



DIREKTORATET FOR  
NATURFORVALTNING

UTREDNING



DN-utredning 8-2012

# Kunnskapsstatus for spredning og effekter av fremmede bartrær på biologisk mangfold

# Kunnskapsstatus for spredning og effekter av fremmede bartrær på biologisk mangfold

DN-utredning 8-2012

**Utgiver:**

Direktoratet for naturforvaltning

**Dato:** September 2012

**Antall sider:** 44

**Emneord:**

Fremmed art, invaderbarhet, invasjonspotensial, koniferer, spredningshastighet, økologisk effekt

**Keywords:**

Alien species, conifers, ecological effect, invasibility, invasiveness, spread velocity

**Bestilling:**

Direktoratet for naturforvaltning,  
postboks 5672 Sluppen, 7485 Trondheim  
Telefon: 73 58 05 00  
Telefaks: 73 58 05 01  
[www.dirnat.no/publikasjoner](http://www.dirnat.no/publikasjoner)

**Refereres som:**

H. Sandvik 2012. Kunnskapsstatus for spredning og effekter av fremmede bartrær på biologisk mangfold. DN-utredning 8-2012

ISBN (Trykt): 978-82-8284-073-6

ISBN (PDF): 978-82-8284-072-9

ISSN (Trykt): 978-82-8284-074-3

ISSN (PDF): 1891-4616

**Layout:** Guri Jermstad AS

**Trykk:** Skipnes AS

**Foto forside:** © Kim Abel/Naturarkivet.no

**EKSTRAKT:**

Fremmede bartrær har lenge vært en integrert del av det norske skogbruket. Siden fremmede arter kan gjøre stor skade på den stedegne naturen, er det et stort behovet for en pålitelig risikovurdering av fremmede treslag. Her presenteres kunnskapsstatusen på feltet i form av en litteraturgjennomgang.

Det mest betydningsfulle resultatet angående invasjonspotensialet er at spredningsevnen til et treslag i mye større grad determineres av langdistansespredning enn av kortdistansespredning. Utredninga gir en oversikt over innsiktene som mekanistiske (dvs. fluiddynamiske) modeller har gitt på dette området, og anvender dem på de norske treslagene. Basert på disse modellene blir det tydelig at avstanden mellom bestander av fremmede treslag og sårbare områder bør være flere kilometer. Planting i vindutsatte områder (loskråninger og bakketopper) bør unngås. Arter med størst spredningsevne er høye trær med lette frø.

Når det gjelder invaderbarhet av ulike habitater og naturtyper, er åpne landskap mest utsatt for å bli invadert. De fleste fremmede bartreslag som brukes i Norge er *r*-strateger, som lett etablerer seg i enger og heier.

Bortsett fra gjengroing av åpne landskap har fremmede bartrær for det meste små til moderate effekter på norsk natur. Påvirkninga av det stedegne biologiske mangfoldet er ofte svakt negativt, men til dels i samme eller mindre størrelsesorden enn den naturlige variasjonsbredden. Kunnskapsgrunnlaget på dette feltet er imidlertid fremdeles veldig tynt og åpenbarer flere tydelige forskningsbehov.

**ABSTRACT:**

Alien conifers have long been an integrated part of forestry in Norway. Non-native species can be extremely harmful to native biota, and so there is a great need for reliable risk assessments of alien tree species. This report summarises the current knowledge base by means of a literature survey.

The single most important result regarding invasiveness is that the spread velocity of trees is determined by long-distance dispersal (LDD) rather than short-distance dispersal. An introduction to mechanistic (i.e., fluid dynamic) models of seed dispersal is presented and applied to Norwegian data. Based on these models, it is recommended that the minimum distance between an alien tree plantation and vulnerable areas should be several kilometres. Plantations should not be allowed in wind-exposed areas such as windward slopes and hilltops. The species with the greatest LDD potential are tall trees with light seeds.

In terms of invasibility, open landscapes are most vulnerable to tree invasions. Most alien conifers planted in Norway are *r*-selected species and establish readily in grassland.

Besides the transformation of open landscapes, alien conifers have mostly small to intermediate effects on Norwegian biota. In several cases, the impact on native biodiversity is weakly negative, although partially within the limits of natural variability. The knowledge base in this area is still unsatisfactory and reveals several research needs.

# Forord

På verdensbasis regnes fremmede arter som en av de største truslene mot naturmangfoldet. Fremmede eller invasive arter kan fungere som predatorer på, hybridisere med eller parasitterer på andre arter, og således konkurrere ut et vidt spekter av stedegen europeisk flora og fauna. Som følge av dette reduseres det biologiske mangfoldet, samtidig som trusselen mot allerede truede arter øker. På denne måten er fremmede arter med på å endre økosystemenes struktur, inkludert de tjenestene som disse ivaretar (økosystemtjenester). Dette betyr at fremmede arter ikke bare kan ha store økologiske effekter, men også potensielt gi store økonomiske kostnader.

Mennesket har opp igjennom historien gjentatte ganger både med og uten hensikt introdusert arter til steder utenfor sitt naturlige utbredelsesområde. En del fremmede arter har derfor over tid utviklet seg til å bli et viktig element i mange primærnæringer, bl.a. innenfor skogbruket. Fremmede bartrær og spesielt bartrær av utenlandsk opprinnelse har vært mye brukt av skogbruket i forbindelse med skogreising i områder som før ikke var tresatt, eller tresatt av andre ikke-økonomiske treslag. Aktiviteten for skogreising av fremmede treslag var spesielt stor mellom 60 og 80-tallet, men bruken av disse treslagene har aktualitet også i våre dager.

Konvensjonen om biologisk mangfold (CBD) forplikter de landene som har underskrevet avtalen til å; "forhindre innførsel av, kontrollere eller utrydde fremmede arter som truer økosystem, livsmiljø eller arter." Den nye naturmangfoldloven er det viktigste redskapet i forvaltningen av fremmede arter i Norge, og en nylig vedtatt forskrift vil nå regulere utsetting av utenlandske treslag til skogbruksformål, herunder produksjon av juletrær og pyntegrønt.

Kunnskapsbasert forvaltning forutsetter at forvaltningen får en regelmessig statusoppdatering særlig på det vitenskapelige området. Denne utredningen gir en god litteraturgjennomgang og analyse av spredning og effekter fremmede bartrær kan ha på biologisk mangfold i Norge. Utredningen er finansiert av Direktoratet for naturforvaltning.

Trondheim, november 2012

Yngve Svarte  
direktør, avdeling for artsforvaltning

# Forfatterens forord

Denne utredninga er basert på en litteraturgjennomgang som ble gitt i oppdrag og finansiert av Direktoratet for naturforvaltning, og gjennomført ved Senter for bevaringsbiologi, NTNU. Jeg takker begge institusjonene for støtte. Ana Trakhtenbrot (Movement Ecology Laboratory, Hebrew University of Jerusalem) satte meg inn i spredningsøkologiens mysterier og delte de nyeste, fremdeles upubliserte innsiktene på dette feltet – jeg er veldig takknemlig for hennes hjelp.

Trondheim, september 2012

Hanno Sandvik  
Senter for bevaringsbiologi, Institutt for biologi, NTNU

# Innhold

<b>1 Innledning</b> .....	6
1.1 Avgrensninger og definisjoner.....	6
1.2 Søkekriterier.....	7
<b>2 Invasjonspotensial</b> .....	10
2.1 Fallstudier.....	10
2.2 Fenomenologiske modeller.....	13
2.3 Mekanistiske modeller.....	19
2.4 Konklusjon.....	27
<b>3 Invaderbarhet</b> .....	28
<b>4 Økologiske effekter</b> .....	30
<b>5 Anbefalinger</b> .....	34
<b>6 Referanser</b> .....	36
<b>7 Vedlegg</b> .....	42



# 1 Innledning

Fremmede treslag har i lang tid blitt planta ut i norsk natur. Etter 1950 økte introduksjonen av fremmede bartrær til Norge kraftig, og det som omtales som den norske skogreising nådde sin topp på 1960-tallet med et skogreist areal på rundt 100 km<sup>2</sup> per år, for så å avta sterkt etter 1990 (Nygaard & Stabbetorp 2006). Skogreisinga berørte hovedsakelig de norske kyststrøkene fra Vestlandet til Nord-Norge og benytta fremfor alt norsk gran (*Picea abies*), men innebar og innebærer altså også utplantning av en rekke utenlandske treslag. I dag dekker de fremmede bartrærne et areal på omlag 800 km<sup>2</sup>, noe som tilsvarer 1 % av Norges produktive skogareal (Øyen m.fl. 2009). Samtidig er andelen som fremmede bartrær utgjør lokalt, til dels mye større, f.eks. 15 % av skogs- og utmarksarealene langs kysten (Stabbetorp & Nygaard 2005). Sitkagran alene står for ca. 500 km<sup>2</sup>, fulgt av vrifuru (80 km<sup>2</sup>), bergbuskfuru (60 km<sup>2</sup>) og lutzgran (50 km<sup>2</sup>).

I de senere tiår har det blitt tydelig at innføringa av fremmede arter ikke bare betyr en økonomisk gevinst for den berørte næringa, men kan medføre store økologiske risikoer for naturmiljøet, risikoer for folkehelse samt økonomiske tap for andre næringer (for en oversikt se Mooney & Hobbs 2000; Sax, Stachowicz & Gaines 2005; Cadotte, McMahon & Fukami 2006; Davis 2009; Elven m.fl. 2012). Globalt sett er treslag blant noen av de mest skadebringende fremmede arter, men dette er fremfor alt et alvorlig problem på Sørhalvkula, der invaderende akasier (*Acacia* spp.), eukalyptuser (*Eucalyptus* spp.) og furuer (*Pinus* spp.) peker seg ut som verstingene (Richardson, Williams & Hobbs 1994; Tucker & Richardson 1995; Richardson 1998a; Richardson & Higgins 1998). På Nordhalvkula har ikke fremmede treslag skapt like store problemer (Mortenson & Mack 2006), og en litteraturoversikt over situasjonen i Europa har vist at det er forholdsvis få publikasjoner om invaderende bartrær, og enda færre som eksplisitt omtaler dem som problematiske (Carrillo-Gavilán & Vilà 2010).

Nå er det selvfølgelig ikke slik at Europa må godta problemene som fremmede treslag måtte medføre, bare fordi problemene er enda mye større på Sørhalvkula. Det ligger heller ingen garanti for fremtida i at fremmede treslag hittil ikke er omtalt som noen stor risiko i europeisk sammenheng. Myking, Øyen & Sætersdal (2005:18) vurderer at «dagens nivå

[dvs. andel fremmede arter av skogarealet i Norge] ikke kan anses å representere en trussel mot biologisk mangfold på regional skala», men påpeker samtidig at den fremtidige situasjonen «i stor grad [er] avhengig av spredningsevnen til disse artene.» Derfor er det viktig å gi en oversikt over hva som er sikker kunnskap om artenes spredningsevne og økologiske effekter.

I Norge vil innføring og utsetting av fremmede arter bli regulert gjennom en ny forskrift under naturmangfoldloven (2009). Denne suppleres for treslagenes vedkommende gjennom forskrift om utsetting av utenlandske treslag (2012). En forsvarlig håndheving av lovens intensjon og forskriftens prinsipper forutsetter et godt kunnskapsgrunnlag. Risikovurderinga av fremmede arter i norsk natur (Gederaas m.fl. 2012) har vært et viktig skritt i denne retning. Her er bartrær representert i alle risikokategorier fra «ingen kjent risiko» (NK) til «svært høy risiko» (SE; jf. tab. 1).

Formålet med denne utredninga er å oppsummere og vurdere den tilgjengelige vitenskapelige litteraturen om spredningsøkologien til fremmede treslag (med hovedvekt på utenlandske arter). Spredningsøkologi omfatter i denne sammenheng både artenes spredningsevne og deres effekter på jordsmonn, flora, fauna og naturtyper. Litteraturen som ble funnet, er sammenstilt i anhang 1, mens viktige enkeltfunn, generelle mønstre og vurderinga av funnene diskuteres i kapitlene om invasjonspotensial (kap. 2), invaderbarhet (kap. 3) og økologiske effekter (kap. 4).

## 1.1 Avgrensninger og definisjoner

Med *fremmede bartrær* menes her fremmede arter av koniferer i Norge. *Koniferer* eller bartrær (Pinales; også Coniferae, Coniferales, Coniferopsida, Coniferophyta, Pinopsida, Pinophyta) er en plantegruppe med rundt 600 arter på verdensbasis. Fire av disse er stedegne i Norge (einer *Juniperus communis*, gran *Picea abies*, furu *Pinus sylvestris* og barlind *Taxus baccata*), hvorav bare gran og furu er skogdannende. Alle andre bartrearter betraktes som fremmede i Norge.

*Fremmed art* brukes her i tråd med IUCNs definisjon og Artsdatabankens avgrensninger. Definisjonen lyder: «fremmede arter er arter [...] som opptrer utenfor sitt naturlige utbredelsesområde (tidligere eller nåværende) og spredningspotensial (utenfor det området den kan spres til uten hjelp av mennesket,

aktivt eller passivt) og inkluderer alle livsstadier eller deler av individer som har potensial til å overleve og formere seg» (Gederaas m.fl. 2012:12 etter IUCN 2000:3).

Artsdatabankens avgrensninger innebærer at *fremmede arter* bare omfatter (i) arter som (ii) ikke fra før fantes innen Norges politiske grenser (dvs. *utenlandske arter*) og som (iii) ble introdusert/forvilla eller etablert etter 1800 (Gederaas m.fl. 2012:12–14). Dette ekskluderer altså (i) underarter og eventuelle lavere taksonomiske nivåer (f.eks. utenlandske provenienser av stedegne arter); (ii) arter som er stedegne i Norge, men introdusert til landsdeler der de ikke er stedegne (f.eks. gran planta på Vestlandet eller i Nord-Norge); og (iii) arter som ble introdusert og etablert i norsk natur før 1800 (f.eks. ble europalerk planta før 1800, men er ikke dokumentert forvilla før mye senere). Utredninga tar også opp effekter av norsk gran som ble planta i områder der arten ikke er stedegen, men hovedvekta ligger på fremmede arter.

Fremmede arter i Norge kan være introdusert, naturalisert eller invaderende. For bartrærs vedkommende er samtlige fremmede arter *introdusert*, dvs. planta eller sådd bevisst (egenspredning fra naboland eller utilsikta innføring som «blindpassasjerer» er ikke dokumentert for noen bartrær). *Naturaliserte* arter er introduserte arter som har reprodusert (eller evner å reprodusere) i norsk natur over flere generasjoner. *Invaderende* arter er naturaliserte arter som produserer store mengder avkom i norsk natur, og som sprer dette avkommet over betydelige områder. Richardson og Rejmánek (2004) operer med en spredningsavstand på 100 m for å skille mellom invaderende og ikke-invaderende arter.

Tabell 1 gir en oversikt over alle fremmede bartrær som er dokumentert i *Norsk flora* (Lid, Lid & Elven 2005) og/eller FremmedArtsBasen (Artsdatabanken 2012) pluss gran og furu. Utvalget inkluderer samtlige fremmede bartrearter som er dokumentert å reprodusere i norsk natur samt et utvalg av ikke-reproduserende arter. Vitenskapelige navn er bare gitt i tabell 1, mens resten av utredninga benytter de norske navnene. Tabeller i resten av utredninga sorterer treslagene i samme rekkefølge som tabell 1 (dvs. sortert etter slektsnavnet og deretter artseptetet).

For ikke-reproduserende arter er oversikten i tabell 1 ikke uttømmende; det fins f.eks. ingen komplett oversikt over prydrær i privathager. De meste vanlige av disse er tatt med i tabell 1, men langt flere forekommer. Jostedt (1975) kartla f.eks. fremmede treslag i Bergen og omegn og rapporterte ape-skrek (Araucaria araucana), kalifornisk røkelsesseder (Calocedrus decurrens), atlaseder (Cedrus atlantica), himalaiaseder (C. deodora), hinokisypress (Ch. obtusa), sawarasypress (Chamaecyparis pisifera), japansk seder (Cryptomeria japonica), orientgran (Picea orientalis), mammuttre (Sequoiadendron giganteum) og hiba (Thujopsis dolabrata) fra bl.a. privathager, gårdstun og kirkegårder.

## 1.2 Søkekriterier

Litteraturgjennomgangen bestod i å identifisere den tilgjengelige nasjonale og internasjonale vitenskapelige litteraturen om spredningsøkologien til artene som er lista opp i tabell 1. Søkemotorene og søketermene som ble brukt, er ført opp i detalj i anhang 2.

Mye av den relevante litteraturen setter funnene i en annen enn en invasjonsbiologisk sammenheng. Det har derfor vist seg vanskelig å finne pålitelige søketermer. Anhang 1 gir derfor sikkert ingen utfyllende liste over kunnskapen om de berørte artenes spredningsøkologi. Jeg valgte å søke på termen «fremmed» (med tallrike synonymer, se anhang 2) og/eller på land (Sentral- og Nord-Europa) heller enn på navngitte effekter. Grunnen er ikke bare at en listen over potensielle effekter hadde vært nokså lang og vilkårlig, men at mye av forskninga berører de aktuelle artene i sine (hovedsakelig nordamerikanske) hjemtrakter. Konkurrans- og andre egenskaper i artenes stedegne flora forteller imidlertid veldig lite om deres rolle i norsk natur. Derfor ble søket i den internasjonale faglitteraturen begrensa til artikler som eksplisitt omtaler artene som «fremmede», «introduserte» e.l., noe som kan ha ført til at enkelte studier ble oversett.

**Tabell 1.** Oversikt over fremme bartrær i Norge. Tabellen gjengir bare informasjonen som er tilgjengelig i *Norsk flora* (Lid m.fl. 2005) og FremmedArtsBasen (Artsdatabanken 2012). Antall forvilla forekomster er i disse kildene hovedsakelig basert på herbariebelegg ved norske museer. Norsk gran og furu er ført opp for fullstendighets skyld, selv om de er definert som stedegne.

Vitenskapelig navn	norsk navn	opprinnelse	risikokategori	invasjonspotensial <sup>a</sup>	økologisk effekt <sup>a</sup>	beplanta areal	forvilla forekomster
<i>Abies alba</i>	vanlig edelgran	Mellom- og Sør Europa	høy	4b <sub>s</sub>	2e, 2g	16 fylker, 20 km <sup>2</sup>	9 fylker, 77 forekomster (mørketall 10), 15 000 individer
<i>Abies balsamea</i>	balsamedelgran	østlige Nord Amerika	lav	1b <sub>s</sub>	1	9 fylker, flekkvis, 5 000 individer	1 fylke, 1 forekomst (Kongstein/Ak)
<i>Abies concolor</i>	koloradoedelgran	vestlige Nord Amerika	potensielt høy	3b <sub>s</sub>	1	4 fylker, 0,05 km <sup>2</sup>	2 fylker, 10 forekomster (mørketall 10), 500 individer
<i>Abies grandis</i>	kjempeedelgran	vestlige Nord Amerika	potensielt høy	3b <sub>s</sub>	1	4 fylker, 0,03 km <sup>2</sup>	3 fylker, 5 forekomster, 250 individer
<i>Abies koreana</i>	«koreaedelgran»	Sør Korea	lav	2a	1	noe dyrka som prydtre	1 fylke, 1 forekomst (Fløivik/Ro; mørketall 2), 1 individ
<i>Abies lasiocarpa</i>	fjelledelgran	Rocky Mountains	lav	2b <sub>s</sub>	1	16 fylker, 2 km <sup>2</sup>	2 fylker, 2 forekomster (Fyresdal/Te, Åsta/He), 2 individer
<i>Abies mariesii</i>	mariesedelgran	Sør Japan	ingen kjent	1b <sub>1</sub>	1	svært sjelden planta	1 fylke, 1 forekomst (Tømte/Ak)
<i>Abies nordmanniana</i>	nordmannsedelgran (nordmannsgran)	Kaukasus	ikke reproduserende	—	—	nesten bare til juletreproduksjon	ingen
<i>Abies procera</i>	nobel-edelgran (nobelgran)	vestlige Nord Amerika	lav	2b <sub>s</sub>	1	13 fylker, 0,4 km <sup>2</sup>	1 fylke, 1 forekomst (Hurdal/Ak), 1 individ
<i>Abies sibirica</i>	sibir-edelgran	Sibir	potensielt høy	3b <sub>s</sub>	1	10 fylker, 0,3 km <sup>2</sup>	4 fylker, 6 forekomster (mørketall 10), 300 individer
<i>Chamaecyparis lawsoniana</i>	lawsonypress	vestlige Nord Amerika	lav	3a, 2b <sub>s</sub>	1	hovedsakelig som prydtre	5 fylker, 7 forekomster, 20 individer
<i>Chamaecyparis nootkatensis</i>	nutkasyppress	vestlige Nord Amerika	lav	3a, 2b <sub>s</sub>	1	hovedsakelig som prydtre	3 fylker, 4 forekomster (mørketall 5), 50 individer
<i>Juniperus chinensis</i>	kinaeiner	Øst Asia	ikke vurdert	—	—	dyrkes i stort omfang	1 fylke, 1 forekomst (Svanøy/SF), 1 individ
<i>Larix dahurica</i>	dahurialerk	Sibir	ikke vurdert	—	—	ukjent, lite (bare som hagetre?)	ingen
<i>Larix decidua</i>	europalerk	Mellom-Europa	svært høy	3b <sub>s</sub>	3f, 2g	18 fylker, 12 km <sup>2</sup>	18 fylker, 90 forekomster (mørketall 20), 36 000 individer
<i>Larix kaempferi</i>	japanlerk	Japan	lav	2b <sub>s</sub>	1	11 fylker, 8 km <sup>2</sup>	2 fylker, 2 forekomster (Larvik/Vf, Oslo; stort, men uspesif. mørketall)
<i>Larix × marschlinii</i> ( <i>L. decidua</i> × <i>L. kaempferi</i> )	hybridlerk	Skottland	lav	2b <sub>s</sub>	1	5 fylker, 9 km <sup>2</sup>	ingen pålitelige belegg



<i>Larix sibirica</i>	sibirlerk	Sibir	lav	2b <sub>3</sub>	1	15 fylker, 42 forekomster, 10 km <sup>2</sup>	5 fylker, 7 forekomster (uspesifisert mørketall)
<i>Picea abies</i>	gran	stedegen	—	—	—	—	—
<i>Picea engelmannii</i>	engelmannsgran	vestlige Nord Amerika	lav	2b <sub>2</sub>	2e	10 fylker, 0,4 km <sup>2</sup>	forekommer, men i liten grad
<i>Picea glauca</i>	kvitgran	nordlige Nord Amerika	høy	3b <sub>2</sub>	2e, 2g	19 fylker, 1 km <sup>2</sup>	7 fylker, 14 forekomster (mørketall 20)
<i>Picea × lutzii</i> ( <i>P. glauca</i> × <i>P. sitchensis</i> )	lutzgran	nordlige Nord Amerika	lav	2b <sub>3</sub>	2e	5 fylker, 200 forekomster (mørketall 500), 5 km <sup>2</sup>	1 fylke, 1 forekomst (Vesterålen/No)
<i>Picea mariana</i>	svartgran	nordlige Nord Amerika	ikke vurdert	—	—	3 forsøksfelt <sup>b</sup>	ingen
<i>Picea omorika</i>	serbergran	Balkan	ingen kjent	1b <sub>1</sub>	1	lite planta	1 fylke, 1 forekomst (Ringsaker/He), 2 individer
<i>Picea pungens</i>	blågran	Rocky Mountains	lav	1b <sub>3</sub>	1	18 fylker, mest som prydtre	2 fylker, 2 forekomster (Oslo, Tingvoll/MR; uspesifis. mørketall)
<i>Picea sitchensis</i>	sitkagran	vestlige Nord Amerika	svært høy	4b <sub>3</sub>	3f, 2e, 2g	15 fylker, 500 km <sup>2</sup>	10 fylker, 3000 forekomster (inkl. mørketall), 140 000 individer
<i>Pinus banksiana</i>	banksfuru	nordlige Nord Amerika	ikke vurdert	—	—	ikke angitt	ingen
<i>Pinus cembra</i>	sembrafuru	Alpene	potensielt høy	4b <sub>3</sub>	1	dyrkes bare som prydtre	8 fylker, 19 forekomster (mørketall 8), 1500 individer
<i>Pinus contorta</i>	vrifuru (kontortafuru)	vestlige Nord Amerika	potensielt høy	3b <sub>3</sub>	1	17 fylker, flekkvis, 60 km <sup>2</sup>	4 fylker, 5 forekomster (stort, men uspesifisert mørketall)
<i>Pinus mugo</i> ssp. <i>mugo</i>	buskfuru	Sør Europa	svært høy	4b <sub>3</sub>	3f, 2g	19 fylker, 30 km <sup>2</sup>	16 fylker, 30 forekomster (mørketall 20), 12 000 individer
<i>Pinus mugo</i> ssp. <i>uncinata</i>	bergfuru	Vest Europa	lav	ikke vurdert?!	1	16 fylker, 30 km <sup>2</sup>	1 forekomst (upålitelig opplysning; uspesifisert mørketall)
<i>Pinus nigra</i>	svartfuru	Middelhavet	lav	3b <sub>3</sub>	1	dyrkes bare som prydtre	5 fylker, 8 forekomster (mørketall 5), 30 individer
<i>Pinus peuce</i>	silkefuru (makedoniafuru)	Balkan	høy	1b <sub>3</sub>	4i	mest som hage- og parktre	3 fylker, 3 forekomster (Oslo, Voss/Ho, Ås/Ak)
<i>Pinus sibirica</i>	sibirsk sembrafuru	Sibir	lav	2b <sub>3</sub>	1	8 fylker, 1 km <sup>2</sup>	2 fylker, 2 forekomster (Holtefjell/Bu, Jarfjord/Fi)
<i>Pinus strobus</i>	weymouthfuru	østlige Nord Amerika	svært høy	2b <sub>3</sub>	4i	nesten bare i hager, ≤ 100 individer	3 fylker, 4 forekomster, 20 individer
<i>Pinus sylvestris</i>	vanlig furu	stedegen	—	—	—	—	—
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	douglasgran	vestlige Nord Amerika	lav	4a, 2b <sub>3</sub>	1	18 fylker, 1,5 km <sup>2</sup>	4 fylker, 10 forekomster (mørketall 5)
<i>Thuja occidentalis</i>	østamerikansk tuja	østlige Nord Amerika	lav	2b <sub>3</sub>	2g	dyrkes bare som prydtre	8 fylker, 9 forekomster (mørketall 10), 900 individer

<i>Thuja plicata</i>	kjempetuja	vestlige Nord Amerika	lav	2b <sub>3</sub>	1	14 fylker, 0,8 km <sup>2</sup>	2 fylker, 2 forekomster (Balestrand/SF, Rauma/MR)
<i>Tsuga canadensis</i>	kanada-hemlokk	østlige Nord Amerika	ingen kjent	1b <sub>1</sub>	1	mest som prydtre	1 fylke, 1 forekomst (Hurdal/Ak; mørketall 2), 30 individer
<i>Tsuga heterophylla</i>	vest-amerikansk hemlokk	vestlige Nord Amerika	svært høy	4a, 3b <sub>3</sub>	3e	14 fylker, 2 km <sup>2</sup>	7 fylker, 10 forekomster
<i>Tsuga mertensiana</i>	fjellhemlokk	vestlige Nord Amerika	ikke vurdert	—	—	lite planta	ingen

<sup>a</sup> Invasjonspotensial og økologisk effekt er angitt med delkategori (tall) og kriterium (bokstav) i tråd med Gederaas m.fl. (2012). Kriteriene som er benytta for bartrær, er A (populasjonens forventede levetid), B<sub>1</sub> (spredningshastighet), B<sub>2</sub> (økning i forekomstareal), B<sub>3</sub> (økning av enkeltforekomster), E (effekter på stedeegne arter), F (effekter på trua eller sjeldne naturtyper), G (effekter på øvrige naturtyper), I (overføring av parasitter eller patogener).

<sup>b</sup> Svartgran er ikke oppført i *Norsk flora* eller FremmedArtsBasen, men er ifølge Børset (1985) aktuell for norsk skogbruk og har ifølge Støtvig & Skatter (2001) blitt planta i tre forsøksfelt i Norge.

## 2 Invasjonspotensial

Invasjonspotensialet til en fremmed art er sammensatt av etableringssannsynlighet og spredningshastighet (Sandvik 2012; Sandvik m.fl. i trykk). Begge er påvirket av artens egenskaper og av andre biotiske og/eller abiotiske faktorer. Etableringssuksessen er f.eks. avhengig av miljøforholdene ved stedene der frøene faller til bakken (jf. kap. 3). Spredningshastighetene er en funksjon av spredningsdistanse og generasjonstid, der spredningsdistansen hos planter bestemmes av frøets beskaffenhet, landskapsstrukturen og tilstedeværelsen av og egenskapene ved spredningsvektorene, dvs. hovedsakelig vind eller dyr.

Kapitlet er delt i tre underkapitler. Det første presenterer noen viktige fallstudier som belyser invasjonspotensialet til en bestemt art (eller noen arter) på et bestemt sted. Deretter diskuteres ulike modeller som har blitt brukt for å generalisere innsikter om invasjonspotensial på tvers av arter og steder. Det fins to ulike tilnærminger til dette problemet, som hver har sine fordeler og ulemper. Underkapittel 2.2 omhandler *fenomenologiske* modeller, dvs. forklaringer som har blitt tilpassa de observerte dataene om invasjoner, og prøver å trekke ut fellestrekk fra disse. Underkapittel 2.3 presenterer innsikter fra *mekanistiske* modeller, som forsøker å

predikere spredningsmønstre ut fra kunnskapen om grunnprinsipper, i dette tilfellet fra aerodynamikk og de atmosfæriske vitenskapene. Avslutningsvis sammenlignes og integreres funnene som er gjort på de ulike måtene (kap. 2.4).

### 2.1 Fallstudier

Her gjennomgås noen fallstudier i detalj, mens andre omtales noe mer summarisk. Det er gjort et forsøk på å dekke alt som er publisert om spredning av fremmede treslag i Norge. For fallstudier fra utlandet må det nødvendigvis presenteres et ufullstendig utvalg. Her ble studier fra land med sammenlignbare økologiske forhold prioritert.

*Lerkeallé på Tingvoll.* – Sandviksalleen på Tingvoll/MR er et godt undersøkt eksempel på spredning av europalerk (Nygaard & Brean 2001; Nygaard & Stabbetorp 2006; samt flere populariseringer: Nygaard & Brean 2002; Stabbetorp & Nygaard 2005; Nygaard 2007). Alleen ble i 1789 beplanta med 74 trær av europalerk hvis frø var henta fra Skottland. Den første dokumenterte nevningen av foryngelse fra alleen var i 1912. Ivar Tollan kartla i 1932 lerkespredninga i Gylfjella nord for alleen (Tollan 1937). Han fant 54 lerketrær i en avstand på 1,8 til 6,2 km fra alleen, som er den eneste kildeforekomsten i området. Alderen til trærne tilsa at latensperioden for spredninga ikke kan ha vært mye mer enn 50 år.

Nygaard og Brean synfor Gylfjella på nytt i 2001 og fant 270 lerkeforekomster (Nygaard & Brean 2001), inkludert 21 gjenfunn av Tollans registreringer. Forekomstene omfatta til sammen nesten 1500 trær (ikke medregnet trær lavere enn 0,5 m). Bestanden på Gylfjella ble altså 27-dobla på de 70 åra mellom de to registreringene. Utbredelsesområdet (det minimale konvekse polygonet) til lerka hadde økt fra 7,4 km<sup>2</sup> i Tollans tid til 11,7 km<sup>2</sup> i 2001. Mesteparten av tilveksten etter 1932 har altså ført til en fortetning, og bare i mindre grad til arealøkning. Mange av de nye forekomstene ser ut til å være avkom av trærne som ble registrert av Tollan, med en aldersfordeling som tilsier at det nå fins fire eller fem generasjoner av lerketrær på Gylfjella.

Nesten samtlige forekomstene ligger over skogsgrensa, 92 % av dem over 400 moh. Det er et påfallende gap på 2 km mellom alleen og det nærmeste avkommet, som nok skyldes at lerka ikke har klart å etablere seg i den mellomliggende furuskogen. Retninga av spredninga – nordnordvest fra alleen – er sammenfallende med hovedvindretninga mens lerka sprer sine frø (mars/april).

En lognormal spredningsmodell som ble tilpassa til funnene, viste at den mediane spredningsdistansen var på 343 m fra mortreet (Nygaard & Stabbetorp 2006). Ifølge denne modellen vil fem prosent av rekruttene ha blitt spreidd med mer enn 1320 m, og et av tusen frø vil kunne spres mer enn 2 km.

*Andre fallstudier fra Norge.* – Norske fallstudier på spredning av fremmede treslag er så langt hovedsakelig beskrevet i rapporter og upubliserte avhandlinger. De følgende avsnittene gir en oversikt over denne litteraturen.

Nygaard (1999; 2000) rapporterte spredningsintensiteten og -distansen til flere fremmede bartrær fra

en rekke lokaliteter (tab. 2). Spredningsintensiteten var størst hos nobel-edelgran, hemlokk, europalerk og sitkagran. Hemlokk ble vurdert til å ha den sterkeste spredningsevnen, siden den stiller små krav til lys og jordsmonn (jf. Øyen 2001). Nobel-edelgran utgjør tross sin høye observerte foryngelse ikke noen stor spredningsfare, fordi den er utsatt for sterkt beitepress og bare er planta på beskjedne arealer. Sitka ble identifisert som «det mest kritiske og krevende treslaget», basert på høy spredningsintensitet og avstandsspredning, store beplanta arealer, tidlig blomst og sterk konkurransevne. Det var påfallende at sitkagrana hadde høy spredningsintensitet sørpå, med 2200 planter per dekar, men avtagende intensitet mot nord, med 300 planter per dekar i Nordland.

Lerkene hadde høy spredningsintensitet og stor spredningsavstand, men kan pga. sine høye lyskrav ikke konkurrere i bestand med andre treslag (Nygaard m.fl. 1999). Vrifuru hadde liten spredningsintensitet og -avstand.

Resultatene fra Østraats (1999) undersøkelse av spredning av ulike bartrær i Nordskogen/Ak og på Hirkjølen/Op er sammenfatta i tabell 3. Et interessant funn (spesielt i lys av nyere mekanistiske spredningsmodeller, jf. kap. 2.3) er dessuten at spredningsmønsteret er svært ulik i forskjellige retninger: I retninga med lengst spredning (langs hovedvindretninga under frøslippet) er det ingen eller svak korrelasjon mellom antall planter og avstanden fra bestandskanten. I de øvrige retningene tenderer derimot antall planter å være negativt korrelert med avstanden. Man finner med andre ord færre og færre foryngelser jo lenger bort man kommer fra kildebestandet – bortsett fra langs hovedvindretninga, der denne sammenhengen er mye svakere eller sågar fraværende.

**Tabell 2.** Spredning av fremmede bartreslag i Norge (Nygaard m.fl. 1999).

Art	maksimal observert foryngelse (ungplanter per dekar, <i>ekstrapoleringer</i> )	maksimal observert spredningsdistanse
Nobel-edelgran	38 000	20 m
Sibir-edelgran	1 500	100 m
Europalerk	2 100	30 m
Japanlerk	4 600	80 m
Sitkagran	20 000	80 m
Vrifuru	165	20 m
Vestamerikansk hemlokk	10 000	25 m

**Tabell 3.** Spredning av fremmede bartreslag i Nordskogen, Ås/Ak, og på Hirkjølen/Op (Østraat 1999).

Art	maksimal observert foryngelse (ungplanter per dekar, tellinger)	maksimal observert spredningsdistanse
Vanlig edelgran	460	67 m
Kjempe-edelgran	190	32 m
Fjelledelgran	170	57 m
Europalerk	2	0 m
Engelmannsgran	0	—
Vrifuru	80	9 m
Vestamerikansk hemlokk	90	80 m
Fjellhemlokk	0	—

Skre (2000) fant god foryngelse av både sitkagran og gran i Hordaland. Faren for spredning av sitka ble vurdert som høy. Oftan (2007) oppdaga forvilla vestamerikansk hemlokk i en skog på Åsmyra/Ak, opptil 540 m fra nærmeste bebyggelse med potensielle kildetrær.

Tonjer (2011) rapporterte spredninga av sju fremmede bartreslag i Nordskogen i Ås/Ak (tab. 4). Den største spredningsdistansen ble registrert for vanlig edelgran (440 m). Edelgrana sprer seg til alle vegetasjonstyper, men er sårbar for beite og derfor en svak konkurrent mot stedegne arter.

Under litteratursøket har det blitt tydelig at nøyaktig informasjon om areal og plassering av bestander med fremmede treslag er ytterst mangelfull. Det ser ikke ut til å finnes noen landsomfattende oversikt over hvor det er planta fremmede treslag (og hvilke), og selv eksisterende opplysninger ser ofte ut til å være mangelfulle. Skre (2000) fant flere ganger at kartfesta opplysninger viste seg å ikke stemme med terrenget – ett eksempel: I «dei to

bestanda der det skulle vera innslag av edelgran, [...] var [det] ikkje spor etter edelgran [...]. Derimot var det planta mykje sitka» (Skre 2000:14). Denne situasjonen gjør det svært vanskelig å vurdere den samla sprednings- og påvirkningsrisikoen gjennom fremmede treslag og bør utbedres.

*Svartfuru ved Mount Barker, New Zealand.* – På høylandet av den newzealandske Sørøya ligger en godt undersøkt forekomst av svartfuru. Forekomsten har sitt opphav i en lebeplantning (rundt 500 moh.), som ble anlagt rundt 1910 og ligger nordvest for et fjell (Mount Baker, 900 moh.). Svartfuru har siden etablert seg på Mount Bakers loside (vindsida) samt i en lang hale sørøst for fjellet, som tilsvarer hovedvindretninga i området (Buckley m.fl. 2005; Caplat, Nathan & Buckley 2012). Bestandet som er etablert i en radius på 3 km fra kildebeplantninga, er i dag nokså tett, men avtar gradvis i tetthet utover. «Halespissen» hadde i 1965 en avstand fra kildebestandet på 5,5 km, og i 1980 på 9,7 km.

**Tabell 4.** Spredning av fremmede bartreslag i Nordskogen, Ås/Ak (Tonjer 2011). Tabellen angir det totale antallet funn av småplanter i Nordskogen for hver art, den maksimale observerte spredningsdistansen, og vegetasjonstypene for funnene. Spredningsdistansen ble målt på kartene som den største distansen mellom et funn og det nærmeste plantefeltet av samme art.

Art	antall funn	maks. distanse	vegetasjonstype
Vanlig edelgran	525	440 m	alle
Kjempeedelgran	98	138 m	plantefelt, granskog, løvskog, hogstfelt
Europalerk	1	24 m	hogstfelt
Serbergran	1	24 m	løvskog
Silkefuru	12	246 m	alle
Douglasgran	3	1 m	plantefelt
Vestamerikansk hemlokk	113	354 m	plantefelt (54 %), blandingskog (28 %), granskog (3 %)

Trærne i halen faller i tre distinkte aldersgrupper, som tilsier at halen har blitt danna gjennom tre større spredninger, én rundt 1960, den neste rundt 1975 og den foreløpig siste rundt 1980. Aldersfordelinga tyder på at alle disse trærne stammer fra frø fra nordsida av Mount Baker, ikke fra de tidligere spredningene (Grove m.fl. 2005). Spredningsscenariet som har blitt lagt fram, er at svartfuru først spredte seg sakte mot Mount Baker og opp skråninga. Når den var etablert i loskråninga, stod trærne sterkt utsatt for nordvestlige vinder. I enkelte år var vindene sterke nok til å løfte frøene over fjellet; og hadde frøene først «tatt av», ble de båret med luftstrømningene i flere kilometer. Det ble estimert at den nødvendige vindhastigheta for en spredning på 9 km under disse forholdene er 27 m/s, en vindstyrke som opptre sjelden i dette området, men forekommer i enkelte år (Grove m.fl. 2005).

I spredningas hale finner man flere små dråpeforma bestander av ungtrær på lesida av større enkelttrær. Formen tyder på sekundær spredning i vindretning, utgående fra pionertrærne.

*Andre fallstudier fra utlandet.* – Münzbergová m.fl. (2010) har estimert spredningsdistansen til weymouthfuru i Den böhmiske Sveits og sammenstilt litteraturverdier for en del andre arter: Den mediane spredningsdistansen for weymouthfuru, beregna ut fra avstanden til unge trær fra det nærmeste mortreet, var 52 m, mens 5 % av ungtrærne var blitt spredt lenger enn 247 m og 1 % lenger enn 502 m. Den maksimale registrerte spredningsdistansen var 757 m. Maksimale rapporterte spredningsdistanser for en del andre arter var 671 m for nobel-edelgran, 475 m for engelmannsgran, 100 m for svartgran, 1036 m for douglasgran, 1265 m for kjempetuja og 1600 m for vestamerikansk hemlokk.

For vrifuru har Ledgard (1993:393) meddelt at «Den lengste dokumenterte spredninga er 30 km i vindretning fra forelderkilden». Dessverre er kilden hans upublisert, slik at jeg ikke har kunnet verifisere opplysninga. (Kilden er sitert som «in press» i *New Zealand Journal of Ecology* i 1993, men har åpenbart aldri kommet på trykk).

En ung kvitgran har blitt funnet 50 km nord for artens klimatiske tregrense i Alaska (Elsner & Jorgenson 2009). Siden den vokste ved siden av en vei, er imidlertid den mest sparsommelige forklaringa at frøet utilsikta har blitt frakta med en bil.

Lindholm og Tiainen (1982) har dokumentert spredning av sibir-edelgran i Finland. De fant foryngelse i en granskog frem til en distanse på 380 m i oppoverbakke fra morplantene. Selv om ungtrærnes tetthet avtok med økende distanse, var denne nedgangen nesten utelukkende forårsaka av at arealet øker kvadratisk med avstanden. Korrigert for denne effekten (dvs. uttrykt i antall unge trær heller enn tetthet) var nedgangen med distansen bare marginal: Sannsynligheta for at et frø ble spredt 400 m vare bare rundt 12 % lavere enn i umiddelbar nærhet av morplantene.

Litteraturoversikten ved Carrillo-Gavilán og Vilà (2010) fant bare tolv artikler om egenskaper ved fremmede bartrearter i Europa som påvirker etableringssuksess. De fleste av disse omhandla douglasgran, weymouthfuru eller montereyfuru (*Pinus radiata*). Forfatterne konkluderer at «forskere ennå ikke har begynt å oppfatte fremmede bartrær i Europa som problemarter» (Carrillo-Gavilán & Vilà 2010:203) og diskuterer to årsaker til dette: Det kan være at fremmede bartrær er et mindre problem i Europa enn på Sørhalvkula, fordi det fins nært beslektede arter fra før, slik at introduserte bartrær ikke slipper unna planteskadegjørere. På den andre siden kan det forholdsvis lave introduksjonspresset forklare forskjellen. Europeiske skogforvaltere har hatt og har et stort utvalg av europeiske arter å velge mellom (undersøkelsen ekskluderte arter som er stedege i minst ett europeisk land), og behovet for (og/eller ønsket om) introduksjon kan rett og slett ha vært mindre enn på Sørhalvkula.

## 2.2 Fenomenologiske modeller

Fenomenologiske modeller er forklaringer som generaliserer på tvers av arter (og steder) ved å identifisere fellestrekk i de observerte dataene. Slike modeller bygges på observasjoner fra fallstudier, men er samtidig mer informative enn disse ved at de ekstraherer mønstrene som er felles for enkeltstudiene. Fenomenologiske modeller beskriver i utgangspunktet bare dataene som ble putta inn i dem – om de i tillegg kan predikere mønstre ut over det opprinnelige utvalget, må i et hvert tilfelle bekreftes empirisk.



*Rejmanék og Richardsons diskriminantfunksjon.* – Furuer (*Pinus* spp.) er en artsrik gruppe som omfatter et uvanlig høyt tall av invaderende arter, men samtidig flere sjeldne og trua arter (Rejmanék & Richardson 2003). Det har gjort den til en mye brukt modellgruppe for å forstå planteinvasjoner (Richardson 1998, 2006; Richardson & Higgins 1998; Richardson & Rejmanék 2004; Rejmanék m.fl. 2005b). Rejmanék & Richardson (1996) undersøkte ved hjelp av en diskriminantanalyse om invasjonspotensialet til 24 furu-arter kunne forutsies på grunnlag av morfologiske, demografiske, fysiologiske og økologiske karakterer ved artene. Datasettet deres inneholdt tolv arter som var dokumentert som invaderende på minst to kontinenter, og tolv arter som var planta på minst tre kontinenter, men ikke dokumentert som invaderende på noen. Analysen viste at tre karaktertrekk var tilstrekkelig for å skille de invaderende fra de ikke-invaderende artene: frømasse  $M$  (milligram), minste alder  $J$  ved første frøsetting (år) og intervall  $S$  mellom utprega frøår (år). Diskriminantfunksjonen ble senere oppdatert (Richardson & Rejmanék 2004; Rejmanék, Richardson & Pyšek 2005a; merk at den førstnevnte artikkelen feilaktig angir den siste koeffisienten som 10,09 istedenfor 1,09) og lyder:

$$Z = 23,39 - 0,63\sqrt{M} - 3,88\sqrt{J} - 1,09S. \quad (1)$$

Furu-arter med en positiv  $Z$ -verdi er predikert til å være invaderende, furu-arter med en negativ  $Z$ -verdi til å være ikke-invaderende. Andre egenskaper som ble testa, var treets gjennomsnittlige eller maksimale høyde, gjennomsnittlige levetid, frøvingens lastindeks (*seed-wing loading index*), gjennomsnittlig spiredyktighet, serotinigrad (om / i hvor stor grad frøslipp er avhengig av skogbrann) og toleranse for brann. Ingen av disse bidro til diskriminantfunksjonen (Rejmanék & Richardson 1996).

Betydninga av minste alder ved frøsetting og intervall mellom frøår ligger i at disse egenskapene måler evnen til populasjonsvekst. Det er mao. furu-artene på  $r$ -sida av  $r/K$ -spekteret som tenderer til å være invaderende. Betydninga av frømasse kan ha flere årsaker, som inkluderer at små frø er korrelert med en større mengde frø, med større spredningsdistanse, kortere dvaleperiode, høyere spiringsevne og høyere vekstrate (se referanser i Rejmanék & Richardson 1996).

Diskriminantfunksjonen har blitt testa på ytterligere 34 furu-arter (Rejmanék & Richardson 1996), 44 bartrearter i andre slekter (Rejmanék & Richardson 2003; Richardson & Rejmanék 2004) og 40 løvtreslag (Rejmanék & Richardson 1996). Disse testene har vist at diskriminantfunksjonen har en brukbar prediksjonsevne også for andre enn furu-arter. For bartrær er det flere naturaliserte og invaderende arter blant dem med  $Z > 0$  ( $G > 6$ ,  $p < 0,01$ ,  $n = 40$ ; Richardson & Rejmanék 2004).

Noen få arter er invaderende, selv om de har negative  $Z$ -verdier. Dette gjelder f.eks. kjempe-edelgran, som er rapportert å være invaderende i Storbritannia (Richardson & Rejmanék 2004), men som bare feilklassifiseres med 0,1 enheter ( $Z = -0,1$ ). De fleste andre dokumenterte unntakene er løvtrær med bær, som spres gjennom fugler, flaggermus eller andre virveldyr. Rejmanék & Richardson (1996; Rejmanék m.fl. 2005b) har derfor foreslått et sett med regler som skal hjelpe å klassifisere invasjonspotensialet til trær (tab. 5). De påpeker også at trær med positiv  $Z$  og lette frø spesielt er invaderende i fuktige habitater. Sett i en global målestokk må man imidlertid anta at samtlige norske habitater er fuktige nok i denne forstand.

Motsatt er det mange arter med positive  $Z$ -verdier som ikke er dokumentert å være invaderende. Dette kan ha en rekke årsaker. Ved siden av særtrekk i artenes biologi (slik som serotini, f.eks. kongler som bare åpner seg etter en skogbrann) er det spesielt to faktorer som man ikke må mistes av synet: Grunnen til at en art ikke er invaderende kan være at den er planta veldig få steder og/eller at den har hatt for lite tid på seg til å etablere og spre seg. I så fall kan ikke invasjonshistoria brukes som indikasjon på at arten ikke er invaderende, men bare at den *hittil ikke har vært* det. Gitt mange nok introduksjoner og mange nok år, kan arten godt bli invaderende i fremtida (se under, avsnittet *Invasjons- og introduksjonshistorie*).

**Tabell 5.** «Generelle regler for oppdagelsen av invaderende trær basert på diskriminantfunksjonens Z-verdi, frø-masse og tilstedeværelse eller fravær av muligheter for spredning gjennom virveldyr» (Rejmánek m.fl. 2005b: table 6.1).

Z	frø		mulighet for spredning gjennom virveldyr	
	fruktkjøtt	masse	fraværende	til stede
> 0	nei	> 3 mg	invasjon sannsynlig	invasjon veldig sannsynlig
> 0	nei	< 3 mg	invasjon sannsynlig (i fuktige habitater)	
> 0	ja		invasjon usannsynlig	invasjon veldig sannsynlig
< 0			ikke invaderende (hvis ikke spredning gjennom vann)	muligens invaderende

Uansett har Z-verdiene sine begrensninger. Diskriminantfunksjonen er basert på et utvalg av arter og gjenspeiler disse artenes invasjonspotensial. Helt generelt beskriver ikke diskriminantfunksjoner noen naturlover, men gjengir egenskapene til det analyserte utvalget. Selv om en prediksjon basert på funksjonen ut over det opprinnelige utvalget ofte vil være bedre enn en ren gjetning, er det ingenting som garanterer dette. Selv om diskriminant-funksjonen har blitt testa empirisk og vist seg å ha noe gyldighet utover det opprinnelige utvalget, gjør den bare probabilistiske utsagn om enkelte arter. Det er også viktig å presisere at en diskriminantfunksjon bare uttrykker det den ble definert til å skjelne mellom. Hvis man f.eks. sammenligner to arter med Z-verdier på +2 og +12, innebærer ikke den andre artens større Z-verdi (nødvendigvis) et større invasjonspotensial. Det eneste diskriminantfunksjonen uttrykker, er at arten med større Z har en større sannsynlighet for å være invaderende på minst to kontinenter (siden det var dette som inngikk i definisjonen i utgangspunktet). Om denne arten f.eks. også har en større spredningshastighet eller etableringsrate, kan ikke besvares ut fra Z-verdien. Man kan anta en slik sammenheng, men den er så langt verken testa eller bekrefta empirisk. Richardson og Rejmánek (2004) fant som sagt en sammenheng mellom Z-verdiens *fortegn* og artens *sannsynlighet* for naturalisering og invasjon. Men ifølge deres eget tallmateriale eksisterer det for de samme artene f.eks. *ingen korrelasjon* mellom *verdien* på Z og *antallet* dokumenterte naturaliseringer eller invasjoner (naturalisering, alle arter med positiv Z:  $r^2 = 0,02$ ,  $p = 0,56$ ,  $n = 24$ ; bare arter med minst én naturalisering:  $r^2 = 0,02$ ,  $p = 0,60$ ,  $n = 18$ ; invasjon, alle arter med positiv Z:  $r^2 = 0,00$ ,  $p = 0,95$ ,  $n = 24$ ; bare arter med minst én invasjon:  $r^2 = 0,06$ ,  $p = 0,48$ ,  $n = 11$ ).

Når man er klar over disse begrensningene, kan imidlertid diskriminantfunksjoner være et viktig hjelpemiddel. Tabell 6 viser Z-verdiene og de underliggende parameterne for fremmede bartrær i Norge. Så langt mulig er verdiene henta fra Rejmáneks og Richardsons original-publikasjoner. For arter som ikke ble nevnt der, er parameterverdiene henta fra andre kilder og Z-verdien estimert etter ligning 1. Noen av parameterverdiene måtte baseres på et gjennomsnitt av beslektede arter. Z-verdiene fra de sistnevnte artene må anses som noe usikre. Med tanke på begrensningene i tolkninga av Z-verdier har jeg motstått fristelsen å sortere artene etter Z og istedenfor benyttet samme rekkefølge som i tabell 1.

*New Zealand Wilding Conifer Management.* – Spredning av innførte europeiske og nordamerikanske bartrær er et alvorlig problem i deler av New Zealand (Ledgard & Langer 1999; Ledgard 2001). Ved forskningsinstituttet Scion (og dets forgjenger, New Zealand Forest Research Institute) har det blitt utvikla et «beslutningsstøttesystem» (*decision support system*, DSS) for risikovurderinga av bartreplantinger (Ledgard 1994, 2008; NZWCMG 2012). Systemet består av to skjemaer som evaluerer hhv. spredningsrisikoen fra et bestand (DSS 1) og til et område (DSS 2). Mens det første kvantifiserer *invasjonspresset* som går ut fra et bestand (tab. 7), måler det andre *invaderbarheta* av et spesifikt fokusområde (det sistnevnte systemet behandles i kapittel 3).

**Tabell 6.** Invasjonspotensial ifølge Rejmánek og Richardsons (1996) diskriminantfunksjon. Tabellen viser frømasse *M*, juvenilperiode *J*, frøintervall *S*, *Z*-verdi samt antall landa der artene er dokumentert å være naturalisert og invaderende (der invasjonene også er telt med blant naturaliseringene). Parameterne er samla fra ulike kilder<sup>b,c</sup>. *Z*-verdiene er delvis henta fra originalkilden<sup>b</sup> og delvis estimert etter diskriminantfunksjonen<sup>c-e</sup>. For noen arter er parameterne ekstrapolert fra beslektta arter<sup>d,e</sup>. Prikker indikerer fravær av publisert informasjon.

Art	frømasse ( <i>M</i> i mg)	juv.-periode ( <i>J</i> i år)	frøintervall ( <i>S</i> i år)	<i>Z</i>	naturaliseringera	invasjonera
Vanlig edelgran <sup>b</sup>	43	25	2,5	-2,9	*5 (GB, IE, NZ)	*0
Balsam-edelgran <sup>c</sup>	8	20	3	+1,0	3 (i/a)	0
Kolorado-edelgran <sup>b</sup>	29	≤ 40	3	-7,8	*1 (US)	0
Kjempe-edelgran <sup>b</sup>	20	20	3	-0,1	*4 (FR, IE, SE)	1 (GB)
Korea-edelgran	5 <sup>c</sup>	23 <sup>d</sup>	4 <sup>d</sup>	-1,0	.	.
Fjelledelgran <sup>b</sup>	13	20	3	+0,5	2 (i/a)	0
Mariesedelgran	20 <sup>c</sup>	23 <sup>d</sup>	6 <sup>c</sup>	-4,6	.	.
Nordmannsedelgran <sup>b</sup>	63	30	2,5	-5,6	4 (FR, GB, LT)	0
Nobel-edelgran <sup>b</sup>	33	12	4,5	+1,5	1 (GB)	1 (GB)
Sibir-edelgran	.	.	.	.	*1 (FI)	0
Lawsonsyppress <sup>b</sup>	2	5	4	+9,9	6 (GB, IE, NZ)	0
Nutkasypress <sup>b</sup>	4	≥ 5	4,5	+8,5	0	0
Kinaeiner	.	.	.	.	0	0
Dahurialerk	4 <sup>c</sup>	14 <sup>c</sup>	3 <sup>d</sup>	+4,3	.	.
Europalerk <sup>b</sup>	6	10	6	+5,2	*9 (CA, IE, LT)	*3 (CZ, GB, NZ)
Japanlerk <sup>b</sup>	4	15	3	+3,8	5 (GB, IE, PL)	1 (JP)
Hybridlerke	5	12,5	4,5	+3,4	2 (CA, GB)	0
Sibirlerk <sup>b</sup>	10	12	4	+3,6	*2 (i/a)	0
Gran <sup>b</sup>	7	30	4	-3,8	14 (CZ, GB, IE)	0
Engelmannsgran <sup>c</sup>	3	16	2,5	+2,4	1 (i/a)	0
Kvitgran <sup>c</sup>	2	30	7,5	-6,9	*3 (LT, PL, US)	0
Lutzgran <sup>e</sup>	2	25	3,5	-0,7	.	.
Svartgran <sup>c</sup>	1	10	4	+6,1	1 (i/a)	0
Serbergran	3 <sup>c</sup>	19 <sup>d</sup>	3 <sup>d</sup>	+2,1	1 (i/a)	0
Blågran <sup>b</sup>	4	20	2,5	+1,8	2 (US)	0
Sitkagran <sup>b</sup>	3	20	3,5	+1,8	*4 (GB, IE, NZ)	*3 (GB, IE, NZ)
Banksfuru <sup>c</sup>	2	3	3,5	+12,0	6 (BY, PL, RU)	2 (LT, NZ)
Sembrafuru <sup>c</sup>	233	18,5	7	-10,5	.	*0
Vrifuru <sup>c</sup>	2	3,5	1	+14,2	*13 (AR, RU, SE)	6 (GB, IE, SE)
Berg- og buskfuru <sup>c</sup>	7	10	1	+8,4	*5 (GB, LT, RU)	*1 (NZ)
Svartfuru <sup>c</sup>	13	14	3,5	+2,8	16 (CZ, LT, RU)	6 (GB, HU, NZ)
Silkefuru <sup>c</sup>	41	12	3,5	+2,1	3 (FI, RU, SK)	0
Sibirsk sembrafuru <sup>c</sup>	250	25	5,5	-12,0	0	0
Weymouthfuru <sup>c</sup>	21	4,5	6	+5,7	10 (GB, PL, RU)	4 (CZ, DE, HU)
Vanlig furu <sup>c</sup>	4	4,5	3,5	+10,1	10 (AR, IE, US)	3 (CA, CL, NZ)
Douglasgran <sup>b</sup>	11	12	5	+5,6	*26 (CZ, DE, IE)	8 (US, AU, AR)
Østamerikansk tuja <sup>b</sup>	1	20	4	+0,9	*4 (AT, LT, US)	0
Kjempetuja <sup>b</sup>	1	15	3,5	+4,4	3 (GB, NZ, PL)	1 (GB)
Kanadahemlokk <sup>b</sup>	2	20	2,5	+2,3	3 (GE, PL, US)	0
Vestamerikansk hemlokk <sup>b</sup>	2	20	3,5	+1,4	*3 (DK, IE, GB)	1 (GB)
Fjellhemlokk <sup>c</sup>	4	20	3	+1,5	1 (SE)	0

- <sup>a</sup> Antall naturaliseringer og invasjoner fra ulike kilder (Rejmánek & Richardson 1996, 2003; Richardson & Rejmánek 2004; Richardson 2006; Essl m.fl. 2011; Nuñez, Moretti & Simberloff 2011). Asterisk (\*) kjennetegner arter som er naturalisert eller invaderende i Norge ifølge definisjon til Richardson & Rejmánek (2004) og informasjonen fra tab. 1 (Norge er derimot ikke regna med i antall land, fordi kildene bare hadde fått med seg noen av de norske naturaliseringene). Der mer enn tre land er berørt, viser tabellen de landa som geografisk og/eller klimatisk ligger nærmest Norge. Det er brukt ISO-3166-forkortelser på landa (AR = Argentina, AT = Østerrike, AU = Australia, BY = Kviterussland, CA = Canada, CL = Chile, CZ = Tsjekkia, DE = Tyskland, DK = Danmark, FI = Finland, FR = Frankrike, GE = Georgia, GB = Storbritannia, HU = Ungarn, i/a = land ikke angitt, IE = Irland, JP = Japan, LT = Litauen, NO = Norge, NZ = New Zealand, PL = Polen, RU = Russland, SE = Sverige, SK = Slovakia, US = USA).
- <sup>b</sup> Parameterne *M*, *J* og *S* er fra Rejmánek & Richardson (2003); *Z*-verdier fra Richardson & Rejmánek (2004).
- <sup>c</sup> Parameterne *M*, *J* og *S* er fra ulike kilder (Rejmánek & Richardson 1996; Rejmánek, Richardson & Pyšek 2005; Richardson 2006; Bonner & Karrfalt 2008); *Z*-verdier er estimert etter ligning 1.
- <sup>d</sup> Gjennomsnitt av de andre artene i samme slekt; *Z*-verdier er estimert etter ligning 1.
- <sup>e</sup> Gjennomsnitt på de to artene som inngår i krysset; *Z*-verdier er estimert etter ligning 1.

**Tabell 7.** «Beslutningsstøttesystemet» DSS 1, som brukes i New Zealand for å vurdere invasjonstrykket av en (planlagt) planting av fremmede bartrær (forenkla etter NZWCMG 2012). Det brukes fem kriterier, hvorav to evaluerer treslaget, ett vindeksponeringa av plantestedet, og to forholdene på lesida av bestandet. Scorene summeres for den totale risikovurderinga.

Score	treslagets egenskaper		bestandets beliggenhet	lesidas beskaffenhet	
	etablering	fordøyelighet		beite	vegetasjon
0 <sup>a</sup>	gran m.fl.		beskytta mot vind	intensiv	skogsplantefelt, intensiv sauebeite
1	lawsonsyppress m.fl.	ulike furuarter	flate områder (< 10°) delvis eksponert for vind	regelmessig	tett skogs- eller busksjikt
2	lerker m.fl.	europalerk og vrifuru	skråninger i le for vinden	uregelmessig	ikke helt tett skogs- eller busksjikt
3	berg/buskfuru, svartgran m.fl.	berg/buskfuru og douglasgran	flate områder (< 10°) fullt eksponert for vind	ekstensiv	åpen skog eller busker
4	douglasgran <sup>b</sup> m.fl.	svartgran	bakketopper, skråninger som er eksponert for vind	ingen	åpen vegetasjon uten trær og busker
5	vrifuru				

- <sup>a</sup> En score på 0 på etablering eller lesidas beite eller vegetasjon gir en totalscore på 0, uavhengig av de andre kriteriene.
- <sup>b</sup> Douglasgran vurderes som 4 bare i tørkeutsatte områder, ellers som 1.

DSS 1 er basert på fem kriterier som skal besvares med en score mellom 0 og 5 (tab. 7). Hvert bestand evalueres så med summen av de fem enkeltscorene, som kan anta verdier mellom 0 og 19. Oppnår bestandet en score på 12 eller mer, defineres spredningsrisikoen som høy. Svaret er kun veiledende. Skogeiere oppfordres til å evaluere spredningsrisikoen før fremmede treslag plantes. Ved høy risiko bes skogeieren om å vurdere et annet treslag, en annen beliggenhet eller (der dette er mulig) et annet beiter regime på lesida av bestandet. Alternativt oppfordres skogseieren til å ta ansvar for fjerninga av eventuell foryngelse.

Systemet er ikke direkte sammenlignbart med norske forhold, men kan muligens tilpasses disse. DSS ble tilpassa forholdene i områdene der spredning av

fremmede treslag er det største problemet, som er spesielt høyslettene og åsene øst på den newzealandske Sørøya. Disse områdene er forholdsvis tørre og domineres av gressletter og i mindre grad krattskog, som har en høyere invaderbarhet enn de fuktige delene av landet.

New Zealands DSS er basert på flere tiårs erfaring og fallstudier, men dessverre er mesteparten av dette kun dokumentert i upubliserte eller interne rapporter (den mest systematiske oversikta gis av Ledgard 2004; se også Ledgard & Belton 1985). Rekkefølgen til treslagene (kolonne «etablering» i tab. 7) er f.eks. ikke begrunna eksplisitt i internasjonalt tilgjengelige vitenskapelige publikasjoner, og det er ikke angitt hvilke kriterier som har blitt brukt og hvordan de evt. har blitt vekta. Dette trekker ikke

systemets kvaliteter i tvil, men gjør det vanskelig å sammenligne de newzealandske anbefalingene med norske forhold, når premissene forblir noe uklare.

Effekten av beite for å begrense spredning av svart-furu ble dokumentert av Ledgard og Norton (2008). Allerede ved et beitetrykk på én sau per 2 hektar var antall furufrøplanter omtrent halvert. Forfatterne påpekte at frøplantene ikke lenger blir beita ned når de har nådd toårsalderen, og at sauer er mer effektive enn kyr. Det ble ikke gjort noe anslag hvor høyt beitepresset må være for å forhindre spredning helt.

En metodisk svakhet ved DSS er dessuten at de ulike kriteriene simpelthen adderes. Risikoen for invasjon er imidlertid ikke summen av kriteriene, men produktet av sprednings- og etableringsevne; samtidig bør man innenfor sprednings- og etableringsevne bruke maksimalverdien og ikke summen av kriteriene (jf. Sandvik m.fl. i trykk).

*Andre interspesifikke modeller av invasjonspotensial.* – Det fins en rekke forsøk på å predikere invasjonspotensialet til en fremmed art basert på dens biologiske egenskaper (demografi, økologi, fysiologi, morfologi e.l.; f.eks. Dawson, Burslem & Hulme 2009; van Kleunen, Weber & Fischer 2010; Davidson, Jennions & Nicotra 2011). Dessverre har ikke denne komparative grenen av invasjonsbiologien gitt noen pålitelige resultater så langt. Noen generaliseringer lar seg likevel gjøre, spesielt hvis man begrenser seg til mindre grupper. Her har spesielt furuer (*Pinus* spp.) blitt grundig undersøkt (jf. Richardson 1998b).

Pionérarter er ofte spesielt invaderende, dvs. *r*-strateger med høy tidlig vekstrate og middels til lav skyggetoleranse (Dodet & Collet 2012). En fylogenetisk kontrollert studie av furuer har vist at frøplantenes relative vekstrate kunne predikere invasjonspotensial (Grotkopp, Rejmánek & Rost 2002). Arter med fortvoksende frøplanter var generelt mer invaderende. Furuartene som forekommer i Norge, kan rangeres i følgende rekkefølge etter økende relativ vekstrate (og økende *r*-strategi):

sembra < weymouth ≤ svart < vri ≤ banks < vanlig (-furu).

Av parameterne som bidrar til vekstraten og er enklere å måle, var det det spesifikke bladarealet (*specific leaf area*, nålens areal per masse i cm<sup>2</sup>/g) som var sterkest korrelert med invasjonspotensialet (Grotkopp m.fl. 2002). Betydninga av frømasse og generasjonstid ble også bekrefta. Funnene har bare i begrensa grad kunnet overføres til andre trær:

Frøplantenes relative vekstrate (og nettoassimilationsrate), men ikke deres spesifikke bladareal kunne predikere invasjonspotensial (Grotkopp, Erskine-Ogden & Rejmánek 2010).

En metaanalyse av ulike hypoteser om invasjonspotensial (Lamarque, Delzon & Lortie 2011) har funnet støtte til alle fire hypotesene som ble undersøkt: allelopati (Callaway & Aschehoug 2000), introduksjonspress (Lonsdale 1999), evolusjon av økt konkurranseevne (Blossey & Notzold 1995) og frafall av fiender (Keane & Crawley 2002). Av disse er kun to potensielt relevante for fremmede treslag i Norge, nemlig introduksjonspress (*propagule pressure*, se avsnitt *Invasjons- og introduksjonshistorie* under) og muligens frafall av fiender. Den sistnevnte innebærer at invasjonspotensialet er større for arter som i sitt nye miljø unnslipper de viktigste predatorer og parasitter som regulerte bestanden i opphavsregionen.

Et viktig funn er at bruk av treslag i skogbruket i seg selv må regnes som en risikofaktor, fordi artene og proveniensene velges helt bevisst ut fra at de skal klare seg, vokse fort og være sunn i det klimaet og på det jordsmonnet de introduseres til. Valget av fremmede treslag til skogbruksformål kan altså ses på som en seleksjon av egenskaper som predestinerer artene for en senere invasjon (Alpert 2006; Dodet & Collet 2012). Det har da også blitt dokumentert at flere treslag fra skogbruket enn fra hagebruket blir naturalisert og invaderende, selv om hagebruket introduserer flere ulike arter enn skogbruket (Křivánek, Pyšek & Jarošík 2006; Essl m.fl. 2010).

*Modellering av effekten av klimaendringer.* – En annen klasse modeller forsøker å predikere fremtidige endringer i utbredelsen til arter som en konsekvens av global oppvarming. Prediksjonene bygges på artenes nåværende krav til klimaet kombinert med ulike scenarier for klimaendring på en regional skala.

En slik bioklimatisk modell predikerer at arealet der vrifuru forefiner gode vekstbetingelser i Sverige, vil øke gjennom global oppvarming (Sykes 2001). Slike modeller uttaler seg imidlertid bare om det potensielle arealet der arten klimatisk sett trives gitt at den er til stede, dvs. de ignorerer spredningsmekanismene og om arten i det hele tatt kan nå de modellerte arealene. De er derfor av begrensa interesse i utredningas sammenheng.

*Invasjons- og introduksjonshistorie.* – Introduksjonshistoria til en art er viktig informasjon når dens invasjonspotensial skal evalueres. Fremmede treslag



har en større sannsynlighet for å bli naturalisert jo oftere de har blitt planta, jo større areal de har blitt planta på, og jo lenger de har vært i et land (Richardson m.fl. 1994; Křivánek m.fl. 2006; Wilson m.fl. 2007; Bucharova & van Kleunen 2009; Pyšek, Křivánek & Jarošík 2009; men se f.eks. Nuñez m.fl. 2011).

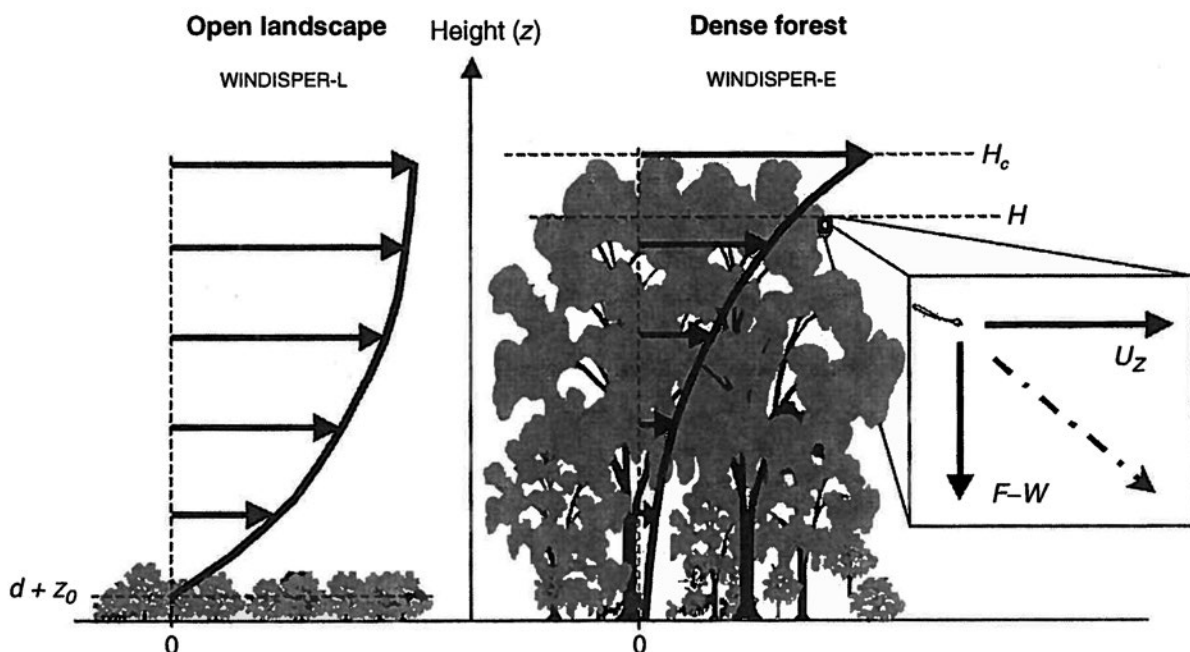
Også kunnskap om arten fra andre land er uvurderlig. Det har f.eks. blitt vist at sannsynligheta for naturalisering øker med størrelsen på artenes naturlige utbredelsesområde (Bucharova & van Kleunen 2009). For furuarterne foreligger det en oversikt over deres naturlige og naturaliserte utbredelsesområder (Procheş m.fl. 2012).

Til slutt er dokumenterte invasjoner i andre land muligens den mest verdifulle informasjonen om en arts invasjonspotensial. USAs National Research

Council konkluderer f.eks. at «oversikten over en plantes invasjoner i andre geografiske områder utenfor sitt naturlige utbredelsesområde fremdeles er den mest pålitelige variabelen for å forutsi dens evne til å etablere seg og invadere» (National Research Council 2002:112). For de fremmede bartreslagene som forekommer i Norge viser tabell 6 antall land der artene har naturalisert seg eller blitt invaderende.

## 2.3 Mekanistiske modeller

Mekanistiske modeller kan brukes på å predikere hendelser når mekanismene som fører til hendelsen, er tilstrekkelig godt forstått. I spredningsøkologiens tilfellet bygger prediksjonene bl.a. på de aerodynamiske egenskapene til frø og på de fysiske egenskapene til luftstrømninger og -turbulenser (jf. fig. 1).



**Figur 1.** Vindhastighet i åpne landskap kontra skoger. De tykke pilene symboliserer den horisontale vindhastigheta (parameter  $U$  i boks 1) avhengig av høyden over bakken. Mens vindhastigheta øker logaritmisk med økende høyde over vegetasjonen (til venstre), synker den eksponentielt under trekronetaket (til høyre). Forholdene over kronetaket tilsvarer forholdene i et åpent landskap. (Kilde: Nathan m.fl. 2002a; © CAB International, gjengitt med utgiverens og forfatterens vennlige tillatelse)

*Kortdistansespredning kontra langdistansespredning.* – At forholdsvis sjeldne hendelser av langdistansespredning er av den største betydning, har vært kjent lenge: Charles Darwin (1859) påpekte f.eks. betydninga (og demonstrerte muligheta) av langdistansespredning for bl.a. kolonialiseringa av øyer. Man har derfor lenge operert med et skille mellom kort- og langdistansespredning, men uten å forstå årsaken til dette skillet.

I lang tid antok man at de to formene på spredning måtte være styrt av to ulike mekanismer, «vanlig» frøspredning og noe man omtalte som «sjeldne hendelser», som f.eks. tornadoer (jf. Carlquist 1981; Bullock & Clarke 2000; Cain, Milligan & Strand 2000; Higgins, Nathan & Cain 2003). Det var likevel vanskelig å få den lave hyppigheta av slike hendelser til å stemme med det store omfanget av langdistansespredning som man observerte.

Nyere forskning har dessuten vist at langdistansespredning er av overproporsjonal betydning for bl.a. spredningshastigheta og populasjonsdynamikken (Kot, Lewis & van den Driessche 1996; Clark 1998; Clark m.fl. 1999; Cain m.fl. 2000; Levin m.fl. 2003; Trakhtenbrot m.fl. 2005). Antagelsen om at forståelsen av spredning står og faller med å forstå hva som skjer med flertallet av frøene, er altså feilaktig. De få frøene som spres veldig langt, har en større påvirkning på populasjoners ekspansjonsrate enn frøenes andel skulle tilsi – og enn alle kortdistansespredningene til det store frøflertallet til sammen.

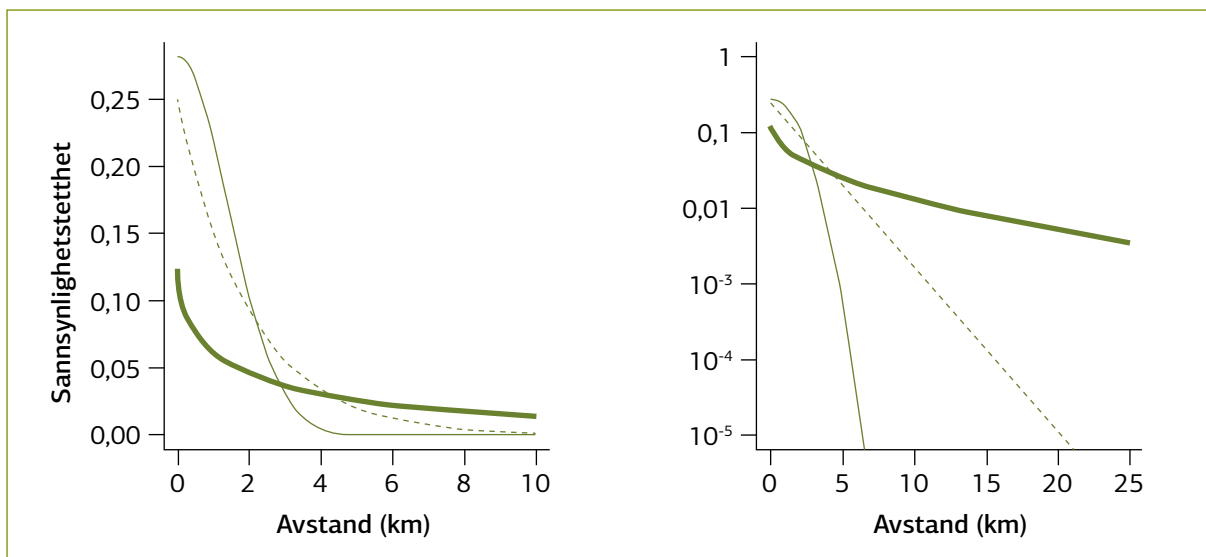
*Problemet: urealistiske standardmodeller.* – En mekanistisk forståelse av spredning forutsetter antagelser om spredningsdistansene statistiske fordeling. Denne er imidlertid ikke bare ukjent, den er i praksis umulig å måle (Higgins & Richardson 1999; Poschlod, Tackenberg & Bonn 2004). Problemet er at spredningsdistansene ikke følger noen av de kjente fordelingene (som lognormal- eller eksponentialfordeling), men idiosynkratiske fordelinger som bestemmes av frøets form og masse, tidspunkt og måten frøet slippes på og egenskapene ved vektoren (f.eks. dyret eller vinden). Disse fordelingenes momentgenererende funksjoner er derfor ukjente; og selv om fordelingas sentrale deler kan estimeres f.eks. ved hjelp av felldata for en gitt art på et gitt sted, er ikke fordelingas høyre hale, dvs. hyppigheta av de lengste distansene, tilgjengelig for empiriske målinger (Nathan 2006). Antallet frø avtar fort med avstand fra morplanten, samtidig som arealet øker kvadratisk med avstanden. Selv hos planter med

enorm frøproduksjon støter altså datainnsamlinga på store problemer. Genetiske analyser (Bacles, Lowe & Ennos 2006) og anekdotiske enkeltfunn (jf. Sandviksalleen, kap. 2.1) har påvist spredningsdistanser på flere kilometer, som er en avstand der ingen innsamlingsmetode kan gi pålitelige estimater.

En viktig konklusjon fra dette er at den gjennomsnittlige spredningsdistansen er nærmest irrelevant for å beskrive spredningsmønsteret til frø. Den gjennomsnittlige spredningsdistansen trenger ikke en gang å være korrelert med langdistansespredninga (Greene & Johnson 1989). For å forstå spredning må man altså forstå halen til sannsynlighetsfordelinga (fig. 2). Leptokurtiske («uttrukne») sannsynlighetsfordelinger betegnes som *tykkhala* om de har en «tykkere hale» (dvs. avtar saktere) enn eksponentialfordelinga (fig. 2; Clark 1998). Problemet er at alle tykkhala standardfordelinger gir et feil bilde av kortdistansespredning (og har en rekke andre matematiske svakheter, Clark, Lewis & Horvath 2001), så mye av forskninga har gått ut på å finne en realistisk beskrivelse av spredningsfordelingenes høyre hale.

Selv ved korte gjennomsnittlige spredningsavstander kan spredning foregå over lange avstander og med stor hastighet, bare fordelingas hale er tykk nok (Clark 1998; Skarpaas & Shea 2007). Heri ligger f.eks. også forklaringa for den raske postglasiale spredninga av treslag (dvs. etter den siste istida), som paleobotanikere har dokumentert. Treslag spredde seg med hastigheter på 50 til 1500 meter per år (MacDonald 1993). Så høye hastigheter har lenge vært uforklarlige, all den tid man la «vanlige» sannsynlighetsfordelinger til grunn. Antar man derimot tykkhala fordelinger, er ikke disse hastighetene noen overraskelse (Clark 1998). Faktisk vil spredningshastigheta kunne tidobles hvis så lite som 1 % av frøene utsettes for spredning over distanser som er lenger enn en vanlig sannsynlighetsfordeling ville ha estimert (Higgins & Richardson 1999).

I tillegg kan stokastiske hendelser gi enorme utslag på fordelingas hale (Nathan m.fl. 2003). Ifølge en såkalt «to-dimensjonal t-fordeling» (*2Dt dispersal kernel*; Clark m.fl. 1999) med en gjennomsnittlig spredningsdistanse på 50 m ville f.eks. en vellykka spredning på 250 km skje én gang per million år. Stokastiske avvik fra denne deterministiske modellen kan imidlertid føre til en vellykka spredning på 415 km så ofte som hvert 25. år (Nathan 2006).

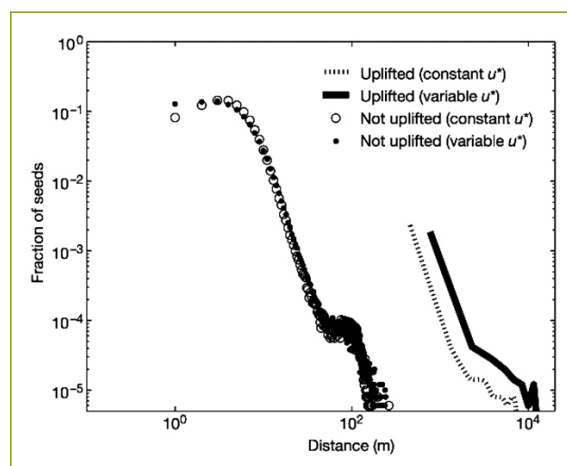


**Figur 2.** Eksempler på tynnhala og tykkhala sannsynlighetsfordelinger på aritmetisk (t.v.) og logaritmisk skala (t.h.). Den *gjennomsnittlige* spredningsdistansen på 0,5 km er *identisk* for alle tre fordelingene. Forskjellen ligger i halens tykkelse: Mens en spredningsdistanse på 10 km er ytterst usannsynlig ifølge normalfordelinga (tynn linje), skjer den mye oftere ifølge en tykkhala fordeling (tykk linje) Den prikkete linja viser eksponentialfordelinga. Fordelinger som avtar langsommere enn denne, kalles tykkhala. Spredningsdistanser for frø følger ukjente tykkhala fordelinger.

*Løsninga: fluidmekaniske modeller.* – Mekanistiske modeller av frøspredning bygger på fluidmekaniske beskrivelser av adferden til det såkalte overflatesjiktet (som er den nedre delen av atmosfærens såkalte planetariske grenseflate), dvs. på fysisk og meteorologisk kunnskap om ikke-viskøse strømninger og luftturbulenser (f.eks. Cionco 1965; Raupach 1989; Finnigan 2000). Kortdistansespredning har man i lengre tid kunnet modellere med tilstrekkelig presisjon (Okubo & Levin 1989; Greene & Johnson 1996; Tufto, Engen & Hindar 1997; Nathan, Safriel & Noy-Meir 2001): Den forventede spredningsdistansen ligger i samme størrelsesorden som trekronehøyden, og spredningsdistanser over hundre meter er svært sjeldne. Disse modellene har imidlertid liten til ingen verdi for å forstå langdistansespredning (Nathan m.fl. 2003).

Et gjennombrudd i forståelsen av langdistansespredning var innsikten at forskjellen mellom lang- og kortdistansespredning skyldes om frøet løftes opp over kronetaket eller ikke (Horn, Nathan & Kaplan 2001; Tackenberg, Poschold & Kahmen 2003). Nathan m.fl. (2002b) har vist at fordelinga på spredningsdistanser er bimodal, der fordelingas første topp tilsvarer kortdistansespredninga (fig. 3). Jo lenger ned frøet synker i luftsoyla, desto mindre er vindhastigheta (fig. 1). Løftes frøet over trekrone,

spres det imidlertid mye lenger, i størrelsesorden noen hundre meter til titalls kilometer (fig. 3).



**Figur 3.** Fordelinga på spredningsdistanser er bimodal. Den venstre delen av kurva med distanser mellom ca. 1 m og 150 m, viser flertallet av frøene som ikke ble løfta over kronetaket. Den høyre delen av kurva utgjør langdistansespredning, med distanser mellom ca. 1 km og 10 km. De fleste frøene spres bare noen titalls meter, men det er faktisk flere frø som transporteres 1 km enn 100 m. (Kilde: Nathan m.fl. 2002b; © Nature Publishing Group, gjengitt med utgiverens og forfatterens vennlige tillatelse)

På grunnlag av denne forståelsen har det siste tiåret sett utviklinga av de første brukbare mekanistiske modeller for langdistansespredning. Katul m.fl. (2005) har f.eks. beskrevet noe de har døpt «Waldfordelt analytisk langdistansespredningsmodell», som gir prediksjoner som genereres uavhengig av, men som har vist seg å stemme forbausende godt med de observerte spredningsforløpene (Katul m.fl. 2005; Caplat m.fl. 2012). Spredningsdistansenes sannsynlighetsfordeling kan ifølge denne modellen beskrives ved hjelp av seks parametere (boks 1) gjennom ligninga

$$P(d) = \sqrt{\frac{\gamma}{2\pi d^3}} \cdot e^{-\gamma(d-\mu)^2/(2d\mu^2)}, \quad (2)$$

der fordelingas formparameter  $\gamma$  er definert som

$$\gamma = h^2 U / (2\kappa\sigma C) \quad (3)$$

og fordelingas skaleringsparameter  $\mu$  som

$$\mu = hU/v. \quad (4)$$

Sannsynligheta for at et frø unnslipper kronetaket (slik at det gjennomgår langdistansespredning,  $I_{ds}$ ) kan uttrykkes gjennom de samme parametere (boks 1; Katul m.fl. 2005):

$$P_{lds} = \frac{e^{2\gamma/\mu} - 1}{e^{2\gamma C/(\mu h)} - 1} = \frac{e^{h\nu/(\kappa\sigma C)} - 1}{e^{\nu/(\kappa\sigma)} - 1}. \quad (5)$$

Beregningene viser at langdistansespredning er mye vanligere enn tidligere antatt: Andelen av frø som opplever langdistansespredning ligger rundt 1 til 5 % (Nathan m.fl. 2002b). Tar man med i betraktning at trær med vindspredning produserer i en størrelsesorden på 10 000 frø per tre per år, kan det fort være snakk om enorme antall.

#### Boks 1.

Forklaring av parameterne i ligningene 2–5.

$d$  spredningsdistanse [m]

$P$  sannsynlighet [dimensjonsløs]

*Artsegenskaper*

$C$  høyden på trekronetaket [m]

$h$  høyde over bakken som frøet slippes i [m]

$v$  frøets (terminale) vertikale fallhastighet [m/s]

*Meteorologiske parametere*

$U$  gjennomsnitt for den horisontale vindhastigheta [m/s]

$\kappa$  turbulenskoeffisient [dimensjonsløs]

$\sigma$  standardavvik for den vertikale vindhastigheta [m/s]

Ligning 2 kan også kombineres med demografiske parametere (etableringsrate, alder ved kjønnsmodning, juvenil- og voksenoverlevelse samt fruktbarhet) for å estimere ekspansjonsraten til en invaderende populasjon (Caplat m.fl. 2012). En sensitivitetsanalyse viste at ekspansjonsraten fremfor alt påvirkes av parameterne i boks 1 (med unntak av  $C$ ), mens de demografiske egenskapene var nokså uvesentlige for spredningsfrontens hastighet (Caplat m.fl. 2012).

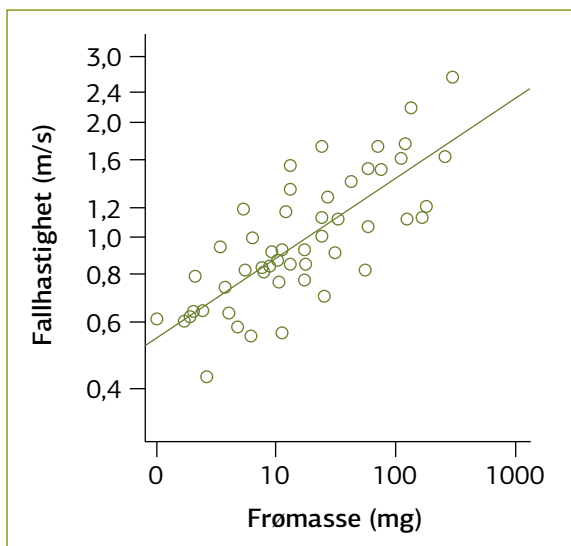
Ligningene kan altså brukes for alle arter med vindspredde frø og for alle steder. Problemet er å parameterisere modellen. Høyden på kronetaket og frøslippet er enkelt å måle i et bestand. Frøets vertikale fallhastighet må imidlertid bestemmes i labmålinger. I litteraturen fant jeg noen estimater på fallhastighet for bartreartene som forekommer i Norge (tab. 8), og ekstrapolert noen av de øvrige (fig. 4, tab. 8; se anhang 3 for detaljer).

**Tabell 8.** Litteraturverdier og ekstrapoleringer (\*) for frøenes fallhastighet, trehøyde, frøproduksjon og spredningsperiode. Disse parameterne har blitt brukt for å gi et grovt estimat på spredningsdistanse ved to ulike vindhastigheter. Spredningsdistansen er angitt som 0,999-kvantil. Asterisk (\*) i kolonnen fallhastighet viser at verdien er ekstrapolert ut fra regresjonslinja i figur 4 (se anhang 3). Referanser er oppført i anhang 1.

Art	fallhastighet (m/s)	trehøyde (m)	frøproduksjon (per tre per år)	frøspredning (måneder)	spredningsdistansens 0,999-kvantil (m)	
					ved 10 m/s	ved 20 m/s
Vanlig edelgran	1,07	35	.	sep-okt	1001	2004
Balsam-edelgran	0,84*	15	.	sep-okt	745	1490
Kolorado-edelgran	1,74	42	5 200	sep-okt	323	645
Kjempe-edelgran	1,74	50	.	aug-okt	384	768
Fjelledelgran	0,63	22	.	sep-okt	2011	4022
Mariesedelgran	1,02*	17	.	sep-okt	545	1089
Nordmannsedelgran	1,31*	50	.	sep-okt	867	1735
Nobel-edelgran	1,14*	62	.	oktober	1525	3049
Lawsonsypress	.	60	.	sep-okt	.	.
Nutkasypress	.	40	.	sep-okt	.	.
Dahurialerk	0,72*	25	.	sep-nov	1730	3460
Europalerk	1,00	25	.	sep-des	838	1676
Japanlerk	0,72*	35	.	sep-okt	2422	4844
Sibirlerk	0,89*	30	.	sep-nov	1311	2621
Gran	0,58	32	.	sep-apr	3464	6928
Engelmannsgran	0,64	27	3 700	sep-okt	2390	4780
Kvitgran	0,62	23	7 200	aug-mai	2173	4347
Svartgran	0,62	18	.	hele året	1701	3401
Serbergran	0,69*	30	.	.	2271	4541
Blågran	0,73*	35	.	.	2353	4705
Sitkagran	0,94	45	.	aug-sep	1739	3477
Banksfuru	0,74	18	.	september	1175	2351
Sembrafuru <sup>a</sup>	/	16	.	—	—	—
Vrifuru	0,81	22	6 600	aug-okt	1183	2365
Berg- og buskfuru	0,81	7	2 500	nov-des	377	753
Svartfuru	0,85 ± 0,07	11	11 000	okt-nov	532	1064
Silkefuru	1,20*	20	.	sep-nov	433	867
Sibirsk sembrafuru <sup>a</sup>	/	40	.	—	—	—
Weymouthfuru	0,90	25	65 000	aug-sep	1065	2131
Vanlig furu	0,60	32	3 400	des-mrs	3233	6467
Douglasgran	0,94	36	420	aug-mrs	1391	2781
Kjempetuja	1,40	52	.	.	757	1513
Kanadahemlokk	0,66*	24	.	sep-feb	1993	3987
Vestamerik. hemlokk	0,69	35	.	.	3482	6964
Fjellhemlokk	0,73*	26	.	.	1748	3495

<sup>a</sup> Konglene til (sibirsk) sembrafuru slipper ikke frøene.

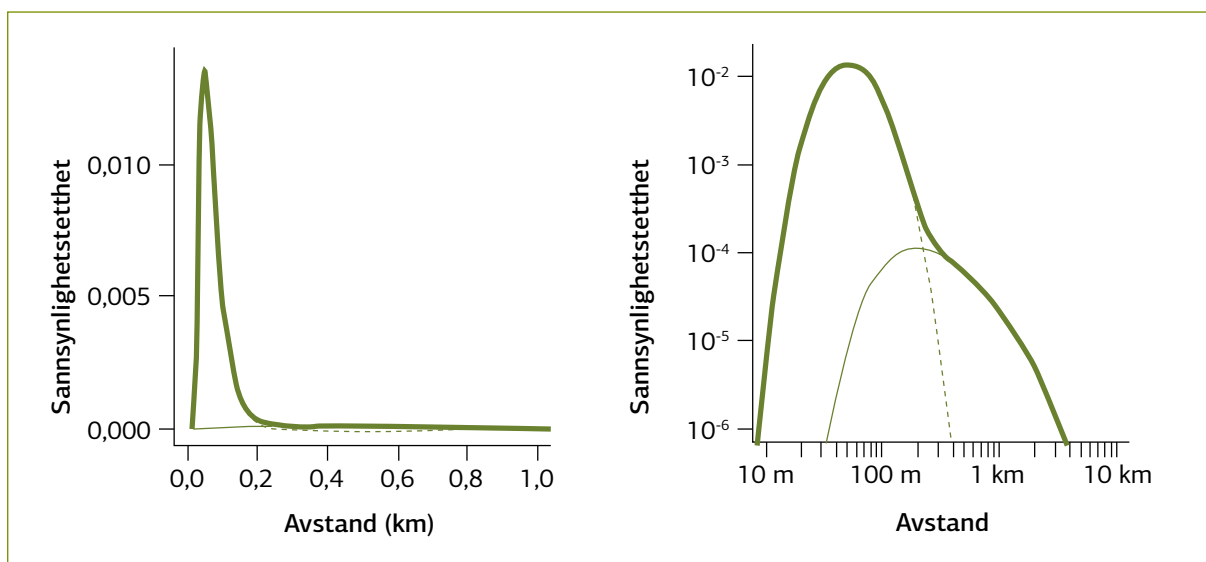




**Figur 4.** Frøenes fallhastighet er en viktig parameter for å forstå langdistansespredning, og er i sin tur sterkt korrelert med frømasse. Figuren viser regresjonen av fallhastighet på frømasse i furufamilien (logaritmisk skala på begge aksene;  $n = 51$ ,  $r^2 = 0,60$ ,  $p < 10^{-10}$ ; se anhang 3 for detaljer).

Tabell 8 viser også to estimater av spredningsdistanser, angitt som 0,999-kvantil, som vil si at 1 % av frøene vil forventes å spres lenger enn dette. Estimater for en vindhastighet på 20 m/s bør legges til grunn ved spredning i hovedvindretninga, estimatet for 10 m/s for spredning i andre retninger. Fordelinga av spredningsdistansene – både kort- og langdistansespredning – er illustrert for sitkagran (fig. 5). Det er viktig å påpeke at estimatene i tabell 8 er tentative, siden det er brukt litteraturverdier for bl.a. trehøyde og delvis ekstrapoleringer for fallhastighet. En mer nøyaktig måling av parametrene under norske forhold er på denne bakgrunn sannsynligvis det mest akutte forskningsbehovet for å fremme forståelsen av spredningsrisikoer og -mønstre.

De meteorologiske parameterne bør ideelt sett måles på de relevante stedene ved hjelp av vindmålere (anemometre). Den horisontale vindhastigheta kan muligens også baseres på eksisterende langtidsmålinger, hvis det fins en værstasjon i umiddelbar nærhet. For den vertikale vindhastigheta og turbulenskoeffisienten kan man eventuelt bruke litteraturverdier, men det er viktig å påpeke at alle tre parameterne kan variere sterkt på nokså korte avstander. Feltmålinger av den vertikale vindhastig-



**Figur 5.** Sannsynlighetsfordelinga på sitkagranas spredningsdistanse på aritmetisk (t.v.) og dobbeltlogaritmisk skala (t.h.). Modellen er basert på ligning 2–5 og parameteriseringa i tab. 8 (vindhastighet 20 m/s). Den stiplede linja er kortdistansespredning (frø som ikke løftes over kronetaket); den tynne gjennomtrukne linja er lang-distansespredning (frø som løftes over kronetaket); summen av begge er den tykke linja (samtlige frø). Store distanser har en markert høyere sannsynlighet enn forventa ut fra kortdistansespredning alene. Den mediane spredningsdistansen er 64 m for kortdistansespredning, 465 m for langdistansespredning og 93 m for alle frø.

hetas standardavvik har gitt estimater på 0,8 m/s over en banksfurskog (Amiro 1990), samme verdi over en svartgranskog (Amiro 1990) og 1,9 m/s over en svartfurskog (spennvidde 0,6–7,7 m/s; Caplat m.fl. 2012). Den vertikale vindhastighetas standardavvik er betydelige lavere under kronetaket, der den ligger i en størrelsesorden på 0,3 m/s og synker mot skogbunnen (Katul & Albertson 1998; Stoy m.fl. 2006). Verdien på turbulenskoeffisienten ligger for en skog et sted mellom 0,3 og 0,6, avhengig av bl.a. kronetakets tetthet (Raupach 1989; Katul m.fl. 2005; Thompson & Katul 2008; Caplat m.fl. 2012).

Perioden for frøspredning er tatt med i tabell 8, men de angitte intervallene utgjør ofte bare starten (og hovedvekten) av frøspredninga. Mange bartrearter har frøspredning over store deler av – eller sågar hele – året. Dette kan illustreres med data fra flere treslag over tre sesonger (tab. 9; Pickford 1929; Kerr m.fl. 2008). I de to månedene med mest frøspredning spres samla sett likevel mindre enn halvparten av frøene, og det skjer noe frøspredning i nesten alle måneder. Dette har betydning bl.a. fordi frø kan spres mye lenger på snø enn på bar mark. Spredningsmodellene antar at frøet blir liggende så snart det har kommet an i bakken. På snø (og muligens en rekke andre underlag) kan vinden imidlertid blåse frøet mye lenger også etter at det har falt ned.

Mekanistiske spredningsøkologiske modeller er for tida i en rivende utvikling, noe som bare i beskjeden grad har funnet veien til den forstfaglige litteraturen (jf. tab. 10). Noen av resultatene fra de senere år er:

- Vindtransporterte frø spres mye lenger i åpent landskap enn i en skog, fordi det er lavere vindhastighet og større turbulens i et lukka bestand (Nathan m.fl. 2002a). Under ellers like forhold vil derfor frø fra enkeltstående trær i et åpent landskap spres mye lenger enn frø fra skogstrær.

- Enkeltstående trær kan selv ha sitt opphav i langdistansespredning. For arter som ikke ønskes spredt er det derfor avgjørende å oppdage langdistansespredte trær og å fjerne disse før de selv setter kongler. I motsatt tilfelle vil spredninga akselereres i den etterfølgende generasjonen.

- Lebeplantninger vil derfor bidra uforholdsmessig mye til spredning: De er per definisjon anlagt på vindfulle plasser, dvs. står eksponert for sterk vind, og står i et ellers forholdsvis åpent landskap. Det er på denne bakgrunn problematisk at forskrift om utsetting av utenlandske treslag (2012) ikke omfatter lebeplantninger.

- Blåser vind over åser og daler, oppstår det resirkulasjonsregioner på lesida av åsen, dvs. luften går i ring (Poggi & Katul 2007; Patton & Katul 2009). Frø i disse områdene har mindre sannsynlighet for å oppleve langdistansespredning. Størst sannsynlighet er det for frøene på åsens loside, spesielt rett før åskammen. Mens gjennomsnittet for spredningsdistansen her øker med 35 %, opplever sannsynligheta for langdistansespredning en tidobling (Katul & Poggi 2012).

- I lesida av en skogskant kan det oppstå en virvel med en lengde på 2–5 kronehøyder, som fungerer som en felle for frø (fig. 6; Detto m.fl. 2008). Trær i skogskanten bidrar altså ikke mer til langdistansespredning (jf. Cremer m.fl. 2012), men sannsynligvis mindre enn trær midt i skogen.

- Hvor allmenngyldig dette funnet er, er ikke avklart ennå. Det kan f.eks. tenkes at det ikke gjelder hvis skogskanten står eksponert til, f.eks. på en bakketopp (Trakhtenbrot pers. medd.)

**Tabell 9.** Fordeling av frøspredningstidspunktet for fire bartreer over tre sesonger (Pickford 1929; Kerr m.fl. 2008). Måneder der mer enn det dobbelte av forventninga ( $1/12 = 8\%$ ) ble spredd, er halvfeite. Måneder der mindre enn halvparten av forventninga ble spredd, er kursivert.

Art	prosentandel av frø som ble spredd i en gitt måned											
	sep	okt	nov	des	jan	feb	mrs	apr	mai	jun	jul	aug
Svartfuru	8	6	8	5	4	5	27	20	6	6	2	4
Douglasgran	29	16	8	4	3	6	20	12	1	1	0	0
Kjempetuja	26	22	10	8	8	5	8	10	1	1	0	0
Vestamerik. hemlokk	23	14	11	9	10	11	8	5	3	5	0	0

- Derimot kan skogskanter som er vendt mot vinden ha større kort- og langdistansespredning enn trær midt i skogen (Trakhtenbrot pers. medd.).
- Planter har en viss «kontroll» over når de slipper frøene sine. Det har blitt vist hos flere arter at vindhastigheta må overstige en bestemt terskel for at plantene slipper frø, og at frøslippet deretter øker med økende vindstyrke (Greene & Johnson 1992). Modeller som tar høyde for at det slippes mer frø i sterk vind, har generert spredningshastigheter som er omtrent dobbelt så høye som ifølge modeller som antar at frøslipp er tilfeldig (Soons & Bullock 2008).
- Ujevn høyde i kronetaket øker sannsynlighetene for virvler, som igjen fremmer langdistansespredning (Bohrer m.fl. 2008).

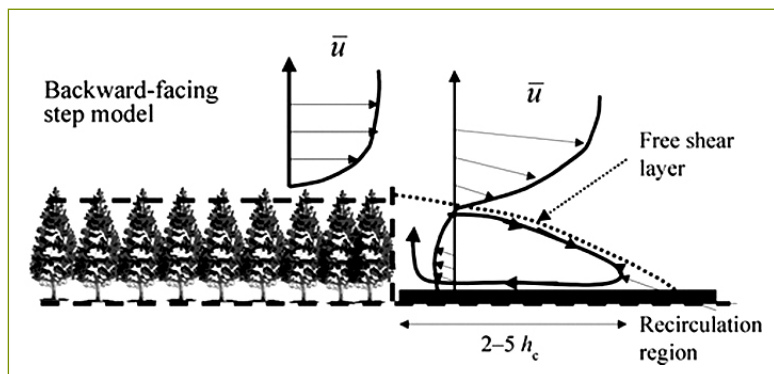
De mekanistiske modellene tillater også et kritisk blikk på anbefalingene som sirkulerer i den forstfaglige litteraturen. Jeg har vært så heldig å få Ana Trakhtenbrot til å kommentere noen av disse anbefalingene (tab. 10). Hun er forsker ved et av verdens ledende fagmiljøer i spredningsøkologi, Movement Ecology Laboratory ved Hebrew University of Jerusalem (jf. Nathan & Muller-Landau 2000; Nathan m.fl. 2001, 2002a, 2002b, 2003, 2011; Levin m.fl. 2003; Katul m.fl. 2005; Trakhtenbrot m.fl. 2005; Nathan 2006; Bohrer m.fl. 2008; Caplat m.fl. 2012). Noen sentrale anbefalinger finner støtte gjennom mekanistiske modeller, mens andre bør modifiseres sterkt.

Et beslektet spørsmål som har blitt reist i ulike sammenhenger (f.eks. Engelmark m.fl. 2001) gjelder størrelsen på plantefeltene. Er det bedre med få store eller flere små bestander av fremmede trær? Flere små bestander har en større samla kantlengde

enn få store, slik at omfanget av kortdistansespredning vil øke med økende oppsplitting av bestandene (tab. 10). Med tanke på langdistansespredning er det derimot hovedsakelig det totale beplanta arealet som er av betydning, ikke dets fordeling. En tredje og avgjørende faktor er imidlertid det *invaderbare* arealet: Ved en oppsplitting på mange små områder øker det fremmede treslagets utbredelsesområde (selv ved konstant forekomstareal). Flere små plantefelt vil altså øke det totale arealet som kan bli *utsatt for spredning*. Dette hensynet taler for å minimere utbredelsesområdet til fremmede treslag i Norge ved å aggregere plantefeltene. Det kan imidlertid hende at dette hensynet må avveies mot ulemper ved store bestander (se kap. 4, økologiske effekter).

*Mekanistiske modeller for fuglespredning.* – Spredning gjennom dyr følger helt andre lover enn vindspredning. Utviklinga av mekanistiske modeller for fuglespredning er en forskningsgren i startgropa, men noen funn indikerer at spredningsdistansen kan predikeres ut fra landskapsegenskaper (Levey, Tewksbury & Bolker 2008). Hvorvidt disse funnene er praktisk anvendbare, er for tidlig å slå fast.

I Norge er spredning av bartrefrø gjennom fugler fremfor alt relevant for sembrafuru. Prestø, Hagen og Vange (i arbeid) har dokumentert at det er stor spredning av sembrafuru innenfor et begrensa areal i Trondheim/ST. Basert på kartfesta potensielle morplanter kan det også være mulig å estimere spredningsdistanser. Vektoren for sembrafrø er nøttekråka (*Nucifraga caryocatactes*; Lanner 1998), som har økt sin tilstedeværelse i Midt-Norge de senere åra. I Sverige har sembrafuru blitt spredt til fjells «miltals» fra nærmeste bestand, og de første individer har begynt å sette kongler selv (Kullmann 2003:216).



**Figur 6.** Effekten av en skogkant på frøspredning. Lesida av et bestand er ikke noe utflygingssted, men kan tvert imot tjene som en sinke for frø. (Kilde: Detto m.fl. 2008; © Ecological Society of America, gjengitt med utgiverens og forfatterens vennlige tillatelse)

**Tabell 10.** En vurdering av anbefalingene som gis i den forstvitenskapelige litteraturen for å minimere spredning. Anbefalingene er henta fra Engelmark m.fl. (2001:6), Ledgard (2008:96) og Dodet & Collet (2012:1773). Vurderingene er basert på nyere spredningsøkologiske innsikter (bl.a. Poggi & Katul 2007; Detto m.fl. 2008; Patton & Katul 2009; Cremer m.fl. 2012; Katul & Poggi 2012; Trakhtenbrot pers. medd.).

Anbefaling	Vurdering
Ikke tillat planting på åskammer/bakke-topper og på skråninger som er eksponert for vind.	Korrekt – åskammer, bakketopper og loskråninger er «utflygings»-posisjoner. Det mest utsatte stedet er faktisk den øverste delen av en skrånning, dvs. før selve bakketoppen.
Ikke tillat planting på losida av sårbare områder.	Korrekt – spredning skjer hovedsakelig i den dominerende vind-retninga. Spørsmålet er heller hvilken avstand som bør ivaretas til sårbare områder, siden langdistansespredning kan skje over flere kilometer.
Spar eller plant 2–3 rader med stedege arter rundt bestandet.	Noe usikkert, men sannsynligvis fånytt – det ser ikke ut som om mesteparten av spredninga skjer fra skogskanten, antakelig tvert imot. Hvis slik planting har en effekt, vil den være størst på bestandets loside, ikke på lesida.
Reduser den samla lengden av kantene ved å aggregere plantefeltene	Både/og – tiltaket vil sannsynligvis redusere kortdistansespredning, mens langdistansespredning er upåvirket av kantlengden.
Utform bestandet slik at kanter som står i rett vinkel til hovedvindretninga minimeres.	Meningsløst – både fordi kanter sannsynligvis ikke utgjør utflygingsposisjoner og fordi kantens vinkel mot vinden er irrelevant.
Plasser bestandet slik at den grenser mot arealer som ikke er sårbar for spredning (intensiv beite, åker, veier o.l.).	I og for seg korrekt – men langdistansespredning kan enkelt passere en åker og i hvert fall en vei. Det er derimot et brukbart tiltak mot kortdistansespredning.

## 2.4 Konklusjon

Det er presentert tre ulike klasser av innsikt i spredningsevnen til fremmede treslag – fallstudier, fenomenologiske modeller og mekanistiske modeller. Hver av dem er en viktig kilde til innsikt, og ingen bør ses bort fra, men man må samtidig være klar over begrensningene til de ulike tilnærmingene.

Fallstudier leverer verdifull grunnlagsmateriale for videre modellering, men kan isolert gi svært villedende resultater. Det fins klare metodiske begrensninger for å kvantifisere langdistansespredning i felt, hvorav den mest åpenbare er at man ikke finner foryngelse der man ikke leter. De fleste nevnte fallstudiene lette etter foryngelse i nærheta av morbestandet og fjerna seg suksessivt fra denne. Metoden er velegna for å kvantifisere omfanget av kortdistansespredning, men helt uegna for å kvantifisere den romlige skalaen for langdistansespredning. Eventuelt var undersøkelsesarealet gitt på forhånd, noe som selvfølgelig begrenser den maksimalt observerbare spredningsdistansen. Hadde slike metoder blitt brukt for å kvantifisere spredning fra Sandviksalleen, hadde ikke foryngelsen på Gylfjella blitt oppdaga i det hele tatt, og spredninga blitt angitt som fraværende.

En ytterligere grunn til at fallstudier underestimerer spredningsdistansen er at distansen av foryngelsen vanligvis regnes fra det nærmeste mulige mortreet. Det er imidlertid vist ved genetiske analyser at trær flere hundre meter inne i bestandet bidrar med frø som havner utenfor skogen (Cremer m.fl. 2012).

Også de to typer modeller bidrar med vidt forskjellige innsikter: Mens fenomenologiske modeller *tilpasses* til (nødvendigvis ufullstendige) data, evner mekanistiske modeller å predikere et bestemt resultat (Nathan & Muller-Landau 2000). Fenomenologiske modeller gir mao. ikke noe grunnlag for å generalisere utover modellens opprinnelige utvalg av studieobjekter (arter, steder osv.). Mekanistiske modeller er på den annen side aldri bedre enn kunnskapsgrunnlaget om de underliggende prosessene, men her har det skjedd mye i løpet av det siste tiåret når det gjelder fluidmekaniske beskrivelser av frøspredning. Innsiktene fra mekanistiske modeller gir også mening til enkelte funn fra fallstudier og fenomenologiske modeller som tidligere virka uforklarlig.

Hovedkonklusjonen fra de mekanistiske modellene er at det er *langdistansespredninga som er avgjørende for invasjonspotensialet til fremmede treslag.*

Mens kortdistansespredning skjer med maks. 50–200 meter per generasjon (i størrelsesordenen 10 m/a), skjer langdistansespredning rundt én størrelsesorden hurtigere (40–120 m/a for europalerk på Tingvoll, 130 m/a for svartfuru på New Zealand).

Som funnene fra New Zealand har vist, kan det gå mange tiår før langdistansespredning slår til. Konklusjonen som bør trekkes fra dette er at manglende spredning i fortida ikke er bevis nok for at slik spredning ikke kan skje («at det har gått bra så langt, er ingen sovepute»).

Det hittil beste anslaget av risikoen knytta til langdistansespredning i Norge er 0,999-kvantilene i tabell 8. Selv om disse verdiene er tentative og bør testes og justeres ved feltstudier, er det viktig å påpeke at de ikke kan tolkes som maksimumsanslag. Trehøydene vil nok i mange tilfeller være for store for norske forhold, noe som vil *redusere* spredningsdistansen. Flere faktorer kan imidlertid føre til *høyere* spredningsdistanser. For det første kan et bestand produsere millioner av frø, slik at den promillen som spres langt kan bestå av nokså mange frø per år. For det andre opptrer det regelmessig vindhastigheter som er betraktelig høyere enn 20 m/s, noe som har spesiell betydning med tanke på at trær kan slippe frø fortrinnsvis ved høye vindstyrker. Økt spredning av frø på snødekke er heller ikke tatt med i modellen.

En ytterligere betydningsfull faktor er at frø som spres langt kan ha større overlevelsessjanser. Man vil selvfølgelig ofte finne mest foryngelse i umiddelbar nærhet av et bestand, siden mesteparten av frøene bare opplever kortdistansespredning. Det viktige er imidlertid at etableringsraten som måles ved skogkanten ikke trenger å være representativ for de få frøene som spres mye lenger. Frø som utsettes for langdistansespredning vil oppleve svakere tetthetsregulering, dvs. mindre konkurranse, predasjon og sykdom. Ifølge den såkalte Janzen-Connell-effekten vil man derfor forvente en økning i frøplantenes overlevelsessannsynlighet med økende distanse fra morplanten (Janzen 1970; jf. Nathan m.fl. 2011). Dette bidrar ytterligere til en økning i invasjonspotensial.

De mekanistiske modellene kan også brukes til å teste anbefalinger som gis i den forstfaglige litteraturen. Det viser seg da at flere «etablerte sannheter» i beste fall er sannheter med modifikasjoner (tab. 10). Andre anbefalinger er derimot nokså ukontroversielle (Ledgard 1993:396; Engelmark m.fl. 2001):

- Kortdistansespredning kan holdes i sjakk gjennom f.eks. beite inntil skogskanten, eller ved å plassere bestander inntil lite sårbare områder (åkrer, boligområder o.l.).
- Let etter unge trær rundt alle bestander og dokumenter foryngelsen.
- Fjern uønska foryngelse i god tid før den vil kunne sette frø. Dette gjelder i særdeleshet for
  - trær i vindutsatte posisjoner (loskråninger og bakketopper) og
  - enkeltstående trær i åpent landskap / lav vegetasjon.

### 3 Invaderbarhet

Mens invasjonspotensialet er en egenskap (eller skyldes egenskaper) ved artene som sprer seg (eller ikke sprer seg), forutsetter en vellykka spredning også et egna habitat innenfor spredningsdistansen. Habitatets egenskaper som avgjør om eller i hvor stor grad det kan invaderes av fremmede arter, omtales som invaderbarhet (engelsk *invasibility* – i motsetning til *invasiveness*; jf. Lonsdale 1999).

Det er forholdsvis få publikasjoner som gir håndfast informasjon om invaderbarhet (sammenfatta i anhang 1). Et gjennomgående trekk er imidlertid at åpne landskap (enger, hei, myr, stepper) er spesielt utsatt for invasjoner av koniferer.

I en gjennomgang av en rekke fallstudier fra hele verden lister Richardson og Bond (1991) opp vegetasjonstyper som har blitt invadert av ulike furuarter: Den vanligste er gressletter (inkludert subalpine enger). Av artene som forekommer i Norge, ble dette dokumentert for banks-, vri- og weymouthfuru, den sistnevnte ble også funnet på gamle jordbruksarealer. For furuer angir Richardson m.fl. (1994; jf. Richardson & Bond, 1991; Richardson 2006) følgende rekkefølge av habitater (sortert etter økende invaderbarhet):

skog < buskas < enger << sanddyner < bar mark.

Skoger blir vanligvis bare invadert av furuer hvis de fra før er utsatt for forstyrrelser. Resultater fra Norge og Danmark bekrefter dette mønsteret for buskfuru på lynchhei, sanddyner, kystberg og myr (Øyen 1999; Christensen & Johnsen 2001; Øyen m.fl. 2009).



Blant bartreslagene som invaderer montane og subalpine enger i Nord-Amerika er koloradoedelgran, kjempe-edelgran, fjelledelgran, nobel-edelgran, engelmansgran, vrifuru, douglasgran, vestamerikansk hemlokk og fjellhemlokk (Vale 1981; Miller & Halpern 1998). Nobel-edelgran og weymouthfuru etablerte seg overveiende i skogkantene (Magee & Antos 1992). Disse invasjonene skjer i områder der artene er stedeegne, noe som har begrensa overføringsverdi på norsk natur. Det illustrerer likevel at det er åpen vegetasjon som boreal hei, fjellhei eller lynghei som vil være mest utsatt for etablering av disse artene.

Den svenske skogsvårdslagen har fra 2010 hatt en bestemmelse om at "Främmande träarter [...] inte [får] användas som skogsodlingsmaterial i fjällnära skog" (skogsvårdslag 1979:§6b). Årsaken er nok at fjellnære bestander fort kan frø seg til fjellhei. Etableringa av europalerk på Gylfjella illustrerer det samme.

Men heller ikke uforstyrta skoger er helt resistente mot invasjoner (Dodet & Collet 2012), spesielt for klimaksarter (K-strateger), som vestamerikansk hemlokk eller fjelledelgran (Shea 1985). Også douglasgran og weymouthfuru er funnet etablert i

et stedeegne skogbestander (vanlig furu resp. gran; Essl & Stöhr 2006; Essl 2007).

En metaanalyse av ulike hypoteser om invasjonspotensial (Lamarque m.fl. 2011) har funnet støtte til tre av fire hypotesene som ble undersøkt: fasilitering (Bruno, Stachowicz & Bertness 2003), forstyrrelse (Mack m.fl. 2000) og fluktuerende ressurstillgang (Davis, Grime & Thompson 2000), men ikke ledig nisje (Levine & D'Antonio 1999). Av disse er kun to potensielt relevante for fremmede treslag i Norge, nemlig forstyrrelse og ledig nisje. Forstyrta habitater (f.eks. områder med nylig bruksendring) er spesielt invaderbare.

*New Zealand Wilding Conifer Management.* – «Beslutningsstøttesystemet» som har blitt utvikla i New Zealand (se over) har også en modul «DSS 2» som evaluerer invaderbarheta til et område (Ledgard 1994, 2008; NZWCMG 2012). DSS 2 er basert på seks kriterier som skal besvares med en score mellom 0 og 5 (tab. 11). Hvert fokusområde evalueres så med summen av de seks enkeltscorene, som kan anta verdier mellom 0 og 23. Oppnår bestandet en score på 14 eller mer, defineres risikoen for at fokusområdet vil bli invadert, som høy.

**Tabell 11.** «Beslutningsstøttesystemet» DSS 2, som brukes i New Zealand for å vurdere invaderbarheta av et fokusområde gjennom fremmede bartrær (forenkla etter NZWCMG 2012). Det brukes seks kriterier, hvorav to evaluerer kildebestandets treslag, to forholdene i fokusområdet, og to beliggenheta av fokusområdet i forhold til kildeområdet. Scorene summeres for den totale risikovurderinga.

Score	kildebestand		fokus- i forhold til kildeområdet		fokusområde	
	treslag	beliggenhet	retning	avstand	beite	vegetasjon
0 <sup>a</sup>	gran m.fl.	beskytta mot vind	på losida, avstand > 1 km	> 5 km	intensiv	skogsplantefelt, intensiv saubeite
1	lawsonsyress m.fl.	flate områder (< 10°) delvis eksponert for vind	på losida, avstand < 1 km	1–5 km	regelmessig	tett skogs- eller busksjikt
2	lerker m.fl.	skråninger i le for vinden	ved sida av (sidevind)	0,2–1 km	uregelmessig	ikke helt tett skogs- eller busksjikt
3	berg/buskfuru, svartgran m.fl.	flate områder (< 10°) fullt eksponert for vind	på lesiden	< 200 m	ekstensiv	åpen skog eller busker
4	douglasgran <sup>b</sup> m.fl.	bakketopper, skråninger som er eksponert for vind			ingen	åpen vegetasjon uten trær og busker
5	vrifuru					

<sup>a</sup> En score på 0 på et av kriteriene gir en totalscore på 0, uavhengig av de andre kriteriene.

<sup>b</sup> Douglasgran vurderes som 4 bare i tørkeutsatte områder, ellers som 1.

## 4 Økologiske effekter

Økologiske effekter av fremmede arter omfatter påvirkning av stedege arter og endring av naturtyper. Påvirkning av stedege arter kan skje gjennom bl.a. konkurranse (f.eks. om lys eller næringsstoffer), allelopati («kjemisk krigføring»), overføring av patogener, hybridisering og indirekte effekter, f.eks. at et fremmed tre fortrenger en stedege art, som i sin tur er habitat for mange dyr. Endringer av naturtyper kan ta form av at f.eks. jordsmonnet eller vegetasjonssjiktninga forandres.

Litteraturgjennomgangen fant forbausende lite publisert dokumentasjon på effekter av invaderende treslag i Europa. På den nasjonale siden var det mange rapporter med lovende titler, men som omhandla treslagenes miljøkrav mer enn deres effekter på den stedege naturen (Magnesen 2000; Øyen 2000; Myking m.fl. 2005; Nygaard 2007; Øyen m.fl. 2009). Også i andre land handla mesteparten av den potensielt relevante litteraturen bare om økologiske parametere i den grad de kunne gi en pekepinn på hvor en fremmed art kan plantes (f.eks. Mason 1997). Tilsvarende fant heller ikke Carrillo-Gavilán og Vilà (2010) mange artikler som hadde studert effekter av fremmede bartrær i et invasjonbiologisk perspektiv.

Tabell 12 gir en oversikt over funnene sortert på art (se anhang 1 for utfyllende informasjon). I den grad studiene tillater noen form for generalisering, består denne av forholdsvis få og forsiktige punkt:

- Endringer i mangfoldet av skoglevende organismer (karplanter, bunnfauna, insekter, fugler) er vanligvis svakt negative. Mangfoldet tenderer mao. til å synke i bestander av fremmede trær, men
- forskjellene er sjelden store og må ofte betegnes som forholdsvis uvesentlige.
- Den hyppigst rapporterte og samtidig mest graverende effekten er gjengroing av åpne landskap (jf. kap. 3).

Det følger en kort oppsummering av resultatene etter effektkategori:

*Fortrengning av stedege arter.* – Det fins bare studier for få av treslagene, men de som foreligger finner oftest svakt negative effekter av fremmede treslag på stedege arter, enten ved direkte konkurranse (sjelden), ved å endre vekstbetingelsene for planter eller ved tap av dyrearter som lever av, på eller under trær. I tillegg til studiene i tabell 12 kan man nevne en metaanalyse (de Groot og Turgeon 1998), som har funnet et lavere mangfold av insekter på introduserte enn stedege furuer. Dette var resultatet av studier på tvers av ulike treslag og gjaldt uansett hvilket taksonomiske nivå man lå til grunn for insektenes diversitet.

En viktig, men dårlig undersøkt effekt er forekomsten av terskelverdier. Gjerde, Sætersdal og Nilsen (2005) fant f.eks. at antall arter av spetter (Picidae) sank med økende andel av gran-plantinger i et skogsområde. En slik effekt er ikke nødvendigvis målbar i et enkelt fremmed trebestand, men blir først synlig på landskapsnivå. Jeg har ikke funnet noen studier som har kunnet kvantifisere slike terskler. Her ligger mao. et stort fremtidig forskningsbehov.

*Effekter på landskapsnivå eller abiotiske forhold.* – Som omtalt over (kap. 3) er gjengroing av åpne landskap et utbredt problem knytta til fremmede treslag. Dette kan vurderes som en effekt på landskapsnivå (siden det tilsvarer en tilstandsending i en tilstandskoklin ifølge *Naturtyper i Norge*; Halvorsen m.fl. 2009), men er her subsumert under fortrengning av stedege arter.

Forandringer i jordsmonnet er en annen type effekt som fremmede treslag kan medføre. Flere studier har undersøkt dette, men forskjellene mellom introduserte og stedege arter er stort sett små til uvesentlige. Det mest vanlige funnet er nedsatt nedbrytbarhet av nåler og en etterfølgende forsuring av jordsmonnet, om enn i liten grad.

Tabell 12. Økologiske effekter av fremmede treslag på den stedegne naturen.  
(Se anhang 1 for enkeltstudiene samt tilhørende referanser.)

Art	effekter på floraen og sopp	effekter på faunaen	jordsmonn	andre/indirekte effekter
Vanlig edelgran	fortrengning av stedegne arter ikke observert			
Kolorado-edelgran				kan overføre en soppsykdom ( <i>Phoma abietella-sibirica</i> )
Kjempe-edelgran	lite frosttolerant og derfor trolig lite konkurransesterk			
Lawsonsypress		lavere mangfold av sommerfugllarver sammenligna med furu og gran		
Europalerk			ingen vesentlige forskjeller mellom lerce- og bjørkebestand	fremmede sopparter som er spesialisert på lerk har etablert seg på egenhånd etter lerkas introduksjon
Sibirlerk	artstallet på karplante- og sopparter lavere enn under bjørk	ingen forskjell i antall arter av insekter, men i artssammensetninga	ingen vesentlige forskjeller mellom lerce- og bjørkebestand	
Blågran				kan overføre miner- møll ( <i>Coleotechnites piceaella</i> )
Sitkagran	artsantallet på karplanter redusert fra 120 eller 16 (under bjørk resp. gran) til én; færre lavarter, men flere sopparter enn stedegen furuskog i Skottland; færre sopparter enn stedegen bjørkeskog på Island	ingen forskjell i antall arter av spretthaler eller fugler, men i artssammensetninga; lavere biomasse av meitemakk; færre og/ eller andre fuglearter	ingen vesentlige forskjeller mellom sitkagran- og furu- bestand	
Gran	færre lav- og sopparter, men flere karplantearter enn stedegen eikeskog i England	flere insektarter enn i stedegen eikeskog i England; antall spettarter synker med økende andel granplantinger per skogsområde		
Vrifuru	utkonkurrerer vanlig furu i Sverige; uvesentlige forskjeller fra vanlig furu i bunnfloraen ( $\alpha$ -diversitet), men noe færre arter totalt enn under vanlig furu ( $\beta$ -diversitet); færre sopparter enn i bjørkeskog	mindre mangfold av insekter enn på vanlig furu, men ikke noen mindre andel spesialister; det er ikke dokumentert noen forskjeller i virveldyrs bruk av vrifurutrær og -skoger som næring og/eller habitat sammenligna med vanlige furutrær og -skoger	ingen vesentlig endring sammenligna med vanlig furu, men nedbrytings- hastighet redusert	
Berg- og buskfuru				kan overføre soppsykdom ( <i>Mycosphaerella dearnessii</i> ); mulig hybridisering med vanlig furu?

Svartfuru		noe mindre hekkefugl enn i vanlig furuskog (7 vs 9 arter, 35 vs 39 individer); i de fleste vintre ca 30 % mindre invertebrater (og tilsvarende færre fugler), men i enkeltår reversert		kan overføre rødbandsopp ( <i>Mycosphaerella pini</i> )
Weymouthfuru	danner tette bestander, der den muligens kan fortrenge skogbunnsvegetasjon og forhindre foryngelse av stedege trær	ikke undersøkt	forsuring	kan overføre sopp-sykdommer (filtrust <i>Cronartium ribicola</i> ) til stedege arter
Vanlig furu	antall karplantearter redusert mot kontrollen, antall mosearter redusert mot sitkagran og kontrollen			
Douglasgran	ikke undersøkt	ikke undersøkt	redusert nedbrytings-hastighet	
Kjempetuja		lavere mangfold av sommerfugllarver sammenligna med furu og gran		
Vestam. hemlokk	mulighet for fortrenkning av stedege vegetasjon	larver av omtrent like mange sommerfuglarter som på furu og gran		

*Overføring av patogener.* – Soppen *Gremmeniella abietina* har infisert vrifuru i Sverige og ført til sykdomsutbrudd i tidsrommet 1988–1994 etter en periode med kalde vintre og våte somre (Karlman 2001). Soppen er stedege i Europa, men vanlig furu og gran får sjelden sykdomsutbrudd. Ved et slikt utbrudd i et svekka fremmed treslag består en risiko for økt tilbakeføring av sykdommen til stedege treslag. Dette ble ikke registrert i Sverige, men kan ikke utelukkes ved fremtidig sykdomsutbrudd.

Andre sopp sykdommer som ble funnet på fremmede bartrær var *Phoma abietella-sibirica* på koloradoedelgran (Russland; Kalko 2011), *Mycosphaerella dearnessii* på buskfuru (Litauen; Markovskaja, Kačergius & Treigienė 2011), *Mycosphaerella pini* på svartfuru (Tsjekia; Jankovský, Bednářová & Palovčíková 2004) og *Cronartium ribicola* på weymouthfuru (Tyskland; Starfinger m.fl. 2010). Miner-møllen *Coleotechnites picaeella* ble funnet på blågran i Østerrike (Holzschuh 1987).

*Hybridisering.* – I Litauen er det funnet mellomformer mellom vanlig og buskfuru som kan være tegn på hybridisering (Danusevičius m.fl. 2012). Det er så langt ikke dokumentert at fremmede bartrær hybridiserer i Norge. De to hybridene som fore-

kommer i Norge, har blitt introdusert som sådanne (hybridlerk = europa- × japanlerk; lutzgran = kvit- × sitkagran). Det er imidlertid «ekstremt vanskelig å forutsi risikoen for hybridisering» (Dodet & Collet 2012:1767), slik at det ikke er mulig å gi noen generelle råd.

*Anbefalinger og svakheter.* – Litteraturen har også inneholdt konkrete anbefalinger på hvordan påvirkning av den stedege naturen kan minimeres. Engelmark m.fl. (2001) lister opp disse rådene:

- Ivareta artsheterogenitet mellom og innen de planta bestandene.
- Løvtrær mellom bestander av bartrær vil kunne redusere faren for sykdomsutbrudd.
- Konsentrer bestander i områder som er lett å overvåke.
- Iverksett et overvåkningsprogram.
- Bevar områder som er fri for fremmede treslag i et bredt spekter av naturtyper.
- Definer et maksimumsareal for fremmede treslag på nasjonalt og landskapsnivå.
- Støtt forskning som kan redusere usikkerhetsmomentene.

Når det gjelder størrelsen av det beplanta arealet, foreligger det dermed motstridende anbefalinger: For å minimere risikoen for spredning av patogener, bør det heller plantes flere små bestander enn få store. Ønsket om å bevare fremmedarts-frie områder og å begrense spredning, taler derimot heller for å anlegge få, men større bestander. Hvordan terskel-effekter påvirker svaret på dette problemet er også uavklart, og vil sannsynligvis være avhengig av den romlige skalaen til de berørte artenes habitatbruk.

Med det nåværende kunnskapsgrunnlaget er det ikke mulig å angi en optimal størrelse på en fremmed treplanting (i hektar). Denne vil sannsynligvis også variere avhengig av arten som plantes og landskapet den plantes i. Anbefalinga må derfor inntil videre forbli kvalitativ: En oppstykkning av arealet som er beplanta med fremmede treslag bør for all del unngås, samtidig som altfor store monokulturer også er uheldige.

En svakhet ved mange studier er at metodikken er inadekvat eller i beste fall forblir uklar. Det var spesielt tre fallgruver som viste seg å være nokså utbredt. Fremtidig forskning bør derfor prøve å ta høyde for de følgende momentene:

1) *Måling av mangfold*. – Mange studier presenterer sine resultater som en oppsummering av artstallet på/under et fremmed treslag og i en kontroll. Slike tall er ikke veldig informative i seg selv, fordi ikke alle arter har samme betydning. Hvis f.eks. sjeldne, trua, endemiske eller ansvarsarter forsvinner, kan ikke dette tapet veies opp av at det lokalt blir flere generalister. Dette kan også formuleres som et skala-problem: Selv om  $\alpha$ -diversitetet (lokalt) er konstant eller sågar økende, kan  $\beta$ -diversitetet (regionalt) synke gjennom introduksjonen av et fremmed treslag.

Noen stedegne arter profitterer på innførselen av fremmede trær. «Profitørene» er imidlertid vanligvis generalister og andre arter som allerede er tallrik i forstyrta og vanlige habitater (f.eks. Engemark m.fl. 2001). En lokal økning av det biologiske mangfoldet trenger altså ikke å være noe godt tegn hvis det innebærer at en sjelden art forsvinner og erstattes av en metropolitt.

Det ble f.eks. funnet at det var like *mange* arter av spretthaler under sitkagran som under gran i Norge, men at det var snakk om ulike arter (Nygaard & Stabbetorp 2006). Det *kan* (men *trenger ikke* å) bety at begge bestandene er like verdifulle for det biologiske mangfoldet. For å avgjøre det, må man

vite om det har blitt færre trua arter, endemister e.l. Denne typen informasjon er ofte fraværende fra studiene. To unntak kan nevnes her:

Lindelöw og Björkman (2001) fant at det i absolutte tall var færre insekter på vrifuru enn på vanlig furu (undersøkte grupper var biller, bladlus, sommerfugler, teger, tovinger, årevinger). Siden de tok høyde for forskjellen mellom spesialister og generalister, kunne de imidlertid påpeke at andelen spesialister faktisk var større på vrifuru enn på vanlig furu.

Motsatt fant Nilsson m.fl. (Nilsson m.fl. 2008) at det ikke var noen forskjell i antall arter i bunnvegetasjonen under enkelte bestand av vri- og vanlig furu (lik  $\alpha$ -diversitet). Alle bestander sett under ett, forekom det derimot et mindre samla repertoar av arter under vrifuru (lavere  $\beta$ -diversitet).

2) *Kvantifisering av variasjonsbredden*. – Når effekter presenteres som tall (antall eller målinger) uten angivelse av variasjonsbredden (standardavvik eller konfidensintervall), inneholder ikke tallet noen nyttig informasjon. Når f.eks. antall fugler i et svartfuru- og et vanlig furubestand angis som hhv. 35 og 39 individer (Lack & Lack 1951), er det første tallet åpenbart lavere, men forteller likevel ingenting. Hvis den vanlige variabiliteten fra dag til dag ligger på 20 individer fra eller til, er forskjellen mellom treslagene fullstendig ubetydelig. Er variasjonsbredden på 1 individ, er forskjellen graverende. Dessverre gjør en stor andel av studiene den feilen å ikke rapportere variansen, og er dermed nesten verdiløs.

En kvantifisering av den naturlige variasjonsbredden i tid og rom bør være en selvskreven del av slike studier. Der variansen har blitt undersøkt, viser den seg ikke sjelden å være større enn forskjellen mellom introduserte og stedegne treslag. Fuller (1997:137) fant f.eks. i en undersøkelse av ressurstilgangen for fugler at «stedegne og fremmede trær overlapper betydelig innenfor et bredt kontinuum». Bestandets alders har ofte mer å si for f.eks. fuglefaunaen og lav- og mosemangfoldet enn treslaget (Rose 1979; Nilsson m.fl. 2008).

Også jordbunnen ser ut til å være sterkere påvirket av regionale miljøforskjeller enn av treslaget som er planta. Det ble f.eks. funnet at jordsmonnet under introdusert vrifuru og stedegen vanlig furu i Sverige var likere enn under introdusert vrifuru i Sverige og stedegen vrifuru i Canada (McIntosh, Macdonald & Gundale 2012).



Disse mønstrene bekrefter inntrykket av at det er få dramatiske effekter av fremmede treslag på stedegne skoglevende arter. Mønsteret er imidlertid ikke allmenngyldig, siden enkelte studier har vist tydelige forskjeller (tab. 12).

3) *Sammenligningsgrunnlaget*. – I enkelte tilfeller forble det uklart hva som er det mest meningsfulle sammenligningsgrunnlaget for de rapporterte verdiene. Planting av fremmede treslag kan føre til en reduksjon av mangfoldet som er forårsaka av skogreisninga per se – og ikke av at det er benytta fremmede treslag (Peterken 2001):

- erstatning av løvtrær med bartrær (landskapsbildet),
- erstatning av blandingskog med monokulturer (lokalt mangfold),
- erstatning av stratifisert med ustratifisert vegetasjon (vegetasjonssjiktning),
- erstatning av en blanda aldersfordeling med et ensaldra bestand (aldersstruktur),
- erstatning av flekkvise habitater med store ensforma bestander (regionalt mangfold),
- erstatning av gradvise overganger (økotoner) med skarpe grenser (regionalt mangfold).

Det var slett ikke noen selvfølge i den vitenskapelige litteraturen at slike faktorer ble korrigert for. Fremtidige studier av effekter av fremmede treslag bør ideelt sett ta høyde for disse variablene.

## 5 Anbefalinger

Litteraturgjennomgangen gir grunnlag for flere konkrete anbefalinger om planting av fremmede bartreslag. I tillegg har den identifisert områder med et prekært kunnskapsbehov.

- 1) *Vurdering av plantinger må bygge på en kombinert evaluering av arten og stedet*. Om (eller i hvilken grad) et treslag utgjør en risiko, er avhengig både av artens egenskaper og av hvor det står.
- 2) *For bestanders beliggenhet er lesider å foretrekke fremfor losider og topper av åser*. Dette vil redusere omfanget av langdistansespredning.
- 3) *Det bør opprettes soner som er helt fri for bestander med fremmede treslag*. Disse bør være tilstrekkelig store og dekke mange ulike naturtyper og habitater – ikke bare de som er mest ugunstige for skogbruket.
- 4) *Minsteavstanden til sårbare områder må ta utgangspunkt i langdistansespredning, ikke i kortdistansespredning*. Basert på estimatene i tabell 8 og erfaringene fra andre land (spesielt New Zealand) bør minsteavstanden ligge rundt 5 km i hovedvindretninga og rundt 2 km i andre retninger. Noe avhengig av treslaget det er snakk om, bør sårbare områder omfatte (men ikke nødvendigvis være begrensa til):
  - åpne landskap (boreal hei, kystlynghei, fjellhei m.m.) i den grad de har kulturhistorisk eller økologisk verdi (f.eks. sårbare eller trua naturtyper);
  - verneområder;
  - soner som er vedtatt å være fri for fremmede treslag.
- 5) *Bestander bør plasseres inntil lite invaderbare områder*. Selv om langdistansespredning lett kan passere et beite, en åker eller et boligområde, vil slike områder begrense omfanget av kortdistansespredning.
- 6) *Bestander bør aggregeres*. De bør for det første konsentreres i områder der foryngelse lett kan overvåkes. For det andre må en oppsplitting i mange små bestander unngås for å minimere (i) muligheta for kortdistansespredning og (ii) arealet av stedegne naturtyper som potensielt påvirkes av fremmede treslag.

- 7) *Plantinga bør ivareta landskapenes heterogenitet.* Dette gjelder både på arts- og på landskapsnivå. For det første er blanda bestander å foretrekke fremfor monokulturer. For det andre er det – selv om aggregering er en fordel – uheldig med altfor store arealer som domineres av fremmede treslag. Innslag av løvtrær mellom bestandene vil også redusere faren for spredning av sykdommer.
- 8) *Foryngelse bør kartlegges og dokumenteres.* Dette kan muligens til en viss grad pålegges skogeier. Det er imidlertid viktig at kartlegginga ikke stopper f.eks. 100 m fra skogkanten, men også omfatter sårbare områder i en mye større omkrets.
- 9) *Fjerning av foryngelse må skje i god tid før alder ved første mulige frøsetting.* Dette er spesielt viktig for foryngelse i posisjoner som selv er sterkt vindutsatt, dvs.
- trær i loskråninger og bakketopper og
  - enkeltstående trær i åpent landskap / lav vegetasjon.
- 10) *Lebeplantninger bør reguleres og helst ikke basere seg på fremmede treslag.* Selv om lebeplantninger per i dag ikke omfattes av forskrift om utsetting av utenlandske treslag, er det nettopp slike vindutsatte posisjoner som fører til omfattende langdistansespredning.
- 11) *Det trengs kunnskap om hvor det per i dag fins bestander av fremmede treslag.* Samtlige bestander med fremmede treslag bør bli kartlagt for å få et helhetlig bilde av situasjonen i hele landet.
- 12) *Det er flere områder med akutte forskningsbehov.* De følgende områdene har blitt identifisert her:
- parametere for modelleringa av langdistansespredning bør måles i noen utvalgte bestander (frøenes fallhastighet, trekronehøye, konglehøyde, meteorologiske parametere);
  - ved kartlegging av effekter er det essensielt (i) at den naturlige romlige og temporale variasjonsbredden av de målte effektene kvantifiseres; (ii) at endringer i biologisk mangfold ikke bare måles i antall arter, men også i hvilke artsgrupper som blir sjeldnere eller mer vanlige (med spesiell vekt på endemister, rødlista arter og ansvarsarter); og (iii) at sammenligningsgrunnlaget velges med omhu før datainnsamlinga og gjøres eksplisitt ved rapporteringa;
  - tilstedeværelsen av terskelverdier er et lite forstått fenomen som fortjener mer oppmerksomhet.

## 6 Referanser

- Alpert, P. (2006) The advantages and disadvantages of being introduced. *Biological Invasions*, 8, 1523–1534.
- Amiro, B.D. (1990) Comparison of turbulence statistics within three boreal forest canopies. *Boundary-Layer Meteorology*, 51, 99–121.
- Artsdatabanken (2012) FremmedArtsBasen, versjon 2012. URL, <http://databank.artsdatabanken.no/FremmedArt2012>. Trondheim.
- Bacles, C.F.E., Lowe, A.J. & Ennos, R.A. (2006) Effective seed dispersal across a fragmented landscape. *Science (Washington, D. C.)*, 311, 628.
- Blossey, B. & Notzold, R. (1995) Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants – a hypothesis. *Journal of Ecology*, 83, 887–889.
- Bohrer, G., Katul, G.G., Nathan, R., Walko, R.L. & Avissar, R. (2008) Effects of canopy heterogeneity, seed abscission and inertia on wind-driven dispersal kernels of tree seeds. *Journal of Ecology*, 96, 569–580.
- Bonner, F.T. & Karrfalt, R.P. (2008) The woody plant seed manual. *United States Department of Agriculture, Forest Service, Agriculture Handbook*, 727, 1–1223.
- Bruno, J.F., Stachowicz, J.J. & Bertness, M.D. (2003) Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution*, 18, 119–125.
- Bucharova, A. & van Kleunen, M. (2009) Introduction history and species characteristics partly explain naturalization success of North American woody species in Europe. *Journal of Ecology*, 97, 230–238.
- Buckley, Y.M., Brockerhoff, E., Langer, L., Ledgard, N., North, H. & Rees, M. (2005) Slowing down a pine invasion despite uncertainty in demography and dispersal. *Journal of Applied Ecology*, 42, 1020–1030.
- Bullock, J.M. & Clarke, R.T. (2000) Long distance seed dispersal by wind: measuring and modelling the tail of the curve. *Oecologia (Berlin)*, 124, 506–521.
- Børset, O. (1985) *Skogskjøtsel I. Skogøkologi*. Landbruksforlaget, Oslo.
- Cadotte, M.W., McMahon, S.M. & Fukami, T. (red., 2006) *Conceptual ecology and invasion biology: reciprocal approaches to nature*. Springer, Dordrecht.
- Cain, M.L., Milligan, B.G. & Strand, A.E. (2000) Long-distance dispersal in plant populations. *American Journal of Botany*, 87, 1217–1227.
- Callaway, R.M. & Aschehoug, E.T. (2000) Invasive plant versus their new and old neighbours: a mechanism for exotic invasions. *Science (Washington, D. C.)*, 290, 521–523.
- Caplat, P., Nathan, R. & Buckley, Y.M. (2012) Seed terminal velocity, wind turbulence, and demography drive the spread of an invasive tree in an analytical model. *Ecology (Washington, D. C.)*, 93, 368–377.
- Carlquist, S. (1981) Chance dispersal. *American Scientist*, 69, 509–516.
- Carrillo-Gavilán, M.A. & Vilà, M. (2010) Little evidence of invasion by alien conifers in Europe. *Diversity and Distributions*, 16, 203–213.
- Christensen, S.N. & Johnsen, I. (2001) The lichen-rich coastal heath vegetation on the isle of Anholt, Denmark: conservation and management. *Journal of Coastal Conservation*, 7, 13–22.
- Cionco, R.M. (1965) A mathematical model for air flow in a vegetative canopy. *Journal of Applied Meteorology*, 4, 517–522.
- Clark, J.S. (1998) Why trees migrate so fast: confronting theory with dispersal biology and the paleorecord. *American Naturalist*, 152, 204–224.
- Clark, J.S., Lewis, M. & Horvath, L. (2001) Invasion by extremes: population spread with variation in dispersal and reproduction. *American Naturalist*, 157, 537–554.
- Clark, J.S., Silman, M., Kern, R., Macklin, E. & HilleRisLambers, J. (1999) Seed dispersal near and far: patterns across temperate and tropical forests. *Ecology (Washington, D. C.)*, 80, 1475–1494.
- Cremer, E., Ziegenhagen, B., Schulerowitz, K., Mengel, C., Donges, K., Bialozyt, R., Hussendörfer, E. & Liepelt, S. (2012) Local seed dispersal in European silver fir (*Abies alba* Mill.): lessons learned from a seed trap experiment. *Trees (Berlin)*, 26, 987–996.
- Danusevičius, D., Marozas, V., Brazaitis, G., Petrokas, R. & Christensen, K.I. (2012) Spontaneous hybridization between *Pinus mugo* and *Pinus sylvestris* at the Lithuanian seaside: a morphological survey. *TheScientificWorldJOURNAL*, 2012, 172407.
- Darwin, C. (1859) *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. Murray, London.

- Davidson, A.M., Jennions, M. & Nicotra, A.B. (2011) Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? A meta-analysis. *Ecology Letters*, 14, 419–431.
- Davis, M.A. (2009) *Invasion biology*. Oxford University Press, Oxford.
- Davis, M.A., Grime, J.P. & Thompson, K. (2000) Fluctuating resources in plant communities: a general theory in invasibility. *Journal of Ecology*, 88, 528–534.
- Dawson, W., Burslem, D.F.R.P. & Hulme, P.E. (2009) Herbivory is related to taxonomic isolation, but not to invasiveness of tropical alien plants. *Diversity and Distributions*, 15, 141–147.
- de Groot, P. & Turgeon, J.J. (1998) Insect–pine interactions. *Ecology and biogeography of Pinus* (red. D.M. Richardson), s. 354–380. Cambridge University Press, Cambridge.
- Detto, M., Katul, G.G., Siqueira, M., Juang, J.-Y. & Stoy, P. (2008) The structure of turbulence near a tall forest edge: the backward-facing step flow analogy revisited. *Ecological Applications*, 18, 1420–1435.
- Dodet, M. & Collet, C. (2012) When should exotic forest plantation tree species be considered as an invasive threat and how should we treat them? *Biological Invasions*, 14, 1765–1778.
- Elsner, W.K. & Jorgenson, J.C. (2009) White spruce seedling (*Picea glauca*) discovered north of the Brooks Range along Alaska's Dalton Highway. *Arctic*, 62, 342–344.
- Elven, R., Ødegaard, F., Oug, E. & Sandvik, H. (2012) Fremmede arter: introduksjon, etablering, spredning i norsk natur. *Fremmede arter i Norge – med norsk svarteliste 2012* (red. L. Gederaas, T.L. Moen, S. Skjelseth & L.-K. Larsen), s. 17–54. Artsdatabanken, Trondheim.
- Engelmark, O., Sjöberg, K., Andersson, B., Rosvall, O., Ågren, G.I., Baker, W.L., Barklund, P., Björkman, C., Despain, D.G., Elfving, B., Ennos, R.A., Karlman, M., Knecht, M.F., Knight, D.H., Ledgard, N.J., Lindelöw, Å., Nilsson, C., Peterken, G.F., Sörlin, S. & Sykes, M.T. (2001) Ecological effects and management aspects of an exotic tree species: the case of lodgepole pine in Sweden. *Forest Ecology and Management*, 141, 3–13.
- Essl, F. (2007) Verbreitung, Status und Vergesellschaftung von *Pinus strobus* in Österreich. *Tuexenia*, 27, 59–72.
- Essl, F. & Stöhr, O. (2006) Bemerkenswerte floristische Funde aus Wien, Niederösterreich, dem Burgenland und der Steiermark, Teil III. *Linzer biologische Beiträge*, 38, 121–163.
- Essl, F., Moser, D., Dullinger, S., Mang, T. & Hulme, P.E. (2010) Selection for commercial forestry determines global patterns of alien conifer invasions. *Diversity and Distributions*, 16, 911–921.
- Finnigan, J. (2000) Turbulence in plant canopies. *Annual Review of Fluid Mechanics*, 32, 519–571.
- Forskrift om utsetting av utenlandske treslag (2012) Forskrift om utsetting av utenlandske treslag til skogbruksformål av 25. mai 2012 nr. 460. Sist endra ved FOR-2012-08-24-825.
- Fuller, R.J. (1997) Native and non-native trees as factors in habitat selection by woodland birds in Britain. *Native and non-native in British forestry: proceedings of a discussion meeting, University of Warwick, 31 March – 2 April 1995* (red. P.R. Ratcliffe), s. 132–141. Institute of Chartered Foresters, Edinburgh.
- Gederaas, L., Moen, T.L., Skjelseth, S. & Larsen, L.-K. (2012) *Fremmede arter i Norge – med norsk svarteliste 2012*. Artsdatabanken, Trondheim.
- Gjerde, I., Sætersdal, M. & Nilssen, T. (2005) Abundance of two threatened woodpecker species in relation to the proportion of spruce plantations in native pine forests of eastern Norway. *Biodiversity and Conservation*, 14, 377–393.
- Greene, D.F. & Johnson, E.A. (1989) A model of wind dispersal of winged or plumed seeds. *Ecology (Washington, D. C.)*, 70, 339–347.
- Greene, D.F. & Johnson, E.A. (1992) Fruit abscission in *Acer saccharinum* with reference to seed dispersal. *Canadian Journal of Botany*, 70, 2277–2283.
- Greene, D.F. & Johnson, E.A. (1996) Wind dispersal of seeds from a forest into a clearing. *Ecology (Washington, D. C.)*, 77, 595–609.
- Grotkopp, E., Rejmánek, M. & Rost, T.L. (2002) Toward a causal explanation of plant invasiveness: seedling growth and life-history strategies of 29 pine (*Pinus*) species. *American Naturalist*, 159, 396–419.
- Grotkopp, E., Erskine-Ogden, J. & Rejmánek, M. (2010) Assessing potential invasiveness of woody horticultural plant species using seedling growth rate traits. *Journal of Applied Ecology*, 47, 1320–1328.

- Grove, P., Buckley, Y., Roberts, M. & North, H. (2005) Modelling the spreading of wilding conifers. *Report arising from the Mathematics in Industry Study Group held at the University of Auckland, 26–30 January 2004*, upublisert rapport [URL: <http://www.maths-in-industry.org/miis/44/41/misg2004conifers.pdf>].
- Halvorsen, R., Andersen, T., Blom, H.H., Elvebakk, A., Elven, R., Erikstad, L., Gaarder, G., Moen, A., Mortensen, P.B., Norderhaug, A., Nygaard, K., Thorsnes, T. & Ødegaard, F. (2009) *Naturtyper i Norge – teoretisk grunnlag, prinsipper for inndeling og definisjoner*. Artsdatabanken, Trondheim.
- Higgins, S.I. & Richardson, D.M. (1999) Predicting plant migration rates in a changing world: the role of long-distance dispersal. *American Naturalist*, 153, 464–475.
- Higgins, S.I., Nathan, R. & Cain, M.L. (2003) Are long-distance dispersal events in plants usually caused by nonstandard means of dispersal? *Ecology (Washington, D. C.)*, 84, 1945–1956.
- Holzschuh, C. (1987) Die amerikanische Fichtennadel-Miniermotte *Coleotechnites picaeella* (Kearfott) jetzt auch in Österreich nachgewiesen (Lepidoptera, Gelechiidae). *Anzeiger für Schädlingskunde, Pflanzenschutz, Umweltschutz*, 60, 90–92.
- Horn, H.S., Nathan, R. & Kaplan, S.R. (2001) Long-distance dispersal of tree seeds by wind. *Ecological Research*, 16, 877–885.
- IUCN (2000) *IUCN guidelines for the prevention of biodiversity loss caused by alien invasive species*. International Union for the Conservation of Nature, Gland.
- Jankovský, L., Bednářová, M. & Palovčíková, D. (2004) Dothistroma needle blight *Mycosphaerella pini* E. Rostrup, a new quarantine pathogen of pines in the CR. *Journal of Forest Science (Praha)*, 50, 319–326.
- Janzen, D.H. (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*, 104, 501–528.
- Jostedt, S.E. (1975) *Foreløpig rapport om registreringen av innførte (fremmede) treslag og andre verdifulle trær på Vestlandet for Nordisk arboretutvalg 1975*. [Uten forlag], Bergen.
- Kalko, G.V. (2011) Новые для России и редкие виды анаморфных грибов на хвойных породах из окрестностей Санкт-Петербурга. *Mikologiya i Fitopatologiya*, 45, 356–361.
- Karlman, M. (2001) Risks associated with the introduction of *Pinus contorta* in northern Sweden with respect to pathogens. *Forest Ecology and Management*, 141, 97–105.
- Katul, G.G. & Albertson, J.D. (1998) An investigation of higher-order closure models for a forested canopy. *Boundary-Layer Meteorology*, 89, 47–74.
- Katul, G.G. & Poggi, D. (2012) The effects of gentle topographic variation on dispersal kernels of inertial particles. *Geophysical Research Letters*, 39, L03401.
- Katul, G.G., Porporato, A., Nathan, R., Siqueira, M., Soons, M.B., Poggi, D., Horn, H.S. & Levin, S.A. (2005) Mechanistic analytical models for long-distance seed dispersal by wind. *American Naturalist*, 166, 368–381.
- Keane, R.M. & Crawley, M.J. (2002) Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution*, 17, 164–170.
- Kerr, G., Gosling, P., Morgan, G., Stokes, V., Cunningham, V. & Parratt, M. (2008) Seed production and seedling survival in a 50-year-old stand of Corsican pine (*Pinus nigra* subsp. *laricio*) in southern Britain. *Forestry (London)*, 81, 525–541.
- Kot, M., Lewis, M.A. & van den Driessche, P. (1996) Dispersal data and the spread of invading organisms. *Ecology (Washington, D. C.)*, 77, 2027–2042.
- Křivánek, M., Pyšek, P. & Jarošík, V. (2006) Planting history and propagule pressure as predictors of invasion by woody species in a temperate region. *Conservation Biology*, 20, 1487–1498.
- Kullmann, L. (2003) Förändringar i fjällens växtvärld – effekter av ett varmare klimat. *Svensk botanisk tidskrift*, 97, 210–221.
- Lamarque, L.J., Delzon, S. & Lortie, C.J. (2011) Tree invasions: a comparative test of the dominant hypotheses and functional traits. *Biological Invasions*, 13, 1969–1989.
- Lanner, R.M. (1998) Seed dispersal in *Pinus*. *Ecology and biogeography of Pinus* (red. D.M. Richardson), s. 281–295. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ledgard, N.J. (1993) A review of research and management of natural regeneration of introduced lodgepole pine (*Pinus contorta*) with particular emphasis on its unwanted spread in New Zealand. *Pinus contorta: from untamed forest to domesticated crop* (red. D. Lindgren). Swedish University of Agricultural Sciences, Umeå.



- Ledgard, N.J. (1994) A form for assessing the risk of conifer spread in the high country. *New Zealand Forestry*, 39(1), 26–28.
- Ledgard, N.J. (2001) The spread of lodgepole pine (*Pinus contorta*, Dougl.) in New Zealand. *Forest Ecology and Management*, 141, 43–57.
- Ledgard, N.J. (2004) Wilding conifers – New Zealand history and research background. *Managing wilding conifers in New Zealand: present and future* (red. R.L. Hill, S.M. Zydenbos & C.M. Bezar), s. 1–25. New Zealand Plant Protection Society, Christchurch.
- Ledgard, N.J. (2008) Assessing risk of the natural regeneration of introduced conifers, or wilding spread. *New Zealand Plant Protection*, 61, 91–97.
- Ledgard, N.J. & Belton, M.C. (1985) Exotic trees in the Canterbury high country. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 15, 298–323.
- Ledgard, N.J. & Langer, E.R. (1999) *Wilding prevention: guidelines for minimising the risk of unwanted wilding spread from new plantings of introduced conifers*. New Zealand Forest Research Institute, Christchurch.
- Ledgard, N.J. & Norton, D.A. (2008) The impact of browsing on wilding conifers in the South Island high country. *New Zealand Journal of Forestry*, 52(4), 29–34.
- Levey, D.J., Tewksbury, J.J. & Bolker, B.M. (2008) Modelling long-distance seed dispersal in heterogeneous landscapes. *Journal of Ecology*, 96, 599–608.
- Levin, S.A., Muller-Landau, H.C., Nathan, R. & Chave, J. (2003) The ecology and evolution of seed dispersal: a theoretical perspective. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 34, 575–604.
- Levine, J.M. & D'Antonio, C.M. (1999) Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos*, 87, 15–26.
- Lid, J., Lid, D.T. & Elven, R. (2005) *Norsk flora*, 7. utg. Samlaget, Oslo.
- Lindelöw, Å. & Björkman, C. (2001) Insects on lodgepole pine in Sweden – current knowledge and potential risks. *Forest Ecology and Management*, 141, 107–116.
- Lindholm, T. & Tiainen, J. (1982) Dispersal and establishment of an introduced conifer, the Siberian fir *Abies sibirica*, in a nemoral forest in southern Finland. *Annales Botanici Fennici*, 19, 235–245.
- Lonsdale, W.M. (1999) Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology (Washington, D. C.)*, 80, 1522–1536.
- MacDonald, G.M. (1993) Fossil pollen analysis and the reconstruction of plant invasions. *Advances in Ecological Research*, 24, 67–110.
- Mack, R.N., Simberloff, D., Lonsdale, W.M., Evans, H., Clout, M. & Bazzaz, F.A. (2000) Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*, 10, 689–710.
- Magee, T.L. & Antos, J.A. (1992) Tree invasion into a mountain-top meadow in the Oregon Coast Range, USA. *Journal of Vegetation Science*, 3, 485–494.
- Magnesen, S. (2000) Vekst og overleving hos sitkagran fra skogfrøplantasjer og plantefelt på Vestlandet. *Rapport fra skogforskningen*, (2), 1–14.
- Markovskaja, S., Kačergius, A. & Treigienė, A. (2011) Occurrence of new alien pathogenic fungus *Mycosphaerella dearnessii* in Lithuania. *Botanica Lithuanica*, 17, 29–37.
- Mason, W.L. (1997) How should we compare Scots pine with introduced conifers? *Native and non-native in British forestry: proceedings of a discussion meeting, University of Warwick, 31 March – 2 April 1995* (red. P.R. Ratcliffe), s. 69–85. Institute of Chartered Foresters, Edinburgh.
- McIntosh, A.C.S., Macdonald, S.E. & Gundale, M.J. (2012) Tree species versus regional controls on ecosystem properties and processes: an example using introduced *Pinus contorta* in Swedish boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 42, 1228–1238.
- Miller, E.A. & Halpern, C.B. (1998) Effects of environment and grazing disturbance on tree establishment in meadows of the central Cascade Range, Oregon, USA. *Journal of Vegetation Science*, 9, 265–282.
- Mooney, H. & Hobbs, R. (2000) *Invasive species in a changing world*. Island, Washington, D.C..
- Mortenson, S.G. & Mack, R.N. (2006) The fate of alien conifers in long-term plantings in the USA. *Diversity and Distributions*, 12, 456–466.
- Myking, T., Øyen, B.-H. & Sætersdal, M. (2005) Hvilken betydning fremmede treslag kan forventes å ha for "bevaring av plantegenetiske ressurser". *Utredning for Direktoratet for naturforvaltning*, (6), 18–21.

- Münzbergová, Z., Hadincová, V., Wild, J., Herben, T. & Marešová, J. (2010) Spatial and temporal variation in dispersal pattern of an invasive pine. *Biological Invasions*, 12, 2471–2486.
- Nathan, R. (2006) Long-distance dispersal of plants. *Science (Washington, D. C.)*, 313, 786–788.
- Nathan, R. & Muller-Landau, H.C. (2000) Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution*, 15, 278–285.
- Nathan, R., Safriel, U.N. & Noy-Meir, I. (2001) Field validation and sensitivity analysis of a mechanistic model for tree seed dispersal by wind. *Ecology (Washington, D. C.)*, 82, 374–388.
- Nathan, R., Horn, H.S., Chave, J. & Levin, S.A. (2002a) Mechanistic models for tree seed dispersal by wind in dense forests and open landscapes. *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation* (red. D.J. Levey, W.R. Silva & M. Galetti), s. 69–82. CABI, Wallingford & New York.
- Nathan, R., Perry, G., Cronin, J.T., Strand, A.E. & Cain, M.L. (2003) Methods for estimating long-distance dispersal. *Oikos*, 103, 261–273.
- Nathan, R., Horvitz, N., He, Y., Kuparinen, A., Schurr, F.M. & Katul, G.G. (2011) Spread of North American wind-dispersed trees in future environments. *Ecology Letters*, 14, 211–219.
- Nathan, R., Katul, G.G., Horn, H.S., Thomas, S.M., Oren, R., Avissar, R., Pacala, S.W. & Levin, S.A. (2002b) Mechanisms of long-distance dispersal of seeds by wind. *Nature (London)*, 418, 409–413.
- National Research Council (2002) *Predicting invasions of nonindigenous plants and plant pests*. National Academy Press, Washington, D.C..
- Naturmangfoldloven (2009) Lov om forvaltning av naturens mangfold av 19. juni 2009 nr. 100. Sist endra ved LOV-2010-09-17-57.
- Nilsson, C., Engelmark, O., Cory, J., Forsslund, A. & Carlborg, E. (2008) Differences in litter cover and understorey flora between stands of introduced lodgepole pine and native Scots pine in Sweden. *Forest Ecology and Management*, 255, 1900–1905.
- Nuñez, M.A., Moretti, A. & Simberloff, D. (2011) Propagule pressure hypothesis not supported by an 80-year experiment on woody species invasion. *Oikos*, 120, 1311–1316.
- Nygaard, P.H. (2000) Naturlig spredning av introduserte treslag. *Oppdragsrapport fra Norsk institutt for skogforskning*, (21), 4–5.
- Nygaard, P.H. (2007) Spredning av fremmede treslag – trussel eller mulighet? *Viten fra skog og landskap*, (2), 53–55.
- Nygaard, P.H. & Brean, R. (2001) Spredning av lerk (*Larix decidua* v. *Scotica*) fra Sandviksalléen på Nordmøre. *Oppdragsrapport fra Norsk institutt for skogforskning*, (20), 1–22.
- Nygaard, P.H. & Brean, R. (2002) Spredning av lerk på Nordmøre. *Glimt fra skogforskningen*, (3), 1–2.
- Nygaard, P.H. & Stabbetorp, O. (2006) Økologiske effekter av skogreising. *Oppdragsrapport fra Norsk institutt for skogforskning*, (1), 1–24.
- Nygaard, P.H., Skre, O. & Brean, R. (1999) Naturlig spredning av utenlandske treslag. *Oppdragsrapport fra Norsk institutt for skogforskning*, (19), 1–17.
- NZWCMG [New Zealand Wilding Conifer Management Group] (2012) DSS. URL, [http://www.wildingconifers.org.nz/images/stories/wilding/Articles/DSS1\\_NES\\_Version.pdf](http://www.wildingconifers.org.nz/images/stories/wilding/Articles/DSS1_NES_Version.pdf).
- Often, A. (2007) Laurbærrose, kjempepoppe og vestamerikansk hemlokk på Åsmyra, Ås i Akershus. *Blyttia*, 65, 187–194.
- Okubo, A. & Levin, S.A. (1989) A theoretical framework for data analysis of wind dispersal of seeds and pollen. *Ecology (Washington, D. C.)*, 70, 329–338.
- Patton, E.G. & Katul, G.G. (2009) Turbulent pressure and velocity perturbations induced by gentle hills covered with sparse and dense canopies. *Boundary-Layer Meteorology*, 133, 189–217.
- Peterken, G.F. (2001) Ecological effects of introduced tree species in Britain. *Forest Ecology and Management*, 141, 31–42.
- Pickford, A.E. (1929) Studies of seed dissemination in British Columbia. *Forestry Chronicle*, 5(4), 8–16.
- Poggi, D. & Katul, G.G. (2007) Turbulent flows on forested hilly terrain: the recirculation region. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 133, 1027–1039.
- Poschlod, P., Tackenberg, O. & Bonn, S. (2004) Plant dispersal potential and its relation to species frequency and co-existence. *Vegetation ecology* (red. E. van der Maarel), s. 147–171. Blackwell, Malden.

- Prestø, T., Hagen, D. & Vange, V. (i arbeid) Sembrafuru (*Pinus cembra*) invaderer bynært kulturlandskap. Eksempel fra Ladehalvøya, Trondheim. Manuskript i forberedelse.
- Procheş, Ş., Wilson, J.R.U., Richardson, D.M. & Rejmánek, M. (2012) Native and naturalized range size in *Pinus*: relative importance of biogeography, introduction effort and species traits. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 513–523.
- Pyšek, P., Křivánek, M. & Jarošík, V. (2009) Planting intensity, residence time, and species traits determine invasion success of alien woody species. *Ecology (Washington, D. C.)*, 90, 2734–2744.
- Raupach, M.R. (1989) Applying lagrangian fluid mechanics to infer scalar source distributions from concentration profiles in plant canopies. *Agricultural and Forest Meteorology*, 47, 85–108.
- Rejmánek, M. & Richardson, D.M. (1996) What attributes make some plant species more invasive? *Ecology (Washington, D. C.)*, 77, 1655–1661.
- Rejmánek, M. & Richardson, D.M. (2003) Invasiveness of conifers: extent and possible mechanisms. *Acta Horticulturae*, 615, 375–380.
- Rejmánek, M., Richardson, D.M. & Pyšek, P. (2005a) Plant invasions and invasibility of plant communities. *Vegetation ecology* (red. E. van der Maarel), s. 332–355. Blackwell, Malden.
- Rejmánek, M., Richardson, D.M., Higgins, S.I., Pitcairn, M.J. & Grotkopp, E. (2005b) Ecology of invasive plants: state of the art. *Invasive alien species: a new synthesis* (red. H.A. Mooney, R.N. Mack, J.A. McNeely, L.E. Neville, P.J. Schei & J.K. Waage), s. 104–161. Island, Washington.
- Richardson, D.M. (1998a) Forestry trees as invasive aliens. *Conservation Biology*, 12, 18–26.
- Richardson, D.M. (red., 1998b) *Ecology and biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Richardson, D.M. (2006) *Pinus*: a model group for unlocking the secrets of alien plant invasions? *Preslia*, 78, 375–388.
- Richardson, D.M. & Bond, W.J. (1991) Determinants of plant distribution: evidence from pine invasions. *American Naturalist*, 137, 639–668.
- Richardson, D.M. & Higgins, S.I. (1998) Pines as invaders in the southern hemisphere. *Ecology and biogeography of Pinus* (red. D.M. Richardson), s. 450–473. Cambridge University Press, Cambridge.
- Richardson, D.M. & Rejmánek, M. (2004) Conifers as invasive aliens: a global survey and predictive framework. *Diversity and Distributions*, 10, 321–331.
- Richardson, D.M., Williams, P.A. & Hobbs, R.J. (1994) Pine invasions in the Southern Hemisphere: determinants of spread and invadability. *Journal of Biogeography*, 21, 511–527.
- Rose, C.I. (1979) Observations on the ecology and conservation value of native and introduced tree species. *Quarterly Journal of Forestry*, 73, 219–229.
- Sandvik, H. (2012) Metode og kriteriesett. *Fremmede arter i Norge – med norsk svarteliste 2012* (red. L. Gederaas, T.L. Moen, S. Skjelseth & L.-K. Larsen), s. 55–61. Artsdatabanken, Trondheim.
- Sandvik, H., Sæther, B.-E., Holmern, T., Tufto, J., Engen, S. & Roy, H.E. (i trykk) Generic ecological impact assessments of alien species in Norway: a semi-quantitative set of criteria. *Biodiversity and Conservation*, i trykk.
- Saure, H.I. (2012) *Impact of native and introduced coniferous species on biodiversity in semi-natural coastal vegetation, western Norway*. PhD-avhandling, Department of Biology, University of Bergen, Bergen.
- Sax, D.F., Stachowicz, J.J. & Gaines, S.D. (red., 2005) *Species invasions: insights into ecology, evolution, and biogeography*. Sinauer, Sunderland.
- Shea, K.L. (1985) Demographic aspects of coexistence in Engelmann spruce and subalpine fir. *American Journal of Botany*, 72, 1823–1833.
- Skarpaas, O. & Shea, K. (2007) Dispersal patterns, dispersal mechanisms, and invasion wave speeds for invasive thistles. *American Naturalist*, 170, 421–430.
- Skogsvårdslag (1979) Skogsvårdslag av 7. juni 1979 nr. 429. Sist endra ved SFS 2010:931.
- Skre, O. (2000) Registrering av framande treslag i verneområde for barskog i Hordaland med vurdering av spreiingsfare. *Oppdragsrapport fra Norsk institutt for skogforskning*, (24), 1–31.
- Soons, M.B. & Bullock, J.M. (2008) Non-random seed abscission, long-distance wind dispersal and plant migration rates. *Journal of Ecology*, 96, 581–590.

- Stabbetorp, O. & Nygaard, P.H. (2005) Økologiske effekter av fremmede treslag i kystområdene. *Norsk institutt for naturforskning, temahefte*, 33, 23–31.
- Starfinger, U., Kowarik, I., Schmiedel, D. & Schmidt, P.A. (2010) *Pinus strobus* L. (Pinaceae), Weymouth-Kiefer, Strobe. URL, <http://www.floraweb.de/neo-flora/handbuch/pinusstrobus.html>.
- Stoy, P.C., Katul, G.G., Siqueira, M.B.S., Juang, J.-Y., Novick, K.A., McCarthy, H.R., Oishi, C., Uebelherr, J.M., Kim, H.-S. & Oren, R. (2006) Separating the effects of climate and vegetation on evapotranspiration along a successional chronosequence in the southeastern US. *Global Change Biology*, 12, 1–21.
- Støtvig, S. & Skatter, J. (2001) Langsiktige feltforsøk – grunnlaget for modellutvikling. *Aktuelt fra skogforskningen*, (3), 25–26.
- Sykes, M.T. (2001) Modelling the potential distribution and community dynamics of lodgepole pine (*Pinus contorta* Dougl. ex. Loud.) in Scandinavia. *Forest Ecology and Management*, 141, 69–84.
- Tackenberg, O., Poschlod, P. & Kahmen, S. (2003) Dandelion seed dispersal: the horizontal wind speed does not matter for long-distance dispersal – it is updraft! *Plant Biology (Stuttgart)*, 5, 451–454.
- Thompson, S. & Katul, G. (2008) Plant propagation fronts and wind dispersal: an analytical model to upscale from seconds to decades using superstatistics. *American Naturalist*, 171, 468–479.
- Tollan, I. (1937) Skoggrensene på Nordmøre. *Meddelelser fra Vestlandets forstlige forsøksstation*, 20, 1–143.
- Tonjer, A.-T. (2011) *Spredning av fremmede trær og busker i Nordskogen*, Ås. MSc-avhandling, Institutt for plante- og miljøvitenskap, Universitetet for miljø- og biovitenskap, Ås.
- Trakhtenbrot, A., Nathan, R., Perry, G. & Richardson, D.M. (2005) The importance of long-distance dispersal in biodiversity conservation. *Diversity and Distributions*, 11, 173–181.
- Tucker, K.C. & Richardson, D.M. (1995) An expert system for screening potentially invasive alien plants in South African fynbos. *Journal of Environmental Management*, 44, 309–338.
- Tufto, J., Engen, S. & Hindar, K. (1997) Stochastic dispersal processes in plant populations. *Theoretical Population Biology*, 52, 16–26.
- Vale, T.R. (1981) Tree invasion of montane meadows in Oregon. *American Midland Naturalist*, 105, 61–69.
- van Kleunen, M., Weber, E. & Fischer, M. (2010) A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. *Ecology Letters*, 13, 235–245.
- Wilson, J.R.U., Richardson, D.M., Rouget, M., Procheş, Ş., Amis, M.A., Henderson, L. & Thuiller, W. (2007) Residence time and potential range: crucial considerations in modelling plant invasions. *Diversity and Distributions*, 13, 11–22.
- Østraat, R. (1999) *Registrering av naturlig foryngelse i ti bestand med fremmede bartrær*. Hovedfagsoppgave, Institutt for skogfag, Norges landbrukshøgskole, Ås.
- Øyen, B.-H. (1999) Buskfuru og bergfuru – en historie fra kystskogbruket i Norge. *Blyttia*, 57, 162–170.
- Øyen, B.-H. (2000) Utenlandske bartreslag – litt om forsøks erfaringer med produksjon i ulike treslag. *Oppdragsrapport fra Norsk institutt for skogforskning*, (1), 43–46.
- Øyen, B.-H. (2001) Vestamerikansk hemlökk – gjøkingen blant innførte bartrær i Vest-Norge? *Blyttia*, 59, 208–216.
- Øyen, B.-H., Andersen, H.L., Myking, T., Nygaard, P.H. & Stabbetorp, O.E. (2009) Økologiske egenskaper for noen utvalgte introduserte bartreslag i Norge. *Viten fra skog og landskap*, (1), 1–40.

## Vedlegg

### Anhang 1 – 3:

Anhangene er samla i en open office fil (.ods) på [www.dirnat.no/fremmedebartraer-database](http://www.dirnat.no/fremmedebartraer-database) og omfatter:

- 1) Sammenstilling av relevant litteratur
- 2) Søkestreng
- 3) Fallhastigheter og spredningsdistanser

# DN-utredning

## oversikt

### 2012

- 8-2012: Kunnskapsstatus for spredning og effekter av fremmede bartrær på biologisk mangfold
- 7-2012: Testing og modifisering av modeller for å estimere spredning og etablering av fremmede arter
- 6-2012: Videreføring av prediksjonsmodellering av invaderende fremmede arter
- 5-2012: Terrengkalking for å redusere surhet og tilførsel av aluminium til vassdrag  
Terrengkalkingsprosjektets oppsummeringsrapport
- 4-2012: Kriterier og metoder for kartlegging og overvåkning av fremmede arter
- 3-2012: Kartlegging av fremmede marine arter i Rogaland
- 2-2012: Kartlegging av fremmede marine arter i Hordaland
- 1-2012: Sjørøyevassdragene i Nord-Norge; 100 av 400 mulige - en zoogeografisk analyse av de aktuelle vassdragene

### 2011

- 11-2011: Innstilling fra utvalg om kultivering av anadrom laksefisk
- 10-2011: Utredning av europeisk flatøsters *Ostrea edulis* L. – Kunnskapsoversikt med forslag til handlingsplan
- 9-2011: CEPA-handlingsplan for våtmark 2011-2014
- 8-2011: Endringer i norsk marin bunnfauna 1997-2010
- 7-2011: Lavkart Setesdal/Ryfylkeheiene og Setesdal Austhei - metodeutvikling og validering av kart
- 6-2011: Invasive American Mink (*Neovison vison*): Status, ecology and control strategies
- 5-2011: Supplerende kartlegging av biologisk mangfold i jordbrukets kulturlandskap, inn- og utmark i Troms med en vurdering av kunnskapsstatus
- 4-2011: Supplerende kartlegging av biologisk mangfold i jordbrukets kulturlandskap, inn- og utmark i Finnmark med en vurdering av kunnskapsstatus
- 3-2011: Genbank 2008 og 2009
- 2-2011: Utbredelsesmodellering av fremmede invaderende karplanter langs veg
- 1-2011: The Norwegian Nature Index 2010

### 2010

- 9-2010: Evaluering av «Program for terrestrisk naturovervåking» (TOV 2000-2010)
- 8-2010: *Overvåking av fjellvegetasjon på Stortussen/Snøtind* - et pilotprosjekt innenfor GLORIA Norge
- 7-2010: Etablering av nye laksestammer på Sørlandet. Erfaringer fra arbeidet i Mandalselva og Tovdalselva etter kalking
- 6-2010: Supplerende kartlegging av biologisk mangfold i jordbrukets kulturlandskap, inn og utmark i Oslo og Akershus, med en vurdering av kunnskapsstatus
- 5-2010: Supplerende kartlegging av biologisk mangfold i jordbrukets kulturlandskap, inn- og utmark i Vestfold, med en vurdering av kunnskapsstatus
- 4-2010: Datagrunnlag for Naturindeks 2010
- 3-2010: Naturindeks for Norge 2010
- 2-2010: Spredning av fremmede karplanter fra veganlegg – kartlegging og metodeutvikling
- 1-2010: Mulige effekter av etablering av stillehavsøsters (*Crassostrea gigas*) i Norge

### 2009

- 6-2009: Overvåkning av fjellvegetasjon sommeren 2008 (GLORIA-prosjektet)
- 5-2009: Bleka i Byglandsfjorden – bestandsstatus og tiltak for økt naturlig rekruttering 1999-2008
- 4-2009: Moderne hjorteviltforvaltning med ny virkemiddelbruk mot 2015
- 3-2009: Utvikling av tradisjonelle kulturlandskaper i Barentregionen – KNP-modellen
- 2-2009: GMO Assessment in Norway as Compared to EU Procedures: Societal Utility and Sustainable Development
- 1-2009: Supplerende kartlegging av biologisk mangfold i jordbrukets kulturlandskap, inn- og utmark, i Hordaland med en vurdering av kunnskapsstatus  
Nasjonalt program for kartlegging og overvåking av biologisk mangfold



## KONTAKTINFO

Direktoratet for naturforvaltning. Besøksadresse: Tungasletta 2.  
Postadresse: Postboks 5672 Sluppen, 7485 Trondheim,  
tlf: 73 58 05 00, faks: 73 58 05 01, e-post: [postmottak@dirnat.no](mailto:postmottak@dirnat.no), [www.dirnat.no](http://www.dirnat.no)

Direktoratet for naturforvaltning har sentrale, nasjonale oppgaver og ansvar i arbeidet med å forvalte norsk natur. Det innebærer å bevare naturmangfoldet og legge til rette for friluftsliv og bruk av naturens ressurser.

Direktoratet for naturforvaltning er en rådgivende og utøvende etat, underlagt Miljøverndepartementet. Vi har myndighet til å forvalte naturressurser, gjennom ulike lover og forskrifter som Stortinget har vedtatt.

Ut over lovbestemte oppgaver har vi også ansvar for å identifisere, forebygge og løse miljøproblemer. Direktoratet for naturforvaltning samarbeider med andre myndigheter og gir råd og informasjon til befolkningen.