

Evergreen, of vroeger niet?

De aanleiding tot dit artikel ligt in een vraag die ik begin dit jaar ontving van Piet Vos: *Wat is de reden voor het feit dat slechts een kleine minder-*

heid van coniferen blad/naald verliezend (deciduous) is, zoals Larix en Metasequoia?

Bladverliezend beschouw ik hier als: het elk seizoen

verliezen van de bladeren (naalden zijn bladeren, dus ik gebruik daarvoor verder de term blad).

De nu levende niet-evergreen Coniferen zijn:

- *Larix* (11 soorten, Noord-Amerika, Europa, Azië)
- *Glyptostrobus pensilis* (China, Vietnam)
- *Metasequoia glyptostroboides* (China)
- *Pseudolarix amabilis* (China)
- *Taxodium mucronatum* & *T. distichum* (Noord-Amerika)

Dat zijn zestien soorten op een totaal van zeventig genera en 614 soorten in de Coniferen (Farjon, 2017).

Larix en *Pseudolarix* behoren tot de Pinaceae, de andere genera behoren tot de Cupressaceae.

Voordat ik de hierboven geciteerde vraag probeer te beantwoorden, eerst iets over de anatomie van bladverliezendheid.



Glyptostrobus pensilis, met prachtige herfstkleuren

Het verschil tussen bladverliezend en kortloot verliezend

Bij de 'bladverliezende Coniferen' gaat het deels om 'kortloot-verliezende Coniferen'.

Glyptostrobus, *Metasequoia* en *Taxodium* verliezen de gehele kortloot (short-shoot), niet alleen het blad. *Pseudolarix* en *Larix*-soorten zijn echt bladverliezend. Een uitgebreide beschrijving van de verschillende vormen van bladverlies is uitgevoerd door Harris (1976).

Het evolutionaire verschil kan worden verklaard met behulp van termen als investering in materiaal. In Dörken & Stützel (2009) wordt gedetailleerd beschreven hoe zo'n berekening in zijn werk kan gaan. Het gevolg kan zijn dat het verliezen van alleen het blad energetisch zuiniger is en daarmee evolutionair voordeliger dan het verliezen van de gehele kortloot.

Alle Coniferen laten blad of kortloot vallen

... maar niet elk seizoen, zoals de 'echte' bladverliezende soorten. Er zijn soorten in het geslacht *Pinus* die de naalden slechts 1-2 jaar vasthouden zoals *P. roxburghii* (Farjon, 2017), maar aangezien dat te maken heeft met plaatselijke droogte wordt dat hier verder buiten beschouwing gelaten.

Pseudolarix amabilis, hier met bladeren (Pinetum Blijdenstein, Hilversum)

Het loslaten van bladeren of kortloten door de plant vindt plaats op een zogenaamde 'gepreformeerde breukplaats' (abscisieplaats). Zulke breukplaatsen zijn ook bij sommige evergreen Coniferen aangehouden. Bladverliezendheid komt dus bij enkele soorten elk seizoen voor, en bij de meeste soorten pas na een aantal seizoenen.

Hierna wil ik twee mogelijke verklaringen uit de literatuur voorstellen, die een antwoord geven waarom er nu maar een klein aantal soorten bladverliezende Coniferen is.

1. Uitsterven van soorten coniferen

Misschien zijn er ooit meer bladverliezende soorten Coniferen geweest, maar zijn die nu uitgestorven. Als in de fossiele overblijfselen meerdere bladeren zowel als afgerukte scheuten te vinden zijn, kan dat een indicatie zijn voor bladverliezendheid. Het artikel van Harris (1976) geeft hier uitgebreide argumentatie voor en noemt een aantal uitgestorven bladverliezende Coniferen, zoals *Brachyphyllum* en *Podozamites*. Harris geeft ook aan dat de huidige bladverliezende Coniferen een dunne cuticula



(bladhuid) hebben, terwijl de evergreens een dikke cuticula hebben. Dit gegeven kan worden gebruikt om te veronderstellen dat fossiele soorten met een dunne cuticula ook bladverliezend zijn geweest.

Een andere methode is het gebruik van houtanatomie, via de studie van groeiringen. Bij constante groei (evergreen) zullen de groeiringen onduidelijk afgegrensd zijn, bij duidelijke seizoenswisseling (bladverliezend) zullen er duidelijk zichtbare groeiringen zichtbaar zijn. Dit is uitgebreid beschreven door Falcon-Lang (2000).

2. Aanpassing van soorten van bladverliezend naar evergreen

Een theorie in een artikel over *Sciadopitys* (Dörken & Stützel, 2011) lijkt mij in-

teressant in dit verband. Ik zal een zin hier citeren: *It seems that evolving angiosperm trees have competed out deciduous gymnosperms and forced them to shift to an evergreen condition.*

Dit zou betekenen dat er soorten óf evolueerden naar evergreen, óf uitstierven omdat ze de omslag niet op tijd (evolutionair gezien) konden maken. De Angiospermen (bedektzadigen) hebben hier volgens deze theorie een belangrijke rol in gespeeld: ze groeiden sneller en oefenden daarmee selectiedruk uit op de toen levende, trager groeiende Coniferen. Dit kan hebben geleid tot het langer vasthouden van bladeren: als een Conifeer zijn blad niet verliest terwijl bedektzadigen dat wel doen, kan dat voor de Conifeer een verlengd 'fotosynthese-seizoen' opleveren. Dit kan evolutionair voordelig zijn.

Het bestuderen van nog levende soorten kan deze theorie ondersteunen. Bijvoorbeeld: in veel Cupressaceae vallen na enkele jaren gehele scheuten/takken van de plant af. Als in zo'n 'scheutverliezende' Conifeer dan bij de individuele bladeren toch nog gepreformeerde breukplaatsen te vinden zijn, kan dat een aanwijzing zijn dat de soort ooit in de evolutionaire historie bladverliezend is geweest, maar zich heeft aangepast. Welnu: waarne-

mingen van gepreformeerde breukplaatsen zijn inderdaad gedaan bij meerdere soorten in de Cupressaceae (Dörken & Stützel, 2011).

Samenvatting

Er zijn nu nog maar enkele soorten Coniferen die elk seizoen hun blad verliezen. Ooit waren er meer soorten, maar onder meer door concurrentie van de bedektzadigen zijn er soorten uitgestorven. Een aantal soorten heeft zich aangepast door het blad langer vast te houden. □

Literatuur

- V.M. Dörken & T. Stützel (2009). The adaptive value of shoot differentiation in deciduous trees and its evolutionary relevance. *Bol. Soc. Argen. Bot.* 44(3-4): 421-439.
- V.M. Dörken & T. Stützel (2011). Morphology and anatomy of anomalous cladodes in *Sciadopitys verticillata* Siebold & Zucc. (Sciadopityaceae). *Trees* 25: 199-213.
- H.J. Falcon-Lang (2000). A method to distinguish between woods produced by evergreen and deciduous Coniferopsids on the basis of growth ring anatomy: a new palaeological tool. *Palaeontology* 43(4): 785-793.
- A. Farjon (2017). *A Handbook of the World's Conifers* (2nd Edition). Brill, Leiden/Boston.
- T.M. Harris (1976). Two neglected aspects of fossil conifers. *Amer. J. Bot.* 63 (6): 902-910.



Pseudolarix amabilis, hier zonder bladeren