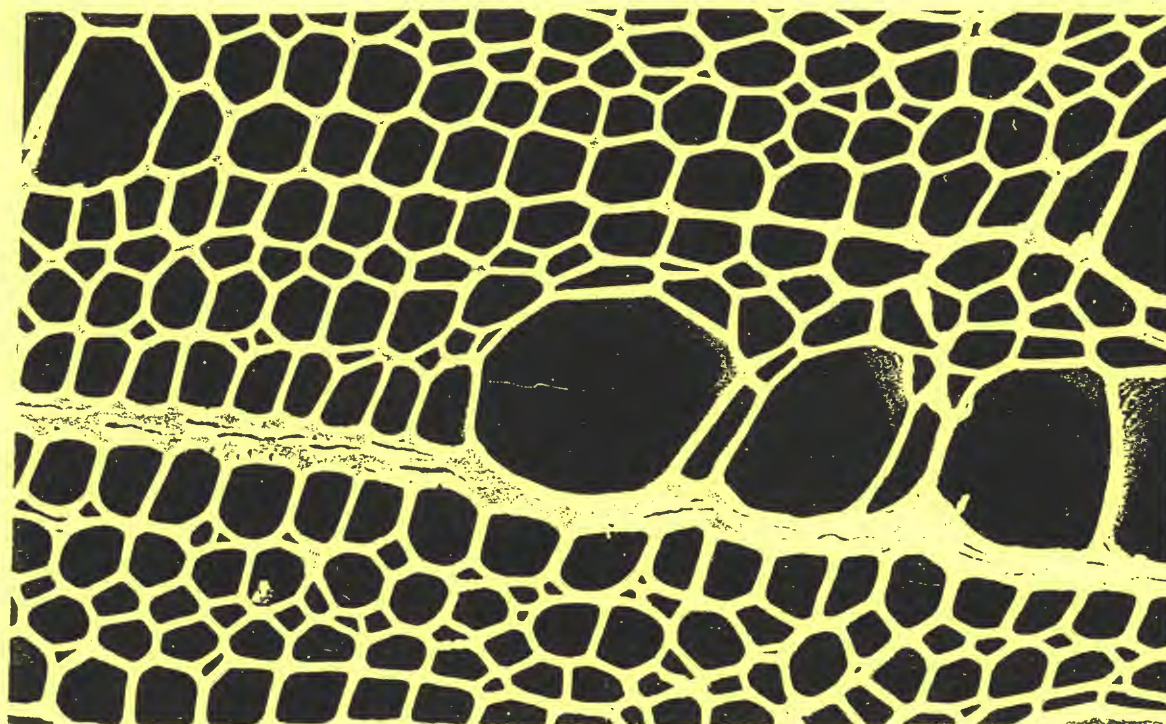


TREETS OPPBYGNING OG VEDANATOMI

av

Bohumil Kučera



NORSK INSTITUTT FOR SKOGFORSKNING
Høgskoleveien 12, 1432 Ås
1998

TREETS OPPBYGNING 0

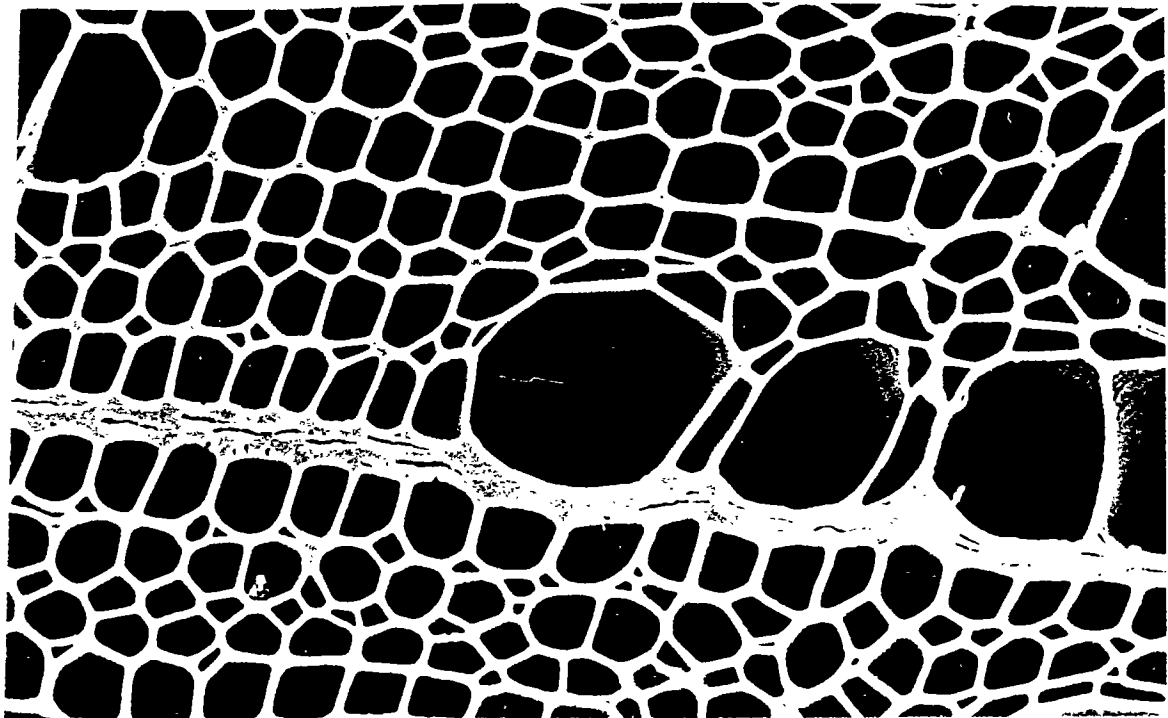


0 282557 003257
KR. 115.00

**TREETS OPPBYGNING OG
VEDANATOMI**

av

Bohumil Kučera



NORSK INSTITUTT FOR SKOGFORSKNING
Høgskoleveien 12, 1432 Ås
1998

INNHold

| | |
|--|----|
| TREETS OPPBYGNING | 1 |
| Treets vitale funksjoner | 1 |
| Treets form - habitus..... | 1 |
| Krone - vegetative organer | 1 |
| Blader og nåler..... | 1 |
| Hudvev..... | 2 |
| Grunnvev..... | 3 |
| Ledningsvev..... | 4 |
| Bladenes og nålenes funksjon..... | 4 |
| Assimilasjonsprodukter..... | 5 |
| Plantenes respirasjon..... | 6 |
| Rot | 6 |
| Anatomisk oppbygning av en rot..... | 7 |
| Utvikling av siderøtter..... | 9 |
| Den sekundære utvikling av en rot..... | 9 |
| Mykorrhiza - symbioseforhold mellom sopp og planter..... | 9 |
| Trestamme | 10 |
| Stammens oppbygning..... | 10 |
| TREETS VEKST - VEDDANNELSE | 11 |
| Utvikling av planter | 11 |
| Kambiuminitialer..... | 13 |
| Cytoplasma..... | 15 |
| Deling av initialer..... | 17 |
| Differensiering av celler og submikroskopisk oppbygning av celleveggen..... | 19 |
| KJEMISK SAMMENSETNING OG SUBMIKROSKOPISK OPPBYGNING AV VED | 21 |
| Grunnstoffer i veden | 21 |
| Kjemisk sammensetning av ved | 21 |
| Cellulose..... | 21 |
| Hemicelluloser..... | 26 |
| Pektiner..... | 27 |
| Lignin..... | 28 |
| Ekstraktstoffer i veden..... | 29 |
| Submikroskopisk oppbygning av celleveggen | 33 |
| Celleveggenes struktur..... | 33 |
| Midtlamell..... | 34 |
| Primærvegg..... | 34 |
| Sekundærvegg..... | 34 |
| Poretyper..... | 36 |

| | |
|---|-----------|
| TREVIRKETS ANATOMI..... | 38 |
| Gymnospermae - Nakenfrøede planter..... | 38 |
| Anatomisk oppbygning av nåletrær..... | 41 |
| Prosenkymatiske celler..... | 41 |
| Trakeider..... | 41 |
| Parenkymatiske celler..... | 44 |
| Harpikskanaler..... | 44 |
| Aksialt vedparenkym..... | 45 |
| Marg..... | 46 |
| | |
| Angiospermae - Dekkfrøede planter..... | 46 |
| Monocotyledoneae..... | 46 |
| Dycotyledoneae..... | 47 |
| | |
| Anatomisk oppbygning av lauvtrær..... | 48 |
| Prosenkymatiske celler..... | 48 |
| Vedrør..... | 48 |
| Andre prosenkymatiske celler..... | 54 |
| Parenkymatiske celler..... | 56 |
| Aksialt vedparenkym..... | 56 |
| Margstråleparenkym..... | 58 |
| | |
| Anatomisk oppbygning av bark..... | 59 |
| Korkkambiet og korkvevet..... | 61 |
| | |
| Yteved og kjerneved..... | 62 |
| | |
| MAKROSKOPISK BESTEMMELSESNØKKEL | 65 |
| Bartrær..... | 65 |
| Lauvtrær..... | 66 |
| Spredtporete treslag..... | 66 |
| Ringporete treslag..... | 69 |
| | |
| MIKROSKOPISK BESTEMMELSESNØKKEL | 70 |
| Bartrær..... | 70 |
| Lauvtrær..... | 71 |
| Spredtporete treslag..... | 71 |
| Halvringporete treslag..... | 74 |
| Ringporete treslag..... | 75 |
| | |
| Trevirkets anatomiske egenskaper i tabellform..... | 76 |
| | |
| Litteraturliste..... | 77 |

TREETS OPPBYGNING

TREETS VITALE FUNKSJONER

Hos tredannende vekster finner vi i prinsippet tre hoveddeler : krone, stamme og rot. Alle disse hoveddelene har forskjellige funksjoner.

Kronen bærer kvister, og på disse finner en vegetative organer som blader eller nåler. Hovedfunksjonen for disse er fotosyntesen og transpirasjonen.

Treets stamme bærer kronen, og sørger for at treets vegetative organer får best mulige vilkår ved assimilasjonsprosessen i konkurranse med andre trær. Hos trær i skogen er vanligvis en del av stammen uten kvister, og skiller seg klart fra kronen. Fritt voksende trær i parker og hager (solitære trær) har ofte grener helt ned til bakken, særlig nåletrær.

Rot er et underjordisk planteorgan som sørger for treets stabilitet, dvs at den holder de øvrige plantedeler - stamme og krone med vegetative organer - i oppreist, loddrett posisjon. Ved siden av dette sørger den for transport av vann med oppløste mineralstoffer til stammen og videre til bladene og nålene i kronen.

Treets form - habitus

Treets form - habitus - er ofte karakteristisk for en bestemt treart. Det er for det meste kronens form som bestemmer habitus karakter (treets utseende). Den påvirkes av kvistsetting, kvistvinkling på stammen og av kvistdeling, og videre av kvisttykkelse og treets vekstbetingelser.

Nåletrær danner et relativt enkelt system med kvistkransdeling (monopodial deling) på gjennomgående stamme. Mellom kvistkransene finner vi i større utstrekning dannelse av mindre kvister kun hos slekten *Larix spp.*

Hos lauvtrær finner vi flere typer kvistsettingssystemer. Stammen kan dele seg i to (gaffelformet) eller flere stammer (store greiner) - sympodial deling.

KRONE - VEGETATIVE ORGANER

Blader og nåler

Blader og nåler representerer hos høyere planter de vegetative organer. Disse er en del av skuddet, en lateral stengelutvekst som har begrenset blad- eller nåleformet vekst. Hovedfunksjonen for disse er fotosyntesen og transpirasjonen. Bladenes og nålenes indre og ytre struktur er tilpasset dette. Morfologisk sett har disse stor overflate, men liten tykkelse. Anatomisk sett er disse sammensatt av tre typer vevstrukturer : hudvev, grunnvev og ledningsvev, se figur 1.

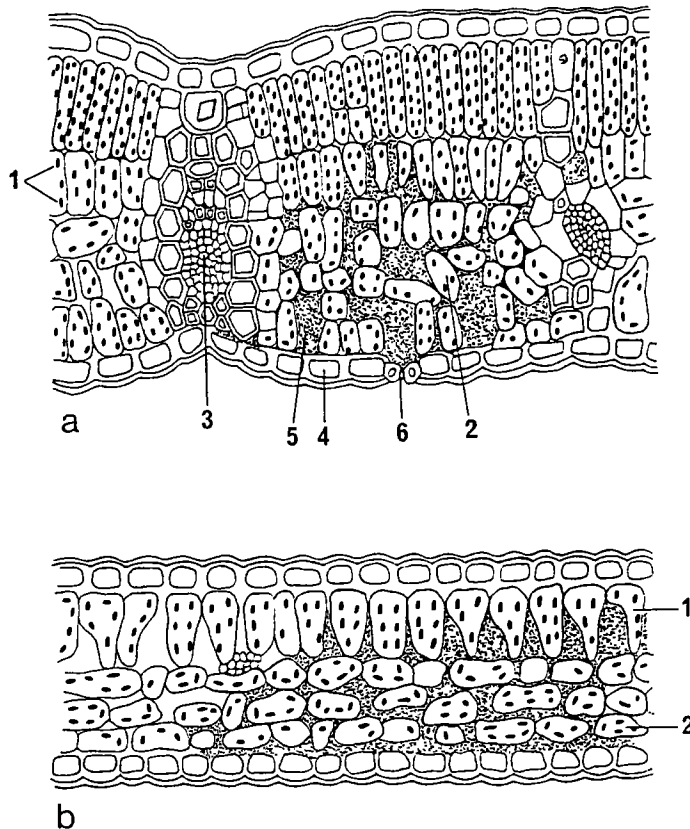


Fig. 1. Tverrsnitt av et bøkeblad fra solsiden (a) og fra skyggesiden av et tre (b) : 1 - palisadeparenkym, 2 - svampparenkym, 3 - ledningsvev, 4 - hudvev (epidermis), 5 - intercellulare rom, 6 - poreåpning. (Bearbeidet etter J. Hejtmánek 1962).

Hudvev (epidermis) er sammensatt for det meste av ett cellelag tykk, tettvokst vevstruktur. Hos noen arter finnes flere cellelag tykk epidermis som er dannet av protodermen ved både perikline og antikline delinger av celler. På yttersiden av epidermiscellenes yttervegg finnes et

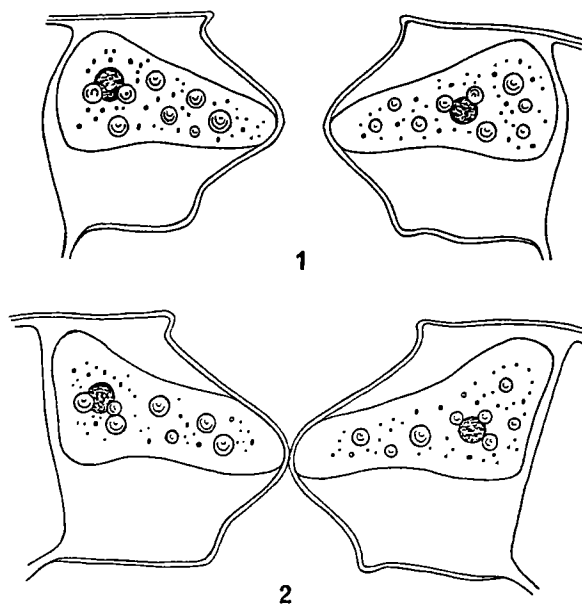


Fig. 2. Tverrsnitt av en åpen (1) og lukket (2) poreåpning i de vegetative organer. (Bearbeidet etter J. Svanda et al. 1969).

sammenhengende vanntett kutikulalag. I epidermis finnes poreåpninger både på over- og undersiden av blader og nåler, se figur 2.

Poreåpningene sørger for transport av gasser (CO₂, O₂ og H₂O) mellom planten og omgivelsene. Antall poreåpninger pr arealenhet varierer hos de forskjellige plantene. Tabellen under viser denne variasjonen hos noen få treslag.

Tabell 1. Antall porer hos blader og nåler (K. Kavina 1950).

| Treslag | Antall porer i epidermis hos blader og nåler | |
|---|---|---------------|
| | pr mm ² | |
| | På oversiden | På undersiden |
| Furu (<i>Pinus sylvestris</i>) | 75 | 85 |
| Edelgran (<i>Abies alba</i>) | 0 | 100 |
| Eik (<i>Quercus spp.</i>) | 0 | 330 |
| Lind (<i>Tilia spp.</i>) | 0 | 130 |
| Lønn (<i>Acer spp.</i>) | 0 | 260 |
| Kirsebærtre (<i>Prunus spp.</i>) | 0 | 230 |

Grunnvev utgjør hovedandelen av blader og nåler, og er differensiert som mesofyll - bladets fotosyntesevev. Det er hos de fleste plantene sammensatt av to deler: palisadeparenkym og svampparenkym. Palisadeparenkymet er sammensatt av nesten sylindriske celler, orientert med akse vinkelrett på bladenes overflate. Det kan være ett eller flere cellelag av palisadeparenkym i bladene, og disse ligger under epidermislagene. Det er vanlig at blader som sitter på skyggesiden av kronen bare har ett lag med palisadeparenkym. Hos blader som sitter på solsiden av kronen, finner vi ofte flere lag med palisadeparenkym. Palisadeparenkymet har en meget viktig funksjon. I disse cellene foregår den største delen av assimilasjonsprosessen. Disse cellene inneholder store mengder av kloroplaster (grønnskorn) hvor de fotokjemiske reaksjonene foregår. De enzymatiske reaksjonene (reduksjon av CO₂) skjer i den ensartede grunnmassen av plastider - stroma.

Under palisadeparenkymet ligger spredt vev sammensatt av celler med forskjellig form. Mellom disse cellene som inneholder små mengder kloroplaster, ligger store intercellulare rom som i dette laget er mer framtrædende enn i palisadeparenkymet. Dette vevet kalles svampparenkym.

Svampparenkymet sørger for uhindret transport av assimilasjonsprodukter fra palisadevevet til de tynneste nervene (ledningsvevet), og ved hjelp av disse videre til de forskjellige delene av planten. Ved siden av dette sørger svampparenkymet for transport av vann fra plantenes ledningsvev til palisadeparenkymet. En del av vannet i form av vanddamp samles i de store intercellulare rommene, og blir videre transportert gjennom poreåpninger ut av bladene. Dette er en transpirasjonsprosess.

Hos våre nåletrær, med unntagelse av edelgran og barlind, finnes ingen forskjell mellom palisadeparenkym og svampparenkym. Her finner en ensartede parenkymceller med innbuktninger på overflaten. Disse parenkymcellene inneholder store mengder av kloroplaster, og har en funksjon som dekker både funksjonen til palisadeparenkymet og svampparenkymet.

Ledningsvev utgjør bindeleddet mellom vannledende og asimilatledende elementer i xylemet (veden) og floemet (basten). Det danner et nervenett i de vegetative organer. Hos *Dicotyledoneae* (tofrøbladede planter) danner det nettverk hvor de tykkere nervene grener seg ut til de tynnere. De tynneste forgreningene ender ofte blindt (planter med nettnervete blad). Hos *Monocotyledoneae* (enfrøbladede planter) danner ledningsvev mer eller mindre parallelle nerveledninger langs bladene. På tvers av disse longitudiale nervene går meget tynne nerver.

Ledningsstrengene ligger vanligvis i den sentrale delen av nervene. Hos kollaterale ledningsstrenger finner en xylemet orientert mot bladens overside, mens floemet ligger mot undersiden av bladene. I de store ledningsstrengene finnes mellom disse to elementer (xylem og floem) et kambium. Kambiet går fra stengelen gjennom bladstilken og videre et stykke ut til de store nervene. Ledningsstrengene blir tynnere og tynnere, og får mindre antall ledningselementer jo tynnere nervene blir. Hos de tynneste nervene blir floemet gradvis borte, og xylemet blir igjen bare med noen få korte trakeider.

Bladenes og nålenes funksjon

Blader og nåler er vegetative organer. I de vegetative organene foregår den viktigste fysiologiske prosessen hos grønne planter; assimilasjon av CO₂ ved hjelp av solenergi og vann med oppløste mineralstoffer. Denne prosessen foregår i palisadeparenkymet hvor det finnes store mengder av kloroplaster (grønnkorn). Gjennom poreåpningene strømmes luft inn i palisadeparenkymet. Luft er sammensatt av fire hovedkomponenter : nitrogen 78 %, oksygen 21 %, karbondioksyd 0,03 % og resten utgjør edelgasser. Gjennom vannledende elementer fra rotsystemet kommer vannet med oppløste mineraler til stammen og videre til bladene og nålene og inn i svampparenkymet, og deretter ved diffusjon til palisadeparenkymet. I palisadeparenkymet blir vann og karbondioksyd under fotosyntesen (endotermisk kjemisk prosess) omdannet til stivelse i kloroplastet. Ved denne prosessen blir det frigjort oksygen som sammen med overskuddet av vann går ut av plantene gjennom poreåpningene. Produsert stivelse er et organisk stoff som plantene trenger for sin vekst. Av denne kjemiske prosessformelen går det fram at det i stivelse blir lagret en del varmeenergi som kommer på venstre side av ligningen, se figur 3.

Assimilasjonsintensiteten er avhengig av flere faktorer, som innhold av karbondioksid i lufta, temperaturen i lufta og mengden (intensiteten) av sollys. Med stigende innhold av karbondioksid i lufta fram til den optimale mengden, øker assimilasjonen. Det samme skjer med stigende temperatur, hvor optimum ligger mellom 20 - 30° C. Ved temperatur over 45°C stanser assimilasjonsprosessen. Analyser viser at diffust lys er mer fordelaktig for assimilasjonsprosessen enn direkte belysning.

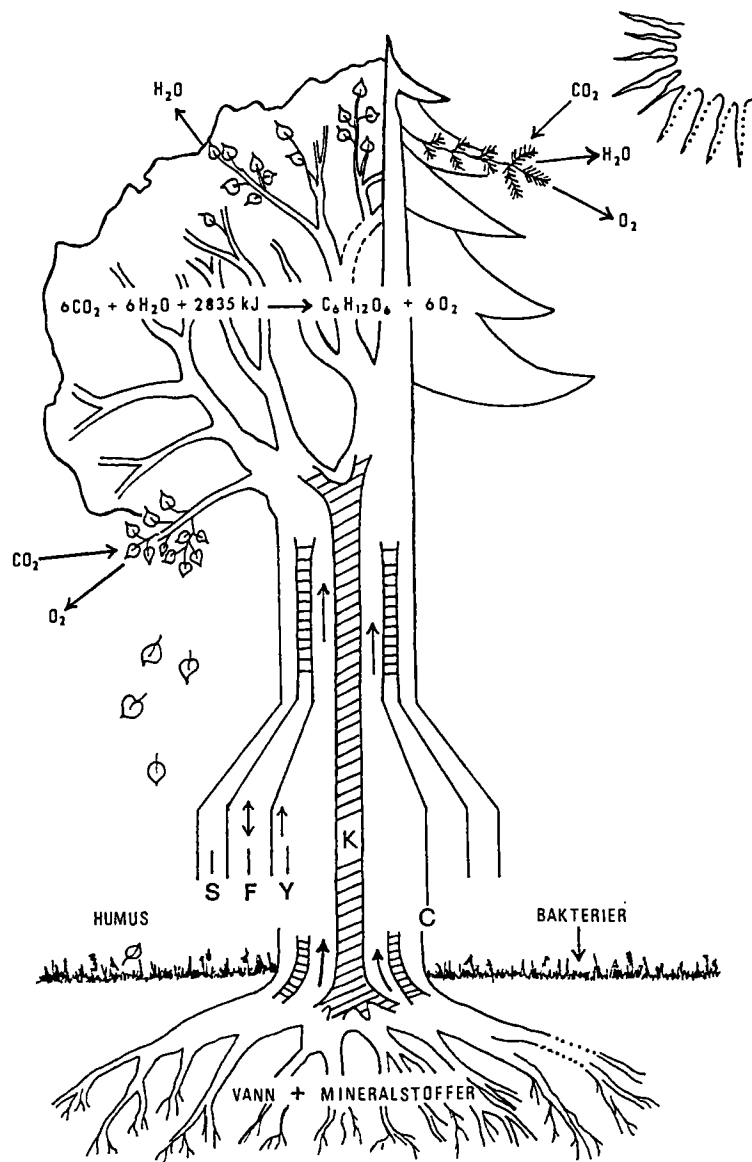


Fig. 3. Dannelse av vedsubstans : S - bark, F - bast, Y - yteved, K - kjerneved, C - kambium. (Bearbeidet etter A. Pozgaj et al. 1993).

Assimilasjonsprodukter

Gjennom vanntransportnettet i treet strømmes oppløste mineralstoffer i vannet til assimilasjonsorganene og til de levende cellene, hvor det foregår kompliserte stoffdannelser - synteser. Plantene kan ikke transportere faste stoffer, men bare stoffer i oppløst tilstand. Det samme skjer med assimilasjonsprodukter - stivelser. Om natten når assimilasjonsprosessen stanser, blir stivelser som er uoppløselige i kaldt vann, omdannet ved hjelp av enzymer til lett oppløselige sukkerstoffer. Vannoppløst sukker strømmer videre gjennom ledningsstrenger i bladene til silvevet i treet floem. Oppløst sukker blir deretter ledet til vekstparenkymet i kvistene, stammen og røttene. En del av oppløsningen blir videre transportert til vedparenkymet i treet og røttene, hvor den blir omdannet ved hjelp av ufargede plastider til lagerstivelser. Trærne bruker lagret stivelse i det påfølgende året som vekstmateriale.

Plantenes respirasjon

Respirasjonen foregår i alle levende planteceller, og er grovt sett den motsatte prosessen av fotosyntesen. Respirasjonen kan kort beskrives som nedbrytning av assimilasjonsprodukter ved oksidasjon til enklere forbindelser, samtidig som det frigjøres kjemisk energi.



En betydelig del av den frigjorte energien går over til varme, men den viktigste delen av energien overføres til bestemte stoffer som stimulerer og danner grunnlaget for plantenes vekst, synteser, stofftransport mm.

ROT

Rot er et underjordisk planteorgan som sørger for følgende funksjoner:

1. Mekanisk funksjon - rota fester treet til jorda på voksestedet. Rotfeste er mulig fordi rotsystemet utvikles proporsjonalt med treet's kronestørrelse
2. Absorberende og ledende funksjon - absorbere vann og mineralstoffer fra jorda og lede disse mot vegetative organer - kronen
3. Syntesefunksjon - sørge for oppbygging av kjemiske forbindelser, et system av enzymer som muliggjør syntese av aminosyrer
4. Lagringsfunksjon - lagre assimilasjonsprodukter som reservestoffer for neste vegetasjonsperiode.

Rotsystemet har vanligvis en form som er karakteristisk for en bestemt art. Hos våre skogstrær skiller vi i prinsippet mellom tre ulike rotsystemer : pælerot, fastrot og flatrot, se figur 4. Grensene mellom disse er flytende. Pælerot består av en enkel tykk rot som går veldig dypt, loddrett ned i jorda med tynnere røtter som går vannrett ut til sidene. Trær med pælerotsystem er stormsterke. Pælerot finnes bl a hos furu og edelgran. Fastrotsystem utvikles ved at en pælerot stopper å vokse relativt tidlig og deler seg i flere rotgreiner som går på skrå ned i jorda. Også dette rotsystemet er vind- og snøsterkt. Fastrotsystem finnes bl a hos bøk, dunbjørk, hengebjørk, sommereik, vintereik, svartor, gråor, lønn og lerk. Flatrotsystem dannes ved at rota deler seg i rothalsen i flere sidegreiner som sprer seg ut like under jordoverflaten. Disse trærne danner ofte kraftige rotutsvellinger. Trær med flatrotsystem regnes som stormsvake. Gran er det treet som mest vanlig danner flatrotsystem.

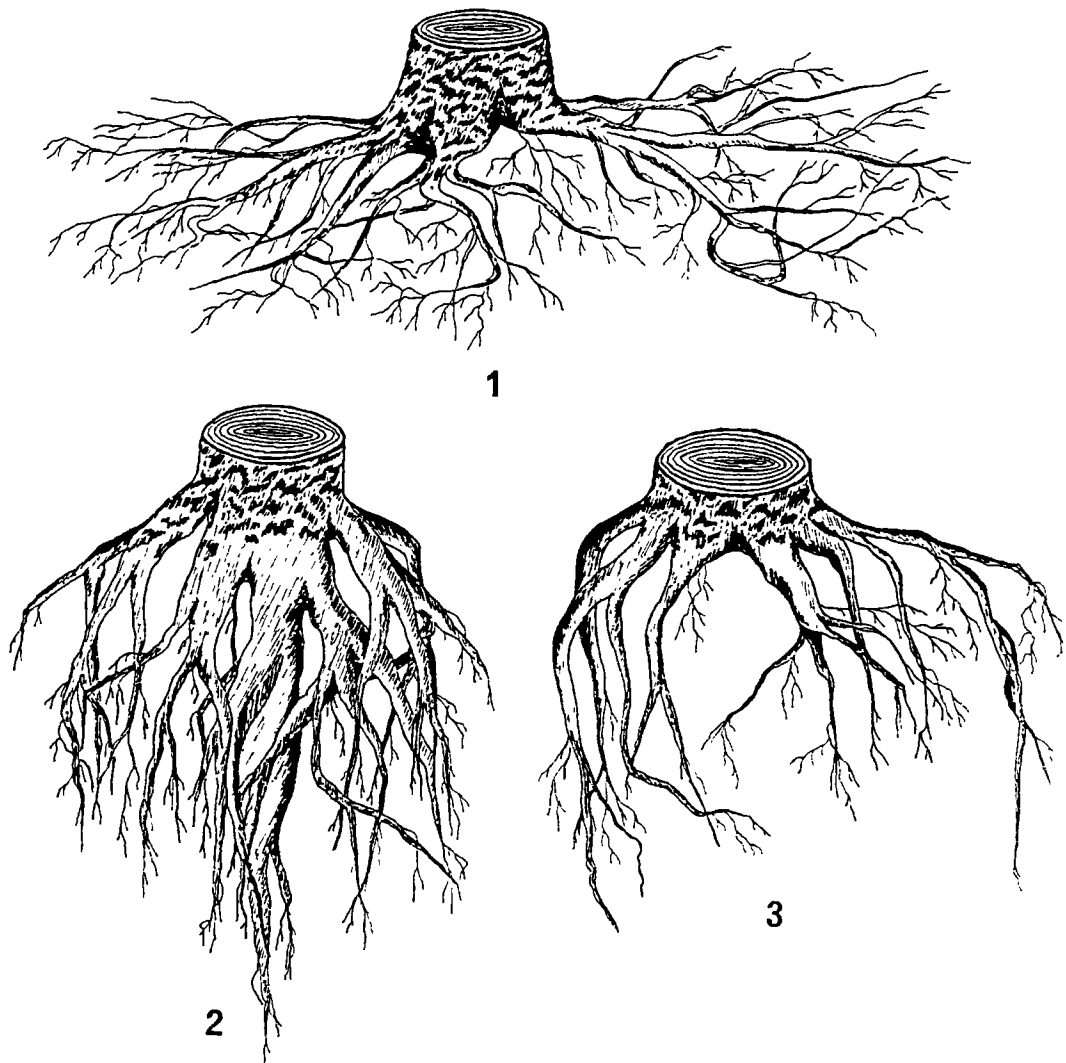


Fig. 4. Ulike rotsystemer : 1 - flatrot, 2 - pælerot, 3 - fastrot

Det ble nevnt at grensene mellom rotsystemer er flytende. Rotsystemet tilpasser seg vanligvis vekstforhold og næringtilgang, der det er lett å vokse fram. I naturen finner vi en sammenheng mellom utvikling av krone og rotsystem. Trær med stor krone danner vanligvis et stort rotsystem.

Anatomisk oppbygning av en rot

Den embryonale sonen hos roten ligger bakenfor spissen som er beskyttet av rothetten - kalyptra. Rothetten er vanligvis kjegleformet, og er sammensatt av parenkymatiske celler. Disse cellene har til disposisjon syreaktive stoffer som de bruker for å bryte seg gjennom hardere jordsmonnslag. Cellene blir etter hvert slitte, men de erstattes kontinuerlig med nye celler fra urmeristemmet.

Roten er i tverrsnittet sammensatt av tre konsentriske soner : epidermis, rotbark og sentralsylinder, se figur 5.

Epidermis er et beskyttende lag. Cellene i epidermis dør relativt tidlig. Epidermis har ikke vanntett, voksaktig kutikula på overflaten, men bare en veldig tynn hinne. Ut fra epidermis litt bakenfor spissen, like ovenfor strekningssonen, vokser ett cellelag store, kortlevende rothår.

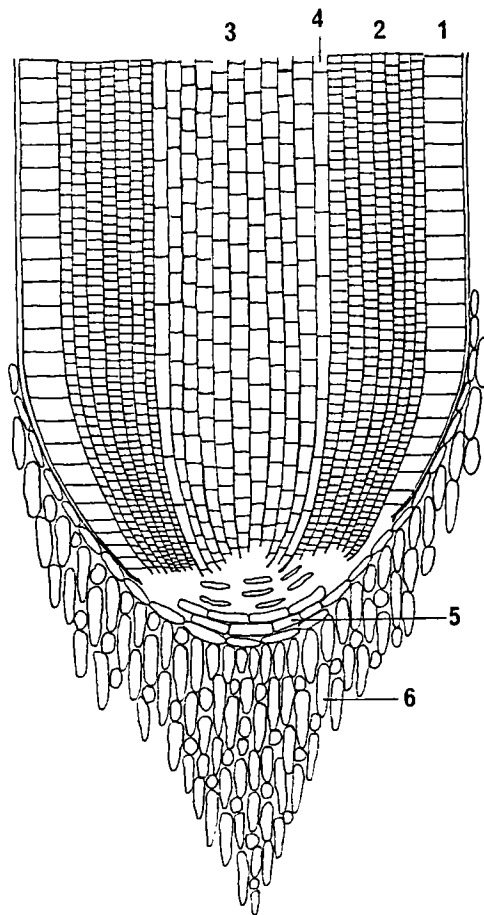


Fig. 5. Anatomisk oppbygning av en rot : 1 -epidermis, 2 -rotbark, 3 - sentralsylinder med pericykel, 4 - kambium, 5 - apikalt meristem (kalyptrogen), 6 - rothette (kalyptra).
(Bearbeidet etter J. Kavina 1950)

Rothårcellene har til disposisjon syreaktigit stoffer som de skyller ut for å oppløse mineralstoffer i jorda, som senere absorberes sammen med vann. Rotbarken er sammensatt for det meste av parenkymatiske celler som lagrer reservestoffer. Den innerste delen av rotbarken er utformet som en endodermis, men den ytterste delen er utformet som en exodermis. Når cellene i epidermis dør, erstatter exodermis epidermis funksjon. Cellene i exodermis har en suberinlamelle som er dekket med et tykt lag av cellulose. Cellene i endodermis og delvis også cellene i exodermis, er tynnveggede (gjennomgangsceller), mens resten av cellene i rotbarken gradvis utvikler tykke, sekundære vegger.

I den ytre kanten av sentralsylinderen finnes pericykel. Ledningsvevet danner en ring hvor en finner xylem- og floemstrenger som avløser hverandre. Xylemstrengene går ofte så langt innover at de danner en spissformet utbuktning der de møtes. I en rot kan en finne mange slike stjerneformede spisser.

Hos tofrøbladede planter finner en ikke så mange spissformede xylemstrenger (7 - 8), men hos enfrøbladede planter, spesielt hos palmer, finner en opp til 100 eller flere slike vedstrenger i en rot. Ledningsstrengenes forløp i roten er enklere enn i stengelen (stammen) på grunn av at røttene ikke danner blad.

Hos noen planter finner en marg i sentrum av roten. Den dannes hos de plantene hvor xylemstrengene ikke møtes i midten. Margen er sammensatt av sterkt lignifiserte parenkymatiske celler som fungerer i roten som avstivere eller styrkevev.

Utvikling av siderøtter

Langt fra det apikale meristemet, der alle primære vev er ferdig differensierte, anlegges siderøtter. Hos frødannende planter har de sitt opphav i den indre delen av roten, i pericykelområdet. De vokser gjennom rotbarken, og deretter etableres et nytt apikalt meristem som danner nytt vev på samme måte som i den primære roten.

Den sekundære utvikling av en rot

Roten hos nakenfrøede planter *Gymnospermae* og tofrøbladede planter *Dicotyledoneae* vokser sekundært i tykkelse fra et anlagt kambium. Kambiet dannes av en bue i parenkymet som ligger innenfor hver floemstreng, og som er innesluttet med sine endepunkter i pericyklen. På grunn av at pericykelcellene utenfor xylemstrengene er meristematiske (deler seg), blir de ovenfor nevnte buene gradvis forbundet med hverandre. Kambiet avsetter floem på utsiden og xylem på innsiden. Cellene i pericyklen avsetter parenkymatiske celler til begge sider. Det opprinnelige stjerneformede kambiet som en ser i tverrsnitt, blir rettet ut ved en hektisk xylemproduksjon innenfor de primære floemstrengene. De sekundære ledningsvevene i roten er identiske med de en finner hos samme art i stengelen (stammen). Mengdeforholdene mellom disse kan være forskjellige. Ved tykkelsesveksten foregår perikline og antikline celledelinger i pericykel som danner flere lag av parenkymatiske celler. I den ytre sonen av disse cellene utvikles et korkkambium som danner periderm. Når epidermis og rotbark sprekker og blir revet av, kommer peridermen ytterst. Det er vanlig at det hos gamle trær dannes ytterbark (rhytidom) på stammen. Det samme kan foregå hos gamle røtter. Hos gamle røtter hvor den sekundære tykkelsesveksten har foregått over flere år, blir disse årlige tilvekstene like de en finner i stammenes tverrsnitt.

Mykorrhiza - symbioseforhold mellom sopp og planter

Ut fra epidermis litt bakenfor spissen vokser ett cellelag store, kort levende rothår. Rothårcellene har til disposisjon syreaktiske stoffer som de skyller ut for å oppløse mineralstoffer i jorda, som senere absorberes sammen med vann.

I næringsfattig jordsmonn danner ofte rothår et symbioseforhold med mykorrhizasopp som sørger for tilførsel av vann og mineraler, særlig nitrogen og fosfor. Mykorrhizasoppene danner rundt røttene en kappe av mycelium som beskytter planten også mot andre, ofte skadelige sopper i jorda. Sopphyfene går fra jorda til rotcellene. Soppen kan i kappen lagre overskudd av mineraler som plantene kan nytte i perioder når det er mangel på næring. Dette kan forsterke plantenes konkurransevne i forhold til planter uten mykorrhiza. Til gjengjeld får soppen sukker, stivelser, vitaminer og andre organiske stoffer fra planten. Denne symbiosen finnes hos mer enn 90 % av alle plantearter. Vanligvis finnes mykorrhiza hos planter og trær som vokser på næringsfattig mark. Trær som vokser i de boreale, nordboreale og subalpinske områdene, danner ofte symbiose med mykorrhizasopp. I disse områdene er trær og planter utsatt for bl a hardere

klimaforhold, kortere vegetasjonsperiode, og ofte også mindre og fattigere jordsmonn.

Et stort antall av de vanlige hattsoppene som en finner i skogen som kantareller, risker, kremler, fluesopp, steinsopp, slørsopp o l danner mykorrhizasymbiose med trærnes røtter.

TRESTAMME

Stammen er et overjordisk planteorgan som sørger for forbindelsen mellom røttene og kronen. Her finner en transportbaner i vedvevet og silvevet. I vedvevet foregår transport av vann og næringsstoffer fra røttene opp til kronen. I silvevet som ligger mellom vedvevet og barken, transporteres assimilasjonsprodukter fra kronen ned til røttene og til stammen, hvor en del av disse lagres. Den største delen av assimilasjonsproduktene blir derimot omdannet til organiske stoffer som inngår i veddannelsen i forbindelse med treets vekst.

Stammens oppbygning

Stammens tverrsnitt har følgende anatomiske struktur :
Marg, vedvev (xylem), kambium, silvev (floem) og bark.

Margen finnes i sentrum av stammen og er sammensatt av døde parenkymatiske celler, og ble dannet av det apikale meristemet ved skuddveksten. Margen er vanligvis mykere enn veden rundt, og har ofte annen farge enn veden. Margens diameter varierer hos de fleste treslag mellom 2 - 5 mm. Margens bredde er minst ved stubbeområdet, og øker oppover stammen, men i kroneområdet minsker den igjen. I tverrsnittet har den forskjellig form. Hos bøk og or har den trekantet form, hos ask firkantet, hos poppel femkantet og hos furu og eik er den stjerneformet.

Vedvevet er et komplisert organisk materiale sammensatt av mange forskjellige celleelementer, som danner differensierte vevstrukturer tilpasset treets ulike livsfunksjoner.

Plantevevet består i overveiende grad av døde celler (prosenkymceller) som vedrør og vedfibere. Prosenkymcellene er i den aktive delen av veden - yten - infiltrert av vann, men i den døde veden - kjernen - inneholder disse cellene luft. Den primære oppgaven for disse cellene er transport av vann fra rota og opp til de levende cellene i assimilasjonsapparatet. Prosenkymcellene står for det meste oppreist, dvs parallelt med stammens lengderetning. Tverrgående prosenkymatiske celler finnes kun hos noen få arter av bartrær (tverrgående trakeider).

Levende parenkymatiske celler finnes både i margstrålene og vedparenkymet. Margstrålecellene går på tvers av stammen i radialretning, mens cellene i vedparenkymet er oppreist i stammens aksialretning. Parenkymatiske celler er viktige for lagring og omsetning av næringsstoffer.

Når eldre trær danner kjerneved, dør alle de parenkymatiske cellene (unntatt hos noen få tropiske treslag hvor det er registrert levende parenkymatiske celler også i kjerneveden).

Kambiet ligger som en sylinder mellom vedvevet og silvevet. I kambiet foregår den sekundære tykkelsesveksten. Her avsettes det stadig nye lag av vedvev og silvev. Hvis en fjerner barken tidlig på våren i sevjeperioden, er veden dekket med et slimaktig lag som i prinsippet er resten av det protoplasmatiske innholdet fra et destruert kambiumlag. Kambiet består av ett cellelag, men utenfor og innenfor dette laget vil det være flere lag med celler som er i videre deling og differensiering. En kan derfor snakke om kambiumsonen som flere cellelag tykk.

Silvevet består av *silrør* (hos lauvtrær) eller *silceller* (hos bartrær), og de avsettes fra kambiet. Silvevets oppgave er transport og lagring av assimilasjonsprodukter. Produktene transporteres fra kronen til stammen og også ned til røttene hvor de lagres. Silvevcellene er bare aktive noen få år før de kollapser (blir presset sammen), noe som gjør at silvevet er tynt, sammenlignet med vedvevet.

Barken er den delen av stammen som ligger utenfor silvevet. Den består av kork som er dannet fra et korkkambium. Barken beskytter treet mot mekaniske, kjemiske og mikrobiologiske angrep, samtidig som den isolerer veden og hindrer uttørking av veden fra overflaten.

TREETS VEKST - VEDDANNELSE

UTVIKLING AV PLANTER

Utviklingen av planter (ontogenese) er avhengig av ny dannelse av celleelementer. Disse blir dannet ved en deling av meristematiske cellevevstrukturer (embryonale celler), og deretter ved differensiering av disse til de typer celler som plantene trenger for å sikre alle vitale funksjoner. Primært meristem (apikalt meristem) er bevart hos levende planter i toppskuddene (terminal meristem) og i den embryonale sonen hos roten som ligger bakenfor rotspissen og er beskyttet av rothetten - kalypra. Cyto-histologisk sett danner apikalt meristem differensierte soner gjennom løpende celledeling og en glidende vekst. Det apikale meristemet er representert av apikale initialer som ved en antyklinal deling danner sidederivater og ved en periklinal deling morceller som ligger under apikale initialer. Initialcelle er en meristematisk celle som ved deling gir en ny initialcelle og en avledet celle. Ved videredeling av apikale initialer og morceller blir det dannet perifert meristem (eumeristem), sammensatt av små, nesten isodiametriske, tynnveggede og tettliggende celler med tykt plasma som inneholder stor kjerne, og i sentrum under morcellene et margmeristem. Begge disse meristemene er veldig aktive. Av det perifere meristemet dannes bladenes primordie (grunnvevet for nye blad) og prokambium (grunnvev for primær ved og bark). Av margmeristemet dannes grunnvevet for marg, se figur 6.

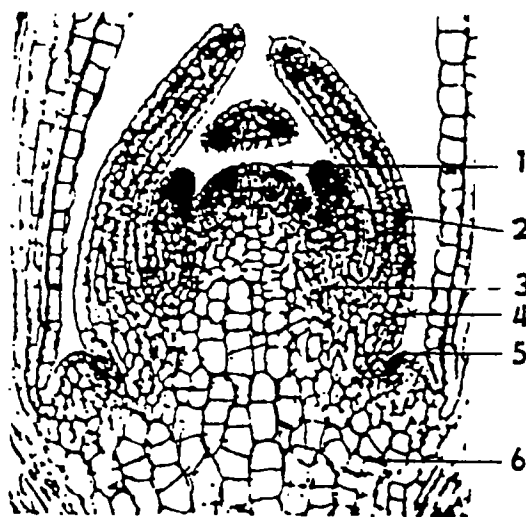


Fig. 6. Skjematisk tegning av et toppskudd (terminalt meristem) :
 1 - apikalt meristem, 2 - bladenes primordie, 3 - prokambium,
 4 - protoderm, 5 - sideknopper, 6 - grunnmeristem,
 (O.Votrubová 1997).

Prokambiet danner innenfra de første vedcellene, primærveden, og utenfra de første silcellene, primærbarken. Prokambiet blir til slutt en smal, lukket kappe mellom veden og barken, det sekundære kambiet. Det sekundære kambiet beholder sin evne til celledeling helt til planten dør. Med sekundær utvikling menes den del av utviklingen som skyldes delingsaktiviteten i det sekundære kambiet. Det danner sekundært vedvev (xylem) innover og sekundært silvev (floem) utover, slik at kambiet blir liggende mellom disse vevene.

Det sekundære kambium-meristemet (vaskulært kambium) består av ett lag initialceller og deres ennå udifferensierte etterkommere (avledede celler). Kambiuminitialer deler seg både ved radielle vegger (antiklin celledeling) og ved tangentielle vegger (periklin celledeling). Antiklin celledeling fører til dannelse av to nye, like kambiuminitialer. Periklin celledeling fører til dannelse av en ny kambiuminitial og en ny xylem-morcelle eller floem-morcelle. Morcellene deler seg også videre med tangentielle vegger. Hele denne sonen dannet av kambiuminitialer og avledede celler som deler seg videre, kalles kambiumsonen. Det vaskulære kambiet inneholder til dels langstrakte celler, langceller, til dels grupper av korte celler, kortceller, oppstått ved en pseudotransversal celledeling. Dette er deling som danner vegger som ikke går langs cellens lengderetning, dvs at langcellene er delt opp ved antikline delinger som ikke følges av strekning av dattercellene. Dette er viktig for dannelse av sekundære margstråleinitialer. Det vaskulære kambiet er eksempel på et lateralmeristem, dvs sidestilte meristemer som ligger langs sidene av planteorganet og virker ved den sekundære tykkelsesveksten. Etter delingen av morcellene vil de ulike celletypene differensieres gjennom dimensjonsforandringer.

Størrelsen på kambiuminitialene er den eneste faktoren som er påvist som kan skille mellom de forskjellige treslagene. Det er ikke funnet noen andre forskjeller hos kambiuminitialer som kunne brukes som differensieringsfaktor for dannelsen av ulike typer celler. Det er heller ikke påvist forskjell mellom celler som utvikles til reaksjonsved og vanlig ved. Straks etter at de er avspaltet, begynner de å utvide og forandre seg, og blir til slutt ulike celletyper som tjener ulike formål. Opphavet til disse forskjellene må ligge på et lavere, molekylært nivå .

Differensieringssonen defineres vanligvis som en sone hvor det foregår både deling av morceller samt cellevekst. Hos planter med vaskulært kambium får en to slike soner, en for differensierende xylem og en for differensierende floem. Utenfor denne sonen har vi henholdsvis ferdig differensiert vedvev (xylem) og silvev (floem) som inngår i ledningsvevsystemet.

De ferdig differensierte cellevevene kan klassifiseres etter cellenes form, funksjon, opprinnelse o.l. På grunn av en topografisk sammenheng i planten klassifiserte den tyske plantefysiologen Hans Sachs de differensierte vevene i tre vevssystemer, med flere vevtyper i hvert vevsystem.

| VEVSYSTEM | VEVTYPE |
|---------------------------|--|
| Hudvevsystemet | <i>Epidermis</i> <i>Peridermis</i> |
| Ledningvevsystemet | <i>Xylem (vedvev)</i> <i>Floem (silvev)</i> |
| Grunnvevsystemet | <i>Parenkym</i> <i>Kollenkym</i> <i>Sklerenkym</i> |

Hudvevsystemet - representerer vev som danner den ytre avgrensning av plantelegemet mot omgivelsene.

Ledningvevsystemet - representerer vev som har som oppgave å transportere vannløselige stoffer fra en plantedel til en annen. Det dannes sammenhengende transportbaner i hele plantelegemet som er innleiret i grunnvevsystemet.

Ledningsvevenes fordeling i grunnvevsystemet er avhengig av planteorganet og av plantarten.

Grunnvevsystemet - representerer vev som utfyller resten av rommet innenfor hudvevsystemet.

Kambiuminitialer

I kambiet finner en to typer initialer - de langstrakte, spindelformede, ofte med flere kantete fasetter i spissen, og de korte, nesten isodiametriske margstråleinitialer, se figur 7. De langstrakte initialene er aksialorientert i stammen, og er flatformede i tangentialretningen.

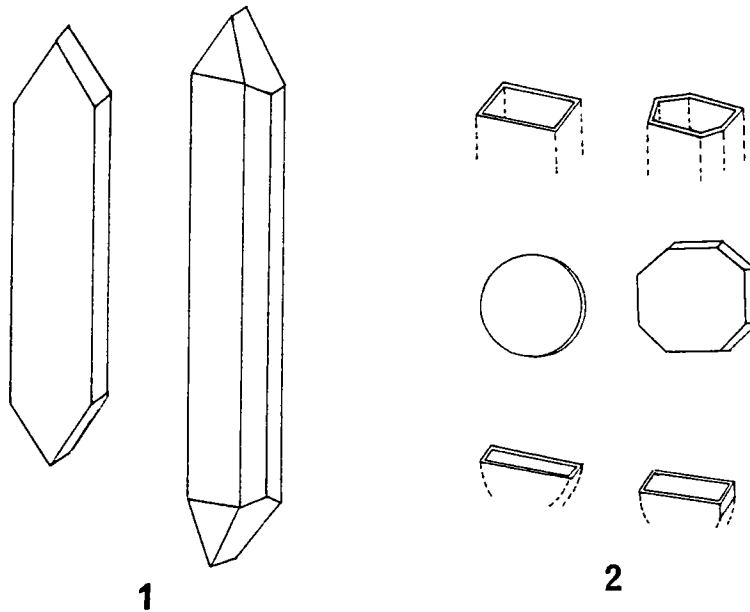


Fig. 7. *Forskjellige typer av kambiuminitialer : 1 - langstrakte, spindelformede, ofte med flere kantete fasetter i spissen, 2 - korte, nesten isodiametriske margstråleinitialer. (Bearbeidet etter A. Pozgaj et al. 1993).*

De langstrakte initialene har forskjellige størrelser som er karakteristiske for vedkomende art, f eks hos *Robinia pseudoacacia* er disse ca 175µm, hos furu - *Pinus sylvestris* ca 3500µm. I alminnelighet kan en si at de langstrakte initialene hos bartrær - *Gymnospermae* er lengre enn hos lauvtrær - *Dicotyledoneae*, og varierer i gjennomsnitt fra 700 til 5000µm. Hos lauvtrær varierer lengden i gjennomsnitt fra 140 til 1620µm. Både de langstrakte og de korte initialene har samme cellestruktur som ligner veldig på strukturen hos levende parenkymatiske celler. Livprosessen i de levende initialcellene foregår i en substans som kalles protoplasma. I protoplasma finnes forskjellige komponenter som vanligvis inndeles på følgende måte :

1 - Protoplasmatiske komponenter

Cytoplasma
Celleorganeller
 Cellekjerne (nukleus)
 Plastider
 Mitokondrier

2. - Ikke-protoplasmatiske komponenter

Vakuoler
Ergastiske stoffer

Cytoplasma

Cytoplasma er en gjennomsiktig, homogen substans som inneholder forskjellige organeller. I cytoplasma foregår enzymatiske prosesser som styrer bl a viktige proteinsynteser. Rundt cytoplasma ligger en plasmamembran som avgrenser cytoplasma mot celleveggen.

I protoplasma finnes også et tredimensjonalt membransystem sammensatt av blærer og fine kanaler, kalt endoplasmatisk reticulum. Den har en nær forbindelse med kjernehinne. Til endoplasmatisk reticulum kan det være knyttet membranfrie organeller (ribosomer) som er ca 150 Å i diameter, og som medvirker ved proteinsynteser. Endoplasmatisk reticulum som er knyttet til ribosomer, er mer eller mindre granulert.

Cytoplasma hos aktive initialer er hele tiden i bevegelse. Den er størst om våren, og blir mindre utover sommeren. Cytoplasmatiske sirkulasjon foregår regelmessig langs celleveggen. Også organellene har en tendens til å samle seg i protoplasma langs de radielle veggene og rundt kjernen, se figur 8.

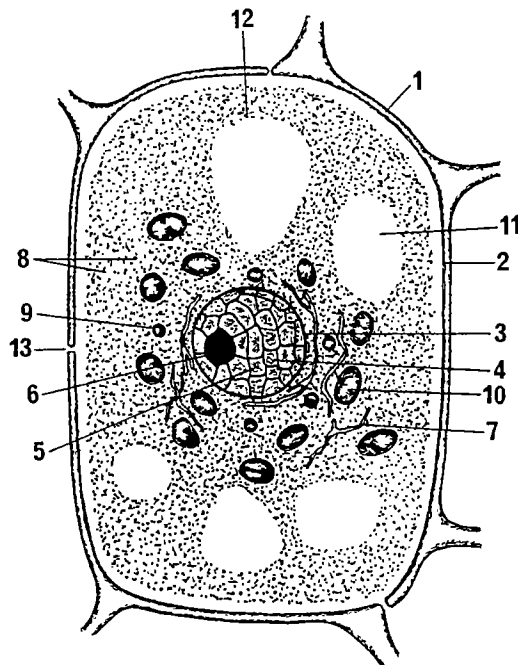


Fig. 8. Skjematisk tegning av en plantecelle :

- 1 - cellevegg, 2 - plasmamembran (plasmalema), 3 - kjernehinne,
- 4 - kromatinkorn, 5 - cellekjerne, 6 - kjernelegeme (nucleolus),
- 7 - endoplasmatisk reticulum, 8 - ribosomer, 9 - plastider,
- 10 - mitokondrier, 11 - vakuoler, 12 - tonoplast, 13 - plasmodesmer.

Cellekjerne (nukleus)

I protoplasma finnes en cellekjerne (nucleus), den største organelle som ofte er sentralt plassert, og omgitt av en kjernehinne. Cellekjernen er et sterkt lysbrytende, ofte kule- eller linseformet legeme. I kjernesaften finnes kromatinkorn og ett eller flere sterkt lysbrytende kjernelegemer (nucleoler), se fig. 8. Hos *Gymnospermae* - bartrær og *Dicotyledoneae* - lauvtrær finnes bare ett nucleolus i cellekjernen. I kjernen ligger mesteparten av cellenes arvelige informasjon, som styrer viktige livsprosesser i protoplasmaet.

Plastider

Videre finnes i protoplasma forskjellige typer plastider, forholdsvis store, organeller med spesifisert struktur og funksjon, se fig. 8. Hos frøplanter er de fargeløse og har en diameter under 1 μm . Ved siden av disse fargeløse plastider finnes plastider som inneholder fargestoffer - kromatoforer. De deles vanligvis i tre grupper :

1 - Kromatoforer som er fotosyntetisk aktive

Kloroplaster (hos grønne planter)

Phaeoplaster (hos brune og gule alger)

Rodoplaster (hos røde alger)

2 - Kromatoforer som er fotosyntetisk inaktive

Kromoplaster

3 - Leukoplaster

Kloroplaster er hos høyere planter ofte linseformede og har en diameter på 4 - 8 μm , og de inneholder klorofyll (grønne fargestoffer), karotener (røde fargestoffer) og xantofyller (gule fargestoffer). Karotinoider er en felles betegnelse for fargestoffer sammensatt av karotener og xantofyller.

I phaeoplaster finner man både klorofyll og karotinoider, men den brune fargen får en fra fukoxantin.

Også hos rodoplaster er hovedingrediensene klorofyll og karotinoider, men også blå og røde fykobiliner.

De fotosyntetisk inaktive kromoplaster varierer i form og størrelse, men også i farge som går fra gult til rødt. Kromoplaster finnes også hos de underjordiske plantedeler.

Leukoplaster er en spesiell gruppe plastider som kan lagre stivelser.

Mitokondrier

Mitokondrier er meget viktige organeller i cytoplasma. De er ofte trådformede, noen få mikrometer lange og under 1 μm brede, se figur 8. Mitokondriene inneholder viktige åndingsenzymer som medvirker ved den aerobe åndingen.

Vakuoler

Vakuoler danner i cytoplasma et hulrom som er fylt av en klar celledsaft som inneholder forskjellige anorganiske og organiske stoffer, bl a sakkarider, ioner og stoffer som farger saftinnholdet blått, rødt, fiolett (antocyaner) eller gult (antoxantiner).

I aktive kambiumceller er det en stor vakuole, i motsetning til kambiumceller i hvilefasen som har flere små, se fig. 8. Dette medfører at cytoplasma finnes i et tynt lag mellom den store vakuolen og celleveggen. Tykkelsen på dette laget er vanligvis mindre enn 0,1 μm . På overflaten av vakuoler finnes

en tynn plasmamembran (tonoplast) som avgrenser cytoplasmaet mot vakuolene. Hos en utvokst plantecelle utgjør vakuolen størstedelen av cellenes volum (ca 90%).

Ergastiske stoffer

I protoplasma finnes det også ergastiske stoffer, som er dannet ved stoffskiftet i cellene, og som er deponert i protoplasma, vakuoler og cellevegger. Noen av disse stoffene er lagret her som reservestoffer, bl a stivelser, proteiner, lipider og fettstoffer, eller de er deponert som avfalls- og sekretprodukter som krystaller, harpiksderivater, slim o l. Når det gjelder krystaller, kan disse ha forskjellig form, enkeltvis eller sammensatte som små rosetter (druser) eller nåleformet, ofte parallelt buntet sammen (rafider).

Forbindelse mellom kambiuminitialene

Protoplastene hos tilstøtende kambiale initialer er forbundet med hverandre ved hjelp av plasmastrenger (plasmodesmer), se fig. 8. De er meget tallrike i primære porefelter, og har med stor sannsynlighet betydning for dannelsen av poreåpninger. Plasmodesmerne knytter de enkelte celleprotoplastene sammen til en symplast, hvor det foregår en koordinert symplastisk vekst. Celleveggene hos kambiale initialer blir i den aktive perioden tynnere, men i prinsippet er de radiale celleveggene tykkere enn de tangentielle veggene, og dette kan ha innvirkning på differensieringsveksten. De er sammensatt for det meste av cellulose og en del andre organiske og anorganiske substanser. Mikrofibrillene i initialcellene forløper oftest vinkelrett på cellenes akse.

Deling av initialer

Celleveggene hos kambiuminitialer er dannet av en mer eller mindre stiv membran som omslutter protoplasten hos en plantecelle. Celleveggen dannes av protoplasten ved utskilling fra overflaten.

Antiklinal og pseudotransversal celledeling

Tilveksten i tangentialretning, treets omkrets er sikret ved en antiklinal eller en pseudotransversal deling av kambiuminitialer. Ved en antiklinal deling blir kambiuminitialene delt med radielle vegger. Denne celledelingen gir opphav til nye kambiuminitialer som kan deles videre periklinalt for å danne nye floem-morceller eller xylem-morceller. Ved denne type deling av kambiuminitialer får vi et kambium sammensatt av like store initialer i lag (kambium formet i lag), se figur 9. Derfor må disse initialene som er antiklinalt og deretter periklinalt delt, sørge for vekst både i tangentialretning og i lengderetning. Dette gir opphav til en stadig økende cellelengde fra marginen og utover mot barken. Undersøkelser viser at kambiuminitialene må oppnå en viss lengde før antiklinal celledeling forekommer.

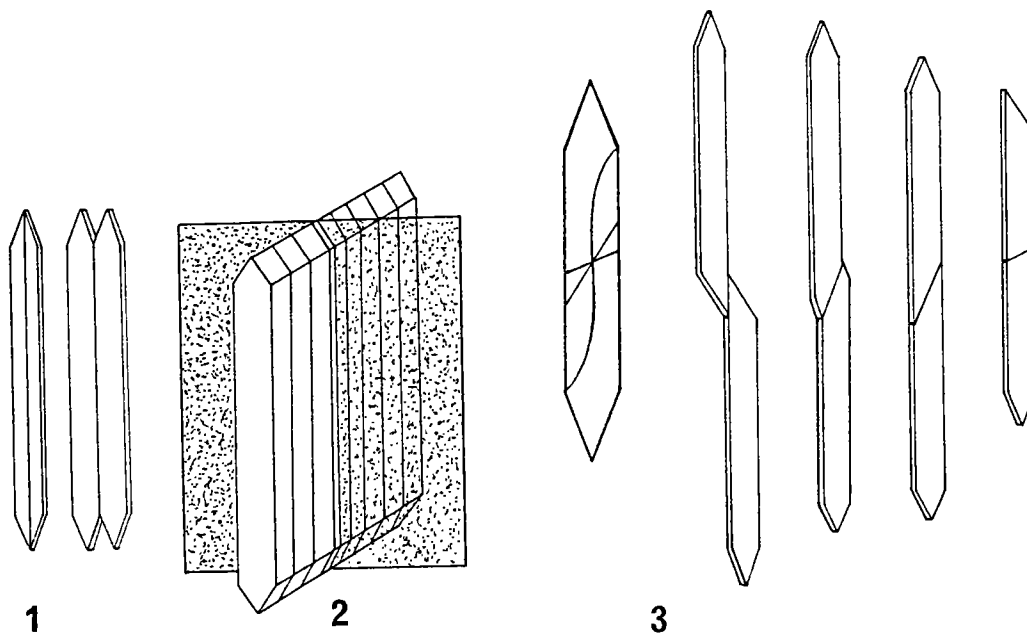


Fig. 9. Antiklinal (1), periklinal (2) og pseudotransversal (3) celledeling. (Bearbeidet etter A. Pozgaj et al. 1993).

Ved en pseudotransversal deling blir kambiuminitialer delt med tverrvegger som går skrått i forhold til cellenes akse. De nye kambiuminitialene dannet ved transversal deling, vokser i lengden, mens tykkelsen blir nesten uforandret. I differensieringsfasen vokser de nye bartretrakeidene 1,5-2,5 ganger i forhold til lengden av kambiuminitialene (Wagenführ 1989).

I tangentialsnittet ser en at kambiuminitialene ikke er ordnet i lag, men ligger på forskjellige nivåer (kambium ikke formet i lag).

Periklinal celledeling

Ved en periklinal celledeling dannes nye tangentielle cellevegger. Dette forekommer hos kambiuminitialer, hvor den ene cellen blir en ny kambiuminitial og den andre en ny xylem-morcelle eller en floem-morcelle. Også disse morcellene kan deles videre i nye xylem- og floemceller. Denne celledelingen gir opphav til nye datterceller som er like morcellene.

Etter celledelingen differensieres cellene til ulike celletyper, se figur 10. Dette skjer ved periklinal deling for det meste gjennom strekningsvekst av cellene. I differensieringsfasen vokser de nye bartrærtrakeidene ca 5 - 15% i forhold til lengden av kambiuminitialene (Larson 1994).

Vedrørene hos lauvtrær vokser lite i lengden etter en periklinal celledeling. Dette gjelder for vedrør hos spredtporete treslag og for vedrør i seinveden hos ringporete treslag. Vedrørene i tidligved hos ringporete treslag er ofte kortere enn kambiuminitialene, noe som kan være en følge av den store diameterveksten hos disse (Larson 1994). Når det gjelder libriformfibrene

vokser disse mer enn 50% i lengde etter periklinal deling i forhold til lengden av kambiuminitialene (Larson 1994).

Sentripetalt fra kambiet, hvor vedvevet (xylem) ligger, blir det spaltet ca 10 ganger så mange celler enn på sentrifugal side av kambiet hvor silvevet (floem) finnes.

Differensiering av celler og submikroskopisk oppbygning av celleveggen

Fra spaltede initialer i kambialsonen blir det etter differensieringsprosessen dannet nye celletyper. Differensieringsprosessen kan inndeles i tre følgende faser:

1. Etter celledeling foregår cellenes vekst i lengde- og tverretning (tangential- og radialretning). Denne vekstprosessen pågår inntil den nye cellen får den formen og størrelse som den skal ha. Det betyr at en f eks fra en langstrakt initialer hos et lauvtre får enten en tykkvegget libriformfiber eller et kort og bredt vedrør (trakee).
2. I den andre fasen foregår sekundær tykkelsesvekst av celleveggen ved innleiring av celluloselameller inni celleveggen.
3. Etter at tykkelsesveksten av celleveggen er avsluttet, starter stabilisering av veggen ved lignifiseringsprosessen. Hele differensieringsprosessen foregår vanligvis i en periode på 3 til 4 uker. I denne prosessen er alle cellene levende. Mesteparten av celleelementene som ble dannet av de langstrakte initialene (vedfibrer, trakeider og trakeer) som kalles prosenkymatiske celler, dør kort tid etter lignifiseringprosessen. I motsetning lever mesteparten av de parenkymatiske celler, med levende cytoplasmatiske innhold, i flere år. Levetiden er avhengig av treslag og vekstbetingelser.

Grunnlaget for en tverrvegg hos en initial som er i delingsprosessen, dannes umiddelbart etter cellekjernedelingen. Tverrveggen består av halvtflytende pektiner, og blir senere til den nye veggens midtlamell. Samtidig med cellenes vekst foregår oppbygning av midtlaget med avsetning av et nytt lag. Det nye laget blir dannet ved en apposisjon eller ved en intussusception. Ved en apposisjon foregår celleveggens vekst i tykkelse ved en pålegging (påleiring) av veggmateriale, lag etter lag. Ved en intussusception foregår celleveggens vekst i flater ved en pålegging (påleiring) av veggmateriale i små biter mellom det som allerede er i veggen (mosaikkformet vekst). Denne formen for veggvekst er nær forbundet med flateveksten, mens apposisjonsvekst er nær forbundet med tykkelsesveksten hos den nye celleveggen.

Innleiring av nye lag i celleveggen er avhengig av den protoplasmatiske sirkulasjonen i cellene, og denne har nær sammenheng med konsentrasjonen av vekststimulatorer. Ved en lav konsentrasjon av vekststimulatorer i protoplasma blir syntetiserte mikrofibriller innleiret i midtveggen uten noen bestemt orden. Ved denne prosessen sirkulerer protoplasma. Ved en høy konsentrasjon av vekststimulatorer i protoplasma dannes det en stor sentral vakuole, og deretter blir de syntetiserte mikrofibrillene innleiret i midtveggen med en streng orientering. Ved denne prosessen forandres

bevegelsen av protoplasma, fra en sirkulerende til en roterende bevegelse rundt den store vakuolen.

Spektrum av de differensierte anatomiske elementer som blir dannet av de to typer kambiuminitialer (langstrakte celler og korte margstråleceller) ser en avbildet i figur 10.

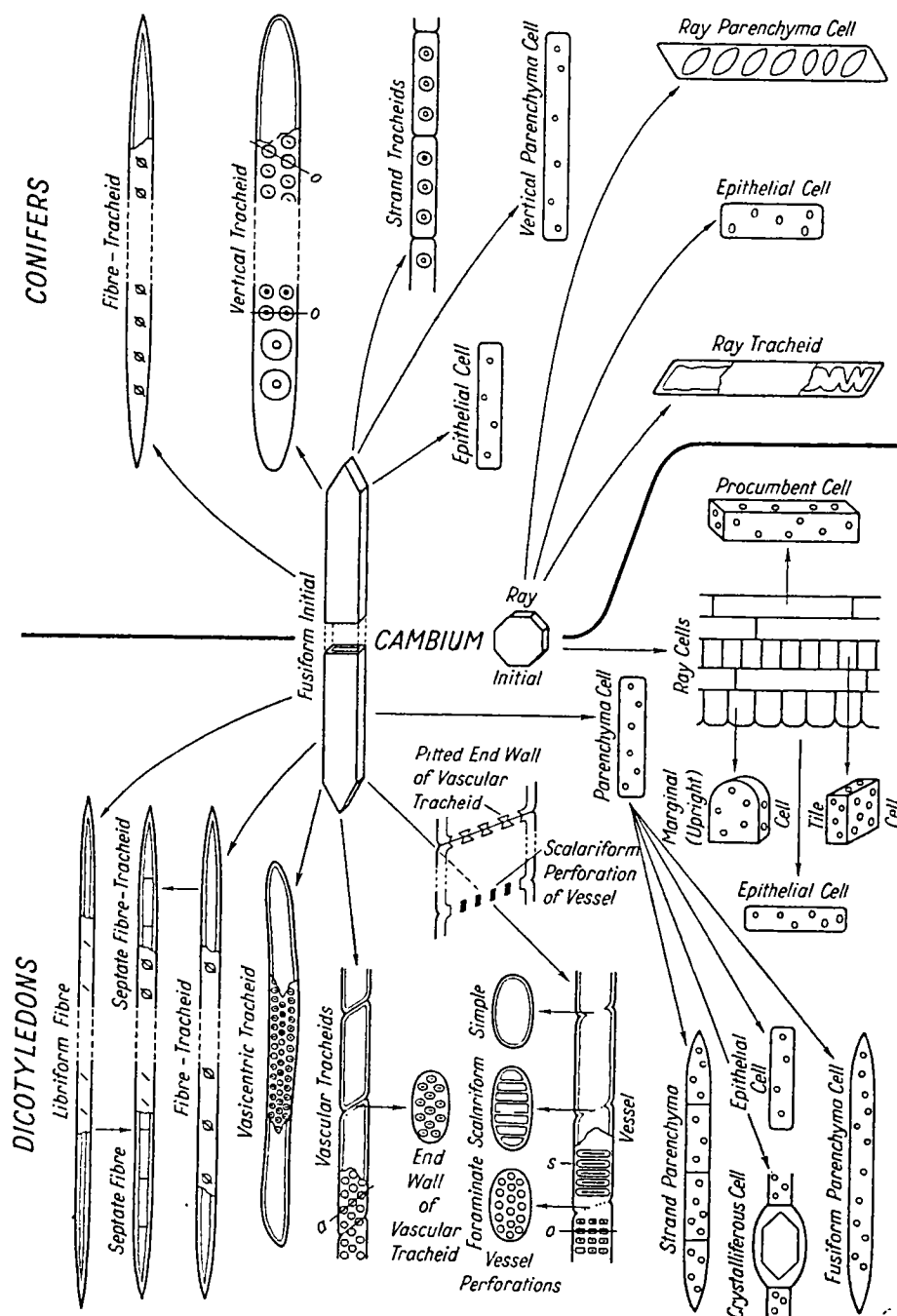


Fig. 10. Differensierte anatomiske elementer hos lauvtrær og bartrær. (Etter R. Wagenführ 1989).

KJEMISK SAMMENSETNING OG SUBMIKROSKOPISK OPPBYGNING AV VED

Veden er sammensatt for det meste av døde celler (prosenkymceller). Disse cellene er i prinsippet sammensatt av to komponenter - cellevegger og celledommen som i yteveden er fylt med vann og i kjerneveden med luft, og ofte også med ekstraktivstoffer. Celleveggen er ikke homogen, men sammensatt av forskjellige lag med ulike kjemiske komponenter.

GRUNNSTOFFER I VED

Vedens tørrmasse hos forskjellige treslag har i praksis den samme elementære kjemiske sammensetning, og dermed har også vedens substans lik densitet

(1,50 g/cm³). I gjennomsnitt inneholder veden 49,5 % karbon (C), 44,2 % oksygen (O) og 6,3 % hydrogen (H). De vegetative organer (blad og nåler) innholder mindre karbon (46 - 47 %) og oksygen (40 - 41 %), men mer hydrogen (7,0 - 7,3 %) og nitrogen (opp til 2 %). Innholdet av nitrogen i veden er forholdsvis beskjedent, men i bladene er det relativt høyt på grunn av et større innhold av bl a proteiner (eggehvitestoffer) og klorofyllstoffer.

I tillegg til disse grunnstoffene finnes i veden nesten alle de andre grunnstoffene som finnes i det periodiske systemet. Disse kan påvises, men har for det meste bare sporstoff-karakter.

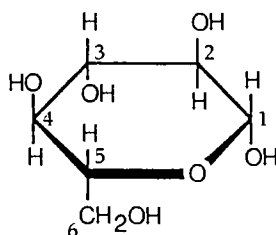
KJEMISK SAMMENSETNING AV VED

Veden er sammensatt av ulike elementer. Basiselementene er cellulose, hemicellulose og lignin. Grovt sett danner cellulose og hemicelluloser bindingsverket i veden, mens ligninet binder det hele sammen.

Cellulose

Cellulose er det organiske stoffet som er mest utbredt i naturen. Det er ett av hovedbestanddelene hos planter som danner grunnlaget for plantevevets styrke.

Ren cellulose er lineært polymer sammensatt av repeterende cellobiose - enheter, se figur 11. Cellobiose - enhetene består av to β - D - glukose - enheter. β - D - glukose - enheten har følgende strukturformel :



β - D - glukose - enhet.

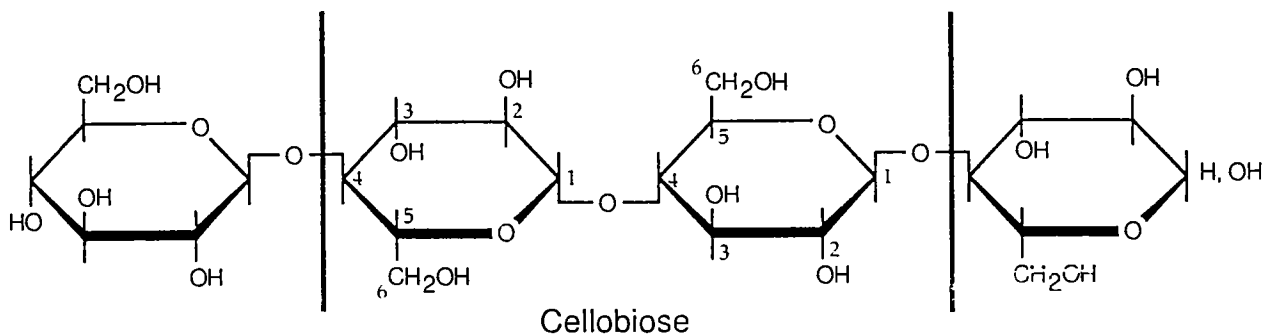


Fig. 11. Cellobiose - karbonatomene er nummerert.

Av denne strukturformelen går det frem at alle valensene i glukosemolekylet er opptatt, og derfor er det inaktivt. Når et vannmolekyl blir fjernet fra to glukosemolekyler, kan de to glukosemolekylene bindes sammen mellom det 1. og 4. karbonatom og danne en cellobiose - enhet. Hver gang denne prosessen gjentas, blir molekylkjeden lengre, og resultatet blir et høypolymert produkt - cellulose, se figur 12.

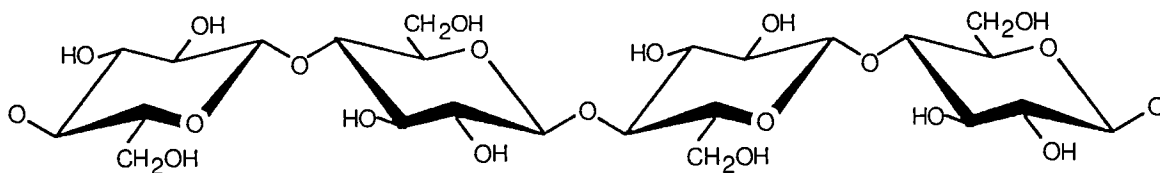


Fig. 12. Cellulose - stereokjemisk strukturformel.

Alle β - D - glukose - enhetene er bundet sammen på en bestemt og regelmessig måte. Annethvert glukosemolekyl er snudd 180 grader. Bokstavene β og α i glukosemolekylet forklarer orienteringen til hydroksylgruppen på karbonatomet i posisjon 1. Bokstavene D og L i glukosemolekylet forklarer orienteringen til hydroksylgruppen på karbonatomet i posisjon 5, se figur 13. De fysiske og kjemiske egenskapene hos cellulose skiller seg vesentlig fra det en kjenner hos andre syntese produkter av karbohydrater som f eks stivelse. Stivelse er oppbygd på samme måten som cellulose av D - glukosemolekyler med bindinger på 1. og 4. posisjon for karbonatomet. Stivelse er dannet av α formen av glukose, mens cellulose er dannet av β formen . Det viser hvor viktig disse stereokjemiske karakteristikkene hos karbohydrater er. Ved en liten stereokjemisk forandring får en to vesentlig forskjellige stoffer som f eks stivelse og cellulose.

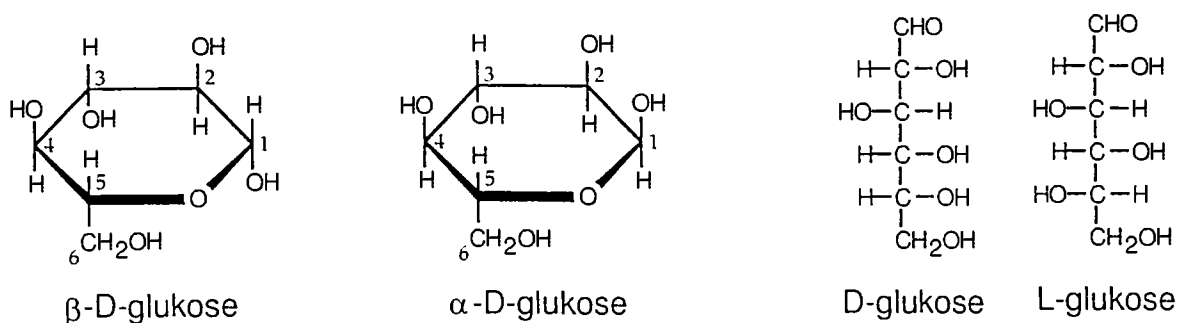


Fig. 13. β og α - glukose - enheter. Bokstavene D og L i glukosemolekylet forklarer orienteringen til hydroksylgruppen på karbonatomet i posisjon 5.

Antall glukosemolekyler i en cellulosemolekylkjede kan variere meget, fra noen få hundre og opp til flere tusen. Størrelsen på disse molekylene er vanligvis uttrykt ved polymerisasjonsgraden. Denne kan variere hos plantecellulose fra 305 hos rayonfiber til 15 300 hos en bomull-celulosefiber. Ved en intensiv kjemisk behandling av plantefibere blir polymerisasjonsgraden hos cellulosemolekylkjeder redusert betraktelig, se tabell 2.

Tabell 2. Gjennomsnittlig polymerisasjonsgrad for cellulose hos forskjellige treslag og polymerisasjonsgrad for cellulose etter kjemisk behandling (D. Fengel 1984).

| Materiale | Polymerisasjonsgrad |
|---|---------------------|
| Osp - <i>Populus tremuloides</i> | 10 300 |
| Bjørk - <i>Betula papyrifera</i> | 9 400 |
| Furu - <i>Pinus banksiana</i> | 7 800 |
| Gran - <i>Picea engelmanni</i> | 8 000 |
| Sulfit masse (gran) | 1 255 |
| Sulfat masse (gran, furu) | 965 |
| Kjemisk masse (bøk) | 715 |
| Rayon fiber | 305 |

På grunn av variasjon i polymerisasjonsgraden hos cellulose, får en cellulose med forskjellige egenskaper. Jo høyere polymerisasjonsgrad, jo sterkere er cellulosefibrerene. Cellulose er meget sterk mot strekkbelastning som går parallelt med cellulosemolekylkjedene på grunn av kovalente bindinger (1 - 4, C - O, C - C). For å forårsake brudd mellom kovalente bindinger (C - O og C - C) trenger en større energi enn 200 kJ / mol, men for å forårsake brudd mellom hydrogenbindingene (H - O) trengs bare energimengde på 4 til 40 kJ / mol. Hydrogenbindingene i cellulosen danner grunnlaget for stivheten hos cellulosemolekylene, og gjør at de absorberer slagbelastning og dermed forhindrer en tverrbruddskade.

Cellulose ($C_6H_{10}O_5$)_n er en av hovedbestanddelene hos nåletrær og lauvtrær. Den utgjør 43 - 52 % av tørrmassen, og er lokalisert i celleveggenes struktur.

Cellulosen i celleveggen er veldig strukturert, og forekommer vanligvis i form av trådlignende elementære fibriller (tidligere kalt miceller). De elementære fibrillene er sammensatt av ca 40 cellulosemakromolekyler. Cellulose - makromolekyler har en bredde på 0,4 - 0,8 nm og en lengde på mer enn 1500 nm, se figur 14. Tverrsnittet hos de elementære fibrillene er vinkelrett. Kjeder av cellulose-makromolekyler er ordnet på langs med en bestemt avstand imellom. Ved hjelp av røntgendifraksjon ble elementære fibriller målt, til følgende størrelse : diameter 3,5 - 10 nm og lengde 30 - 80nm Avstanden mellom de elementære fibrillene (intercellulære rom) er ca 1 nm.

I elementære fibriller er cellulosemolekylene ordnet vekselvis i krystallinske og amorfe områder. De krystallinske områdene er hydrofobe (vannavstøtende), dvs at de molekylære krefter mellom cellulosemolekylene er meget sterke. Det er grunnen til at vannabsorpsjon bare er mulig på overflaten av de krystallinske områdene som består av amorf, parakrystallinsk cellulose. I de amorfe områdene med parakrystallinsk cellulose forløper de elementære fibrillene ikke parallelt, men danner tverrgående forbindelser fra den ene til den andre. Det er dannet en nettførm struktur av elementære fibriller som likner på armert betong, hvor de elementære fibrillene står for fiberenes strekkstyrke i aksialretning. Ved en sammen-

setning av 20 til 60 elementære fibriller blir det dannet en mikrofibrill som har en bredde på 10 -

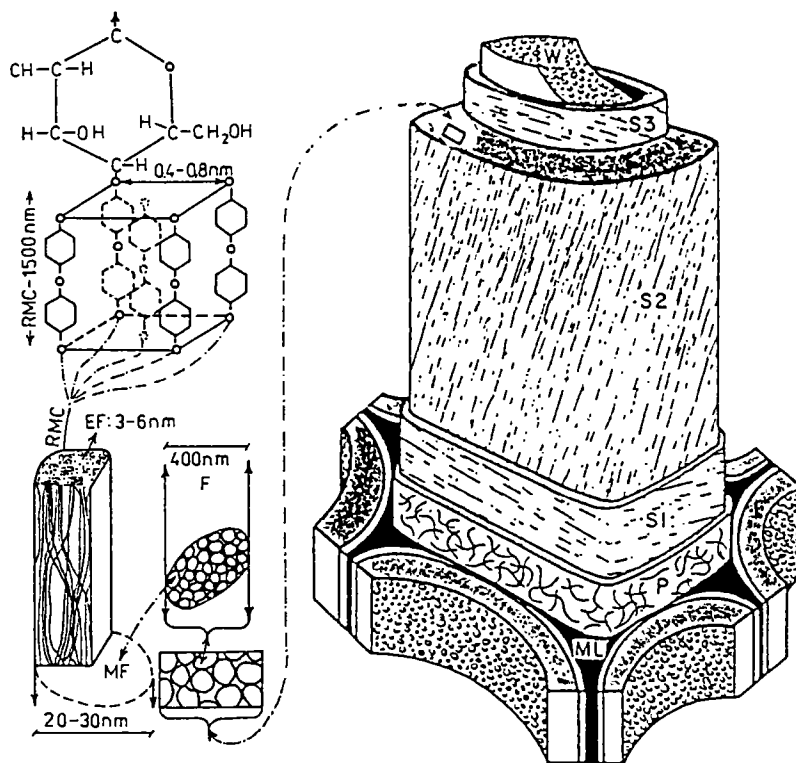


Fig. 14. Cellulose - makromolekyler i celleveggen. MC - makromolekyl av cellulose, EF - elementære fibriller, MF - mikrofibrill, F - makrofibrill, ML - midtlamell, P - primærvegg, S1 - ytre sekundærvegg, S2 - indre sekundærvegg, S3 - tertiærvegg, W - vortesjikt. (Bearbeidet etter A. Pozgaj et al. 1993 og W. A. Côté 1967).

30 nm og en lengde opp til noen få μm . Avstanden mellom mikrofibrillene (intermikro-fibrillære rom) er ca 6 nm. Makrofibrillene er større elementer dannet av ca 20 til 50 mikrofibriller. Disse har en diameter på ca 400 nm med interfibrillære rom på ca 10 nm. Makrofibrillene danner videre lameller som celleveggene er sammensatt av.

De intercellulære rom mellom elementære-, mikro- og makrofibriller danner et nettformet system i celleveggene som er delvis fylt med amorf stoffer (matrix) som lignin, hemicelluloser, pektiner o l. Senere kan også kjerneveddannende stoffer innleires her . Disse intercellulære rom har stor betydning for treets formstabilitet. Inni dette nettverket av intercellulære rom blir vannmolekylene fast bundet. Når vann opptas eller avgis fra intercellulære rom oppstår trevirkets størrelsesforandring, dvs svelling og krymping av veden.

Vann som kommer inn i intercellulære rom blir for det meste absorbert i de amorfe deler av fibriller og på overflaten av de krystallinske områder, eventuelt også på bindingsområder av cellulose hvis lignin ikke er til stede. Det er vanlig anerkjent at ved en absorpsjonsprosess blir vann, som kommer inn i intercellulære rom, bundet sammen med frie OH grupper, først og fremst i amorfe områder av cellulose ved hjelp av hydrogenbindinger. Også vannmolekylene bindes sammen med andre vannmolekyler ved hjelp av hydrogenbindinger, se figur 15. Disse bindingene er den primære årsaken til trevirkets anisotropi.

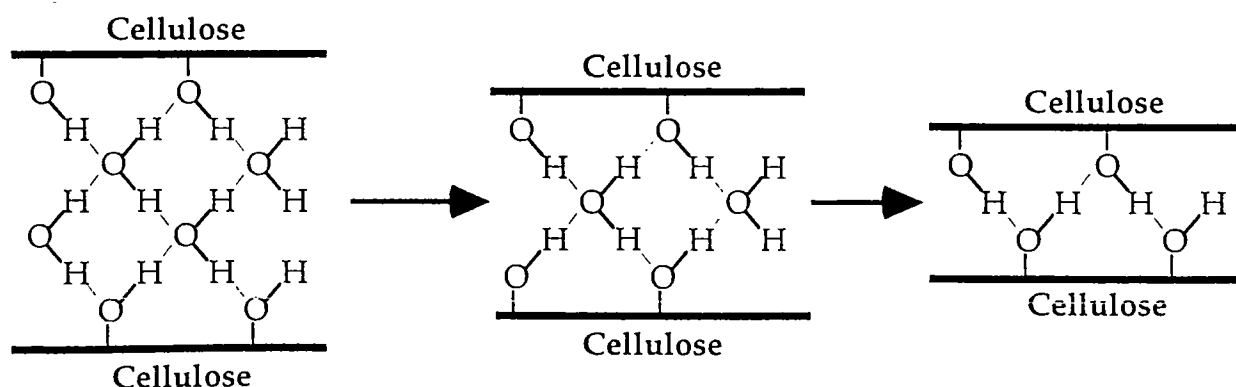


Fig. 15. Forandring av hydrogenbindinger mellom to cellulosemolekyler ved en tørkingsprosess. (Bearbeidet etter S. Lande 1995).

De lange cellulosemolekylene er bundet sammen med andre cellulosemolekyler ved hjelp av sekundære hydrogenbindinger mellom hydroksylgruppene. Disse tverrgående bindingene i krystallinsk området har sitt valensfelt lukket innover, og det er bare få frie valenser på overflaten. Derfor er denne delen av de elementære fibrillene så stabile, de er vannfaste og motstandsdyktige mot oppløsningsmidler.

Ved hjelp av røntgendifraksjon ble det bestemt at cellulose fra forskjellige treslag inneholder 69 - 71 % krystallinske enheter. Cellulose har en hvit farge, og har en densitet som ligger mellom 1,47 - 1,49 g/cm³ for den amorfe delen, og mellom 1,59 - 1,63 g/cm³ for den krystallinske delen.

Hemicelluloser (vedpolyoser)

I tillegg til cellulose inneholder veden også andre polysakkarider. I likhet med cellulose er hemicelluloser bygd opp av enkle sukkerarter, men disse kan lett hydrolyseres med fortynnete syrer eller ekstrahere med fortynnete alkalier.

Hemicellulosene er for det meste amorfe, med en lavere polymerisasjonsgrad som varierer fra 10 - 160. De danner i prinsippet lineære polysakkarider med kortere sideforgreninger. Hemicellulosene penetrerer cellulosestrukturene i celleveggen. Disse stoffene er lett oppløselige, og derfor er de sannsynligvis ikke fast kjemisk bundet til cellulose i de elementære

fibrillene. Hemicellulosene har stor innflytelse både på de fysiske og kjemiske egenskapene hos trevirket. De påvirker direkte enkelte teknologiske prosesser som vedens tørking, damping, koking eller komprimering. Hemicellulosene gir under hydrolyse sukker med 5 eller 6 karbonatomer, og derfor kalles de henholdsvis pentosaner ($C_5H_8O_4$) og heksosaner ($C_6H_{10}O_5$). Veden inneholder 20 til 35 % hemicelluloser og det er høyere andel av hemicelluloser hos lauvtrær (23 til 35 %) enn hos nåletrær.

Tabell 3. Kjemisk sammensetning av forskjellige treslag i % av tørrmasse (E. Höglund 1951).

| Treslag | Cellulose | Lignin | Hemicelluloser (vedpolyoser) | | Fett, voks, harpiks |
|-----------------|-----------|--------|---------------------------------|------------|------------------------|
| | | | Heksosaner | Pentosaner | |
| Gran | 41,5 | 28,0 | 16,2 | 8,1 | 3,5 |
| Edelgran | 42,3 | 28,6 | 13,3 | 9,2 | 2,8 |
| Furu | 41,9 | 29,5 | 12,8 | 8,7 | 3,2 |
| Ask | 40,2 | 26,0 | 5,7 | 19,3 | 2,2 |
| Bøk | 45,4 | 22,7 | 4,4 | 17,8 | 0,7 |
| Bjørk | 40,9 | 27,3 | 4,8 | 22,3 | 2,2 |
| Or | 43,6 | 24,6 | 3,7 | 15,9 | 2,8 |
| Osp | 48,3 | 21,6 | 3,0 | 15,2 | 2,4 |
| Pil | 42,9 | 24,7 | 5,1 | 16,3 | 2,0 |

Av pentosaner som forekommer i celleveggen er xylan og araban de viktigste. Strukturformelen for xylan er oppbygd helt analogt med cellulose. Cellulosekjeden består av glukoserester i motsetning til xylankjeden som er sammensatt av xyloserester, men disse er bundet sammen i kjeden på nøyaktig samme måte som cellulosekjeden. Polymerisasjonsgraden - antall ledd i kjeden - er betydelig mindre for xylan (maksimum 160). En finner mer enn dobbelt så mye pentosaner hos lauvtrær som hos bartrær, se tabell 3.

Av heksosaner som forekommer i celleveggen er de viktigste mannan, gluknan, galaktan og fruktan. Mannan er den viktigste komponenten hos hemicelluloser i bartrær. Den kan danne to gruppekomponenter bygget opp av galaktose, glukose og mannoseenheter : glukomannan og galaktoglukomannan. Hos bartrær som danner kjerneved finnes det 2 - 3 % større innhold av mannan i yteved enn i kjerneved. En kan skille mellom to fraksjoner av mannan, en lett og en tung hydrolyserbar. Denne forskjellen er sannsynligvis et resultat av bindinger med andre stoffer i veden. Det er mest sannsynlig at den lett hydrolyserbare fraksjonen utgjøres av mannan som er avleiret i celleveggen som utfylling- eller reservestoff. Den andre tungt oppløselige fraksjonen av mannan danner mest sannsynlig bindingsledd med celluloseenheter. Det kan godt tenkes at en stor del av denne fraksjonen er med på oppbyggingen av celleveggens skjelett på samme måte som cellulose.

Pektiner

Pektiner blir vanligvis regnet som vedpolyoser. Ved hydrolyse av forskjellige typer vedpolyoser får en bl a en viss mengde uronsyre. Ved hydrolyse av

forskjellige pektiner fåes en betydelig andel uronsyre som i oppbygning ligger nær uronsyre fra heksosaner. Den viktigste av uronsyrene er D-galakturonsyre som er selve byggesteinen i pektiner. Pektiner finnes i større eller mindre mengder hos alle slags planter. Rikelige mengder av pektiner finnes i dannelsesvev, terminalmeristemet og i kambium, og også i de levende cellene i roten.

Pektiner er vanligvis lett oppløselige i vann. En unntagelse er pektiner som danner membranen (midtlamellen) hos delte initialceller. Disse pektinene er uoppløselige i vann, og kalles protopektiner.

Lignin

Lignin er det organiske stoffet som etter cellulose er mest utbredt i naturen. Lignininnholdet i veden hos bartrær varierer fra ca 24 - 32 % av tørrstoffmengden mens det hos lauvtrær varierer fra 17 til 25 %. Kjemisk sett er lignin en komplisert tredimensjonalt kjedeoppdelt og amorf polymer, sammensatt av fenylpropanenheter. De er på forskjellige måter substituert, men i prinsippet sammensatt av en sekskarbonring og en trekarbonkjede som er koblet til den ene enden. Ingen har ennå beskrevet ligninmolekylet i detalj. Det skyldes dels den komplekse oppbygningen, men også det faktum at lignin forandrer sin struktur etter ekstrahering fra trevirke.

Det er beskrevet og analysert tre hovedkomponenter i ligninkomplekset, nemlig guaiacyl, syringyl og p-hydroksyfenyl. Hos bartrær finnes nesten utelukkende lignin bestående av guaiacylpropanenheter, mens hos lauvtrær finnes både guaiacylpropanenheter og syringylpropanenheter. Den tredje gruppen p-hydroksyfenyl finnes hovedsakelig hos bambus og grasarter (monocotyledoneae), se tabell 4.

Tabell 4. Prosentvis innhold av de enkelte grunnelementene i lignin. (Eetter Y. Ni 1995, pers. med. S. Lande).

| Forskjellige vekster | Guaiacyl | Syringyl | p-hydroksy fenyl |
|-----------------------------|-----------------|-----------------|-------------------------|
| Bartrær | 90 - 95 | 2 - 8 | 1 - 3 |
| Lauvtrær | 30 - 50 | 50 - 70 | < 1 |
| Gras | 70 - 85 | < 5 | 10 - 20 |

Lignin er et termoplastisk stoff med stor lysabsorpsjonsevne. Det er ikke jevnt fordelt i celleveggenes struktur. Den største andelen finnes i midtlamellen og i primærveggen, og den minste i sekundærveggen. Midtlamellen kan inneholde opp til 90 % av lignin. Ved hjelp av eksperimenter er det bevist at etter ekstrahering av lignin fra treet, avtar fasthetsegenskaper hos fuktig ved betraktelig. Disse eksperimenterne viser at lignin også har hydrofob funksjon inni celleveggene. Lignin har flere funksjoner i celleveggene, den beskytter cellulosebindinger og forsterker bindingene mellom cellulosemolekyler i cellevegger. Det danner grunnlag for vedens fasthet, spesielt ved trykk. Lignin belegger (inkrusterer) polysakkarider og danner med disse kjemiske bindinger. Lignifiseringsprosessen hos nye celler foregår straks etter at cellen er avspaltet fra kambiet og differensiert. Lignifisering begynner i primærveggen, og fortsetter derfra først til midt-

lamellen, så til sekundærveggen og til slutt til tertiærveggen (S_3 laget). Mengden av lignininnhold avtar sterkt fra midtlamellen mot S_2 og S_3 laget i sekundærveggen, se figur 16.

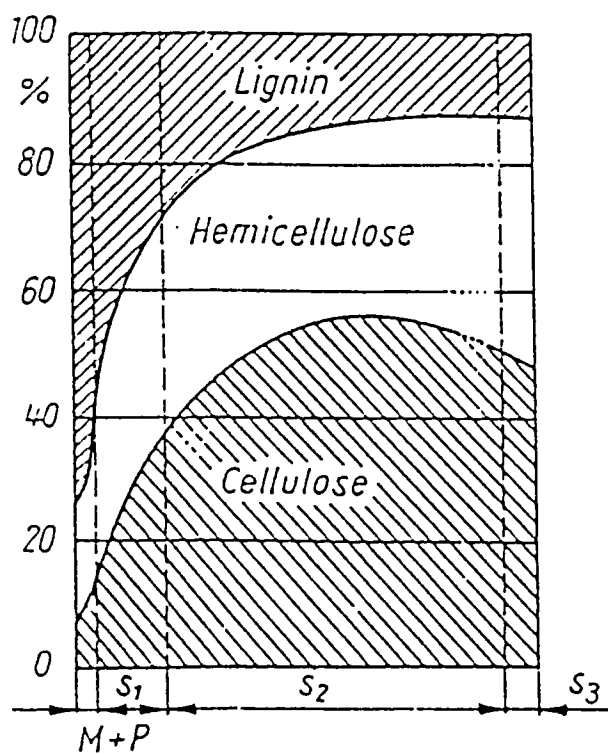


Fig. 16. Kjemisk sammensetning gjennom celleveggen (R. Wagenführ 1989).

Andel av kjemiske hovedkomponenter hos noen av våre treslag finnes i tabell 3.

Ekstraktstoffer i veden

Under ekstraktstoffene i veden kjenner vi til en rekke kjemiske forbindelser som kan ekstraheres ved hjelp av vann, alkohol, eter eller en svak alkalisk oppløsning (f eks 0,5 % natronlut).

Mengden av ekstraktstoffer varierer fra tre til tre, og fra treslag til treslag, og det kan dreie seg om 5 - 10 % av vedens tørrmasse. Det største innholdet av ekstraktstoffer finner vi hos noen av de tropiske treslagene, som inneholder opp til 25 % ekstraktstoffer.

Mennesket har brukt mange av ekstraktstoffene i generasjoner. De brukte ekstraktstoffer av forskjellige planter og trær uten å vite hva de inneholdt og bestod av. Disse stoffene ble bl a brukt til produksjon av garve-væsker, forskjellige farger og medikamenter.

Kjemisk sett tilhører ekstraktstoffene polyfenolene (aromatiske forbindelser som har en eller flere fenoliske hydroksylgrupper). Flere av disse stoffene er veldig giftige for sopp og insekter, og noen av disse også for pattedyr og mennesker.

En må akseptere at trevirket ikke bare er cellulose og lignin, men det er faktisk en "GULLGRUVE" med en rekke viktige organiske stoffer og stoffgrupper.

Det har lenge vært kjent at ekstraktstoffene kan påvirke trevirkets holdbarhet. Av de stoffene som øker bestandigheten mot destruksjons-sopper, kan man nevne pinosylvin hos slekten *Pinus*, resveratol hos slekten *Eucalyptus*, thujaplicen hos *Thuja plicata* og nootkatin hos slekten *Chamaecyparis*.

De viktigste ekstraktstoffene som finnes i veden er:

Garvestoffer

Garvestoffer forekommer i ulike mengder hos nesten alle treslag. De består av polyfenoler som er lett oppløselige i vann, alkohol og eter. De danner en kolloid eller semikolloid oppløsning, som felles ved tilsetning av eggehvitestoffer. Dette er grunnlaget for garvingsprosessen.

Størst innhold av garvestoffer finner vi i barken hos *Eucalyptus astringens* (ca 40 - 50%), i barken hos *Acacia mollissima* (ca 35 - 40%) og hos det sydamerikanske treslaget Quebracho - *Schinopsis balansea* (ca 20 - 25%).

Av våre arter har *Quercus pedunculata* størst innhold av garvestoffer (i kjerneveden ca 5 - 10% og i barken hele 20%). Bartrær inneholder mindre garvestoffer enn lauvtrær, men hos gran finner vi i barken ca 6 - 15%, og dette er nesten på nivå med eik. Det er derfor ikke overraskende at granbarken tidligere ble anvendt som råstoff til produksjon av garvestoffer.

Kvae - harpiks

Kvae er et tungtflytende plantesekret som i prinsippet er en oppløsning av harpiks-derivater i terpentinolje. Kvae og harpiks er to begrep som ofte brukes om hverandre, men kjemisk sett er de to vidt forskjellige stoffer. Hos levende trær forekommer følgende kvaestoffer:

1 - Fysiologisk kvae (harpiks) : en normal bestanddel av et tre, som finnes i harpikskanalene eller avleiret i margstrålecellene, i vedparenkymcellene og delvis også inne i trakeidene, spesielt i kjerneveden.

2 - Patologisk kvae : dannes på grunn av mekanisk skade på treet. For å dekke over et sår starter treet en hypertrofisk aktivitet. Treet danner en bufferring rundt såret med traumatiske harpikskanaler og med intens avleiring av kvaekomponenter i alle typer celler rundt såret. Vi har et uttrykk for dette - malming av veden. Patologisk kvae inneholder 20 - 25% terpentin.

Fysiologisk kvae (harpiks) finnes hos mange forskjellige bartrær som har store, flere cellelag tykke margstråler, med innesluttete harpikskanaler. Hos våre arter finner vi disse hos furu, gran og lerk.

Fysiologisk kvae er en lettflytende masse som inneholder 30 - 60% terpentinolje. Når denne kommer i kontakt med fri luft, fordamper flyktige

oljekomponenter. De stoffene som blir igjen, representerer hovedsakelig harpikssyrer. Disse oksiderer og danner en hard og sprø masse.

En bruker natriumhydroksyd (soda-masse) eller en blanding av natriumhydroksyd og natriumsulfat (kraft-masse) ved celluloseframstilling etter den alkaliske metoden-sulfatmetoden. Ekstraktivstoffene løses ut i løpet av den basiske kokingen. Disse kan destilleres av, og produktet kaller man "TALLOLJE". Talloljen består hovedsakelig av frie- og esterbundete syrer. Ekstraktivstoffene er lipofile, dvs fettløselige forbindelser, og består hovedsakelig av fettsyrer, fett, alkoholer og terpener.

Fettstoffer

Fettstoffer i form av fettdråper finner vi hos mange planter i spesielle, lukkede celleenheter, såkalte plastider. De har ulike former, bl a runde, ovale, linseformede eller nåleaktige rafider. Fettstoffene er tungtflytende, og tyngre enn cytoplasma. Kjemisk sett er estere av glyserol ofte forbundet med fettsyrer. Fettsyrene er vanligvis umettede og ofte C18 syrer. I gran finner vi flere av disse, f eks oljesyre, linolsyre og pinolensyre.

Fettstoffer forekommer både hos bartrær og lauvtrær. Hos enkelte treslag kan fettinnholdet være meget høyt, særlig hos en furuproveniens i Tyskland som inneholder opptil 7% fettstoffer i veden, og er kjent under navnet "nordischer ølbaum". Spesielt stort innhold av fettstoffer har også svensk furu fra Gotland.

Alkoholer

Alkoholene har vanligvis mellom 18 og 24 karbonatomer, og de er delvis forestret med organiske syrer.

Terpener

Terpener er bygget opp av isopentan- enheter (isopren-enheter). En kan dele disse i tre grupper :

- 1 - *Mono-terpene*, bygget av to isopren-enheter
- 2 - *Di-terpene*, bygget av fire isopren-enheter
- 3 - *Tri-terpene*, bygget av seks isopren-enheter

Monoterpener er veldig flyktige stoffer som finnes i siliser hos planter. En kan også finne disse blant de lett fordampelige harpikskomponentene. Det er sekretprodukter, som dannes ved omsetning av stoffer. De lukter ofte meget behagelig. Den mest vanlige monoterpen, som finnes i harpiks, er pinen.

Av diterpener finnes hos bartrær forskjellige harpikssyrer. De mest vanlige er abietinsyre, dehydroabietinsyre, neoabietinsyre, palustrinsyre og levopimarsyre. Av triterpener finnes hos bartrær campesterol og beta- sitosterol.

I tillegg til disse stoffene finner vi i harpikskomplekset andre typer alkoholer, aldehyder, ketoner, syrer, gummiaktige stoffer, enzymer m.m.

Voks

Voks er stoffer som planter vanligvis bruker for å beskytte sine vegetative organer og knopper, men finnes også inne i veden. Det er fettliknende stoffer som består av phytosteriner. Det er estere av høyere fettsyrer og høymolekylære, enverdige alkoholer. Voks blir ved framstilling av sulfatcellulose blandet sammen med fettstoffer og harpiks i talloljen.

Det finnes en rekke naturlige voksprodukter på markedet. Det mest kjente er karnaubvoks, som framstilles av blader fra en brasiliansk palme - *Copernicia cerifera*. Voksinnholdet varierer fra tre til tre, og for framstilling av 1 kg voks må man bruke 130 til 340 palmeblader.

Stivelse

Stivelse er et karbohydrat av en gruppe polysakkarider med forskjellige polymerisasjonsgrader. I en blanding med kokende vann kan den deles i to fraksjoner : amylose (10 - 20%) og amylopektin (80 - 90%).

Stivelse hører til reservestoffer, og finnes i levende celler hos både lauvtrær og bartrær. Innholdet av stivelse er mye større hos lauvtrær enn hos bartrær. Ved langvarig kulde omdannes stivelse til sukker, som ved oppløsning har et lavere frysepunkt og dermed beskytter trærne mot frostskafer.

Fargestoffer

Fargestoffene har forskjellige kjemiske sammensetninger. Det kan være flavoner, kinoner, hydrokinoner eller ketoner. De danner vanlige amorfe forbindelser som likner på garvestoffer.

Vi finner fargestoffer i vakuoler hos levende celler, bl a hos blomster, i frukt og vegetative organer, men også i ved og bark. De kan trenge inn i cellulosen og ligninet, eller bli bundet på overflaten av cellulose hos mikrofibrillene.

Det finnes fortsatt industri som utvinner naturlige fargestoffer. Det er en rekke treslag og planter som blir utnyttet på denne måten :

Blå farge fra *Haematoxylon campetscheanum*

Rød farge fra *Pterocarpus santalinus*

Gul farge fra *Chlorophora tinctoria*

Flere av disse fargestoffene brukes fortsatt til farging av ull og andre tekstiler og i trykkerier.

Alkaloider

Alkaloider er kompliserte organiske baser, som ofte danner salter med forskjellige organiske syrer. De inneholder vanligvis nitrogen, og ofte også fosfor og svovel. Alkaloider er giftige stoffer som beskytter trevirket mot sopper og insekter. De er lokalisert i spesielle strukturer, for det meste i

skleroider (celler med kraftig fortykkede vegger med enkle porer), rafidceller eller i feloderm (korklaget).

Vi finner disse sjelden hos *Gymnospermeae*, men de er funnet hos barlind - som taxin og hos *Ephedra vulgaris* - som efedrin og pseudoefedrin.

Ofte finner vi disse hos tropiske treslag, f eks *Stryknos nux vomica*, som inneholder stryknin, brucin og kurarin. Dette er meget giftige stoffer som er farlige for de fleste dyreorganismer og mennesker.

De mest kjente alkaloider er de som vanligvis utvinnes fra kulturvekster fra *Papaveraceae* - som morfin, kodein, thebain og papaverin. Fra andre kulturvekster utvinnes atropin, nikotin og kokain, som har innvirkning på sentralnervesystemet.

Gummi - kautsjuk

Mange planter inneholder hvit plantesaft som kalles melkesaft eller latex. Hos gummitrær (ca 40 forskjellige arter som tilhører slekten *Hevea*) renner gummiaktige stoffer ut fra latexkanaler. Latex er en emulsjon av gummi-dråper som tappes fra gummitrær ved å skjære skrå snitt i barken, for så å samle latex i en skål. Den oppsamlede latexen koagulerer ved tilsetning av syrer, og deretter presses den til en råg.

Det mest kjente gummitreet er parakautsjuktre - *Hevea brasiliensis*.

Dette treet vokser i tropiske skoger i Amazonasområdet. *Hevea brasiliensis* ble senere plantet også i Sør-øst Asia, og i dag finner vi plantasjer over hele den tropiske verden. En får ca 5 - 6000 kg rå latex pr ha / år. Den daglige produksjonen ligger på rundt 7g pr tre.

Ved kjemisk behandling med svovel og oppvarming til 120 - 170°C oppstår vulkaniseringsprosessen. Latex omdannes til en termosett (gummi), som er mindre klebrig, mer seig og elastisk.

SUBMIKROSKOPISK OPPBYGNING AV CELLEVEGGEN

Celleveggenes struktur

Celleveggen er bygd opp av ulike lag som en kan se på et tverrsnitt i et mikroskop. Disse lagene har ulik struktur og kjemisk sammensetning. Mikrofibrillene i de enkelte lagene danner en vinkel med cellens lengderetning. Denne vinkelen varierer fra lag til lag gjennom celleveggen. På grunn av dette kan vi dele celleveggen inn i forskjellige lag. Alle disse lagene har sine anerkjente internasjonale betegnelser, se fig. 9.

| | | | |
|-----------|---------------------|-----------|---------------------------|
| ML | Midtlamell | | |
| P | Primærvegg | | |
| S | Sekundærvegg | S1 | Ytre sekundærvegg |
| | | S2 | Indre sekundærvegg |
| | | S3 | Tertiærvegg |
| W | Vortesjikt | | |

Midtlamell

Alle celler i veden er forbundet med hverandre gjennom en midtlamell som skiller seg vesentlig fra resten av celleveggen. I polarisert lys er det mulig å se både midtlamell og primærvegg på hver side av midtlamellen. Midtlamellenes tykkelse varierer mye, avhengig av treslag, årringbredde, og om det er vårved eller somerved. I vårveden er midtlamellen tynnest, sjelden tykkere enn 0,2 μm , mens i somerveden blir den ofte opp til 1,0 μm tykk. Det finnes også forskjeller mellom midtlameller i tangentielle og radiale vegger innenfor en og samme celle. Midtlamellen i radiale vegger er tykkere, mer lignifisert og har bedre styrke enn midtlamellen i tangentielle vegger. Midtlamellen inneholder i differensieringsfasen store mengder av pektiner som etter lignifiseringsprosessen blir erstattet med lignin (85 - 90%) og hemicelluloser (10 - 15%). Resten utgjør pektiner. I forhold til andre cellelag er midtlamellen homogen, men strukturløs.

Primærvegg

Primærvegg dannes straks etter at midtlamellen er dannet. Hos en celle som er i utviklingsfase (i vekstfase) har primærveggen direkte kontakt med protoplasten. Primærveggenes substans er på dette stadiet myk og muldret, og er sammensatt av pektiner og hemicelluloser som er forflettet med cellulosefibriller. Mikrofibrillenes orientering i primærveggen blir vanligvis betegnet som uordnet. Det viser seg imidlertid at den indre delen av primærveggen (yngste) stort sett har mikrofibriller som løper på tvers av cellens lengderetning, mens de i den ytre delen av primærveggen (eldste) er mer orientert i cellens lengderetning. En av forklaringene på dette er at den ytre delen av primærveggen har gjennomgått større strekningsvekst enn den indre delen i utviklingsfasen. Forbindelsen mellom midtlamell og primærvegg er ikke løs, det er vanskelig å skille disse to lagene fra hverandre mekanisk. Det er derfor naturlig å tenke seg at cellulosefibrillene kan gå tvers gjennom midtlamellen og binde den fast med primærveggen. Primærveggen inneholder relativt lite cellulose (8 - 10%), mye lignin (ca 70%), hemicelluloser (15 - 20 %) og pektiner. Primærveggen er veldig tynn, ca 0,1 μm , og er forholdsvis jevn over hele cellen.

Sekundærvegg

Sekundærveggen er betydelig tykkere enn de andre cellevegglagene til sammen. Sekundærveggenes oppbygning, struktur og den kjemiske sammensetningen har stor betydning for vedens fysiske og mekaniske egenskaper. Hos trakeider i bartrær og i fiberelementer i lauvtrær er sekundærveggen sammensatt av tre lag (S_1 , S_2 og S_3). Hos andre typer celler i veden, eller hos fiberer i reaksjonsved, kan en finne færre lag. Disse tre lagene, som en finner i sekundærveggen, har forskjellig tykkelse, submikroskopisk oppbygning og delvis også kjemisk sammensetning. Trakeidenes veggtykkelse varierer hos bartrær i vårveden fra 1,75 til 3,35 μm med et gjennomsnitt på 2,55 μm , og i somerveden fra 3,85 til 6,50 μm med et gjennomsnitt på 5,10 μm . De enkelte lagene i sekundærveggen utgjør i henholdvis 5 - 10 % (S_1), 85 % (S_2) og 5 % (S_3) av total celleveggtykkelse, se tabell 5.

Tabell 5. Gjennomsnittlig tykkelse hos enkelte lag i sekundærvegg, og celleveggykkelse hos bartrær. (Etter R. Wagenführ 1989).

| Ved | Celleveggykkelse i trakeider hos bartrær i μm | | | Gjennomsnittlig tykkelse hos enkelte lag i sekundærvegg hos bartrær i μm | | |
|------------|--|-------|-------|---|----------------|----------------|
| | Min. | Gjsn. | Maks. | S ₁ | S ₂ | S ₃ |
| Vårved | 1,75 | 2,35 | 3,35 | 0,15 | 2,00 | 0,12 |
| Sommer-ved | 3,85 | 5,10 | 6,50 | 0,35 | 4,30 | 0,25 |

Sekundærveggen dannes etter at cellens vekst er avsluttet, og regnes derfor som et karakteristisk trekk ved cellens differensiering.

Sekundærveggen er tettere pakket enn primærveggen, og er den delen av celleveggen som inneholder mest cellulose. I sekundærveggen finnes orienterte mikrofibriller, og hele strukturen er inkrustert med lignin som danner fysiske og kjemiske bindinger med cellulose- og hemicellulosekomponenter. Lignin inkrusterer store deler av sekundærveggen meget tett, men likevel finnes det submikroskopiske rom som kan ta imot relativt store mengder av bundet vann.

Allerede ved lysmikroskopering er det mulig å skille mellom tre lag i sekundærveggen. I polarisert lys får en tydelig frem ulike orienteringer av mikrofibriller i de enkelte lag av sekundærveggen.

Det ytre laget av sekundærveggen S₁ danner overgangen mellom primærveggen og sekundærveggen. Mikrofibrillene ligger her stort sett på tvers av cellenes lengderetning, og danner med denne retning en vinkel på 45 til 80°. Den kjemiske sammensetningen er forskjellig fra de andre lagene i sekundærveggen, med større innhold av lignin. S₁ laget likner på primærveggen, men har orienterte mikrofibriller og betydelig større innhold av cellulose og hemicelluloser.

Det midterste laget av sekundærveggen S₂ er det viktigste, og har størst betydning for trevirkets fysiske og mekaniske egenskaper. Cellulosefibrillene ligger veldig tett sammen og danner en vinkel som er nærliggende til den aksiale retning. Mikrofibrillene som er orientert i celleveggen på denne måten, danner grunnlaget for fibrenes (trevirkets) store strekkfasthet. Mikrofibrillenes vinkel er ikke lik i hele laget, men varierer, fordi mikrofibrillene er videre sammensatt i lameller som kan ha forskjellig vinkling hos mikrofibrillene. Antall lameller i S₂ laget varierer fra noen få til 25. Disse lamellene representerer i prinsippet den suksessive daglige veksten hos celleveggen i dannelsesperioden. De ytre lamellene i S₂ laget har vanligvis større vinkel hos mikrofibrillene (20 - 35°) enn de indre lamellene (5 - 20°). Hos ungdomsved er vinklingen hos mikrofibrillene vesentlig større i hele tverrsnittet av S₂ laget (25 - 45°). Derfor sveller og krymper ungdomsved vesentlig mer enn moden ved (opp til 18 ganger mer). Den kjemiske sammensetning i S₂ laget er følgende : cellulose (40 - 60%), hemicelluloser (20 - 30%) og lignin (10 - 20%). Cellulose er for det meste i krysallinsk tilstand (70 %), mens amorf tilstand utgjør 30 %.

Det indre sjiktet av sekundærveggen, S₃ laget, som grenser mot cellelommen, er veldig tynt og har ofte på overflaten rester av tørket og dødt cytoplasmainnhold.

Mikrofibrillene ligger i S₃ laget mer eller mindre på tvers av fiberretningen. Kjemisk sett har S₃ laget litt mindre av cellulose og lignin, men litt mer av hemicelluloser. S₃ laget har stor betydning for den endelige formeringen av celleveggen, men spesielt for noen av de fysiske egenskaper som vann-diffusjon, vannsorption og gjennomtrengning av væsker. Denne delen av celleveggen viser stor stabilitet mot forskjellige faktorer, og det forklares med at det på overflaten av S₃ laget finnes en tynn hinne av uttørket protoplasma. Hos noen treslag ble det registrert en vorteliknende struktur på innersiden av S₃ laget. En slik struktur er også påvist i torusrommet. Vortene er mellom 0.01 og 0.1 µm store. Størrelse og fordeling av vorter synes å være karakteristisk for et treslag.

Hos noen treslag finnes på innersiden av S₃ laget skrueformede eller spiralformede fortykkelseslister (barlind, douglasgran, lind o l).

Poretyper

Alle cellene i veden har forbindelse med hverandre ved hjelp av poreåpninger. Gjennom porer hos levende celler går det et stort antall plasmodesmer (protoplasmatråder), som danner kontaktnett mellom cellene.

Porene er åpninger for transport av vann og oppløste mineralstoffer mellom cellene hos levende trær. Poreåpningene er tynnere partier i celleveggen, og de består av en poremembran og et hulrom mot cellerommet. Poremembranen er sammensatt av en midtlamell og to primærvegger som ligger på hver side av midtlamellen. Porene danner korresponderende åpninger mellom to naboceller. I veden hos bartrær og lauvtrær finnes poreåpninger med spesifikke former. Disse har forskjellig størrelse, form og plassering som er spesifikk for vedkommende treslag. Porene har stor diagnostisk betydning. I ved som råstoff har de en meget viktig funksjon, spesielt ved tørking og impregnering av materialer.

En kan dele poreåpningene etter oppbygningen i følgende grupper :

Enkle porer er poreåpninger som finnes hos libriformceller og parenkymceller. Hos tykkveggete libriformceller dannes det en porekanal (hulrom) som går fra membranen til cellerommet. Selve hulrommet har ofte rundtformet tverrsnitt, men det kan være litt smalere eller bredere innover, se figur 17. Poremembranene mellom parenkymatiske celler er lignifisert, mens poremembranen i linseporer mellom trakeider og vedrør ikke er lignifisert.

Linseporer er spesielt utformede porer som er mest typisk utviklet i trakeider hos bartrær. På den skjematiske figuren under ser en at sekundærveggen er hvelvet omkring poremembranen, og danner et porekammer som er begrenset av en poremembran og en sekundærvegg. Poremembranen gjennomgår store forandringer etter at lokaliseringen er satt. Det sentrale området blir fortykket til en torus omgitt av et nettverk av mikrofibriller, kalt margo, se figur 18.

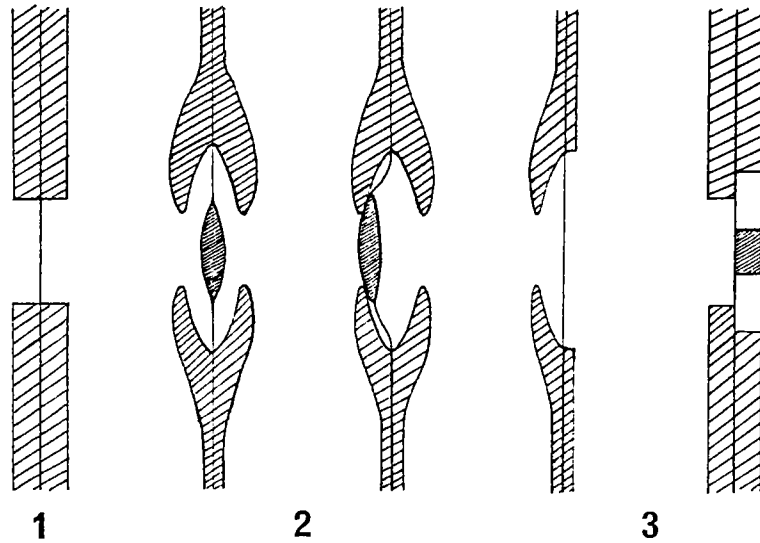


Fig. 17. Forskjellige typer poreåpninger : 1 - enkel pore, 2 - linseporer, 3 - halvlinseporer. (Bearbeidet etter R.Wagenführ 1974).

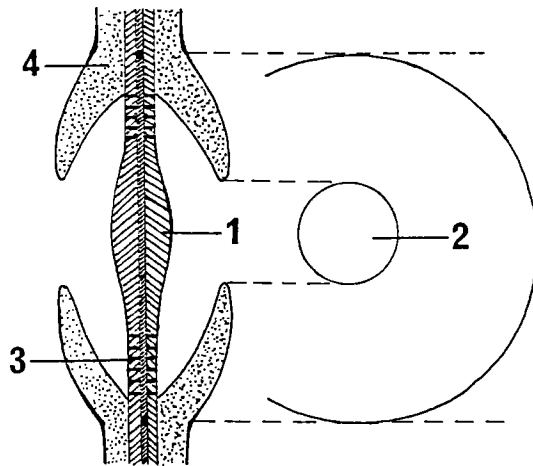


Fig. 18. Skjematisk tegning av en linsepore: 1 - torus, 2 - porus, 3 - margo, 4 - sekundærvegg. (Bearbeidet etter R.Wagenführ 1974).

Disse fibrillene ble ansett for å være rester av den originale primærveggen. I dag mener mange anatomer at den består av tilfeldige uordnede mikrofibriller, og over disse er det avsatt et lag av sirkulært ordnede mikrofibriller . Mikrofibrillene i margo er avsatt etter at torus er dannet. Linseporene fungerer hos trær som ventiler, se figur 17. Ved transport av væsker ligger torus normalt i midtposisjon, og på denne måten kan transport gå uhindret mellom cellene. Ved uttørking, når trykkspenningen (turgor) mellom to

naboceller reduseres, legger torus seg tett opp til poreåpningen og stenger den. Hos noen treslag som f eks gran, blir torus ved uttørking klistret fast til poreåpningskanten med mikroskopiske dråper av harpikskomponenter. Dette skaper problemer ved impregnering av granvirke. Hos lauvtrær er linseporene sterkt redusert, og torus mangler.

Halvlinseporer blir dannet der hvor de to ulike anatomiske celleelementene med forskjellige typer porer kommuniserer med hverandre, dvs på den ene siden finnes linseporer og på den andre siden finnes enkle porer. Disse halvlinseporene har forskjellig form, og er et meget viktig kjennetegn ved identifikasjon, se figur 17.

TREVIRKETS ANATOMI

Ved er et komplisert organisk materiale sammensatt av mange forskjellige celleelementer, som danner differensierte vevstrukturer tilpasset treets ulike livsfunksjoner.

Plantevev består i overveiende grad av døde celler (prosenkymceller) som vedrør og vedfibre. Disse prosenkymcellene er i den aktive delen av veden - yten - infiltrert av vann, men i den døde veden - kjernen - inneholder disse cellene luft.

Til de veddannende plantene regner vi planter som avsetter årlig sekundær ved (xylem) og sekundær bast (pfloem). Disse veddannende plantene kaller vi *lignoser*. Nesten alle lignosene finner vi blant de frødannende plantene - *Spermatophyta*. Utenfor denne gruppen finner vi noen få tredannende arter også blant karpeplantene - *Pteridophyta*. Disse vokser i den tropiske og subtropiske skogen i Sør-øst Asia, Indonesia, Australia og på New Zealand.

Frødannende planter - *Spermatophyta* deles videre i to store underavdelinger (subdivisjoner):

***GYMNOSPERMAE* - NAKENFRØEDE PLANTER**
***ANGIOSPERMAE* - DEKKFRØEDE PLANTER**

***GYMNOSPERMAE* - NAKENFRØEDE PLANTER**

Ordet *Gymnospermae* er gresk og kan deles i to følgende ord : *gymnos* - naken og *sperma* - frø. Våre nåletrær hører til de nakenfrøede planter, som regnes blant de eldste på Jorda. Disse fantes allerede for trehundre millioner år siden, i mesozoikum og tertiærtiden. Noen av disse, som f eks *Ginkgo biloba* eller *Metasequoia glyptostroboides*, har ikke forandret seg vesentlig morfologisk sett fram til i dag.

Til denne subdivisjon hører trær og busker som danner sekundær ved sammensatt for det meste av trakeider (90 - 95 %), her finnes ikke vedrør (trakeer). Unntakelse er familien *Welwitschiaceae* som hører til ordenen *Gnetales* i klassen *Chlamydospermae*. Artene i familien *Welwitschia-*

ceae har i sekundærveden ekte vedrør - trakeer, og ligger med sin vedstruktur veldig nær *Angiospermae* hvor lauvtrærne hører til.

Gymnospermae har ofte nåleaktige eller skjelliknende blad, og de er for det meste vintergrønne. Alle levende *Gymnospermae*-arter har enkjønnete blomster hvor blomsterdekkene mangler eller bare er svakt utviklet. Det er nesten alltid vinden som sørger for transport av pollen til frøemnene som sitter fritt bare med ett integument (frøhinder). Etter befruktning blir intergumentet til frøskall.

I *Gymnospermae*-gruppen finner vi ca 700 forskjellige tredannende arter, som for det meste er utbredt i det boreale og nord-boreale området på den nordlige halvkule. Disse artene danner store skogarealer, og har enorm økonomisk betydning for treindustrien.

Subdivisjon *Gymnospermae* deles i 7 forskjellige klasser. Tre av disse er utdødde og finnes kun i fossil tilstand. De fire andre nålevende klasser er følgende :

| Klasse | Orden | Familie |
|------------------------|-------------------|------------------------|
| CYCADOPSIDA | CYCADALES | <i>Cycadaceae</i> |
| | GINKGOALES | <i>Ginkgoaceae</i> |
| CONIFEROPSIDA | CONIFERAE | <i>Pinaceae</i> |
| | | <i>Taxodiaceae</i> |
| | | <i>Cupressaceae</i> |
| | | <i>Podocarpaceae</i> |
| | | <i>Cephalotaxaceae</i> |
| <i>Araucariaceae</i> | | |
| TAXOPSIDA | TAXALES | <i>Taxaceae</i> |
| CHLAMYDOSPERMAE | GNETALES | <i>Welwitschiaceae</i> |
| | | <i>Ephedraceae</i> |
| | | <i>Gnetaceae</i> |

CYCADALES

Cycadales er en orden med en familie som har ca 20 forskjellige arter som vokser spredt i tropene og subtropene fra Madagaskar til Japan og Polynesia. *Cykas* -artene likner palmer. De danner vanligvis en ugrenet stamme opp til 15 m høy, og på toppen har de en dusk med spiralstilte, ofte enkelt finnete blad. *Cycas* -artene tilhører de mest primitive blant *Gymnospermae*, og fossiler av disse finner en allerede i siste del av palaeozoikum. Geobotanisk sett er det en meget interessant plantegruppe, men den har ikke så stor økonomisk betydning.

GINKGOALES

Ginkgoales er en orden som hadde flere familier, slekter og arter utbredt i alle deler av verden i mesozoikum og tertiærtiden. I dag lever bare en eneste art av denne orden - *Ginkgo biloba*. Arten har sin naturlige utbredelse i Kina i provinsen Kiangsu, og finnes forvillet i Japan. I disse landene ble den

plantet i tempelhager og parker. Det er et meget spesielt og vakkert tre, og det er i dag hyppig plantet i mange land i de tempererte deler av verden. *Ginkgo biloba* har vifteformete blad med en liten fordypning midt på toppen av bladet.

TAXALES

Taxales er en orden med en familie *Taxaceae* som har 5 forskjellige slekter (*Amentotaxus*, *Torreya*, *Austrotaxus*, *Nothotaxus* og *Taxus*) med i alt 16 forskjellige arter som vokser spredt i det tempererte og boreale området på den nordlige halvkule. Unntaket er *Austrotaxus* som vokser i det tropiske området på det nordlige New Caledonia. Den danner eviggrønne busker eller små trær som er særbu, sjelden sambu, med frø som sitter enkeltvis og er helt eller delvis omgitt av en arillus (frøkappe). Veden hos disse artene har ikke harpikskanaler, men inneholder ofte giftige stoffer (alkaloider), bl a taxin. I Norge finnes det en vilt-voksende art som tilhører denne ordenen - *Taxus baccata* (barlind).

GNETALES

Plantene i denne ordenen skiller seg vesentlig fra planter i de andre ordenene både i morfologi og i vedanatomi. De har ekte vedrør i sekundær ved, og det finnes ikke hos andre *Gymnospermae*. Vekstene har delvis nett-nervete blad. Blomstene har utviklet et tydelig blomsterdekke, og bestøvning av blomstene blir delvis utført av insekter. Vekstene i denne ordenen ligger veldig nær *Angiospermae*.

Gnetales er en orden med tre familier (*Welwitschiaceae*, *Ephedraceae* og *Gnetaceae*) med ca 60 forskjellige arter som vokser spredt fra det tropiske til det boreale området både på den nordlige og sydlige halvkule.

CONIFERAE

De eldste artene blant *Coniferae* fantes allerede i permtiden. Det er den største ordenen blant *Gymnospermae* med følgende familier : *Pinaceae*, *Taxodiaceae*, *Cupressaceae*, *Podocarpaceae*, *Cephalotaxaceae* og *Araucariaceae*. Av de 5 ovenfor nevnte ordenene er *Coniferae* artsmessig den største og økonomisk sett den mest betydningsfulle når det gjelder treindustri.

Coniferae danner grenete trær eller busker med en monopodial stamme (stammen vokser regelmessig fra en endeknopp). De har små nåleformete eller skjellformete blad som sitter skruetilt, kransstilt eller motsatt på kvistene. I veden hos mange arter i denne gruppen finnes harpikskanaler. Trær fra familien *Taxodiaceae* fra slekten *Sequoia* i denne ordenen regnes blandt de høyeste og eldste trær i verden (120 m høye og opp til 4000 år gamle).

De utdødde artene i denne ordenen er kjent helt fra juratiden. Disse utdødde artene dannet i tertiærperioden store skoger på den nordlige halvkule. Blandt disse artene var også slekten *Metasequoia*, som botanikerne trodde var utdødd forlengst. I 1944 ble det funnet levende eksemplarer av en art i det indre av Kina som har fått navnet *Metasequoia glyptostroboides*.

ANATOMISK OPPBYGNING AV NÅLETRÆR - (Gymnospermae)

Den anatomiske oppbygningen hos nåletrær er atskillig enklere, ofte radially ordnet og mer ensartet enn hos lauvtrær, se figur 19. Geobotanisk sett er nåletrærne vesentlig eldre enn lauvtrærne. Blant nåletrærne finner man jordens eldste planter (*Metasequoia glyptostroboides*, *Cycas* spp., *Araucaria* spp. og *Ginkgo biloba*).

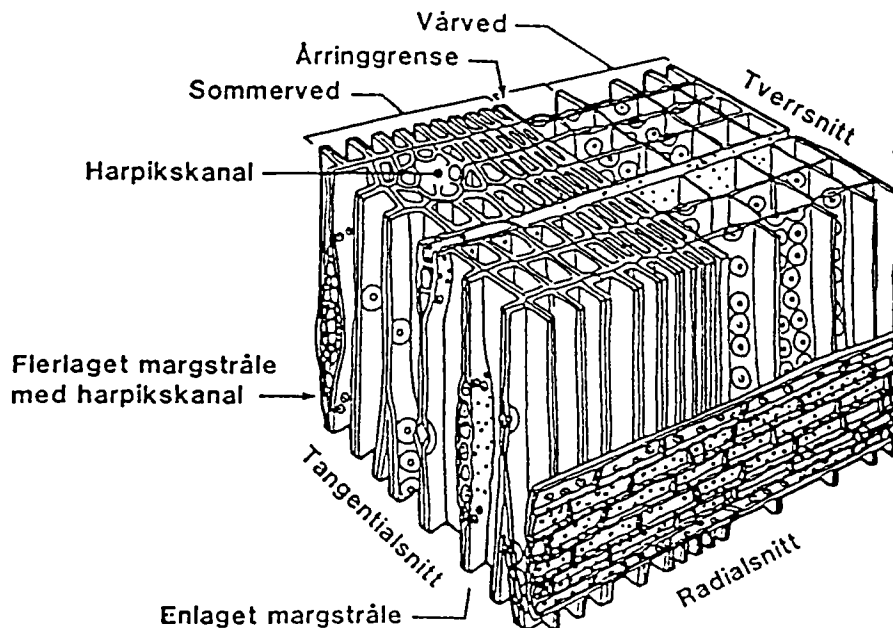


Fig. 19. Anatomisk oppbygning av et bartre.
(Bearbeidet etter D. Grosser 1977).

Prosenkymatiske celler

Trakeider

Den største gruppen av prosenkymceller i veden hos nåletrær er trakeider. Trakeidene utgjør hos våre nåletrær 90 - 95 % av treets volum. De er langstrakte og for det meste orientert i treets lengderetning. Trakeidene som dannes tidlig i vekstsesongen, er tynnveggete og har stort cellelumen, mens de som dannes på slutten av vekstsesongen har mindre cellelumen og tykkere cellevegger. Disse to typene skiller vi som tidligved (vårved) og seinved (sommerved). Vårveden dannes når det er stor aktivitet i treet med vanntransport fra rota til vegetative organer i krona, mens sommerved dannes når treet skal avslutte veksten og gå til innvintring og trenger styrke for å stabilisere (mekanisk sett) den årlige tilveksten, se fig. 19. Trakeidene fungerer således både som vannledere og avstivere. Viten om hvilke mekanismer som ligger bak overgangsdannelse fra vårved til sommerved er fortsatt uklar. Det er kjent at vårveddannelse er nær knyttet til treets strekningsvekst, og sommerveddannelse fortsetter etter at denne er avsluttet. Det er også kjent at f eks tørkestress eller stress pga lav temperatur under veksten fremskynder overgangen til sommerveddannelse. Skarpheten i overgangen mellom vårved og sommerved varierer fra treslag til treslag. Hos våre nåletrær finnes et skarpt skille i overgangen hos f eks furu og lerk. Jevn overgang finner en f eks hos gran. På de radielle veggene

er trakeidene forsynt med linseporer som er transportåpninger i tangentiell retning, se figur 20.

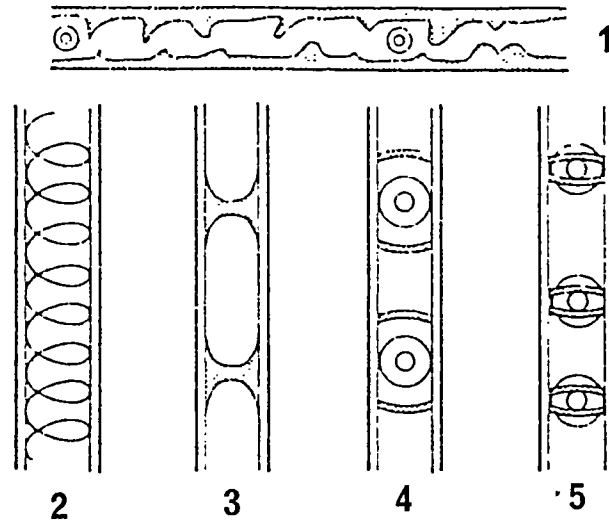


Fig. 20. Forskjellige typer linseporer og fortykkelseslister i trakeider hos bartrær : 1 - tverrgående trakeide (*Pinus sylvestris*), 2 - skrueformede fortykkelseslister (*Taxus baccata*, *Pseudotsuga taxifolia*), 3 - trabeculoide linseporer (*Pinus serotina*), 4 - crassuloide linseporer (*Larix laricina*), 5 - callitroide linseporer (*Callitris* spp.). (Bearbeidet etter R.Wagenführ 1974).

I radiell retning går transporten gjennom margstrålene. Mellom trakeider og de parenkymatiske margstrålecellene skjer transporten ved hjelp av halvlinseporer. Halvlinseporenes form varierer fra treslag til treslag, og er derfor viktig ved artsbestemmelse, se figur 21.

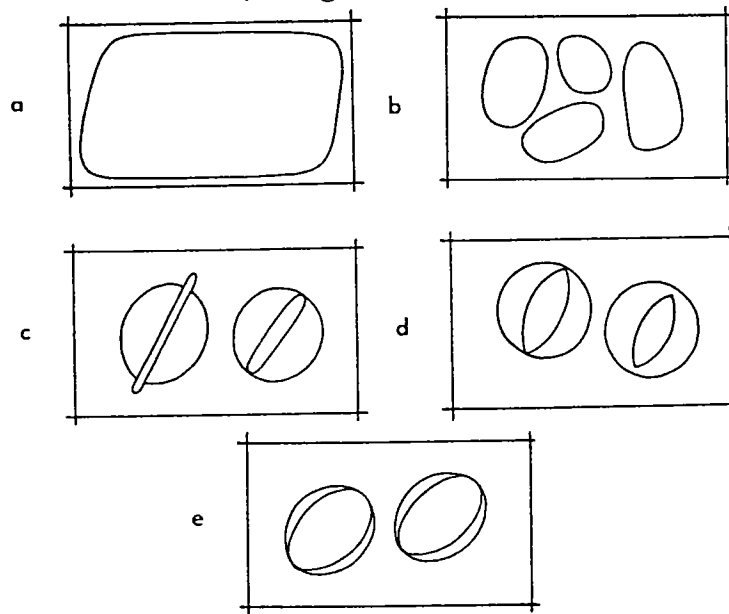
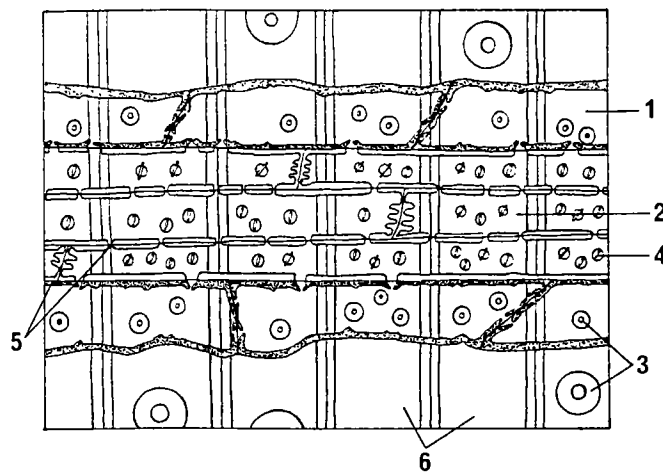


Fig. 21. Forskjellige typer halvlinseporer hos ulike bartrær : a - vindusform (*Pinus sylvestris*), b - pinoidform (*Pinus resinosa*), c - piceoidform (*Picea abies*), d - cupressoidform (*Juniperus communis*), e - taxodiodform (*Abies alba*). (Bearbeidet etter D. Grosser 1977).

Hos noen nåletrærarter som barlind -*Taxus baccata* og Douglasgran - *Pseudotsuga taxifolia*, finnes på innersiden av trakeidene skrueformede fortykkelseslister som forsterker strukturen. Formen på trakeidene i tverrsnittet er for det meste fire- til sekskantet. Trakeidene kan hos våre arter bli opp til 6 mm lange med en gjennomsnittslengde fra 3 til 5 mm, men hos de tropiske og subtropiske nålearter kan gjennomsnittslengden bli opp til 9,5 mm (*Agatis spp.*, *Araucaria angustifolia*, *Sequoia spp.*).

Diameteren hos trakeidene er sjelden større enn 50 μm , ($1 \mu\text{m} = 0,001 \text{ mm}$). Trakeidene forløper i stammens lengderetning, men hos noen nåletrærarter som furu - *Pinus spp.*, gran - *Picea spp.*, lerk - *Larix spp.* osv, finner vi også tverrgående trakeider. Disse trakeidene kalles trakeidale margstråleceller, fordi de danner ett eller flere av de øvre og nedre cellelagene i en margstråle, se figur 22.

GRAN - *Picea spp.*



FURU - *Pinus spp.*

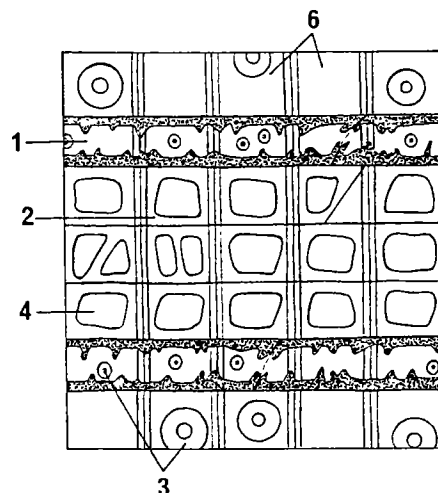


Fig. 22. Tverrgående trakeider hos gran - *Picea spp.* og furu - *Pinus spp.* : 1 - tverrgående trakeider, 2 - margstråleceller, 3 - linseporer, 4 - halvlinseporer, 5 - enkle porer, 6 - trakeider.
(Bearbeidet etter D. Grosser 1977).

Tverrgående trakeider er vesentlig kortere enn langsgående, og har en lengde som tilsvarer omtrent lengden på margstrålecellene. Tverrgående trakeider skiller seg fra vanlige margstråleceller ved at de har linseporer i veggene.

Parenkymatiske celler

Margstråleparenkym

Av levende celler finner vi hos bartrær korte, tynnveggede parenkymceller som for det meste ligger i tverr-retningen av stammen og danner en vesentlig del av margstrålene. Ved siden av margstråleparenkym finner en i veden hos de fleste nåletrær også aksialt vedparenkym.

Margstrålecellene leder organiske stoffer (assimilater, reserve-stoffer som stivelse og fett, vann og mineralstoffer) i radialretning og sørger også for stoffomsetning, og hos noen treslag for sekresjon - avsondring av stoffer. Ved siden av dette fungerer margstrålecellene som lagerceller for reserve-stoffer. Parenkymatiske celler beholder sitt levende plasma i yteveden, men i kjerneveden er disse cellene døde.

Margstrålecellene ligger i radialretning, og har en kvadratisk eller prisma-tisk form. De er plassert over hverandre, og er forsynt med enkle porer som danner transportåpninger mellom parenkymcellene. Hos lauvtrær består margstrålene kun av parenkymatiske celler, de er homogene.

Hos enkelte bartrær finner vi både homogene margstråler sammensatt av bare parenkymatiske margstråleceller (barlind - *Taxus spp.*, edelgran - *Abies spp.*) og heterogene margstråler sammensatt av parenkymatiske og trakeidale margstråleceller i én og samme margstråle (furu - *Pinus spp.*, gran - *Picea spp.*, og lerk - *Larix spp.*).

Hos enkelte bartrær finner vi også trakeidale margstråleceller. De blir da betegnet som heterogene margstråler. Det gjelder for *Picea*, *Pinus*, *Larix* og *Douglas* blant våre treslag.

Vi skiller i prinsippet mellom de primære margstråler som utgår fra margen og er forbundet med primær ved (utdifferensiert av vekstpunktet like inne ved margen), og de sekundære margstråler - i den sekundære veden avsatt av et kambium. Margstråleparenkym utgjør hos nåletrær 4 - 14 % av treets volum. Margstrålene kan være ett eller flere cellelag tykke.

Hos våre bartrær som furu, gran og lerk, som har flere cellelag tykke margstråler, finner vi i midten av disse en harpikskanal.

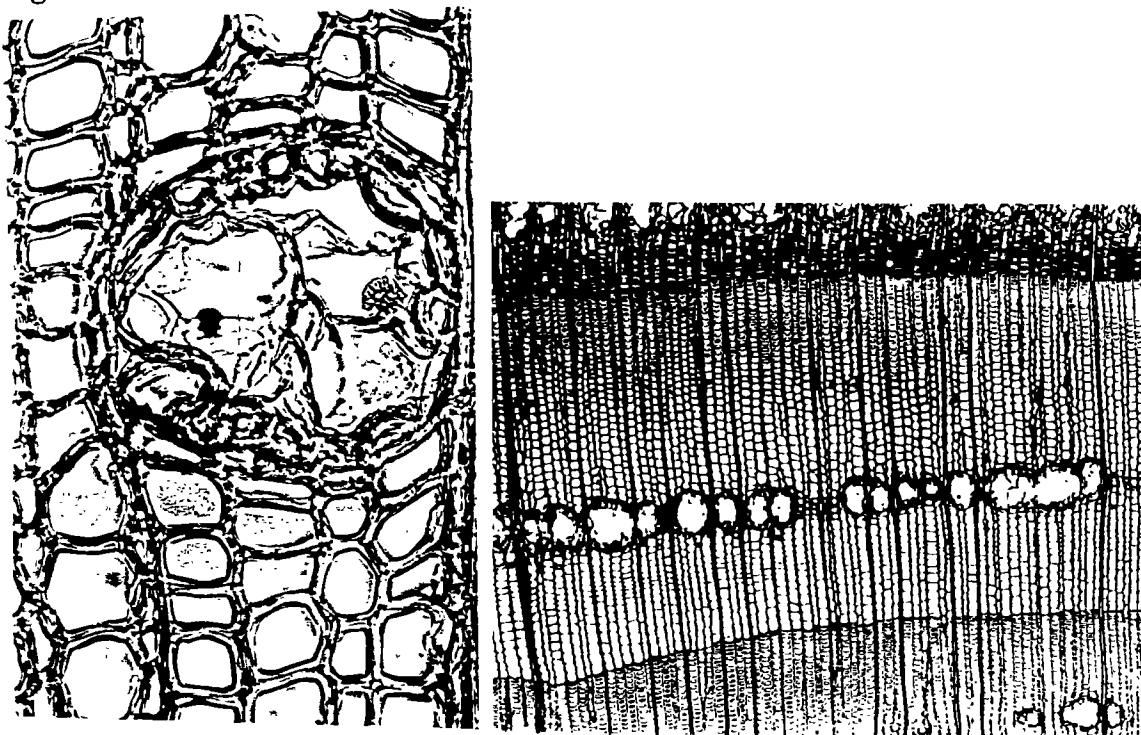
Harpikskanaler

Harpikskanaler finnes for det meste hos bartrær, men kan også forekomme i form av latekskanaler eller harpiks-kanaler hos noen tropiske lauvtreslag. Etter forløpet i stammen deles harpiks-kanalene inn i to grupper : horisontale og vertikale. De vertikale utgjør ca 2/3 av den totale mengden av harpikskanaler. Prosentvis utgjør harpikskanalene bare en liten del av treets volum, ca 0,2 % hos gran - *Picea abies*. Største innhold, ca 0,7 %, finner vi hos Weymouth furu - *Pinus strobus*. Mengden av utsondret kvæe påvirkes også av harpikskanalenes lengde. Furu har lengre kanaler enn de fleste andre bartrær. De kan bli opp til en meter lange.

Det innerste laget av celler som danner en ring i åpningen hos hver harpikskanal, kaller vi epitelceller. Harpiksen syntetiseres i epitelcellene rundt harpikskanaler og margstråler, og avsettes i harpikskanale (fysiologisk harpiks).

Ved infeksjon og skade oppstår en kraftig harpiksdannelse (patologisk harpiks). Sammenlignet med normal vedharpiks har denne et lavere innhold av fenolske substanser (f eks pinosylvin). Harpikskomponentene forsynes i skadeområdet ved hjelp av såkalte traumatiske harpikskanaler, se figur 23.

Disse er ofte store og er fylt med harpiks. De danner vanligvis tangentielle bånd ved årringgrensen. De blir dannet både hos bartrær og lauvtrær (traumatiske harpikskanaler og latekskanaler). Traumatiske harpikskanaler finnes også hos bartrær som vanligvis ikke har harpikskanaler, som edelgran - *Abies spp.* Harpiksinholdet i infisert ved kan være betydelig.



1

2

Fig. 23. En vanlig fysiologisk harpikskanal og en rekke patologiske, traumatiske harpikskanaler. (Foto S. Lindblad).

De parenkymatiske epitelcellene varierer i størrelse, form og antall fra art til art. Hos furu - *Pinus sylvestris* er epitelcellene store og tynnveggede og i et antall på 3 til 5 i tverrsnittet. Hos gran - *Picea abies* og lerk - *Larix decidua* er cellene små, mer tykkveggede og i et antall på 8 til 12 i tverrsnittet.

Aksialt vedparenkym

Ved siden av tverrgående parenkymceller finner vi hos enkelte bartrær også langsgående parenkymceller som kalles vedparenkym. Vedparen-

kymcellene er langstrakte, mer eller mindre rektangulære og vesentlig kortere enn trakeidene. Disse cellene mangler hos enkelte nåletrærarter som furu - *Pinus sylvestris* og barlind - *Taxus baccata*. Hos gran - *Picea abies* er vedparenkym mer utviklet og representerer ca 1,4 % av treetts volum. Vedparenkymcellene har som hovedoppgave å lagre næringsstoffer. Disse cellene står ofte enkelt oppstilt, for det meste i den ytterste del av sommervedsonen.

Marg

I sentrum av treet finner vi marginen. Den er sammensatt av tynnveggede parenkymceller, ofte med flerkantet form. Margen ligger nesten aldri i det geometriske sentrum av stammen, men er mer eller mindre eksentrisk plassert. Diameteren hos marginen varierer stort sett fra 2 til 5 mm. Den største margin finner en hos svarthyll - *Sambucus nigra*, med en diameter på ca 10 mm. Margen har dårlige mekaniske egenskaper. Ved tørking oppstår ofte sprekker fra marginen (margsprekk), og av denne grunn bør selve marginen ikke inngå i skurlasten hos de beste trelastsortimenter.

ANGIOSPERMAE - DEKKFRØEDE PLANTER

De dekkfrøede planter - *Angiospermae* deles i følgende to klasser :

MONOCOTYLEDONEAE - ENFRØBLADEDE PLANTER

DICOTYLEDONEAE - TOFRØBLADEDE PLANTER

Monocotyledoneae deles videre i fire ordener :

Klasse

Orden

MONOCOTYLEDONEAE

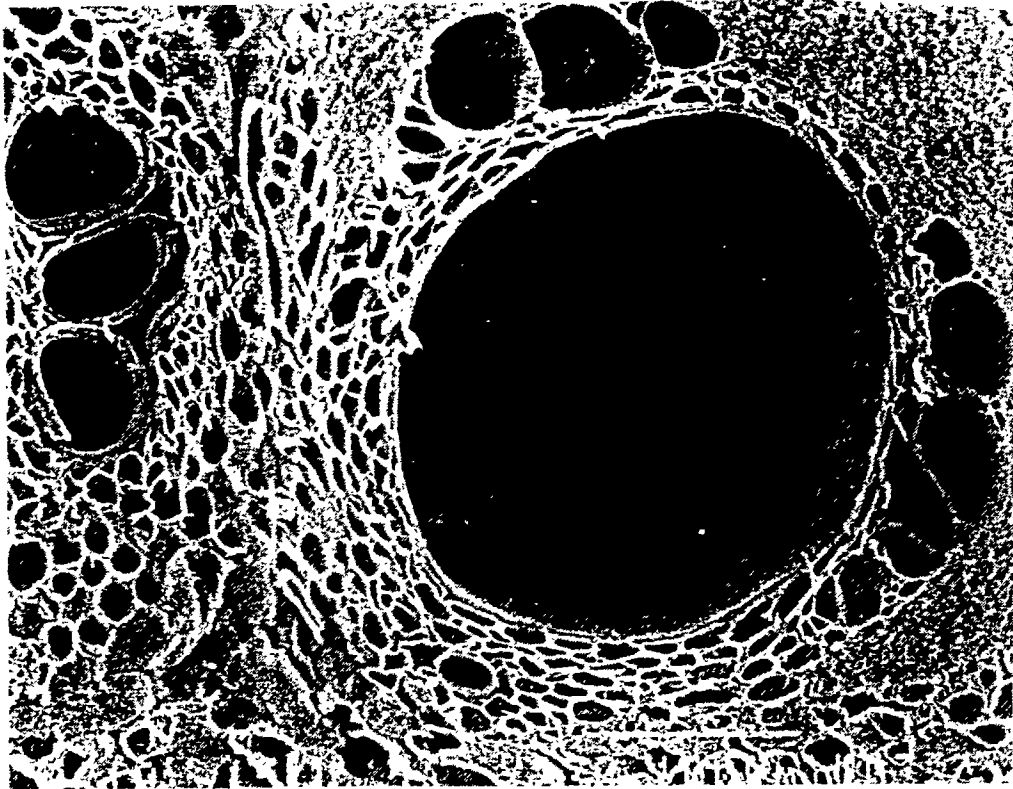
GLUMIFLORAE

LILIIOFLORAE

AGAVACEAE

PALMAE

Hos *Monocotyledoneae* finner vi mange tredannende vekster bl a palmer og bambusarter. Den anatomiske oppbygningen hos *Monocotyledoneae* er forskjellig fra *Dicotyledoneae*. De danner ikke kambium, men kolaterale ledningsvev. Grunnvevet er dannet av parenkym, og i parenkymet finnes vedrør med xylem omgitt av phloem (silvev). Begge disse elementene, xylem og pfloem, er videre omgitt av mekanisk vevstruktur, som danner en sklerenkymatisk kappe, se figur 24.



*Fig. 24. Anatomisk oppbygning av en palme - Calamus spp.
(Foto B. Kucera).*

Dicotyledoneae deles i to underklasser, *Archichlomydeae* (Frikronede planter) og *Sympetalae* (Samkronede planter) med følgende ordener :

Klasse

DICOTYLEDONEAE

Underklasse

ARCHICHLOMYDEAE

Orden

- SALICALES***
- MYRICALES***
- JUGLANDALES***
- FAGALES***
- URTICALES***
- SANTALALES***
- ARISTOLOCHIALES***
- POLYGONALES***
- RANALES***
- RHOEADALES***
- ROSIFLORAE***
- GERANIALES***
- SAPINDALES***
- RHAMNALES***
- MALVALES***
- PARIETALES***
- MYRTIFLORAE***
- UMBELLIFLORAE***

Underklasse

SYMPETALAE

Orden

ERICALES
PLUMBAGINALES
EBENALES
CONTORTAE
TUBIFLORAE
RUBIALES
CAMPANULATAE

Våre lauvtrær tilhører klassen *Dicotyledoneae*. *Dicotyledoneae* er den plantegruppen blant *lignoser* som er artsmessig rikest. I denne gruppen finnes ca 12 000 store tredannende arter, ca 27 000 små tre- eller store buskdannende arter og mer enn 32 000 småbusk- eller dvergbuskdannende arter.

Til tross for forskjeller innen de mer enn 70 000 veddannende artene blant *lignosene*, har hver art sin karakteristiske anatomiske oppbygning som er unik, og som skiller dem fra hverandre.

Geobotanisk sett er lauvtrær (*Angiospermae*) vesentlig yngre enn nåletrær (*Gymnospermae*). De første lauvtrær fantes på Jorda for ca 100 millioner år siden.

ANATOMISK OPPBYGNING AV LAUVTRÆR - (*Angiospermae*)

Den anatomiske oppbygningen hos lauvtrær er mye mer komplisert enn hos bartrærne, og sammensatt av mange forskjellige celletyper som sammen danner utallige varianter.

Hos lauvtrær finner vi mer spesialiserte celler. En kan si at differensieringen av cellene har gått lengre i retning av spesielle funksjoner og egenskaper.

De døde prosenkymcellene er hos våre lauvtrær bare orientert i stammens lengderetning. Ved siden av trakeider finner en hos lauvtrær også andre prosenkymceller, som vedrørceller (trakeer) og forskjellige typer vedfibre som libriformfibere, se figur 25.

Prosenkymatiske celler

Vedrør - (trakeer)

Vedrørceller (trakeer) er prosenkymceller som man finner hos lauvtrær, og som danner den mest markante forskjellen fra bartrær. Unntakelse er artene fra familien *Welwitschiaceae* som hører til ordenen *Gnetales* i klassen *Chlamydospermae* hos nåletrær *Gymnospermae*, som har også ekte vedrør - trakeer.

Vedrørene er spesielt utformet for væsketransport i stammens lengderetning. Hvert vedrørledd består av en celle med stor cellelumen. De er korte, vidrommete og ligger med tverrveggene inntil hverandre. Lengden på

vedrørellementene varierer fra 150 - 1200 μm . Normalt er de noe kortere i tidligved enn i seinved, se figur 26. Sammensatte vedrørellementer danner vedrør med en lengde fra noen få centimeter til flere meter.

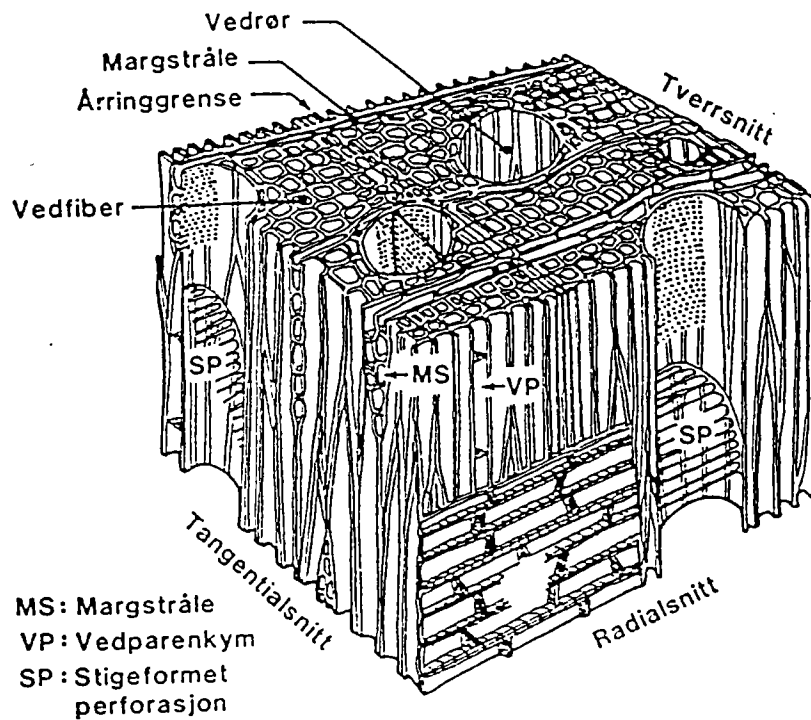


Fig. 25. Anatomisk oppbygning av et lauvtre. (Bearbeidet etter D. Grosser 1977).

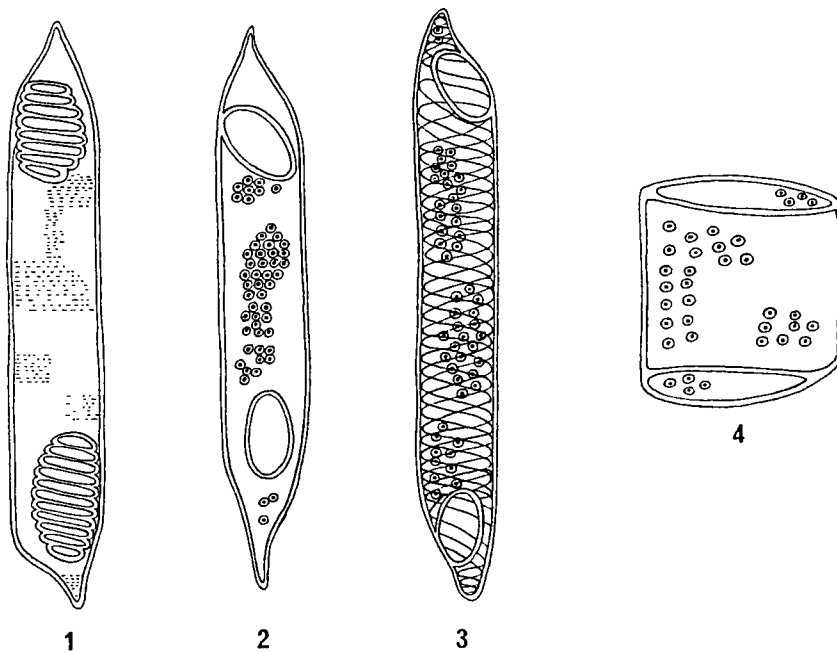


Fig. 26. Forskjellige typer vedrør : 1 - stigeformet perforasjon, 2 - enkel perforasjon, 3 - vedrør med fortykkelseslister, 4 - vedrør i vårved. (Bearbeidet etter D. Grosser 1977).

Tverrveggene mellom to vedrørledd kan være mer eller mindre gjennomhullet (stigeformet perforasjon), eller helt oppløst (enkel perforasjon). Det finnes flere overgangsformer bl a netttformet perforasjon. Typen perforasjon varierer fra treslag til treslag, og er derfor viktig ved artsbestemmelse, se figur 27.

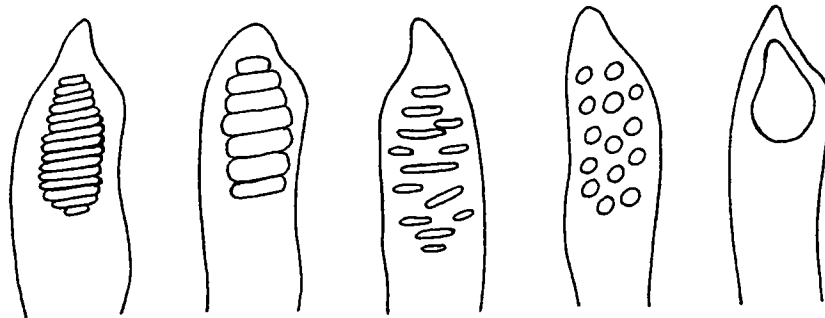


Fig. 27. Forskjellige typer perforasjoner hos vedrør. (Bearbeidet etter R.Wagenführ 1974).

I enkelte tilfeller kan det være vanskelig å skille vedrør fra andre prosenkymatiske celler. Det er imidlertid bare vedrør som har perforerte endevegger mellom vedrørelementene. Hos de andre prosenkymatiske celletypene er det kun porer som danner transportbaner mellom cellene i lengderetningen.

Hos enkelte treslag finner en spiralformete fortykkelseslister på innsiden av vedrørveggen. Ved mikroskopering kan disse fortykkelseslistene lett føre til forveksling, slik at enkel perforasjon kan se ut som stigeformet perforasjon.

Fortykkelseslister på innsiden av vedrørveggen finner en hos flere av våre arter, bl a hos hegg, rogn, lønn og lind, se fig. 26.

Vedrørenes veggtykkelse varierer fra treslag til treslag. De letteste treslagene har vanligvis også tynnere vedrørvegger enn de tunge treslagene. Balsa - *Ochroma lagopus* som regnes blant de letteste treslag i verden, har en celleveggtykkelse rundt $4\mu\text{m}$, mens hos *Diospyros virginiana* (Persimon) fra familien *Ebenaceae* er gjennomsnittlig celleveggtykkelse $18\mu\text{m}$.

Også vedrørenes diameter varierer betydelig hos våre lauvtrearter. En kan dele vedrørene i følgende grupper etter størrelsen på diameteren :

Veldig små, med en gjennomsnittlig tangentialdiameter mindre enn $50\mu\text{m}$

Små, med en gjennomsnittlig tangentialdiameter fra 50 til $100\mu\text{m}$

Middels store, med en gjennomsnittlig tangentialdiameter fra 100 til 150 μ m

Store, med en gjennomsnittlig tangentialdiameter fra 150 til 200 μ m

Veldig store, med en gjennomsnittlig tangentialdiameter over 200 μ m

Lauvtrærne deles vanligvis i tre grupper etter vedrørenes fordeling i treet's tverrsnitt : ringporete, halvringporete og spredtporete treslag, se figur 28.

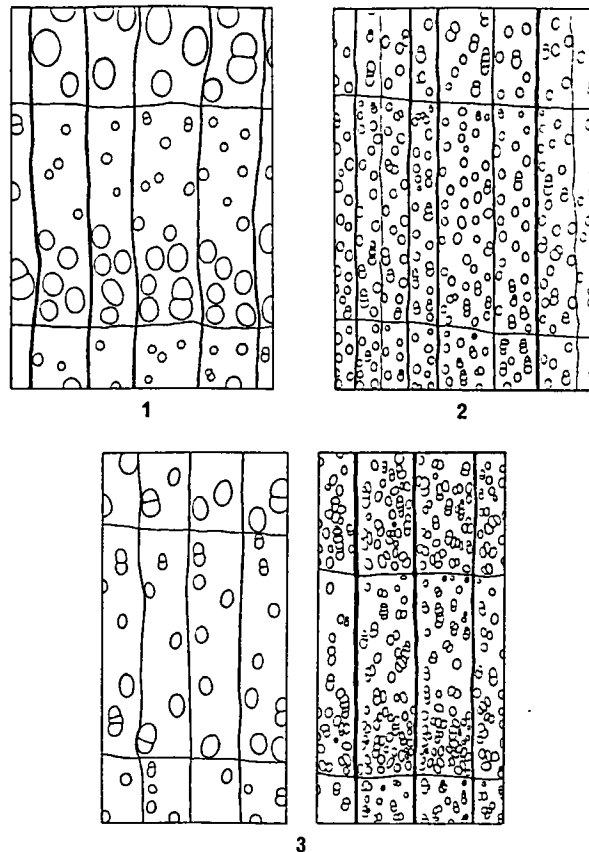


Fig. 28. Vedrørenes fordeling i treet's tverrsnitt : 1 - ringporete, 2 - halv-ringporete, 3 - spredtporete treslag. (Bearbeidet etter D. Grosser 1977).

Et ringporet treslag har en smal sone av store vedrør i vårveden. I tidligveden kan det være en eller flere rekker med vedrør. Denne sonen kan ses med det blotte øye i vedens tverrsnitt. De små vedrørene finner man i sommerveden, sammen med de stoffledende vevgruppene. Disse små vedrørene har en diameter på 35 til 70 μ m, mens vedrørene i vårveden har en diameter på 120 -150 μ m hos alm - *Ulmus glabra* og ask - *Fraxinus excelsior*, og 210 μ m hos eik - *Quercus robur*.

Hos de halvringporete treslagene er vedrørene i tidligveden noe større enn i seinveden, og de er vesentlig mer tallrike. Blant de halvringporete treslagene som ofte er plantet i Norge, kan nevnes Kirsebærtre - *Prunus avium*.

Hos de spredtporete treslagene er vedrørene mer eller mindre like store og jevnt fordelt over hele årringen, eller de kan være ordnet i forskjellige mønstre, uregelmessig, radielt eller tangentielt ordnet. Det kan også være to forskjellige størrelser på vedrørene uten at det foreligger noe spesielt mønster. De spredtporete treslagene har stort sett små vedrør med en diameter på 50 - 90 μm .

Spredtporete treslag er dominerende i verdenssammenheng. De representerer ca 90 % av alle lauvtrær, mens de ringporete treslagene representerer ca 6 % og de halvringporete ca 4 %.

Vedrørene kan være fordelt i treets tverrsnitt på forskjellig måte. I figur 29 er forskjellige typer mønstre hos vedrør illustrert :

- 1 - Enkeltvis - spredt
- 2 - Enkeltvis - gruppert
- 3 - Sammensatt i par
- 4 - Sammensatt i radiale kjeder med adskilte cellevegger
- 5 - Sammensatt i radiale rekker med felles cellevegger
- 6 - Sammensatt i uregelmessige grupper

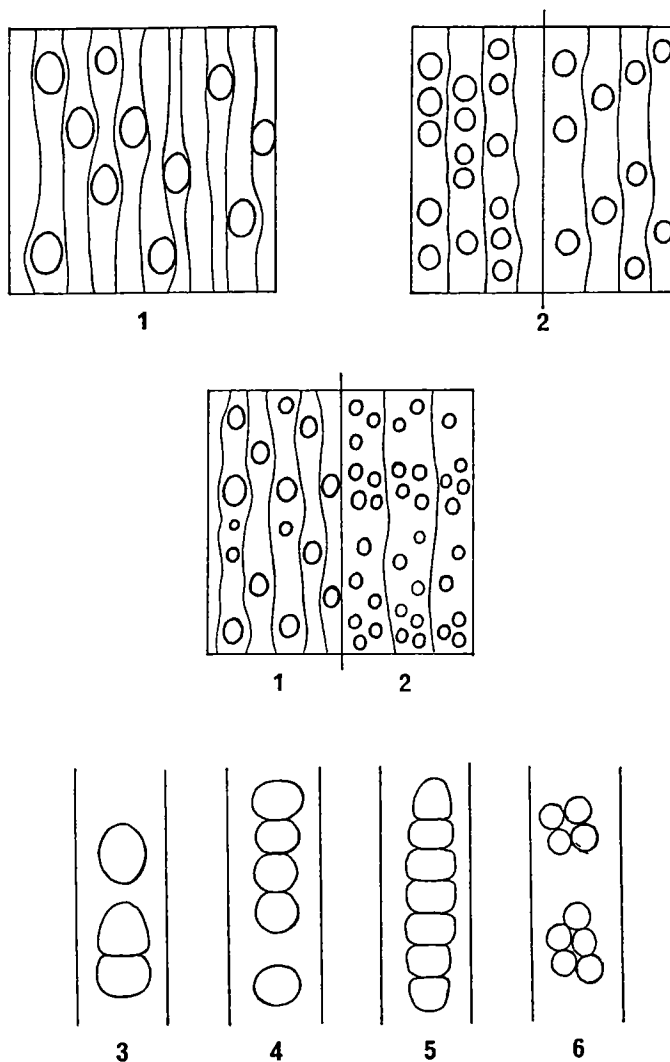


Fig. 29. Forskjellige typer mønstre hos vedrør i treets tverrsnitt.
(Bearbeidet etter R.Wagenführ 1974).

Antall vedrør i tverrsnittet varierer fra treslag til treslag, og en kan gruppere disse på følgende måte :

| | |
|--|----------------|
| Mindre enn 10 vedrør pr mm ² | Få |
| Mellom 10 til 20 vedrør pr mm ² | Tallrike |
| Mer enn 20 vedrør pr mm ² | Meget tallrike |

Prosentinnholdet av vedrør i veden hos våre lauvtrær varierer sterkt, fra ca 10 % hos lønn - *Acer platanoides* til ca 42,5 % hos selje - *Salix caprea*. De forskjellige celletypene vi finner i veden er forbundet med hverandre ved forskjellige typer poreåpninger. Prosenkymatiske celletyper som trakeider og vedrør, kommuniserer med hverandre ved hjelp av linseporer. De kan være plassert i forskjellige mønstre i celleveggen. De kan være spredt, parvis, gruppevis, stå overfor hverandre eller være tettstilte, og de kan ha forskjellig form, f eks rund, oval, polygonal, stigeformet eller kombinasjoner av disse, se figur 30.

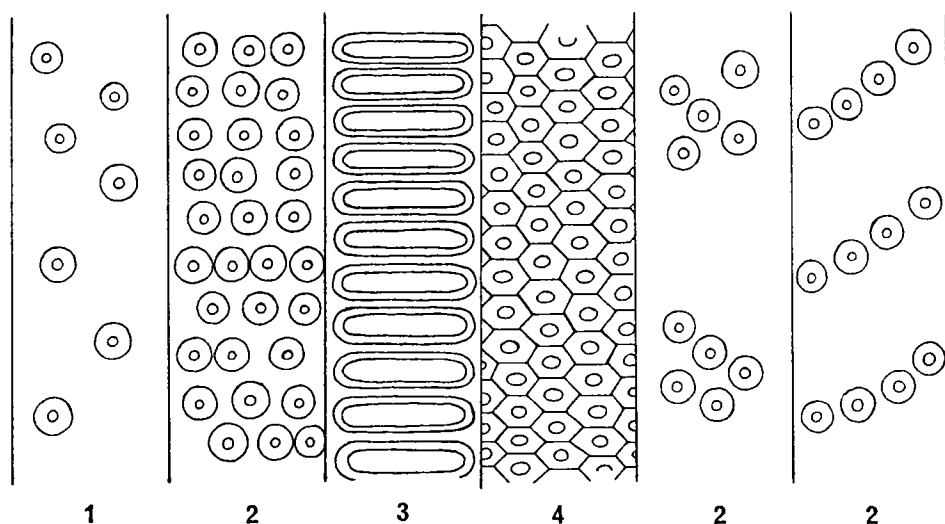


Fig. 30. Linseporenes form og mønstring i celleveggen hos trakeider og trakeer : 1 - spredt, 2 - gruppevis, 3 - stigeformet, 4 - polygonal. (Bearbeidet etter R. Wagenführ 1974).

De andre typer prosenkymceller som vedfibre - libriformfibre, samt de parenkymatiske celletyper som langsgående - og tversgående parenkym, er knyttet til hverandre ved hjelp av enkle porer. Kommunikasjon mellom trakeider og vedrør og de andre ovenfor nevnte grupper av celler foregår ved hjelp av halvlinseporer. Formen på halvlinseporene i krysningsfeltet mellom vedrør og margstråler varierer i størrelse og form. Dette er også et viktig anatomisk kjennetegn ved artsbestemmelse. Størrelsen på halvlinseporene varierer fra 2 - 4µm hos bjørk til 10 - 12µm hos edelkastanje *Castanea sativa*.

Ved kjerneveddannelse eller ved mekanisk såring av yteveden danner noen treslag tyller. Det er utvekster fra parenkymatiske celler som ligger i nærheten av vedrørene. Utvekstene går inn i vedrørens cellelumen gjennom porene, og fyller ut cellelumen med gjennomsiktige poser. Tylleveggene kan variere i tykkelse. Det finnes både tynnveggete og tykkveggete tyller. Tyllene kan inneholde forskjellige stoffer som stivelse, krystaller, kvae, gummi eller andre deposita. Hos noen treslag setter de farge på veden.

Blant de treslag som vokser i Norge finner vi tyllendannelse hos følgende arter : bøk - *Fagus spp.*, poppel - *Populus spp.*, eik - *Quercus spp.*, ask - *Fraxinus spp.*, kirsebærtre - *Prunus spp.*, bjørk - *Betula spp.*, or - *Alnus spp.* og alm - *Ulmus spp.*

Andre prosenkymatiske celler

Trakeidene hos lauvtrær er vesentlig kortere enn hos nåletrær. Hos våre lauvtrær er de sjelden lengre enn 1 mm i gjennomsnitt. Trakeidene skiller seg fra andre typer vedfibre ved å ha linseporer på veggene. De andre vedfibrene (libriformcellene) har bare enkle porer. Vi deler trakeidene hos lauvtrær i følgende grupper : fibertrakeider, rørtrakeider og vasisentriske trakeider, se figur 31.

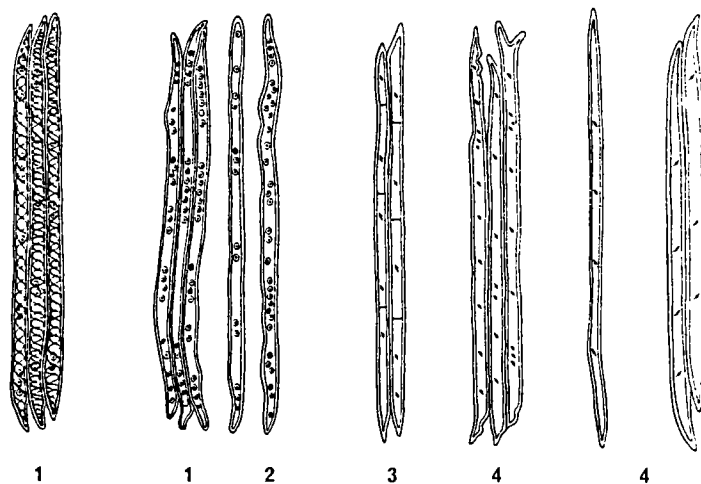


Fig. 31. Forskjellige typer fibre: 1 - fibertrakeider med og uten spiralformete fortykkelseslister, 2 - rørtrakeider, 3 - kammer-oppdelte fibre, 4 - libriformfibre. (Bearbeidet etter D. Grosser 1977).

Vedfibrene kan være fordelt i treets tverrsnitt på forskjellig måte. I figur 32 er forskjellige typer mønstre hos vedfibre illustrert.

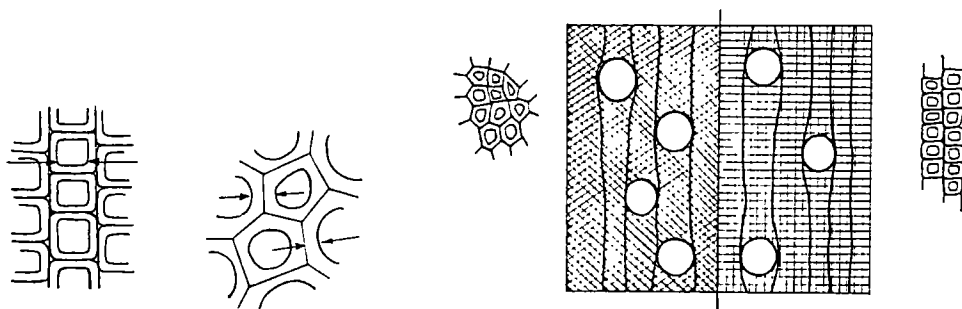


Fig. 32. Forskjellige typer mønstre hos vedfibre i treets tverrsnitt. (Bearbeidet etter R. Wagenführ 1974).

Fibertrakeider likner på libriformfibere, men skiller seg fra disse ved at de har forholdsvis stort cellelumen, og celleveggene både i tangential- og radialretning er besatt med små linseporer. Fibertrakeidene funksjonerer i veden som avstivere, men har også ledningsfunksjon. De er langstrakte, mer eller mindre tykkveggede og avspissete celler. Fibertrakeidene er kortere enn libriformcellene, og forekommer bl a hos bjørk - *Betula spp.*, rogn - *Sorbus spp.* og bøk - *Fagus sylvatica* .

Rørtrakeider er vannledende og likner på vedrørene, men er lukket. De har endepartier som er rikelig forsynt med linseporer. De har ofte på innersiden av celleveggene spiralformete fortykkelseslister. Rørtrakeidene forekommer hyppigst i seinveden og vanligvis i grupper med små vedrør, f eks hos alm - *Ulmus spp.*, bjørk - *Betula spp.* og bøk - *Fagus sylvatica*. En slik celleblanding gir veden en meget pen tekstur, som f eks de bølgete båndene som en ser på tverrsnittet hos alm.

Vasisentriske trakeider forekommer i nærheten av vedrør. Det er kortere celler med uregelmessig form og med avrundete endepartier. Vasisentriske trakeider med sirkelformete linseporer finner en bl a hos eik - *Quercus spp.* og ask - *Fraxinus excelsior*. Rørtrakeider og vasisentriske trakeider er begge lengre enn vedrørelementer, men kortere enn fibertrakeider.

Libriformfiber danner grunnlaget for den mekaniske fiberstrukturen som har til oppgave å gi veden den nødvendige styrke. Det er aksialt orienterte, langstrakte, tynne celler med tykk cellevegg. Libriformfibrene leder vann eller luft, og har bare enkle porer på celleveggene. De overlapper hverandre i endene som er for det meste spissformete, se figur 33.

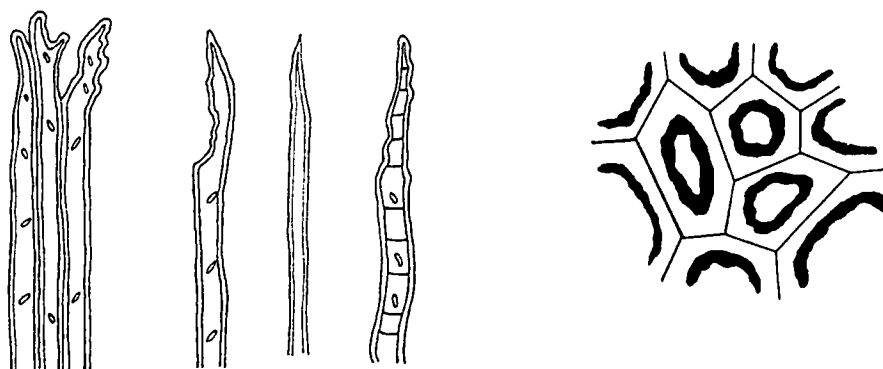


Fig. 33. Forskjellige typer libriformfibere.
(Bearbeidet etter R. Wagenführ 1974).

Hos noen treslag f eks hos bøk - *Fagus spp.*, ask - *Fraxinus spp.* og eukalyptus - *Eucalyptus spp.* er endene på libriformcellene gaffelformete eller hakeformete. Overlappingslengden hos libriformfibrene varierer en del, men kan utgjøre opp til en fjerdedel av cellelengden. Libriformcellene har i tverrsnittet en polygonal, sjelden rund formen. Lengden hos libriformcellene varierer fra 300 til 2200 μm , og tykkelsen er fra ca 15 til 40 μm . Innholdet av vedfibere (trakeider og libriformfibre) i veden hos våre lauvtrær varierer mye, fra ca 36 % hos lind - *Tilia cordata* og 37 % hos bøk - *Fagus sylvatica*, til ca 75 % hos lønn - *Acer platanoides*.

Libriformfibrene dør kort tid etter differensiering av kambiet. Hos noen få treslag som f eks teak - *Tectona grandis*, mahogny - *Swietenia macrophylla* og lønn - *Acer spp.* finnes ved siden av de døde libriformfibrene også kammeroppdelte libriformfibrene med levende protoplasma i nærheten av vedrør eller i utkanten av årringgrensen. De fleste mener at disse kammer oppdelte libriformfibrene danner overgangsfaser mot aksiale vedparenkymceller.

Parenkymatiske celler

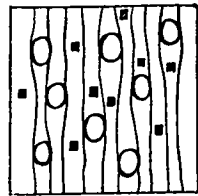
Av de levende, tynnveggete parenkymatiske celler finner vi hos lauvtrær langsgående parenkym (vedparenkym) og tverrgående parenkym (marginstråleparenkym). Også hos lauvtrær leder disse cellene organiske stoffer (assimilater, reservestoffer, vann og mineralstoffer) i aksial- og radialretning. De sørger for stoffomsetningen, hos noen treslag også for sekresjon - avsondring av stoffer. Ved siden av dette fungerer de også som lagringsceller for reservestoffer.

Aksialt vedparenkym

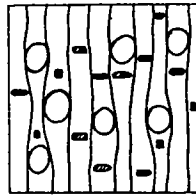
Langsgående parenkym er mer utviklet hos lauvtrær enn hos bartrær. Innholdet av vedparenkym hos våre lauvtrær varierer betydelig, fra nesten 0 % hos lønn - *Acer platanoides*, osp - *Populus tremula*, svartor - *Alnus glutinosa* og selje - *Salix caprea*, til 10,6 % hos ask - *Fraxinus excelsior*. Mange treslag i de tropiske skoger har innhold av vedparenkym på over 25 % som obeche - *Triplochiton scleroxylon*, eyong - *Sterculia oblonga* og wengé - *Millettia laurentii*. I særklasse står de letteste treslagene i verden som balsa - *Ochroma lagopus* og fromager - *Ceiba pentandra* med innhold av vedparenkym på henholdsvis 74 og 51 %. Plassering og form av vedparenkymet i treets tverrsnitt har stor betydning for anatomisk bestemmelse av treslagene. I prinsippet skiller vi mellom apotrakeidalt og paratrakeidalt vedparenkym.

Apotrakeidalt vedparenkym har ingen tilknytning til vedrør i treets tverrsnitt. Den mest vanlige inndeling av apotrakeidalt vedparenkym ser vi i figur 34. Hos våre lauvtreslag forekommer hyppigst følgende tre typer : spredt-formet, spredtformete i grupper og stigeformet. De andre typene av apotrakeidalt vedparenkym finner vi hos tropiske treslag.

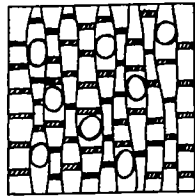
Paratrakeidalt vedparenkym ligger rundt vedrør eller rørtrakeider, og deles i grupper som vist i figur 35. Hos våre lauvtreslag forekommer oftest følgende tre typer spredtformet i grupper, sirkelformet og øyeformet. De andre typene av paratrakeidalt vedparenkym forekommer hos tropiske treslag.



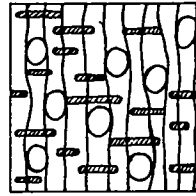
Spreddformet
(diffus)



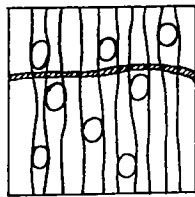
Spreddformet i
grupper



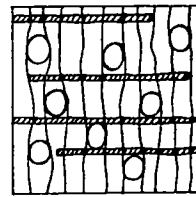
Stigeformet



Nettformet

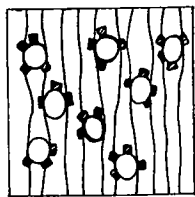


Båndformet i
årringgrensen (marginal)

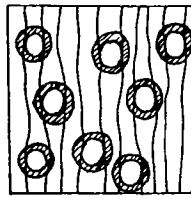


Båndformet
(konsentrisk)

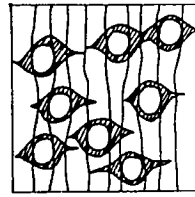
Fig. 34. Apotrakeidalt parenkym. (Bearbeidet etter R. Wagenführ 1974).



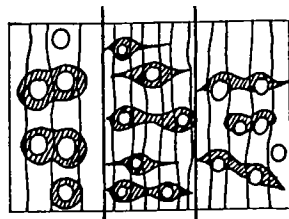
Spreddformet i
grupper



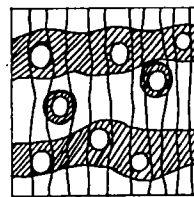
Sirkelformet
(vasicentrisk)



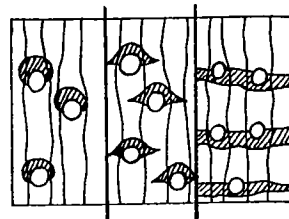
Oyeformet
(allformt)



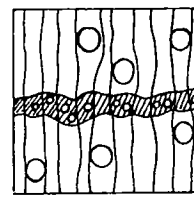
Sammenflytende
(konfluent)



Båndformet



Ensidig formet (unilateral)



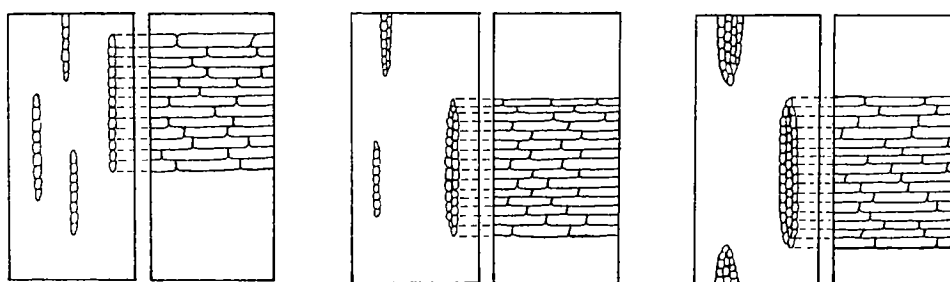
Parenkym knyttet til
harpikskanaler

Fig. 35. Paratrakeidalt parenkym. (Bearbeidet etter R. Wagenführ 1974).

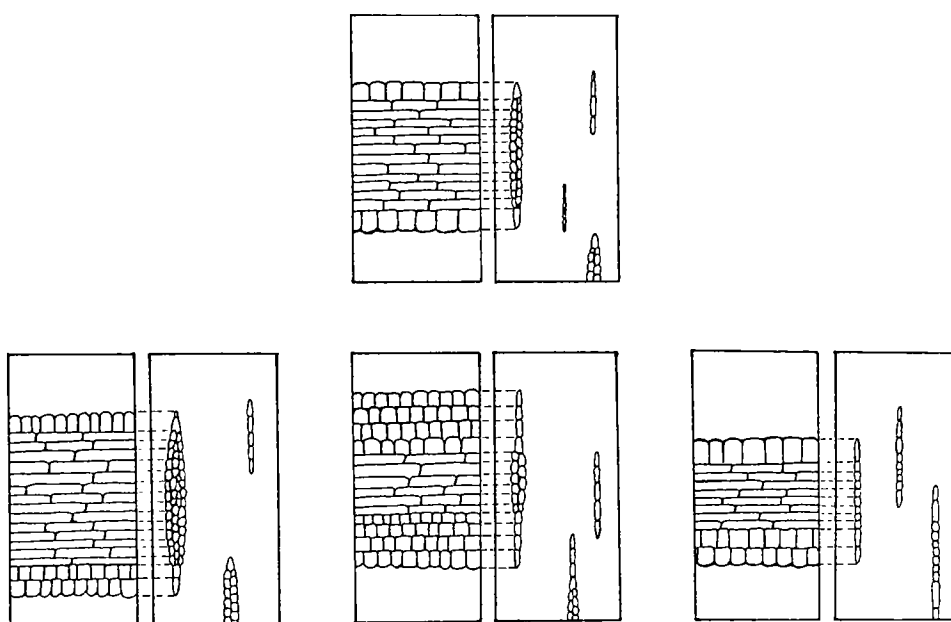
Margstråleparenkym

Tverrgående parenkym - margstråleparenkym er også mer utviklet hos lauvtrær enn hos bartrær. Margstråleparenkym hos lauvtrær er utelukkende sammensatt av parenkymatiske celler. Dette parenkym har den samme funksjon i veden som langsgående parenkym - det leder næringsstoffer og lagrer reservestoffer. Margstrålecellene hos lauvtrær er svært like dem man finner hos bartrær. De er korte, og blir ofte betegnet som "mursteinsformet". For diagnostikken ved treslagsbestemmelse har margstrålenes homogenitet stor betydning. Vi skiller i prinsippet mellom homogene og heterogene margstråler, se figur 36.

Homogene margstråler



Heterogene margstråler



*Fig. 36. Forskjellige typer homogene og heterogene margstråler.
(Bearbeidet etter D. Grosser 1977).*

Morfologisk sett er homogene margstråler sammensatt av samme type celler, dvs bare liggende celler. Disse finner en bl a hos osp - *Populus tremula*, bjørk - *Betula spp.*, lønn - *Acer spp.* og alm - *Ulmus spp.*

Heterogene margstråler er sammensatt av forskjellige typer celler, av liggende, stående eller kvadratiske celler, enten i lag eller vekselvis i samme lag i én og samme margstråle. Heterogene margstråler finner vi bl a hos lind - *Tilia spp.*, pil - *Salix spp.* og hegg - *Prunus spp.*

Størrelsesmessig skiller vi mellom ett eller flere cellelag brede margstråler. Margstråler med ett cellelag finner vi hos de fleste poppelarter - *Populus spp.*, pilarter - *Salix spp.* og or - *Alnus spp.* Spesielt brede margstråler finner vi hos bøk - *Fagus sylvatica* og eik - *Quercus spp.*. Disse kan være mer enn 20 cellelag brede.

Margstråler som er dannet i primærved, starter i margen, og går i radialretning gjennom veden, kambiet, silvevet og ut i barken. De kalles primære margstråler.

Margstråler som oppstår på et seinere tidspunkt i det sekundære kambiets liv, et stykke ut i stammetsverrsnittet, betegnes som sekundære margstråler. Anlegget for sekundære margstråler som ender i vedvevet og silvevet, dannes i andre halvdel av vegetasjonsperioden, og for det meste når det sekundære kambiet er mellom 2 og 10 år gammelt.

ANATOMISK OPPBYGNING AV BARK

Barken er den delen av treet som ligger utenfor kambiet. Den består av to hoveddeler, en fysiologisk sett aktiv innerbark (silvev), og en død del - ytterbark (korkvev). Ytterbarken beskytter treet mot mekanisk, kjemisk og mikrobiologisk angrep, samtidig som den isolerer veden og hindrer uttørring av veden fra overflaten.

I det sekundære kambiet dannes hvert år innover (sentripetalt) et lag med vedvev (sekundær xylem) og utover (sentrifugalt) et lag med silvev (sekundær floem). På den måten dannes det årringer også i barken. Størrelsen på årringene i barken varierer fra 0,1 til 1,0 mm. På grunn av cellekollaps blir årringbredden redusert.

Cellene i det sekundære floemet er 3 - 10 ganger mindre enn cellene i det sekundære xylemet. I floemet er cellene sterkt sammentrykt og kollapset.

Andelen av silvev (sekundær floem) og vedvev (sekundær xylem) produsert av det sekundære kambiet varierer, men hos gamle trær er det ca 10% silvev og 90% vedvev.

Tabell 6 angir andel av silvev (floem) produsert av kambiet hos ulike treslag.

Tabell 6. Andel av silvev (floem) hos ulike treslag.
(Etter R. Wagenführ 1989).

| Bartrær | Andel silvev i % | Lauvtrær | Andel silvev i % |
|-----------------|------------------|--------------|------------------|
| Furu | 12 - 14 | Bøk | 6 - 9 |
| Gran | 10 | Ask | 9 - 14 |
| Edelgran | 10 - 12 | Bjørk | 10 - 13 |
| Lerk | 16 - 24 | Alm | 13 |
| | | Or | 8 - 14 |
| | | Eik | 12 - 14 |

Innerbarkens hovedoppgave er som tidligere nevnt transport av assimilasjons-produkter fra krona ned til stammen og røttene. Innerbarken (bastbarken) ligger rundt kambiet og består av følgende elementer, se figur 37 :

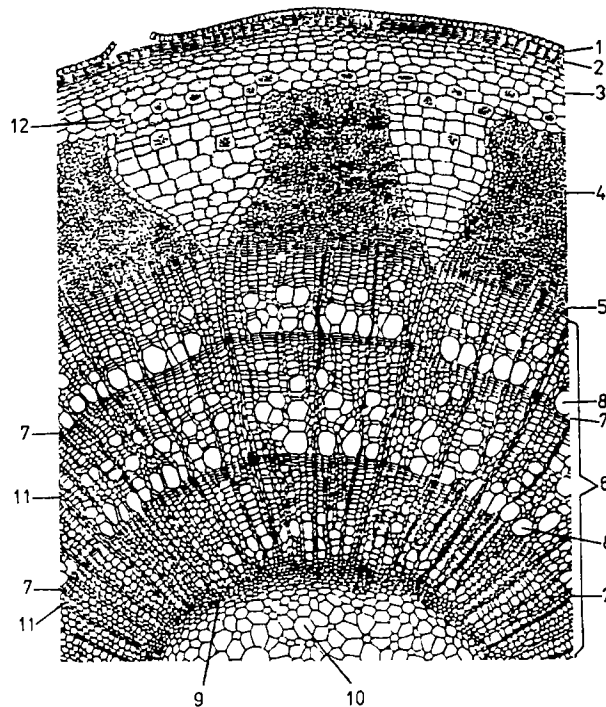


Fig. 37. Tverrsnitt av et tre år gammelt lindetre (*Tilia spp.*) : 1 - kutikula, 2 - periderm, 3 - ytterbark, 4 - innerbark, 5 - kambium, 6 - tre årringer, 7 - årringgrense, 8 - vedrør, 9 - primærxylem, 10 - marg, 11 - primær-margstråle, 12 - sekretceller. (Etter V. E. Razdorskij 1954).

1. Ledningsvev, *silrør* (hos lauvtrær) eller *silceller* (hos bartrær).
Silrør danner aksiale rekker av silrørelementer. De er tynnveggete og i tverrsnittet runde til polygonale. I tangentialsnittet er de avspisset i endene (meiselformet).
Silcellene er lange og tynne med skrå endevegger. De har fine, jevnt fordelte, poreåpninger på ende- og sideveggene.

Silrør og silceller lever bare i 1 til 2 år, sjelden 3 - 4 år (lind - *Tilia spp.*) før de blir presset sammen og kollapser. De står i direkte kontakt med de radielle margstrålecellene som transporterer assimilasjonsprodukter i treets radielle retning. Silelementene danner sammen med kambiet det såkalte sevjelaget.

2. *Bastfiber*, avstivningsvevet.
Bastfibere er lange og fortykkede fibre med smal cellelumen. De er mer eller mindre forvedet, og har små skråspaltede porer. De enkelte lagene i celleveggen hos bastfiber er tykke, og midtlamellen er for det

meste sterkt lignifisert. Bastfibre forekommer enkeltvis, båndformet i tangentiell retning i ett eller flere lag. Hos enkelte treslag som bøk - *Fagus spp.*, bjørk *Betula spp.*, or - *Alnus spp.*, gran - *Picea spp.* og edelgran - *Abies spp.* mangler bastfiber i innerbarken.

3. *Sekretceller* er spesielle celler som inneholder krystaller (kalsiumoksalat), eller danner og lagrer ekstraktivstoffer.
4. *Sklerenkymceller* er parenkymatiske celler med sterkt fortykket og lamellert cellevegg som er lignifisert. Cellene har tilnærmet isodiametrisk form, og danner ofte overgangsformer til bastfiber. De forekommer enkeltvis, i grupper eller bånd. De forekommer hos trær som danner tynn bark, og også hos trær som bruker lang tid på å danne tykkere bark som f eks bøk - *Fagus spp.* og edelgran - *Abies spp.*
5. I tillegg til disse elementer inneholder innerbarken også parenkymatiske celler som kalles *bastparenkym*. Bastparenkymet finnes for det meste i margstrålene på samme måte som i vedvevet (xylem). Det transporterer og lagrer assimilasjonsprodukter. Margstrålecellene i basten kan være både homogene og heterogene. De inneholder ofte ekstraktivstoffer.

Tykkelsen på bastlaget varierer hos våre treslag fra 2 til 15 mm. Tynt lag av bast finner vi f eks hos nåletrær som vanligvis danner tykk skorpebark, som furu og lerk. Tykt lag av bast finner vi f eks hos edelgran - *Abies spp.* og bøk - *Fagus spp.* som vanligvis danner tynn bark.

Korkkambiet og korkvevet

Utenfor silvevet (innerbark) ligger korkkambiet (fellogen). Det er et meristem som er ett cellelag tykt og produserer korkceller. Innover produseres noen få cellelag med levende, uforkorkede celler, kalt felloderm - den grønne barken.

Utover avsettes suberoderm (felle) med opp til 20 korkceller hvert år. Etter innlagring med suberin dør korkcellene raskt. Suberin er et toksisk og vannavstøtende stoff som beskytter suberoderm mot mikroorganismer og mot gjennomtrengning av vann og luft. Utenpå suberoderm finnes epiderm, et tynt lag med døde celler som ofte sprekker, flasser av og faller ned fra trærne.

Sammeliknet med veden inneholder barken mindre cellulose og mer lignin. Dessuten inneholder barken ekstraktivstoffer som harpiks, fett og garvestoffer, se tabell. 7.

Tabell 7. Sammensetning av barken hos de vanligste skandinaviske bartærne. (Etter Sandqvist & Söderman, 1977).

| Stoff | Innhold i prosent |
|-------------------|--------------------------|
| Cellulose | 20 - 30 |
| Hemicelluloser | 15 - 20 |
| Lignin | 25 |
| Tanniner | 10 - 15 |
| Ekstraktivstoffer | 5 |
| Askeinnhold | 5 |

Innerbarken har i vegetasjonsperioden vesentlig høyere fuktighetsinnhold enn ytterbarken, se tabell 8.

Tabell 8. Fuktighetsinnhold hos innerbark i en vegetasjonsperiode. (Etter Sandqvist & Söderman, 1977).

| TRESLAG | INNERBARK | YTTERBARK |
|---------|-----------|-----------|
| Gran | 160 % | 30 % |
| Furu | 220 % | 35 % |
| Bjørk | 100 % | 20 % |

YTEVED OG KJERNEVED

Yteved er definert som den ytre delen av stammen der det finnes levende parenkymatiske celler, og vannledende elementer (trakeer og trakeider) opprettholder sin vannledende funksjon. Bredden hos yteveden kan være svært forskjellig for de forskjellige treslag, helt fra noen få millimeter (noen få årringer) og opp til flere centimeter. Etterhvert som trærne blir eldre og stammen vokser i omkrets, blir de indre årringene satt ut av funksjon. De parenkymatiske cellene blir mindre vitale, stivere (lignifiserte) og dør gradvis. Hos noen treslag i den tropiske verden er det registrert levende parenkymatiske celler og tyller også i kjerneveden. Hos nåletrær *Gymnospermae* forekommer tyllendannelse meget sjelden.

Kjerneved hos våre trær blir definert som den indre delen av stammen der det ikke finnes levende celler lenger, og der reservestoffer som f.eks. stivelse er fjernet eller omdannet til spesielle, ofte konserverende kjernevedsubstanser. Treet mister med dette lagringsplass for reservestoffer i den sentrale delen av stammen. Vitaliteten hos de parenkymatiske cellene minsker fra den ytre til den indre delen av stammen. Parenkymcellenes vegger lignifiseres, og cellevevet fylles med ekstraktivstoffer. Ekstraktivstoffene dannes i epitelcellene ved omdanning av stivelse og sukker. Sammensetningen av ekstraktivstoffene er genetisk betinget, men mengden som dannes er avhengig av tilgangen på karbohydrater og aktiviteten hos enzymer som er innblandet i biosyntesen av ekstraktivstoffer. Med tiden minker vedens permeabilitet og penetrerbarhet, og fargen på veden forandres.

Trakeidenes linseporer blokkeres, de aspirerer, og kommunikasjonen mellom disse og cellene i yteveden opphører. Dette har nær bundet sammenheng med fordeling av fuktigheten i stammenes tverrsnitt. De sentrale deler av stammen er tørrere enn de ytre delene, se figur 38. Når fuktigheten i veden blir under 50 % i lengre perioder, dør de parenkymatiske cellene. Fuktighetsnivået på 50 % regnes som det kritiske eller minimale for å opprettholde livsvitaliteten hos de parenkymatiske cellene.

Fuktighetsnivået i de sentrale deler av stammen hos våre viktigste nåletrær furu og gran er ofte langt under 40 %. Ved denne fuktigheten legger linseporenes torus seg inntil den ene veggåpningen, og blir ofte fast bundet til veggåpningen med harpiksaktige stoffer. Hos en del treslag avleires harpiks, garvesyrer, fargestoffer, fett, voks, terpener, glykosider, kinoner og fenoler i kjerneveden. De eterløselige lipofile forbindelsene, de såkalte

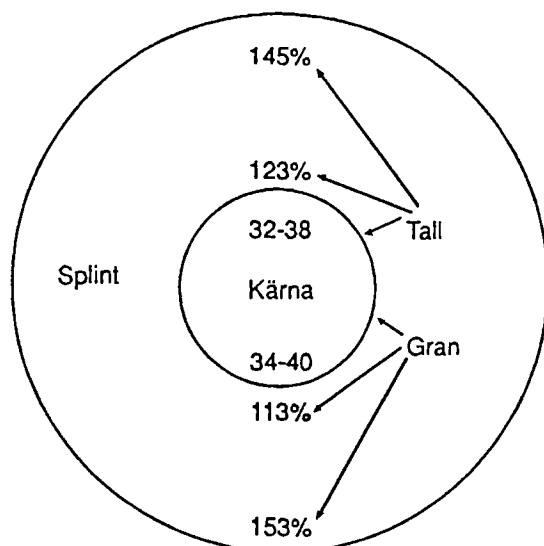


Fig. 38. Fuktighetsfordeling i stammens tverrsnitt.
(Etter B. Esping 1977).

harpikssyrene, dominerer og utgjør hovedbestanddelene i harpiksen. Fenoler er kjemisk aromatiske alkoholer. Noen av de viktigste er tanniner, flavanoider, lignaner og stilbener. Mange av vedens egenskaper, som farge og motstand mot råte, henger sammen med forekomst av disse stoffene. Noen av disse kjernevedstoffene er giftige allerede i små mengder (alkaloider). Disse stoffene øker resistensen av veden mot nedbryting av mikroorganismer og insekter. Av våre treslag har barlind *Taxus baccata*, veldig høy toksisitet. Både ved, bar og bark inneholder et meget giftig alkaloid, taxin, som er farlig også for mennesker. Stoffene i kjerneveden hos en del treslag som furu og lerk fører til at kjernevedens farge skiller seg fra yteveden. Slik kjerneved kalles gjerne hos furu og lerk for malme.

Resultater fra mange undersøkelser viser at innen samme treslag har kjernevedmengden i stor grad sammenheng med flere faktorer, som trealder, bonitet, kronestørrelse, tilvekst, treets sosiale stilling, men også arvelig disposisjon. Fra svenske undersøkelser går det fram at kjerneveddannelse også er avhengig av breddegrad. Hægglund (1935) har funnet at kjerneveddannelsen tok til ved 25 års alder i Sør-Sverige, 40 år i Midt-Sverige og ved 70 års alder i Nord-Sverige.

Hos lauvtrær er ofte kjerneveddannelse knyttet til tyllendannelse. Tyller er blæreaktige utvekster fra levende parenkymatiske celler som ligger omkring de døde vedrørene i veden. Membranen til parenkymet blir presset gjennom poreåpningen inn i vedrøret sammen med en del levende protoplasma. Membranen vokser, og parenkymprotoplasma danner tyllblærer av cellulose, lignin og pektiner. De kan fylle ut hele cellelumen hos vedrørene. I enkelte tilfeller blir tyllblærene grovere, sterkt lignifiserte (veddannede), og i rommet mellom tyllblærene blir det ofte lagret krystaller av kalsiumoksalat, kalsiumkarbonat eller harpiksaktige, gummiaktige og garveaktige stoffer. Fortyillet ved behøver ikke nødvendigvis å ha gunstig virkning på varigheten av virket, dessuten er den vanskelig å impregnere. Kjerneveddannelse, og med det tyllendannelse, forekommer hos noen treslag i relativt ung alder. Hos storrobinia *Robinia pseudoacacia* forekommer

tylledannelse allerede etter det første året. Tylledannelse er et typisk fenomen hos mange trearter i gruppen *Angiospermae*. Kjerneveddannende stoffer har vanligvis en sammensetning som er karakteristisk for vedkommende treslag. Hos noen arter som f eks hos eik - *Quercus spp.* og storrobinia - *Robinia pseudoacacia* øker med kjerneveddannelse trevirkets resistens mot nedbryting av mikroorganismer og insekter. Hos andre arter som f eks hos poppel - *Populus spp.* inneholder kjerneveden små mengder ekstraktivstoffer. Kjernevedens farge forandres etter tørking, og blir nesten lik ytevedens farge. Trevirkets resistens mot nedbryting av mikroorganismer og insekter er hos poppelarter minimal. Før yteveden omdannes til kjerneved forandres sammensetningen av grunnstoffer i veden. Noen grunnstoffer som kalium, fosfor og svovel flyttes fra de døende parenkymcellene til levende celler i nærheten av kambiet. Andre grunnstoffer som kalsium, i form av kalsiumkarbonat $Ca CO_3$ forflyttes i store mengder fra den ytre delen av stammen til kjernevedområdet. Før de parenkymatiske cellene dør, produserer de store mengder av kjerneveddannende stoffer (nekrobiotisk syntese). Disse stoffene blir innleiret i celleveggene rundt de parenkymatiske cellene og alle vevstrukturene blir gradvis imregnert. Med disse stoffene øker hos de fleste treslag trevirkets resistens mot nedbryting av mikroorganismer. Det er for det meste fenolske stoffer og alkaloider som virker toksisk allerede i spormengde. Også hos lauvtrær viser det seg at innen samme treslag har kjerneveddannelse og kjernevedmengde i stor grad sammenheng med flere faktorer som trealder, bonitet, kronestørrelse, tilvekst, treets sosiale stilling, men også arvelig disposisjon.

MAKROSKOPISK BESTEMMELSESØKKE FOR VÅRE VIKTIGSTE BAR- OG LAUVTRÆR ETTER KJENNETEGN SOM KAN SEES MED DET BLOTTE ØYE ELLER MED LUPE

BARTRÆR

Tydelige årringer med synlig overgang fra vår- til sommerved innen en og samme årring. Margstrålene er ikke synlige med det blotte øye.

- A. Harpikskanaler mangler, veden er uten fargeforskjell mellom kjerneved og yteved, årringene har jevn overgang mellom vår og sommerved.**

1) Veden er hvit med rosenaktig sjattering, bløt, lett.

Edelgran (*Abies alba* Mill.)

- B. Harpikskanaler mangler, veden har fargeforskjell mellom kjerneved og yteved, årringene har jevn overgang mellom vår og sommerved.**

1) Veden har bred, rødbrun kjerneved og smal gulaktig yteved. Veden er tung og hard.

Barlind (*Taxus baccata* L.)

2) Veden har lys gulbrun kjerneved og smal gulaktig yteved. Veden har sterk karakteristisk lukt, dårlig spaltbarhet.

Einer (*Juniperus communis* L.)

- C. Harpikskanalene er synlige i tverrsnittet bare med lupe som lyse punkter, særlig i sommervedsonen, veden er uten fargeforskjell mellom kjerneved og yteved, eller med veldig liten forskjell i fargen.**

1) Veden er lys, årringene har jevn overgang mellom vår og sommerved, harpikskanalene ligger enkeltvis og spredt.

Gran (*Picea abies* (L.) Karst.)

2) Veden har lysebrun kjerneved med lett rødlig tone og hvitaktig yteved. Veden er lett og silkeglinsende, og har skarp overgang mellom vår- og sommerved.

Sitkagran (*Picea sitchensis* (Carr.)

- D. Harpikskanalene er synlige i tverrsnittet som lyse punkter, særlig i sommervedsonen, spesielt på et fuktig tverrsnitt, fargeforskjell mellom kjerneved og yteved.**

1) Veden har gulbrun kjerneved og gulhvitt yteved. Sommervedsonen sterkt utviklet, skarp overgang fra vår- til sommerved innen en og samme årring. Harpikskanalene er små.

Furu (*Pinus sylvestris* L.)

- 2) Veden har lys gulbrunaktig kjerneved og bred, gulhvitt yteved.
Vanligvis liten fargeforskjell mellom kjerneved og yteved.

Contortafuru (*Pinus contorta* Loud.)

- 3) Veden har bred, rødbrun til purpur rød kjerneved og smal gulaktig yteved. Sommervedsonen har mørkebrun farge og er sterkt utviklet. Skarp overgang fra vår- til sommerved innen en og samme årring. Relativt få, ovale harpikskanaler.

Europeisk lerk (*Larix decidua* Mill.)

LAUVTRÆR

Spredtporete treslag

Veden er sammensatt av mange forskjellige elementer, vedrørene er usynlige, årringgrensen er mer eller mindre tydelig, ingen utpreget forskjell mellom vår- og sommerved innen en og samme årring, tykkere margstråler er synlige med det blotte øye, men hos mange arter finnes bare ett cellelag tykke margstråler som ikke kan sees med det blotte øye.

A. Veden er uten synlig kjerneved. Margstrålene er utydelige og også årringgrensen er mer eller mindre utydelig.

- 1) Veden er hvit, ofte med silkeaktig glans, årringene knapt synlige, veden er lett og løs. Veden minner noe om lind, men skiller seg klart fra denne ved utydelige margstråler

Osp (*Populus tremula* L.)

- 2) Veden er lys orangerfarget, svakt glinsende, ofte med brune striper av margparenkym i årringgrensene på radialsnittet. Margstrålene er utydelige, men i veden finnes falske margstråler (sammensatte margstråler). Veden er lett.

Svartor (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.)

Gråor (*Alnus incana* (L.) Moench.)

- 3) Veden er gråhvitt og middels tung. Margstrålene er ikke tydelige, margstrålelignende partier - såkalte falske margstråler danner svakt glinsende striper på lengdesnittet.

Hassel (*Corylus avellana* L.)

B. Veden er uten synlig kjerneved. Margstrålene er tydelige, årringgrensen er mer eller mindre utydelig.

- 1) Veden er hvit med brunaktig, rødaktig eller gulaktig skjær. Utydelige årringer ofte med brune striper i årringgrensene. Lengdesnittet har ofte vatret glans (flammet ved). Veden er middels tung og hard.

Hengebjørk (*Betula verrucosa* Ehrh.)

Dunbjørk (*Betula pubescens* Ehrh.)

2) Veden er hvit med brunaktig til rosenaktig skjær, svakt glinsende (metallvatret) på radialsnittet, lett og bløt. Årringene er ikke tydelige.

Lind (*Tilia cordata* Mill.)

3) Veden er hvit, ofte med rosenaktig eller brunaktig skjær. Veden har på lengdesnittet silkeaktig glans, ofte med flammede vatringer. Margstrålene framtrer på radialsnittet som glinsende striper. Årringene er tydelige. Veden er middels tung og hard.

Lønn (*Acer spp.*)

3a) Veden er hvit eller gulaktig, margstrålene er ofte over 1 mm brede og kan sees godt med det blotte øye.

Platanlønn (*Acer pseudoplatanus* L.)

3b) Veden er rosenaktig, margstrålene er smalere enn hos platanlønn og kan vanskelig sees med det blotte øye.

Spisslønn (*Acer platanoides* L.)

4) Veden er lys rødaktig, rosenaktig eller brunaktig. Margstrålene er meget tydelige, særlig på lengdesnittet, som brunaktige, glinsende striper eller speil. Margstrålene er meget tydelige også på tverrsnittet som lysaktige striper. Veden er middels tung og hard.

Bøk (*Fagus silvatica* L.)

5) Veden er lys brunaktig eller bengråaktig. Årringene er svakt synlige. Margstrålene er meget tydelige som glinsende flekker på tangentialsnittet og som glinsende bånd på radialsnittet. Veden har et vatret (flammet) utseende med silkeaktig glans. Veden er meget hard.

Kristtorn - (*Ilex aquifolia* L.)

C. Veden har synlig kjerneved Margstrålene er utydelige og også årringgrensen er mer eller mindre utydelig.

1) Kjerneveden er rødbrun til brun, og følger vanligvis ikke en bestemt årring. Yteveden er ofte bred, hvit til gulaktig. På lengdesnitt finnes ofte brune striper.

Selje (*Salix caprea* L.)

2) Kjerneveden er rødaktig til brunaktig. Yteveden er ofte bred, hvit til gulaktig med brede årringer. Margen er rundaktig. På lengdesnitt finnes ofte brune striper.

Hvitpil (*Salix alba* L.)

3) Gråbrun kjerneved og hvitaktig yteved. Veden har liten glans og er middels tung og hard. I årringgrensene finnes ofte brune striper.

Rogn (*Sorbus aucuparia* L.)

4) Rødbrun kjerne med tallrike margaktige flekker, yteveden er rosaaktig til gulbrunaktig. Veden har tett og homogen struktur og er middels tung og hard.

Villepletre (*Malus silvestris* (L.) Mill.)

5) Veden har rosaaktig til rødbrunaktig kjerne og nesten lik farge på yteveden, men den er ofte lysere. Veden er usedvanlig homogen, middels tung og hard, uten glans, ofte med margaktige mørke flekker. Veden har ofte dekorativ struktur med flammet utseende.

Skogpæretre (*Pyrus communis* L.)

D. Veden har synlig kjerneved. Margstrålene er tydelige, årringgrensen er mer eller mindre utydelig.

1) Veden har gulbrun kjerneved og hvit yteved, lukter ubehaglig i fersk tilstand. Årringene, spesielt i kjerneved, er tydelige. Veden er middels tung.

Hegg (*Prunus padus* L.)

2) Veden har gulrød til lys rødbrun kjerneved og gulhvitt yteved. Veden har ofte dekorativ struktur med flammet utseende og silkeaktig glans. Veden er middels tung og lukter behagelig i ferskt tilstand.

Fuglekirsebær (*Prunus avium* L.)

3) Veden har smal og gul til gulrødaktig yteved og brun til rødbrun kjerneved som ofte har fiolette sjatteringer. Veden har synlige årringrenser, jevn og homogen struktur. Veden har en vakker tekstur og nydelig glans. Veden er middels tung og hard.

Plommetre (*Prunus domestica* L.)

4) Veden har fiolettbrun kjerneved med skarp overgang til lys og smal yteved. Veden er meget hard og tung.

Syrin (*Syringa vulgaris* L.)

Ringporete treslag

Tydelige årringer med synlig overgang fra vår- til sommerved innen en og samme årring. Vedrørene i vårveden er veldig store, og kan sees i tverrsnittet med det blotte øye. Vedrørene i sommerveden er vesentlig mindre, og kan ikke sees med det blotte øye. Margstrålene er synlige med det blotte øye.

1) Veden har gulbrun til mørk brun kjerneved og smal gulaktig til brunaktig yteved. Smale kar i sommervedsonen danner lyse radiale grupper. Vedrørene i vårveden er store og danner brede striper i lengdesnittet. Margstrålene er meget store, og er synlige på alle snitt. På radialsnittet kommer de fram som glinsende bånd eller flekker som gir en dekorativ flammet tekstur. Veden er hard og tung.

Sommereik (*Quercus robur* L.)

Vintereik (*Quercus petraea* Liebl.)

2) Kjerneveden er lys brun til sjokoladebrun med grønnlig sjattering. Yteveden er gulhvit, og dekker ca 1/3 av tverrsnittet. Lyse, bølgete striper synlige i sommerveden. Disse danner grunnlaget for en vakker tekstur, ofte med flammete tegninger. Veden er middels tung og hard.

Alm (*Ulmus glabra* Huds.)

3) Veden har lys brun til gråbrun kjerneved og bred, gulaktig yteved. Ingen striper i sommervedsonen. Vedrørene er i tverrsnittet godt synlige i vårvedsonen. I lengdesnittet kan de sees som smale striper med det blotte øye. Veden er middels tung, hard og seig.

Ask (*Fraxinus excelsior* L.)

MIKROSKOPISK BESTEMMELSESNØKKELE FOR VÅRE VIKTIGSTE BAR- OG LAUVTRÆR

Veden er sammensatt for det meste av ensartede elementer - trakeider. Vedrørene (trakeer) mangler hos de fleste *Gymnospermae*, unntatt hos noen få arter i ordenen *Gnetales*, som har ekte vedrør i sekundær ved.

BARTRÆR

A. Veden er uten harpikskanaler, margstrålene bare ett cellelag tykke, sammensatt av bare parenkymatiske celler.

1) Skrueformede fortykkelseslister i trakeidene. Vedparenkym mangler. De parenkymatiske margstrålecellene har i krysningsfeltet med en trakeide porer i cupressid form.

Barlind (*Taxus baccata* L.)

2) Trakeidene glattveggete uten skrueformede fortykkelseslister, nokså tett besatt med linseporer. Lite vedparenkym, bare i overgangen mellom vår- og sommerved. De parenkymatiske margstrålecellene har i krysningsfeltet med en trakeide porer i taxodioid form. I de parenkymatiske margstrålecellene finnes ofte krystaller.

Edelgran (*Abies alba* Mill.)

3) Trakeidene kan ha finstripete vegger. Vedparenkym forekommer rikelig. De parenkymatiske margstrålecellene har i krysningsfeltet med en trakeide porer i cupressid form. I de parenkymatiske margstrålecellene i kjerneveden finnes ofte gulbrune depositumstoffer.

Einer (*Juniperus communis* L.)

B. Veden har harpikskanaler, margstrålene er fra ett til flere cellelag tykke, og er sammensatt både av parenkymatiske og trakeidale margstråleceller.

1) Tverrgående trakeider i margstrålene har grovt takkete lengdevegger. I harpikskanalene finnes 3 - 5 store, tynnveggete epitelceller. De parenkymatiske margstrålecellene har i krysningsfeltet med en trakeide store porer som utfyller hele krysningsfeltet (vindusporer). Overgangen mellom vårved og sommerved er skarp.

Furu (*Pinus silvestris* L.)

2) Tverrgående trakeider i margstrålene har glatte vegger. I harpikskanalene finnes store, tynnveggete epitelceller. De parenkymatiske margstrålecellene har i krysningsfeltet med en trakeide 2 til 3 middels store vindusporer i hvert krysningsfelt.

Contortafuru (*Pinus contorta* Loud.)

3) I harpikskanalene finnes 8 til 12 små tykkveggete epitelceller. De parenkymatiske margstrålecellene har i krysningsfeltet med en trakeide flere små piceoide porer i hvert krysningsfelt.

3a) Overgangen mellom vårved og sommerved er veldig skarp. Harpikskanalene er fåtallige, de er lange og tynne. Tverrgående trakeider i margstrålene har finhakkete vegger.

Sitkagran (*Picea sitchensis* Carr.)

3b) Overgangen mellom vårved og sommerved er jevn. Harpikskanalene ligger i de flere cellelag tykke margstrålene. Tverrgående trakeider i margstrålene har glatte vegger. Vedparenkymet er spredt, for det meste i årringgrensen.

Gran (*Picea abies* (L.) Karst.)

3c) Overgangen mellom vårved og sommerved er veldig skarp. Linseporene på trakeidens radialvegg er som regel ordnet parvis (tvillingporer). Margstråleparenkymet i kjerneveden inneholder ofte rød gul harpiks. Tverrgående trakeider i margstrålene har glatte vegger, ofte med store utbuktninger .

Europeisk lerk (*Larix decidua* Mill.)

LAUVTRÆR

Veden er sammensatt av forskjellige elementer som trakeider, vedrør, libri-formfiberer, vedparenkymceller osv. Det mest typiske for lauvtrær er forekomst av vedrør (trakeer) inni veden.

Spredtporete treslag

Vedrørene er jevnt fordelt i hele årringen. Vedrørene er små, og har en diameter på under 100 µm.

A. Margstrålene er ett cellelag tykke, vedrørene har enkel perforasjon. Vedparenkym forekommer sporadisk i årringgrensen.

1) Vedrørene ligger enkeltvis eller sammensatt i radiale grupper med 2 - 5 i hver. De har i tverrsnittet kantet form. Linseporene hos vedrørene er tettstilte og har en polygonal form. Margstrålene er sammensatt av bare liggende margstråleceller, og det er de ytterste margstrålecellene som står i forbindelse med vedrørene. Porene i krysningsfeltet mellom margstrålene og vedrørene er store og tettstilte.

Osp (*Populus tremula* L.)

2) Vedrørene ligger enkeltvis eller i par, sjelden sammensatt i radiale grupper. De er ovale i tverrsnittet. Linseporene hos vedrørene er tettstilte og har en polygonal form. Margstrålene er sammensatt av både liggende og stående margstråleceller, og det er de stående margstrålecellene som står i forbindelse med vedrørene. Porene i krysningsfeltet mellom margstrålene og vedrørene er store og tettstilte.

Selje (*Salix caprea* L.)

Pil (*Salix* spp.)

B. Margstrålene er ett til tre cellelag tykke, vedrørene har stigeformet perforasjon. I veden finnes falske margstråler. Vedparenkym forekommer sporadisk i åringgrensen.

1) Vedrørene ligger enkeltvis eller sammensatt i radiale grupper med 2 - 5 i hver. De er avrundet i tverrsnittet. Linseporene hos vedrørene er tettstilte og har en oval form. Margstrålene er ett cellelag tykke, og de er sammensatt av bare liggende margstråleceller. Det er de ytterste margstrålecellene som står i forbindelse med vedrørene. Porene i krysningsfeltet mellom margstrålene og vedrørene er meget små og tettstilte.

Svartor (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.)

Gråor (*Alnus incana* (L.) Moench.)

2) Vedrørene ligger enkeltvis eller sammensatt i radiale grupper med 2 - 8 i hver. De er ovale i tverrsnittet. Linseporene hos vedrørene ligger spredt eller i grupper og har en oval form. Margstrålene er 1 - 3 cellelag tykke og de er sammensatt av både liggende og stående margstråleceller. Det er de stående margstrålecellene som står i forbindelse med vedrørene. Porene i krysningsfeltet mellom margstrålene og vedrørene er forholdsvis store og tettstilte.

Hassel (*Corylus avellana* L.)

C. Margstrålene er ett til flere cellelag tykke, vedrørene har stigeformet perforasjon.

1) Vedrørene ligger for det meste sammensatt i radiale grupper med 2 - 7 i hver. De er ovale i tverrsnittet. Linseporene hos vedrørene er tettstilte og har en polygonal form. Perforasjonsfeltet har mange stige-trinn (opp til 25). Margstrålene er 1 - 4 cellelag tykke og sammensatt av bare liggende margstråleceller. Alle margstrålecellene står i forbindelse med vedrørene. Porene i krysningsfeltet mellom margstrålene og vedrørene er tettstilte og små. Vedparenkym forekommer sporadisk i åringgrensen.

Hengebjørk (*Betula verrucosa* Ehrh.)

Dunbjørk (*Betula pubescens* Ehrh.)

2) Vedrørene ligger sammensatt i radiale grupper med opp til 20 vedrør i hver. Perforasjonsfeltet har mange stige-trinn (opp til 35). Vedrørene er kantete nesten rektangulære i tverrsnittet. På veggens innerside finnes skruestripninger. Linseporene hos vedrørene er små og spredtstilte. Margstrålene er 1 - 10 cellelag

tykke og sammensatt av nesten kvadratiske margstråleceller. Alle margstrålecellene som står i forbindelse med vedrørene. Porene i krysningsfeltet mellom margstrålene og vedrørene er tettstilte og små. Vedparenkym forekommer spredt i veden.

Kristtorn (*Ilex aquifolia* L.)

D. Margstrålene er ett til flere cellelag tykke, vedrørene har både stigeformet og enkel perforasjon.

1) Vedrørene ligger for det meste enkeltvis eller i små radiale grupper. De er runde eller ovale i tverrsnittet. Linseporene hos vedrørene er store, ovale og spredtstilte. Margstrålene forekommer i to forskjellige størrelser - enlagete, svakt heterogene, eller opp til 20 cellelag tykke. De store danner i tverrsnittet en trompetformet utvidelse i åringgrensen. Det er de stående margstrålecellene som står i forbindelse med vedrørene. Porene i krysningsfeltet mellom margstrålene og vedrørene er tettstilte og små. Vedparenkym forekommer enkeltvis eller i grupper, rikelig spredt mellom vedfibrene.

Bøk (*Fagus silvatica* L.)

E. Margstrålene er ett til flere cellelag tykke, vedrørene har enkel perforasjon.

1) Vedrørene ligger for det meste enkeltvis, sjelden sammensatt i små radiale grupper. De er ovale i tverrsnittet og inneholder ofte mørkaktige deposita. Margstrålene er 1 - 3 cellelag tykke og sammensatt av bare liggende margstråleceller. Vedparenkym forekommer spredt mellom trakeidene.

Villepletre (*Malus silvestris* (L.) Mill.)

2) Vedrørene ligger for det meste enkeltvis, sjelden sammensatt i små radiale grupper. De er ovale eller kantete i tverrsnittet og inneholder ofte mørkaktige deposita. Margstrålene er 1 - 3 cellelag tykke og homogene. Vedparenkym forekommer rikelig spredt mellom trakeidene, og vedparenkymcellene inneholder ofte krystaller.

Skogpæretre (*Pyrus communis* L.)

F. Margstrålene er ett til flere cellelag tykke, vedrørene har enkel perforasjon, og på veggens innerside finnes skruestripninger.

1) Vedrørene ligger for det meste enkeltvis, sjelden sammensatt i små radiale grupper. De er runde i tverrsnittet. Linseporene hos vedrørene er tettstilte og har en polygonal form. Margstrålene er 1 - 6 cellelag tykke og sammensatt av bare liggende margstråleceller. De ytterste margstrålecellene står i forbindelse med vedrørene. Porene i krysningsfeltet mellom margstrålene og vedrørene er tettstilte og små. Vedparenkym forekommer sjelden, spredt i åringgrensen.

Spisslønn (*Acer platanoides* L.)

2) Vedrørene ligger for det meste enkeltvis. De er runde i tverrsnittet. Linseporene hos vedrørene er tettstilte og har en polygonal form. Margstrålene er 1 - 6 cellelag tykke og sammensatt av både liggende og stående margstråleceller. Alle margstrålecellene står i forbindelse med vedrørene. Porene i krysningsfeltet mellom margstrålene og vedrørene er tettstilte og små. Vedparenkym forekommer sjelden.

Hegg (*Prunus padus* L.).

3) Vedrørene ligger for det meste enkeltvis, sjelden sammensatt i små radiale grupper med 3 - 5 i hver. De er ovale i tverrsnittet. Vedrørene inneholder i kjerneveden gummiaktige deposita. Margstrålene er 1 - 8 cellelag tykke og sammensatt av både liggende og stående margstråleceller.

Plommetre (*Prunus domestica* L.)

4) Vedrørene ligger for det meste enkeltvis. De er kantet i tverrsnittet. Linseporene hos vedrørene er små og spredtstilte. Margstrålene er 1 - 3 cellelag tykke og sammensatt av bare liggende margstråleceller, selv om de ytterste kan ha mer eller mindre kvadratisk form. Alle margstrålecellene står i forbindelse med vedrørene. Porene i krysningsfeltet mellom margstrålene og vedrørene er tettstilte og små. Vedparenkym forekommer sjelden, spredt i årringgrensen.

Rogn (*Sorbus aucuparia* L.)

5) Vedrørene ligger for det meste sammensatt i små radiale grupper. De er ovale i tverrsnittet. Linseporene hos vedrørene er tettstilte og har en polygonal form. Margstrålene er 1 - 4 cellelag tykke og sammensatt av både liggende og stående margstråleceller. Det er bare de ytterste margstrålecellene som står i forbindelse med vedrørene. Porene i krysningsfeltet mellom margstrålene og vedrørene er tettstilte og små. Vedparenkym forekommer rikelig, båndformet mellom margstrålene.

Lind (*Tilia cordata* Mill.)

6) Vedrørene ligger for det meste sammensatt i små radiale grupper. De er tallrike og ovale i tverrsnittet. Margstrålene er 1 - 3 cellelag tykke og sammensatt av både liggende og stående margstråleceller. Vedrørene og margstrålecellene i kjerneveden inneholder store mengder gulaktig farget deposita. Vedparenkym forekommer sjelden, spredt i årringgrensen.

Syrin (*Syringa vulgaris* L.)

Halvringsporete treslag

Vedrørene er jevnt fordelt i hele årringen. De er større og mer tallrike i vårveden, og blir mindre og ikke så tallrike utover mot årringgrensen.

- A. Margstrålene er ett til flere cellelag tykke, vedrørene har enkel perforasjon, og på veggens innerside finnes skruestripninger.**

1) Vedrørene ligger for det meste enkeltvis eller i par, sjelden sammensatt i små radiale grupper. De er ovale i tverrsnittet. Vedrørene i kjerneveden inneholder gummiaktige deposita. Margstrålene er 1 - 4 cellelag tykke og de er sammensatt av både liggende og stående margstråleceller. Vedparenkym forekommer sjelden, spredt i årringgrensen.

Fuglekirsebær (*Prunus avium* L.)

Ringporete treslag

Vedrørene i vårveden er veldig store og kan sees i tverrsnittet med det blotte øye. Vedrørene i sommerveden er vesentlig mindre, og danner sammen med trakeider og vedparenkymatiske celler stoffledende vevgrupper.

A. Margstrålene er ett til flere cellelag tykke, vedrørene har enkel perforasjon.

1) Vedrørene i vårveden er ofte tilstoppet med tyller. Linseporene hos vedrørene er store og ligger spredt. Stoffledende vevgrupper i sommerveden danner radiale grupperinger. Margstrålene er 1 - 20 cellelag tykke. De ett cellelag tykke margstrålene er sammensatt av både liggende og stående margstråleceller. Alle margstrålecellene står i forbindelse med vedrørene. Porene i krysningsfeltet mellom margstrålene og vedrørene er tettstilte og små. Vedparenkym forekommer rikelig.

Sommereik (*Quercus robur* L.)

Vintereik (*Quercus petraea*) (Liebl.)

2) Linseporene hos vedrørene er tettstilte og har en polygonal form. Stoffledende vevgrupper i sommerveden er ordnet i bølgeformete bånd. Sommervedrørene er meget tallrike, og har spiralformete fortykkelseslister på innersiden av celleveggene. Margstrålene er homogene og 1 - 7 cellelag tykke. Det er bare de ytterste margstrålecellene som står i forbindelse med vedrørene. Porene i krysningsfeltet mellom margstrålene og vedrørene er små og spredtstilte. Vedparenkym, både apotrakeidalt og paratrakeidalt, forekommer rikelig.

Alm (*Ulmus glabra* Huds.)

3) Linseporene hos vedrørene er små og tettstilte. Sommervedrørene er ikke så tallrike, og ligger enkeltvis eller i par. Vedrørene i kjerneveden er ofte tilstoppet med tyller. Margstrålene er homogene og 1 - 4 cellelag tykke. De ytterste cellene i margstrålene er litt mindre i tverrsnitt, men like høye som de andre cellene i margstrålene. Alle margstrålecellene står i forbindelse med vedrørene. Porene i krysningsfeltet mellom margstrålene og vedrørene er tettstilte og små. Vedparenkym, både apotrakeidalt og paratrakeidalt, forekommer meget rikelig.

Ask (*Fraxinus excelsior* L.)

ANATOMISKE EGENSKAPER

| TRESLAG | KARDIAMETER | | ANTALL KAR pr. mm ² | | KARANDEL I PROSENT | FIBER | | FIBER- ANDEL I PROSENT | MARGSTRALE | | MARG- STRAL- ANDEL I PROSENT | VEDPA- RENKYM- ANDEL I PROSENT |
|--|-------------|----------------|-----------------------------------|----------------|--------------------------|--------------|----------------------|------------------------------|--------------|-----------|---------------------------------------|---|
| | VÅRVED | SOMMER- VED | VÅRVED | SOMMER- VED | | TYKKELSE | LENGDE | | HØYDE | BREDDDE | | |
| | µm | µm | n | n | % | µm | µm | µm | µm | % | | |
| ALM <i>Ulmus glabra</i> Huds. | 150 | 35 | 50 | 230 | 29,0 | 10,0 | 1200 | 51,0 | 480 | 48 | 14,0 | 6,0 |
| ASK <i>Fraxinus excelsior</i> L. | 120 | 50 | 7 | 15 | 12,1 | 18,6 | 1200 | 62,4 | 290 | 27 | 14,9 | 10,6 |
| BJØRK <i>Betula verrucosa</i> Ehrh. | 90 | | 50 | | 24,7 | 13,8 | 1055 | 64,8 | 240 | 15 | 10,5 | 2,0 |
| BØK <i>Fagus sylvatica</i> L. | 70 | | 120 | | 31,0 | 14,6 | 900 | 37,4 | 2000 530 | 120 40 | 27,0 | 4,6 |
| EIK <i>Quercus robur</i> L. | 210 | 70 | 8 | 25 | 23,6 | 16,7 | 880 | 51,2 | 38000 160 | 750 15 | 20,3 | 4,9 |
| LIND <i>Tilia cordata</i> Mill. | 60 | | 175 | | 17,0 | 18,3 | 900 | 72,0 | 480 | 20 | 9,0 | 2,5 |
| LØNN <i>Acer platanoides</i> L. | 70 | | 30 | | 10,0 | 17,5 | 900 | 75,0 | 470 | 53 | 15,0 | |
| OSP <i>Populus tremula</i> L. | 50 | | 80 | | 26,4 | 19,3 | 1060 | 60,9 | 340 | 13 | 12,7 | |
| ROGN <i>Sorbus aucuparia</i> L. | 45 | | 125 | | 32,0 | 19,5 | 1120 | 47,0 | 235 90 | 38 16 | 20,0 | 1,0 |
| SELJE <i>Salix caprea</i> L. | 55 | | 100 | | 42,5 | | 1050 | 47,5 | | | 10,0 | |
| SVARTOR <i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn. | 55 | | 100 | | 29,0 | 14,6 | 1010 | 58,0 | 300 | 10 | 12,0 | |
| GRAN <i>Picea abies</i> (L.) Karst. | | | | | | 35,5 28,1 | 1300 2800 4300 | 95,3 | 150 | 11 | 4,7 | 1,4 |
| FURU <i>Pinus sylvestris</i> L. | | | | | | 44,2 30,1 | 1800 3100 4500 | 93,1 | 285 | 25 | 5,5 | |

Etterord

Jeg vil gjerne takke forskningstekniker Sigrun Kolstad-Lindblad for glimrende tegninger og laborantleder Kari Hollung for språklig korrekturlesing.

LITTERATURLISTE

- BALABÁN, K. 1955 : Anatomie dreva. (Vedanatomy), SZN - Praha.
COTÉ, W. A. 1967 : Wood Ultrastructure - An Atlas of Electron Micrographs. Seattle : Univ. of Washington Press.
GROSSER, D. 1977 : Die Hölzer Mitteleuropas, Springer-Verlag, Berlin.
HAYGREEN, J. G. and J. L. BOWYER 1996 : Forest products and wood science, Iowa State University Press / AMES.
HEJTMÁNEK, J. 1962 : Lesnická botanika (Praktická rukovet lesnická), (Skogbotanik SZN Praha.
KAVINA, K. 1950 : Anatomie rostlin. (Planteanatomy), Praha.
KOLLMANN, F. 1951 : Technologie des Holzes und der Holzwerkstoffe. Erster band - Springer Verlag - Berlin.
KUCERA, B. 1967 : Mikroskopické zjišťování domácích dřevin (Mikroskopisk bestemmelsesnøkkel), (Stensiltrykk).
KUCERA, B. 1993 : Treslagenes anatomi og egenskaper. Skogforsk, (Stensiltrykk).
LANDE, S. 1995 : Trevirkets anatomi og kjemi. Semesteroppgave, NLH, Ås - Stensiltrykk.
MATOVIC, A. 1977 : Nauka o dreve. Nakladatelství VSZ, Brno.
MORK, E. 1946 : Vedanatomy. J. G. Tanum - forlaget, Oslo.
POZGAJ, A. et al. 1993 : Struktúra a vlastnosti dreva. Příroda a.s. Bratislava.
SAARMAN, E. 1992 : Träkunskap. Specialbok X-726, Sveriges Skogsindustrieförbund.
STEMSRUD F. og L. NAGODA 1962 : Skogbruksboka. Trevirkets egenskaper, Skogforlaget A/S.
STEMSRUD F. 1989 : Trevirkets oppbygning - Vedanatomy. Universitetsforlaget Oslo.
SVANDA, J. a S. SINGLER 1969 : Nauka o lese. SZN Praha.
REISÆTER, O. 1978 : Dendrologi. NLH, Ås - Stensiltrykk.
VESTØL, G. I. 1995 : Veddannelse og anatomi. Semesteroppgave, NLH, Ås - Stensiltrykk.
VOTRUBOVÁ, O. 1997 : Anatomie rostlin. (Planteanatomy), Nakladatelství University Karlovy, Praha.
WAGENFÜHR, R. 1966 : Anatomie des Holzes, Veb Fachbuchverlag Leipzig.
WAGENFÜHR, R. und Chr. Scheiber 1974 : Holzatlas, Veb Fachbuchverlag, Leipzig.

