

~~346~~

GRØNTANLEGGSPLANTER

Vekst og etablering

Av

Atle Håbjørg

Institutt for Dendrologi og planteskoledrift  
Norges landbrukshøgskole  
1985.

HAB  
27

HAB 27

NORGES LANDBRUKSHØGSKOLE  
INSTITUTT FOR HAGEBRUK  
SEKSJON GRØNTANLEGGSPLANTER

GRØNTANLEGGSPANTER

Vekst og etablering

Av

Atle Håbjørg

Institutt for Dendrologi og planteskoledrift  
Norges landbrukshøgskole  
1985.

NORGES LANDBRUKSHØGSKOLE  
INSTITUTT FOR HAGEBRUK  
SERIEN GRØNTANLEGGSPANTER

Vf. 2972

## **Etablering og vekst av vegetasjon i grøntanlegg**

Velutviklede vegetasjonselementer i god vekst er en grunnleggende forutsetning for trivelige og slitesterke grøntanlegg. For å oppnå dette må forholdene legges til rette slik at stoffproduksjonen hos den enkelte plante blir størst mulig, enten den inngår i en plenbestand, hekk, buskrabatt eller trebestand. Stoffproduksjonen skjer ved fotosyntese og den energi som bindes i den prosessen og som seinere frigjøres ved respirasjonen, driver de andre prosessene i plantene. Sol- og/eller lysenergi driver fotosyntesen. De råstoffer som trengs i fotosyntesen tas dels fra lufta og fra jorda tas vatn og mineraler. For å optimalisere veksten hos plantene kreves det kunnskaper om

- jord og jordkultur
- opptak og transport av vatn og næringsstoffer i planter og hvordan dette påvirkes av miljøfaktorene
- vekst og utvikling av vegetasjonen og hvordan miljø og kulturinngrep påvirker dette
- ulike planteslag og økotypens krav til miljøforholdene

### I JORD OG JORDKULTUR

Jorda er vegetasjonens lager av vatn og næringsstoffer. Istandsetting av et godt dyrkingsmedium er nødvendig for etablering og vekst av vegetasjonen og på lengre sikt av stor betydning for vekstens konkurranse- og overlevelsevne. I følge en amerikansk undersøkelse skyldes 80% av problemene med vegetasjonen i ulike typer grøntanlegg dårlige jordbunnsforhold. (Jewell 1981).

- utilfredsstillende pH, næringsinnhold og nærings sammensetning
- for lågt innhold av organisk materiale i jorda
- liten mikrobiologisk aktivitet
- komprimert jord med lågt porevolum og dårlig lufttilgang.

#### 1. Jordas sammensetning

Jorda består av tre hovedelementer - luft, vatn og fast stoff (organiske og uorganiske forbindelser). Jordas dyrkingskvalitet er avhengig av et gunstig forhold mellom disse elementer.

## Jordlufta

Det totale porevolum i jorda bør være i størrelsesorden 30-50%. Hvor stor del av dette porevolumet som inneholder luft er i første rekke avhengig av mengden av vatn i jorda. Normalt bør luftinnholdet utgjøre ca 20% for å gi optimal vekst hos plantene. Oksygenet er den viktigste komponent i jordlufta. Det er nødvendig for den mikrobielle aktivitet og dessuten trenger alle røtter tilgang på oksygen for respirasjonen. I jord med dårlig luftveksling mellom atmosfære og jord synker oksygeninnholdet. Dette er et ikke uvanlig fenomen i grøntanlegg som er utsatt for sterk trafikkbelastning, eks. grasbaner o.l. eller ved bruk av tunge anleggs- eller vedlikeholdsmaskiner. Særlig er faren for jordkomprimering stor i kohesjonsjordarter (leire o.l.). Friksjonsjordarter som har grove korn uten sammenbindende krefter og lite omdannede organiske jordarter lar seg vanskelig eller ikke komprimere i det heile tatt. I grov sandjord skjer vanligvis oksygenfornyningen for raskt og i stiv leire for seint. I begge tilfeller kan situasjonen bedres ved tilførsel av organisk materiale. Tilføring av sand i leirjord fører derimot ikke til bedret oksygentilgang uten at sandinnholdet økes radikalt.

Oksygeninnholdet avtar nedover i jorda. Fra normalt 21% i jordoverflata kan den ved en jorddybde på 1,5m i ekstreme tilfeller gå ned i 1-2%. Oversvømmelser eller kunstig oppdemming vil alltid føre til en drastisk reduksjon i surstoffinnholdet. Om dette skjer mens røttene er i hvile, gjør det vanligvis liten eller ingen skade. I den mest intense vekstperioden vil derimot røttene kunne skades etter kort tid. O<sub>2</sub> innhold.

Optimal vekst skjer ved et oksygeninnhold i jordlufta på bortimot 20% og først når surstoffinnholdet nærmer seg 10% kan det registreres redusert rotvekst av særlig betydning. En del trær, feks. flere *Salix* spp, *Myricaria germanica* og urter som *Equisetum fluviatile* m.f. kan vokse og oppta nærings sjøl om surstoffinnholdet i jorda er under 1%. Ellers kan nevnes at følgende arter tåler minimum 10 dagers oversvømmelse (New York 1972).

*Fraxinus excelsior*,  
*Populus* spp,  
*Salix* spp,  
*Tilia cordata*.

Eksempler på planter som ikke tåler lang tids oversvømmelse:

*Acer platanoides*,  
*Betula papyrifera*,  
*Picea abies*,  
*Sorbus aucuparia*,  
*Taxus cuspidata*.

## Jordvatn

Vatnet i jorda kan være fritt dvs bare påvirket av tyngdekraften eller bundet på en eller annen måte.

Hygroskopisk vatn tas opp fra vatndampen og opptrer som en tynn film på jordpartiklene.

Kapillært vatn finnes i en tjukkere film og er bundet til jordpartiklene av sin egen overflatekraft. Når to jordpartikler med ulik fuktighet er i kontakt med hverandre, vil den med tørrere overflate ha en sterkere tiltrekningskraft og vatnet vil gå fra den fuktige til den tørrere partikkel. På den måten virker den kapillære ledningsevne i alle retninger i jorda. Vatnet suges til de tørreste områder enten dette er nedenfra og oppover eller omvendt.

Fritt vatn er vatn hvis overflatekraft ikke lenger er sterkere enn gravitasjonen og derfor synker ned gjennom de større porer i jorda etter regn/snøsmelting osv. Når vatnmengden nede i jorda er så stor at den fyller alle åpninger, kalles det grunnvatn. Grunnvatn i bevegelse er gunstig for plantene fordi det kan gi rik tilførsel av næringsstoffer. Stillestående grunnvatn, særlig om det står høgt i jorda, er skadelig for planter og fremmer grunn rotutvikling.

Å regulere grunnvatnspeilet til ønsket dybde og dessuten sørge for best mulig kapillærvirkning hører med blant de viktigste oppgaver i jordkulturen. Mengden av kapillært vatn i leirjord er relativt lågt. Det utgjør bare 20-50% av tørr jord. I organisk jord er den mye større. For kvitmosetorv kan den således gå opp i 800-1000%. Innblanding av organisk jord er derfor brukt både i sand og leirjord for å øke jordas kapillære ledningsevne.

Vegetasjonens krav til vatntilgang varierer mye. **Festuca ovina**, **Pinus silvestris**, **Quercus robur** m.fl. foretrekker gjerne litt tørre jordarter, mens **Salix** spp, **Alnus** spp **Agrotis** spp heller setter pris på fuktigere jordarter

### Næringsinnhold

Næringsstoff blir gjort tilgjengelig for plantene ved forvitring av uorganiske partikler og ved nedbryting av organisk materiale. Jordas evne til å frigjøre næringsstoffer og dessuten kapasitet til å lagre dette eller tilført næring, bestemmer jordas fertilitet. Kationombyttingskapasiteten, dvs. jordas evne til å binde kationer til de negativt ladede kolloider, er et mål for jordas evne til å lagre næringsstoffer. Minskende partikkelstørrelse og dermed økt leirinnhold øker lagringsevnen for kationer eks. K, Mg, Fe, Ca osv. Kationer bundet til leirpartikler er utbyttbare, men så lenge de er bundet er de ikke utsatt for utvasking. Om de erstattes med andre, er de utsatt for utvasking. Anioner, dvs. negativt ladede ioner NO<sub>3</sub>, SO<sub>4</sub> osv, er vanligvis oppløst i jordvæska og sterkt utsatt for utvasking. Fosfor som også er et særs viktig anion er derimot normalt bundet til tungstløselige forbindelser i jorda og ikke utsatt for utvasking.

Næringsstofftilgangen i jorda er sterkt påvirket av kalktilstanden eller pH. Ved for høy pH oppstår det lett mangel på flere mikronæringsstoffer, mens sur jord kan gi forgiftning av feks. aluminium og mangan. Jorda utsettes for en stadig forsuring ved tilførsel av ammoniumnitrogen, ved

utvasking og innhold av sure komponenter i nedbøren, samt sure nedbrytingsprodukter og ved plantenes næringsopptak. Summen av de forsurende prosesser varierer naturligvis mye på ulike steder i landet. Vanligvis er den i størrelsesorden 15-30kg CaO/år. Forsuringen er størst på Sørlandet hvor den sure nedbøren er størst. Registreringer i karkulturer har vist at den på de mest utsatte steder er opptil 0,2-0,3 pH-enheter pr år. (HÅBJØRG 1975).

Kalktilstanden i jorda reknes vanligvis å være tilfredsstillende ved en pH på 5,5-6,5 i mineraljord og ca pH 5,5 for myrjord, men optimal kalktilstand varierer også med planteart. Planterlag som lever i symbiose med nitrogenfikserende organismer krever relativt høy pH, mens Rhododendron og enkelte bartrær vokser best om pH er låg. De fleste jordtyper trenger kalking. Grovt regnet vil 100kg kalksteinsmjøl/da heve pH med 0,1 enhet. I etablerte grøntanlegg bør det helst kalkes regelmessig. På sterkt belasta anlegg i Sør-Norge bør det kalkes med feks. 100-150kg kalksteinsmjøl/da hvert annet år, fremfor å kalke sjeldnere og med store mengder. På steder med mindre sur nedbør og mer kalkrike bergarter slik det er i Nord-Norge, bør det ikke kalkes så ofte. Ved nyanlegg bør det brukes større mengder. Enkelte anleggsgartnere bruker gjerne 1000kg pr da. Dette er unødvendig mye. Generelt vil mengder over 500kg pr da gi liten tilleggs effekt.

Innholdet av næringsstoffer i jord varierer som nevnt med jordart og dannelsesmåte. Det er imidlertid sjelden at man ved etablering av vegetasjon i grøntanlegg har med reine jordarter å gjøre. Jorda er vanligvis så mye gravd i og endevendt at det bare er undergrundsjord igjen. Den er svært næringsfattig og uten organisk materiale. Det er en del variasjon i næringsinnhold avhengig av opphavsmateriale. Granitt, sparagmitt og dels skifer gir næringsfattige jordarter, mens kambro-silur bergarter, basalt, amfibolitt m.fl. gir relativt næringsrike løsavleiringer, og også næringsrike masser ved knusing (sprenging).

Tabell 1. Totalt innhold av kalsium, magnesium, kalium og natrium (mg pr 100 g) i nysprengt materiale (HÅBJØRG 1977).

Bergart	Al-ekstrakte	HNO <sub>3</sub> -ekstraktet
Granitter	15-20 mg	150-300 mg
Sparagmitt	50-60 "	150-200 "
Valdresskifer	25-30 "	150-250 "
Grønnskifer/grønnstein	ca 150 "	ca 400 "
Basalt	" 750 "	" 1500 "
Amfibolitt	" 1250 "	" 2500 "

**Tabell 2.** Innhold i lettløselig fosfor og kalium i undergrunnsjord fra ulike områder (mg pr 100 g jord i AL-ekstrakt).

	Fosfor	Kalium
-----		
Grunnfjellsområder		
Morenetak	0,4	4,0
Sandtak	0,8	1,3
Kambro-Silur områder		
Morenetak	1,9	2,8
Sandtak	0,9	1,0

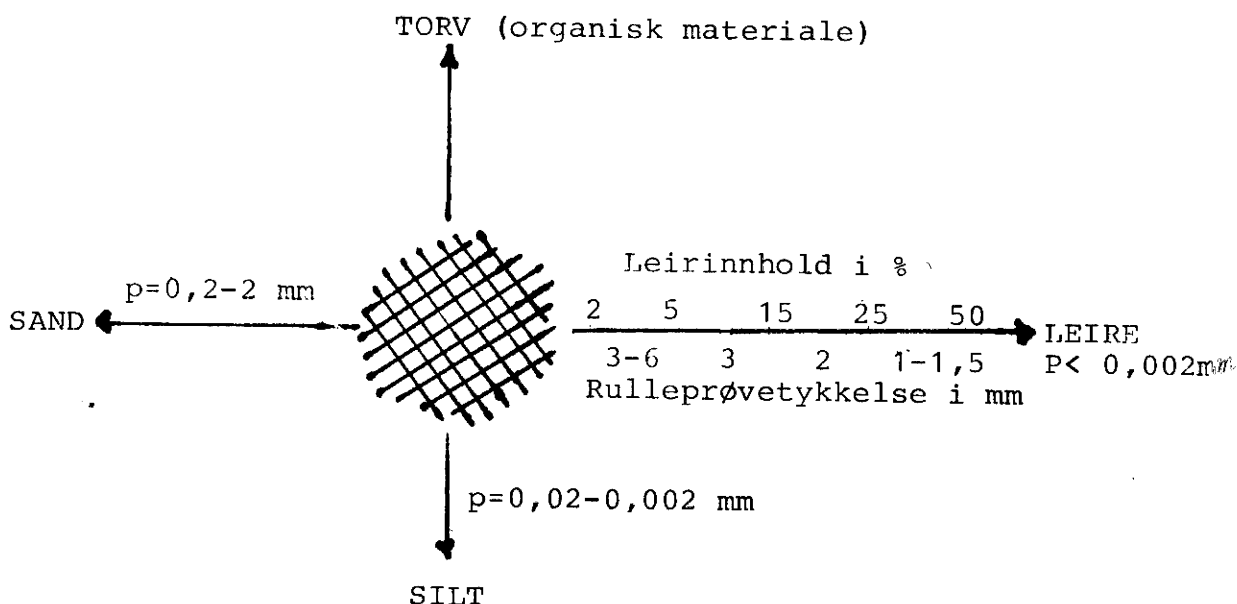
## 2. Jordartenes bruksegenskaper

Vegetasjonen kan vokse i praktisk talt alle typer jord, men jo mer ekstremt dyrkingsmediet er, jo strengere krav settes til riktig dosering av næringsstoffer og vatn. Slike jordtyper blir derfor svært vedlikeholdskrevende. Ønskes det å redusere vedlikeholdet til et minimum må jorda ha en viss evne til sjølregulering. Høg pH og stor lagringsevne for næringsstoffer og vatn setter jorda i stand til å lagre et overskudd og samtidig stå imot perioder med underskudd. Når det gjelder vatn, kan overskuddet bli for stort i forhold til lagerkapasiteten. I slike tilfeller bør jorda ha stor nok transportevne til å kvitte seg med overflødige mengder. Ved transport av overflødig vatn fra jorda oppstår utvasking av lettløselige næringsstoffer feks  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{K}^+$  osv. I store deler av Norge er det et betydelig vatnoverskudd. Det gjelder særlig kystområdene. Der er næringstilgangen vanligvis mest begrenset for plantevekst. Samtidig vil drenering være et problem på tett jord. På Østlandet og Sørlandet er det vanligvis vatnmangel på forsommeren og vatnoverskudd høst og tidlig vår. I de indre strøk av Østlandet er nedbøren mindre enn fordampningen og under slike forhold oppstår en større transport av vatn oppover i jorda enn nedover. Når dette vatnet fordamper, utfelles det salter i jordoverflata og det oppstår "saltbitterjord". Konsentrasjonen av salt i overflata kan under slike forhold bli så stor at det umuliggjør plantevekst. I de nordlige og høgereliggende områder er veksttida kort. Under slike forhold er jordtemperaturen en av de mest begrensende faktorer for plantevekst.

En rekke forfattere har forsøkt å gi oppskrifter på dyrkingsmedium for ulike typer grøntanlegg, men dette er praktisk talt umulig under så varierende miljøbetingelser som vi har i Norge. Det er forøvrig heller ikke gjennomførbart fordi man på flere steder mangler de nødvendige jordkomponenter. I praksis er vi derfor henvist til med utgangspunkt i stedets tilgjengelige ressurser å komponere det dyrkingsmediet som passer best. Følgende egenskaper hos dyrkingsmediet er viktige:

- god tilgang på næringsstoffer
- god tilgang på oksygen
- høg pH
- god vatntilgang
- akseptabel jordtemperatur

Figur 1. Jordas egenskaper bestemmes i stor grad av balndingsforholdet mellom følgende komponenter (NJØS 81).



#### Humusjord:

- stor lagringsevne for nyttbart vatn og næringsstoffer
- stabil jordstruktur
- god luftveksling
- dårlig bæreevne
- dårlig varmeledningsevne

Torvjord er svært vanskelig byggegrunn pga store setninger, men lett å jordarbeide og den er et utmerket dyrkingsmedium forutsatt god kalking og gjødsling. Det er særlig viktig med sterk gjødsling på humusrik skogsjord.



### Leirjord:

- stor lagringsevne for næringsstoffer
- middels lagringsevne for vatn
- liten luftveksling
- bæreevnen varierer med fuktighet
  - våt leire --> liten bæreevne og vanskelig jordarbeiding
  - tørr leire --> stor bæreevne, smuldres **ikke** ved arbeidning
  - fuktig leire --> stor bæreevne, smuldrer lett ved arbeidning
  - stort behov for drenering, særlig viktig med overflatedrenering. Komprimeres lett og mister da raskt sine gode dyrkingsegenskaper. God byggegrunn.

### Siltjord:

- stor lagringsevne for nyttbart vatn \*
- liten lagringsevne for næringsstoffer
- liten luftveksling
- relativt dårlig varmeledningsevne
- må dreneres
- sterkt utsatt for overflateerosjon og solifluksjon

### Sandjord:

- svært liten lagringsevne for vatn og næringsstoffer
- grove partikler som ikke lar seg komprimere fordi den mangler sammenbindende krefter
- rask oppvarming
- god luftveksling
- god byggegrunn med stor bæreevne
- sjøldrenerende

### 3. Jordforbedring

Jordforbedringsmidler er stoffer som tilføres for å forbedre de kjemiske, fysiske og biologiske forholdene i jorda, forskjellig fra gjødsel som tilføres for plantenæringens skyld. I kulturjord er det kalk som er det viktigste jordforbedringsmiddel og det virker først og fremst på pH, (Se næringsstoffer) men dels også strukturen i jorda, særlig leirjord. Også i grøntanlegg er kalk et av de viktigste jordforbedringsmidler, men fordi jordartene her er meget ekstreme med dårlig jordstruktur, brukes gjerne minst dobbelt så store kalkmengder som i jordbruket. På ekstreme jordarter vil det svært ofte også være nødvendig med tilføring av andre jordtyper for å bedre bæreevne, evne til å holde på vatn og næring, samt bedre lufttilgangen ol. De aktuelle jordforbedringstiltak vil variere med jordtype.

**Humusjord (Torv):** Det er særlig viktig å forbedre bæreevnen hos denne jordart på steder med stor markslitasje slik det blir på bruksplenarealer. Nordover og i fjellet hvor jordtemperaturen ofte er en minimumsfaktor er det også nødvendig å forbedre jordas varmeledningsevne. Begge disse forhold kan på grunne myrer forbedres ved djuppløying og jordblanding med underliggende mineraljord. Ellers må det tilføres et bærelag av grus, sand og/eller leire. Det er særlig gunstig å bruke skjell- eller sjøsand. Tjukkelsen på dette bærelaget bør av praktiske grunner ikke overskride 10 cm. Blir det vesentlig tjukkere medfører det vansker med innblanding av underliggende torvjord. Brukes det vanlig sand eller grus må jorda kalkes før fresing, eventuelt harving.

**Grøfting** vil nesten alltid være nødvendig. På djup myr må det først foretas en **foreløpig grønfting** etterfulgt av en permanent grønfting når de verste setningene er fullført. Grøftedybde på 50-60cm er nok for grasarealer, mens det i plantinger bør grønftes til 80-100cm dypt. Unngå for all del å plante Salix- og Populusarter nær grønftene. Rotsystemet på disse arter vil i løpet av få år tette rørene.

**Kalking, gjødsling** og dels tilførsel av mikronæringsstoffer kan være nødvendig særlig på lite omdannet myr. Kalkmengder i størrelsesorden 300-500kg kalksteins- eller dolomittmjøl anbefales. Kalken bør helst arbeides godt inn i jorda før gjødsling. Ved grunnjødsling bør det benyttes fullgjødsel med mikronæringsstoffer, ca 75 kg pr da. Siden lite omdanna organisk jord er fattig på mikroorganismer vil det den første tiden skje en kraftig vekst i mikrofloraen. Til denne oppbygging trengs det store mengder næring. Gjødslingen de første 3 årene bør derfor være ekstra sterk, gjerne bortimot det dobbelte av det som vanligvis anbefales.

**Leirjord:** **Drenering** er absolutt nødvendig på leirjord og siden jorda er tett må grønfteavstanden være liten. Videre er det nødvendig med grusfylling av grønfter og grubbespor på tvers av grønftene. I boligområder lagt på stiv leirjord og med tomtestørrelser på 3/4-1 da, er det vanligvis ikke nødvendig med drenering utover den som er langs hus og veier, forutsatt at det sørges for overflatedrenering på arealer med markdekkevegetasjon og drenering av plantehullet

for trær. På steder hvor det ikke er mulig å få fall fra heile arealet, overflatedreneres det mot lågste punkt. Derfra tas vatnet med steinbrønn og vanlig drenering. Helst bør minimumsfallet være 1:50.

Porevolumet på den tette leirjorda må forbedres ved tilførsel av organisk jord. På den måten bedres oksygentilstanden og jordas lagringsevne for vatn. Beste jordforbedringsmiddel på stiv leirjord er matjord, kloakkslam og husdyrgjødsel. Også torv og bark kan nyttes, men det må temmelig store mengder til om dette skal ha noen særlig virkning. Det bør i tilfelle helst brukes kompostert bark. Nytt det råbark må det tilføres ekstra nitrogen og fosfor, henholdsvis 2-2,5kg urea og 2kg superfosfat pr kubikkmeter bark. Det anbefales å blande inn et 5 cm tykt barklag. Dette medfører gjødselmengder i størrelsesorden 100-150kg Urea og 100 kg superfosfat pr da. Grov bark bør blandes inn om høsten. Finere bark kan innblandes inntil 14 dager før planting eller såing. Også andre året er det ønskelig med et lite ekstra nitrogentilskudd (SOLBRAA 1979).

**Silt og sandjord:** Drenering er nødvendig på siltjordarter på grunn av jordartens store evne til å holde på vatn. Drenering vil også øke luftvekslingen i jorda og føre til raskere oppvarming. I sandjord er det for stor luftveksling.

Innblanding av humusholdig jord er sterkt ønskelig i sandjord både for å redusere luftvekslingen, men dessuten for å bedre jordas evne til å holde på vatn og næringsstoffer. Også på siltjordarter er det ønskelig med en viss innblanding av humusholdig jord i overflatesjiktet for å øke jordas evne til å holde på næring.

## II Opptak og transport av vatn og næringsstoffer

Ingen planter kan klare seg uten vatn, og alle landplanter mister vatn ved transpirasjon. Et hovedproblem er å erstatte vesketap, og det er røttenes oppgave å gjøre dette. I tørkeperioder, ved sterk beskjæring av rotvolumet eller ved andre kulturinngrep som forrykker balansen mellom det rotvolum som er i kontakt med vatn og plantenes overjordiske deler, vil det oppstå perioder hvor røttene ikke makter å dekke vatnbehovet. Dette vil føre til redusert aktivitet og om vatninnholdet hos høgre planter blir redusert til under halvparten av det normale, vil plantene dø. Hos mange alger, moser og lav kan vatninnholdet synke til nær null uten at cellene skades. De innstiller praktisk talt livsvirksomheten og kan på den måten overleve langvarig tørke mye bedre enn de høgre plantene.

### 1. Vatn

Opptaket av vatn fra jorda er å betrakte som en konkurranse mellom rotpartiklene og røttene. Vatnet vil gå til det system som kan mobilisere de største vatnbindingskreftene. Denne vatnbindingsevnen er særlig stor i leire og humus hvor

innholdet av hydrofile kolloider er stort. Forutsatt at vatnbindingskreftene er større i rothårene enn i jorda omkring har vatntransporten inne i plantene 3 klart avgrensede faser:

- fra rotoverflata inn til ledningsnett i rota hvor vatnet diffunderer langs celleveggene
- gjennom ledningsstrengene fra røtter til blad hvor vatnet strømmes i vedvevet
- fra bladnervene ut til bladoverflaten hvor vatnet igjen går i celleveggene

Transporthastigheten er minst i den første og siste fase. I mellomfasen er den størst men også der varierer den med miljøforhold og planteart. De transporthastigheter som oppgis i litteraturen varierer betydelig.

Bartrær (bare trekeider i sekundær ved)	1/2- 1 m/time
Lauvtrær med spredporet ved Acer, Alnus, Betula; Populus, Sorbus m.fl.	1- 6 "
Lauvtrær med ringporet ved Fraxinus, Hippophae, Quercus, Ulmus m.fl.	4-44 "
Urter	1-60 "
Lianer Lange kar med mange og store porer Aristolochia, Clematis, Celastrus m.fl.	150 "

## 2. Næringsstoffer

Grønne planter tar næring både fra luft og jord. Fra jorda tas mineralstoffer og som regel tas de opp som ioner. Sjølve prosessen betegnes ioneopptak og foregår på to måter.

**Passivt ioneopptak** skjer ved at stoffer følger med vatnet inn i ledningsbanene. Drivkraften i denne prosessen er transpirasjonshastigheten. Konsentrasjonen av stoffer inne i planten blir da tilnærmet den samme som i jordveska. Ved ulikheter i saltkonsentrasjon mellom de to systemer skjer vanligvis en utjevning av konsentrasjonen innen 1 time.

**Aktivt ioneopptak** skjer mot en konsentrasjonsgradient og er selektivt, dvs. at planten sjøl dels kan velge hva slags ioner den vil ha. Prosessen er avhengig av tilført energi. Opptaket av stoffer fremmes av livlig metabolsk aktivitet i cellene. Låg jordtemperatur, dårlig surstofftilgang og begrenset tilgang på karbohydrater reduserer det aktive ioneopptak. Det passive ioneopptak påvirkes derimot lite av disse ting.

Ionetransporten fra det perifere rotvev til ledningsbanene skjer ved diffusjon og dels er det en aktiv prosess drevet av respirasjonsenergi. Transporten av ioner i ledningsvevet

skjer ved hjelp av transportstrømmen og under spesielle forhold av rottrykket. Det er nærliggende å forestille seg at hastigheten på transpirasjonsstrømmen er avgjørende for ioneoopptaket, men så er ikke tilfelle. Det er tilgjengelighet av ioner i rothårene som er begrensningen. Dette kan best anskueliggjøres ved sammenligning med et transportband. Hvis det bare kan leveres et objekt pr. min. vil ikke godsmengden bli større om hastigheten på bandet økes. Objektene vil allikevel bare kunne leveres med f.eks 1 minutts mellomrom på mottaksplassen.

Under heilt ekstreme tørkeforhold kan imidlertid transpirasjonsstrømmen bli for dårlig og det oppstår mangelsjukdommer. Prikksjuka hos eple er eksempel på det. Tilgangen på vatn i jorda kan da bli så liten og ettersom fruktskallet hos eple er lite permeabelt kan det oppstå lokal kalsium-mangel i sjølve frukta.

Konsentrasjonen av salt i ledningsbanene varierer svært med planteslag, årstid, transpirasjonsintensitet osv. Normalt ligger den mellom 10 og 1000 mg pr. liter, og den avtar vanligvis oppover i planten. Dette tyder på en gradvis absorpsjon av ioner av de levende celler langs ledningsbanene. Disse cellene må tydeligvis tilhøre plantenes andre system av ledningsbaner (silrørene). Denne overgangen fra ved til bark øker mulighetene for en bedre og raskere distribuering av mineraler til ulike organer.

I tillegg til den primære transport av stoffer i plantene finnes også en sekundær transport. Den kan gå fra eldre til yngre deler av en voksende plante og fra lauvet og inn til greinene før det årlige bladfall. Alle stoffer er imidlertid ikke like transportable. Nitrogen, fosfor og kalium beveger seg betydelig lettere enn f.eks. svovel som igjen er mer lettbevegelig enn kalsium og bor. En konsekvens av dette er at mangelsymptomene ytrer seg forskjellig. Ved kalium- og nitrogenmangel dør i første rekke de eldste blad. Ved mangel på kalsium eller bor visner skuddspissene og de yngste bladene.

Om høsten skjer som nevnt en omfattende transport av stoffer tilbake til greinene. Denne tilbakeføring starter før bladene begynner å gulne og også her betyr den relative rørlighet hos de ulike stoffer mye. Nitrogen, fosfor og kalium trekkes i stor grad tilbake til greinene, mens kalsiumet blir igjen og går tapt. Dette er et moment som kan ha en viss betydning i dagens situasjon med sur nedbør.

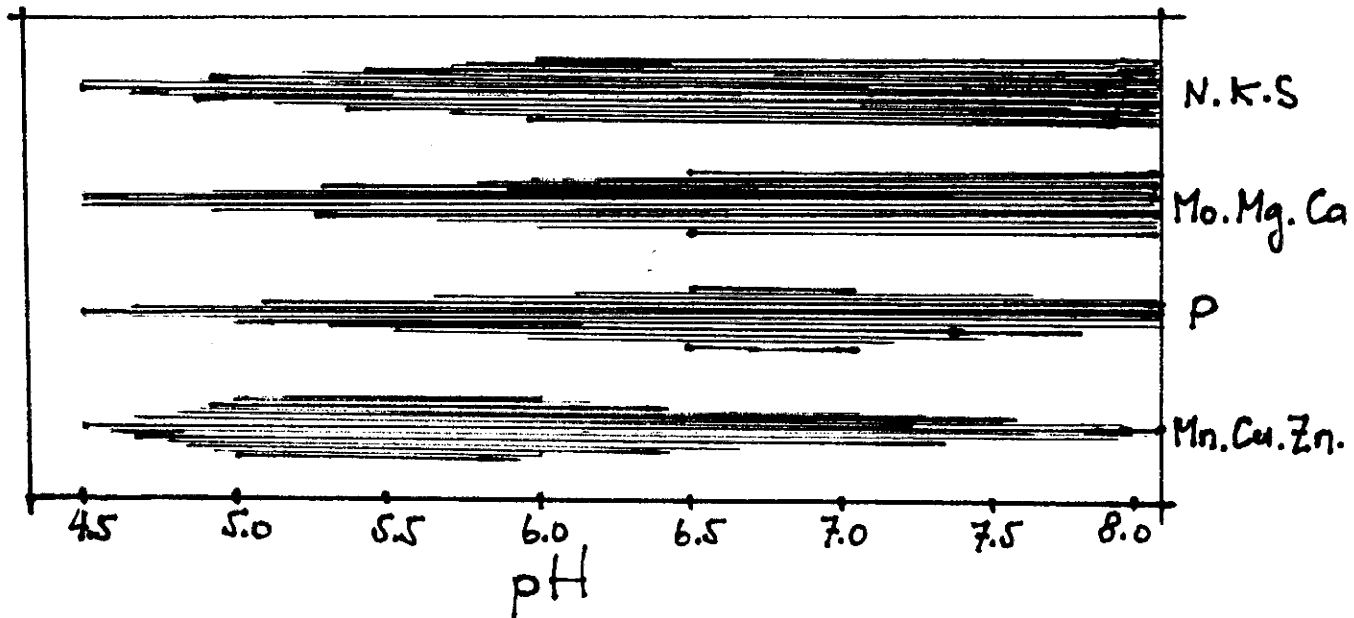
### **Faktorer av betydning for opptaket av næringsstoffer.**

Jordas surhetsgrad (pH) er på flere måter avgjørende for plantenes muligheter for å ta opp næring. Låg pH innebærer at mengden av utbyttbare kationer blir låg ettersom H<sup>+</sup> ionene driver ut Ca<sup>2+</sup>, Mg<sup>2+</sup>, K<sup>+</sup> og andre kationer fra de negative ladete kolloidene. Temporært vil man få en økning i konsentrasjonen av disse, men på sikt vil de utsettes for utvasking og forsvinne. Samtidig minskes også jordas bufferevne. Videre vil låg pH redusere aktiviteten til en

rekke viktige mikroorganismer, bl.a. nitrifikasjonsbakterier og dessuten påvirke strukturen i leirjord i negativ retning.

Generelt er tilgjengeligheten for alle næringsstoffer med unntak for Fe liten ved pH under 4,5. Hos Fe er tilgjengeligheten størst ved pH under 5,5. Ellers varieres tilgjengeligheten av de andre stoffer sterkt med pH.

Figur 2. Tilgjengeligheten hos næringsstoffer ved ulik pH.



Temperaturen påvirker både det passive og aktive ioneopptak. Sterkest påvirkes det passive ioneopptak. Plantene opptar næring ved temperaturer som varierer fra 0 til 40 grader C. Optimale jordtemperaturer for næringsopptak i våre uteplanter ligger relativt lavt, vanligvis i området 12-18 grader C, og det varierer noe mellom arter og økolyper.

Oksygen-tilgangen virker på ioneopptaket først og fremst via det aktive ioneopptaket. Dårlig lufttilgang reduserer oksygentilgangen til respirasjonen og bidrar dermed til redusert næringsopptak. På dårlig gjennomluftet og sterkt vatngjennomtrengt jord er det påvist nedsatt vekst og mangelsjukdommer. (Se side 2).

Lyset påvirker ioneopptaket på to måter - dels via fotosyntesen og dels transpirasjonen. Fotosyntesen produserer karbohydrater som er et nødvendig substrat for respirasjonen og dermed det aktive ioneopptak. Lyset virker på åpning av spalteåpningene og dermed transpirasjonen. Sjøl om ioneopptaket påvirkes minimalt av vatnets transporthastighet i planten, leder det dog til en raskere transport opp fra rot-systemet.

Vatnets innhold av ioner er meget avgjørende for både det aktive- og passive ioneopptak. Høgt innhold av ioner betinger godt opptak forutsatt at temperatur og særlig oksygeninnhold er tilfredsstillende.

Kulturrinngrep. Alle kulturrinngrep somvirker på overnevnte forhold som kalking, gjødsling, innblanding av torv, samt

jordarbeiding vil influere på overfornevnte forhold og dermed på opptaket av næringsstoffer.

### 3. Fotosyntese

En celle trenger stadig tilførsel av energi for å leve. Produksjonen av denne energi foregår i klorofyllet ved hjelp av solenergi og  $\text{CO}_2$ , samt oksygen og vannstoff som plantene dels tar direkte fra lufta. Vi skal ikke her komme mer inn på den prinsippale reaksjon som antas å være godt kjent, men heller oppsummere virkningen av ytre faktorer på denne reaksjon.

**Faktorer av betydning for fotosyntesen.:** Fotosyntesen er avhengig av en rekke ytre og indre faktorer som lysintensitet, lyskvalitet,  $\text{CO}_2$ -innhold, temperatur, mineral-stoffopptak, klorofyll-innhold m.m. Disse faktorer griper mer eller mindre inn i hverandre, slik at studier av en enkelt faktor isolert er vanskelig.

$\text{CO}_2$ -utgjør bare ca 0.03% volumprosent av lufta. I de senere år har det dog vært en svak økning fra ca 0,029% i 1900 til 0,032% i dag. Innholdet av  $\text{CO}_2$  i marksjiktet varierer noe gjennom døgnet. Denne variasjon beror særlig på den store produksjon av respirasjons- $\text{CO}_2$  om natten og det store forbruk om dagen. Svingningene kan gå fra 0.02 til 0.45%. Sjøl med den høyeste naturlige  $\text{CO}_2$ -konsentrasjon må den dises å være en av de største minimumsfaktorer for fotosyntesen. I grøntanleggene er det lite vi kan gjøre med  $\text{CO}_2$ -konsentrasjonen i lufta. I planteproduksjon i veksthus er det derimot vanlig å øke  $\text{CO}_2$ -konsentrasjonen for å bedre veksten.

Lyset varierer med årstid og i løpet av døgnet fra 0 til over 100.000 lux. Ved låg lysintensitet vil fotosyntesen være begrenset av lyset. Om lysintensiteten er tilstrekkelig låg, 2500-1000 lux, vil fotosyntesen tilsvare respirasjonen og vi er ved det teoretiske **kompensasjonspunktet**. Ingen uteplanter kan klare seg lenge ved en slik lysintensitet. Dette har en viss praktisk betydning ved planting under bruer og andre overbygg. Sannsynligvis ligger den praktiske minimums-lysintensiteten betydelig høyere, 2000-3000 lux, avhengig av hvorvidt det er direkte sollys. Fotosyntesen skjer nemlig best i den blå og røde del av sollysspekteret. Ellers er evnen til å klare seg med låge lysintensiteter nokså forskjellig hos ulike arter. Skyggevekster kan teoretisk klare seg med en lysintensitet som tilsvarer 1% av fullt dagslys, eks. *Humulus lupulus*, mens lyskrevende vekster bør ha 2-5% av fullt dagslys, eks. *Juniperus communis*. De mest ekstreme skyggeplanter kan klare seg med inntil 0,05% av fullt dagslys (Fullt dagslys=50-60.000 lux). Plantene må imidlertid bygge opp reserver for å makte overvintringen. De overfor angitte verdier synes ikke å være tilstrekkelig for oppbygging av nødvendige reserver for en lang og hard overvintring slik vi har i den nordlige og arktiske sone.

Også variasjoner i soldagens lengde synes å bety endel for stoffproduksjonen. I Nord-Norge hvor man har kontinuerlig sollys døgnet rundt i sommerhalvåret, har også plantene tilpasset seg dette. Planter fra sydlige områder vil under slike forhold få en redusert stoffproduksjon. F.eks. plen-grassorter fra Danmark har både størst tørrstoffproduksjon og størst skuddantall ved en daglengde på 18-20 timer. Om de dyrkes under kontinuerlig lys har de lett for å bli gule og skuddantallet reduseres betydelig. Dette fører til redusert slitestyrke og dermed mindre bruksverdi.

**Temperaturen** virker på fotosyntesen på samme måte som den virker på en film. Fotosyntesen er en sammensatt prosess som krever tilgang på lys, klorofyll og vatn. Fotosyntesen er akkurat som lyseksponeringen av en film ikke temperaturavhengig. Mørkereaksjonen er en enzymatisk prosess hvor  $CO_2$  går over til karbohydrater. Denne reaksjonen er også noe avhengig av lys, men hastigheten er først og fremst bestemt av temperaturen. Under optimale forhold når fotosyntesen sitt maksimum ved en temperatur på mellom 20 og 30 grader. Kommer temperaturen vesentlig over 30 grader C øker respirasjonen mye mer enn fotosyntesen og resultatet blir mindre netto-produksjon. Ellers er det klart at også temperaturamplituden, altså forholdet mellom dag/natt-temperatur, virker på netto stoffproduksjon (fotosyntese - respirasjon).

**Vatn.** Den vatn-mengden som forbrukes ved fotosyntesen er minimal og vil derfor sjelden være noen minimumsfaktor for fotosyntesen. Derimot påvirkes fotosyntesen indirekte av plantenes vatnbalanse gjennom lukkede spalteaåpninger og redusert  $CO_2$ -tilførsel. Dette er den mest sannsynlige forklaring på den såkalte "middags-depresjon". Nettopp gjennom denne indirekte virkningen blir vatnet en av de viktigste minimumsfaktorer for fotosyntesen hos høgre planter.

**Oksygen.** I lufta er det 21% oksygen. Forsøk har vist at fotosyntesen kan økes 30-50% ved en reduksjon av oksygeninnholdet i lufta til 0,5%. Det økende oksygeninnhold i lufta som man har hatt de siste 500 mill. år, har derfor ikke vært til noen fordel for plantevekst.

### III Vekst og utvikling

#### 1. Rotvekst

Rotsystemets utvikling er avhengig av det volum som står til disposisjon både for skudd og røtter, konkurranseforhold, jord, vatntilgang, kulturinngrep osv. Den maksimale rot-dybde bestemmes som oftest av grunnvatnstanden. Normalt går røttene lengre ut enn krona. Hos epletrær er det på leirjord funnet røtter 1 1/2 gang lengre enn krona, mens de i sandjord gikk 3 ganger lengre ut. Ellers varierer både rotform og den totale rotlengde svært mellom artene. KOZLOWSKI et al 1948, fant en total rotlengde hos 4 mnd. gammel *Robinia pseudacacia* og *Pinus taeda* på henholdsvis ca 320m og 1,6m. Hos voksne trær kan den totale rotlengde bli hundrevis av km og vanligvis er rotvolumet 1/3-1/2 av krona.



Rotsystemet hos trær består vanligvis av lange flerårige røtter og mange små med en levealder som kan variere fra 1/2 til 3-4 år. Det er mange grunner for denne rotdødeligheten. Det hevdes at dette er en fysiologisk død tilsvarende det som man har for bladverket om høsten, mens andre hevder at det skyldes ugunstige kulturpåvirkning og sjukdommer. Imidlertid synes det som rotdødeligheten kan føres tilbake til enkelte viktige faktorer som planteart, alder, jordbunnsforhold, dyrkingsmetode, sesongvariasjoner, sjukdomsangrep osv. Ettersom rotveksten avhenger av karbonhydrat- og hormontilgangen fra skuddene, er det også naturlig å tenke seg at redusert bladmengde eller bladfall, både naturlig og kunstig, f.eks. via sjukdomsorganismer, vil føre til en reduksjon av respirasjonssubstrat og dermed redusert rotvekst evt. rotdød. Største rotdød skjer imidlertid i løpet av vinteren, noe som klart viser at det har sammenheng med ugunstige forhold. Ellers er det visse undersøkelser som synes å antyde at jord-dybden også spiller en viss rolle. Hos et tre med begrenset jordvolum synes røttene å ha lettere for å dø enn der det er djup, god jord. Artsforskjellene er imidlertid meget betydelige. BOSSE (1960) viste at smårøttene hos eple døde etter 3 mnd., mens røttene hos *Picea abies* kunne leve mer enn 4 år. I og med at det her er artsforskjell kan det også godt tenkes at det finnes betydelige økotype- eller sortsforskjeller. Dette kan ha en viss betydning i karplanteproduksjonen.

**Rotvekst:** Rotsystemet utvikler seg vanligvis fra en primær-rot som hos endel planter går til grunne tidlig. Hovedroten utvikles så laterale røtter - siderøtter. Ellers kan mange planter utvikle adventive røtter fra plantenes overjordiske deler og eldre røtter. Adventive røtter kan også utvikles fra laterale rotprimordier og/eller nyutviklede primordier som kan utvikles etter skade på røttene. Lengdeveksten foregår fra et vekstpunkt i spissen på røttene. Vekstpunktet er dekket av rothetta. Rothetta mangler forøvrig hos *Pinus* -røtter med mycorrhiza. Bak rothetta ligger en sone med aktivt merismatisk vev og like bak der igjen rothårsonen. Rothårene er tynnvegget og meget viktige for opptak av vatn og næringsstoffer. De fleste lever bare noen få timer, dager eller uker før de elimineres ved sekundær tykkelsesvekst - lignifisering.

Røttenes strekningsvekst starter vanligvis om våren og fortsetter lengre utover høsten enn skuddveksten. Særlig bartrærne fortsetter strekningsveksten lenge om høsten. Ellers er rotveksten vanligvis omvendt proporsjonal med skuddveksten. I perioder med sterk skuddvekst er rotveksten liten. Dette fenomen er særlig vel utvikling hos *Quercus* spp m.fl. (Bøvle 19 ) der veksten foregår i perioder. Antall perioder med rot/skuddvekst pr vekstsesong avhenger av miljøforholdene. Under gunstige forhold er det en periode med rotvekst og en periode med skuddvekst pr mnd. Under ugunstige forhold kan det forekomme bare en periode med skuddvekst hvert år. Det er særlig viktig å plante like før en periode med rotvekst.

Lauvfellende trær synes å ha sterkest rotvekst tidlig på forsommeren, mens gymnospermene synes å ha jevnere vekstkurve, dog med unntak midtsommers hvor rotveksten er mini-

mal, kanskje for arter som Pseudotsuga menziesii, Pinus ponderosa, Abies concolor m.fl. Også strekningsveksten er da opphørt, slik at dette tidsrom (juli-august) kan være et gunstig tidspunkt for omplanting. Seinere på høsten får de igjen en periode med rotvekst, slik at plantene roter seg godt på den nye vokseplassen før vinteren setter inn.

### Faktorer av betydning for rotvekst

**Årstid:** Etter det som er nevnt ovenfor er det klart at årstidsvariasjonene influerer sterkt på rotveksten og stort sett er konklusjonen den at sterkeste vekst foregår om våren. MORROW (1950) konkluderer med at 80% av rotveksten hos Acer saccharum foregikk fra midten av mars til slutten av juni i New York. Ellers har det store diskusjonstema vært hvorvidt røttene går inn hvile om vinteren. Det er mye som tyder på at så er tilfelle. Forøvrig synes det heilt klart at røttene heller ikke vokser kontinuerlig heile vekstsesongen, men at de har individuelle kvileperioder og at rotveksten som nevnt er liten i perioder med sterk skuddvekst. Jevnfør f.eks. rotvekst hos gras og gjødslingspraksis for å få best mulig skudd/rotutvikling om høsten.

**Jord:** Både rotform og rotvekst er meget sterkt påvirket av jordbunnsforholdene. I tørr, lett gjennomtrengelig jord, som sandjord, blir total rotlengde mye større enn i leirjord. Likedan blir greiningen bedre. Denne forskjell i rotutviklingen skyldes først og fremst ulik vatnkapasitet. Men ellers er også evnen til å lede varme, surstofftilgang, pH osv. meget forskjellig. Alt egenskaper som betyr mye for rotutviklingen.

**Komprimering** av jorda ved tungt anleggs/vedlikeholdsutstyr ødelegger strukturen i jorda, reduserer porevolumet og dermed bidrar til å minske rotveksten.

**Tilføring** av jord (toppdressing - mulching) fører til endringer i rottybden. En forbedring i fuktighetsforholdene i øverste jordlag vil bevirke en bedre rotutvikling høgre oppe i sjiktet. MORITA et al (1951) fant etter mulching at storparten av finrøttene var å finne i de øverste 0-10cm, mens de normalt var å finne mellom 20-60cm dybde.

**Drenering eller annen regulering av grunnvatnet** influerer sterkt på rotveksten. Ved drenering brytes røttenes forbindelse med grunnvatnet. Temporært kan det oppstå tørke som regulerer skuddveksten. Stort sett vil imidlertid en senkning av grunnvatnet føre til økt rotvekst. En heving av grunnvatnspeilet vil føre til at de mest aktive røtter blir stående under vatn og få en minimal tilførsel med oksygen. Dette vil føre til stor rotdød og en forrykkelse av balansen mellom topp og rot. En slik ubalanse bør justeres ved skjæring.

**Kalking** virker positivt på rotveksten på flere måter. En høyning av pH med større bufferevne i jorda virker ofte gunstig på rotveksten. Størst betydning synes imidlertid kalk-

ing å ha ved at den bedrer strukturen i jorda, særlig leire, og at høg pH generelt fører til økt mikrobeaktivitet i jorda.

Gjødsling og annen næringstilførsel vil naturligvis influere på rotveksten, men ettersom røttene tilfredsstiller sitt behov for uorganiske næringsstoffer først, vil en slik tilføring primært bety mest for skudd- og bladveksten.

**Skudd og bladvekst.** Den totale rotvekst er i stor grad avhengig av tilførsel av fotosyntese-produkter. Fullstendig avblading enten dette skjer via skadedyr, sjukeorganismer eller kjemisk, vil derfor føre til reduksjon i rotveksten. Likedan vil alle miljøfaktorer som har direkte eller indirekte virkning på fotosyntesen og forholdet mellom fotosyntese og respirasjon, ha betydning. Dette fordi de overjordiske delene først vil forsyne seg med de karbohydrater som er nødvendig for deres aktivitet. Det som da blir til overs vil gå til rota. Men ettersom det er et samspill mellom topp/rot vil stor fotosyntese-aktivitet snart føre til god rotutvikling.

Tidligere er det pekt på at rotveksten er minimal i perioder med sterk skudd- og bladvekst. Dette betyr at alle miljøfaktorer som stimulerer stengel- og bladvekst, vil føre til redusert rotvekst, eks. lang dag, høg luftfuktighet, sterk nitrogengjødsling osv.

Rotveksten er også påvirket av visse hormonale stimuli. Dette er vist og har stor betydning når det gjelder roting av stiklinger.

### Spesialiserte rotformer

Mange treaktige planter har spesialiserte eller morfologisk modifiserte rotsystemer som har viktige funksjoner, eks. luftrøtter, naturlige podede røtter, røtter med knoller og mycorrhiza osv. For oss har særlig sistnevnte gruppe stor betydning.

**Røtter med knoller** finner vi hos de fleste leguminoser, men også hos en del andre planter. Hos leguminosene er knollene forårsaket av *Rhizobium*-bakteriene. Hos andre planter - *Araucaria*, *Libocedrus*, *Sciadopitys*, *Alnus*, *Elaeagnus*, *Hippophae*, *Shepherdia*, *Comptonia*, *Myricaria* samt noen få slekter til, er årsaken til rotknolldannelsen noe mer omdiskutert.

Den fysiologiske virkningen av rotknollen eller rettere sagt de organismene som forårsaker knollene, er meget klar. Organismene lever i symbiose med vertsplanten - dvs de får karbohydrater og andre nødvendige stoffer fra plantene, mens de sjøl kan ta nitrogen direkte fra lufta og levere videre til plantene. STEWART (1962) konkluderte med at ca 90% av det nitrogenet som ble fiksert i *Alnus*-knoller raskt ble overført fra knollene til andre deler av planten. Fordi *Alnus* og lignende planter ikke trekker inn nitrogenet om høsten før bladfall, vil nitrogeninnholdet i jord på disse stedene øke. OVINGTON (1956) fant en økning på 30-50% og en rekke forsøk har vist at dette, på næringsfattig jord, stimulerer veksten av andre planter. Av den grunn blir

planteslag som lever i symbiose med nitrogenfikserende organismer anbefalt på sterile jordarter - massetak, steinfyllinger osv.

**Mycorrhiza** er en gruppe jordboende sopper som lager symbiotiske assosiasjoner med rot-tippene på trær. Disse betyr svært meget for næringsopptaket og dermed veksten hos vertplantene.

**Ektotrofe former.** Opptrer både inne og utenfor røttene hos en rekke gymnospermer - *Pinus*, *Picea*, *Abies*, *Pseudotsuga*, *Cedrus*, *Larix*, og lauvfellende - *Quercus*, *Castanea*, *Fagus*, *Nothofagus*, *Betula*, *Alnus*, *Salix*, *Carya* og *Populus* (MEYER, 1966).

**Endotrofe former.** Opptrer bare inne i rotceller hos *Liriodendron*, *Acer*, *Liquidambar* og en rekke arter innen *Ericaceae*.

Den fysiologiske virkningen av mycorrhiza på plantene er praktisk talt den samme for alle former og den spiller en meget viktig rolle i mineralopptaket hos trær. Det fins flere teorier om dette som vi ikke skal komme nærmere inn på her.

Heilt til slutt skal det bare kort slås fast at utviklingen både av Mycorrhiza og knoller, er påvirket av en rekke miljøfaktorer. Blant annet ser det ut for at pH og kalsiuminnholdet kan bety en god del. Dette har tydelig en ikke uvesentlig betydning på SO<sub>2</sub>-eksponerte steder.

## 2. Radial vekst

I motsetning til primitive planter hvor celledelingen kan foregå praktisk talt overalt i organismer, har trær og busker spesielle delingsvev eller meristemer som har celledeling som hovedfunksjon. Alt etter beliggenheten skiller man mellom flere typer meristemer. Det meristem som står for den sekundære tjukkelsestilvekst i skudd og røtter kalles kambiet.

**Kambiet** ligger i ledningsvevet og avsetter ved deling vedvev innover (kar, trakeider osv.) og silvev utover (silrør, silparenkym, bastfibre osv.). Mens kar og trakeider som nevnt er døde celler med tjukke, forvedete vegger som vestentlig leder vatn og oppløste mineralsalter oppover fra røttene, er silrørenelevende, tynnveggede celler som leder organiske stoffer (rørsukker, aminosyrer osv.).

Praktisk talt all tjukkelsestilvekst i skudd og røtter stammer fra kambiet. Endel tilvekst skjer også i kork-kambiet, men den er normalt så liten at den betyr lite for total radial vekst hos trær.

Trær i den tempererte sone starter veksten kambiet har kommet igjennom kvilen og temperaturen har nådd en viss kritisk verdi. Denne kritiske temperatur for kambial aktivitet varierer fra art til art og dels mellom individer innen samme art. Mange undersøkelser tyder på at silrør-produksjonen

starter først og avsluttes alt i juli-august. Produksjonen av kar og trakeider begynner noe seinere og holder på betydelig lengre.

Det er mye som tyder på at den kambiale aktivitet starter i cellene under de terminale knopper og gradvis går nedover i skuddet. De første celler som dannes i vedvevet hos planter med trakeider (bartrær) og ringporede kar (*Quercus*, *Fraxinus*, *Ulmus* osv.) om våren, er mye større enn de som dannes seinere utover sommeren og særlig om høsten. Dette gjør at disse planteslag får markerte årringer. Hos planteslag med spredtporede kar (*Acer*, *Betula*, *Populus* osv.) er cellene betydelig mindre og det er liten forskjell mellom vår og høstved slik at årringene er lite markerte.

Mengden av silvev og vedvev som produseres varierer svært med planteslag og miljøpåvirkning. Normalt avsettes det mye mer vedvev enn silvev. I *Pseudotsuga menziesii* og *Abies concolor* i forhold 10-15:1 (WILSON, 1963). Imidlertid er de individuelle variasjoner innen artene meget store. TUCKER et al (1969) fant hos *Acer negundo* normalt mye større vedvevproduksjon enn silvevproduksjon, men de fant også individer hvor produksjonen av disse to vevstyper var praktisk talt like. Noe tilsvarende er funnet hos *Picea abies* i Vestfold.

Ellers blir forholdet mellom vedvev og silvev sterkt påvirket av miljøforholdene. BANNAN (1962) fant under gunstige vekstforhold et forhold mellom vedvev og silvev hos *Thuja occidentalis* på ca 15:1. Etterhvert som vekstbetingelsene forverret seg, endret også forholdet mellom disse to vevstyper seg slik at det tilslutt var ca 2:1. Silvevproduksjonen synes altså å være relativt lite påvirket av miljøforholdene, mens vedvevproduksjonen er sterkt påvirket. Også andre forhold som frø- og frukt-produksjon virker på produksjonen av vedvev og dermed årringbredden. I rike kongleår hos *Picea abies* og *Pinus silvestris* og i rike bæreår hos eple reduseres årring-bredden.

Når det gjelder differensiering, utvikling og lignifisering av celler i vedvevet, vil det bli mer om dette i kurset "Vedanatomy".

Som pekt på tidligere er radial vekst av stamme og røtter vesentlig en funksjon av produksjon av ved- og silvev (Xylem og phloem), men også en liten del skyldes en viss aktivitet av et lateralt meristem kalt korkkambiet. Korkkambiet avsetter korkceller utover (phellem) og innover (phello-derm). Tilsammen utgjør disse lagene et varig hudvev hos flerårige planter som tilsvarer epidermis. Hvis et og samme kambium fortsetter sin virksomhet, vil overflata lenge holde seg glatt og hel (*Fagus*, *Betula*, *Abies*, *Prunus* osv.). Blir derimot korklaget tjukt, sprekker det opp ved radiære sprekker, slik at en får skorpebark som hos *Acer*. Hos mange trær oppstår stadig nye kambier lokalt innenfor det opprinnelige. De utenforliggende skaller da av i store flak som hos *Platanus* og *Eucalyptus*. Hos *Picea abies* er de nye kambiene urglassformet og på den måten oppstår skjellbark. Flaskekork stammer fra *Quercus suber* (korkeik). Korklagene

blir da flådd av langs kambiet ca hvert niende år og nytt kambium oppstår da innenfor.

Sårkork som utvikles på skadde urteaktige plantedeler, f.eks. kaktus, poteter, georginer osv. er korkceller. Likedan dannes et korklag tvers over bladstilken umiddelbart før bladfall om høsten.

Kork-kambiet og kanskje, særlig kambiet som produserer ledningsvev, har viktige funksjoner ved igjengroing av sår og sammenvoksin ved poding. Helingsprosess er vanligvis betinget av utvikling av kallus. En slik sårkallus kan utvikles fra en rekke celler i kambiet og fra sil- og vedvev. Mengden av kallus varierer både med størrelsen av såret og med planteart. *Populus*, *Acer* o.l. danner lett sårkallus.

### Variasjon i kambial vekst.

Årringbredden varierer svært mellom arter, innen arten og sjøl innen et og samme individ. Innen individet varierer årringbredden med samme stammehøgde. Også på samme stamme og i samme høgde kan årringsbredden variere alt etter om målingene er foretatt på sør- eller nordsida av treet. I enkelte tilfelle kan årringer heilt utebli. Hos unge *Pinus palustris* er det iaktatt perioder på opp til 15 år hvor det ikke er avsatt årringer. Slike "missing" årringer oppstår helst med økende miljøstress. F.eks. kan det etter en omplanting oppstå slike situasjoner. Likedan kan det ved gjentatte tørkeperioder eller andre ugunstige miljøforhold oppstå flere årringer i en og samme vekstsesong.

Arts-variasjon i kambial vekst og kanskje særlig samspillet mellom arter og årstid, er av større praktisk betydning. LADEFOGED (1952) grupperte danske treslag i tre med hensyn til tidspunkt for kambial vekst:

1. Tidlig og hurtig dannelse av årringer. Planter i denne gruppen hadde fullført halvparten av årringveksten i løpet av mai-juni og etter juli var det liten vekstøkning. (*Fraxinus excelsior*)
2. Middels tidlig og relativt hurtig dannelse av årringer. I denne gruppen var det også liten vekstøkning etter slutten av juli ( (*Picea abies*, *Larix decidua* m.f.).
3. Sein dannelse av årring. Ca 1/3 av årringen ble dannet i august-september (*Betula verrucosa*, *Fagus silvatica*, *Alnus glutinosa*, *Acer pseudoplatanus*, *Quercus robur* m.f.).

Hos tropiske vekster skjer den kambiale vekst praktisk talt hele året.

Spiralvekst er et annet interessant fenomen. Spiral-vekst er funnet i over 200 arter av bar- og lauvtrær. I en undersøkelse av 594 trær av ulike arter fant NORTHCOTT (1957) heile 99,6% med spiralvekst. KOEHLER (1931) fant

heile 99% med spiralvekst i *Abies lasiocarpa*. De fleste undersøkelser viser at spiralveksten starter allerede hos heilt unge trær. I begynnelsen er faktisk talt alle "venstre-vridd", men etterhvert som de blir eldre og større blir de "høgre-vridd". Graden av spiralvekst varierer svært. I noen tilfelle er det rapportert om heilt ekstrem spiralisering der veden ligger nesten horisontalt. Ellers er det observert stor variasjon i spiralisering mellom ulike voksesteder, men også innen bestand både i graden av spiralisering, tid i venstre- kontra høgrevridd fase og alder ved maksimal spiralisering.

Det har vært mye spekulasjoner om årsakene til en slik spiralisering. En rekke faktorer synes å være av betydning. Blant de viktigste kan nevnes planteart, vekstintensitet, genetiske forhold, alder, miljø osv. Primært synes det imidlertid å skyldes celleformen.

Spiralisering har store praktiske konsekvenser. I bygningsindustrien er spiralisering reknet som en av de største mangler på trelasten pga. at materialene vrir seg når de tørker. Spiraliserte telefon-stolper har ofte en tendens til å vri seg ved endringer av fuktighetsforholdene i lufta, noe som kan forårsake strekninger i ledningsnett. På prydblantesektoren har vi vel nærmest vært ute etter nettopp de mest spiraliserede individer. De har utvilsomt en ikke ubetydelig dekorasjonsverdi. Ofte er også dette relativt små trær som passer i privathager og på mindre rekreasjonsarealer.

#### Faktorer som virker på radial vekst

Kambial vekst avhenger av tilførsel av næring både fra rot og krone, samt hormoner produsert i bladene. Det er derfor heilt naturlig at alle miljøfaktorer, men kanskje særlig klimaet har stor innflytelse på veksten og at klimaforholdene ett år kan innvirke på veksten neste år. Dette kan man lett tenke seg for de arter hvor antall bladprimordier i overvintrende knopper bestemmes om høsten (*Pices*, *Pinus* osv). Dannes få primordier om høsten og det blir gunstige vekstbetingelser det påfølgende år, vil strekningsveksten bli liten og den radiale veksten større enn om det hadde vært gunstig vær det foregående år med dannelse av et stort antall bladprimordier i knoppen. Av de viktigste miljøfaktorene kan nevnes:

**Lys-klimaet** bestemmes både av lysintensitet, spektral sammensetning og daglengde. Alle disse faktorer virker på den kambiale vekst. Økende lysintensitet fører først og fremst til økt fotosyntese og dermed større mengder karbohydrater i planten med påfølgende økt radial vekst. Denne positive virkningen av økt lysintensitet er ikke alltid like sikker. Om skyggeplanter plasseres på soleksponerte steder kan dette føre til redusert radial vekst sammenlignet med plassering på skyggefullt sted. Her er det også store økotype-forskjeller (BJØRKMAN og HOLMGREN 1963, BJØRKMAN 1968 og HÅBJØRG 1974).

Den spektrale sammensetning og daglengde virker på radial vekst først og fremst via hormonproduksjonen i bladene. Ekstremt lang dag, dvs. lengre dag enn det ulike planteslag og økolyter naturlig er tilvendt, fører til økt strekning-vekst og redusert radial vekst. Ekstremt kort dag kombinert med høy temperatur vil indusere vekstavslutning, men ikke bladfall. Den stoffproduksjon man da vil få vil vesentlig gå til radial vekst og således virke gunstig (HÅBJØRG 1972, HEIDE 1974).

Jordfuktigheten er meget viktig for kambial vekst. Den påvirker både mengde av vedvev, tidspunkt for kambial vekst, forholdet mellom ved- og silvev osv.

Alle undersøkelser som er foretatt om dette viser en meget sterk sammenheng mellom tilgang på vatn og årringbredde. Imidlertid er det vel ikke alltid sikkert at dette er en like avgjørende faktor. Nordover i Norge og i fjellet hvor evapotranspirasjonen er relativt liten, skulle man tro at andre faktorer som f.eks. temperatur er minst like viktige. Likedan på Vestlandet hvor nedbørtilgangen både er rikelig og ofte. På Østlandet hvor forsommertørken kan være plagsom, vil det derimot opplagt være god sammenheng mellom årringbredde og jordfuktighet

Temperatur er kjent som en viktig faktor for radial vekst. Dendrokronologiske studier har da også vist en meget god korrelasjon mellom temperatur og årringbredde her i landet. Under andre klimaforhold vil sikkert dette endre seg. Temperaturen betyr mye for en tidlig start av kambial aktivitet om våren. Deretter vil radial vekst øke med økning i temperaturen inntil optimal temperatur nåes. Hvor høgt denne temperatur ligger varierer mellom ulike plantearter og individer. Sannsynligvis ligger den her i landet på en natt-temperatur på under 15 grader C og den dagtemperatur under 25 grader C. Undersøkelser med mer varmekrevende planter (*Robina pseudoacacia*) synes å vise optimal at optimaltemperaturen der ligger noe høyere.

Næringstilstanden i jorda påvirker også radial vekst. SWAN (1965) har vist at veksten hos Pinus banksiana på næringsfattige jordarter kunne økes mange ganger ved tilførsel av vel avbalansert næringsløsning. Utslagene var størst for nitrogen og fosfor. Resultatene her vil opplagt avhenge både av planteslag og jordbunnsforholden. F.eks. vil planter som lever i symbiose med nitrogenfikserende organismer få mindre vekst ved nitrogentilførsel (HÅBJØRG 1976).

### Kulturinngrep

- Bladfall, enten dette skjer ved naturlig bladavfall, kjemisk eller biologisk, vil redusere veksten svært.
- Tynning vil bidra til å øke tykkelsesveksten.
- Skjæring virker derimot motsatt av tynning. Den stimulerer først og fremst dannelse av nye skudd og øker strekningsveksten.



### 3. Lengdetilvekst

Lendetilvekst hos plantene skjer fra en rekke knopper spredt over heile krona. Slike vegetative knopper er unge greinanlegg som består av et vekstpunkt (apikal-meristem) tett innesluttet av unge bladanlegg. Disse bladanleggene er ytterst vanligvis dekket av spesielle blad som kalles knoppeskjell. Hos trær utvikles det i løpet av høsten et stort antall vinterknopper med særlig tjukke knoppeskjell som inneholder det fettaktige stoffet kutin (mer om dette i vinterdendrologien).

Vanligvis skiller man hos trær mellom **endeknopper** (terminale), **sideknopper**, **adventivknopper** og **sovende knopper**.

**Endeknopper** er monopodiale, dvs. de sitter i spissen av skuddet (Pinus, Picea, Acer m.fl.). En rekke treslag har falske endeknopper, dvs. den egentlige endeknoppen har abortert og i stedet har øverste sideknopp sideknopp utvidet seg til "endeknopp". Arter med slik vekst er sympodiale og som eksempel på slike kan nevnes Betule, Salix m.fl. Den apikale dominans ledes fra endeknoppene.

**Sideknoppene** utvikles i alminnelighet i bladakslene og tjener primært til forgreining av skuddet. Vanligvis utvikles det bare en knopp i hvert bladhjørne, men kommer det flere som hos Lonicera -arten, blir den største kalt hovedknopp. De andre, aksessoriske knoppene, utvikles bare dersom hovedknoppen dør. Sitter knoppene enkeltvis på skuddet har plantene spredt bladstilling. Er de motsatte, har planten motsatt bladstilling.

**Sovende knopper.** Bare et fåtall av vinterknoppene bryter om våren. De resterende vil forbli i kvile - noen ganger så lenge treet lever, f.eks. bare ca 1/3 av sideknoppene hos unge planter av Quercus rubra utviklet seg det påfølgende år. Vanligvis vil ikke de sovende knopper utvikle seg før treet blir skadd eller hardt beskåret. Men da bryter de villig og i massevis (Salix, Hippophae osv.).

**Adventive knopper** eller biknopper oppstår uavhengig av bladene. De skiller seg altså fra andre knopper ved at de ikke stammer direkte fra stengelens primære meristemer, men fra ferdige differensierte celler som begynner å dele seg og gir opphav til et sekundært vekstpunkt. Disse knoppene kan utvikle seg både på stamme og rot. Vanligvis utvikler de seg fra kallusvev, kambiet eller fra områder i nærheten av sår.

## Skuddstrekning og faktorer som virker på denne

Skuddutviklingen varierer svært med plantenes alder, årstid, planteart osv. De fleste treslag i den tempererte sone har en periode med skuddvekst pr. år. Denne veksten er fullført relativt tidlig i den frostfrie sesong. Andre arter fortsetter strekningsveksten temmelig lenge utover ettersommeren hvoretter de går i kvile. Sjøl om det er ganske stor variasjon i tidspunkt for vekststart om våren, så er den forskjellen liten sammenlignet med forskjellen i vekststopp om høsten.

Ulikheter i knoppsprett om våren er vel kjent og dette vil bli behandlet mer under tema fenologi. Imidlertid bør det nevnes at ulike forskere har forsøkt å rangere ulike planteslag etter tidlighet om våren. En slik rangering er vanskelig fordi ulike økolyter innen en og samme art synes å ha forskjellige temperaturkrav for vekststart om våren. Nordlige og kontinentale økolyter synes f.eks. å starte veksten raskere om våren enn maritime økolyter.

Skuddveksten hos ulike arter varierer som nevnt mye i vekstsesongen. Enkelte arter har unnagjort praktisk talt all strekningsvekst på 3-6 uker (*Fraxinus excelsior*, *Syringa* spp, *Sorbus aucuparia*, *Picea abies*, *Pinus silvestris* m.fl), mens andre arter kan holdes i kontinuerlig vekst om miljøforholdene er gunstige. (*Betula verrucosa*, *Alnus incana*, *Myricaria germanica* m.fl). Imidlertid vil skuddveksten hos trær i den tempererte sone alltid foregå over et kortere tidsrom enn den radikale vekst og rotveksten.

Den sesongmessige variasjon i skuddvekst er genetisk betinget og sterkt avhengig av utviklingen av skudd-komponentene i knoppen. Arter som har ferdige bladprimordier i knoppen fra forrige år har en meget kort periode med strekningsvekst (*Pices*, *Pinus*). Imidlertid kan slike arter under spesielle klimaforhold komme med "høstskudd". Disse kan lett bli frostskadd.

Arter som ikke har alle bladprimordiene utviklet i knoppen vokser praktisk talt heile vekstsesongen. Tidspunkt for vekstavslutning hos denne plantegruppen er hos oss hovedsakelig bestemt av daglengden på opphavsstedet. Ved naturlig seleksjon vil derfor den kritiske daglengden for vekst variere med breddegrad og høyde over havet. (Tabell 1). Ellers har praktisk talt alle miljøfaktorer betydning både for tidspunktet for skuddveksten og total tilvekst.

**Lysklimaet** virker på skuddveksten både via lysintensitet, daglengde og delvis spektral sammensetning.

Ulike arter og økolyter reagerer nokså forskjellig på lysintensitet. Normalt vil arter og økolyter fra lyseksperte voksesteder reagere mer negativt på skyggefulle voksesteder enn individer som kommer fra slike steder og omvendt. Dette gjelder først og fremst den noe mer langsiktige genetiske tilpassing (flere generasjoner), men det gjelder også opp-

vekstforholdene i planteskolen. Ellers må det generelt sies at bartrær er mer ømtålig for skyggefulle vokseplasser enn lauvtrær. Av bartrær som anbefales på skyggefulle voksesteder kan nevnes: *Tsuga canadensis*, *Abies balsamea*, *Thuja plicata*, *Picea glauca*, *P. sitchensis* og *Abies concolor*. Av de minst tolerante kan nevnes *Larix* spp., *Pinus* spp. m.fl.

Forskjellen i skyggetoleranse synes først og fremst å skyldes fotosyntesen. Hos *Pinus* er det f.eks. funnet stor økning i fotosyntesen med økende lysintensitet. Ellers er det også en kjent sak at lysintensiteten kan påvirke graden av fliking og størrelse på blada. Ved høg lysintensitet blir blada mindre.

Daglengden kan som det er pekt på tidligere, indusere vekst-avslutning hos mange arter. En vekststopp forårsaket av kort dag kan skje på flere måter. Hos *Populus*, *Cornus*, *Acer*, *Platanus* osv. vil bladprimordiene utvikles til skjell isteden for blad, mens den i *Rhus*, *Syringa*, *Salix* osv. fører til at det terminale meristem dør. Altså til utvikling av kvile i toppknoppen hos monopodiale arter og dødt apikal meristem hos sympodiale arter.

Følsomheten for daglengdepåvirkning varierer svært. Generelt kan man si at daglengdereaksjonene hos plantene er sterkest utviklet i den arktiske sone og at de avtar jo lengre sør man kommer og at plantene ved ekvator praktisk talt ikke reagerer på daglengde. Dvs. de kan få redusert skuddvekst ved dyrking under kontinuerlig lys, men skuddveksten vil ikke stoppe ved kort dag. Ikke alle arter i den nordlige tempererte og arktiske sone reagerer like sterkt på daglengde. Av arter som reagerer svakt kan nevnes: *Myrica germanica*, *Fraxinus excelsior*, *Sorbus aucuparia* m.fl. Arter som reagerer sterkt på daglengde har ulik kritisk daglengde for vegetativ vekst alt etter sitt opphavssted (Tabell 1).

Tabell 1. Kritisk daglengde for vekst hos planter av ulikt opphav. (HÅBJØRG 1974).

Planteart	Kritisk daglengde i timer					
	Århus 50 moh	Tr.h. 50 moh	Alta 50 moh	Ringebu		
			200 moh	600 moh	1000 moh	
<i>Alnus incana</i>	14-16	16-18	20-24	14-16	16-18	-
<i>Betula pubescens</i>	14-16	16-18	20-24	14-16	16-18	18-20
<i>Hippophae rham</i>	ca 14	ca 15	20 (1)			18-20 (2)

(1) Nordligste viltvoksende forekomst: Rolla, Troms.

(2) Eneste viltvoksende forekomst i Sør-Norge: Bøverdal, 1100 moh.

Temperaturen virker på alle reaksjoner i plantene - fotosyntese, respirasjon, transpirasjon, hormonsyntesen, klorofyllsyntesen, osv. Store temperatur-endringer kan ha alvorlige konsekvenser, f.eks frost og direkte varme-skade.

Temperaturen er en avgjørende faktor for knoppsprett. Det er ikke uvanlig å finne forskjeller i tidspunkt for knoppsprett på et og samme tre fra et år til et annet på opptil 40 dager, men her er det store arts- og økotype-forskjeller. Ifølge observasjoner av AHLGREN (1957) starter aktiviteten i knoppene hos enkelte lauvtrær i den nordlige tempererte sone alt ved temperaturer under -10 grader C. (Salix, Hamamelis mfl.). Temperaturen var da +25 grader C i knoppene. Også for en rekke lauvtrær uten spesielt hårete knopper så som **Betula**, **Populus**, starter aktiviteten i meristemmet ved temperaturer under 0 grader C.

Det første synlige tegn på aktivitet i knoppen - knoppsprett - skjer betraktelig seinere. YANAGISAWA (1954) fant hos *Sorbus aucuparia*, *Betula latifolia* osv. knoppsprett etter ca 10 dager med 6-8 grader C. For seint-skytende arter som *Picea jezoensis*, *Abies sachalinensis*, *Quercus crispula*, og *Fraxinus mandshurica* fant han skyting etter 10 dager med 11-13 grader C. Ellers er det av en rekke forfattere forsøkt å korrellere knoppsprett og tidspunkt for blomstring med temperaturen i tiden 0-2 mnd for knoppsprett, med mer eller mindre hell.

Også midt i vekstsesongen har temperaturen en viss innflytelse på skuddveksten. Høge og låge temperaturer fører til en viss reduksjon i skuddveksten, men ellers er nok fluktasjonene i dag/natt-temp. vel så viktig, PERRY 1962, HÅBJØRG 1972 m.f.

Om høsten spiller igjen temperaturen en overordentlig viktig rolle. Først og fremst påvirker den plantens kritiske daglengde. Låg natt-temperatur gjør at den kritiske daglengde økes. Videre vil låge nattetemperaturer influere sterkt på tidspunkt for bladfall og dermed på herdigheten. Låg nattetemperatur oppnås helst i klarvær og ettersom sjølve vekstavslutningsprosessen med utvikling av vinterknopper med knoppskjell også krever en viss stoffproduksjon, vil beste vekstavslutning skje i klar t høstvær. Stoffproduksjonen i bladene om dagen blir da maksimal og låg temperatur om natta gjør at kritisk daglengde for vegetativ vekst økes og at vegetativ vekst økes og at dermed vekstavslutningsprosessen starter tidligere. Denne tilpassingen til lysforholdene på stedet gjør det vanskelig med overføring av planter fra nord til sør eller omvendt. Elers er låg temperatur nødvendig for utvikling av frostherdighet. Sjøl om altså sjølve vekstavslutningsprosessen i vår flora stort sett er daglengdestyrt, må plantene helst ha låg natt-temp. for å utvikle skikkelig frostherdighet. Plantene kan også avslutte veksten under kontinuerlig lys. Det ser ut for at ihvertfall nordlige økotyper har en slik sikringsmekanisme. Om natt-temperaturen kommer under 8-10 grader C vil nordlige økotyper av *Betula pubescens* og *Alnus incana* avslutte veksten. En vekstavslutning basert på låg temperatur går imidlertid mye seinere enn en tilsvarende reaksjon forårsaket av kort dag. Hos enkelte arter er det nok med 3-4 dager med kort dag for å stoppe strekningsveksten i de terminale knopper.

Temperaturer under 0 grader C kan om den kommer i perioder med full vegetativ vekst forårsake frostskader. Har plan-

tene derimot avsluttet veksten og blitt skikkelig herdet kan de derimot tåle mye frost. De fleste frostskafer i plantene skjer derfor om høsten før plantene er skikkelig herdet eller om våren etter at plantene har satt i gang å vegetere - sein vårfrost.

Også andre klima-faktorer som luft-fuktighet og luft-sammensetning har betydning for skuddveksten. Det vil bli for omfattende å ta med dette her (se Klimaraser).

### Kulturinngrep

Tynning vil føre til økt strekningsvekst. Flytting av planter vil nesten alltid føre til sterk reduksjon av skuddveksten, men her er tidspunktet for flytting nokså avgjørende. For å unngå mest mulig ulemper ved flytting, bør man unngå flytting mens plantene er inne i den mest intense strekningsperiode og mens næringsressursene i plantene er på det høyeste.

Gjødslingen kan påvirke strekningsveksten betydelig alt etter hvilke næringsforhold det er i jorda. I næringsfattig jord blir utslagene for gjødsling naturligvis mye større enn i næringsrik jord. Ellers er virkningen av ulike næringsstoff forskjellig. I praktisk talt alle korrelasjons-analyser som er foretatt mellom gjødselslag og plantehøgde er det funnet best sammenheng mellom høgde og konsentrasjon av nitrogen og fosfor. Dette forutsetter imidlertid at det ikke er direkte mangel på noen av de andre stoffer.

Når nitrogenet er så viktig er det fordi det utgjør en meget viktig del av proteinene og klorofyllet. Ellers inngår det i vitaminer, alkaloider osv. Det transporteres dessuten lett i planten og det vaskes lett ut av jorda. Nitrogen er derfor det mest vanlige mangelstoff.

Fosfor trenges også i relativt store mengder i trær. Fosfor-mangel er ikke uvanlig hos unge planter og kanskje særlig bartrær. Fosfor-gjødsling har derfor gitt meget betydelig vekstøkning hos bartrær i en rekke forsøk. Vekstøkningen kommer da ikke før tidligst året etter gjødsling.

Kalium-mangel er heller ikke uvanlig hos trær. Hos bartrær kan det ofte iakttas som klorose, mens det hos lauvtrær kan arte seg nokså forskjellig.

Kalsium-mangel er pga. sur nedbør ikke uvanlig i Sør-Norge. På næringsfattige jordarter er derfor kalking å anbefale.

Av mikronæringsstoffer vil det normalt være nok i alle jordarter forutsatt at pH er noenlunde normal.

## LITTERATUR

- Ahlgren, C.E. 1957. Phenological observations of nineteen native tree species. Ecology 38, 622-8.
- Bannan, M.W. 1962. The vascular cambium and tree ring development. In "The Growth" Chapter 1. New York.
- Bjørkman, O. 1968. Further studies on differentiation of photosynthetic properties in sun and shade ecotypes of *Solidago virgaurea*. Psysiol. Plant 21(1): 84-99.
- Bjørkman, O. og P. Holmgren, 1963. Adaptability of the photosynthetic apparatus to light intensity in ecotypes from exposed and shaded habitats. Ibis. 16: 889-914.
- Bosse, G. 1960. Die Wurzelentwicklung von Apfelkernen und Apfelsamlingen während der ersten drei Standjahre. Erbobstbl. 2: 26-30.
- Bøvre, O. 1982. Udplantning af eg vom barrøds- og containerplanter. St. Planteavlfsforsøk medd 1670, 84 årg.
- Heide, O.M. 1974. Growth and dormancy in Norway spruce ecotypes (*Picea abies*). I. Interaction of photoperiod and temperature. Psysiol. Plant 30: 1-12.
- Håbjørg, A. 1972. Effects of photoperiod and temperature on growth and development of three latitudinal and three altitudinal populations of *Betula pubescens* Ehrh. Meld. Norg. landbr.-høgsk. 51, nr. 2.
- 1972 b. Effects of light quality, light intensity and night temperature on growth and development of three latitudinal populations of *Betula pubescens* Erh. Ibid. 51, nr. 26.
  - 1974. Vegetasjonslære: Genetisk grunnlag for rasedannelse og rasedannelse i relasjon til viktige miljøfaktorer. Stensiltrykk NLH 1974, 41 s.
  - 1975. Virkning av luftforurensning på vekst hos *Alnus incana* (L.) Moench, *Sorbus aucuparia* L. og *Ulmus glabra* Huds. dyrket i kar på tre ulike steder i Sør-Norge.
  - 1976. Vegetasjonslære: Vegetasjonsbruk - etablering og vedlikehold ved tekniske inngrep i landskapet. Stensiltrykk NLH 1976.
  - 1977. Fysiske og kjemiske egenskaper hos nyknust materiale av 9 ulike bergarter. Forskn. og forsøk 28: 17-42.
- Jewell, L. 1981. Planting trees in city soils. Landscape Architecture Vol 71. No 2: 387-9.
- Koehler, 1933. More about twisted grain in trees. Science 73, 477.
- Kozlowski, T.T. and W.H. Scoltes, 1948. Growth of roots and root hairs of pine and hardwood seedlings in the Piedmont. J. Forest. 46: 750-4.
- Ladefoged, K. 1952. The periodicity of wood formation. Dansk Biol. Skr. 7: 1-98.
- Meyer, F.H. 1966. Mycorrhiza and other plant symbiosis. In "Symbiosis" Vol. 1, Chapter 4, New York.
- Morita, Y and E. Oguro, 1951. Studies on the physical properties soil in relation to fruit tree growth. III. Soil moisture and tree growth (3) the influence of mulching upon the soil moisture and root distribution of peach seedlings. J. Hort. Assoc. Japan, 20: 11-8.
- Morrow, R.R. 1950. Periodicity and growth of sugar maple surface layer roots. J. Forest 48: 875-81
- Northcott, D.L. 1957. Is spiral grain the normal pattern. Forest. Chron. 33: 335-52.

- Ovington, J.D. 1956. Studies of the development of woodland conditions under different trees. The nutrients loss, water, carbon and nitrogen content of the mineral soil. *J. Ecol.* 44: 171-9.
- Perry, T.O. 1962. Racial variation in the day and night temperature requirements of red maple and loblolly pine. *Forest Sci.* 8: 336-44.
- Pirone, P.P. 1978. *Tree maintenance.* New York.
- Solbraa, K. 1967. Fersk og kompostert bark som jordforbedringsmiddel og kompostering av bark. *Neddr. norsk. skogf.vesen* XXIII (85): 303-80.
- Stewart, H.S.D. 1962. A quantitative study of fixation and transfer in forestry. *J. Forest* 63, 501-8.
- Tucker, C.M. and R.F. Evert, 1961. Seasonal development of the secondary phloem in *Acer negunda*. *Amer. J. Bot.* 56: 275-84.
- Wilson, B.F. 1963. Increase in cell wall surface area during enlargement of cambial derivations in *Abies concolor*. *Ibid.* 50: 95-102.
- Yangisawa, T. 1954. Some phenological observations on forest trees at various altitudes on Mt. Muine in Hokkaido. *Bull. For. Exp. St. Mefuro, Tokyo* 70: 71-92.

