

Wateropname via de bladeren bij beuk: een overlevingsstrategie tijdens droogte?

12 februari 2021 om 14:00 door Willem Goossens, Kathy Steppe, Olivier Leroux



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 hectaren geschat, wat overeenkomt met 7,5% van de totale bosoppervlakte in Europa (exclusief de Russische Federatie). Door zijn belangrijke economische (houtproducten) en ecologische (bijdrage tot een rijke biodiversiteit) waarde is deze boom sterk geliefd bij bosbeheerders en ecofysiologen (dit zijn onderzoekers die de interacties tussen plant en milieu bestuderen). Zo wordt beuk momenteel aangewend in huidige bos-transitiestrategieën waar men monoculturen van naaldbomen wil omzetten naar een gemengd bosbestand. Een voorbeeld hiervan is de Duitse staat Baden-Württemberg waar men sinds het begin van deze eeuw het aandeel beuk van 20% naar 30% probeert op te krikken. Hoewel dergelijke beheersmaatregelen net 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 klimaatveranderingen. Op basis van klimaatmodellen wordt namelijk verwacht dat langer aanhoudende droogteperiodes in de zomer, als gevolg van verminderde regenbuien tijdens het groeiseizoen, de dominante positie van beuk onder druk zal zetten (Geßler *et al.*, 2007). In tegenstelling tot zijn collega, 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?

Het artikel hieronder is een korte 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 bestond 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?”.

Wateropname via de bladeren

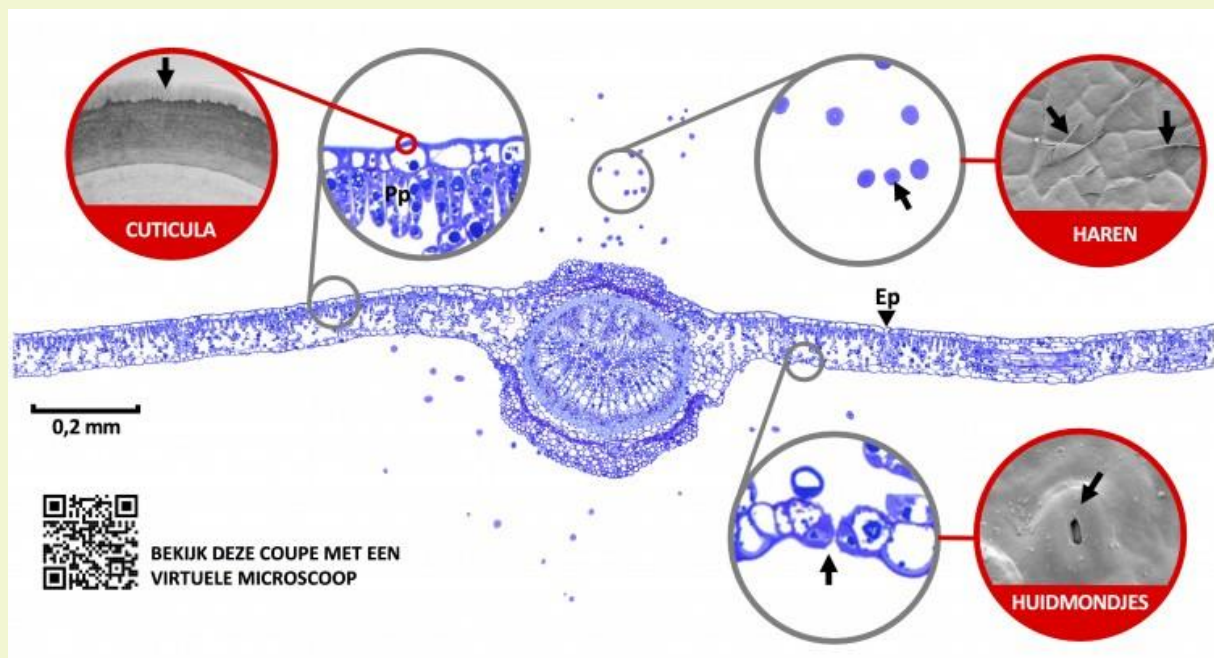
Historisch gezien, werd het ecologisch belang van wateropname door de bladeren (*foliar water uptake* of afgekort FWU) onterecht genegeerd. Recent onderzoek heeft echter aangetoond dat neerslag, dauw en mist, die potentieel belangrijk kunnen zijn voor bladwateropname, gemiddeld zo’n 100 dagen per jaar voorkomen in alle ecosystemen. Deze bevinding wordt kracht bijgezet door het feit dat bij meer dan 85% van alle onderzochte boomsoorten - waaronder ook beuk - minstens enige capaciteit voor dit mechanisme werd opgemerkt. Zonder rekening te houden met dit proces wordt in het worstcasescenario verwacht dat beuk competitie tegen andere dominante soorten zoals eik zal verliezen met droogte-geïnduceerde boomsterfte tot gevolg. In de toekomst zal beuk in droogtegevoelige gebieden niet meer voldoende kunnen putten uit het bodemwater om een gezonde vitaliteit te vrijwaren, maar meer afhankelijk worden van alternatieve waterbronnen zoals bijvoorbeeld waterdamp uit de atmosfeer. Dit lijkt enigszins contradictorisch aangezien in de toekomst een stijgende frequentie in droogteperioden (zoals de zomers van 2003, 2018–2020) gepaard zal gaan met een daling in het aantal bladbevochtigende condities. Dit maakt van bladwateropname een schijnbaar irrelevant mechanisme; niets is echter minder waar. Het belang van een hoge relatieve vochtigheid, ochtenddauw en kleine regenmomenten – die niet voldoende zijn om de grondwatertafel heraan te vullen – zal enkel maar groter worden tijdens deze perioden van stress. En dit is net waar het schoentje wringt. Hoe kunnen gegronde beheersmaatregelen voor beuk getroffen worden zonder inachtneming van dit proces? Het potentiële belang van bladwateropname om droogtestress op bladniveau te verminderen werd binnen het UGent-Laboratorium voor Plantecologie o.l.v. Prof. Kathy Steppe, waar ik mijn masterscriptie heb uitgevoerd, voor negen verschillende boomsoorten gekwantificeerd. Hieruit bleek dat beuk het meeste baat heeft bij bladbevochtigende condities die tot bladwateropname leiden.

Hoewel de erkenning en de relevantie van dit onderwerp toeneemt, blijft onze kennis over hoe water het blad binnenkomt beperkt. Ik voelde mij, als laureaat van de Toekomstboom 2019 en ondertussen onderzoeker aan het Laboratorium voor Plantecologie (UGent), dan ook geroepen om meer helderheid te brengen in dit thema.

Welke structuren zijn betrokken bij wateropname door het blad?

Om te weten hoe water het blad binnenkamt, moet vooral gekeken worden 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 (Fig.1).

De 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, wat noodzakelijk is voor fotosynthese. Daarnaast verdampt door transpiratie water via de huidmondjes naar de atmosfeer. Het is dus niet ondenkbaar dat water via deze huidmondjes het blad ook kan 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 fysieke verwerking kleine scheurtjes ontstaan in de cuticula waardoor water zich toch nog een weg kan banen tot binnenin het blad. Tenslotte zijn beukenbladeren bedekt met talrijke **haren**, voornamelijk ter hoogte van de hoofd- en zijnerfen. Niettegenstaande er weinig gekend is over de functie van bladbehairing bij beuk, werden bladharen bij andere plantensoorten reeds in verband gebracht met wateropname. Bij sommige epifyten (dit zijn planten die op andere planten groeien), waaronder vertegenwoordigers van de plantenfamilie *Bromeliaceae*, kan bladbehairing watercondensatie op het bladooppervlak 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 *Crassulaceae* eerder waterafstotende eigenschappen hebben om zo verlies van water uit de bladeren te minimaliseren.



Figuur 1: 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, palissadeparenchym. Voor een uitgebreide anatomische beschrijving zie <https://onlinemicroscopy.ugent.be/fagusNL.htm>.

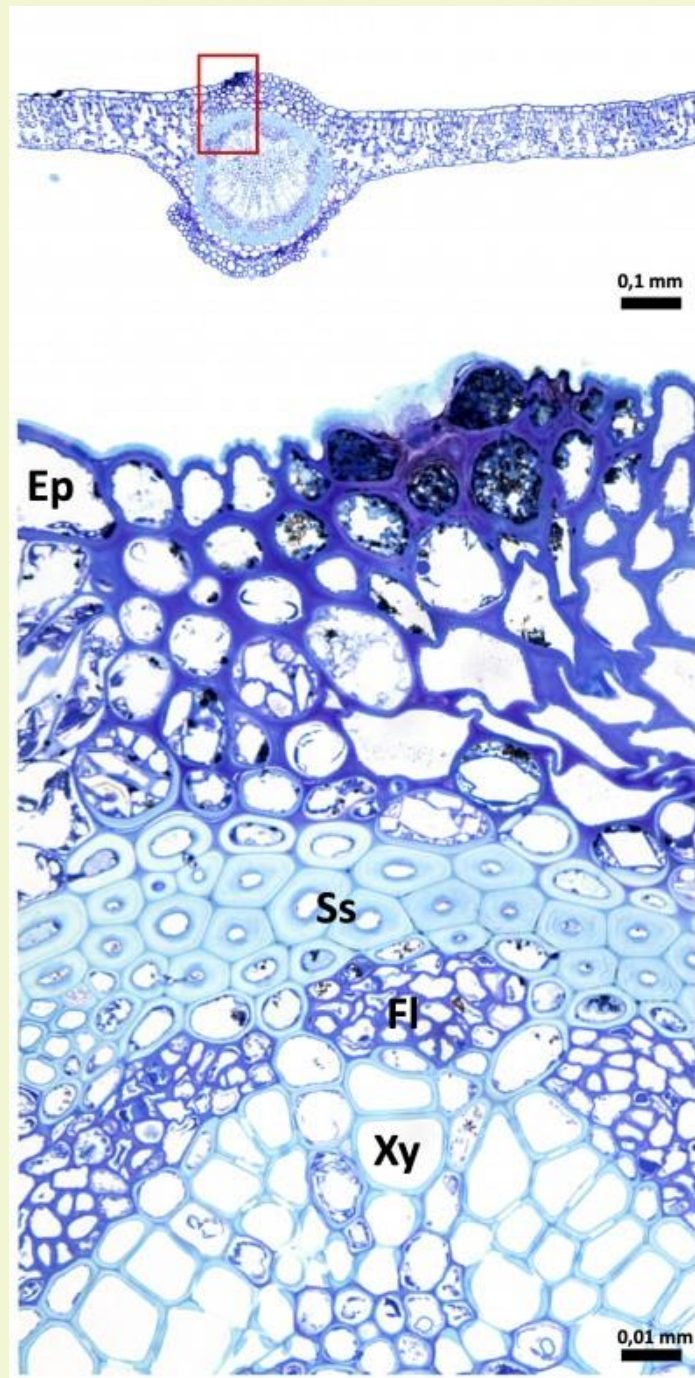
Zilvernitraatexperiment ontrafelt de opnameroutes van water in beukenbladeren

Tijdens mijn masterscriptie, die ik uitvoerde in het Laboratorium voor Plantenecologie o.l.v. professor Kathy Steppe en dr. Olivier Leroux, 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 aangezien het toeliet om op een elegante manier de belangrijkste opnameroute van water door het blad te visualiseren. Deze 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 kan vervolgens met behulp van een lichtmicroscop gevisualiseerd worden. Voor de proefopstelling worden conische buisjes, afgedekt met aluminiumfolie, gevuld met een lichtgevoelige oplossing van zilvernitraat. Deze buisjes worden aan boven- en onderzijden van beukenbladeren bevestigd (Fig. 2). 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, worden de coupes onderzocht 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 de hoofdnerf (Fig. 3), waar haren talrijk voorkomen. Dit wijst er sterk op dat water voornamelijk via deze haren opgenomen wordt. Dat de densiteit van deze haren het sterkst is rond de hoofd- en zijnerf is bovendien efficiënt, aangezien dit ervoor zorgt 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 opgemerkt 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 dus geen neerslag gevormd kan worden.



Figuur 2: Proefopstelling voor het zilvernitraatexperiment op een blad (bovenzijde) van een levende beuk. Het buisje werd in aluminiumfolie gewikkeld aangezien de zilvernitraatoplossing lichtgevoelig is.



Figuur 3: Resultaat van het zilvernitraat experiment. 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, in beuk, bladwateropname voornamelijk via haren gebeurt. Ep, epidermis; Ss, sclerenchymaschede; Fl, floëem; Xy, xyleem.

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: Wat is de bijdrage van bladwateropname ten aanzien van de jaarlijkse transpiratie? Hoeveel extra geassimileerde 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)? 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 nadat bladwateropname wél in rekening werd gebracht. Wat zijn de limiterende groeifactoren voor beuk in een geselecteerd bestand? Is het wel verstandig om beuk te herintroduceren in dit bestand met oog op de geprojecteerde klimaatverandering? Het is deze informatie die de bosbeheerder en de beleidsmaker kunnen helpen in het nemen van beheersmaatregelen voor een specifiek gebied.

Bovendien vertaalt dit onderzoek zich naar andere boomsoorten die mogelijks ook zullen lijden onder toegenomen droogte. Men zal dus ook rekening moeten houden met de bladwateropnamecapaciteit van andere bomen in bosstrategieën wil men interspecifieke competitie van beuk met andere soorten, nu en in de toekomst, beter begrijpen.

Bladbemesting in een commercieel bosgebied: economisch potentieel?

Wateropname via het blad kent ook een erg belangrijke economische toepassing onder de vorm van bladbemesting (het besproeien van bladeren met nutriënten in oplossing) 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 plaats van water. Een parallel kan hier getrokken worden met de moderne landbouw waar dit een algemeen gebruikte techniek is 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. In Vlaanderen wordt bladbemesting voor zover we weten niet toegepast in de bosbouw, maar wel in de fruitteelt. Wereldwijd gezien wordt bladbemesting momenteel hoofdzakelijk in commercieel bosgebied teruggevonden 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 net meer kennis is over de achterliggende principes ervan. Gaten in de huidige kennis rond de efficiëntie van bladbemesting verhinderen niet alleen dat betere bemestingsstrategieën ontwikkeld kunnen worden, maar bemoeilijken ook overdracht van deze techniek naar een ander bosbestand, net omdat de routes voor bladwateropname en bladbemesting zo soortspecifiek zijn. Uiteindelijk moet onderzoek zoals 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.

Dit onderzoek werd uitgevoerd in het laboratorium voor plantecologie aan de UGent o.l.v. professor Kathy Steppe (<https://www.plantecology.ugent.be/>) in samenwerking met Jeroen Schreel en Olivier Leroux.

Referenties

Dawson, T. E., & Goldsmith, G. R. (2018). The value of wet leaves. *New Phytologist*, 219(4), 1156-1169.

Geßler, A., Keitel, C., Kreuzwieser, J., Matyssek, R., Seiler, W., & Rennenberg, H. (2007). Potential risks for European beech (*Fagus sylvatica* L.) in a changing climate. *Trees*, 21(1), 1-11.

Schreel, J. D., von der Crone, J. S., Kangur, O., & Steppe, K. (2019). Influence of drought on foliar water uptake capacity of temperate tree species. *Forests*, 10(7), 562.

Schreel, J. D., Leroux, O., Goossens, W., Brodersen, C., Rubinstein, A., & Steppe, K. (2020). Identifying the pathways for foliar water uptake in beech (*Fagus sylvatica* L.): a major role for trichomes. *The Plant Journal*, 103(2), 769-780.

Schreiber, L. (2005). Polar paths of diffusion across plant cuticles: new evidence for an old hypothesis. *Annals of Botany*, 95(7), 1069-1073.

Gelieve als volgt te citeren:

Willem Goossens (2021) Wateropname via de bladeren bij beuk: een overlevingsstrategie tijdens droogte? *Bosrevue* 92a, 1-8.

ISSN 2565-6953 – *Bosrevue* 92a