

Wortels en wortelsysteem bij bomen deel 1

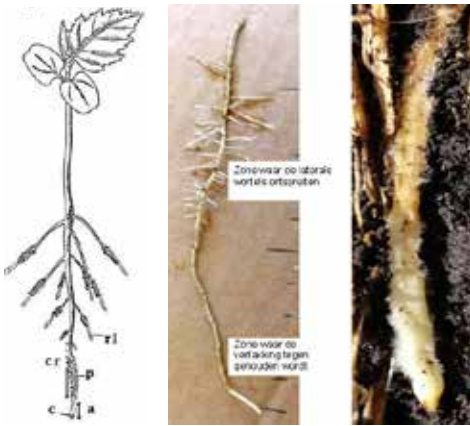
STRUCTUUR EN ONTWIKKELING

AUTEUR: CLAIRE ATGER, BOTANICUS, ONDERZOEKINGENIEUR EN GEASSOCIEERD ONDERZOEKER BIJ POUSSE-CONSEIL
VERTALING: WIM PEETERS, LECTOR BOOMVERZORGING, KATHOLIEKE HOGESCHOOL VIVES EN RUBEN ROGIER, BOOMZORG RUBEN

Sinds Francis Hallé en Roelof Oldeman de eerste aanzet hebben gegeven voor het bestuderen van de manier waarop bomen en andere planten hun kruin opbouwen, is de kruinarchitectuur uitgegroeid tot een onderdeel van de botanische wetenschappen waaraan vooral in Frankrijk veel aandacht besteed is. Wie al het genoeg heeft gehad om de tweedaagse opleiding van Tom Joye te volgen, weet dat deze discipline een aantal zeer interessante toepassingen kent.

Claire Atger heeft in Frankrijk vanuit deze discipline een aantal decennia minutieus onderzoek gedaan naar de beworteling van bomen. In februari 2019 is Claire Atger samen met Yves Caraglio een driedaagse workshop komen geven bij Inverde. Daar leerden we dat onze kennis van de beworteling van bomen nog heel vaak gebaseerd is op veronderstellingen en foute aannames. Nochtans is het omwille van het enorme belang van het wortelgestel van de boom voor boombeheerders absoluut noodzakelijk dat onze kennis van het wortelgestel gebaseerd is op feiten. Daarbij moet bijzondere aandacht besteed worden aan de invloed van snoei en het ondergrondse milieu op de bouw van het wortelgestel en de consequenties daarvan op het beheer.

Naar aanleiding van die workshop zijn we begonnen aan de vertaling van enkele artikels van Claire Atger waarin ze de resultaten van haar onderzoeken samengevat heeft. Dit nummer bevat het eerste deel van die vertalingen. In de twee komende nummers staan de vervolgdelen. De bijbehorende verklarende woordenlijst en samenvattende bibliografie konden wegens plaatsgebrek hier niet worden opgenomen. Ze kunnen worden geraadpleegd op de website van KPB-ISA: <https://www.kpb-isa.nl/index.php/vakblad-bomen/archief>



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

Midden:

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.

Organisatie van de wortel

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

De apex

De worteltop of apex (fig. 1) is het juveniele, niet-houtachtige, onvertakte eindgedeelte, 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, mineraal- en organische stof opgelost in water

of de interne inhoud van fotosyntheseproducten, groeihormonen en de correlaties tussen organen, enz. – en erop kan 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 de dikte 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) omhuld door het wortelmutsje dat het meristeem weefsel, dat instaat voor de lengtegroei, bedekt.

Het wortelmutsje

Het wortelmutsje (fig. 1) is een smerende en beschermende omhulling, die ervoor 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.

Het meristeem

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

Het bestaat uit twee 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):

Vóór het meristeem:

- Het wortelkapje en het perifere epiderm dat beschermt en absorbeert.

Achter het meristeem en van de periferie naar het midden (fig. 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 groepeerd waar het ruwe sap (xyleem) en het verwerkte sap (floëem) getransporteerd worden.
- Daar tussenin bevinden zich twee cellagen (pericykel en endoderm) die de centrale cilinder scheiden van het corticale parenchym (cortex).

In het endoderm worden de elementen die de wortel absorbeert, 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 xyleempalissaden als primaire floëempalissaden.

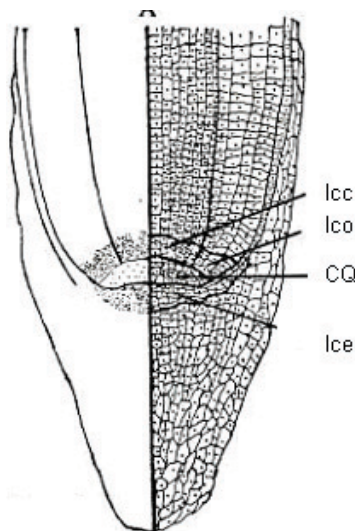
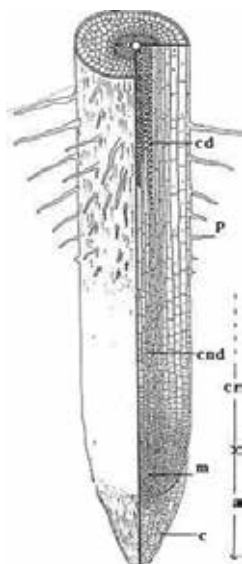
Figuur 2 Groei van de wortel en werking van het meristeem.

Boven:

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.

Onder:

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 cilinder (icv), van de cortex (ico), van het wortelmutsje en de epidermis (ice), onbeweeglijk centrum (cq).



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 die tijdens de meresis is geproduceerd).

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).

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.

De vertakking

Het terminaal meristeem vormt de wortel en controleert de vertakking ervan (fig. 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.

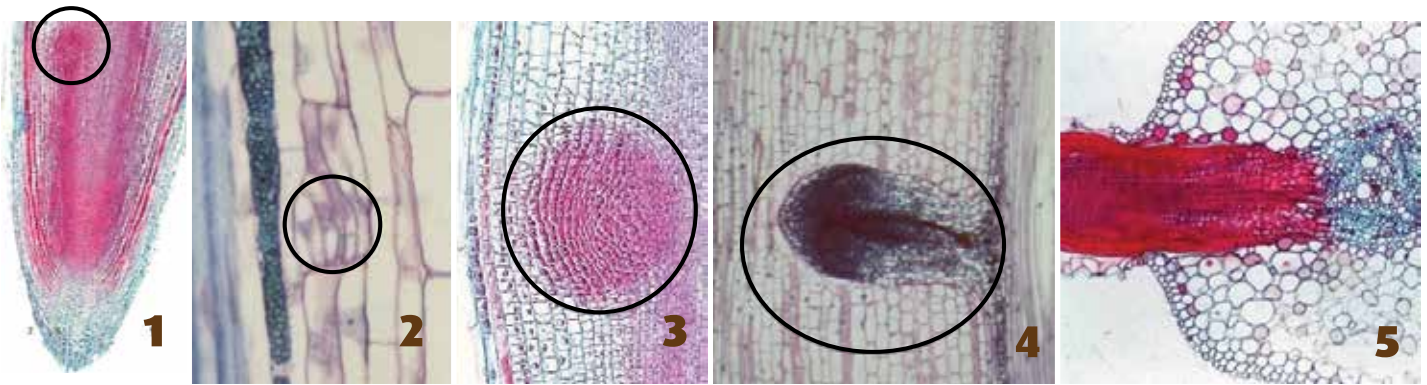
De vertakking is het resultaat van een specifieke cel van het pericykel die gesitueerd is tegenover een bundel van vaatweefsel (primair xyleem bij houtachtige planten). Zodra deze cel geen apicale remming meer waarneemt, begint ze te splitsen en vormt een wortelpunt (apex). Haar basis maakt een verbinding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

Elke xylempalissade (fig. 4) is op zijn beurt de oorsprong van dit proces tot wortelaanzet. Het 'theoretische' vertakkingsplan zal daardoor spiraalsgewijs door elk van de xylempalissades lopen.

De vertakkingen zijn meer regelmatig verspreid naarmate het aantal geleidende weefselpalissades (en dus potentiële locaties die een vertakking 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.

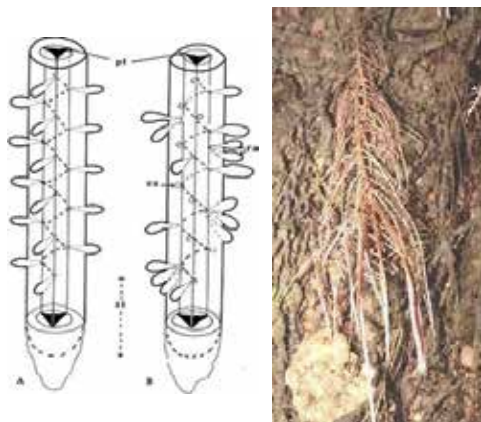
Het terminale meristeem controleert de manier waarop de wortel vertakt en bepaalt daarbij:

- 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).



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 remingszone 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.



Figuur 4 Vertakkingspatroon (rhizotaxie).

p houtachtige pool
zi remingszone
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 remingszone.

Tekening B: Verschillende oorzaken van onregelmatigheid van de laterale wortelrangschikking: verandering van de draairichting van de spiraal, afsterven van het 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 platan-wortel die in water groeit.

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 met zekerheid een wortel van een twijg te kunnen onderscheiden

De differentiatie

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.

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 het midden houden 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 vervult binnen het geheel van het wortelstelsel.



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 laatste laterale gevormde wortels. Hun groei wordt gestimuleerd en hun eigenschappen houden het midden 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.

De diktegroei

De diktegroei wordt verzekerd door de vorming van twee ringvormige, secundaire meristemen (ook wel cambium genoemd) (fig. 7). Aan de binnenzijde produceert het vasculaire cambium (of liberohoutig 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 fellogeen of subero-phellodermisch 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 phelloderm parenchym vormt.

*Anatomisch (histologie) wordt met 'schors' de stof aangeduid die we suberine of kurk noemen. Het is iets heel anders dan wat bosbouwers 'foutief' schors noemen, en wat verschillende levende perifere weefsels omvat.

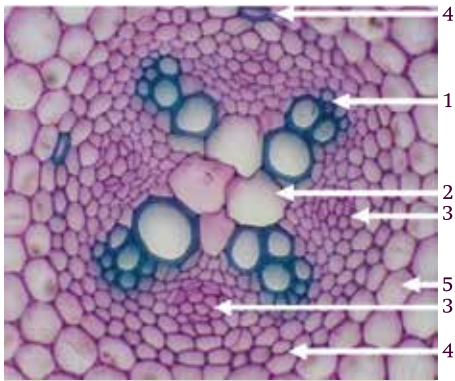
Deze twee secundaire meristemen functioneren in de wortel net zoals in de stengel en het is onmogelijk om wortels en stengels vanuit dit oogpunt te onderscheiden. Omdat de secundaire weefsels dik en stijf zijn, betekent het begin van de diktegroei nagenoeg het totale verlies van de capaciteit tot lengtegroei, 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.

Noot van de vertaler: wie meer wil weten over de manier waarop de apex de omgeving waarneemt en de groei van het wortelgestel in zijn geheel controleert, raden we Briljant groen, de intelligentie van planten van Stefano Mancuso aan.

Het enige actieve, gevoelige deel van de wortels dat kan reageren is de apex



Figuur 6: Anatomie van de wortel.

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

Indeling van wortels

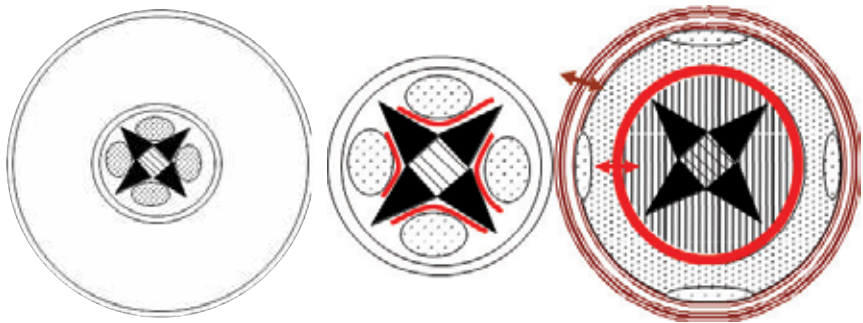
Wortels kunnen verdeeld worden in twee groepen, korte niet-verhoute wortels en lange verhoute wortels.

Korte 'niet verhoute' wortels

Deze 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 tegenkomen.). Wanneer de top afsterft, sterft de volledige wortel af.

Lange verhoute wortels

Deze 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.



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 primair xyleem-palissades (in zwart) en primair floëem (stippelijnen);
- 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 omringen. 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 fellogeen 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).

Heterorhizie en co-existentie van deze twee worteltypen

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 co-existentie van deze twee wortelcategorieën.

In feite is er bij houtachtige planten geen fundamentele discontinuïteit tussen deze twee categorieën. Het kunnen twee opeenvolgende ontwikkelingsstoelstanden 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 ze worden snel afgestoten. Andere 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 binnen dezelfde beworteling een vroeg visueel onderscheid toelaat tussen deze twee worteltypen. Hoewel de diameter en lengte van de top vaak gecorreleerd zijn met het groeipotentieel, zijn deze parameters binnen dezelfde wortelcategorie vatbaar voor variatie naargelang de interne en externe invloeden die de wortel ondervindt.

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 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 onderscheid tussen de lange verhoude wortels en de korte niet-verhoude wortels is algemeen toepasbaar op alle meerjarige hogere planten in de tropische en gematigde regio's.

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-verhoude wortels. De beworteling is gestructureerd rond twee subklassen van lange verhoude wortels (fig. 10):

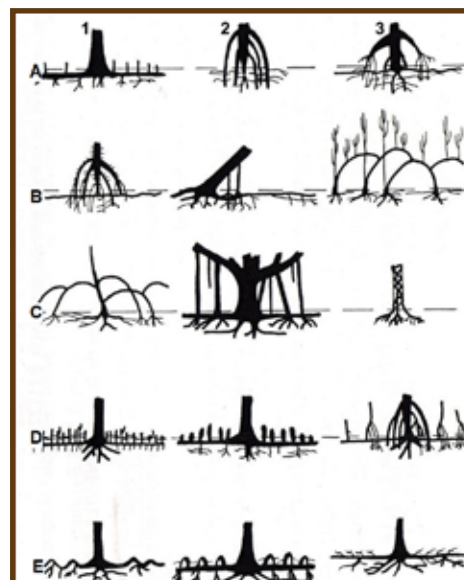
- blijvende verhoude wortels die het raamwerk (skelet/infrastructuur) van de beworteling vormen;
- verhoude wortels die lateraal ontstaan uit de vertakking van dit meerjarige raamwerk en die afgestoten en vervangen kunnen worden.

Gestelwortels: blijvende verhoude 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.

De radikel of penwortel

Dit is de eerste wortel die de zaailing vormt 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.



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

Diverse vormen van verhoude wortels in de tropen:

- 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)



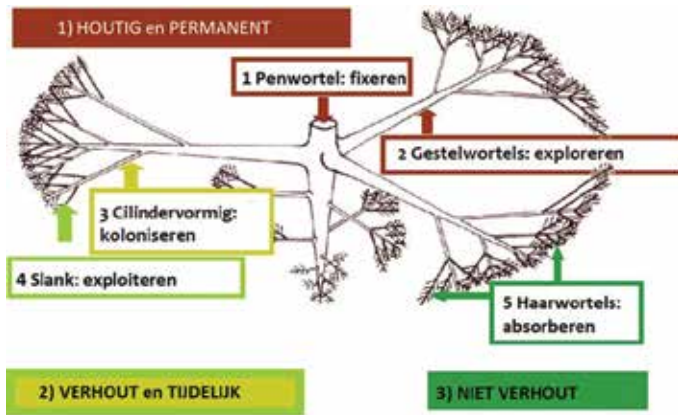
Figuur 9 Morfologische diversiteit van de pneumatoforen.

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 fysionomische en structurele diversiteit van pneumatoforen in tropische flora.

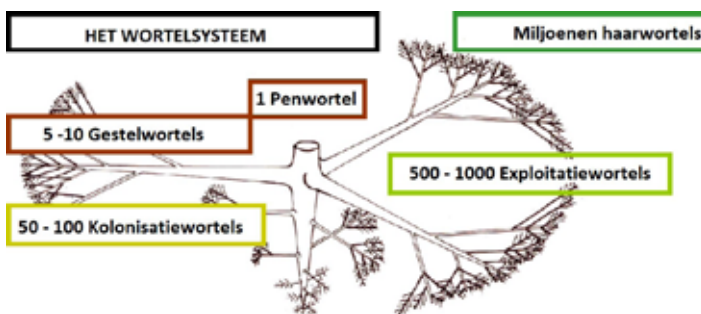
De pneumatofoor kan een deel zijn van een doorlevende gestelwortel (h, j, k) of van een bladverliezende exploitatiewortel (a, d, g). Bij de moerascipres is de pneumatofoor een houtachtige vergroeiing van het oppervlakkige deel van de gestelwortel (type K).

Het onderscheid 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 10 Opbouw van de beworteling van verhoute planten: het penworteltype.



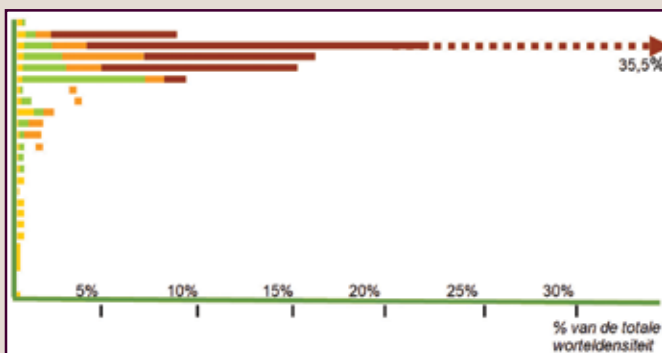
Figuur 11 Organisatie van de beworteling van verhoute planten: relatief aantal van de verschillende aanwezige worteltypen.



Figuur 12 Verdeling van de verschillende diameterclassen 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



% van de totale worteldensiteit

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

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.

Differentiatie van de gestelwortels

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. 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 die van een penwortel en normaal gevormde laterale wortels inliggen.

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.

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.

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.

In het tweede deel dat in Bomen 53 zal verschijnen, zullen onder meer het bewortelingspatroon en de classificatiesystemen aan de orde komen.