










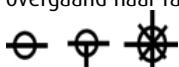



Wortels en wortelsysteem bij bomen deel 2

STRUCTUUR EN ONTWIKKELING

AUTEUR: CLAIRE ATGER, BOTANICUS, ONDERZOEKINGENIEUR EN GEASSOCIEERD ONDERZOEKER BIJ POUSSE-CONSEIL

VERTALING EN BEWERKING: WIM PEETERS, LECTOR BOOMVERZORGING, KATHOLIEKE HOGESCHOOL VIVES EN RUBEN ROGIER, BOOMZORG RUBEN

In Bomen 52 hebben we de groei en vertakking van het wortelgestel bekeken om uit te komen bij de verschillende types van wortels waar het wortelstelsel uit opgebouwd is. Daarmee is het verhaal van de opbouw van het wortelsysteem nog lang niet af. Integendeel zelfs, over de bouw en structuur van het wortelgestel valt nog heel veel te leren. Zoveel zelfs dat alles niet in een keer te vatten valt. We geven in dit artikel de belangrijkste zaken mee. De volledige vertaling van het artikel kan worden geraadpleegd op de website van KPB-ISA: <https://www.kpb-isa.nl/index.php/vakblad-bomen/archief>

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 ORIËNTATIE	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	Blijvend	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

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

Morfologische en functionele overeenkomst tussen wortels en takken

Atger vergelijkt de opbouw van het wortelstelsel en de kruin op basis van de onderdelen (assen) waaruit beide zijn opgebouwd en ziet een aantal overeenkomsten, maar ook verschillen. De penwortel en stabiliteitswortels bepalen de contouren van de beworteling, net zoals de stam en de gesteltakken de contouren van de kruin bepalen. En ook op het niveau van de volgende assen zijn er overeenkomsten en verschillen tussen kruin en wortelgestel. In onderstaande tabel worden alle assen die het wortelgestel bepalen schematisch weergegeven.

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 plaatsvindt.

Symmetrie: de verdeling van laterale wortels in twee, drie 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:

- twee rijen: bilaterale symmetrie; symmetrie ten opzichte van een verticale as die door het midden van de wortel loopt;
- drie 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 verhoude wortel met radiale symmetrie is een centrale penwortel, de horizontale cilindrische tijdelijke verhoude wortel met bilaterale symmetrie is een kolonisatie wortel of een perifere exploitatie wortel.

Elke verhoude 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 belangrijker zijn rol voor het geheel. Het is belangrijk om te onthouden dat een bepaalde wortelcategorie meestal verschillende soorten laterale formaties ontwikkelt.

Figuur 14 Enkele bewortelingstypes in de gematigde zone. Het wortelgestel van een tulpenboom (*Liriodendron tulipifera*): De horizontale zeer massieve penwortel ontwikkelt heel veel dikke penwortels (met een grote diameter). Dezelfde strategie kan vastgesteld worden bij es (onder) de ontwikkeling van afzinkwortels kan het gevolg zijn van vertakking of van de transformatie van een horizontale wortel die wijzigt in een secundaire verticale wortel.



Hoe korter de levensduur van een wortel is, des te meer gespecialiseerd hij is; hoe centraler de wortel, hoe belangrijker zijn rol voor het geheel



Figuur 15 Nog enkele wortel-
types in een gematigd klimaat.

Boven en rechts: Een vol-
wassen walnoot ontwikkelt
gestelwortels waarvan het
uiteinde verticaal in de grond
kan duiken.
De vertakking van deze gestel-
wortels geeft hier aanleiding tot
3 elementen:
• een afzinkwortel
• twee horizontale wortels

Onderste twee foto's: Twee
15-jarige walnootbomen uit
hetzelfde experimentele per-
ceel. Deze twee bomen hebben
dezelfde oorsprong en zijn op
dezelfde manier beheerd.
Ze werden geselecteerd als
representatief voor de twee
uitersten (brede kruin en
opgaande kruin) van een reeks
variëaties in boomkroonvorm.

Specifieke kenmerken en variabiliteit van het bewortelingspatroon bij bomen

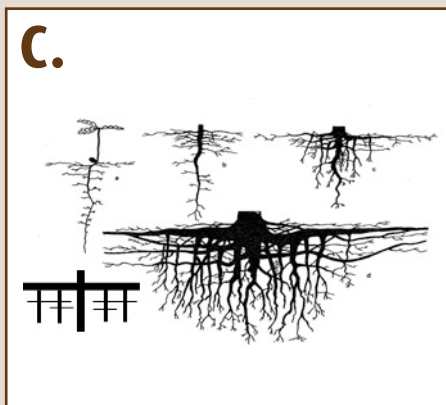
Zoals de boom een kenmerkende habitus heeft,
zo is ook de opbouw van het wortelgestel ken-
merkend voor een soort. Vooral de gestelwortels
zorgen voor de grootste variatie in de opbouw
van het wortelgestel. De ontwikkeling van de
penwortel ten opzichte van de gestelwortel, de
oriëntatie, dichtheid van vertakking en de ruim-
telijke verdeling zijn daarbij bepalend.

De uiteindelijke vorm van het wortelgestel
wordt vooral bepaald door de omgeving. Om de
opbouw van het wortelgestel te kunnen beoorde-
len moeten we in de eerste plaats kijken volgens
welke systemen dat zich ontwikkelt. We mogen
daarbij niet uit het oog verliezen dat de bodem,
de manier van aanplanten en wortelsnoei een
belangrijk effect kunnen hebben op de uiteinde-
lijke vorm van dat wortelgestel. Het kan dus niet
uitgesloten worden dat de bestaande classifica-
ties van wortelsystemen uitgaan van een menge-
ling van genetische kenmerken (endogeen) en
aanpassingen aan het specifieke milieu (exo-
geen). Bovendien wordt zelden het hele wortelge-
stel bekeken, maar doorgaans slechts dat deel dat
in lijn ligt met de stam.

Deze vier auteurs herschrijven de vorm van de
verticale wortels van *Quercus robur* onder vijf
verschillende configuraties (vetgedrukte iconen).
Enkel de illustratie van Jenik geeft een idee van



Figuur 16 Beperkingen van de classificatiesystemen: het voorbeeld van
Quercus robur.



A: Twee verschillende manieren van beworteling van *Quercus robur* gezien
door Kutschera (de vorm van beworteling wordt schematisch vetgedrukt
weergegeven).

B: Twee jonge bomen, klaar om aan te planten. (10/12) Na het snoeien
ontwikkelde de spile een aantal schuine regeneratieve wortels.

C: Ontwikkeling van beworteling van *Quercus robur* door Jenik: Deze
openvolging van illustraties toont de volgende chronologie:

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

D: Twee stadia van ontwikkeling van *Quercus robur* door Koestler et al.

E: Profiel van de verticale beworteling (Drénou vertrekkende van Lucot 1994).

de opeenvolgende fasen van de vorming van de wortels en hun onderlinge hiërarchische relaties.

Afhankelijk van de situatie kan de penwortel zich op verschillende manieren ontwikkelen binnen een en dezelfde soort.

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. 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 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 bewortelingsvormen moeten dus de vertakking van het wortelgestel in beschouwing nemen, in plaats van het resultaat van die vertakking.

De analyse van de dynamiek van groei en ontwikkeling maakt het mogelijk om de manier waarop de delen vormgegeven worden, evenals de relaties van onderlinge afhankelijkheid en hiërarchie die de verschillende categorieën van wortels verenigen, te integreren. De bestaande classificaties zijn vaak gemaakt op basis van de uiterlijke kenmerken. Daardoor geven ze niet de mechanismen van ontwikkeling en rangschikking van de wortels weer.

Beperkingen van de classificatiesystemen.



Figuur 17 Voorbeeld 1 (17 A, B, C, D) (De penwortel is zwart, de horizontale gestelwortels zijn oranje).

In A worden drie categorieën wortels (penwortel, horizontale gestelwortel en schuine zijwortel) en drie orden van verschillende assen (kleuren) weergegeven.

In B dezelfde drie categorieën wortels met twee verschillende ordes van assen: de penwortel ontwikkelt achtereenvolgens twee verschillende categorieën zijwortels volgens de diepte. Het is belangrijk om deze wortels geïdentificeerd te hebben voor de wortels te snoeien of de boom te verplanten.

In C twee categorieën wortels (penwortel, gemengde gestelwortels), alles bij elkaar vijf opeenvolgende categorieën van assen.

In D twee categorieën wortels (penwortel en horizontale gestelwortels) en drie categorieën van vertakking: de gestelwortels ontwikkelen nieuwe penwortels die vergelijkbaar zijn met degene waaruit ze zelf ontstaan zijn. Deze 'terugkeer' in de ontwikkelingsvolgorde wordt reïteratie genoemd (zie verderop 'Reïteratie').



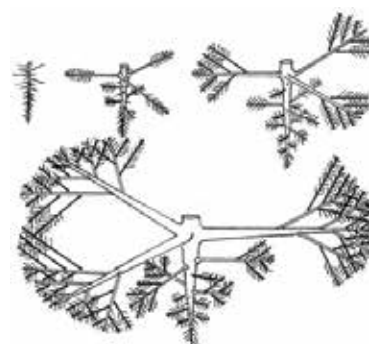
Voorbeeld 2 (17 E) (De penwortel is zwart, zijn zijwortels (gestelwortels) zijn oranje).

De penwortel induceert vroege horizontale differentiatie van zijn eerste zijwortels, die gespecialiseerd zijn in de exploratie van de meest oppervlakkige bodemlagen. Met de veroudering en de verlenging verliest hij geleidelijk dit vermogen. Deze evolutie kan ertoe leiden dat hij vorken ontwikkelt die bestaan uit verschillende verticale wortels in zijn terminale gedeelte (zie verderop '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.

De drie soorten penwortels (zwart in E1, E2 en E3) zijn een gevolg van de omgevingsfactoren en komen voor bij eenzelfde boomsoort: 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 'meerdere' penwortels (zie 'Reïteratie'). Maar de horizontale gestelwortels verliezen deze capaciteit ook geleidelijk wanneer de afstand tot de stamvoet vergroot: (C, D, E1, E2, E3). Hoe verder van de stamvoet hoe minder de boom dit soort wortels kan vormen. De gestelwortels die verder van de stamvoet gevormd worden uit een vork, groeien uitsluitend nog horizontaal.

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 wortelvormen moeten dus de vertakking van het wortelgestel in beschouwing nemen in plaats van het resultaat van die vertakking.



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

De ontwikkeling van het wortelapparaat kan worden ontrafeld in de vier volgende stappen (lees en volg parallel bijgevoegde figuur en tabel).

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

Figuur en tabel 18 Ontwikkeling van het wortelapparaat.

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

Uit het zaad wordt eerst de radikel gevormd die de zaailing verankert en waar de eerste haarwortels op gevormd worden. Doordat de radikel al snel water, mineralen en lucht uit de bodem kan opnemen wordt de zaailing onafhankelijk van de reserves in het zaad.

Die fase is vergelijkbaar met – maar niet identiek of gelijkwaardig aan – het beeld van de bovengrondse delen van de zaailing waarvan de jonge stengel alleen bladeren draagt.

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

De penwortel wordt langer, waarbij aan het uiteinde haarwortels gevormd worden. De oudste haarwortels worden uitgedund, worden dikker en groeien uit tot slanke verhoutte exploratiewortels die op hun beurt ook erg veel haarwortels vormen.

De beworteling is in dit stadium het tegenbeeld van het bovengrondse deel van de jonge plant, waarbij de stengel zijn eerste bebladerde twijgen vormt.

Stap 3: Actieve kolonisatie van dichtbij gelegen horizonten.

De oudste exploratiewortels aan de basis van de penwortel sterven deels af waardoor die uitgedund worden. De penwortel wordt daardoor minder dicht vertakt.

Aan het uiteinde van de penwortel worden nog steeds nieuwe haarwortels en exploitatiewortels gevormd zoals dat in de vorige stap is beschreven. De beworteling schuift dus schijnbaar mee op met de lengtegroei van de penwortel.

De oudste exploitatiewortels groeien verder in de lengte met nieuwe haarwortels aan het uiteinde, terwijl de haarwortels aan de basis uitgedund worden en uitgroeien tot exploratiewortels. Die oudste wortels transformeren op hun beurt geleidelijk tot kolonisatiewortels.

De penwortel buigt af, tenzij dat eerder al was gebeurd. 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 uitgedund worden.

Stap 4: Vorming van de blijvende gestelwortels en de exploitatie van de verre bodemhorizonten (de bodem op grotere afstand van de stam).

Aan de basis van de penwortel groeien de kolonisatiewortels uit tot gestelwortels. Samen met de penwortel vormen ze het overblijvende geraamte van het wortelsysteem.

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.

De boom heeft nu alle categorieën wortels opgezet die potentieel mogelijk zijn. Alleen in een niet-beperkende omgeving gebeurt dat volgens de karakteristieke architectuur van zijn soort. Bij sommige soorten kan deze specifieke vorm belangrijke transformaties ondergaan. Bij iedere stap wordt een nieuwe wortelcategorie geïnstalleerd die een nieuwe overeenkomstige functie vervult. Aan de buitenkant blijft de uitwisseling met de omgeving door de continue vorming van haarwortels ongewijzigd.

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

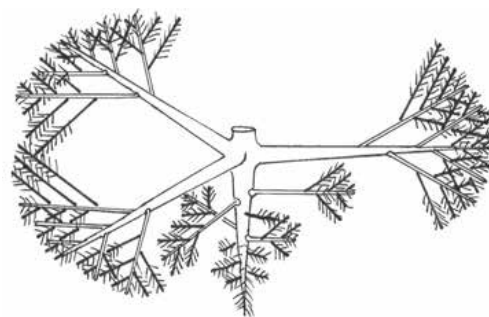
De elementaire groei van het wortelgestel die we beschreven hebben, vormt de basis van waaruit het wortelgestel zich verder ontwikkelt. Verdere groei kan door ofwel het verder uitbreiden van het wortelgestel, ofwel door het vormen van nieuwe penwortels. Deze twee strategieën vormen de basis voor de verdere strategieën voor exploratie en kolonisatie van de bodem.

Eenvoudige groei

De penwortels en gestelwortels vormen een blijvend systeem, maar zoals hiervoor beschreven leven kolonisatie-, exploitatie- en haarwortels slechts een beperkte tijd. Het bodemvolume dat hierdoor effectief wordt gekoloniseerd en geëxploiteerd, komt daardoor steeds verder van de basis van de boom te liggen, zonder dat er bijkomende wortels gevormd worden.

De structuurvormende elementen van de boom worden alsmaar groter (lengte en omvang), waardoor de afstand tussen blad en haarwortels steeds groter worden. Blad en haarwortels worden aan de uiteinden eenvoudig vernieuwd, terwijl hun volume ongeveer gelijk blijft.

Doordat de massa van zowel bovengrondse als ondergrondse structuurdragende delen door diktegroei toeneemt terwijl de boven- en ondergrondse opname gelijk blijft, zou dit een van de motoren van het senescentieproces kunnen zijn.



Figuur 19 Wortelgestel met een penwortel zonder reïteraties.

Door reïteratie kan de boom nieuwe delen vormen, waardoor dat proces vertraagd wordt. In de wortels kent de reïteratie twee vertakkingspatronen.

Definitie van reïteratie

We spreken van reïteratie wanneer in een vertakking een as wordt gevormd die gekenmerkt wordt door ‘terugkeren naar een vroegere fase’ van de wortelopbouw.

Deze twee specifieke vertakkingsprocessen zijn:

- het vorken;
- vertraagde ontwikkeling.

Het is een vastgeroest idee dat de groei van de wortels geëvalueerd kan worden op basis van de groei van de kruin

NB 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 vorken van het horizontale raamwerk vanaf het moment dat het volume van de exploitatiewortels of de haarwortel toeneemt.

De vertakking/vork

Kolonisatiewortels kunnen vertakken waarbij gestelwortels wortels (pijlen). Dichter bij de stam bestaan deze vorken uit twee tot drie blijvende wortels waaronder vaak een nieuwe penwortel. Verder van de stam worden er veel minder supplementaire penwortels gevormd (fig. 17).

Er zijn wat dat betreft verschillen per soort. Bij verschillende soorten dennen, essen of tulpenbomen worden nabij de stam vaak slechts twee wortels gevormd, waarvan de ene horizontaal groeit, en de andere verticaal een supplementaire penwortel wordt (fig. 14). Verder van de stamvoet worden er twee horizontale wortels gevormd. (fig. 17 E). Bij walnoot (fig. 15) kunnen de gestelwortels van hun normale horizontale groei aan het uiteinde verticaal

afbuigen. De wortel maakt een vork net voor de plek waar die afbuigt.



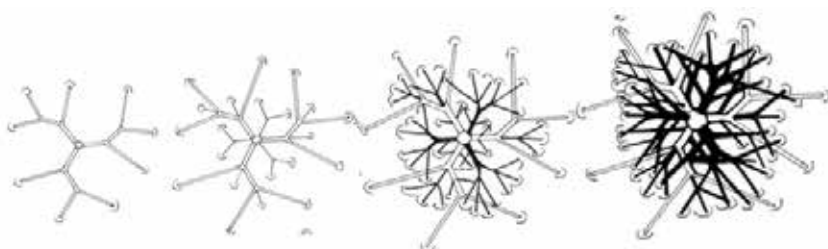
Figuur 20 Vorken op gestelwortels.

Supplementaire penwortels worden vaak al vroeg tijdens de ontwikkeling aan de onderkant van de gestelwortels gevormd. 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. 16 Jenik)

De vertraagde ontwikkeling

Wanneer gestelwortels hun tijdelijke zijwortels verliezen, kunnen er nieuwe primordia gevormd worden waar een tweede generatie wortels uit gevormd wordt, eerst dicht bij de stam en uiteindelijk over de volledige lengte van de gestelwortel. Er kunnen zelfs nieuwe wortels gevormd worden op de stambasis (vertraagde wortelontwikkeling of adventieve groei). Deze vertraagde ontwikkeling laat toe dat er nieuwe wortels gevormd worden waar de beworteling afgestorven is en laat toe om het raamwerk in de meest gunstige zones opnieuw te verdichten.

Figuur 21 Vertraagde ontwikkeling.



Strategieën om de bodem te doorwortelen

Bij de geanalyseerde soorten in Frans-Guyana werden drie grote strategieën voor het doorwortelen van de bodem beschreven: gigantisme en de herhaling die op zijn beurt kan opgesplitst worden in het vorken en de vertraagde ontwikkeling.

Gigantisme, een inefficiënte strategie

Gigantisme ontstaat wanneer de wortels in de lengte groeien en niet of nauwelijks vertakken. Dit type wortels kan slechts een beperkt kruinvolume ondersteunen. In de praktijk komt dat in onze streken alleen voor in de vroegste ontwikkelingsfase.

De herhaling

Deze strategie kan op twee verschillende manieren werken. Er kan een vork gevormd worden waarbij een wortel zich opsplijt in twee hiërarchisch gelijkwaardige delen. Daardoor kan de boom de bodem efficiënter doorwortelen. Er worden extra gestelwortels gevormd waardoor de boom beter verankerd is. Er worden ook supplementaire penwortels (afzinkwortels) gevormd op de penwortel of op de basis van de gestelwortels. Het wortelgestel kan zich ook vertraagd ontwikkelen. Daardoor kunnen op bestaande delen opeenvolgende generaties van co-dominante wortels gevormd worden. In geval van incidenten of beperkingen kunnen deze wortels elkaar dan vervangen. Het voordeel van deze tweede strategie is dat de wortels niet steeds verder van de boom vandaan groeien. Tweede voordeel is dat het toelaat om die zones opnieuw te bewortelen waar eerder de bestaande wortels zijn afgestorven.

De vertraagde ontwikkeling heeft belangrijke voordelen waar de ruimte beperkt is. Bovendien gaat die manier altijd samen met het maken van vorken (zie fig. 17 E). Wanneer de boom beide strategieën kan benutten, kan het wortelgestel zich maximaal aanpassen aan veranderingen en kan de bodem maximaal doorworteld worden. Deze twee vormen van reïteratie en de bijhorende plasticiteit van het wortelsysteem kun je heel duidelijk zien bij plataan. Er worden meerdere kansen van gestelwortels in verschillende generaties boven elkaar gevormd die met elkaar vergroeien tot een sokkel die ook kan vergroeien met die van zijn burens. Deze strategie wordt, in verschillende mate, ook gezien bij

beuk, verschillende soorten esdoorn en haagbeuk. Over het algemeen is de wortelarchitectuur echter veel minder gedetailleerd bestudeerd en beschreven dan de architectuur van de kruin. De ontwikkelingsstrategieën van wortels worden nog maar sinds de jaren 1990 intensief bestudeerd, en dan voornamelijk bij tropische bomen.

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. Nochtans is die kennis heel belangrijk om bomen in de kwekerij optimaal te kunnen voorbereiden op de aanplant en om de juiste boomsoort te kiezen die is aangepast aan de beperkingen van de standplaats.

Over het algemeen is de wortelarchitectuur veel minder gedetailleerd bestudeerd en beschreven dan de architectuur van de kruin

Senescentie: samenvattende gegevens

Wanneer de boom ouder wordt kunnen we zien hoe de beworteling degenerereert. Bij de oudste individuen kan de basis van de gestelwortels, de wortelaanzetten en de stam volledig hol zijn, terwijl verder van de stam delen die nog in leven zijn, kunnen afgestoten worden (foto 2a). Analyse van door stormen ontwortelde bomen in stadsparken laat een aantal tendensen zien. Volgens Raimbault zou het verouderingsproces beginnen met de afsterven van het uiteinde van de penwortel en supplementaire penwortels waardoor een horizontaal systeem verkregen wordt.

In een aftakelende eeuwenoude eik verhoogde de necrose van de gestelwortels (penwortel en horizontale gestelwortels) van de periferie in de richting van de wortelhals. Er werden adventiefwortels met een beperkt volume gevormd aan de rand van het afgestorven weefsel (foto 2b). Bij deze boom waren alleen de eerste meters van de stam nog gezond. Veroudering kan ook leiden tot een segmentering van het transportstelsel van de boom: delen sterven af en er worden vasculaire verbindingen gevormd die het nieuwe schot in de kruin en levende wortels in 'directe' relatie met elkaar brengen.

Ten slotte kan men bij veterane bomen 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, zogenaamde interne wortels. Dit proces is te vergelijken met de ontwikkeling van een autonome beworteling aan de basis van het jonge schot van een hakhoutstoof.

Die aanpassingen illustreren dat het vormen van jong schot in de wortels en in de kruin bij veterane bomen een poging kan zijn om de gevolgen van veroudering tegen te gaan en in het bijzonder om de afstand tussen het blad en de haarwortels te verkleinen.



Foto 1 Beworteling van de plataan in een natuurlijke omgeving (langs een rivier). Let op de fusie van de beworteling van twee aangrenzende bomen (pijl).



Foto 2a, b en c

Linksboven: Zelfs in een vergevorderde staat van verval en ondanks de verwerking die zich uitstrekt tot aan de basis van de stam, blijven de gestelwortels van de plataan aan de linkerkant scheuten ontwikkelen aan hun basis die de boom voeden en de aanwezigheid van gebladerte toelaten, wat kan 'suggereren' dat de boom in bevredigende staat is, ondanks een groot rekvermogenstekort.

Zelfs in een staat van geavanceerde degradatie en ondanks de opkomst van de wijziging tot in de voet van de stam blijven de gestelwortels van de plataan aan de linkerkant zich ontwikkelen.

Rechtsboven: Hetzelfde fenomeen is vastgesteld in een aftakelende eik.

Foto onder: *Liriodendron tulipifera* ontworteld door de 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 inzet van de supplementaire penwortels zeker sterk beperkt, waarbij de resten van hun tussenvoegsels een schuine oriëntatie vertonen.

Classificaties van wortelsystemen moeten uitgaan van de manier waarop het wortelgestel vertakt in plaats van het resultaat van die vertakkingen

RELATIES TUSSEN BOVEN- EN ONDERGRONDSE ONTWIKKELING

Ontplooiing van gesteltakken en -wortels

Het is een vastgeroest idee dat de groei van de wortels geëvalueerd kan worden op basis van de groei van de kruin. De studies die deze verhoudingen bestudeerd hebben, laten heel variabele gegevens zien. 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 m 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:** wortels zijn opportunisten die in de eerste plaats groeien 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.

Groeiritme van de twee subeenheden van de boom

In ons klimaat is de groeiperiode van de wortels veel langer dan die van de kruin. De wortelgroei 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:

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

Lengtegroei vindt vooral plaats als de omstandigheden, voornamelijk temperatuur en vochtigheidsgraad, optimaal zijn. Wortelgroei stopt wanneer de omstandigheden ongunstig zijn (afb. 34 links). Soorten van dezelfde oorsprong kunnen verschillend reageren 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 lengtegroei en tegelijkertijd tot de vorming van talrijke absorberende wortelpunten. Het verminderen van de activiteit na deze piek moet toegeschreven worden aan het wegvallen van de lengtegroei van bepaalde orden of categorieën van wortels of wortelhorizonten, terwijl andere hun activiteit voortzetten.

Afgezien van de winterstop die wordt veroorzaakt door het samengaan van ongunstige omstandigheden, intern (fysiologische rust) en extern (temperatuur), kan een deel van de beworteling nog steeds actief blijven, zelfs wanneer de bovengrondse groei stil ligt.

Wanneer bomen water moeten krijgen, dient er rekening gehouden te worden met het feit *dat de wortelgroei (die zelf veel water vraagt) slechts in beperkte mate synchron 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 (polycyclisme), maar dit wordt grotendeels beïnvloed door de natuurlijke hulpbronnen in de omgeving en het ontwikkelingsstadium van de boom.