

## De betekenis van hout in de oecologie van boom en bos

R. A. A. Oldeman en J. J. Westra

*The role of wood in tree and forest ecology*

*Vakgroep Bosteelt LH, Wageningen*

Bij "hout en oecologie" denkt men gewoonlijk aan zich met dood hout voedende flora en fauna. Echter is hout primair een weefsel dat boomvormig leven op geschikte plaatsen mogelijk maakt. Over dit onderwerp bestaan nog vele onzekerheden en er is nog steeds veel onderzoek naar gaande. Slechts omtrent een deel van de diverse effecten van de vorming van een houtlichaam voor de oecologie van de boom die het opbouwt en voor de levensgemeenschap waarvan deze boom deel uitmaakt is enig inzicht verworven. Over andere bestaan weinig meer dan vermoedens en plausibele hypothesen.

### Waarom vormt een plant hout?

Houtvorming betekent een belangrijke investering van energie en materie. De boom doet dit teneinde bepaalde oecologische voordelen te behalen. Deze investering wordt alleen gedaan omdat het voor de overlevingsstrategie van de boom(soort) in zijn omgeving nuttig is. In een open of leeg milieu is de overleving van de soort gebaat bij een *spreiding* van het groene bladervlak. De plant onderschept met een minimum investering van organische stof alle beschikbare licht en gebruikt zijn fotosyntheseprodukten voor de snelle vorming van bloemen en zaad. De overlevingsstrategie is gericht op korte individuele levensduur en snelle massale reproductie (*R*-strategie). In een "vol"

milieu dwingt de concurrentie om licht tot het omhoog brengen van het bladerdak om te ontsnappen aan lichtonderschepping door naburige planten. De overleving is gebaat bij *opstijging*, wortels en bladeren komen verder uiteen te liggen en er ontstaat behoefte aan steunweefsel om hoogte te winnen en transportweefsel om de uitwisseling van produkten tussen wortels en bladeren mogelijk te maken.

De "uitvinding" van lignine bij de Cormophyta sensu Endlicher maakte de evolutie van stevige dode transportcellen en -celsystemen (tracheïden, houtvaten) mogelijk en dit stelde de plant in staat de afstand wortel-blad te vergroten. Mechanische sterkte kan de plant opbouwen door middel van verhoude elementen maar zeker ook door handhaving van turgor in parenchymatische cellen. Deze "turgorsterkte" is echter gebonden aan fysiologisch actieve cellen en is niet bestand tegen seizoenen waarin de plant inactief is. Daardoor is dit alleen een oplossing voor kortlevende planten of enkele tropenbomen: bij de kapokboom (fig. 6) bestaat meer dan de helft van het hout uit levende cellen. Langlevende planten kunnen een eenmaal verworven hoogtevoordeel alleen handhaven en verder uitbouwen met behulp van permanent steunweefsel en dit wordt verschaft door hout.

Hout maakt dus in zijn gecombineerde functie van steun- en transportweefsel het bestaan van

### *Summary: p. 47*

langlevende, zich telkens vergroten (verhogende) planten mogelijk. Dat betekent overgang naar op individuele aanpassing gerichte overlevingsstrategie, *K*-strategie. De plant investeert dus een deel van zijn produktie in hout teneinde in een vol milieu in een gunstige positie ten opzichte van het licht te komen en om dit voordeel te kunnen behouden en verder uit te buiten.

Deze investering van een belangrijk deel van de produkten van de fotosynthese in steunweefsel veroorzaakt veelal een geringere bladproduktie en hoogtegroeï in de eerste levensjaren, wat verklaart dat de jonge boompjes en struiken bij de kolonisatie van een open gekomen terrein veelal in het nadeel zijn ten opzichte van kruiden die op korte termijn zich sneller ontwikkelen.

Dit kan de verjonging van een bos sterk bemoeilijken en komt tot uiting in hoge verliezen aan kiemplanten van houtige planten in dit eerste stadium. Pas als de overlevenden kunnen gaan profiteren van hun in voorafgegane seizoenen moeizaam opgebouwde hoogte beginnen ze de kruidachtige planten te verdringen. De biologische produktie op een dergelijke open plek in het bos komt aanvankelijk overwegend voor rekening van kruidachtige planten; eerst als de boompjes deze gaan overschaduwen, nemen ze het leeuwendeel van de produktie over en verwijzen

de kruiden naar een ondergeschikte positie.

De strategie van houtige planten om voort te bouwen op een eerder verworven positie in de levensgemeenschap kan alleen succes hebben als het milieu het behoud van het opgebouwde plantenlichaam over langere periode mogelijk maakt. Met andere woorden: de schommelingen in milieuomstandigheden mogen niet te groot zijn, de voor de plant ongunstige periodes, zoals droogte en koude mogen niet te extreem worden, het milieu moet relatief weinig dynamisch zijn al kunnen in absolute zin nog wel extreme situaties voorkomen. Bovendien is de lengte van de perioden waarin gunstige en ongunstige omstandigheden elkaar afwisselen van belang. Zeer snelle schommelingen werken ten nadele van houtige planten die tijd moeten hebben voor hun investeringen.

We zullen hier verder slechts bomen met cambium bekijken, d.w.z. Naaktzadigen en Tweezaadlobbigen. Bomen zonder secundaire diktegroei blijven buiten beschouwing. We zullen de aandacht richten op energie- en materiestromingen in de boom, niet op de fysiologische reguleringsmechanismen.

### Hoeveel investeert een boom in hout?

Hierbij enkele cijfers verzameld in een eikenbos van ongeveer 135 jaar in Nederland over de verdeling van de primaire biologische produktie over de verschillende delen van het ecosysteem (zie bovenstaande tabel).

Opmerkingen: in dit bos kwam een onderétage van beuk voor en een kruid/struiklaag van adelaarsvaren en braam. In het waarnemingsjaar trad een plaag van eikelbladroller op, wat waarschijnlijk oorzaak is van het ontbreken van

Tabel 1 Produktie in eikenbos in ton/ha

proefperk	1	2	3
jaaraanwas stamhout elk	3,4	3,0	4,0 ton/ha
jaaraanwas takken en			
jaaraanwas wortels	1,7	1,5	2,0
totale houtaanwas eik	5,1	4,5	6,0
totale houtaanwas beuk	0,2	0,4	0,5
totale jaaraanwas hout	5,3	4,9	6,5
jaarproduktie blad	3,5	3,7	4,0
jaarproduktie			
knopschubben e.d.	0,4	0,5	0,6
insektenvraat	0,7	0,7	0,6
totale produktie bomen	9,9	9,8	11,7
jaarproduktie ondergroei	1,0	0,5	0,2
totale jaarproduktie	10,9	10,3	11,9

produktie van eikels. (Bron: jaarverslag Itbon, 1967)

### Energie- en materiestromingen door de boom

Figuur 1 geeft een diagram van de energiehuishouding in een tropisch bos (Odum 1972). Het toont de gang van via de fotosynthese in materie vastgelegde energie door het systeem. Energie is een betere indicator dan materie aangezien de levensprocessen op deze energie zijn aangewezen en de materie weliswaar fungeert als draagstof hiervan, waarbij echter de energie-inhoud van een gram organische stof nogal uiteen kan lopen. Met andere woorden: in "biomassa" is "bio" belangrijker dan "masa".

De in de bladeren vastgelegde energie wordt, voor zover niet in de bladmassa zelf gebruikt, geëxporteerd via de sapstroom door de bast en zo toegevoerd aan vruchten, takken, stam en wortels. Opgemerkt moet worden dat er ook een tegenstroom bestaat, door het hout, van water, mineralen en door de wortels gevormde organische stoffen die enige energie naar boven verplaatst.

Opvallend is ook de grote energieomzetting bij de "kleine wortels". Deze worden steeds meer

opgevat als de organen die mineralen, met name N inbouwen in organische stoffen. Hout zit vooral in stam, takken en grote wortels en heeft een overwegend infrastructurale functie: het zet weinig energie om maar draagt de ruimtelijke opbouw van de boom en transporteert grote hoeveelheden materie. Daarnaast bevat het levende elementen waarin reservestoffen worden opgeslagen.

In het hout zelf is echter ook veel energie opgeslagen ofwel geïnvesteerd. Dit houtlichaam vergt onderhoudskosten in energetische zin, niet in de eerste plaats voor de steunfunctie maar voor de transportfunctie. De transportbanen, hoewel bestaand uit dode elementen, hebben slechts een beperkte functieduur en moeten regelmatig worden vernieuwd. Ook de levensduur van de parenchymatische elementen (mergstralen, houtparenchym) met opslagfunctie is beperkt. De boom vernieuwt daarom zijn transport- en opslagweefsel door vorming van nieuw hout, door het cambium. De hiervoor nodige energierijke materie moet als onderhoudskosten worden gezien. Het houtlichaam van de boom bestaat nu uit een centrale steunzone en een perifere zone waarin transport-, opslag- en steunfuncties vervuld worden (fig.

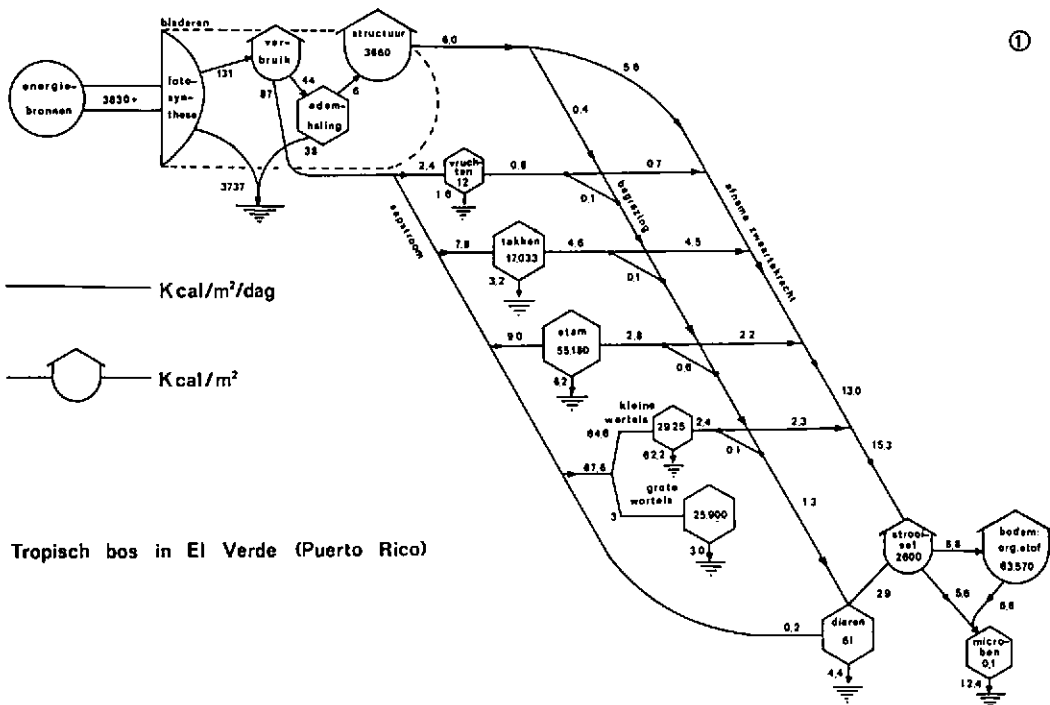
2). Hout met transport- en opslagfuncties vormt samen het spint-hout. Niet alle spint heeft overigens nog de transportfunctie, deze is meestal beperkt tot de jongste, buitenste lagen. Spint- en kernhout samen vervullen de steunfunctie.

Figuur 3 geeft een schema van de materiële stromen in de boom, die voornamelijk de uitwisseling van produkten tussen bladeren en wortels betreffen. Globaal kan men stellen dat via de bast koolhydraten die door de bladeren gevormd zijn, naar de overige delen van de plant worden toegevoerd en dat via het hout een verdunde oplossing van in de wortels gesynthetiseerde moleculen waarin mineralen zijn ingebouwd, naar de bladeren gaat. (Zimmermann en Brown, 1977).

Het schema van figuur 4 geeft globaal aan hoe de "inputs" en "outputs" van kroon, cambium en wortelstelsel met elkaar samenhangen. Veranderingen van de "inputs" vanuit het milieu in kroon of wortelstelsel beïnvloeden de "outputs" naar de andere onderdelen en daardoor hun groei en functioneren. Vermindering van het lichtaanbod aan de kroon, beschadwing dus, leidt tot verlaging van de "output" naar wortels en cambium en daardoor tot beperking van de groei en "outputs" van deze orgaancomplexen. Er zijn aanwijzingen dat in deze situatie de wortels een hogere prioriteit bij de toevoer genieten dan het cambium, dus dat de diktegroei van de stam het eerste afneemt.

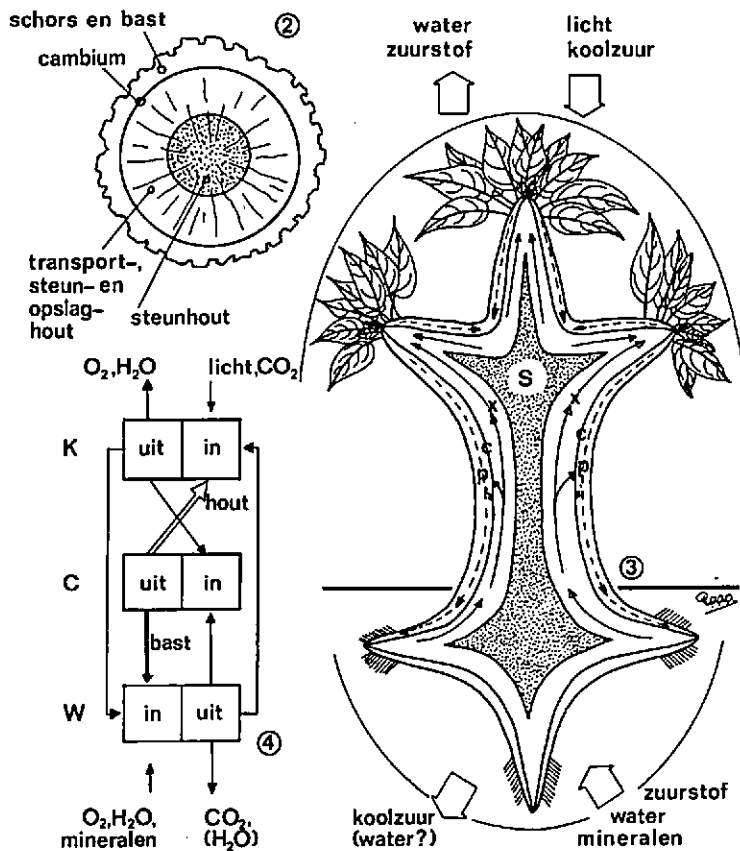
Beschadwing vermindert ook de verdamping uit de kroon en

daarmee de behoefte aan transportcapaciteit voor water. Wortelprodukten blijven voor de kroon echter noodzakelijk. Men ziet hiervoor aanwijzingen in de verdeling van de houtaanwas in de boom bij beschadwing. In de kroon wordt nog hout bijgevoerd, evenals onderaan de stam bij de wortelhals. Aan de tusseliggende stam wordt daarentegen geen of zeer weinig nieuw hout gevormd zodat de stam meer cilindrisch wordt. Deze situatie doet zich voor in dicht gesloten bossen. Ook de wortelgroei wordt wel beperkt; dergelijke bomen zijn doorgaans slecht in de bodem verankerd. In het omgekeerde geval wordt de groei van alle systemen gestimuleerd, ook vooral de diktegroei van de stam in de lagere regionen (tapse bomen). Vergroting van de "inputs"



Figuur 1 Energiestromen door een klein perceel bos. Alle stromen en voorraden zijn herleid op calorieën. Men note de zware "investeringen" in takken, stam en grote wortels, terwijl de bladeren, links boven, als wegwerporganen zijn beschouwd. Volgens H. T. Odum (1972).

Figure 1 Energy flows through a small forest plot. All fluxes and stocks expressed in calories. Note the heavy "investment" in branches (=takken), trunk (=stam) and large roots (=grote wortels), whereas the leaves (=bladeren) are conceived as throw-away organs. According to H. T. Odum (1972).



Figuur 2, 3 en 4 De functie van hout binnen de boom, waardoor boomvormig leven mogelijk wordt. Fig. 2: Dwarsdoorsnede van een houtige as, dat is een stam of tak. Het hout met vele functies aan de buitenkant valt ongeveer samen met het spint, het steunhout in het midden met de kern, doch de grens is niet scherp en spint kan lang zonder transportfunctie blijven zonder te verkernen. Fig. 3: Schema van de dynamiek binnen de boom, afgezien van reservevoorraden. Er zijn drie produktiesystemen: het wortelstelsel waar rhizosynthese plaatsvindt, de bebladerde kroon waar fotosynthese optreedt en het cambium dat transportweefsel produceert. De drie hangen samen door de sapstroom, in hout (getrokken) opstijgend, in bast (onderbroken lijn) dalend. Merk op dat het cambium gevoed wordt uit de sapstroom. s = steunhout; x = transport-, steun- en voorraadhout; c = cambium; p = bast. Fig. 4: Terugkoppelingsschema tussen de drie produktiesystemen K (kruin), C (cambium) en W (wortelstelsel). Dunne pijlen: hoeveelheden getransporteerde stoffen; dikke pijlen: hoeveelheid transportweefsel, houtelementen (open pijl) of zeefvaten in bast (zwarte pijl). De pijlen volgend ziet men dat meer of minder "in"-komende energie of materie van buiten de boom wordt vertaald in meer of minder vorming van hout. Fig. 3 en 4 vrij naar Oldeman (1974).

Figures 2, 3 and 4 The function of wood in the tree, making arborescent life possible. Fig. 2: Transversal coupe through a woody axis. The multiple-purpose wood on the outside more or less coincides with sapwood, the supporting wood (= steunhout) in the center with heartwood, but the functional boundary is unsharp and sapwood can lose its transport function before heartwood transformation begins. Fig. 3: Diagram of dynamism inside the tree without considering physiological reserves. There are three production systems: the root system where rhizosynthesis occurs, the leafy photosynthesizing crown, and the cambium, producing phloem and xylem. The three are linked by the sapstream, mounting in the wood (drawn lines) and descending in the bark (dashed line). Note cambium being fed from the sapstream. s = supporting wood; x = transporting xylem; c = cambium; p = phloem. Fig. 4: Feed-back diagram between the three producing systems, the crown (K), the cambium (C) and the roots (W). Thin arrows: quantities of transported matter; thick arrows: quantities of transporting tissue, xylem (open arrow) or phloem (black arrow). Following the arrows, one sees how "more" or "less" input from outside the tree is translated by more or less formation of wood. Figs. 3 and 4 according to Oldeman (1974).

van het wortelsysteem (bemesting, irrigatie) vergroot de "outputs" hiervan en stimuleert zo eerst de kroongroei en vervolgens de diktegroei van de stam. In bosbouwkundige termen: verbetering van de bodem vergroot het schaduwverdragend vermogen van de boom.

### Groei en vertakking: verdeling van hout over de boom

Zoals al gesteld groeit de boom op basis van het reeds opgebouwde plantelichaam en breidt dit geleidelijk uit. De mate van groei hangt in hoofdzaak af van de "inputs" uit het milieu. De wijze van groei, althans in de jeugd (fig. 7), is geprogrammeerd in de erfelijke aanleg van de boom. (Duff & Nolan, 1953).

De boom vergroot zijn massa door het verlengen van stam en takken door de activiteit van distale meristemen, door het vormen van nieuwe takken vanuit zijdelingse meristemen en door secundaire diktegroei via de activiteit van cambium op bestaande assen. Het overgrote deel van de houtvorming van bladdragende scheuten, bloeiwijzen en kleine wortels ge-

schiedt door de distale en zijdelingse meristemen. De nieuw gevormde assen, te weten scheuten en wortels, kan men volgens Edelin (1977) onderscheiden in twee groepen: ten eerste de assen die nieuwe delen van het milieu voor de boom ontsluiten (exploratie) ten tweede de scheuten die het reeds ontsloten milieu vullen met bladeren en zuigwortels (exploitatie).

De exploratieassen vertonen krachtige, meestal van jaar tot jaar voortgezette lengtegroei en ook diktegroei. De exploitatieassen vertonen beperkte groei in lengte en dikte en zijn in de regel kort levend. Het verschil is weliswaar functioneel, maar niet scherp. Ook kan een exploratieas zich op een gegeven moment oplossen in exploitatieassen en (minder vaak) kan een exploitatieas overgaan in een exploratieas. Uitgaande van de gedachte dat een exploitatieas meer gedifferentieerd en gespecialiseerd is, spreekt men dan van dedifferentiatie. Meestal worden de kleinere exploitatieassen na een beperkte functieduur afgeworpen en komen, evenals het blad, in het strooisel terecht (fig. 7C, D). Exploratieassen groeien door zolang uit het milieu voldoende "inputs" verkregen kunnen worden. Is dit niet meer het geval dan sterven ook zij af. Het totaal van exploratieassen (stam, grove takken en zware wortels) kan gezien worden als het skelet van de boom en tevens als "substraat" en uitvalsbasis voor de levende elementen van de plant. De doordringing van het milieu met exploratieassen leidt tot verandering van dit milieu. Vooral bovengronds is dit opvallend; hier ontstaat een afwijkend microklimaat rond deze assen, die aldus micromilieus vormen waarin andere organismen een plaats kunnen vinden.

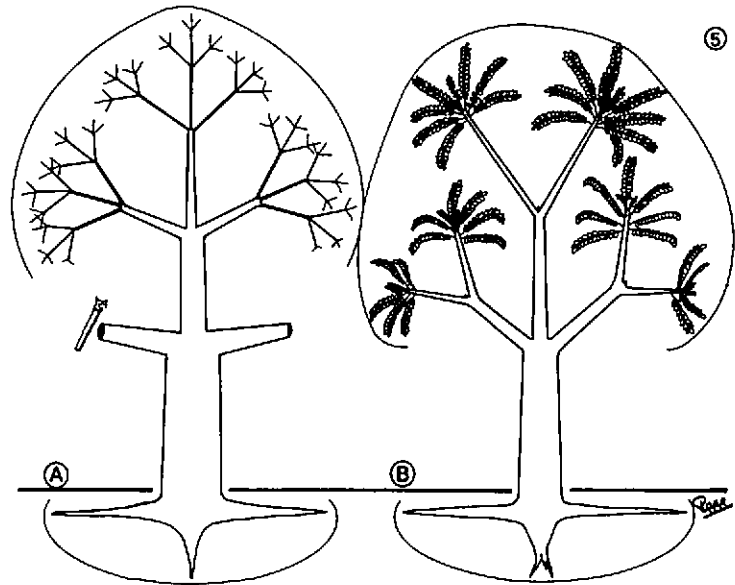
Ook de exploitatieassen leveren hun bijdrage in deze vorming van

micromilieus en zo scheidt de groei van de boom allerlei substraten waarop andere leden van de levensgemeenschap van het bos een plaats vinden: epiphyten op stam en takken, organismen binnen de rhizosfeer. Op deze wijze leidt de groei van de bomen in bosverband tot een geleidelijk toenemen van de milieudifferentiëring in de ruimte die het bos inneemt (Oldeman, 1974).

Figuur 5 geeft aan hoe de werkverdeling tussen cambium en top- en zijmeristemen de groei bepaalt: de scheuten worden in eerste instantie door de meristemen bepaald, hun diktegroei, die een veel groter deel van de totale houtvorming levert, wordt door het cambium verzorgd. De meristemen geven aan waar hout gevormd wordt, het cambium doet het werk. Het

hout kan zo verdeeld raken over weinig massieve assen, of versnipperd over vele kleintjes. Figuur 6 toont een ongewoon extreem resultaat van deze processen.

Alle bomen vertonen in hun bouw een bepaald erfelijk vastgelegd patroon dat geselecteerd is op overlevingswaarde voor de soort. Dit patroon (groeimodel: Hallé & Oldeman, 1970) geeft aan welke meristemen ingezet worden bij de vorming van stam, takken en bloeiwijzen, met andere woorden hoe hun onderlinge rangschikking en individuele specialisatie zullen zijn (fig. 7A). Dit model komt alleen tot volledige ontplooiing in een zeer gelijkmatig milieu vrij van storingen en beschadigingen. In een meer dynamisch milieu wordt de vorming meestal op enig punt onderbroken waarna de groei wordt



Figuur 5 Verdeling van hout binnen de boom. Deze hangt af van de verhouding tussen de activiteit van meristemen en cambium. A - veel meristemen, waardoor cambiumactiviteit versnipperd wordt; B - weinig meristemen dus massieve assen met vaak samengestelde of grote bladeren. Schematisch, doch vergelijk 5A met fig. 6; minder uitgesproken is de tendens in Europa zichtbaar bij vergelijking tussen boomsoorten als beuk en es.

Figure 5 Distribution of wood inside the tree. This depends on the relation between cambial and meristematic activity. A - many meristems, dispersing cambial activity over many axes; B - few meristems, hence massive axes, often with compound or big leaves. Schematical, but compare 5A to fig. 6; the tendency is less pronounced in Europe but visible when comparing species like beech and ash.



Figuur 6 *Ceiba pentandra* (Bombacaceae, de pantropische kapokboom). Deze soort heeft een ritmische groei (zie fig. 7A); na een lange rustperiode wordt de verdere groei van de boom opgesplitst in gelijke massa's tussen takken en stamverlenging. Cayenne, 1969, foto Oldeman.

*Figure 6 Ceiba pentandra (Bombacaceae, the pantropical cotton tree). This species shows rhythmic growth (cf. fig. 7A); after a long rest, subsequently growing mass is divided into equal portions over the branches and the trunk extension unit. Cayenne, 1969, photo Oldeman.*

voortgezet door herhaling van een deel van het model (reïteratie: fig. 7B-D).

Hierdoor ziet men in de gematigde zone meestal alleen maar fragmenten van het model. Vooral in de vochtige tropen en in klimaatkamers vindt men gevallen van ongestoorde ontwikkeling van

de groeimodellen, waarvan er 24 gevonden zijn en nog 1 hypothetisch blijft.

Reïteratie treedt in werking als de "inputs" vanuit het milieu plotseling veranderen en als het evenwicht tussen de delen van de plant verbroken wordt. Bij beschadiging van de kroon (fig. 7B) zijn de "outputs" van het wortelstelsel te

groot voor de kroon geworden; er wordt een rustend meristeem gemobiliseerd dat het groeimodel gedeeltelijk herhaalt en zo de kroon herstelt. Vaak ook worden meer meristemen geactiveerd en ontstaat een meervoudige kroon: dubbeltoppen. Bij vrijstelling van de kroon wordt de energie-input in de kroon vergroot: om deze te verwerken worden rustende meristemen geactiveerd en er ontstaan nevenkronen die het groeimodel herhalen (fig. 7C, D; fig. 8). Deze verveelvoudigde kroon levert een vergrote output naar wortels en cambium zodat ook daar, secundair, de groei gestimuleerd wordt.

In de natuur wisselen in een bos perioden van toenemende wederzijdse beschadiging en dientengevolge afnemende groei, vaak leidend tot sterfte van de verdrukte bomen, en plotselinge vrijstelling door een "catastrofe", sneeuwbreuk of windworp van een deel van de opstand, val van een grote overheersende boom, elkaar af. Dit komt tot uiting in periodieke reïteratiegolven die zich weerspiegelen in de houtaanwas van stam en zware takken. In de bosbouw, waar men in het algemeen waarde hecht aan bomen met een enkelvoudige stam en lichte betakking streeft men ernaar de groeiomstandigheden van de bomen zo gelijkmatig mogelijk te houden door regelmatige dunningen ("früh, oft und mäszig") teneinde deze reïteratiegolven af te dempen. In feite bestaat de hele bosbouw in het zodanig manipuleren van het milieu van de bomen ook en vooral via hun onderlinge beïnvloeding dat de overlevende exemplaren de door de mens gewenste kwaliteiten krijgen en behouden. Soms zijn dit de boven geschetste slanke, weinig gereïtereerde bomen, maar bijv. voor schermbossen zal men eerder streven naar zo vitaal mogelijke bomen met krachtige sterk door

Figuur 7 Geprogrammeerde en on-  
 geprogrammeerde verdeling van hout  
 over het boomlichaam. A - het groei-  
 model van Massart, één van de 23 door  
 Hallé et al. (1978) beschreven model-  
 len, in Europa vooral bekend bij den-  
 nen (*Abies*), in de Tropen bij vele loof-  
 bomen. Meristematische activiteit  
 streng geprogrammeerd, ritmisch,  
 verticaal (orthotroop, explorerende as,  
 stam = s) of horizontaal (plagiotroop,  
 exploiterende as, tak = t), cambiale  
 activiteit sterker op stam dan op plagi-  
 trope takken. Het lepelvormige sym-  
 bool geeft zo'n model, dat van Massart  
 of een ander, schematisch aan. Let op  
 ritmische groei bij onvertakte kiem-  
 plant (a); B - het model van Massart  
 herhaald uit een knop (*gereïtereerd*),  
 hier ter vervanging van een verdwenen  
 top. Als men de nieuwe top boven de  
 stippellijn zou afsnijden is er geen en-  
 kel verschil te zien met een uit een  
 kiemplant ontstane top. Deze vorming  
 van deelkronen is zeer algemeen; C -  
 bij een vrijstaande boom begint het reï-  
 teratieproces vroeg, als reactie op een  
 overvloedig energie- en materiebudget;  
 korte stam, veel deelkronen die  
 vaak asymmetrisch zijn; D - een in het  
 bos opgeleide boom, waarbij de reïte-  
 ratie (behalve voor herstel) veel later  
 begint en regelmatig verloopt met  
 steeds meer en steeds kleinere deel-  
 kroontjes boven een hoge stam. Let op  
 littekens van afgefallen deelkronen! De  
 allerkleinste, incomplete deelkroontjes  
 zijn "wegwerporganen", zoals in de  
 herfst vallende eike- en beuke-"tak-  
 jes". Deze reïteratieprocessen zijn niet  
 door de boom geprogrammeerd zoals  
 het groei-model, doch zijn reacties op  
 omgevingsfactoren.

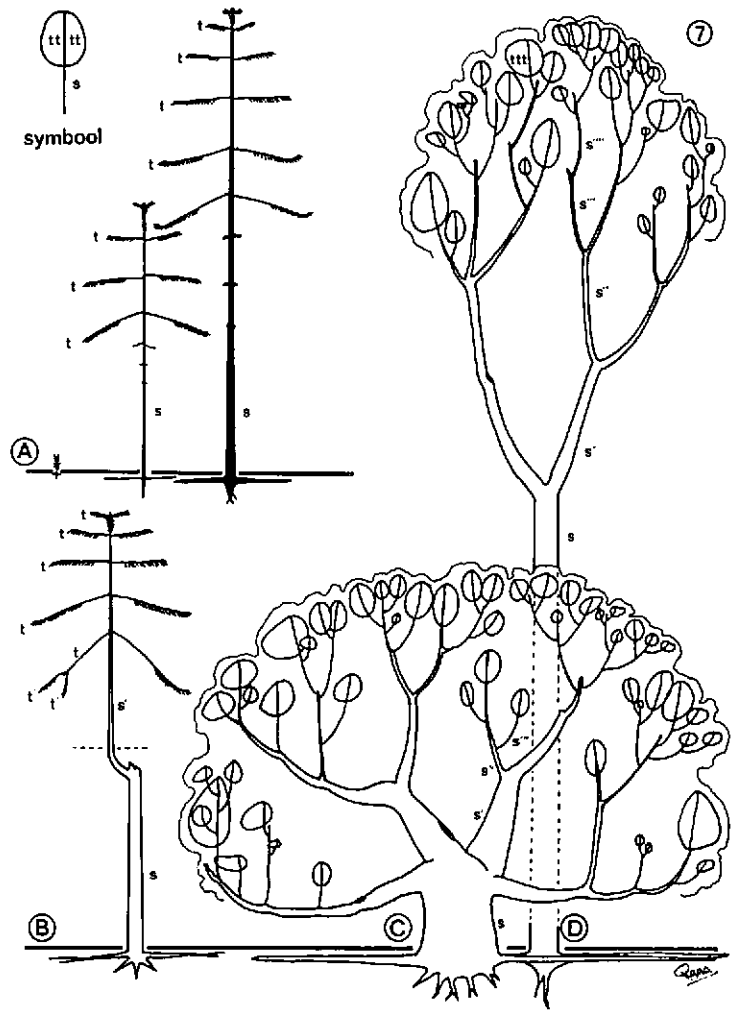


Figure 7 Programmed and unprogrammed distribution of wood in the tree-body. A - Massart's model, one out of 23 growth models described by Hallé et al. (1978), best known in Europe for *Abies*, frequent in tropical broad-leaved trees. Meristematic activity strongly programmed, rhythmic, vertical (orthotropic, exploring, trunk = s) or horizontal (plagiotropic, exploiting, branch = t); stronger cambial activity in trunk than in branches. The spoon-like symbol schematically indicates a growth model, Massart's or another. Note rhythmic growth in unbranched seedling (a); B - Massart's model, copied from a bud (reiteration), here regenerating a lost crown. If one cuts off the new crown above the stippled line, no distinction can be made from a crown grown up from a seedling. This formation of crownlets is very common. C - in a free-standing tree, reiteration comes early as a reaction to an abundant energy and matter-budget: short trunk, many crownlets which often are asymmetrical; D - forest-grown tree, where reiteration (except for regeneration) starts much later and is more regular with ever-decreasing and more numerous crownlets on a high trunk. Remark scars of fallen crownlets. The smallest, incomplete, are "throw-away" organs, such as oak- and beech-"branchlets" falling in autumn. These reiteration processes are not programmed by the tree as is the growth model, but they are reactions to environmental factors.

reïteratie vergrote kronen (en wortelstelsels!).

Het houtlichaam van de bomen weerspiegelt aldus de hele levensgang van de boom met de perio-

den waarin deze meer of minder van zijn milieu heeft kunnen profiteren en zijn vorm in de loop van dit langdurige wordingsproces voortdurend heeft afgestemd en

aangepast aan de invloeden uit zijn omgeving. Naast de analyse van groeiringen draagt die van de architectuur van bomen dus wezenlijk bij tot het begrip van deze



Figuur 8 *Populus nigra* (Salicaceae, zwarte populier), vervangingsreïteratie en kroonvormige reïteratie. Over het gehele boomlichaam ziet men deelkronen die overeenkomen met het model van Rauh, dat ook de jonge populier kenmerkt. Maastricht-Kanne, maart 1978. Foto Guy Ackermans, LH-Bosteelt.

Figure 8 *Populus nigra* (Salicaceae, black poplar), regenerative and crown-forming reiteration. The whole damaged body of the tree bears crownlets corresponding to Rauh's model, which also characterizes young poplars. Maastricht-Kanne, March 1978. Photograph Guy Ackermans, LH-Bosteelt.

reacting to an abundant energy and matter budget, this program is repeated from buds (reiteration), whence crownlets are growing, not branches (Figs. 7, 8). The study of the woody tree body, not only by means of growth ring analysis but also by study of its architecture can yield an image of the whole life history of a tree, with its fat and meagre years.

organismen en van het bos waarin zij groeien.

### Summary

The difference between woody plants and herbs is an "investment policy" of the former, by virtue of which they tend to the long life and large dimensions characterizing a K-strategy (Fig. 1). Wood has a function to support the tree (heartwood and sapwood) and to ascer-

tain its physiological coherence by means of transport and reserve stocking (sapwood: Fig. 2). Together with the bark, the wood regulates the sapstream, which translates the balance of inputs and outputs between the tree and its environment (Fig. 3, 4). The distribution of wood within the Dicotyledonous or Gymnosperm tree body depends on meristem frequency, activity and specialization versus cambial activity (Fig. 5, 6). When young, a tree has a strict growth programme; when damaged or

### Literatuur

- Duff, G. H. & N. J. Nolan, 1953. Growth and morphogenesis of Canadian forest trees I. Canadian Journal of Botany 31: 471-513.
- Edelin, C., 1977. Images de l'architecture des conifères. Thèse Montpellier.
- Hallé, F. & R. A. A. Oldeman, 1970. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Masson, Paris.
- Jaarverslag Itbon 1967.
- Odum, H. T., 1972. In: Odum, H. T. & R. F. Pigeon. A tropical rain forest. US Atomic Energy Commission. 3 dln.
- Oldeman, R. A. A., 1974. L'architecture du forêt guyanalse. ORSTOM, Paris.
- Zimmermann, M. H. & C. L. Brown. 1977. Trees, structure and function. Springer, Heidelberg.