

## Rogn, osp og selje

Har de en framtid i norsk natur?

Erling J. Solberg  
Tor Myking  
Gunnar Austrheim  
Fredrik Bøhler  
Rune Eriksen  
James Speed  
Rasmus Astrup



## **NINAs publikasjoner**

### **NINA Rapport**

Dette er en elektronisk serie fra 2005 som erstatter de tidligere seriene NINA Fagrapport, NINA Oppdragsmelding og NINA Project Report. Normalt er dette NINAs rapportering til oppdragsgiver etter gjennomført forsknings-, overvåkings- eller utredningsarbeid. I tillegg vil serien favne mye av instituttets øvrige rapportering, for eksempel fra seminarer og konferanser, resultater av eget forsknings- og utredningsarbeid og litteraturstudier. NINA Rapport kan også utgis på annet språk når det er hensiktsmessig.

### **NINA Temahefte**

Som navnet angir behandler temaheftene spesielle emner. Heftene utarbeides etter behov og serien favner svært vidt; fra systematiske bestemmelsesnøkler til informasjon om viktige problemstillinger i samfunnet. NINA Temahefte gis vanligvis en populærvitenskapelig form med mer vekt på illustrasjoner enn NINA Rapport.

### **NINA Fakta**

Faktaarkene har som mål å gjøre NINAs forskningsresultater raskt og enkelt tilgjengelig for et større publikum. De sendes til presse, ideelle organisasjoner, naturforvaltningen på ulike nivå, politikere og andre spesielt interesserte. Faktaarkene gir en kort framstilling av noen av våre viktigste forskningstema.

### **Annen publisering**

I tillegg til rapporteringen i NINAs egne serier publiserer instituttets ansatte en stor del av sine vitenskapelige resultater i internasjonale journaler, populærfaglige bøker og tidsskrifter.

# Rogn, osp og selje

Har de en framtid i norsk natur?

Erling J. Solberg  
Tor Myking  
Gunnar Austrheim  
Fredrik Bøhler  
Rune Eriksen  
James Speed  
Rasmus Astrup

Solberg, E.J., Myking, T., Austrheim, G., Bøhler, F., Eriksen, R., Speed, J. & Astrup, R. 2011. Rogn, osp og selje – Har de en framtid i norsk natur? - NINA Rapport 806. 29 s.

Trondheim, februar 2012.

ISSN: 1504-3312

ISBN: 978-82-426-2401-7

RETTIGHETSHAVER

© Norsk institutt for naturforskning

Publikasjonen kan siteres fritt med kildeangivelse

TILGJENGELIGHET

Åpen

PUBLISERINGSTYPE

Digitalt dokument (pdf)

KVALITETSSIKRET AV

Inga E. Bruteig

ANSVARLIG SIGNATUR

Forskningssjef Inga E. Bruteig (sign.)

OPPDRAUGSGIVER(E)

Norsk genressurssenter, Skog og landskap

KONTAKTPERSON(ER) HOS OPPDRAGSGIVER

Kjersti Fjellstad

FORSIDEBILDE

Rogn (foto: Erling J. Solberg)

NØKKELOD

Norge, skog, trær, beiting, elg, hjort, rådyr, rogn, osp, selje, litteraturgjennomgang

KEY WORDS

Norway, forest, trees, browsing, moose, red deer, roe deer, rowan, aspen, sallow, literature review

#### KONTAKTOPPLYSNINGER

##### **NINA hovedkontor**

Postboks 5685 Sluppen  
7485 Trondheim  
Telefon: 73 80 14 00  
Telefaks: 73 80 14 01

##### **NINA Oslo**

Gaustadalléen 21  
0349 Oslo  
Telefon: 73 80 14 00  
Telefaks: 22 60 04 24

##### **NINA Tromsø**

Framsenteret  
9296 Tromsø  
Telefon: 77 75 04 00  
Telefaks: 77 75 04 01

##### **NINA Lillehammer**

Fakkeltgården  
2624 Lillehammer  
Telefon: 73 80 14 00  
Telefaks: 61 22 22 15

[www.nina.no](http://www.nina.no)

## Sammendrag

Solberg, E.J., Myking, T., Austrheim, G., Bøhler, F., Eriksen, R., Speed, J. & Astrup, R. 2011. Rogn, osp og selje – Har de en framtid i norsk natur? - NINA Rapport 806. 29 s.

Rogn, osp og selje (ROS) er viktige og høyt prefererte beiteplanter for hjortevilt. Som følge av høye og økende bestandstettheter av elg, hjort og rådyr, er beitetrykket på disse treslagene høyt, og kan forventes å forbli høyt i overskuelig framtid. Potensielt kan dette få konsekvenser for deres bestandsdynamikk og geografiske fordeling, og uheldige konsekvenser for deres genetiske sammensetning og utbredelsen av assosiert biologisk mangfold. I den anledning har vi gjennomført en litteraturstudie av disse treslagenes biologi, livshistorie og genetikk med særlig vekt på effekten av beiting. I tillegg har vi gjort noen enkle analyser av artenes utbredelse og siste tiårs bestandsdynamikk i Norge. Rapporten er i det alt vesentlige et utdrag av to artikler om samme emne (Myking mfl. 2011; Myking mfl. in prep).

Rogn, osp og selje finnes i alle deler av landet, men med varierende tettheter. Ospa er mest vanlig i kystnære områder i sørøst-Norge, mens rogn og selje er mere jevnt fordelt over hele landet. Artene er særmerket av kort levealder, og for rogn og selje en lav høyde og sympodiale vekstmønster (forgreining ved akselskudd). Dette er faktorer som gjør dem utsatt for beiting. Samtidig har de høy juvenil vekstrate, noe som gjør at de raskt kan vokse utenfor beiterækkevidde for elg, rådyr og hjort. Selje og osp er delvis avhengig av lysåpne områder for å kunne etablere seg, for eksempel etter hogst, stormfelling eller erosjon, mens rogn er mer skyggetolerant. Selja har også mer spesifikke krav til jordforhold enn hva som er tilfelle for rogn og osp. Dette kan kanskje forklare den lavere frekvensen av selje på Landsskogtakseringens prøveflater.

Genetisk er artene særmerket av høy genetisk variasjon innen bestander. Den genetiske variasjonen mellom bestandene er lavere som følge av effektiv frøspredning, enten via vind (osp og selje) eller via frø som fordøyes og spres av fugl og pattedyr (rogn). Ospa kan i utstrakt grad også formere seg vegetativt, og mange trær innen bestander kan tilhøre samme klon. Nyere studier viser imidlertid at den genetiske variasjonen innen bestander er høy, noe som innebærer at en større andel trær er utviklet fra frø enn tidligere antatt.

Alle tre artene beites intensivt av elg, rådyr og hjort, noe som kan føre til at artene synker i frekvens når beitetrykket blir for høyt. I så fall kan det også påvirke epifyttisk lav og andre organismer som lever på disse artene, og for rognas del — dyr som lever av bærene. Alle de tre artene har imidlertid utviklet seg i nærvær av større planteetere og kan således antas å være relativt tolerante til beiting. Rogn, osp og selje har lav dødelighet som følge av beiting og høy juvenil vekstrate. De kan derfor raskt vokse seg utenfor beiterækkevidde for hjortedyr og andre større planteetere (husdyr) i perioder med lavt beitetrykk.

På sikt kan det være at intensiv beiting vil medføre økt dødelighet, forsinket kjønnsmodning og redusert rekruttering hos alle de tre artene, med påfølgende reduserte bestandsstørrelser. Landsskogtakseringens data antyder en viss nedgang i de minste størrelsesklassene av osp i løpet av de siste 25 årene, men det er uklart hvorvidt dette skyldes beiting. For rogn og selje var det ingen tilsvarende utvikling. For alle tre artene er det imidlertid viktig å merke seg at trærne først registreres etter at de har nådd en brysthøydiameter på 50 millimeter, noe som introduserer en tidsforsinkelse i forhold til når trærne er mest utsatt for beiting. Det er derfor fortsatt for tidlig å trekke bastante slutninger med hensyn betydningen av de siste årenes høye beitetrykk på rekrutteringen av rogn, osp og selje i Norge.

Flere studier antyder at skogbruket er av større betydning for utviklingen til ROS-artene enn hva som er tilfelle for hjorteviltbeiting. Ungskogspleie – i form av tynning og rydding – og kjemisk ugraskontroll var tidligere vanlig, men er i mindre grad praktisert de siste 20 årene. I økende grad fokuseres det også på de positive sidene av ROS-artene og andre lauvtrearter. Basert på nye standarder (Levende Skog) er det ønskelig å opprettholde en større andel lauv-

trær og eldre individer i skogen, noe som på sikt kan virke positivt på gjenveksten av rogn, osp og selje i norske skoger.

Erling J. Solberg, Norsk institutt for naturforskning (NINA), Postboks 5685 Sluppen, 7485 Trondheim. [erling.solberg@nina.no](mailto:erling.solberg@nina.no)

Tor Myking, Norsk institutt for skog og landskap, Fanaflaten 4, 5244 Fana.

Gunnar Austrheim & James Speed, Vitenskapsmuseet, Norges Teknisk-naturvitenskapelige Universitet, 7491 Trondheim

Fredrik Bøhler, Rune Eriksen & Rasmus Astrup, Norsk institutt for skog og landskap, Postboks 115, 1431 Ås.

## Abstract

Solberg, E.J., Myking, T., Austrheim, G., Böhler, F., Eriksen, R., Speed, J., & Astrup, R. 2011. Rowan, aspen and willow – A future in Norwegian forests? - NINA Report 806. 29 pp.

Rowan (*Sorbus aucuparia*), aspen (*Populus tremula*) and willow (*Salix caprea*) (the RAW-species) are highly selected browse for cervids such as moose (*Alces alces*), red deer (*Cervus elaphus*) and roe deer (*Capreolus capreolus*). Following a substantial population increase of deer during the last 40 years, the browsing pressure is currently high in Norway and is expected to remain high in the foreseeable future. This may have cascading effects on the demography and geographic distribution of RAW-species, and in turn their associated biodiversity. To better understand the potential consequences, we here review the basic ecology, genetics and life history of these tree species, with particular focus on the effects of browsing. In addition, we provide some data from the National Forest Inventory (NFI) showing the present distribution and recent population dynamics of the RAW-species in Norway. The report is a summary of two articles on the same subject (Myking et al. 2011; Myking et al. in prep).

The RAW-species are found in all of the forested part of the country, at varying densities. Aspen is most common in the coastal areas in Southeast-Norway while rowan and willow are more evenly distributed. They are all characterised by a short lifespan, and for rowan and willow – their small size and sympodial growth. Willow and aspen require good light conditions for establishment and thus depends strongly on disturbances such as fire, clear cutting or wind-throw to create regeneration gaps. Rowan is more shade tolerant, but develops best under good light conditions. The willow also have stricter soil requirements, which may explain the lower density of willow on sample plots monitored by the NFI.

All species are characterised by high genetic variation within populations, and relatively small variation among populations within regions. The latter suggests effective seed dispersal, either by wind (aspen, willow) or by birds and mammals eating and spreading their seeds (rowan). Aspen also have extensive vegetative regeneration, where several ramets within stands may belong to the same clone. However, recent studies indicate high genetic variation within stands, implying that the influence of individuals arising from seeds is higher than previously assumed.

The current high browsing pressure may affect the local abundance of the RAW-species. However, as these tree species have evolved in the presence of large herbivores, we assume them to be quite browsing tolerant. They have low mortality to browsing and have all a high juvenile growth rate. Accordingly, they may quickly grow out of reach of browsers during periods of low browsing pressure.

NFI data indicate a reduced recruitment rate of young aspen during the last 25 years, but it is unclear to what extent this is due to browsing. No similar trends were present for rowan and willow. However, due to the delay in the effects of browsing on the recruitment of trees (> 5 mm diameter at breast height) recorded by the NFI, it is still premature to conclude decisively about the effects of the recent high browsing pressure on the recruitment of RAW-species in Norway.

Many studies indicate that forestry have a more important effect on the regeneration of RAW-trees than browsing. Due to their low commercial value, forestry in much of Fennoscandia has been combating deciduous trees mechanically and by herbicides, but the frequency has decreased during the last two decades. Increasingly there is also more focus on the positive effects of the RAW-species and other deciduous trees. New standards introduced in forestry emphasise the importance of larger proportions of deciduous and old big trees, which in the long term may have a positive effect on the regeneration of rowan, aspen and willow in Norwegian forests.

Erling J. Solberg, Norwegian Institute for Nature Research (NINA), P.O. Box 5685 Sluppen, NO-7485 Trondheim, Norway. [erling.solberg@nina.no](mailto:erling.solberg@nina.no)

Tor Myking, Norwegian Forest and Landscape Institute, Fanaflaten 4, NO-5244 Fana, Norway.

Gunnar Austrheim & James Speed, Museum of Natural History and Archaeology, Norwegian University of Science and Technology, NO-7491 Trondheim, Norway.

Fredrik Bøhler, Rune Eriksen & Rasmus Astrup, Norwegian Forest and Landscape Institute, P.O. Box 115, NO-1431 Ås, Norway.



# Innhold

<b>Sammendrag</b> .....	<b>3</b>
<b>Abstract</b> .....	<b>5</b>
<b>Innhold</b> .....	<b>7</b>
<b>Forord</b> .....	<b>8</b>
<b>1 Innledning</b> .....	<b>9</b>
<b>2 Biologi og økologi</b> .....	<b>9</b>
2.1 Geografisk fordeling, bestandstørrelse og krav til livsmiljø .....	9
2.2 Forynging og etablering .....	11
2.3 Vekst og levealder.....	11
<b>3 Genetisk variasjon</b> .....	<b>12</b>
3.1 Rogn .....	12
3.2 Osp .....	13
3.3 Selje .....	13
<b>4 Livshistorietrekk: effekter av beiting</b> .....	<b>14</b>
4.1 Etablering av frøplanter og rekruttering.....	14
4.2 Vekstrate, størrelse og morfologi .....	16
4.3 Frøspredning og migrasjon .....	17
4.4 Levealder .....	18
<b>5 Andre forstyrrelsesfaktorer</b> .....	<b>18</b>
<b>6 Konklusjon</b> .....	<b>19</b>
<b>7 Referanser</b> .....	<b>20</b>
<b>8 Vedlegg</b> .....	<b>27</b>

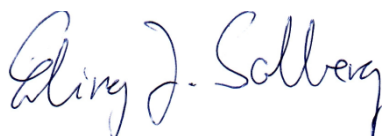
## Forord

Denne rapporten er å betrakte som en sluttrapport fra prosjektet: **Livshistoriestrategier og bestandsdynamikk hos boreale løvtrær: rogn, osp og selje**. Prosjektet har pågått siden 2009 og har i hele perioden mottatt finansiering fra Norsk genressurscenter ([www.skogoglandskap.no](http://www.skogoglandskap.no)). I tillegg inngår finansiering fra Norges forskningsråd (Miljø 2015), via prosjektet: **Mot en bærekraftig forvaltning av elg, hjort og deres beiteressurser (prosjektnr. 184036/E40)**, og i form av egenforskningsmidler ved henholdsvis Skog og landskap, NTNU Vitenskapsmuseet og NINA. Alle institusjonene takkes aller hjerteligst for bidraget.

Rapporten bygger i det alt vesentlige på en vitenskaplig artikkel om osp publisert i studieperioden (Myking mfl. 2011) og et utkast til artikkel om rogn og selje (Myking mfl. in prep.) som forhåpentligvis vil publiseres i nær fremtid. En noe mer dyptgripende faglig oversikt kan fås ved lese disse to artiklene.

Christer M. Rolandsen takkes for hjelp med grafikken.

23. februar 2012.



Erling J. Solberg  
Prosjektleder, NINA

# 1 Innledning

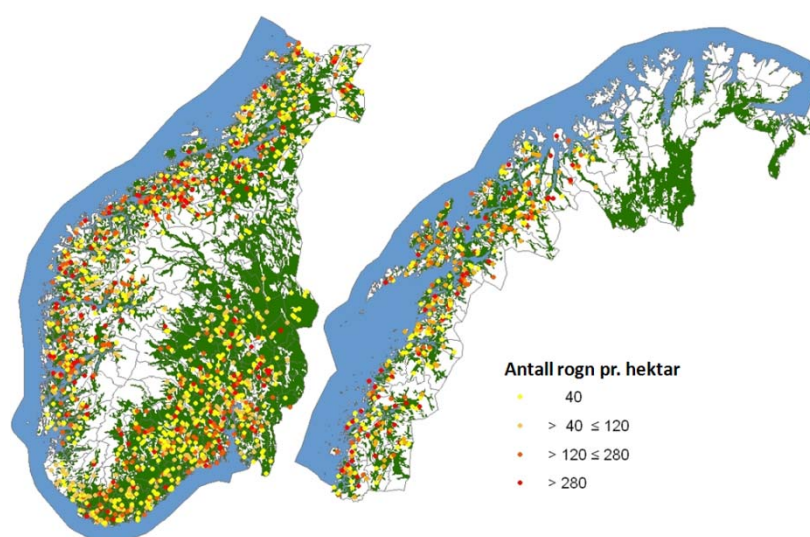
Rogn (*Sorbus aucuparia*), osp (*Populus tremula*) og selje (*Salix caprea*) er vidt utbredte treslag i boreale og tempererte økosystemer i Eurasia. Selv om deres kommersielle betydning er begrenset, har de en viktig økologisk betydning, både som substrat for andre arter (eks. lav) og som produsenter av spiselige bær (eks. rogn). I tillegg er alle tre artene viktige og høyt prefererte beiteplanter for hjortevilt som elg (*Alces alces*), hjort (*Cervus elaphus*) og rådyr (*Capreolus capreolus*) (eks. Månsson mfl. 2007). I løpet av de siste 40 årene har antallet hjortevilt økt dramatisk i Norge og resten av Fennoskandia, med påfølgende økt beitetrykk. I områder med spesielt høyt beitetrykk kan dette medføre at få individer rekrutteres til kjønnsmodne trær. Dette skaper bekymringer med hensyn til deres videre utviklingen, og i økende grad etterspørres informasjon om de langsiktige konsekvensene av et slikt beitetrykk for trærnes demografi og utbredelse.

I den anledning har vi gjennomført en litteraturstudie av disse treartenes biologi, livshistorie og genetikk med spesielt henblikk på effekten av beiting fra hjortevilt. Mer spesifikt har vi sett på hvordan forskjeller i vekstrate, levealder, morfologi og spredningsevne påvirker de forskjellige artenes sårbarhet for beiting, samt i hvilken grad andre forstyrrelsesfaktorer som skogbruk, skogbrann og bruksendringer kan tenkes å påvirke artenes utvikling. Basert på data fra Landskogtakseringen har vi også gjort noen enkle analyser av treartenes utbredelse og bestandsdynamikk i Norge de siste 20-30 årene.

## 2 Biologi og økologi

### 2.1 Geografisk fordeling, bestandstørrelse og krav til livsmiljø

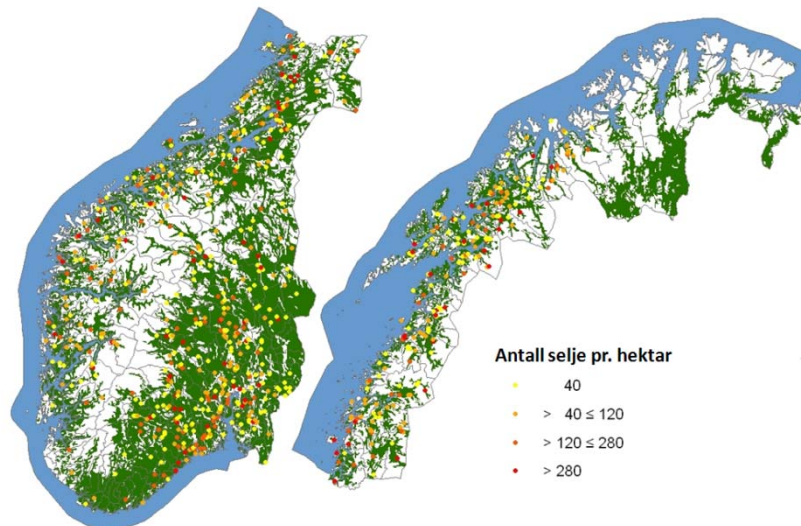
Rogn, osp og selje, eller ROS-artene, er typiske pionérarter med rask juvenil vekstrate, effektiv etablering på lysåpne områder (f.eks. etter hogst) og med kort levealder (Børset 1985a; Frivold 1994). Rogn og osp koloniserte Norge allerede for 12000-11000 år siden (Huntley og Birks 1983), mens selja kom noe senere (10000-9000 år siden, Nedkvitne 1990). Den tidlige etableringen i Fennoskandia antyder at ROS-artene er sprednings- og tilpasningsdyktige, samt kuldetolerante (Frivold 1994; Raspe mfl. 2000a; Myking 2002), noe som sannsynligvis er viktige premisser for dagens vidstrakte utbredelse på den nordlige halvkulen. Dagens utbredelse av selje strekker seg fra Vest-Europa til Sibir og fra Tyrkia og Iran til 70° nord i Norge (Kucera og Næss 1999). I Skandinavia er den kun fraværende helt i nord og i høyfjellet (Hultén og Fries 1986), men er funnet opp til 1350 meter over havet (Lid og Lid 2005).



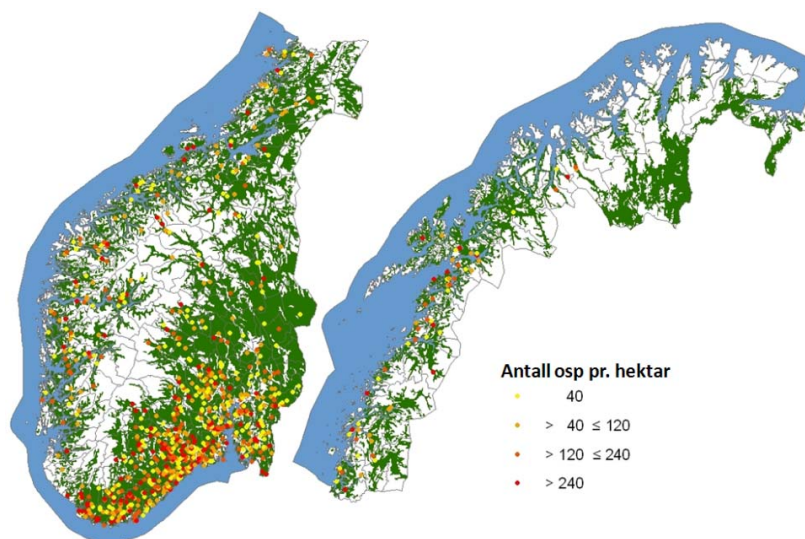
Figur 1. Geografisk fordeling og tetthet av rogn (brysthøydiameter  $\geq 5$  cm) i Norge utenom Finnmark. Grønn farge antyder skogbevakst areal. Prøveflater uten rogn er ikke vist. Data fra 13 696 prøveflater under barskogsgrensen (Landsskogtakseringen, [www.skogoglandskap.no](http://www.skogoglandskap.no)).

Ospas utbredelsesområde dekker det meste av den tempererte og boreale delen av Eurasia, samt Japan. I nord-sør-retning finner vi ospa fra 71° nord i Norge til Nord-Afrika, og fra havnivå

til 1500 meters høyde i Norge (Lid og Lid 2005). Selv om ospa finnes i alle skogkledde deler av landet, finner vi de høyeste tetthetene i Sørøst-Norge (Fig. 1). Rogna finnes som de andre artene langt mot nord (71° nord i Norge, Kucera og Næss 1999) og høyt til fjells (1500 moh i Norge, Børset 1985b). Sørøver strekker den seg til Midtøsten og Kaukasus og østover til Ural. I likehet med ospa er rogn kuldetolerant og lite krevende med hensyn til vekstforhold. I Norge er rogn relativt jevnt fordelt utover hele landet (Fig. 1). Ett unntak er i Hedmark der rogn i likhet med osp og selje, opptrer med lavere tettheter (Fig. 1-3).



Figur 2. Geografisk fordeling og tetthet av selje (brysthøydediameter  $\geq 5$  cm) i Norge utenom Finnmark. Grønn farge antyder skogbevakst areal. Prøveflater uten selje er ikke vist. Data fra 13 696 prøveflater under barskogsgrensen (Landsskogtakseringen, [www.skogoglandskap.no](http://www.skogoglandskap.no)).



Figur 3. Geografisk fordeling og tetthet av osp (brysthøydediameter  $\geq 5$  cm) i Norge utenom Finnmark. Grønn farge antyder skogbevakst areal. Prøveflater uten osp er ikke vist. Data fra 13 500 prøveflater under barskogsgrensen (Landsskogtakseringen, [www.skogoglandskap.no](http://www.skogoglandskap.no)).

Til tross for vid utbredelse, utgjør ROS-artene kun en mindre andel av skogen i Norge, og er ofte spredt fordelt innenfor utbredelsesområdet (Frivold 1998). Det stående volumet av osp i Norge er omkring 11 millioner m<sup>3</sup>, mens tilsvarende tall for rogn og selje er 5,7 og 4,4 millioner m<sup>3</sup>. Dette utgjør henholdsvis 8 %, 4 % og 3 % av det stående volumet av lauvtrær i Norge (Kucera og Næss 1999).

Ospa vokser på en rekke forskjellige jordtyper, selv om veksten er best på næringsrik og veldrenert mineraljord (Worrell 1995a). Tilsvarende kan rogn vokse de fleste steder, men utvikler seg best på fruktbar, fuktig og veldrenert mark (Frivold 1994; Raspe mfl. 2000a). Selja er mer krevende og vokser først og fremst på sandholdig og kalkrik leirjord (Frivold 1994). Som pionérrarter vil ROS-artene raskt etablere seg på lysåpne flater som oppstår etter hogst, stormfelling-er, skogbrann og andre forstyrrelser. Særlig osp og selje er lyskrevende, og utvikler seg i liten grad i etablert skog. Rogn er mer skyggetolerant både i frøplantefasen og som voksent tre,

men utvikler seg best med rik tilgang til lys (Frivold 1994). Med andre ord har de tre artene mye av den samme koloniseringshistorien, utbredelsen og tettheten, men har forskjellige krav til lys- og jordforhold.

## 2.2 Forynging og etablering

Alle ROS-artene kan forynge seg vegetativt og ved frøsetting. Vegetativ formering hos rogn og osp foregår hovedsaklig ved rotskudd (Frivold 1994), mens selja også kan formere seg med stiklinger (Kucera og Næss 1999). I tillegg kan foryngingen skje som stubbeskudd (Frivold 1994; Raspe mfl. 2000a). Ospas vegetative formering står i en særstilling. Et utstrakt rotsystem med rotskudd kan gi opphav til nye trær hele 40 meter fra foreldretreet (Jobling 1990), og spredningshastigheten kan være opp til 1 meter per år på tidligere landbruksmark (Frivold 1998).

Både selje og rogn pollineres med insekter. Selja er særbu og blomstrer på våren, før knopp-skyting, og produserer lette, hårete frø som er tilpasset vindspredning (Lascoux mfl. 2004). Spireevnen synker raskt over tid (Frivold 1994). Rogna når kjønnsmodning rundt 10 års alder og blomstrer rundt midtsommer. Vi har ikke funnet informasjon om alder for første blomstring hos selja, men den er trolig tidligere enn for rogn på grunn av den raske juvenile vekstraten (Frivold 1994). Den bæraktige kjernefrukten til rogn inneholder 2-10 frø (Raspe mfl. 2000a) og modnes i september-oktober i Norge (Frivold 1994). Trærne produserer vanligvis frø hvert andre eller tredje år (Satake og Bjørnstad 2008). Spredningen foregår hovedsakelig med fugl og er i mange områder synkronisert med fugletrekket på høsten. Særlig trostefugl er viktige spredningsvektorer, og både spireevnen og veksten av frøplanten øker for frø som har passert fordøyelseskanalen til en fugl (Paulsen og Høgstedt 2002). Rogna er tvekjønnet, men ikke selvbestøvende (Raspe og Jacquemart 1998) eller apomiktisk (frø uten befruktning) som sine nærmeste slektninger (Salvesen 1993).

Ospa er i likhet med selja særbu, vanligvis med en overvekt av hanntrær (Powell, 1957; Gramuglio, 1962; Worrell mfl. 1999). Trærne blomstrer på våren før knopp-skyting og frøene modnes 4-5 uker etter blomstring. Både pollen og frø spres med vinden (Latva-Karjanmaa mfl. 2003). Frittstående trær kan produsere frø fra 10-15 års alder, mens trær i bestand sjelden produserer frø før de er 20-30 år (Børset, 1985b). I Norge produserer ospa vanligvis frø hvert år (Børset 1960) og frøproduksjonen kan være svært høy. En hannrakle alene kan inneholde 1000-2000 frø, og ett tre kan ha så mange som 40 000 hannrakler (Johnson 1942). Frøene er svært små og lette (0,06 – 0,17 g, Fystro 1962) og kan transporteres med vind over lange avstander. Kunstig pollinering har vist seg å kunne øke frøproduksjonen hele 12 ganger i forhold til naturlig pollinering, noe som antyder at tilgang til pollen kan være begrensende under naturlige forhold (Worrell mfl. 1999). Frøenes spireevne er vanligvis høy hos ospa, 70-95 % (Fystro 1962; Worrell mfl. 1999), men overlevelsen synker raskt under naturlige forhold (Børset, 1954; Worrell mfl. 1999). Spiringen kan starte allerede etter 24 timer (Børset 1960). Fordi frøene mangler frøhvite (endosperm) (Børset, 1960) er de imidlertid avhengig av tilstrekkelig fuktige forhold for å kunne spire (Latva-Karjanmaa mfl. 2003; de Chantal og Granström 2007). Både mineraljord og brannpåvirket organisk jord er gunstig for spiring og etablering (Worrell, 1995a; de Chantal og Granström, 2007). Skogbrann kan også øke spireevnen hos osp ved å redusere graden av allelopatisk interaksjon med for eksempel krekling (*Empetrum hermaphroditum*) (Zackrisson og Nilsson, 1992).

## 2.3 Vekst og levealder

ROS-artene har en rask juvenil vekst. Rogn og selje vokser i gjennomsnitt 0,5 meter per år i de første 10 årene (Frivold, 1994; Sæbø og Johnsen 2000; de Chantal og Granström 2007), og kan, dersom de utvikler seg fra stubbeskudd, vokse med hele 2 meter i året (selje, Frivold, 1994). Vekstraten synker imidlertid over tid. Rogn blir sjeldent mer enn 12-15 meter og selje 15-20 meter høye, selv om høyder på henholdsvis 17 og 25 meter er registrert i Norge (Nedkvitne 1990; Kucera og Næss 1999; Lid og Lid 2005). I Storbritannia er det registrert rogn på hele 28 meters høyde (Raspe mfl. 2000a). I åpne områder vil både rogn og selje følge et sympodiale vekstmønster med flere stammer som utvikler seg parallelt til en vid trekrone (Frivold

1994). Også ospa vokser raskt og vil bre seg utover dersom den tilbys tilstrekkelig plass. Den maksimale biomasseproduksjonen inntreffer allerede etter 18 til 32 år (Rytter og Stener, 2005). Under gode forhold kan ospa vokse til 34 meter i Norge (Oppdahl, 1992).

ROS-artene har relativt lav levealder. Rogna blir sjeldent mer enn 50 år gammel (Børset 1985b), selv om individer opp til 150 års alder er registrert (Raspe mfl. 2000a). Selja dør vanligvis før den er 50-60 år (Falinski 1998) og blir sjeldent mer enn 80 år (Nedkvitne 1990; Kuce-  
ra og Næss 1999), selv om anekdotisk informasjon antyder en alder opp til 200 år (Nedkvitne, 1990). For ospa har det vært vanlig å anta at den sjeldent blir mer enn 100 år (Oppdahl 1992), men nyere data fra Finland viser at mange fullvoksne trær er mellom 100 og 200 år (Kuusinen 1994; Latva-Karjanmaa mfl. 2007). Selve klonen kan imidlertid være betraktelig eldre. Det er antydning at enkelte kloner av ospa kan bli hele 6000-8000 år (L. Ericsson, pers. kom.), der et dynamisk rotsystem fra samme plante forbinder de forskjellige stammene over tid (Bärring 1988).

### 3 Genetisk variasjon

Genetisk variasjon kan deles i adaptiv variasjon og selektiv nøytral variasjon (Ennos mfl. 1998). Adaptiv variasjon påvirkes av seleksjon som igjen fører til fenotypisk variasjon, for eksempel i kvantitative egenskaper (trekk) som tidspunkt for knoppskyting og vekstrate. Motsatt så har den selektivt nøytrale variasjonen begrenset eller ingen effekt på fenotypen, og studeres gjerne ved bruk av forskjellige DNA-markører eller isoenzymer (Ennos mfl. 1998). DNAet i kloroplastene (cpDNA) er ikke koblet til kjerne-DNAet, og nedarves hos de fleste dekkfrøede plantene (blomsterplanter) gjennom morslinjen (Raspe 2001). Dette betyr at cpDNAet overføres uten rekombinasjon via frøet, men ikke via pollen. Ettersom frø gjerne spres over kortere avstander enn pollen, kan både nøytralt kjerne-DNA og cpDNAet benyttes til å beskrive spredningsforløpet fra forskjellige refugier etter istiden. I tillegg kan de genetiske markørene bidra med verdifull informasjon om de forskjellige artenes evolusjonære utvikling, utveksling av pollen og frø mellom bestander, og graden av innavl (Young mfl. 2000). Nøytrale genetiske markører brukes også for å skille forskjellige kloner fra hverandre.

#### 3.1 Rogn

Rogna kan vise stor variasjon i kvantitative egenskaper. Nært beliggende og beslektede bestander av rogn i Sørøst-Norge viste store forskjeller i høydevekst, antall stammer og antall grener pr. tre (Sæbø og Johnsen, 2000). Det var også store forskjeller innen bestander i fenologiske trekk, som tidspunkt for knoppskyting og bladfelling (Sæbø og Johnsen, 2000). Tilsvarende resultater ble rapportert fra Sverige (Baliuckas mfl. 2005), hvor variasjonen ble vurdert som overraskende høy for en art med en såpass spredt utbredelse. Sæbø og Johnsen (2000) fant ingen tilsvarende forskjeller, muligens på grunn av kortere avstand mellom bestandene. Det er også funnet store forskjeller i knoppskyting mellom bestander som vokser i forskjellige miljøer (Erstad, 1999), der knoppskyting skjer tidligere i høyreliggende enn kystnære bestander (cf. Myking, 1997). Dette stemmer godt overens med resultatene fra svenske forsøk i fire bestander langs en nord-sørgradient (Baliuckas mfl. 2005). Bestandsforskjeller i knoppskyting er også dokumentert fra Tyskland (Hillbrand og Rosenberg, 1996). Baliuckas mfl. (2005) fant mindre bestandsforskjeller for rogn enn for hegg (*Prunus padus*) og tolket dette som et resultat av mer effektiv frøspredning hos rogn ved hjelp av trekkfugler (Baliuckas mfl. 2005). Hos mange treslag er daglengden en viktig faktor for regulering av vekstavslutning på høsten, men dette gjelder ikke for rogn (Håbjørg, 1978). Sannsynligvis er lavere temperaturer tilstrekkelig for å stoppe veksten hos denne arten, slik den er for en rekke andre arter i rosefamilien (Heide og Prestrud 2005).

Studier av allozymvariasjon i 17 europeiske bestander fra Pyreneene til Finland antyder at rogn har høy genetisk variasjon innen bestander ( $H_e=0,212$ ), lav differensiering ( $F_{st}=0,06$ ), og store genetiske likheter mellom bestander innen region (Raspe mfl. 1998). Forskjellene i cpDNA mellom bestander er ofte høy ( $F_{st}$  0,83-0,92) hos skogdannende trær (eks. svartor, *Alnus glutinosa*, bøk, *Fagus sylvatica*, vintereik, *Quercus robur*, (Petit mfl. 1993; Demesure mfl. 1996; King og Ferris, 1998) på grunn av moderat spredning av frø kontra pollen. Hos rogn, der-



imot, er differensieringen lav ( $F_{st}=0,29$ ), sannsynligvis på grunn av effektiv frøspredning via fugl (Raspe mfl. 2000b). Med andre ord er den genetiske strukturen til rogn preget av regelmessig spredning av frø over lange avstander (Raspe mfl. 2000a), selv om de fleste frøene faller ned nær mortreet (Zywiec og Ledwon 2008). Manglende selvbestøvning hos rogn motvirker innavl og bidrar således også til å opprettholde den genetiske variasjonen.

## 3.2 Osp

Hos mange planter er daglengden et avgjørende signal for styring av viktige fenologiske hendelser (Håbjørg 1978). Hos osp er det tidligere vist at bestander som befinner seg ved forskjellig breddegrad har forskjellig kritisk daglengde for avslutning av strekningsvekst. Nordlige bestander har lengre kritisk daglengde enn sørlige bestander (Håbjørg 1978), og derfor har de forskjellige bestandene muligheten til å avslutte veksten i god tid før frosten inntreffer på høsten. Også tidspunktet for bladfelling, samt høyde- og diametervekst hos ospa er tilpasset bestandens beliggenhet i forhold til høyde over havet og breddegrad (Hall mfl. 2007; Fracheboud mfl. 2009), noe som fører til betydelig variasjon mellom bestandene (Fracheboud mfl. 2009). Alt i alt antyder dette at ospa har høy adaptiv genetisk variasjon både på art og bestandsnivå, noe som er typisk for skogstrær (eks. König 2005).

Mens den fenotypiske variasjonen mellom bestander av osp kan forklare hele 60 % av totalvariasjonen (Hall mfl. 2007), skyldes kun 1 % av variasjonen i selektivt nøytrale genetiske markører variasjon mellom bestandene (Lexer mfl. 2005; Hall mfl. 2007). Dette antyder at genflyt for en stor del reduserer den romlige genetiske strukturen mellom bestander (Hamrick og Nason 1996; Lexer mfl. 2005). Selv refugier i Sentral-Europa som var adskilt under istiden ble knyttet sammen av frøspredning (Fussi mfl. 2010). Et tilsvarende fenomen er observert for andre boreale trearter med utstrakt frøspredning, som for eksempel hengebjørk, *Betula pendula* (Maliouchenko mfl. 2007).

Selv om ospa formerer seg både med rotskudd og frø, har det vært hevdet at rotskudd er viktigst på bestandsnivå, noe som vil si at mange individer tilhører en eller et fåtall kloner (Worrell, 1995a; Suvanto og Latva-Karjanmaa, 2005). Studier av isoenzymer viser imidlertid at den genetiske variasjonen innen bestand er relativt høy (Lopez-de-Heredia mfl. 2004), hvilket viser at en større andel av trærne er utviklet fra frø enn tidligere antatt. Denne konklusjonen ble styrket av studiene til Suvanto og Latva-Karjanmaa (2005) som fant at majoriteten (70 %) av klonene i to finske studieområder besto av kun en stamme, mens gjennomsnittet var 2,1 stamme per klon. I tillegg fant de at antallet kloner identifisert ved genetiske markører var større enn antallet identifisert ut fra morfologiske karakterer (Lopez-de-Heredia mfl. 2004; Suvanto og Latva-Karjanmaa, 2005). Tilsvarende resultater er dokumentert for Nordamerikansk osp (*Populus tremuloides*) (Namroud mfl. 2005; Mock mfl. 2008). Disse resultatene står i sterk kontrast selv til nyere litteratur som hevder at seksuell formering er uvanlig hos osp (eks. Latva-Karjanmaa mfl. 2003), og er uforenelig med den raske koloniseringen av osp etter siste istid (Huntley og Birks, 1983), og dagens kolonisering av isolerte øyer etc.

## 3.3 Selje

Vi har begrenset kunnskap om den genetiske strukturen til selja. Det er imidlertid gjort noen undersøkelser av variasjonen i tidspunkt for vekstavslutning mellom bestander (Håbjørg, 1978). Som hos osp og en rekke andre treslag viser resultatene at nordlige bestander av selje har lengre kritisk daglengde for vekstavslutning enn hva som er tilfelle i sørlige bestander.

Basert på kunnskap fra andre vierarter (Myking mfl. 2011), og det faktum at selja har vid utbredelse, er særbu og har lette frø som spres med vinden (Hamrick mfl. 1992), kan det antas at den også har høy genetisk variasjon innenfor bestander og begrenset differensiering mellom bestander. I samsvar med denne antagelsen, og i likhet med rogn (Raspe mfl. 2000b) og bjørk (Palme mfl. 2003b), er variasjonen i cpDNA høy hos selja, men uten geografisk struktur (Palme mfl. 2003a). Det siste bryter med det typiske romlige mønsteret som ofte følger av at cpDNA nedarves via en av foreldreplantene (se over) og skyldes sannsynligvis svært effektiv frøspredning (Lascoux mfl. 2004). Dette er typisk for vierartene (Lascoux mfl. 1996; Fussi mfl.

2010) og er viktig for spredning og opprettholdelse av genetisk variasjon. Tilstedeværelsen av cpDNA-haplotyper som deles med andre vierarter, som *S. cinerea*, *S. aurita* og *S. purpurea*, antyder at hybridisering også bidrar til den genetiske variasjonen hos disse artene (Palme mfl. 2003a).

## 4 Livshistorietrekk: effekter av beiting

Livshistorietrekk er viktige egenskaper i organismers liv som påvirker migrasjon og utviklingen fra befruktning til død. Store planteetere kan påvirke flere trekk i livshistorien til beiteplanter som i sin tur påvirker plantenes demografi, lokale tetthet og regionale fordeling (Hester mfl. 2006). Her vil vi evaluere hvordan viktige livshistorietrekk hos ROS-artene påvirkes av beiting og hvilken betydning dette har for plantenes levedyktighet og utbredelse over tid. De aktuelle livshistorietrekkene og de forventede effektene av beiting er vist i Vedlegg 1-3.

### 4.1 Etablering av frøplanter og rekruttering

Effekten av beiting på plantenes etablering og rekruttering til tresjiktet avhenger av tettheten og beitetrykket fra de aktuelle hjorteviltartene (Motta, 2003). Tråkk og tramping av hjortevilt kan være viktige kilder til forstyrrelser i jordbunnen som igjen gir gode spiremuligheter for frø (Hester mfl. 2000). Dette er spesielt viktig for frø fra planter med raskt redusert spireevne – som selja (Frivold, 1994). Den samme forstyrrelsen kan imidlertid føre til økt dødelighet hos frøplanter (Hester mfl. 2000, Danell mfl. 2003). Tilsvarende vil høyt beitetrykk virke negativt på etableringen av de aktuelle plantene (Danell mfl. 2003) som følge av den direkte beiteeffekten. I et uthegningseksperiment i Nord-Sverige fant man ingen korttidseffekter av beiting på osp ved en tetthet av 0,85 elg/km<sup>2</sup> (Zakrisson mfl. 2007), mens 2-4 elg/km<sup>2</sup> vanligvis er tilstrekkelig til å undertrykke veksten hos alle ROS-artene og forhindre at de rekrutteres til kronesjiktet (Andrén og Angelstam, 1993; Connor mfl. 2000; Abaturov og Smirnov, 2002; de Chantall mfl. 2009). Det er derfor ikke overraskende at studier av ospas demografi i finske naturreservater med høyt beitetrykk viser et fravær av trær med diameter i brysthøyde (DBH) på 5-15 cm, til tross for tilstedeværelse av yngre trær (DBH < 5 cm) (Kouki mfl. 2004). Tilsvarende viser data fra vinterbeiteområder i Sør-Finland et høyt antall osp med høyder <100 cm, men fravær av trær over 2 meter (de Chantall mfl. 2009).



Selje barkstrippet av elg i Troms. Dette synes å være spesielt vanlig på våren når sevjeinnholdet er høyt (Erling J. Solberg).

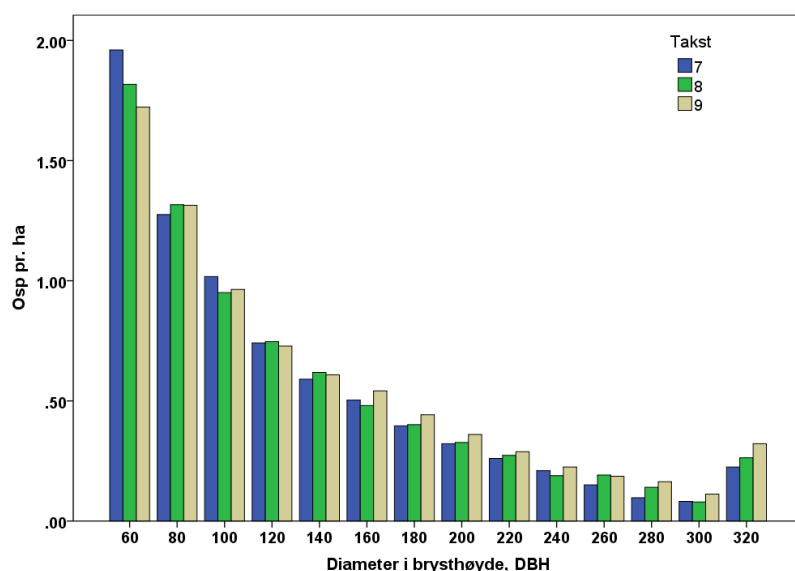
Dagens bestandstettheter av elg befinner seg omkring 0,5-2,0 individer/km<sup>2</sup> innenfor hovedutbredelsesområdet i Norge, men kan være vesentlig høyere i typiske vinterbeiteområder (eks.



2-4 elg/km<sup>2</sup>, Solberg mfl. 2006). I slike områder kan elgbeiting også føre til betydelig skade på store trær av rogn og selje, for eksempel ved barkstripping og rundbarking (Prestø og Holien 2001). Ifølge Gil (1992) må tetthetene av hjort overstige 4 individer pr. km<sup>2</sup> for å ha en tilsvarende effekt. Slike verdier er ofte overskredet på Vestlandet, som er kjerneområdet for hjort i Norge (Solberg mfl. 2003, 2010). I ekstreme situasjoner med 18 hjort pr. km<sup>2</sup>, er det rapportert at hjorten kan brette rogn med en brysthøydiameter opp til 8,8 cm for å komme til beitbar biomasse (Heroldova mfl. 2003).

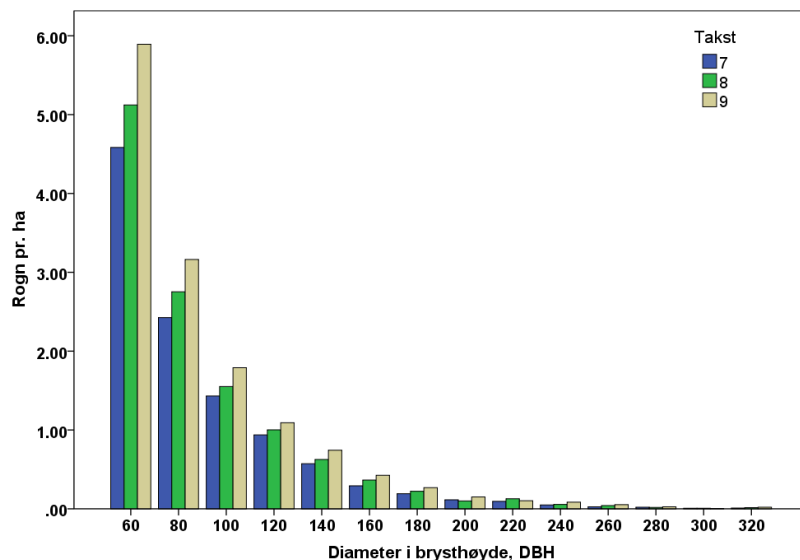
I hvilken grad beiting fra elg og hjort påvirker rekrutteringen av rogn, osp og selje i Norge kan belyses ved å studere data fra Landsskogtakseringen (Larsson & Hylen 2007). Disse antyder at det har vært en viss nedgang i tettheten av de yngste størrelsesklassene av osp (DBH = 60-79 mm, Fig. 4), men i beste fall en motsatt utvikling for rogn (Fig. 5) og selje (Fig. 6). Trær i disse størrelsesklassene er typisk mellom 5 og 10 meter høye og har således det meste av den beibare biomassen utenfor rekkevidde for elg og hjort. Dette betyr imidlertid også at trærne var mest sårbare for beiting anslagsvis 10-25 år tidligere, i en periode med lavere hjortevilttettheter enn i dag. Det kan derfor være at vi må avvente data fra ytterligere omdrev (eks. 10. omdrev: 2010-2014) før vil se den fulle betydningen av hjorteviltbeiting på rekrutteringen av rogn, osp og selje i Norge.

I den sammenheng er det også viktig å inkludere effekten av skogbruk på rekrutteringen av de aktuelle artene, samt i hvilken grad denne skogbruksaktiviteten påvirkes av beitetrykket (se under). Siden introduksjonen av flatehogst i skogbruket på 1950-tallet (Rolstad mfl. 2002) er det investert mye innsats i skogkultur for å optimalisere vekstforholdene for yngre bartrær (Rognstad og Steinset 2010, Edenius mfl. 2011). I løpet av de siste 20 årene har det imidlertid vært en vesentlig nedgang i skogarealet som gjennomgår ungskogpleie (> 50 % nedgang) og kjemisk ugraskontroll i Norge (> 80 % nedgang), delvis som følge av høye kostnader og reduserte statstilskudd (Rognstad og Steinset 2010). I tillegg kan det være at høyt beitetrykk på lauvtreartene i bartrebestandene nå gjør det mindre nødvendig å gjennomføre skogkulturarbeid. Med andre ord kan det være at ROS-artene opplevde relativt dårlige rekrutteringsforhold også i forkant av dagens høye bestandstettheter av hjortevilt og at dagens høye beitetrykk kun kompenserer for den ungskogspleien som tidligere ble utført av skogbruket.

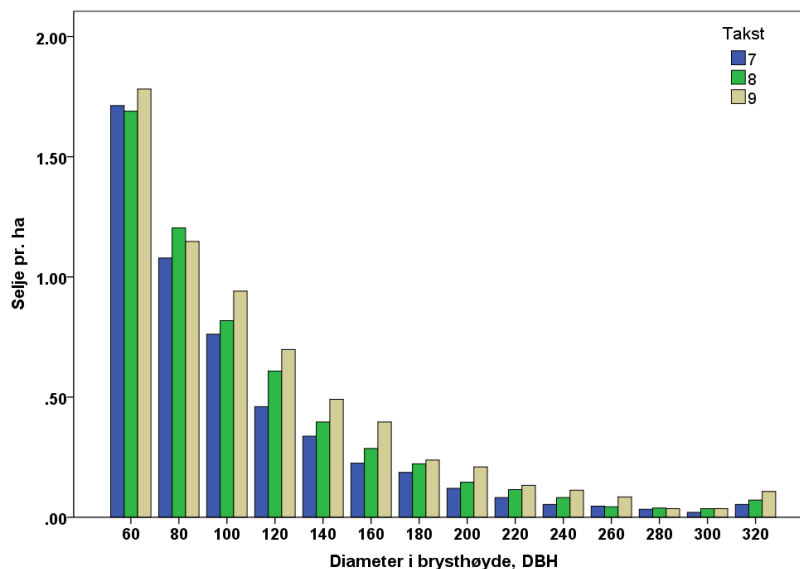


Figur 4. Antall osp pr. ha, fordelt på diameterklasse, DBH (eks. DBH 60 = 60-79 mm, DBH 320 = ≥320mm) og takstomdrev (7: 1994-1998, 8: 2000-2004, 9: 2005-2009). Basert på data fra 16539 hele og delte, permanente prøveflater ( $n = 9236$  treobservasjoner) undersøkt i alle omdrev. Fra Landsskogtakseringen, [www.skogoglandskap.no](http://www.skogoglandskap.no).

Også i Sverige ble det registrert en nedgang i antallet rekrutter av osp etter bestandstoppen av elg på begynnelsen av 1980-tallet. Nedgangen er imidlertid i større grad tilskrevet intensiv tynning og kjemisk ugrassbekjempelse framfor intensiv beiting av elg (Edenius mfl. 2011). Dette vitner om at varierende praksis i skogbruket kan være en vel så viktig faktor for rekrutteringen av ROS-artene som beiting fra hjortevilt.



Figur 5. Antall rogn pr. ha, fordelt på diameterklasse, DBH (eks. DBH 60 = 60-79 mm, DBH 320 =  $\geq 320$  mm) og takstomdrev (7: 1994-1998, 8: 2000-2004, 9: 2005-2009). Basert på data fra 16539 hele og delte, permanente prøveflater ( $n = 14310$  treobservasjoner) undersøkt i alle omdreva. Fra Landsskogtakseringen, [www.skogoglandskap.no](http://www.skogoglandskap.no)).



Figur 6. Antall selje pr. ha, fordelt på diameterklasse, DBH (eks. DBH 60 = 60-79 mm, DBH 320 =  $\geq 320$  mm) og takstomdrev (7: 1994-1998, 8: 2000-2004, 9: 2005-2009). Basert på data fra 16539 hele og delte, permanente prøveflater ( $n = 6783$  treobservasjoner) undersøkt i alle omdreva. Fra Landsskogtakseringen, [www.skogoglandskap.no](http://www.skogoglandskap.no)).

## 4.2 Vekstrate, størrelse og morfologi

Hjorteviltbeiting kan i vesentlig grad undertrykke den årlige veksten hos ROS-artene, i det minste til de er 3-4 meter høye og når utenfor beiterেকেvidde (Ericsson mfl. 2001; Heroldova mfl. 2003; den Herder mfl. 2009). For å unngå beiting er det derfor viktig med raskt juvenil vekst (Sæther 1990). For alle ROS-artene er det vanlig med en vekst på rundt 0,5 meter eller mer pr. år hos de yngre trærne (Frivold 1994; de Chantal og Granström 2007; Børset 1956; Worrell mfl. 1999), noe som betyr at de i løpet av 6 år kan ha kronesjiktet utenfor beiterেকেvidde. Rot- eller stubbeskudd av osp og selje, som har kontakt med foreldretreets rotsystem, kan under gode vekstbetingelser vokse enda raskere, og være utenfor beiterেকেvidde allerede etter 2-3 år (Børset, 1956). I mange områder kan dyp snø også virke beskyttende mot beiting i den første fasen av treets liv (Pepin mfl. 2006).

I tillegg til den direkte effekten på høydeveksten, kan beiting bryte den apikale dominansen (toppskuddet hindrer sideskudd å utvikle seg). Dette fører til overdreven produksjon av sidegrener, og kan i det minste midlertidig, stoppe høydeveksten (Andrén og Angelstam 1993; Baker mfl. 1997). Denne fysiologiske responsen vil redusere sannsynligheten for at treet vil utvikle seg til et modent individ (Baker mfl. 1997). Studier av rogn viser at lengdeveksten synker vesentlig når beiting bryter den apikale dominansen, med påfølgende utvikling av flere stam-

mer og flere sidegrener (De Jager og Pastor 2010; den Herder mfl. 2009). Tapet av biomasse kan imidlertid delvis kompenseres for ved økt vekst (cf. Hester mfl. 2004, men se Wam mfl. 2010). Det betyr at beiting hovedsaklig påvirker treet ved å holde det innenfor beiterækkevidde over lengre tid, og at den effektive gjenvæksten av biomasse (i sidegrener) gjør rogn mer attraktiv for gjentagende beiting (cf. De Jager og Pastor, 2010).

Den morfologiske effekten av beiting på selje er mye lik effekten på rogn (Falinski, 1998). I tillegg er det antydning at veksten påvirkes indirekte ved at spytt hos elg øker graden av sideskudd og grenproduksjon hos selja (Bergman, 2002). Slike induuerte forandringer i treet form er sannsynligvis en viktig grunn til at tidligere beitede trær beites hardere enn ubeita trær (se referanser i Pepin mfl. 2006).

Tapet av høydetilvekst reduseres med 2-9 år etter intensiv beiting på osp (Näslund, 1986), men kan være enda sterkere hos rogn og selje på grunn av deres mer sympodiale vekstmønstre. Eventuelt kjemisk forsvar som utløses av beiting vil komme som en ytterligere kostnad for planten (Osier og Lindroth 2006; Stevens mfl. 2007). Dette betyr at hard beiting på rekrutter av rogn, osp og selje fører til vesentlig redusert høydetilvekst og et skifte fra en til flere stammer hos rogn og selje, med påfølgende redusert sannsynlighet for å nå fullvoksen størrelse (cf. Andrén og Angelstam, 1993; Falinski 1998; de Chantall mfl. 2009).

### 4.3 Frøspredning og migrasjon

Ved intensiv beiting på yngre individer, kan hjortevilt redusere rekrutteringen av frøproduserende trær (Linder mfl. 1997; Ericsson mfl. 2001) med den følge at den samlede pollen- og frøproduksjonen reduseres (Appendiks 1-3). Selv om ROS-artene kan formere seg vegetativt (Frivold 1994; Raspe mfl. 2000a), er de avhengig av frø for å spre seg effektivt over lengre avstander. I kunstige pollineringseksperiment er det vist at frøproduksjonen hos osp er følsom for mengden pollen (Worrell mfl. 1999), og av den grunn kan reduksjonen i antall modne trær føre til ytterligere redusert frøproduksjon. Effektiv spredning er også avhengig av tilstrekkelig lokaliteter med gode forhold for spiring og etablering. I følge flere studier (Bernadzki mfl. 1998; Kuuluvainen og Kalmari 2003; Jonasova og Prach 2004; Zywiec og Ledwon 2008) er selje og osp langt mer avhengig av jord- og lysforhold enn rogn, og følgelig kan de også være mer sårbare for intensivt beitetrykk. Som pionéarter med utstrakt frøspredning vil imidlertid alle artene kunne respondere raskt når forholdene ligger til rette for det.



*Elgbeiting på rogn sommerstid (Erling J. Solberg).*

## 4.4 Levealder

Pionérstrategien som følges av ROS-artene innebærer en kort generasjonstid og høy etableringstakt, med potensiell redusert høydevekst og utvikling som følge av hjorteviltbeiting (Myking mfl. 2011). I tillegg kan høyt beitetrykk medføre at mindre trær (< 3-4 m) med større sannsynlighet vil dø (Ericsson mfl. 2001). Barkstripping og barkgnag kan også redusere levealderen for eldre individer (Baker mfl. 1997; Kay 1997). Selv om tråkk og beiting kan påføre yngre individer vesentlig skade (Danell mfl. 2003), og fravær av hjorteviltbeiting i uthegningsforsøk fører til økt tilvekst og overlevelse (den Herder mfl. 2009), er likevel dødeligheten som skyldes beiting lav hos rogn, osp og selje (Danell mfl. 2003; de Chantal mfl. 2009). Spesielt rogn lar seg vanskelig knekke av beiting (Gil 1992). I et komparativt uthegningsforsøk ble beiting funnet å føre til høyere dødelighet hos osp enn hos rogn (den Herder mfl. 2009).

Til tross for en rekke effekter av beiting på de enkelte trestammene, inkludert høyere dødelighet, er det uklart i hvilken grad beiting også påvirker de individuelle klonene. En klon, som hos ospa kan bestå av hundrevis av forskjellige trestammer (Jobling 1990; Worrell 1995a), kan bli svært gammel (Bärring 1988), og er en viktig kilde til rotskudd langt utover levealderen til de enkelte stammene. Selv om trærne påvirkes av beiting, betyr dette at overlevelsen til osp, og sannsynligvis også rogn og selje, ikke kun er en funksjon av beitetrykket på de enkelte stammene.

## 5 Andre forstyrrelsesfaktorer

Skogbrann er en annen forstyrrelsesfaktor som kan påvirke etableringen av ROS-artene i boreale skoger (Essen mfl. 1997). Foruten å bidra til lysåpne flater, har brann også en positiv effekt på frøetableringen ved å føre til fuktige forhold i spirefasen for osp og selje (de Chantal mfl. 2005). I tillegg virker skogbrann positiv for etableringen av rotskudd hos osp (Baker mfl. 1997). Den høyeste historiske frekvensen av skogbrann som er registrert i Sverige antyder én skogbrann i gjennomsnitt hvert 30 år, og at slike skoger var dominert av bjørk og osp (Essen mfl. 1997). I løpet av de siste to århundrene har imidlertid skogbrann hatt liten betydning for foryngelsen av skogen i Fennoskandia som følge av effektiv bekjempelse (Zackrisson, 1977; Øyen, 1998; de Chantal mfl. 2005). Resultatet er redusert rekruttering av pionérarter og at skogsuksesjonen i tidligere blandingsskog av furu, bjørk og osp, nå går i retning av gran (*Picea abies*). Dette er spesielt påfallende i skogreservater (Zackrisson, 1977; Essen mfl. 1997; Kouki mfl. 2004).

Stormfelling kan delvis kompensere for den manglende effekten av skogbrann ved at den opprettholder lysåpne flater i eldre skog. Ved å bryte opp humusdekket vil vindfall dessuten skape gode spireforhold for ROS-artene og kan bidra til fysisk beskyttelse mot beiting i etableringsfasen (Kuuluvainen og Kalmari 2003; de Chantal og Granström 2007). Selv om stormfelling sannsynligvis vil øke i årene som kommer som følge av flere stormer og akkumulering av eldre skog (Myking mfl. 2011), vil dette neppe være avgjørende for tilveksten av ROS-artene utover lokal skala (Essen mfl. 1997).

På grunn av lav økonomisk verdi og fordi lauvtrær ofte reduserer tilveksten av mer kommersielt verdifulle trær, har skogbruket i Fennoskandia tradisjonelt bekjempet ROS- og andre lauvtrearter mekanisk og kjemisk, og eldre trær har blitt fjernet under flatehogsten (Østlund mfl. 1997; Latva-Karjanmaa mfl. 2007). Ospa har i tillegg blitt fjernet fordi den er vert for rustsoppen *Me-lamsora pinitorqua*, som fører til sykdom i furuforyngelsene (Østlund mfl. 1997). Skogbruket er imidlertid også en viktig forstyrrelsesfaktor som gjør det lettere for ROS- og andre lauvtrearter å etablere seg på de lysåpne flatene etter hogst. Denne effekten er sannsynligvis langt sterkere enn de negative effektene av skogbruk på ROS-artene, og er hevdet å være avgjørende for å sikre fôrgrunnlag til dagens høye hjorteviltbestander. I økende grad fokuseres det også på de negative sidene av skogbruket på ROS-artene og andre lauvtrearter. I 1998 ble skogbruksnæringen og miljøorganisasjonene enige om å innføre Levende Skog-standardene for å sikre bærekraftig skogbruk (<http://www.levendeskog.no>). Disse standardene skal bidra til å opprettholde en vesentlig andel lauvtrær og eldre trær i skogen, samt bevare det biologiske mangfol-

det. Det er så langt for tidlig å si noe om resultatene av denne omleggingen, delvis fordi andre miljøfaktorer, som beitetrykk og arealbruk, også har endret seg i perioden. Det er likevel interessant å se at Landsskogtakseringens data antyder en økning i større individer av alle ROS-artene i Norske skoger de siste 15-25 årene (Fig. 4-6).

I Norge, som i resten av Europa, er det også utstrakt gjengroing av skog på arealer som tidligere var beitet av husdyr eller benyttet til fôrproduksjon og vedhogst (CORINE Land Cover; <http://www.eea.europa.eu/publications/COR0-landcover>, Moen 1998; Fjellstad og Dramstad 2005; Fjellstad mfl. 2007). På regional skala har særlig kystkommuner opplevd en stor reduksjon i det samlede beitetrykket de siste 50 årene, mens nedgangen husdyrbeitingen i innlandet og i fjellregionen er mer eller mindre kompensert for ved økte tettheter av hjortedyr (Austrheim mfl. 2008). Det totale beitetrykket var som lavest i Norge på 1960-tallet og på dette tidspunktet var også bruken av utmarka for fôrproduksjon så godt som over (Austrheim mfl. 2008). Disse endringene i arealbruk åpner for en sekundærsuksesjon som både ROS- og andre pionérarter har dratt nytte av (Frivold 1998). Denne utviklingen har antagelig også bidratt til å forsterke bestandsveksten og utbredelsen av skoglevende hjortevilt i Norge.

## 6 Konklusjon

ROS-artene er de desidert mest foretrukne vinterbeiteplantene for elgen i Skandinavia (Bergström og Hjeljord 1987; Shipley mfl. 1998; Månsson mfl. 2007) og det er sannsynlig at de også selekteres av rådyr og hjort (eks. Mysterud mfl. 2010). Dette kan føre til at disse artene lokalt og regionalt synker i frekvens dersom beitetrykket blir for høyt. I så fall kan det også påvirke flere arter av epifyttisk lav og andre organismer som lever på disse artene, og for rognas del — dyr som lever av bærene. Alle tre artene har imidlertid utviklet seg i nærvær av større planteetere og kan således antas å være relativt tolerante til beiting. Rogn, osp og selje har lav dødelighet som følge av beiting og høy juvenil vekstrate. De kan derfor raskt vokse seg utenfor beiterekkevidde for hjortedyr og andre større planteetere (husdyr) i perioder med lavt beitetrykk. Omfattende genflyt og effektiv spredning gjør ROS-artene også robuste fra et genetisk perspektiv.

En viktig forutsetning for at foryngelse skal finne sted er at det finnes tilstrekkelig habitater. Skogbrann skaper lysåpne flater og gode substrat for spiring og etablering av ROS-artene. Skogbrann er imidlertid nesten eliminert som forstyrrelsesfaktor i Skandinaviske skoger de siste 100 årene. I stedet har flatehogst tatt over som den viktigste faktoren for etablering av lysåpne flater, og tilsvarende medfører manglende husdyrbeiting at tidligere beitemarker er i ferd med å gro igjen med skog. Alle ROS-artene er pionérarter og vokser best under rikelige lysforhold. Dette gjelder spesielt osp og selje, mens rogn er mer skyggetolerant. I tillegg er sannsynligvis de lette vindbårne frøene til osp og selje mer avhengig av spireforholdene enn de tyngre frøene til rogn. Selja er dessuten mer kravstor med hensyn til jordforholdene, og forynges heller ikke ved rotskudd i samme grad som osp (Frivold 1994). Disse forskjellene påvirker hele livssyklusen til trærne og kan bety at selje og delvis osp er mindre i stand til å takle høyt beitetrykk enn hva som er tilfelle for rogn. Denne effekten kan forsterkes av beiteatferden til elgen, siden hogstflater — som er viktige foryngelsesområder for osp og selje — ofte foretrekkes som beiteområder framfor eldre skog (Edenius mfl. 2002; Zywiec og Ledwon, 2008; den Herder mfl. 2009; Kuijper mfl. 2009; Wam mfl. 2010; Bjørneraas mfl. 2011).

Til tross for at ROS-artene er relativt robuste mot beiting er det liten tvil om at gjenveksten kan påvirkes av høye hjortevilttettheter. Nordamerikanske studier antyder at intensiv beiting av hjort (elk) har ført til betydelig redusert rekruttering av osp (*P. tremuloides*) og endog utdøing av ospekloner (Baker mfl. 1997; Kay, 1997; White mfl. 1998). Dette har hovedsakelig skjedd i områder der effektive rovdyr, som ulv (*Canis lupus*), bjørn (*Ursus arctos*) og puma (*Puma concolor*), er utryddet (eks. Beschta og Ripple, 2009), noe som for en stor del også er tilfelle i Norge. Dersom jakt ikke er i stand til å kompensere for dette fraværet er det sannsynlig at beitetrykket også i Norge vil nå en størrelse som er uforenelig med rekruttering av ROS-artene, i det minste i lett tilgjengelige områder.



Den observerte nedgangen i rekruttering av osp i Landsskogtakseringens data kan skyldes at beitetrykket fra hjortevilt allerede har nådd slike proporsjoner, men det er på ingen måte sikkert. Varierende skogbrukspraksis kan også ha påvirket utfallet. For rogn og selje er den observerte utviklingen heller positiv enn negativ og er således ikke forenelig med at intensiv beiting har redusert gjenvæksten av disse artene. Felles for alle tre artene er imidlertid den lange forsinkelsen mellom når trærne er mest utsatt for beiting og når de registreres av Landsskogtakseringen. Det er derfor fortsatt for tidlig å trekke bastante slutninger med hensyn betydningen av de siste årenes høye beitetrykk på rekrutteringen av rogn, osp og selje i Norge.

I påvente av mer data er det å anbefale at analysene også gjør seg nytte av de regionale forskjellene i bestandsutvikling og tetthet av hjortevilt og ROS-artene. Sør-Norge opplevde en økning i hjortevilttetthet tidligere enn lengre nord og tetthet og beitetrykk har vært høyere. Antydningene til nedgang i de yngste aldersklassene av osp kan således ha sammenheng med at ospa har sin hovedutbredelse i Sørøst-Norge, hvor beitetrykket har vært høyt lenge (Solberg mfl. 2006). I hvilken grad skogbruket også har medvirket til denne nedgangen er usikkert. Siden introduksjonen av flatehogst er det investert mye i skogkulturarbeid for å øke vekstforholdene til yngre bartrær. Høye kostnader og varierende tilgang til statlige incentiver påvirker imidlertid graden av ungskogspleie, noe som sannsynligvis har hatt stor innvirkning på rekrutteringen av ROS-artene (eks. Edenius mfl. 2011).

## 7 Referanser

- Abaturov, B., Smirnov, K., 2002. Effects of moose population density on development of forest stands in central European Russia. *Alces Supplement* 2, 1-5.
- Andrén, H., Angelstam, P., 1993. Moose browsing on Scots pine in relation to stand size and distance to forest edge. *J. Appl. Ecol.* 30, 133-142.
- Austrheim, G., Solberg, E.J., Mysterud, A., Daverdin, M. and Andersen, R. 2008 *Hjortedyr og husdyr på beite i norsk utmark i perioden 1949-1999*. Rapport zoologisk serie 2008-2. Norges teknisk naturvitenskapelige universitet - Vitenskapsmuseet, Trondheim.
- Bailey, J.K., Schweitzer, J.A., Rehill, B.J., Irschick, D.J., Whitham, T.G. and Lindroth, R.L. 2007 Rapid shifts in the chemical composition of aspen forests: an introduced herbivore as an agent of natural selection. *Biol. Inv.* 9, 715-722.
- Baker, W.L., Munroe, J.A. and Hessel, A.E. 1997 The effects of elk on aspen in the winter range in Rocky Mountain National Park. *Ecography*. 20, 155-165.
- Baliuckas, V., Lagerstrom, T., Norell, L., Ersson, G., 2005. Genetic variation among and within Populations in Swedish species of *Sorbus aucuparia* L. and *Prunus padus* L. assessed in a nursery trial. *Silvae Genet.* 54, 1-8.
- Bärring, U. 1988 On the reproduction of aspen (*Populus tremula* L.) with emphasis on its suckering ability. *Scand. J. For. Res.* 3, 229-240.
- Bergman, M., 2002. Can saliva from moose, *Alces alces*, affect growth responses in the sallow, *Salix caprea*? *Oikos* 96, 164-168.
- Bergström, R., Hjeljord, O., 1987. Moose and vegetation interactions in northwestern Europe and Poland. *Swedish Wildlife Research Supplement* 1, 213-228.
- Bernadzki, E., Bolibok, L., Brzezicki, B., Zajackowski, J., Zybura, H., 1998. Compositional dynamics of natural forests in the Bialowieza National Park, northeastern Poland. *Journal of Vegetation Science* 9, 229-238.
- Beschta, R.L. and Ripple, W.J. 2009 Large predators and trophic cascades in terrestrial ecosystems of the western United States. *Biol. Conserv.* 142, 2401-2414.
- Bjørneraas, K., Solberg, E.J., Herfindal, I., Rolandsen, C.M., Tremblay, J.-P., Skarpe, C., Sæther, B.-E., Eriksen, R., Astrup, R., 2011 Moose habitat utilisation at multiple temporal scales in a human altered landscape. *Wildlife Biol.* 44.
- Børset, O. 1954 The germination power of aspen seeds. *Medd. Nor. Skogf.* 13, 1-44.
- Børset, O. 1956 Aspen suckers. *Tidsskr. Skogbr.* 4, 219-240.
- Børset, O. 1960 Silviculture of aspen. *Scottish Forestry*. 14, 68-80.
- Børset, O., 1985a. Bjørk, osp, or. Veiledning for det praktiske skogbruk. Institutt for skogskjøtsel, Norges landbrukshøgskole, Ås.

- Børset, O., 1985b. Skogskjøtsel I. Skogøkologi. Landbruksforlaget, Oslo.
- Connor, K., Ballard, W., Dilworth, T., Mahoney, S., Anions, D., 2000. Changes in structure of a boreal forest community following intense herbivory by moose. *Alces* 36, 111-132.
- Danell, K., Bergström, R., Edenius, L., Ericsson, G., 2003. Ungulates as drivers of tree population dynamics at module and genet levels. *For. Ecol. Manage.* 181, 67-76.
- de Chantal, M., Granström, A., 2007. Aggregations of dead wood after wildfire act as browsing refugia for seedlings of *Populus tremula* and *Salix caprea*. *For. Ecol. Manage.* 250, 3-8.
- de Chantal, M., Kuuluvainen, T., Lindberg, H., Vanha-Majamaa, I., 2005. Early regeneration of *Populus tremula* from seed after forest restoration with fire. *Scand. J. For. Res.* 20, 33-42.
- de Chantal, M., Lindberg, H., Kallonen, S., 2009. The condition and survival of *Populus tremula* and other deciduous saplings in a moose winter-foraging area in southern Finland. *Ann. Bot. Fenn.* 46, 280-290.
- De Jager, N.R., Pastor, J., 2010. Effects of simulated moose *Alces alces* browsing on the morphology of rowan *Sorbus aucuparia*. *Wildlife Biol.* 16, 301-307.
- Demesure, B., Comps, B., Petit, R.J., 1996. Chloroplast DNA phylogeography of the common beech (*Fagus sylvatica* L) in Europe. *Evolution* 50, 2515-2520.
- den Herder, M., Kouki, J., Ruusila, V., 2009. The effects of timber harvest, forest fire, and herbivores on regeneration of deciduous trees in boreal pine-dominated forests. *Can. J. For. Res.* 39, 712-722.
- Edenius, L., Bergman, M., Ericsson, G. & Danell, K. 2002. The role of moose as a disturbance factor in managed boreal forests. *Silva Fennica*, 36, 57-67.
- Edenius, L., Ericsson, G., Kempe, G., Bergstrom, R., Danell, K. 2011. The effects of changing land use and browsing on aspen abundance and regeneration: a 50-year perspective from Sweden. *J. Appl. Ecol.* 48: 301-309.
- Ennos, R.A., Worrell, R. and Malcolm, D.C. 1998 The genetic management of native species in Scotland. *Forestry*. 71, 1-23.
- Ericsson, G., Edenius, L., Sundström, D., 2001. Factors affecting browsing by moose (*Alces alces* L.) on European aspen (*Populus tremula* L.) in a managed boreal landscape. *Ecoscience* 8, 344-349.
- Erstad, A., 1999. Variation in *Sorbus aucuparia* in Sogn and Fjordane county, Norway. In: Papanastasis, V.P., Frame, J., Nastis, A.S.J. (Eds.), Grass land and woody plants in Europe. Proceedings of the International occasional symposium of the European Grassland Federation. Organising Committee of the International Occasional Symposium of the European Grassland Federation, Hellenic Range and Pasture Society (HERPAS), Thessaloniki, Greece, pp. 271-275.
- Essen, P.A., Ehnström, B., Ericsson, L., Sjöberg, K., 1997. Boreal forests. *Ecological Bulletins* 46, 16-47.
- Falinski, J.B., 1998. Dynamics of *Salix caprea* L. populations during forest regeneration after strong herbivore pressure. *Journal of Vegetation Science* 9, 57-64.
- Fjellstad, W. and Dramstad, W.E. 2005 3Q - *Endringer i jordbrukets kulturlandskap i Østfold, Oslo/Akershus og Vestfold - Tema Arealstruktur*. NIJOS rapport 12/05. (In Norwegian).
- Fjellstad, W., Dramstad, W.E. and Huso, B. 2007 3Q - *Jordbrukets kulturlandskap - Status og utviklingstrekk. Fylker: Hedmark og Oppland*. Dokument fra Skog og landskap. Norwegian Forest and Landscape Institute, Ås. Fracheboud, Y., Luquez, V., Björken, L., Sjödin, A., Tuominen, H. and Jansson, S. 2009 The control of autumn senescence in European aspen. *Plant Physiol.* 149, 1982-1991.
- Frivold, L.H., 1994. Trær i kulturlandskapet. Landbruksforlaget, Oslo.
- Frivold, L.H., 1998. Treslag ved gjengroing av kulturlandskapet. In: Fremstad, E., Lid, I.B. (Eds.), *Jordbrukets kulturlandskap*. Universitetsforlaget, Oslo, pp. 87-89.
- Fracheboud, Y., Luquez, V., Björken, L., Sjödin, A., Tuominen, H. and Jansson, S. 2009 The control of autumn senescence in European aspen. *Plant Physiol.* 149, 1982-1991.

- Fussi, B., Lexer, C., Heinze, B., 2010. Phylogeography of *Populus alba* (L.) and *Populus tremula* (L.) in Central Europe: secondary contact and hybridisation during recolonisation from disconnected refugia. *Tree Genet. Genomes* 6, 439-450.
- Fystro, I. 1962 Skogbrukets frøforsyning. In *Skogbruksboka, Vol 2, Skogskjøtsel*. O. Børset (ed.) Skogforlaget, Oslo, pp, 299-318. (In Norwegian).
- Gil, R.M.A., 1992. A review of damage by mammals in north temperate forests: 3. Impact on trees and forests. *Forestry* 65, 363-388.
- Glynn, C., Herms, D.A., Egawa, M., Hansen, R. and Mattson, W.J. 2003 Effects of nutrient availability on biomass allocation as well as constitutive and rapid induced herbivore resistance in poplar. *Oikos*. 101, 385-397.
- Gramuglio, G.T. 1962 The sexual behaviour of *Populus tremula* in Italy. *Giorn. Bot. Ital.* 69, 78-90.
- Håbjørg, A., 1978. Photoperiodic ecotypes in Scandinavian trees and shrubs. *Meld. Nor. Landbrukshøgsk.* 57, 1-20.
- Hall, D., Luquez, V., Garcia, V.M., St Onge, K.R., Jansson, S. and Ingvarsson, P.K. 2007 Adaptive population differentiation in phenology across a latitudinal gradient in European aspen (*Populus tremula* L.): A comparison of neutral markers, candidate genes and phenotypic traits. *Evolution*. 61, 2849-2860.
- Halofsky, J.S., Ripple, W.J. and Beschta, R.L. 2008 Recoupling fire and aspen recruitment after wolf reintroduction in Yellowstone National Park, USA. *For. Ecol. Manage.* 256, 1004-1008.
- Hamrick, J.L. and Nason, J.D. 1996 Consequences of dispersal in plants. In *Population dynamics in space and time*. O. E. Rhodes, R. K. Chesser and M. H. Smith (eds). The University of Chicago Press, Chicago, pp, 203-237.
- Hamrick, J.L., Godt, M.J.W., Sherman-Broyles, S.L., 1992. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New Forests* 6, 95-124.
- Heide, O.M., Prestrud, A.K., 2005. Low temperature, but not photoperiod, controls growth cessation and dormancy induction and release in apple and pear. *Tree Physiology* 25, 109-114.
- Heroldova, M., Homolka, M., Kamler, J., 2003. Breakage of rowan caused by red deer - an important factor for Sorbetto-Piceetum stand regeneration? *For. Ecol. Manage.* 181, 131-138.
- Hester, A.J., Edenius, L., Buttenschon, R.M., Kuiters, A.T., 2000. Interactions between forests and herbivores: the role of controlled grazing experiments. *Forestry* 73, 381-391.
- Hester, A.J., Millard, P., Baillie, G.J., Wendler, R., 2004. How does timing of browsing affect above- and below-ground growth of *Betula pendula*, *Pinus sylvestris* and *Sorbus aucuparia*? *Oikos* 105, 536-550.
- Hester, A.J., Scogings, P.F., Trollope, W.S.W., 2006. Long-term impacts of goat browsing on bush-clump dynamics in a semi-arid subtropical savanna. *Plant Ecology* 183, 277-290.
- Hillbrand, K., Rosenberg, A., 1996. Hinweise zu höhenzonalem Wachstum und Ökotypen der Vogelbeere. *Forst und Hotz* 51, 216-220.
- Hultén, E., Fries, M., 1986. Atlas of North European vascular plants north of the Tropic of Cancer. Koeltz Scientific Books, Königstein.
- Huntley, B., Birks, H.J.B., 1983. An atlas of past and present pollen maps for Europe: 0-13000 BP. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Hwang, S.Y. and Lindroth, R.L. 1997 Clonal variation in foliar chemistry of aspen: Effects on gypsy moths and forest tent caterpillars. *Oecologia*. 111, 99-108.
- Jobling, J. 1990 *Polars for wood production and amenity*. Forestry Commission Bulletin 92. HMSO, London.
- Johnson, H. 1942 Generativ och vegetativ förökning av *Populus tremula*. *Svensk Botanisk Tidsskrift*. 36, 177-199.
- Jonasova, M., Prach, K., 2004. Central-European mountain spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) forests: regeneration of tree species after a bark beetle outbreak. *Ecological Engineering* 23, 15-27.
- Kay, C.E. 1997 Is aspen doomed? *J. Forestry*. 95, 4-11.



- Kellomaki, S. 2004 Simulations of the influence of forest management on wind climate on a regional scale. *Agr. For. Meteor.* 123, 149-158.
- King, R.A., Ferris, C., 1998. Chloroplast DNA phylogeography of *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. *Mol. Ecol.* 7, 1151-1161.
- König, A. 2005 Provenance research: evaluating the spatial pattern of genetic variation. In *Conservation and Management of Forest Genetic Resources in Europe*. T. Geburek and J. Turok (eds). Arbora Publishers, Zvolen, pp, 275-333.
- Kouki, J., Arnold, K. and Martikainen, P. 2004 Long-term persistence of aspen - a host for many threatened species - is endangered in old-growth conservation areas in Finland. *J. Nat. Conserv.* 12, 41-52.
- Kouki, J., Arnold, K., Martikainen, P., 2004. Long-term persistence of aspen - a host for many threatened species - is endangered in old-growth conservation areas in Finland. *J. Nat. Conserv.* 12, 41-52.
- Kucera, B., Næss, R.M., 1999. Tre. Naturens vakreste råstoff. Landbruksforlaget, Oslo.
- Kuijper, D.P.J., Cromsigt, J., Churski, M., Adam, B., Jedrzejewska, B., Jedrzejewski, W., 2009. Do ungulates preferentially feed in forest gaps in European temperate forest? *For. Ecol. Manage.* 258, 1528-1535.
- Kuuluvainen, T., Kalmari, R., 2003. Regeneration microsites of *Picea abies* seedlings in a windthrow area of a boreal old-growth forest in southern Finland. *Ann. Bot. Fenn.* 40, 401-413.
- Kuusinen, M., 1994. Epiphytic lichen diversity on *Salix caprea* in old-growth southern and middle boreal forests of Finland. *Ann. Bot. Fenn.* 31, 77-92.
- Larsson, J. Y. & Hylen, G. 2007. Skogen i Norge: statistikk over skogforhold og skogressurser i Norge registrert i perioden 2000-2004. Viten fra Skog og landskap. - Norsk institutt for skog og landskap, Ås.
- Lascoux, M., Palme, A.E., Cheddadi, R., Latta, R.G., 2004. Impact of Ice Ages on the genetic structure of trees and shrubs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 359, 197-207.
- Lascoux, M., Thorsen, J., Gullberg, U., 1996. Population structure of a riparian willow species, *Salix viminalis* L. *Genetical Research* 68, 45-54.
- Latva-Karjanmaa, T., Penttilä, R., Siitonen, J., 2007. The demographic structure of European aspen (*Populus tremula*) populations in managed and old-growth boreal forests in eastern Finland. *Can. J. For. Res.* 37, 1070-1081.
- Latva-Karjanmaa, T., Suvanto, L., Leinonen, K. and Rita, H. 2003 Emergence and survival of *Populus tremula* seedlings under varying moisture conditions. *Can. J. For. Res.* 33, 2081-2088.
- Latva-Karjanmaa, T., Suvanto, L., Leinonen, K. and Rita, H. 2006 Sexual reproduction of European aspen (*Populus tremula* L.) at prescribed burned site: The effects of moisture conditions. *New Forests*. 31, 545-558.
- Lexer, C., Fay, M.F., Joseph, J.A., Nica, M.S. and Heinze, B. 2005 Barrier to gene flow between two ecologically divergent *Populus* species, *P. alba* (white poplar) and *P. tremula* (European aspen): the role of ecology and life history in gene introgression. *Mol. Ecol.* 14, 1045-1057.
- Lid, J., Lid, D.T., 2005. Norsk flora. Det Norske Samlaget, Oslo.
- Linder, P., Elfving, B., Zackrisson, O., 1997. Stand structure and successional trends in virgin boreal forest reserves in Sweden. *For. Ecol. Manage.* 98, 17-33.
- Lopez-de-Heredia, U., Sierra-de-Grado, R., Cristobal, M.D., Martinez-Zurimendi, P., Pando, V. and Martin, M.T. 2004 A comparison of isozyme and morphological markers to assess the within population variation in small populations of European aspen (*Populus tremula* L.) in Spain. *Silvae Genet.* 53, 227-233.
- Maliouchenko, O., Palme, A.E., Buonamici, A., Vendramin, G.G. and Lascoux, M. 2007 Comparative phylogeography and population structure of European *Betula* species, with particular focus on *B. pendula* and *B. pubescens*. *J. Biogeogr.* 34, 1601-1610.
- Månsson, J., Kalen, C., Kjellander, P., Andren, H., Smith, H., 2007. Quantitative estimates of tree species selectivity by moose (*Alces alces*) in a forest landscape. *Scand. J. For. Res.* 22, 407-414.

- Mock, K.E., Rowe, C.A., Hooten, M.B., Dewoody, J. and Hipkins, V.D. 2008 Clonal dynamics in western North American aspen (*Populus tremuloides*). *Mol. Ecol.* 17, 4827-4844.
- Moen, A. 1998 Endringer i vårt varierte kulturlandskap. In *Jordbrukets kulturlandskap. Forvaltning av miljøverdier*. A. Moen, R. A. Ims and M. Jones (eds). Universitetsforlaget, Oslo, pp, 18-33. (In Norwegian).
- Motta, R., 2003. Ungulate impact on rowan (*Sorbus aucuparia* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) height structure in mountain forests in the eastern Italian Alps. *Forest Ecology and Management* 181, 139-150.
- Myking, T. (Ed.), 1997. Dormancy, budburst and impacts of climatic warming in coastal-inland and altitudinal *Betula pendula* and *B. pubescens* ecotypes. Backhuys Publishers, Leiden.
- Myking, T., 2002. Evaluating genetic resources of forest trees by means of life history traits - a Norwegian example. *Biodiv. Conserv.* 11, 1681-1696.
- Myking, T., Böhler, F., Austrheim, G., Solberg, E.J., 2011. Life history traits of aspen (*Populus tremula* L.) and browsing effects: a literature review. *Forestry* 84, 61-71.
- Myking T. mfl. (in prep) Browsing of willow (*Salix caprea* L.) and rowan (*Sorbus aucuparia* L.) in the context of life history strategies: a literature review (manuscript).
- Mysterud, A., Askilrud, H., Loe, L.E., and Veiberg, V. 2010. Spatial patterns of accumulated browsing and its relevance for management of red deer (*Cervus elaphus*). *Wildlife Biology* 16: 162-172.
- Namroud, M.C., Park, A., Tremblay, F. and Bergeron, Y. 2005 Clonal and spatial genetic structures of aspen (*Populus tremuloides* Michx.). *Mol. Ecol.* 14, 2969-2980.
- Näslund, B.-Å., 1986. Simulation of damage and mortality in young stands and associated stand development effects. In, Swedish University of Agricultural Sciences. Department of Silviculture, Umeå.
- Nedkvitne, K., 1990. Selja i norsk natur og tradisjon. Elverum Trykk A/S, Elverum.
- Oppdahl, H. 1992 Site-index, growth and yield in aspen (*Populus tremula*) in South Norway. *Medd. Skogforsk.* 44, 1-44.
- Osier, T.L. and Lindroth, R.L. 2006 Genotype and environment determine allocation to and costs of resistance in quaking aspen. *Oecologia*. 148, 293-303.
- Palme, A.E., Semerikov, V., Lascoux, M., 2003a. Absence of geographical structure of chloroplast DNA variation in willow, *Salix caprea* L. *Heredity* 91, 465-474.
- Palme, A.E., Su, Q., Rautenberg, A., Manni, F., Lascoux, M., 2003b. Postglacial recolonization and cpDNA variation of silver birch, *Betula pendula*. *Mol. Ecol.* 12, 201-212.
- Paulsen, T.R., Hogstedt, G., 2002. Passage through bird guts increases germination rate and seedling growth in *Sorbus aucuparia*. *Funct. Ecol.* 16, 608-616.
- Pepin, D., Renaud, P.C., Boscardin, Y., Goulard, A., Mallet, C., Anglard, F., Ballon, P., 2006. Relative impact of browsing by red deer on mixed coniferous and broad-leaved seedlings - An enclosure-based experiment. *Forest Ecology and Management* 222, 302-313.
- Petit, R.J., Kremer, A., Wagner, D.B., 1993. Geographic structure of chloroplast DNA polymorphisms in European oaks. *Theor. Appl. Genet.* 87, 122-128.
- Pigott, C.D., 1983. Regeneration of oak-birch woodland following exclusion of sheep. *J. Ecol.* 74, 629-646.
- Powell, G.R. 1957 The position of aspen (*Populus tremula*) in British silviculture. *Hon. Thesis*. Edinburgh University, Scotland.
- Prestø, T., Holien, H., 2001. Forvaltning av lav og moser i boreal regnskog. In, Rapport botanisk serie 2001-5. Norges teknisk naturvitenskapelige universitet. Vitenskapsmuseet., Trondheim.
- Raspe, O., 2001. Inheritance of the chloroplast genome in *Sorbus aucuparia* L. (Rosaceae). *J. Hered.* 92, 507-509.
- Raspe, O., Findlay, C., Jacquemart, A.L., 2000a. *Sorbus aucuparia* L. *J. Ecol.* 88, 910-930.
- Raspe, O., Jacquemart, A.L., 1998. Allozyme diversity and genetic structure of European populations of *Sorbus aucuparia* L. (Rosaceae : Maloideae). *Heredity* 81, 537-545.

- Raspe, O., Jacquemart, A.L., De Sloover, J., 1998. Isozymes in *Sorbus aucuparia* (Rosaceae : Maloideae): Genetic analysis and evolutionary significance of zymograms. *Int. J. Plant Sci.* 159, 627-636.
- Raspe, O., Saumitou-Laprade, P., Cuguen, J., Jacquemart, A.L., 2000b. Chloroplast DNA haplotype variation and population differentiation in *Sorbus aucuparia* L. (Rosaceae : Maloideae). *Mol. Ecol.* 9, 1113-1122.
- Rognstad, O. og Steinset, T. A. 2010. Landbruket i Norge 2009: Jordbruk – Skogbruk – Jakt. Statistisk Sentralbyrå. Oslo-Kongsvinger.
- Rolstad, J., E. , Fremstad, V., Gundersen, V.S. and Storaunet, K.O. 2002 *Naturskog i Norge. Definisjoner, økologi og bruk i norsk skog- og miljøforvaltning*. Aktuelt fra skogforskningen 1-2002. (In Norwegian).
- Rytter, L. and Stener, L.G. 2005 Productivity and thinning effects in hybrid aspen (*Populus tremula* L. x *P. tremuloides* Michx.) stands in southern Sweden. *Forestry*. 78, 285-295.
- Salvesen, P.H., 1993. Fagerrogn - en særnorsk plante. *Naturen* 117, 198-204.
- Satake, A., Bjørnstad, O.N., 2008. A resource budget model to explain intraspecific variation in mast reproductive dynamics. *Ecol. Res.* 23, 3-10.
- Shipley, L.A., Blomquist, S., Danell, K., 1998. Diet choices made by free-ranging moose in northern Sweden in relation to plant distribution, chemistry, and morphology. *Can. J. Zool.* 76, 1722-1733.
- Solberg, E. J., Sand, H., Linnell, J., Brainerd, S., Andersen, R. Odden, J., Brøseth, H., Swenson, J. Strand, O., Wabakken, P. 2003. Store rovdyrs innvirkning på hjorteviltet i Norge: Økologiske prosesser og konsekvenser for jaktuttak og jaktutøvelse. NINA Fagrapport 63, 75pp.  
<http://www.nina.no/archive/nina/PppBasePdf/fagrapport/2003/63.pdf>
- Solberg, E. J., Rolandsen, C. M., Heim, M., Grøtan, V., Garel, M., Sæther, B.-E., Nilsen, E. B., Austrheim, G., Herfindal, I. 2006. Elgen i Norge sett med jegerøyne. En analyse av jaktmaterialet fra overvåkningsprogrammet for elg og det samlede sett elg-materialet for perioden 1966-2004. NINA Rapport 125.  
<http://www.nina.no/archive/nina/PppBasePdf/rapport/2006/125.pdf>
- Solberg, E.J., Strand, O., Veiberg, V., Andersen, R., Heim, M., Rolandsen, C.M., Holmstrøm, F., Solem, M.I., Eriksen, R., Astrup, R., 2010. Hjortevilt 2009 - Årsrapport fra Overvåkingsprogrammet for hjortevilt. In, NINA Rapport 584, p. 77.
- Stevens, M.T. and Lindroth, R.L. 2005 Induced resistance in the indeterminate growth of aspen (*Populus tremuloides*). *Oecologia*. 145, 298-306.
- Stevens, M.T., Waller, D.M. and Lindroth, R.L. 2007 Resistance and tolerance in *Populus tremuloides*: genetic variation, costs, and environmental dependency. *Evol. Ecol.* 21, 829-847.
- Suvanto, L.I. and Latva-Karjanmaa, T.B. 2005 Clone identification and clonal structure of the European aspen (*Populus tremula*). *Mol. Ecol.* 14, 2851-2860.
- Sæbø, A., Johnsen, Ø., 2000. Growth and morphology differ between wind-exposed families of *Sorbus aucuparia* (L.). *Journal of Arboriculture* 26, 255-262.
- Sæther, B.-E. 1990. The impact of different growth pattern on the utilization of tree species by a generalist herbivore, the moose *Alces alces*: implications of optimal foraging theory. In: R.W. Hughes (ed.). *Behavioural mechanisms in food selection*. Springer Verlag, Berlin
- Wam, H.K., Hjeljord, O., Solberg, E.J., 2010. Differential forage utilization makes carrying capacity equivocal on ranges of Scandinavian moose (*Alces alces*). *Canadian Journal of Zoology* 88, 179-1191.
- White, C.A., Olmsted, C.E. and Kay, C.E. 1998 Aspen, elk, and fire in the Rocky Mountain national parks of North America. *Wildl. Soc. Bull.* 26, 449-462.
- Worrell, R. 1995a European aspen (*Populus tremula* L.) - a review with particular reference to Scotland. 1. Distribution, ecology and genetic variation. *Forestry*. 68, 93-105.
- Worrell, R., Gordon, A.G., Lee, R.S. and McInroy, A. 1999 Flowering and seed production of aspen in Scotland during a heavy seed year. *Forestry*. 72, 27-34.

- Young, A., Boshier, D. and Boyle, T. 2000 *Forest conservation genetics. Principles and practice*. CABI Publishing, Wallingford.
- Zackrisson, O. and Nilsson, M.C. 1992 Allelopathic effects by *Empetrum hermaphroditum* on seed germination of 2 boreal tree species. *Can. J. For. Res.* 22, 1310-1319.
- Zackrisson, O., 1977. Influence of forest fires on the North Swedish boreal forest. *Oikos* 29, 22-32.
- Zackrisson, C., Ericsson, G., Edenius, L., 2007. Effects of browsing on recruitment and mortality of European aspen (*Populus tremula* L.). *Scand. J. For. Res.* 22, 324-332.
- Zywiec, M., Ledwon, M., 2008. Spatial and temporal patterns of rowan (*Sorbus aucuparia* L.) regeneration in West Carpathian subalpine spruce forest. *Plant Ecology* 194, 283-291.
- Østlund, L., Zackrisson, O., Axelsson, A.L., 1997. The history and transformation of a Scandinavian boreal forest landscape since the 19th century. *Can. J. For. Res.* 27, 1198-1206.
- Øyen, B.H. 1998 Skogbrann i Norge de siste 200 år. *Oppdragsrapport fra Norsk institutt for skogforskning*. 8, 1-30.

## 8 Vedlegg

*Vedlegg 1. Livshistorietrekk hos osp og forventet effekt av hjorteviltbeiting*

Trekk	Karakteristikk	Forventet effekt av beiting	Litteraturreferanse
Vegetativ rekruttering	Høy	Lavere rekruttering av yngre årsklasser	(Andrén og Angelstam, 1993; Baker mfl. 1997; Ericsson mfl. 2001; Kouki mfl. 2004; Wooley mfl. 2008)
Frøplante-rekruttering	Variabel	Tråkk positivt for frøspiring. Økt dødelighet av frøplanter	(Hester mfl. 2000; Danell mfl. 2003)
Vekstrate	Høy	Redusert vekstrate pga beiting og indirekte via kostnader ved kjemisk forsvar	(Stevens mfl. 2007; Halofsky mfl. 2008)
Morfologi	Apikal dominans	Utsatt apikal dominans, redusert toppskuddvekst	(Andrén og Angelstam, 1993; Baker mfl. 1997; Danell mfl. 2003)
Størrelse	Liten – stor (30 m høyde)	Akkumulering av små trær innefor beiterেকেবিদে (< 3-4 m)	(Ericsson mfl. 2001; Kouki mfl. 2004)
Frøproduksjon og spredning	Høy produksjon, effektiv spredning	Lavere rekruttering medfører lavere frøproduksjon og spredning	(Johnson 1942; Ericsson mfl. 2001)
Kjemisk forsvar	Induserende forsvar, genetisk variasjon	Raskere industert motstand, seleksjon for resistente kloner, redusert vekst	(Hwang og Lindroth 1997; Glynn mfl. 2003; Stevens og Lindroth 2005; Bailey mfl. 2007)
Levealder	Kort (vanligvis < 100 år)	Redusert levealder for trær i alle aldersklasser	(Baker mfl. 1997; Ericsson mfl. 2001)
Krav til jord og lysforhold	Moderate krav til jordforhold. Lyskrevende		

## Vedlegg 2. Livshistorietrekk hos rogn og forventet effekt av hjorteviltbeiting

Trekk	Karakteristikk	Forventet effekt av beiting	Litteraturreferanse
Vegetativ rekruttering	Moderat	Begrenset / ubetydelig effekt	Frivold, 1994
Frøplante-rekruttering	Høy etter bærår		Frivold, 1994; Raspe mfl. 2000a; Lascoux mfl. 2004; Satake og Bjørnstad, 2008
Vekstrate	Høy i juvenilfasen, lav ved moden alder	Redusert vekstrate	Frivold, 1994; Pepin mfl. 2006; De Jager og Pastor, 2010
Morfologi	Sympodial vekst	Betydelig redusert lengdevest	Pepin mfl. 2006; De Jager og Pastor, 2010
Størrelse	Kortvokst, 12-15 m	Akkumulering av små trær innefor beiterেকেবিদে (< 3-4 m)	Frivold, 1994; Sæbø og Johnsen, 2000; den Herder mfl. 2009
Frøproduksjon og spredning	Høy produksjon, effektiv spredning med fugl og pattedyr	Lavere rekruttering av modne trær medfører lavere frøproduksjon og spredning	Frivold 1994; Raspe mfl. 2000a. Satake og Bjørnstad 2008
Kjemisk forsvar			
Levealder	Lav, vanligvis < 50 år	Redusert levealder, men lav dødelighet	Kucera og Næss, 1999; Raspe mfl. 2000a; Danell mfl. 2003; de Chantal mfl. 2009; den Herder mfl. 2009
Krav til jord og lysforhold	Moderate krav til jordforhold. Skyggetolerant men trives best under gode lysforhold		Pigott, 1983; Frivold, 1994; Raspe mfl. 2000a; Jonasova og Prach, 2004; Zywiec og Ledwon, 2008

## Vedlegg 3. Livshistorietrekk hos selje og forventet effekt av hjorteviltbeiting

Trekk	Karakteristikk	Forventet effekt av beiting	Litteraturreferanse
Vegetativ rekruttering	Høy	Redusert rekruttering	Frivold, 1994
Frøplante-rekruttering	Variabel		Frivold, 1994; Falinski, 1998; Lascoux mfl. 2004; Satake og Bjørnstad, 2008
Vekstrate	Høy i juvenilfasen, spesielt for stubbeskudd. Lav ved moden alder	Redusert vekstrate	Frivold, 1994; Falinski, 1998; Pepin mfl. 2006; de Chantal og Granström, 2007
Morfologi	Sympodial vekst	Betydelig redusert lengdevest	Falinski, 1998; Bergman, 2002; Pepin mfl. 2006;
Størrelse	Kortvokst, 15-20 m	Akkumulering av små trær innefor beiterেকেবিদে (< 3-4 m)	Nedkvitne, 1990; Frivold, 1994; de Chantal og Granström, 2007; den Herder mfl. 2009
Frøproduksjon og spredning	Høy produksjon, effektiv vindspredning	Lavere rekruttering av modne trær medfører lavere frøproduksjon og spredning	Lascoux mfl. 2004; Frivold 1994;
Kjemisk forsvar			
Levealder	Lav, vanligvis < 60 år	Redusert levealder, men lav dødelighet	Nedkvitne, 1990; Falinski, 1998; Kucera og Næss, 1999; Danell mfl. 2003; de Chantal mfl. 2009; den Herder mfl. 2009
Krav til jord og lysforhold	Moderat til krevende med hensyn til jordforhold. Høye krav til lysforhold		Pigott, 1983; Frivold, 1994; Jonasova og Prach, 2004









*Norsk institutt for naturforskning (NINA) er et nasjonalt og internasjonalt kompetansesenter innen naturforskning. Vår kompetanse utøves gjennom forskning, utredningsarbeid, overvåking og konsekvensutredninger.*

*NINAs primære aktivitet er å drive anvendt forskning. Stikkord for forskningen er kvalitet og relevans, samarbeid med andre institusjoner, tverrfaglighet og økosystemtilnærming. Offentlig forvaltning, næringsliv og industri samt Norges forskningsråd og EU er blant NINAs oppdragsgivere og finansieringskilder.*

*Virksomheten er hovedsakelig rettet mot forskning på natur og samfunn, og NINA leverer et bredt spekter av tjenester gjennom forskningsprosjekter, miljøovervåking, utredninger og rådgiving.*

ISSN:1504-3312  
ISBN: 978-82-426-2401-7

## Norsk institutt for naturforskning

NINA Hovedkontor

Postadresse: Postboks 5685 Sluppen, NO-7485 Trondheim

Besøks/leveringsadresse: Tungasletta 2, NO-7047 Trondheim

Telefon: 73 80 14 00, Telefaks: 73 80 14 01

E-post: [firmapost@nina.no](mailto:firmapost@nina.no)

Organisasjonsnummer 9500 37 687

<http://www.nina.no>

Samarbeid og kunnskap for framtidens miljøløsninger