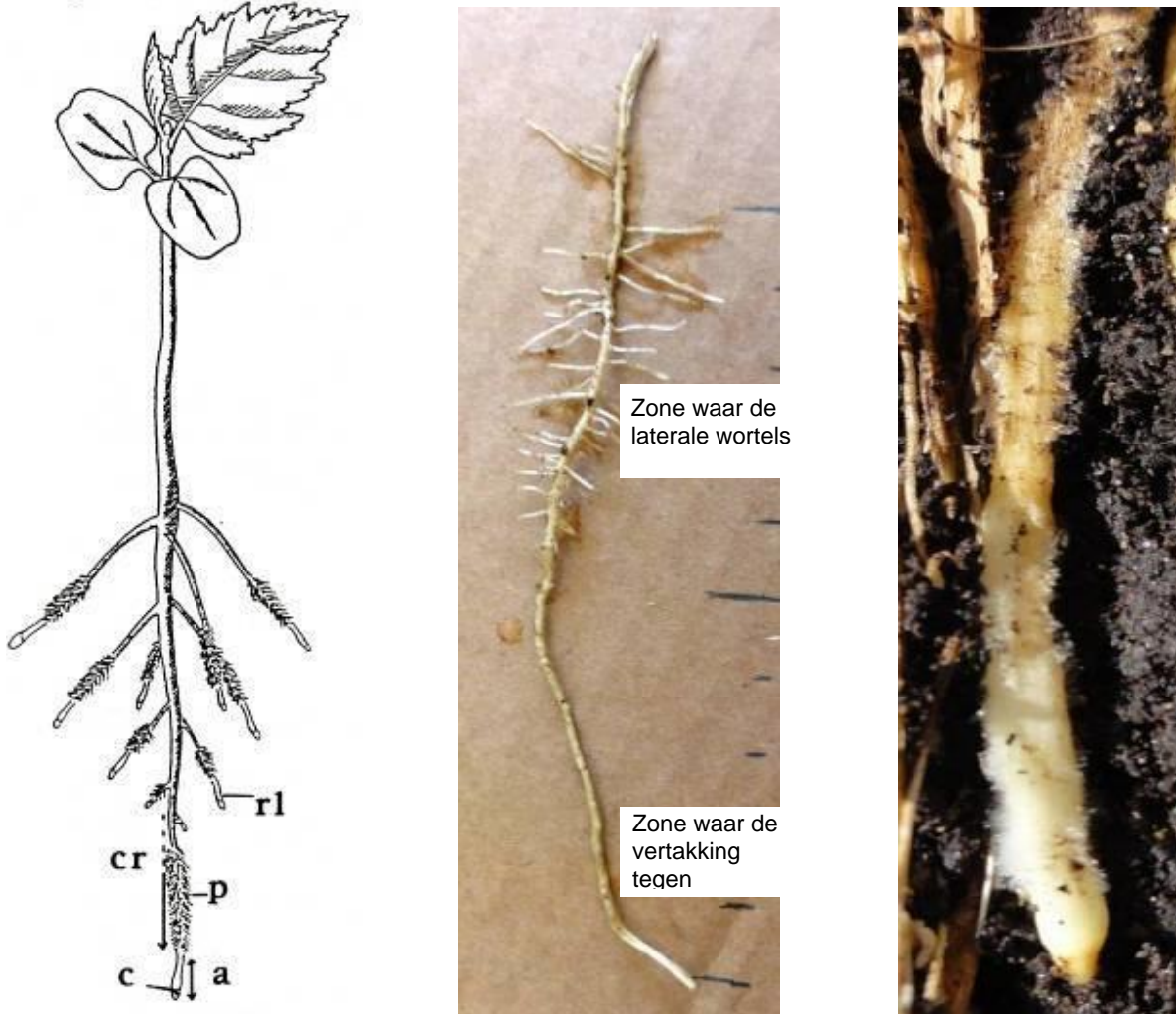


Wortels en wortelsystemen bij bomen: structuur en ontwikkeling

Claire Atger

1. ORGANISATIE VAN DE WORTEL

De wortel kan grofweg in twee zones verdeeld worden (fig 1):
De apex (wortelpunt) en het wortellichaam



Figuur 1 : Organisatie van de wortel

Links: Zaailing: radikel (primaire wortel) met laterale wortels. C Calyptra of Wortelmutsje, A Apex, P wortelhaartjes, CR Wortellichaam RL Laterale wortel

Centraal: Externe morfologie van een geïsoleerde wortel: onvertakte apex van 5 cm lengte en wortellichaam van waaruit de laterale wortels vertrekken. Merk in dit stadium de verschillen op in diameter tussen de verticale, dragende wortel en de laterale wortels en de hoek waarmee de laterale wortels op die wortel zijn ingeplant.

Rechts: apex (uiteinde) van de wortel van een iris met wortelmutsje en absorberende wortelharen.

1.1. De apex

De worteltop of apex (fig. 1) is het juveniele, niet-houtachtige, onvertakte uiteinde, dat instaat voor de lengtegroei en voor de opname van lucht, water en mineralen uit de bodem. De top is ook de plaats waar de plant externe en interne invloeden kan waarnemen (zwaartekracht, bodem- en luchttemperatuur, bodemtextuur en -structuur, luchtgehalte, mineralen en organische stof opgelost in water of de interne inhoud van fotosyntheseproducten, groeihormonen en de correlaties tussen organen, enz.) en erop reageren.

De lengte van de top varieert van één mm tot enkele tientallen cm, de diameter van 0,01 tot 2 mm (fig 5) (Bij Pandanus kan dat tot enkele cm oplopen.)

Lengte en diameter verschillen afhankelijk van het type wortel, de fysiologische toestand, en het groei- en ontwikkelingspotentieel van de wortel:

- Kleinere wortels die gespecialiseerd zijn in opname hebben een korte apex (in de orde van een mm) met een kleine diameter (0,01 mm).
- De lange houtachtige wortels hebben een apex die volumineuzer is (lengte en diameter) doordat ze relatief dik zijn en snel groeien.

Deze afmetingen zijn maximaal wanneer de wortel groeit, in een gunstige omgeving, en minimaal wanneer deze in rust is of onder stress staat.

Aan het uiteinde van de wortel is de top (apex) omhult door het wortelmutsje dat het meristeem weefsel, verantwoordelijk dat instaat voor de lengtegroei, bedekt.

1.1.1. *Het wortelmutsje*

Het wortelmutsje (figuur 1) is een smerende en beschermende omhulling, die er voor zorgt dat het worteluiteinde makkelijker in de bodem kan doordringen. Het is ook de plek die de externe invloeden waarneemt en die deze waarneming doorgeeft aan het meristeem: wanneer het wortelmutsje afgesneden wordt van de rest van de wortel kan de wortel niet meer verder groeien tot een nieuw wortelmutsje gevormd is.

1.1.2. *Het meristeem*

Vanuit het meristeem (fig. 2) of vegetatieve punt wordt het weefsel gevormd waaruit de wortel groeit.

Het bestaat uit 2 zones:

- Het rustend centrum (cq)
- Het vegetatiepunt (i)

De cellen die ontstaan uit de celdeling van het vegetatiepunt differentiëren en specialiseren zich om de primaire weefsels* te vormen (fig 6):

- voor het meristeem:
 - Het wortelkapje en het perifere epiderm dat beschermt en absorbeert,
- achter het meristeem en van de periferie naar het midden (figuur 6):
 - direct onder de epidermis, het corticale parenchym, waar reserves opgeslagen worden
 - In het centrum, de centrale cilinder die het primaire transportweefsel, respectievelijk primair xyleem en primair floëem groepeert waar het ruwe sap (xyleem) en het verwerkte sap (floëem) getransporteerd worden.
 - Daar tussen in bevinden zich twee cellagen (pericykel en endoderm) die de centrale cilinder scheiden van het corticale parenchym (cortex).

In het endoderm worden de elementen die door de wortel worden geabsorbeerd, tijdens hun passage door het transportsysteem selectief gefilterd. Hoewel het aantal vaatweefselpalissaden varieert afhankelijk van de soort en het worteltype, zijn er steeds exact evenveel primaire xylempalissaden als primaire floëempalissaden.

Groei kan worden onderverdeeld in 2 deelprocessen:

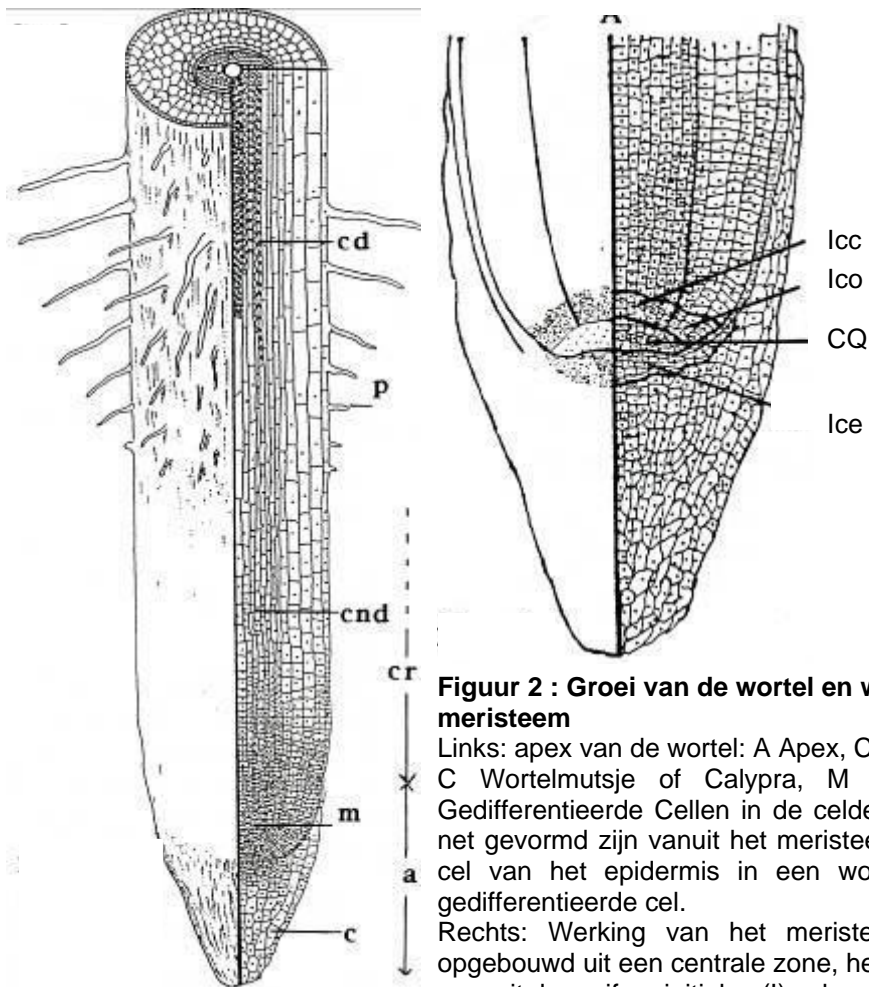
- De celdeling (of meresis) is apicaal en is gesitueerd in het meristeem
- De celstrekking (of auxesis) is subapicaal (gevolgd door de verlenging en differentiatie van elke cel geproduceerd tijdens de meresis).

De verlenging van de wortel is het resultaat van zowel de celdeling (toevoeging van materiaal) als hun rijping en differentiatie (groei en specialisatie van het materiaal). Deze twee fasen zijn gescheiden in tijd en ruimte.

Omdat deze processen in het meristeem gebeuren, is het meristeem verantwoordelijk voor de interne organisatie van de wortel.

* De primaire weefsels zijn het resultaat van de deling van de cellen van de primaire meristemen, bevinden zich in het algemeen in het apicale deel van de organen en staan in voor de lengtegroei.

Secundaire weefsels zijn het resultaat van de celdeling van in het algemeen ringvormige secundaire meristemen die aanwezig zijn in alle niet-apicale delen van assen die kunnen verdikken (stengel, wortel, maar ook bladsteel of rachis van sommige bladeren).



Figuur 2 : Groei van de wortel en werking van het meristeem

Links: apex van de wortel: A Apex, CR Wortellichaam, C Wortelmutsje of Calypra, M Meristeem, CND, Niet Gedifferentieerde Cellen in de celdelingszone die nog maar net gevormd zijn vanuit het meristeem, P Expansie van een cel van het epidermis in een wortelhaar CD Volgroeide gedifferentieerde cel.

Rechts: Werking van het meristeem: Het meristeem is opgebouwd uit een centrale zone, het onbeweeglijke centrum waaruit de perifere initialen (I) volgen waaruit de verschillende weefsels opgebouwd worden die de wortel vormen.

Initiële cellen van de vasculaire cylinder (icv), van de cortex (ico), van het wortelmutsje en de epidermis (ice), onbeweeglijk centrum (cq).

1.2. Het wortellichaam

Vlak achter de apex is het wortellichaam de plaats waar de wortel vertakt (vorming en vervolgens de verlenging van laterale wortels) en de diameter toeneemt.

1.2.1. De vertakking

Het terminaal meristeem vormt de wortel en controleert de vertakking ervan (figuur 3): het remt de voorbereidende fase van de vorming van nieuwe vertakkingen in de subapicale delen van de groeiende wortel. De lengte van die zone waarin de groei geremd wordt, varieert volgens de aard en de fysiologische conditie van de wortel en bepaalt de ruimte tussen de opeenvolgende laterale wortels.

De vertakking is het resultaat van een specifieke cel van het pericykel die gesitueerd is tegenover een bundel van vaatweefsel (primair xyleem bij houtachtige planten). Zodra deze cel geen apicale remming meer waarneemt, begint ze te splitsen en vormt een wortelpunt (apex). Haar basis maakt een verbinding met de centrale wortelkolom terwijl het apicale uiteinde doorheen het moederweefsel van de wortel verlengt, het periderm doorboort en lateraal tevoorschijn komt.



Figuur 3 : Vertakking van de wortels

Longitudinale (1 tot 4) en transversale (5) doorsnede van een moederwortel ter hoogte van de vertakking. De vertakking vindt plaats buiten de remmingszone van het meristeem (1). Een enkele cel van de pericykel splitst zich (2) en organiseert zich tot een top (apex) (3 en 4) die zich uitstrekt om de cortex van de moederwortel (5) te doorboren voordat deze secundaire weefsels heeft ontwikkeld.

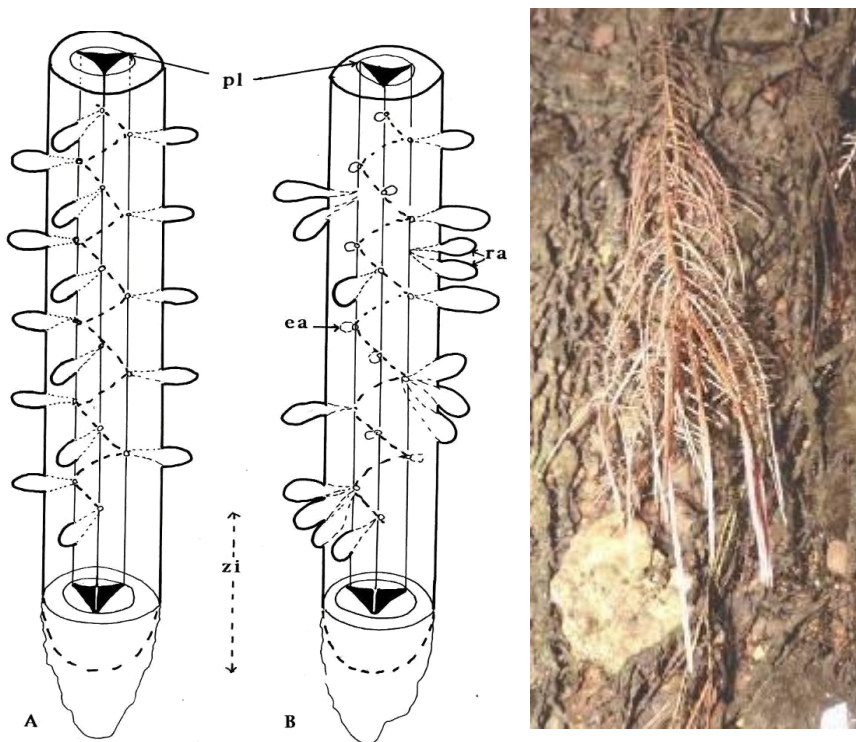
Elke xyleempalissade (fig 4) is op zijn beurt de oorsprong van dit proces tot wortelaanzet. Het “theoretische » vertakkingsplan zal daardoor spiraalsgewijs door elk van de xyleempalissades lopen.

De vertakkingen zijn meer regelmatig verspreid naarmate het aantal geleidende weefselpalissades (en dus potentiële locaties die een vertakkingen kunnen initiëren) minder is en indien de beperkingen vanuit de omgeving (fig 4) minimaal zijn. Deze regelmaat is echter zelden waarneembaar omdat veel primordia afbreken of afsterven door de beperkingen van de ondergrondse omstandigheden.

Het terminale meristeem controleert de manier waarop de wortel vertakt en bepaalt daarbij:

- de organisatie van de geleidende weefsels tot het niveau waarop de laterale dochterwortels worden geïnitieerd.
- de afstand tussen twee opeenvolgende vertakkingen
- De toekomstige ontwikkeling van de primordia (vorm, groeiorientatie en functie).

Het bijzondere van deze vorm van vertakking (endogeen genoemd, dat wil zeggen binnen in de wortel, maar buiten het meristeem) en de alternerende organisatie van primaire geleidende weefsels zijn de enige parameters die het mogelijk maken om op een absolute manier een wortel van een twijg te onderscheiden



Figuur 4 : Vertakkingspatroon (rhizotaxie) :

p, houtachtige pool, zi remmingszone, ea afgebroken primordium, ra wortel die door het epiderm breekt

links:

Tekening A: Theoretisch patroon van vertakking van een wortel met 3 primaire xyleembundels: de zijwortels zijn gerangschikt op een spiraal die achtereenvolgens door elk van de houtachtige bundels passeert. De afstand tussen twee opeenvolgende wortels komt overeen met de lengte van de meristeme remmingszone.

Tekening B: Verschillende oorzaken van onregelmatigheid van de laterale wortelrangschikking: verandering van de draairichting van de spiraal, afsterven van de primordium, opkomst van gegroepeerde wortels of verplaatsing van het punt van opkomst tijdens het verlengen van de moederwortel.

Rechts: Regelmaat van de vertakking van een plataanwortel die in water groeit

1.2.2 De differentiatie (Zie ook Invloed van het milieu)

Iedere wortel stuurt vanaf de aanzet de morfologische, anatomische en functionele differentiatie* (Fig. 5) van zijn lateraal gevormde wortels vanaf het begin en definieert hun toekomst. Dit wordt duidelijk in het geval van een vroege wijziging of afsterven van het terminale meristeem van de penwortel (zie artikel 'Invloed van het milieu').

In dit geval, waar de laatste laterale primordia gevormd worden op de beschadigde wortel, groeien die primordia, die normaal een andere functie zouden krijgen, op hun beurt verticaal en vervangen in hun vorm en functie het gedeelte van de jonge penwortel. Ze vervangen de penwortel en controleren vervolgens op hun beurt de horizontale differentiatie van hun laterale primordia.

Afhankelijk van de boomsoort is deze differentiatie het gevolg van verschillende mogelijke acties van het terminale meristeem van de moederwortel ten opzichte van de terminale meristemen van de laterale primordia.

- Ofwel is de invloed van het meristeem van de moederwortel tijdelijk en zijn de gevolgen onomkeerbaar: de differentiatie van de laterale wortel is definitief op voorwaarde dat deze voldoende lang de werking van de moederwortel heeft ondergaan. Aan het einde van een dergelijk tijdsverloop houdt de differentiatie dus zichzelf in stand.
- Ofwel moet de invloed van het meristeem permanent zijn en zijn de gevolgen dus omkeerbaar: het verdwijnen van het meristeem van de draagas maakt een terugkeer naar de vorige fase en de herdifferentiatie van de laterale wortel mogelijk. Een dergelijke differentiatie is differentiatie onder stress.

In beide gevallen, wanneer de duur of de mate van invloed van het terminale meristeem op het ontstaan van laterale vertakkingen onvoldoende is (afgestorven meristeem of meristeem onder stress), kunnen de laterale wortels vorm en functies aannemen (een morfologische en functionele differentiatie) die intermediair zijn tussen die van de moederwortel en die van dragende as zoals die onder optimale ontwikkelingsomstandigheden gevormd worden. Schuine/scheve houtige wortels (zogenaamde wortels met gestimuleerde groei) kunnen in dit soort situaties voorkomen.

* differentiatie: ontwikkelingsproces waarbij een wortel zich specialiseert in een bepaald morfologisch en functioneel type en zo zijn eigen functie binnen het geheel van het wortelstelsel vervult.



Figuur 5 : Differentiatie van de wortels :

Links: Apex van verschillende wortels van dezelfde beuk, verzameld op 24 november 2010 in Lyon. Let op de verschillen in primaire diameter van het apicale gedeelte. De exploitatiewortels en de haarwortels hebben constante diameters en zijn in een vroeg stadium en overvloedig vertakt. De kolonisatiewortels hebben vanaf het begin een grotere diameter. De diameter van het wortellichaam "neemt af" bij de vorming van het cambium en vóór het begin van zijn werking (pijl).

Midden: het afsterven van het uiteinde van een jonge eikenwortel veroorzaakt de transformatie van de laatst gevormde laterale wortels. Hun groei wordt gestimuleerd en hun eigenschappen zijn intermediair tussen die van de jonge penwortel waaruit ze ontstaan zijn en die van laterale wortels zoals deze gevormd werden vóór de snoei.

Rechts: omgekeerd, in walnoot, hebben de regeneratiewortels eigenschappen die identiek zijn aan de penwortel die ze vervangen.

2.1.1. De diktegroei

De diktegroei wordt verzekerd door de vorming van twee ringvormige, secundaire meristemen (ook wel cambium genoemd) (figuur 7):

Aan de binnenzijde produceert het vasculaire cambium (of libero-houtig cambium) de secundaire weefsels die het ruwe sap (secundaire xyleem of hout) en het verrijkte sap (secundaire floëem of liber) geleiden. Dit basissysteem ontwikkelt zich in de centrale cilinder tussen het primaire floëem en het primaire xyleem van de jonge wortel. Het deelt zich actief om elk jaar aan zijn binnenkant hout en aan zijn buitenkant floëem te produceren.

Aan de buitenkant van de corticale zone ontwikkelt een tweede ringvormig meristeem (het phellogeen of subero-phellogenisch basissysteem) langs de buitenkant de suberine die de beschermende schors* vormt die de wortel isoleert van de externe omgeving en langs de binnenkant in beperkte mate het secundaire phellogen parenchym vormt..

* Anatomisch (histologie) is schors de naam van de stof die suberine of kurk wordt genoemd. Het is heel anders dan wat bosbouwers 'foutief' schors noemen, wat verschillende levende perifere weefsels omvat..

Deze twee secundaire meristemen functioneren in de wortel net zoals in de stengel en het is onmogelijk om wortels en stengels vanuit dit oogpunt te onderscheiden. Omdat de secundaire weefsels dik en stijf zijn, betekent het begin van de diktegroei nagenoeg het totale verlies van de capaciteit tot lengtegroei, vertakking en uitwisseling met de buitenomgeving van de betreffende zone. Er zijn echter uitzonderingen op deze stelling:

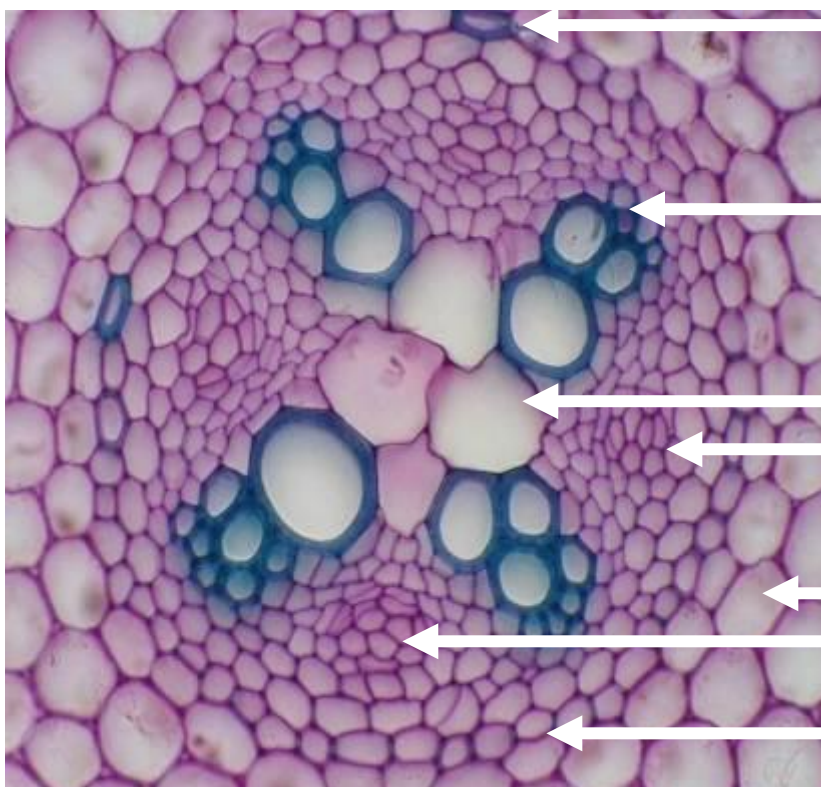
- een miniem deel van de opname kan gebeuren ter hoogte van de aanzetten van de laterale wortels op de dragende assen.
- Wanneer de wortel begint te verdikken, wordt lengtegroei onmogelijk terwijl vertakking er incidenteel wel nog op kan volgen (zie vertraagde ontwikkeling).

In de huidige stand van onze kennis is het onmogelijk om te bepalen of de vertraagde ontwikkeling het gevolg is van de hervatting van de groei van wortelprimordia (primordia) die tijdens de jonge stadia zijn geïnitieerd en in ruststand zijn gebleven of dat of dat het totale proces tot vertakking in gang wordt gezet in een oudere wortel.

Opmerking: Tijdens de lengtegroei vormen de opeenvolgende delingen van elke cel van het terminale meristeem een rij van zusterzellen in de lengterichting.

Tijdens de diktegroei vormen de opeenvolgende delingen van elke cel in het secundaire meristeem (cambium) een rij van zusterzellen in transversale (zijwaartse) richting.

HET ENIGE ACTIEVE, GEVOELIGE DEEL VAN DE WORTELS DAT KAN REAGEREN IS DE APEX.



4

figuur 6 Anatomie van de wortel

- 1 protoxyleem,
- 2 metaxyleem in wording
- 3 primair floëem
- 4 endoderm dat dikker wordt
- 5 cortex : parenchyme

1

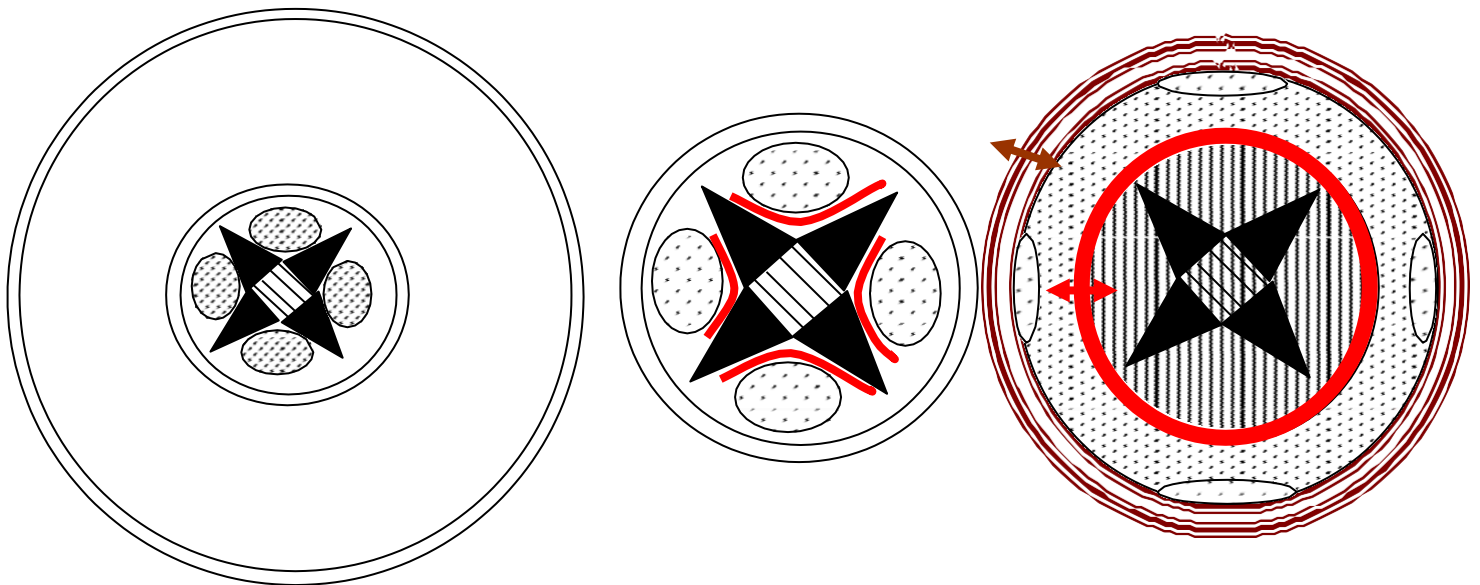
2

3

5

3

4



Figuur 7 : Anatomische organisatie van de wortel en ontwikkeling van secundaire groei in de jonge wortel

Links: Jonge wortel zonder secundaire weefsels. Bemerkt:

- de afwisseling van primaire xyleem-palissades (in zwart) en primair floëem (stippellijnen),
- de richting van centripetale differentiatie (van de buitenkant naar het midden) van het primair xyleem:
 - het protoxyleem, als eerste gedifferentieerd en functioneel, weergegeven in zwart, aan de buitenkant
 - het later gedifferentieerde en functioneel geworden metaxyleem (hier gearceerd) bevindt zich centraal
- het grote volume van de perifere cortex (in het wit)

In het midden: vergroting van de centrale cilinder bij het begin van de vorming van het secundaire meristeem, het cambium, dat het primaire xyleem zal gaan ommringen. De centrale cilinder wordt begrensd door de pericykel en het endoderm.

Rechts: Dikker wordende wortel. De cortex en de epidermis werden verdreven door de vorming van het kurkcambium (het phellogeen in bruin dat in wezen de schors of suberine produceert). Het primaire floëem wordt verpletterd door de werking van het vaatcambium (in rood: produceert het secundaire xyleem aan de binnenkant en de secundaire floëem aan de buitenkant).

2. Indeling van wortels

Wortels kunnen verdeeld worden in twee groepen, korte niet-verhoute wortels en lange verhoute wortels.

2.1. Korte « niet verhoute » wortels.

Ze hebben een korte worteltop met een beperkt volume. Ze groeien langzaam en zijn beperkt in omvang. Hun diktegroei is miniem en de secundaire weefsels, hout en schors zijn zeer beperkt aanwezig. Zonder preferentiële groei-oriëntatie keren deze wortels niet terug in hun oorspronkelijke richting als ze kunstmatig zijn afgeweken (bijvoorbeeld wanneer ze een obstakel tegen komen.). Wanneer de top afsterft, sterft de volledige wortel.

2.2. Lange verhoute wortels

Ze hebben een grotere worteltop, groeien snel en hun diktegroei is met het blote oog zichtbaar. Wanneer ze van hun traject afwijken, hervatten ze over het algemeen hun oorspronkelijke oriëntatie zodra ze dat kunnen. Wanneer hun top per ongeluk sterft, kan deze worden vervangen. Ze zijn dus in staat te regenereren.

2.3. Heterorhizie et coëxistentie van deze twee worteltypes

Terwijl niet-houtachtige planten (kruiden in de eenzaadlobbige groep zoals bijvoorbeeld grassen) geen houtachtige wortels ontwikkelen, vormen meerjarige houtachtige planten zowel verhoute als niet-verhoute wortels. Heterorhizia is een eigenschap van houtachtige planten die een min of meer complexe wortelstructuur ontwikkelen op basis van de differentiatie en coëxistentie van deze twee wortelcategorien.

In feite is er bij houtachtige planten geen fundamentele discontinuïteit tussen deze twee categorien. Het kunnen twee opeenvolgende ontwikkelingstoestanden van hetzelfde orgaan zijn:

- elke houtachtige wortel begint zijn groei met een niet-houtachtige begintoestand (jeugdfase).
- elke houtachtige wortel heeft in zijn terminale deel permanent een jeugdige top die de aard heeft van een niet-verhoute wortel.

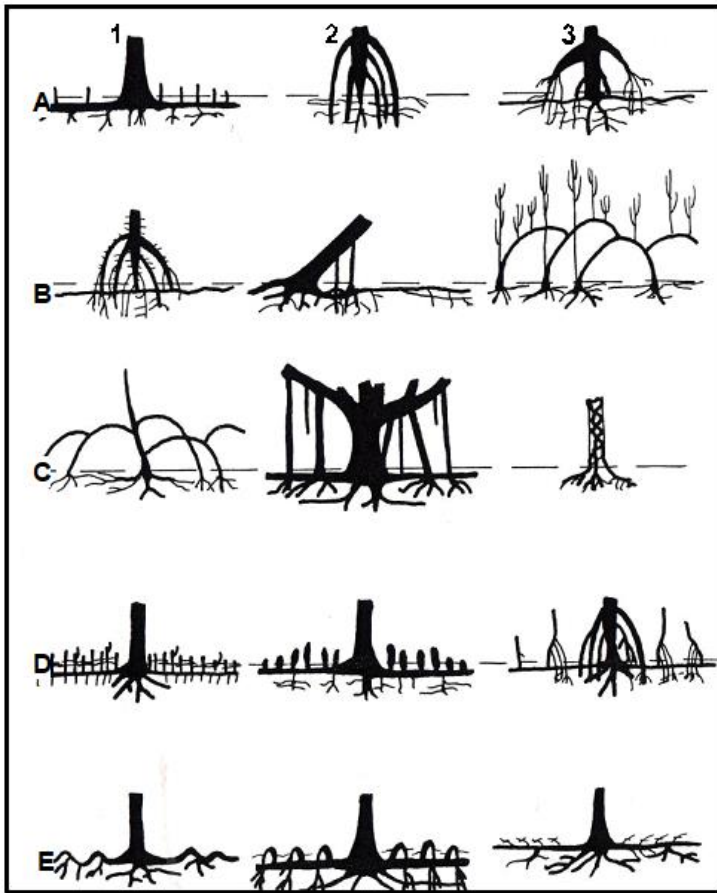
Nochtans zijn er in binnen hetzelfde wortelsysteem wortels die nooit lang en houtachtig worden. Hun levensduur is kortstondig (hooguit een paar weken tot een paar jaar) en worden snel afgestoten. Anderen daarentegen blijven groeien, kunnen heel groot worden en mogelijk gedurende het hele leven van een boom blijven bestaan.

In meerjarige planten is er echter geen morfologisch en/of anatomisch criterium dat een vroeg visueel onderscheid tussen deze twee worteltypen binnen dezelfde beworteling toelaat. Hoewel de diameter en lengte van de top vaak gecorreleerd zijn met het groeipotentieel, zijn deze parameters vatbaar voor variatie binnen dezelfde wortelcategorie, volgens de interne en externe invloeden die de wortel ondervindt (zie: invloed van het milieu).

Bij de houtachtige wortels (omdat ze de meest duurzame zijn) vindt men de grootste morfologische, anatomische en functionele diversiteit, in het bijzonder in het tropische regenwoud, waar de omgevingsbeperkingen minimaal zijn en de biologische diversiteit maximaal is. (fig 8, 9). Er zijn al vaak pogingen gedaan om deze diversiteit te classificeren maar die classificaties zijn zelden toepasbaar op de flora van de gematigde zone, waarvan de diversificatie van wortels veel minder uitgebreid is.

HET ONDERSCHIED TUSSEN DE LANGE VERHOUTE WORTELS EN DE KORTE NIET VERHOUTE WORTELS IS ALGEMEEN TOEPASBAAR OP ALLE MEERJARIGE HOGERE PLANTEN IN DE TROPISCHE EN GEMATIGDE REGIO'S.

Figuur 8 : Morfologische en functionele diversiteit van wortels in het tropisch milieu.



Diverse vormen van verhoude wortels in de tropen:

Worden hier voorgesteld:

Opgerichte of boogvormige pneumatoforen (A1, D, E)

Steltwortels vanuit de stam (A2,3, B1,2 C1)

Steunpilaarwortels die vertrekken van de hoofdtakken (C2)

Wurgwortels waarmee de boom rond zijn steun groeit (C3)

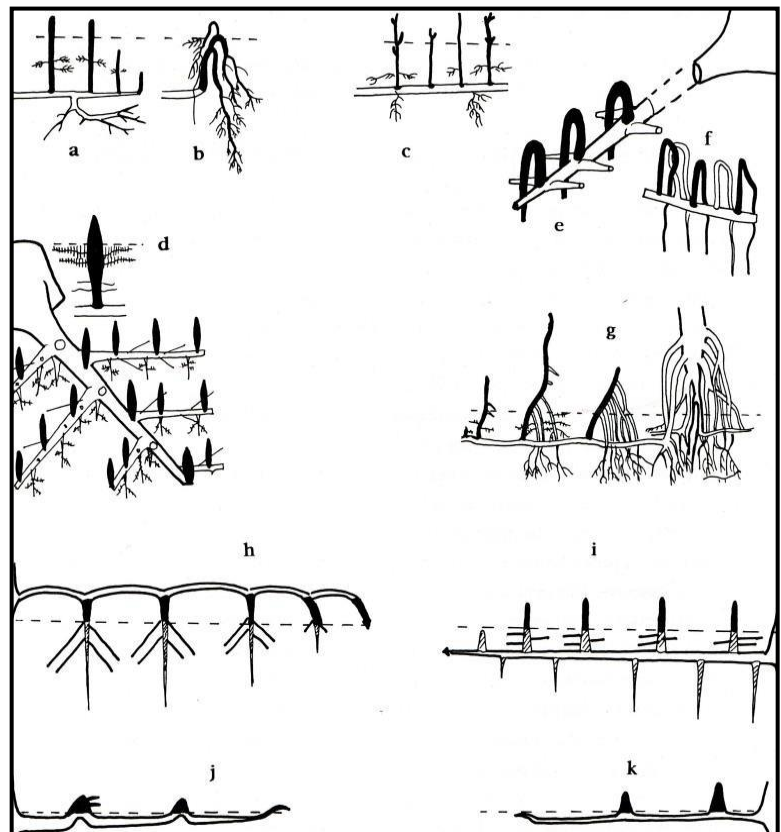
Figuur 9 : morfologische diversiteit van de pneumatoforen

De pneumatofoor is een (deel van een) wortel dat gespecialiseerd is in ademhaling door de aanwezigheid van structuren (pneumatoden) die gasuitwisseling met de externe omgeving mogelijk maken. Het ademhalingsgedeelte wordt zwart weergegeven op de tekening.

Deze aanpassing laat de betrokken soort toe om overstromde gebieden te koloniseren (met name mangroven). In de gematigde zone, in overstromingsgebied, vertoont alleen de moerascipres een wijziging van de vorm van zijn wortels (differentiatie) die wordt geïnduceerd door dit type aanpassing. De bovenstaande illustratie onthult de fysiognomische en structurele diversiteit van pneumatoforen in tropische flora.

De pneumatofoor kan een deel zijn van een doorlevende gestelwortel (h, j, k) of van een bladverliezende exploitatiewortelwortel (a, d, g).

Bij de moerascipres is de pneumatofoor een houtachtige vergroeiing van het oppervlakkige deel van de gestelwortel (type K).



3. ORGANISATIE VAN HET WORTELSYSTEEM VAN HOUTIGE PLANTEN :

Het wortelsysteem van een houtige plant (boom, struik, klimplant ...) bestaat uit de twee eerder beschreven groepen, lange houtige wortels en korte niet-verhoute wortels.

Beworteling is gestructureerd rond twee subklassen van lange verhoute wortels (Fig. 10):

- blijvende verhoute wortels die het raamwerk (skelet / infrastructuur) van de beworteling vormen.
- Verhoute wortels die lateraal ontstaan uit de vertakking van dit meerjarige raamwerk en die afgestoten en vervangen kunnen worden.

3.1. Gestelwortels : blijvende verhoute wortels

Ze hebben een onbeperkt leven en zonder schade / aantasting verdwijnen ze pas bij het afsterven van de boom. Ze hebben een sterke diktegroei en zijn minstens aan de basis conisch gevormd. Ze bevinden zich in het centrale deel van het vertakte systeem en dragen alle tijdelijke wortels.

3.1.1. De radikel of penwortel

Dit is de eerste wortel die door de zaailing gevormd wordt bij het kiemen. Zijn groei is over het algemeen, verticaal gericht (soms gemengd) en verankert de plant in de grond. Zijn vertakking geeft vorm aan het geheel van beworteling. De radikel stuurt de differentiatie en fungeert dus als centrale generator en organisator van de ontwikkeling van de beworteling.

3.1.2. Exploratiewortels of gestelwortels

Ze worden lateraal gevormd aan de basis van de penwortel en soms aan de stam. Vanaf dit vaste punt breiden ze zich zijdelings in alle ruimtelijke richtingen uit om de omgeving te exploreren. Zij bepalen het volume van de beworteling.

3.1.3. Differentiatie van de gestelwortels (zie invloed van het milieu.)

De differentiatie van blijvende wortels in twee categorieën bepaalt de pivoterende vorm van de beworteling van bomen:

- de penwortel verlengt in de richting van het zwaartekrachtveld. Wanneer hij door een obstakel van zijn traject afwijkt, herneemt hij die richting van zodra de weerstand verdwijnt.
- de laterale wortels gaan horizontaal tot schuin groeien onder invloed van het meristeem van de penwortel (zie invloed van het milieu). Als de top van de penwortel wordt verwijderd, groeien de laatste gevormde laterale wortels verticaal en vervangen ze het geamputeerde gedeelte. Als de top tijdelijk wordt belemmerd of vertraagd in zijn groei, kunnen diezelfde wortels een gedeeltelijke transformatie ondergaan waardoor ze eigenschappen krijgen die tussen deze van een penwortel en normaal gevormde laterale wortels inliggen.

3.2. De lange tijdelijke wortels

Ze hebben een gelimiteerde levensduur en zullen op lange termijn helemaal verdwijnen. Er zijn twee types:

- De verhoute kolonisatiewortels
- De dunne verhoute exploitatiewortels

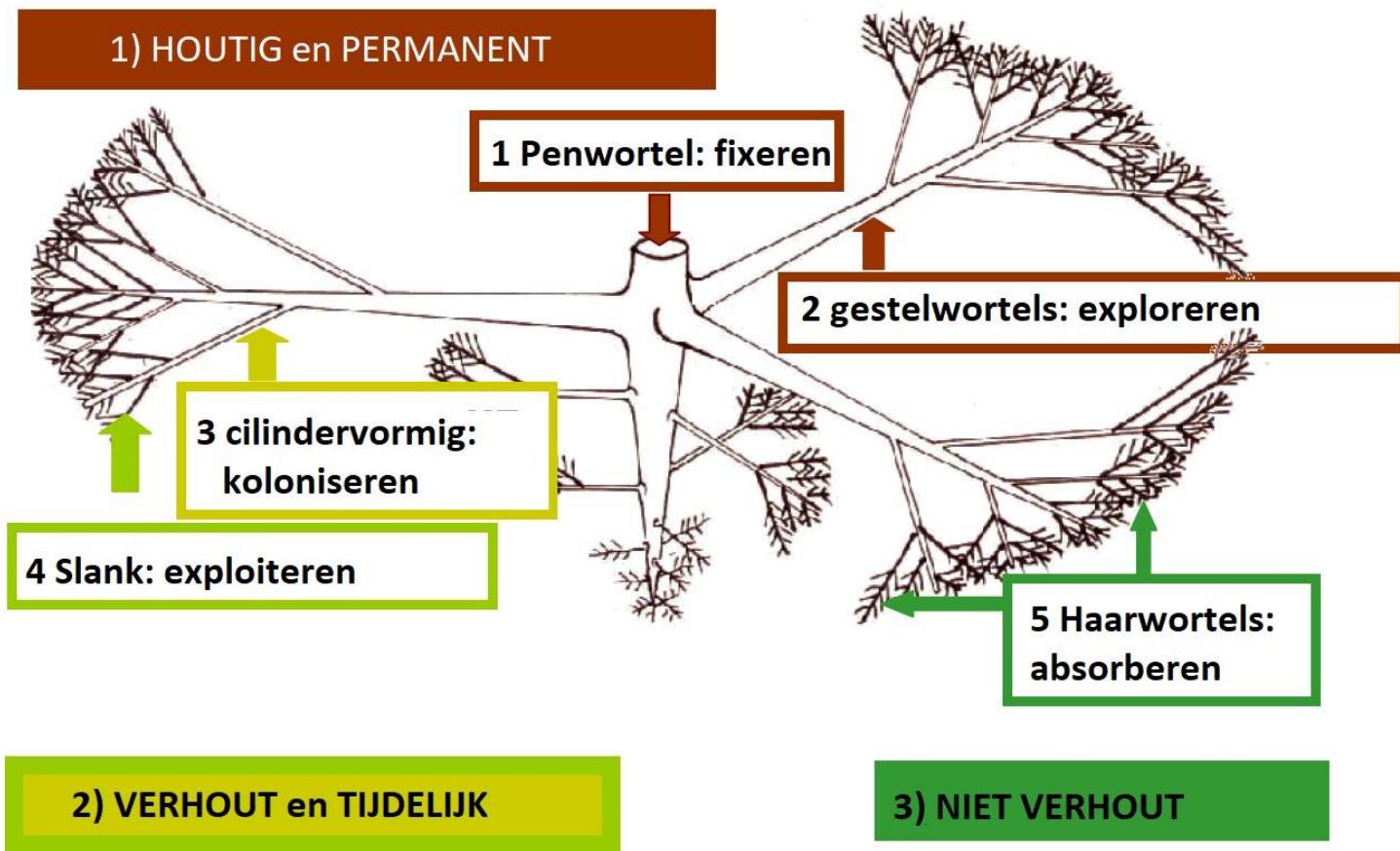
3.2.1. De kolonisatiewortels

De kolonisatiewortels ontstaan uit de vertakking van de gestelwortels. Parallel met de uitbreiding van deze laatste, koloniseren zij de grond zijdelings. Ze hebben een lange levensduur maar verdwijnen uiteindelijk uit de oudste delen van beworteling. Hun groei is op lange termijn beperkt en hun vorm blijft in wezen cilindrisch (nauwelijks merkbare conische vorm), zelfs als hun diameter enkele centimeters bereikt.

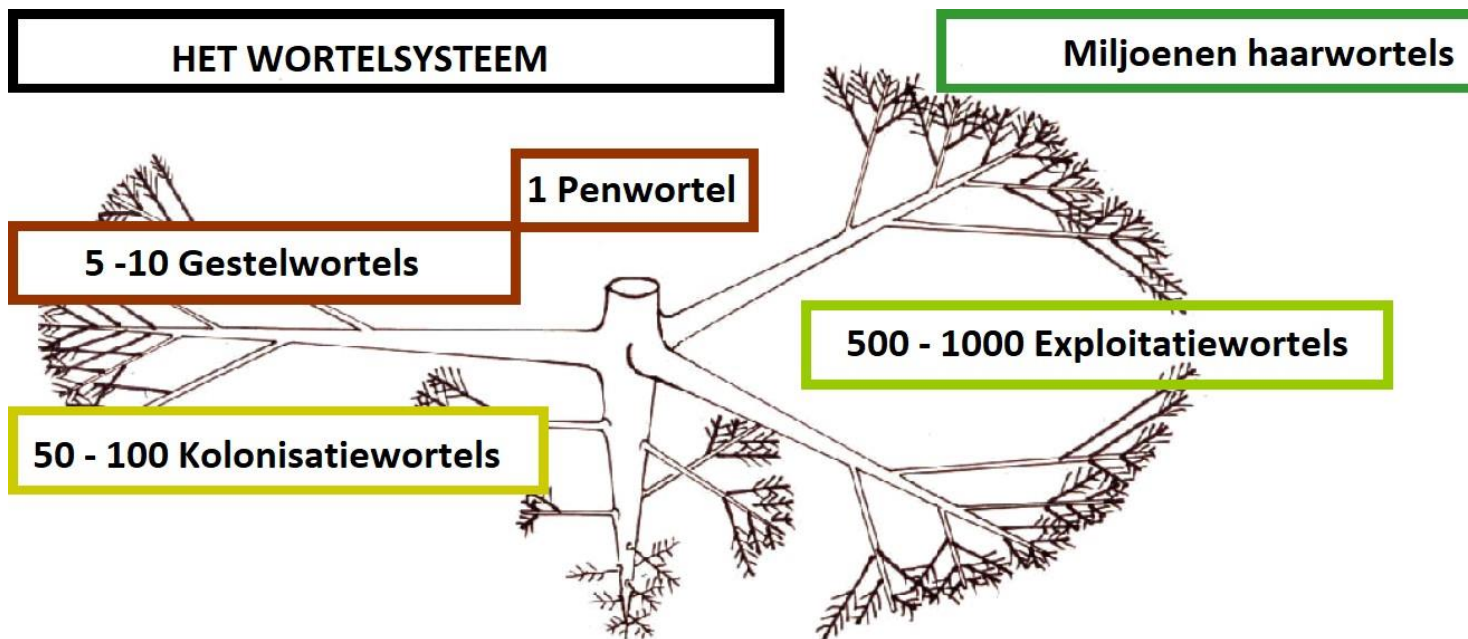
3.2.2. Exploitatiewortels

Het zijn houtachtige wortels waarvan de levensduur kort is. Ze blijven cilindrisch en slank, met een beperkte lengte en diameter. Ze exploiteren de bodem parallel met de kolonisatiewortels.

Figuur 10 Opbouw van de beworteling van verhoude planten: het penworteltype



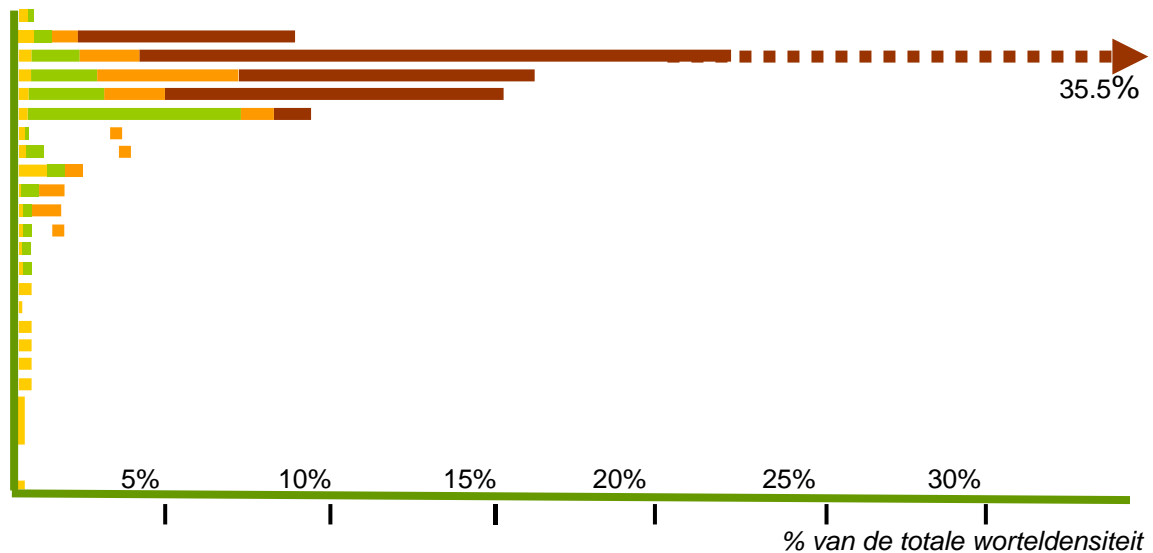
Figuur 11: Organisatie van de beworteling van verhoude planten: relatief aandeel van de verschillende aanwezige worteltypen.



Figuur 12 : Verdeling van de verschillende diameterklassen van een zomereik van 150 jaar (volgens Lucot).

Het grootste deel van de beworteling is geconcentreerd in de bovenste 60 cm van de bodem. Verhoute wortels met een diameter groter dan 5 cm (in bruin) bevinden zich allemaal in de bovenste 60 cm van de grond en vertegenwoordigen 35,5% van de totale worteldichtheid in een enkele horizon (20-30 cm). Elk van de horizonten dieper dan 60 cm bevat minder dan 5% van het totale wortelpakket.

Doorsnedes volgens diepte



Horizontale as = % leeftijd van totale worteldichtheid in stappen van 5%

Verticale as = bodemdiepte in stappen van 10 cm (het volledige profiel is 250 cm diep).

Houtachtige wortel met diameter $d > 50$ mm bruin, $20 > d > 50$ oranje, $5 > d > 20$ groen, $1 > d > 5$ geel

3.3. Morfologische en functionele overeenkomst tussen wortels en takken

Omdat ze in een centrale positie en in kleine aantallen ontstaan, omdat ze blijvend en volumineus zijn, omdat ze de omgeving verkennen en de vorm en het volume van de beworteling bepalen (fig. 11, 12), zijn de penwortel en de stabiliteitswortels respectievelijk de tegenhanger van de stam en de hoofdtakken. Ze definiëren de contouren van de beworteling, net zoals de stam en de gesteltakken het silhouet van de boom bepalen.

Op elk van de wortels van dit raamwerk zorgen kortlevende houtachtige wortels voor de kolonisatie en exploitatie van het milieu, evenals de takken en hun twijgen (fig. 11).

Elke houtachtige wortel heeft veel niet-houtachtige wortels die een kortlevend absorberend orgaan (de haarwortels) vormen, homolog aan het gebladerte (fig. 11)

Een zeer grote hoeveelheid tijdelijke wortels, waaronder de haarwortels het talrijkst zijn, moeten dus een relatief oppervlakkige raamwerk van een klein aantal meerjarige verhoude wortels (fig. 11 en 12) voorzien van water, lucht en mineralen.

3.4. Specifieke kenmerken en variabiliteit van het bewortelingspatroon bij bomen.

Net als de vorm van de kroon is die van wortelkluif erfelijk (genetisch bepaald) en verschilt afhankelijk van de betrokken soort. De grootste variaties in de wortelconfiguratie worden bepaald door de diverse vormen die de gestelwortels kunnen aannemen (fig 13, 14, 15, 16) volgens:

- de relatieve ontwikkeling (diameter, lengte) van de penwortel ten opzichte van zijn laterale exploratiewortels (gestelwortels)
- de groei-oriëntatie van deze twee worteltypen, verticaal, schuin, horizontaal of gemengd
- hun respectievelijke dichtheid van vertakking en de ruimtelijke verdeling van hun laterale wortels.

Twee voorbeelden van door penwortels gedomineerde wortelsystemen

- De penwortel van de jonge Hevea (rubberboom) kan al na 6 jaar een diepte van 4 meter bereiken, waarna de groei zeer sterk afbuigt. Aan zijn uiteinde vertakt deze in verschillende secundaire penwortels. Aan zijn basis draagt hij de eerste 40 cm een twaalftal horizontale gestelwortels die in 24 jaar een straal van 12 meter bereiken. Op deze gestelwortels groeien de kortlevende verhoude wortels (kolonisiatiewortels en exploitatiewortels)
- De penwortel van de jonge veldesdoorn kan heel abrupt stoppen met groeien en niet langer worden dan 40 cm op de leeftijd van 14 jaar. In de bovenste 30 cm van de bodem ontwikkelt zich een krans van ongeveer veertig wortels (gestelwortels en kolonisiatiewortels) uit een twaalftal assen die de basis van de stam omringen en die samen de wortelbasis vormen.

Net zoals de kruin wordt het wortelgestel vormgegeven door de omgeving. Omdat de bodem over het algemeen meer beperkingen bevat dan de bovengrondse groeiruimte, zal de mate aan variabiliteit door (exogene) weerstanden groter zijn bij beworteling in die mate dat de specifieke vorm van het wortelgestel gedeeltelijk wordt gemaskeerd.







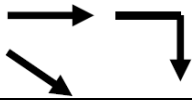
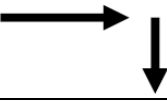
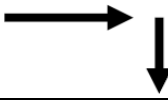





Bij de bestaande systemen om het wortelgestel van bomen te classificeren op basis van de morfologische diversiteit (Fig. 17) kan niet uitgesloten worden dat de meerdere morfologische en functionele aanpassingen van houtachtige wortels mogelijk geïntegreerd zijn. Deze classificaties weerspiegelen de genetische diversiteit van wortels (endogeen) en de veelheid van hun morfologische reacties op omgevingsbeperkingen (exogeen).

Deze classificaties, doorgaans gebaseerd op uiterlijke kenmerken, hebben hun beperkingen (fig 17, 18, 19, 20, 21)

- ze specificeren niet de fasen noch de ontwikkelingsmechanismen die verantwoordelijk zijn voor het tot stand komen van deze uiterlijke kenmerken (fig 21)
- dezelfde soort (of zelfs eenzelfde individu) kan tot verschillende klassen behoren, afhankelijk van de aard van de beperkingen van de bodem, de manier van aanplanten of de uitgevoerde snoei (fig. 19 tot 20)
- de overgrote meerderheid van die classificaties houden alleen rekening met het gedeelte van de beworteling dat zich in lijn met de stam bevindt, gezien in profiel, zonder de zijdelingse uitbreiding van het systeem weer te geven (fig 17).

Bijgevolg blijft hun gebruikswaarde beperkt voor een classificatie van soorten volgens de vorm of de modaliteiten van de wortelontwikkeling.

Figuur 13 : Parameters die de diversiteit van de vorm van het wortelgestel bepalen.

POSITIE	Centraal A1	Centraal lateraal A2	Lateraal A3	Periferie A4	Periferie A5
ANATOMIE	Verhout, volumineus	Verhout, volumineus	Houtig, volumineus	Verhout, dun	Niet verhout
VORM	Conisch; ± onregelmatig	Conisch; ± onregelmatig	Cilindervormig	Cilindervormig	Cilindervormig
VERLOOP	 Sterk	 Sterk	 Beperkt	 Nihil	 met het blote oog niet waarneembaar
MOGELIJKE ORIENTATIE	Verticaal of Gemengd: eerst verticaal dan horizontaal 	Verticaal of Schuin of Gemengd: eerst horizontaal dan verticaal 	Verticaal of horizontaal 	Verticaal of horizontaal 	Zonder duidelijk gedefinieerde oriëntatie
SYMMETRIE Vorm van de doorsnede	Radiaal 	Bilateraal of Bilateraal en dorsiventraal of Bilateraal overgaand naar radiaal 	Bilateraal 	Bilateraal 	Bilateraal 
LEVENSDUUR	Blijvend	Bijvend	Beperkt, langlevend	Beperkt, gemiddelde levensduur	Beperkt, kort levend
BELANGRIJKSTE FUNCTIE	ORGANISATIE van de ontwikkeling VERANKERING	EXPLORATIE	KOLONISATIE	EXPLOITATIE	ABSORPTIE
SECUNDAIRE FUNCTIES	EXPLORATIE en KOLONISATIE en EXPLOITATIE en ABSORPTIE	KOLONISATIE en EXPLOITATIE en ABSORPTIE	EXPLOITATIE en ABSORPTIE	ABSORPTIE	Vorming van mycorrhizae

Positie en nomenclatuur: de eerste wortel uit het zaad en de meest centrale in het vertakte systeem wordt as 1 of A1 genoemd. Vanuit zijn vertakking worden zijwortels A2 gevormd die op hun beurt A3 dragen, enz.

Oriëntatie: Penwortel en gestelwortels zijn over het algemeen onderhevig aan de zwaartekracht die de oriëntatie van de groei bepaalt, zelfs wanneer die parallel met de verlenging plaats vindt.

Symmetrie: de verdeling van laterale wortels in 2, 3 of meer rijen bepaalt de symmetrie van de dragende wortel. De vorm van de doorsnede van de wortel met het begin van zijn laterale wortels wordt weergegeven:

- 2 rijen: bilaterale symmetrie; symmetrie ten opzichte van een verticale as die door het midden van de wortel loopt,
- 3 rijen: bilaterale symmetrie met dorsiventraliteit, omdat de "rug" en de "buik" van de wortel verschillend zijn,
- meer dan 3 rijen: radiale symmetrie ten opzichte van een centraal punt

Groeiorientatie en wortelsymmetrie worden meestal gekoppeld: verticale groeiorientatie wordt vaak geassocieerd met radiale symmetrie en laterale wortelverdeling in iedere hoek ten opzichte van het horizontale vlak, horizontale groeiorientatie wordt vaak geassocieerd met bilaterale symmetrie en de verdeling van de zijwortels in twee horizontale rijen. De gestelwortels hebben een intermediair gedrag in hun basale gebied (bilateraal en dorsiventraal) vanwege de aanwezigheid van een rij penwortels op hun onderkant.

Levensduur en functie De combinatie van de verschillende uitdrukkingsmodaliteiten van elk van de eigenschappen in de linkerkolom bepaalt de morfologische en functionele differentiatie van elke wortelcategorie ten opzichte van de andere wortelbestanddelen. De verschillende combinaties van karakteristieken onthullen de functies van de wortels:

- de verticale conische blijvende verhoutte wortel met radiale symmetrie is een centrale penwortel
- de horizontale cilindrische tijdelijke verhoutte wortel met bilaterale symmetrie is een kolonisatiewortel of een perifere exploitatiewortel.

Elke verhoutte wortel absorbeert en exploiteert het milieu in zijn jongste delen. Zijn belangrijkste functie is echter om andere wortelcategorieën te differentiëren. Dus, hoe korter de levensduur van een wortel is, des te meer gespecialiseerd hij is (verminderd aantal functies). Hoe centraler de wortel, hoe meer functies die hij vervult. Het is belangrijk om te onthouden dat een bepaalde wortelcategorie meestal verschillende soorten laterale formaties ontwikkelt

Figuur 14 : Enkele bewortelingstypes van het tropische bos.



Van links naar rechts en van boven naar onder:
Vier wortels in het Guyanese bos

Een beworteling in de Casamance (Senegal)

- Liggende penwortel op zandgrond. Een enorme conisch gevormde penwortel met een lengte van meer dan 2 m die een enkele oppervlakkige krans van zeer grote horizontale gestelwortels draagt.
- Wortelgestel met een penwortel tot in de watertafel: een kleine penwortel (gevorkt) groeit meer dan twee meter diep tot in het grondwater. Hij draagt gestelwortels met een kleine diameter

- Beworteling met penwortel met supplementaire penwortels bij een kleine boom uit de onderetage op een diepe bodem.
- Adventiefwortels beworteling met plankwortels tegen de stam bij een pionierboom op ondiepe grond
- Steunwortels en supplementaire penwortels op zandgrond in de Casamance

Figuur 15 : Enkele bewortelingstypes in de gematigde zone.

Het wortelgestel van een tulpenboom (*Liriodendron tulipifera*): Het massieve horizontale raamwerk ontwikkelt talrijke penwortels met een grote diameter.

Dezelfde strategie kan vastgesteld worden bij es (onder) de ontwikkeling van afzinkwortels (kan het resultaat zijn van vertakking of van de transformatie van een horizontale wortel die wijzigt in een secundaire verticale wortel).



copyright B VILLEDIEU

Figuur 16 : Enkele vormen van beworteling in een gematigd klimaat:



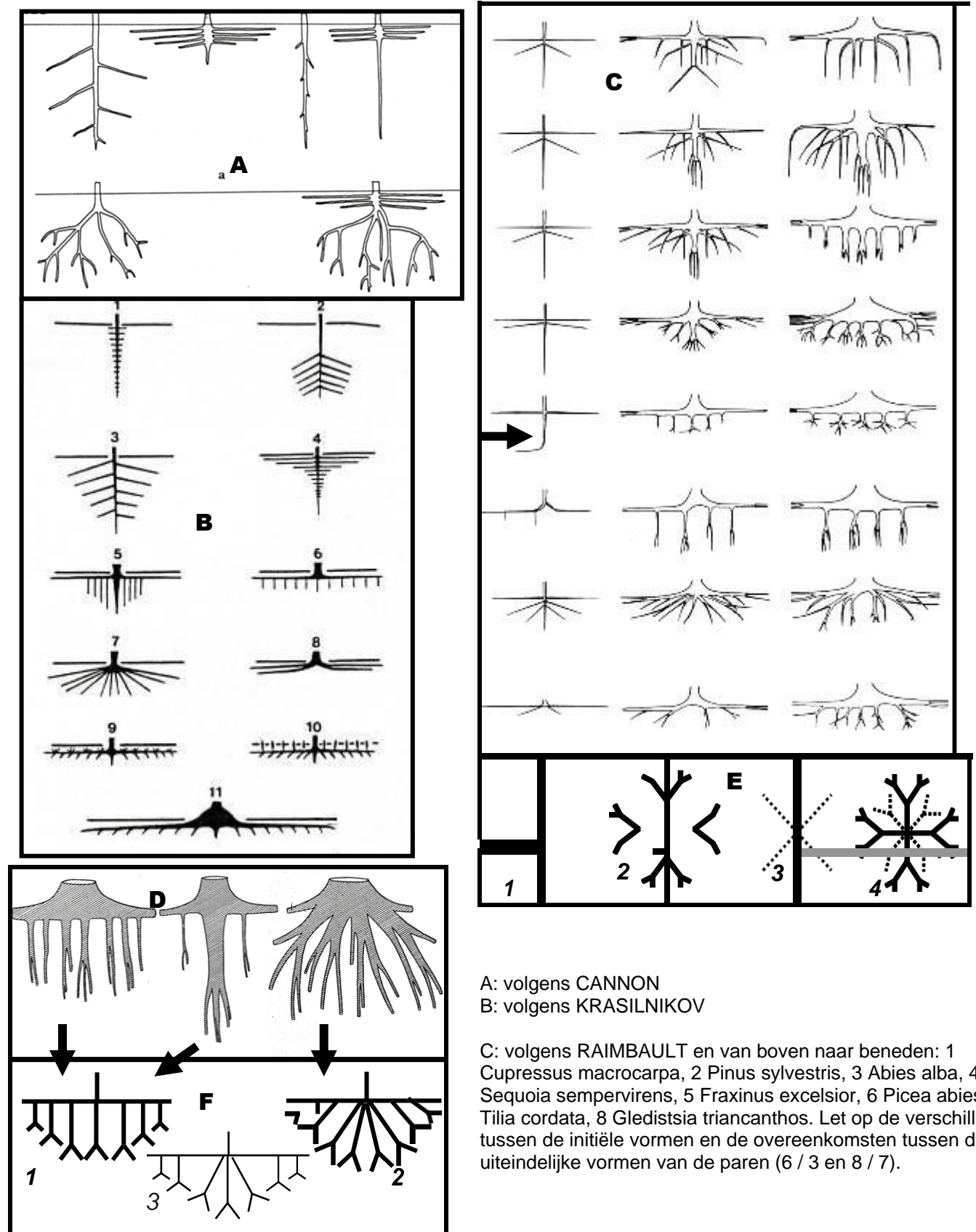
Boven: Een volwassen walnoot ontwikkelt gestelwortels waarvan het uiteinde verticaal in de grond kan duiken.

De vertakking van deze gestelwortels geeft hier aanleiding tot 3 elementen:

- een afzinkwortel
- twee horizontale wortels

Hiernaast: Twee 15-jarige walnootbomen uit hetzelfde experimentele perceel. Deze twee bomen hebben dezelfde voorgeschiedenis en werden op dezelfde manier beheerd. Ze werden geselecteerd omdat ze representatief zijn voor de twee uitersten (breed gespreid en opgaand) uit een breed gamma aan variaties in kroonvorm.

Figuur 17 : Enkele classificatiesystemen van bewortelingstypes



A: volgens CANNON
 B: volgens KRASILNIKOV

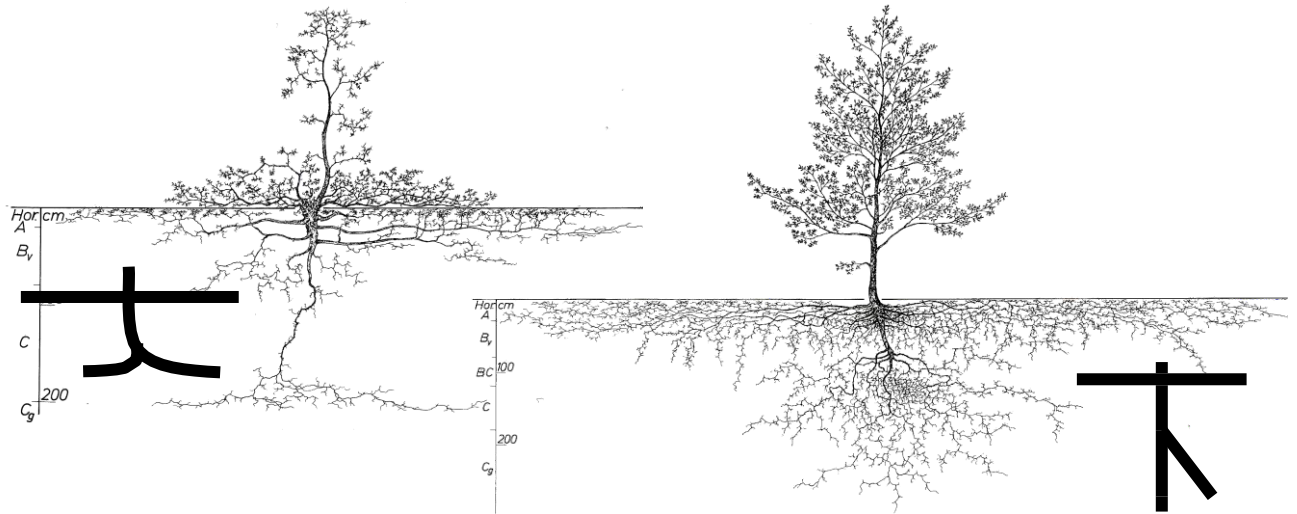
C: volgens RAIMBAULT en van boven naar beneden: 1 *Cupressus macrocarpa*, 2 *Pinus sylvestris*, 3 *Abies alba*, 4 *Sequoia sempervirens*, 5 *Fraxinus excelsior*, 6 *Picea abies*, 7 *Tilia cordata*, 8 *Gleditsia triacanthos*. Let op de verschillen tussen de initiële vormen en de overeenkomsten tussen de uiteindelijke vormen van de paren (6 / 3 en 8 / 7).

D: volgens KOESTLER et al

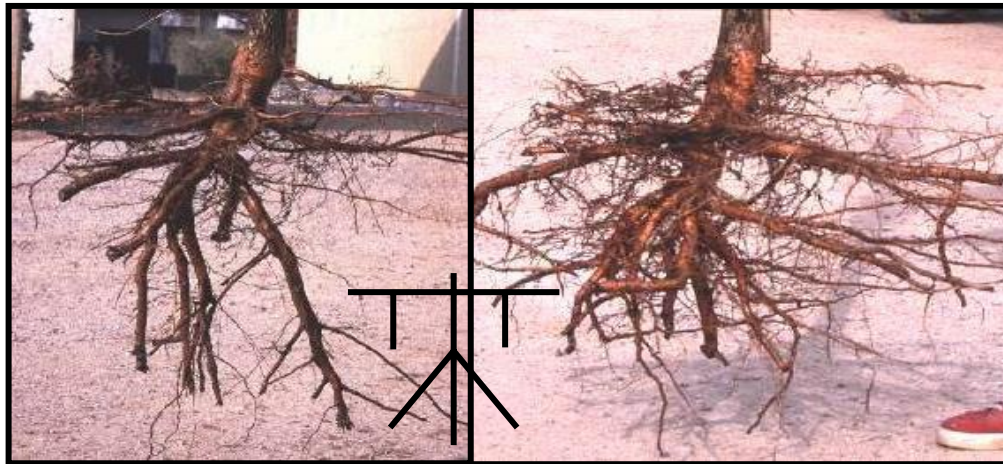
E in bovenaanzicht en F in profielaanzicht: extract uit DRENOU 2006 * naar ATGER (E types E1 en E3 nog te bevestigen op de gematigde flora) en KOESTLER et al 1967 (F is een diagram van D)

Fraxinus excelsior is geassocieerd in C5 (5e lijn) door Raimbault en in (F1 + E3) door Drénou

Figuur 18: Beperkingen van de classificatiesystemen het voorbeeld van *Quercus robur*.



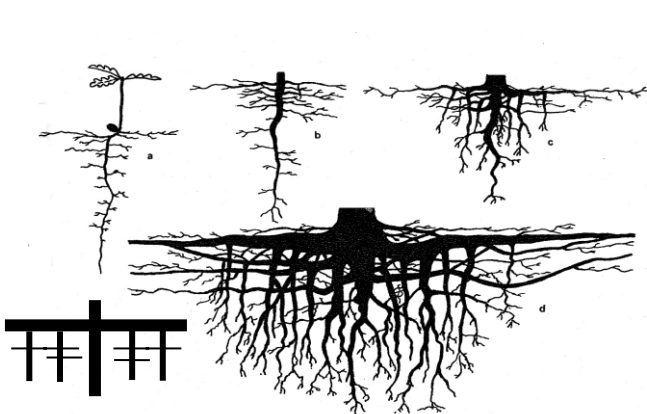
Hierboven 2 verschillende manieren van beworteling van *Quercus robur* gezien door Kutschera (de vorm van beworteling wordt schematisch vetgedrukt weergegeven).



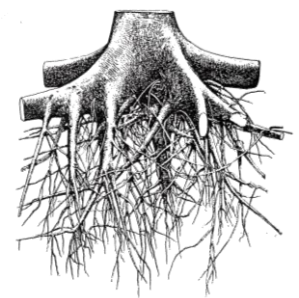
Hiernaast:

2 jonge bomen klaar om aan te planten (10/12). Na de snoei ontwikkelde de penwortel een aantal schuin groeiende regeneratieve wortels.

Linksonder Ontwikkeling van beworteling van *Quercus robur* door Jenik: Deze opeenvolging van illustraties toont de volgende chronologie



- 1) Installatie van de penwortel
- 2) ontwikkeling van de oppervlakkige gestelwortels
- 3) start van de ontwikkeling van supplementaire penwortels
- 4) volwassen beworteling

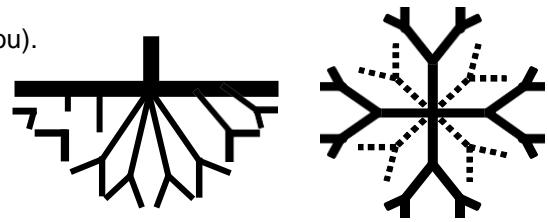


Hiernaast rechts: twee stadia van ontwikkeling van *Quercus robur* door Koestler et al. al

Onderaan profiel van de verticale beworteling (Drénou vertrekkende van Lucot 1994)

Deze 4 auteurs beschrijven de vorm van verticale beworteling van *Quercus robur* op vijf verschillende wijzen. (vetgedrukte iconen). Enkel de illustratie van Jenik geeft hun onderlinge hiërarchische relaties.

Figuur 19 : Beperkingen van de classificatiesystemen. Het voorbeeld van *Fagus sylvatica*
 Rechts : Schéma van het bewortelingsprofiel (links) en
 bovenaanzicht van de horizontale gestelwortels (Drénou).



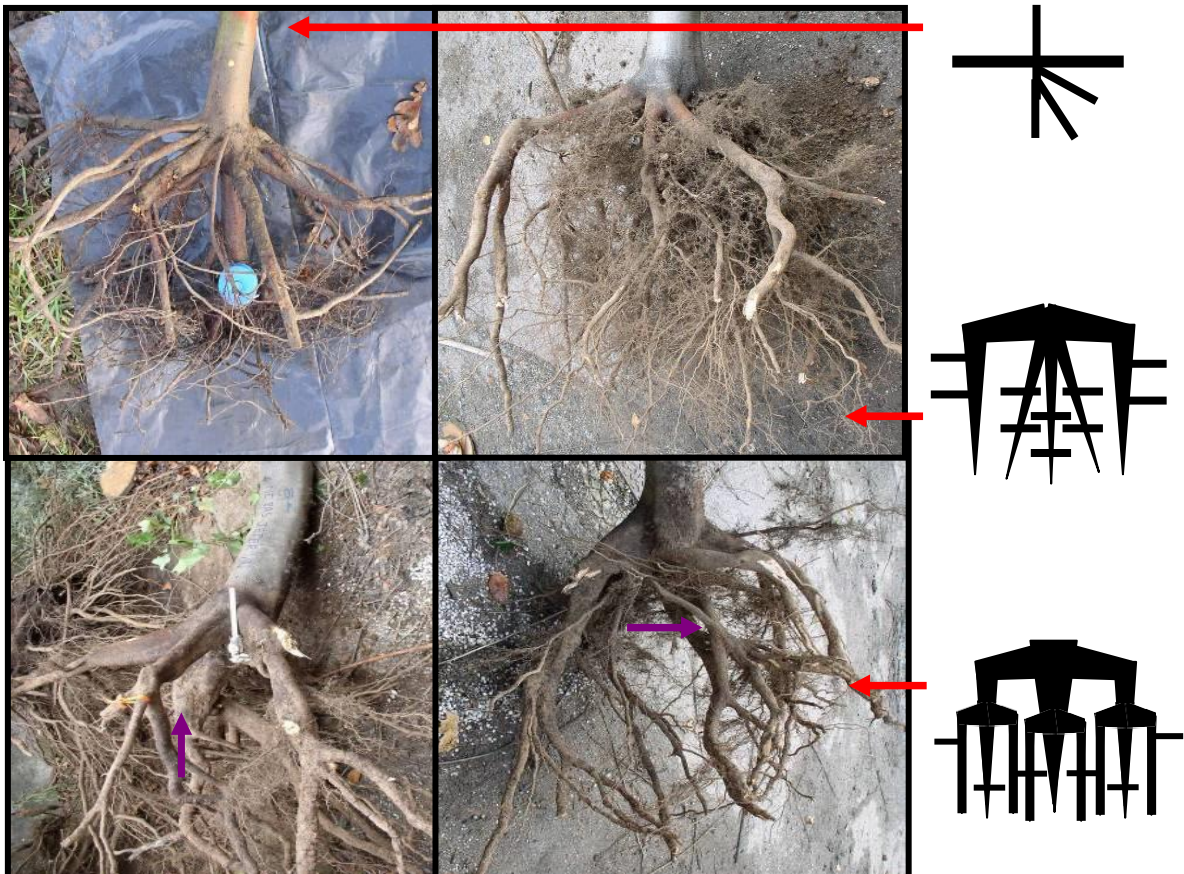
Hieronder :

- **Links en in het midden:** zicht op de horizontale gestelwortels
- **Rechts:** jonge beuk waarvan de penwortel afbuigt omwille van een hindernis

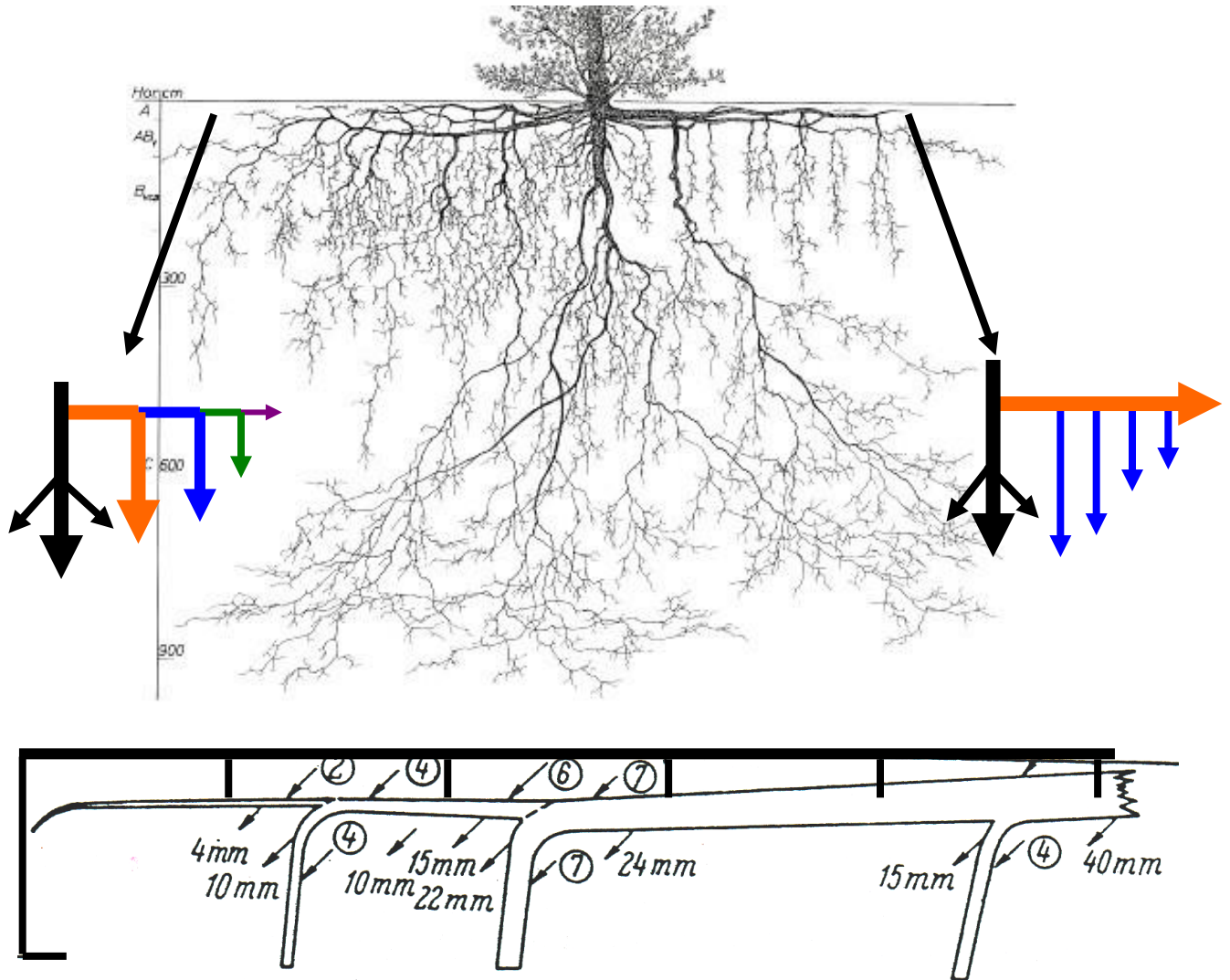


Hieronder

- **links** Jonge aangeplante boom (Allée de la reine sud Parc van Versailles)
- **Rechts en onder** : twee 15-jarige beukenbomen die op de leeftijd van 2 jaar op een gereconstrueerde bodem in de Cité Internationale in Lyon zijn geplant (de paarse pijlen geven de centrale penwortel aan).



Figuur 20 : Beperkingen van de classificatiesystemen.
Pinus sylvestris volgens Kutschera

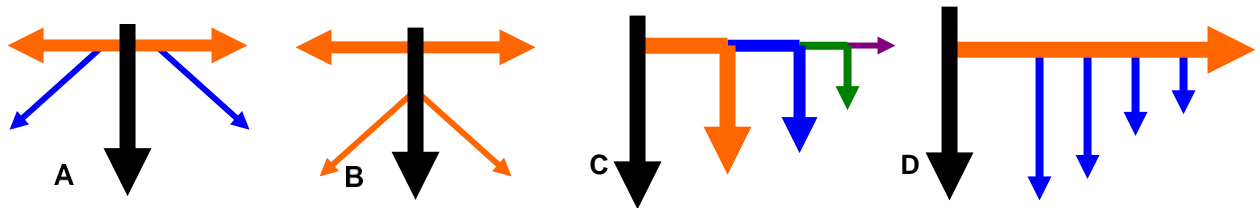


Groei van een horizontale gestelwortel van een 8-jarige Robinia (cursief de diameter in mm en omcirkeld de "geschatte" leeftijd van de betreffende delen). De schaalverdelingen vertegenwoordigen elk 1 m op de horizontale as waarvan de totale lengte gelijk is aan 5 m. Het verticale deel van de wortels wordt tot 1 m diep weergegeven. Deze specifieke modaliteit van wortelopbouw wordt zeer zelden in aanmerking genomen bij classificaties.

Figuur 21 : beperkingen van de classificatiesystemen :

De analyse van de groei- en ontwikkelingsdynamiek maakt het mogelijk om een integratie te maken van zowel de manier waarop de delen vorm gegeven wordt, als van de onderlinge afhankelijk en hiërarchie die de verschillende wortelcategorieën verenigen. Classificaties, vaak op basis van de uiterlijke kenmerken, weerspiegelen niet de mechanismen van ontwikkeling en rangschikking van wortels.

Voorbeeld 1 : fig 21 (A, B, C, D) (De penwortel is zwart, de horizontale gestelwortels zijn oranje).



In A: worden 3 wortelcategorieën (penwortel, horizontale gestelwortel en schuine zijwortel) en 3 verschillende asniveaus (kleuren) weergegeven

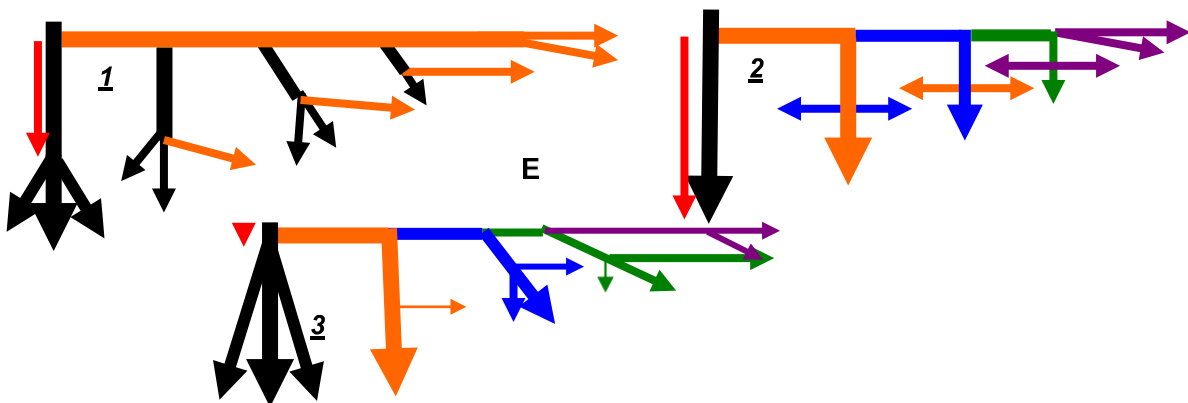
In B: dezelfde 3 wortelcategorieën met 2 verschillende asniveaus: De penwortel ontwikkelt achtereenvolgens twee verschillende categorieën zijwortels volgens de diepte. Het is belangrijk om deze eigenschap en plaats van deze expressie te herkennen vooraleer de wortels te snoeien of de boom te verplanten.

In C: 2 wortelcategorieën (penwortel, gemengde gestelwortels) in 5 opeenvolgende asniveaus

In D: 2 wortelcategorieën (penwortel en horizontale gestelwortels) en 3 niveaus van vertakking: de gestelwortels ontwikkelen nieuwe penwortels die vergelijkbaar zijn met degenen waaruit ze zelf ontstaan zijn. Deze "terugkeer" in de ontwikkelingsvolgorde wordt reïteratie genoemd (zie paragraaf 5).

Voorbeeld 2 : fig 21 E (De penwortel is zwart, zijn zijwortels (gestelwortels) zijn oranje).

De penwortel induceert vroegtijdig horizontale differentiatie van zijn eerste zijwortel die gespecialiseerd zijn in de exploratie van de bodem aan de oppervlakkige bodemlagen. Naarmate hij verouderd en verlengt, verliest hij geleidelijk dit vermogen. Deze evolutie kan ertoe leiden dat hij aan zijn uiteinde vorken ontwikkelt die bestaan uit verschillende verticale wortels (zie Deel 5 Reïteratie). De lengte van de onvertakte penwortel (rode pijl in E1,2,3) is erg variabel, afhankelijk van de soort, het individu en de beperkingen van de bodem (zie 'Invloed van het milieu').



De drie vormen van penwortel (zwart in E1, E2 en E3) kunnen binnen eenzelfde soort voorkomen afhankelijk van de omgevingsfactoren: ze vormen geen criterium voor exclusieve classificatie van de soort.

De evolutie is "omgekeerd" in de horizontale gestelwortels: in eerste instantie leidt de vertakking vaak tot de installatie van "supplementaire" penwortels (zie deel 5 Reïteratie). Maar de horizontale gestelwortels verliezen dit vermogen geleidelijk wanneer de afstand tot de stamvoet vergroot: (C, D, E1, E2, E3). Uiteindelijk, de in buitenrand van de wortelkroon, bestaan hun vorken enkel nog uit horizontale wortels.

De vorming van penwortels vanuit horizontale gestelwortels maakt deel uit van de dynamiek van de vertakking. Het is een specifieke uitdrukking van het reïteratieproces. Classificaties van bewortelvormen moeten dus de vertakking van het wortelgestel in beschouwing nemen in plaats van het resultaat van die vertakking.

4. Ontwikkeling van het wortelgestel van de jonge boom: analogie tussen beworteling en de kruin

De ontwikkeling van het wortelapparaat is gebaseerd op de progressieve ontplooiing van een vertakt systeem dat stapsgewijs en op ordentelijke wijze de verschillende worteltypes vormt die hierboven zijn beschreven. Het kan worden ontrafeld in de 4 volgende stappen (lees en volg parallel figuur 22):

4.1. Stap 1: verankering in de bodem en opstarten van de autonome opname uit de bodem

Bij kieming is de radikel de eerste wortel die vanuit het zaad wordt gevormd. Verticaal uitgroeiend, verankert hij de zaailing in de grond en vertakt zich veelvuldig om in het eerste absorberende systeem te vormen. De radikel stelt de zaailing in staat om autonoom te zijn wat betreft absorptie van water en mineralen) en om zo snel mogelijk onafhankelijk te zijn van de reserves opgeslagen in de zaadlobben van het zaad.

In dit stadium is de beworteling, beperkt tot de penwortel die haarwortels draagt, naar het beeld van de bovengrondse delen van de zaailing waarvan de jonge stengel alleen bladeren draagt.

Opmerking: deze homologie van de organisaties betekent niet dat die identiek of gelijkwaardig zijn: de observatie van de organisatie van de bovengrondse delen van een individu kan geenszins a priori iets vertellen over zijn wortelsysteem op het moment van observatie (zie 6.2). Alleen de architectonische analyse van de hele plant maakt het mogelijk om de aard en chronologie van de overeenkomsten tussen onder- en bovengrondse delen te bepalen. Bovendien kunnen bodemeigenschappen de ontwikkeling van een subeenheid blokkeren en de groei van de andere eenvoudig veranderen (zie invloed van het milieu).

4.2. Stap 2: Verticale exploratie van de bodem en actieve exploitatie van het milieu rond de jonge penwortel

Terwijl het einde van de jonge penwortel verder verlengd, waarbij er absorberende haarwortels parallel gevormd worden, worden de oudste haarwortels in de oudste basale zone uitgedund wanneer ze dikker beginnen worden. In dat gedeelte neemt het aantal laterale vertakkingen dus geleidelijk af.

Een klein aantal wortels verdwijnt niet. Ze blijven zich verlengen en veranderen geleidelijk in slanke verhoude wortels. Parallel aan hun groei vormen deze wortels in hun terminale zone erg veel primordia waaruit op hun beurt absorberende haarwortels ontwikkelen.

Tijdens deze tweede stap zal de jonge penwortel verder groeien en vergroot hij parallel daarmee het volume van het absorberend wortelapparaat door een volgend systeem van laterale exploitatiewortels met een veelvoud aan haarwortels op te zetten. De beworteling is in dit stadium het tegenbeeld van het bovengrondse deel van de jonge plant waarbij de stengel zijn eerste bebladerde twijgen vormt.

4.3. Stap 3 : Actieve kolonisatie van dichtbij gelegen horizonten

Aan de basis de penwortel neemt de vertakkingsdichtheid geleidelijk af als gevolg van het afsterven van een toenemend aantal laterale wortels:

De haarwortels en exploitatiewortels worden constant vernieuwd in de terminale en subterminale delen van de penwortel volgens het proces dat in de vorige stap is beschreven. Ze zijn aan de basis van de penwortel afgestorven en de slanke verhoude exploitatiewortels beginnen hetzelfde te doen. De dichtheid van de vertakking van het oudste deel van de penwortel neemt dus geleidelijk af.

De oudste exploitatiewortels gaan in hun terminale deel verder in de lengte groeien terwijl het basale deel kaal wordt.

Dankzij de actieve vermenigvuldiging van dit absorberende apparaat kunnen deze wortels beginnende verdikken en geleidelijk transformeren tot een koloniatiewortel. Dan verschijnen in hun middelste en subterminale delen de eerste verhoude laterale exploitatiewortels die op hun beurt haarwortels dragen.

In dit stadium wordt de verticale groei van de penwortel gewoonlijk afgebogen als dat zich nog niet eerder heeft gemanifesteerd. De organisatie van de beworteling weerspiegelt die van de bovengrondse delen van de jonge boom waarbij de stam opeenvolgende takken met bebladerde twijgen ontwikkelt, die op lange termijn ook zullen afsterven.

4.4. Stap 4: Vorming van de blijvende gestelwortels en de exploitatie van de verre bodemhorizonten.

Deze vierde fase wordt gekenmerkt doordat in het basale zone van de penwortel de gestelwortels gevormd worden die samen met de penwortel het overblijvende geraamte van het wortelsysteem vormen. Deze gestelwortels ontwikkelen zich vanuit een klein aantal koloniatiewortels die in de vorige

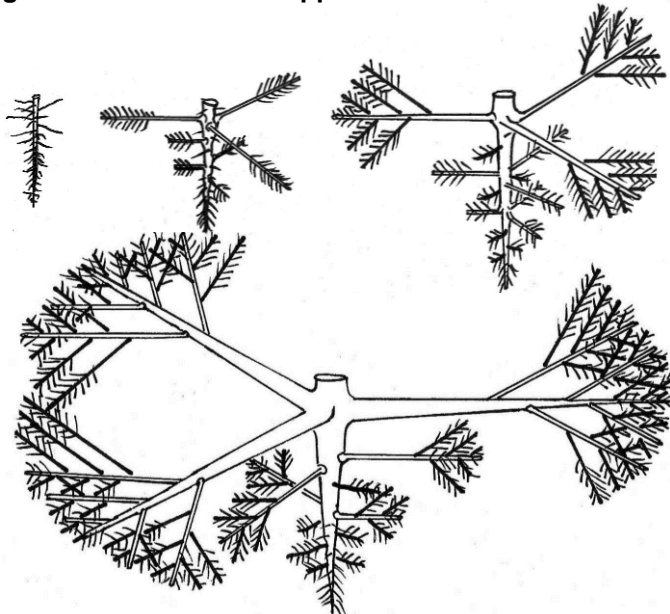
stap werden gevormd en die in staat zijn hun verlenging en vertakking voort te zetten. Zij ontwikkelen lateraal het gehele, hierboven beschreven systeem.

Deze laatste stap, de vorming van een blijvend raamwerk dat een heel vertakt systeem van kolonisatie-, exploratie- en absorptiewortels draagt, is vergelijkbaar met het vormen van de eerste hoofdtakken op de stam van de volwassen boom.

In dit ontwikkelingsstadium heeft het wortelsysteem alle categorieën wortels opgezet die het potentieel kan differentiëren. Enkel wanneer dat wortelgestel zich kan ontwikkelen in een niet-beperkende omgeving, drukt het ten volle de karakteristieke architectuur van zijn soort uit. Bij sommige soorten kan deze specifieke vorm belangrijke transformaties ondergaan.

Opmerking: Hoewel de analyse van de wortelontwikkeling niet kan worden gebaseerd op directe observatie van wortelgroei en vertakkingsgedrag, kan het afsterven van wortels worden aangetoond door de geleidelijke vermindering van het aantal laterale wortels dat aanwezig is op een bepaald wortelgedeelte. Dat kan eenvoudig inzichtelijk gemaakt worden indien men zich richt op de penwortel en de gestelwortels waarvan de identificatie ondubbelzinnig is.

Fig 22 : De vier eerste stappen van de wortelontwikkeling van een boom



1) Zaailing: verankering in de autotrofe bodem	Penwortel	Haarwortels			
2) Jonge plant: exploratie van de bodem	Penwortel	<i>Exploitatie</i>	Haarwortels		
3) Jong individu: kolonisatie van de bodem	Penwortel	Kolonisatie	<i>Exploitatie</i>	Haarwortels	
4) Jonge boom: exploratie op afstand van de boom	Penwortel	Exploratie	Kolonisatie	<i>Exploitatie</i>	Haarwortels
Rangschikking in het systeem	A1	A2	A3	A4	A5

Bij iedere stap wordt een nieuwe wortelcategorie geïnstalleerd die een nieuwe overeenkomstige functie vervult. In de perifere zone van het vertakte systeem blijft de uitwisseling met de omgeving door de continue vorming van haarwortels ongewijzigd.

5. ONTWIKKELING VAN HET WORTELSYSTEEM VAN DE VOLWASSEN BOOM: REÏTERATIE EN SAMENVATTENDE GEGEVENS OVER SENESCENTIE

Vanuit de eerder beschreven elementaire organisatie leidt de daaropvolgende evolutie van de beworteling ofwel tot een eenvoudige uitbreiding van het reeds bestaande raamwerk of tot de versterking ervan door toevoeging van supplementaire penwortels. Deze twee belangrijke paden van ontwikkeling, gigantisme en herhaling, die bewezen zijn door de l'école d'architecture végétale van Montpellier op de bovengrondse delen en vervolgens op de wortels van tropische bomen, bepalen op het niveau van wortelstrategieën heel verschillende strategieën voor exploratie en kolonisatie van de bodem.

5.1. Eenvoudige groei

Het blijvend raamwerk ontwikkelt lateraal een systeem van tijdelijke kolonisatie- en exploitatiewortels. Nadat die afgestorven zijn, blijven de oudste overblijvende delen onbegroeid achter. De perimeter van de bodem die hierdoor wordt gekoloniseerd en geëxploiteerd komt daardoor steeds verder van de basis van de boom te liggen, zonder dat deze wordt versterkt.

Dat vraagt van de boom een steeds grotere investering in de ontwikkeling van een raamwerk dat al snel zijn vertakkingen verliest en waarvan de rol beperkt is tot de geleiding van het sap. Deze groei maakt de afstand tussen de haarwortels en het blad steeds groter. Paradoxaal genoeg worden zowel blad als haarwortel eenvoudig perifeer vernieuwd zonder dat ze een groter volume innemen, in tegenstelling tot de structuur die hen draagt. Deze evolutie zou een van de motoren van het afsterven van oude bomen kunnen zijn.

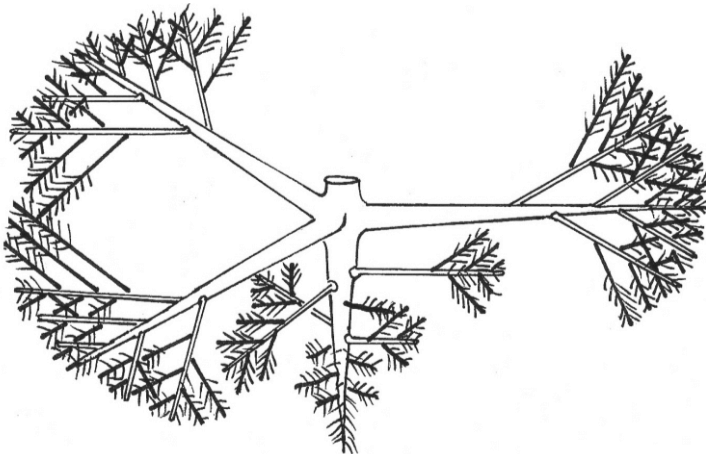


Fig 23 : Wortelgestel met een penwortel zonder reïteraties

Bij vele soorten wordt dit gevaar gecompenseerd door twee specifieke reïteratieve vertakkingsprocessen.

5.2. Definitie van reïteratie

Reïteratie wordt gekenmerkt door het "terugkeren naar een vroegere fase" die in gang gezet wordt bij het uitrollen van de sequenties van worteldifferentiatie die beschreven wordt in deel 4.

Dit terugkeren toont zich in de herhaling van een ontwikkelingsstadium dat al eerder is uitgerold. Zo ontwikkelt een bepaalde wortelklasse (bijvoorbeeld een gestelwortel) in de loop van zijn vertakking lateraal een wortel van dezelfde aard, dus een gestelwortel, of een wortel identiek is aan die van zijn draagas, waarbij een penwortel "supplementair" wordt genoemd.

Deze 2 specifieke vertakkingsprocessen zijn:

- het vorken
- vertraagde ontwikkeling

OPMERKING: Deze twee vertakkingsprocessen kunnen betrekking hebben op alle verhoude wortelcategorieën die eerder zijn beschreven. In de volwassen boom liggen ze aan de oorsprong van zogenaamde supplementaire penwortels, of van het vorken van het horizontale raamwerk vanaf het moment dat het volume van de exploitatiewortels of de haarwortel toeneemt.

5.3. De Vertakking/vork

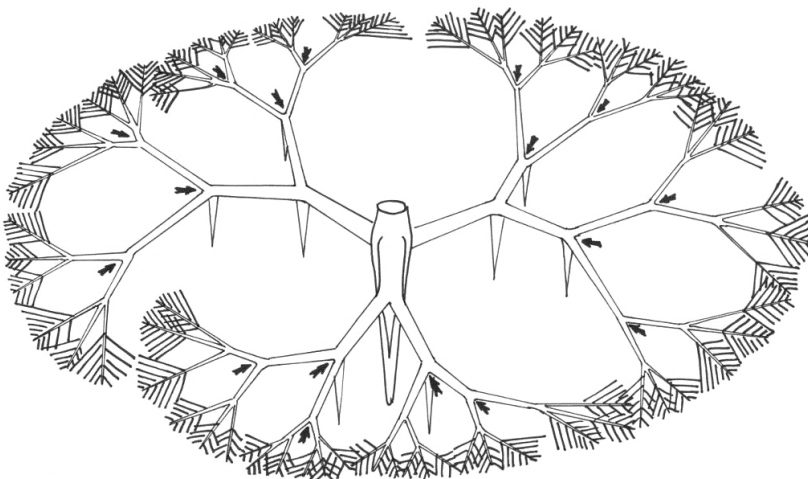
Op het frame van gestelwortels, parallel aan de uitbreiding ervan, gaan sommige kolonisatiewortels zich niet meer verlengen, maar gaan ze in tegenstelling hun ontwikkeling voortzetten door zich te transformeren tot gestelwortels die de evenknie zijn van degene waaruit ze ontstaan zijn. Dit proces leidt tot de vorming van vorken (pijlen).

In de onmiddellijke nabijheid van de stam bestaan deze vorken vaak uit 2 tot 3 blijvende wortels, een tot twee explorerende gestelwortels en aan hun onderkant een supplementaire penwortel die het verankeringssysteem van de boom komt versterken. Hoe meer de vork perifeer is (dus later gevormd wordt), hoe minder frequent de penwortels geïnitieerd worden ten gunste van de gestelwortels (fig. 21).

De uitdrukingsvormen van het vorken in de wortels variëren afhankelijk van de soort:

- bij verschillende soorten dennen, essen of tulpenbomen, geven de eerste vorken op de gestelwortels vaak aanleiding tot slechts twee wortels, waarvan de ene horizontaal groeit, de andere verticaal om zo een supplementaire penwortel te genereren (fig. 15). Het is pas op aanzienlijke afstand van de stamvoet dat er twee horizontale wortels gevormd kunnen worden. (fig. 21 E).
- Bij walnoot (figuur 16) kunnen de gestelwortels een gemengde manier van ontwikkelen hebben: de basis van de wortel groeit horizontaal en gaat in zijn terminaal deel verticaal afzinken. De vertakking doet zich dan voor in de zone van afbuiging, net voor de plek waar de wortel naar beneden duikt.

Fig 24 : Vorken op de gestelwortels



Supplementaire penwortels worden vaak al vroeg tijdens de ontwikkeling gevormd aan de onderkant van de gestelwortels.

Ze blijven echter meestal in de wacht staan (in de vorm van een kleine verhoude wortel). Hun ontwikkeling is vertraagd en begint meestal net voor of op het moment van vorming van de gesteltakken (zie Fig.. 18 Jenik).

5.4. De vertraagde ontwikkeling

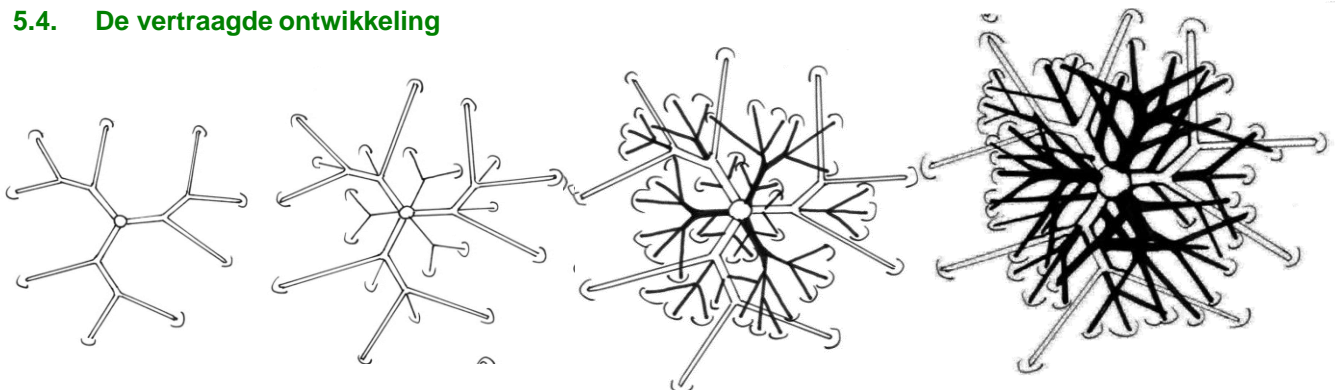


Fig 25 : : Vorken en vertraagde ontwikkeling op de horizontale gestelwortels van plataan

Alleen de kroon van horizontale gestelwortels met zijn vorken is hier in bovenaanzicht schematisch weergegeven, waarbij de centrale cirkel de penwortel voorstelt. Gestelwortels met vertraagde ontwikkeling worden weergegeven in volle zwarte lijnen

Op de delen van de penwortels die al wat dikker zijn en vaak ontdaan zijn van hun tijdelijke zijwortels, breken nieuwe primordia door de cortex om een tweede generatie wortels te vormen. Dit proces vindt plaats aan de basis van de gestelwortels en kan zich uitbreiden tot in de periferie van de wortelkroon, evenwijdig aan de verlenging ervan of kan zelfs opnieuw plaatsvinden op de basis van de stam (vertraagde wortelontwikkeling of adventieve groei). Deze vertraagde ontwikkeling maakt dus een vernieuwde exploitatie mogelijk van grondvolumes die al zijn gekoloniseerd door beworteling en laat toe om het raamwerk in de meest gunstige zones opnieuw te verdichten.

5.5. Strategieën om de bodem te doorwortelen

Bij de geanalyseerde soorten in Frans Guyana werden 3 grote strategieën voor het doorwortelen van de bodem beschreven (Fig. 26):

5.5.1. Gigantisme, een inefficiënte strategie

Het onvermogen tot 'herhaling' als groeistrategie leidt tot een lineair raamwerk dat aan zijn uiteinde verlengt en aan zijn basis zijn laterale wortels verliest. Het wortelstelsel blijft zeer hiërarchisch, niet erg uitgebreid, niet erg krachtig. Indien geen codominantie of vervanging geprogrammeerd is in de ontwikkeling, is de beworteling a priori weinig plastisch en slecht uitgerust om te compenseren voor elk geval van schade, incident of trauma dat de activiteit van een van zijn onderdelen verandert of blokkeert. Het is dus een zeer hiërarchisch systeem dat a priori slecht reageert op wortelschade. Zijn beperkte ontplooiing, maakt het ook weinig competitief in het doorwortelen van de bodem, weinig agressief (concurrentieel) voor de omgeving en slechts in staat om een beperkt plantvolume te ondersteunen.

Opmerking: In de huidige staat is dit type beworteling alleen waargenomen in de vroege stadia van de ontwikkeling van de bomen die zijn geanalyseerd in de gematigde flora. Het lijkt erop dat dit type wortels zonder vorken zelden wordt waargenomen bij grote bomen in onze regio's. Dit soort ontwikkeling wordt enkel gevonden bij verhoude pioniers met een zeer snelle levenscyclus, en / of in een weinig ontwikkeld bos met weinig gelaagdheid. Het is inderdaad in deze omstandigheden dat dit type groei is waargenomen in tropisch bos

5.5.2. De Herhaling

5.5.2.1. Het vorken: een strategie van extensieve groepsgewijze kolonisatie

Door te vorken, vergroot de wortelkroon aanzienlijk het bodemvolume waarin hij zich ontvouwt en neemt zo zijn omgeving efficiënter in. Parallel met zijn perifere uitbreiding, maakt het de installatie mogelijk van extra co-dominante gestelwortels die in staat zijn om elkaar te vervangen in geval van beschadiging of indien ze op een lokaal ongunstige omgeving stuiten. Uiteindelijk is het meestal door dit proces dat de verankering wordt versterkt. Vorken staat inderdaad de ontwikkeling toe van supplementaire penwortels op de penwortel zelf of aan de basis van de horizontale gestelwortels.

Afhankelijk van de mate waarin het zich uit op het horizontale raamwerk, kan het echter ook een zeer veeleisende ontwikkelingswijze zijn, zeer agressief, waarvoor altijd grotere ruimtes nodig zijn, wat met name in stedelijke gebieden beperkend kan zijn.

5.5.2.2. De Vertraagde ontwikkeling: een intensieve sedentaire kolonisatiestrategie

De vertraagde ontwikkeling is zeker de meest interessante: ze maakt het mogelijk om op reeds oudere delen opeenvolgende generaties van co-dominante wortels te installeren, die elkaar kunnen vervangen in geval van incidenten of beperkingen.

In vergelijking met vorken heeft dit een dubbel voordeel:

- Ze is niet afhankelijk van de perifere uitbreiding van het wortelgestel
- Ze laat een permanente herkolonisatie toe van zones waar eerder de bestaande wortels zijn afgestorven om daar het achtergebleven organisch materiaal te recupereren.

Vertraagde ontwikkeling is zeker de beste strategie voor het ondersteunen van beperkte wortelvolumes. Volgens de huidige stand van onze kennis gaat de vertraagde ontwikkeling van gestelwortels echter altijd gepaard met het vorken ervan (zie Fig.. 21 E). Als vorken en vertraagde ontwikkeling gezamenlijk de elementen van het raamwerk beïnvloeden, biedt de beworteling potentieel een maximale plasticiteit en een maximaal vermogen om te regenereren en de omgeving te koloniseren.

Bij plataan komen deze twee soorten reïteraties zeer duidelijk tot uiting en zijn ze zeker ook verantwoordelijk voor de sterke plasticiteit van het wortelsysteem. Er worden meerdere kransen van gestelwortels in verschillende generaties boven elkaar gevormd die met elkaar vergroeien tot een sokkel en die ook kunnen vergroeien met die van zijn burens. Deze vergroeiingen van gestelwortels kunnen het medium vormen van onderling transport tussen individuen, van het ontstaan van relaties van dominanten en gedomineerden tussen verschillende individuen van een populatie, maar ook van het doorgeven van pathogenen via de wortels. Het door natuurlijke regeneratie fuseren van buurbomen langs de rivieroeveren in het zuiden van Frankrijk is eveneens te observeren bij minder volumineuze bomen in lijnbeplantingen.

Fig. 26 : Beworteling van de plataan in een natuurlijke omgeving (Langs een rivier). Let op de fusie van de beworteling van 2 aangrenzende bomen (pijl)



Deze strategie is, in verschillende mate, ook gezien bij beuk, verschillende soorten esdoorn en haagbeuk.

Onze kennis van deze strategieën bij bomen is echter nog steeds relatief fragmentarisch vanwege een gebrek aan grootschalige studies naar de gematigde flora. Deze strategieën zijn in eerste instantie beschreven in de kruin en werden vervolgens in de

beworteling van tropische bomen pas in de jaren 1990 geïndexeerd en vervolgens geanalyseerd. Met uitzondering van de plataan, is de gematigde flora tot nu toe maar heel beperkt en over een beperkt deel van de ontwikkelingsfasen bestudeerd, grotendeels bij bomen waarvan het wortelgestel sterk verstoord is door wortelsnoei tijdens de productie van die bomen in de boomkwekerij.

De kennis van de strategieën van de wortelontwikkeling en wortelreïteratie leveren rijklijk kennis en inzichten op om:

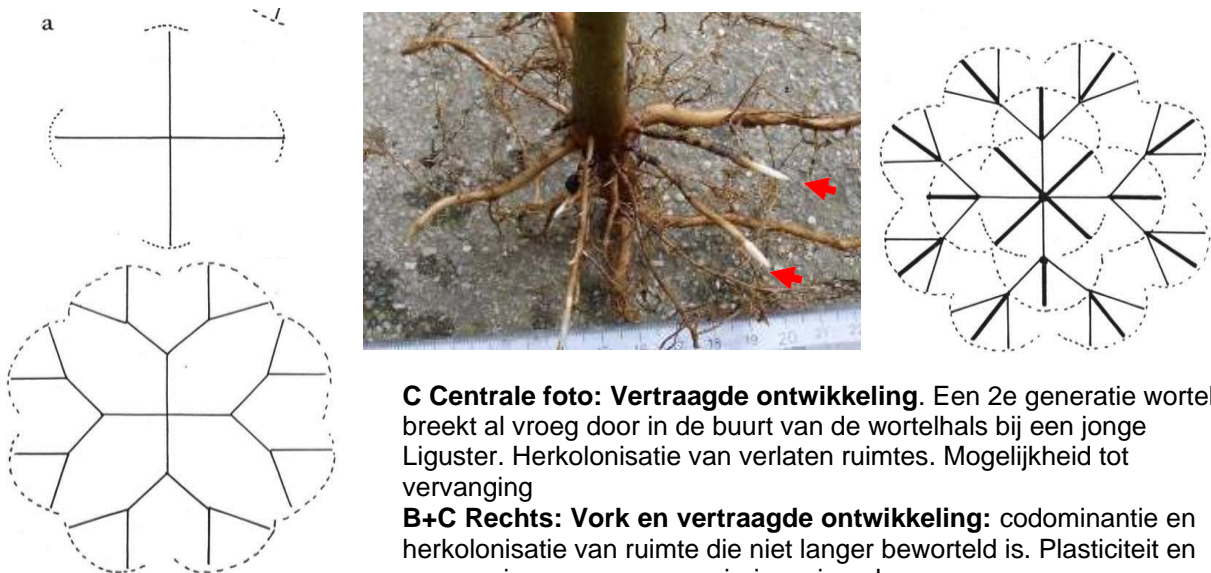
- het geheel van consequenties in beeld te brengen van het voorbereidingstraject dat bomen in de kwekerij ondergaan (plasticiteit ten opzichte van de wortelgrootte)
- de juiste boomsoort te kiezen die het beste is aangepast aan de beperkingen van de standplaats (zowel voor straat- en laanbomen als voor een solitaire parkboom).

Fig. 27 : Strategieën van de ruimtelijke kolonisatie door wortels:

A Bovenaan links: Gigantisme Geen vork, geen codominantie, geen vervanging.

Investeren in transport. Weinig agressieve strategie. plasticiteit *a priori* beperkt.

B Onderaan links: vorken, codominantie en vervanging van assen . Extensieve ontwikkeling die continu meer ruimte vereist. Investeren in exploitatie en transport.



C Centrale foto: Vertraagde ontwikkeling. Een 2e generatie wortels breekt al vroeg door in de buurt van de wortelhals bij een jonge Liguster. Herkolonisatie van verlaten ruimtes. Mogelijkheid tot vervanging

B+C Rechts: Vork en vertraagde ontwikkeling: codominantie en herkolonisatie van ruimte die niet langer beworteld is. Plasticiteit en aanpassingsvermogen a priori maximaal

Fig 28 Haagbeuk (25 jaar) aangeplant in 1996 in de maat 25-30 in de Cité Internationale in Lyon. Uitgegraven in 2011



Links: In de nabijheid van de stam wordt een sokkel gevormd door het vergroeien van de basis van de gestelwortels en nieuwe kolonisatiewortels.

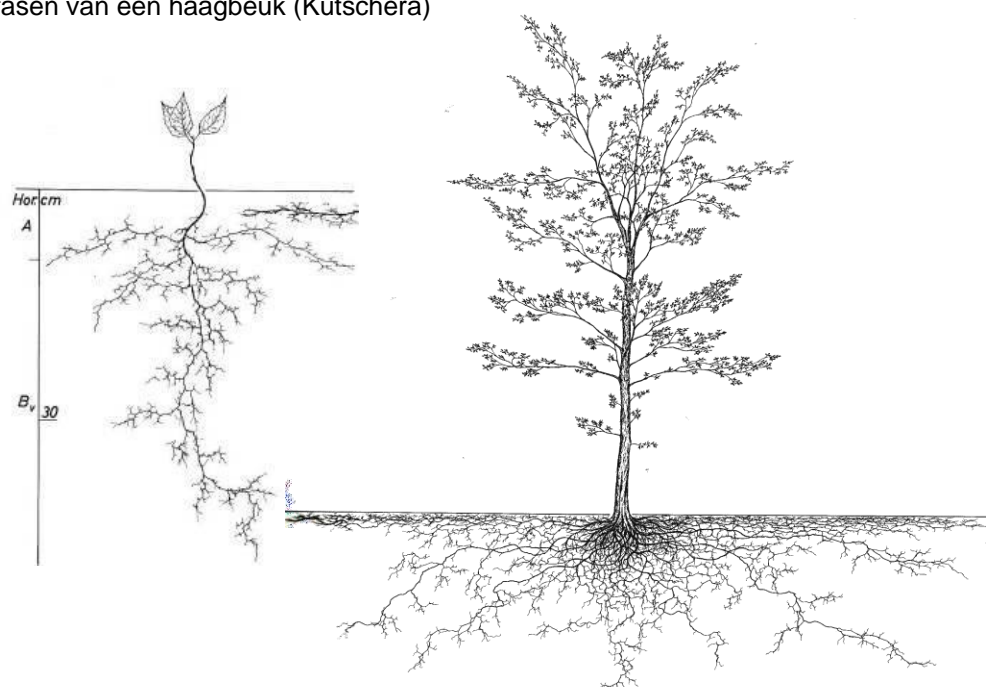
Centraal: Een afzonderlijke horizontale gestelwortel van 9.5 cm doorsnede met zijn eerste vertakking (De roodwitte lat heeft een lengte van 30 cm)

Onderaan: Detail van de vertakking van een gestewortel (Bemerk de twee dicht op elkaar volgende vertakkingen en de onregelmatige doorsnede van de gestelwortel.)



In dit voorbeeld zijn de supplementaire penwortels weinig ontwikkeld en allemaal geconcentreerd in lijn met de stam.

Twee ontwikkelingsfasen van een haagbeuk (Kutschera)



Er moet nog worden onderzocht wat de specifieke gedragingen zijn van de meest geplante soorten in Frankrijk. Deze kennis vereist een diagnose vanuit de architectuur van de ontwikkelingsvolgorde van de ontwikkeling de soort, omvattende:

- een complete reeks individuen van toenemende leeftijd om de evolutie in de organisatie van de beworteling, van de aard en van de chronologische opvolging van de mechanismen die verantwoordelijk zijn voor de verschillende transformaties te traceren.
- verschillende sequenties van dit type, gekozen in verschillende omgevingen om het erfelijke aandeel van het door de omgeving geïnduceerde deel te bepalen.

5.5.3. Veroudering: samenvattende gegevens

Wanneer de boom ouder wordt kunnen we degeneratie van de beworteling waarnemen. Bij de oudste individuen kunnen de basis van de gestelwortels, de wortelaanzetten en de stam volledig hol zijn, terwijl sommige perifere delen die nog in leven zijn, kunnen afgestoten worden. (Fig. 28).

Onderzoekers in Engeland (Cutler et al) en Frankrijk (Raimbault) (Atger et al) analyseerden door stormen ontwortelde bomen in stadsparken.

Volgens Raimbault zou het verouderingsproces beginnen met de afsterven van het uiteinde van de penwortel en supplementaire penwortels waardoor het wortelsysteem een meer horizontaal systeem wordt.

In een aftakelende eeuwenoude eik, evolueerde de necrose van de gestelwortels (penwortel en horizontale gestelwortels) van de periferie in de richting van de wortelhals. In een poging om het aftakelingsproces van de wortels af te weren, ontwikkelden zich adventiefwortels met een beperkt volume op door de necrose veroorzaakte wonden (fig. 28). Bij deze boom waren alleen de eerste meters van de stam nog gezond.

Senescentie kan ook leiden tot een segmentering van het transport in het raamwerk (stam en wortel): het afsterven van een groot deel van de biomassa van de wortels, stam en kruin resulteert in het behoud van een aantal afzonderlijke kolommen, die zich organiseren als ware vasculaire koorden die de periferie van beide systemen, nieuw schot in de kruin en nog levende wortel, in 'directe' relatie met elkaar brengt.

Ten slotte kan men bij oude bomen waarvan het raamwerk wordt gewijzigd, de ontwikkeling van een vorm van knot observeren, waarbij aan de basis van de hoofdtakken wortels gevormd worden die rechtstreeks in de vermolmde stam groeien. Dit proces is te vergelijken met de ontwikkeling van een autonome beworteling aan de basis van het jonge schot van een hakhoutstoof.

Deze verschillende processen laten zien dat de ontwikkeling van jong schot (wortel en kruin) op een verouderend raamwerk een poging kan zijn om de manifestaties van veroudering tegen te gaan en in het bijzonder om de afstand tussen het blad en de haarwortels te verkleinen.

Bovendien hebben ze de neiging om het bestaan te weerspiegelen van "directe" relaties (chronologisch en ruimtelijk) in de uitdrukking van de reïteraties binnen de twee subeenheden van de plant.

Bovendien neiging ze er naar om het bestaan van "directe" relaties (chronologisch en ruimtelijk) te vertalen in het vormen van reïteraties binnen de twee subeenheden van de plant.

De klimatologische omstandigheden van onze regio's zijn ongunstig voor het vormen van uitbundigere en meer zichtbare wortelscheuten (luchtwortels) zoals men vaak kan waarnemen in de tropische flora.

Fig. 28 Veroudering/ senescentie

Links: Zelfs in een vergevorderde staat van aftakeling en ondanks houtafbraak die zich uitstrekt tot aan de basis van de stam, blijven de gestelwortels van de plataan aan de linkerkant aan hun basis scheuten ontwikkelen die de boom voeden en de aanwezigheid van bladvolume toelaten wat suggereert dat de boom in goede conditie is ondanks de minimale lengtegroei.

Rechts: Hetzelfde fenomeen is vastgesteld in een aftakelende eik.



Hiernaast

Liriodendron tulipifera
ontworteld door storm in het park van Versailles. Let op het volume van de horizontale gestelwortels en de afwezigheid van centrale en supplementaire penwortels. De eigenschappen van de bodem hebben de ontplooiing van de supplementaire penwortels zeker sterk beperkt, gezien de resten van hun aanzetten een schuine oriëntatie vertonen.

Vergelijk met fig. 15.

6. RELATIES TUSSEN BOVEN_ EN ONDERGRONDSE ONTWIKKELING

6.1.1. Ontplooiing van gesteltakken en -wortels

In de literatuur heerst nog steeds het hardnekkig idee dat de uitbreiding van de wortels kan worden geëvalueerd op basis van de ontwikkeling van de kroon. De gevallen waar echte allometrische studies zijn uitgevoerd, laten toe om te wijzen op de zeer hoge variabiliteit van de gegevens. In feite variëren de omvang van de kruin/wortelgestel en worteldiepte zeer sterk (Fig. 33) volgens:

- **de soort:** het geregistreerde record van horizontale wortellengte is 90 m (straal van het wortelsysteem van een *Ficus nymphaeifolia* waargenomen in Frans-Guyana). Worteldieptes van meer dan 10 meter zijn waargenomen in droge en dorre klimaten.
- **de ontwikkelingsfase:** In de eerste groeistadia breidt het wortelgestel zich aanzienlijk sneller uit dan de kruin.
- **de beperkingen opgelegd door de omgeving** (zie: invloed van het milieu): Sommige soorten compenseren het verlies van uitbreiding in één richting (bv verticale ontwikkeling) door een stimulatie van de uitbreiding in de andere richtingen (bv horizontale uitbreiding). De eigenschappen van de bodem zijn vaak erg heterogeen waardoor ze de ontplooiing van de beworteling stimuleren in de richting waar de omgeving gunstig is, ten koste van de andere richtingen.

Compensatiegroei bepaalt de sterk onregelmatige vorm en uitbreiding van beworteling in stedelijke of half verstedelijkte omgevingen.

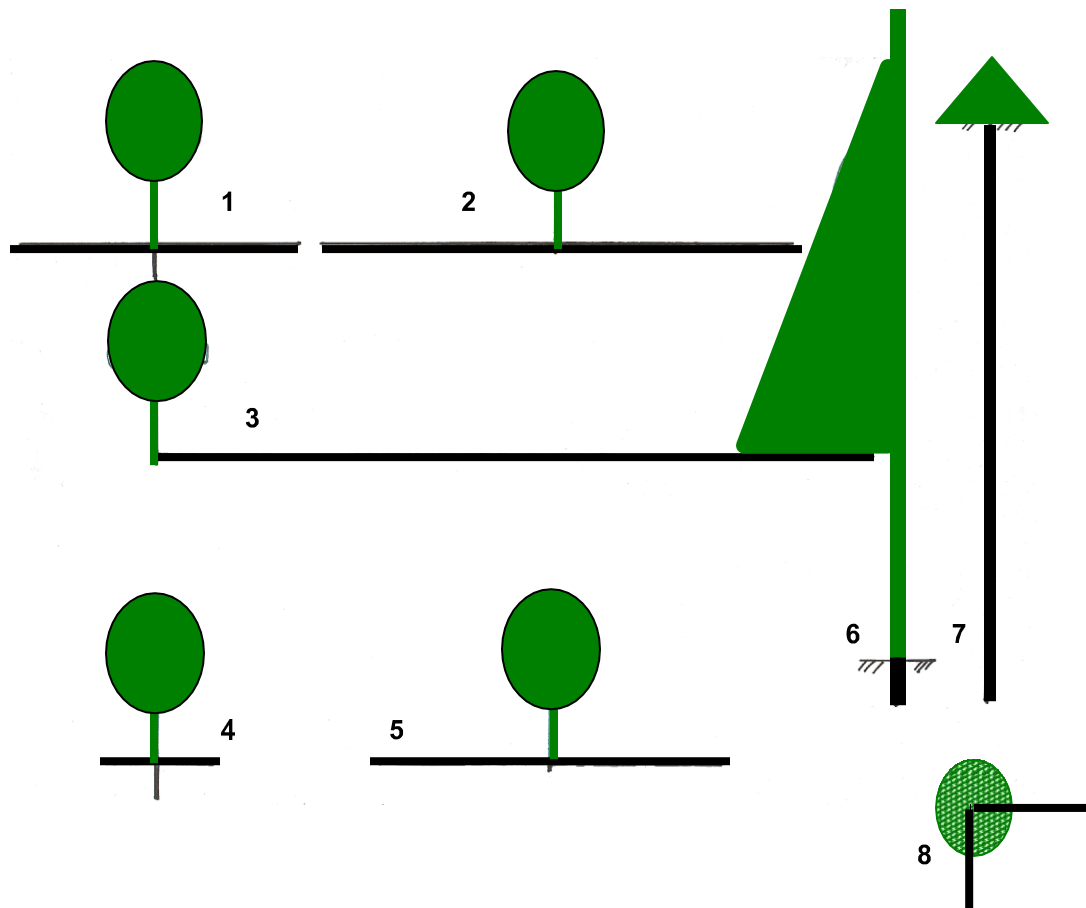


Fig. 32 Enkele afbeeldingen van de relaties tussen ondergrondse en bovengrondse uitbreiding van een boom

Uitspreiding van de beworteling bij een equivalente stamhoogte bij plataan (1) en 4 boomsoorten uit Guyana (respectievelijk *Cecropia obtusa* (2), *Ficus nymphaeifolia* (3), *Anaxagorea dolichocarpa* (4), *Goupia glabra* (5)). Het bovengrondse deel is groen, de wortels zijn zwart, volgens ATGER. Relatieve verhouding tussen de stam en de penwortel bij *Dipterocarpus costulatus* (6) (Azië) en *Zyzyphus* (7) (Turkije) volgens F HALLE

Proportionele grootte van de wortels en de kroon (groen) bij *Fraxinus americana* met een leeftijd van 71 jaar volgens Stout (zie opmerkingen fig. 33).

Fig. 33 Relaties tussen de ontplooiing van kruin en wortel bij 25 individuen, 9 soorten gekweekt op 5 verschillende percelen (uittreksel uit STOUT 1956)

Soort en perceel ^o	N ^o	Leeftijd	Hoogte m	Diameter cm	Max diepte stronk cm	max latérales diepte cm	Oppervlak kruin m ²	oppervlak wortels m ²	verhouding
		jaar							opp wortels opp kruin
<i>Quercus prinus</i> 1	1	82	17,4	20,8	50,8	91,4	11,4	49,0	4,3
<i>Quercus prinus</i> 2	8	63	17,7	19,8	109,2	61,0	16,4	73,2	4,5
<i>Quercus prinus</i> 3	10	17	10,1	8,6	66,0	53,3	1,4	56,7	40,7
<i>Quercus prinus</i> 3	12	17	10,1	7,6	76,2	61,0	2,1	8,2	3,8
<i>Quercus prinus</i> 3	15	16	8,2	4,6	55,9	55,9	1,2	6,0	5,0
<i>Quercus prinus</i> 4	21	37	10,1	11,7	45,7	53,3	2,1	13,7	6,4
<i>Quercus prinus</i> 5	25	70	12,2	16,5	91,4	63,5	8,8	47,6	5,4
<i>Quercus alba</i> 3	17	40	10,1	16,5	106,7	91,4	16,5	56,5	3,4
<i>Quercus alba</i> 3	18	41	10,1	18,3	101,6	101,6	9,7	46,1	4,8
<i>Quercus alba</i> 3	20	19	7,6	7,6	91,4	66,0	2,0	9,2	4,7
<i>Quercus alba</i> 5	24	68	11,9	16,3	86,4	86,4	10,1	59,0	5,8
<i>Quercus rubra</i> 1	2	84	19,5	25,9	61,0	61,0	19,3	67,3	3,5
<i>Quercus rubra</i> 3	14	17	7,0	3,8	63,5	45,7	1,7	13,7	8,7
<i>Quercus rubra</i> 3	19	17	6,7	6,4	53,3	48,3	4,2	19,6	4,7
<i>Quercus rubra</i> 4	22	73	14,9	16,8	55,9	45,7	7,2	33,2	4,6
<i>Acer saccharum</i> 1	3	77	11,9	13,7	45,7	45,7	2,5	69,5	26,2
<i>Acer saccharum</i> 1	4	104	20,4	23,6	71,1	55,9	19,1	103,3	5,4
<i>Acer saccharum</i> 3	16	>61	11,6	14,7	68,6	66,0	16,0	105,0	6,6
<i>Acer rubrum</i> 2	6	55	10,4	7,1	>121,9	43,2	3,1	37,9	12,2
<i>Acer rubrum</i> 3	9	60	11,9	11,2	30,5	35,6	17,7	61,5	3,5
<i>Acer rubrum</i> 3	11	43	10,4	9,7	55,9	30,5	1,4	33,3	23,9
<i>Fraxinus americana</i> 4	23	71	13,7	14,7	45,7	30,5	2,0	53,3	26,1
<i>Carya glabra</i> 3	13	42	13,4	8,9	91,4	61,0	3,3	48,8	14,6
<i>Fagus grandifolia</i> 2	5	53	6,4	6,9	>152,4	50,8	7,5	29,0	3,9
<i>Betula lenta</i> 2	7	34	11,6	9,7	>121,9	17,8	3,7	22,7	6,1

De twee *Quercus prinus*, gemarkeerd in rood en vet, zijn van dezelfde leeftijd en groeien in hetzelfde bosperceel. Ze tonen opmerkelijk verschillende grootte van het wortelgestel (zie ook fig. 34). Deze 2 individuen illustreren de grootteorde van de variaties van de omvang van het wortelgestel in vergelijking met die van de kruin, zoals waargenomen in deze studie.

Bij een *Quercus prinus* van 17 jaar is het oppervlak dat ingenomen is door beworteling 40 keer groter dan dat van de kruinprojectie!! Bij deze boom reikt de grootste wortelradius 10 keer verder dan de grootste straal van de kruin.

Hetzelfde geldt voor *Fraxinus americana*, waarbij de verhouding van het worteloppervlak tot kruin tweemaal zo laag is. Dit toont de zeer sterke onregelmatigheid en een zeer duidelijke asymmetrie van de contouren van de beworteling van deze es (zie fig. 32).

De mechanismen die verantwoordelijk zijn voor ontwikkeling (zie deel 4 en 5: differentiatie, vertakking, reïteratie) zijn vergelijkbaar in de twee vertakte subeenheden van de plant. De verschillende categorieën van assen in de kruin en wortels hebben overeenkomstige morfologische en functionele eigenschappen. De stappen verzekeren dat hun ontwikkeling gebeurt volgens dezelfde chronologische volgorde, op voorwaarde dat ze niet onderhevig zijn aan sterke externe beperkingen.

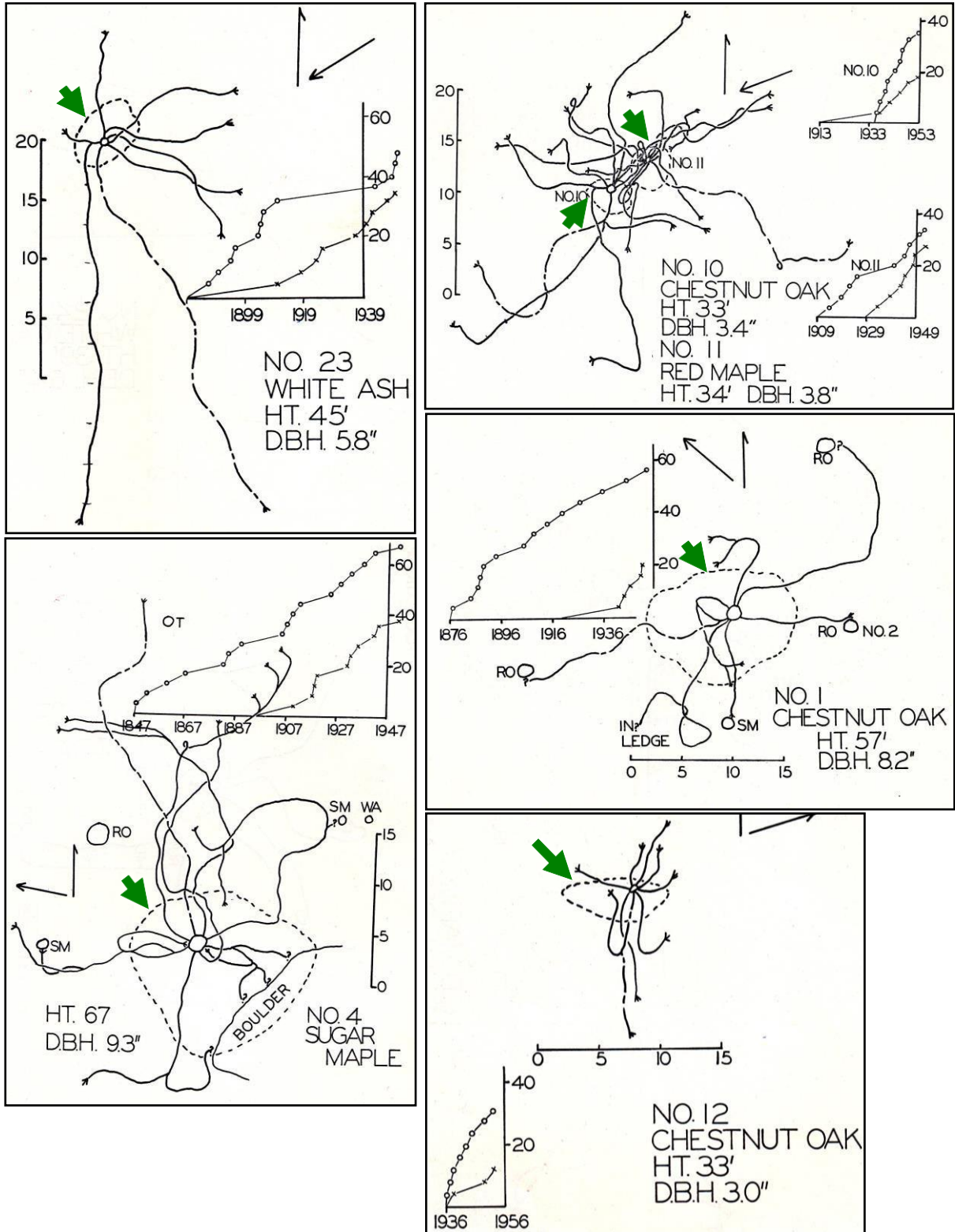
De analogie houdt daar echter op: de staat van de kruin en het wortelgestel zijn niet identiek.

- De specifieke architectuur toont zich over het algemeen aanzienlijk vroeger in het wortelgestel dan in de bovengrondse delen van de boom

- Het vermogen van een subeenheid van de plant om zijn architectuur te herhalen door middel van reïteratie, is niet synoniem aan het bestaan van dezelfde mogelijkheid in het andere deel. Wanneer de reïteratie zich kan uiten in de twee subeenheden, is die niet noodzakelijk identiek in deze 2 delen (gedeeltelijke reïteratie / totale reïteratie - vork / vertraagde reïteratie).

Fig. 34: Uitbreiding van de horizontale gestelwortels met kroonprojectie (aangeduid met de groene pijl) van verschillende bomen:

de exacte cijfergegevens voor deze bomen staan in de vorige tabel (afb 33). (Uittreksel uit STOUT 1956)



6.2. Groeiritmte van de twee subeenheden van de boom

In ons klimaat is de periode van wortelgroei vaak langer dan dat van de kruin: ze begint vóór de knoppen uitlopen en gaat nog verder na de bladval.

Wortelgroei is afhankelijk van externe **en** interne factoren:

- gunstige klimaatparameters voor wortelgroei (voornamelijk temperatuur en vochtigheidsgraad)
- de afwezigheid van **fysiologische rust** van de knoppen op de twijgen (wat verschilt van de schijnbare rusttoestand van de knoppen *).

Wanneer de knoppen in **fysiologische rust** zijn, kan de wortelgroei zelfs worden geremd onder gunstige externe omstandigheden. Dit demonstreert de afhankelijkheid van de wortels ten aanzien van de groeiregulatoren die geproduceerd worden door fysiologisch actieve knoppen*.

Afhankelijk van de soort kunnen de wortels groeien (fig. 34 rechts):

- parallel of afwisselend met de bovengrondse groei
- volgens één of meer opeenvolgende golven bovenop of afgewisseld met bovengrondse lengtegroei**.

Voor een gegeven soort treedt wortelverlenging op in een bepaald waardenbereik van bodemeigenschappen (voornamelijk temperatuur en vochtigheidsgraad). Wortelgroei wordt geblokkeerd buiten dit waardenbereik (afb. 34 links). Soorten van dezelfde oorsprong kunnen verschillende gevoeligheidsdrempels (minimum en maximum) hebben voor dezelfde bodemeigenschap.

Voor een gegeven individu bepalen de gradiënten van bodemtemperatuur en vochtigheid een geleidelijk herstel van de wortelactiviteit volgens de diepteniveaus die in beschouwing worden genomen. Bovendien hebben de verschillende aanwezige wortelcategorieën geen gevoeligheidsdrempels die strikt identiek zijn aan de eigenschappen van de bodem.

De pieken van wortelactiviteit komen daarom overeen met de perioden waarin het aantal actieve wortels maximaal is en de wortels het sterkste verlengen. De minima zijn indicatief voor perioden waarin de meeste wortels hun groei hebben gestopt en de lengtegroei sterk is gedaald.

De piek van de wortelgroei in de lente of vroege zomer (afb. 34 rechts) leidt tot de hervatting van de wortelverlenging en tegelijkertijd tot de vorming van talrijke absorberende wortelpunten. Het verminderen van de activiteit na deze piek moet worden beschouwd als het resultaat van het stoppen van de verlenging van bepaalde orden of categorieën van wortels of wortelhorizonten terwijl anderen hun activiteit voortzetten.

Men moet daarom in acht nemen dat, afgezien van de winterstop die wordt veroorzaakt door het samengaan van ongunstige omstandigheden, intern (fysiologische rust) en extern (temperatuur), een deel van de beworteling nog steeds actief kan blijven, zelfs wanneer de bovengrondse groei stil ligt.

BIJ HET BEPALEN VAN DE BEWATERINGSPERIODES VAN JONGE PLANTEN EN DE HOEVEELHEDEN DIE MOETEN VOORZIEN WORDEN, IS HET DUS BELANGRIJK OM REKENING TE HOUDEN MET HET FEIT DAT DE WORTELGROEI (DIE ZELF VEEL WATER VRAAGT) SLECHTS IN BEPERKTE MATE SYNCHROON VERLOOPT MET DE BOVENGRONDSE GROEI.

* een knop verkeert in een fysiologische rusttoestand wanneer de gunstige klimatologische omstandigheden hem niet toelaten om uit te lopen

** bij een aantal soorten kan de bovengrondse groei plaatsvinden in verschillende opeenvolgende golven in hetzelfde jaar werken (polycyclisme), maar dit wordt grotendeels beïnvloed door de natuurlijke hulpbronnen in de omgeving en het ontwikkelingsstadium van de boom.

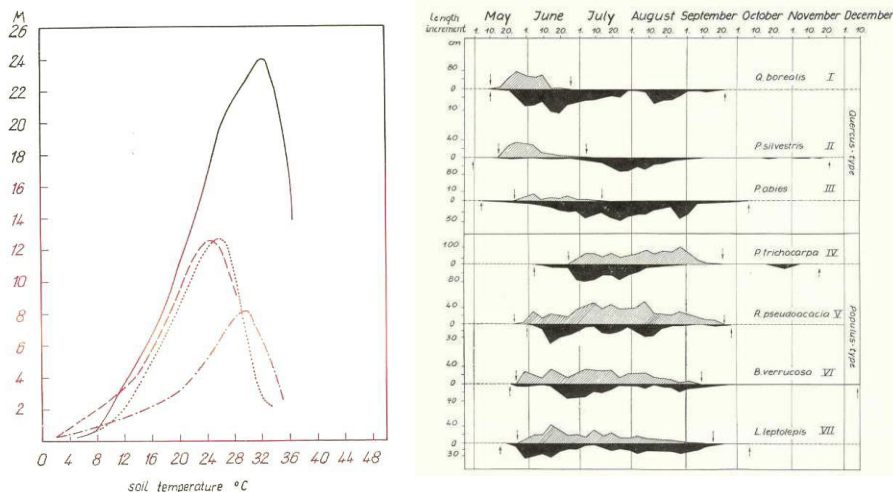


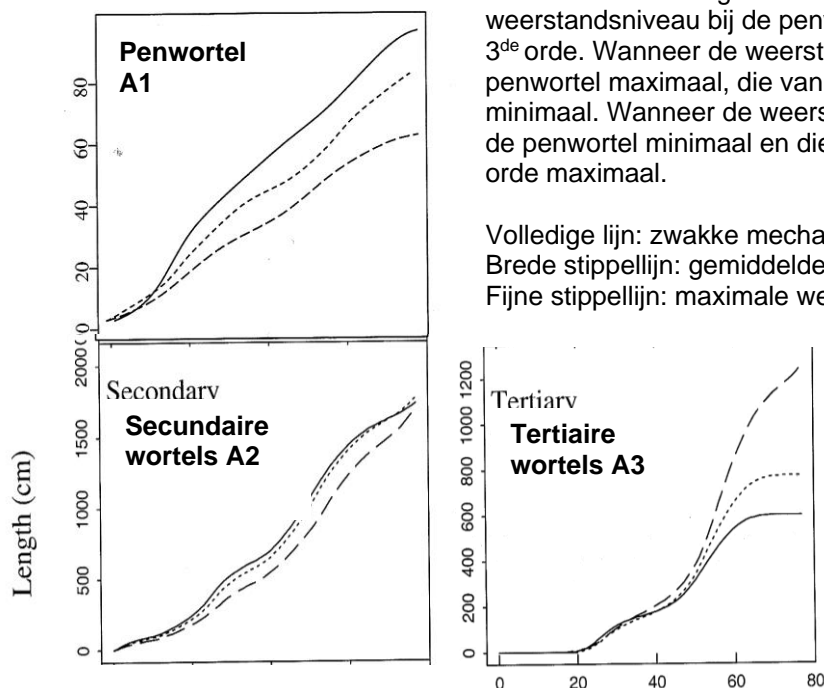
Fig 35

Links: effect van temperatuur op cumulatieve wortelverlenging (lengte in cm). Minimale, optimale en supra-optimale temperatuurwaarden voor wortelgroei bij *Fagus silvatica* (—), *Fraxinus excelsior* (-.-), *Picea abies* (.....), *Abies alba* (____) van Ladefoged, 1939 in Lyr en Hoffman

Rechts: waarde in cm van de cumulatieve bovengrondse groei (gearceerd) en wortelverlengingen (in zwart) van jonge bosplanten: van boven naar beneden *Quercus borealis*, *Pinus sylvestris*, *Picea abies*, *Populus trichocarpa*, *Robinia pseudoacacia*, *Betula verrucosa*, *Larix leptolepis*. Uittreksel van Lyr en Hoffman:

Onderaan : Impact van verschillende weerstandsniveaus (indringingsweerstand / verdichting van de bodem) op de 3 wortelcategorïeën van een jonge *Hevea*-plant: effect op de verlenging van de betrokken wortels na 80 dagen van weerstand (volgens Thaler en Pagès).

De 3 categorieën (3 ordes) van wortels reageren niet op dezelfde manier op dezelfde mate van bodemverdichting :



Bemerk de omkering van de reacties bij hetzelfde weerstandsniveau bij de penwortel en de laterale wortels van 3^{de} orde. Wanneer de weerstand zwak is, is de groei van de penwortel maximaal, die van de laterale wortels van 3^{de} orde minimaal. Wanneer de weerstand maximaal is, is de groei van de penwortel minimaal en die van de laterale wortels van 3^{de} orde maximaal.

Volledige lijn: zwakke mechanische bodemweerstand
Brede stippellijn: gemiddelde weerstand
Fijne stippellijn: maximale weerstand

7. SAMENVATTENDE BIBLIOGRAFIE :

Dit artikel werd geschreven uit een klein aantal geschriften die zelf al rijk zijn aan referenties: het grootste deel van de inhoud en de referenties is te vinden in de eerste 4 hieronder vermelde werken (2 in het Frans, 2 in het Engels).

ATGER C. 1995. Les systèmes racinaires des arbres: structure et fonctionnement. Revue bibliographique. Rapport de recherche commandé par l'association Séquoia (Châteauneuf du Rhône) et financé par le Ministère de l'Environnement (162 pages, 18 planches, 166 références bibliographiques).

ATGER C. 1992. Essai sur l'architecture racinaire des arbres. Thèse Doct. Physiologie, Biologie des Organismes et des Populations, Univ. Montpellier II: 287p.

LYR H and HOFFMAN G 1967. Growth Rates and growth periodicity of tree roots. International Review of forestry research vol2 : 181-236

HERMAN RK 1977 Growth and production of tree roots : a review. In "The below ground ecosystem : a synthesis of plant associated processes. JK Marshall ed Colorado St Univ, Range Sci Dept, Sci Series n° 26: 7-28

ATGER C., ÉDELIN C. 1994. Stratégies de colonisation du milieu souterrain par le système racinaire des arbres. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, Vol. 49: 343-356.

ATGER C. ÉDELIN C. 1994. Première données sur l'architecture comparée des systèmes racinaires et caulinaires des arbres. *Can. J. Bot.* Vol. 72: 963-975

ATGER C. 1991. L'architecture racinaire est-elle influencée par le milieu? *In* : L'Arbre; BIOLOGIE ET DÉVELOPPEMENT. C. ÉDELIN ed. *Naturalia Monspeliensia* n°h.s.: 71-84.

ÉDELIN C. ATGER C. 1994. Stem and root tree architectures: Questions for plant biomechanics. *Biomimetics*, Vol. 2, (3) : 253-266.

ATGER C. 1995. Le développement par intercalation dans les systèmes racinaires des arbres. *In* : la racine et le système racinaire. Compte rendu des séminaires du Groupe d'Étude de l'Arbre, 6-7 Avril 1995, Orléans : 69-85.

STOKES A., ATGER C., BENGOUGH A.G., FOURCAUD T., SIDLE R.C.. 2009. Desirable plant root traits for protecting natural and engineered slopes against landslides *Plant and soil*, 324 (1) : 1-30.

Collectief Oeuvre

ÉDELIN C. ed 1991 : L'ARBRE BIOLOGIE et DEVELOPPEMENT Actes du 2^{ème} Colloque International. Revue *Naturalia Monspeliensia* numéro Hors série

KUTSCHERA L., SOBOTOK M. LICHTENEGGER E., HAAS D. 1997. Bewurzelung von Pflanzen in den verschiedenen Lebensräumen. 5 Band der Wurzelatlas-Reihe. *Stapfia* 49 331pages

KÖSTLER JN, BRUCKER E and BIBLERIETHER H 1968. Die Wurzeln der Waldbaüme. Verlag Paul Parey, Hamburg and Berlin. 262 p

2006, DRENOU C, BONNEAU M, CHARNET F, CRUIZIAT P, FROCHOT H, GARBAYE J, GIRARD S, LARRIEU L, LEVY G, MARCAIS B, MOORE W et ROSSIGNOL JP Les racines Face cachée des arbres IDF

GLOSSARIUM/VERKLARENDE WOORDENLIJST

cambium : ringvormige meristeem dat verantwoordelijk is voor de diktegroei van takken of wortels van de zogenaamde "houtachtige" planten. Door de deling van de cellen geeft het vasculaire cambium aanleiding tot secundair geleidend weefsel (hout = xyleem II en liber = phloem II).

Vertraagde ontwikkeling (vertakking) of uitgestelde ontwikkeling (vertakking): vertakking die gebeurt nadat het betreffende orgaan in de lengte is uitgegroeid. Bij takken gaat het bij vertraagde ontwikkeling meestal om knoppen die gevormd zijn in het reguliere groeiproces, maar die tot dan toe "slapend" bleven. In de wortels blijft de exacte oorsprong van de wortels met vertraagde ontwikkeling onbekend (geïnitieerd en slapend gebleven of gevormd op het moment van verlenging??).

centripetaal/centrifugaal differentiatie: richting en chronologische volgorde van de differentiatie van cellen binnen hetzelfde weefsel. Wanneer de differentiatie op het niveau van de meest perifere cellen van het orgaan start en vervolgens naar het centrum toe vordert, wordt gezegd dat het centripetaal of middelpuntzoekend is. Wanneer het daarentegen bij de meest centrale cellen start en vervolgens naar de periferie toe gaat, is het middelpuntvliedend of centrifugaal.

differentiatie : Het proces waarbij een cel, weefsel of orgaan de structurele en functionele eigenschappen verwerft van de klasse waartoe het behoort. In de loop van de ontwikkeling van het organisme maakt differentiatie het mogelijk om verschillende cellen, weefsels of organen van dezelfde oorspronkelijke stam te creëren.

bilaterale symmetrie met dorsiventraliteit: vorm van bilaterale symmetrie (de rechterzijde van het orgaan is de symmetrie van de linkerzijde langs een lengteas) maar waarbij de rug (adaxiale zijde) niet de symmetrie van de buik is (abaxiale zijde). Betreft horizontale stengels of wortels met 2 rijen laterale formaties (links en rechts) en een derde ventrale rij die niet zijn dorsale symmetrie heeft..

apicale dominantie: Remmende invloed van de apicale meristeem van een as op de ontwikkeling van de laterale assen. Apicale dominantie resulteert in een totale remming van de groei of controle van de expressie van de ontwikkeling..

houtachtig, houtig : vervaardigt uit lignine, dus gemaakt van hout. Bij uitbreiding plant of orgaan dat in staat is om de diameter te vergroten door de werking van het vasculaire cambium en de productie van hout.

meristeem : Weefsel dat in embryonale toestand blijft en zich actief deelt om de cellen te produceren die de verschillende weefsels van plantaardige organen opbouwen. Het meristeem is verantwoordelijk voor de groei. Het wortelmeristeem verschilt van dat van de stam door zijn "subapicale" positie die beschermd wordt door het wortelmutsje en door zijn onvermogen om laterale organen (knoppen) te produceren.

Floem : Complex geleidend weefsel (zeefbuiscel in combinatie met celparenchymavezel) dat instaat voor de geleiding van het verrijkte sap naar de wortels. Het bastweefsel laat de overdracht toe van de complexe moleculen die door de bladeren (koolhydraten, groeiregulatoren) of de wortels (groeiregulatoren) worden geproduceerd, door de hele plant heen. Het primaire bastweefsel wordt opgezet door het primaire meristeem (wortel-stam blad), het secundaire bastweefsel of liber wordt geproduceerd door het vasculaire cambium van de organen met een duidelijke verdikking.

Supplementaire penwortels : penwortel, andere dan de kiemwortel (radikel) of het verlengstuk ervan. Over het algemeen ontstaan uit de vertakking van de kiemwortel zelf en/of de horizontale zijwortels van de kiemwortel.

Wortelkiem (primordium) : jonge wortel in het proces van vorming voor die uit die uit de moederwortel breekt

radikel (primaire penwortel) : eerste wortel in het embryo in het zaad, ook wel kiemwortel of primaire wortel genoemd. In houtachtige planten bouwt het de hele beworteling van het jonge wortelsysteem op. De radikel groeit gewoonlijk verticaal.

reïteratie : sensu stricto herhaling. Bijzonder vertakkend proces dat een breuk in de differentiatievolgorde van het vertakte systeem genereert. Reïteratie is de herhaling van een reeds uitgesproken ontwikkelingsfase en doet zich dus voor wanneer een systeem een eerdere as herneemt ;

Wortelsysteem (wortelapparaat): Totaal van de wortels van een individu.. Bij planten die in staat zijn tot marcotteren (vormen van wortels aan de basis van de op de grond liggende tak) of wortelopslag (vormen van takken vanuit de wortels) omvat de beworteling van het individu ook die van aflaggers of wortelopslag

xyleem : Complex geleidend weefsel (bestaande uit verschillende soorten cellen die de functies van drager (vezel), overdracht (parenchym) en geleiding van het zogenaamde opstijgende ruwe sap (vaatelementen) uitvoeren. Het xyleem laat water en minerale elementen die door de wortels uit de bodem worden gehaald, circuleren in de plant. Het xyleem I wordt gevormd door de primaire meristeem (wortel of stam), het secundaire xyleem of hout wordt geproduceerd door het vasculaire cambium.

Vertaling en bewerking door:

Wim Peeters Hogeschool Vives en Odisee Hogeschool
en
Ruben Rogier Boombiotop

Wij danken de auteur Claire Atger en de uitgever Plante & Cité voor hun bereidwillige toestemming om dit artikel te vertalen en te publiceren.