



Figuur 1. Proefopstelling voor het zilvernitraatexperiment op een blad (bovenzijde) van een levende beuk. Het buisje werd in aluminiumfolie gewikkeld aangezien de zilvernitraatoplossing lichtgevoelig is.

Wateropname via de bladeren bij beuk

Onderbelichte overlevingsstrategie tijdens droogte

Dit artikel is een samenvatting van de scriptie die de Toekomstboom 2019 won. Deze prijs wordt jaarlijks uitgereikt aan de beste studentenscriptie in het vakgebied van bosecologie en bosbeheer. De prijs is een initiatief van de Stichting Toekomstboom, wier missie het bevorderen is van bosbeheer op wetenschappelijke grondslag. De jury bestaat uit vertegenwoordigers van de bosbouwpraktijk uit Nederland en Vlaanderen. De Toekomstboom 2019 werd toegekend aan Willem Goossens (UGent) voor zijn scriptie "Ontrafelen van de pathway voor vochtopname door de bladeren bij *Fagus sylvatica* L.". Overige genomineerden waren Mathilde van 't Oor (Wageningen Universiteit) met haar scriptie "Effect of drought on European beech (*Fagus sylvatica* L.) in the Netherlands" en het duo Chris Hartman en Stefan Poelman (Van Hall-Larenstein University of Applied Sciences) met hun werk "Abies alba. Dé boom van de toekomst?".

De beuk is kwetsbaar voor klimaatveranderingen vanwege zijn gevoeligheid voor droogte. Op basis van onder andere grondwaterstanden en neerslag bepalen beheerders daarom nu of een bepaalde plek geschikt is om beuk te planten. Ze houden daarbij echter geen rekening met de mogelijkheid dat bomen, en vooral beuk blijkt dat goed te doen, water kunnen opnemen via blad. Door daar wel rekening mee te houden, zullen ze andere beslissingen nemen.

— Willem Goossens, Olivier Leroux & Kathy Steppe (Universiteit Gent)

> De beuk (*Fagus sylvatica* L.) is de meest abundante en dominante boomsoort in de bossen van Centraal-Europa. De totale oppervlakte aan beuk wordt op 14-15 miljoen hectare geschat, wat overeenkomt met 7,5 procent van de totale bosoppervlakte in Europa. Door zijn belangrijke economische (houtproducten) en ecologische (bijdrage tot een rijke biodiversiteit) waarde is deze boom geliefd bij bosbeheerders. Zo wordt beuk momenteel aangewend in huidige bos-

transitiestrategieën waar men monoculturen van naaldbomen wil omzetten naar een gemengd bosbestand. In de Duitse deelstaat Baden-Württemberg probeert men bijvoorbeeld sinds het begin van deze eeuw het aandeel beuk van twintig naar dertig procent uit te breiden. Hoewel dergelijke beheermaatregelen genomen worden in het licht van het verminderen van de risico's die monoculturen met zich meebrengen, houden ze geen rekening met de kwetsbaarheid van beuk onder de geprojecteerde klimaatverandering. Op basis van klimaatmodellen is namelijk te verwachten dat langer aanhoudende droogteperiodes in de zomer, als gevolg van verminderde regenbuien tijdens het groeiseizoen, de dominante positie van beuk onder druk zal zetten. In tegenstelling tot de zomereik (*Quercus robur* L.) die veel dieper wortelt, is het dalen van de grondwatertafel tijdens een periode van droogte voor beuk een ware ramp. Of zien we iets over het hoofd? Kunnen bomen naast wateropname via de wortels ook op een andere manier aan water geraken?

Wateropname via de bladeren

De beuk zal in droogtegevoelige gebieden onvoldoende kunnen putten uit het bodemwater om een gezonde vitaliteit te vrijwaren. De soort zal voor de watervoorziening dan afhankelijk zijn van andere waterbronnen, bijvoorbeeld water uit de lucht. Lange tijd is het ecologisch belang van wateropname door de bladeren echter genegeerd. Ten onrechte, want recent onderzoek heeft aangetoond dat meer dan 85 procent van de onderzochte boomsoorten - waaronder ook beuk - in meer of mindere mate water kunnen opnemen via hun blad. Zeker als we steeds meer droge zomers krijgen, wordt deze alternatieve bron steeds belangrijker. Het belang van een hoge relatieve vochtig-

heid, ochtenddauw en kleine regenmomenten - die niet voldoende zijn om de grondwatertafel heraan te vullen - zal enkel maar groter worden tijdens deze perioden van stress. Hoe kunnen we gegronde beheermaatregelen voor beuk nemen met inachtneming van dit proces?

Tot recent was er niet veel gerapporteerd over de hoeveelheid wateropname via de bladeren. Daarom werd het potentiële belang van bladwateropname om droogtestress op bladniveau te verminderen binnen het UGent-Laboratorium voor Plantecologie voor negen boomsoorten gekwantificeerd. Uit een experiment waarin bladeren in water werden ondergedompeld, bleek dat beukenbladeren hun bladwaterinhoud het sterkst verhoogden. Een beukenblad nam gemiddeld ongeveer 10 mg water op per blad. Wat betreft het potentieel belang van bladwateropname voor de onderzochte soorten werd zo volgend ranglijstje opgesteld van hoog naar laag: beuk (*F. sylvatica*), winterlinde (*T. cordata*), ratelpopulier (*P. tremula*), zwarte els (*A. glutinosa*), wilde lijsterbes (*S. aucuparia*), ruwe berk (*B. pendula*), acacia (*R. pseudoacacia*), zomereik (*Q. robur*) en Amerikaanse amberboom (*L. styraciflua*). Wel is het belangrijk om te benadrukken dat de bladwateropname dynamisch is en afhankelijk van het moment en duur van de bladbevochtigende situatie. Zo zal de bijdrage van het water opgenomen door de bladeren voor de waterstatus van een boom doorheen de dag en het seizoen variëren. In mijn onderzoek heb ik gekeken hoe het water het blad binnenkomt.

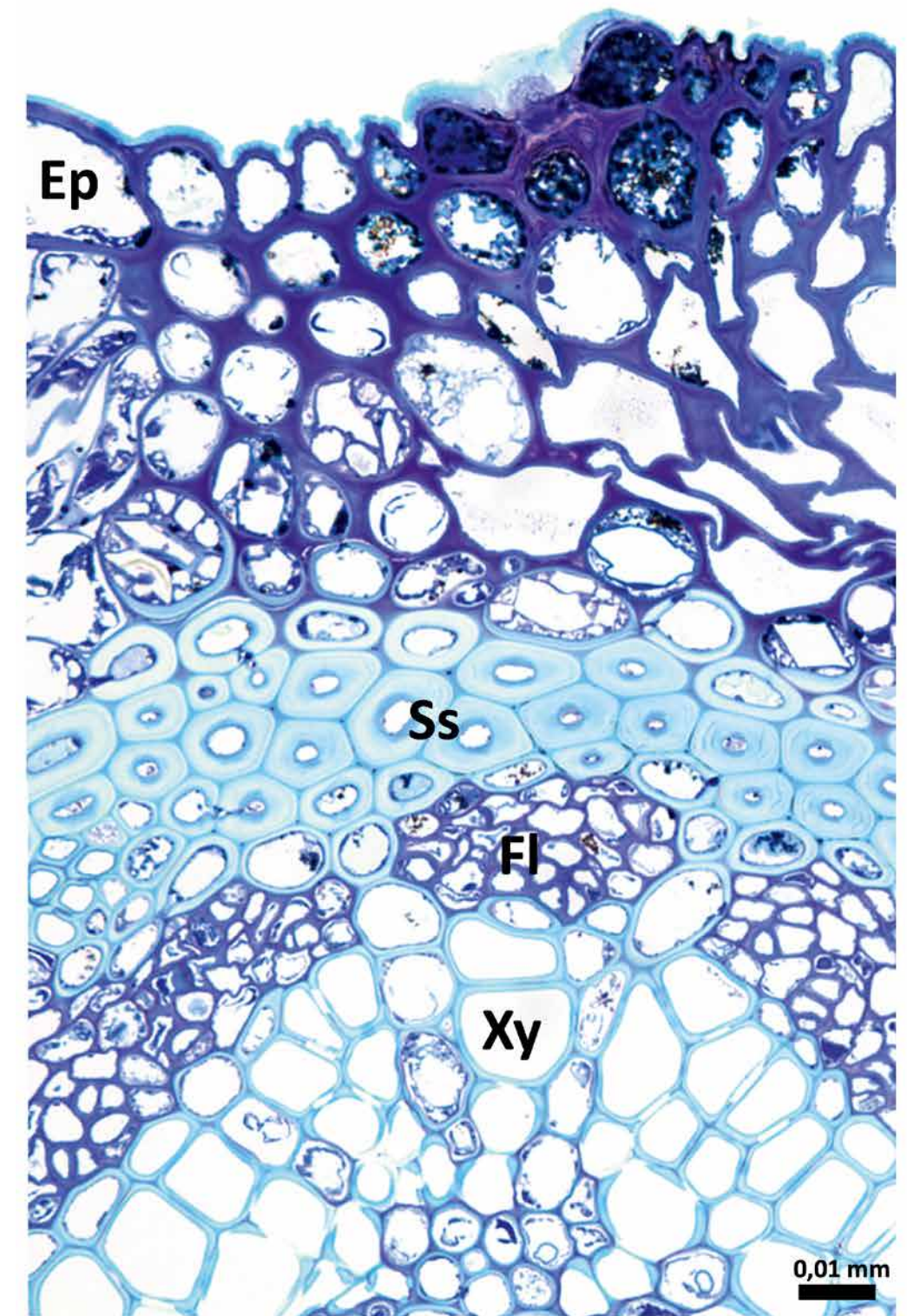
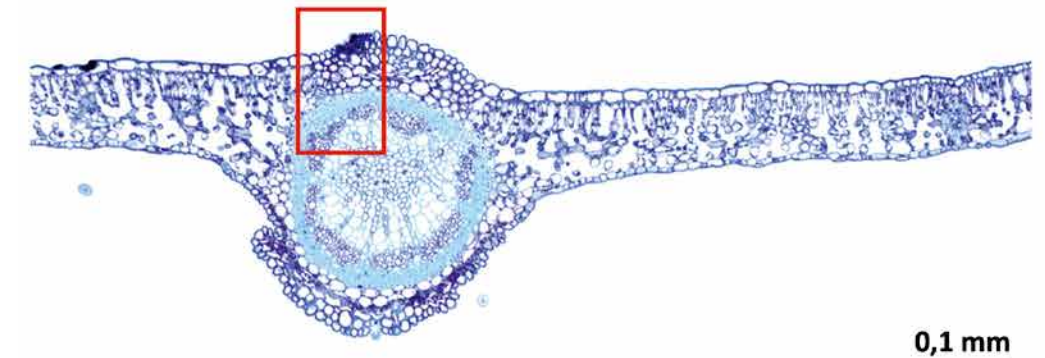
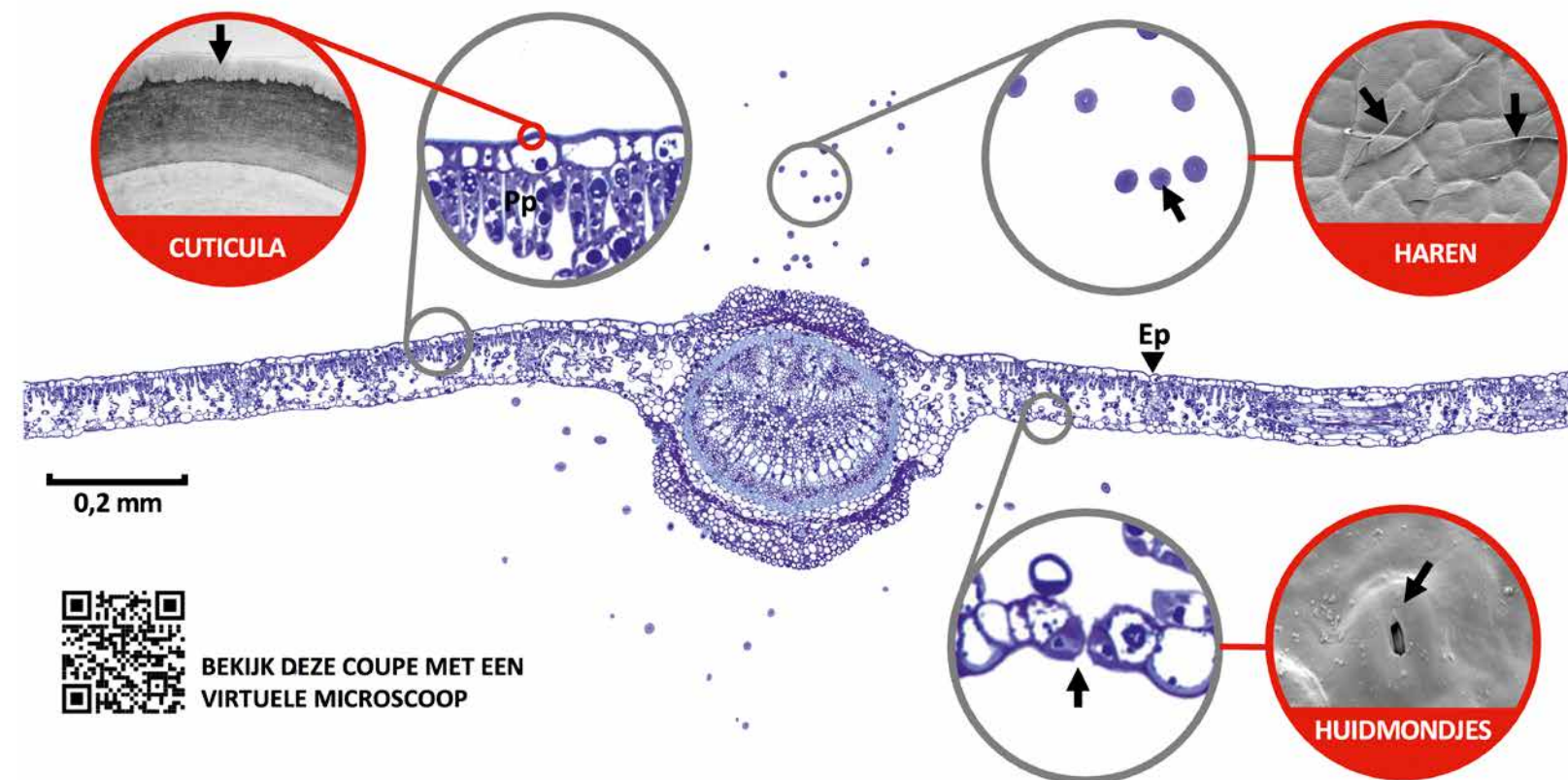
Betrokken structuren bij wateropname

Om te weten hoe water het blad binnenkomt, moeten we vooral kijken naar de weefsels of structuren die zich bevinden op de grens tussen

de atmosfeer en het blad. In het geval van een beukenblad zijn dit de huidmondjes, de cuticula en de haren (figuur 2). Huidmondjes zijn kleine poriën die zich aan de onderzijde van het blad bevinden. Ze zorgen voor de gasuitwisseling tussen blad en atmosfeer. Via de huidmondjes kan CO₂ uit de lucht worden opgenomen, noodzakelijk voor fotosynthese. Daarnaast verdampt door transpiratie water via de huidmondjes naar de atmosfeer. Het water zou dus ook via deze huidmondjes het blad kunnen binnendringen. De cuticula is een dunne waterafstotende laag die de volledige onder- en bovenzijde van het blad bedekt. Deze structuur zorgt ervoor dat het blad niet uitdroogt. 'Deze barrière kan dus niet bijdragen tot wateropname', hoor ik u al denken. Toch is dit mogelijk want naarmate bladeren ouder worden, kunnen er door fysische verwerking kleine scheurtjes ontstaan in de cuticula en kan het water toch nog het blad binnendringen. Tenslotte zijn beukenbladeren bedekt met talrijke haren, voornamelijk ter hoogte van de hoofd- en zijnerf. Niettegenstaande er weinig gekend is over de functie van bladbeharing bij beuk, werden bladharen bij andere plantensoorten reeds in verband gebracht met wateropname. Bij sommige epifyten (planten die op andere planten groeien), waaronder vertegenwoordigers van de plantenfamilie *Bromeliaceae*, kan bladbeharing watercondensatie op het bladoppervlak bevorderen en zo wateropname via de bladeren promoten. Anderzijds zien we dat haren bij veel xerofyten (planten die onder zeer droge omstandigheden leven), zoals vertegenwoordigers van de familie *Crasulaceae*, eerder waterafstotende eigenschappen hebben om zo verlies van water uit de bladeren te minimaliseren.

Experiment met zilvernitraat

Tijdens mijn masterscriptie combineerde ik diverse technieken om na te gaan welke structuren bladwateropname bij beuk mogelijk maken. Van alle experimenten die ik uitvoerde, sprong het zilvernitraatexperiment er bovenuit. Dit experiment liet het namelijk toe om op een elegante manier de belangrijkste opnameroute van water door het blad te visualiseren. De techniek is gebaseerd op het principe dat een bepaalde component (zilvernitraat) aan water wordt toegevoegd die, indien de oplossing opgenomen wordt, een onoplosbaar neerslag vormt. Deze neerslag wordt met behulp van een lichtmicroscop zichtbaar. Voor de proefopstelling worden conische buisjes, afgedekt met aluminiumfolie, gevuld met een lichtgevoelige oplossing van zilvernitraat. Deze buisjes worden aan de boven- en onderzijde van beukenbladeren bevestigd (figuur 1). Na opname door het blad van de zilvernitraatoplossing wordt onder invloed van negatief geladen deeltjes die zich in de plantencellen bevinden, een zwarte zilverneerslag gevormd. Na een aantal uren wordt het buisje verwijderd en worden er heel dunne bladdoorsneden gemaakt van 500 nanometer dik (dit is 2000 maal kleiner dan een millimeter!). Na een behandeling met een blauwe kleurstof om naast de zwarte neerslag ook de weefsels van het blad te kunnen zien, kon ik de coupes onderzoeken met een lichtmicroscop. De afwezigheid van neerslag in de holtes onder de huidmondjes en de cellen rondom deze holtes deed sterk vermoeden dat geen vloeibaar water door de huidmondjes wordt opgenomen. In beperkte mate werd zilverneerslag in de epidermis opgemerkt wat de ondergeschikte rol van de cuticula bij bladwateropname in beuk aanduidt. Opvallend is echter de grote hoeveelheid zilverneerslag ter hoogte van



Figuur 2. (links) Dwarse doorsnede van een beukenblad met illustratie van de bladstructuren die mogelijk betrokken zijn bij bladwateropname. Een detailbeeld van desbetreffende structuren wordt in de cirkels weergegeven. Ep = epidermis, Pp = palisadeparenchym. Voor een uitgebreide anatomische beschrijving zie <https://onlinemicroscopy.ugent.be/fagusNL.htm>.

Figuur 3. (rechts) Resultaat van het zilvernitraatexperiment. Overzicht van een dwarse doorsnede doorheen een beukenblad aan de bovenzijde in contact gebracht met zilvernitraatoplossing. Een detailbeeld toont de locatie van zilverneerslag (zwart). De hoogste concentratie aan zilverneerslag werd waargenomen ter hoogte van de hoofdnerf, in de buurt van plaatsen waar haren bevestigd zijn aan het blad. Dit toont aan dat de bladwateropname in beuk voornamelijk via haren gebeurt. Ep = epidermis, Ss = sclerenchymische, Fl = floëem, Xy = xyleem.

de hoofdnerf (figuur 3), waar haren talrijk voorkomen. Dit wijst er sterk op dat water voornamelijk via deze haren wordt opgenomen.

Dat de densiteit van deze haren het sterkst is rond de hoofd- en zijnerven, is bovendien efficiënt. Dit zorgt er namelijk voor dat het geleidingsweefsel zich dicht bij de plaatsen van wateropname bevindt. Detailonderzoek op de haren heeft bovendien aangetoond dat ze bedekt zijn met een pectinerijke laag die ervoor zorgt dat ze makkelijker water kunnen aantrekken (en dus niet afstoten zoals de cuticula dat doet). De aandachtige lezer heeft misschien op de figuur gezien dat er zich geen neerslag in het xyleem bevindt? Dit is te verklaren door het feit dat de transportelementen van dit geleidingsweefsel dode cellen zijn waarin geen negatief geladen deeltjes aanwezig zijn en er bijgevolg dus geen neerslag gevormd kan worden.

De bosbeheerder aan het werk

Bladwateropname als acclimatisatiestrategie bij beuk tijdens langdurige droogteperiodes is een hoofdstuk dat nog niet is afgerond. In een volgende stap moeten onderzoekers een antwoord trachten te bieden op onder andere deze vragen: Hoe groot is de bladwateropname ten opzichte van de jaarlijkse transpiratie? Hoeveel extra geasimileerde koolstof en bijgevolg netto primaire productie per jaar levert het mechanisme van bladwateropname op voor een bosbestand? Tot dusver bestaat dergelijk kwantificeringsmodel enkel voor een zone in het Amazonewoud, maar het zou interessant zijn om dat ook voor onze bossen te weten. De bosbeheerder zal zo accurater kunnen beoordelen wat de impact van dit ecologisch relevant proces is op bestand- en bosniveau. Het ultieme doel moet er dus in bestaan dat de praktiserende bosbeheerder droogtegevoelige gebieden kan aanduiden met in achtname van

de bladwateropname. Pas dan is het te beoordelen wat de limiterende groeifactoren voor beuk in een geselecteerd bestand zijn en of het wel verstandig is om beuk te herintroduceren in dit bestand met oog op de geprojecteerde klimaatverandering. Deze informatie kan de bosbeheerder en de beleidsmaker helpen bij het nemen van beheermaatregelen voor een specifiek gebied. Bovendien vertaalt dit onderzoek zich naar andere boomsoorten die mogelijk ook zullen lijden onder toegenomen droogte. We zullen dus ook rekening moeten houden met de bladwateropnamecapaciteit van andere bomen in bosstrategieën als we de interspecifieke competitie van beuk met andere soorten, nu en in de toekomst, beter willen begrijpen.

Bladbemesting in een commercieel bosgebied: economisch potentieel?

Wateropname via het blad heeft ook een erg belangrijke economische toepassing, namelijk als bladbemesting in hoge productiesystemen. Je zou kunnen stellen dat bladbemesting het analoog is van wateropname via de bladeren, maar dan om de plant van een extra hoeveelheid voedingsstoffen te voorzien. In de moderne landbouw is dit een algemeen gebruikte techniek geworden. Bladbemesting kan zo gebruikt worden om snel te reageren op nutriëntentekorten tijdens kritieke ontwikkelingsstadia van de plant. Bladbemesting kan nuttig zijn als aanvullend hulpmiddel in een teelt of rotatiesysteem, maar kan de algemene rol van een goede bodempraktijk niet overnemen. Momenteel wordt bladbemesting hoofdzakelijk in commercieel bosgebied in Canada en de VS toegepast bij naaldbomen. Voorbeelden hiervan zijn douglasspar (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco), nordmannspar (*Abies nordmanniana* (Steven) Spach), draaiden (*Pinus contorta* Dougl.) en schuine den (*Pinus elliotii* Engelm.). Het is opmerkelijk dat geen enkele toepassing van bladbemesting in deze bestanden bericht over enige kennis rond het opnamemechanisme dat aan de basis ligt van de nutriëntenopname. Het volledige potentieel van deze techniek zal pas optimaal gebruikt kunnen worden als er meer kennis is over de achterliggende principes ervan. Gatens in de huidige kennis rond de efficiëntie van bladbemesting verhinderen niet alleen de ontwikkeling van betere bemestingsstrategieën, maar bemoeilijken ook overdracht van deze techniek naar een ander bosbestand, omdat de routes voor bladwateropname en bladbemesting zo soortspecifiek zijn. Uiteindelijk moet onderzoek als dit kunnen bijdragen tot de kennis van de bosbeheerder (en/of landbouwer) die hem/haar in staat stelt een gefundeerde beslissing te nemen omtrent het uitvoeren van een bepaalde maatregel, zoals bijvoorbeeld het toepassen van een gerichte bladbemester in een commercieel bosbestand.<

willengoossens@gmail.com

Dit artikel is gebaseerd op de masterthesis van Willem Goossens – ‘Ontrafelen van de pathway voor wateropname door bladeren bij *Fagus sylvatica* L.’ (promotors: Kathy Steppe & Olivier Leroux. Tutor: Jeroen Schreel).

