het mesofyl is doorgaans gedifferentieerd in palissade- en sponsparenchym (Fig. 9 a and b). Het palissadeparenchym ligt direct onder het bovenepidermis. De cilindrische en langwerpige cellen (oftewel palissaden) staat met een rechte hoek t.o.v. de oppervlakte. Het sponsparenchym, daarentegen, heeft net als sponsweefsel een open and maasvormige structuur met grote intercellulaire ruimten die de gas diffusie vergemakkelijken. Het sponsparenchym doet ook rechtstreeks mee aan de fotosynthese. De belangrijkste functie van het sponsparenchym is de doorstroom van stoffen betrokken bij de fotosynthese: water, koolzuur, zuurstof en suikers. Het sponsparenchym vormt de verbinding tussen bladnerven en het palissade parenchym.

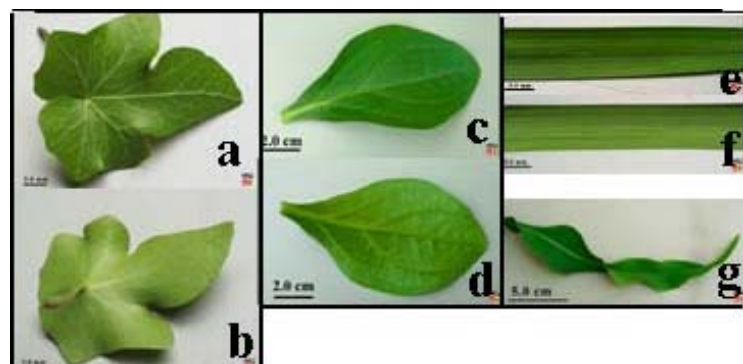
### 2.3.3. Bladnerven - Vaatbundels (xyleem and floeem)

De bladnerven of vaatbundels van het blad zijn verdeeld over het mesofyl. De vaatbundels bestaan uit houtcellen = xyleem en bastcellen = floeem (Fig. 10). Houtvaten zorgen voor de aanvoer van water vanuit de wortel door de stengel of de stam naar het blad. De bastvaten voeren de suikers die aangemaakt zijn bij de fotosynthese reactie af naar de andere delen van de plant. Meestal hebben bladeren een grote hoofdnerf dat zijn oorsprong vindt in de stengel Fig. 12). Bij hogere varens en tweezaadlobbigen (dicotyle planten) vertakt zich deze hoofdnerf tot steeds kleinere nerfjes (Fig. 11 a en b voor klimop; c en d voor petunia) waardoor een soort mosaïc van bladmoes ontstaat. Bladeren van eenzaadlobbigen zoals papyrus en mais hebben in het algemeen regelmatig verdeelde parallele bladnerven (Fig. 11 e en f voor papyrus) die in contact staan met elkaar via heel kleine dwarsnerfjes.



Figuur 10. Vaatbundel. a. in een C<sub>3</sub> plant b. in een C<sub>4</sub> plant.

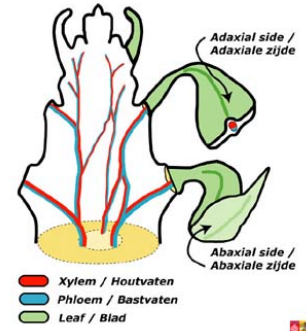
Figuur 11. a, c en e. Adaxiaal zicht op het blad van klimop, Petunia en papyrus. b, d, f. Abaxiaal zicht op het blad van resp. petunia en papyrus. g maisblad met een draai.



De zijde van het blad die naar het zonlicht toe gericht is wordt gewoonlijk de bovenkant van het blad genoemd. Maar wat zou de bovenkant zijn in een gedraaid blad zoals het mais blad van Fig. 12 g?

Vanuit een anatomisch standpunt, zijn de orientatie van hout- en bastweefsel een referentiepunt, die samenhangt met de vaste stand van de vaatelementen in de stengel (in Fig. 12: houten rood, gericht naar de hoofdas = binnenkant van de stengel; bastvaten blauw gericht van de hoofdas af = naar de buitenkant van het weefsel). Het is daarom exacter om de term adaxiaal te gebruiken om de zijde van het blad aan te geven dat naar het hout toe gericht is, en de term abaxiaal voor de zijde naast het bastweefsel (Fig. 12).

Figuur 12. Diagram van de orientatie van de adaxiale en abaxiale zijde in een blad ten opzichte van het xyleem (hout) en floem (bast) in een vaatbundel.



#### 2.3.4. Steunweefsel (sclerenchym en collenchym)

Het blad verkrijgt zijn mechanische sterkte deels door de sclerenchym en collenchym cellen (Fig. 13). Wat is het verschil tussen sclerenchym en collenchym? Het sclerenchym (van het Grieks skleros = hard en enchyma = insluiting) bestaat uit dikwandige, meestal gelignificeerde (verhoute; lignine-bevattende) cellen die kracht geven aan het omgevende zachtere weefsel. Sclerenchymcellen kunnen gevonden worden dichtbij vaatbundels, in het bijzonder aan de basis van de hoofdnerf, en bij de de abscissiezone (de zone waar een oud blad losraakt). Ze vertonen een grote variatie aan vormen, maar zijn vaak geclusterd als vezelachtige cellen of als sclereiden (Fig. 13 c; korter dan vezelvorm). Collenchym cellen hebben ook een bijzonder dikke wand en komen in allelei verschijningen voor, maar ze zijn levende cellen in tegenstelling tot volwassen sclerenchym cellen.

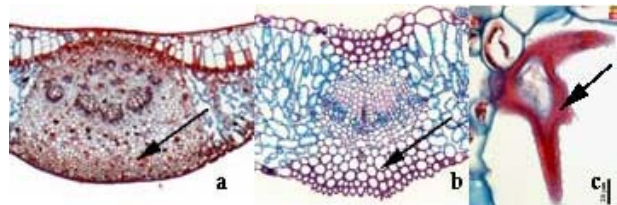
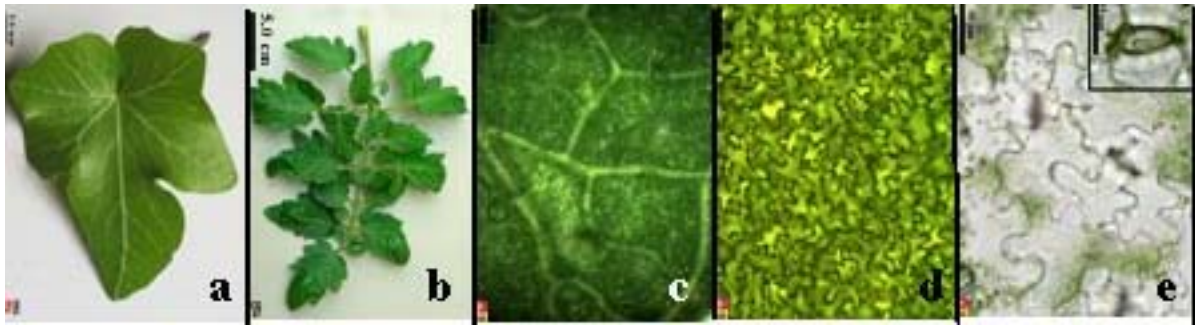


Figure 13. a. en b Collenchymweefsel in respectievelijk klimop en siring. c. Sclereide in de waterlelie.

### 3. Taxonomische variaties

Vanuit een historisch standpunt, zijn levende organismen ingedeeld in taxonomische groepen die gebaseerd waren op morfologische en anatomische eigenschappen. Meer recentelijk zijn de classificatie van biodiversiteit en fylogenie herzien, dankzij de vooruitgang in de moleculaire genetica en de opkomst van bio-informatica. Toch zijn beide benaderingswijzen consistent gebleken wat betreft de indeling van eenzaadlobbigen en tweezaadlobbigen (de twee hoofdgroepen van de angiospermen (= Anthophyta = bloeiende planten), wat betreft de architectuur van het blad. In de komende pagina's gaan we behandelen wat de typische anatomische kenmerken van het blad van een- en tweezaadlobbige planten zijn.





Figuur 14. Eigenschappen van bladeren tweezaadlobbigen: klimop in a en c, tomaat in b en Petunia in d en e. a. Matig gelobde morfologie. b. Een samengesteld blad (slechts 1 blad) . c. Netvormig nerfpatroon. d. Puzzelvormig epidermis cellen. e. Kris-kras orientatie van huidmondjes.

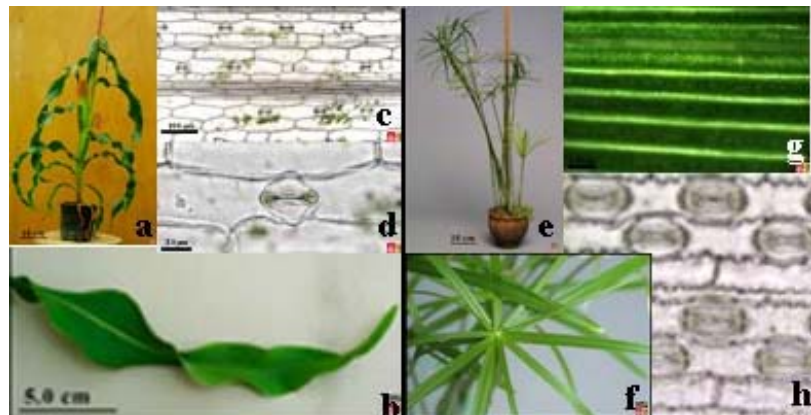
### 3.1. Eigenschappen van bladeren van tweezaadlobbigen

Bladeren van tweezaadlobbigen kunnen bijvoorbeeld getand of gelobd zijn, zoals die van de klimop (Fig. 14 a), of samengesteld, zoals die van de tomatenplant (Fig. 14 b). Hoofdnerven vertonen een veervormig (Fig. 21b voor petunia) of handvormig patroon (Fig. 14 c voor de klimop), kleine nerven een netvormig patroon. De epidermiscellen lijken op puzzelstukjes (Fig. 14 d en e voor Petunia) en de huidmondjes komen voor in alle richtingen (Fig. 14e).

### 3.2. Eigenschappen van bladeren van eenzaadlobbigen

Bladeren van eenzaadlobbigen zijn meestal smal en pijl of bandvormig en vertonen een parallel nerfpatroon. De epidermiscellen, met inbegrip van de huidmondjes, zijn nagenoeg altijd in parallelle stroken gerangschikt. Voorbeelden van eenzaadlobbigen zijn mais (familie van de Graminae = Poaceae; Fig. 15 a-d) en papyrus (familie van de Cyperaceae; Fig. 15 e-h)

Figuur 15. Eigenschappen van het blad van eenzaadlobbigen a-d Mais. e-h. Papyrus. Merk de bandopbouw van het blad op (b and f), het parallele nerfpatroon (g) en de lijnvormige rangschikking van de huidmondjes en epidermiscellen



### 3.3. Bladvorming

#### 3.3.1. Beginstadium

#### Hoe ontstaan bladeren ?

Hoewel er wezenlijke verschillen in bouw bestaan tussen de scheuten van eenzaadlobbigen en tweezaadlobbigen, is dit voor beiden de plek waar de eerste aanzet van bladvorming plaats vindt, en wel vlak achter het apicale meristeem, bovenaan de top van de stengel. Ook volgen beiden een gelijk patroon van periclinale celdelingen

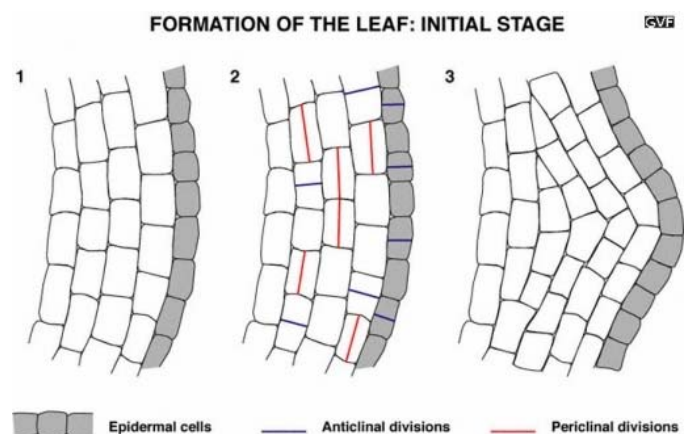


Fig. 16. Beginstadium van bladontwikkeling voor zowel een als tweezaadlobbigen, zoals deze te zien zou zijn in een dwarsdoorsnede door de stengel.

(delingsrichting loodrecht op het buitenoppervlak) in de cellaag onder de epidermale laag (Fig. 16; rood in 2). Na de eerste delingen doen zich ook anticlinale (parallel aan het oppervlak) delingen voor in zowel epidermis als de onderliggende lagen (Fig. 16; blue in 2). Het resultaat is een kleine uitstulping (Fig. 16; 3) die zich verder ontwikkelt tot een blad. Vanaf dit punt is er een verschil in de groeiwijze van een- en tweezaadlobbigen.

### 3.3.2. Bladvorming in tweezaadlobbigen

De ontwikkeling van een tweezaadlobbig (dicotyl) blad verloopt verder volgens het volgende programma:

De oorspronkelijk uitstulping wordt langer door celdeling door het hele gebied (Fig. 17; 1-5). Vervolgens, gaan cellen aan de rand bij de top in één vlak delen zodat een verbreding ontstaat (Fig. 17; 6). Afhankelijk van de soort kan in bepaalde delen van het blad minder of meer delingsactiviteit zijn (Fig. 17; 7-9), hetgeen tot allerlei bladvormen leidt. Het basale deel van de oorspronkelijke uitstulping ontwikkelt zich tot een bladsteel (Fig. 17; 9). In vervolgcursussen wordt gekeken hoe zulke ontwikkelingen op moleculair niveau geregeld worden.

Plaatjes van het proces van bladontwikkeling bij tweezaadlobbigen zijn te zien in Fig. 18 voor de siernetel, *Coleus sp.*

Figuur 18. Bladontwikkeling bij de siernetel *Coleus sp.* a. Habitus. b. Bovenaanzicht van het apicale meristeem. c. Vrijgeprepareerd apicaal meristeem. d. lengtedoorsnede door het topje van de stengel met de basis van het blad. e. Lichtmicroscopie van het apicale meristeem en de initiatie zone van het blad. f. Scanning electron microscopie van een vergelijkbaar gebied als in e.

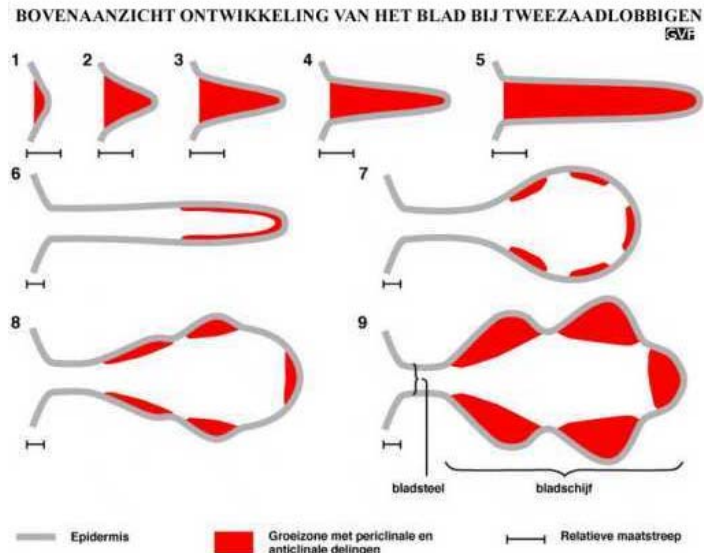
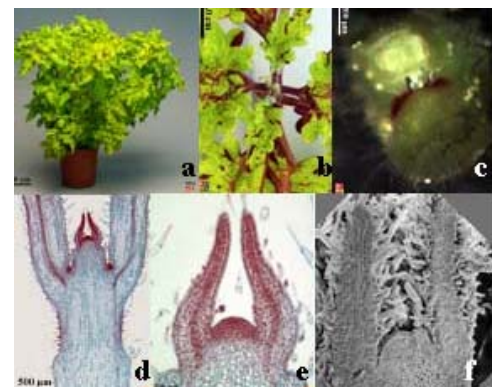
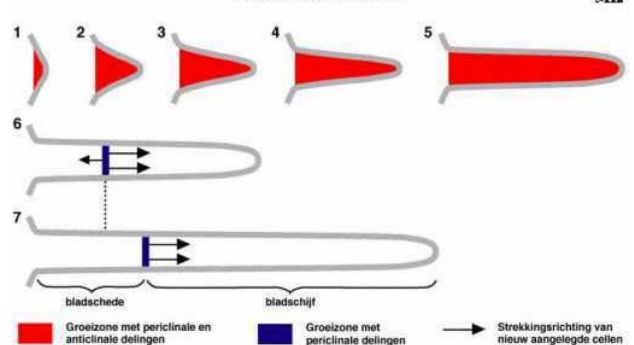


Figure 17. Bladontwikkeling bij tweezaadlobbigen. Rode vlakken stellen groeizones voor met periclinale en anticlinale delingen

### 3.3.3. Bladvorming in eenzaadlobbigen

In eenzaadlobbigen wordt de oorspronkelijke uitstulping langer door periclinale en anticlinale delingen (Fig. 16) in een vlak (Fig. 19; rood gebied in 1-5). Vervolgens, ontstaat uit een groeizone (Fig. 19; blauwe band in 6) waar delingen voornamelijk parallel met de as lopen (celplaat dwars op as) een bladschede (Fig. 19; lichtgroen in 7) en een bladschijf (Fig. 19; donker groen in 7).

#### ONTWIKKELING VAN HET BLAD BIJ EENZAADLOBBIGEN (MONOCOTYLEN) IN BOVENAANZICHT

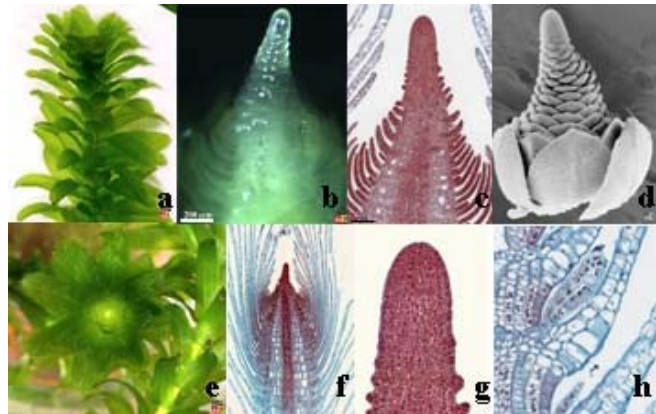


Figuur 19. Schets van de bladontwikkeling bij eenzaadlobbigen. Rode vlakken stellen zones voor met periclinale en anticlinale delingen. De blauwe streep stelt de zone voor waar delingen en strekking voornamelijk volgens de richting van de pijlen plaatsvinden. Licht groen: bladschede. Donker groen: bladschijf.

19; donkergroen in 7). Het blad expandeert verder door strekking van de cellen (geen deling). Figuur 20 laat morfologische en anatomische opnamen zien van de bladprimordia (ontstaanpunten) bij een eenzaadlobbige , namelijk waterpest.

Figuur 20. Afbeeldingen van bladvorming bij een eenzaadlobbige plant, de waterpest, *Elodea canadensis*.

- Habitus
- Vrijgeprepareerde stengeltop met bladprimordia
- Lengtedoorsnede door de top met bladprimordia
- SEM zicht op de top
- Close-up van een bladknop
- Overzicht van de top in een lengtedoorsnede
- Detail van de eerste aanzet tot bladvorming
- Detail van de basis van bladeren in een lengtedoorsnede.



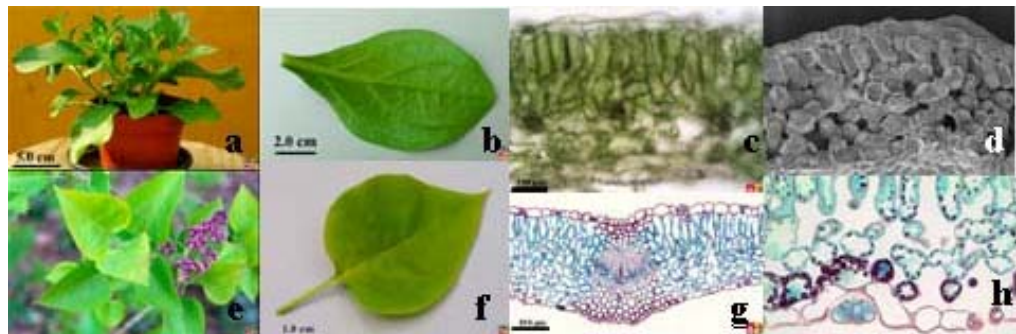
#### 4. Anatomische aanpassing aan de omgeving

Planten hebben geweldige strategieën ontwikkeld om zowel de fotosynthese, als het interne transport van water en nutriënten onder allerlei ecologische omstandigheden te behouden. Bladeren in het bijzonder vertonen vergaande aanpassingen die het organisme in staat stellen om te overleven in de meest vijandige omgevingen en om aanvallen van predatoren en parasieten te weerstaan. **In welk opzicht verschilt een blad van een moerasplant van die van een woestijnplant?**

##### 4.1. Bladeren van mesomorfe planten

Planten die in een gematigd klimaat met regelmatige regenval leven hebben zogenaamde mesomorfe eigenschappen. Voorbeelden van mesomorfe soorten zijn petunia (Fig. 21 a-d) en sering (Fig. 21 e-h). Ze hebben geen extreme bescherming nodig, maar ze moeten wel perioden van droogte, kou en donkere dagen kunnen overbruggen. Hun fysiologie is gekoppeld aan seizoensvariaties. Ze volgen een globaal jaarritme van sterke groei in de vroege lente, bloei in de late lente en zomer, zaadvorming in de late zomer en herfst en rust of dood in de winter (grof gesteld). Onder invloed van hormonen laten vele mesomorfe planten hun – oude – bladeren (senescentie = veroudering) vallen (abscissie) in de herfst om pas weer in de lente groen loof te krijgen. Gebeurtenissen die met bladval gepaard gaan zijn de ontwikkeling van tylosen, ballonachtige extensies die in de holte van houtvaten doordringen en ze afsluiten, en de vorming van sclerenchymweefsel. Na het losraken van het blad wordt de wond gedicht met callose en een periderm die de epidermis vervangt (geen foto's beschikbaar).

Figuur 21. Blad van Petunia (bovenste rij) en sering (onderste rij), met mesomorfe kenmerken.



Figuur 22. Xeromorfe kenmerken bij Oleander, een heester uit het Middellandse Zee gebied, (a. Habitus), en de Amerikaanse liguster (e. Habitus). c. Cryptomerische huidmondjes en haar bescherming. d en g. Meerlagige epidermis

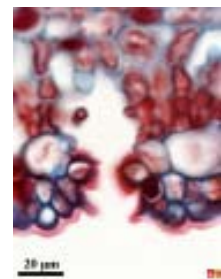


#### 4.2. Bladeren van xeromorfe planten

Planten in droge streken hebben bladeren met xeromorfe kenmerken (xeros = droog in het Grieks). Deze planten kunnen voldoende hoeveelheden water opnemen van de bodem dankzij hun diepe wortels en snelle opslag van vocht in hun weefsel. Zij houden dat water efficiënt vast en voorkomen uitdroging ten gevolge van de lage luchtvochtigheid. Bovendien zijn ze doorgaans in staat om hoge niveau's van zonnestraling te doorstaan. Kijk naar Fig. 22 om een indruk te krijgen van xeromorfe aanpassingen in een blad: een dikke cuticula en meerlagige epidermis met huidmondjes die uitsluitend aan de onderkant van het blad liggen. Bijkomende aanpassingen houden in de ontwikkeling van een- of meercellige haren en het voorkomen van huidmondjes in gezonken kamers (cryptomere huidmondjes).

Soms dragen ook andere cells dan de sluitcellen bij aan het openen en sluiten van de huidmondjes. Met name de buurcellen creëren soms een soort voorkamer om waterverlies door de huidmondjes te beperken. Een dergelijke "dubbele poort" systeem kan men in bij de liguster waarnemen (Fig. 23).

Figuur 23. Sluitcellen en buurcellen die samenwerken bij het sluitings- en openingsmechanisme van een huidmondje in de liguster. De lippen van de buurcellen vormen een soort voorkamer die overmatige waterverlies beperkt.



De naalden van gymnospermen (naaktzadigen), zoals de den, (*Pinus sylvestris*), zijn in feite ook bladeren (Fig. 24). Ze vertonen ook xeromorfe kenmerken en in de lijnvormige rangschikking van de huidmondjes ook overeenkomsten met een heel andere taxonomische groep, namelijk de eenzaadlobbigen (behorende bij de angiospermen = anthophyta = bloeiende planten).



Figuur 24. Naalden van de den (een Naaktzadige). a. Naalden en bloeikegels. b. Dwarse doorsnede door een naald en c detail van een harskanaal. Hars weerhoudt potentiële vijanden. d. Lijnvormige randschikking van de huidmondjes in de den. e. Detail van een huidmondje.

Sommige planten combineren mesomorfe met xeromorfe eigenschappen, zoals de klimop (*Hedera helix*) (Fig. 25) die naast een

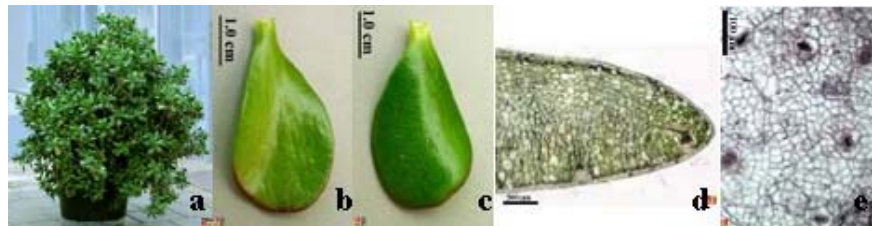
Figuur 25. Dikwandige epidermiscellen en dikke cuticula bij de klimop.



mesomorfe bouw leerachtige bladeren heeft met een compacte architectuur. Dat komt omdat de klimop die in een relatief vochtige, bosrijk en schaduwrijke omgeving groeit, als altijd groene plant de stress van de winter en de functie van deklaag aan moet kunnen. Een andere bijzonderheid van de klimop is dat de plant het aantal lage palissade parenchyma cellen aanpast aan de beschikbaarheid van licht (verschil tussen zonnige en schaduwrijke standplaats).

#### 4.2.1. Succulenten - CAM planten

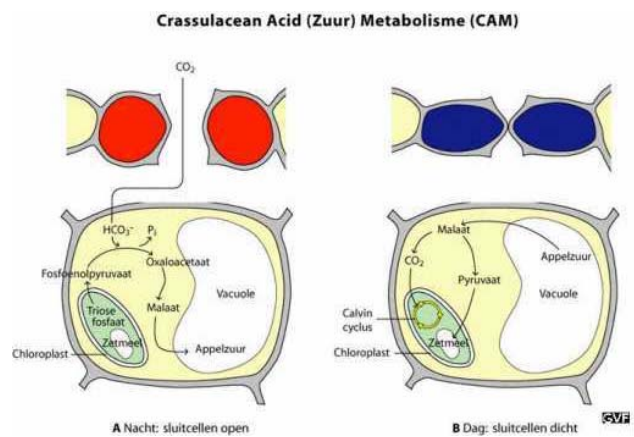
Om in een droog milieu met onregelmatige regenval te kunnen overleven, combineren sommige planten xeromorfe trends met metabolische aanpassingen, met name het zogenaamde Crassulacean Acid Metabolisme of CAM (Fig. 27), en met de opslag van water in bladeren en andere plantendelen (succulenten). Bekende succulenten zijn de potplant vetblad (*Crassula ovata*; Fig. 26) en Wolfsmelkachtigen. Het bladmoes ziet er gezwollen uit doordat de centrale vacuolen sterk vergroot zijn. De differentiatie tussen palissade en sponsparenchyma is onduidelijk of ontbreekt



zelfs. Om waterverlies tegen te gaan, zijn de huidmondjes van CAM planten, zoals vetblad,

Figuur 26. Vetblad, een typische succulent waarin water in parenchymatische cellen wordt opgeslagen. De waslaag op het oppervlakte geeft het leerachtig blad een glans.

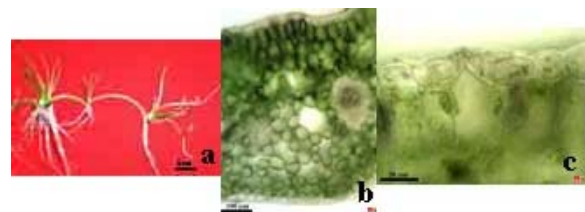
overdag gesloten. Ze gaan alleen 's nachts open, wanneer de temperatuur daalt en de relatieve vochtigheid stijgt, om CO<sub>2</sub> te kunnen absorberen. Maar, zoals we in paragraaf 2.1. hebben gezien, is licht nodig voor CO<sub>2</sub> fixatie, terwijl het 's nacht donker is! **Hoe lossen CAM planten dit tijdsprobleem op?** Deze planten hebben een mechanisme geëvolueerd om CO<sub>2</sub> (de koolstofbron) te accumuleren in de vorm van appelzuur (malaat) in hun grote vacuolen. Malaat komt later (overdag) vrij voor de licht-afhankelijke fotosynthese. Het Crassulacean Acid Metabolisme werd ontdekt in Crassulaceae, maar het wordt ook aangetroffen bij sommige andere tweezaadlobbigen en enkele eenzaadlobbigen, waaronder de teeltplant ananas en de kamerplant Sansevieria.



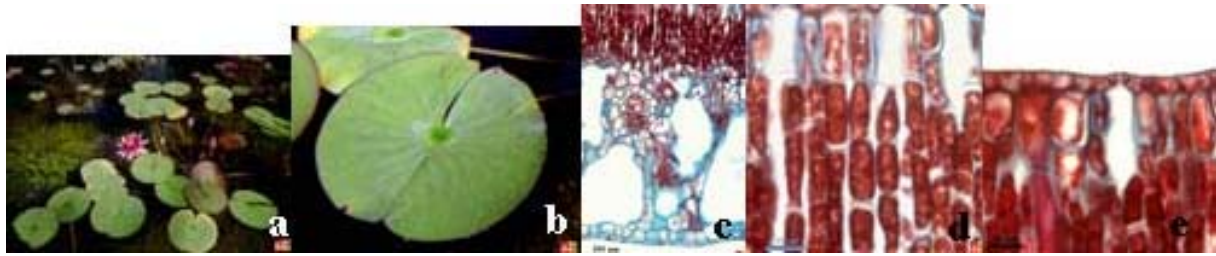
Figuur 27. CAM principe.

#### 4.3. Bladeren van hygromorfe planten en waterplanten

**Welke kenmerken zou je verwachten tegen te komen in bladeren van moeras- en oeverplanten of echte waterplanten?** Hygrofyten (hygros = water in het Grieks; phyta = plant) is de naam die gegeven wordt aan planten van erg vochtige en schaduwrijke omgevingen met volop watertoevoer. Ze beschikken over hygromorfe bladeren met een eencellige epidermale laag, een extreem dunne cuticula, vaak uitstekende



Figuur 28. Hygromorfe kenmerken in *Ranunculus reptans* en *R. flammula*. a. Habitus. b. Dwarse doorsnede door een blad met zowel aan de adaxiale als aan de abaxiale zijde huidmondjes. c. Uitstekende huidmondjes en uiterst dunne cuticula.



Figuur 29. Kenmerken drijvende bladeren: c. Grote intercellulaire holten die voor drijfkracht zorgen en zuurstof toevoer. d. Meerlagige goed ontwikkelde palissade parenchym. e. Huidmondjes uitsluitend aanwezig aan de adaxiale zijde.

huidmondjes, en gereduceerd steunweefsel. Voorbeelden van zulke hygropyten zijn de kruipende waterranonkel en de egelboterbloem (*Ranunculus reptans* en *Ranunculus flammula*; Fig. 28; onderzoek hierover aan de KUN: [www-eco.sci.kun.nl/exploec](http://www-eco.sci.kun.nl/exploec)).

Planten met drijvende bladeren (Fig. 29 a, b) krijgen opwaarste kracht dankzij lucht in grote holten van het sponsparenchym (Fig. 29c). Zij hebben vanzelfsprekend geen gebrek aan water. Toch hebben zulke bladeren vaak baat bij hun beschermende cuticula omdat ze bloot staan aan felle zonnestraling (Fig. 29 e). In tegenstelling tot de meeste landplanten, liggen de huidmondjes alleen aan de bovenkant van het blad (Fig. 29 e) om de gaswisseling te vergemakkelijken. Samenhangend met de beschikbaarheid van ruim zonlicht en water is het palissadeparenchym goed ontwikkeld Fig. 29 d). Grote luchtkanalen (aerenchym) maken de diffusie van zuurstof mogelijk van het blad naar de stengel en de wortel.

Helemaal ondergedompelde waterplanten, zoals de waterpest (Fig. 30), hebben geen huidmondjes nodig en wisselen gassen zoals kooldioxide en zuurstof uit rechtstreeks via een dunne cuticula die gas doorlaat. De epidermis is onderontwikkeld of afwezig. De bladeren zijn erg dun of draadvormig en hebben een klein volume en een relatief groot oppervlak. Dit vergemakkelijkt de gasuitwisseling. Ondanks het gebrek aan steunweefsel kunnen ondergedompelde planten meestal toch rechtophoog naar het licht toe groeien, dankzij de opwaartse kracht van luchtruimten in het blad of de stengel. Het watertransport systeem, de houtvaten (xyleem) is beperkt, want er is volop water. Het palissadeparenchym ontbreekt, omdat de lichtintensiteit onder water relatief laag is.



Figuur 30. Een ondergedompelde waterplant, de canadese waterpest (*Elodea Canadensis*). De bladeren bestaan uit slechts twee lagen fotosynthetisch actieve cellen. De bladgroenkorrels van deze cellen vertonen een hevige ronddraaiende beweging (c. Filmpje van de cytoplasmastroming in de html versie).

#### 2.4. Modificaties van economische betekenis

Verdikte bladeren doen in sommige soorten dienst als opslagorganen van zetmeel en andere voedingsstoffen, waardoor de plant moeilijke tijden, in het bijzonder de wintermaanden, kan overleven. Soms zijn in het bladweefsel ook stoffen opgeslagen die door hun bijzondere smaak of geur dieren lokken of juist afschikken. De mens heeft planten met dergelijke natuurlijke eigenschappen geselecteerd en doorgeteeld om hoogwaardige producten te verkrijgen..

Voorbeelden van bladeren met een economische betekenis zijn specerijen (bijv. laurier en tee), medicinale planten (bijv. *Aloe vera* en wilde quinine, *Parthenium integrifolium*), bloembollen (bijv. tulpen) en eetbare bollen van het geslacht *Allium* (bijv. ui, knoflook,

bieslook, sjalot, prei). Bij sommige groenten is de bladschijf het eigenlijke voedselproduct, zoals bij spinazie en koolsoorten, maar soms is het product de (basis van) het bladsteel, zoals bij bladselderij, venkel en rabarber.



Figuur 31. Epidermale cellen in gemodificeerde bladeren, van de ui.

(Overigens, de epidermiscellen van uien, een voorbeeld van gemodificeerde bladeren, zijn leuke en illustratieve objecten om organelbeweging, plasmolyse en osmose te bestuderen; zie Fig. 31 en de plaatjes-filmgalerij <http://www-vcbio.sci.kun.nl/image-gallery/search-ned> ).