

292

oppdragsmelding

Bjørkeartenes spredning, etablering og samspill med naturmiljøet

Avid Odland



NINA

NORSK INSTITUTT FOR NATURFORSKNING
Tungasletta 2, N - 7005 Trondheim

NORSK INSTITUTT FOR NATURFORSKNING

Bjørkeartenes spredning, etablering og samspill med naturmiljøet

Arvid Odland

NINAs publikasjoner

NINA utgir fem ulike faste publikasjoner:

NINA Forskningsrapport

Her publiseres resultater av NINAs eget forskningsarbeid, i den hensikt å spre forskningsresultater fra institusjonen til et større publikum. Forskningsrapporter utgis som et alternativ til internasjonal publisering, der tidsaspekt, materialets art, målgruppe m.m. gjør dette nødvendig.

NINA Utredning

Serien omfatter problemoversikter, kartlegging av kunnskapsnivået innen et emne, litteraturstudier, sammenstilling av andres materiale og annet som ikke primært er et resultat av NINAs egen forskningsaktivitet.

NINA Oppdragsmelding

Dette er det minimum av rapportering som NINA gir til oppdragsgiver etter fullført forsknings- eller utredningsprosjekt. Opplaget er begrenset.

NINA Temahefter

Disse behandler spesielle tema og utarbeides etter behov for å informere om viktige problemstillinger i samfunnet. Målgruppen er "almenheten" eller særskilte grupper, f.eks. landbruket, fylkesmennenes miljøvernavdelinger, turist- og friluftlivskretser o.l. De gis derfor en mer populærfaglig form og med mer bruk av illustrasjoner enn ovennevnte publikasjoner.

NINA Fakta-ark

Hensikten med disse er å gjøre de viktigste resultatene av NINAs faglige virksomhet, og som er publisert andre steder, tilgjengelig for et større publikum (presse, ideelle organisasjoner, naturforvaltningen på ulike nivåer, politikere og interesserte enkeltpersoner).

I tillegg publiserer NINA-ansatte sine forskningsresultater i internasjonale vitenskapelige journaler, gjennom populærfaglige tidsskrifter og aviser.

Odland, A. 1994. Bjørkeartenes spredning, etablering og samspill med naturmiljøet. - NINA Oppdragsmelding 292: 1-50.

Trondheim, juni 1994

ISSN 0802-4103
ISBN 82-426-0490-8

Forvaltningsområde:
Bevaring av naturens mangfold
Conservation of biodiversity

Rettighetshaver ©:
Stiftelsen Norsk institutt for naturforskning (NINA)

Publikasjonen kan siteres fritt med kildeangivelse

Redaksjon:
Eli Fremstad, Synnøve Flø Vanvik

Opplag: 125

Kontaktadresse:
NINA
Tungasletta 2
7005 Trondheim
Tlf: 73 58 05 00
Fax: 73 91 54 33

Tilgjengelighet: Åpen

Prosjekt nr.: 2149 Bjørk

Ansvarlig signatur:



Oppdragsgiver:

Direktoratet for naturforvaltning
Tungasletta 2, 7005 Trondheim

Referat

Odland, A. 1994. Bjørkeartenes spredning, etablering og samspill med naturmiljøet. - NINA Oppdragsmelding 292: 1-50.

Rapporten er utarbeidet på grunnlag av en gjennomgang av publiserte arbeider som omtaler vanlig bjørk (*Betula pubescens*), hengebjørk (*B. pendula*) og dvergbjørk (*B. nana*) når det gjelder taksonomi, utbredelse, synøkologi, fysiologi, reproduksjon og samspill med andre arter.

Emneord: Vanlig bjørk - hengebjørk - dvergbjørk - økologi.

Arvid Odland, Norsk institutt for naturforskning, c/o Botanisk institutt, Allégt. 41, 5007 Bergen.

Abstract

Odland, A. 1994. *Betula pubescens*, *B. pendula*, and *B. nana*. Their distribution, establishment and response to the environment in Norway. - NINA Oppdragsmelding 292: 1-50.

This report gives a review of knowledge on the taxonomy, distribution, synecology, physiology, response in relation to other species, and reproduction of *Betula pubescens*, *B. pendula* and *B. nana*, primarily in Norway.

Key words: *Betula pubescens* - *B. pendula* - *B. nana* - ecology.

Arvid Odland, Norwegian Institute for Nature Research, c/o Botanical Institute, Allégt. 41, N-5007 Bergen, Norway.

Forord

NINA fikk høsten 1993 i oppdrag fra DN å utarbeide en "monografi på bjørk". Prosjektets formål var å gi en sammenstilling av eksisterende kunnskap om bjørkeartenes spredning og etablering og deres samspill med naturmiljøet.

Bakgrunnen for prosjektet er at forvaltningen antar at det kan bli aktuelt å motta søknader om utsetting av genmodifisert bjørk. Vurderingen av konsekvensene som er forbundet med utsetting av genmodifiserte organismer skal bl.a. foretas på bakgrunn av en økologisk karakteristikk av den ikke-modifiserte organismen.

Prosjektet skal omfatte en litteraturstudie (utredning) over de tre bjørkeartene i Norge, der det skal gis svar på en rekke spørsmål presentert etter en bestemt mal. Som forbilde skal det brukes en tilsvarende utredning om gulrot (Højland & Pedersen 1993).

Bjørkearter (spesielt *Betula pubescens*) er trolig blant de best undersøkte artene i Europa, og antallet publikasjoner hvor én eller flere av disse er omtalt regnes i tusentall. Innen tidsrammen for prosjektet er det således begrenset hva som kunne tas med. Det foreligger imidlertid noen arbeider (review-artikler) som oppsummerer deler av kunnskapen når det gjelder bjørk. Spesielt må nevnes Kallio & Mäkinen (1978), artikler fra et "bjørkesymposium" publisert i "Proceedings of the Royal Society of Edinburgh (1984, 85B)", artiklene til Perala & Alm (1990a, b) og Atkinsson (1992). Deler av den foreliggende rapporten er i stor grad basert på disse, og en del av arbeidene som siteres er ikke lest av meg. Mange av de siterte arbeidene synes også å være vanskelig tilgjengelige (på russisk). Artiklene til Perala & Alm (1990a, b) og Atkinsson (1992) er utarbeidet i henholdsvis USA og England, men en del av resultatene er også relevante for norske forhold.

Rapporten gir først en oppsummering av resultater innen noen sentrale temaer, og til slutt besvares en del spørsmål etter en bestemt mal ved å henvise til litteraturgjennomgangen. De fleste av de oppgitte spørsmålene er av en så generell karakter at det ikke er mulig å besvare dem i korte vendinger.

Bergen, mars 1994

Arvid Odland

Innhold

| | |
|---|----|
| Referat..... | 3 |
| Abstract..... | 3 |
| Forord..... | 4 |
| 1 Beskrivelse og taxonomi..... | 5 |
| 1.1 Historie..... | 5 |
| 1.2 Beskrivelser av artene..... | 6 |
| 1.3 Kromosomtall..... | 6 |
| 1.4 Resultater av biometriske målinger..... | 6 |
| 1.5 Morfologiske variasjoner (økotyper og fenotyper)..... | 7 |
| 1.6 Seleksjon, kultivarer, varianter..... | 7 |
| 2 Utbredelse og synøkologi..... | 8 |
| 2.1 Geografisk utbredelse..... | 8 |
| 2.2 Vertikal utbredelse..... | 9 |
| 2.3 Antatt sammenheng mellom utbredelse og økologiske faktorer (Empiriske data)..... | 10 |
| 2.3.1 Temperatur..... | 10 |
| 2.3.2 Nedbør..... | 11 |
| 2.3.3 Vind..... | 11 |
| 2.3.4 Snø..... | 12 |
| 2.3.5 Kulturpåvirkning..... | 12 |
| 2.3.6 Regenerasjon..... | 12 |
| 2.4 Synøkologi..... | 12 |
| 3 Respons på ulike miljøfaktorer (eksperimentelle data)..... | 13 |
| 3.1 Temperatur..... | 13 |
| 3.2 Lys..... | 14 |
| 3.3 Fotoperiodisitet..... | 15 |
| 3.4 Vann..... | 15 |
| 3.5 Transpirasjon..... | 15 |
| 3.6 Fysiologiske forskjeller mellom økotyper..... | 16 |
| 4 Jordbunnsforhold og næringsomsetning..... | 17 |
| 4.1 Næringsstoffer..... | 17 |
| 4.2 Jordforbedring..... | 18 |
| 4.3 Forsuringstoleranse..... | 18 |
| 5 Symbiose, epifytter og parasitter..... | 18 |
| 5.1 Mykorrhiza..... | 18 |
| 5.2 Epifytter..... | 19 |
| 5.3 Insektfauna..... | 19 |
| 5.3.1 Målerlarver..... | 19 |
| 5.3.2 Gallemidd..... | 19 |
| 5.3.3 Biller..... | 20 |
| 5.4 Planteparasitter..... | 20 |
| 5.4.1 Rotangrep..... | 20 |
| 5.4.2 Stammeangrep..... | 20 |
| 5.4.3 Sopper som forårsaker sykdom på greiner, kvister og bark..... | 20 |
| 5.4.4 Sopp på blader..... | 22 |
| 5.4.5 Sopp på blomster, frukter, frø og frøplanter..... | 22 |
| 5.5 Virussykdommer..... | 22 |
| 6 Effekter av beiting..... | 23 |
| 7 Rotutvikling..... | 23 |
| 8 Fenologi..... | 24 |

| | | |
|-------|---|----|
| 9 | Reproduksjon..... | 24 |
| 9.1 | Blomsterbiologi og pollinering | 24 |
| 9.2 | Frøproduksjon og frøspredning..... | 25 |
| 9.3 | Faktorer som påvirker frømodning og spireevne..... | 25 |
| 9.3.1 | Effekten av temperatur | 25 |
| 9.3.2 | Effekten av lys og fotoperiodisitet..... | 26 |
| 9.3.3 | Spireevne og frølagring | 27 |
| 9.4 | Hybrider..... | 28 |
| 10 | Regenerasjon og suksesjon | 30 |
| 10.1 | Vegetativ formering | 30 |
| 10.2 | Kolonisering med frøplanter | 30 |
| 10.3 | Vekst-rate og konkurranse med andre arter..... | 31 |
| 10.4 | Populasjonsdynamikk..... | 32 |
| 10.5 | Effekter av brann..... | 32 |
| 11 | Vekst og biomasse | 33 |
| 12 | Litteratur | 36 |
| | Vedlegg | 47 |

1 Beskrivelse og taxonomi

Familie: *Betulaceae*

Slekt: *Betula*

Betula er en slekt med ca 50 arter utbredt gjennom den nordlig tempererte regionen. Fontaine (1970) angir 52 arter, 24 varianter og 8 naturlige hybrider.

I denne sammenhengen omtales følgende arter og underarter:

B. pendula Roth (hengebjørk)

B. pubescens Ehrh. (vanlig bjørk)

ssp. *pubescens*

ssp. *czerepanovii* (fjellbjørk)

B. nana L. (dvergbjørk)

I litteraturen kan en treffe på følgende synonymmer:

B. alpestris = *B. nana* x *B. pubescens*

B. "callosa" (cf. Lindquist 1945) - inkludert i *B. pubescens*

B. carpatica - for det meste inkludert i *B. pubescens* x

B. pendula

B. glutinosa = *B. pubescens*

B. intermedia = *B. nana* x *B. pubescens*

B. odorata = *B. pubescens*

B. verrucosa = *B. pendula*

B. tortusa - inkludert i *B. pubescens*

B. "urticifolia" = *B. pubescens* x *B. pendula* (hybridform)

B. verrucosa v. *laciniata* = *B. verrucosa* f. *dalecarlica*

B. virgultosa = *B. pubescens* x *B. verrucosa* (hybridform)

B. concinna = *B. pubescens*

B. coriacea = *B. pubescens*

B. pubescens ssp. *tortusa* = *B. pubescens* ssp. *czerepanovii*

1.1 Historie

Linné (1753) beskrev bjørkeartene *B. pendula* og *B. pubescens* som én art, *B. alba*, og der det ikke er skilt mellom disse, kalles de gjerne "kvitbjørk" (white birch, jf. Perala & Alm 1990b). Taxonomien til de europeiske artene har lenge vært diskutert. Historien bak nomenklaturen til *Betula pubescens* sensu lato er beskrevet av Sulkinoja et al. (1981). Den systematiske behandlingen av den fennoskandiske, subarktiske bjørka, ofte kalt ssp. *tortuosa* Ledeb., varierer i stor grad, fra å betrakte den som en egen art til helt å underkjenne den som en taksonomisk enhet (Hylander 1955).

1.2 Beskrivelser av artene

Beskrivelsene er basert på Lid & Lid (i trykk), "Arbeidskladd" av Reidar Elven, Universitetet i Oslo og Atkinson (1992).

B. pendula Roth, **lavlandsbjørk, hengebjørk**: 7-20 m høyt tre. Glatt bark, sølvglinsende øverst, og ofte svart med rombestrukturer ved basis. På eldre trær kan disse strukturene finnes flere meter oppover stammen. Greinene kan være hengende, spredde eller oppreiste, men jevnt fordelt oppover stammen. Unge kvister er snaue, med harpiksvorter. Bladene er snaue med tverr eller kileformet grunn, kvasst dobbelt sagtannet. Bladskaffet er halvparten så langt som bladplaten. Rakleskjellet har kort midtflik og ut- og nedoverbøyde sidefliker. Smal, snau nøtt med vingekant som er dobbelt så bred som nøtten og som går høyt opp ved griflene. To raser kan skilles ut:

var. *pendula* vokser i tørr skog, berg og urer, mest på varme steder. Vanlig i lavlandet nord til Trøndelag, og spredd i Nord-Norge fra Saltdal og Beiam til Tysfjord.

var. *lapponica* Lindq. skiller seg ut ved den lysere og glattere barken, større blad og større rakleskjell og frukt. Vokser på skrinne furumoer. Pasvikdalen i Sør-Varanger, og kanskje også i Nord-Østerdalen. Nordøstlig utbredelse.

B. pubescens Ehrh., **vanlig bjørk**: 3-15 m høyt tre. Eldre trær har lenge glatt never. Unge kvister er uten harpiksvorter og er som oftest lodne. Kortskaftete, eggformete og sagtannede blad. Rakleskjell med smal, trekantet midtflik, og opprette sidefliker som er tvert avskåret. Eggformet nøtt med hår i spissen, vingekant opp til grunnen av griflene. Stor variasjon, og det meste av denne kan sammenfattes innen to underarter:

B. pubescens ssp. *pubescens* (Ledeb.) Nyman. Oftest enstammete tre. Bladene er tynne og tydelig håret på undersiden og ofte også på oversiden. Vingekanten 1,5 ganger så bred som nøtten.

B. pubescens ssp. *czerepanovii* (Orlova) Hämet-Ahti, **fjellbjørk**: enstammete eller oftest flerstammete trær. Bladene er tykke, og blir nesten snaue utpå sommeren. Vingekanten er jambred med nøtten.

B. nana L., **dvergbjørk**: 10-100 cm høg busk. Lodne, mørke kvister og runde cm-brede blad uten spiss. Raklene er opprette. Både hann og hunn-raklene er skjermet av knoppkjell om vinteren. Tre jambrede fliker på rakleskjellet, smalt opprette. Bredt egggrund nøtt med smal vingekant.

Det er store variasjoner i bladformen på frøplantebladene, og det er ikke mulig å skille mellom *B. pendula* og *B. pubescens* på dette stadiet. Frø er lettere å bestemme til art enn små frøplanter (Hutnik 1952, Cunningham 1957, Brinkmann 1974).

1.3 Kromosomtall

En omfattende oversikt over genetikken til *Betula* er gitt av Eriksson & Jonsson (1986). *B. nana* har kromosomtallet $2n = 28$. Det store antallet av *Betula*-kromosomer og deres lille størrelse fører til vanskeligheter med å telle dem. Derfor er det ofte stor usikkerhet i tellinger fra individuelle celler. Miotiske tellinger har vært utført fra unge bladbasen (Brown & Al-Dawoody 1977, Brown et al. 1982) fra vegetative apikale vekstsoner (Gill & Davy 1983) og rottipper (Nokes 1979).

Den først publiserte forekomsten av naturlig forekommende triploide planter ($2n = 42$) var fra Danmark (Helms & Jørgensen 1925). Triploider og aneuploider har senere vært beskrevet fra England av Brown & Al-Dawoody (1977, 1979), Nokes (1979), Brown et al. (1982), Brown & Williams (1984) selv om de er uvanlige i naturlige populasjoner. Antagelsen om at basistallet for *Betula* er 7 ble først foreslått av Löve (1944) og senere igjen ved Tischler (1950). Vaarama (1970) gir en omfattende oversikt over naturlig forekommende triploider.

1.4 Resultater av biometriske målinger

Ved statistisk behandling av biometriske målinger kan en få klarlagt hvordan ulike taxa innen *Betula* skiller seg fra hverandre, og i hvilken grad forskjellene er statistisk signifikante. Slike undersøkelser er i liten grad utført i Norge, men fra Sør-Europa og England foreligger det mange biometriske studier av bjørkearter.

Jentys-Szaferowa (1949, 1950) etablerte bruken av bladfasong for å skille europeiske taxa av bjørk ved å undersøke 15 bladkarakterer ved hjelp av grafiske metoder. Senere biometriske undersøkelser av britiske bjørkearter er utført av Gardiner (1972a, b, 1973, 1981, 1984), Gardiner & Jeffers (1962), Gardiner & Pearce (1978), Kenworthy et al. (1972), Nokes (1979), Kennedy & Brown (1983), Gill & Davy (1983), Davy & Gill (1984), Atkinson (1984), Atkinson & Codling (1986) og Pelham et al. (1988). Eksempler på biometriske studier på europeiske bjørkearter er ellers gitt av Morgenthaler (1915), Bialobrzaska & Trunchanowiczowna (1960) på frukter og fruktskjell, Russanovitch (1981b) på fruktskjell, Dieterich (1963) og Russanovitch & Skvortsov (1981) på blader. Jentys-Szaferowa (1949) viste at bladene på vegetative kortsudd er de som varierer minst på treet, og de er derfor mest egnet til biometriske målinger. Liknende studier av variasjonen innen treet ble utført på frukter av Rusanovitch (1981c) og fruktskjell ved Rusanovitch (1981a) (siteret fra Atkinson 1992).

En enkel biometrisk metode for å skille mellom *B. pendula* og *B. pubescens* (Atkinson & Codling 1986) bruker måling av tre bladkarakterer fra 5 blader per tre: bredde av bladflaten ved 1/4 av avstanden fra spissen til basis, en numerisk beskriv-

else av dobbelttannethet og avstanden fra bladstilken til den første tanna.

Ved hjelp av "principal component analysis" av biometriske målinger av 9 bladkarakterer har Gardiner (1972a) vist at det er mulig, på statistisk grunnlag, å skille mellom *B. pendula* og *B. pubescens*. Analysene indikerer også at *B. pubescens* ssp. *pubescens* på De britiske øyer finnes fra England gjennom Sør-Skottland til North West Highlands, mens *B. pubescens* ssp. *czerepanovii* synes å dominere i Central og Eastern Highlands.

1.5 Morfologiske variasjoner (økotyper og fenotyper)

Både *B. pendula* og *B. pubescens* er morfologisk svært variable. Dette er påvist ved undersøkelser av trær oppvokst av frø innsamlet fra ulike breddegrader (Pelham et al. 1984). Økologisk betinget variasjon i morfologiske karakterer er også påvist av Pelham et al. (1988) i deres undersøkelse av skotske bjørketrær. Frø ble samlet fra 170 *B. pubescens* trær fra 25 lokaliteter. Ett år gamle planter, plantet på en enkelt lokalitet, ble analysert for 36 variabler. Ved å benytte multivariate metoder fant de at plantene kunne arrangeres i distinkte grupper adskilt ved størrelsen på bladbasis, blad-tanning, formen av bladbasis, hårethet av bladstilk og nedre bladoverflate, flathet på bladet, bladareal, greinkurvatur og forekomsten av fruktlegemer på mykorrhizasoppen *Laccaria proxima* (Boud.) Pat. Planter med små blader og hengende greiner var assosiert ved vestlige, humide lokaliteter, mens de fleste plantene med opprette greiner og større blader var assosiert med mer østlige lokaliteter. De påviste også signifikante korrelasjoner mellom plantemorfologi og miljøvariabler: bladlengde og hårethet på bladstilk med posisjon i nordvest-sørøst-aksen i England, bladrundhet med avstand fra kysten og bladhårethet med maksimum juli temperatur. England (1960) viste at variasjon i bladlengde hos *B. pubescens* var relatert til vekstsesongens temperatur. I en undersøkelse av tsjekkosllovakiske populasjoner av *B. pubescens* fant Kytka (1979) at bladvariasjon kunne delvis forklares ved jordtype og vanntilstand. Gardiner (1968) viste at barktype er delvis avhengig av genetiske faktorer og delvis av økologiske forhold på voksestedet.

Davy & Gill (1984) observerte fenotypisk plastisitet i bladfasong ved å transplantere tetraploide trær til hei og myr. Trær transplantert til heier ble mer lik *B. pendula* og plantene på myr ble mest lik *B. pubescens*. Trass i disse variasjonene i bladfasong, hadde alle variablene untatt basal-vinkel høy arvelighet. Korrelasjoner mellom morfologi og frukt og blad og voksestedets høyde over vannivået ble påvist av Gill & Davy (1983). Korrelasjonen var mer tydelig for frukter enn for bladkarakterer.

Gill & Davy (1983) og Davy & Gill (1984) påpeker at avkom av *B. pendula* er lik foreldreartene, mens avkommet til *B. pubescens* kan være svært variabelt. Stern (1963a) påpeker at

morfologiske karakterer i stor grad nedarves, og spesielt stammeform.

Det er vist at dersom ekstrem kulde opptrer flere ganger, vil individet utvikle buskform. Frøplanter av *B. pubescens* ssp. *czerepanovii* som ble transplantert fra tundraen til et mildere klima nær Moskva utviklet seg til trær som liknet på *B. pubescens* ssp. *pubescens*. Dette viser at morfologien til ssp. *czerepanovii* i stor grad er påvirket av økologiske forhold. (Norin 1965, sitert fra Perala & Alm 1990a)

Spiringsforsøk med planter av ulik opprinnelse har vist at i det juvenile stadiet er ulike bjørketaksa og økologiske raser signifikant forskjellige, og således genetisk kontrollert (Niemi 1981, sitert fra Kallio et al. (1983). Foreløpige resultater fra forsøkene i Lapland viser markerte variasjoner i vekst og fenologi mellom forskjellige provenienser av *B. pubescens*.

Det er beskrevet taksonomiske varianter innen *B. pendula*, men det er ikke vist i hvilken grad dette er genetisk kontrollert (Vasil'ev 1961, sitert fra Kallio & Mäkinen 1978).

1.6 Seleksjon, kultivarer, varianter

I Fennoskandia er det i de senere årene arbeidet med å finne fram til raser (populasjoner) av bjørk (*Betula* spp.) som generelt sett er genetisk bedre enn de respektive stedegne forekomstene. En vesentlig del av denne forskningen har omfattet hengebjørk (*B. pendula*). I tillegg til vekst, som er et primært seleksjonskriterium, vurderes også stammeform, kvistsetting og ulike former for resistens. En viktig faktor er rasenes reaksjon på forflytting til endret daglengde og klima (Langhammer 1982).

I Finnland foregår et større prosjekt på avl av *B. pendula*. Mer enn 200 trær har vært selektert siden 1960-tallet. Kvalitetskarakterer blir vektlagt i seleksjonen, men veksthastighet er også tatt i betraktning (Eriksson & Johnsson 1986).

Det finnes beskrevet mange kultivarer av bjørk (Santamour & McCardle 1989), spesielt innen *B. pendula* (Schilling 1984).

Variasjoner innen *Betula* series *verrucosae* Sukaz. er beskrevet av Lindquist (1947).

Almgren (1990) gir en oversikt over bjørkeartene i det svenske skogbruket. Perala & Alm (1990b) gir en oversikt over skogskjøtselstiltak i forbindelse med bjørkekultivering, dog vesentlig beregnet på amerikanske forhold.

2 Utbredelse og syn-økologi

2.1 Geografisk utbredelse

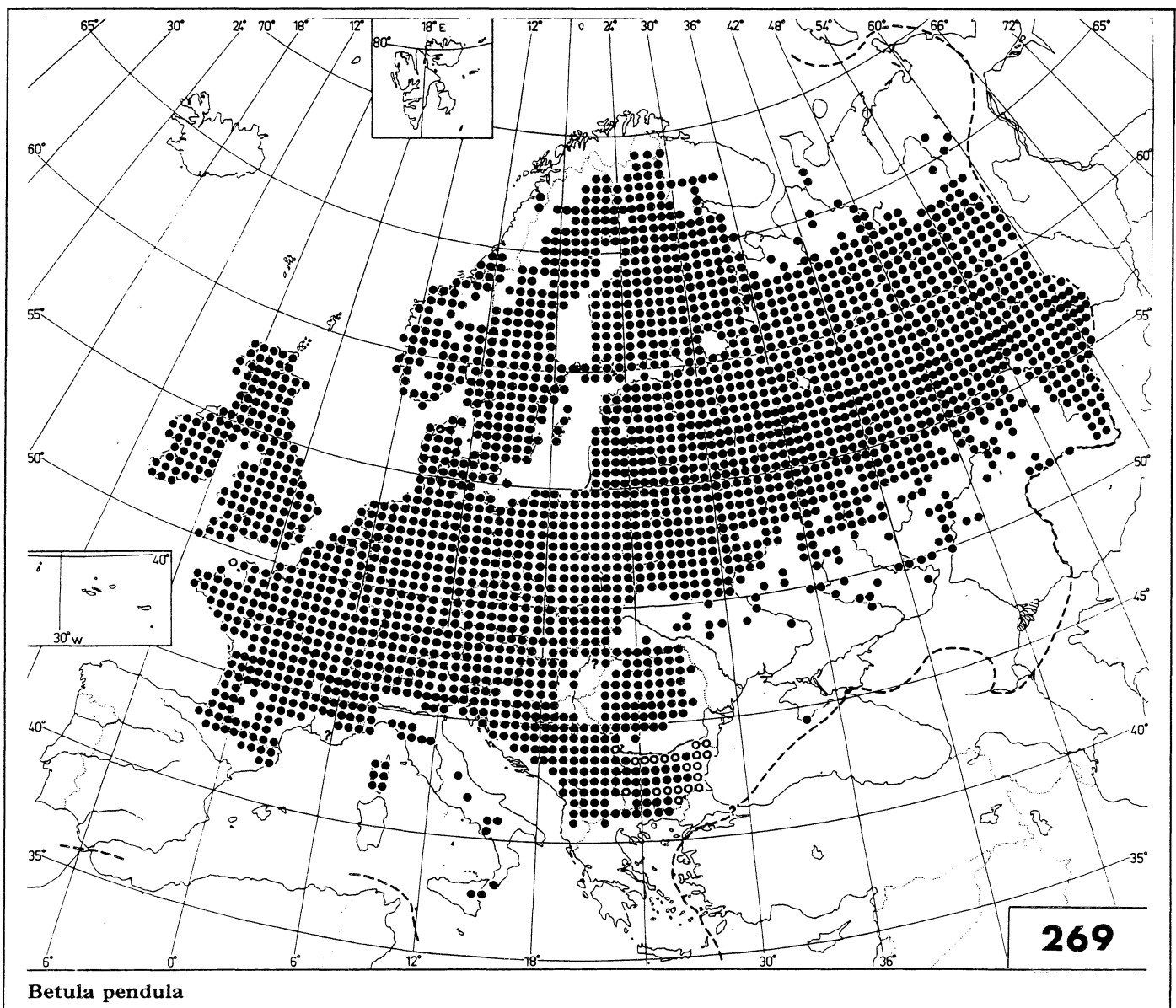
B. pendula og *B. pubescens* er vanlige over det meste av Europa, men *B. pendula* mangler i de nordligste områdene og på Island, jf. figur 1-3 (Jalas & Suominen 1972).

B. pendula finnes lenger mot sør i Europa og Asia enn *B. pubescens*, mens utbredelsen av *B. pubescens* går lenger mot nord og øst enn *B. pendula*. I alpin sone i nord-vest-Skandinavia danner *B. pubescens* ssp. *czerepanovii* skog-grensa og også grensa mot tundraen. Optimumsområdet til *B. pendula* i Norge er av Skinnemoen (1943) og Barth (1949)

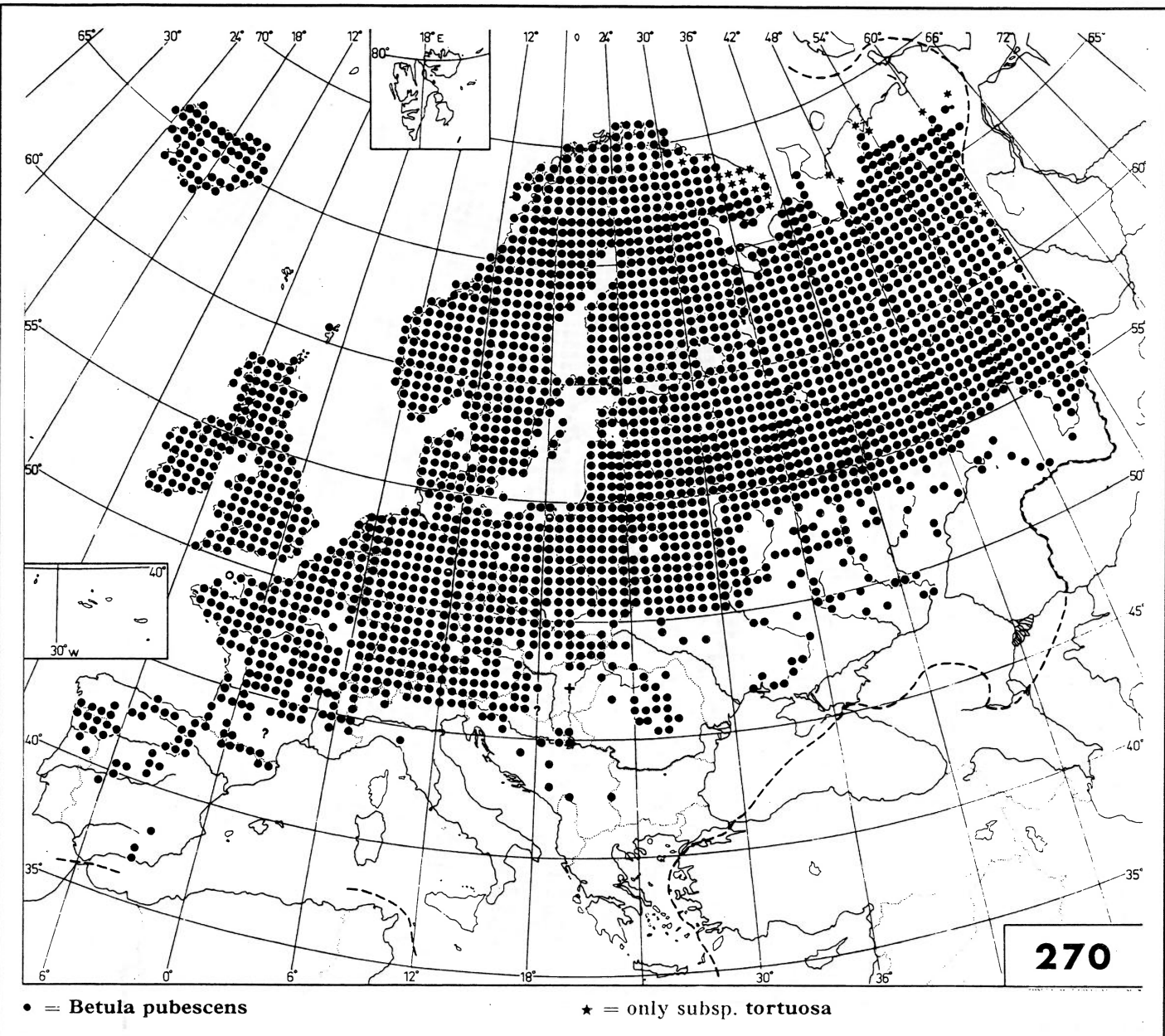
ntatt å ligge mellom 60° og 61° nordlig bredde, og spesielt i Mjøstraktene.

Den nordligste utbredelsen til *B. pendula* i Norge er beskrevet av Løken (1957), og i Sverige er den kartlagt av Malmström (1949) og Lindroth (1972). Det blir påpekt at det mot dens nordgrense nesten ikke finnes renbestander av *B. pendula*.

B. nana har en boreal, sirkumpolar utbredelse, og i Europa finnes den vesentlig i Fennoskandia, Island og Nord-Russland, og mer sparsomt i Mellom-Europa. Dens spredte utbredelse, spesielt på Vestlandet, er vanskelig å forklare økologisk. Reduksjonen i mengde mot lavlandet (spesielt i de sørlige og østlige delene av Fennoskandia) har vært tilskrevet at arten har liten varmetoleranse eller at den utkonkurreres av trær. Det blir antatt at den tidligere (i tidlig postglacial periode) hadde en større utbredelse, men at den senere har fått sitt utbredelsesareal redusert.



Figur 1. Utbredelsen av *B. pendula* i Europa (Jalas & Suominen 1972) - Distribution of *Betula pendula* in Europe (Jalas & Suominen 1972).



Figur 2. Utbredelsen av *B. pubescens* i Europa (Jalas & Suominen 1972) - Distribution of *Betula pubescens* in Europe (Jalas & Suominen 1972).

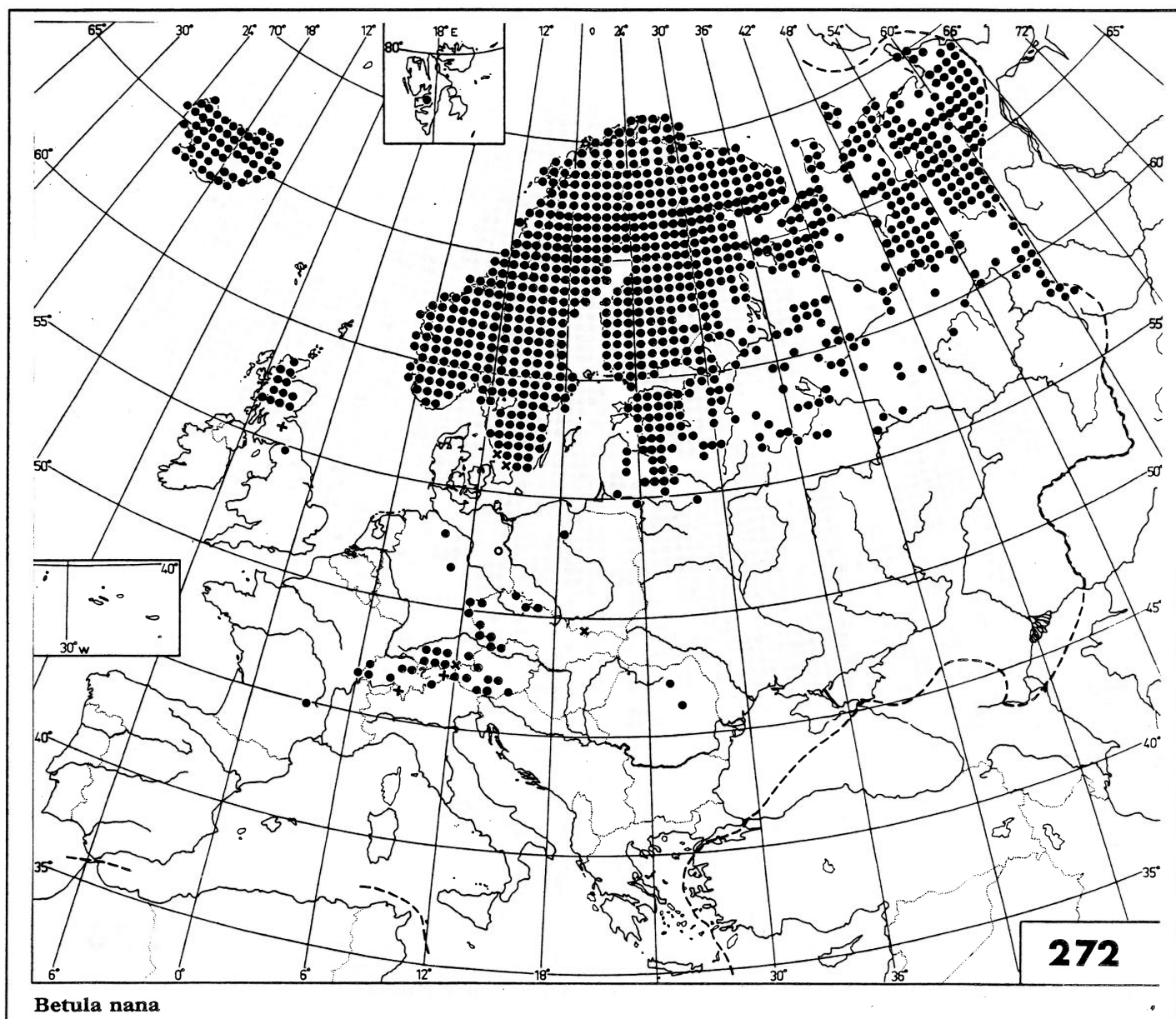
2.2 Vertikal utbredelse

Den vertikale utbredelsen til *B. pubescens* er uten sammenlikning den utbredelsesgrensa som er best undersøkt i Norge (og Fennoskandia ellers). Gennem en rekke regionale undersøkelser er bjørkeskogens vertikale utbredelse beskrevet og diskutert. De mest omfattende arbeidene er utført av Fries (1913, 1921), Ve (1930, 1940), Ekrheim (1935) og Tollan (1937). Aas (1964) har utarbeidet et isohypsekart over bjørkeskogsgrensene i Norge (se Fægri 1972). De høyestliggende bjørkeskogene finnes i de sentrale fjellstrøkene i Sør-Norge, spesielt i Jotunheimen, der skogsbeholder finnes opp til ca 1250 m o.h. i sørvestvendte dalsider.

Når det gjelder den vertikale utbredelsen til *B. pubescens*, er det vist at en må skille mellom de øvre bestandene (klimatisk

betinget), øvre tregrense og øvre artsgrense (se definisjoner i Odland et al. 1992). Generelt sett ligger tregrensa 20-40 m høyere enn bestandsgrensa (= skoggrensa), men både større og mindre forskjeller er registrert (Odland et al. 1992). Artsgrensa (forekomst av små busker) kan finnes flere hundre meter høyere enn skoggrensa (Nordhagen 1943), men disse buskene vil normalt dø etter en kort tid.

Skoggrensas høyde varierer mellom ulike eksposisjoner, og denne forskjellen varierer regionalt. I kyststrøk og i Nord-Fennoskandia er forskjellene mindre enn 50 m, mens det i de nedbørsrike fjordstrøkene på Vestlandet ofte er forskjeller på 150 m. I de mer kontinentale fjellstrøkene i Sør-Norge ligger forskjellene stort sett mellom 50 og 80 m (Odland i trykk).



Figur 3. Utbredelsen av *B. nana* i Europa (Jalas & Suominen 1972) - Distribution of *Betula nana* in Europe (Jalas & Suominen 1972).

B. pendula har vesentlig lavere høydegrensener enn *B. pubescens*. I Trøndelag finnes den opp til 143 m o.h. (I Snåsa, Norman 1883 til ca 300 m i Rennebu, E. Fremstad pers. medd.). I Sør-Norge opp til 783 m o.h. (Lid & i Lid trykk).

B. nana har sin hovedutbredelse i den subalpine og i den lavalpine regionen, men i vestlige og nordlige deler av Norge finnes den ned til havnivå. Norman (1901) angir følgende høydegrensener for *B. nana* i Nord-Norge: Hammerfest 486 m, Bodø-Saltdalen 708 m, Sør-Varanger 445 m, Målselv 1060 m, Lyngen 1015 m, Porsanger 829 m, Indre Finnmark 597 m. I Sør-Norge opptrer den som dominant art opp til ca 1400 m o.h.

2.3 Antatt sammenheng mellom utbredelse og økologiske faktorer (Empiriske data)

2.3.1 Temperatur

Ifølge Børset (1977) er bjørk lite utsatt for frostskafer. I særlig kalde vintre kan det oppstå frostskafer, men trærne er mer utsatte om våren når de kommer tidlig ut av vinterhvilen og om høsten før årsskuddene er modne og kommet i hvile.

I en rekke undersøkelser har en forsøkt å påvise sammenhenger mellom utbredelsen av bjørk (vesentlig *B. pubescens* coll.) og ulike miljøfaktorer, for å ut fra dette finne mulige årsakssammenhenger som kan forklare dens utbredelse. I

denne sammenhengen må spesielt undersøkelsene til Mork (1968, 1970) i fjellskogen i Hirkjølen framheves.

Generelt antas både *B. pubescens* og *B. pendula* å ha store klimatiske toleranser. De aller fleste undersøkelsene påpeker sommertemperaturens betydning, men ulike temperaturparametre har vært foreslått. Helland (1912) brukte middeltemperaturen for juni, juli, august og september til å karakterisere varmeklimaet, og kom fram til at bjørka som tre minst måtte ha en middeltemperatur for disse månedene på 7,5 °C. Senere ble det påpekt at vegetasjonstidens lengde er av stor betydning (Fries 1918, Tengwall 1920, Mork 1968). Flere har påpekt at døgnets maksimumstemperatur har større betydning for plantenes vekst enn døgnets middeltemperatur (Enquist 1933, Mork 1968, Bergan 1974).

Fjellskogsundersøkelsene til Mork (1968) viser en klar sammenheng mellom den alpine skoggrensa og sommervarme og vegetasjonstidens lengde. *B. pubescens* finnes i områder hvor vegetasjonsperioden er mer enn 109 døgn. Mork viser også at middeltemperaturen gir et dårligere uttrykk for varmeklimaet enn middel-maksimumstemperaturen, og at vekstenheter gir det aller beste uttrykket for varmeklimaet. Mork fant at bjørkeskogsgrensa var assosiert med 225 vekstenheter og en middel-maksimumstemperatur for perioden 1 juni - 30 september på 13,3 °C.

Odland (i trykk) viser at i Norge er bjørkeskogsgrensa signifikant korrelert med med alle de undersøkte sommertemperaturparametrene, men bare verdier for middel-maksimumstemperaturen ved skoggrensa er noenlunde lik over hele Norge. Middel-maksimumstemperaturen i skoggrensa ligger rundt 15,8 °C for juli og 13,2 °C for perioden juni-september, verdier som ligger nær dem Mork (1968) fant i Hirkjølen og Bergan (1974) fant i Troms.

De østlige utpostene til artene i Sibir faller sammen med en midlere januartemperatur på -30 °C for *B. pubescens* og -20 °C for *B. pendula* (Atkinson 1992).

Pichugina (1972) observerte at kalde vårer kunne medføre tap av hunnlige rakler og føre til lav frøproduksjon.

Sammenhenger mellom vekst av *B. pubescens* og nedre temperaturgrense er gitt i **tabell 1**.

2.3.2 Nedbør

Undersøkelser tyder ikke på at nedbørsforholdene i (de nordlige delene av) Fennoskandia utgjør noen minimumsfaktor for utvikling av bjørkeskog. Fries (1913) fant at to områder, begge med skoggrenser rundt 500 m o.h. hadde henholdsvis ca 300 og 1100 mm årlig nedbør, mens sommertemperaturforholdene var noenlunde like. Likevel blir det hevdet at de velutviklede bjørkeskogene som er karakteristiske for de vestlige delene av Fennoskandia henger sammen med det humide klimaet, og at i de aller tørreste delene av landet danner barskog skoggrensa. Dette kan tyde

på at bjørk har et minimumskrav til nedbør (humiditet) og at dens optimum er assosiert med et humid klima.

Den sørlige grensa for de to artene i Europa og Asia faller sammen med isolinjer for midlere julednbør rundt 10 mm for *B. pendula* og 50 mm for *B. pubescens*. Peinado & Moreno (1989) påpeker spesielt bjørkas dårlige evne til å tåle tørken i Middelhavsområdet om sommeren.

2.3.3 Vind

Sterk vind kan være en kritisk faktor for utvikling av bjørkeskog på eksponerte steder, både på fjellet og langs kysten. Forekomst av en "nedre skoggrensa" i dalfører (dalfenomenet) er påpekt i en rekke arbeider (Fries 1913, Nordhagen 1928, Ve 1930, 1940, Mork 1968). Mork (1968) mener at her er både vind og temperaturforhold viktige. Kald luft fra fjellet vil synke ned i dalbunnen, og da vil ofte trær være fraværende, ikke på grunn av for lav sommervarme, men fordi frost kan forekomme i vegetasjonsperioden. I områder som er sterkt påvirket av kalde vinder (brevinder), får en ofte utviklet "Krummholz" (Odland et al. 1989).

Over skoggrensa er frostfaren relativt liten da det her sjelden er helt vindstille. Mork (1968) viser at både sum av vekstenheter, middel-maksimumstemperaturen og vegetasjonsperiodens lengde avtar meget sterkt ved overgangen fra skog til snau fjell. Den vesentligste årsaken til dette er at vinden tar mer i det alpine området. Lufta ved jordoverflaten feies bort og erstattes med kald luft fra fjellet. Det blir således ikke tilstrekkelig med varme til en netto stoffproduksjon.

Anderson et al. (1966) og Elkington & Jones (1974) påpeker at bjørk krever beskyttelse mot lave temperaturer, uttørrende vinder, luftbårne abrasive partikler og mekanisk skade fra sterk vind. Kalde østlige vinder kan medføre død av knopper og skuddkambium på begge bjørkeartene i Nord-Skotland (Blackburn & Brown 1988). Høstfrost er ikke her rapportert å gjøre skade.

Ved nordgrensa til både *B. pubescens* og *B. pendula* synes de å kreve beskyttelse mot nord-østlige vinder. I Nordvest-Island (Anderson et al. 1966) og i Grønland (Elkington & Jones 1974), er også bjørkekratt (*B. pubescens* ssp. *czerepanovii*) begrenset til de områdene der det finnes ly fra kalde og tørre nord-østlige vinder, enten topografisk beskyttet, eller ved langvarig snødekke. Etter en spesiell kald og tørr vinter i 1986 observerte Blackburn & Brown (1988) stor dødelighet i plantefelter med treårige planter av *B. pubescens* ved Shin, Highland (58 °N), og *B. pendula* ved Salsburgh, Stratclyde (56 °N). *B. pubescens* ved Salsburgh viste imidlertid liten skade. En plantasje av *B. pendula* ved et beskyttet område ved Aberdeen var også alvorlig skadet. Disse observasjonene tyder på at på disse stedene er de to artene nær deres økologiske grense når de utsettes for ekstremt kalde vinder.

2.3.4 Snø

Snødekkets betydning for utvikling av bjørkeskog er diskutert av bl.a. Tengwall (1920), Nordhagen (1928), Skinnemoen (1969) og Kullman (1981). Det blir påpekt at det må ikke være verken for mye eller for lite snø for at bjørkeskog skal utvikles på høyt nivå. Treter (1984) gir en oversikt over snøens betydning for skoggrensen.

Børset (1977) påpeker at store snømengder kan volde skade, særlig i overtette foryngelser og unge bestand. I eldre skog kan snø eller ising, ofte i kombinasjon med temperaturvekslinger og vind, bryte av toppen. I bratte lier kan snø som siger langs bakken forårsake krok på stammene.

2.3.5 Kulturpåvirkning

En rekke av de som har undersøkt forholdene ved skoggrensen i Norge peker på at kulturpåvirkning i stor grad påvirker den vertikale utbredelsen av skoggrensen (Resvoll-Holmsen 1918, Ve 1930, Ekrheim 1935). I tillegg til hogst og slått er beite av husdyr svært viktig (se kap. 6).

2.3.6 Regenerasjon

Det er blitt hevdet at treslagenes høydegrensener skyldes problemer med frøproduksjon, frømodning og frøspiring (Eide 1930, Mork 1933, 1957), og en har forsøkt å kvantifisere de temperaturforholdene som trengs for utvikling av modent frø og dets spiring. Når det gjelder gran og furu tyder dataene på at det trengs noe mer varme for frømodning enn for vekst av selve plantene, mens det for bjørk trolig ikke er noen vesentlig forskjell (Kielland-Lund 1981). Når det gjelder de økologiske forholdene som frøet "opplever", vil de i stor grad avhenge av vegetasjonens fysiognomi. Tettheten av tresjiktet bestemmer i stor grad forhold som lys, jordfuktighet, varmemengde, frost, luftfuktighet og snømengde. Spesielt viktig er trolig at maksimumstemperaturen blir høyere på en treløs flate enn inne i en tett skog. Se ellers kap. 9.

2.4 Synøkologi

Bjørkearter opptrer svært ofte i bestander av jevngamle trær. Disse kan være renbestander av bjørk (ofte blandinger av *B. pubescens* og *B. pendula*), eller de kan være blandet med andre trearter. I heier, spesielt i høyreliggende områder, finnes bjørk unntaksvis som isolerte trær.

B. pubescens har en meget stor vegetasjonsmessig (plantesosologisk) spennvidde i Norge. *B. pubescens* sensu lato kan dominere tresjiktet i en rekke ulike vegetasjonstyper, og er trolig den av våre treslag som har størst økologisk og plantesosologisk amplitude. Etter klassifiseringen til Fremstad & Elven (1987) kan den inngå som dominant i følgende vegetasjonstyper (kartleggingsenheter) i Norge:

- A1 Lavskog
 - A1b Lav-bjørk-type
- A2 Tyttebærskog
 - A2b Tyttebær-fjellkrekling-type
- A3 Røsslyng-blokkebærskog
- A4 Blåbærskog
- A5 Småbregneskog
- C1 Storbregneskog
- C2 Høgstaudebjørkeskog
- C3 Gråor-heggeskog
- E2 Fattig sumpskog
 - E2a Gran-bjørke-type
- K1 Fattig skog/krattmyr
- M1 Rik skog/krattmyr
- Q3 Elvørkratt

B. pendula synes å ha en mye mindre vegetasjonsøkologisk amplitude. I oversikten over vegetasjonsenheter (Fremstad & Elven 1987) er den bare angitt som dominant art i B1 Lågurtskog. Økologien til denne enheten er beskrevet som: "På veldrenert grunn, med tilsvarende næringsstatus som småbregneskog (A5), men på varme og tørre lokaliteter. I tørkesomme viser typen tegn på tørkestress. Svakt podsolert, brunjordsliknende jordsmonn, med pH ca 4,0-5,5. Høg bonitet (G17-G23)." Typen har en boreonemoral-mellomboreal utbredelse, og går høyest opp i sommervarme områder på Østlandet, i en del fjordstrøk på Vestlandet, og i Trøndelag-Salten. Enheten viser likevel stor regional variasjon, og det er skilt ut egne samfunn på Øst- og Vestlandet.

Både *B. pendula* og *B. pubescens* danner tresjikt på sterkt kulturpåvirket mark, f.eks. i nordboreale slåttemark og i beitet skog (hagmark). Hagmarker med *B. pendula* er særlig karakteristisk for indre strøk på Østlandet.

Nordhagen (1943: 87) karakteriserer *B. nana* som våre fjelltrakters "enfant terrible" i plantesosologisk sammenheng og skriver videre: "Det fins meget få forbund som går helt fri for dens ekspansjonslyst. I vierkratt, einerkratt, risheier og myrsamfunn bidrar den som ingen annen plante til å utviske grensene mellom sosiasjonene. Dens utseende er like så mangfoldig som dens økologi - snart er den grov og buskformet, snart et lavt ris, og på vindharde eller høytliggende lokaliteter blir den en espailleformet, krypende dvergbusk. Hva den ikke liker er skygge, langvarig snødekke, instabile rasmarker eller rikelig krøttergjødning."

Nordhagen beskriver fire ulike dvergbjørk-kreklingsosiasjoner innen forbundet Loiseleurio-Arctostaphylon: gråskjeggrik dvergbjørkhei, gulskinnrik dvergbjørkhei, kvitkullrik dvergbjørkhei og reinlavrik dvergbjørkhei. Viktige arter i alle disse er fjellkrekling (*Empetrum hermaphroditum*) og lavartene *Alectoria ochroleuca*, *Cetraria cucullata*, *C. nivalis*, *C. islandica*, *Cladonia* spp. I tillegg er *B. nana* viktig i bjørkeskoger av krekling-kvitkulltypen.

Innen forbundet Phyllodoco-Myrtillion er *B. nana* viktig i typen einer-dvergbjørkkratt av blåbærtypen. Viktige arter her er ellers blåbær (*Vaccinium myrtillus*), tyttebær (*V. vitis-idaea*),

fjellkrekling (*Empetrum hermaphroditum*), smyle (*Deschampsia flexuosa*) og moseartene *Dicranum scoparium*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Barbilophozia lyco-podioides* og lavene *Cladonia* spp. og *Cetraria islandica*.

Innen forbundet "subalpine rismyrer" er *B. nana* viktig i fjellkrekling - *Sphagnum fuscum* - rismyrer. Her inngår ellers kvitlyng (*Andromeda polifolia*), fjellkrekling (*Empetrum hermaphroditum*), småtranebær (*Oxycoccus microcarpus*), blokkebær (*Vaccinium uliginosum*), torvull (*Eriophorum vaginatum*), molte (*Rubus chamaemorus*) og mosene *Sphagnum fuscum*, *Mylia anomala*, *Polytrichum strictum*.

På Storemyr (Mongstad, ytre Hordaland) som er en svært vestlig lokalitet for *B. nana*, er den beskrevet som dominant i flere vegetasjonsutforminger (Håland 1979). Det meste av *B. nana* finnes innen røsslyng-bjønnskjeugg-dominert vegetasjon. Her finnes det ellers mye kvitlyng (*Andromeda polifolia*), røsslyng (*Calluna vulgaris*), poselyng (*Erica tetralix*), pors (*Myrica gale*), rome (*Narthecium ossifragum*), torvull (*Eriophorum vaginatum*), duskull (*E. angustifolium*), bjønnskjeugg (*Scirpus cespitosus*) og mosene *Hypnum ericetorum*, *Leucobryum glaucum*, *Pleurozium schreberi* og *Racomitrium lanuginosum*. Ellers opptrer *B. nana* også som dominant innen følgende samfunn: torvull-samfunn, *Sphagnum*-samfunn, pors-blåtopp-samfunn, slåttestarr-samfunn.

B. nana er beskrevet som dominant i en rekke vegetasjonsenheter av Fremstad & Elven (1987):

- A3 Røsslyng-blokkebærskog
- A3 Fjellskog-type
- J1 Ombrotrof skogmyr
- J2 Ombrotrof tuemyr
- K2 Fattig tuvemyr
 - K2a Røsslyng-dvergbjørk-type
- K3 Fattig fastmattemyr
- R1 Greplyng-lav/moserabb
- R2 Dvergbjørk-fjellkreklingrabb
- R4 Reinrose-kantlyng-moserabb
- S1 Alpin røsslynghei
- S2 Dvergbjørk/vier-hei

En oversikt over synøkologien til *B. nana* i Mellomeuropa er gitt av Dierssen (1977).

Bjørkeartenes synøkologi i Lappland er ellers beskrevet av Kallio & Mäkinen (1978).

3 Respons på ulike miljøfaktorer (eksperimentelle data)

Her gjengis resultatene av en del eksperimentelle undersøkelser over bjørkeartenes fysiologiske respons på ulike faktorer. De fleste av disse er undersøkelser utført utenfor Norge.

3.1 Temperatur

Nedre temperaturgrenser for vekst av *Betula pubescens* er undersøkt av Treter (1984, jf. tabell 1). I en serie av skandinaviske *B. pubescens*-planter oppvokst på samme sted, økte apikal skuddvekst med temperaturer mellom 8 og 18 °C. Høy nattemperatur medførte økt lengdevækst og forsinket avbrytelse av veksten. Høy dagtemperatur førte til økt antall blader og større radial vekst. Maksimal skuddvekst ble oppnådd ved en fluktuerende dag/natt temperatur (Håbjørg 1972a). Maksimal skuddvekst i en populasjon fra 70 °N ble oppnådd ved en dag/natt-temperatur ved 18/8 °C, for en populasjon fra 63 °N ved 63 °N ved 18/13 °C, og for en populasjon fra 56 °N, ved en konstant temperatur på 18 °C (Håbjørg 1972b).

Straks jordtemperaturen har nådd 2-3 °C, vil veksten av *B. pendula* avhenge mer av lufttemperaturene enn av jordtemperaturen (Elagin 1978). Skuddveksten til *B. pubescens* øker imidlertid bare når midlere luft- og jordtemperatur overskrider 6 °C (Millar 1965). Skuddvekst hos *B. pendula*-frøplanter øker jevnt med varmesummen (med en terskelverdi på 5 °C), og den minker gradvis etter som fotoperioden blir mindre (Koski & Selkäinaho 1982).

Nye skudd av *B. pendula* kan tolerere temperaturer i vekstsesongen ned til -3-5 °C (Christersson et al. 1983, Christersson 1985). Ekstrem kulde i den arktiske tundraen kan ta livet av forvedete skudd av *B. pubescens*.

Ungerson & Scherdin (1962) fant at *B. nana* hadde et fotosynteseoptimum ved bare 13 °C ved Kevo i subarktisk Finland. Det fysiologiske stadiet når vekst begynte å minke tydelig skjedde rundt en temperatursum av 400 °C. Åndingsintensiteten minket med økende temperaturer, og økte sakte med temperaturen opp til omkring 1 °C.

Temperaturens innvirkning på fotosyntese og ånding hos *B. nana* har vært undersøkt av Ungerson & Scherdin (1965). Gjennomsnittlig assimilasjon var $7,8 \pm 2,2$ mgCO₂ 50 cm⁻², og bruttoassimilasjonen $25,3 \pm 1,5$ mgCO₂ 50cm⁻². Åndingsintensiteten var mye større enn beskrevet fra Fennoskandia, med et midlere dagsnivå på $17,5 \pm 2,2$ mgCO₂ 50 cm⁻². Lysoptimum for assimilering var 40 000-60 000 lux, og kompensasjonspunktet for fotosyntesen var 1100 lux.

Tabell 1. Nedre temperaturgrense (°C) for vekst av *B. pubescens* (fra Treter 1984: 59). - Lower temperature (°C) limit associated with the growth limit of *B. pubescens* (from Treter 1984: 59)

| Lokalitet Locality | Juli July | Juni-august June-August | Juni-september June-September |
|---|--------------|----------------------------|----------------------------------|
| Nord-Finland/North Finland (330 m o.h.) | 9,1-10,0 | 7,7-8,6 | 6,8-7,3 |
| Sørøst-Norge/Southeast Norway (1100 m o.h.) | 8,1- 8,8 | 7,8-8,1 | 7,0-7,8 |

Minimumstemperaturen for rotvekst hos *Betula* sp. er angitt til å være 5 °C (Vorobieva 1961 sitert fra Lyr & Hoffman 1967). Stushnof & Junttila (1986) fant at kvister av *B. pubescens* fra Nord-Norge kunne tåle temperaturer ned til -40 °C i april selv når knoppene var ute av dvaletilstanden.

Temperatursummen (daggrader > 0 °C) fram til knoppene skyter minket ikke-lineært med økende stratifisering (lengden av frostperioden). I *Betula* er det funnet signifikante forskjeller mellom individuelle trær (genotyper) når det gjelder hvor tidlig dvaletilstanden brytes og temperatursummen som trengs fram til knoppkytning (Heide 1993).

Hällgren et al. (1982) påpeker at det er markerte forskjeller mellom bladene til *B. pubescens* ssp. *pubescens* og *B. pubescens* ssp. *czerepanovii* når det gjelder å tåle frost. Kloroplastene hos ssp. *szerepanovii* var bedre i stand til å vedlikeholde sin funksjon under frost enn dem hos ssp. *pubescens*.

Skre (1993) viser at effekten av tilførsel av næring er sterkt temperaturavhengig. Når bjørk blir dyrket under næringsmangel og ved høy temperatur, blir veksten styrt mot ikke-grønt vev, særlig røtter. Dette er en nyttig tilpassning siden det vil øke opptakskapasiteten hos røttene.

3.2 Lys

Frøplanter av bjørk vokser forbausende godt med relativt lite lys selv om eldre trær ikke tåler skygge (Lyr et al. 1963, Safford et al. 1990). Optimal mengde sollys for høydevekst av *B. pendula*-frøplanter var mellom 43 % og 24 %, avhengig av konkurranseforholdene (Helliwell & Harrison 1979). Kinnaird & Kemp (1970) fant at *B. pendula* og *B. pubescens* begge vokser mindre når sollyset ble redusert fra 56 til 16 %. Bladareal hos *B. pendula* og *B. pubescens* er størst ved 10 % av fullt sollys (Nygren & Kellomäki 1983, Atkinson 1984). Når næringsstoffer og vanntilgang er passende, er skyggetoleranse-grensene 12-15 % av fullt sollys for *B. pendula* (Lyr et al. 1964).

Effekten av økt skygge på *B. pendula* og *B. pubescens* ble undersøkt av Nygren & Kellomäki (1983). De fant en økning i spesifikt bladareal, en økning i tykkelsen av mesofyll, økende

mengde av klorofyll og en senkning i maksimum fotosyntese og lysintensitet for fotosyntesemetning.

De eurasiatiske bjørkeartene kan tåle opp til 90 % skygge ved tilpasning av bladstrukturen. Maksimum fotosynteseeffektivitet for *B. pendula* er ved 10-50 % av fullt sollys, noe som er mye høyere enn for skyggetolerante arter (Nygren & Kellomäki 1983). Disse eksperimentene ble utført på både voksne trær og frøplanter av *B. pendula* i kunstig skygge. En liknende forskjell mellom sol og skygge ble funnet av Thomas & Kenworthy (1980) der skyggeblader inne i kronen viste en lavere fotosyntese ved høy innstråling, en mindre mørke-respirasjon og et lavere kompensasjonskunkt. De fant også at denne forskjellen mellom sol og skyggeblader var mer tydelig i *B. pendula* enn i *B. pubescens*. Kortskuddsblader på *B. pendula* hadde høyere konsentrasjon av klorofyll enn langskuddsblader under både høy (3,67) og lav (0,56) ratio av rødt/infrarødt lys, men langskuddsblader hadde lavere klorofyll a/b ratio (Caesar 1989). Ratio av klorofyll a/b ble ikke endret under skygge i noen av bladtypene, men mengden av klorofyll minket (Caesar 1989). I disse eksperimentene ble greiner fra modne trær dyrket i middels styrke av Hoagland's løsning med 16 timers dag/8 timer natt ved 20 °C (Caesar 1989).

Høy elastisitet i celleveggene som respons på lys ble funnet av Taylor & Davies (1988), og dette er antatt å være en viktig faktor som bestemmer veksthastigheten av bladene på *B. pendula*. I disse eksperimentene ble det vist at bladvekst hos bjørk er ekstremt sensitiv til mengden av fotosynteseaktiv stråling (PAR). Celleveggelastisiteten økte når PAR ble økt i 3 timer. Bjørkeblader vokste dobbelt så fort ved lysperioder sammenlignet med mørkeperioder, når de ble belyst med en 16 timer fotoperiode (Taylor & Davies 1985). Bjørkefrøplanter responderte svært raskt på en endring i lysintensiteten. Betydningen av vanntilgang ble bekreftet av Davies & Pigott (1984) som fant at så lenge bjørkeplanten fikk god tilgang på vann, beholdt de høyere fotosynteserate enn lind (*Tilia cordata*) ved alle belsningsverdier, men at de er svært sensitive for vannstress.

B. pubescens-frøplanter dyrket i jord i to måneder ved lysintensiteter på 440 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ kunne vokse ved så lav lysintensitet som 89 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ i minst 51 dager (Atkinson 1984b). Disse plantene økte deres forflytning av karbon til

stammevekst og bladareal på bekostning av lagring av karbohydrater i røttene og rotvekst. En økt andel av fiber i stammeveden og vedkar i rota ble også funnet (Atkinson 1984b).

Ifølge Johansson & Linder (1975) er *B. nana* fotosyntetisk aktiv i ca 3 mnd, fra den andre uka i juni til midten av september. Fotosyntesen økte sterkt etter som bladverket ble utviklet, og dette skjeddde i løpet av få dager. Slutten av fotosynteseperioden var mer gradvis. Maksimum fotosyntese lå i dette forsøket rundt $10 \text{ mg CO}_2 \text{ time}^{-1} \text{ dm}^{-2}$.

Rotveksten er proporsjonal med lysintensiteten (Kelly & Mecklenburg 1978, 1980, Atkinson 1984b). Ved økende skyggevirksomhet vil fotosynteseprodukter bli allokert til stammevekst på bekostning av rotvekst, og rot/skudd-forholdet vil minke (Logan 1965, Lyr et al. 1963, 1964).

3.3 Fotoperiodisitet

Det er velkjent at hos de fleste trearter er avslutning av vekst og induksjon av dvale indusert ved redusert daglengde sensommer og høst (Heide 1974, 1993, Håbjørg 1978). De ulike bjørkepopulasjonene er tilpasset de lokale daglengdene (Pelham et al. 1984).

I skandinavisk materiale av *B. pubescens* ble effekter av fotoperioden undersøkt av Håbjørg (1972a). Mellom 12 og 24 timer økte apikal skuddvekst med økende fotoperiode. Induksjon av dvaletilstand var en kort-dagrespons. Den kritiske daglengden for dvaleindusering varierte i henhold til breddegrad. For materiale fra Århus i Danmark (56°N) var terskelen 14-16 timer, og optimal daglengde for radial vekst var 18 timer (Håbjørg 1972a). Kort dag fremmet hurtig modning og utvikling av høstgule farger, spesielt mot nord og med økende høyde o.h. Nordlige populasjoner av *B. pubescens* trengte høyere lysintensitet (250-500 lux ved 70°N) og mer rødt lys enn sørlige (15 lux ved 56°N) (Håbjørg 1972b).

Det er vist at *B. pubescens* og *B. pendula* fortsetter skuddveksten under lang fotoperiode, men minker skuddveksten ved kortdag (Millar 1965, Powell 1976, Kelly & Mecklenburg 1978, 1980). Minimum fotoperiode for *B. pendula* og *B. pubescens* er høyere for frø fra nordlige breddegrader enn for frø fra mer sørlige områder (Håbjørg 1977, 1978). Redusert vekst i *B. pendula* avhenger av en samlet effekt av temperatursum og fotoperiode (Koski 1985, Koski & Sievänen 1985). Ca 8 timer er minimum kritisk daglengde for kontinuerlig skuddvekst for *B. pendula*, men rotveksten er uavhengig av fotoperioden (Kelly & Mecklenburg 1978, 1980).

En periode med 8 timers naturlig lys, supplert med 2 timer lys av 20-26 lux midt i mørkeperioden stimulerte rask vekst ($3,4 \text{ cm uke}^{-1}$) hos *B. pendula*-frøplanter (Kelly & Mecklenburg 1980). Etter 2 uker med kort dag (8 timer naturlig lys) ble veksthastigheten til kortskudd redusert med 60 % og dvaletilstand ble initiert. Å bringe plantene tilbake til langdag førte ikke til ny høy veksthastighet.

Biebl (1967) fant at *B. nana* viser en markert respons på daglengden. Ved å utsette plantene for kunstig skygge gulnet plantene, og deres frostresistens økte. Eksperimentene indikerer at temperaturrestansen øker mot høsten, og andre fysiologiske endringer i planten henger primært sammen med kortere dager, mens en reduksjon i temperaturen har en sekundær betydning.

3.4 Vann

Bjørkeartene er sensitive både overfor oversvømmelse og tørke. *B. pendula* og *B. pubescens* tåler ikke tørke når de er bare 5-15 m lange (Vaartaja 1954). Der er vist at både assimilasjonsrate og dødelighet hos *B. pendula* i stor grad henger sammen med vannpotensialet (Jarvis & Jarvis 1963, Humphries et al. 1982).

Høydeveksten av *B. pendula* har vist seg å være nært korrelert med dybden av grunnvannet. I Hviterussland finnes bare *B. pendula* på sandig substrat der sommervannstanden til grunnvannet ligger mindre enn 2,5 m under overflaten, og der det finnes firkornete materiale (Malan'in 1985, Rusalenkom 1979, sitert fra Perala & Alm 1990a).

Siden *B. pendula* og *B. pubescens* overfører oksygen fra skudd til røtter, er de ikke påvirket av anaerobe forhold (Huikari 1954). *B. pendula*-frøplanter på myrortov i Finland vokste til å begynne med best der grunnvannet stod 10-25 cm under overflaten, med senere der grunnvannet stod på 50 cm dyp (Mannerkoski 1976). En annen undersøkelse viste at 70 cm dyp var best. Fluktuasjoner i grunnvannet på så lite som $\pm 10 \text{ cm}$ reduserte veksten av frøplanter (Paavilainen 1970, Mannerkoski 1976, sitert fra Perala & Alm 1990a).

Selv godt vannete første års frøplanter av *B. pendula* utvikler aldri røtter dypere enn 10 cm i jorda selv om vanningen medførte en betydelig rotvekst i et eksperiment utført av Osonubi & Davies (1981). En dødelighetsrate på 47 % ble funnet ved å sette ut *B. pendula*-frøplanter i 7 dager i en jord med vannpotensiale på 1,6 bar.

3.5 Transpirasjon

Bjørkeartene utnytter vannet lite effektivt (Perala & Alm 1990a). Stomata hos *B. pendula* blir delvis lukket ved omkring $-15 \times 10^2 \text{ kPa}$, sammenliknet med fra -17 til $-23 \times 10^2 \text{ kPa}$ for osp (*Populus*), eik (*Quercus*) og hegg (*Prunus*) (Federer 1977). Rudakov (1973, sitert fra Perala & Alm 1990a) fant at transpirasjonen per bladflateenhet var uavhengig av treets alder, og høyest for *B. pendula* (514 kg vann/kg bladmasse), intermedier for *Quercus* (302 kg/kg), og lavest for *Populus*.

Ekstrem transpirasjon reduserer vekst hos *B. pendula* og *B. pubescens* selv på fuktig jord (Vaartaja 1954) fordi transpirasjon og fotosyntese har delvis separate kontrollsystemer (Hari et al. 1975, Smolander et al. 1975). Tørke reduserer

imidlertid fotosyntese mer enn den reduserer transpirasjonen (Hari et al. 1975).

3.6 Fysiologiske forskjeller mellom økotypen

Mange undersøkelser tyder på at det er relativt store forskjeller i fysiologisk respons på ulike miljøfaktorer mellom ulike provenienser av *Betula*. Kontinuerlig variasjon i vekst-rytme er påvist mellom planter som stammer fra ulike geografiske provinenser (N-S). De nordlige provinensene avslutter veksten tidligst. Eriksson & Jonsson (1986) viste at langdistanseforflytting nord- eller sørover medførte redusert vekst. Oversikt over ulike aspekter ved bjørke-fysiologien, hormonkontroll av skuddvekst, bladproduksjon, kambiumaktivitet og vegetative regenerasjon er gitt av Longman (1984).

Wang & Tigerstedt (1993) påviser også at vekstrytmen viser signifikante forskjeller mellom ulike populasjoner. Variasjoner innen karakterer knyttet til vekstrytme er sterkere genetisk kontrollert enn de som er knyttet til vekstrate.

Langhammer (1981), Raulo & Koski (1977) og Blackburn & Brown (1988) har vist at variasjon i vekst er større innen enn mellom populasjoner innen den samme klimatiske regionen. Men motstandsdyktighet mot død ved lave vintertemperaturer var mer variable mellom enn innen provinenser (Blackburn & Brown 1988).

Forskjeller i kuldekrav for å bryte dvalen i knopper i ulike provenienser av bjørkearter er kjent (Wang & Perry 1958).

Forskjeller i optimaltemperatur for fotosyntese mellom fjellplante- og lavlandpopulasjoner innen den samme arten kan være stor (Tranquillini 1979). Pisek et al. (1969) viser at for *B. pendula* ligger denne forskjellen rundt 3 °C, noe avhengig av lysforholdene. Størst netto fotosyntese ble funnet ved en bladtemperatur mellom 15 og 20 °C.

Sveinbjørnson (1983) fant imidlertid at netto fotosyntese hos avkuttete grener av tre fra skoggrenseområdet i dalsiden og tregrensen ikke viste signifikante forskjeller mellom de ulike høydenivå, og heller ikke mellom ulike trestørrelser. Ingen forskjeller ble funnet mellom disse stedene når det gjelder maksimumsrate i fotosyntesen, mørkerespirasjonens temperaturavhengighet eller fotosyntesens lyskrav. Temperatur-optimum for lysmettet fotosyntese var rundt 11 °C. Det ble konkludert med at det var ingen fysiologiske forskjeller når det gjelder CO₂ produksjon mellom bjørker fra disse to stedene.

Verwijst (1988a) har vist at flerstammetheten til *B. pubescens* ssp. *czerepanovii* i svensk Lappland er korrelert med pH-verdier lavere enn 5,7 i B- og C-horisonten. Han antar at tilstedeværelsen av mange korte stammer, i motsetning til enkelt stamme, reduserer lengden av stamme som trengs for å tilfredsstille bladverket, og plantene økonomiserer derfor bruken av jordressursene på fattig mark.

Flere undersøkelser har blitt utført i Skandinavia for å undersøke effekten av breddegraden på veksten av frøplanter. Hovedresultatet av disse forsøkene er at når frø blir flyttet over mer enn tre breddegrader, så blir deres vekst redusert, mens overføring over kortere distanse betyr lite for veksten (Raulo & Koski 1975, 1977, Langhammer 1981, 1982).

Skre (1991a, 1992b) har vist at det er store forskjeller i overlevelsesstrategi, vekstrytme og klimatilpasning mellom ulike økotypen av *B. pubescens* og *B. pendula*. Sørlege fjellbjørkepopulasjoner reagerte alle på høye temperaturer med en rask økning i bladarealet og økt stengelvekst, noe som gjør plantene bedre i stand til å konkurrere om tilgjengelig lys. Fjellbjørkepopulasjonene utviklet derimot blad med høy nettoassimilasjonsevne istedet for å øke bladarealet og stengelvekst. Hos disse plantene ser det derfor ut til at klimafaktorer mer enn konkurranse er den viktigste drivkraften i tilpassningen. Det er også påvist sterk breddegradseffekt på de kritiske daglengdene for vekst (Skre 1991b).

Ulike populasjoner viser også forskjeller når det gjelder allokering av nitrogen og fosfor under ulike temperaturforhold og daglengder (Skre 1991c).

Fjellbjørk fra nordlige og arktiske områder har relativt høy fotosyntese og høyt klorofyllinnhold pr. bladareal sammenlignet med sørlege populasjoner (Skre 1992a).

Skre (1991a,b) har vist at optimumstemperaturen for vekst i bladmasse varierte fra 15-20 °C hos fjellbjørk fra Midt-Norge til 20-25 °C hos fjellbjørk fra Sør-Norge. Optimumstemperaturen for stengelvekst var 2-3 °C høyere enn for vekst i bladmasse.

Karlsson (1991) påviser forskjeller mellom individuelle planter og mellom ulike populasjoner når det gjelder respons på lys og effektiv bruk av nitrogen hos *B. pubescens* ssp. *czerepanovii*.

Økotypisk variasjon i responsen på liten fosformengde ble funnet av Pelham & Mason (1981). Noen kloner, av begge arter, vokste godt i lav- og høyfosfat-medium, mens andre vokste betraktelig dårligere ved lav fosformengde. En liknende respons til kalsium ble også funnet.

4 Jordbunnsforhold og næringsomsetning

4.1 Næringsstoffer

Bjørkeartene er mer følsomme overfor jordfysiske og jordkjemiske egenskaper enn mange andre treslag, men de kan forbedre ugunstige jordtyper gjennom deres livsprosesser (Perala & Alm 1990a). De tar opp mer mineralelementer per vekstenhet enn både furu (*Pinus*) og gran (*Picea*) (Bobkova et al. 1982, sitert fra Perala & Alm 1990a). Helliwell (1974) og Helliwell & Harrison (1978) fant at veksten av *B. pendula*-frøplanter varierte sterkt mellom 50 ulike jordtyper selv etter bare 4 måneders vekst. 83 % av variasjonen i vekten til *B. pendula*-frøplanter kunne forklares ved hjelp av jordkjemiske variabler og da spesielt forformengde.

Selv om *B. pendula* hevdes å være mest vanlig på kalkholdig jord, kan begge kolonisere kalkenger. Begge artene kan tolerere en videre amplitude i jordsmonn enn det som vanligvis tillegges dem. Rackham (1980) fant ingen korrelasjon mellom jord-pH i en gammel skogsmark i Øst-England og forekomst av bjørk. I Sheffield er bjørk mest vanlig ved pH 3-6, selv om *B. pendula* kan finnes ved høyere pH (Grime et al. 1988).

På sandig jord ble både rot- og skuddveksten hos *B. pendula* i betydelig grad redusert ved at jordtettheten økte fra 0,9 til 1,5 g cm⁻³ (Berben 1972, 1973).

De eurasiatiske bjørkeartene reagerer i spesielt stor grad på fosformengden, i mindre grad på nitrogen, og noen ganger på kalium (Valk 1982, sitert fra Perala & Alm 1990a). Antall naturlige frøplanter av bjørk på torv i Finland ble funnet å øke proporsjonalt med tilført fosformengde (Kaunisto 1972). I motsetning til dette fant Ingestad (1957) og Volden (1977) at *B. pendula* trengte lite fosfor. Både *B. pendula* og *B. pubescens* har fosfor-lavtolerante og intolerante "typer" (Pelham & Mason 1978, Pelham et al. 1984), noe som kan forklare forskjellene mellom disse undersøkelsene. Lav-tolerante typer har vist seg å produsere mer røtter enn intolerante typer.

Forbedrete fosforbetingelser har vist seg å øke tørke-resistensen hos *B. pendula* (Viktorov & Bystrjancev 1960, sitert fra Perala & Alm 1990a). Fosforopptak hos *B. pendula* er ikke påvirket av skygge, untatt når fosformengden i jorda er svært lav og lysmengden er mindre enn 1 %. Når fosformengden er lav, er maksimum opptak ved moderat (32 %) lysmengde (Ritter 1969).

Nitrogen er det nest viktigste elementet for bjørk. Både begrenset mengde og for mye nitrogen reduserer frøplanteveksten hos *B. pendula* (Ingestad 1977, 1979, 1981, Ingestad & Lund 1979). *B. pendula* vokser mye bedre i torv når nitrogen blir tilført (Volden 1977).

Effekten av mangel av andre næringsstoffer er ikke godt dokumentert. For lite kalium vil medføre jernmangel og klorose hos *B. pendula* (Ingestad 1957). Torv gjødslet med kalium øker den naturlige forekomsten av *B. pendula*, men ikke av *B. pubescens* (Mannerkoski 1972, sitert fra Perala & Alm 1990a). Volden (1977) fant at veksten av *B. pendula* i liten grad ble påvirket av gjødsling med kalium.

Uavhengig av proveniens vil frømodningen hos *B. pendula* minke ved økende sinkmengde (Brown & Wilkins 1986), men frøplanter viser ellers store genetiske variasjoner i sinkopptak og sinktoleranse. Frø samlet fra trær som vokser i sinkforurenset jord produserer mer sinktolerante frøplanter enn frø samlet fra tre kontrollområder. Undersøkelser har vist at sinktolerante frøplanter tar opp mindre sink (Brown & Wilkins 1985a).

B. pendula har et stort behov for svovel (Ingestad 1957), og tar opp bor (Silfverberg 1982). Det er vist at *B. pendula* kan lide av manganforgiftning på dårlig drenert torv (Raitio 1982, sitert fra Perala & Alm 1990a).

Helliwell & Harrison (1979) fant at *B. pendula*-frøplanter fikk redusert vekst ved at kalsium-mengden ble økt fra 24 til 910 mg 100 g⁻¹ jord og de vokste raskest ved 0,28 mg fosfor og 14 mg kalium per 100 g jord.

Optimal pH for *B. pendula* og *B. pubescens* ligger mellom 4 og 5 (Egberts 1955, Helliwell & Harrison 1979).

Optimale proporsjoner av mineralnæringsstoffer som trengs for maximum vekst er 100 N: 65 K: 13 P: 7 Ca: 8,5 Mg (Ingestad 1970, 1971).

Ved å tilføre P, K, N og aske økte antall og vekst første året av frøplanter av *B. pubescens* og *B. pendula* under naturlig kolonisering på et ryddet myrareal. Kalking reduserte antall frøplanter og ga dårligere vekst (Kaunisto 1981).

Frøplanter av *B. pubescens* sådd under betingelser med redusert nitrogentilgang (0,8 mekvivalenter dm⁻³, en tidel av det naturlige nivået) fortsatte å vokse langsomt i minst 6 uker, selv om laterale knopper ikke dannet skudd slik som på kontrollplanter (Horgan & Wareing 1980). De hadde dessuten et underskudd på klorofyll.

Dersom *B. pubescens* med underskudd på nitrogen blir tilført nitrogen responderer de ved sterk økt skuddvekst (Karlsson & Nordell 1987). Karlsson (1991) fant at i *B. pubescens* ssp. *czerepanovii* økte maksimal fotosyntese-rate og daglig mengde CO₂-assimilasjon med økt nitrogenmengde i bladene.

4.2 Jordforbedring

Bjørk er generelt sett betraktet som en jordforbedrer på næringsfattig mark (Dimbleby 1952b, Gardiner 1968, Miller 1984, Frank 1994). Miles & Young (1980), Miles (1981) har utført systematiske undersøkelser av jordsmonnet i en bjørkebestand som tidligere ble dominert av røsslyng (*Calluna vulgaris*). Undersøkelsene viser store endringer i mange jordparametere i løpet av suksesjonen, spesielt en økning i pH i det øvre jordlaget fra 3,8 til 4,9, en økning i utbyttbart kalsium, en halvering av C/N ratio, og en 100 ganger økning i populasjonen av meitemark. Jorda ble endret fra en podsol, karakterisert ved lynghumus, til en sur brunjord, med en karakteristisk moldhumus. Endringen var ganske rask, og trolig reversibel (Miller 1984). Det var også en tendens for organisk materiale til å bli inkorporert i bleikjordsskiktet i podsoljord.

Modeller for nærings sirkulasjon av nitrogen, fosfor, kalium, kalsium, og magnesium gjennom årene i en langsomt voksende bjørkebestand indikerer imidlertid at nærings sirkulasjonen i bjørk er sammenlignbar med skogsbestander av andre arter med liknende vekstrater. Det er derfor usikkert hvorfor bjørk synes å ha større egenskaper som jordforbedrer enn mange andre arter.

4.3 Forsuringstoleranse

Ashenden & Bell (1988) utsatte *B. pendula*-frøplanter for simulert sur nedbør ved pH-verdier på 5,6, 4,5, 3,5 og 2,5 på 8 ulike jordtyper. Etter 18 ukers eksponering ved pH 2,5 nedbør, viste noen frøplanter klorose i bladkanten. Frøplantene økte i høyde med økende surhet av nedbøren, noe som kan forklares ved at plantene bruker svovel og nitrogen som næringsstoffer. Disse forskjellene i plantehøyde var større mellom jordtyper enn mellom type av nedbør. Forfatterne konkluderte med at nedbør av naturlig pH mellom 3,5 og 4,5 trolig i liten grad påvirker veksten av bjørk på de fleste jordtypene. I alle, unntatt ved pH 5,6-behandlingen, ble det synlige og infra-røde refleksjonsspekteret fra bladene endret (Ashenden & Williams 1988). Evnen til bjørkeplantene til å kontrollere tap av vann var sterkt svekket når de ble utsatt for lave verdier for svovel og nitrogendioksyd (Neighbour et al. 1988). Bjørkeplantene, spesielt *B. pubescens*, var mer sensitive til svoveldioksyd - nitrogendioksyd-blanding enn andre arter slik som eple (*Malus domestica*) og lind (*Tilia cordata*) (Freer-Smith 1984).

5 Symbiose, epifytter og parasitter

5.1 Mykorrhiza

Tidlig mykorrhizainfeksjon er en viktig faktor for at det skal bli en vellykket etablering av bjørkeplanter. Miles & Kinnaird (1979a) fant at av 833 frø som spirte i en våt torvjord, overlevde bare de 5 som dannet mykorrhiza det første året. Det er vist at mange sopparter kan danne ektomykorrhiza med bjørketrær i England, og *B. pendula* har større soppdiversitet enn *B. pubescens* (Mason et al. 1984). Deacon et al. (1983) skiller mellom "tidligstadium" og "senstadium" mykorrhizasopper. I usteril jord kan bare tidligstadium sopper danne mykorrhiza, mens begge typene infiserer frøplanter i steril jord (Mason et al. 1983). Disse to gruppene har distinkte roller i suksesjonen av mykorrhiza etter som treet vokser (Mason et al. 1983, 1984). Fram til plantene var to år gamle, ble bare en art (*Hebeloma crustuliniforme*) funnet, men i løpet av det sjette året ble 14 arter funnet på *B. pubescens* og 18 på *B. pendula*. Midlere antall av fruktlegemer økte jevnt over en seksårsperiode. Skillet mellom tidligstadium og senstadium sopper avhenger trolig delvis på temporære endringer i substratets kvalitet og økning i proporsjonen av næringsstoffer.

Det meste av mykorrhizaundersøkelsene baseres på observasjoner av fruktlegemer, men fruktlegemer kan ha store variasjoner i utbredelse og mengde gjennom utviklingen av mykorrhiza. Fruktlegemene indikerer derfor ikke alltid klart stadiet i veksten av mykorrhizaen (Gibson & Deacon 1988). Mens det meste av observasjonene er gjort på modne mykorrhiza, tyder resultatene til Frankland & Harrison (1985) på at mykorrhizaen på bjørk er mer aktive i deres umodne enn i deres modne stadium.

Betydningen av mykorrhiza i nitrogenopptaket til *B. pendula* har vært vist eksperimentelt (Abuzinadah & Read 1989a, b, c). Nitrogen fra proteiner, peptider og aminosyrer gjøres tilgjengelig for plantene. *Hebeloma crustuliniforme* har vist seg å være mer effektiv enn *Amanita muscaria* og *Paxillus involutus* (Abuzinadah & Read 1989a, b). Opp til 9 % av karbonet i unge planter av *B. pendula* kan føres tilbake til organiske kilder mobilisert av mykorrhizasopper (Abuzinadah & Read 1989c). Den raske mykorrhizainfiseringen av frøplanter av *B. pendula* i felt har vært vist av Newton & Pigott (1991), og betydningen av mykorrhiza for frøplante-etableringen blir diskutert av dem.

Jordtemperatur kan influere på utbredelsen av mykorrhizaartene. Den vertikale utbredelsen i jorda på en kulltipp ble undersøkt av Ingleby et al. (1985). Antall mykorrhiza av *Paxillus* spp. ble funnet å være negativt korrelert med temperaturen mens arter tilhørende *Scleroderma* spp. økte proporsjonalt med temperaturen.

Sinktoleranse av både tolerante og ikke tolerante genotyper av *B. pendula* og *B. pubescens* øker i nærvær av mykorrhiza av *Amanita muscaria* og *Paxillus involutus*. En oversikt over sopper som danner mykorrhiza på bjørk i England er gitt av Atkinson (1992).

Fra Lappland skriver Kallio & Mäkinen (1978) at *B. nana* har de samme mykorrhizasoppene som andre bjørkearter. *Lecaninum rotundifoliae* finnes imidlertid vesentlig i tilknytning til *B. nana*. *L. scabrum*, *L. variicolor*, *L. versipelle* og *Boletus edulis*, i tillegg til arter innen slektene *Cortinarius*, *Lactarius* og *Russula* er også vanlige i tilknytning til *B. nana*.

5.2 Epifytter

Det foreligger ingen samlet oversikt over sopper, lav og moser som er registrert på bjørk i Norge. Når det gjelder sterile skorpelav viser undersøkelsen til Tønsberg (1992) at bjørk (*B. pubescens* og *B. pendula* samlet) er det substratet som viser størst diversitet. Det ble registrert 82 arter på disse artene. *B. nana* er også et relativt gunstig substrat med 13 arter. Fra England gir Coppins (1984) en oversikt over lavarter registrert på bjørk.

Svært karakteristisk i Norge er snømålerlaven (*Parmelia olivacea*) som er spesielt tilpasset forholdene ved skog-grensa.

5.3 Insektfauna

En oversikt over litteratur angående utbredelse og økologi til insekter på *Betula* er gitt av Shaw (1984). Atkinson (1992) gir en samletabell for insekter registrert på britiske bjørketrær. I de fleste tilfeller blir det her ikke skilt mellom *B. pendula* og *B. pubescens*.

Det blir pekt på nødvendigheten av å forstå insekt - plante-interaksjoner på minst tre ulike trofi-nivåer: herbivore insekter og deres substrattilpassning, naturlige fiender til de herbivore insektene, og ulike interaksjoner mellom insektene og deres vertstre.

B. nana er generelt sett vert for færre insekter enn treformete *Betula*-arter. I Skandinavia er det et relativt stort antall insekter registrert på *B. nana*, og Viramo (1962) gir en oversikt over disse.

Noen av insektartene (Lepidoptera) knyttet til *Betula* finnes innen hele utbredelsesarealene til bjørkeartene, mens andre insekter har en mer begrenset geografisk utbredelse (Shaw 1984). Tilsvarende er det også en markert høydegradient når det gjelder insektarters utbredelse på *Betula* (Hågvar 1972, 1976). Det er også vist at insekter kan skifte vertstre fra region til region (Shaw 1984).

Det finnes ingen fullstendig liste over insekter knyttet til *Betula*, men Atkinson (1992) gir en oversikt over arter kjent fra *Betula* i England. Se også kap. 6.

5.3.1 Målerlarver

I Fennoskandia kan fullstendig bladfelling i store områder forårsakes av målerlarvene *Epiriata autumnata* og *Operophtera* spp. (Ve 1940, Tenow 1972, 1983, Kallio & Lehtonen 1973, 1975, Kallio & Mäkinen 1978). I mindre grad forekommer de også jevnlig i Skotland (Shaw 1984).

Bladsmakens betydning for beiteintensiteten av insekter og andre herbivorer har vært gjenstand for mange undersøkelser. Haukioja & Niemälä (1976, 1977) viste at veksten av målerlarvene (*Epiriata (Oporina) autumnata* Bhk.) ble redusert dersom de ble foret med tidligere beitete blader av *B. pubescens* ssp. *czerepanovii*. Blader av *B. pendula* og *B. pubescens* som var skadet i mai og juni (ved fjerning av 5 eller 15 % av bladplaten) var mindre utsatt for beiting enn uskadede blader, og de ble i mindre grad beitet (Silkstone 1987). Et liknende eksperiment på *B. pubescens* ssp. *pubescens* viste en reduksjon i beitingen av sneglen *Helix aspera* Müller (Edwards & Wratten 1982). Haukioja et al. (1978) fant at redusert fordøyelse av blader hos måleren *Epiriata autumnata* og bladveps *Dineura virididorsata* var sammenfallende med reduksjonen i nitrogen og fuktighetsinnholdet i bladene. Andre insekter viste imidlertid ingen preferanse for ubeitete blader (Hartley 1988). Reduksjon av beiting som følge av endret bladsmak, som vist i bjørk, ble ikke observert i andre undersøkte trearter. Dette indikerer at hos bjørk varierer beitingen som en respons av bladsmaken, mens den hos andre trearter er konstant.

Effekter av beite eller angrep av andre insekter er beskrevet av bl.a. Darlington (1968) og Stubbs (1986).

5.3.2 Gallemidd

I Eurasia kan *Betula* bli infisert av to middarter: *Semudobia betulae* og *S. tarda* (Diptera, Cecidomyiidae) som medfører galledannelser på frøene (Roskam 1977). *Semudobia betulae* antas å foretrekke *B. pendula*, mens *S. tarda* foretrekker *B. pubescens* (Roskam & van Uffelen 1981). De to artene kan adskilles ved den type av skade de gjør. *Semudobia betulae* danner karakteristiske "vindusruter" i frøskallet, mens slike åpninger ikke finnes på frø infisert av *S. tarda*.

Prosent av frø infisert ved de to gallemiddartene ble undersøkt i en fjell- og en lavlandspopulasjon av *B. pendula* og *B. pubescens* (Holm 1994). Infeksjon av gallemidd var her den nest viktigste årsaken til at frø ikke ble spiredyktige. Generelt sett var *Semudobia*-angrep mye mer vanlig på frø fra *B. pendula* enn på frø fra *B. pubescens* (i middel 17,9 og 1,4 % respektive). I populasjoner over 400 m o.h. var tilsvarende verdier respektive 27,6 og 0,9 %. Hos *B. pendula* var høydevariasjonen i gallemiddinfeksjon nært korrelert med

variasjonen i frøspiring. I *B. pubescens* ble ikke noen slik sammenheng påvist. Infeksjon av *Semudobia betulae* var mye mer vanlig enn infeksjon av *S. tarda*, unntatt i kystnære (Bottenviken) populasjoner av *B. pendula* der prosent infeksjon var omtrent den samme for de to gallemiddartene.

5.3.3 Biller

Bjørkesplintboreren (*Scolytus ratzeburgi*) angriper levende bjørketrær, men foretrekker særlig gamle bjørker som står og sturer. Et meget karakteristisk trekk ved de angrepne trærne er alle luftehullene i barken over morgangen. Larvegangene løper mellom barken og veden, men ødelegger ikke selve virket. Arten er utbredt på Sørlandet, Østlandet og nordover til Finnmark. Tredreperen (*Cossus cossus*) legger egg i barken, særlig omkring sårddannelser. Larven, som er kjøtttrød og blir opp til 10 cm lang, gnager store ganger i vedens lengderetning. Skadene er store, og trærne kan dø av angrepet. Tredreperen er funnet over det meste av landet (Etter Børset 1977.)

5.4 Planteparasitter

Hos bjørk er vedødeleggende eller råtedannende sopper årsaker til de viktigste skadene. De aller fleste av disse råtesoppene hører til familien kjukesopper (Polyporaceae). Kjuke betegner vanligvis både sopparter og fruktlegemet. Den pleier først å komme fram på stammen når treet er sterkt angrepet eller døende. Trærne infiseres gjennom døde greiner, sår fra greinbrudd, eller fra andre sår (insektgnag) eller mekanisk skade. Løvtrær er generelt sett ikke særlig utsatt for stammeråte når de vokser på boniteter som passer for de enkelte treslagene (Børset 1977). Andre sopp sykdommer på bjørk er bjørkekraftsoppen (*Diaporthella aristata*) og løvtrekraftsoppen (*Nectria* spp.).

Bennell & Millar (1984) gir oversikter over sopper som er påvist å danne sykdom på britiske bjørketre. Sopper kan finnes på ulike organer hos vertstreet: røtter, stammer, greiner, bark, blader, frukter og frø, og de kan også angripe frøplantene.

Generelt sett er mekanisk skade påført bjørketrærne ved beitende dyr og insekter eller ulike former for miljøstress en viktig faktor for i hvilken grad soppangrep skal finne sted. Primære patogene sopper (meldugg og rustsopper) kan selv predisponere planten til sekundære soppangrep. Her blir bare de ulike typene av soppangrep kort kommentert.

Bennell & Millar (1984) gir en oversikt over sopp-parasitter som er registrert på *Betula* i England (tabell 2). Inkludert i denne listen er sykdomsframkallende sopper kjent fra andre land. Ifølge Bennell & Millar (1984) vil noen av disse trolig også kunne finnes ved grundigere undersøkelser, mens andre vil kunne bli viktige dersom de blir introdusert til England. Majoriteten av de patogene soppene i England finnes på *B. pendula* og *B. pubescens*. På *B. nana* er det bare registrert et

fåfall sopper. Den økende bruken av innførte *Betula*-arter (f.eks. parktrær) gjør at introduksjon av nye patogene sopper vil være sannsynlig.

5.4.1 Rotangrep

Rotsykdommer forårsaket av sopp synes ikke å ha store konsekvenser unntatt der plantene blir disponert ved ulike stressfaktorer. Slike patogener har større betydning der soppene utnytter bjørkestubber innen bartreplantasjer som reservoir for senere angrep på frøplanter av bartre (det gjelder f.eks. *Armillaria* spp. og *Heterobasidion annosum*).

5.4.2 Stammeangrep

Patogene sopper som medfører råtning av stammer er en medvirkende årsak til død av bjørketrær ved høy alder i naturlige omgivelser, men de kan også initieres ved en rekke faktorer som rotsykdom, insektangrep og tørke. De aller fleste av disse råtesoppene hører til familien kjukesopper (Polyporaceae). Kjuke betegner vanligvis både sopparter og fruktlegemet. Løvtrær er generelt sett ikke særlig utsatt for stammeråte når de vokser på boniteter som passer for de enkelte treslagene (Børset 1977).

De tre mest vanlige artene er knuskkjuke (*Fomes fomentarius*), kreftkjuke (*Inonotus obliquus*) og knivkjuke (*Piptoporus betulinus*) som alle er antatt å være skadeparasitter. Niemelä (1975) beskriver *Phellinus nigricans* som en saprofyttisk sopp som vesentlig koloniserer døde bjørke- og gråortrær i Fennoskandia.

Fra Lappland beskriver Kallio & Mäkinen (1978) følgende sopparter som viktige nedbrytere av døde trær: *Collybia dryophila*, *Coriolus zonatus*, *Daedalea unicolor*, *Daedalopsis confragosa* var. *lapponica*, *Flammula alnicola*, *Fomes fomentarius*, *Hohenbuehelia serotina*, *Pleurotus ostreatus* s.lat., *Polyporus betulinus*. I brente områder kan *Daldinia concentrica* være svært vanlig.

Andre sopp sykdommer på bjørk er bjørkekraftsoppen (*Diaporthella aristata*) og løvtrekraftsoppen (*Nectria* spp.) (Roll-Hansen & Roll-Hansen 1993).

5.4.3 Sopper som forårsaker sykdom på greiner, kvister og bark

Melanconium bicolor er den skadelige soppen som er mest vanlig (Peace 1962). Denne koloniserer rustsoppangrepne eller tørkeskadde skudd. *Anisogramma virgultorum* danner en svart "utvekst" av sopphyfer på levende greiner og den kan forårsake dannelse av "heksekostlignende" greiner.

Tabell 2. Sopparter registrert som parasitter på Betula. Arter merket * er ikke registrert i England (fra Bennell & Millar 1984). - *Fungi parasitic on Betula species in Britain. Species marked with an asterisk have not been reported on birch in Britain (from Bennell & Millar 1984).*

Rotsykdommer

Armillaria borealis Marxmüller & Korhonen
A. bulbosa (Barla) Kile & Watling
A. mellea (Vahl. ex Fr.) Kummer
A. ostoyae (Romagn.) Herink
Heterobasidion annosum (Fr.) Bref.
 (*Fomes annosus* (Fr.) Cooke)
Phytophthora citricola Sawada

Stammesykdommer

Chondrostereum purpureum (Pers. ex Fr.) Pouzar
 (*Sterum purpureum* (Fr.) Fr.)
Fomes fomentarius (Fr.) Kickx
Inonotus obliquus (Fr.) Pilát
 (*Poria obliqua* (Fr.) Quél.)
Inonotus radiatus (Fr.) Karst.
Phellinus igniarius (L. ex Fr.) Quél.
P. nigricans (Fr.) Karst.
P. igniarius (L. ex Fr.) Fr. f. *betulae* Bondarcev
Piptoporus betulinus (Bull. ex Fr.) Karst.
 (*Polyporus betulinus* Bull. ex Fr.)
Polyporus squamosus Fr.

Gren-, kvist- og barksykdommer

Ansiogramma virgultorum (Fr.) Thiessen & Syd.
 (*Plowrightia virgultorum* (Fr.) Sacc.)
 * *Godronia multispora* Groves
Pteridiospora scoriadea (Fr.) Dennis
 (*Massariella scoriadea* (Fr.) Sacc.)
Melanconis stilbostoma (Fr.) Tul. & C. Tul.
Melanconium bicolor Nees (impf. st. of *M. stilbostoma*)
 (*M. betulinum* Schm. & Kze.)
Nectria cinnabarina (Tode) Fr.
N. galligena Bres.
 * *Phytophthora cactorum* (Lebert & Cohn) Schroet.
Tympanis alnea (Pers.) Fr.

Bladsykdommer

Atopospora betulina (Fr.) Petrak
 (*Euryachora betulina* (Fr.) Schroet.)
 * *Blastospora betulae* Kaneko & Hirats.
 * *Calycellina leucella* (Karst.) Dennis ex Müller
 (*Helotium leucellum*)

Ceuthospora betulae (Fuck.) v. Arx
 (*Gloeosporium betulae* Fuck.)
Discula betulina (Westend) v. Arx
 (*Gloeosporium betulinum* Westend)
 * *Gloeosporium* state of *Glomerella cingulata*
 (Stoneman) Spaulding & von Schrenk
Gnomonia setacea (Pers.) Ces. & de Not.
Marssonina betulae (Lib.) Magn.
Melampsorium betulinum (Fr.) Kleb.
Microsphaera ornata Braun var. *europaea* Braun
 (*M. alni* (Wallr.) Wint. p.p.; *M. betulae* Magnus)
Mycosphaerella punctiformis (Pers.) Starb.
 (*M. maculiformis* (Pers.) Schroet.)
Phyllactinia guttata (Fr.) Lév.
 (*P. suffulta* (Rabh.) Sacc.; *P. corylea* (Pers.) Karts.)
Phyllosticta betulina Sacc.
 * *Septoria betulae* (Lib.) West
 * *S. betulina* Pass.
Taphrina betulae (Fuck.) Johansson
T. betulina Rostr.
Fusicladium betulae (Rob. & Desm.) Aderh.
 (impf. st. of *Venturia ditricha* (Fr.) Karst.)

Blomst-, frukt- og frøsykdommer

Ciboria betulae (Woron.) White
 (*Sclerotinia betulae* Wor.)
 * *Ciboria betulicola* Groves & Elliott

Frøplantesykdommer

Botrytis cinerea (Pers.) Fr.
 * *Gnomonia setacea* (Pers.) Ces. & de Not.
 * *Godronia multispora* Groves
Melampsorium betulinum (Fr.) Kleb.
Melanconium bicolor Nees
 * *Phomopsis* state of *Diaporthe alleghanensis* R. M. Arnold
 * *Phytophthora* spp.

Sopp isolert fra frø (patogene i tester)

Alternaria tenuis Nees
A. tennussimum (Fr.) Wilts.
Penicillium chrysogenum Thom
Trichothecium roseum (Pers.) Link ex. Fr

5.4.4 Sopp på blader

Warren (1976) som undersøkte mikrober på knopper og blader hos løvfellende treslag og konkluderer med at bjørkebladene har en sterk motstandskraft overfor vekst og utvikling av sopper sammenlignet med andre løvtrær. Likevel er det rapportert en artsrik flora av parasitter og saprofytter fra *Betula*.

Størst skade på bjørkeblader gjør bjørkerustsoppen (*Melampsorium betulinum*). Denne finnes over hele utbredelsesarealet til *Betula*, og på både *B. pubescens*, *B. pendula* og *B. nana*, så vel som på innførte *Betula*-arter (se Wilson & Henderson 1966). Spesielt utsatt er frøplanter, der de vokser i åpne omgivelser, f.eks. langs veikanter (Kallio & Mäkinen 1978). I regelen er den ikke vertsvexlende og den holder seg bare til bjørk hvor den kan overvintre i knoppene. Den kan en sjelden gang smitte fra bjørk til lerk og tilbake igjen til bjørk. Ute i naturen er det lite en kan gjøre mot soppen. Det er en betydelig arvelig forskjell med hensyn til motstanddyktigheten hos de enkelte trærne. Dette kan utnyttes ved foredling (Roll-Hansen & Roll-Hansen 1993).

Ulikheter i mottakelighet overfor soppangrep hos både stedegne og innførte *Betula*-arter har vært beskrevet av flere (f.eks. Peace 1962). Nylig har Mason et al. (1982) vist betydelig motstandskraft i ulike provinenser hos *B. pubescens*, og større motstandskraft i *B. pendula* fra nordlige provenienser enn fra sørlige. Det kan således være gunstig med seleksjon av trær som er mer resistente mot rustsoppangrep.

Mange år er *B. nana* infisert av *Melampsorium betulinum* og *Euryachora betulina*, spesielt på høyere nivå og på blader som ligger presset mot jorda.

5.4.5 Sopp på blomster, frukter, frø og frøplanter

Ciboria betulae tilhører en slekt innen dickomyceter som er spesialisert til å være parasitter på rakletrær. Soppen angriper de hunnlige raklene på bjørk under blomstringen om våren og omdanner fruktknuten til en svart "mumifisert frukt". Den nærstående arten *Ciboria betulicola* infiserer de hannlige raklene (Schumacher 1978).

Holm (1994) fant at bjørkefrøene ofte var infiserte av soppen *Sclerotinia betulae*, og dette medførte utvikling av "mummification disease".

Bjørkerustsoppen (*Melampsorium betulinum*) og godroniasoppen (*Godronia multispora*) er et vanlig problem i skogplantasjer og planteskoler der mer enn 90 % av frøplantene kan bli infisert. Selv om rustsoppen oftest ikke tar livet av frøplantene, feller disse bladene tidligere, og soppen kan predisponere frøplantene for angrep fra andre sopper. Andre frøplantesykdomer kan forårsakes ved fakultative parasitter som følge av mekaniske skader eller frostskaider.

5.5 Virussykdommer

En oversikt over virussykdommer registrert på *Betula* er gitt av Cooper & Massalski (1984). Sju viruslignende påvirkninger har vært betraktet som naturlig infisert på *Betula* i Europa og Nord-Amerika. Av disse er bare to studert i detalj: "Apple mosaic virus" (AMV) infiserer *B. papyrifera* og *B. alleghaniensis* i Nord-Amerika og er assosiert med gul-hvite ring-er/linjer mønstre i bladene. Det finnes ikke noe bevis for at AMV spres mellom *Betula*-artene, og ingen naturlige spredningsmåter er kjent. I Europa er *B. pubescens* og *B. pendula* naturlig infisert ved "cherry leaf roll virus" (CLRV) som medfører bladmarmorering, blekgule flekker og lysgrønne bladnervebånd (Cooper & Atkinson 1975).

I England er innflytelsen av CLRV i uskjøttete bjørkepopulasjoner mindre enn i "gatetrær". Virus spres via bjørkefrø og pollen som det infiserer. De sparsomme dataene som finnes antyder at følgende virus infiserer *Betula*, men deres effekt er ukjent: "Yellow birch latent", "Tobacco rattle", "Tobacco necrosis", "Prunus necrotic ringspot" og "Prune dwarf". Det er en tilsvarende mangel på informasjon om årsaker til vedabnormiteter som øker finérverdien til viruspåvirket tømmer.

Roll-Hansen & Roll-Hansen (1993) påpeker at virusangrep i betydelig grad kan forårsake vekstnedsettelse hos skogsløvtrær, men dette er lite undersøkt i Norge.

6 Effekter av beiting

Beiting av både husdyr og ville dyr påvirker regenerasjonen av bjørk. Dette er vel kjent gjennom mange undersøkelser både i Norge og i Europa ellers. Generelt sett skaper beitende dyr mikrohabitater som er gunstig for spiring. Opphør av beite skaper ugunstige regenerasjonsforhold dersom det fører til rask framvekst av et tett grasdekke, men på den andre siden blir småplantene ofte beitet og får derfor ikke vokse opp til trær.

Pigott (1983) viste eksperimentelt at beiting i en smyleeng (*Deschampsia flexuosa*) fremmet spiring av en stor mengde av bjørkefrø. Etter at deler ble inngjerdet, vokste noen frøplanter opp til juvenile planter, men utenfor ble alle ødelagt ved beiting. Gjennom en 26 års periode, var det ingen rekruttering av bjørk innen området, fordi fravær av beite hadde tillatt grasenga å vokse til og dermed hindret bjørkefrøplantene i å etablere seg. Kontinuerlig beite og tråkk av dyr skaper egnede betingelser for regenerasjon av bjørk (Miles & Kinnaid 1979b). Men bare fire år etter fjerning av beitende dyr fra en *B. pubescens*-skog, vokste mose- og strølaget fra 2 til 8 cm, og veksten av bjørkefrøplantene var minimal (Miles & Kinnaid 1979b).

Beitingen på bjørkeplanter medfører ofte at de dør (Miles & Kinnaid 1979b). Kinnaid (1974) fant at *B. pubescens*-planter overlevde beiting i opp til 10 år i grasenger, og opp til 31 år i heisamfunn.

Beiting kan i stor grad endre vekst og fasongen til plantene (Kinnaid 1974, Davy & Gill 1984). Miller (1971) fant at hjort viste en preferanse for bjørk når knoppene spirte. Et eksperiment som simulerte vinterbeite av elg i Sverige (Bergstrøm & Danell 1987) viste at beite på skudd førte til en reduksjon i antall lange skudd, og totalt antall knopper, veksthastighet, og antall hunnrakler. Det ble påvist en økning i frekvensen av greinskudd, diameter og lengde av skudd, antall knopper per langskudd og vekten av frøene. Forfatterene antok at tærne reagerte på mekanisk skade ved å produsere lenger skudd slik at vekstpunktet kunne strekke seg til høyder utover rekkevidden til de beitende dyrene. Danell & Bergstrøm (1989) fant at skuddproduksjonen hos *B. pubescens* minket med beite mens, den for *B. pendula* var konstant.

Barkskader på bjørk er dessuten beskrevet av bl.a. Ve (1930), Miles & Kinnaid (1979b), og predasjon av frø og frøplanter beskrevet av Lähde & Raulo (1977) og Miles & Kinnaid (1979b).

Effekter av beiting av andre dyr og fugler er bl.a. beskrevet av Newton (1972), Moss (1968), Simms (1978) og Summer-Smith (1963).

7 Rotutvikling

Bjørkearter utnytter jorda effektivt ved å utvikle dype røtter. De trenger stort organisk innhold for optimal utvikling av rotmassen, og Tubbs (1963) har vist at gjødsling alene kan ikke erstatte det organiske jordinnholdet.

Under anaerobe forhold (der *Pinus* og *Picea* vokser dårlig), kan røttene til *B. pendula* og *B. pubescens* forlenges mer enn i aerobe forhold (Huikari 1959). Bjørkerøttene trenger dypt ned i dårlig drenert jord, noe som også er fordelaktig for bartær ved at oksygeninnholdet i jorda øker. På den annen side kan biomassen til de små kapillærøttene (< 1 mm diameter) hos bjørk bli dobbelt så stort som hos bartrær, noe som gir stor rotkonkurranse for bartrærøttene (Heikurainen 1958).

Den grundigste undersøkelsen av rotsystemet til bjørk er publisert av Leitakari (1935) som undersøkte bjørketrær fra 28 områder i Finland. Frøplanter har en opp til 0,5 m lang vertikal rot som utvikler seg horisontalt ved ca 30 cm. Små røtter kan trenge ned til betydelige dybder (270 cm i ett tilfelle). Forekomsten av slike røtter tilskrives større tilgang på passende jordkanaler enn på dypet til grunnvannsnivået. I vassjuk jord fantes bare gruntliggende horisontale røtter. Den største lengden av de horisontale røttene er målt til 25 m, og disse ble funnet i sandig jord. Midlere årlig tilvekst av noen lange røtter ble målt til å være mellom 13 og 43 cm. Total lengde av rotsystemet ble standardisert ved å dividere diameter ved brysthøyde og multiplisere med 10. Bjørk hadde verdier mellom 258-794 på sand, noe som var omtrent det doble av den totale lengden på røttene til *Pinus sylvestris* under liknende forhold. Ratio av volum av rotsystemet til volumet av stammen varierte fra 0,6 : 1 i trær større enn 5 cm i diameter til 0,8 : 1 hos trær som var mindre enn 5 cm i diameter. Til sammenlikning hadde *Pinus sylvestris* mye lavere forholdstall (0,22-0,60). Arealet av rotsystemet (standardisert for lengden) varierte i henhold til jordtype (40-150 m² på leirholdig jord og 170-367 m² på sandig jord).

Midlere daglig vekst av røtter hos *B. pendula* ligger rundt 9 mm dag⁻¹, og maksimal rotvekst i løpet av ett år er angitt til 72 cm (Hoffman 1966a, sitert fra Lyr & Hoffman 1967).

8 Fenologi

Murray et al. (1989) beskriver at bjørkebladene springer ut mellom sen mars og mai. Varmesummen som trengs for at bladknoppene skal springe ble estimert til 220 dag °C > 5 °C. Pelham et al. (1984) observerte tidligere utvikling og senere visning hos *B. pendula* enn hos *B. pubescens*.

Maillette (1982) talte antall blader på greiner av tre isolerte *B. pendula*-trær i Nord-Wales, og viste at knoppene ble åpnet sent i mars og at antallet kortskuddblader økte raskt til å nå et maksimum tidlig i april. Antallet blader på langskudd økte mer gradvis og stoppet i august når forlengelsen av skuddet stoppet. I september og oktober ble bladantallet, spesielt på kortskudd sterkt redusert, og alle bladene var felt ved begynnelsen av desember.

Det er påvist at de hunnlige blomstene utvikles før bladene (Pelham et al. 1984, Grime et al. 1988). De hunnlige blomstene er vanligvis mottakelige en dag før de hannlige blomstene sprer pollen (Sarvas 1952). Blomstene forblir mottakelige i 4 dager, men etter den 6 dag blir de svarte og dør (Sarvas 1952). Frøene modnes mellom juli og august og spres fra juli og framover med en topp i september og oktober (Miles & Kinnaird 1979a), selv om mange frø forblir på treet fram til våren. I Sør-England begynner modningen i felt i mars med en topp i april, mens i det skotske høylandet begynner den i april, og har en topp i juni (Miles & Kinnaird 1979a). Sarvas (1952) fant en relativt liten periode med overlapp mellom *B. pendula* og *B. pubescens*, og at det derfor var små muligheter for dannelse av hybrider. Stern (1963a) antok imidlertid at forskjellene ikke skulle stride mot hybridisering, men fant likevel at de syntes å gjøre det.

De hannlige raklene utvikles mellom juli og september (Pelham et al. 1984), men de sprer ikke pollen før i april eller mai det neste år (Mitchell 1974). Det meste pollenet spres innen 2-3 dager (Sarvas 1952, 1956).

Tidspunktet for blomstringen varierer noe fra år til år. Sarvas (1952) fant et middel rundt midten av mai for start av pollenspredning av *B. pendula* nær Helsinki, men den varierte mellom 24 mai og 16 juni. Longmas's (1978) observasjoner viste at *B. pubescens* ble utviklet noen dager før *B. pendula* i Skotland, mens Sarvas (1952) fant at *B. pendula* begynte å spre pollen seks dager før *B. pubescens*.

Det synes som om befruktning favoriseres ved temperaturer innen området 10-12 °C (Stern 1963b).

Ifølge Backéus (1985) begynner blomstring og skuddvekst hos *B. nana* i den andre halvdel av mai. Han fant at skuddveksten avtok i andre halvdel av juli, noe senere i 1982 enn i 1981. Høstfarger opptrådte i tidlig september. Høstfargene er kortdag-induserte (Biebl 1967, Kallio & Mäkinen 1978). Omtrent halvparten av bladene på de lange skuddene syntes før 1 juni og resten ble utviklet ett for ett fram til slutten av skuddveksten, med en økning på 1 per 16 eller 17 dager.

9 Reproduksjon

9.1 Blomsterbiologi og pollinering

Betula spp. er monoik med hannlig og hunnlige blomster i forskjellige rakler. De hengende hannlige raklene (3-6 cm lange) utvikles i juli-september men slipper ikke pollen før mai det påfølgende år. De hunnlige blomstene finnes i mindre (1-2 cm lange) opprette rakler.

Blomstring hos bjørk starter vanligvis etter 5 til 10 år (Johnsson 1949), mer unntaksvis etter to år (Pelham et al. 1984). Stern (1961) fant at *B. pendula* kan blomstre etter 1 år, men blomstene forble da umodne. Frøplanter av *B. pendula* dyrket under kontinuert belysning utviklet rakler mellom 10 mnd og 1 år etter spiring (Longman & Wareing 1959). Alderen som *B. pendula* først blomstrer ved ble redusert til 1 år i løpet av tre generasjoner ved seleksjon (Stern 1961).

Maksimum pollinasjon skjer rundt kl 16.00 og den minste mellom 22.00 og 06.00. Det er et markert maksimum ved begynnelsen av blomstringen som varer 2-3 dager, og i løpet av denne tiden skjer 70-80 % av den totale pollineringen (Sarvas 1952). Forlenget kulde og fuktige forhold reduserer total mengde pollen (Sarvas 1952). Vekten av bjørkepollen, 6 ng, er svært liten i forhold til f.eks. furupollen, 73 ng (Pohl 1937, sitert fra Sarvas 1952). Denne lave vekten hevder Sarvas (1952) er en av grunnene til den dårlige gjennomtrengingsevnen bjørkepollen har gjennom pollentuben, noe som fører til den relativt store variasjonen i frøproduksjon.

Selv om selvbe-fruktning kan forekomme hos *B. pubescens*, er *B. pubescens* og *B. pendula* i det vesentlige selv-sterile (Eifler 1964, Hagman 1963, 1971). Tomme frukter kan vanligvis bli oppdaget ved å fukte dem og så gjennomskinne dem (Johnsson 1945). Sterilitet synes å være mer framtredd når *B. pendula* er farplanten. Selvsterilitet blir redusert ved kalde betingelser og er nedarvet i et enkelt locus (Stern 1963, Hagman 1971). Bjørk kan produsere frukter selv i fravær av pollinasjon (Morgenthaler 1915, Johnsson 1945). Apomixis kan ifølge Hagman (1971) være grunnen til de 1,8 % fylte frø som ble observert i en upollinert *B. pendula*-plante. Hagman (1971), Clausen (1966) og Stern (1963b) fant likevel at det ble produsert avkom fra nesten alle de kryssningene som ble forsøkt.

Antallet hannlige og hunnlige blomster i *B. pendula* er bestemt av forskjellige sett av gener (Stern 1963a). Den genetiske komponenten dominerte variasjonen i antall hannlige blomster, mens miljømessige faktorer var viktigere i bestemmelsen av antall hunnlige blomster. Etter pollineringen blir de hunnlige raklene hengende og utvikler frukter i løpet av sen august/tidlig september. Til slutt brytes de opp og frøene spres med vinden.

Bjørkefrøet er en nøttefrukt som har et tynt, men meget vannbeskyttende frøhus omgitt av celler som er impregnert med fettaktige stoffer. Utenpå nøtteskallet er det dessuten en

kuticula som ytterligere gjør frukten vanskelig gjennomtrengbar for vann (Mork 1944). Lufttørre bjørkefrukter kan holde seg flytende på vann i flere måneder. Hvis temperaturen er tilstrekkelig høy (ca 30 °C) spirer frøet normalt når det ligger på vannoverflaten. Godt modent bjørkefrø beholder spireevnen under lagring mye bedre enn lite modent. Det kan beholde spireevnen meget lengre under ugunstige spirebetingelser enn umodent frø. Da frøplanter som utvikles av godt modent frø dessuten er kraftigere, blir frøplanteprosenten også større (Mork 1944).

Holm (1994) undersøkte sammenhengen mellom pollentilførsel og produksjonen av spiredyktige frø. Han fant at pollineringen varierte sterkt mellom de ulike *Betula*-taksa, fra år til år, og også langs en høydegradient. I fjellpopulasjoner inneholdt bare få prosent av blomster pollenslanger, og i de fleste tilfellene ble bare en pollenslange funnet. Dette indikerer at pollentilførselen i stor grad er en begrensende faktor. Men økt pollentilførsel gav likevel bare en svak økning i prosent spiredyktige frø. Ifølge Holm (1994) var naturlig pollinering i lavlandspopulasjoner stort sett større enn i fjellpopulasjoner.

9.2 Frøproduksjon og frøspredning

Betula spp. produserer en stor, men vekslende mengde av frø hvert år. Dette, sammen med at frøene er kortlevde (Granström & Fries 1985, Hill & Stevens 1981), betyr at frøforsyningen er nokså uregelmessig (Koski & Tallquist 1978, Gimmingham 1984). Sarvas (1972) fant at antall frø produsert av *B. pendula* og *B. pubescens* varierte fra år til år, med frøfall mellom 156 200 og 71 200 frø m².

Det største antallet *B. pendula*-frø i eksperimentet til Sarvas (1948) var 53 200 fylte frø m². Et mer normalt maksimumstall er oppgitt til 2 300 fylte frø m². I et middels år var mengden 340 fylte frø m². Frønedfall med mellom 3 800 og 43 000 frø m² ble funnet i det skotske høylandet gjennom en 6 års periode (Miles & Kinnaird 1979a).

Det meste av frøene fanner innen en avstand på 40-50 m fra der de utvikles (Sarvas 1948). Sekundær spredning av frø av *B. lenta* L. på snøoverflaten ved vind ble undersøkt av Matlack (1989) i Delaware. Frø ble spredt over et 3,3 ganger så stort areal ved denne spredningsmekanismen sammenlignet med primært frønedfall. Matlack antar at videre spredning ved flomvann under snøsmeltingen var mindre enn 50 cm. I henhold til Sarvas (1948) har *B. pubescens* en høyere rate av frøfall enn *B. pendula*. Siden *B. pendula* vanligvis blir høyere enn *B. pubescens*, har *B. pendula* en fordel i frøspredningen der de vokser sammen. Studier i Kasakstan indikerer at frukter av *B. pubescens* er tyngre (0,3-0,42 mg) enn hos *B. pendula* (0,17-0,25 mg) (Danchenko et al. 1977, sitert fra Atkinson 1992). Fra et britisk materiale av intermediære arter angir Grime et al. (1988) en vekt på 0,12 mg. Upubliserte vekter sitert av Pelham et al. (1984) er 0,15 mg, for *B. pendula* og 0,175 for *B. pubescens*. Materiale innsamlet

i England (Atkinson 1992) viser ikke så store forskjeller mellom artene som vist i Kasakstan.

Forskjeller i frøproduksjon hos *B. pendula* og *B. pubescens* fra år til år og mellom ulike breddegrader ble undersøkt i Finland av Koski & Tallquist (1978). Frekvensen av gode frøår avtok mot nord, og denne minkingen var tydeligere hos *B. pendula* enn hos *B. pubescens* coll. Tilsvarende forhold ble også funnet av Holm (1993) langs en høydegradient i Nord-Sverige.

Få frø spres før i august, med et topp i sen september-oktober. Etter det vil frøspredning fortsette, men i en redusert mengde inntil knoppene springer den påfølgende våren (Miles & Kinnaird 1979a).

Ifølge Ebersole (1989) spres *B. nana* vesentlig ved frø fra nærliggende bestander. Dens frø inngår i liten grad i frøbanken (tundraen i Alaska), noe som kan tyde på at den har kortlevde frø.

9.3 Faktorer som påvirker frømodning og spireevne

9.3.1 Effekten av temperatur

Undersøkelser over modningstid og modningstemperatur har vist at bjørkefrøet i lavlandet i det sørlige Norge behøver minst 300 vekstenheter for å bli modent (Mork 1944). Modningstiden regnes fra blomstringsdato. Raklene begynner ikke å falle av før en har fått en varmeeffekt av ca 400 vekstenheter.

En vekslende temperatur under spiringen bidrar til å gi en høyere spireprosent enn en konstant temperatur. Dette gjelder både for godt og dårlig modent lavlandsfrø. I ekstra varme somre kan lavlandsfrø av bjørk bli ganske modent i løpet av 2 måneder, i en middels varm sommer behøves minst 2,5 mnd, og i relativt kalde somre minst 3,5 mnd før frøet blir modent. Mork (1944) fant at en tetraterm på 8,2 °C var nødvendig for frømodning hos bjørk.

Den høyeste spireprosenten hos godt modent lavlandsfrø oppnås ved en vekslende temperatur med temperaturmaksima på 30-35 °C. Ved 40 °C konstant temperatur spirte ingen frø. Derimot spirte godt modent frø relativt godt ved en temperatur som vekslet mellom 17 og 40 °C. Modent lavlandsfrø må minimum ha en temperatur som ligger ved ca 20 °C, men det var en meget liten prosent av frøet som spirte ved denne temperaturen. Ved 25 °C spirte omkring halvparten av frøene. Minimumstemperaturen for spiring ligger rundt 5 °C lavere for dårlig modent lavlandsfrø. For bjørkefrø fra fjellskog synes en konstant spiretemperatur å være uheldig for samtlige undersøkte temperaturtrinn. Maksimumstemperaturen for spiring er den samme som for godt modent lavlandsfrø, idet spiringen først begynner ved ca 20 °C. Optimumstemperaturen synes å være noe høyere enn for

godt modent lavlandsfrø, da en finner et utpreget optimum ved 17-35 °C (Mork 1944).

Dersom frøet som overvintrer ute skulle sette like store krav til spiretemperaturen som lufttørret og lagret frø, ville en meget sjelden kunne oppnå frøforyngelse av bjørk i fjellskog i Fennoskandia da jordbunnstemperaturen ikke er tilstrekkelig høy for frøets spiring.

Ifølge Mork (1944) kan årsaken til at bjørka i fjellskogen vesentlig formerer seg vegetativt ikke bero på dårlige frømodningsforhold da en i fjellskogen kan få ganske godt modent frø selv i år hvor sommertemperaturen ligger 0,5 °C under normalen.

Bjørkefrøene spirer ved betydelig lavere temperaturer dersom det er stratifisert (kuldebehandlet). Dette gjelder både amerikanske *Betula*-arter (Joseph 1929) og skandinaviske arter (Mork 1944). Den største virkningen av stratifisering oppnås ved 0-5 °C. Ved 10 °C er ikke virkningen så god. Lagring i frossen jord virker ikke i samme retning, men er tvertimot skadelig.

Helms & Jørgensen (1925) har vist at frukter av *B. pendula* og *B. pubescens*, ved å oppbevares under forhold så vidt mulig like som de en finner ute i marka, gjennomgår endringer slik at de våren etter er i stand til å spire ved lavere temperaturer enn frukter som er lagret tørt. Bjørkefrø kan også stimuleres til å spire ved stratifisering i fuktige betingelser ved 1-5 °C (Black & Wareing 1955, Junttila 1970).

Mork (1968) peker også på at bjørkefrukter som såes sent på høsten ute i marka gjennomgår endringer i løpet av vinteren slik at minimumstemperaturer for spiring synker fra 20 til 10°C. Bjørkefruktene beholder spireevnen inntil 3 år dersom de lagres tørt under vanlig romtemperatur.

Mellom 15 og 60 dager ved 5 °C trengtes for å bryte dvalen hos *B. pubescens*-frø (Cabiaux & Devillez 1977) selv om graden av dvale kan være svært forskjellig. For *B. pendula* frø var optimal lengde av kuldebehandling 7 dager ved 6 °C (Valanne 1973) og lengre perioder minket spiringsprosenten. Stratifisering eliminerer også effekten av temperatur på spiringsraten. Etter 60 dager med stratifisering spirte 97,8 % av *B. pubescens* frø fra Tyskland ved 15 °C og 97,7 % spirte ved 35 °C. Uten stratifisering var spiringsprosentene respektive 0,6 % og 87,2 % (Cabiaux & Devillez 1977). Det er sannsynlig at under normale betingelser vil denne kuldebehandlingen bli oppnådd, spesielt i de nordlige delene av utbredelsesområdet.

Dvaletilstand hos *B. pubescens* og *B. lutea* henger sammen med en vannløselig inhibitor i frøskjellet (Black & Wareing 1954, 1955, 1959). Denne inhibitoren blir deaktivert ved høye oksygenverdier (Black 1956).

Kallio & Mäkinen (1978) beskriver at *B. pendula* blomstrer sparsomt i Lappland, men modent pollen produseres de fleste år. Ifølge Løken (1957) er fertiliteten til *B. pendula* liten i Sør-

Varanger, noe som trolig henger sammen med irregulariteter i meiosen.

Eksperimenter viser at dvalen i *B. nana*-frø er en funksjon av spiringstemperaturen. Frø som ikke var kuldebehandlet forble i dvaletilstand ved lave spiringstemperaturer, men spirte uten spesiell behandling ved høye temperaturer. Denne betingete dvaletilstanden (Vegis 1963) ved lave temperaturer kunne også bli brutt ved stratifisering og ved gibberelinsyre.

Junttila (1970) utførte spiringsforsøk på *B. nana*-frø. De ble stratifisert i 0-20 dager i mørke ved 2-3 °C og så behandlet ved ulike spiretemperaturer. Dvaletilstanden var dypest ved lave temperaturer (12-15 °C) og minket gradvis ved økende temperaturer (til 24 °C). Dvalen ble effektivt brutt ved en kort stratifisering (5-15 dager) ved behandling med gibberelinsyre. Ved dypere dvale og lave spiringstemperaturer trengtes lenger stratifisering for å få en maksimal spiring.

9.3.2 Effekten av lys og fotoperiodisitet

Bjørk er ett av de få treslagene der sensitivitet til fotoperiodisitet er påvist hos frøet (Black & Wareing 1955, Vaartaja 1956). Innsamlet modent frø av *B. pubescens* og *B. pendula* viser større spiring ved 15 °C under langdag enn under kortdag. Ved 20 °C forsvinner denne forskjellen, og bare en 8 timers periode av lys trengs. Ved temperaturer høyere enn 25 °C vil frøet spire i fullstendig mørke (Longman 1984).

Den økologiske betydningen av ulike fysiologiske responser reflekterer trolig den selektive fordelingen hos noen frø som spirer under forskjellige betingelser, mens andre frø er inaktive. For et pionertreslag som bjørk kan rask spiring og kolonisering i åpninger avhenge av denne fysiologiske mekanismen. Denne inkluderer f.eks. også responsen på økte døgnlige fluktasjoner i temperaturen i en åpning sammenlignet med under sluttet skog (Thompson et al. 1977) (se kap. 9.3.1).

Eksponering av ufrosne frø av *B. pubescens* til 16 timers dag med rødt lys økte spiringprosenten ved 15 °C fra 40 % (i mørke) til 90 % (Black & Wareing 1954). Junttila (1976) viste at mens 80 % av spiringsdyktige frø av *B. pendula* spirte etter 1 minutt med rødt lys, trengte *B. pubescens*-frøet generelt sett opp til 48 timer med rødt lys uavhengig lysintensiteten. Individuelle frø av begge arter var forskjellige i deres respons. Effekten av rødt belysning i 15-60 min. ble fullstendig reversert ved 5 min med infra-rødt (730 nm) lys gitt like etter (Junttila 1976). Selv om den sterkeste fremmeren av spiring er rødt lys (rundt 650 nm), fremmet også blågrønt lys (rundt 490 nm) spiring (Valanne 1973), spesielt når det blir gitt i perioder av varighet mer enn 6 timer. Lys rundt 415 nm og 710 nm hadde en stor hemmende effekt (Valanne 1973).

Økende prosent med spiring ble oppnådd av Cabiaux & Devillez (1977) for *B. pubescens*-frø ved å øke belysningsperioden fra 0 (0 % spiring) til 24 timer (87,4 %).

Maksimal spiring hos *B. pubescens* ble funnet ved en 20 timers fotoperiode ved 15 °C (Black & Wareing 1954). Valanne (1973) fant at belysning i 1 time gav en signifikant økning fra mellom 3 og 17 % (i mørke) til mellom 30 og 65 %, avhengig av hvor *B. pendula*-frøet stammet fra. Endring av lysintensiteten fra 2000 og 50 000 lux hadde ingen effekt (Valanne 1973).

B. pendula-frø fra Uralfjellene hadde lavere midlere spiretemperatur og spirte over et større temperaturspenn enn de fra *B. pubescens* (Makhnev 1978, sitert fra Atkinson 1992). Temperaturer mellom 20 og 25 °C overskygget fotoperiodekravene til *B. pubescens* for spiring (Black & Wareing 1954, Valanne 1973).

Spiring av bjørkefrø kan skje under skyggebetingelser (Black & Wareing 1955), men det optimale er under lysåpne betingelser. Lysbetingelsene for spiring kan overvinnes kunstig (Black & Wareing 1959). En periode med nedkjøling ved 5 °C i fuktige betingelser (stratifisering) fjerner lyskravene hos *B. pubescens*-frø til spiring (Black & Wareing 1955).

Dvale ved lave temperaturer kan bli brutt ved kuldestratifisering og/eller lysbehandling (langdag) under spireprosessen (Black & Wareing 1954, 1959, Vaarama 1956, Black 1956). Den positive effekten av lysbehandling på spireevnen har også vært vist for andre *Betula*-arter (Yelenosky 1961, sitert fra Perala & Alm 1990a).

9.3.3 Spireevne og frølagring

Ifølge Kullman (1984a) vet en relativt lite om spireevnen til bjørkefrø (*B. pubescens* ssp. *czerepanovii*), spesielt når det gjelder effekten av høyde, og de få undersøkelsene som finnes gir delvis motstridende konklusjoner. Resvoll-Holmsen (1928) fant en spireevne på 83 % etter en temperaturmessig gunstig sommer. Mork (1944) påpeker at fjellbjørk har en forbausende høy spireevne selv etter en uvanlig kald sommer. Fra subarktiske bjørkeskoger i det nordlige Fennoskandia (Pechenga) fant Söyrinki (1938, 1939) at modne frø opptrådte sjelden nær tregrensa. I finsk Lappland fant Vaarama & Valanne (1973) en midlere spireevne på 4,1 %. Frø fra enslige trær i Nord-Finland viste 20-94 % spireevne (Kallio & Mäkinen 1978, Sulkinoja & Valanne 1980). Tydeligvis varierer spireevnen mellom bestander og enslige trær (jfr. Sarvas 1952).

Pichugina (1972) viste at spireprosenten hos frø hos ulike bjørkearter var avhengig av vårens temperatur og at i kalde vårer ble det et stort tap av hannlige rakler.

Kullman (1984a) fant minkende spireevne med økende høyde, noe som ble betraktet som en respons på temperaturgradienten gjennom vekstsesongen. Ved skoggrensa ble raten av høydesenkningen av spireevnen større, noe som ble tolket som en respons på dårlig pollinering når bestandene fikk en mer spredt struktur. Spireevnen og frøproduksjonen var mye større i 1981 enn i 1982. Selv om dette bare var en

korttidsundersøkelse, ble det konkludert med at mengden av frø produsert var betinget av termiske forhold gjennom foregående vekstperiode. Spireprosenten av bjørkefrøene nådde et maksimum tidlig vinter. I denne sesongen var effektiv spredningsmekanisme (vind på snøkledd mark) til stede. Dette ble antatt å være en viktig tilpasning av fjellbjørk nær dens høydegrense.

Holm (1994) fant at *B. pendula* nesten ikke produserte spiredyktige frø ved dens høydegrense, noe som antyder at høydefordelingen til denne arten er i likevekt med dagens klima. Dessuten viste spiredyktigheten til frøene en mye større nedgang mot høyden for *B. pendula* enn for *B. pubescens* coll. Produksjonen av spiredyktige frø og frøplantetettheten var mye lavere i marginale høydepopulasjoner hos *B. pendula* enn hos *B. pubescens* coll. Hovedgrunnen til spireedyktigheten var at frøene var tomme (pga manglende pollinering, ingen befruktning eller abort av embryoet). Angrep av gallemidd var også viktig, se kap. 4.3.

Studiene til Granström & Fries (1985) der frø av begge artene ble sådd på to nordsvenske skogsområder, viste at etter 1 år var bare 6 % av frøene fortsatt spiredyktige. Ingen signifikante forskjeller i overlevelse ble funnet mellom *B. pubescens* og *B. pendula*. I spiringsforsøk på frø i jordprøver fra det britisk høylandet fant Hill & Stevens (1981) at ingen av bjørkefrøene overlevde i lang tid, og at 80 % av frøene fantes i strølaget. Granström (1987) fant at spireevnen hos *B. pendula*-frø begravd i blokker av råhumus mellom strølag fra en moden barskog i Nord-Sverige var uregelmessig gjennom en 5 års periode. Spireprosenten falt ikke konsistent selv om mange av frøene hadde mistet perikarpet og etterlatt embryoene nedsten bare. Men i mer naturlige betingelser ville begravning på dette dypet tatt flere år og andre ødeleggende faktorer, slik som predasjon, kunne ha blitt viktigere.

Holm (1994) undersøkte overlevelse og vekst av frøplanter av *B. pendula*, *B. pubescens* ssp. *pubescens* og *B. pubescens* ssp. *czerepanovii* langs en høydegradient i Nord-Sverige. Forskjeller mellom *B. pendula* og *B. pubescens* når det gjelder tetthet i frøplanter på de undersøkte feltene i begynnelsen av forsøksperioden var mer påvirket av forskjeller i spireevnen til frøene enn av overlevelsen til de etablerte frøplantene. Dette indikerer at miljøet påvirker frøenes spireevne, og dette kan ha en relativt større innflytelse på interspisifikke forskjeller i frøplantemengden enn påvirkninger som bestemmer hvordan frøplantene skal trives. Overlevelsen av frøplantene minsket langs en gradient mot skoggrensa. Frøplantetettheten på høyt nivå var større for *B. pubescens* enn for *B. pendula*, noe som skyltes bedre frøkvalitet hos *B. pubescens* i fjellområdene. Lystilgangen hadde relativt stor effekt på veksten til frøplantene. Ved skygge ble ikke frøplantene mer enn 2-3 cm høye.

Data om spireevnen hos *B. nana*-frø viser at denne er svært variabel (Ashton 1984). Söyrinki (1938) (sitert fra Vaarama & Valanne 1970) ga tall fra Finland mellom 21-40 %, og i en annen undersøkelse oppgis et tall på omkring 25 % (sitert fra Vaarama 1969). Ashton (1984) oppgir svært lave spiringsrater

fra England, og i *B. nana*-populasjoner er det funnet få frøplanter og det meste av veksten og opprettholdelsen av populasjonen synes å skje ved vegetativ vekst (kloning). På bakgrunn av undersøkelser i Lappland blir det hevdet at *B. nana*-frø spirer godt i den subalpine sonen, men mer sparsomt på høyt nivå. Spiringsprosenten varierer mellom 30 og 60, men flere måneder med lagring er nødvendig for at frøene skal bryte dvalen. Frøplanter med forskjellig størrelse blir ofte funnet (Kallio & Mäkinen 1978).

Den beste metoden for frølagring hos begge artene er vist å være i plastposer og ved 6 °C (Valanne 1973). Etter 8 år, var spireevnen halvert. I papirposer, ved 6 °C var spireevnen tapt fullstendig i løpet av 4 år. Ved romtemperatur, selv i plastposer, var spireevnen helt tapt etter 4 år. Etter 5 år ved 3-8 °C i sluttete metallbokser inneholdende kalsiumklorid var spireevnen til *B. pubescens*- og *B. pendula*-frø blitt redusert til bare ca 4 %.

Små frøplanter er sensitive til tørke, og tapene gjennom tørre perioder er trolig økt ved temperaturer over 60 °C (Vartaja 1949). På grunn av de små næringsreservene i frøene er frøplantene avhengig av umiddelbar tilgang på næring og fuktighet. Primær etablering er derfor avhengig av substrattype og interaksjoner med andre arter (Kinnaird 1974).

9.4 Hybrider

Hybrider kan dannes mellom alle bjørkeartene i Norge, men dette skjer i ulik grad mellom artene og frekvensen er forskjellig fra sted til sted. Hybrider mellom *B. pubescens* og *B. pendula* kan utgjøre opp til 30 % av lokale populasjoner der et kromosomtall på $2n = 42$ er mest vanlig (tabell 3). Morfologiske variasjoner mellom disse bjørkene har ført til utskilling av ca 40 ulike taksa i Europa, men deres forhold til foreldreartene er ukjent (Makhnev & Mamaev 1972, Johnsson 1974, Williams 1982, sitert fra Perala & Alm 1990a).

Hybridisering hos bjørk er vanligere i subarktiske områder enn i f.eks. Sør-Finland eller Mellom-Europa. I sør er de tre vanligste bjørkeartene *B. pendula*, *B. pubescens* og *B. nana* "adskilt" ved en effektivt befruktningshindrende system (Stern 1963b, Hagman 1971). Dette regulerende systemet bestemmes av forholdet mellom ulike miljøfaktorer, og dette er forskjellig fra nord til sør. Forkorting av vekstsesongen mot nord henger sammen med den generelle reduksjonen i varmesum. Blomstringstiden hos *B. pubescens* sensu lato og *B. pendula*, og trolig også *B. nana* er noenlunde synkron i Lapland, mens den er adskilt med flere dager i Sør-Finland. Hybridisering hos bjørk er også kjent fra Island (Elkington 1968) og fra det skotske høylandet (Kenworthy et al. 1972).

Kallio et al. (1983) påpeker at hybridisering lenge har blitt antatt å være årsaken til vanskelighetene i bjørketaksonomien, og den store morfologiske variasjonen innen slekten *Betula*, spesielt i subarktiske miljøer. Tidligere klassiske arbeider som Gunnarsson (1925) og Grøntved (1942) hevder

at fri hybridisering er grunnlaget for den store variasjonen. Det virkelige beviset for hybridisering er imidlertid av nyere dato.

Elkington (1968) har vist at introgressiv hybridisering mellom *B. pubescens* og *B. nana* utgjør et viktig veivalg i evolusjonen. Vaarama & Valanne (1973) har laget en detaljert analyse av mellomliggende former i bjørkearter fra finske subarktiske områder. Disse blir kalt "*tortuosa*" og det er vist at denne formen har klare trekk av *B. nana*.

Sulkinoja et al. (1981, sitert fra Kallio et al. 1983) har vist at hybridisering av den tetraploide *B. pubescens* med den diploide *B. nana* er vanlig, og evolusjonen innen bjørk kan, i en viss grad, forklares ved introgressiv hybridisering. Mange av individene med typiske intermedieære trekk, som er vanlige i finsk Lappland (Kallio & Mäkinen 1978) har vist seg å være triploide ($2n = 42$), men mange har et aneuploid eller tetraploid kromosomtall (Sulkinoja et al. 1981). I analysene til Sulkinoja et al. (1981) har også morfologien gitt mye bevismateriale på influensen av *B. nana* på "*tortuosa*". Vaarama & Valanne (1973) påpeker at slike karakteristika omfatter dannelser av vegetative utløpere, et høyere klorofyllinnhold enn i sørligere *B. pubescens*, og at de klarer seg med en kort vekstperiode, noe som er genetisk bestemt. Den vanlig forekommende rødfargen om høsten er også karakteristisk for *B. nana* og synes å være korrelert med tidlig bladfall, noe som også er typisk for *B. nana*.

Sulkinoja (1981, sitert fra Kallio et al. 1983) viser at hybridene *B. pubescens* x *B. nana* kan danne spiredyktige frø. Spireprosenten til frø av naturlige hybrider kan være så høy som 13, selv om den i middel ligger ved bare 1,6. Frekvensen av morfologiske mellomformer og deres fertilitet blir også her antatt å være forklaringen på den store variasjonen innen bjørk i subarktiske omgivelser.

B. pendula finnes opp til den nordlige furugrensen i Lapland (Kallio & Mäkinen 1978). Der den vokser nær myrer med *B. nana*, er det funnet hybrider med intermedieære trekk mellom disse to artene, som begge har et diploid kromosomtall ($2n = 28$). Hybridene er karakterisert ved små blader, en buskaktig utseende og rødlig høstfarge, trekk som ellers ikke forekommer hos *B. pendula*. De nordligste, enslige *B. pendula*-trærne innen "*tortuosa*-sonen" har avkom som er svært variable. Trolig stammer deres opphav fra kryssning mellom *B. pubescens* ssp. *czerepanovii* og *B. nana*. Men introgresjon har enda ikke vært bevist å være opprinnelsen til den store variasjonen og spesielle trekkene til de nordlige *B. pendula*-trærne beskrevet av Kallio & Mäkinen (1978). Fra et evolusjonært synspunkt er det interessant at enslige *B. pendula*-trær innen "*tortuosa*-sonen" har en høy prosent (opp til 15) med spiredyktige frø (Sulkinoja et al. 1981). En stor andel av avkommet til *B. pendula*-trær har blitt bevist å være av hybridogen opprinnelse (Sulkinoja 1981).

Tabell 3. Kryssninger mellom *Betula*-arter og deres kromosomtall. - Hybrids between *Betula* species and their chromosome numbers.

| | <i>B. pubescens</i> 2n = 56 (tetraploid) | <i>B. pendula</i> 2n = 28 (diploid) | <i>B. nana</i> 2n = 28 (diploid) |
|-----------------------------|---|--|---|
| <i>B. pubescens</i> 2n = 56 | ----- | Opptretr vanlig | Opptretr vanlig i nord |
| <i>B. pendula</i> 2n = 28 | 2n = 42 men 2n = 28, 2n = 32, 2n = 56 er også kjent | ----- | Opptretr relativt sjelden, men mer hyppig i nord |
| <i>B. nana</i> 2n = 28 | 2n = 42 (+ tetraploider og aneupolider) | 2n = 28 | ----- |

Mange forfattere har rapportert antatt naturlige hybrider mellom *B. pubescens* og *B. pendula*. Nokes (1979) beskriver to naturlige triploide, morfologisk like *B. pubescens*-trær. Ingen fertile frø ble funnet på disse trærne og de ble antatt å være hybrider. Brown et al. (1982) fant 94 av 1900 atypiske frøplanter i frø fra 12 naturlige poulasjoner i England og Skotland. Kromosomtallene hos disse plantene var intermediære (og omfattet triploider og aneuploider), og de var i stor grad sterile. På grunn av fravær av planter med 35 og 49 kromosomer, antok forfatterene at det ikke har forekommet noen tilbakekryssinger mellom hybridene og foreldreartene. Ut fra morfologiske undersøkelser slutter Gardiner & Pearce (1978) at det har forekommet tilbakekryssing med *B. pendula* og *B. pubescens* i en skotsk lokalitet. På samme måte slutter Natho (1959) at det har forekommet introgresjon i Tyskland. Dietrich (1963), Kleinschmitt & Otto (1980) og Atkinson (1984) påviser forekomst av antatte hybrider i naturlige populasjoner ved å utføre diskriminantanalyse. Om disse virkelig er hybrider eller bare et resultat av den store variabiliteten av *B. pubescens* kan bare avgjøres ved videre genetiske undersøkelser. Dietrich (1963) antar at hybrider er lite viktige i naturlige populasjoner.

Det finnes mange angivelser av kunstige hybrider i litteraturen. Kryssningen mellom *B. pendula* og *B. pubescens* ble foretatt av Johnsson (1945), og resultatet viste seg å være mye mindre fertilt (to avkom av 6 500 frukter, d.v.s. 0,03 %) enn andre kryssninger mellom arter innen slekten *Betula*, som f.eks. kryssningen *B. pendula* x *B. papyrifera* (som ga 1 000 avkom fra 23000 frø, d.v.s. 4 %). Hybridiseringer der *B. pendula* er morplanten har vist seg å være mer fertile enn den resiproke kryssningen (Johnsson 1945, Eifler 1960, 1964, Hagman 1971, Nokes 1979, Brown & Williams 1984). Av 80 hybrider oppstått i kryssning med *B. pendula* som morplanten hadde 75 kromosomtall 2n = 42 og 5 hadde 2n = 56 (Nokes 1979). Hagman (1971) fant avkom med 28, 32 og 42 kromosomer fra kryssninger der *B. pendula* var morplanten og avkom med 28, 42 og 56 kromosomer fra den resiproke kryssningen. Johnsson (1945) fant bare avkom med 42 kromosomer som resultat av en kryssning med *B. pendula*

som morplanten, og bare planter med 2n = 56 fra den resiproke kryssningen.

Kunstige hybrider produsert av Eifler (1958) var morfologisk distinkte fra begge foreldreartene. Flere angivelser viser likevel at slike hybrider er morfologisk like *B. pubescens* (Dietrich 1963, Kennedy & Brown 1983, Atkinson 1984). Eifler (1956) fant at høyden av hybridfrøplanter var større enn *B. pendula*-frøplanter med en faktor på mellom 2,5 og 3,5.

Ifølge Sulkinoja (1981) opptretr naturlige hybrider mellom *B. pendula* og *B. nana* vanlig i Lapland, mens naturlige hybrider mellom *B. pubescens* og *B. nana* opptretr vanlig i fjellområdene i Fennoskandia (Lid 1984) og i de nordlige delene av Fennoskandia. Slike er imidlertid sjeldne i de sørligere lavlandsområdene av Fennoskandia og England (Clemedson 1986).

Kenworthy et al. (1972) undersøkte antatte F1 hybrider mellom *B. pubescens* og *B. nana* i ved Sutherland i England. Hybridene var distinkt forskjellige fra foreldreartene på morfologiske, biokjemiske og cytologiske karakterer. De har fått navnet *B. x intermedia* Thomas ex Gaud., og er bare kjent fra en annen britisk lokalitet (Glen Clova) (Pennington 1974). På Island er slike intermediære planter antatt å være et resultat av introgressiv hybridisering, selv om Löve & Löve (1956) antar at deres fertilitet utelukker en hybridogen opprinnelse. Cytologiske studier av bjørk på Island har vist at introgresjon fører fra diploide til tetraploide nivå gjennom en intermediær triploid generasjon uten dannelse av aneuploide serier (Anamthwat-Jonsson & Tomasson 1990). Sulkinoja (1981) påpeker at kunstige kryssninger mellom *B. nana* og *B. pubescens* er mer vellykkede når *B. nana* er morplanten. Generelt sett er artskryssninger mer vellykkete når morplanten har det laveste kromosomtallet.

10 Regenerasjon og suksesjon

10.1 Vegetativ formering

Flere forskere har påvist at bjørka i fjellskog vesentlig formerer seg vegetativt (Juul 1925, Nordhagen 1928), men ifølge Mork (1944) skyldes dette neppe frøsetningsforholdene.

Bjørkearter produserer et stort antall vegetative skudd, for det meste fra basale knopper (Kauppi et al. 1987, 188), men tidvis også fra adventivknopper (Rinne et al. 1987). Hos *B. pendula* er frekvensen av skuddskyting og skuddstørrelse (men ikke antall av skudd per skytende stamme) avhengig av lysintensitet og temperatur. Det ble ikke observert adventivskudd på stammer ved temperaturer lavere enn 10 °C (Johansson 1986, 1991).

Vegetativ reproduksjon ved skudd som skyter fra basen kan skje som en respons på skader som brenning, hogst eller beiting. Skuddskyting på et tre etter skade er betinget av tildede værelse av basale knopper, ofte under jordoverflaten (Kauppi et al. 1987). Disse ansamlingene av knopper er, i henhold til Leitakari (1935), mer vanlig hos *B. pubescens* ssp. *czerepanovii* enn hos *B. pendula*. Også Sarvas (1948) observerte at skuddskyting hos *B. pubescens* var sterkere enn hos *B. pendula*. Evnen til å utvikle røtter på avskjærte greiner (behandlert med et kommersielt "rotputter") var også sterkere (dannet mer røtter i større hastighet) hos *B. pubescens* enn hos *B. pendula* (Kennedy et al. 1980). Disse eksperimentene ble utført på 5 mnd. gamle frøplanter fra tre provenienser fra hver art fra Nord- og Øst-Skottland. Men evnen til å produsere sideskudd fra avskjærte frøplanter av sørfinsk opprinnelse ble funnet å være større hos *B. pendula* enn hos *B. pubescens* (Rinne et al. 1987).

Dahlskog (1982) viste at *B. pubescens* er et av de første treslagene som koloniserer nytt substrat på et deltaområde (Kvikkjokk i Lappland), men det ble påvist stor dødelighet av frøplantene. I bjørkekrattet på deltaet stammet 86 % av bjørkeskuddene fra vegetativ formering (Verwijst 1988a).

Holm (1994) viste at vegetative skudd var omtrent tre ganger høyere i *B. pubescens* ssp. *czerepanovii* enn hos *B. pendula* og *B. pubescens* ssp. *pubescens*, noe som kan indikere at vegetativ formering er mer viktig enn seksuell formering i fjellnære områder.

10.2 Kolonisering med frøplanter

Bjørkefrøplantene koloniserer hurtig mark som er helt vegetasjonsløs. Ifølge Mork (1944) er flateforyngelser i form av 40 m brede flatehogster, hvor en fjerner alle busker som stenger lys og nedbør ute fra jordbunnen, er sammen med brenning den sikteste metoden til å få naturlig foryngelse av bjørk i

fjellskogen (Mork 1944). Jordbunnen oppvarmes hurtigere under slike forhold, og bjørkestrærne kan spire og utvikle seg tidligere på våren mens fuktigheten i jorda er relativt stor. Spireprosenten hos bjørkefrøet synes å variere en del med årstiden slik at spireprosenten blir noe større om våren. Spiringen foregår også litt hurtigere i denne årstiden.

Frivold (1986) viser at antall frøplanter av bjørk er størst på vegetasjonstypene gransumpskog og småbregnegranskog, minst på blåbærgranskog og høystaudegranskog, og spesielt var det en sammenheng mellom fulltighetsforholdene og antall frøplanter. På de fuktigste markene var det mer frøplanter av *B. pubescens* enn av *B. pendula*. At bjørk forynger seg bedre på fuktige enn på tørre markslag er også vist av Sarvas (1948), Ask-Henriksen 1980 og Fries (1984).

Tilførsel av diasporer er en viktig faktor i enhver suksesjonsprosess (Hester et al. 1991c). Kolonisering av en art som ikke er representert i vegetasjonen i nærheten kan noen ganger skje fra spiring av frø som finnes i en frøbank i jorden (Hill & Stevens 1981), men ellers avhenger den av tilførsel av diasporer annetstedsfra. Noen frø kan forbli spiredyktige i lang tid og kan bygge opp et lager av spiredyktige frø i jorda mens andre mister sin spireevne svært raskt (Grime 1981, Fenner 1985). For denne siste typen er ankomst av frø på en gunstig lokalitet hvor det kan spire umiddelbart mye viktigere enn for den andre type (Thompson & Grime 1979, Grime 1981, Chancellor 1986).

Utbredelse og vekst av bjørkefrøplanter i ulike habitater er undersøkt i det skotske høylandet av Kinnaid (1974). Unge bjørkestrær opptrådte i alle de undersøkte lokalitetene, og aldersfordelingen av populasjonene var lik: ett år gamle planter var tallrike, mens eldre planter var relativt sjeldne. Få planter overlevde det andre året og antall overlevende minket med tiden. Bar jord og tette tuer med torvmoser (*Sphagnum*) hadde de høyeste tetthetene av frøplanter. Strø hadde få frøplanter, og andre overflater nesten ingen. Beite, skygge og hellingsgrad hadde liten effekt på frøplanteetableringen. Noe av variasjonen i tettheten av frøplantene mellom lokalitetene hang sammen med forskjeller i andelen av ulike overflatetyper. Trolig skyldes mye av den gjenværende variasjonen forskjeller i fugtighetsforholdene mellom habitatene. Det fantes færre frøplanter der det var sterkt beite eller et tett dekke av bregner. Frøplantene overlevde best og ble utviklet best i åpninger i skogen, spesielt mellom røsslyng-planter (*Calluna vulgaris*) (Kinnaid 1974).

B. pendula kan etableres på relativt stabilt substrat inne i svartor-kratt (*Alnus glutinosa*), men finnes vesentlig ved sekundær suksesjon, etter redusert beite. I en annen type primær suksesjonsserie (på unge, kalkrike sanddyner) spiller *B. pendula* en vesentlig rolle i Nederland (van Dorp et al. 1985).

Sekundær suksesjon med kolonisering av bjørk blir ofte initiert etter brann, storm, redusert beite, flatehogst eller senking av vannstand. *Betula* kan produsere et stort antall lette, vingete frø som spres vidt over åpne arealer med vind (Sarvas 1948,

Wieggers 1985) og som gir mulighet for hurtig kolonisering. Forekomst av bestander med jamgamle trær viser at suksess i etablering et visst år kan hindre etablering av bjørk og andre arter i mange etterfølgende år.

Når bjørk koloniserer f.eks. røsslyngheier, skjer det forskjellige endringer i artssammensetningen etter som treskiktet utvikles (Dimbleby 1952b, Miles 1981, Hester et al. 1991a). Hvordan disse endringene skjer, påvirkes av et mangfold av miljøfaktorer, assosiert både direkte og indirekte med bjørkas utvikling. Bjørk vil med tiden endre jordsmonnet (Jacks 1932, Tamm 1932, Dimbleby 1952b, 1953, Gardiner 1968, Miles & Young 1980), og det er også velkjent at artssammensetningen endres i stor grad som et resultat av endringer i næringsstatus i jorda (Miles et al. 1978). Betydningen av slike edafiske endringer når det gjelder å endre retningen i suksessjonen under bjørkeskogssuksessjonen er imidlertid lite kjent (Hester et al. 1991a). Planter reagerer både på redusert lystilgang, redusert rødt/infra-rødt lysforhold assosiert med det tettere kronedekket, og virkning av skygge (Björkman & Holmgren 1966). I tillegg kan effekten av beitende dyr være av stor betydning når det gjelder å bestemme hastighet og retning i suksessjonen (Miles et al. 1978).

Bar jord er mest gunstig for etablering av frøplanter, spesielt der vegetasjonen har blitt borte ved brenning (Cabiaux & Devillez 1977, Harding 1981). Bare i åpninger, der feltsjiktet har blitt ødelagt, kan *B. pubescens* ssp. *czerepanovii* regenerere på sur jord inneholdende fjellkrekling (*Empetrum hermaphroditum*) og bærlyngarter (*Vaccinium* spp.) i Sør-Sverige (Grubb 1986). Frø kan ofte spire på tuer av torvmose (*Sphagnum*), men de etableres bare sjelden (Cabiaux & Devillez 1977, Miles & Kinnaird 1979a). 80-90 % av frøplantene dør ofte i løpet av det første året (Miles & Kinnaird 1979a, Kinnaird 1974), kanskje vesentlig på grunn av tørke. På våte steder med liten innstråling kan det ofte være høy dødelighet (Vaartaja 1962). Frostheving er en viktig grunn for død av frøplanter gjennom vinteren (Miles & Kinnaird 1979a). En oversikt over faktorer som bestemmer spiring og etablering er ellers gitt av Harding (1981).

Svært få frøplanter finnes i vegetasjon med sluttet kronedekke (Cavers & Harper 1967, Miles 1973). Kinnaird (1974), som arbeidet i det skotske høylandet, fant bare unntaksvis frøplanter (< 1 år gamle) voksende i kort grasmark, eller som hadde etablert seg i strøet av moser, og selv da bare dersom frøplantene raskt kunne danne rot inn i det underliggende substratet, eller ved at substratet ble fuktet i tørre perioder. De tettteste forekomstene av bjørkefrøplanter ble funnet på bart substrat. Slike habitater utgjorde bare 3 % av det undersøkte landarealet, men stod likevel for 40 % av alle frøplantene. Kinnaird (1974) konkluderte med at det varierende antallet med frøplanter kunne tilskrives forskjeller i substratfuktighet, en konklusjon som også støtter observasjoner gjort andre steder ved Sarvas (1948) og Vartaja (1949).

I *B. pendula* er det vist at avslutningen av veksten av frøplanter blir bestemt av en samlet effekt av varmesum og nattlengde (Koski & Sievänen 1985).

10.3 Vekst-rate og konkurranse med andre arter

Høydeveksten til *Betula*-arter på hogstflater i løpet av 5 år er undersøkt av Frivold (1986). På de fleste vegetasjonstypene oppnås plantehøyder på 50-70 cm på 3-5 år gamle flater.

Bjørk etableres mest effektivt på bar jord, og selv i den laveste vegetasjonen er evnen til bjørkefrøplantene å trenge gjennom vegetasjonsdekket dårlig (Kinnaird 1974, Miles & Kinnaird 1979a, Cabiaux & Devillez 1977). Denne evnen avhenger av maksimumshøyden som oppnås ved bare å bruke de næringsreservene som finnes i frøet, noe som hos bjørk er ca 2 cm, sammenlignet med 8 cm for furu (*Pinus sylvestris*) (Miles & Kinnaird 1979a). Få frøplanter overlever stor dekning av røsslyng (*Calluna vulgaris*) i myrområder (Khooon & Gimingham 1984). Veksten av bjørkeblader (*B. pendula*) stopper nesten i skygge, men deres veksthastighet igjen øker betraktelig ved belysning (Taylor & Davies 1985). I åpen vegetasjon kan bjørk konkurrere effektivt med andre arter (Grime et al. 1988). Burnett (1964) beskriver at bjørkefrøplanter i det skotske høylandet sjelden finnes innen en 15 m sone rundt eldre bjørketrær, og at bjørk sjelden regenererte i bjørkeskogsområder selv om de var lysåpne. Han mener at dette henger sammen med rotkonkurranse.

Marquis et al. (1964) og Marquis (1965) fant at de fleste bjørkefrøplantene var 5-12 cm høye etter det første året, men noen kunne nå 20-42 cm. Derfor kan hurtigvoksende arter på næringsrik mark lett konkurrere dem ut (Rohmeder 1951, Safford & Filip 1974, Erdmann 1990, Safford et al. 1990). På et senere stadium er bjørk imidlertid relativt konkurransesterk, spesielt på rikt jordsmonn og ved relativt lave sommer-temperaturer. *B. pubescens* kan, i motsetning til f.eks. furu (*Pinus sylvestris*) ha en rask vekst dersom den finner gunstige vekstbetingelser (Karlsson & Nordell 1987). Veksthastigheten til *B. pubescens* endres i stor grad med miljøbetingelsene, mens furu (*Pinus sylvestris*) har en relativt konstant vekstrate over et vist spenn i miljøfaktorene. Det antas derfor at *B. pubescens* vil kunne utkonkurrere furu (*Pinus sylvestris*) i rike habitater mens de er noenlunde like livskraftige på fattig mark.

Skre (1992b) viser at vekstraten kan være dobbelt så stor hos frøplanter fra lavlandet som fra høyt nivå, og forskjellene kan bli større etter som plantene blir eldre. Dette skyldes at bjørk, som mange andre løvtrær, er opportunistiske og investerer en stor del assimilasjonsenergi fra respirasjonen til vekst av strukturelt og fotosyntetiserende vev. Forskjeller i vekstraten relateres trolig delvis til de høyere jordtemperaturene i lavlandet, noe som øker opptaket av nitrogen.

Bjørk er sensitiv overfor kjemisk påvirkning (allelopati) fra andre planter (Perala & Alm 1990a).

10.4 Populasjonsdynamikk

Bjørk er blant de mer kortlevede treslagene og blir sjelden over 100 år (Gimingham 1984, Kinnaird 1968). Ifølge Mitchell (1974) modnes *B. pendula* etter 50-60 år i sør, og etter det dør den raskt, men den kan finnes i en sunn tilstand til den er 180 år i sentrale deler av Skotland. *B. pendula* er betraktet som mer langlivet enn *B. pubescens* (Ovington & Madgewick 1959). Bjørk kan være skogsmoden etter 40 år på gunstige steder og etter 70 år på mer ugunstige steder (Frivoll 1982).

Studier i ulike deler av den nordlige hemisfære påviser raske endringer i utbredelsen av bjørkearter både ved høydegrensen og ved den arktiske grensen, og at dette i vesentlig grad henger sammen med svingninger i sommertemperaturen (Kullman 1979, 1981, 1989, 1991, Kearnley 1982, Karlén 1983, Sonesson & Hoogesteger 1983). Ifølge Kullman (1984b, 1991) og Karlsson & Nordell (1987) er *B. pubescens* ssp. *czerepanovii* en opportunist, d.v.s. at den kan overleve lange perioder med ugunstige forhold, men den er klar til å benytte fordeler av korte, klimatiske gunstige perioder.

Kullman (1984b) transplanterte tre år gamle planter av bjørk til tre ulike voksesteder like under skoggrensa; moderat snøleie, ekstrem snøleie og en vindeksponert knaus. Mortaliteten og høydevekst ble observert. Høydeveksten var signifikant høyere i moderat snøleie sammenlignet med de andre habitatene. Konklusjonen var at frøplantene overlever i et vidt spekter av klimatiske variasjoner, men normal fullføring av livssyklusen har trolig snevrere grenser. Et minimum av snøfri periode trengs for å tilfredsstille nitrogenkravene. Undersøkelsen understreker den opportunistiske naturen til fjellbjørk som gir den et selektivt fortrinn i ekstreme og uforutsigelige klimaforhold i fjellene i Skandinavia. En vesentlig faktor for den reproduktive strategien innebærer å ha en "bank" av hardføre frøplanter.

Payette et al. (1982) påpeker også at nær den arktiske tregrensen i Canada er en bank av hardføre frøplanter en overlegen strategi sammenlignet med å ha en bank av frø. Evnen til frøplantene av fjellbjørk til å forbli i live i lange perioder uten noen betydelig høydevekst (Kullman 1984b) har sin parallel i andre arktiske og alpine plantearter (Billings & Mooney 1968).

De værmessige forholdene under den tidlige etableringen av *Betula* mot skoggrensa avgjør om det vil bli en etablering eller ikke. I dette stadiet er dødeligheten stor (Kullman 1979, 1984b, Miles & Kinnaird 1979, Emberlin & Baillie 1989).

Bjørk kan etableres i blandbestander på grunn av dens høye vekst-rate som er høyere enn for mange konkurrerende arter (Hytteborn et al. 1987). Maksimalt livsløp er imidlertid relativt kort sammenlignet med andre trearter. I et relativt upåvirket miljø (klimakssamfunn) antas bjørk å bli utkonkurrert av mer skyggetolerante, langlivede arter (Frivoll 1982). En sluttet bestand tillater ikke etablering av bjørk, og for å forbli en viktig komponent i skogen er bjørka avhengig av et heterogent miljø med åpne flekker hvor de kan ha mulighet for etablering,

samtidig med at det må finnes reproduktive trær som kan spre frø (Hytteborn et al. 1987).

I ni bestander med *B. pubescens*, fra 10 til 62 år gamle, der trærne innen hver bestand var likegamle, viste en undersøkelse av masse/tetthet-relasjonen at den ikke følger den generelle modellen for selvtytning. Denne sier at midlere plantemasse m er relatert til antall planter N per arealenheter ved likningen $m = K N^\gamma$ (Yoda et al. 1963), hvor $\gamma = -1,50$. Eksponenten funnet i denne undersøkelsen, $-1,37$, er signifikant mindre enn $-1,5$ ($p < 0,05$). I henhold til en utvidet allometrisk modell (Weller 1987) kan dette avviket fra $-1,5$ forklares med den relativt høye allokeringen av ressurser til radial vekst av trekronen og den dårlige evnen til å utvikle masse i det allerede okkuperte rommet (Verwijst 1988b).

McVean (1966) påpeker at mangel på nitrogen og fosfor kan medføre at frøplanter av *B. pubescens* ssp. *pubescens* forblir undertrykt i mange år.

Kallio & Lehtonen (1973) fant at frøplanter overlevde lang tid selv om de gjentatte ganger ble knekt av beite og tråkk.

Ett av de største problemene knyttet til populasjonsdynamiske studier av *Betula* er den store genetiske variabilitet innen artene (Johnsson 1974). Regionale populasjoner kan vise store arvelige forskjeller i fysiologi, fenologi og morfologi som kan tolkes som tilpasninger til regionale miljøforhold. Denne genetiske differensieringen medfører at resultater fra en lokal undersøkelse ikke kan brukes direkte til å tolke eller forutsi oppførselen til bjørk fra andre områder (Verwijst 1988b).

10.5 Effekter av brann

Unge bjørketrær overlever vanligvis ikke branner fordi deres bark er tynn (Lutz 1956, Erdmann 1990). Nylig brente områder er derimot ideelle for spiring av frø og etablering av frøplanter (Khoon & Gimingham 1984, Cabiaux & Devillez 1977, Zackrisson 1977, Hobbs et al. 1984).

Spiring fra basale skudd skjer gjerne som en respons på brann så vel som på annen skade (Kauppi et al. 1987). Periodiske branner kan framskynde etablering og spredning av bjørk (Sinker 1962). Davy & Gill (1984) fant vekst av nye basale skudd på alle untatt en plante av 45 ca 6 mnd gamle frøplanter av *B. pubescens* som ble transplantert til heiområder 7 uker etter at heiene var brent.

11 Vekst og biomasse

En oversikt over produksjonen hos bjørk i Norge er gitt av Børset (1977). Sammenlignet med bartrærne karakteriseres bjørk ved rask vekst i ungdommen. Generelt sett kan en regne med 10-20 års kortere omløpstid for bjørk enn gran. Det er utarbeidet norske produksjonstabeller for bjørk, og disse viser hvordan bestand som behandles etter en fastlagt norm i gjennomsnitt vil utvikle seg på ulike boniteter.

Bonitetene er angitt med middelhøyde ved 40 års alder i brysthøyde (Børset 1977):

Middelhøyde pr. bonitet

| | |
|-------------------------------------|------------------|
| <i>B. pendula</i> H ₄₀ | 23 m, 20 m, 17 m |
| <i>B. pubescens</i> H ₄₀ | 14 m, 11 m, 8 m |

Midlere årlig radial vekst av blandbestander av *B. pendula* og *B. pubescens* i myrer i East Anglia ble av Ovington & Madgwick (1959) funnet å være 2,1 mm år⁻¹. Disse populasjonene inneholdt 72-96 % *B. pendula*. I det samme området fant Davy & Gill (1984) 2,5 mm år⁻¹ for tetraploide (2n = 56) *B. pubescens* på et sted og 1,8 mm år⁻¹ for *B. pubescens* på en myr. Midlere årlig radial tilvekst for *B. pubescens* i Englands nordligste naturlige skog (Berriedale, Orkenøyene, 58°54' N) var 3,9 mm år⁻¹ (Chapman & Crawford 1982). Disse forfatterene gir også rater for *B. pubescens* på høyere breddegrader: 5,4 mm år⁻¹ ved Geilo (60°32' N) og 2,0 mm år⁻¹ nær Fanaråken (61°31' N). Bare på Grønland, 61°06' N ble en lavere tilvekst målt: 0,99 mm år⁻¹ (Elkington & Jones 1974).

Måling av relativ tilvekst av det høyeste skuddet i ulike kloner transplantert inn i restaurerte, åpne kullgruveområder var 0,03 cm cm⁻¹ år⁻¹ gjennom en femårs periode for *B. pendula* og 0,1-0,8 cm cm⁻¹ år⁻¹ for *B. pubescens* (Good et al. 1985). Forskjeller i vekst mellom de transplanterte artene innen området var svært stor. På et surt, forsumpet område, var tilveksten 0,04-0,12 cm cm⁻¹ år⁻¹, men på en nøytral, næringsrik jord, 0,24-0,9 cm cm⁻¹ år⁻¹.

Eksperimentelt har det vært funnet at skuddveksten hos *B. pubescens* ssp. *szerepanovii* reagerer positivt på nitrogen-gjødsel (Haaveraaen & Heljord 1981).

Måling av tørrvekt av individuelle tre ble utført av Ovington & Madgwick (1959). Etter 6 år veide hele den levende skuddmasse 0,1 kg, etter 32 år 15,2 kg, etter 42 år 51,3 kg og etter 55 år 186,4 kg. Etter 55 år utgjorde greinene 13 %, lauvverket 1 %, trestammen 63 % og røtter 23 % av tørrvekten. I en norsk skogsbestand utgjorde tørrvekten 51 % av total vekt av stamme, bark og greiner (Frivold & Borchrevink 1981).

Biomasseverdier for ulike plantedeler for en 40 år gammel blandbestand av *B. pendula* og *B. pubescens* er gitt i tabell 4. Fordelingen av biomasse på ulike deler av *B. pubescens* ssp.

szerepanovii er undersøkt av Sveinbjörnsson (1987). Næringsstoffkonsentrasjonen i ulike plantedeler er vist i tabell 5.

Rotbiomassen til *B. pendula* (20 år gammel) er oppgitt til å være 30 tonn ha⁻¹, mens den for *B. pubescens* oppgis fra 17 tonn ha⁻¹ (24 år) til 50 tonn ha⁻¹ (55 år) (siteret fra Sanantonio et al. 1977).

Tabell 4. Biomasseverdier for en 40 år gammel utynnet blandbestand av *B. pubescens* og *B. pendula* i sørlige Finland (Mälkönen 1977, siteret fra Miller 1984). - Biomass values for a 40-year-old unthinned mixed *B. pubescens* and *B. verrucosa* stand in southern Finland (Mälkönen 1977, cited from Miller 1984)

| | |
|--|--------|
| Bladverk/Foliage kg ha ⁻¹ | 2 900 |
| Greiner/Branches kg ha ⁻¹ | 8 830 |
| Stammeved/Stem wood kg ha ⁻¹ | 67 100 |
| Stammebark/Stem bark kg ha ⁻¹ | 11 400 |
| Midlere høyde/Mean height m | 18,3 |
| Midlere diameter/Mean diameter cm | 16,1 |
| Antall stammer/No of stems ha ⁻¹ | 1 012 |
| Volum/Volume m ³ ha ⁻¹ | 155 |
| Årlig tilvekst/Annual increment m ³ ha ⁻¹ år ⁻¹ | 6,1 |

Tabell 5. Næringsstoffkonsentrasjoner i ulike plantedeler oppgitt av Miller (1984). Alle verdier i prosent av tørrvekt. - Nutrient concentrations (percentage of dry weight) in parts of *Betula* (from Miller 1984).

| Komponent/Component | N | P | K | Ca | Mg |
|----------------------|------|------|------|------|------|
| Bladverk/Foliage | 2,20 | 0,22 | 1,20 | 1,10 | 0,25 |
| Greiner/Branches | 0,60 | 0,06 | 0,15 | 0,40 | 0,05 |
| Stammebark/Stem bark | 0,60 | 0,06 | 0,13 | 0,50 | 0,04 |
| Stammeved/Stem wood | 0,10 | 0,01 | 0,05 | 0,07 | 0,01 |
| Bladstrø/Leaf litter | 1,00 | 0,15 | 0,30 | 1,40 | 0,20 |
| Vedstrø/Woody litter | 0,40 | 0,03 | 0,10 | 0,56 | 0,05 |

Produksjon og vekst av *B. nana* er undersøkt på myr i Midt-Sverige (Backéus 1985). Stammevekten utgjorde 75 % av total overjordsbiomasse. Av dette hadde 11 % blitt dannet gjennom forrige år. Produksjon av nye stammer og sekundær ved utgjorde 27 % av den totale produksjonen, resten var bladverk. Ratio mellom blader og annen overjordsbiomasse var 0,29. Dette var høyere enn rapportert fra tundra i Alaska (0,17) (Chapin et al. 1980), fra et nordsvensk tundraområde (0,04-0,14) (Jonasson 1982) og fra Kola (0,13) (Cherpurko 1972, sitert fra Backéus 1985). Dette blir forklart ved den suksessive overveksten av de lavere plantedelene med moser. Biomassen per arealenheter var liten, bare 86 kg ha⁻¹. Dette kan sammenlignes med tallene til Jonasson (1982) som estimerte mer enn 4 000 kg ha⁻¹ i en rik *Betula nana*-rik Myrillion-hei i nordsvensk fjelltundra. Andre verdier som er oppgitt er 1598 kg ha⁻¹ (Vasilijevskaja et al. 1975, sitert fra Backéus 1985), 1029 kg ha⁻¹ (Cherpurko 1972). Produksjonen var 25 kg ha⁻¹ år⁻¹. Av dette var 22 kg skuddproduksjon. Andre verdier som oppgis er 10-53 kg ha⁻¹ år⁻¹ (Wein & Bliss 1974), 230 kg ha⁻¹ år⁻¹ (Haag 1974). Produksjon/biomasse-ratio var 0,30, noe som var lavere enn oppgitt av Liedenpohja (1981, sitert fra Backéus 1985) (0,4-0,5), men høyere enn oppgitt av Chapin et al. (1980) fra Alaska tundra (0,20), men liknende oppgitt fra Taimyr tundra (0,26, Vasilijevskaja et al. 1975). *B. nana* var generelt sett større i furumyrer enn i åpne myrer.

Biomassen av *B. nana* i ulike heityper er gitt i **tabell 6**.

Tabell 6. Biomasse av *B. nana* (kg ha⁻¹) i ulike nordsvenske heityper (fra Jonasson 1982). - Amounts and distribution of organic matter in three north Swedish shrub heaths (kg ha⁻¹).

| Plantedel/Plant part | <i>Empetrum</i> -hei <i>Empetrum</i> heath | <i>V. myrtillus</i> -hei <i>V. myrtillus</i> heath | "Blandings-hei" Mixed heath |
|-----------------------------|---|---|--------------------------------|
| Stammebiomasse/Stem biomass | 1 340 | 4 020 | 1 520 |
| Bladbiomasse/Foliage | 180 | 290 | 60 |
| Total overjordsbiomasse | 2 970 | 6 720 | 4 570 |
| Total above ground biomass | | | |

Ebert & Ebert (1989) fant at selv om *B. nana* kan vise økt greinvekst med økende gjødselmengde, vil den på lengre sikt kunne reduseres som en respons på gjødsling.

Matthes-Sears et al. (1988) sammenliknet vekst av *B. nana* i i gjødslete og ugjødslete felter, og en del av forskjellene er vis i **tabell 7**. Spesifikk bladvekt minket i gjødslete planter, noe som indikerer at bladene ble større og tynnere.

Chapin & Shaver (1985) fant at veksten av *B. nana* ble redusert ved eksperimentell skyggevirksomhet. Den viste en 50 % reduksjon i skuddmasse med skygge på grunn av minskning i både massen av blader og stamme, en 50 % økning i skuddmasse med økende lufttemperatur på grunn av øket stammemasse, og ingen endring i skuddmasse med gjødsling. Masse per *B. nana*-blad ble minsket med både gjødsling og skygge, mens gjødsling økte bladantallet. Antall *B. nana*-skudd produsert gjennom et toårig eksperiment ble økt 3,2 ganger med gjødsling og 2,5 ganger med økt lufttemperatur. Skuddvessten av *B. nana* reagerte sterkt på endringer i alle miljøvariablene, noe som indikerer simultan begrensning av vekst ved lys, temperatur og næringsmengde (**tabell 8**).

B. nana som vokste på næringrik mark responderte mer på gjødsling en arter som vokste på næringsfattig mark.

Tabell 7. Sammenlikninger mellom kontroll (K) og gjødsle felter (G) med *B. nana* (Matthes-Sears et al. 1988), ns = ikke signifikant, * = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$, * = $p < 0,001$. - Results of the comparison between control (K) and fertilized (G) plots with *B. nana* (Matthes-Sears et al. 1988), ns = not significant, * = $p < 0.05$, ** = $p < 0.01$, *** = $p < 0.001$.**

| | K | G |
|--|-------|-----------|
| Totalt nitrogen i blader | | |
| Total leaf nitrogen (mg g ⁻¹ tørrvekt) | 20,50 | 25,60 *** |
| Totalt fosfor i blader | | |
| Total leaf phosphorous (mg g ⁻¹ tørrvekt) | 2,69 | 8,10 *** |
| Antall av 15-cm greinsegmenter | | |
| No of 15-cm branch segments (per m ²) | 133 | 278 *** |
| Netto fotosyntese/bladareal | | |
| Net photosynthesis/leaf area (mmol m ⁻² s ⁻¹) | 9,04 | 8,01 ns |
| Netto fotosyntese/bladtørrvekt | | |
| Net photosynthesis/leaf dry weight (mmol m ⁻² s ⁻¹) | 0,111 | 0,109 ns |
| Bladkonduktanse | | |
| Leaf conductance (mol m ⁻² s ⁻¹) | 0,104 | 0,096 ns |
| Midlere bladareal | | |
| Average leaf area (cm ²) | 0,516 | 0,794 *** |
| Midlere spesifikk bladvekt | | |
| Average leaf specific weight (mg cm ⁻²) | 8,33 | 7,03 *** |
| Antall blader per 15 cm greinsegment | | |
| No of leaves per 15 cm branch segment | 40 | 30 ns |
| Midlere bladareal per 15-cm grein | | |
| Average leaf area per 15-cm branch (cm ²) | 17,40 | 23,20 * |
| Midlere bladtørrvekt per 15-cm grein | | |
| Average leaf dry weight per 15-cm branch (g) | 0,146 | 0,164 ns |
| Midlere stammetørrvekt per 15-cm grein | | |
| Average stem dry weight per 15-cm branch (g) | 0,333 | 0,267 ns |
| Ratio stammetørrvekt : bladtørrvekt | | |
| Ratio stem dry weight : leaf dry weight | 2,47 | 1,71 * |
| Antall blader | | |
| No of leaves (per m ²) | 5 180 | 9 087 ns |
| Total bladareal per m ² | | |
| Total leaf area per m ² (cm ²) | 2 306 | 6 460 ** |
| Total bladtørrvekt per m ² | | |
| Total leaf dry weight per m ² (g) | 19,40 | 45,60 * |
| Total stammetørrvekt per m ² | | |
| Total stem dry weight per m ² (g) | 44,20 | 74,30 ns |

Tabell 8. Overjordsbiomasse og årlig tilvekst av *B. nana*, uten (K) og med gjødsling (G) (data fra Chapin & Shaver 1985). - Aboveground *B. nana* phytomass and annual production, without (K) and with fertilizer added (G) (data from Chapin & Shaver 1985).

| | K | G |
|--|----------------|---------------|
| Biomasse/Phytomass (g m ⁻²) | 48,8 0 ± 12,10 | 77,40 ± 16,50 |
| Produksjon/Production (g m ² år ⁻¹) | 13,40 ± 3,20 | 29,60 ± 8,40 |

12 Litteratur

- Abuzinadah, R.A. & Read, D.J. 1989a. The role of proteins in the nitrogen nutrition of ectomycorrhizal plants. IV. The utilization of peptides by birch (*Betula pendula* Roth) infected with different mycorrhizal fungi. - *New Phytol.* 112: 55-60.
- Abuzinadah, R.A. & Read, D.J. 1989b. The role of proteins in the nitrogen nutrition of ectomycorrhizal plants. V. Nitrogen transfer in birch (*Betula pendula* Roth) grown in association with mycorrhizal and nonmycorrhizal fungi. - *New Phytol.* 112: 61-68.
- Abuzinadah, R.A. & Read, D.J. 1989c. Carbon transfer associated with assimilation of organic sources by silver birch (*Betula pendula* Roth). - *Trees* 3: 17-23.
- Almgren, G. 1990. Lövskog. Björk, asp och al i skogbruk och naturvård. - Skogsstyrelsen, Jönköping. 261 s.
- Anamthwat-Jonsson, K. & Tomasson, T. 1990. Cytogenetics of hybrid introgression in Icelandic birch. - *Hereditas* 112: 65-70.
- Anderson, D.J., Cooke, R.C., Elkington, T.T. & Read, D.J. 1966. Studies on structure in plant communities. II. The structure of some dwarf-heath and birch-copse communities in Skjaldfannardalur, North-west Iceland. - *J. Ecol.* 54: 781-793.
- Ashenden, T.W. & Bell, S.A. 1988. Growth responses of birch and sitka spruce exposed to acidified rain. - *Environmental Pollution* 51: 153-162.
- Ashenden, T.W. & Williams, J.H. 1988. Differences in the spectral characteristics of birch canopies exposed to simulated acid rain. - *New Phytol.* 109: 79-84.
- Ashton, D. 1984. *Betula nana* L., a note on its status in the United Kingdom. - *Proc. Roy. Soc. Edinburgh* 85B: 43-47.
- Ask-Henriksen, T. 1980. Lavlandsbjørk - vegetasjonstyper - naturlig foryngelse. - Hovedoppgave i skogskjøtsel ved NLH, Ås.
- Atkinson, M.D. 1984. Quantum flux density as a factor controlling the rate of growth, carbohydrate partitioning and wood structure of *B. pubescens* seedlings. - *Ann. Bot.* 54: 397-411.
- Atkinson, M.D. 1992. *Betula pendula* Roth (*B. verrucosa* Ehrh.) and *B. pubescens* Ehrh. Biological flora of the British Isles No. 175. - *J. Ecol.* 80: 837-870.
- Atkinson, M.D. & Codling, A.N. 1986. A reliable method for distinguishing between *Betula pendula* and *B. pubescens*. - *Watsonia* 16: 75-76.
- Backéus, I. 1985. Aboveground production and growth dynamics of vascular bog plants in Central Sweden. - *Acta Phytogr. Suec.* 74: 1-98.
- Barth, A. 1949. Bjørka, dens rasjonelle behandling og økonomiske betydning i vårt skogbruk. - Det norske skogselskap, Oslo.
- Bennell, A.P. & Millar, C. 1984. Fungal pathogens of birch in Britain. - *Proc. Roy. Soc. Edinburgh* 85B: 153-167.
- Berben, J.-C. 1972. The influence of soil density and the amount of precipitation on the root and stem growth of various tree species. - *Agric. Belg.* 20: 129-148.
- Berben, J.-C. 1973. Effect of soil density and precipitation on the growth and root development of some forest tree species. - *Bull. Soc. For. Belg.* 80: 377-401.
- Bergan, J. 1974. Varmeklimaet i forskjellige høydesoner under bjørkeskoggrensa i Troms. - *Medd. Norsk Inst. Skogforsk.* 31,8: 332-353.
- Bergström, R. & Danell, K. 1987. Effects of simulated winter browsing by moose on morphology and biomass of two birch species. - *J. Ecol.* 75: 533-544.
- Bialobrzeska, M. & Trunchanowiczowna, J. 1960. The variability of shape of fruits and scales of the European birches (*Betula* L.) and their determination in fossil materials. (In Polish with English summary) - *Monographiae Botanicae* 9: 1-93.
- Biebl, R. 1967. Kurztag-Einflüsse auf arktische Pflanzen während der arktischen Langtage. - *Planta* 75: 77-84.
- Billings, W.D. & Mooney, H.A. 1968. The ecology of arctic and alpine plants. - *Biol. Rev.* 43: 481-530.
- Björkman, O. & Holmgren, P. 1966. Photosynthetic adaptation to light intensity in plants native to shaded and exposed habitats. - *Physiol. Plant.* 18: 854-859.
- Black, M. 1956. Interrelationships of germination inhibitors and oxygen in the dormancy of seeds of *Betula*. - *Nature* 178: 924.
- Black, M. & Wareing, P.F. 1954. Photoperiodic control of germination in seed of birch (*Betula pubescens* Ehrh.). - *Nature, London* 174: 705-706.
- Black, M. & Wareing, P.F. 1955. Growth studies in woody species. VII. Photoperiodic control of germination in *Betula pubescens* Ehrh. - *Physiol. Plant.* 8: 300-316.
- Black, M. & Wareing, P.F. 1959. The role of germination inhibitors and oxygen in the dormancy of the light-sensitive seed of *Betula* spp. - *J. Exp. Bot.* 10: 134-145.
- Blackburn, P. & Brown, I.R. 1988. Some effects of exposure and frost on selected birch progenies. - *Forestry* 61: 219-234.
- Brinkmann, K.A. 1974. *Betula* L. Birch. - I: Schopmeyer, C.S., red. Seeds of woody plants in the United States. USDA Forest Service, Washington, DC, Agric. Handb. 450, s. 252-257.
- Brown, I.R. & Al-Dawoody, D. 1977. Cytotype diversity in a population of *Betula alba* L. - *New Phytol.* 79: 441-453.
- Brown, I.R. & Al-Dawoody, D. 1979. Observations on meiosis in three cytotypes of *Betula alba* L. - *New Phytol.* 83: 801-811.
- Brown, I.R., Kennedy, D. & Williams, D.A. 1982. The occurrence of natural hybrids between *Betula pendula* Roth. and *B. pubescens* Ehrh. - *Watsonia* 14: 133-145.
- Brown, I.R. & Williams, D.A. 1984. Cytology of the *Betula alba* L. complex. - *Proc. Roy. Soc. Edinburgh* 85B: 49-64.
- Brown, M.T. & Wilkins, D.A. 1985a. Zinc tolerance in *Betula*. - *New Phytol.* 99: 91-100.
- Brown, M.T. & Wilkins, D.A. 1986. The effects of zinc on germination, survival and growth of *Betula* seed. - *Environ. Pollut. A. (Ecol. Biol.)* 41: 53-61.
- Burnett, J.H., red. 1964. The vegetation of Scotland. - Oliver & Boyd, Edinburgh.
- Børset, O. 1977. Bjørk osp or. Veiledning for det praktiske skogbruk. - Kaare Grytting A/S, Orkanger.

- Cabiaux, C. & Devillez, F. 1977. Etude de l'influence des facteurs du milieu sur la germination et la levée des plantules du bouleau pubescent. - Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique 110: 96-112.
- Caesar, J.C. 1989. Effect of simulated shade radiation quality on the chlorophyll contents of long and short early leaves of birch (*Betula pendula* Roth.). - Photosynthetica 23: 126-129.
- Cavers, P.B. & Harper, J.L. 1967. Studies in the dynamics of plant populations. I. The fate of seeds and transplants introduced into various habitats. - J. Ecol. 55: 59-71.
- Chancellor, R.J. 1986. Decline of arable weed seeds during 20 years in soil under grass and the periodicity of seedling emergence after cultivation. - J. Appl. Ecol. 23: 631-637.
- Chapin, F.S. III, & Shaver, G.R. 1985. Individualistic growth response of tundra plant species to environmental manipulations in the field. - Ecology 66: 564-576.
- Chapin, F.S. III, Johnson, D.A. & McKendrick, J.D. 1980. Seasonal movement of nutrients in plants of differing growth form in an Alaskan tundra ecosystem: implications for herbivory. - J. Ecol. 68: 189-209.
- Chapman, H.M. & Crawford, R.M.M. 1982. Growth and regeneration in Britain's most northerly natural woodland. - Trans. Bot. Soc. Edinburgh 43: 327-335.
- Christersson, L. 1985. Frost damage during the growing season. - I: Kaurin, Å., Juntila, O. & Nilsen, J., red. Plant production in the north. Proc. Plant Adaption workshop, Tromsø, Norway, 4-9 September 1983. Norwegian Univ. Press, Tromsø. s. 191-198.
- Christersson, L. Fircks, H.R. von & Sennerby-Forsse, L. 1983. Frost damage in energy forestry. Analysis of the problem and plan for future work. - Nämnden for Energiproduktionsforskning, Stockholm. 16 s.
- Clausen, K.E. 1966. Studies of incompatibility in *Betula*. - United States Forest Research Paper NC-6: 48-52.
- Clemedson, C.-J. 1986. Dvärgbjörk och dess hybrid med glasbjörk i Toresunds socken i Södermanland. - Sv. Bot. Tidskr. 80: 329-330.
- Cooper, J.I. & Atkinson, M.A. 1975. Cherry leaf roll virus causing disease in *Betula* spp. in the United Kingdom. - Forestry 48: 193-203.
- Cooper, J.I. & Massalski, P.R. 1984. Virus and viruslike diseases affecting *Betula* spp. - Proc. Roy. Soc. Edinburgh 85: 183-195.
- Coppins, B.J. 1984. Epiphytes of birch. - Proc. Roy. Soc. Edinburgh 85B: 115-128.
- Cunningham, F.E. 1957. A seed key for five northeastern birches. - J. For. 55: 844-845.
- Dahlskog, S. 1982. Shrub canopy establishment in primary successions. - Medd. Växtbiol. Inst. Uppsala 1982,3: 63-68.
- Danell, K. & Bergström, R. 1989. Winter browsing by moose on two birch species: impact on food resources. - Oikos 54: 11-18.
- Darlington, A. 1968. The pocket encyclopedia of plant galls in colour. - Blandford Press, London.
- Davies, W.J. & Pigott, C.D. 1984. Shade tolerance of forest trees. - NERC News Journal 3: 17-18.
- Davy, A.J. & Gill, J.A. 1984. Variation due to environment and heredity in birch transplanted between heath and bog. - New Phytol. 97: 489-505.
- Deacon, J.W., Donaldson, S.J. & Last, F.T. 1983. Sequences and interactions of mycorrhizal fungi on birch. - Plant and Soil 71: 257-262.
- Dierssen, K. 1977. Zur Synökologie von *Betula nana* in Mitteleuropa. - Phytocoenologia 4: 180-205.
- Dietrich, H. 1963. Untersuchungen zum ökologischen und genetischen Birkenproblem. - Silva Genetica 12: 110-124.
- Dimbleby, G.W. 1952a. The root sap of birch on a podsol. - Plant and Soil 4: 141-153.
- Dimbleby, G.W. 1952b. Soil regeneration on the north-east Yorkshire moors. - J. Ecol. 40: 331-341.
- Dimbleby, G.W. 1953. Natural regeneration of pine and birch on the heather moors of north-east Yorkshire. - Forestry 26: 41-52.
- Dorp, D. van, Boot, R. & van der Maarel, E. 1985. Vegetation succession on the dunes near Oostvoorne, The Netherlands, since 1934, interpreted from air photographs and vegetation maps. - Vegetatio 58: 123-136.
- Ebersole J.J. 1989. Role of the seed bank in providing colonizers on a tundra disturbance in Alaska. - Can. J. Bot. 67: 466-471.
- Ebert, T.A. & Ebert, C.A. 1989. A method for studying vegetation dynamics when there are no obvious individuals: Virtual-population analysis applied to the tundra shrub *Betula nana* L. - Vegetatio 85: 33-44.
- Edwards, P.J. & Wratten, S.D. 1982. Wound-induced changes in palatability in birch (*B. pubescens* ssp. *pubescens*). - Am. Nat. 120: 816-818.
- Egberts, H. 1955. De invloed van de zuurgraad (pH) van de grond op de verschillende boomkwekerijgewassen (The influence of soil pH on different nursery plants). - Jaarb. Proefstn. omkwekerij, Boskoop 1954: 79-84.
- Eide, E. 1930. Sommervarmens betydning for granfrøets spireevne. - Meddr norske Skogforsves 3: 473-508.
- Eifler, I. 1956. Artkreuzungen bei Birken. - Der Züchter 26: 342-346.
- Eifler, I. 1958. Kreuzungen zwischen *Betula verrucosa* und *Betula pubescens*. - Der Züchter 28: 331-336.
- Eifler, I. 1960. Untersuchungen zur individuellen Bedingtheit des Kreuzungserfolges zwischen *Betula pendula* und *Betula pubescens*. - Silva Genetica 9: 159-165.
- Eifler, I. 1964. Untersuchungen zum Bestäubungsvergang und der Samenentwicklung bei Birkenartkreuzungen. - Der Züchter 34: 305-312.
- Ekrheim, O. 1935. Die Waldgrenzen auf der Haugesund-Halbinsel im westlichen Norwegen. - Skr. norske Vidensk. Akad. I. Mat.-naturv. Kl. 1934, 9: 1-70.
- Elagin, I.N. 1978. Response of pine, birch and aspen to prolonged lowering of soil temperature. - Lesovedenie 4: 53-59 (På russisk med engesk abstract).
- Elkington, T.T. 1968. Introgressive hybridization between *Betula nana* L. and *B. pubescens* Ehrh. in north-west Iceland. - New Phytol. 67: 109-118.
- Elkington, T.T. & Jones, B.M.G. 1974. Biomass and primary productivity of birch (*Betula pubescens* s. lat.) in south-west Greenland. - J. Ecol. 62: 821-830.

- Emberlin, J.C. & Baillie, I.C. 1989. Aspects of birch regeneration in two woods at Inverpolly National Nature Reserve, Wester Ross. - *Scott. For.* 34: 13-34.
- England, F.J.W. 1960. Leaf length variation in *Betula pubescens* Ehrh. - *Scottish Plant Breeding Station Report* 1960: 59-68.
- Enquist, F. 1933. Trädgränsundersökningar. - *Svenska Skogsv. För Tidskr.* 31: 145-214.
- Erdmann, G.G. 1990. Yellow birch (*Betula alleghaniensis* Britton). - I. Burns, R.M., red. *Silvics of native and naturalized trees in the United States and Puerto Rico*. USDA For. Serv. Washington, DC, Agric. Handb. 271.
- Eriksson, G. & Jonsson, A. 1986. A review of the genetic of *Betula*. - *Scand. J. For. Res.* 1: 421-434.
- Federer, C.A. 1977. Leaf resistance and xylem potential differ among broadleaves. - *For. Sci.* 23: 411-419.
- Fenner, M. 1985. *Seed ecology*. - Chapman and Hall, London.
- Fontaine, F.J. 1970. Het Geslacht *Betula*; bijdrage tot een monografie. - *Belmontia*, 13: 99-180.
- Frank, J. 1994. Effekter på jordforsuringen av mer lauvtrær i skogene i Sør-Norge. - I: Nilsen, P., red. *Tiltak mot for-suring av skog - en utredning om effekter på ulike deler av skogsystemet*. Aktuelt fra Skogforsk 1994,4. s. 75-93..
- Frankland, J.C. & Harrison, A.F. 1985. Mycorrhizal infection of *Betula pubescens* and *Acer pseudoplatanus*: relationships with seedlings growth and soil factors. - *New Phytol.* 101: 133-151.
- Freer-Smith, P.H. 1984. The responses of six broadleaved trees during long-term exposure to SO₂ and NO₂. - *New Phytol.* 97: 49-61.
- Fremstad, E. & Elven, R., red. 1987. Enheter for vegeta-sjonskartlegging i Norge. - *Økoforsk Utred.* 1987,1. Flere pag.
- Fries, T.C.E. 1913. Botanische Untersuchungen im nörd-lichsten Schweden. - *Vetensk. prakt. Unders. Lappl. Flora och Fauna* 2.
- Fries, T.C.E. 1918. Nogra kritiska synpunkter på skog-gränsproblemet. - *Svensk Bot. Tidsskr.* 12: 273-287.
- Fries, T. C. E. 1921. Björkskogsgränsens höjdläge inom Tromsø amt.- *Tidsskr. Skogbruk.* 29: 48-72.
- Fries, C. 1984. Den frösådda björkens invandring på hygget. - *Sveriges Skogsvårdsförb. Tidskr.* 82: 35-49.
- Frivold, L.H. 1982. Bestandsstruktur og produksjon i bland-ingsskog av bjørk (*Betula verrucosa* Ehrh., *B. pubescens* Ehrh.) og gran (*Picea abies* (L.) Karst.) i Sydøst-Norge. - *Meld. Norsk Landbr. Høgsk.* 61: 1-108.
- Frivold, L.H. 1986. Frøforyngelse av bjørk og gran på hogst-flater i lavlandet østafjells, i relasjon til vegetasjonstype og fuktighet. - *Medd. Nor. Inst. skogforsk.* 39,4: 67-84.
- Frivold, L.H. & Borchrevink, I. 1981. Biomasseproduksjon av lavlandsbjørk (*Betula verrucosa* Ehrh.) i en 6-årig for-søksplanting i Ås, Norge. - *Meld. Norsk Landbr. Høgsk.* 60: 1-17.
- Fægri, K. 1972. Geo-ökologiske Probleme der Gebirge Skandinaviens. - I: Troll, C., red. *Geocology of the high mountain regions of Eurasia*. Frankz Steiner Verlag, Wiesbaden. s. 98-106.
- Gardiner, A.S. 1968. The reputatin of birch for soil im-provement. A literature review. - *Forestry Commision Research and development Paper* 67. HSMO London.
- Gardiner, A.S. 1972a. A biometric study of leaf variation in some British birch populations. - *Forestry* 45: 37-47.
- Gardiner, A.S. 1972b. A review of the subspecies *carpatica* and *tortuosa* within the species *Betula pubescens* Ehrh. - *Trans. Bot. Soc. Edinburgh* 41: 451-459.
- Gardiner, A.S. 1973. Hybridization and introgression between the silver birch *B. pendula* Roth. and the pubescent birch, *B. pubescens* Ehrh. and a proposed method for their study. - *Merlewood Research and Development Paper* 38.
- Gardiner, A.S. 1981. *Betula pubescens* - the affinities of types in the Scottish Highlands with those of Continental Europe: a study of leaf morphology or the application of morphometrics. - I: Last F.T. & Gardiner. A.S., red. *Forest and woodland ecology*. Institute of Terrestrial Ecology, Cambridge. s. 78-81.
- Gardiner, A.S. 1984. Taxonomy of infraspecific variation in *Betula pubescens* Ehrh. with particular reference to the Scottish Highlands. - *Proc. Roy. Soc. Edinburgh* 85B: 13-26.
- Gardiner, A.S. & Jeffers, J.N.R. 1962. Analysis of the collective species *Betula alba* L. on the basis of leaf measurements. - *Silva Genetica* 11: 156-161.
- Gardiner, A.S. & Pearce, N.J. 1978. Leaf shape as an in-dicator of introgression between *Betula pendula* and *B. pubescens*. - *Trans. Bot. Soc. Edinburgh* 43: 91-103.
- Gibson, F. & Deacon, J.W. 1988. Experimental study of establishment of ectomycorrhizas in different regions of birch root systems. - *Transactions of the British Myco-logical Society* 91: 239-251.
- Gill, J.A. & Davy, A.J. 1983. Variation and polyploidy within lowland populations of the *B. pendula/B. pubescens* complex. - *New Phytol.* 94: 433-451.
- Gimingham, C.H. 1984. Ecological aspects of birch. - *Proc. Roy. Soc. Edinburgh* 85B: 65-72.
- Good, J.E.G., Williams, T.G. & Moss, D. 1985. Survival and growth of selected clones of birch and willow on restored opencast coal sites. - *J. Appl. Ecol.* 22: 995-1008.
- Granström, A. 1987. Seed viability of fourteen species during five years of storage in a forest soil. - *J. Ecol.* 75: 321-331.
- Granström, A. & Fries, C. 1985. Depletion of viable seeds of *Betula pubescens* and *Betula verrucosa* sown onto some north Swedish forest soils. - *Can. J. For. Res.* 15: 1176-1180.
- Grime, J.P. 1981. The role of seed dormancy in vegetation dynamics. - *Ann. Appl. Biol.* 98: 555-558.
- Grime, J.P., Hodgson, J.G. & Hunt, R. 1988. *Comparative plant ecology*. - Unwin-Hyman, London.
- Grøntved, J. 1942. The Pteridophyta and Spermatophyta of Iceland. - *The Botany of Island*, 4, Copenhagen.
- Grubb, P.J. 1986. The ecology of establishment. - I: Bradshaw, A.D., Goode, D.A. & Thorp, E.H.P., red. *Ecology and design in landscape*, 24th symposium of the British ecological society. Blackwell Scientific Publications, Oxford. s. 83-97.
- Gunnarsson, J.G. 1925. Monografi över Skanidnaviens Betulae. - Arlöv, Malmø.

- Haag, R.V. 1974. Nutrient limitations to plant production in two tundra communities. - *Can. J. Bot.* 52: 103-116.
- Hagman, M. 1963. Incompatibility in *Betula verrucosa* Ehrh. and *B. pubescens* Ehrh. - I: Geerts, S.J. *Genetics today*. I. Pergamon, Oxford. s. 211.
- Hagman, M. 1971. On self- and cross-incompatibility shown by *Betula verrucosa* Ehrh. and *Betula pubescens* Ehrh. - *Communications Institutti Forestalis Fenniae* 73: 1-125.
- Harding, J.S. 1981. Regeneration of birch (*Betula pendula* Ehrh. and *B. pubescens* Roth.). - I: Newbould, A.N. & Goldschmith, F.B., red. Appendix in *The regeneration of oak and beech litterature review*. Discussion papers in *Conservation* 33: 83-112. University College, London.
- Hari, P., Luukkanen, O., Pelkonen, P. & Smolander, H. 1975. Comparisons between photosynthesis and transpiration in birch. - *Physiol. Plant.* 33: 13-17.
- Harrison, A.F. & Helliwell, D.R. 1979. A bioassay for comparing phosphorous availability in soils. - *J. Appl. Ecol.* 16: 497-505.
- Hartley, S.E. 1988. The inhibition of phenolic biosynthesis in damaged and undamaged birch foliage and its effect on insect herbivores. - *Oecologia* 76: 65-70.
- Haukioja, E. & Niemälä, P. 1976. Does birch defend itself actively against herbivores? - Report Kevo Subarct. Res. Stat. 13: 44-47.
- Haukioja, E. & Niemälä, P. 1977. Retarded growth of a geometrid larva after mechanical damage to leaves of its host tree. - *Ann. Zool. Fenn.* 14: 48-52.
- Haukioja, E., Niemälä, P., Iso-Ilvari, H., Ojala, H. & Aro, E. 1978. Birch leaves as a resource for herbivores I. Variation in the suitability of leaves. - Report Kevo Subarct. Res. Stat. 14: 5-12.
- Heide, O.M. 1974. Growth and dormancy in Norway spruce (*Picea abies*). I. Interaction of photoperiod and temperature. - *Physiol. Plant.* 30: 1-12.
- Heide, O.M. 1993. Daylength and thermal time responses of budburst during dormancy release in some northern deciduous trees. - *Physiol. Plant.* 88: 531-540.
- Heikurainen, L. 1958. The root structure in mixed forests on drained bogs. - *Acta For. Fenn.* 67,2, 32 s. (På finsk).
- Helland, A. 1912. Trægrænser og sommervarmen. - *Tidsskr. Skogbr.* 20: 131-146, 169-175, 303-313.
- Helliwell, D.R. 1974. The growth of sycamore (*Acer pseudoplatanus* L.) and birch (*Betula verrucosa* Ehrh.) seedlings in different soils. - Merlewood Research and Development Paper 58.
- Helliwell, D.R. & Harrison, A.F. 1978. Variation in the growth of different seedlots of *Acer pseudoplatanus* L. and *Betula verrucosa* Ehrh. grown on different soils. - *Forestry* 51: 37-45.
- Helliwell, D.R. & Harrison, A.F. 1979. Effects of light and weed competition on the growth of seedlings of four tree species on a range of soils. - *Q. J. For.* 73: 160-171.
- Helms, A. & Jørgensen, C.A. 1925. Maglemøser i grib skov. Undersøgelser over vegetationen paa en nordsjaellandsk mose. - *Botanisk Tidsskrift* 39: 57-133.
- Hester, A.J., Miles, J. & Gimingham, C.H. 1991a. Succession from heather moorland to birch woodland. I. Experimental alteration of specific environmental conditions in the field. - *J. Ecol.* 79: 303-315.
- Hester, A.J., Miles, J. & Gimingham, C.H. 1991c. Succession from heather moorland to birch woodland. III. Seed availability, germination and early growth. - *J. Ecol.* 79: 329-344.
- Hill, M.O. & Stevens, P.A. 1981. The density of variable seed in soils of forest plantations in upland Britain. - *J. Ecol.* 69: 693-709.
- Hobbs, R.J., Mallik, A.U. & Gimingham, C.H. 1984. Studies on fire in Scottish heatland communities. III. Vital attributes of the species. - *J. Ecol.* 72: 963-976.
- Holm, S.-O. 1993. Reproductive patterns of birches (*Betula* spp.) in northern Sweden. - Doktor avhandling, Umeå Universitet, Umeå.
- Holm, S.-O. 1994. Reproductive patterns of *Betula pendula* and *B. pubescens* coll. along a regional altitudinal gradient in northern Sweden. - *Ecography* 17. I trykk.
- Horgan, J.M. & Wareing, P.F. 1980. Cytokinins and the growth responses of seedlings of *Betula pendula* Roth and *Acer pseudoplatanus* L. to nitrogen and phosphorous deficiency. - *J. Exp. Ecol.* 31: 525-532.
- Huikari, O. 1954. Experiments on the effect of anaerobic media upon birch, pine and spruce seedlings. - *Commun. Inst. For. Fenn.* 42,5: 1-13.
- Huikari, O. 1959. On the effect of anaerobic media upon the roots of birch, pine and spruce seedlings. - *Commun. Inst. For. Fenn.* 50,9: 1-16.
- Humphries, R.N. Jordan, M.A. & Guarino, L. 1982. The effect of water stress on the mortality of *Betula pendula* Roth. and *Buddeia davidii* Franch. seedlings. - *Plant and Soil* 64: 273-276.
- Hutnik, R.J. 1952. Identification of very small birch seedlings. - *J. For.* 50: 558.
- Hylander, N. 1955. List of plants of N.W. Europe. 1. Vascular plants. - Lund.
- Hyteborn, H., Packham, J.R. & Verwijst, T. 1987. Tree population dynamics, stand structure and species composition in the montane virgin forest of Vallibacken, northern Sweden. - *Vegetatio* 72: 3-19.
- Hällgren, J.-E., Sundbom, E. & Strand, M. 1982. Photosynthetic responses to low temperature in *Betula pubescens* and *Betula tortuosa*. - *Physiol. Plant.* 54: 275-282.
- Højland, J.G. & Pedersen, S. 1993. Dispersal, establishment and interactions with the environment. Carrot (*Daucus carota* L. ssp. *sativus* (Hoffm.) Arcangeli). - The Danish Environmental Protection Agency, The National Forest and Nature Agency, Ministry of the Environment, København.
- Håbjørg, A. 1972a. Effects of photoperiod and temperature on growth and development of three latitudinal and three altitudinal populations of *Betula pubescens* Ehrh. - *Meld. Norges Landbr. Høgsk.* 51,2: 1-27.
- Håbjørg 1972b. Effects of light quality, light intensity and night temperature on growth and development of three latitudinal populations of *Betula pubescens* Ehrh. - *Meld. Norges Landbr. Høgsk.* 51,26: 1-17.

- Håbjørg, A. 1977. Virkninger av daglengde, lysstyrke, lyskvalitet og temperatur på skuddvekst hos skandinaviske lauvtrær. - Rapp. Uppsatser, Inst. Skogsgenetik 27: 58-66.
- Håbjørg, A. 1978. Photoperiodic ecotypes in Scandinavian trees and shrubs. - Sci. Rep. Agr. Univ. Norway 57,33: 1-20.
- Hågvar, S. 1972. Altitudinal zonation of the geometrid larvae (Lep.) during a mass occurrence on birch at Sogndal, Western Norway, 1967. - Ent. Scand. 3: 69-74.
- Hågvar, S. 1976. Altitudinal zonation of the invertebrate fauna on branches of birch (*Betula pubescens* Ehrh.). - Norw. J. Ent. 23: 61-74.
- Håland, B. 1979. Terrestr undersøkingar på Storemyr, Mongstad. Ei myr på ytre Vestlandet med dvergbjørk. - Lindås-prosjektet Rapp. 25: 1-86. NAVF.
- Haaveraan, O. & Heljord, O. 1981. Improvement of moose (*Alces alces*) winter range by cutting and fertilization of birch (*Betula pubescens* ssp. *tortuosa*) in Gausdal, Vestfjell. - Scientific Reports of the Agricultural University of Norway 60: 1-16.
- Ingestad, T. 1957. Studies on the nutrition of forest tree seedlings. I. Mineral nutrition of birch (*Betula verrucosa*). - Physiol. Plant. 10: 418-439.
- Ingestad, T. 1970. A definition of optimum nutrient requirements in birch seedlings. I. Physiol. Plant. 23: 1127-1138.
- Ingestad, T. 1971. A definition of optimum nutrient requirements in birch seedlings. II. Physiol. Plant. 24: 118-125.
- Ingestad, T. 1977. Nitrogen and plant growth; maximum efficiency of nitrogen fertilizers. - Ambio 6: 146-151.
- Ingestad, T. 1979. Nitrogen stress in birch seedlings. II. N, K, P, Ca, and Mg nutrition. - Physiol. Plant. 45: 149-157.
- Ingestad, T. 1981. Nutrition and growth of birch and grey alder seedlings in low conductivity solutions and at varied relative rates of nutrient addition. - Physiol. Plant. 52: 454-466.
- Ingestad, T. & Lund, A.-B. 1979. Nitrogen stress in birch seedlings. I. - Physiol. Plant. 45: 137-148.
- Ingleby, K., Last, F.T. & Mason, P.A. 1985. Vertical distribution and temperature relations of sheathing mycorrhizas of *Betula* spp. growing on coal spoil. - For. Ecol. Managem. 12: 279-285.
- Jacks, G.V. 1932. A study of some Yorkshire moorland soils. - Forestry 6: 27-39.
- Jalas, J. & Suominen, J., red. 1972. Atlas Florae Europaeae 3. - Committee for mapping the flora of Europe and Societas Biologica Fennica Vanamo.
- Jarvis, P.G. & Jarvis, M.S. 1963. The water relations of tree seedlings. I. Growth and water use in relation to soil water potential. II. Transpiration in relation to soil water potential. - Physiol. Plant. 16: 215-253.
- Jentys-Szaferowa, J. 1949. Analysis of the collective species *Betula alba* L. on the basis of leaf measurements. I. Aim and method of the work on the example of *Betula verrucosa*. - Bulletin de l'Académie polonaise des sciences et des lettres. Classe des sciences mathématiques et naturelles. Série B, 1949: 175-214.
- Jentys-Szaferowa, J. 1950. Analysis of the collective species *Betula alba* L. on the basis of leaf measurements. II. *Betula pubescens*, *B. tortuosa* and *B. carpatica*. - Bulletin de l'Académie polonaise des sciences et des lettres. Classe des sciences mathématiques et naturelles. Série B, 1950: 1-61.
- Johansson, T. 1986. Development of suckers by two-year-old birch (*Betula pendula* Roth) at different temperatures and light intensities. - Scand. J. For. Res. 1: 17-26.
- Johansson, T. 1991. Sprouting ability of two-year-old birch *Betula pendula* stumps exposed to different light intensities during five years. - Scand. J. For. Res. 6: 509-518.
- Johansson, L.-G. & Linder, S. 1975. The seasonal pattern of photosynthesis of some vascular plants on a subarctic mire. - I: Wielgolaski, F.E., red. Fennoscandian tundra ecosystems 1-2. - Ecological Studies 16-17: 194-200.
- Johnsson, H. 1945. Interspecific hybridization within the genus *Betula*. - Hereditas 31: 163-176.
- Johnsson, H. 1949. Hereditary precocious flowering in *Betula verrucosa* and *B. pubescens*. - Hereditas 35: 112-114.
- Johnsson, H. 1974. Genetic characteristics of *Betula verrucosa* Ehrh. and *B. pubescens* Ehrh. - Annales Forestales 6,4: 91-127.
- Jonasson, S. 1982. Organic matter and phytomass on three north Swedish tundra sites, and some connections with adjacent tundra areas. - Holarctic Ecology 5: 367-375.
- Joseph, H.C. 1929. Germination and vitality of birch seed. - Bot. Gaz. 87.
- Juntilla, O. 1970. Effects of stratification, gibberellic acid and germination temperature on the germination of *Betula nana*. - Physiol. Plant. 23: 425-433.
- Juntilla, O. 1976. Effects of red and far-red irradiation on seed germination in *Betula verrucosa* and *Betula pubescens*. - Zeitschrift für Pflanzenphysiologie 80: 426-435.
- Juul, J.G. 1925. lagtagelser over vegetativ formering hos fjellbjørken. - Tidsskrift for skogbruk 1925.
- Kallio, P. & Lehtonen, J. 1973. Birch forest damage caused by *Oporinia autumnata* (Bkh.) in 1965-66 in Utsjoki, N. Finland. - Rep. Kevo Subarctic Res. Stat. 10: 55-69.
- Kallio, P. & Lehtonen, J. 1975. On the ecocatastrophe of birch forests caused by *Oporinia autumnata* (Bkh.) and the problem of reforestation. - Ecological Studies 17: 174-180.
- Kallio, P. & Mäkinen, Y. 1978. Vascular flora of Inari, Lapland. 4. Betulaceae. - Rep. Kevo Subarc. Res. Stat. 14: 38-63.
- Kallio, P., Niemi, S., Sulkinoja, M. & Valanne, T. 1983. The Fennoscandian birch and its evolution in the marginal forest zone. - I Morisset, P. & Payette, S., red. Tree-line ecology. Proceedings of the Northern Quebec Tree-line Conference. Centre d'études nordiques Université Laval Québec. Nordicana 47: 101-110.
- Karlén, W. 1983. Holocene fluctuations of the Scandinavian alpine tree-limit. - I Morisset, P. & Payette, S., red. Tree-line ecology. Proceedings of the Northern Quebec Tree-line Conference. Centre d'études nordiques Université Laval Québec. Nordicana 47: 55-59.
- Karlsson, P.S. & Nordell, K.O. 1987. Growth of *Betula pubescens* and *Pinus sylvestris* seedlings in a subarctic environment. - Funct. Ecol. 1: 37-44.

- Karlsson, P.S. 1991. Intraspecific variation in photosynthetic light response and photosynthetic nitrogen utilization in the mountain birch, *Betula pubescens* ssp. *tortuosa*. - *Oikos* 60: 49-54.
- Kaunisto, S. 1972. Effect of fertilization on the success of planting, and the number of self-sown seedlings on a *Sphagnum fuscum* bog at Kivisuo Experimental Field. (På finsk). - *Folia For.* 139. 11 s.
- Kaunisto, S. 1981. Birch regeneration in a peat cut-away area. - *Suo* 32: 53-60.
- Kauppi, A., Kiviniitty, M. & Ferm, A. 1987. Growth habits and crown architecture of *Betula pubescens* Ehrh. of seed and sprout origin. - *Can. J. For. Res.* 18: 1603-1613.
- Kauppi, A., Kiviniitty, M. & Ferm, A. 1988. Sprouting ability and significance for coppicing of dormant buds on *Betula pubescens* Ehrh. stumps. - *Scand. J. For. Res.* 3: 343-354.
- Kearney, M.S. 1982. Recent seedling establishment at timberline in Jasper National Park, Alta. - *Can. J. Bot.* 60: 2283-2287.
- Kelly, R.M. & Mecklenburg, R.A. 1978. The effect of photoperiod and defoliation on root growth of European birch (*Betula pendula*) seedlings. - *HortScience* 13,3: 369.
- Kelly, R.J. & Mecklenburg, R.A. 1980. Growth responses of European birch seedlings to daylength and root pruning. - *HortScience* 15: 828.
- Kennedy, D. & Brown, I.R. 1983. The morphology of the hybrid *Betula pendula* Roth x *B. pubescens* Ehrh. - *Watsonia* 14: 329-336.
- Kennedy, D., Cameron, A.D. & Brown, I.R. 1980. Vegetative propagation of two birch species. - *Arboricultural Journal* 4: 168-176.
- Kenworthy, J.B., Aston, D. & Bucknall, S.A. 1972. A study of hybrids between *Betula pubescens* Ehrh. and *Betula nana* L. from Sutherland - an integrated approach. - *Trans. Bot. Soc. Edinburgh* 42: 517-539.
- Khoon, W.G. & Gimmingham, C.H. 1984. Birch regeneration in heath vegetation. - *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, 85B: 73-81.
- Kjelland-Lund, J. 1981. Hva er fjellskog? - *Tidskr. Skogbruk* 1981,1: 46-60.
- Kinnaird, J.W. 1974. Effect of site conditions on the regeneration of birch (*Betula pendula* Roth. and *B. pubescens* Ehrh.). - *J. Ecol.* 62: 467-473.
- Kinnaird, J.W. & Kemp, E. 1970. Effect of shade on the growth of birch. - *Nature Conservancy Res. Scotland Rep.* 1968-70: 32-33.
- Kleinschmitt, J. & Otto, H.-J. 1980. Prüfung von Birkenherkünften und Einzelbäumen sowie Züchtung mit Birke. - *Der Forst und Holzwirt* 35: 81-88.
- Koski, V. 1985. Adaptation of trees to the variation in the length of the growing season. - In: Kaurin, Å., Junntila, O. & Nilsen, J., red. Plant Production in the North. Proc. Plant Adaptation Workshop, Tromsø, Norway, 4-9 September 1983. Norwegian University Press., Tromsø. s. 267-276.
- Koski, V. & Sievänen, R. 1985. Timing of growth cessation in relation to the variations in the growth season. - I: Tigerstedt, P.M.A., Putonen, P. & Koski, V., red. Crop physiology of forest trees. Proc. International Conf. Managing Forest Trees as cultivated plants, Helsinki Finland, 23-28 July 1984. Univ. Helsinki, Finland. s. 167-193.
- Koski, V. & Selkäinaho, J. 1982. Experiments on the joint effect of heath sum and photoperiod on seedlings of *Betula pendula*. - *Commun. Inst. For. Fenn.* 105: 1-34.
- Koski, V. & Tallquist, R. 1978. Results from long-time measurements of the quality of flowering and seed crop of forest trees. - *Folia Forestalia* 364: 1-60.
- Kullman, L. 1979. Change and stability in the altitude of the birch tree-limit in the southern Swedish Scandes 1915-1975. - *Acta phytogeogr. suec.* 65: 1-121.
- Kullman, L. 1981. Some aspects of the ecology of the Scandinavian subalpine birch forest belt. - *Wahlenbergia* 7: 99-112.
- Kullman, L. 1984a. Germinability of mountain birch (*Betula pubescens* ssp. *tortuosa*) along two altitudinal transects downslope from the tree-limit, in Sweden. - *Rep. Kevo Subarctic Res. Stat.* 19: 11-18.
- Kullman, L. 1984b. Transplantation experiments with saplings of *Betula pubescens* ssp. *tortuosa* near the tree-limit in Central Sweden. - *Holarct. Ecol.* 7: 289-293.
- Kullman, L. 1989. Recent retrogression of the forest-alpine tundra ecotone (*Betula pubescens* Ehrh. ssp. *tortuosa* (Ledeb.) Nyman) in the Scandes Mountains, Sweden. - *J. Biogeography* 16: 83-90.
- Kullman, L. 1991. Structural change in a subalpine birch woodland in North Sweden during the past century. - *J. Biogeography* 18: 53-62.
- Kytka, J. 1979. Populacie *Betula pubescens* Ehrh. na Slovensku. I. Variability listov. - *Folia Dendrologica* 6: 48-59.
- Langhammer, A. 1981. Breddegradsøkotyper av lavlandsbjørk (*Betula verrucosa*). - *Meld. Norges Landbruks-høgskole* 60,1: 1-12.
- Langhammer, A. 1982. Vekststudier på hengebjørk (*Betula verrucosa*). - *Meld. Norges Landbruks-høgskole* 61,23: 1-43.
- Leitakari, E. 1935. Koivum juuristo (Summary: The root system of *Betula verrucosa* and *odorata*). - *Acta For. Fenn.* 41,2: 1-216.
- Lid, J. 1984. Norsk og svensk flora. - *Det norske samlaget, Oslo.*
- Lid, J. & Lid, D.T. i trykk. Norsk flora. 6. utg. ved Reidar Elven.- *Det norske samlaget, Oslo.*
- Lindquist, B. 1945. *Betula callosa* Notö, a neglected species in the Scandinavian subalpine forests. - *Svensk. Bot. Tidskr.* 39: 161-186.
- Lindquist, B. 1947. On the variation in Scandinavian *Betula verrucosa* Ehrh. with some notes on the *Betula* series *verrucosae* Sukaz. - *Svensk. Bot. Tidskr.* 41: 45-80.
- Lindroth, S. 1972. Utbredningen av *Betula verrucosa* inom Norrbottens län. - *Sv. Bot. Tidskr.* 66: 407-416.
- Lines, R. 1984. Man's use of birch - past and present. - *Proc. Roy. Soc. Edinburgh* 85B: 203-213.
- Linné, C. von 1753. *Species Plantarum*. - *Salvius, Stockholm.*

- Logan, K.T. 1965. Growth of tree seedlings as affected by light intensity. - I: White birch, yellow birch, sugar maple and silver maple. Dep. For. Can. Publ. 1121, 16 s.
- Longman, M. 1978. Spring phenology and productivity of *Betula pendula* and *Betula pubescens* in Scotland. - M.Sc. thesis, University, Aberdeen.
- Longman, K.A. 1984. Physiological studies in birch. - Proc. Roy. Soc. Edinburgh 85B: 97-113.
- Longman, K.A. & Wareing, P.F. 1959. Early induction of flowering in birch seedlings. - Nature, London 184: 2037-2038.
- Løken, A. 1957. Lavlandsbjørkas (*Betula verrucosa* Ehrh.) utbredelse i Pasvikdal. - Meddr Norske SkogforsVes. 14: 317-338.
- Löve, A. 1944. A new triploid *Betula verrucosa*. - Sv. Bot. Tidsskr. 38: 381-393.
- Löve, A. & Löve, D. 1956. A cytotaxonomical conspectus of the Icelandic flora. - Acto Horti Gothobergensis 20: 65-290.
- Lutz, H.J. 1956. Ecological effects of forest fires in the interior of Alaska. - USDA, Washington, DC, Tech. Bull. 1133. 121 s.
- Lyr, H., Hoffman, G. & Dohse, K. 1963. The influence of degrees of shading on dry matter production in young plants of some forest species I. - Flora, Jena 153: 291-311.
- Lyr, H., Hoffmann, G. & Engel, W. 1964. The influence of degrees of shading on drymatter production in young plants of some forest species II. - Flora, Jena 155: 305-330.
- Lyr, H. & Hoffman, G. 1967. Growth rates and growth periodicity of tree roots. - I: Romberger, J.A. & Mikola, P., red. International review of forestry research. 2. Academic press Inc., New York and London.
- Lähde, E. & Raulo, J. 1977. Development of silver birch (*Betula pendula* Roth) seedlings outplanted at different developmental stages on plowed reforestation areas in North Finland. - Communicationes Instituti Forestalis Fenniae 91: 1-30.
- Maillette, L. 1982. Structural dynamics of silver birch. I. The fates of buds. - J. Appl. Ecol. 19: 203-218.
- Makhnev, A.K. & Mamaev, S.A. 1972. Sitert etter Perala, D.A. & Alm, A.A. 1990a.
- Malmström, C. 1949. Studier över skogstyper och trädslagsfördelning inom Västerbottens län. - Meddelanden från Statens Skogsforskningsinstitut 37,11: 1-231.
- Malmström, C. 1949. Studier över skogstyper och trädslagsfördelning inom Vesterbottens län. - Medd. Statens SkogforskInst. 37: 1-231.
- Marquis, D.A. 1965. Regeneration of birch and associated hardwoods after patch cutting. - USDA For. Serv. Northeast. For. Exp. Stn. Res. pap. NE-32. 12 s.
- Marquis, D.A., Björkbom, J.C. & Yelenosky, G. 1964. Effect of seedbed condition and light exposure on paper bich regeneration. - J. For. 62: 876-881.
- Mason, P.A., Last, F.T., Pelham, J. & Ingleby, K. 1982. Ecology of some fungi associated with an ageing stand of birches (*Betula pendula* and *B. pubescens*). - For. Ecol. Management. 4: 19-39.
- Mason, P.A., Wilson, J. & Last, F.T. 1983. The concept of succession in relation to the spread of sheathing mykorrhizal fungi on inoculated tree seedlings growing in unsterile soils. - Plant and Soil 71: 247-256.
- Mason, P.A., Wilson, J. & Last, F.T. 1984. Mykorrhizal fungi of *Betula* spp. affecting their occurrence. - Proc. Roy. Soc. Edinburgh 85B: 141-151.
- Matlack, G.R. 1989. Secondary dispersal of seed across snow in *Betula lenta*, a gap-colonizing tree species. - J. Ecol. 77: 853-869.
- Matthes-Sears, U., Matthes-Sears, W.C., Hastings, S.J. & Oechel, W.C. 1988. The effects of topography and nutrient status on the biomass, vegetative characteristics, and gas exchange of two deciduous shrubs on an arctic tundra slope. - Arct. Alp. Res. 20: 342-352.
- McVean, D.N. 1966. Establishment of native trees and shrubs on a Scottish nature reserve by direct seed sowing. - Scott. For. 20: 26-36.
- Miles, J. 1981. Effect of birch on moorlands. - Institute of Terrestrial Ecology, Cambridge, Great Britain. 18 s.
- Miles, J. & Kinnaird, J.W. 1979a. The establishment and regeneration of birch, juniper and Scots pine in the Scottish highlands. - Scottish Forestry 33: 102-119.
- Miles, J. & Kinnaird, J.W. 1979b. Grazing: with particular reference to birch, juniper and Scots pine in the Scottish highlands. - Scottish Forestry 33: 280-289.
- Miles, J., Welch, D. & Chapman, S.B. 1978. Vegetation management in the uplands. - I: Heal, O.W., red. Upland land use in England and Wales. Countryside Commission, Cheltenham. Publication Number CCP111. s. 77-95.
- Miles, J. & Young, W.F. 1980. The effects on heathland and moorland soils in Scotland and northern England following colonization by birch (*Betula* spp.). - Bull. Ecol. 11: 233-242.
- Millar, A. 1965. The effect of temperature and day length on the height growth of birch (*Betula pubescens*) at 1900 feet in the northern Pennines. - J. Appl. Ecol. 2: 17-29.
- Miller, G.R. 1971. Grazing and the regeneration of shrubs and trees. - Range Ecology Research, 1st Progress Report. Nature Conservancy, Edinburgh, s. 27-40.
- Miller, H.G. 1984. Nutrient cycles in birchwoods. - Proc. Roy. Soc. Edinburgh 85B: 83-96.
- Mitchell, A. 1974. A field guide to the trees of Britain and Northern Europe. - Collins, London.
- Morgenthaler, H. 1915. Beiträge zur Kenntnis des Formenkreises der Sammelart *Betula alba* L. - Vierteljahrsschrift der Naturforschergesellschaft in Zürich 60: 433-567.
- Mork, E. 1933. Temperaturen som foryngelsesfaktor i de nordtrønderske granskoger. - Meddr norske SkogforsVes. 16: 1-156.
- Mork, E. 1944. Om bjørkefruktens bygning, modning og spiring. - Meddr norske SkogforsVes. 8: 423-471.
- Mork, E. 1951. Faktorer som virker på spireevnen hos furu-, gran- og bjørkefrø. - Meddr norske SkogforsVes. 38: 1-14.
- Mork, E. 1957. Om frøkvalitet og frøproduksjon hos furu i Hirkjølen. - Meddr norske SkogforsVes. 48: 353-379.
- Mork, E. 1968. Økologiske undersøkelser i fjellskogen i Hirkjølen forsøksområde. - Meddr norske SkogforsVes. 25: 467-596.

- Mork, E. 1970. Klimaet i fjellskog og skoggrensener og dets betydning for skogens vekst og utbredelse mot snaufjellet. - Tidsskr. Skogbruk 78: 197-208.
- Moss, R. 1968. Food selection and nutrition in Ptarmigan (*Lagopus mutus*). - Symposia of the Zoological Society of London 21: 207-216.
- Murray, M.B., Cannell, M.G.R. & Smith, R.I. 1989. Date of budburst of fifteen tree species in Britain following climatic warming. - J. Appl. Ecol. 26: 693-700.
- Mäliköinen, E. 1977. Annual primary production and nutrient cycling in a birch stand. - Commun. Inst. For. Fenn. 91,5.
- Natho, G. 1959. Variationsbreite und Bastardbildung bei Mitteleuropäischen Birkensippen. - Feddes Repertorium 61: 211-273.
- Neighbour, E.A., Cottam, D.A. & Mansfield, T.A. 1988. Effects of sulphur dioxide and nitrogen on the control of water loss by birch (*Betula* spp.). - New Phytol. 108: 149-157.
- Newton, I. 1972. Finches. - Collins, London.
- Newton, A.C. & Pigott, C.D. 1991. Mineral nutrition and mycorrhizal infection of seedling oak and birch. I. Nutrient uptake and the development of mycorrhizal infection during seedling establishment. - New Phytol. 117: 37-44.
- Niemelä, T. 1975. On Fennoscandian Polypores. IV. *Phellinus igniarius*, *P. nigricans* and *P. populicola* n. sp. - Ann. Bot. Fenn. 12: 93-122.
- Nordhagen, R. 1928. Die Vegetation und Flora des Sylenegebietes. - Skr. Norske Vidensk.-Akad. I. Mat.-naturvid. Kl. 1927,1: 1-612.
- Nordhagen, R. 1943. Sikiisdalen og Norges fjellbeiter. - Bergens Mus. Skr. 22: 1-607.
- Nokes, D.C.B. 1979. Biosystematic studies of *Betula pendula* Roth and *B. pubescens* Ehrh. in Great Britain. - PhD thesis (CNA), The Polytechnic, Wolverhampton.
- Norman, J.M. 1883. Yderligere bidrag til kunnskapen om karplantenes utbredning i det nordenfjeldske Norge søndenfor polarkredsen. - Det mallingske bogtrykkeri, Kristiania.
- Norman, J.M. 1901. Norges arktiske flora. II. Oversigtlig fremstilling af karplantenes utbredning, forhold til omgivelserne m.m. 2den halvdel. - Aschehoug & Co., Kristiania.
- Nygren, M. & Kellomäki, S. 1983. Effect of shading on leaf structure and photosynthesis in young birches, *Betula pendula* Roth and *B. pubescens* Ehrh. - Forest Ecology and Management 7: 119-132.
- Odland, A. i trykk. Differences in the vertical distribution of *Betula pubescens* in Norway and its ecological significance.
- Odland, A., Aarrestad, P.A. & Kvamme, M. 1989. Botaniske undersøkelser i forbindelse med vassdragsregulering i Jostedalen, Sogn og Fjordane. - Univ. Bergen Bot. Inst. Rapp. 47: 1-210.
- Odland, A., Bevanger, K., Fremstad, E., Hanssen, O., Reitan, O. & Aagard, K. 1992. Fjellskog i Sør-Norge: biologi og forvaltning. - NINA Oppdragsmelding 123: 1-90.
- Osonubi, O. & Davies, W.J. 1981. Root growth and water relations of oak and birch seedlings. - Oecologia 51: 343-350.
- Ovington, J.D. & Madgwick, H.A.I. 1959. The growth and composition of natural stands of birch. - Plant and Soil 10: 271-283.
- Payette, S., Deshayes, J. & Gilbert, H. 1982. Tree seed populations at the treeline in Rivière aux Feuilles area, Northern Quebec, Canada. - Arct. Alp. Res. 14: 215-221.
- Peace, T.R. 1962. Pathology of trees and shrubs. - Clarendon Press, Oxford.
- Peidano, M. & Moreno, G. 1989. The genus *Betula* (Betulaceae) in the Sistema Centra (Spain). - Willdenowia 18: 343-359.
- Pelham, J. & Mason, P.A. 1978. Aseptic cultivation of saplings trees for studies of nutrient responses with particular reference to phosphate. - Ann. Appl. Biol. 88: 415-419.
- Pelham, J. & Mason, P.A. 1981. Nutritional variants of birch. - I: Last, F.T. & Gardiner, A.S., red. Forest and woodland ecology. Institute of terrestrial Ecology, Cambridge. s. 78-81.
- Pelham, J., Kinnaird, J.W., Gardiner, A.S. & Last, F.T. 1984. Variation and productive capacity of *Betula pendula* and *B. pubescens*. - Proc. Roy. Soc. Edinburgh 85B: 27-41.
- Pelham, J., Gardiner, A.S., Smith, R.I. & Last, F.T. 1988. Variation in *Betula pendula* Ehrh. (Betulaceae) in Scotland: its nature and association with environmental factors. - Bot. J. Linn. Soc. 96: 217-234.
- Pennington, W. 1974. The history of British vegetation. - English Universities Press, London.
- Perala, D.A. & Alm, A.A. 1990a. Reproductive ecology of birch: a review. - Forest Ecology and Management 32: 1-38.
- Perala, D.A. & Alm, A.A. 1990b. Regeneration silviculture of birch: a review. - Forest Ecology and Management 32: 39-77.
- Pichugina, N.P. 1972. Effects of ecological factors upon seed formation of certain interspecies hybrids of birch. - Ekologiya 6: 89-91.
- Pigott, C.D. 1983. Regeneration of oak-birch woodland following exclusion of sheep. - J. Ecol. 71: 629-646.
- Pisek, A., Larcher, W., Moser, W. & Pack, I. 1969. Kardinale Temperaturbereiche der Photosynthese und Grenztemperaturen des Lebens der Blätter verschiedener Spermatophyten. III. Temperaturabhängigkeit und optimaler Temperaturbereich der Netto-Photosynthese. - Flora 158: 608-630.
- Pohl, F. 1937. Die Pollenkorngewichte einige windblütiger Pflanzen und ihre ökologische Bedeutung. (Beiträge zur Morphologie und Biologie des Pollens VII). - Beihefte zum Botanischen Centralblatt 57A: 112-116.
- Powell, L.E. 1976. Effect of photoperiod on endogenous abscisic acid in *Malus* and *Betula*. - HortScience 11: 498-499.
- Rackham, O. 1980. Ancient woodland: its history, vegetation and uses in England. - Edward Arnold, London.
- Raulo, J. & Koski, V. 1975. Height growth of different progenies of *Betula verrucosa* Ehrh. in south and middle Finland. - Communicationes Instituti Forestalis Fenniae 84,7: 1-30.

- Raulo, J. & Koski, V. 1977. Growth of *Betula pendula* Roth in southern and central Finland. - *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae* 90,5: 1-39.
- Resvoll-Holmsen, H. 1918. Fra fjeldskogene i det østnordlige Norge. - *Tidsskr. Skogbr.* 26: 107-223.
- Resvoll-Holmsen, H. 1928. Om skoggrensene og spireevne hos frø av fjellbirk. - *Tidsskr. for skogbruk*, Oslo.
- Rinne, P., Kauppi, A. & Ferm, A. 1987. Induction of adventitious buds and sprouts on birch seedlings (*Betula pendula* Roth and *B. pubescens* Ehrh.). - *Can. J. For. Res.* 17: 545-555.
- Ritter, G. 1969. Über die Wirkung unterschiedlicher Beschattung auf die Phosphataufnahme von Gehölzjungpflanzen. - *Arch. Forstwiss.* 18: 973-977.
- Rohmeder, E. 1951. Beiträge zur Keimungsphysiologie der Forstpflanzen. - Bayerischer Landwirtschaftsverlag, München, 140 s.
- Roll-Hansen, F. & Roll-Hansen, H. 1993. Sykdom på skogstrær. 2. utg. - Landbruksforlaget, Oslo.
- Roskham, J.C. 1977. Biosystematics of insects living in female birch catkins. I. Gall midges of the genus *Semudobia* Kieffer (Diptera, Cecidomyiidae). - *Tijdschrift voor Entomologie* 120: 153-197.
- Roskham, J.C. & van Uffelen, G.A. 1981. Biosystematics of insects living in female birch catkins. III. Plant - insect relation between white birches, *Betula* L. section *Exelsae* (Koch) and gall midges of the genus *Semudobia* Kieffer (Diptera, Cecidomyiidae). - *Netherl. Zool.* 31: 533-553.
- Safford, L.O. & Filip, S.M. 1974. Biomass and nutrient content of 4-year-old fertilized and unfertilized northern hardwood stands. - *Can. J. For. Res.* 4: 549-554.
- Safford, L.O., Bjorkbom, J.C. & Zasada, J.C. 1990. Paper birch (*Betula papyrifera* Marsh.). - I: Burns, R.M., red. *Silvics of native and naturalised trees of the United States and Puerto Rico*. USDA Forest Service, Washington DC, Agric. Handb. 271.
- Sanantonio, D., Hermann, R.K. & Overton, W.S. 1977. Root biomass and studies in forest ecosystems. - *Pedobiologia* 7: 1-31.
- Santamour, F.R.jr. & McCardle, A.J. 1989. Checklists of cultivars in *Betula* (birch). - *Journal of Arboriculture* 15,7: 170-176.
- Sarvas, R. 1948. A research on the regeneration of birch in southern Finland. - *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae* 35,4: 1-91.
- Sarvas, R. 1952. On the flowering of birch and the quality of the seed crop. - *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae* 40,7: 1-38.
- Sarvas, R. 1956. Investigations into the flowering and seed quality of forest trees. - *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae* 45,7: 1-37.
- Sarvas, R. 1972. Investigations on the annual cycle of development of forest trees. Active period. - *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae* 73,3: 1-110.
- Schilling, A.D. 1984. Birch in cultivation. - *Proc. Roy. Soc. Edinburgh* 85B: 197-202.
- Schumacher, T. 1978. Guide to amenticolous species of the genus *Ciboria* in Norway. - *Norw. J. Bot.* 25: 145-155.
- Shaw, M.R. 1984. Insects associated with birch. - *Proc. Roy. Soc. Edinburgh* 85B: 169-181.
- Silferberg, K. 1982. Näringsanalys i två spårämnesgödslade granplanteringar. - *Folia For.* 526, 12s.
- Silkstone, B.E. 1987. Consequences of leaf damage for subsequent insect grazing on birch (*Betula* spp.): a field experiment. - *Oecologia* 74: 149-152.
- Simms, E. 1978. British thrushes. - Collins, London.
- Sinker, C.A. 1962. The north Shropshire meres and mosses: a background for ecologists. - *Field Studies* 1: 101-138.
- Skinemoen, K. 1943. Lauvskogen. - Det norske skogsselskap, Oslo.
- Skinemoen, K. 1969. Skogskjøtsel. - Landbruksforlaget, Oslo.
- Skre, O. 1991a. Temperature effects on the growth of mountain birch (*Betula pubescens* Ehrh.), elm (*Ulmus glabra* Huds.) and maple (*Acer platanoides* L.) seedlings in continuous light. - *Medd. Skogforsk.* 44,5: 1-44.
- Skre, O. 1991b. Growth experiments with seedlings of mountain birch (*Betula pubescens* Ehrh.) and lowland birch (*B. pendula* Roth.) grown at varying temperature, light and photoperiod. - *Medd. Skogforsk.* 44,6: 1-41.
- Skre, O. 1991c. Chemical composition of mountain birch (*Betula pubescens* Ehrh.) and lowland birch (*B. pendula* Roth.) seedlings, grown at varying temperature, light and photoperiod. - *Medd. Skogforsk.* 44,8: 1-28.
- Skre, O. 1991d. Dark respiration rates and their relationships with photosynthesis rates and chemical components in mountain birch (*Betula pubescens* Ehrh.), elm (*Ulmus glabra* var. *scabra* Huds.) and maple (*Acer platanoides* L.) leaves. - *Medd. Skogforsk.* 45,10: 1-26.
- Skre, O. 1992a. Photosynthesis and respiration rates in leaves of mountain birch (*Betula pubescens* Ehrh.) and related tree species. - *Medd. Skogforsk.* 45,6: 1-23.
- Skre, O. 1992b. Effects of altitude on growth in ecotypes of mountain birch (*Betula pubescens* Ehrh.) and lowland birch (*B. pendula* Roth.). - *Medd. Skogforsk.* 45,11: 1-30.
- Skre, O. 1992c. Nutrient limitation in three populations and the possible function of alternative respiration as a growth-regulating mechanism. - *Medd. Skogforsk.* 46,8: 1-28.
- Skre, O. 1993. Growth processes in mountain birch (*Betula pubescens* Ehrh. ssp. *tortuosa*) and other deciduous tree species, with particular reference to dark respiration as a factor limiting growth at low temperatures. - *Skogforsk. Rapp.* 44,6: 1-41.
- Smolander, H., Hari, P. & Luukkanen, O. 1975. Effect of water stress on transpiration in birch seedlings. - *Physiol. Plant.* 35: 107-110.
- Sonesson, M. & Hoogesteger, J. 1983. Recent tree-line dynamics (*Betula pubescens* Ehrh. ssp. *tortuosa* (Ledeb.) Nyman) in Northern Sweden. - I: Morriset, P. & Payette, S., red. *Tree line ecology. Proceedings of the Northern Québec Tree-line conference. Centre d'études nordiques Université Laval, Québec. Nordica* 47: 47-54.
- Stern, K. 1961. Über den Erfolg einiger über drei Generationen gefühten Auslese Blüten bei *Betula verrucosa*. - *Silva Genetica* 10: 48-51.

- Stern, K. 1963a. Über die Abhängigkeit des Bluhens der Sandbirke von Erbgut und Umwelt. - *Silvae Genetica* 12: 25-31.
- Stern, K. 1963b. Versuche über die Selbststerilität bei der Sandbirke. - *Silvae Genetica* 12: 80-82.
- Stubbs, F.B. 1986. Provisional key to British plant galls. - British Plant Gall Society.
- Stushnof, C. & Junttila, O. 1986. Seasonal development of cold stress resistance in several plant species at a coastal and a continental location in North Norway. - *Polar Biol.* 5: 129-133.
- Sulkinoja, M. 1981. Lapin koivulajien muuntelusta ja risteystymiestä. - *Lapin tutkimusseura Vuosikirja* 22: 22-30.
- Sulkinoja, M. & Valanne, T. 1980. Polyembryology and abnormal germination in *Betula pubescens* subsp. *tortuosa*. - *Rep. Kevo Subarc. Res. Stat.* 16: 31-33.
- Sulkinoja, M., Inki, M. & Valanne, T. 1981. Lapin koivu. - *Luonnontutkija* 85,3: 111-116.
- Summer-Smith, D. 1963. The house sparrow. - Collins, London.
- Sunnerheim, K., Palo, R.T., Theander, O. & Knutsson, P.-G. 1988. Chemical defence in birch. Platyphylloside: a phenol from *Betula* inhibiting digestibility. - *J. Chem. Ecol.* 14: 549-560.
- Sveinbjörnsson, B. 1983. Bioclimate and its effect on the carbon dioxide flux of mountain birch (*Betula pubescens* Ehrh.) at its altitudinal tree-line in the Torneträsk area, Northern Sweden. - I: Morisset, P. & Pagette, S., red. 1983. Tree-line ecology. Proceedings of the Northern Quebec Tree-line Conference. Centre d'études nordiques Université Laval Québec. *Nordicana* 47: 111-122.
- Sveinbjörnsson, B. 1987. Biomass proportioning as related to plant size in juvenile mountain birch near Abisko, Swedish Lapland. - *Rep. Kevo Subarctic Res. Stat.* 20: 1-8.
- Söyrinki, N. 1938. Studien über die generative und vegetative Vermehrung der Samenpflanzen in der alpinen Vegetation Petsamo-Lapplands. I Allgemeiner Teil. - *Ann. Bot. Soc. "Vanamo"* 11,1: 1-323.
- Söyrinki, N. 1939. Studien über die generative und vegetative Vermehrung der Samenpflanzen in der alpinen Vegetation Petsamo-Lapplands. II Spezieller Teil. - *Ann. Bot. Soc. "Vanamo"* 14,1: 1-406.
- Tamm, O. 1932. Der Baume Waldboden in Schweden. - *Proceedings of the second international congress of soil sciences* 5: 178-187.
- Taylor, G. & Davies, W.J. 1985. The control of leaf growth of *Betula* and *Acer* by photoenvironment. - *New Phytol.* 101: 259-268.
- Taylor, G. & Davies, W.J. 1988. The influence of photosynthetically-active radiation and simulated shadelight on the control of leaf growth of *Betula* and *Acer*. - *New Phytol.* 108: 393-398.
- Tengwall, T.Å. 1920. Die Vegetation des Sarekgebietes. - *Naturw. Untersuch. des Sarekgebietes* B. 3,4: 269-436.
- Tenow, O. 1972. The outbreaks of *Oporinia autumnata* Bkh. and *Operophtera* spp. (Lep.: Geometridae) in the Scandinavian mountain chain and the northern Finland 1862-1968. - *Zoologiska Bidrag. Supplement* 2: 12-23.
- Tenow, O. 1983. Topoclimatic limitations to the outbreaks of *Epirrita* (= *Oporina*) *autumnata* (Bkh.) (Lepidoptera: Geometridae) near the forest limit of the mountain birch in Fennoscandia. - I: Morisset, P. & Payette, S., red. Tree line ecology. Proceedings of the Northern Quebec Tree-line Conference. Centre d'études nordiques Université Laval. Quebec. *Nordicana* 47: 159-164.
- Thomas, P.A. & Kenworthy, J.B. 1980. Sun and shade leaves in *Betula pubescens* and *Betula pendula*. - *Trans. Bor. Soc. Edinburgh* 43: 235-244.
- Thompson, K. & Grime, J.P. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. - *J. Ecol.* 67: 893-921.
- Thompson, K., Grime, J.P. & Mason, G. 1977. Seed germination in response to diurnal fluctuations in temperature. - *Nature* 267: 147-149.
- Tischler, G. 1950. Die Chromosomenzahlen der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. - Dr. W. Junk, The Hague.
- Tollan, I. 1937. Skoggrenser på Nordmøre. - *Meddr Vestl. Forsøksst.* 20: 1-143.
- Tranquillini, W. 1979. Physiological ecology of the alpine timberline. - *Ecological Studies* 31.
- Treter, U. 1984. Die Baumgrenzen Skandinaviens. Ökologische und dendroklimatische Untersuchungen. - Franz Steiner Verlag, Wiesbaden GmbH.
- Tubbs, C.H. 1963. Root development of yellow birch in a humus and sandy loam. - *USDA For. Serv. Lake States For. Exp. Stn. Res. Note* LS-33. 2 s.
- Tønnsberg, T. 1992. The sorediate and isidiate, corticolous, crustose lichens in Norway. - *Sommerfeltia* 14: 1-331.
- Ungerson, J. & Scherdin, G. 1962. Untersuchungen über den Tagesverlauf der Photosynthese und Atmung unter natürlichen Bedingungen in der Subarktis (Finnisch Lapland). - *Ann. Bot. Soc. "Vanamo"* 32: 1-22.
- Ungerson, J. & Scherdin, G. 1965. Beitrag zur Kenntnis des Tagesverlaufes der Photosynthese und der Atmung bei *Betula nana* L. - *Ann. Bot. Fenn.* 2:236-242.
- Vaarama, A. 1970. Induces mutations and polyploids in birch, *Betula* spp. Final report, I-V. - Department of Botany, University of Turku.
- Vaarama, A. & Valanne, T. 1973. On the taxonomy, biology and origin of *Betula tortuosa* Ledeb. - *Rep. Kevo Subarc. Res. Stat.* 14: 38-63.
- Vaartaja, O. 1949. High surface soil temperatures. - *Oikos* 1: 6-28.
- Vaartaja, O. 1954. Factors causing mortality of tree seeds and succulent seedlings. - *Acta For. Fenn.* 62: 31s.
- Vaartaja, O. 1956. Photoperiodic response in germination of seed of certain trees. - *Can. J. Bot.* 34: 377-388.
- Vaartaja, O. 1962. The relationship of fungi to survival of shaded tree seedlings. - *Ecology* 43: 547-549.
- Valanne, T. 1973. Germination experiments on the seeds of *Betula* species. - *Turun yliopiston julkaisuja. AII* 52: 7-35.
- Ve, S. 1930. Skogstrærnes forekomst og høidegrenser i Årdal. - *Meddr Vestland. forstl. Forsøksst.* 13,4: 1-94.
- Ve, S. 1940. Skog og treslag i Indre Sogn frå Lærdal til Fillefjell. - *Meddr Vestland. forstl. Forsøksst.* 23,7: 1-224.

- Vegis, A. 1963. Climatic control of germination, bud break, and dormancy. - I: Evans, L.T. red. Environmental control of plant growth. Academic Press, New York and London, s. 265-287.
- Verwijst, T. 1988a. Environmental correlates of multiple-stem formation in *Betula pubescens* ssp. *tortuosa*. - *Vegetatio* 76: 29-36.
- Verwijst, T. 1988b. Population dynamics of birch (*Betula* spp.) and coexisting species in relation to the environment. - *Acta Univ. Ups.* Comprehensive summaries of the Uppsala dissertations from the Faculty of Science. 125: 1-23.
- Viramo, J. 1962. Über die an der Zwergbirke (*Betula nana* L.) minierenden Insektarten. - *Ann. Ent. Fenn.* 28: 118-126.
- Volden, S. 1977. Virkninger av nitrogen, kalium, fosfor og kalk på veksten av lignoser og stuader i kar. - *Forsk. Fors. Landbruket* 28: 417-429.
- Wang, C.W. & Perry, T.O. 1958. The ecotypic variation of dormancy, chilling requirements, and photoperiodic response in *Betula* species. - *Proc. Intern. Congr. Genetic.* 10: 307.
- Wang, T. & Tigerstedt, P.M.A. 1993. Variation in growth rhythm among families and correlation between growth-rhythm and growth rate in *Betula pendula* Roth. - *Scand. J. For. Res.* 8: 489-497.
- Warren, R.C. 1976. Microbes associated with buds and leaves: some recent investigations on deciduous trees. - I: Dickinson, C. & Preece, T.F., red. Microbiology of aerial plant surfaces. Academic Press, London. s. 361-374.
- Weller, D.E. 1987. Self-thinning exponent correlated with allometric measurements of plant geometry. - *Ecology* 68: 813-821.
- Wiegers, J. 1985. Succession in fenn woodland ecosystems in the Dutch Hat districts. With special reference to *Betula pubescens* Ehrh. - *Dissertationes Botanicae* 84. Cramer, Vaduz.
- Williams, D.A. 1982. Chemotaxonomy and cytology of birches in Scotland. - *Thesis summary, For. Abst.* 43: 603-604.
- Wilson, M. & Henderson, D.M. 1966. British rust fungi. - University Press, Cambridge.
- Yoda, K., Kira, T., Ogawa, M. & Hozumi, K. 1963. Intraspecific competition among higher plants. XI. Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. - *J. Biology (Osaka)* 14: 107-129.
- Zackrisson, O. 1977. Influence of forest fires in the north Swedish boreal forests. - *Oikos* 29: 22-32.
- Aas, B. 1964. Bjørke- og barskogsgrensener i Norge. - Hovedoppgave, Univ. i Oslo. Upubl.

Vedlegg

I denne utredningen er det bedt om svar på en rekke spørsmål etter en bestemt mal, etter mønster fra en dansk utredning om gulrot (*Daucus carota*) (Højland & Pedersen 1993). De aller fleste av disse spørsmålene er av så generell karakter at de ikke kan besvares enkelt. Det blir derfor henvist til det aktuelle kapittelet ovenfor. Spørsmålene er her oversatt til norsk.

- | | |
|--|---|
| <p>1 Beskrivelse og taxonomi Se 1.1</p> <p>2 Spredning av plantene og deres gener</p> <p>2.1 Biologiske faktorer som påvirker spredning av plantenes genetiske kombinasjoner og/eller deres gener</p> <p>2.1.1 Reproduker artene seksuelt Alle artene reprodukerer seksuelt, se kap.9</p> <p>2.1.2 Har artene enkeltstående blomster Nei, blomstene sitter i rakler, se kap. 9.1</p> <p>2.1.3 Har plantene blomstrene i blomsterstand Blomstene sitter i rakler, se kap. 9.1</p> <p>2.1.4 Er blomstringsperioden til plantene kjent Ja, se kap. 8</p> <p>2.1.5 Er noen betingelser som influerer pollenspredning kjent Ja, se kap. 9.1</p> <p>2.1.6 Er frø- og fruktsetting hos plantene kjent Ja, se kap. 9</p> <p>2.1.7 Er noen betingelser som påvirker frø og fruktspredning kjent Ja, se kap. 9.2</p> <p>2.1.8 Har plantene asexuell reproduksjon Ja, se kap. 10.1</p> <p>2.1.9 Er kromosomtallet i vegetative celler kjent Ja, se kap. 1.3 og tabell 3</p> <p>2.1.10 Danner artene hybrider med andre arter Ja, alle <i>Betula</i>-artene hybridiserer, og selv tilbakekryssinger er kjent, se kap. 1.4</p> <p>2.1.11 Er andre biologiske karakteristika kjent som påvirker spredning av de genetiske karakterene av planten og/eller deres gener</p> | <p>2.2 Kjente eller antatte miljøfaktorer som påvirker spredningen av plantene eller deres gener</p> <p>2.2.1 Har vindretning lokal effekt på genspredningen Både pollen og frø spres med vind</p> <p>2.2.2 Har vindstyrken lokal effekt på genspredningen Sterk vind kan være kritisk for <i>B. pendula</i> og <i>B. pubescens</i>, se kap. 2.3.3</p> <p>2.2.3 Har vannbevegelse effekt på genspredningen Frø spres med vann</p> <p>2.2.4 Påvirker temperaturen reproduksjon og spredning Ja, både for veksten, frøproduksjon, frømodning og spiring, se kap. 2.3.1, 3.1 og 9.3.1</p> <p>2.2.5 Påvirker luftfuktigheten reproduksjon og spredning I liten grad</p> <p>2.2.6 Er forekomsten av passende voksesteder en begrensende faktor for artenes utbredelse Nei</p> <p>2.2.7 Er andre miljøfaktorer kjent som påvirker utbredelsen av artene og deres gener Alle bjørkeartene har relativt vid økologisk amplitude, se kap. 2, 3 og 4</p> <p>3 Etablering av artene</p> <p>3.1 Beskrivelser av artenes geografiske utbredelse, habitat og interaksjoner med andre organismer innen habitatene</p> <p>3.1.1 Er artenes spontane geografiske utbredelse kjent Ja, se kap. 2.1 og 2.2</p> <p>3.1.2 Er artene introdusert til områder innen Europa</p> <p>3.1.3 Er resten av artenes geografiske utbredelse kjent Ja</p> <p>3.1.4 Er artene kosmopolitter Vanlige på den nordlige halvkule</p> <p>3.1.5 Er habitatene til artene i området av spontan geografisk utbredelse kjent Ja</p> <p>3.1.6 Er habitatene til artene i resten av det geografiske utbredelsesområdet kjent Ja</p> <p>3.1.7 Mer informasjon om utbredelsen av artene, habitater og interaksjoner med andre organismer innen habitatet Se kap. 2, 5 og 6</p> |
|--|---|

- 3.2 Livsløpet og reproduksjonen til artene
- 3.2.1 Er livslengden til artene kjent
B. pubescens blir sjelden over 100 år, *B. pendula* kan bli noe eldre. Det er ikke oppgitt noen alder for *B. nana*
- 3.2.2 Er "half-life" for populasjoner av artene kjent
Ukjent
- 3.2.3 Har artene seksuell reproduksjon
Ja, se kap. 9
- 3.2.4 Har artene aseksuell reproduksjon
Ja, og spesielt vanlig hos *B. nana* og *B. pubescens* ssp. *czerepanovii*
- 3.2.5 Annen informasjon angående livsløpet og reproduksjon
Se kap. 9 og 10
- 3.3 Overlevelse
- 3.3.1 Har artene frøbank
Ja, men frøene lever trolig bare en kort tid
- 3.3.2 Har frøene spesielle krav for spiring
Ja, se kap. 9.3
- 3.3.3 Spirer frøene bare en gang om året
?
- 3.3.4 Spirer frøene flere ganger om året
?
- 3.3.5 Har artene frøplantebank
Ja, iallefall *B. pubescens* ssp. *czerepanovii*
- 3.3.6 Er artenes overlevelse begrenset av daglengde og lysforhold
Alle bjørkeartene er påvirket av fotoperiodisme, og også deres frø, se kap. 3.2 og 3.3
- 3.3.7 Er artenes overlevelse begrenset av temperaturforhold
Bjørkeartene har stor toleranse mot lave temperaturer, se kap. 3.1
- 3.3.8 Er artenes vokseform kjent
Ja
- 3.3.9 Er livsform når det gjelder vanntilgang kjent
?
- 3.3.10 Er artene tolerante ovenfor tørke eller oversvømmelse
Tørke kan være kritisk for bjørkeartene da de i liten grad økonomiserer med vannforbruket. Bjørkeartene tåler i liten grad oversvømmelse
- 3.3.11 Andre opplysninger når det gjelder overlevelse
- 3.4 Biologiske forhold som er viktig for overlevelse og reproduksjon av artene
- 3.4.1 Er overlevelse av artene avhengig av seksuell reproduksjon
Nei
- 3.4.2 Er artenes vedvarenhet avhengig av en nedre minste-størrelse for populasjonen
Nei
- 3.4.3 Er artenes vedvarenhet avhengig av en kontinuerlig introduisering av planter
Nei
- 3.4.4 Andre biologiske forhold som er viktige for overlevelse og reproduksjon av artene
- 3.5 Kjente eller antatte miljøbetingelser som påvirker overlevelse og reproduksjon av artene
- 3.5.1 Er artene næringskrav kjent
Generelt sett ja, se kap. 4
- 3.5.2 Er artene assosiert med marine miljøer
Nei
- 3.5.3 Er artene assosiert med ferskvann
Nei
- 3.5.4 Har artene noen krav til en spesiell type jordsmonn
Generelt sett nei
- 3.5.5 Er artenes edafiske krav kjent
Generelt sett ja
- 3.5.6 Er artene sensitive til vindeksponering
B. pendula og *B. pubescens* tåler ikke for sterk vind, uten at dette kan kvantifiseres
- 3.5.7 Påvirker tilførsel av gjødsel artenes overlevelse og reproduksjon
Generelt sett nei, men *B. nana* tåler ikke mye gjødsel
- 3.5.8 Er artene resistente mot herbicider
Effekter av ulike herbicider på bjørk er beskrevet av bl.a. Fryer & Makepeace (1978), Marrs 1984, 1985) og Lund-Høie (1975).
- 3.5.9 Påvirker atmosfærisk forurensing artene
Trolig i liten grad
- 3.5.10 Påvirkes artene av tråkk
Generelt sett lite
- 3.5.11 Er andre forhold kjent som påvirker overlevelse og reproduksjon av artene
- 3.6 Relasjoner mellom artene og andre organismer

| | | | |
|-------|---|-------|---|
| 3.6.1 | Er artene utsatt for beitedyr Ja | 4.2.4 | Endrer artene jordsmonnets pH Ja, se kap. 4.2 |
| 3.6.2 | Har artene noen kjemiske forsvarsmekanismer mot beitedyr Ja, påvist hos <i>B. pubescens</i> , se kap. 6 | 4.2.5 | Er artene nitrogenfikserende Ja, i symbiose, se kap. 6 |
| 3.6.3 | Er artene utsatt for parasitter I allefall <i>B. pubescens</i> | 4.2.6 | Andre interaksjoner mellom artene og miljøprosesser |
| 3.6.4 | Har artene noen kjemiske forsvarsmekanismer mot parasitter Trolig, se kap. 5 | 4.3 | Potensiale til artene for stor økning i populasjonen |
| 3.6.5 | Er artene følsomme mot konkurranse på frøplante-stadiet Ja, spesielt <i>B. pubescens</i> og <i>B. pendula</i> | 4.3.1 | Har artene ulike økotypen Ja, se kap. 1.6 og 3.6 |
| 3.6.6 | Er artene følsomme mot konkurranse etter frøplante-stadiet Ikke <i>B. pubescens</i> og <i>B. pendula</i> , men <i>B. nana</i> kan skygges ut av høyere planter | 4.3.2 | Har artene bare mulighet for en stor økning i populasjonen under spesielle miljøbitengelser Ja |
| 3.6.7 | Er artene parasitter Nei | 4.3.3 | Har artene mulighet for store økninger i populasjonen under mange ulike miljøbitengelser Ja |
| 3.6.8 | Er artene symbionter Ja, se kap. 5.1 | 4.3.4 | Unngår herbivorer artenes habitater Nei |
| 3.6.9 | Er andre relasjoner mellom artene og andre organismer kjent Se kap. 5 | 4.3.5 | Har artene mulighet til å innta en nisje som er lite representert i den lokale floraen ? |
| 4 | Interaksjoner mellom artene og miljøet | 4.3.6 | Har artene andre potensiale for store økninger i populasjonene i omgivelsene ? |
| 4.1 | Patogene virkninger på mennesker, dyr og planter | 4.3.7 | Er andre potensiale til artene til å øke deres populasjoner kjent ? |
| 4.1.1 | Har artene giftvirkninger på mennesker Nei | 4.4 | Kjente eller antatte virkninger på andre organismer innen omgivelsene |
| 4.1.2 | Har artene giftvirkninger på dyr Nei | 4.4.1 | Er planteslekten representert av andre arter i området Nei, slekten omfatter 3 arter i Norge |
| 4.1.3 | Er artene vert for patogene organismer Ikke kjent | 4.4.2 | Hybridiserer artene Ja, se kap. 1.4 |
| 4.2 | Interaksjoner mellom artene og miljøprosesser | 4.4.3 | Har artene mulighet til å endre plantediversiteten i et område ? |
| 4.2.1 | Er størrelsen av artene kjent Ja, se kap. 1.2 | 4.4.4 | Har artene mulighet til å endre dominansforholdene innen et område/habitat Ja |
| 4.2.2 | Er biomassen eller økningen i biomassen til artene kjent Ja, se kap. 10 | 4.4.5 | Har artene andre kjente effekter på organismer i omgivelsene ? |
| 4.2.3 | Er næringsomsetningsraten til artene kjent Delvis, se kap. 4 | 4.5 | Andre interaksjoner som påvirkes av omgivelsene |

4.5.1 Er andre interaksjoner som påvirker omgivelsene kjent ?

4.6 Artenes verdi for mennesker

4.6.1 Har artene verdi for mennesker
Ja, i stor grad

4.6.2 Har artene tidligere hatt verdi for mennesker
Ja, i stor grad, se f.eks. Barth (1949). En oversikt over tidligere og nåtidig bruk av bjørk i England er gitt av Lines (1984).

5 Sammendrag

5.1 Taksonomi og generell beskrivelse

I denne sammenhengen omtales følgende arter og underarter:

B. pendula Roth (hengebjørk)

B. pubescens Ehrh. (vanlig bjørk)

B. pubescens ssp. *pubescens*

B. pubescens ssp. *czerepanovii* (fjellbjørk)

B. nana L. (dvergbjørk)

Hybrider kan dannes ved kryssning mellom alle bjørkeartene i Norge, men dette skjer i ulik grad mellom artene og frekvensen er forskjellig fra sted til sted. Hybridisering har lenge blitt antatt å være årsaken til vanskelighetene i bjørketaksonomien, og den store morfologiske variasjonen innen slekten *Betula*, spesielt i subarktiske miljøer.

Både *B. pendula* og *B. pubescens* er morfologisk svært variabel, og det er påvist økologisk betinget variasjon i morfologiske karakterer.

5.2 Spredning av artene og deres gener

B. pendula og *B. pubescens* er vanlige over det meste av Europa, men *B. pendula* mangler i de nordligste områdene og på Island. *B. pendula* finnes lenger mot sør i Europa og Asia enn *B. pubescens*, mens utbredelsen av *B. pubescens* går lenger mot nord og øst enn *B. pendula*. I alpin sone i nordvest Skandinavia danner *B. pubescens* ssp. *czerepanovii* skoggrensa og også grensen mot tundraen. Mot nordgrensen finnes nesten ikke renbestander av *B. pendula*. *B. nana* finnes vesentlig i Fennoskandia, Island og Nord-Russland, og mer sparsomt i Mellom-Europa.

5.3 Etablering av artene

I fjellskog formerer bjørka seg vesentlig vegetativt. Frekvensen av skuddskyting og skuddstørrelse avhenger av lysintensitet og temperatur. Vegetativ formering er mer vanlig hos *B. pubescens* ssp. *czerepanovii* enn hos *B. pendula*.

Betula spp. produserer en stor, men vekslende mengde av frø hvert år. Dette, sammen med at frøene er kortlevde betyr at

frøforsyningen er irregulær mer enn kontinuerlig (Gimingham 1984). Antall frø produsert av *B. pendula* og *B. pubescens* varierer fra år til år. Det meste av frøene faller innen en avstand på 40-50 m fra trærne.

Bjørkefrøplantene koloniserer hurtig mark som er helt vegetasjonsløs. Små frøplanter er sensitive til tørke, og vanntapet gjennom tørre perioder øker med temperaturen. På grunn av de små næringsreservene i frøene er frøplantene avhengige av umiddelbar tilgang på næring og fuktighet. Primær etablering er derfor avhengig av substrattypen og interaksjoner med andre arter (konkurranse med andre arter og mykorrhizainfeksjon).

Det er påvist raske endringer i utbredelsen av bjørkearter både ved deres høydegrenser og ved nordgrensen, og at dette i vesentlig grad henger sammen med svingninger i sommertemperaturen. *B. pubescens* ssp. *czerepanovii* er en opportunist, d.v.s. at den kan overleve lange perioder med ugunstige forhold, men den er klar til å benytte fordeler av korte, klimatiske gunstige perioder. Den reproduktive strategien innebærer en "bank" av hardføre unplanter.

5.4 Interaksjoner mellom artene og omgivelsene

Bjørkeartene er generelt sett tilpasset et kaldt klima, og de vokser best ved relativt lave temperaturer. Optimumstemperaturen for vekst (*B. pubescens*) ligger mellom 15 og 20 °C, for *B. nana* noe lavere (rundt 13 °C). Generelt sett antas både *B. pubescens* og *B. pendula* å ha store klimatiske toleranser. De østlige utpostene til artene i Sibir faller sammen med en midlere januarstemperatur på -30 °C for *B. pubescens* og -20 °C for *B. pendula*. Den sørlige grensa for de to artene i Europa og Asia faller sammen med isolinjer for midlere juli nedbør rundt 10 mm for *B. pendula* og 50 mm for *B. pubescens*. Bjørk er generelt sett betraktet som en jordforbedrer på næringsfattig mark.

5.5 Sammendrag og generell vurdering av *Betula*

Ett av de største problemene knyttet til studier av *Betula* er de store genetiske variasjonene innen artene. Regionale populasjoner kan vise store arvelige forskjeller i fysiologi, fenologi og morfologi som kan tolkes som tilpasninger til regionale miljøforhold. Denne genetiske differensieringen medfører at resultater fra en lokal undersøkelse vanskelig kan brukes direkte til å tolke eller forutsi oppførselen til bjørk på andre steder.

292

nina
oppdrags-
melding

ISSN 0802-4103
ISBN 82-426-0490-8

Norsk institutt for
naturforskning
Tungasletta 2
7005 Trondheim
Tel. 73 58 05 00