

HET WORTELSYSTEEM VAN BOMEN: INVLOED VAN MILIEU EN SNOEI, MECHANISMES OM TE REAGEREN OP RESTRICTIES (Kladversie)

Er bestaat bij bomen een grote verscheidenheid aan vormen en functies bij de wortels. (Zie artikel 'Het wortelsysteem van bomen, structuur en ontwikkeling') Die verscheidenheid kent haar grootste variatie in de tropen, die heel soortenrijk is en weinig groeirestricties kent.

In onze klimaatzone is die diversiteit minder spectaculair en waarneembaar op het niveau van de anatomie, de morfologie, de levensduur, de oriëntatie, de symmetrie, de positionering in de ruimte en de functie van de wortels.

Iedere soort vormt een eindig aantal (relatief weinig <10) verschillende wortelcategorieën (morfologische, anatomische en functionele types). De laatste zijn in een specifieke volgorde gerangschikt binnen het vertakte systeem. Iedere categorie wordt gekarakteriseerd door een combinatie van eigenschappen die eigen zijn aan het worteltype en die ze onderscheiden van de andere categorieën waarmee ze het wortelgestel vormen. (Zie artikel « Het wortelsysteem van bomen, structuur en ontwikkeling »).

Sommige restricties van de bodem of van cultuurtechnieken, beïnvloeden de vorm van de beworteling.

De ondergrondse omgeving is een heterogene, beperkende omgeving die vaak onderhevig is aan plotselinge, herhaalde en willekeurige veranderingen in fysieke en chemische kenmerken. Deze lokale veranderingen kunnen de natuurlijke gradiënten van de bodemeigenschappen (temperatuur, compactheid, water, zuurstof, mineraal en organisch materiaal, grove elementen, etc.) beïnvloeden. De microfauna van de bodem, of de mechanische belastingen die door het bovengrondse deel worden veroorzaakt, stellen de wortels bloot aan bijkomende restricties.

Deze verstoringen zijn zeker de belangrijkste bron van veranderingen in het functioneren van de wortels, maar ook in hun aanpassingsvermogen en plasticiteit.

De reacties van de individuele wortel en vervolgens van het wortelstelsel, op de eigenschappen van de externe omgeving zullen achtereenvolgens worden bekeken aan de hand van verschillende experimentele en vervolgens natuurlijke situaties.

HET GECONTROLEERD VERSTOREN VAN DE WORTELS IN EXPERIMENTELE SITUATIES (DEEL 1: GROOTTE, OBSTAKEL, DEEL 2: VARIATIE VAN MINERALE VOEDING) MAAKT HET MOGELIJK OM DE FUNDAMENTEN VAN DE ORGANISATIE VAN HET WORTELSTELSEL TE ONTHULLEN: DE "CORRELATIES", D.W.Z. DE UITWISSELINGEN TUSSEN DE VERSCHILLENDE DELEN VAN HET WORTELSTELSEL DIE HUN HIËRARCHIE, HUN DIFFERENTIATIE EN HUN FUNCTIONELE SPECIALISATIE BEPALEN, WORDEN ZO BEWEZEN/ZICHTBAAR GEMAAKT.

Experimentele situaties richten zich meestal op kleine planten omdat hun structuur het minst complex is (weinig verschillende assen en gemakkelijker te manipuleren):

- zaailingen van bomen of jonge planten van een paar weken tot een paar maanden oud...
- grassen.

Deze correlaties worden het gemakkelijkst aangetoond, op de vertakte eenheid bij de zaailing of de jonge boom die bestaat uit zijn verticale kiemwortel (zijn toekomstige spil) en zijn horizontale zijwortels. De morfogenetische en functionele differentiatie is bij deze twee assen het meest uitgesproken. Om de mechanismen van de reactie van de wortels op de externe eigenschappen van het milieu te begrijpen, worden in de verschillende beschreven experimentele situaties de worteldelen (waar mogelijk geïsoleerde wortels) van planten met een slechte ontwikkeling onderzocht, waarbij grassen dankbaar materiaal zijn.

WAARSCHUWING: Het is sterk aanbevolen om vooraf het artikel "Boomwortels en wortelstelsels: structuur en ontwikkeling" te lezen.

In de volgende snoei- en deviatie-experimenten wordt gekeken naar het groeigedrag van 2 worteltypes die zich ontwikkelen als gevolg van de experimentele behandelingen:

- de zogenaamde gestimuleerde zijwortels die zonder behandeling aanwezig zijn en waarvan het gedrag wordt gewijzigd door de behandeling van de moederwortel.
- regeneratiewortels die zich alleen ontwikkelen omdat de moederwortel geamputeerd (ingekort) is

1. BLOKKERING VAN DE LENGTEGROEI DOOR HET SNOEIEN VAN DE WORTELS

Een beperkt aantal manipulaties zijn hier gekozen en beschreven omdat ze representatief zijn voor vele morfogenese-experimenten die zijn uitgevoerd op verschillende boomsoorten (dennen, eiken, tropische soorten) van 1950 tot nu.

1.1 WORTELNOEI: AANTONEN VAN CORRELATIES TUSSEN WORTELS

Experiment 1: Demonstratie van apicale dominantie door het inkorten van de kiemwortel van cassave en stimulatie van de eerste laterale wortels (fig. 1)

(Uittreksel uit Dyanat Néjad en Neville 1972 en 1973)

Fig 1 : Links : Het wortelstelsel van de zaailing bestaat uit 2 delen:

- een klein basaal deel dat al in het zaad aanwezig is, (voorkiemend of voorgevormd genoemd) :

gedeelte van de kiemwortel R_r + vroege zijwortels r_p .

De vroege zijwortels r_p zijn gemakkelijk te herkennen aan hun positie en hun gedefinieerde horizontale groei (die snel en definitief ophoudt).

- De eigenlijke wortel ontwikkelt na ontkieming (neoformed genoemd): deel van de kiemwortel R_o dat eindigt in de apex en het terminale meristeem (m) en zijn late laterale wortels r_t die in tegenstelling tot de vroege zijwortels in de lengte groeien

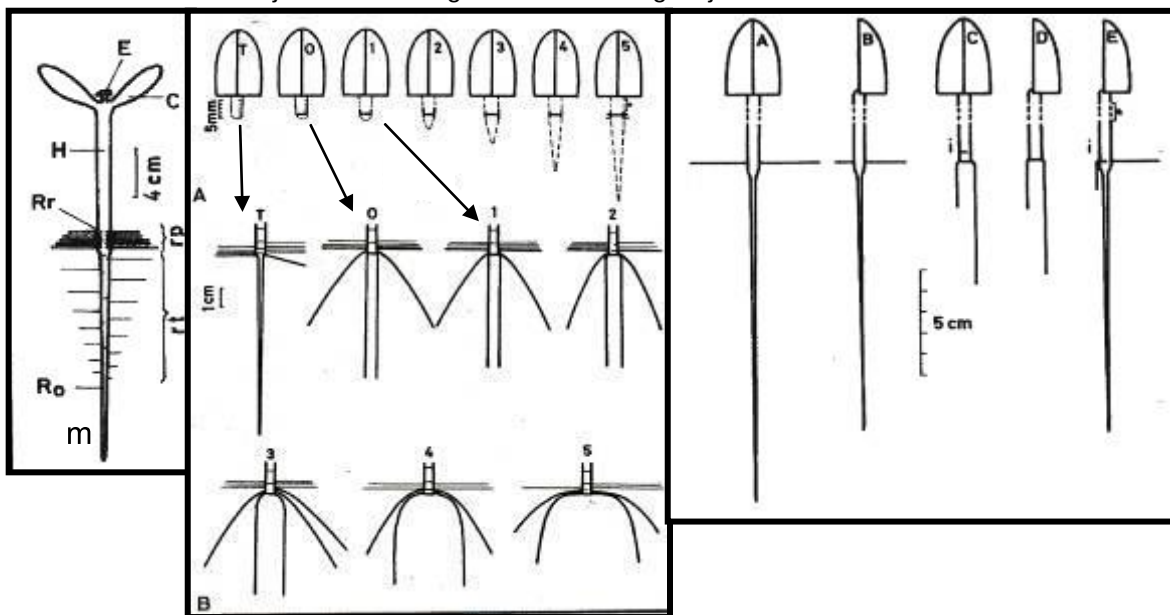
In het midden :

- Rij 1 De niet behandelde controle-zaailing T wordt vergeleken met planten waarbij de kiemwortelpunt ofwel op de dag van zaaien (0) of 1, 2, 3, 4 of 5 dagen na het zaaien is afgesneden. Het gestippelde gedeelte toont het gedeelte van de kiemwortel dat aan het begin van het experiment is verwijderd.

- Rijen 2 en 3 geven de respons van het wortelstelsel van elk individu op 15 dagen na de behandeling schematisch weer.

Rechts :

Het wortelstelsel is intact (A B E) of heeft zijn kiemwortel afgestoten (C D). De stengel is intact (A C) of een zaadlob (cotylodon) is afgestoten (B D E). Het zijn niet de bovengrondse delen, maar de wortelapex en het feit dat die verwijderd is die de groei van de vroege zijwortels sturen.



In het onderzoek wordt de wortel zodanig gesnoeid dat alleen het "voorgevormde" deel behouden wordt om het groeigedrag van vroege zijwortels te analyseren nadat het groeipunt verwijderd is.

De verschillende manieren/momenten waarop de wortelpunt is verwijderd laten zien hoe de vroege zijwortels (r_p) reageren op het verdwijnen van het meristeem van de penwortel.

De manier waarop de vroege laterale wortels groeien verschilde in deze 7 wortels (controle T en de verschillende testen waarvan de radikel tussen dag 0 en dag 5 werd doorgesneden). Het zijn altijd de onderste vroege zijwortels, de jongste en het dichtst bij de snoeiwond, die de meest uitgesproken verandering laten zien: ze gaan in de lengte groeien, en verticaal afbuigen. Deze veranderingen zijn meer uitgesproken naarmate ze vroeger in de ontwikkeling gebeuren.

Het terminale meristeem van de kiemwortel bepaalt de oriëntatie en de duur van de groei van het primordium of primordia van de laterale wortels op de as die gevormd wordt. Het ontbreken van het terminale meristeem leidt tot een diepgaande verandering in de werking van de laatst gevormde zijwortels. Door die "afwezigheid" zal de nieuwe groei hetzelfde ontwikkelingsplan (of een dat zeer dicht in de buurt komt) aannemen als dat van het geamputeerde orgaan (verticale richting, groei van onbepaalde duur, duidelijke verdikking).

Dit onthult volgende feiten:

1. **Elke wortel oefent controle uit op de ontwikkeling van zijn laterale primordia vanaf het moment dat ze gevormd worden. DEZE CONTROLE, DIE APICALE DOMINANTIE WORDT GENOEMD, WORDT DOOR HET TERMINALE MERISTEEM VAN DE WORTEL UITGEOEFEND OP ZIJN LATERALE PRIMORDIA TERWIJL DEZE WORDEN GEVORMD.**
2. **Bij gebrek aan controle door de moederwortel is een primordium van een laterale wortel in een staat van "vrije groei". Die toont dan een ontwikkeling die identiek is aan die van de falende wortel die haar genereert.**
3. **Het lot van een zijwortel wordt dus bepaald door de staat van ontwikkeling van het systeem waaruit hij ontstaat en is gecorreleerd aan zijn plaats in dit systeem.**

4. KENNIS VAN DE ONTWIKKELINGSVOLGORDE VAN DE BEWORTELING, DE VERSCHIJNINGSVOLGORDE EN DE RANGSCHIKKING VAN DE VERSCHILLENDE WORTELCATEGORIEËN WAARUIT HET VERTAKTE SYSTEEM BESTAAT IS DAAROM NOODZAKELIJK OM DE SNOEI TE OPTIMALISEREN EN DE REACTIES VAN DE BEWORTELING DAAROP TE CONTROLEREN.

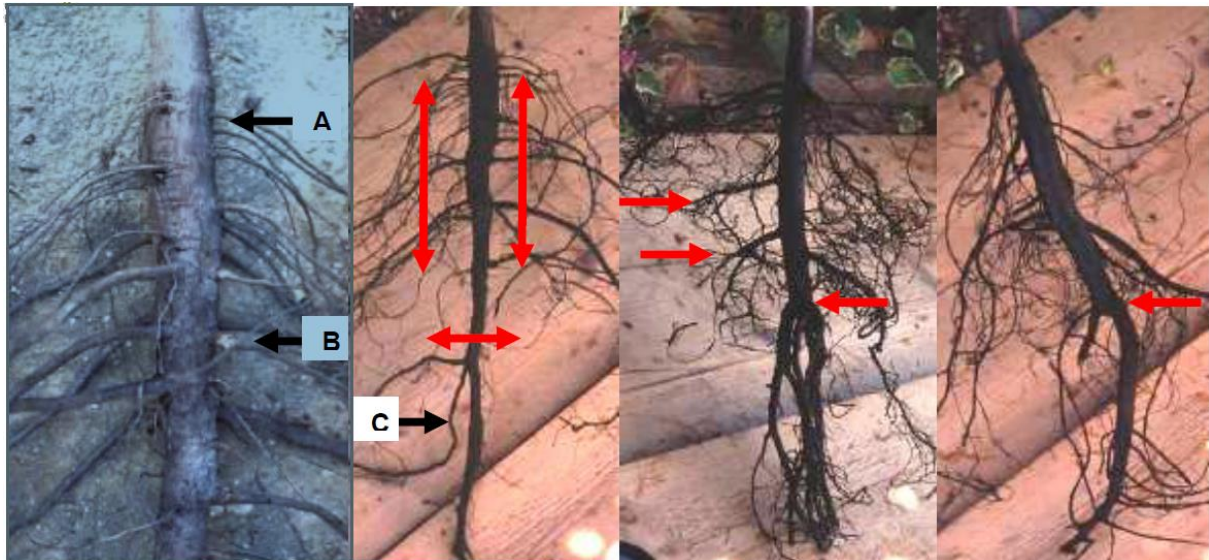
Experiment 2 : Evolutie van de apicale dominantie bij de lengtegroei. Inkorten van een radikel van walnoot (fig. 2 en 3) (naar Atger)

Fig 2 : De 1 jaar oude walnootwortel ontwikkelt 3 soorten zijwortels :

- op de gezwollen basis zijn de oudste in 4 lengterijen gerangschikt. Ze groeien horizontaal, blijven klein in diameter en hebben een gedefinieerde groei (ze kunnen voorgevormd zijn) (A).
- De volgende hebben een meer verspreide, meer willekeurige opstelling op de omtrek. Hun horizontale groei is onbepaald en hun verdikking is gemarkeerd (ze zijn hoogstwaarschijnlijk nieuw gevormd) (B).
- naar het einde van de penwortel toe (meer dan 50 cm diep) ontwikkelen zich schuine tot verticale wortels (C) die zich op een gelijkaardige manier als het deel van de penwortel waaruit ze voortkomen, gedragen (nieuw gevormde wortel).

De zijwortels vertonen de volgende evolutie naar gelang het niveau van inplanting op de penwortel, van de basis tot de top:

- hun groei in lengte en dikte neemt toe en stabiliseert zich vervolgens volgens de volgorde waarin ze ontstaan zijn
- hun groeirichting verandert geleidelijk van horizontaal naar verticaal.
- hun morfologische eigenschappen komen steeds dichterbij van die van het deel waar ze uit ontstaan zijn, waarbij hun onderscheid met dat laatste **steeds** minder uitgesproken is.



De controle die het terminale meristeem op het primordium van de laterale wortels uitoefent, evolueert parallel met de lengtegroei en het verouderen van de moederwortel. Deze verandering leidt tot een evolutie in de groei en de ontwikkeling van de opeenvolgende laterale wortels.

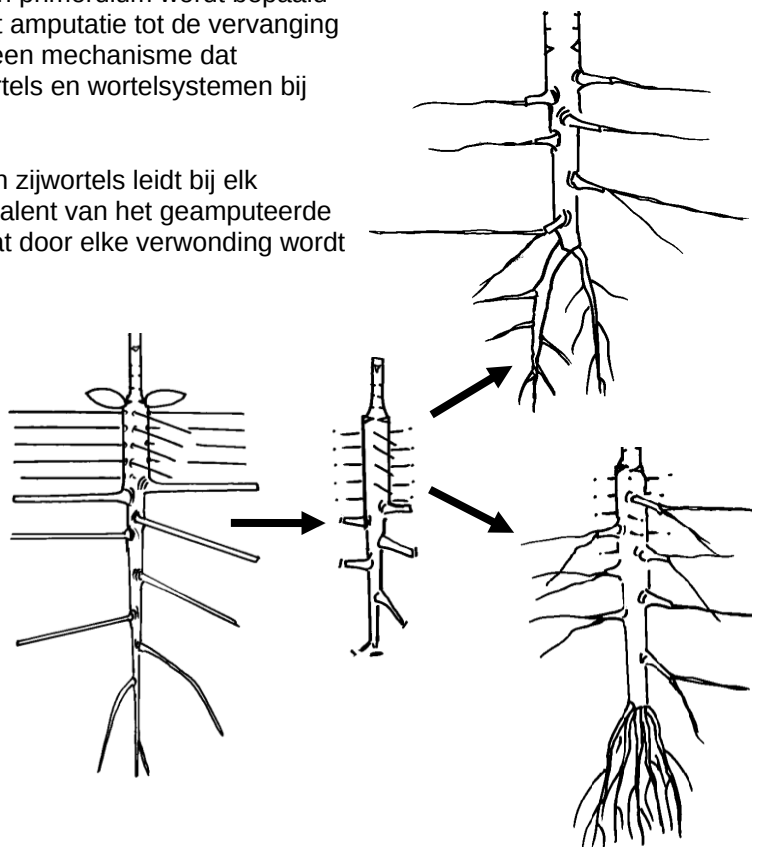
Bij walnoot kan er, wanneer de penwortel doorgesneden wordt in de zone met schuine zijwortels (dubbele rode pijl), een dikke vervangende penwortel of meerdere

regeneraties met een kleinere diameter (E) ontstaan. In alle gevallen zijn deze vervangingswortels verticaal en missen ze de horizontale zijwortels die men aantreft aan de basis van de kiemwortel zelf.

Wanneer de penwortel en zijn zijwortels tegelijkertijd worden gesnoeid, ontwikkelt de penwortel één tot meerdere verticale vervangingswortels en ontwikkelen zijn zijwortels één tot meerdere horizontale vervangingswortels.

Aangezien de verdere ontwikkeling van een primordium wordt bepaald door het systeem waaruit die ontstaat, leidt amputatie tot de vervanging van het verwijderde deel door middel van een mechanisme dat vergelijkbaar is met de vertakking (zie "wortels en wortelsystemen bij bomen: structuur en ontwikkeling")

Fig 3 : De grootte van de penwortel en zijn zijwortels leidt bij elk worteltype tot de regeneratie van het equivalent van het geamputeerde gedeelte. Alleen het aantal regeneraties dat door elke verwonding wordt ontwikkeld, is onderhevig aan variatie.



Experiment 3 : Invloed van de chronologische leeftijd en de fysiologische leeftijd van het doorgesneden gedeelte op de ontwikkeling van de regeneratie Doorsnijden van de wortel van steeneik op verschillende afstanden van de kiemblaadjes en/of de apex: (fig. 4 van Amin).

Fig 4 : In het volgende experiment beïnvloedt wortelsnoei 3 sets van penwortels met een verschillende lengte (5,5 cm (A), 25 cm (B, Bs) en 46 cm (C, Cs) als volgt:

LOTEN ABC: de penwortel wordt op 4 cm van de basis afgesneden (4 cm van het zaad en de kiemblaadjes).

LOTEN ABsCs : de sectie vindt plaats op 1,5 cm van het uiteinde (het wortelmutsje)

NB: De 2 behandelingen zijn identiek in lot A, De penwortel heeft een totale lengte van 5,5 cm.

Alle wortels, behalve de eerste regeneratiewortel die net na het inkorten wordt gevormd, worden stelselmatig verwijderd zodra ze verschijnen.

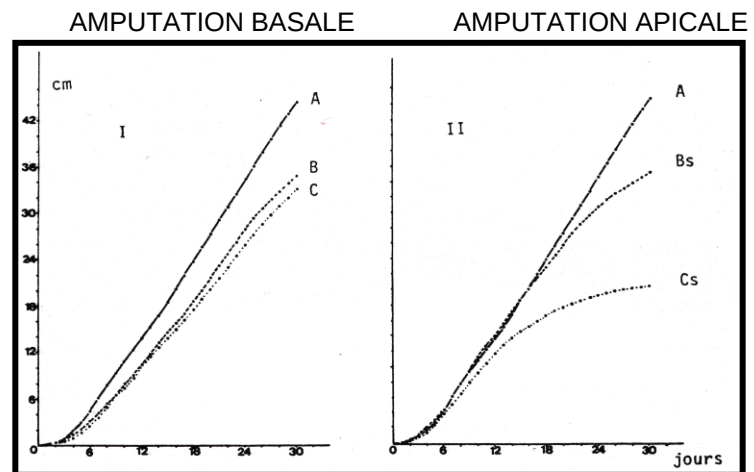
(Er is vastgesteld dat deze operatie zeer weinig invloed heeft op de groei van de jonge penwortel)

In de curves hiernaast wordt de lengte van de regeneratiewortel (cm) geanalyseerd in de 30 dagen na de start van het experiment (ABC links, ABsCs rechts).

- Regeneratiegroei is het sterkste wanneer de jongste, de kortste kiemwortel (A) of het dichtst bij de cotyledons gesnoeid wordt

- Regeneratiegroei is licht verminderd als er in dezelfde zone wordt gesnoeid maar op een oudere kiemwortel, (B en C<A)

- Regeneratiegroei is het zwakst wanneer dicht bij de apex en verder van de cotyledons gesnoeid wordt. Cs (Cs<Bs<A)



De lengte en de snelheid van de lengtegroei van de regeneratiewortel worden bepaald door de mate van insnoeien van de kiemwortel. Het inkorten van een kiemwortel op dezelfde leeftijd (equivalente diameter) van de penwortel geeft verschillende reacties wanneer er dicht bij het uiteinde of dicht bij de top gesnoeid wordt.

De onderstaande tabel geeft verdere gegevens over de regeneratie

REGENERATIEWORTELT	A/A	B	Bs	C	Cs
Gemiddelde hoek t. o. v. de kiemwortel graden	23.7	38.3	19.4	41.6	17.2
Gemiddelde lengte van het niet-verticale basale deel cm	3	4.9	1.8	5.5	1
Gemiddelde tijd die nodig is om opnieuw verticaal te groeien dagen	4.6	7.5	3.4	8.3	2.6
Gemiddelde groeisnelheid tijdens het buigen tot de wortel weer verticaal groeit mm/dag	6.5	6.5	5.3	6.6	3.8

Hoe verder van de cotyledon de spil (C) op een jong apicaal gedeelte (Cs) wordt ingekort, hoe sneller de regeneratie van het geamputeerde gedeelte:

- Regeneratie die verder van de cotyledon en dus dicht bij de apex (Cs) ontstaat, gaat veel meer de verticale groei benaderen. (Cs).

- In correlatie hiermee is het niet-verticale deel van de nieuwe wortel en de tijd die nodig is om opnieuw verticaal te groeien in

gelijke mate korter (Cs)

- Zelfs als de nieuwe wortel sneller groeit (A, B en C), is de regeneratie des te meer vertraagd (open emissiehoek, aanzienlijke lengte van het basale deel en meer tijd eer de wortel afbuigt) naarmate de amputatie plaatsvindt op een ouder deel en dus dicht bij de cotyledonen en de basis van de kiemwortel.

*cotyledon: eerste blad (prekiemend in het zaad) eventueel aangepast en voorzien van reserves.

Het primordium van een laterale wortel wordt gemoduleerd door

- de fysiologische leeftijd van het groeipunt (gecorrleerd met de positie in het systeem)
- de chronologische leeftijd van het systeem (indirect herkenbaar aan de diameter).

De fysiologische of ontogenetische leeftijd (ruwweg gelijk aan de mate van ontwikkeling) bepaalt het ontwikkelingspotentieel van de laterale formaties. De absolute of chronologische leeftijd moduleert de expressiemogelijkheden:

Voor een bepaalde fysiologische leeftijd geldt dat hoe ouder het betreffende deel chronologisch is, hoe meer het regeneratieproces (identieke vervanging van het geamputeerde deel) wordt verlengd of zelfs vertraagd, zelfs als de wortel die gevormd wordt als gevolg van de amputatie sterk blijft groeien. Snoeien op oudere delen verjongt het systeem niet en laat op geen enkele manier toe om terug te keren in de ontwikkelingsvolgorde.

1.2 VERTRAGING EN BLOKKERING ZONDER DAT DE APEX IS INGEKORT.

Wanneer de apex is weggesnoeid, zullen de laatst gevormde primordia, (die het dichtst bij het snijvlak liggen), in een toestand van vrije groei, het groeipatroon van de afgesneden wortel overnemen.

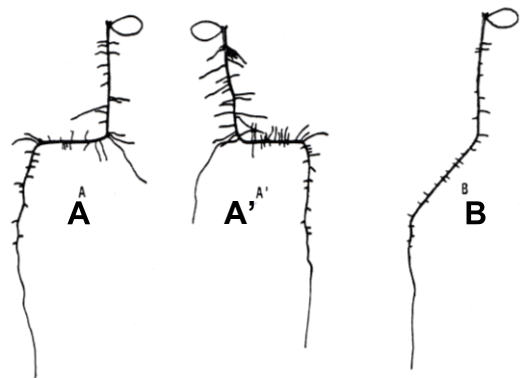
Hoe ouder de wortels zijn, hoe minder deze transformatie mogelijk is, en hoe moeilijker ze naar een vorig niveau kunnen terugkeren. In de volgende experimenten wordt het groeipunt niet fysiek onderdrukt, maar wordt de werking ervan geblokkeerd, kunstmatig vertraagd door een obstakel.

Experiment 4 : Het groeipunt komt een obstakel tegen: het vertragen van de penwortel en het gedrag van de zijwortels (fig 5 et 6)

Fig 5 : Hiernaast, van links naar rechts :

De kiemwortel (radikel) van een steeneik komt tijdens de verticale verlenging 3 hindernissen van gelijke lengte en met min of meer dwingend karakter tegen:

- A : Een gladde loodrechte hinderenis
- A' : Een ruwe loodrechte hinderenis
- B : Een schuine gladde hinderenis.



De lengtegroei van de kiemwortel vertraagt bij het afbuigen omwille van het obstakel en versnelt terug wanneer het obstakel gepasseerd is. Alleen de zijwortels van de eerste kromming (ter hoogte van de vertraging/afbuigen) zijn in de lengte blijven groeien.

Hoe meer de aard van het obstakel de groei beperkt, (oriëntatie + oppervlak ($A' > A > B$)), hoe meer de groei geremd wordt bij het contact met het obstakel en hoe sterker de stimulatie van de zijwortels. Zodra de kiemwortel weer regelmatig groeit langs het obstakel, of sneller groeit bij het verlaten van het obstakel, verdwijnt deze stimulatie.

Hieronder staat hetzelfde type experiment op 3 soorten eiken (steeneik (*Q. ilex*), Kermeseik (*Q. coccifera*) en donzige eik (*Q. pubescens*)) bij het contact met gladde horizontale obstakels van verschillende grootte en lengte:

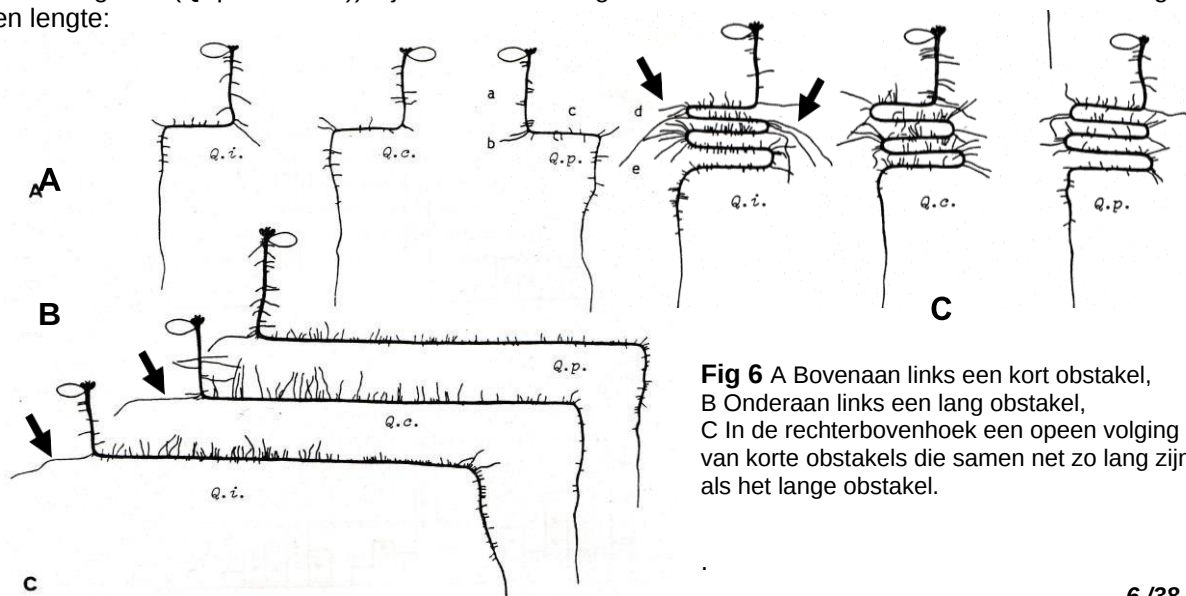


Fig 6 A Bovenaan links een kort obstakel, B Onderaan links een lang obstakel, C In de rechterbovenhoek een opeen volging van korte obstakels die samen net zo lang zijn als het lange obstakel.

De groei van de zijwortels verloopt synchroon met het vertragen van de groei door de weerstand die de penwortel door het obstakel ondervindt. Zodra de omgeving homogeen is en de wortel afbuigt en langs de hindernis groeit, keert de groei terug naar normaal.

Wanneer een wortelpunt een obstakel tegen komt, vertraagt de lengtegroei en zal de apicale dominantie verminderen wat zich uit in een “tijdelijke stimulatie” (eerder een verminderde controle) van de verlenging van de laterale wortels in de zone waar de wortel het obstakel raakt.

Bij cacaobomen is de differentiatie van vroege zijwortels na 7 tot 8 dagen zelfvoorzienend, op voorwaarde dat het terminale meristeem van de kiemwortel volledig actief is. De invloed ervan is tijdelijk, maar de gevolgen zijn onomkeerbaar als de groei ervan niet wordt geremd.

De differentiatie (vorming) van een lateraal primordium is voltooid wanneer de apicale dominantie gedurende een voldoende lange periode wordt uitgeoefend. Die apicale dominantie moet voldoende lang en voldoende intensief worden uitgeoefend vóór de differentiatie van het primordium van de laterale wortel voltooid is.

Wanneer de activiteit van het meristeem wordt vertraagd, zelfs tijdelijk (groei onder stress), kan de differentiatie slechts gedeeltelijk afgewerkt worden.

De betrokken wortels kunnen een groeiorientatie en -potentieel vertonen dat intermediair is tussen die van de moederwortel en die van de zijwortels die typisch zijn voor de zone waar ze ontstaan wanneer de werking van het vertakte geheel niet wordt verstoord.

1.3 WORTELSNOEI EN BLOKKERING: VERGELIJKING VAN HET GEDRAG VAN TWEE WORTELTYPE :

Experiment 5 : Vergelijking van de gestimuleerde laterale wortel en de regeneratiewortel (fig 7)

	Lot	Soort	Periode waarop de wortel verschijnt dagen	Hoek waarmee de wortel verschijnt graden	Lengte van de buigzone	Tijd om verticaal af te buigen dagen	Groeisnelheid mm/dag
REGENERATIE	Zone A	Qi	7	27.9	2.8	5.9	4.7
		Qp	7.5	27.5	2	3.9	5.1
		Qc	7.7	30	1.7	5.4	3.1
	Zone B cotyledon	Qi	6.8	40.1	3.7	6.9	5.4
		Qp	7	35	3.1	5.5	5.6
		Qc	9.5	44.6	3.8	8	4.8
LATERALE STIMULATIE	Lat A'	Qi	6	62.3	4.6	11.7	3.9
		Qp	5.3	69.4	7.7	15.5	5
		Qc	6.1	56.4	3	11	2.7
	Lat B's apex	Qi	4.8	51.7	3.7	7.7	4.8
		Qp	4.1	58.1	4.3	9.9	4.3
		Qc	5.3	50.9	3.1	9	3.4

Fig 7 : gedrag van de groei van de gestimuleerde laterale wortel en van de regeneratie

De kiemwortel is ingekort in de buurt van de cotyledonen of van de apex. Er wordt een enkele wortel behouden (een gestimuleerde laterale wortel of nieuwe regeneratiewortel), de andere worden verwijderd of geblokkeerd in een gipsen koker om lengtegroei te voorkomen volgens het volgende protocol:

- De kiemwortel is 5,7 cm lang en wordt op 1,5 cm van de apex en op 4 cm van de cotyledonen ingekort(A) OF op 0,5 cm van de apex ingekort, in het laatste geval wordt de wond vervolgens over een lengte van 1 cm (A') in het gips gestoken om regeneratie op dit niveau te voorkomen.
- De kiemwortel is 25,8 cm lang. Hij wordt ingekort op 4 cm van de cotyledonen (B) of 1,5 cm van de apex (Bs), of 0,5 cm van de apex en vervolgens over een lengte van 1 cm in het gips gestoken om elke regeneratie op dit niveau B's te voorkomen.

Dit onderzoek vergelijkt het gedrag van een regeneratiewortel met dat van een gestimuleerde zijwortel nadat de penwortel is ingekort, **waarbij alle andere wortels worden verwijderd zodra ze gevormd worden**. De gestimuleerde zijwortel **of** regeneratiewortel ontwikkelt zich dus zonder de controle van het terminale meristeem van de kiemwortel **en** onafhankelijk van enige invloed van enige andere wortel. Het bevindt zich dus in een situatie van vrije groei.

De trend die bij steeneiken wordt waargenomen, wordt bevestigd bij andere soorten: ongeacht het type (nieuw gevormde regeneratiewortel of laterale wortel die al is geïnitieerd en "gestimuleerd"), de "vervangingswortel" heeft een groeigedrag dat gemoduleerd wordt door de positie en de leeftijd van de zone waarop hij op de ingekorte radikel gevormd wordt.

Bij steeneik neemt de snelheid van de groei van de radikel mettertijd af, wanneer de afstand tot de cotyledonen groter wordt. De "vervangingswortel" heeft een initiële groeisnelheid die niet dezelfde is als van de penwortel op het moment dat die doorgesneden is, maar deze die hij (zelf) had op het moment dat de penwortel werd afgesneden.

Vergelijking van het gedrag van twee geïsoleerde worteltypes

De gestimuleerde (voorgevormde) zijwortel verschijnt eerder dan de regeneratiewortel. Hij behoudt langer de kenmerken van de zijwortels (veel bredere hoek ten opzichte van de moederwortel, grotere lengte van de krommingszone en meer tijd om verticaal te groeien, tragere lengtegroei dan de regeneratiewortel).

De regeneratiewortel, die trager verschijnt, vertoont duidelijk een gedrag dat meer aansluit bij dat van de geamputeerde radikel (hoek van afbuigen en snelheid van de lengtegroei). Daartegenover staat dat hoe ouder de delen zijn die doorgesneden worden, hoe langer de regeneratiewortel er over doet om verticaal te groeien en hoe lager zijn groeisnelheid is.

Dit toont de progressieve verandering aan die kan leiden tot het definitieve verlies van het regeneratieve vermogen naarmate de individuele wortel ouder wordt.

Herhaaldelijk snoeien versnelt de veroudering van de individuele wortel en zorgt ervoor dat die voortijdig zijn groeipotentieel en initiële ontwikkeling verliest (fig. 8).

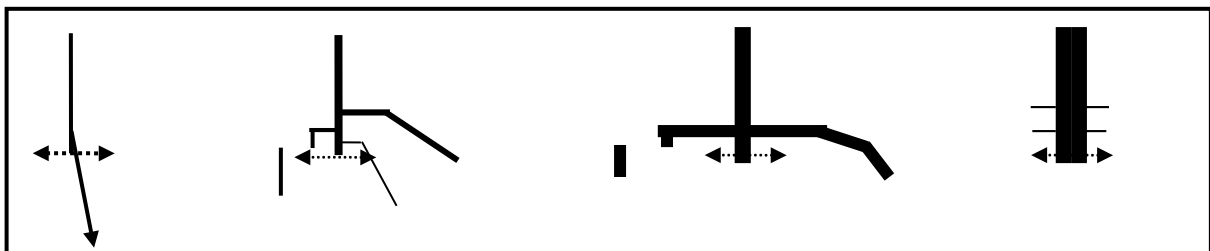


Fig 8 : Effect van de chronologische leeftijd op het regeneratievermogen van een wortelfragment

Het vermogen tot goede regeneratie (in vorm en functie) verdwijnt bij beuk volledig op delen van de kiemwortel die ouder zijn dan 3 jaar. Bij zomereiken is na een obstakel de regeneratiewortel minder goed in staat opnieuw verticaal te groeien dan de intacte kiemwortel. Een tweede snoeibeurt die dicht bij de eerste wordt uitgevoerd, leidt ertoe dat de regeneratiewortel van de 2e orde zijn vermogen verliest om een efficiënte verticale groei te herstellen.

Bij zomereiken leidt een eenvoudige snoeibeurt van de jonge penwortel tot de opvolging van de 3 volgende stappen:

1. de groei van de primordia die het dichtst bij de wond liggen, wordt gestimuleerd
2. Nieuwe primordia ontwikkelen zich in de buurt van de wond (ze vertonen over het algemeen een grotere apex dan primordia die zonder trauma zijn ontstaan).
3. de ontwikkeling van nieuwe regeneratiewortels remt de "stimulering" van de groei van de zogenaamde gestimuleerde zijwortels. De oorspronkelijke hiërarchie wordt dan hersteld.

Hoewel het effect van de snoei grotendeels wordt bepaald door de soort, het worteltype, de positie, de chronologische en fysiologische leeftijd van het gesnoeide gedeelte (en de periode van snoeien), is het toch aangewezen om met volgende zaken rekening te houden:

WORTELSNOEI DIE UITGEVOERD WORDT OP DIAMETERS VAN MEER DAN 3 CM EN OP DELEN DIE OUDER ZIJN DAN 3 JAAR KAN HET VERMOGEN OM EFFICIËNT EN GOED TE REGENEREREN STERK BEÏNVLOEDEN.

HERHAALDELIJKE SNOEIBEURTEN OP KORTE AFSTAND EN/OF MET KORTE TUSSENPOZEN KUNNEN EEN FACTOR VAN VROEGTIJDIGE VEROUDERING VAN HET WORTELSTELSEL VORMEN, DIE LEIDT TOT HET DEFINITIEVE VERLIES VAN HET REGENERATIEVERMOGEN IN OVEREENSTEMMING MET ZIJN LEEFTIJD EN ZIJN ONTWIKKELINGSSTADIUM:

- **OP VEROUDERDE OF MEERDERE MALEN VERMINKTE WORTELS, ZELFS WANNEER DE NIEUWE WORTEL IN DE BUURT VAN HET SNOEIPUNT DOORBREEKT, IS DE REGENERATIE NIET COMPLEET.**
- **REGENERATIES DIE OP EEN VEROUDERD OF TE VROEG VEROUDERD ORGAAN ONTSTAAN, ZIJN NIET MEER IN STAAT OM HET GROEI- EN ONTWIKKELINGSPOTENTIEEL TE ONTWIKKELEN VAN HET DEEL DAT ZE MOETEN VERVANGEN.**
- **HET VROEGTIJDIG VERLIES VAN HET VERMOGEN OM EEN VERTAKTE PENWORTEL TE ONTWIKKELEN ALS GEVOLG VAN HET SNOEIEN IS HIER EEN ILLUSTRATIE VAN.**

1.4 WAT WE MOETEN ONTHOUDEN

Wortelontwikkeling maakt deel uit van een geordende opeenvolging van gebeurtenissen (groei, vertakking, differentiatie) die de specifieke organisatie van de beworteling bepaalt (zie "Boomwortels en wortelstelsels: structuur en ontwikkeling"). De penwortel is het organiserende centrum van deze ontwikkeling. Het terminale meristeem van elke wortel oefent een apicale dominantie uit op de primordia die worden gevormd, wat hun ontwikkelingspotentieel binnen deze specifieke sequentie bepaalt. De apicale dominantie is dus de basis voor de uitdrukking van de hiërarchie tijdens de wortelontwikkeling.

De differentiatie* van een jong primordium is succesvol als deze apicale dominantie voldoende lang en intensief wordt uitgeoefend.

differentiatie: uitdrukking van anatomische en functionele morfologische eigenschappen met een andere specialisatie dan die van de dragende as.*

1.4.1 Reactie op een gedeeltelijke en tijdelijke wijziging van de apicale controle: tijdelijke stress op de wortelpunt.

Wanneer de apicale dominantie beperkt en kortstondig verandert (bv. doordat de punt op een kiezelsteen of een heel lokale verdichting komt), kan de differentiatie van de laatst gevormde primordia gedeeltelijk / onafgewerkt zijn: de zijwortels kunnen morfologische, anatomische en functionele kenmerken hebben die tussen die van de moederwortel en die van de echte zijwortels van dezelfde zone liggen.

Een gelijkaardig proces kan worden waargenomen worden in het verouderingsproces: de apicale dominantie wordt progressief verzwakt naarmate de wortel langer en ouder wordt. De differentiatie van opeenvolgende zijwortels getuigt van deze verzwakking. Hun groei- en ontwikkelingscapaciteiten benaderen steeds meer die van het worteldeel dat hen gevormd heeft.

OPMERKING: De benaming voor deze natuurlijke verzwakking van de apicale dominantie is reïteratie door vorken* * die, zonder enige externe restrictie, leidt tot de ontwikkeling van een laterale wortel die het deel reproduceert van de wortel waarop hij ontstaat (zie "Boomwortels en wortelstelsels: structuur en ontwikkeling").

Wanneer de apicale dominantie beperkt en tijdelijk gewijzigd wordt kan de oorspronkelijke hiërarchie zich herstellen. Dat gebeurt doordat de opeenvolgende acties die in gang gestoken zijn door het apicaal meristeem -en zijn laterale formaties – dat gedeeltelijk faalt het herstel van een staat van dominantie (gedeelde overgang) mogelijk maken (overgang van hiërarchisch naar polyarchisch.)

DEZE REACTIE IS DIE VAN EEN WORTEL DIE DOOR EEN ONGUNSTIGE MAAR NIET BLOKKERENDE OMGEVING GAAT (COMPACT MATERIAAL OF MATERIAAL MET VEEL HINDERNISSSEN): DE LENGTEGROEI GAAT DOOR MAAR DE GROEISNELHEID WORDT TIJDELIJK VERTRAAGD. DOORDAT HET STURENDE VERMOGEN VAN DE HOOFDAS TIJDELIJK VERZWAKT IS, LAAT DIE ONTWIKKELING TOE VAN ZIJWORTELS MET GESTIMULEERDE GROEI DIE DE GEBREKKIGE WERKING VAN DE HOOFDAS VERSTERKT.

1.4.2 Reactie op het totale verlies van apicale controle: amputatie van de wortel

Wanneer de dominantie volledig wordt verbroken door het verdwijnen van de apex, verdwijnt de hiërarchie volledig. Maar dat verlies van de hiërarchie is tijdelijk tot de regeneratie van de geamputeerde wortel. Wanneer het terminaal meristeem verwijderd is, zullen de laatste laterale primordia bij het snijvlak, bevrijd van de 'ouderlijke' apicale controle en in een staat van vrije groei, het verdwenen deel in zijn functie vervangen en zo zijn dominantie herstellen in de staat waarin deze zich bevond.

Omdat wortels geen primordia hebben die geprogrammeerd zijn om latent te blijven zoals het geval is bij de slapende knoppen op takken en twijgen, moet men er rekening mee houden dat de wortels grote moeite hebben om te regenereren. **Deze moeilijkheden worden alleen maar groter naarmate er vaker gesnoeid wordt op oudere en dikkere wortels.**

Zelfs als de wortels in de buurt van de beschadiging initieel sterk groeien, in het bijzonder wanneer het doorgesneden gedeelte een grote diameter heeft, kan een volledige regeneratie (in vorm en functie) sterk vertraagd of zelfs onmogelijk zijn **indien het aantal reeds gevormde wortels verhoogd is én indien** selectie tussen de wortelscheuten om een echte dominantie te herstellen, niet lukt.

Het behoud van een groot aantal nieuwe wortelscheuten op een beschadigde wortel is een weerspiegeling van het onvermogen om de oorspronkelijke hiërarchie te herstellen. Het is niet de manifestatie van een "krachtig" herstel.

HET VERWIJDEREN VAN EEN DEEL VAN DE BEWORTELING VAN EEN DEEL VAN DE BEWORTELING HEEFT ALS GEVOLG DAT VERVANGENDE WORTELS DE VOLGORDE VAN DE ONTWIKKELING HERVATTEN OP DE PLAATS WAAR DEZE WERDEN ONDERBROKEN (TRAUMATISCHE REÏTERATIE) ;

DE SNELHEID EN DE PRESTATIES VAN DEZE RESTAURATIE ZIJN GERELATEERD AAN DE LEEFTIJD EN HET VOLUME VAN HET AFGESCHIEDEN DEEL. REGENERATIE IS DES TE MOEILIJKER WANNEER:

- HET DOORGESNEDEN GEDEELTE CHRONOLOGISCH EN FYSIOLOGISCH VEROUDERD IS (GROTE DIAMETER EN IN DE BUURT VAN DE WORTELKRAAG).
- DE WORTELS OP EN NABIJ DE WOND TALRIJK ZIJN EN MET ELKAAR WEDIJVEREN OM DOMINANTIE UIT TE OEFENEN (ZIE DEEL 2 EN 3 VAN DIT ARTIKEL).tal
- EEN BEPERKENDE OMGEVING DE CONCURRENTIE TUSSEN DE NIEUWE WORTELSCHOUTEN VERGROOT (VOCHTTEKORT, DIEPGAANDE WIJZIGING VAN DE BODEMEIGENSCHAPPEN VAN DE KLUITEN/PLANTPUT/GROEIPLAATS).

DEZE COMBINATIE VAN PARAMETERS BEPAALT DE TEKORTKOMINGEN IN DE HERNEMING VAN WORTELGROEI BIJ BOMEN NA AANPLANT.

TUSSEN DE VOLLEDIGE REGENERATIE IN OVEREENSTEMMING MET HET GEAMPUTEERDE DEEL EN DE TOTALE AFWEZIGHEID VAN REACTIE, BESTAAT ER EEN ZEER GROTE VARIABILITEIT IN DE REACTIES OP DE WORTELSNOEI.

DE AANWEZIGHEID VAN EEN GROOT AANTAL NIEUWE WORTELS MET EEN HOGE INITIËLE VERLENGING IS GEEN GARANTIE VOOR DE EFFECTIVITEIT VAN HERSTEL EN REGENERATIE VAN DE WORTELS.

HET ONTBREKEN VAN EEN SNELLE SELECTIE VAN SCHEUTEN OP EEN AFGESNOEIDE WORTEL KAN LEIDEN TOT EEN DEFINITIEVE BLOKKADE VAN HUN ONTWIKKELING EN DUS DE REGENERATIE ALS GEVOLG VAN HET ONVERMOGEN OM DE OORSPRONKELIJKE HIËRARCHIE TE HERSTELLEN.

IN HET GEVAL VAN VERMINKTE PLANTEN KAN EEN GEBREKKIGE GROEIPLAATS EEN ZEER DUIDELIJKE VERZWARENDE FACTOR ZIJN VOOR EEN GEBREKKIGE REGENERATIE (ZIE DELEN 2 EN 3).

2. BODEMRIJKDOM : BESCHIKBAARHEID VAN KOOLSTOF, WATER EN MINERALEN

Een wortel begint zich te vormen door deling:

- van een groepje cellen die zich aan een uiteinde van het embryo in het zaad bevinden (kiemwortel = radikel),
- of van een cel van een reeds bestaande wortel (of stam) (proces van vertakking) (zie "Boomwortels en wortelstelsel: structuur en ontwikkeling").

De initiële structuur en de daaropvolgende ontwikkeling van de wortelkiem (primordium) staan onder controle van het orgaan dat hem voortbrengt en worden gemoduleerd door invloeden die uitgaan van de rest van de plant (inwendig milieu) en het extern milieu (externe omgeving).

2.1. AANVOER VAN WATER EN KOOLSTOF: BOVEN-EN ONDERGRONDSE CORRELATIES

De vorming en vervolgens de verlenging van een wortel zijn afhankelijk van de voeding met assimilaten (verrijkt sap) door het orgaan dat hem ontwikkelt. Vanaf de ontkieming beïnvloedt de hoeveelheid voedingsstoffen die in het zaad zijn opgeslagen, de structuur en de ontwikkeling van de eerste wortels die door de zaailing gevormd wordt.

- Bij eiken zijn het volume van het terminale meristeem van de kiemwortel, en daarna diens groeisnelheid en diens lengte, gecorreleerd met het gewicht van de eikel en met de hoeveelheid koolstofreserves die de zaadlobben bevatten.
- Naarmate de kiemwortel verlengt, neemt het aantal palissaden van weefsels die ruw sap (primaire xyleem) geleiden, tijdelijk toe om daarna terug te keren naar zijn oorspronkelijke waarde. Bij cacao is deze toename in verband gebracht met de invloed van de zaadlobben. Wanneer de vasculaire relatie zaadlob/kiemwortel gedeeltelijk wordt belemmerd, vertoont de jonge penwortel namelijk geen enkele fluctuatie in zijn aantal verhoutte polen en wordt de verlenging van zijn laterale wortels onderdrukt.

Vervolgens worden de stoffen die nodig zijn voor het ontstaan en vervolgens de groei en de ontwikkeling van een wortelstructuur, geleverd door het reeds aanwezige vertakte systeem (bladstelen, wortels):

- Bij uitgesneden maïs-embryo's (uit het zaad onttrokken embryo's), uit heggewinde of erwten geïsoleerde wortelfragmenten geteeld op een arm medium, neemt het volume van het wortelmeristeem toe wanneer er tijdens de teelt suikers aan het medium worden toegevoegd. De anatomische kenmerken van de wortel en zijn vasculaire organisatie zijn verschillend vóór en na de toevoeging van suikers.
- De kwaliteit van de beworteling van stekken is afhankelijk van de hoeveelheid reserves die in de geïsoleerde stengelfragmenten zijn opgeslagen.
- Bladverwijdering van jonge planten vermindert het volume van hun wortelmeristemen die gevormd worden en vermindert de verlenging van de groeiende wortels. Bij herhaaldelijke ontbladering kan de verlenging van de reeds gevormde wortels stoppen tot de nieuwe bladeren verschijnen.
- Bij eiken- en cacao-zaailingen beïnvloedt het verwijderen van blad achtereenvolgens (i) de primaire diameter van de laterale wortels en daarna (ii) hun verlenging, vooraleer (iii) de lengtegroei van de hoofdwortel zelf wordt beïnvloed.
- Bij de rubberboom-zaailing moduleert de groei van het bovengrondse deel de verlenging en de diameter van de vroege laterale wortels: wanneer de stam in volle groei is en zijn bladeren ontplooit, nemen de snelheid van verlenging en de primaire diameter van de vroege zijwortels af (fig. 9).

Experiment 6: Ontvouwen van het blad en groei van de vroege laterale wortels van de kiemwortel van zaailingen van de rubberboom (fig 9)

Bij Hevea (rubberboom) staan de verlenging van de stam en het ontvouwen van de bladeren in nauwe concurrentie om de watervoorziening: in een natuurlijke omgeving met een equatoriaal klimaat is de groei van de stammen ritmisch, met afwisselende verlengingsfasen en rusttijden. Wanneer de oppervlakte van de bladeren kunstmatig wordt verkleind, wordt de verlenging van de stam dus niet onderbroken.

Het experiment hieronder toont volgende zaken aan:

- de concurrentie tussen de boven- en ondergrondse subeenheden voor de middelen die nodig zijn voor de verlenging en/of de ontplooiing van organen
- hoe deze middelen worden verdeeld binnen het wortelstelsel wanneer wortelgroei mogelijk is.

De onderstaande curven geven de gemiddelde groeisnelheid (in cm/dag) van de vroege laterale wortels en de gemiddelde bladontplooiing (cm²/dag) in 3 behandelingen weer.

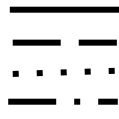
Duur van het experiment 35 dagen

A : Intacte radikel

B : Geamputeerde radikel

C : Geblokte radikel

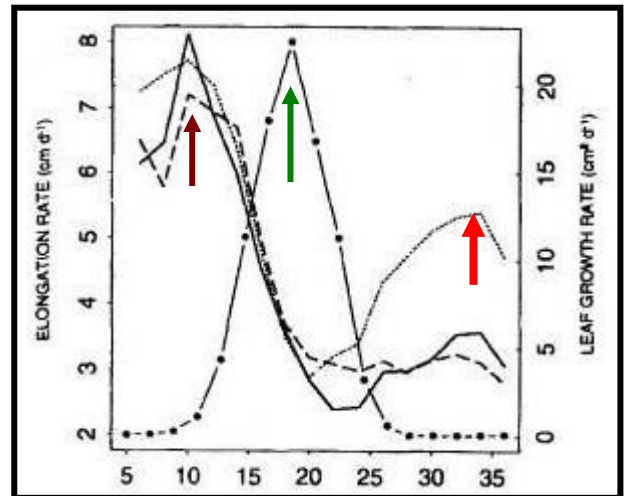
D : Ontplooiën van het blad cm²/dag



Elke curve is een gemiddelde van de verzamelde gegevens van 6 tot 7 zaailingen en 6 tot 20 laterale wortels per zaailing.

Fig 9 : Linkeras dagelijkse wortelgroei in cm/dag (2 à 8cm/dag)

Rechteras oppervlakte van ontplooid blad in cm²/dag 0 tot 25 cm²/dag.



In deze drie onderzoeksgroepen werkt de verlenging van de vroege laterale wortels altijd antagonistisch op de ontplooiing van de bladeren, ongeacht de toestand van de kiemwortel. De wortelgroei begint eerst (bruine pijl), ondergaat een sterke terugval tijdens de bladontplooiing waarvan het hoogtepunt op de 20e dag ligt (groene pijl).

Vervolgens, wanneer het bovengrondse gedeelte weer in rust is, is de groeisnelheid van de vroege laterale wortels het hoogst bij de zaailing waarvan de kiemwortel werd geblokkeerd (rode pijl), waardoor de groei van elk ander worteltype wordt voorkomen. Die snelheid is beduidend lager wanneer de kiemwortel intact gelaten is (controlegroep) of regeneratieve wortels ontwikkelt.

Nadat de bladeren zijn ontplooid en het bovengrondse deel in rust is, zijn het dus de meest centrale wortels, de kiemwortel of zijn regeneratiewortels (as 1), die tot eigen voordeel de middelen afleiden die nodig zijn voor de groei van de meest perifere vroege laterale wortels (as 2).

2.1.1. Mechanismen die de uitwisseling tussen de verschillende subeenheden van de plant regelen: anatomische relatie tussen de moederwortel en de zijwortel.

De laterale wortel

Het ontstaan van een laterale wortel is het gevolg van de deling van een cel (of van enkele cellen) van de pericycle die zich tegenover een palisade van vaatweefsel bevindt, op een afstand van het terminaal meristeem van de moederwortel (zie "Wortel en wortelstelsel van bomen : structuur en ontwikkeling").

Deze afstand komt overeen met de remmingszone, het gedeelte waarbinnen het terminaal meristeem van de wortel in staat is om de initiatie van het laterale primordium volledig tegen te gaan. Voorbij deze zone blijft de initiatie onder de nauwe controle van het terminaal meristeem van de moederwortel, die de positie (tegenover een bundel vaatweefsel) en de toekomst van het laterale primordium bepaalt.

Deze controle wordt verzekerd via de vasculaire verbinding tussen de moederwortel en zijn laterale wortel.

In een jong wortelstelsel (of een jong gedeelte) hebben de laterale wortels over het algemeen een primaire diameter, een oppervlak van geleidend weefsel (vooraf aan verdikking) of zelfs een aantal vasculaire bundels dat kleiner is dan die van de moederwortel*.

De hoeveelheid koolwaterstoffen (assimilanten) die een jong primordium bereiken wanneer die gevormd wordt, en dus zijn voeding in de vroegste stadia van zijn ontwikkeling, worden bepaald door de diameter van de vasculaire connectie die hem van bij het begin verbindt met zijn moederwortel.

**Als het aantal bundels constant is, is het de diameter van de centrale cilinder, dus het oppervlak van de primaire geleidende weefsels en dus het uitwisselingsoppervlak tussen de hoofdwortel en de laterale primordia die verschillen, wat uitwendig waarneembaar is aan de hand van de primaire diameters van de worteltoppen (zie "Wortel en wortelstelsel van bomen: structuur en ontwikkeling").*

De regeneratiewortel

In tegenstelling tot de zijwortel wordt de regeneratiewortel gevormd buiten de controle van het terminaal meristeem, vanuit een pericykel in volle groei die zorgt voor de sluiting van de amputatiewond.

Deze veralgemeende groei voorafgaand aan de vorming van de regeneratieve worteltop (apex) en de tijd die nodig is voor zijn doorbraak uit het moederwortellichaam zouden het tijdstip van het ontstaan van een regeneratiewortel kunnen bepalen in verhouding tot de groei van een gestimuleerde zijwortel (zie experimenten 3 en 5), maar op termijn ook het superieure volume van de regeneratieve apex en zijn vermogen om middelen af te leiden ter zijner voordele.

In het geval van schade beschikken de, als reactie op het letsel gevormde regeneratiewortels over een interne organisatie die het midden houdt tussen die van de moederwortel en die van de laterale wortel.

- Bij *Pinus laricio* heeft de kiemwortel 4 bundels van primair xyleem, de regeneratiewortels 3 en de laterale wortels 2*.
- Bij *Pinus resinosa* hebben enkel de primordia met een apicale diameter van meer dan 50% van die van de moederwortel een significante verlenging, terwijl de andere slechts kortstondig groeien of vroegtijdig geaborteerd worden.
- Bij de berk zijn het de primordia met een primaire diameter van meer dan 25% van die van de moederwortel die verlengen. In het geval van amputatie zullen meerdere primordia zich verlengen, maar enkel degene waarvan de primaire diameter groter of gelijk is aan 60% van die van het geamputeerde deel evolueert naar ware regeneratie, de andere ondergaan een differentiatie.

2.1.2. Wat we moeten onthouden

Twee structureel identieke primordia zullen zich anders ontwikkelen als de wortels die hen voortbrengen verschillend zijn. Het ontwikkelingspotentieel van een zijwortel wordt bepaald door de verschijningsvolgorde in het vertakte systeem en de specifieke ontwikkelingsvolgorde (zie "Boomwortels en wortelstelsels: structuur en ontwikkeling" en deel 1 van dit artikel).

Niet alle primordia die op eenzelfde wortelgedeelte geboren worden, evolueren echter op dezelfde manier: het ontwikkelingspotentieel van een lateraal primordium kan vroegtijdig worden ingeschat aan de hand van de verhouding tussen de primaire diameter en die van de moederwortel op het moment van de initiatie.

Hoe groter deze verhouding is, hoe dichter de primaire diameters van de twee wortels bij mekaar liggen, hoe groter het ontwikkelingspotentieel van de primordium, dicht bij dat van de moederwortel, (In het bijzonder regeneratiewortels (vorken van traumatische oorsprong) zijn daarvan een illustratie).

De "apicale controle" gebeurt deels door het reguleren van de voeding vanaf de moederwortel naar de ontwikkelende primordium. Deze regulering beïnvloedt zeer vroeg het volume van de vasculaire verbinding die het jonge primordium met zijn moederwortel verbindt en bepaalt daarna het volume van zijn apex. Zo moduleert de moederwortel de toekomstige ontwikkeling van de jonge primordium in een vroeg stadium, volgens haar eigen ontwikkelingsstadium en haar voedingsomstandigheden op het moment van de initiatie.

Naarmate het bewortelingsproces zich ontvouwt, parallel aan de verlenging van elke wortel, verzwakt de apicale dominantie geleidelijk aan. Tegelijkertijd neemt het ontwikkelingspotentieel van achtereenvolgens geïnitieerde laterale formaties toe naargelang hun positie in het vertakkingssysteem (volgorde van vertakking en positie langs de moederwortel) (zie "Boomwortels en wortelstelsel: structuur en ontwikkeling" en deel 1 van dit artikel).

Deze evolutie gaat gepaard met veranderingen in het volume van de meristemen en worteltoppen. Nauw verwant aan koolstofhoudende voeding, is de uitdrukking van het ontwikkelingspotentieel ook zeer sterk afhankelijk van de vruchtbaarheid van het groeimedium.

2.2. DE ROL VAN WATER- EN MINERAALVOORZIENING: CORRELATIES TUSSEN WORTELS

Verschillende studies analyseren de impact van water- en minerale absorptie op de wortelverlenging en -vertakking. Voor het gemak zijn deze studies grotendeels uitgevoerd in het laboratorium, in een gecontroleerde omgeving, vaak op planten met een klein volume (kruidachtige planten of zaailingen van bomen) waarbij de invloed van de verschillende componenten van de minerale rijkdom afzonderlijk werd geanalyseerd.

In het volgende experiment worden algemene trends geschetst. Het is echter belangrijk om rekening te houden met de diversiteit van het gedrag, afhankelijk van de soort, het type wortel dat beoordeeld wordt en de omgevingsfactor die in aanmerking wordt genomen.

Experiment 7: Invloed van stikstofbemesting op de groei en de vertakking de wortles van gerst (fig 10)

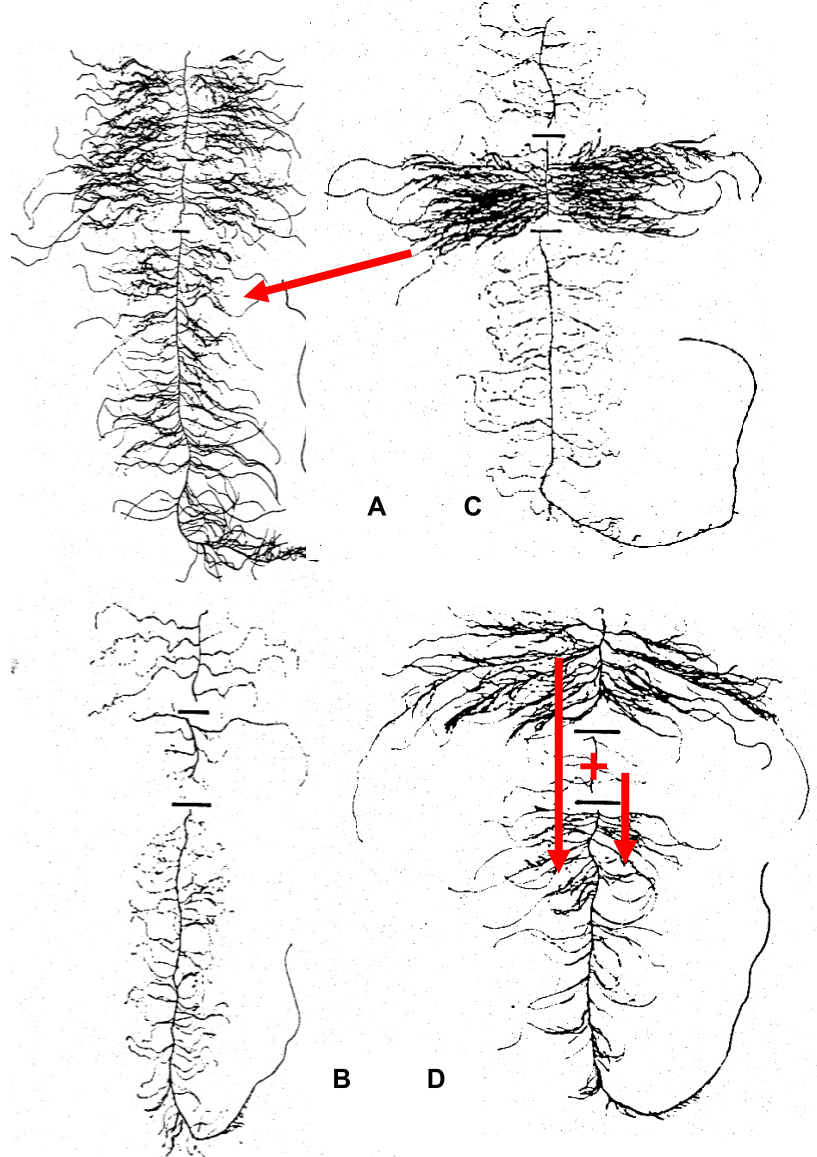
Hiernaast een hoofdwortel van gerst die door 3 opeenvolgende compartimenten gaat, aangevuld met een gedoseerde oplossing van stikstof NO_3 :

- A : stikstofrijke oplossing in de drie compartimenten (A1, A2, A3)
- B: stikstofarme oplossing in de drie compartimenten (B1, B2, B3)
- C : stikstofarme oplossing in het 1^{ste} en het 3^{de} (C1 et C3), rijk in het 2^{de} (C2).
- D : stikstofrijke oplossing in het 1^{ste} en het 3^{de} (D1 en D3), arm in het 2^{de} (D2).

De rest van de beworteling van de plant wordt gevoed door de stikstofarme oplossing.

De groei van de laterale wortels wordt sterk "gestimuleerd" wanneer de hoofdwortel door een "rijke" omgeving gaat. (A C2 D1 en D3).

Wanneer de omgeving arm is (B, C1 en C3, D2) wordt de verlenging van de laterale wortels beperkt en is hun verdeling over de moederwortel minder dicht.



Minerale voeding en de rijkdom van het uitwendige milieu bepalen de wortelontwikkeling door de groei en de vertakking. In een constante omgeving zijn de dichtheid van de zijwortels en hun verlenging gecorreleerd met het stikstofgehalte.

Maar wanneer de wortel achtereenvolgens een milieu met verschillende minerale rijkdom doorkruist, is zijn gedrag niet exact de som van de gedragingen die in een constante omgeving (C en D) worden waargenomen.

Groei en vertakking worden sterker gestimuleerd in het rijke compartiment C2 dan in de rijke compartimenten D1, 3 en A1, 2, 3. Het enige verschil tussen deze 3 situaties ligt in de rijkdom van de omgevingen die ontmoet worden vooraf aan de aankomst in het rijke compartiment.

De voorgeschiedenis van een wortel moduleert dus de intensiteit van diens reactie op de bodemvruchtbaarheid. De hypothese die op basis van dit experiment geponeerd wordt, is de volgende

Hypothese: Het volume van de apex van een wortel en de hoeveelheid geleidend weefsel die deze bevat, bepaalt zijn "absorptievermogen", d.w.z. de hoeveelheid opgeloste mineralen die in de wortel kan opgenomen en verplaatst worden naar de stengels. Bij gerst zou het volume door een wortel geabsorbeerde nitraten (en dus de stroom van stijgend ruw sap die hij genereert) de hoeveelheid koolstofreserves bepalen die deze in ruil daarvoor ontvangt (neerwaartse stroom verrijkt sap).

In een vertakt systeem zou de hoofdwortel op die manier, vanwege zijn centrale positie, de verdeling bepalen van de middelen die van de bovengrondse delen richting het laterale systeem getransporteerd worden. De hoofdwortel zou de verdeling controleren van de ontvangen assimilaten "in ruil" voor de absorptie door het gehele wortelstelsel.

De vruchtbaarheid van het groeimedium, dat bepalend is voor de performantie van de opname door de wortels, zou dus inwerken op de koolstofvoorziening van de betrokken wortels. De koolstofvoorziening bepaalt echter de primaire diameter van een wortel en die van zijn laterale primordia wanneer ze gevormd worden, en dus de verhouding tussen de primaire diameters van de laterale primordia en de hoofdwortel.

Op basis van deze hypothese voor gerst, zou de minerale rijkdom inwerken op de wortelontwikkeling volgens het volgende schema:

3.1.1 In een constante omgeving: fig. 10 AB

- In een totaal ontoereikend medium (gedestilleerd water, hier niet weergegeven), waarbij geen mineralen opgenomen kunnen worden, wordt de toevoer van verrijkt sap afgesneden. De wortel ziet dan zijn primaire diameter verminderen en vervolgens zijn verlenging op korte termijn stilvallen. In het geval van een vertakte wortel zijn de lateralen de eerste die met dit tekort te maken krijgen, waardoor hun primaire diameter sterk verminderd is vanaf het moment van de initiatie. In dit proces leidt de hoofdwortel de assimilaten om in zijn voordeel, waarbij zijn vertakking wordt geremd vooraleer zijn verlenging zou onderbroken worden.

- In een arme omgeving is de minerale opname en dus het aanbod van verrijkt sap laag. Enkel de verlenging van de hoofdwortel wordt behouden ten koste van die van de laterale formaties, waarvan de primaire diameter vanaf de initiatie sterk is gereduceerd. Door het ontbreken van vertakkingen en dus van concurrentie voor assimilaten, zijn de verlenging van de hoofdwortel en de afstand tussen de geremde primordia toegenomen. Deze situatie handhaaft zich zolang de opname van mineralen voldoende is om te voldoen aan de behoeften van de fotosynthese en de productie van de assimilaten die nodig zijn voor de verlenging van de hoofdwortel.

Opmerking: Bij gebrek aan vertakkingen kan deze "enkelvoudige stimulatie" van de verlenging van de hoofdas hem "toelaten" om snel een stresszone te doorkruisen. Deze reactie kan worden vergeleken met de gestrekte groei van een stengel met lichtgebrek, die zijn vertakking blokkeert en het interval tussen 2 opeenvolgende bladeren (internode) verlengt om "zo snel mogelijk" het licht te bereiken.

- In een rijkere omgeving bepaalt de hoofdas op elk moment het ontwikkelingspotentieel van zijn laterale formaties (volgens zijn positie in het vertakte systeem, zijn ontwikkelingsstadium, zijn fysiologische leeftijd) in functie van de hulpbronnen van de omgeving. Het bepaalt hun primaire diameter bij de initiatie. In een gunstige omgeving, bij afwezigheid van sterke concurrentie voor assimilaten kan het systeem dicht vertakt zijn. Het geheel van de gevormde laterale wortels zullen geneigd zijn om zich te verlengen om, tenminste in de beginfase van hun groei, zich te ontwikkelen op de manier die hen werd opgelegd door het systeem dat hen heeft gevormd.

Deze 3 situaties zijn uitersten omdat:

- een natuurlijke bodem zelden zo homogeen is als een minerale oplossing met een vaste concentratie;
- een bodem slechts zelden totaal gebrekkig, maar eerder heterogeen is.

Bovendien is het in een rijke natuurlijke bodem, zelfs indien de concurrentie zich niet laat voelen vanaf de initiatie, makkelijk vast te stellen dat alle lateralen van een bepaald wortelgedeelte op termijn niet dezelfde ontwikkeling vertonen. Ze worden dus niet allemaal grote en lange verhoutte wortels.

Het is dan ook redelijk om aan te nemen dat de concurrentie voor assimilaten zich na de initiatie doorzet en voortduurt tijdens de daaropvolgende verlenging van de wortels volgens de rijkdom van het milieu waar de wortels doorheen groeien.

Tot slot moduleren ook andere stressfactoren (mechanische bodemweerstand, aanwezigheid van obstakels, etc.) de expressie van apicale dominantie.

Alle wortels van een systeem worden dus achtereenvolgens aan deze verschillende soorten situaties onderworpen. Het tweede deel van dit experiment laat zien dat de absorptie van een wortel niet alleen, onmiddellijk en uitsluitend, de omvang bepaalt van zijn groei en zijn ontwikkeling.

3.1.2 In een heterogeen milieu : fig 10 CD

De vertakking wordt sterk gestimuleerd (Fig. 10 C) als de hoofdwortel zijn groei is gestart in een arme omgeving. De vertakking is symmetrisch gezien minder dicht als de wortel zijn groei is gestart in een rijkere zone voordat hij de arme zone doorkruist. Hij beschikt dan boven de arme zone over krachtige zijwortels die ook een grotere hoeveelheid verrijkt sap opeisen.

IN HETEROGENE OMGEVINGEN LEIDT DE TOEGANG TOT EEN GUNSTIGE OMGEVING TOT EEN STIMULERING VAN DE GROEI EN DE VERTAKKING, DIE DES TE GROTER IS NAARMATE DE SCHAARSTE VOORHEEN GROTER WAS.
IN SYMMETRIE LEIDT DE TOEGANG TOT EEN ONGUNSTIGE OMGEVING TOT EEN DEPRESSIE VAN DE GROEI EN DE VERTAKKING, DIE ERGER IS NAARMATE DEZE VOORHEEN VIGOUREUS WAREN

Op dezelfde manier, volgens hun voorgeschiedenis, kunnen wortels die niet rechtstreeks baat ondervinden van irrigatie, maar verbonden zijn met een bewortelingsfractie die water krijgt, eenzelfde watergehalte hebben als de rechtstreeks gevoede delen.

Experiment 8: Compenserende groei - Invloed van wortelsnoei in verschillende proporties van het wortelsysteem van gerst op de groei van de regeneratiewortels

De regulerende rol van het van het vertakte systeem in zijn totaliteit bij de verdeling van de assimilaten wordt in het volgende experiment ook aangetoond.

Wanneer een hoofdwortel van gerst wordt doorgesneden, is de gemiddelde diameter van de worteltoppen die op 1 cm van de wond zijn ontwikkeld, aanzienlijk groter dan die van de controlegroep die intact zijn gebleven, zoals beschreven in het eerste deel van dit artikel (experimenten 3 en 5).

Fig 11 : Het effect van 3 verschillende behandelingen die worden toegepast op de hoofdwortels van gerst wordt hier geanalyseerd: 1) De controleplant ondergaat geen enkele wortelsnoei, 2) Alle hoofdwortels van de plant worden ingesnoeid, 3). Slechts een derde van de hoofdwortels van de plant worden ingesnoeid.

Behandeling	Gemiddelde diameter (mm)	Gemiddelde lengte (mm)	Totale lengte (mm)
Controleplant zonder wortelsnoei	0.21	25.4	115
1/3 van de wortelassen ingekort	0.36	25.7	161
Alle wortelassen ingekort	0.36	55.4	316

Wortels die op 1 cm van de wond van geamputeerde wortels ontstaan, gedragen zich als volgt:

- Wanneer alle hoofdwortels van de plant worden doorgesneden, nemen naast de primaire diameter, ook de gemiddelde lengte en de cumulatieve lengte* van alle wortels die binnen 1 cm van de wonden ontspruiten, toe ten opzichte van de controleplant.
- Wanneer slechts 33% van de hoofdwortels wordt doorgesneden, wordt de groei van wortels die binnen 1 cm van de wonden ontspruiten, slechts licht beïnvloed: zelfs als hun primaire diameter groter is, neemt hun cumulatieve lengte weinig toe omdat hun gemiddelde individuele verlenging slechts licht wordt gestimuleerd.

Het effect van de amputatie wordt dus bepaald door het aandeel van de getroffen assen ten opzichte van de wortels die intact gebleven zijn. Door hun aanwezigheid, hun minerale absorptie en hun consumptie van assimilaten, spelen de intacte wortels een rol in deze regeling. Hoe talrijker ze zijn, hoe minder de regeneraties in staat zijn om de assimilaten in hun voordeel af te leiden.

**som van de lengte van alle wortels*

Apicale controle regelt dus de verdeling van de middelen in functie van de beschikbaarheid van het groeimedium en de voorgeschiedenis van het vertakte systeem: In een ongunstige omgeving, leidt de hoofdwortel een maximale hoeveelheid assimilaten af tot eigen voordeel voor behoud van zijn primaire diameter en de uitdrukking van zijn groeipotentieel. Hiertoe beperkt of zelfs blokkeert deze de voeding van zijn laterale formaties vanaf hun initiatie door het verminderen van het volume van de geleidende weefsels waarmee ze aan hem verbonden zijn.

Er zijn dan twee mogelijke evoluties:

- De situatie is tijdelijk. De remming van de laterale wortelontwikkeling, en dus de afwezigheid van verdeling van assimilaten, stimuleert volledig de verlenging van de hoofdwortel. Deze laatste verlaat snel de ongunstige zone. Wanneer hij in een zone zonder restricties aankomt, kan hij de karakteristieke eigenschappen van zijn klasse opnieuw tot uitdrukking brengen. Zijn groei en zijn vertakking worden dan des te meer gestimuleerd door de concurrentie om suikers en zetmeel, zodat het aantal laterale wortels beperkt is.
- Deze situatie blijft bestaan doordat de ongunstige zone uitgebreid is. Het is dan de groei van de hoofdwortel die uiteindelijk geremd kan worden. Maar in dit geval kunnen een of meer van zijn laterale wortels die zich vóór de deficiënte zone bevinden, de hoofdwortel waarvan de apicale dominantie faalt, vervangen volgens hetzelfde proces als datgene dat wordt ingeleid door wortelsnoei of de mechanische blokkade van de apex. Dit substitutieproces lijkt op dat van het vormen van vorken (zie "Boomwortels en wortelstelsels: structuur en ontwikkeling").

Deze vervanging zal des te effectiever zijn naarmate het aantal wortels dat concurreert om assimilaten beperkter is (wanneer het voorafgaand doorkruiste milieu niet erg rijk was).

DE WORTELS WORDEN DUS NIET AANGETROKKEN TOT DE VRUCHTBAARSTE ZONES VAN DE BODEM, MAAR HUN EXTREEM "OPPORTUNISTISCHE" GEDRAG LEIDT ERTOE DAT ZE ZICH INTENS VERMENIGVULDIGEN ZODRA ZE DIE TEGENKOMEN EN TOT EENVOUDIGWEG DOORKRUISEN VAN DE MEEST ARME ZONES ZONDER ER ZICH TE VERTAKKEN OF ER ZICH TE ONTPLOOIEN.

WANNEER EEN DEEL VAN DE BEWORTELING LOKAAL EEN ONGUSTIGE ZONE ONTMOET, ZET DE VERLENGING (EN NIET DE VERTAKKING) ZICH VERDER IN PROPORTIONELE EVENWICHTEN MET ZIJN EERDERE ABSORPTIEPRESTATIES EN DE ACTUELE BESCHIKBAARHEID AAN ASSIMILATEN.

OP DEZE MANIER KAN DE ONTWIKKELING VAN DE GEDEELTEN DIE AAN DE RESTRICTIE ONTSNAPPEN, DES TE MEER WORDEN GESTIMULEERD VOLGENS EEN MECHANISME VAN "COMPENSATIEGROEI".

2.3 WAT WE MOETEN ONTHOUDEN

DE ONTWIKKELING VAN HET WORTELAPPARAAT IS GEBASEERD OP DE GELEIDELIJKE UITBOUW VAN EEN VERTAKT SYSTEEM DAT ACHTEREENVOLGENS EN OP EEN GEORDENDE MANIER VERSCHILLENDE WORTELCATEGORIEËN INSTALLEERT. DE APICALE CONTROLE IS DE DRAGER VAN DE UITDRUKKING VAN DE HIËRARCHIE DIE OVERHEERST IN HET UITROLLEN VAN DEZE SEQUENTIE.

ZONDER DE OPBOUW KWALITATIEF TE WIJZIGEN, KAN HET MILIEU DE KWANTITATIEVE EXPRESSIE MODULEREN:

- DOOR IN ELKE FASE VAN HET VERTAKTE SYSTEEM HET AANTAL WORTELS TE REGULEREN IN OVEREENSTEMMING MET DE RESTRICTIES VAN HET MILIEU
- DOOR BIJ DE VERDELING VAN DE ASSIMILATEN DE WORTELS TE BEVOORDELEN DIE ZICH IN DE RIJKSTE GEBIEDEN BEVINDEN EN DIE DUS HET BEST GEVOED EN HET MEEST "PRODUCTIEF" ZIJN VOOR DE REST VAN DE PLANT.
- DOOR DE GROEIENDE WORTELMASSA IN EVENWICHT TE BRENGEN MET DE HOEVEELHEID WATER EN MINERALEN DIE AAN DE OMGEVING KAN WORDEN ONTTROKKEN EN DE HOEVEELHEID HERNIEUWBARE ASSIMILATEN

IN DE ECOLOGISCHE NICHE VAN DE SOORT (WAARBIJ NOCH DE KIEMING, NOCH DE VROEGE ONTWIKKELING WORDEN GEBLOKKEERD) MODULEERT DE HETEROGENITEIT VAN HET MILIEU:

- HET AANTAL MERISTEMEN DAT VOOR DEZE SPECIFIEKE ONTWIKKELING IS OPGEZET,
- DE SNELHEID WAARMEE DAT GEBEURT
- DE LOOPTIJD VAN DE AFWIKKELING VOORAFGAAND AAN DE DOOD VAN DE BOOM.

HET VERANDERT NIETS AAN DE WORTELARCHITECTUUR: HET RAAKT NOCH DE INHOUD NOCH DE VOLGORDE VAN DE AFWIKKELING VAN DE SEQUENTIE. HET KAN HOOGUIT DE UITDRUKKING BIJ ELK VAN HAAR STAPPEN BLOKKEREN.

HET VERTAKTE SYSTEEM CONTROLEERT DUS STAP VOOR STAP DE VERDELING VAN DE BESCHIKBARE MIDDELEN EN HET OPTIMAAL GEBRUIK VOLGENS DE VERMOGENS VAN ELKE WORTEL OF WORTELSET OM, VIA ABSORPTIE, DE EIGEN GRONDSTOFFEN TE VOORZIEN EN VOLDOENDE TE VERNIEUWEN.

DE LOKALE TOENAME OF AFNAME VAN DE DICHTHEID VAN DE WORTELS EN/OF VAN HUN VERLENGING ZIJN DUS GEBASEERD OP DE ZOEKTOCHT NAAR EEN OPEENVOLGING VAN CORRELATIEF EN NUTRITIONEEL EVENWICHT TUSSEN DE VERSCHILLENDE AANWEZIGE ASSEN VOLGENS DE INVLOEDEN UITGEOEFEND DOOR HET DOORKRUISTE MILIEU.

ZO VORMT BIJ JONGE AANPLANTINGEN ELKE BODEMLAAG DIE RIJK IS AAN ORGANISCH MATERIAAL EN OVERVLOEDIG WORDT GEÏRRIGEERD EEN POTENTIËLE BRON VAN VERTAKKINGEN, DIE DE REGENERATIE EN DE ONTPLOOIING VAN DE BEWORTELING DIEPER OF LATERAAL VERDER KAN BEPERKEN.

DE MOGELIJKHEDEN VOOR EEN EFFECTIEF WORTELHERSTEL EN OP EEN SNELLE VERWERVING VAN WATER- EN MINERALE AUTONOMIE KUNNEN VERMINDERD ZIJN WANNEER HET ONDERGRONDSE MILIEU ZEER STERKE KWALITATIEVE HETEROGENITEITEN EN EEN ZEER STERKE DISCONTINUÏTEIT TUSSEN DE SUBSTRATEN VAN DE KLUIT, DE KUIL EN DE OMGEVING, OF TUSSEN HOGER EN LAGER GELEGEN HORIZONTEN VERTOONT.

3 SPECIFICATIES VAN DE REACTIE VAN DE BEWORTELING OP BODEMEIGENSCHAPPEN

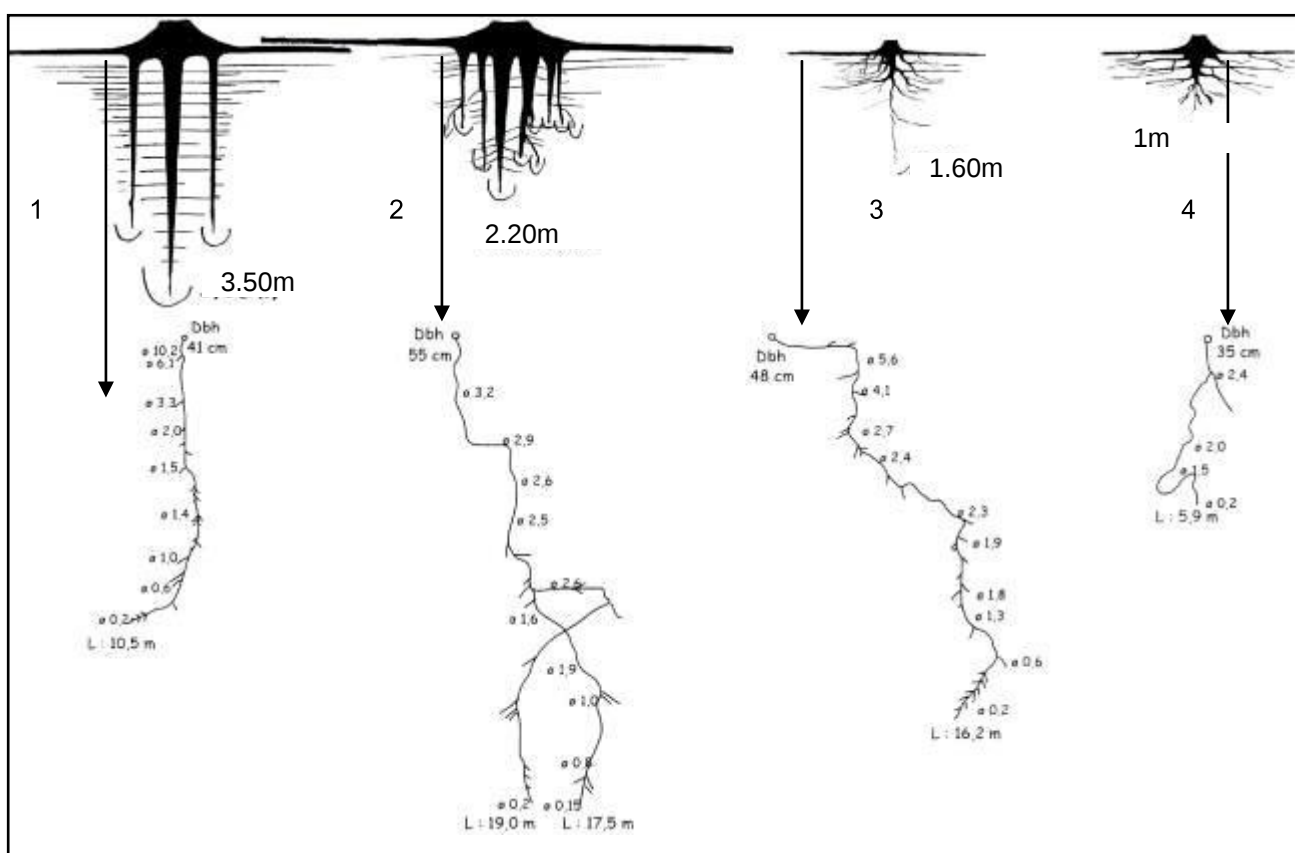
3.1 DRAINAGE

De beworteling van twee bossoorten in Frans-Guyana werd vergeleken op twee bodems met verschillende drainagecapaciteit (Atger):

- een niet-beperkende bodem met vrije verticale drainage (geen waterophoping op diepte)
- een beperkende bodem met geblokkeerde verticale afvoer (met waterophoping op kleinere diepte)

Fig 12 : Van links naar rechts wortelprofiel van *Eperua falcata* (wapa) en *Dicorynia guianensis* (basralocus / *Basraloksi*) in een bodem met goede verticale drainage (1) en geblokkeerde verticale drainage (2) in een bodem met goede verticale drainage (3) en geblokkeerde verticale drainage (4).

Onder elk bewortelingsprofiel wordt het verlengstuk van een van de horizontale gestelwortels weergegeven. De diameter van de stam (dbh), de diameter van de wortel op verschillende punten en de lengte van de wortel zijn op het diagram aangegeven (er wordt rekening gehouden met worteldelen met een diameter van meer dan 0,5 cm).



In een niet-beperkende bodem bestaat de beworteling van de wapa uit een zeer grote centrale spil die afdaalt naar een diepte van 3,5 m (links). Aan de basis draagt hij een kroon van horizontale gestelwortels die zich over een straal van ongeveer tien meter uitstrekken, en die in de buurt van hun inplanting talloze supplementaire penwortels ontwikkelen. Op diepte ontwikkelen deze verschillende penwortels enkel houtige wortels met eenkleine diameter.

In een beperkende bodem is de beworteling van wapa vergelijkbaar, weliswaar met een geringere diepte en een groter aantal penwortels, die elk meerdere keren sterfte van de apex en daaropvolgende regeneraties hebben ondergaan met veelvuldige vorken tot gevolg. De oppervlakkige beworteling strekt zich uit over een straal (19 m) die bijna twee keer zo groot is als in niet beperkende bodem.

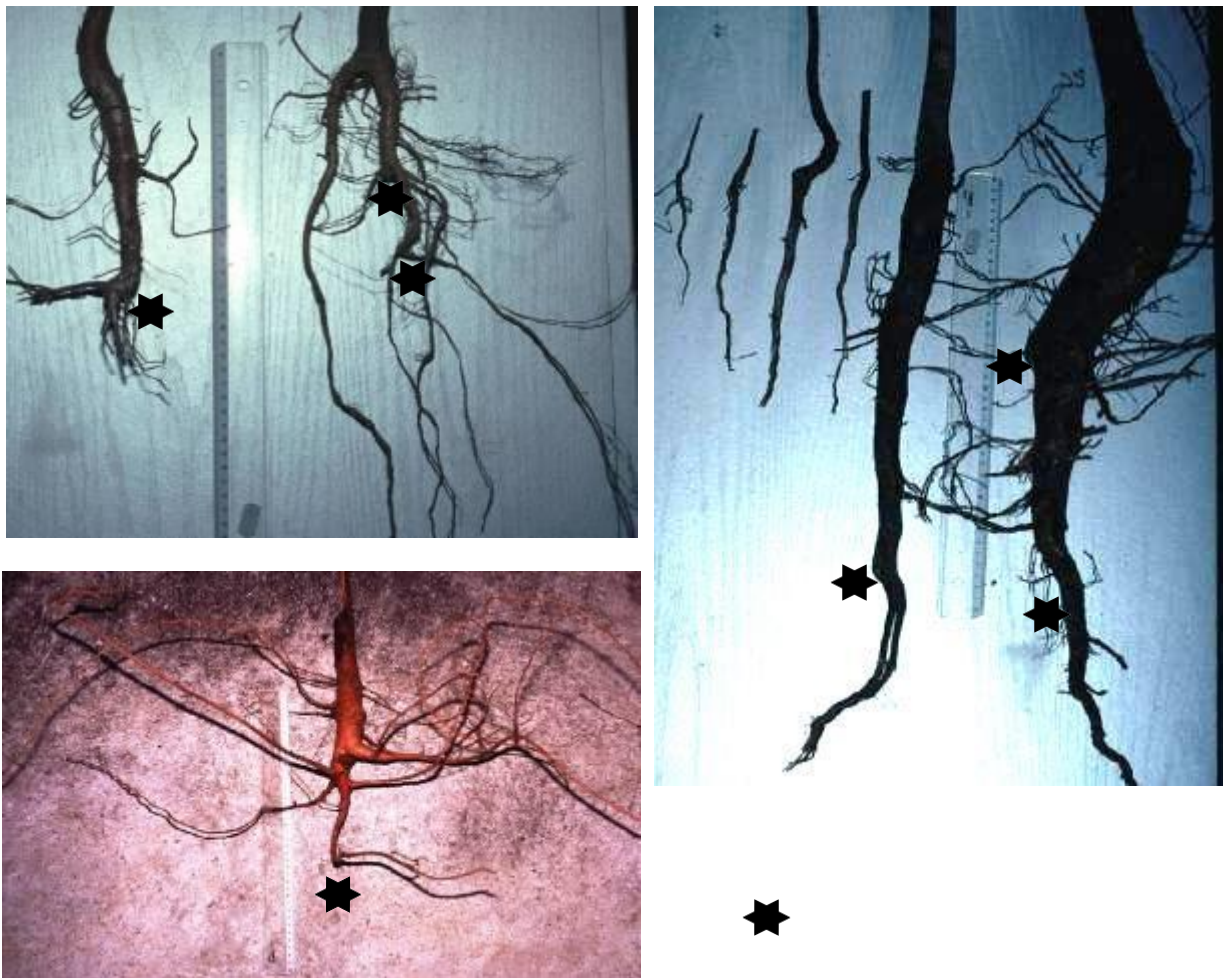
In een niet-beperkende bodem groeien de wortels van de basraloksi (rechts) niet dieper dan 2m. Het wortelgestel bestaat uit een centrale spil die niet erg krachtig is en die het grootste deel van zijn zijwortels erg oppervlakkig draagt. Hij strekt zich uit over een straal van 16 m. In een beperkende bodem wordt de bewortelingsdiepte van de basraloksi teruggebracht tot 1m en wordt de horizontale zijwaartse verlenging van de gestelwortels ook teruggebracht tot 6m.

In een verticaal beperkende bodem is de beworteling van wapa ondieper, waarbij de penwortel en zijn supplementaire penwortels al vroeg meer vorken ontwikkelen. Aan de andere kant is de horizontale

verlenging belangrijker, de doorsnede van de beworteling is bijna twee keer zo groot als wat wordt waargenomen in niet-beperkende bodem. Omgekeerd, in basraloksi, blokkeert de beperkende bodem de verticale progressie van een penwortel die in afwezigheid van deze restrictie al erg zwak is, en beperkt parallel de horizontale uitbreiding van de gestelwortels aan het oppervlak.

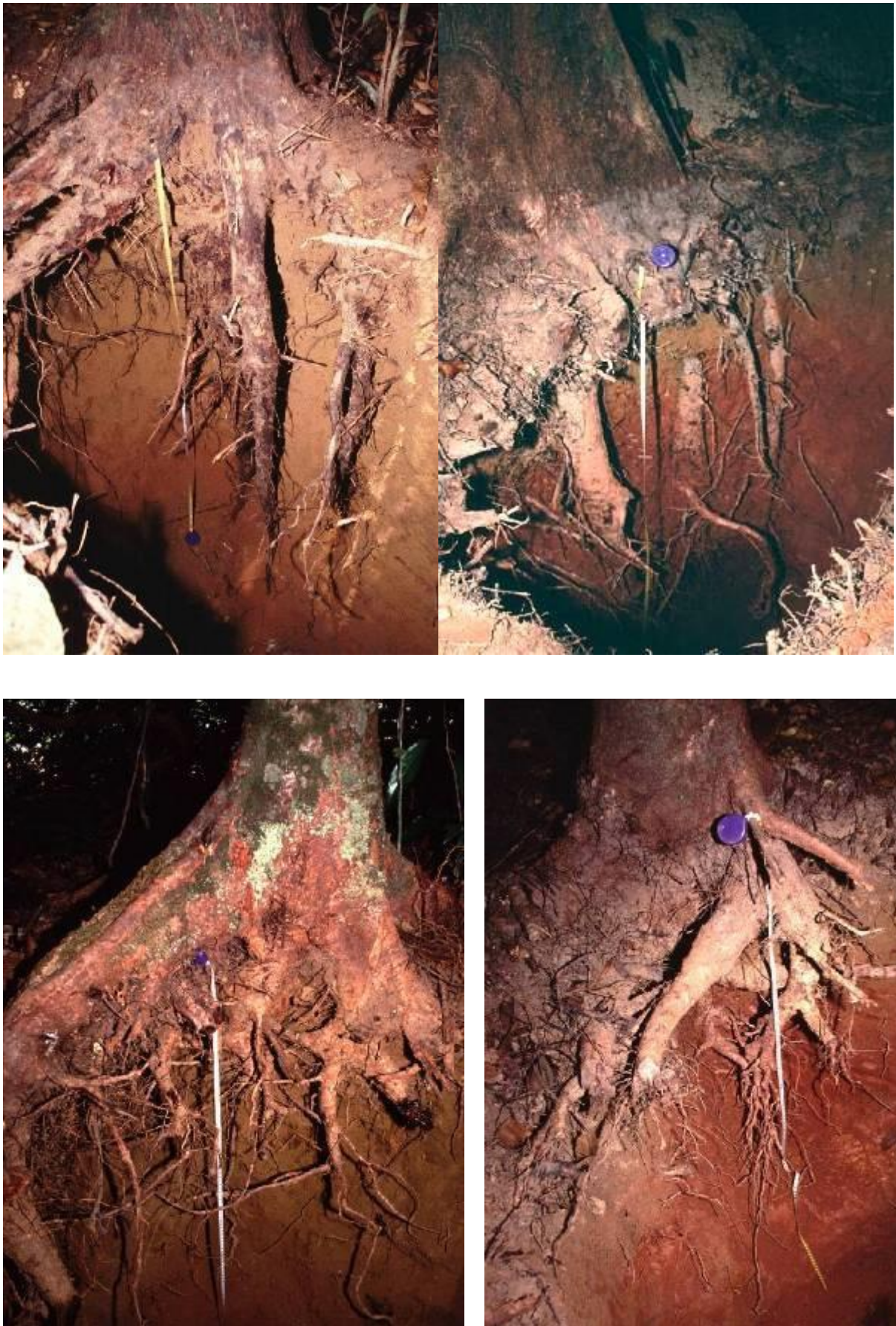
Twee soorten die op natuurlijke wijze in dezelfde bodem regenereren, reageren niet op dezelfde manier op de restricties die door de bodem worden uitgeoefend. De restrictie beïnvloedt de beworteling in zijn geheel, waardoor de horizontale en verticale uitbreidingen in basraloksi worden verminderd. Alleen de bewortelingsdiepte (verticale richting) wordt in de wapa aangetast, terwijl de horizontale verlenging in de wapa wordt gestimuleerd.

Fig 13 : Links jonge planten van basraloksi en rechts jonge planten van wapa : de sterren geven de verstoringen aan (dood of afbuiging van de apex). »



Vanaf de eerste ontwikkelingsstadia wordt de verlenging van de penwortel van basraloksi sterk verstoord door de minste weerstand: een kiezelsteen in de bodem kan ervoor zorgen dat deze snel en definitief zijn verticale oriëntatie verliest. In dezelfde omstandigheden behoudt de jonge wapa daarentegen zijn verticale oriëntatie en regeneert hij efficiënt bij elke weerstand.

Fig 14 : Bewortelingsprofiel van volwassen bomen bovenaan wapa, onderaan basraloksi links niet-beperkende bodem, rechts beperkende bodem.



3.2 GECOMPACTEERDE BODEM

De studie is uitgevoerd in 2004 – 2005 in het Parc du Pourtalès in Straatsburg. De beschrijvingen van de bewortelingen zijn gemaakt door Atger, de bodemgegevens zijn afkomstig van Jabiol en Lebourgeois.

Fig 15 : De beworteling van twee Franse bossoorten (esdoorn links en es rechts) wordt vergeleken op een natuurlijke alluviale bodem waarvan de twee belangrijkste restricties het gehalte aan grove elementen (GE) zijn (percentage van het bodemvolume dat wordt ingenomen door grove elementen en grootte) die verdubbeld wordt door de compactheid van het bodemmateriaal (COMP Medium Compact tot Zeer Compact)



Fig 16 : De oppervlaktehorizon is een leemgrond die rijk is aan organisch materiaal, afgezet op zand. Het gehalte aan grove elementen (%GE) bedraagt meer dan 90% en het zandig materiaal is compact (C) van 40 tot 60 cm diep. Bij grotere dieptes neemt het gehalte aan grove elementen licht af, terwijl de compactheid van het materiaal toeneemt (TC).

	F N°11e			zone :	A5	fosse N°11f			zone :	A45
zone	bouquet	isolé	zone	CHABLIS		bouquet	isolé	zone	CHABLIS	
essence	sycomore					frêne				
	texture	%EG	taille	comp	Hydromorphie	texture	%EG	taille	comp	hydr
0-10 cm	LMS	10	gG	M		LMS	10	gG	M	
10-20	LMS	10	gG	M		LMS	10	gG	M	
20-30	LMS	10	gG	M		LMS	10	gG	M	
30-40	LMS	10	gG	M		LMS	10	gG	M	
40-50	LMS	10	gG	M		SL	88	g	C	
50-60	LMS	10	gG	M		SL	89	g	C	
60-70	SL	90	g	C		SL	90	g	C	
70-80	SL	90	g	C		SL	90	g	C	
80-90	SL	90	g	C		SL	90	g	C	
90-100	SL	70	gG	TC		SL	70	gG	TC	
100-110	S	70	gG	TC		S	70	gG	TC	
110-120	S	70	gG	TC		S	70	gG	TC	
120-130	S	70	gG	TC		S	70	gG	TC	
nappe	nappe 200					nappe 200				
contraintes	CRh			CRg		CRh			CRg	
	CFh			CFg	60	CFh			CFg	40

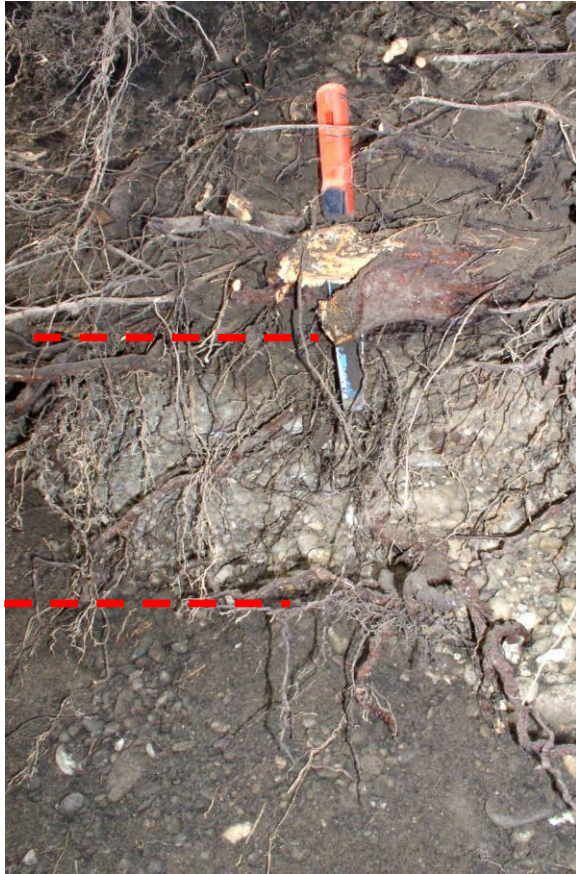


Fig 17 : De beworteling van de esdoorn ontwikkelt zich krachtig in de oppervlakkige leemlaag. Wanneer de aard van het materiaal verandert en het gehalte aan grove elementen (grind) en de compactheid toenemen, is er een abrupte stop in de verticale progressie van de wortels. De eigenschappen van de bodem zorgen voor een waarachtige wortelmat bij deze soort.

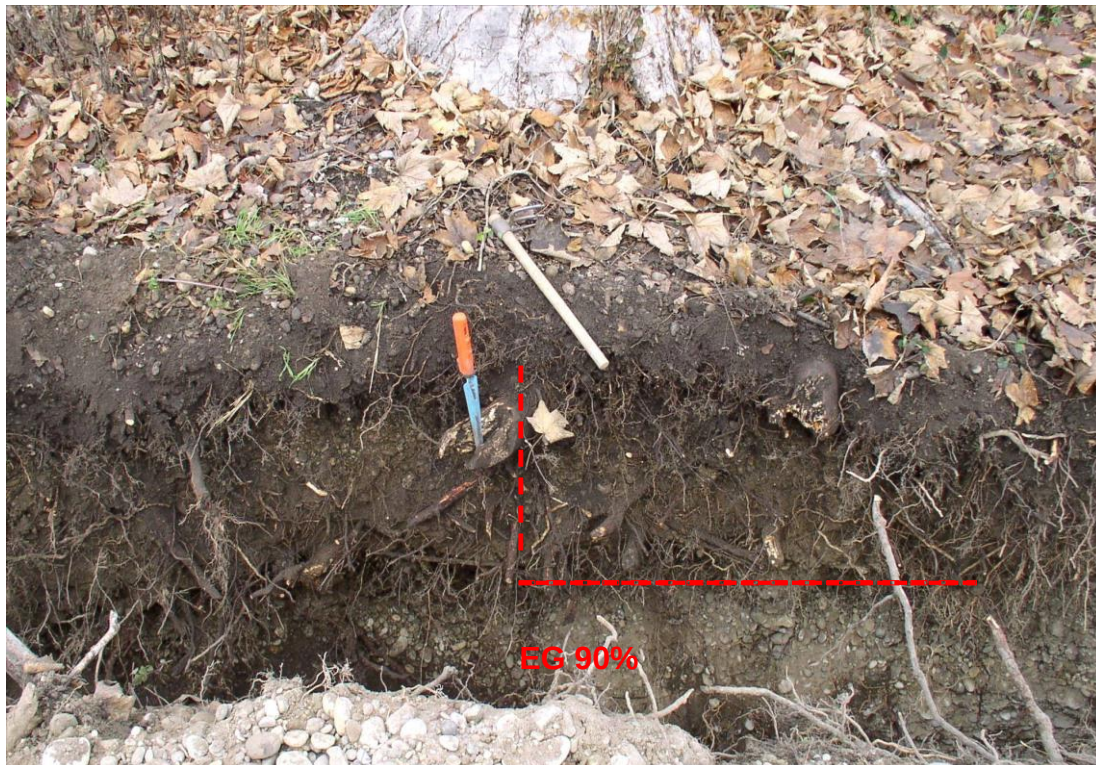


Fig 18 : Een naburige esdoorn die zich in een bodem bevindt met hetzelfde typeweestand, is er in geslaagd om lokaal veel diepere wortels te ontwikkelen in een pocket leemgrond die is ingebed in de compacte grindbodem.



Fig 19 : Linksboven: Horizontale gestelwortels van esdoorn met een kleine penwortel aan de onderzijde. Rechtsboven: Gevorkte gestelwortel van een esdoorn nadat deze een sterke groeirestrictie onderging. Onderaan : Meerdere vergroeide horizontale gestelwortels van een esdoorn.

Bij de es naast de eerste esdoorn vinden we een krachtige gestelwortel in de oppervlakkige leemlaag. Grote gestelwortels strekken zich horizontaal uit en vormen aan de onderkant supplementaire penwortels. Die dringen door in de compacte laag met veel grove elementen en vertakken zich overvloedig. Op de wortels kunnen sporen waargenomen worden van de weerstand door de aanwezigheid van grind.



Fig 20 :

Hiernaast : Wortelprofiel van de es

Hiernaast : Horizontale gestelwortel van es



Hiernaast : Wortels van es (boven en onder) en wortels van esdoorn (midden) uit dezelfde zone



Fig 21
 Hiernaast :
 Wortelaanzetten en begin
 van de horizontale
 gestelwortels van de es



Hiernaast: verticale en schuine afbuigende wortels die zich door het eerste niveau van bodemweerstand werken.

Boven: vervormingen veroorzaakt door de druk van grove elementen op de dkgroei van de wortels in het meest verdichte deel van de bodem.

Es en esdoorn reageren niet op gelijkaardig op dezelfde weerstand.

De es werd ook geobserveerd op dezelfde onderzoekslocatie in een lemige bodem met een diepte van 1m. De weerstand begint pas vanaf een diepte van 80 cm waar de waterspiegel zijn invloed begint te doen gelden (gebied dat onderhevig is aan de winterwatertafel), waarbij het permanente waterpeil op een diepte van 120 cm ligt. De grond is vrij van grove elementen en is niet erg compact. Hierbij worden es en beuk vergeleken.

Fig 22 : Es en beuk op een diepe bodem.



	roefkuil N°5			zone :	A33b
zone	Zeer fraai bos				
soort proefkuil	es				
	Textuur	%GE	grootte	verdichting	hydromorfie
0-10 cm	LA			M	
10-20	LA			M	
20-30	LA			M	
30-40	LA			PC	
40-50	LA			PC	
50-60	LA			PC	
60-70	LA			PC	
70-80	LA			PC	
80-90	LLS			PC	2
90-100	LLS			PC	2
100-110	LLS			PC	2
110-120	LLS			PC	2
120-130	LLS			M	3
watertafel	Watertafel waarschijnlijk op 200			Keien 200	
Beperkingen	CRh	80		CRg	
	CFh	120		CFg	
observaties	Zijdelings heterogeen zie boring nr 5				



Fig 23 : Boven : Het horizontale raamwerk van de es, zeer volumineus, ontwikkelt een netwerk van zeer grote penwortels die verticaal tot een diepte van 1m afzinken..

Onder : Het volledige bodemvolume wordt actief gekoloniseerd. Enkel wanneer de penwortels de permanente hydromorfe (natte) zone (op -120 cm) bereiken, vorken ze of buigen ze horizontaal af en groeien ze niet langer in de diepte. Deze penwortels ontwikkelen talrijke horizontale tot schuine laterale wortels.





Fig 24 : De naburige beuk ontwikkelt zijn wortels ook aan de oppervlakte en in de diepte. Het wortelprofiel is veel minder dicht in de diepte. De grote gestelwortels zijn allemaal horizontaal en geconcentreerd aan de oppervlakte (onder). De diameter en de densiteit van de beworteling nemen sterk af in de diepte. Boven: een oppervlakkige pocket met verdichting, rijk aan grove elementen, is totaal verstoken van wortels (oranje stippellijn). Bij aankomst in de tijdelijke hydromorfe zone (winterwaterstand) vallen de penwortels van de beuk stil en stoppen met de lengtegroei in de diepte, terwijl die van de es door dit eerste weerstandsniveau heen gaan.





Fig 25 : Wortelprofiel van beuk op diepe leemgrond met supplementaire penwortel die onderaan het horizontale raamwerk gevormd is. De wortelverlenging stopt als gevolg van de tijdelijk natte bodem (zomerse stijging van de watertafel na het smelten van de sneeuw).



Linksboven: Wortelprofiel van beuk op een locatie met een hoog gehalte aan grove elementen. Rechtsboven en volgende pagina: Beeld van de wortels wanneer zij op weerstand in de bodem stuiten.



De beuk werd op dezelfde onderzoekslocatie eveneens geobserveerd in een zanderige bodem die voor 80% uit grove elementen bestaat. De beworteling is volledig oppervlakkig gebleven. De zandige laag met 80% grove elementen werd slechts zeer zwak doorworteld.

fosse N°4 H			
H, TGB, isolé dans chablis			
trés gros H mort			
	text	%EG	taille
0-10	S	0	g
10-20	S	0	g
20-30	S	80	g
30-40	S	80	g
40-50	S	80	g
50-60	S	80	g
60-70	S	80	g
70-80	S	80	g
80-90	S	80	g
90-100	S	80	g
100-110	S	80	g
110-120	S	80	g
120-130	S	80	g
nappe	NO		
contrainte	CRh CFh		



Fig 26 : De beuk op zandgrond.



Fig 27 : Wortelprofiel van beuk op een zandige bodem.

Deze boom heeft, net als de vorige (es en esdoorn), de storm van december 1999 doorstaan. Het is een van de zeldzame bomen die aan het eind van deze storm op deze zanderige bodem zijn blijven staan, ondanks het gebrek aan zijn verankering in de diepte.

De oppervlakkige gestelwortels zijn zeer massief, zeer uitgestrekt en hebben zich in alle richtingen van het horizontale vlak ontwikkeld vanuit een tiental wortelaanzetten die regelmatig rondom de basis van de boomstam zijn gerangschikt. Deze kroon van gestelwortels werd versterkt door de vertraagde ontwikkeling van een tweede wortelgeneratie. Al deze wortels zijn vergroeid tot een solide sokkel (zie "Boomwortels en wortelstelsel: structuur en ontwikkeling").

Het ontbreken van ontwikkeling in de diepte werd dus gecompenseerd door een zeer belangrijke oppervlakkige horizontale ontplooiing en door het vergroeien van de wortels tot een plateau. De vorm van het wortelgestel van deze boom is te vergelijken met die van een wijnglas met een zeer brede en heel stijve basis die de zwakte van de verankering in de diepte compenseert.



Fig 28 : Wortelprofiel van beuk in een zandige bodem. De penwortels die hier aan de onderkant van de gestelwortels zijn gegroeid, nemen zeer snel een schuine tot horizontale groeirichting aan omwille van de stress die wordt veroorzaakt door de aanwezigheid van zeer drainerend zand dat voor 80% bestaat uit grove elementen. De ontwikkeling van de oppervlakkige beworteling wordt verder gestimuleerd door compenserende groei.

Het horizontale raamwerk evolueert naar een basis van vergroeide wortels die vergelijkbaar is met de basis die in het beukenbos op de foto hieronder gevormd wordt.



3.3 WAT WE MOETEN ONTHOUDEN

Bodemeigenschappen (structuur, textuur, inhoud van grove elementen, verdichting, indringingsweerstand, poreusheid en capaciteit om water, lucht, minerale en organische rijkdom, warmte enz. vast te houden) kunnen de groei en de wortelontwikkeling blokkeren.

ELKE SOORT HEEFT ZIJN EIGEN GEVOELIGHEID VOOR ELK VAN DE BODEMEIGENSCHAPPEN, EN VERDRAAGT EEN BEPAALD BEREIK AAN VARIATIES VAN ELK ERVAN EN AAN COMBINATIES WAARTOE ZIJ AANLEIDING KUNNEN GEVEN

Zo bereiken de penwortels van beuk een diepte van 1m in een lemige bodem die voldoende vochtig is. In die lemige bodem wordt hun progressie echter gestopt zodra ze een tijdelijk beperkende omgeving tegenkomen, zoals in een zanderige bodem die te drainerend is.

De reactie van een boomsoort op het scala aan bodemeigenschappen is niet dezelfde als de som van de reacties die het zou hebben op iedere eigenschap afzonderlijk, vooral omdat iedere categorie van wortels die een wortelstelsel vormen zijn eigen bereik heeft van tolerantie en reactie op de verschillende niveaus van bodembeperkingen (zie "Boomwortels en wortelstelsels: structuur en ontwikkeling").

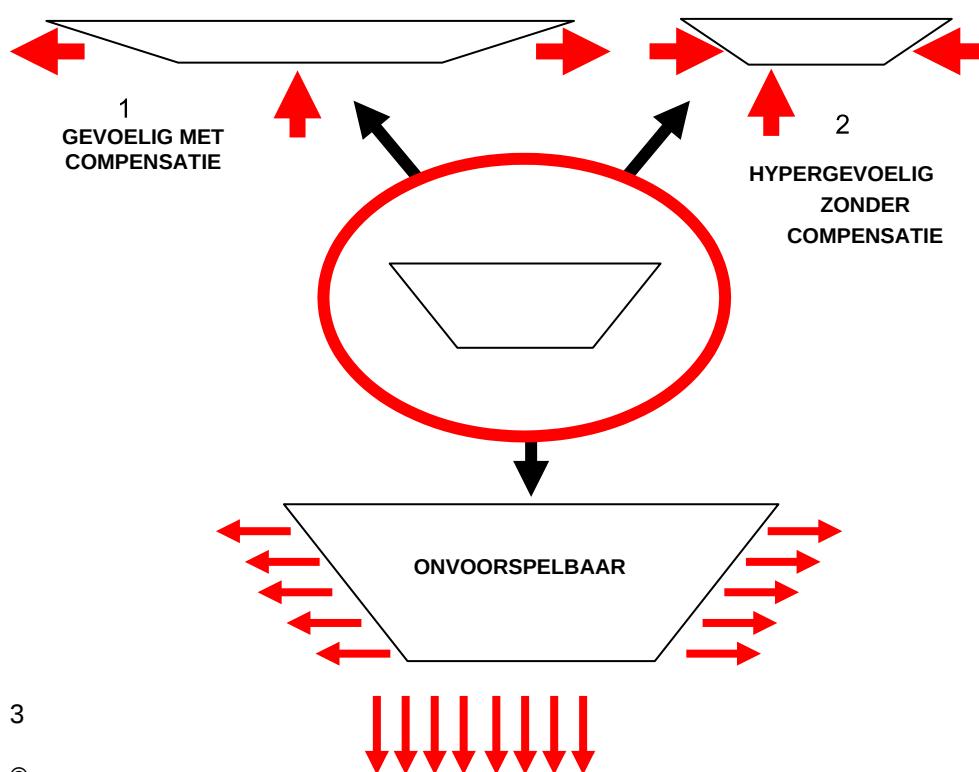
DE DIVERSITEIT VAN DE GEVOELIGHEIDSDREMPELS VAN DE WORTELS DIE EEN BEWORTELING VORMEN, BEPALEN ZEKER DE WORTELPLASTICITEIT EN HET AANPASSINGSVERMOGEN VAN DE SOORT AAN DE HETEROGENITEIT VAN DE BODEM

Geconfronteerd met een bepaalde restrictie (of combinatie van restricties) zijn er verschillende soorten specifieke reacties op het niveau van de beworteling:

- **Overgevoelige boomsoorten (2)** zien hun ontwikkeling geblokkeerd door een beperking of associatie van beperkingen
- **Gevoelige soorten (1)** reageren op de beperking (of combinatie van beperkingen) door hun ontwikkeling in de meest gunstige gebieden te stimuleren en zo de blokkering van hun ontwikkeling in de slechtere zone te compenseren.
- **Onvoorspelbare soorten (3)** "lijken" ongevoelig voor beperkingen (of een combinatie van beperkingen) op zijn minst op het niveau van hun wortelontwikkeling.

Voor soorten die gevoelig zijn voor een bepaalde beperkingen of een geheel van beperkingen, kan een plotselinge degradatie van de bodemkenmerken leiden tot een ware afslachting in de beworteling en bijgevolg tot een stimulering van de ontwikkeling in de meest gunstige regio's.

Fig 29: Effect van de compensatiegroei op de ontplooiing van de beworteling



3

©

DE COMPENSATIEGROEI (ZIE OOK DEEL 2 VAN DIT ARTIKEL) IS ZEKER HET ESSENTIËLE MECHANISME VAN DE WORTELPLASTICITEIT. DIE IS ACTIEF OP HET NIVEAU VAN DE WORTEL, VAN HET VERTAKTE SYSTEEM EN VAN DE TOTALE BEWORTELING.

BIJ HET VERPLANTEN MET KLUIT ONDERGAAN ORNAMENTALE BOMEN ZEER STERKE DISCONTINUÏTEITEN IN DE KWALITEIT VAN MATERIAAL BIJ HET GROEIEN BUITEN DE KLUIT RICHTING DE PLANTKUIL, TERWIJL HET KLUITMATERIAAL VAAK DE HETEROGENITEIT STIMULEERT VAN DE CIRCULATIE EN RETENTIE VAN WATER IN DE BODEM.

VOLGENS VAN DE VERSCHIEDENHEID VAN BODEMS EN HUN KWALITEIT ERVAN, KAN DE COMPENSERENDE GROEI HET MOEILIJKER MAKEN VOOR WORTELS OM UIT DE KLUIT IN DE PLANTPUT TE GROEIEN EN OM DAARNA DE VERRE EN/OF DIEPE HORIZONTEN TE KOLONISEREN.

DAT KAN DE AFHANKELIJKHEID VAN DE BEWORTELING VAN HET OPPERVLAKTEWATER VERGROTEN (IRRIGATIE, DRUPPELBEVLOEIING, CONDENSATIE VAN WATER ONDER DE OPPERVLAKTEBEDEKKING) OF VAN SUBSTRATEN DIE MET ORGANISCH MATERIAAL ZIJN VERRIJKT

HET VERSTERKT VERVOLGENS DE GEBREKKIGE VERANKERING, TERWIJL HET TIJDELIJK HET GEBREK AAN DIEPE WORTELONTWIKKELING MASKEERT DOOR EEN KWANTITATIEF BEVREDIGENDE GROEI.

BIJ HET STOPZETTEN VAN DE AANVOER VAN OPPERVLAKTEWATER OF EEN UITZONDERLIJKE ZOMERDROOGTE BEGINT DE ACHTERUITGANG VAN DE AANPLANTINGEN DIE AANVANKELIJK ALS BEVREDIGEND WERDEN BESCHOUWD.

(Zie het verslag van het Sciencil-project: ETUDE LA REPRISE RACINAIRE DE QUELQUES ARBRES DE LA CITE INTERNATIONALE 15 ANS APRES LA PLANTATION RAPPORT PRELIMINAIRE DES ETUDES CONDUITES A L'AUTOMNE 2010).

DAAROM IS HET NOODZAKELIJK OM EEN DIAGNOSE TE MAKEN VAN DE BODEM VAN DE AANPLANT EN DEZE ZO TE BEWERKEN DAT ER KWALITEITSGRADIËNTEN ONTSTAAN OP DE RAAKVLAKKEN TUSSEN DE VERSCHILLENDE ZONES (KLUITMATERIAAL, PLANTPUT) DIE DOOR DE WORTELS MOETEN WORDEN DOORKRUIST.

IN EEN STEDELIJKE OMGEVING BEPAALT DE COMPENSATIEGROEI MEER DAN ELDERS DE ONMOGELIJKHEID OM DE WERKELIJKE UITBREIDING VAN EEN WORTELSTELSEL, DE CONCRETE POSITIE VAN DE ONDERDELEN ERVAN EN DE RISICO'S DIE BOMEN LOPEN TIJDENS WERKEN, VAN BUITENAF TE BEOORDELEN.

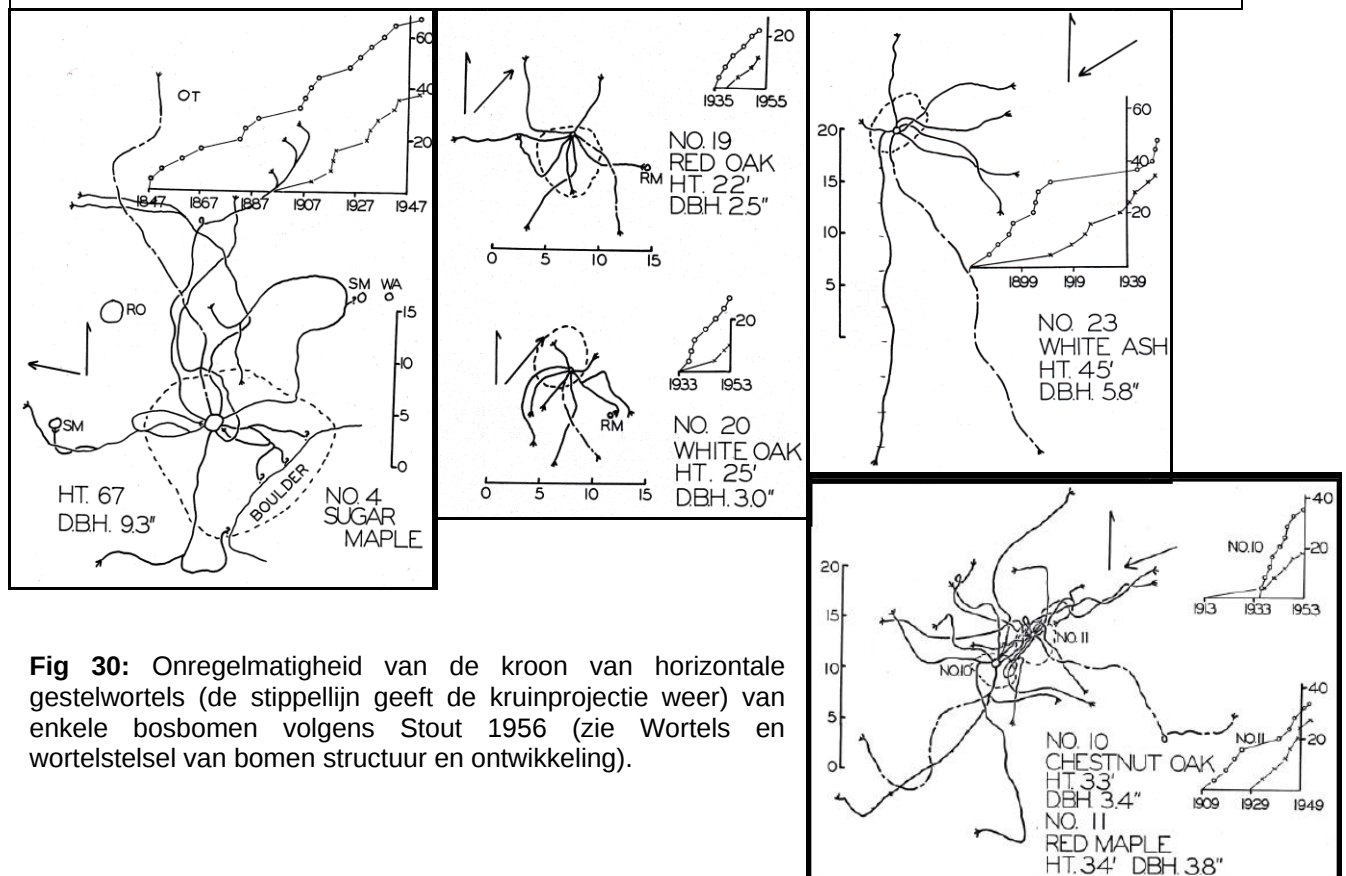


Fig 30: Onregelmatigheid van de kroon van horizontale gestelwortels (de stippellijn geeft de kruinprojectie weer) van enkele bosbomen volgens Stout 1956 (zie Wortels en wortelstelsel van bomen structuur en ontwikkeling).

SAMENVATTENDE BIBLIOGRAFIE:

Dit artikel is opgesteld aan de hand van een klein aantal geschriften die zelf al rijk zijn aan verwijzingen. De meeste inhoud en verwijzingen zijn te vinden in de eerste vier hieronder genoemde werken (twee in het Frans, twee 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.

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.

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. 1997. Déterminisme de la structure spatiale des écosystèmes forestiers guyanais : Stratégies d'acquisition et d'utilisation des ressources hydriques et minérales dans différents types de sol : bilan de l'étude des systèmes racinaires d'*Eperua falcata* et de *Dicorynia guianensis* (18pp 4 planches).

AMIN T. 1988. Etude du développement de l'appareil radical de jeunes plants de Chênes méditerranéens en vue de l'amélioration de la reprise pour le boisement. Thèse de Doctorat Aix Marseille III. 128 p

DYANAT-NEJAD H, et NEVILLE P. 1972 Etude sur le mode d'action du méristème radical orthotrope dans le contrôle de la plagiotropie des racines latérales chez *Theobroma cacao* L. Revue Générale de Botanique 79: 319-340

DYANAT-NEJAD H, et NEVILLE P. 1973 Variation du nombre de faisceaux dans la racine principale du cacaoyer (*Theobroma cacao* L). Revue Générale de Botanique 80: 41-74

THALER P. PAGES L. 2007 Competition within the root system of rubber seedlings (*Hevea brasiliensis*) studied by root pruning and blockage. journal of experimental Botany, Vol 48, N° 132, pp 1451-1459

WIJ VERWIJZEN DE FRANSTALIGE LEZER TEVENS NAAR DE VERSLAGEN VAN DE STUDIEBIJEENKOMSTEN VAN DE GROUPE D ETUDE DES RACINES (VAN 1974 TOT 1979) EN DU GROUPE D'ETUDE DE L'ARBRE (BEGONNEN IN 1986) DIE DAAROP VOLGDEN.
<http://www.groupedetudedelarbre.org>

VERKLARENDE WOORDENLIJST

apicale dominantie: de 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.

kluitmateriaal: het materiaal (meestal de oorspronkelijke grond) waarin het plantgat van de boom wordt gegraven

meristeem: weefsel dat in embryonale toestand blijft en zich actief deelt om de cellen te produceren waarmee de verschillende weefsels van de organen van de plant worden gebouwd. Het meristeem is verantwoordelijk voor de groei. Het wortelmeristeem verschilt van de stengelmeristeem doordat hij "sub-apicaal" is, beschermd wordt door de kap, en geen zijorganen kan produceren.

floëem: complex geleidend weefsel (zeefbuis, begeleidende cel, vezelparenchym) dat zorgt voor de geleiding van het rijkelijk gevormde sap dat bekend staat als neergaand. Via het floëem kunnen complexe moleculen die door de bladeren (koolhydraten, groeiregulators) of de wortels (groeiregulators) worden geproduceerd, door de hele plant worden getransporteerd. Het primaire floëem wordt geproduceerd door het primaire meristeem (wortelstengelblad), het secundaire floëem of liber wordt geproduceerd door het vasculaire cambium van de organen met duidelijke verdikkingen.

Supplementaire penwortel: een penwortel die niet de kiemwortel (radikel) of het verlengde ervan is. Supplementaire penwortels ontstaan gewoonlijk uit de vertakking van de kiemwortel zelf en/of de horizontale zijwortels ervan

polvarchie: organisatievorm gestructureerd rond het naast elkaar bestaan van verschillende zogenaamde codominante assen die hun dominantie over de rest van het systeem delen.

wortelprimordium: jonge wortelkiem die zich ontwikkelt en op het punt staat door de moederwortel te breken.

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.