

3.2.5 Transportweefsel

Alle vasculaire planten (zie **Fig. 1.11** en **Fig. 1.23** welke dit zijn) zijn gekarakteriseerd door de aanwezigheid van vaatweefsel dat verantwoordelijk is voor het transport van water en assimilaten over 'grote' afstanden in de plant. Vaat- of vasculair weefsel bestaat uit **tracheale** (water vervoerende) en **cribrale** (assimilaten vervoerende) elementen. Beiden zijn meestal verenigd met cellen die andere functies hebben en vormen respectievelijk het xyleem- en floëemweefsel, die op hun beurt met elkaar geassocieerd zijn in **vaatbundels**. Xyleem en floëem vormen samen het vasculair systeem van de plant. Xyleem transporteert voornamelijk water en ionen van de wortel naar andere plantendelen, terwijl het floëem voornamelijk assimilaten (fotosyntheseproducten) transporteert (**Fig. 3.49**). Planten uitgerust met dergelijk transportweefsel noemt men vasculaire planten. Xyleem en floëem bevatten echter niet louter geleidingsweefsel. Zo bevat xyleem ook parenchymcellen die reservestoffen opslaan en sclerenchymvezels die het xyleem versterken. Het floëem bevat ook vezels, parenchymcellen en begeleidende cellen die de transportcellen ondersteunen.

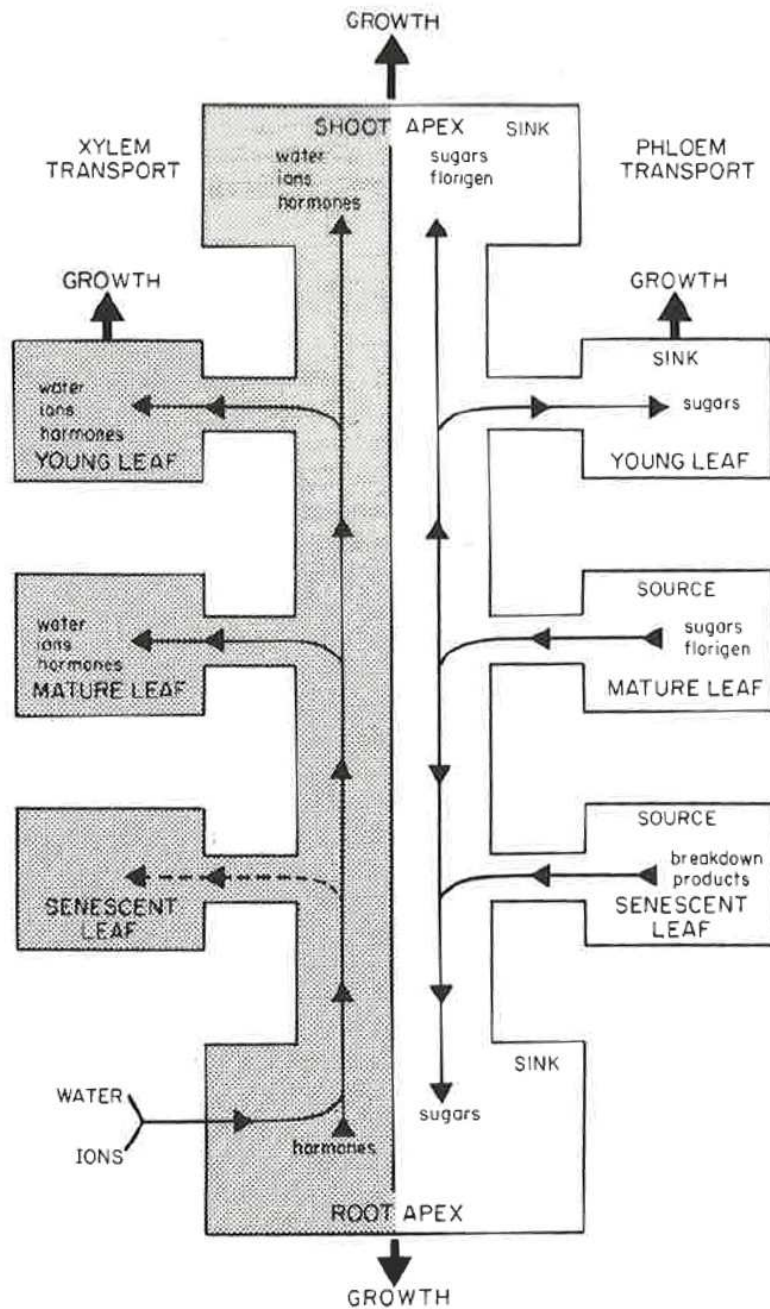
De eerste vaatelementen die in het procambium differentiëren zijn, omdat nog lengtegroei plaatsvindt, rekbaar en vormen het protoxyleem (pX) en profloëem (pFl). Op grotere afstand van de apex, daar waar geen lengtegroei meer plaatsvindt, differentiëren nauwelijks of niet rekbare metaxyleem (mX) en metafloëemelementen (mFl). Het pX en mX samen duidt men aan als primair xyleem (X_1); het pFl en mFl als primair floëem (Fl_1). Bij gymnospermen en dicotylen blijft tussen het floëem en xyleem een laagje meristematische cellen bestaan, het cambium. Deze cambiumcellen kunnen zich opnieuw delen en zetten dan naar binnen het secundair xyleem (X_2), naar buiten het secundair floëem (Fl_2) af (secundaire diktegroei).

Xyleem

Het begrip *xyleem* is afgeleid van het Griekse woord *xylos*, wat hout betekent. De bestanddelen van het xyleem zijn dan ook meestal hard en dikwandig. Het parenchym voorkomend binnen het xyleem is echter dunwandig.

Het xyleem bevat naast de **tracheale elementen** (tracheïden en tracheeën) ook xyleemvezels (sclerenchym) en xyleemparenchym. De tracheïden, tracheeën en xyleemvezels bestaan uit dood materiaal, terwijl het xyleemparenchym is opgebouwd uit levende cellen. Xyleem heeft dus verschillende functies: transport, sterkte en voorraad.

Transportelementen: tracheïden en tracheeën De secundaire wandverdichtingen van de tracheale elementen zijn aangelegd op een wijze die is afgestemd op de ontwikkelingsfasen waarin ze functioneel zijn. Protoxyleem elementen komen voor in jonge plantendelen die nog lengtegroei vertonen, waarbij de elementen worden uitgerokken. Deze elementen hebben daarom een primaire wand met ring- of spiraalvormige secundaire wandverdichtingen.



Figuur 3.49: Schematisch overzicht van het transport in xyleem (links) en floëem (rechts) in een vegetatieve plant. Florigen is een hormoon (bron: Street & Öpik 1984).

Na sterke lengtegroei worden de gedeelten tussen de wandverdichtingen door de omringende parenchymcellen naar binnen gedrukt waardoor deze elementen hun functie verliezen. De metaxyleem-elementen, die na de lengtegroei worden aangelegd, zijn over een groter deel van

het oppervlak verdikt. Hier onderscheiden we elementen met net- of stippelvormige secundaire wandverdikkingen. In het secundaire xyleem zijn de wanden meestal sterk verhout en komen uitsluitend tracheale elementen voor met stippels. Ze verliezen hun cytoplasma als ze volwassen zijn en hebben **zeer dikke secundaire wanden**.

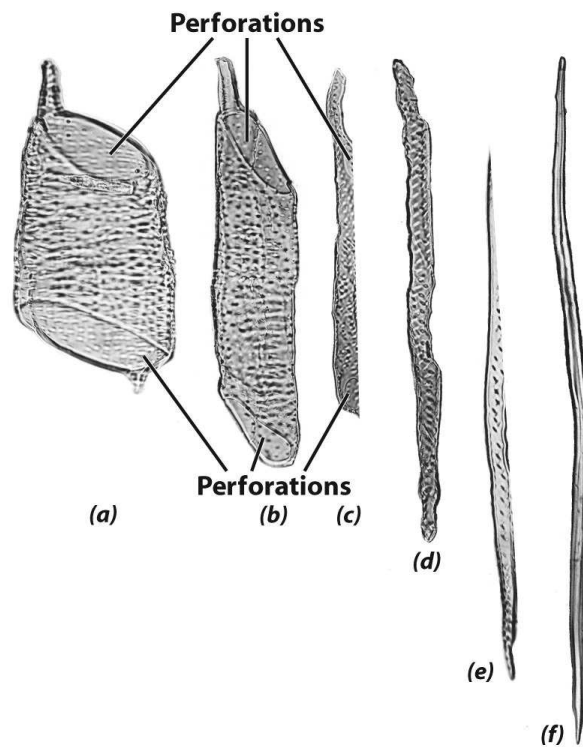
Tracheïden zijn lange spitsuitlopende cellen zonder protoplasma en kern; ze overlappen elkaar en staan in verbinding met elkaar via gaten in hun wanden (**Fig. 3.50**). De verdikte wanden omsluiten een vrij groot lumen. De lignineafzettingen kunnen ring- (jong weefsel), spiraal- of netvormig zijn. Bij oudere tracheïden is (met uitzondering van de stippels) de ganse wand gelignificeerd. Bij tracheïden met ring- of spiraalvormige wandverdikkingen kan water via de onverdikte wanddelen tot in het lumen geraken. Wanneer de tracheïden volledige dwarswanden hebben, dient het watertransport te gebeuren door (**hof**)stippels. Vooral de tangentiale wanden zijn zeer sterk doorboord met stippels. Bij *Gymnospermae* zijn de wanden uitgerust met hofstippels. De tracheïden staan eveneens in verbinding via stippels met de parenchymale componenten van het xyleem. **Tracheïden komen voor in alle vasculaire planten**; *Gymnospermae* en *Monilophyta* beschikken zelfs uitsluitend over tracheïden om hun watertransport te verrichten.

Tracheeën (of **vaten**, vaatelementen of **tracheae**) zijn fusies van dode cellen die longitudinaal met elkaar in verbinding staan, hetzij door een open wand (enkel een ringvormige verdikking blijft over van de oorspronkelijke dwarswand) of hetzij door een geperforeerde dwarswand. Tracheeën met een enkelvoudige doorboring en stippels op de lengtewanden noemt men **stippelvaten**. Bij sommige plantenfamilies bestaat de perforatie van de dwarswanden uit een aantal spleetvormige doorboringen evenwijdig aan elkaar (**laddervaten**) (**Fig. 3.51**, **Fig. 3.52** en **Fig. 3.53**).

Tracheeën ondervinden bij het transport van water **minder wrijving** dan tracheïden. Tracheeën vormen dan ook doorlopende buissystemen waarin het water vrij snel kan opstijgen (**Fig. 3.54**, **Fig. 3.55** en **Fig. 3.56**). Individuele vaten kunnen een lengte bereiken van 50 – 100 μm , terwijl ze gezamenlijk een transportsysteem kunnen vormen van meerdere meters lang. Op zonnige dagen met een sterke verdamping kan de transportsnelheid oplopen tot 60 m per uur. Bij angiospermen varieert de diameter van xyleemvaten tussen de 10 – 500 μm .

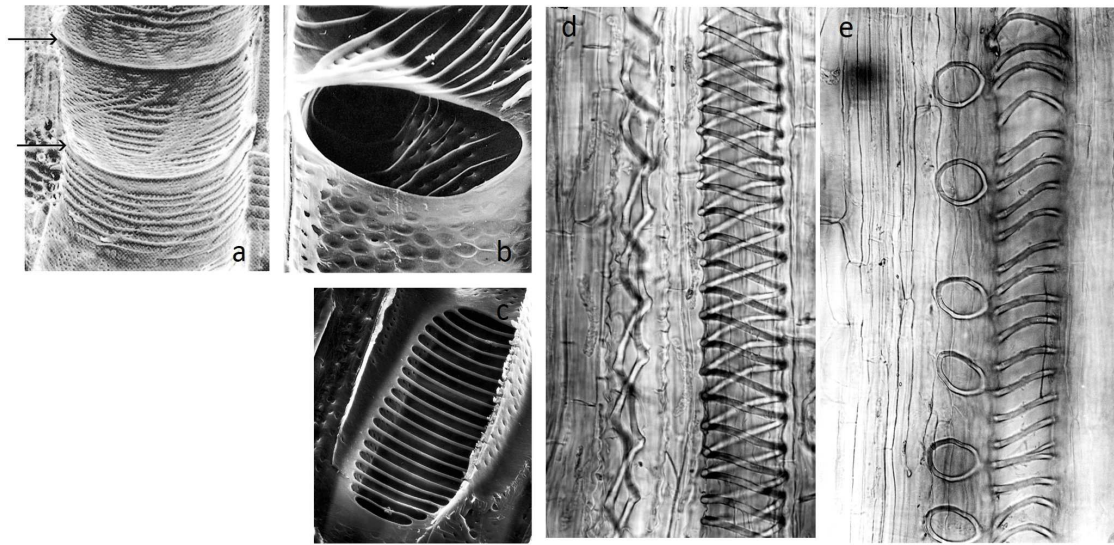
Wanneer de tracheeën hun definitieve vorm hebben aangenomen worden (meta- en secundair xyleem; **Fig. 3.57**), zoals bij de tracheïden, secundaire wandverdikkingen van lignine afgezet op de primaire wand. Men kan hier dan ook ring- en spiraalvaten (voor jong weefsel) en net- en stippelvaten (voor ouder weefsel) onderscheiden. Ontogenetisch verschijnen de ring- en spiraalvaten eerst, pas later ontstaan de net- en stippelvaten. Ring- en spiraalvormige verdikkingen komen in het algemeen ook voor bij hydrofyten.

Tracheeën en tracheïden staan zeer intens met elkaar in verbinding via een groot aantal

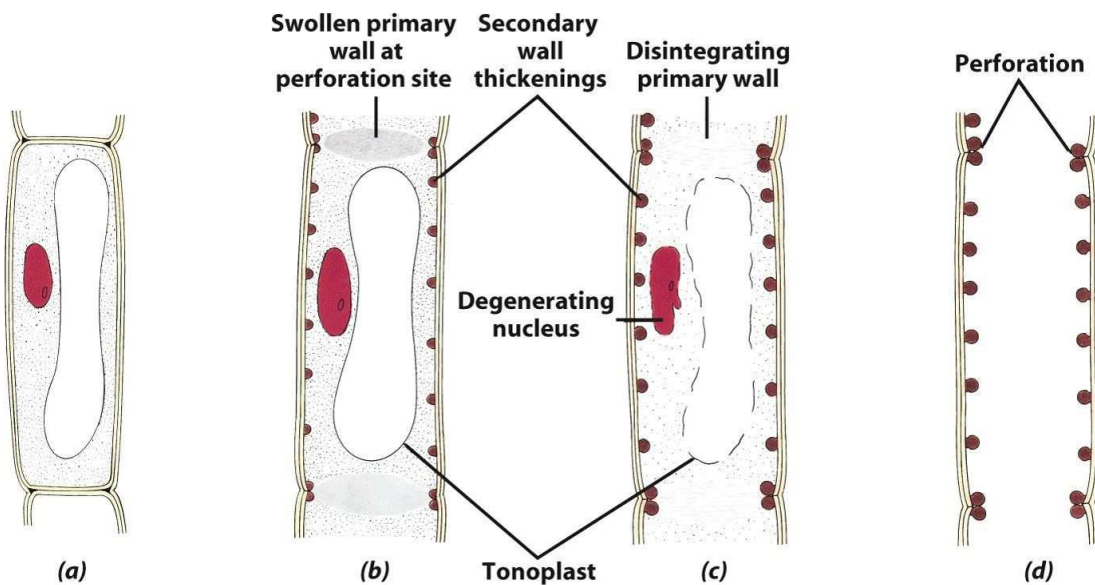


Figuur 3.50: Tracheeën (a-c), een tracheïde (d), en vezels (e,f) uit het secundair xyleem van eik (*Quercus* sp.) (bron: Raven *et al.* 2013).

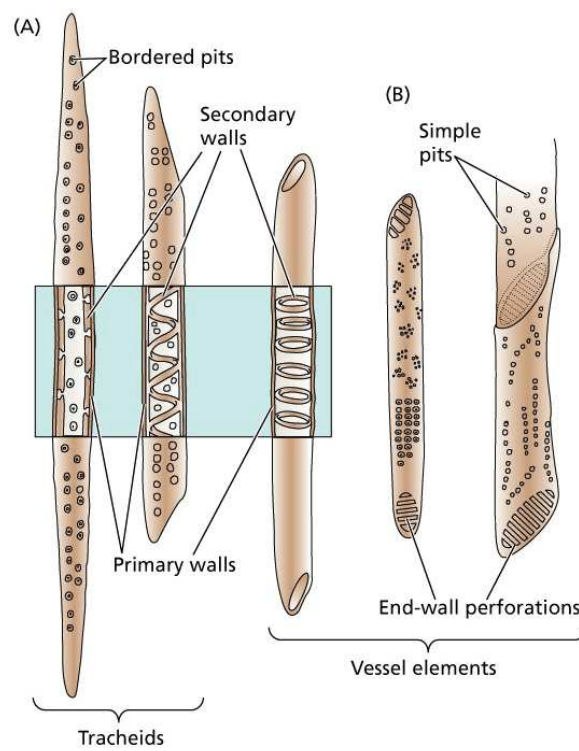
stippels in de zijwanden. Tevens zijn er verbindingen tussen het xylemparenchym en de tracheeën. Tussen de tracheeën en xyleemvezels zijn de verbindingen zeldzaam. Vaten worden teruggevonden bij de meeste angiospermen en vormen daar de hoofdcomponent van het transportweefsel. Ze ontbreken bij de meeste gymnospermen: als er vaten te zien zijn in een coupe van hout gaat het dus meestal niet om naaldhout. Hoe verder angiospermen geëvolueerd zijn, hoe wijder en korter de individuele vaatelementen en hoe rechter ze aaneensluiten.



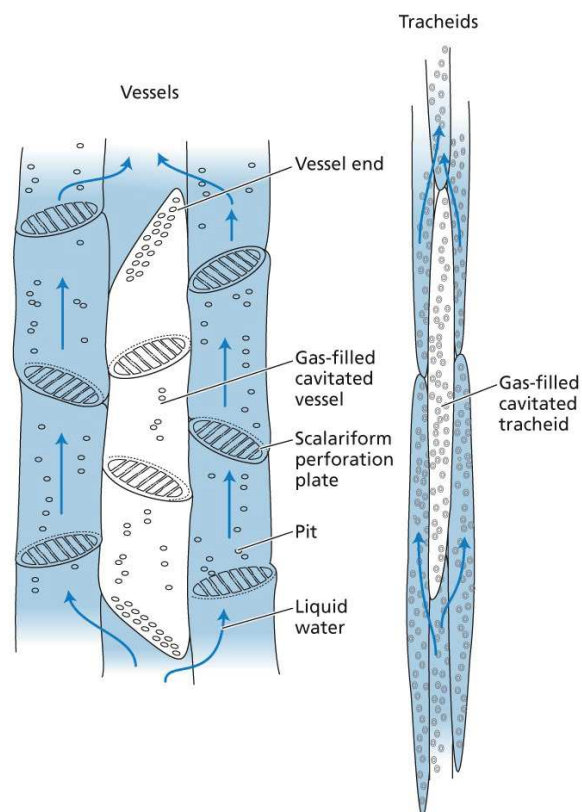
Figuur 3.51: a, Deel van drie vaatelementen in het X_2 van Amerikaanse eik (*Quercus rubra*), de pijlen geven de perforatieplaten tussen de vaten weer. b, Open wand tussen twee vaten in het X_2 van Amerikaanse linde (*Tilia americana*). c, Laddervaten in het X_2 van *Alnus rubra*. d-e, Delen van de transportelementen uit het protoxyleem van de castorboom of wonderboom (*Ricinus communis* L.) (bron: Raven *et al.* 2013).



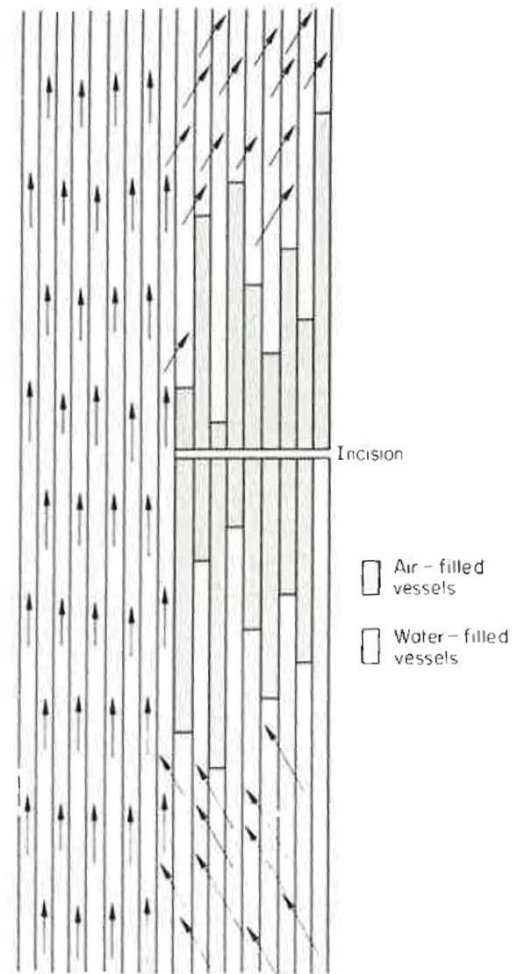
Figuur 3.52: Ontstaan van xylemvaten (bron: Raven *et al.* 2013).



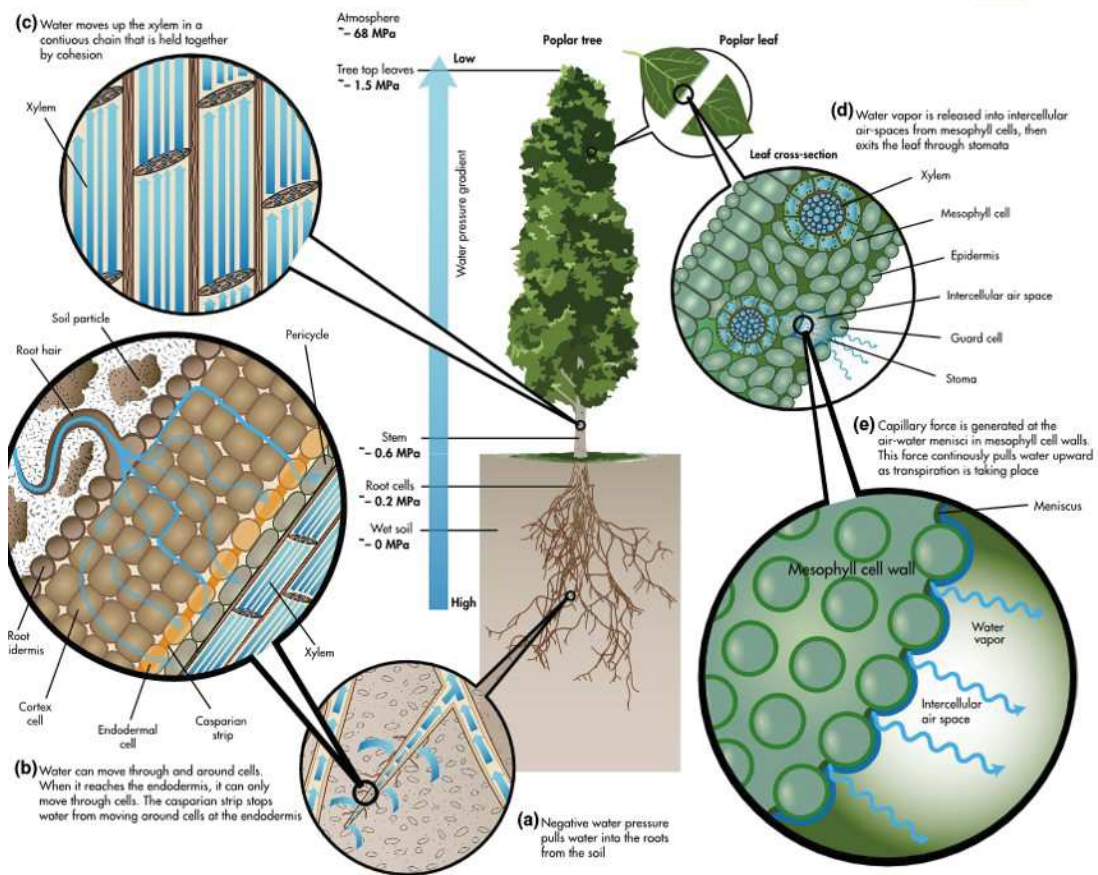
Figuur 3.53: Diagram van twee tracheïden en drie vaatelementen (bron: Taiz *et al.* 2015).



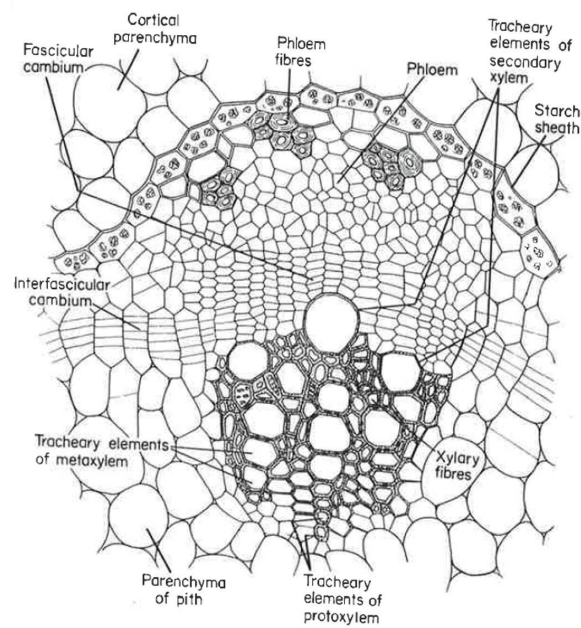
Figuur 3.54: Watertransport in vaten en tracheïden en het ontstaan van luchtballen (cavitatie) (bron: Taiz *et al.* 2015).



Figuur 3.55: Watertransport na een staminsnijding (bron: Street & Öpik 1984).



Figuur 3.56: Transport van water doorheen het xyleem van een plant, van de wortels tot het blad (bron: Rodriguez-Zaccaro & Groover 2019)



Figuur 3.57: Xyleem en floëem in het hypocotyl van de castorboon *Ricinus communis* L. (bron: Fahn 1990).

Xyleemvezels Xyleemvezels zijn net als tracheïden sterk verlengde cellen met spitse toppen. Ze vertonen wel dikkere wanden in vergelijking met tracheïden en zijn minder buigzaam dan sclerenchymvezels. Tevens is het aantal stippels sterk gereduceerd. Xyleemvezels ontstaan uit tracheïden en de grens is niet steeds duidelijk te trekken. Xyleemvezels bezitten een steunfunctie. Sommige vezels zijn gedeeld (septale vezels) of bevatten kristallen (kristalvezels). Sommige xyleemvezels blijven hun protoplasma behouden en blijven dus levend. Ze hebben een dunnere wand en vervullen zowel een steun- als voorraadfunctie.

Xyleemparenchym Levende parenchymcellen komen zowel voor in het primaire als in het secundaire xyleem. De parenchymcellen worden onderverdeeld in het **houtparenchym** en het **mergstraalparenchym**. Dit mergstraalparenchym komt enkel voor in het secundaire xyleem. De parenchymcellen kunnen al of niet uitgerust zijn met een secundaire wand. Via stippels staan ze onderling en met de transportelementen in verbinding. Het xyleemparenchym fungeert vooral als **voorraadplaats** van zetmeel en vetten. Naar het einde van het groeiseizoen worden bij doorlevende houtachtige planten in het xyleemparenchym **reserves** aangelegd. Verder kunnen binnen het houtparenchym looistoffen (vooral tannine) en zoutkristallen afgezet worden.

Parenchymcellen vormen soms uitstulpingen die via de stippelverbindingen de tracheeën of tracheïden binnendringen wanneer het transportelement inactief of beschadigd wordt. Dergelijke uitgroeiingen van thallose worden **thyllen** genoemd (zie ook p. 205). Met de tijd kunnen thyllen evolueren naar sclerenchym. Het mergstraalparenchym in secundair xyleem staat in voor het horizontaal transport. Ze vormen binnen het houtweefsel een horizontaal verbindingssysteem dat zorgt voor transport en verluchting.