



Norges miljø- og
biovitenskapelige
universitet

Masteroppgave 2017 30 stp
Fakultet for miljøvitenskap og naturforvaltning

Knoppfenologi i europeisk bøk (*Fagus sylvatica* L.); temperaturens betydning for knopp utviklingen ved den nordlige grensen for utbredelsen

Bud phenology in European beech
(*Fagus sylvatica* L.); the importance of temperature
on bud development at the northern edge of the
distribution range

Birgit Sundbø Hagalid
Skogfag

Forord

Denne masteroppgåva avsluttar seks kjekke år ved Norges miljø- og biovitenskapelige universitet (NMBU), tidlegare UMB og NLH. Den markerer også ein fullført mastergrad i skogfag ved Fakultet for miljøvitenskap og naturforvaltning (MINA). Oppgåva er ein del av forskingsprosjekta "From beech to spruce forest – fundamental ecosystem transformation driven by climate change" finansiert av Norges forskningsråd, og «Proveniensenforsøk med bøk i Norge» finansiert av Landbruksdirektoratet. I oppgåva ser eg på korleis temperaturen regulerer knopp utviklinga i bøk (*Fagus sylvatica* L.), og om bøka i Noreg har tilpassa seg det nordlege klimaet. Meir kunnskap om dette kan betre forståinga av fenologien og utbreiinga til bøka under klimaendringar.

Eg vil retta ei stor takk til min hovudrettleiar Line Nybakken og ikkje minst birettleiar Marit Helene Lie, stø og god rettleiing gjennom heile prosessen. Av og til ser ein ikkje skogen for berre tre, og då treng ein hjelp til å opne auga. Eg vil også takke Christian Bianchi Strømme for pedagogisk og uvurderleg hjelp med statistikken, og Arne Steffenrem for å gjere registreringane på Munkrøstad. Vidare vil eg takka Håvard Hageberg, foreldra mine, mitt søskenborn Sophia og Rasmus A. Stokkeland for tilbakemeldingar og korrekturlesing. Takk også til NordGen og UMBs forskningsfond for økonomisk støtte til feltarbeidet.

Åra mine som student har vore eit mylder av minneverdige opplevingar og gode erfaringar, og mine venninner i Kolonialen står som ein grunnpilar i det heile. Ås-livet er snart over, men venskapane våre er livslange. Glitter og glamour fekk ei ny betyding då eg blei med i Pikekoret IVAR, og eg vil takka dei røyete pikene for dei galne og kjekke opplevinga me har hatt. Som Moden og Verdig vil eg gi ei siste oppfordring; Eda kaga! Takk også til alle studentar og studiner på plantevitenskap og skogfag som har vore med meg i studiekvardagen. Til slutt vil eg takka familien og sambuaren min som alltid støttar og rettleiar meg i dei vala eg tek, og opp- og nedturane som følgjer med. På Hagalid finn eg pusterom og tilbake til meg sjølv. Der kan eg sjå myrulla bløme og svalene suse uansett kva livet elles byr på.

*Skulle jeg, mot formodning, bli salig, og komme i de saliges boliger,
da skal jeg si til erkeengelen:*

- Jeg har sett noe som var hvitere enn vingene dine, Gabriel!

*Jeg har sett myrulla blømme på Lomtjennmyrene
heim på jorda.*

Myrulla på Lomtjennmyrene - Hans Børli

Norges miljø- og biovitenskapelige universitet
Ås, 8. mai, 2017

Birgit Sundbø Hagalid

Sammendrag

Europeisk bøk (*Fagus sylvatica* L.) er et av de økologisk og økonomisk viktigste treslagene i Europa. Vi står overfor endringer i de globale temperaturene til det varmere, men kunnskapen om temperaturens rolle i knopp utviklingen til bøk er manglende. Området som er klimatisk gunstig for bøk er predikert å ekspandere nordover til Trøndelag fra dagens nordlige grense for utbredelse i Vestfold. For å forstå bøkas fenologi med endringer i klimaet og medfølgende konsekvenser, trenger man flere studier på samspillet mellom temperatur og knoppfenologi.

I denne studien undersøkte jeg hvilken døgntemperaturvariabel som best kunne forklare knopp utviklingen om våren og høsten i bøk, og hvordan den påvirket knoppfenologien. Seks provenienser fra Norge i nord til Frankrike i sør inngikk i studien og var plantet i tre proveniensforsøk i Vestfold, Akershus og Nord-Trøndelag. De dekket på den måten områder hvor det i dag finnes bøk naturlig og områder hvor den er predikert å kunne spre seg.

Gjennomsnittlig nattetemperatur forklarte knopp utviklingen om våren best, og den hadde en betydelig effekt ved å framskynde utviklingen og tidspunktet for knoppsett når temperaturen økte. Om høsten kunne gjennomsnittlig døgntemperatur forklare mest av variasjonen i knopp utviklingen, og når den økte sank hastigheten på utviklingen og knoppsetting ble utsatt. Både om våren og høsten hadde den norske proveniensen en raskere start på knopp utviklingen enn fire av de sørlige proveniensene. Dette kan være en forklaring på at den også hadde større høydetilvekst enn de andre proveniensene. En bedre tilpasning til det lokale klimaet er trolig en årsak til resultatene.

Resultatene tyder på at en økning i temperatur som følge av klimaendringer kan framskynde knoppsett og utsette knoppsetting. Dette kan ha konsekvenser for lengden på vekstsesongen, karbonopptaket og konkurranseevnen, og dermed være av betydning for bøkas framtidige utbredelse. De globale minimumstemperaturene har økt nesten det dobbelte av maksimumstemperaturene siden 1950. Dette understreker viktigheten av å forske videre på hvilke døgntemperaturvariabler som påvirker knopp utviklingen i bøk, og betydning av disse under klimaendringer.

Abstract

Knowledge of how the temperature affects the bud phenology in European beech (*Fagus sylvatica* L.) is lacking, and the effect of different temperature variables are even less studied. The temperatures are estimated to increase in the future, and the area that is climatic favorable for beech is predicted to expand northwards from today's northern edge of distribution in Vestfold (Norway). The possibilities of providing accurate estimates of beech phenology during climate change are limited due to the lack of knowledge. More research is needed to better understand how changes in the global temperatures will affect the phenology in beech.

In this study I investigated which temperature variable could best explain the bud phenology in spring and autumn, and how they affected the timing of bud burst and bud set. I studied six provenances of beech, ranging from Norway in the north to France in the south. They were planted in three provenance trials in Vestfold, Akershus and Nord-Trøndelag. These are areas where beech occur naturally today and where beech is predicted to spread.

The average night temperature could best explain the bud phenology in spring. The leaf unfolding accelerated with increasing temperatures, advancing bud burst. In autumn the average daily temperature could best explain the bud phenology, and the time of bud set were delayed with increasing temperatures. The Norwegian provenance started the bud development earlier than four of the other provenances. A better adaptation to the temperature regime in Norway is a possible explanation.

Higher temperatures in the future may advance bud burst and delay bud set. A lengthening of the growing season and greater competitiveness relative to other species are possible consequences. Since 1950 the global minimum temperatures have increase almost twice as fast as the maximum temperatures. In this context more research on how the day and night temperature affects the bud development are necessary, to strengthen the knowledge of phenology in beech and subsequent consequences of a change in the climate.

Innholdsfortegnelse

Forord	I
Sammendrag	III
Abstract	V
1 Innledning	1
2 Materiale og metode	4
2.1 Plantemateriale og forsøksdesign	4
2.1.1 Plantemateriale	4
2.1.2 Kultivering	4
2.1.3 Proveniensforsøkene	5
2.2 Innhenting av data	7
2.2.1 Registrering av knoppsprett	7
2.2.2 Registrering av knoppsetting	8
2.2.3 Registrering av vekst	9
2.3 Temperaturdata	9
2.4 Statistiske analyser	10
2.4.1 Analyse av temperatureffekter på knopp utviklingen	10
2.4.2 Analyse av knopp utvikling i proveniensforsøk og referansetrær	11
2.4.3 Analyse av tilvekst	11
3 Resultater	12
3.1 Knoppsprett	12
3.1.1 Temperatur og knoppsprett	12
3.1.2 Knoppsprett i Ås og Revetal	15
3.2 Knoppsetting	17
3.2.1 Temperatur og knoppsetting	17
3.2.2 Knoppsetting i Ås, Revetal og Munkrøstad	20
3.3 Tilvekst	22
3.3.1 Høydetilvekst og relativ vekst	22
3.3.2 Diameter tilvekst og relativ vekst	23
4 Diskusjon	25
4.1.1 Temperatur og knoppsprett	25
4.1.2 Proveniensenes knopp utvikling om våren	26
4.1.3 Temperatur og knoppsetting	28
4.1.4 Proveniensenes knopp utvikling om høsten	29
4.1.5 Proveniensenes tilvekst	31
5 Konklusjon	33
6 Litteraturliste	34
Vedlegg A – Registreringssystem for knoppsprett	I
Vedlegg B – Relativ høydevekst	II
Vedlegg C – Relativ diametervekst	III

1 Innledning

Europeisk bøk (*Fagus sylvatica* L.) er et av de viktigste treslagene i Europa, både økologisk og økonomisk (Bolte et al. 2007; Vitasse et al. 2009c), og tilgjengeligheten på klimatisk egnede habitater regnes som en hovedbegrensning for dens utbredelse (Bradshaw et al. 2010; Fang & Lechowicz 2006; Saltre et al. 2015). Vi står overfor endringer i klimaet til det varmere (IPCC 2013), og modelleringer av årlig gjennomsnittstemperatur i Norge for perioden 2030-2049 predikerer en økning på mellom 1 til 2.5°C (Hanssen-Bauer et al. 2003). Utbredelsesområdet til bøk er per i dag konsentrert til Sentral-Europa med en nordlig grense som strekker seg til Vestfold og Hordaland (Figur 1) (Bjune et al. 2013; Myking et al. 2011). Men med høyere temperaturer er området som er klimatisk gunstig for bøk predikert å ekspandere nordover til Trøndelag (Hickler et al. 2012; Kramer et al. 2010; Saltre et al. 2015).

I lys av klimaendringene har det fra 1990 vært en eksponentiell økning i internasjonal forskning på plantefenologi (Tang et al. 2016). En årsak er i følge Tang et al. (2016) at endringer i fenologiske prosesser over tid kan tolkes som en indikator på de økologiske konsekvensene av et varmere klima. Slike konsekvenser kan være forskyvninger i tidspunktet for knoppsprett, knoppsetting og lengde på vekstsesongen, med påfølgende endringer i fotosyntesen, karbonopptaket og konkurranseevnen. Kunnskapen om temperaturens betydning for fenologiske prosesser i bøk er ufullstendig, og begrenser mulighetene til å gi korrekte estimater for fenologien under globale temperaturendringer. Ulike døgntemperaturvariablers effekt er spesielt lite utforsket (Fu et al. 2016), selv om de globale minimumstemperaturene er sett å øke mer enn maksimumstemperaturene (IPCC 2013). Det trengs derfor flere fenologiske studier for å forstå mekanismene og hvordan endringer i disse vil påvirke økosystemtjenestene.

Med tanke på prediksjonen for bøkas framtidige utbredelse er det særlig interessant å studere bøk ved den nordlige grensen for utbredelsesområdet. Få undersøkelser er gjort på bøk i Norge, og man vet lite om hvordan den skiller seg fra provenienser lenger sør. Det er ikke etablert noe proveniensforsøk med bøk i Norge tidligere, og så langt jeg vet inngår det heller ikke noe norsk proveniens i andre forsøk. Den norske bøkebestanden er relativt ung; den er antatt å være etablert mellom 500 og 1000 år e. Kr. (Myking et al. 2011), opp mot to tusen år etter den nådde de nordlige delene av Europa (Bolte et al. 2007). Det er per nå uvisst om boka i Norge i løpet av tusen år har tilpasset seg det mer utfordrende klimaet ved den nordlige grensen for utbredelsen, og man trenger studier på dette for å videre undersøke om den har evnen til å tilpasse seg klimaendringer.

Proveniensforsøk, eller såkalte 'common gardens', er en metode som er mye brukt for å studere fenologiske forskjeller mellom provenienser. Slike observasjoner gir nødvendig og verdifull artsspesifikk informasjon som komplementerer data fra nyere teknologi som fjernmåling (Tang et al. 2016). Det er gjort en rekke slike studier på bøk i Europa, og sammen med kontrollerte forsøk viser de at vår- og høstfenologien i stor grad er styrt av et samspill mellom daglengde og temperatur med variasjoner langs geografiske gradienter (Caffarra &

Donnelly 2011; Cufar et al. 2012; Fu et al. 2012; Heide 1993; Robson et al. 2013; Vitasse et al. 2009a; von Wuehlich et al. 1995).

Om våren er fenologien i bøk sett å være mindre sensitiv til temperatur enn andre treslag (Vitasse et al. 2009b), men temperaturen spiller likevel en avgjørende rolle. Bøk trenger en viss sum av kalde temperaturer (kjølekrav) for å avslutte dvalen og starte knopp utviklingen (Caffarra & Donnelly 2011; Heide 1993; Vitasse & Basler 2013). Den er i tillegg under sterk daglengdekontroll. Samtidig driver de varmere temperaturene om våren knopp utviklingen framover (drivende temperaturer), og når kjølekravet er møtt og dagene blir lenger vil responsen på de drivende temperaturene øke (Vitasse & Basler 2013; Zohner et al. 2016). I tillegg til at effekten av temperaturen om våren øker, vil høyere drivende temperaturer kunne redusere antall dager til knoppsprett (Caffarra & Donnelly 2011; Fu et al. 2012). Når man studerer hvordan drivende temperaturer kan forklare tidspunktet for knoppsprett er det vanlig å bruke en akkumulert temperatursum eller månedlige gjennomsnittstemperaturer (Hanninen & Tanino 2011; Robson et al. 2011). Men nyere forskning har funnet at dag- og nattetemperaturer kan påvirke knopp utviklingen i ulik grad; i 59 arter fra den nordlige halvkule var dagtemperaturen sterkere knyttet til knoppsprett enn nattetemperaturen (Piao et al. 2015). For bøk fant Fu et al. (2016) at høyere dagtemperaturer kan gi større framskyndelse av knoppsprett enn høyere nattetemperaturer. Meg bekjent er dette den eneste studien som har sett på den relative påvirkningen av dag- og nattetemperaturer på knopp utviklingen i bøk.

Man antar at høstfenologien, som innbefatter knoppsetting, overgangen til høstfarger og påfølgende bladfelling, er induert av kortere daglengde, temperaturendringer og tørke om sommeren i bøk (Cufar et al. 2012; Delpierre et al. 2009). Sammenhengen mellom høstfenologien og temperatur er antatt å være svakere enn for vårfenologien (Cufar et al. 2012; Gallinat et al. 2015). Men enkelte fenologiske prosesser korrelerer med høsttemperaturen, eksempelvis utsettes overgangen til høstfarger ved høyere temperaturer (Cufar et al. 2012; Delpierre et al. 2009; Menzel 2003). For *Populus*-arter har man sett at høye nattetemperaturer akselererer vekst avslutningen, mens høye dagtemperaturer reduserer den (Kalcsits et al. 2009; Strømme et al. 2017; Tanino et al. 2010). Det er per nå ikke gjort noen studier på temperaturens rolle for knoppsetting i bøk som vi er kjent med. Heller ikke hvilken døgn temperaturvariabel som kontrollerer knoppsetting er undersøkt.

Fenologien er en god indikator på tilpasning til det lokale klimaet fordi fenologiske prosesser tilpasses slik at vekstsesongen bli lengst mulig samtidig som plantene unngår frostskafer (Schueler & Liesebach 2015). Slike tilpasninger gjør i sammen med variasjonene i temperatur og daglengde over gradienter at tidspunktet for knoppsprett og knoppsetting varierer innenfor utbredelsesområdet; bøk fra kaldere områder har tidligere knoppsprett enn de fra varmere (Cufar et al. 2012; Körner et al. 2016; Vitasse et al. 2009a; von Wuehlich et al. 1995). Dette mønsteret kan avvike om de plantes i et område hvor de ikke er tilpasset klimaet (Robson et al. 2013). Høstfenologien korrelerer i mindre grad med temperatur langs geografiske gradienter, mye fordi fenologien i bøk om høsten i påvirkes mer av andre faktorer. Men en svak trend er at bøk fra kaldere områder har tidligere knoppsetting (Cufar et al. 2012; Dittmar & Elling 2005; Vitasse et al. 2009a), noe som også er sett i osp (*Populus*

tremula) (Strømme 2016). I et temperert klima er tilvekst en av de faktorene som i størst grad påvirker en plantes overlevelse, konkurranseevne og etablering i tillegg til knoppsprett og knoppsetting (Vitasse et al. 2009a). Knoppfenologien påvirker den årlige tilveksten ved sette start- og sluttidspunktet for vekstsesongen (Vitasse et al. 2009a), og tilveksten kan bli større om vår- og høstfenologien er tilpasset lokalklimaet (Robson et al. 2013).

Man trenger mer kunnskap om den klimatiske kontrollen av fenologiske prosesser for å kunne estimere hvilke konsekvenser klimaendringer vil medføre for økosystemene (Tang et al. 2016). Temperaturen rolle i knoppfenologien er uklar, selv for økonomisk og økologisk viktige arter som bøk. I denne studien har jeg sett på hvordan temperaturen regulerer knopp utviklingen om våren og høsten i bøk fra seks europeiske provenienser plantet i tre proveniensforsøk i Norge. For å sammenligne proveniensene med stedegen bøk undersøkte jeg også trær fra lokale bestand rundt proveniensforsøkene. Proveniensene kom fra Norge i nord til Frankrike i sør, og forsøkene ble anlagt i Vestfold, Akershus og Nord-Trøndelag. De dekker på den måten områder hvor det i dag finnes bøk naturlig og områder hvor bøk er predikert å kunne spre seg.

Målet med studien var å undersøke om og på hvilken måte temperatur kan forklare variasjoner i knopp utviklingen i bøk fra en nord- sørgradient. Jeg ønsket også å undersøke om bøk fra Norge skiller seg fra mer sørlige provenienser i knoppfenologi og vekst. Følgende problemstillinger ble undersøkt:

- 1) Har temperaturen om våren og høsten en regulerende effekt på knopp utviklingen?
- 2) Hvilken døgntemperaturvariabel kan best forklare knopp utviklingen om våren og høsten?
- 3) Er knoppfenologien til den norske proveniensen bedre tilpasset temperaturen i Norge enn provenienser fra sørliggende breddegrader?

2 Materiale og metode

2.1 Plantemateriale og forsøksdesign

2.1.1 Plantemateriale

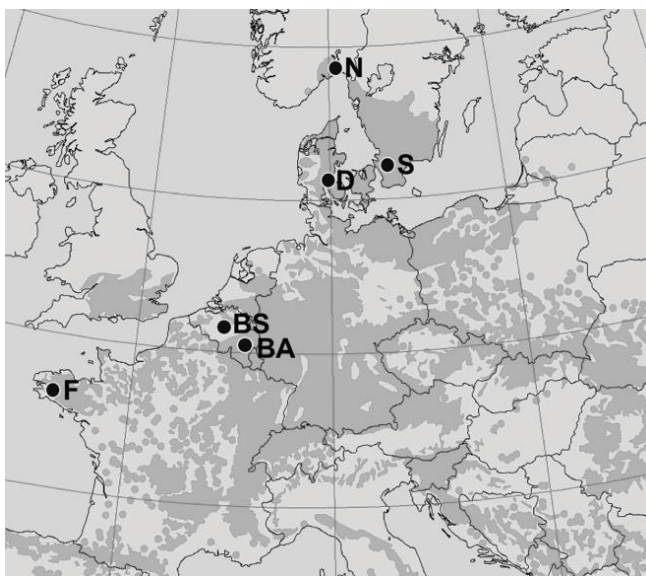
Seks proveniensener fra Norge i nord til Frankrike i sør var med i studien (Figur 1, Tabell 1). Den norske proveniensener stammer fra den nordlige grensen for bøkens utbredelse hvor årlig middeltemperatur er lavere enn for resten av proveniensene. Jeg gjorde også registreringer på lokale bøketrær i Revetal og Ås, for å kunne sammenligne fenologien til proveniensene med bøk som har vokst opp under stedegne forhold. Trærne i Revetal stod i naturlige bestand (mao. de er ikke naturalisert fra utenlandske proveniensener eller spredt fra beplantninger). I Ås stod trærne i bestand som mest sannsynlig er spredninger fra tidligere plantinger, men jeg har ikke funnet kilder som kan bekrefte eller avkrefte dette. Jeg gjorde registreringene på 18 trær ved hver lokalitet; tre eldre (over 15 cm i diameter) og tre yngre (mellom 100-150 cm høyde) i tre bestand innenfor 300 meters avstand fra proveniensforsøkene.

2.1.2 Kultivering

Frø fra de svenske og belgiske proveniensene ble drevet fram i 2014. Vi la dem på fuktig torv i 4°C til frøvalen ble brutt og de startet å spire. I januar og februar 2015 la vi dem på frys i -2°C før de ble satt i pottar i drivhus i løpet av april. Frøvalen var allerede brutt for frø fra den franske proveniensener og de ble sådd direkte i pottar seinere i april. Frøplantene ble pottet om i månedsskiftet april-mai og satt i drivhus. Norske og danske planter ble levert ferdig kultiverte i henholdsvis august 2014 og juni 2015. De norske plantene kom som pluggplanter, de danske som barrotsplanter. Den danske proveniensener ble sådd i 2013 og er ett år eldre enn de andre. Plantene stod i drivhus fram til 16. juni da vi satte dem ut på barmark. Vi vannet dem jevnlig gjennom sommeren. I løpet av forsommeren ble de danske plantene angrepet av et uidentifisert insekt. Bladene ble innhyllt i spindelweb og krøllet seg sammen før de ble brune, og vi behandlet dem med en blanding av grønnsåpe og olje. Angrepet spredte seg ikke videre til de andre proveniensene.

Tabell 1. Stedinformasjon, årlig middeltemperatur (ÅMT) og årlig middelnedbør (ÅMN) for proveniensene i forsøket. Klimadata for Norge er hentet fra NIBIO (2017), data for de andre proveniensene fra Climate-data (2017). Forkortelsene i tabellen er brukt videre i påfølgende tabeller og figurer.

Land	Proveniens	Breddegrad	Lengdegrad	ÅMT (°C)	ÅMN (mm)
Norge (N)	Vestfold	59°18'N	10°08'Ø	5.3	1060
Sverige (S)	Albjershus	55°56'N	13°15'Ø	7.8	668
Danmark (D)	Stenderup	55°47'N	9°48'Ø	7.7	725
Belgia (BS)	De Soignes	50°46'N	4°24'Ø	10.3	785
Belgia (BA)	Ardenne	50°15'N	5°40'Ø	7.5	1095
Frankrike (F)	Massif Armoricaïn	48°06'N	4°10'V	10.4	1142



Figur 1. Distribusjon av proveniensene som inngår i forsøket indikert med svarte punkter. Forkortelser som i tabell 1. Det mørkegrå området indikerer bøkens naturlige utbredelsesområde. Kartet er basert på bestand av naturlig opprinnelse, og bestand som har blitt naturalisert fra utenlandske provenienser eller beplantninger. (EUFROGEN 2017).

2.1.3 Proveniensenforsøkene

Det ble anlagt proveniensenforsøk i Revetal (Vestfold), Ås (Akershus) og Munkrøstad (Nord-Trøndelag) (Figur 2, Tabell 2). Forsøkene ble lagt på lokaliteter som har en varierende grad av spredning av bøk. Revetal ligger innenfor den nordlige grensen for bøkens naturlige utbredelsesområde, mens Ås er et område der bøk sprer seg naturlig i dag. Så vidt meg bekjent finnes det ikke naturlige bøkbestand i Ås. Munkrøstad ligger nord for Europas nordligste naturlige populasjon av bøk, men er innenfor området man i ytterste konsekvens kan forvente at den sprer seg (Kramer et al. 2010).

Forsøkene i Ås og Revetal plantet vi henholdsvis den siste uka i september og 6. oktober 2015. Forsøket på Munkrøstad ble plantet 24. mai 2016. Plantene ble plantet i tilfeldig rekkefølge i 12 kolonner med 24 planter i hver. Rekkefølgen var lik i alle forsøkene. Mellom radene var det to meter avstand, og mellom hver plante på samme kolonne var det 1,5 meter. Til hvert proveniensenforsøk plukka vi ut de mest vitale plantene. Om det ikke var nok planter i en proveniens hoppet vi over de resterende plante plassene, slik at rekkefølgen ble ivaretatt. Vi plantet overskytende planter i egne rader, og gjorde de samme registreringene for dem som for de andre plantene. Totalt ble det plantet mellom 270 og 288 planter (Tabell 3).

Før utplanting ble feltene i Ås og Munkrøstad stubbefreset ettersom forsøkene ble etablert på hogstflater. Dette skjedde henholdsvis i 2014 og 2016. I Revetal klargjorde vi feltet ved å klippe ned vegetasjonen med kantklipper like før utplantingen. For å unngå beiting på plantene av større planteetere satte vi opp et 2,5 meter høyt gjerde rundt proveniensenforsøkene. I tillegg ble det satt opp hønsenetting langs nedre kant av gjerdet og ut langs bakken for å holde ute mindre gnagere. I løpet av vekstsesongen klippet vi mellom radene i Ås og Revetal for å unngå at plantene ble overskygget av andre vekster. I alle proveniensenforsøkene var det

noe avgang før jeg startet å gjøre registreringer. Disse erstattet vi med planter av samme proveniens. Det var også planter som ble skadet mekanisk eller spist helt eller delvis av jordrotter (*Arvicola terrestris*) i løpet av registreringsperioden. Disse utelot jeg fra den videre registreringen. Fra datasettene utelot jeg også alle planter som døde av ukjente årsaker i løpet av vekstsesongen, selv om de var levende tidligere i registreringsperioden. Dette for at svekkede planter ikke skulle påvirke resultatene. I alt inngikk det 405 og 586 planter i datasettene for henholdsvis knoppsprett og knoppsetting, og 339 planter i datasettet for tilvekst (Tabell 4).



Figur 2. Plassering av proveniensforsøkene som inngår i studien av tilvekst og knoppsprett (Ås og Revetal), og knoppsetting (Ås, Revetal og Munkrøstad). For detaljert informasjon om koordinater og klimavariabler se tabell 2. (Kartverket 2017).

Tabell 2. Koordinater, høyde over havet (hoh.), jordsmonn og retning på forsøkenes helning i Revetal, Ås og Munkrøstad. Årlig middeltemperatur (ÅMT) og årlig middelnedbør (ÅMN) er normaler fra 1961-1990. ÅMT16 og ÅMN16 tilsvarer årlig middeltemperatur og –nedbør i 2016. Alle verdier er fra nærmeste klimastasjon; Ramnes (Revetal), Ås (Ås) og Kvithamar (Munkrøstad) (NIBIO 2017).

Egenskap	Lokalitet		
	Revetal	Ås	Munkrøstad
Breddegrad	59°21'40.2"N	59°41'36.6"N	63°44'17.4"N
Lengdegrad	10°18'50.7"Ø	10°45'06.9"Ø	11°24'01.3"Ø
hoh. (m)	Ca 80	Ca 90	Ca 100
Jordsmonn	Silt/lettleire	Lettleire	Lettleir
Helning	Vest/øst	Øst/vest	Ingen
ÅMT (°C)	5.3	5.3	5.0
ÅMT16 (°C)	6.6	6.4	6.2
ÅMN (mm)	1060	785	900
ÅMN16 (mm)	805.8	-	1051.5

Tabell 3. Antall planter fra hver proveniens som ble plantet i forsøkene i Revetal, Ås og Munkrøstad.

Lokalitet	Proveniens						Sum
	N	S	D	BA	BS	F	
Revetal	61	58	58	58	22	26	283
Ås	48	59	59	58	22	24	270
Munkrøstad	56	69	66	47	26	24	288

Tabell 4. Antall planter fra hver proveniens som var med i registreringen av knoppsprett, knoppsetting, høyde- og diameter tilvekst i proveniensforsøkene i Revetal, Ås og Munkrøstad, samt totalsum.

Lokalitet	Registrering	Proveniens						Sum
		N	S	D	BA	BS	F	
Revetal	Knoppsprett	40	41	36	38	16	19	190
	Knoppsetting	39	37	30	34	14	19	173
	Høyde	38	37	30	37	15	19	176
	Diameter	38	37	30	37	15	19	176
Ås	Knoppsprett	42	48	39	47	19	20	215
	Knoppsetting	23	30	32	30	11	15	141
	Høyde	30	37	31	35	13	17	163
	Diameter	30	37	31	35	13	17	163
Munkrøstad	Knoppsprett	-	-	-	-	-	-	-
	Knoppsetting	53	67	63	45	23	21	272
	Høyde	-	-	-	-	-	-	-
	Diameter	-	-	-	-	-	-	-
Totalt	Knoppsprett	82	89	75	85	35	39	405
	Knoppsetting	115	134	125	109	48	55	586
	Høyde	68	74	61	72	28	36	339
	Diameter	68	74	61	72	28	36	339

2.2 Innhenting av data

2.2.1 Registrering av knoppsprett

Alle registreringene gjennomførte jeg i løpet av vekstsesongen 2016. Registrering av knopp utviklingen om våren gjorde jeg i proveniensforsøkene i Revetal og Ås og hvor jeg startet henholdsvis 10. og 14. april. Jeg registrerte med 4-6 dagers intervaller fram til 8. juni, totalt 14 ganger. Registreringen av referansetrærne startet 7. april i Ås og 14. april i Revetal. Jeg registrerte med 3-6 dagers intervaller, og registreringen avsluttet jeg den 15. mai da alle plantene var ferdig utviklet og i knoppsprett. Da hadde jeg registrert totalt ni ganger i Ås og sju ganger i Revetal.

Registreringssystemet baserte seg på Fu et al. (2012) og Strømme et al. (2015). Det tok utgangspunkt i knoppenes utseende og bladenes synlighet. I systemet var det fem kategorier; Sovende knopp, svulmende knopp, synlig blad, sprikende blad og synlig bladstilk (Tabell 5, Vedlegg A). Registreringen i proveniensforsøkene gjorde jeg for den apikale knoppen.

Jeg valgte knoppen på den lengste greina om det var flere potensielle ledende greiner. For referansetrærne registrerte jeg knopp utviklingen for den øverste knoppen på de yngre trærne, og et utvalgt av knopper på de nederste greinene på de eldre trærne. Av de observerte knoppene registrerte jeg den som var kommet lengst. Jeg benyttet samme registreringssystem som i proveniensforsøkene. For å kunne sammenligne resultatene med tidligere studier definerte jeg knoppsprett som tidspunktet når plantene innenfor en proveniens i gjennomsnitt nådde kategori 3 hvor bladene sprer seg fra bladaksen, i likhet med Fu et al. (2012).

Ved siste registrering i proveniensforsøkene var det 17 planter totalt (4,2%) som enda ikke var ferdig utviklet til kategori 4, sju i Revetal og ti i Ås. Jeg avsluttet likevel registreringen fordi alle proveniensene var i kategori 3 og dermed i knoppsprett. Noen av plantene hadde ikke startet utviklingen i det hele tatt da jeg avsluttet registreringen. Jeg inkluderte dem likevel i datasettet såfremt de var vitale under registreringen av knoppsetting seinere samme vekstsesong. Enkelte planter i proveniensforsøkene hadde brutt knopper før starten av registreringen, og skuddene hadde seinere dødd. På disse gjorde jeg registreringen på øverste levende knopp, samt noterte hvilke planter det gjaldt. Det var også en andel planter som fikk nye, små lyserosa knopper. Dette var ofte planter hvor viterknoppene ikke skjøt. I disse tilfellene gjorde jeg registreringene på de nye knoppene og noterte med hvilke det gjaldt.

Tabell 5. Kategoriene i systemet for registrering av knoppsprett i proveniensforsøkene og referansetrærne. Systemet er basert på Fu et al. (2012) og Strømme et al. (2015). Kategori 3 indikerer knoppsprett.

Kategori	Navn	Beskrivelse
0	Knopp i dvale	Lukket, brun knopp
1	Svulmende knopp	Knoppen strekker seg og ved basis av knoppskjellene kan man se gulbrun farge
2	Synlig blad	Blad vises i tuppen av knoppen men den er fortsatt lukket
3	Sprikende blad	Bladene spriker fra hverandre i knoppens lengderetning, men bladstilkene er fortsatt ikke synlig
4	Synlig bladstilk	Grønn bladstilk vises på minst ett blad

2.2.2 Registrering av knoppsetting

Registreringen av knoppsetting gjorde vi i Revetal, Ås og Munkrøstad, og den startet den 1. september og foregikk til 1. november. Jeg registrerte totalt ti ganger i proveniensforsøkene i Revetal og Ås, med et intervall på 5-14 dager. Registreringene av referansetrærne gjorde jeg samtidig med proveniensforsøkene i Revetal og Ås. På Munkrøstad ble det registrert tre ganger; første gang 10. september og siste gang 1. november.

Ved hver registrering kategorisert vi knoppene etter et registreringssystem fra Strømme et al. (2015), som er en forenklet versjon av Rohde et al. (2011b). I systemet ble utviklingen fra en voksende skuddspiss til en moden apikal knopp delt i tre kategorier; Skuddspiss i vekst, lukkede knoppskjell med synlig klorofyll, og fullt utviklet knopp (Tabell 6). I noen tilfeller

startet plantene vekst igjen etter å ha vært i kategori 2 eller 3. De ble da satt i kategori 1. Som for knoppsprett gjorde vi registreringene på den apikale knoppen. For referansetrærne fulgte jeg samme prosedyre som for knoppsprett. Knoppsetting definerte jeg som tidspunktet når proveniensene i gjennomsnitt hadde nådd kategori 2, slik som i Rohde et al. (2011a). I proveniensforsøkene var 312 planter totalt (53,2%) som fortsatt ikke hadde nådd kategori 3 ved siste registrering. Tilsvarende tall for referansetrærne var 9 planter (25%). Av praktiske årsaker avsluttet vi likevel registreringen på dette tidspunktet.

Tabell 6. Kategorier i systemet for registrering av knoppsetting i proveniensforsøkene og referansetrærne. Systemet er basert på Strømme et al. (2015) og Rohde et al. (2011b). Kategori 2 indikerer knoppsetting.

Kategori	Navn	Beskrivelse
1	Skuddspiss i vekst	Skuddspissen produserer nye blader før det dannes en knoppstruktur som fortsatt er åpen
2	Lukket knopp med synlig klorofyll	Knoppskjellene omslutter skuddspissen med tydelig knoppspiss, mellom skjellene er en grønn-gult farge synlig
3	Fullt utviklet knopp	Hele knoppen har brunrød farge og klorofyll er ikke lenger synlig

2.2.3 Registrering av tilvekst

Diameter- og høydetilvekst registrerte jeg i Revetal og Ås med et intervall på 3-5 uker fra henholdsvis 10. april og 14. april til 1. september. Jeg gjorde til sammen fem registreringer. Diametertilveksten ble målt med et digitalt skyvelær 1 cm over bakkenivå i nord/sør-retning med en målenøyaktighet på 0,01 mm. Høydetilveksten målte jeg fra bakkenivå til tuppen av plantenes ledende kvist, ekskludert knoppen. I tilfeller der det var flere potensielle ledende kvister ble den lengste valgt. Jeg brukte tommestokk og en målenøyaktighet på 0,05 cm.

2.3 Temperaturdata

I Revetal og Ås ble den lokale temperaturen registrert ved hjelp av to termistormålere av typen TinyTag 2 (Intab, Stenkullen, Sverige). Disse plasserte jeg øverst og nederst på de midterste kolonnene i forsøkene, 15 cm over bakken. De registrerte temperatur hvert 10. minutt i perioden 19. april – 1. november i Revetal og 20. april – 1. november i Ås. For Ås ble det fra 25. mai kun registrert med én termistormåler. For Munkrøstad hentet jeg registrerte temperaturdata for perioden 10. september til 1. november fra Kvithamar målestasjon (NIBIO 2017), som ligger 34.5 km fra proveniensforsøket. Temperaturdataene bearbeidet jeg ved hjelp av Microsoft® Excel 2017 med utgangspunkt i fremgangsmetoden til Strømme et al. (2017). Jeg delte inn temperaturdataene i perioder fom. forrige registrering av knopp utvikling tom. dagen før neste registrering, for å teste virkningen av temperatur på knopp utviklingen mellom registreringsdatoene. Jeg brukte tidspunkt for soloppgang og solnedgang til å definere dag og natt (TimeAndDate 2017), og fant ni døgntemperaturvariabler; minimum, maksimum og gjennomsnittlig døgntemperatur, nattetemperatur og dagtemperatur.

2.4 Statistiske analyser

Alle statistiske tester gjorde jeg i R (The R Development Core Team 2016), og tabeller og figurer laget jeg i Microsoft®Excel 2017. For å teste knopp utviklingen baserte jeg meg på fremgangsmåten til Strømme et al. (2017). Jeg brukte «Cumulative link models» (CLM) og «Cumulativ link mixed models» (CLMM) fra Ordinal-pakken (Christensen 2015). Dette er modeller som kan håndtere en kategorisk responsvariabel som knopp utvikling (5 nivåer for knoppsprett, 4 nivåer for knoppsetting). CLMM kan i motsetning til CLM kombinere tilfeldige faktorer med kontinuerlige og kategoriske faktorer. I CLMM-modellen satte jeg kolonne- og radnummer som tilfeldige faktorer, og testet mot tilsvarende CLM-modell. Jeg gikk videre med CLMM-modellen i tilfeller der det tilfeldige leddet forklarte en betydelig del av residualene til responsvariabelen.

2.4.1 Analyse av temperatureffekter på knopp utviklingen

Ved å bruke CLMM testet jeg hvilken temperatur som kunne forklare knopp utviklingen i proveniensforsøkene best. For knoppsprett gjorde jeg analysene på data fra Revetal og Ås, mens for knoppsetting hadde jeg data fra alle tre lokalitetene. Jeg inkluderte kun observasjoner hvor jeg hadde temperaturdata tilgjengelig, med andre ord registreringene fra perioden 24. april-8. juni og 1.september-1.november.

Jeg laget ni modeller som hver inneholdt én temperaturvariabel. De øvrige variablene var like i alle modellene. I responsvariabelen var knopp utviklingskategorien til hver enkelt plante med for hver registreringsdato. Jeg testet temperaturens effekt på hele knopp utviklingen under ett, med andre ord hvordan temperaturen påvirket utviklingen fra første til siste kategori uten å studere om den hadde ulik effekt på ulike kategorier. De ni temperaturvariablene brukte jeg som kontinuerlig forklaringsvariabler, mens lokalitet (2 eller 3 nivåer) og proveniens (6 nivåer) var kategoriske. Jeg inkluderte ikke dagnummer (dag i året basert på dato for registrering) som forklaringsvariabel på grunnlag av antakelsen om kollinearitet med temperaturvariablene (Zuur et al. 2012). Radnummer var med som tilfeldig faktor i knoppsprett, mens både rad- og kolonnennummer var med i modellen for knoppsetting. For å teste om det hadde noen effekt at en del planter hadde brutt knopper eller ble erstattet før start av registrering inkludere jeg disse som kategoriske forklaringsvariabler (2 nivåer). Det samme gjorde vi med planter som fikk nye knopper underveis (2 nivåer). Jeg satt den norske proveniens og lokaliteten Ås som referanse slik at knopp utviklingen i de øvrige proveniensene eller lokalitetene ble sammenlignet med dem. For referansetrærne testet jeg temperaturens effekt på knopp utviklingen i Revetal og Ås med CLM og de samme temperaturdataene som for proveniensforsøkene (resultat ikke vist). Lokalitet ble inkludert som kategorisk forklaringsvariabel og Ås ble satt som referanse for sammenligningen.

De ni modellene rangert jeg ved hjelp av "Akaike information criterion" korrigert for begrenset utvalgsstørrelse (AICc) ved å bruke model.sel-funksjonen i MuMIn-pakken (Barton 2015). Jeg gikk videre med den beste modellen og utførte en tilbakeseleksjon ved hjelp av

AIC-verdier, og fjernet interaksjoner og forklaringsvariabler med $p > 0.05$. Forklaringsvariabelen ”nye knopper” hadde en signifikant effekt på knoppsprett, men to av modellene (maksimum døgn- og maksimum dagtemperatur) konvergente ikke når denne var med. Siden den hadde signifikant effekt tok jeg den likevel med videre i den beste modellen, fordi AICc-rangeringen ble den samme uavhengig om den var med eller ikke.

2.4.2 Analyse av knopp utvikling i proveniensforsøk og referansetrær

Forskjeller i knopp utvikling mellom provenienser innad i proveniensforsøkene testet vi med CLMM. Jeg testet alle lokalitetene og dataene fra alle registreringsdatoene var med. I likhet med analysen for temperaturens effekt på knopp utviklingen testet jeg for forskjeller i hele knopp utviklingen under ett uten å skille mellom knopp utviklingskategoriene. Proveniens og dagnummer var med som forklaringsvariabler. Faktoren dagnummer er i modellen et uttrykk for effekten av temperatur og daglengde på responsvariabelen. Om våren øker daglengde og temperatur parallelt med dagnummer, mens daglengde og temperatur synker samtidig som dagnummer fortsetter å øke om høsten. Den norske proveniensen satte jeg som referanse for sammenligningen. Jeg testet også for forskjeller i knopp utvikling mellom proveniensforsøkene og referansetrærne for hver lokalitet hjelp av CLMM. Unntaket var knoppsetting i Revetal som ble testet med CLM. Hver proveniens ble testet mot referansetrærne som jeg satte som referanse for sammenligningen. Jeg ferdigstilte modellen ved hjelp av AIC-verdier.

2.4.3 Analyse av tilvekst

For å teste høyde- og diameter tilveksten i Revetal og Ås brukte vi «Linear Mixed-Effects Models» (LMER) fra lme4-pakken i R (Douglas et al. 2016). Denne kan kombinere tilfeldige faktorer med kontinuerlige og kategoriske faktorer. Siden den danske proveniensen var ett år eldre og hadde større utgangshøyde valgte jeg å teste tilveksten i stedet for vekst. Jeg testet da tilveksten for hver plante mellom hver registreringsdato. Kolonne, lokalitet, proveniens, ny knopp og dagnummer var med som forklaringsvariabler. Den norske proveniensen satte jeg som referanse for sammenligning. Jeg testet om de danske plantenes størrelse hadde en effekt på modellseleksjonen ved å kjøre analysen på et datasett uten disse. Siden jeg ikke fant noen signifikant effekt tok jeg ikke høyde for det videre. Modellene ferdigstilte jeg ved å utelate ikke-signifikante faktorer og interaksjoner ($p > 0.05$) basert på AIC-rangering.

3 Resultater

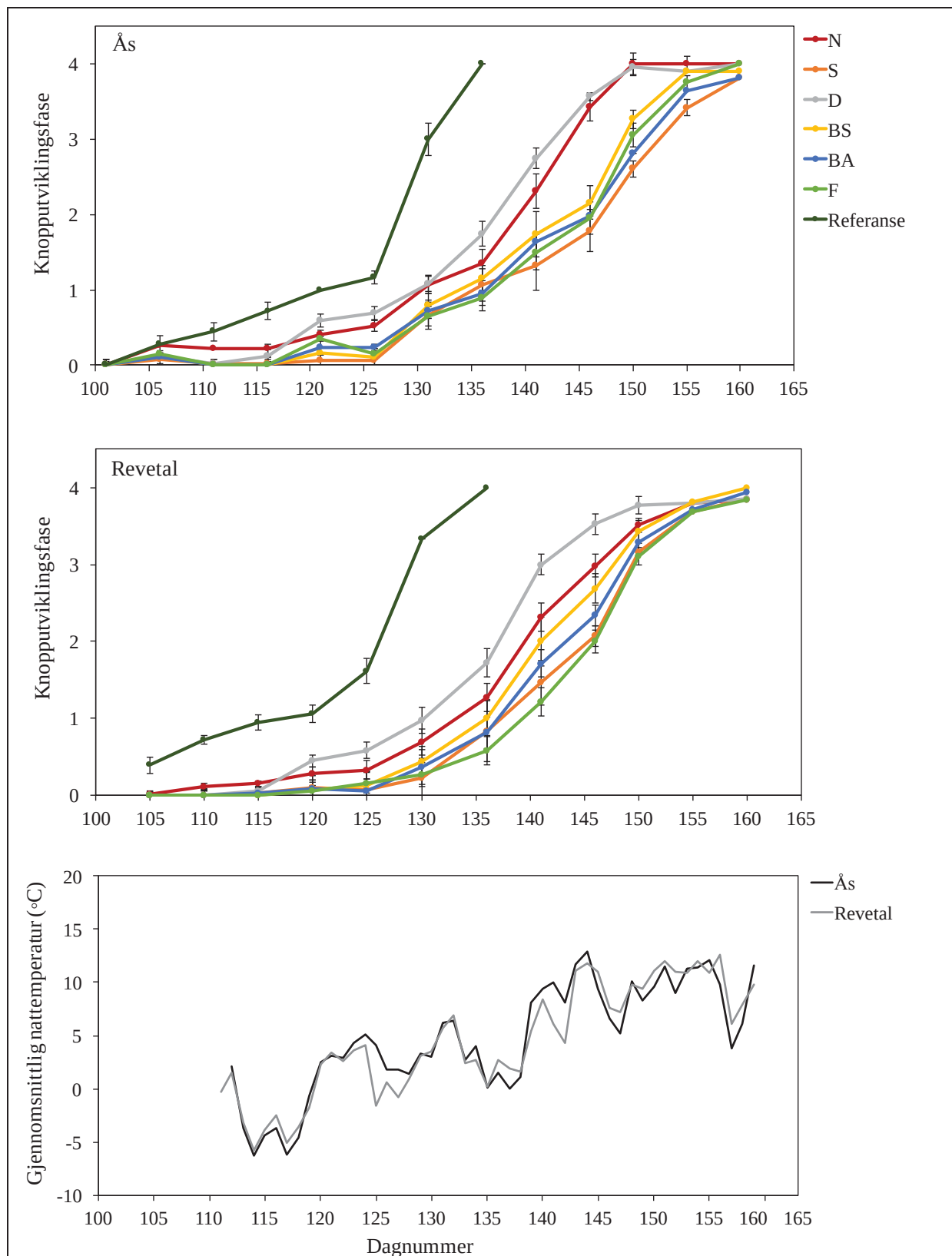
3.1 Knoppsprett

Det første tegnet til knopp utvikling i proveniensforsøkene observerte jeg den 12. april (dag 103) i Ås og 14. april (dag 105) i Revetal (Figur 3). På det tidspunktet var det kun planter fra den norske proveniens som hadde startet utviklingen. Ved neste registrering fem dager seinere var det flere av de andre proveniensene som viste endringer i knoppene i Ås, mens dette ikke skjedde i Revetal før ved registreringen den 24. april (dag 115). Den danske og norske proveniens nådde knoppsprett den 25. mai (dag 146). Ved neste registrering den 29. mai (dag 150) var også de andre proveniensene i knoppsprett, bortsett fra den svenske og den belgiske «Ardenne» i Ås, som var i knoppsprett den 3. juni (dag 155). Hos referansetrærne startet knopp utviklingen den 14. april i Ås. I Revetal ble det også registrert knopp utvikling denne dagen, men det er mulig den startet på et tidligere tidspunkt da dette var første registreringsdato her. Endelig knoppsprett observerte jeg 10. mai (dag 131). Da var samtlige referansetrær i knoppsprett både i Ås og Revetal.

3.1.1 Temperatur og knoppsprett

Gjennomsnittlig nattetemperatur kunne best forklare knopp utviklingen om våren i proveniensforsøkene (Tabell 7). En økning i denne temperaturen førte til økt hastighet på utviklingen som kunne beskrives med en tilnærmet sigmoid kurve (Tabell 8, Figur 3). Modellen med maksimum nattetemperatur som forklaringsvariabel var nest beste modell. For referansetrærne var det motsatt; maksimum nattetemperatur forklarte mest, med gjennomsnittlig nattetemperatur som nummer to ($\Delta AIC_c = 13.77$, resultat ikke vist).

Alle proveniensene bortsett fra den danske hadde seinere knopp utvikling enn den norske (Tabell 8). Interaksjonen mellom gjennomsnittlig nattetemperatur og proveniens var ikke signifikant. Dette sier at den positive effekten av temperatur på knopp utviklingen ikke var annerledes for den norske proveniens enn for de andre. Planter som fikk nye knopper i løpet av registreringsperioden hadde seinere utvikling enn de andre. Av disse plantene var det ingen fra den norske eller danske proveniens. I Revetal gikk knopp utviklingen for hele perioden under ett seinere enn i Ås. Men plantene i Revetal ble mer påvirket av økt gjennomsnittlig nattetemperatur enn de i Ås, som interaksjonen mellom temperatur og lokalitet viser. Med andre ord ble knoppsprett framskyndet mer i Revetal enn i Ås når temperaturen økte. Gjennomsnittlig nattetemperatur var i gjennomsnitt 0.3°C høyere i Ås enn i Revetal (Tabell 9).



Figur 3. Knopp utvikling om våren ($\pm$ standardfeil) for de seks proveniensene i proveniensforsøkene og referansetrærne i Ås (øverst) og Revetal (midten), samt gjennomsnittlig nattetemperatur (°C) registrert i proveniensforsøkene (nederst).

Tabell 7. Modellseleksjon for knopp utviklingen om våren i proveniensforsøkene i Ås og Revetal under ett med ni ulike temperaturverdier som forklaringsvariabel. CLMM ble brukt som modell. De kategoriske faktorene (lokalitet, proveniens og ny knopp) og den tilfeldige faktoren (radnummer) var med i alle modellene. Modellene er rangert fra lavest til høyest AICc-verdi.

Temperaturvariabel	$\Delta AICc$	AICc
Gjennomsnitt natt	0.00	7558.7
Maksimum natt	404.40	7963.1
Gjennomsnitt døgn	537.05	8095.7
Minimum døgn	789.95	8348.6
Minimum natt	884.33	8443.0
Minimum dag	1136.83	8695.5
Gjennomsnitt døgn	2091.40	9650.1
Maksimum døgn	3503.84	11062.5
Maksimum dag	3503.84	11062.5

Tabell 8. Parameterestimer, standardfeil (SE) og z-verdier for kovariatene i CLMM-modellen brukt for å teste effekten av gjennomsnittlig nattetemperatur på knopp utvikling om våren i proveniensforsøkene i Ås og Revetal. Ås er satt som referanse for lokalitet og den norske proveniens for proveniens. Signifikans indikerer derfor forskjell fra en av disse.

Faste effekter	Koeffisient	SE	z
Temp Gjennomsnitt natt ***	0.53	0.01	36.24
Lokalitet Revetal*	-0.22	0.11	-2.01
Proveniens BA ***	-0.92	0.11	-8.14
Proveniens BS ***	-0.81	0.15	-5.57
Proveniens D	0.16	0.11	1.41
Proveniens F ***	-0.88	0.15	-5.97
Proveniens S ***	-1.12	0.12	-9.59
Nye knopper ***	-1.23	0.10	-12.87
Temp Gjennomsnitt natt x Lokalitet Revetal ***	0.06	0.02	3.51

Signifikansnivå: *P < 0.05, **P < 0.01, ***P < 0.001

Tabell 9. Verdier for gjennomsnittlig nattetemperatur i proveniensforsøkene i Ås og Revetal. Gjennomsnitt ($\pm$ standardfeil), minimum- og maksimums-verdier målt i løpet av registreringsperioden.

	Gjennomsnitt	Minimum	Maksimum
Ås	4.7 $\pm$ 0.7	-6.3	12.9
Revetal	4.4 $\pm$ 0.7	-5.8	12.6

3.1.2 Knoppsprett i Ås og Revetal

Alle proveniensene bortsett fra den danske hadde seinere knopp utviklingen enn den norske, både i Ås og Revetal (Figur 3, Tabell 10). I Ås var det den belgiske «De Soignes» som var raskest etter de norske og danske, mens den svenske hadde seinest knopp utvikling. I Revetal var det motsatt. Det er ikke testet for om disse forskjellene er signifikante.

Dagnummer hadde en positiv effekt på (Tabell 10). Dette gjaldt forøvrig for alle modeller hvor denne faktoren inngikk, bortsett fra for høydetilveksten (Tabell 11, Tabell 15, Tabell 16, Tabell 17 og Tabell 18). Interaksjonen mellom proveniens og dagnummer var positiv i Revetal for den svenske, franske og de belgiske proveniensene. Dette betyr at knopp utviklingen for hele perioden var raskest for den norske, men at de nevnte proveniensene hadde høyere hastighet lenger ut i registreringsperioden. Den belgiske proveniensen «De Soignes» var seinest i Revetal, men økte samtidig mest i hastighet gjennom sesongen. Interaksjonen var ikke signifikant for den danske proveniensen som dermed hadde likt utviklingsforløp som den norske. I Ås var ikke interaksjonen mellom proveniens og dagnummer signifikant.

Sammenligningen av proveniensene i proveniensforsøkene og referansetrærne viste at samtlige provenienser hadde seinere helhetlig knopp utvikling enn referansetrærne i Ås (Figur 3, Tabell 11). Resultatet var det samme i Revetal, bortsett fra at den norske proveniensen der ikke var signifikant seinere enn referansetrærne. Interaksjonen mellom proveniensene og dagnummer for Revetal forteller at den svenske, franske og de belgiske proveniensene økte hastigheten på knopp utviklingen i løpet av sesongen også mer enn referansetrærne. Interaksjonen var ikke signifikant for den norske og danske proveniensen.

Tabell 10. Parameterestimer, standardfeil (SE) og z-verdier for kovariatene i CLMM-modellen brukt for å teste knopp utviklingen om våren mellom proveniensene i proveniensforsøkene innad i Ås og Revetal. Den norske proveniensen er referanse for testingen og signifikans indikerer forskjell fra den.

Lokalitet	Faste effekter	Koeffisient	SE	z
Ås	Proveniens BA ***	-1.42	0.15	-9.56
	Proveniens BS ***	-1.19	0.19	-6.31
	Proveniens D	0.16	0.15	1.07
	Proveniens F ***	-1.41	0.19	-7.59
	Proveniens S ***	-1.75	0.15	-11.49
	Dagnummer ***	0.21	0.01	38.20
Revetal	Proveniens BA ***	-9.49	2.35	-4.03
	Proveniens BS **	-10.03	3.36	-2.98
	Proveniens D	-2.92	1.98	-1.47
	Proveniens F **	-9.49	3.16	-3.00
	Proveniens S ***	-8.83	2.28	-3.88
	Dagnummer ***	0.23	0.01	20.83
	Proveniens BA x Dagnummer **	0.05	0.02	3.22
	Proveniens BS x Dagnummer **	0.06	0.02	2.60
	Proveniens D x Dagnummer	0.02	0.01	1.37
	Proveniens F x Dagnummer *	0.05	0.02	2.32
	Proveniens S x Dagnummer **	0.05	0.02	2.93
	Signifikansnivå: *P < 0.05, **P < 0.01, ***P < 0.001			

Tabell 11. Parameterestimer, standardfeil (SE) og z-verdier for kovariatene i CLMM-modellen brukt for å teste knopp utvikling om våren mellom proveniensforsøkene og referansetrærne i Ås og Revetal. Referansetrærne er referanse for testingen og signifikans indikerer forskjell fra dem.

Lokalitet	Faste effekter	Koeffisient	SE	z
Ås	Proveniens BA ***	-3.64	0.32	-11.33
	Proveniens BS ***	-3.40	0.34	-9.95
	Proveniens D ***	-2.02	0.31	-6.42
	Proveniens F ***	-3.63	0.34	-10.62
	Proveniens N ***	-2.19	0.31	-6.98
	Proveniens S ***	-3.98	0.32	-12.29
	Dagnummer ***	0.22	0.01	39.22
Revetal	Proveniens BA ***	-13.91	2.98	-4.67
	Proveniens BS ***	-14.45	3.83	-3.77
	Proveniens D **	-7.14	2.69	-2.65
	Proveniens F ***	-13.95	3.67	-3.80
	Proveniens N	-4.15	2.57	-1.62
	Proveniens S ***	-13.25	2.91	-4.55
	Dagnummer ***	0.22	0.02	11.00
	Proveniens BA x Dagnummer **	0.07	0.23	2.90
	Proveniens BS x Dagnummer **	0.08	0.03	2.61
	Proveniens D x Dagnummer	0.03	0.02	1.46
	Proveniens F x Dagnummer *	0.06	0.03	2.32
	Proveniens N x Dagnummer	0.01	0.02	0.50
	Proveniens S x Dagnummer **	0.06	0.02	2.66
	Signifikansnivå: *P < 0.05, **P < 0.01, ***P < 0.001			

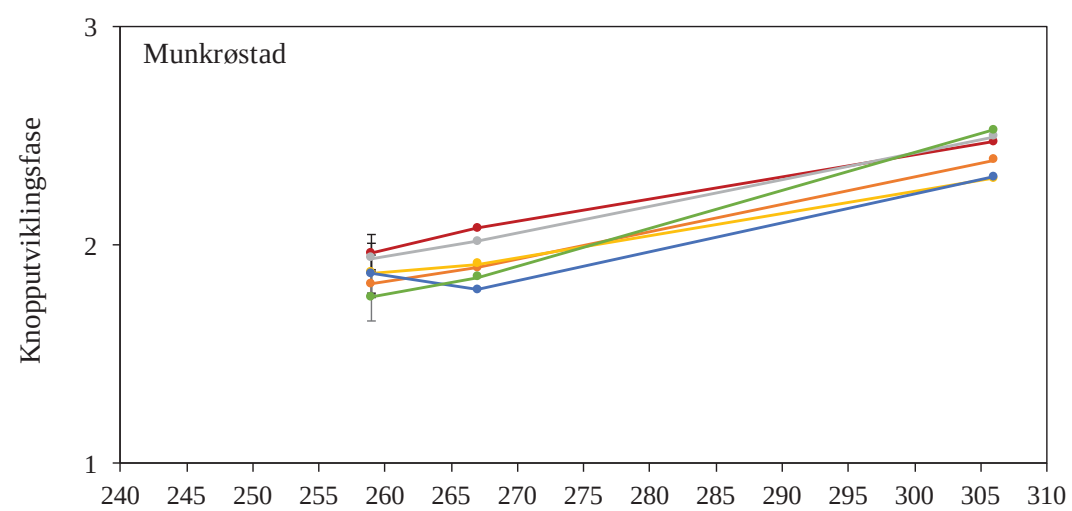
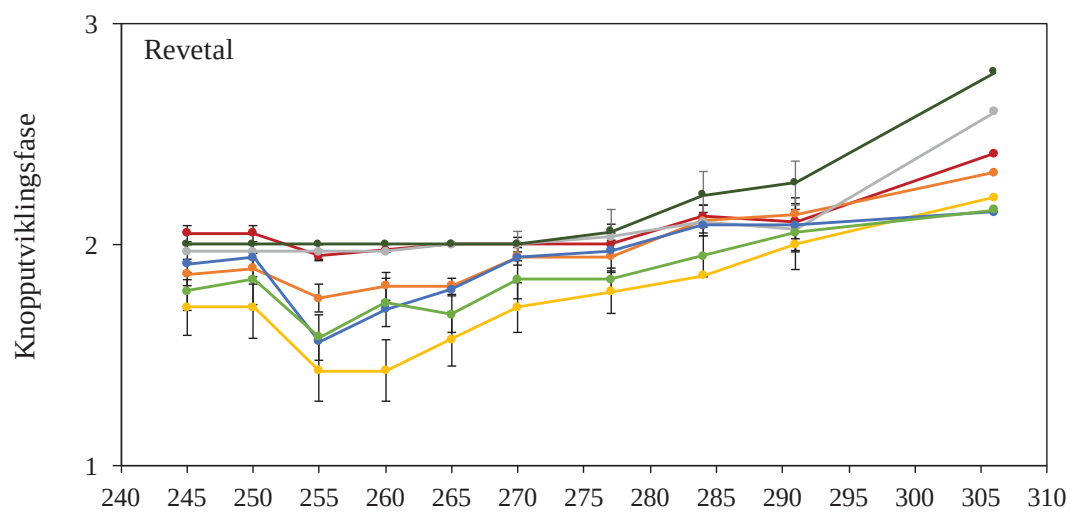
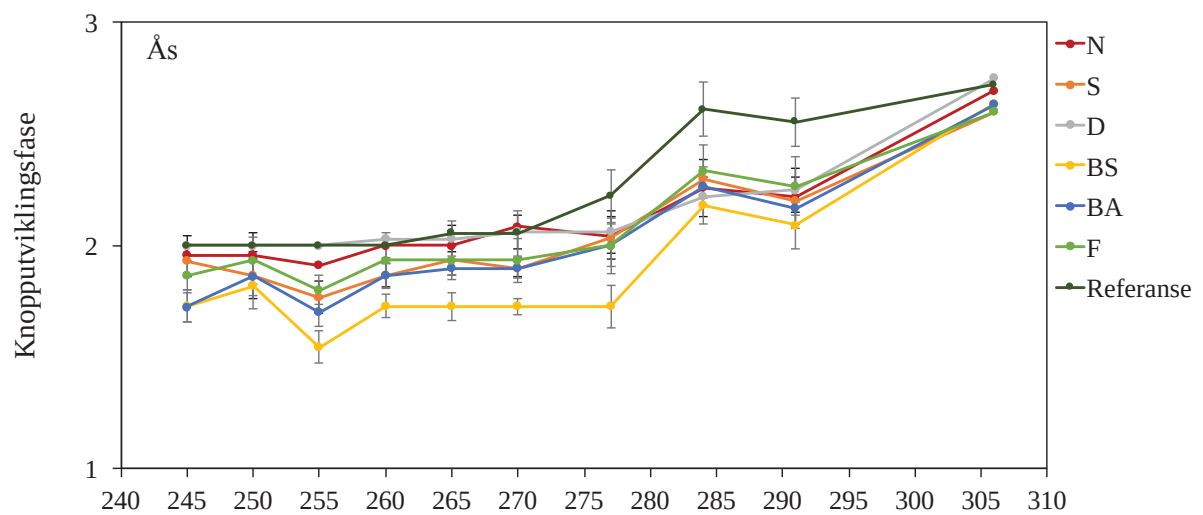
3.2 Knoppsetting

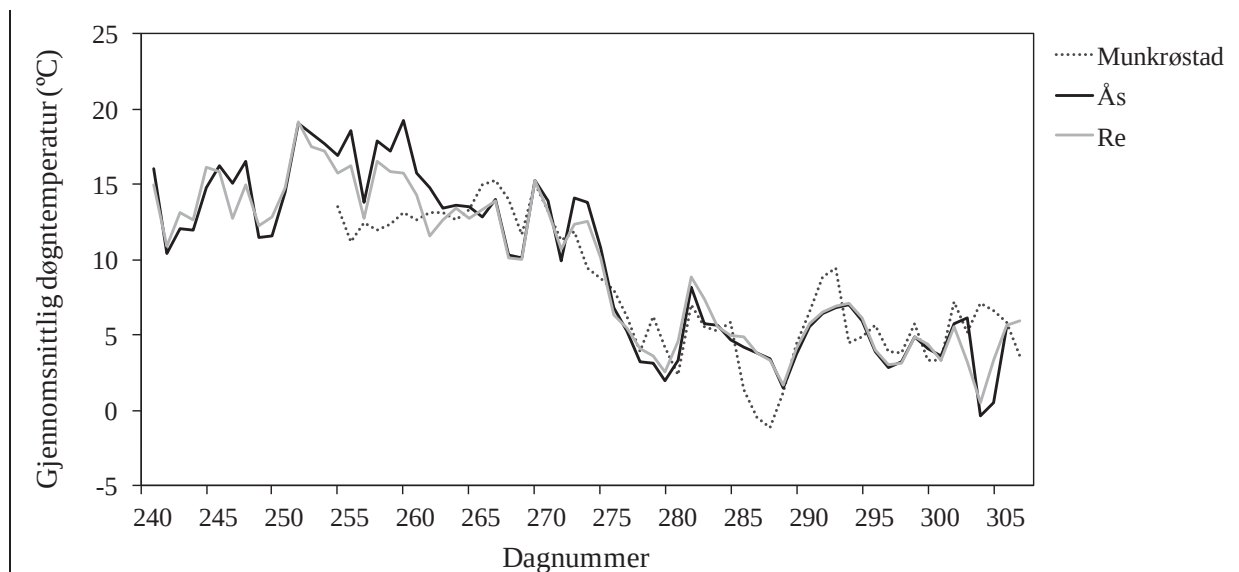
Knopp utviklingen var i gang ved første registrering av knoppsetting i Ås og Revetal den 1. september (dag 245), og den eksakte datoen for start av knopp utviklingen er derfor ukjent. Den norske og danske proveniensene samt referansetrærne var allerede i knoppsetting (Figur 5). Det samme gjaldt for den norske proveniensene på Munkrøstad da registreringen startet der den 15. september (dag 259), mens den danske var i knoppsetting ved neste registrering den 23. september (dag 267). Fra og med 3. oktober (dag 277) gikk også de andre proveniensene i knoppsetting ved alle lokalitetene, og alle hadde nådd knoppsetting innen registreringen var ferdig.

3.2.1 Temperatur og knoppsetting

Temperaturvariabelen gjennomsnittlig døgntemperatur kunne forklare mest av variasjonen i knopp utviklingen om høsten i proveniensforsøkene (Tabell 12). Den hadde en negativ korrelasjon med utviklingen, som dermed ble forsinket om temperaturen ble høyere (Figur 4, Tabell 14). Resultatet var det samme for referansetrærne ($\Delta AICc = 11.31$, resultat ikke vist).

Det var ingen av proveniensene som hadde signifikant ulik knopp utvikling fra den norske (Tabell 14). Men interaksjonen mellom gjennomsnittlig døgntemperatur og proveniens viser at den svenske, franske og de belgiske proveniensene ble mer forsinket i knopp utviklingen enn den norske om temperaturen ble høyere (rundt dag 255, Figur 4). Den danske proveniensene var ikke signifikant ulik fra den norske. Interaksjonen mellom lokalitet og proveniens var signifikant kun for de franske plantene i Revetal, som dermed var mer påvirket av å være plantet i Revetal enn de norske. Sagt på en annen måte utviklet den franske proveniensene seg seinere enn den norske i utgangspunktet, men i Revetal var den enda seinere. I Revetal var plantene seinere i utviklingen enn de i Ås. Men interaksjonen mellom gjennomsnittlig døgntemperatur og lokalitet viser at en økning temperatur ga mindre effekt i Revetal enn i Ås. Hastigheten på utviklingen sank med andre ord mindre i Revetal enn i Ås om temperaturen ble høyere. For Munkrøstad var det motsatt; plantene på Munkrøstad ble mer tilbakesatt enn de i Ås om gjennomsnittlig døgntemperatur ble høyere. Gjennomsnittlig døgntemperatur var lavere i Ås enn i Revetal og Munkrøstad (Tabell 13). Revetal hadde både høyest gjennomsnittlig temperatur og maksimumstemperatur. Faktoren nye knopper var ikke med i modellen da den ikke var signifikant.





Figur 4. Knopp utvikling om høsten ($\pm$ standardfeil) for de seks proveniensene i proveniensforsøkene i Ås, Revet og Munkrøstad (fra øverst til nest nederst), samt gjennomsnittlig døgntemperatur ($^{\circ}\text{C}$) registrert i proveniensforsøkene (nederst). For Ås og Revet vises også knopp utviklingen hos referansetrærne.

Tabell 12. Modellseleksjon for knopp utvikling om høsten i proveniensforsøkene med ni ulike temperaturverdier som forklaringsvariabel. CLMM ble brukt som modell. De kategoriske faktorene (lokalitet og proveniens) og de tilfeldige faktorene (radnummer og kolonnennummer) var med i alle modellene. De er rangert fra lavest til høyest AICc-verdi.

Temperaturvariabel	ΔAICc	AICc
Gjennomsnitt døgn	0.00	4310.2
Gjennomsnitt dag	17.91	4328.1
Maksimum natt	94.49	4404.6
Minimum døgn	117.07	4427.2
Maksimum døgn	117.92	4428.1
Maksimum dag	117.92	4428.1
Minimum natt	119.51	4429.7
Gjennomsnitt natt	150.99	4461.1
Minimum dag	187.29	4497.4

Tabell 13. Verdier for gjennomsnittlig døgntemperatur i proveniensforsøkene i Ås, Revet og Munkrøstad. Gjennomsnitt ($\pm$ standardfeil), minimum- og maksimums-verdier målt i løpet av registreringsperioden.

	Gjennomsnitt	Minimum	Maksimum
Ås	7.9 ± 0.6	-1.1	15.3
Revet	9.7 ± 0.7	-0.4	19.2
Munkrøstad	9.5 ± 0.6	0.5	19.1

Tabell 14. Parameterestimer, standardfeil (SE) og z-verdier for kovariatene i CLMM-modellen brukt for å teste effekten av gjennomsnittlig døgntemperatur på knopp utviklingen om høsten i proveniensforsøkene i Ås, Revetal og Munkrøstad. Ås er satt som referanse for lokalitet, den norske proveniens for proveniens. Signifikans indikerer forskjell fra disse.

Faste effekter	Koeffisient	SE	z
Temp Gjennomsnitt døgn ***	-0.22	0.02	-9.29
Lokalitet Munkrøstad	0.51	0.37	1.38
Lokalitet Revetal **	-0.78	0.29	-2.71
Proveniens BA	0.09	0.36	0.24
Proveniens BS	-0.33	0.51	-0.66
Proveniens D	0.27	0.36	0.76
Proveniens F	0.33	0.44	0.75
Proveniens S	0.42	0.36	1.17
Temp Gjennomsnitt døgn x Lokalitet Munkrøstad *	-0.06	0.03	-1.98
Temp Gjennomsnitt døgn x Lokalitet Revetal *	0.05	0.02	2.54
Temp Gjennomsnitt døgn x Proveniens BA **	-0.08	0.03	-2.84
Temp Gjennomsnitt døgn x Proveniens BS **	-0.10	0.04	-2.72
Temp Gjennomsnitt døgn x Proveniens D	-0.01	0.03	-0.19
Temp Gjennomsnitt døgn x Proveniens F *	-0.07	0.03	-2.13
Temp Gjennomsnitt døgn x Proveniens S **	-0.08	0.03	-2.97
Lokalitet Munkrøstad x Proveniens BA	-0.62	0.39	-1.58
Lokalitet Munkrøstad x Proveniens BS	0.29	0.48	0.61
Lokalitet Munkrøstad x Proveniens D	-0.39	0.36	-1.09
Lokalitet Munkrøstad x Proveniens F	-0.56	0.48	-1.18
Lokalitet Munkrøstad x Proveniens S	-0.52	0.36	-1.43
Lokalitet Revetal x Proveniens BA	-0.36	0.31	-1.17
Lokalitet Revetal x Proveniens BS	-0.69	0.39	-1.75
Lokalitet Revetal x Proveniens D	-0.22	0.32	-0.69
Lokalitet Revetal x Proveniens F ***	-1.21	0.37	-3.30
Lokalitet Revetal x Proveniens S	-0.26	0.31	-0.85

Signifikansnivå: *P < 0.05, **P < 0.01, ***P < 0.001

3.2.2 Knoppsetting i Ås, Revetal og Munkrøstad

Den svenske og de belgiske proveniensene hadde seinere i knopp utvikling enn den norske i Ås (Figur 5, Tabell 15). I Revetal var også den franske seinere, mens på Munkrøstad var det kun den svenske og den belgiske «Ardenne» som hadde seinere utvikling. I Ås viste alle provenienser utenom den norske og den danske seinere utvikling enn referansetrærne (Figur 5, Tabell 16). I Revetal var også disse signifikant seinere, men raskere enn de andre proveniensene. Den belgiske proveniens «De Soignes» hadde seinest utvikling sammenlignet med referansetrærne i både Ås og Revetal.

Tabell 15. Parameterestimer, standardfeil (SE) og z-verdier for kovariatene i modellene brukt for å teste forskjeller i knopp utviklingen om høsten mellom provenienser innad i proveniensforsøkene i Ås, Revetal og Munkrøstad ved bruk av CLMM-modeller. Den norske proveniensen er satt som referanse for testingen og signifikans indikerer derfor forskjell fra den.

Lokalitet	Faste effekter	Koeffisient	SE	z
Ås	Proveniens BA **	-0.70	0.25	-2.84
	Proveniens BS ***	-1.55	0.32	-4.86
	Proveniens D	0.28	0.25	1.10
	Proveniens F	-0.36	0.29	-1.21
	Proveniens S *	-0.56	0.25	-2.24
	Dagnummer ***	0.09	0.01	16.58
Revetal	Proveniens BA ***	-1.36	0.24	-5.56
	Proveniens BS ***	-2.63	0.29	-9.02
	Proveniens D	0.01	0.24	0.03
	Proveniens F ***	-1.94	0.28	-7.00
	Proveniens S ***	-1.02	0.24	-4.28
	Dagnummer ***	0.07	0.00	13.62
Munkrøstad	Proveniens BA **	-0.78	0.27	-2.93
	Proveniens BS	-0.63	0.32	-1.95
	Proveniens D	-0.05	0.25	-0.20
	Proveniens F	-0.58	0.33	-1.72
	Proveniens S *	-0.56	0.25	-2.25
	Dagnummer ***	0.05	0.00	12.06
Signifikansnivå: *P < 0.05, **P < 0.01, ***P < 0.001				

Tabell 16. Parameterestimer, standardfeil (SE) og z-verdier for kovariatene i modellene brukt for å teste forskjeller i knopp utviklingen om høsten mellom provenienser i proveniensforsøkene og referansetrærne innad i Ås og Revetal. Ås ble testet ved bruk av CLMM, Revetal med CLM. Referansetrærne er satt som referanse for testingen og signifikans indikerer derfor forskjell fra dem.

Lokalitet	Faste effekter	Koeffisient	SE	z
Ås	Proveniens BA **	-1.64	0.52	-3.12
	Proveniens BS ***	-2.51	0.57	-4.43
	Proveniens D	-0.62	0.52	-1.19
	Proveniens F *	-1.28	0.55	-2.33
	Proveniens N	-0.91	0.53	-1.71
	Proveniens S **	-1.48	0.53	-2.82
	Dagnummer ***	0.09	0.01	17.81
Revetal	Proveniens BA ***	-2.07	0.29	-7.09
	Proveniens BS ***	-3.29	0.33	-9.89
	Proveniens D *	-0.61	0.28	-2.13
	Proveniens F ***	-2.60	0.32	-8.14
	Proveniens N *	-0.61	0.27	-2.27
	Proveniens S ***	-1.66	0.29	-5.82
	Dagnummer ***	0.07	0.00	14.94
Signifikansnivå: *P < 0.05, **P < 0.01, ***P < 0.001				

3.3 Tilvekst

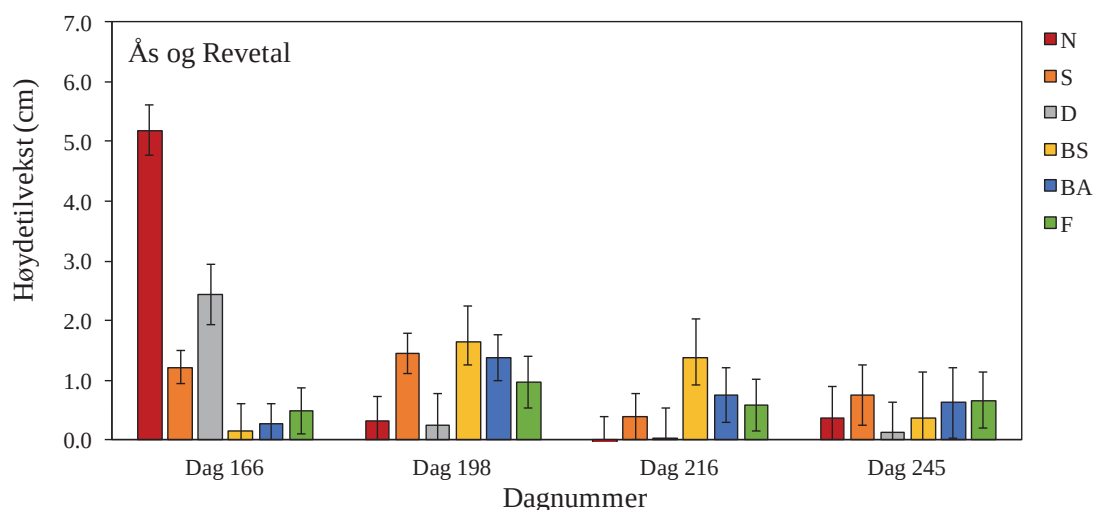
3.3.1 Høydetilvekst og relativ vekst

Alle proveniensene bortsett fra den danske hadde signifikant mindre høydetilvekst enn den norske proveniensene. Men interaksjonen mellom dagnummer og proveniens viste at den svenske, franske og de belgiske proveniensene hadde en økning i tilvekst i løpet av sesongen som var større enn for den norske og danske proveniensene (Tabell 17, Figur 5). Den svenske proveniensene hadde størst tilvekst etter den norske og danske, den belgiske «De Soignes» hadde minst. I Revetal var tilveksten større enn i Ås for hele proveniensforsøket under ett (Tabell 17).

Den norske proveniensene hadde den største relative høydeveksten i både Ås (21.8%) og Revetal (25.3%) (Vedlegg B). Den danske hadde nest lavest relativ vekst ved begge lokaliteter, foran den belgiske «De Soignes» i Ås og den franske i Revetal. Det er ikke testet om disse forskjellene er signifikante. I Ås viste den danske og belgiske «De Soignes» negativ høydevekst fordi første måling av høyden skjedde før vekstsesongen hadde startet. Det var derfor vanskelig å se hvilken grein som var den øverste levende greina på plantene, og enkelte planter fikk en høyere utgangshøyde enn det som var realiteten. I undersøkelsene av høydetilveksten ble første måling satt som referansepunkt for videre tilvekst. Det statistiske resultatet for tilvekst er dermed ikke påvirket av den feilaktige utgangshøyden siden tilveksten vil være den samme uavhengig om den starter på en negativ eller positiv verdi.

Tabell 17. Parameterestimer, standardfeil (SE) og t-verdier for kovariatene i LMER-modellen brukt for å teste for forskjeller i høydetilvekst (cm) mellom proveniensforsøkene i Ås og Revetal. Ås er satt som referanse for lokalitet og den norske proveniensene for proveniens. Signifikans indikerer forskjell fra dem.

Faste effekter	Koeffisient	SE	t
Intercept ***	2.18E+00	4.87E-01	4.469
Lokalitet Revetal *	2.58E-01	1.12E-01	2.304
Proveniens BA ***	-2.79E+00	6.86E-01	-4.072
Proveniens BS **	-2.83E+00	9.55E-01	-2.957
Proveniens D	-1.09E+00	7.17E-01	-1.525
Proveniens F **	-2.67E+00	8.64E-01	-3.088
Proveniens S **	-2.26E+00	6.92E-01	-3.266
Dagnummer *	-6.32E-03	2.52E-03	-2.509
Dagnummer x Proveniens BA ***	1.22E-02	3.56E-03	3.425
Dagnummer x Proveniens BS **	1.29E-02	4.92E-03	2.622
Dagnummer x Proveniens D	2.88E-03	3.72E-03	0.773
Dagnummer x Proveniens F *	1.12E-02	4.46E-03	2.503
Dagnummer x Proveniens S **	1.02E-02	3.58E-03	2.842
Signifikansnivå: *P < 0.05, **P < 0.01, ***P < 0.001			



Figur 5. Høydetilvekst (cm, $\pm$ standardfeil) for alle proveniensene for fire ulike registreringsdager. Første registreringsdag er satt som referanse for tilveksten og vises ikke i figuren. For en gitt proveniens vises tilveksten i Ås og Revetal under ett.

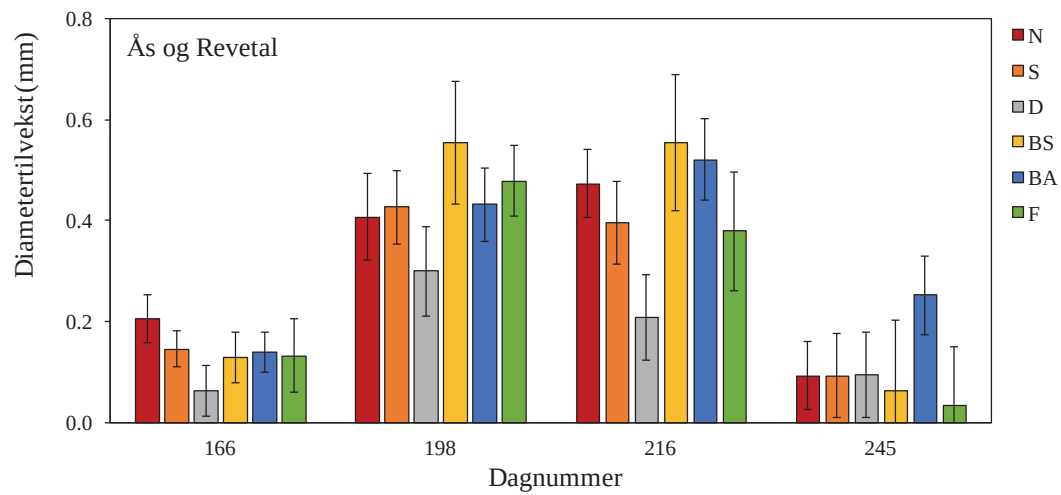
3.3.2 Diametertilvekst og relativ vekst

Diametertilveksten for hele veksts sesongen var kun mindre for den danske proveniens enn for den norske (Figur 6, Tabell 18). Planter med nye knopper hadde lavere diametertilvekst enn de som ikke fikk nye knopper i løpet av sesongen. Den norske proveniens hadde den største relative diameterveksten både i Ås (20.3%) og Revetal (25.5%), foran den franske i Ås og den belgiske «De Soignes» i Revetal (Vedlegg C). Den danske hadde lavest relativ vekst ved begge lokalitetene, som den eneste proveniens med vekst under 10%. Som for høyde er det ikke testet for om disse forskjellene er signifikante.

Tabell 18. Parameterestimer, standardfeil (SE) og t-verdi for kovariatene i LMER-modellen brukt for å teste for forskjeller i diametertilvekst (mm) mellom proveniensforsøkene i Ås og Revetal. Den norske proveniens er satt som referanse for testingen. Signifikans indikerer forskjell fra den.

Faste effekter	Koeffisient	SE	t
Intercept *	-1.11E-01	4.53E-02	-2.459
Proveniens BA	3.55E-02	3.29E-02	1.077
Proveniens BS	2.61E-02	4.30E-02	0.608
Proveniens D **	-1.01E-01	3.44E-02	-2.944
Proveniens F	-3.03E-02	3.98E-02	-0.763
Proveniens S	-2.30E-02	3.28E-02	-0.701
Dagnummer ***	1.80E-03	2.09E-04	8.593
Nye knopper *	-6.05E-02	2.87E-02	-2.108

Signifikansnivå: *P < 0.05, **P < 0.01, ***P < 0.001



Figur 6. Diameter tilvekst (mm, $\pm$ standardfeil) for alle proveniensene for fire ulike registreringsdager. Første registreringsdag er satt som referanse for tilveksten og vises ikke i figuren. For en gitt proveniens vises tilveksten i Ås og Revetal under ett.

4 Diskusjon

4.1.1 Temperatur og knoppsprett

Temperaturen spilte en betydelig rolle i knopp utviklingen om våren ved å framskynde knoppsprett (Figur 3, Tabell 8), noe som samsvarer med tidligere forskning på bøk (Caffarra & Donnelly 2011; Fu et al. 2012). Utviklingen var sterkest knyttet til gjennomsnittlig nattetemperatur som kunne forklare endringer i knopp utviklingen bedre enn de andre temperaturvariablene. Dette i motsetning til en tidligere studie hvor en økning i dagtemperaturen ga en større framskyndelse i knoppsprett i bøk enn en tilsvarende økning i nattetemperaturen (Fu et al. 2016). Dagtemperaturen betydde dermed mer for knopp utviklingen enn nattetemperaturen. Studien til (Fu et al. 2016) var et kontrollert eksperiment med en simulering av utendørstemperaturer, mens proveniensforsøkene stod i friluft hvor daglengden og temperatur fluktuerer kontinuerlig. I studier på temperaturens påvirkning på knopp utviklingen i osp har man sett at ulike metoder kan gi ulike resultater (Strømme et al. 2017). Metoden kan også i dette tilfellet være årsaken til at resultatene ikke stemmer overens med tidligere forskning.

Piao et al. (2015) så på korrelasjonen mellom målte minimum- og maksimumstemperaturer og tidspunktet for knoppsprett. I studien så de på 59 arter fra den nordlige halvkule ved hjelp av fjernmåling og *in situ*-observasjoner. I motsetning til meg fant Piao et al. (2015) at vår fenologien var sterkest assosiert med maksimumstemperaturene, som er et annet uttrykk for dagtemperaturene. Arter responderer forskjellig på klimatiske signaler som et resultat av ulike livsstrategier (Caffarra & Donnelly 2011). Bøk, som er et klimakstreslag, har større kjølekrav og er mer regulert av daglengde enn pionertreslag som dunbjørk (*Betula pubescens*) og namdalspil (*Salix x smithiana*). Bøk går også seinere i knoppsprett enn mange andre treslag. Forskjellene demonstrerer hvorfor det kan være problematisk å sammenligne fenologien på tvers av arter, og at man bør ta høyde for dette i tolkningen av resultatene til Piao et al. (2015).

I likhet med meg fant Caffarra og Donnelly (2011) at knopp utviklingen ga en sigmoid kurve i kloner av bøk med tilfredsstilt kjølekrav. Dette tyder på at kjølekravet også var nådd for plantene i denne studien, og at det var daglengden og de drivende temperaturene som kontrollerte knopp utviklingen. Daglengden og temperaturen øker parallelt om våren noe som gir temperaturen en tosidig effekt; responsen på temperatur øker når daglengden øker (Vitasse & Basler 2013; Zohner et al. 2016), samtidig som de drivende temperaturene blir høyere og gir raskere knopp utvikling (Caffarra & Donnelly 2011; Fu et al. 2012). Daglengden vil ikke endre seg med klimaendringer, men den drivende temperaturen vil bli høyere med den predikerte økningen i temperatur i Norge på 1 til 2.5°C (Hanssen-Bauer et al. 2003). I følge mine resultater kan en konsekvens være raskere knopp utvikling og tidligere knoppsprett.

Samtidig kan høyere temperaturer bidra til at kjølekravet ikke blir tilstrekkelig oppfylt. Vitasse og Basler (2013) tok for seg publisert litteratur om interaksjonen mellom kjølekrav,

drivende temperatur og daglengde. De fant en negativ korrelasjon mellom oppfyllelse av kjølekravet og behovet for drivende temperaturer. Denne sammenheng gjør at behovet for drivende temperaturer kan reduseres om en større del av kjølekravet blir møtt. Korrelasjonen påvirkes av daglengden, men effekten av daglengden blir svakere om kjølekravet oppfylles. Om kjølekravet ikke blir møtt vil daglengden modulerer effekten og/eller behovet for drivende temperaturer når dagene øker, og kompensere for manglende oppfyllelse av kjølekravet. Kjølekravet i bøk er høyt og blir bare nådd i de kaldeste delene av utbredelsesområdet per i dag (Vitasse & Basler 2013). Om klimaendringer fører til lavere oppnåelse av kjølekravet enn i dag, er det mulig at daglengden kan redusere behovet for drivende temperaturer slik at det likevel blir en framskyndelse i tidspunktet for knoppsprett.

Nattetemperaturen forklarte mest av variasjonen i knopp utviklingen både i proveniensforsøkene og referansetrærne, men to ulike nattetemperaturvariabler ga beste modell. Proveniensforsøkene var anlagt på åpne hogstflater mens referansetrærne stod i bestand med undervegetasjon. Mikroklimaet kan dermed ha vært annerledes i referansebestandene (Holst et al. 2004), og være en årsak til forskjellene. En annen årsak kan være at jeg brukte temperaturen målt i proveniensforsøkene for å teste effekten av temperaturen på referansetrærne. Koblingen mellom fenologien til referansetrærne og temperaturverdiene kan dermed ha vært svakere, selv om den fortsatt kan ha gjenspeilet de større fluktuasjonene i temperaturen også i referansebestandene. Når det er sagt ga gjennomsnittlig nattetemperatur nest beste modell, og kunne forklare mye av variasjonen i knopp utviklingen også hos referansetrærne.

I modellering av knoppfenologien brukes ofte akkumulert temperatursum eller månedlige gjennomsnittstemperaturer (Hanninen & Tanino 2011; Robson et al. 2011; Tang et al. 2016). Prediksjoner om effekten av klimaendringer på tidspunkt for knoppsprett kan slå feil om man ikke tar høyde for at knopp utviklingen om våren er sterkere assosiert med nattetemperaturen. De globale minimumstemperaturene har økt nesten det dobbelte av maksimumstemperaturene siden 1950 (IPCC 2013), noe som indikerer at nattetemperaturer øker mer enn dagtemperaturer. Dette understreker viktigheten av å forske videre på hvilken døgn-temperaturvariabel som påvirker knopp utviklingen i bøk mest og hvilken effekt den vil ha under klimaendringer.

4.1.2 Proveniensenes knopp utvikling om våren

Den norske proveniensen startet knopp utviklingen noe tidligere enn de andre, og var også en av to som hadde raskest utvikling og gikk tidligere i knoppsprett (Tabell 8, Tabell 10). Samtidig var det ingen interaksjon mellom gjennomsnittlig nattetemperatur og proveniens, med andre ord økte knopp utviklingen like mye for den norske proveniensen som for de andre om gjennomsnittlig nattetemperatur økte. Som tidligere nevnt er knopp utviklingen kontrollert av både et kjølekrav, drivende temperaturer og daglengde. Resultatene kan tyde på at gjennomsnittlig nattetemperatur alene ikke ga den norske proveniensen en raskere knopp utvikling, men at en tilpasning til flere faktorer heller er årsaken. Man har flere ganger

sett at bøk fra kaldere områder har tidligere knoppsprett enn de fra varmere (Cufar et al. 2012; Vitasse et al. 2009a; von Wuehlisch et al. 1995). Som nevnt blir kjølekravet til bøk bare nådd i områder hvor vintrene er lange og kalde nok, som ved de nordlige breddegrader (Vitasse et al. 2009a). Daglengden har lavere effekt på knopp utviklingen om kjølekravet blir oppfylt, og utviklingen er dermed mer kontrollert av de drivende temperaturene. Man har også sett at arter fra nordlige breddegrader er mindre daglengdekontrollert enn de fra sørlige, fordi dagene blir lange nok før faren for frostskafer er over (Zohner et al. 2016). Provenienser fra nordlige breddegrader kan på den måten være mer avhengige av de drivende temperaturene enn de fra sørlige, hvor det er varmere under korte dager (Vitasse & Basler 2013). Om dette gjelder den norske proveniensen kan forklare at den kom tidligere i gang og fikk en raskere knopp utvikling.

Den svenske, franske og de to belgiske proveniensene var de som hadde seinere knopp utvikling og knoppsprett enn den norske. For de samme proveniensene registrerte jeg også utviklingen av nye knopper. Bøk er utsatt for frost om våren, og dette var trolig adventive knopper som tidligere er sett å starte utviklingen som en respons på frostskafer (Awaya et al. 2009; Kreyling et al. 2012). Frosttoleransen kan være lavere for sørlige proveniensers enn nordlige fordi de er tilpasset et lokalklima med lavere risiko for frosthendelser (Kreyling et al. 2014). Dette kan være en årsak til at de nevnte proveniensene fikk frostskafer og ikke den norske. Men Kreyling et al. (2014) så også at knoppfenologien om våren kan være av større betydning for andelen frostskafer enn frosttoleransen. En annen tilpasning til temperatur- og daglengdesignalerne kan ha medført at de nevnte proveniensen startet knopp utviklingen på et tidspunkt som var ugunstig med tanke på frosttoleransen. Uavhengig av årsaken til frostskaferne, kan de ha medvirket til at disse proveniensene kom seinere i gang enn den norske, og dermed fikk seinere knopp utvikling og knoppsprett.

Knopp utviklingen til de fire proveniensene var seinere enn den norske ved begge lokalitetene (Tabell 10), men de startet utviklingen seinest i Revetal. I Revetal var også interaksjonen mellom proveniens og dagnummer signifikant, noe den ikke var i Ås. Dagnummer om våren er assosiert med en økning i drivende temperatur og daglengde. Ettersom det er lite forskjell i daglengde mellom Revetal og Ås fordi de ligger på samme breddegrad, er det større grunn til å tro at temperaturen er årsaken til at interaksjonen var signifikant i Revetal. Lokalitetene er relativt like klimatisk sett (Tabell 2, Tabell 9), men registreringen av temperatur i proveniensforsøkene startet i midten av april. Jeg vet derfor ikke noe om hvordan den varierte i løpet av vinteren og tidlig vår. Som en følge av andre temperaturer kan være at en større andel av plantene i de sørlige proveniensene var frostskafer i Revetal, eller hadde nedsatt vitalitet av andre, ukjente årsaker. I så fall hadde de et dårligere utgangspunkt for å starte utviklingen enn plantene i Ås, og kom i gang på et seinere tidspunkt. Dette kan videre være årsaken til at knopp utviklingen til den svenske, franske og de to belgiske proveniensen var signifikant ulik den norske i Revetal, men ikke i Ås.

Disse årsakene kan også være med å forklare hvorfor proveniensforsøket i Revetal hadde seinere knopp utvikling enn i Ås, samtidig som at hastigheten på utviklingen økte mer i Revetal med en økning i gjennomsnittlig nattetemperatur (Tabell 8). Om flere av plantene

kom seinere i gang i Revetal vil det ha kunne bidratt til at proveniensforsøket der hadde seinere knopp utvikling enn i Ås. I tillegg kan forskjellene i starttidspunktet ha medført at forholdet mellom knopp utviklingen og gjennomsnittlig nattetemperatur var forskjellig for de to lokalitetene selv om det i utgangspunktet var likt for alle proveniensene.

Tilpasningen til temperatur- og daglengderegimet på stedet er trolig også en årsak til forskjellene i knopp utviklingen mellom proveniensene og referansetrærne. De startet knopp utviklingen tidlig, og hadde høyere hastighet på utviklingen enn alle proveniensene bortsett fra den norske i Revetal (Tabell 11). De kom dermed i knoppsprett 15 dager før alle proveniensene ved begge lokaliteter. For amerikansk bøk (*Fagus grandifolia*) og flere andre løvfellende treslag har man sett at utviklingen om våren starter tidligere for yngre enn eldre trær (Augspurger & Bartlett 2003; Gill et al. 1998). Både Augspurger og Bartlett (2003) og Gill et al. (1998) så på trær i en bestandssituasjon. De fant at tidligere knopp utvikling trolig ga de yngre trærne i undervegetasjonen mulighet til å drive fotosyntese før de kom i skyggen av kronen til de eldre trærne. Proveniensforsøkene lå som sagt på en åpen flate uten skygge fra eldre trær, noe som kan ha medvirket til at resultatene mine avviker fra tidligere forskning. Referansetrærne er også avkom fra populasjoner som har befunnet seg på stedet over et lenger tidsrom. De har vokst opp under stedegne forhold og hatt mulighet til å tilpasse seg både genetisk og fenotypisk (Vitasse et al. 2010). Med stor sannsynlighet er de bedre tilpasset lokalklimaet enn plantene i proveniensforsøkene som vi plantet ut bare ett år før registreringen startet.

I motsetning til de andre proveniensene viste den danske stor likhet med den norske i knoppfenologien (Tabell 8, Tabell 10). Den norske og danske proveniens ble levert ferdig kultivert før utplanting mens de andre ble dyrket fram av oss. De danske plantene var også ett år eldre enn de andre, og noe av forskjellene kan nok relateres til dette. Knoppsprett er også kjent for å være under genetisk kontroll (Robson et al. 2013; Schueler & Liesebach 2015; Vitasse et al. 2013). Undersøkelser av pollen og genetisk slektskap viser i retningen av at bestandene i både Vestfold og Seim stammer fra Danmark, og ikke er en naturlig forlengelse av den Skandinaviske bøkestammen (Myking et al. 2011). En annen årsak kan dermed være at norsk bøk opprinnelig kommer fra Danmark. Likheten i utviklingen mellom den norske og danske proveniens kan på den måten skyldes et nærmere genetisk slektskap mellom dem enn mellom den norske og de andre proveniensene.

4.1.3 Temperatur og knoppsetting

Gjennomsnittlig døgntemperatur hadde en betydelig påvirkning på knopp utviklingen om høsten ved å utsette utviklingen både i proveniensforsøkene og i referansebestandene når den økte (Figur 4, Tabell 14). I motsetning til mine resultater så Hanninen og Tanino (2011) i en review av den klimatiske kontrollen av knopp utvikling i trær, at høye temperaturer ofte akselerer utviklingen i mange treslag. Men for enkelte arter har varmere temperatur gitt utsatt knoppsetting, blant annet for ulike poppel-arter (*Populus* x ssp.) (Rohde et al. 2011a; Strømme et al. 2017). I bøk er overgangen til høstfarger er sett å forsinkes ved høyere

temperaturer (Cufar et al. 2012; Delpierre et al. 2009; Menzel 2003), mens bladfelling utsattes med 5.5 dager per enhet økning i temperatur (°C) (Vitasse et al. 2009c). Mine resultater samsvarer dermed med forskning på andre fenologiske prosesser om høsten i bøk, og tyder på at høyere temperaturer kan ha forskjellig påvirkning på ulike treslag.

Resultatene indikerer at knoppsetting i bøk kan utsettes med en økning i gjennomsnittlig døgntemperatur under klimaendringer. De tyder også på at både dag- og nattetemperaturene påvirker knopp utviklingen i bøk om høsten, i og med at begge inngår i den gjennomsnittlige døgntemperaturen. Tanino et al. (2010) så i sin review at det oftest var nattetemperaturer som induserte knopp utviklingen om høsten i treslag fra nordlige tempererte områder, og at denne har større effekt enn dagtemperaturen. Men for enkelte arter, som osp, har man sett at både dag- og nattetemperatur har effekt; høyere nattetemperaturer ga tidligere knoppsetting, mens høyere dagtemperaturer utsatte den (Kalcsits et al. 2009; Strømme et al. 2017; Tanino et al. 2010). Variasjoner i betydningen av dag- og nattetemperaturer er også sett for vårfenologien i bøk (Fu et al. 2016). Det trengs mer forskning for å avklare om den relative påvirkningen av dag- og nattetemperatur også er forskjellig for knopp utviklingen om høsten i bøk, spesielt med tanke på at de globale minimums- og maksimumstemperaturene er sett å øke i ulik grad (IPCC 2013).

4.1.4 Proveniensenes knopp utvikling om høsten

Den norske proveniensen var en av de to første til å gå i knoppsetting. Resultatene mine samsvarer dermed med tidligere forskning som viser at bøk fra kaldere områder har en tendens til å gå i knoppsetting tidligere enn de fra varmere (Cufar et al. 2012; Dittmar & Elling 2005; Vitasse et al. 2009a). Dette er noe man også har sett i osp (Strømme 2016). De norske plantene var også mindre forsinket med en økning i gjennomsnittlig døgntemperatur enn den svenske, franske og de belgiske proveniensene (Tabell 14). Ved økningen i temperatur rundt 10. september (dag 255) var den norske proveniensen allerede i knoppsetting, mens de fire var i kategori 1 hvor skuddspissen fortsatt er i vekst. Jeg undersøkte ikke effekten av temperaturen på ulike knoppstadier, og så vidt meg bekjent er det heller ikke undersøkt for bøk tidligere. Men i osp har ulike knoppstadier om høsten blitt assosiert med ulike temperaturvariabler (Strømme et al. 2017). Det er derfor en mulighet at gjennomsnittlig døgntemperatur hadde større forsinkende effekt på planter som ennå ikke var i knoppsetting. Siden enkelte provenienser var lenger i dette stadiet enn andre kan det videre ha gitt utslag på interaksjonen med den gjennomsnittlige døgntemperaturen.

Tidligere har man også sett at nordlige arter og økoter går i knoppsetting under lang dag og lave temperaturer, men ikke sørlige (Tanino et al. 2010). Dette tyder på at det er forskjeller i hvordan proveniensene oppfatter klimatiske signaler. For trær i tempererte strøk er tidspunktet for knoppsetting en avveining mellom økt produktivitet som følge av lenger vekstsesong, og risikoen for frostskaider (Körner 2003; Vitasse et al. 2009a). Forskjellen i hvordan høyere gjennomsnittlig døgntemperatur påvirker knopp utvikling kan dermed komme av ulik tilpasning til denne temperaturvariabelen som følge av seleksjon. Man har også sett at

høstfenologien til 32 provenienser av bøk var sterkt korrelert med temperaturen på opprinnelsesstedet, selv når de var plantet utenfor dette (Robson et al. 2013). Noen av proveniensene i denne studien kan komme fra områder hvor en økning i temperaturen ikke er forbundet med særlig fare for frosthendelser. De kan dermed være tilpasset å forlenge vekstsesongen ved å redusere hastigheten på knopp utviklingen om temperaturen øker om høsten. Blir de plantet i et område hvor frosthendelser oppstår med større hyppighet, kan denne strategien være feilslått. Dette kan være en medvirkende årsak til at flere av de sørlige proveniensene hadde en annen respons på en økning i gjennomsnittlig døgntemperatur enn den norske.

Det var kun den danske proveniensen som ikke hadde seinere knopp utvikling enn den norske ved noen av lokalitetene (Tabell 15). Som tidligere diskutert kan tilpasning til annet temperaturregime være en årsak til at de andre hadde seinere utvikling enn den norske. Samtidig var effekten av dagnummer lik for alle proveniensene ved alle lokalitetene. Dagnummer gjenspeiler temperaturen om høsten, og sier dermed at denne hadde lik effekt på proveniensene i motsetning til de andre resultatene. Resultater for høstfenologi er ofte komplekse fordi bare en begrenset del av variasjonen i fenologien kan forklares med de mest kjente variablene; temperatur, daglengde og begge i kombinasjon (Gallinat et al. 2015). Dagnummer reflekterer ikke bare daglengde og temperatur, men også sesongvariasjoner i tørke, nedbør og andre faktorer. Gjennomsnittlig døgntemperatur hadde en klar påvirkning på knopp utviklingen, men effekten av denne kan ha vært mindre enn av andre variabler som inngår i dagnummer. At knopp utviklingen var lik for alle proveniensene til tross for at høyere temperatur påvirket proveniensene i ulik grad, underbygger dette (Tabell 14). Dette bekrefter bare at den klimatiske kontrollen av høstfenologien er et komplekst fenomen.

Proveniensene hadde seinere utvikling enn referansetrærne med unntak av den norske og danske i Ås (Tabell 16). Heller ikke her var interaksjonen med dagnummer signifikant. Ved første registrering var disse to proveniensene og referansetrærne allerede i knoppsetting. Starttidspunktet for knopp utviklingen er med andre ord ukjent. Om referansetrærne hadde en raskere start på utviklingen kan dette være en årsak til forskjellene. Som tidligere diskutert var bedre tilpasning til temperaturregimet en mulig årsak til at den norske proveniensen senket hastigheten mindre med en økning i temperaturen. Dette kan også være tilfellet for referansetrærne som har vokst opp under stedegne forhold. I likhet med vårfenologien kan det dermed være et resultat av at de var bedre tilpasset lokalklimaet.

Knopp utviklingen i Revetal var seinere enn i Ås, men ble mindre utsatt av en økning i gjennomsnittlig døgntemperatur (Tabell 14). Dette kan komme av at gjennomsnittlig døgntemperatur var høyere der (Tabell 13), men det forklarer ikke at effekten av en økning i temperatur var mindre. Dette tyder igjen på at andre faktorer spiller en betydelig rolle i knopp utviklingen om høsten, i tillegg til temperaturen. På Munkrøstad hadde knopp utviklingen lik hastighet som i Ås, men ble utsatt enda mer med økning i temperatur. Munkrøstad ligger 4° nord for Ås og Revetal, men det var relativt små variasjoner i temperaturen mellom lokalitetene (Tabell 2, Tabell 13). I tillegg var det bare én proveniens som hadde signifikant forskjellig knopp utvikling ved ulike lokaliteter jamfør interaksjonen

mellom lokalitet og proveniens (Tabell 14). Dette tyder på at daglengden, heller enn temperaturen i seg selv eller forhold ved lokalitetene, er årsaken til hvordan gjennomsnittlig døgntemperatur påvirket plantene på Munkrøstad. Det ble gjort tre registreringer på Munkrøstad mot ti i Ås og Revetal. For analysene av knopp utviklingen på Munkrøstad brukte jeg også temperaturdata fra en målestasjon med stor avstand til proveniensforsøket, og ikke temperaturdata målt på stedet. Ved tolkningen av resultatene bør man ta forbehold om disse momentene. De samlede resultatene gir likevel en tydelig indikasjon på at en økning i temperatur kan utsette knoppsettingen, men at andre faktorer også er av stor betydning for knopp utviklingen om høsten.

Det er gjort lite forskning på knoppsetting og noe av årsaken kan relateres til at det er enklere å visuelt registrere overgangen til høstfarger og bladfelling (Tang et al. 2016). Forskningen bruker også ulike definisjoner og metoder for registrering av høstfenologi, noe som gjør det vanskeligere å sammenligne resultatene (Gallinat et al. 2015). Vi registrerte knopp utviklingen over to måneder og det meste av tiden var knoppene i kategori 2 (Figur 4). Dette kan tyde på at denne kategorien var for vid. Eksempelvis inngikk både små grønne knopper og store knopper med litt grønnskjær i denne kategorien. Ved videre forskning på høstfenologien vil jeg anbefale å ta utgangspunkt i registreringssystemer som tidligere er brukt i forskningen, men se etter muligheter for en nærmere inndeling av kategoriene for å avdekke mer av variasjonen i knopp utviklingen.

4.1.5 Proveniensenes tilvekst

Den norske proveniens hadde større høydetilvekst enn den svenske, franske og de belgiske, men med tiden økte tilveksten for de sistnevnte mer (Tabell 17). Tilveksten til de norske plantene var stor i starten av registreringsperioden før den sank brått (Figur 5). Den gode starten til den norske proveniens kan være et resultat av at den hadde tidligere og raskere knopp utviklingen om våren. Dette var trolig en konsekvens av en bedre tilpasning til temperatur- og daglengderegimet. Også tidligere har man sett at provenienser som er bedre tilpasset klimaet på stedet kan få større tilvekst (Robson et al. 2013). Samtidig har man funnet en trend som viser bøk fra varmere områder har større tilvekst (Vitasse et al. 2009a), noe som kan knyttes til at de investere mer i allokering av ressurser og tilvekst (Körner 2003). Det at den svenske, franske og de belgiske proveniensene kom seinere i gang og var skadet av frost, kan ha medført at de ikke fikk utnyttet vekstsesongen til det fulle selv om de vanligvis kunne ha fått større tilvekst enn planter fra et kaldere område. I tillegg kan det at den norske proveniens hadde stor tilvekst i starten ha medvirket til at høydetilveksten til de andre proveniensene økte mer med tiden relativt til den norske.

I motsetning til høydetilveksten var diametertilveksten til den svenske, franske og de belgiske proveniensene lik den norske (Tabell 18, Figur 6). Som for høydetilveksten er diametertilveksten sett å være lavere i områder med lavere temperaturer som en konsekvens av kortere vekstsesong eller lavere gjennomsnittstemperaturer (Coomes & Allen 2007; Körner et al. 2016). Høyere tilvekst øker konkurranseevnen, og er spesielt viktig tidlig i livssyklusen

(Vitasse et al. 2009a). Det kan se ut som den norske proveniensen har investert mer i høydetilveksten på bekostning av diameter­tilveksten siden den har større høydetilvekst men lik diameter­tilvekst som de andre. Dette gjelder også for den danske proveniensen som hadde lik høydetilvekst som den norske, men lavere diameter­tilvekst. Den danske proveniensen hadde samtidig lav relativ høyde- og diameter­vekst, til tross for at den var eldre enn de andre. En årsak kan være de diskuterte frosts­kadene, men vi registrerte ingen tilfeller av adventive knopper i den danske proveniensen. Likevel kan de danske plantene hatt lavere vitalitet av andre årsaker som jeg ikke har gått nærmere inn på i denne studien. Som nevnt førte også feil i målingene til at noen provenienser, deriblant den danske, fikk negativ reell høyde­vekst i Ås. Dette kan ha medvirket til en større underestimert av veksten enn det som er synlig gjennom de negative verdiene.

Den totale tilveksten er påvirket av tidspunktet for fenologiske hendelser om høsten og våren gjennom lengden på vekstsesongen. Høyere temperaturer under et framtidig klima kan gi tidligere knoppsprett og seinere knoppsetting. Dette kan øke lengden på perioden hvor trærne driver fotosyntese og gi dem en fordel i neste års vekstsesong ved at lagrene av næring og karbon blir større (Liu et al. 2016; Vitasse et al. 2009c). Konsekvensene kan være høyere karbonopptak og større konkurranseevne som kan spille en rolle i bøkas fremtidige utbredelse og treslagssammensetningen. Hanninen og Tanino (2011) viste at endringer i én fenologisk prosess også kan få følger for fenologien seinere i samme eller påfølgende vekstsesong. Eksempelvis har man for mange daglengde-sensitive arter sett at økte sommer- og høsttemperaturer gir dypere vinterdvale (Hanninen & Tanino 2011; Tanino et al. 2010). Dette fører igjen til et større kjølekrav eller behov for drivende temperaturer med utsatt knoppsprett som en konsekvens (Hanninen & Tanino 2011). Tidligere knoppsprett og seinere knoppsetting kan dermed ha konsekvenser for andre fenologiske prosesser i tillegg til lengden på vekstsesong. Av den grunn bør resultater fra studier på vår- og høstfenologi sees i sammenheng om man ønsker et mer korrekt bilde av hvilke konsekvenser endringer i knoppfenologien kan medføre.

5 Konklusjon

Gjennomsnittlig nattetemperatur forklarte knopp utviklingen om våren best. Den hadde en betydelig påvirkning ved å øke hastigheten på utviklingen og framskynde tidspunktet for knoppsprett når temperaturen økte. Den norske proveniensene hadde en raskere start på knopp utviklingen enn fire av de sørlige proveniensene, noe som tyder på en bedre tilpasning til temperatur- og daglengderegimet i Norge. De fire proveniensene hadde i tillegg mer frostskafer, og flere forhold tyder på at disse var større i Revetal enn i Ås. Dette medførte trolig forskjeller i responsen på gjennomsnittlig nattetemperatur mellom lokalitetene.

Knopp utviklingen om høsten var best forklart av gjennomsnittlig døgntemperatur. Den hadde en regulerende effekt ved å senke hastigheten på utviklingen og utsette knoppsettingen når den økte. Med en økning i temperatur senket den norske proveniensene hastigheten på knopp utviklingen mindre enn fire av de andre. Tilpasningen til et temperaturregime med høyere risiko for frosthendelser er trolig en årsak. Den klimatiske kontrollen av knoppfenologien om høsten er et komplekst fenomen, men ulik tilpasning til temperatur- og daglengdesignalene kan være en årsak til at knopp utviklingen var annerledes i Revetal og på Munkrøstad enn i Ås.

I følge mine funn vil høyere temperaturer med klimaendringer ha betydning for knoppfenologien om våren og høsten. Knopp utviklingen kan påvirke andre fenologiske prosesser, samt lengden på vekstsesongen. Tidligere knoppsprett kan trolig gi raskere vekststart og større tilvekst slik vi så for den norske proveniensene. Seinere knoppsetting kan øke plantens lagre av næring og fotosynteseprodukter med en påfølgende økning i konkurranseevnen den kommende vekstsesongen. På lenger sikt kan dette ha konsekvenser for utbredelsen til bøk og artssammensetningen i økosystemene.

Det trengs flere studier av temperaturens virkning på knopp utviklingen i bøk for å styrke kunnskapen om dens fenologi under klimaendringer og påfølgende konsekvenser. Det er gjort få eller ingen undersøkelser på den relative påvirkningen av dag- og nattetemperaturer på knopp utviklingen om våren og høsten. Samtidig har de globale minimumstemperaturene økt nesten det dobbelte av maksimumstemperaturene siden 1950 (IPCC 2013). Dette understreker viktigheten av å forske videre på hvilke døgntemperaturvariabler som påvirker knopp utviklingen i bøk, og betydning av disse under klimaendringer.

6 Litteraturliste

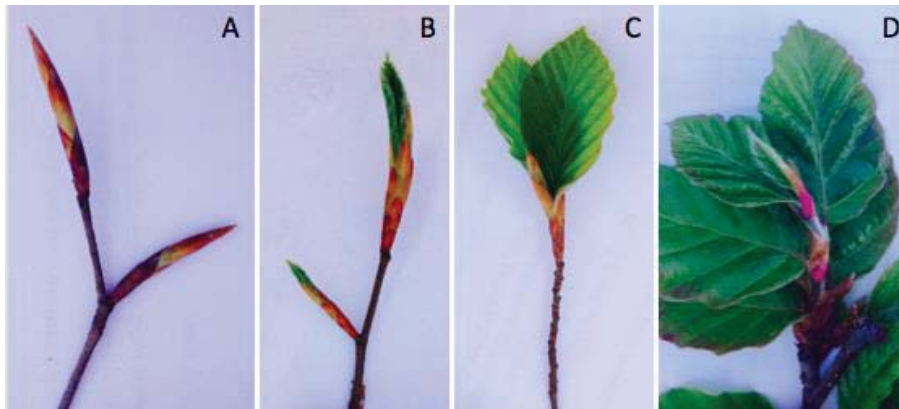
- Augspurger, C. K. & Bartlett, E. A. (2003). Differences in leaf phenology between juvenile and adult trees in a temperate deciduous forest. *Tree Physiology*, 23: 517-525.
- Awaya, Y., Tanaka, K., Kodani, E. & Nishizono, T. (2009). Responses of a beech (*Fagus crenata* Blume) stand to late spring frost damage in Morioka, Japan. *Forest Ecology and Management*, 257: 2359-2369.
- Barton, K. (2015). *Multi-Model Inference. R-pakke versjon 1.15.6*. Tilgjengelig fra: <https://cran.r-project.org/package=MuMIn>.
- Bjune, A. E., Helvik, I. & Birks, H. J. B. (2013). The *Fagus sylvatica* forests in the Larvik region, south-eastern Norway, their origin and history. *Vegetation History and Archaeobotany*, 22 (3): 215-229.
- Bolte, A., Czajkowski, T. & Kompa, T. (2007). The north-eastern distribution range of European beech - a review. *Forestry*, 80 (4): 413-429.
- Bradshaw, R. H. W., Kito, N. & Giesecke, T. (2010). Factors influencing the Holocene history of *Fagus*. *Forest Ecology and Management*, 259: 2204-2212.
- Caffarra, A. & Donnelly, A. (2011). The ecological significance of phenology in four different tree species: effects of light and temperature on bud burst. *Int J Biometeorol*, 55 (5): 711-21.
- Christensen, R. H. B. (2015). *Ordinal: Regression Models for Ordinal Data. R-pakke versjon 2015.6-28*. Tilgjengelig fra: <https://cran.r-project.org/package=ordinal>.
- Climate-data. (2017). *Climate data for cities worldwide*. Tilgjengelig fra: <https://en.climate-data.org/> (lest 25.01.17).
- Coomes, D. A. & Allen, R. B. (2007). Effects of size, competition and altitude on tree growth. *Journal of Ecology*, 95: 1084-1097.
- Cufar, K., De Luis, M. & Saz, M. A. (2012). Temporal shifts in leaf phenology of beech (*Fagus sylvatica*) depend on elevation. *Trees*, 26: 1091-1100.
- Delpierre, N., Dufrêne, E., Soudani, K., Ulrich, E., Cecchini, S., Boé, J. & Francois, C. (2009). Modelling interannual and spatial variability of leaf senescence for three deciduous tree species in France. *Agricultural and Forest Meteorology*, 149: 938-948.
- Dittmar, C. & Elling, W. (2005). Phenological phases of common beech (*Fagus sylvatica* L.) and their dependence on region and altitude in Southern Germany. *European Journal of Forest Research*, 125 (2): 181-188.
- Douglas, B., Martin, M., Ben, B., Steven, W., Rune, H., Bojesen, Christensen, Henrik, S., Bin, D., Gabor, G. & Peter, G. (2016). *Linear Mixed-Effects Models Using 'Eigen' and S4. R-pakke versjon 1.1-12*. Tilgjengelig fra: <https://cran.r-project.org/package=lme4>.
- EUFORGEN. (2017). *Naturlig utbredelse av bøk (Fagus sylvatica)*. Tilgjengelig fra: <http://www.euforgen.org/> (lest 19.01.17).
- Fang, J. & Lechowicz, M. J. (2006). Climatic limits for the present distribution of beech (*Fagus* L.) species in the world. *Journal of Biogeography*, 33: 1804-1819.
- Fu, Y. H., Campioli, M., Deckmyn, G. & Janssens, I. A. (2012). The impact of winter and spring temperatures on temperate tree budburst dates: results from an experimental climate manipulation. *PLoS One*, 7 (10): e47324.
- Fu, Y. H., Liu, Y., De Boeck, H. J., Menzel, A., Nijs, I., Peaucelle, M., Penuelas, J., Piao, S. & Janssens, I. A. (2016). Three times greater weight of daytime than of night-time temperature on leaf unfolding phenology in temperate trees. *New Phytol*, 212 (3): 590-597.
- Gallinat, A. S., Primack, R. B. & Wagner, D. L. (2015). Autumn, the neglected season in climate change research. *Trends Ecol Evol*, 30 (3): 169-76.

- Gill, D. S., Amthor, J. S. & Bormann, F. H. (1998). Leaf phenology, photosynthesis, and the persistence of saplings and shrubs in a mature northern hardwood forest. *Tree Physiology*, 18: 281-289.
- Hanninen, H. & Tanino, K. (2011). Tree seasonality in a warming climate. *Trends Plant Sci*, 16 (8): 412-6.
- Hanssen-Bauer, I., Førland, E. J., Haugen, J. E. & Tveito, O. E. (2003). Temperature and precipitation scenarios for Norway: comparison of results from dynamical and empirical downscaling. *Climate Research*, 25: 15-27.
- Heide, O. M. (1993). Dormancy release in beech buds (*Fagus sylvatica*) requires both chilling and long days. *Physiologia Plantarum*, 89: 187-191.
- Hickler, T., Vohland, K., Feehan, J., Miller, P. A., Smith, B., Costa, L., Giesecke, T., Fronzek, S., Carter, Y. R., Cramer, W., et al. (2012). Projecting the future distribution of European potential natural vegetation zones with a generalized, tree species-based dynamic vegetation model. *Global Ecology and Biogeography*, 21: 50-63.
- Holst, T., Mayer, H. & Schindler, D. (2004). Microclimate within beech stands?part II: thermal conditions. *European Journal of Forest Research*, 123 (1): 13-28.
- IPCC. (2013). Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group 1 to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. I: Collins, M., Knutti, R., Arblaster, J., Dufresne, J.-L., Fichet, T., Friedlingstein, P., Gao, X., Gutowski, W. J., Johns, T., Krinner, g., et al. (red.). *Long-term Climate Change: Projections, Commitments and Irreversibility*. United Kingdom and New York, NY, USA: Cambridge.
- Kalcsits, L. A., Silim, S. & Tanino, K. (2009). Warm temperature accelerates short photoperiod-induced growth cessation and dormancy induction in hybrid poplar (*Populus x ssp.*). *Trees*, 23: 971-979.
- Kartverket. (2017). Kartdata. Tilgjengelig fra: <https://www.norgeskart.no/> (lest 24.01.17).
- Kramer, K., Degen, B., Buschbom, J., Hickler, T., Thuiller, W., Sykes, M. T. & de Winter, W. (2010). Modelling exploration of the future of European beech (*Fagus sylvatica* L.) under climate change - Range, abundance, genetic diversity and adaptive response. *Forest Ecology and Management*, 259 (2213-2222).
- Kreyling, J., Thiel, D., Nagy, L., Jentsch, A., Huber, G., Konnert, M. & Beierkuhnlein, C. (2012). Late frost sensitivity of juvenile *Fagus sylvatica* L. differs between southern Germany and Bulgaria and depends on preceding air temperature. *European Journal of Forest Research*, 131 (3): 717-725.
- Kreyling, J., Buhk, C., Backhaus, S., Hallinger, M., Huber, G., Huber, L., Jentsch, A., Konnert, M., Thiel, D., Wilmking, M., et al. (2014). Local adaptations to frost in marginal and central populations of the dominant forest tree *Fagus sylvatica* L. as affected by temperature and extreme drought in common garden experiments. *Ecology and Evolution*, 4 (5): 594-605.
- Körner, C. (2003). *Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems*. Berlin, Heidelberg og New York: Springer-Verlag.
- Körner, C., Basler, D., Hoch, G., Kollas, C., Lenz, A., Randin, C. F., Vitasse, Y. & Zimmermann, N. E. (2016). Where, why and how? Explaining the low-temperature range limits of temperate tree species. *Journal of Ecology*, 104: 1076-1088.
- Liu, Q., Fu, Y. H., Zhu, Z., Liu, Y., Liu, Z., Huang, M., Janssens, I. A. & Piao, S. (2016). Delayed autumn phenology in the Northern Hemisphere is related to change in both climate and spring phenology. *Glob Chang Biol*, 22 (11): 3702-3711.
- Menzel, A. (2003). Plant phenological anomalies in Germany and their relation to air temperatures and NAO. *Climatic Change*, 57: 243-263.

- Myking, T., Yakovlev, I. & Ersland, G. A. (2011). Nuclear genetic markers indicate Danish origin of the Norwegian beech (*Fagus sylvatica* L.) populations established in 500-1,000 AD. *Tree Genetics & Genomes*, 7 (3): 587-596.
- NIBIO. (2017). *Temperaturdata fra Landbruksmeteorologisk tjeneste*. Tilgjengelig fra: <http://lmt.bioforsk.no/> (lest 25.01.17).
- Piao, S., Tan, J., Chen, A., Fu, Y. H., Ciais, P., Liu, Q., Janssens, I. A., Vicca, S., Zeng, Z., Jeong, S. J., et al. (2015). Leaf onset in the northern hemisphere triggered by daytime temperature. *Nat Commun*, 6: 6911.
- Robson, T. M., Alia, R., Bozic, G., Clark, J., Forstreuter, M., Gömöry, D., Liesebach, M., Mertens, P., Raszovits, E., Zitová, M., et al. (2011). 'The timing of leaf flush in European beech (*Fagus sylvatica* L.) saplings in' Genetic Resources of European Beech (*Fagus sylvatica* L.) for Sustainable Forestry : Proceedings of the COST E52 Final Meeting. *SERIE FORESTAL*, 22: 61-80.
- Robson, T. M., ERaszovits, E., Aphalo, P. J., Alia, R. & Aranda, I. (2013). Flushing phenology and fitness of European beech (*Fagus sylvatica* L.) provenances from a trial in La Rioja, Spain, segregate according to their climate of origin. *Agricultural and Forest Meteorology*, 180: 76-85.
- Rohde, A., Bastien, C. & Boerjan, W. (2011a). Temperature signals contribute to the timing of photoperiodic growth cessation and bud set in poplar. *Tree Physiol*, 31 (5): 472-82.
- Rohde, A., Storme, V., Jorge, V., Gaudet, M., Vitacolonna, N., Fabbri, F., Ruttink, T., Zaina, G., Marron, N., Dillen, S., et al. (2011b). Bud set in poplar--genetic dissection of a complex trait in natural and hybrid populations. *New Phytol*, 189 (1): 106-21.
- Saltre, F., Duputie, A., Gaucherel, C. & Chuine, I. (2015). How climate, migration ability and habitat fragmentation affect the projected future distribution of European beech. *Global Change Biology*, 21 (2): 897-910.
- Schueler, S. & Liesebach, M. (2015). Latitudinal population transfer reduces temperature sum requirements for bud burst of European beech. *An International Journal*, 216 (1): 111-122.
- Strømme, C. B., Julkunen-Tiitto, R., Krishna, U., Lavola, A., Olsen, J. E. & Nybakken, L. (2015). UV-B and temperature enhancement affect spring and autumn phenology in *Populus tremula*. *Plant Cell Environ*, 38 (5): 867-77.
- Strømme, C. B. (2016). *Phenology, growth and metabolism of two northern deciduous tree species in relation to temperature and light conditions*. Doktoravhandling. Ås: Norwegian University of Life Sciences, Ecology and Natural Resource Management.
- Strømme, C. B., Julkunen-Tiitto, R., Olsen, J. E. & Nybakken, L. (2017). High daytime temperature delays autumnal bud formation in *Populus tremula* under field conditions. *Tree Physiol*.
- Tang, J., Körner, C., Muraoka, H., Piao, S., Shen, M., Thackeray, S. J. & Yang, X. (2016). Emerging opportunities and challenges in phenology: a review. *Ecosphere*, 7 (8).
- Tanino, K. K., Kalcsits, L., Silim, S., Kendall, E. & Gray, G. R. (2010). Temperature-driven plasticity in growth cessation and dormancy development in deciduous woody plants: a working hypothesis suggesting how molecular and cellular function is affected by temperature during dormancy induction. *Plant Mol Biol*, 73 (1-2): 49-65.
- The R Development Core Team. (2016). *R: a language and environment for statistical computing*: R Foundation for Statistical Computing, Wien. Tilgjengelig fra: <https://www.r-project.org/> (lest 22. februar).
- TimeAndDate. (2017). *Tidspunkt for soloppgang og -nedgang*. Tilgjengelig fra: <https://www.timeanddate.no/> (lest 11.01.17).
- Vitasse, Y., Delzon, S., Bresson, C. C., Michalet, R. & Kremer, A. (2009a). Altitudinal differentiation in growth and phenology among populations of temperate-zone tree

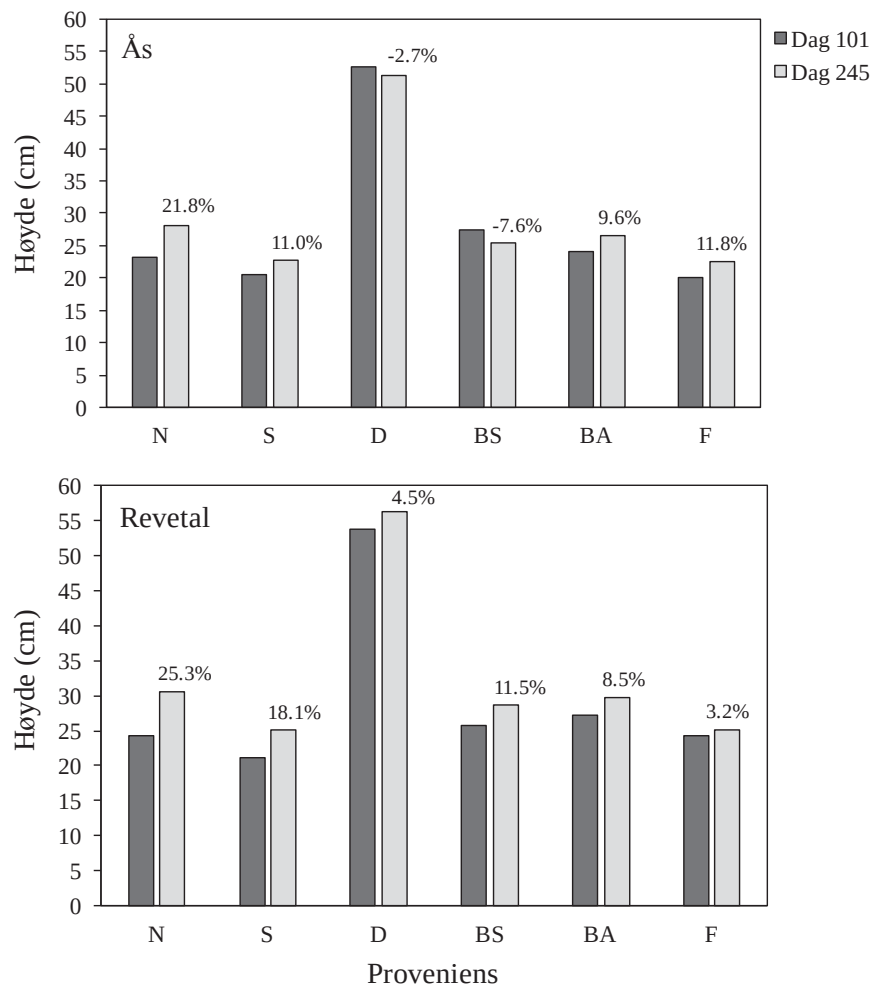
- species growing in a common garden. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, 39 (7): 1259-1269.
- Vitasse, Y., Delzon, S., Dufrene, E., Pontailier, J.-Y., Louvet, J.-M., Kremer, A. & Michalet, R. (2009b). Leaf phenology sensitivity to temperature in European trees: Do within-species populations exhibit similar responses? *Agricultural and Forest Meteorology*, 149 (5): 735-744.
- Vitasse, Y., Porte, A. J., Kremer, A., Michalet, R. & Delzon, S. (2009c). Responses of canopy duration to temperature changes in four temperate tree species: relative contributions of spring and autumn leaf phenology. *Oecologia*, 161 (1): 187-98.
- Vitasse, Y., Bresson, C. C., Kremer, A., Michalet, R. & Delzon, S. (2010). Quantifying phenological plasticity to temperature in two temperate tree species. *Functional Ecology*, 24 (6): 1211-1218.
- Vitasse, Y. & Basler, D. (2013). What role for photoperiod in the bud burst phenology of European beech. *European Journal of Forest Research*, 132 (1): 1-8.
- Vitasse, Y., Hoch, G., Randin, C. F., Lenz, A., Kollas, C., Scheepens, J. F. & Körner, C. (2013). Elevational adaptation and plasticity in seedling phenology of temperate deciduous tree species. *Oecologia*, 171: 663-678.
- von Wuehlisch, G., Krusche, D. & Muhs, H.-J. (1995). Variation in Temperature Sum Requirement for Flushind of Beech Provenances. *Silvae Genetica*, 44: 343-346.
- Zohner, C. M., Benito, B. M., Svenning, J.-C. & Renner, S. S. (2016). Day length unlikely to constrain climate-driven shifts in leaf-out times of northern woody plants. *Nature climate change*, 6.
- Zuur, A. F., Ieno, E. N. & Elphick, C. S. (2012). A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution*, 1: 3-14.

Vedlegg A – Registreringssystem for knoppsprett



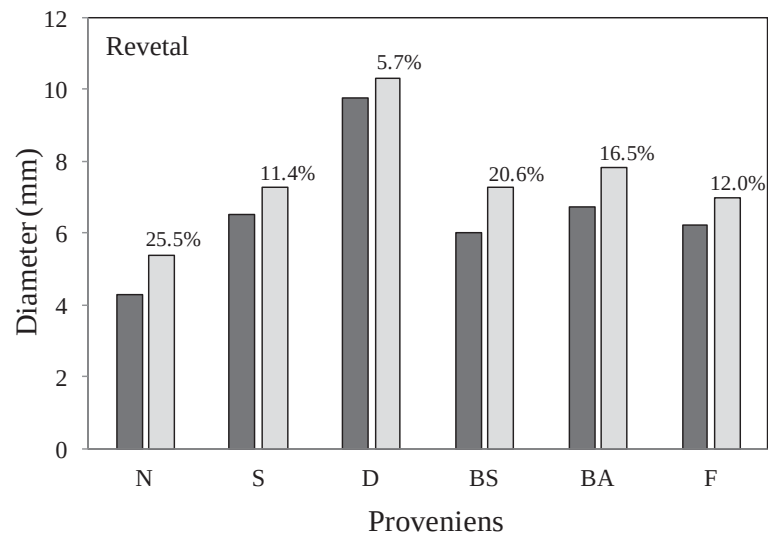
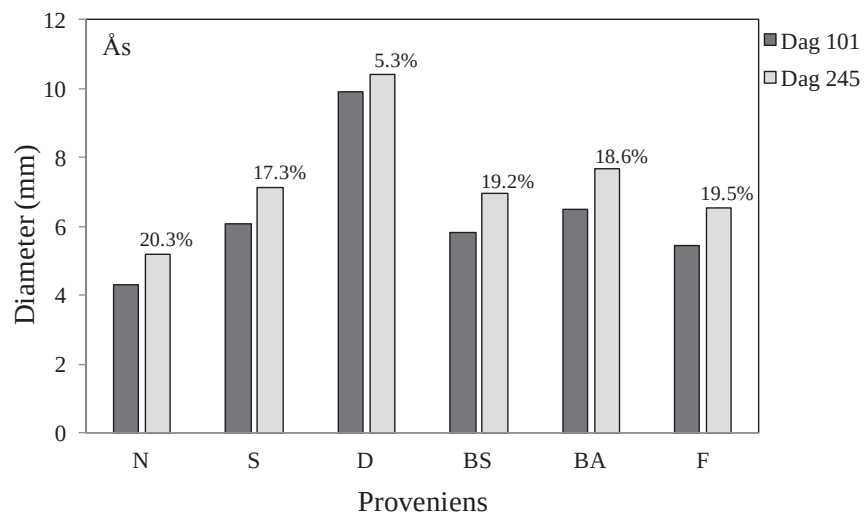
Figur A - 1. Kategori 1- 4 (A-D) i registreringssystemet for knoppsprett. Systemet er basert på Fu et al. (2012) og Strømme et al. (2015). Kategori 3 indikerer knoppsprett.

Vedlegg B – Relativ høydevekst



Figur B - 1. Høyde (cm) første og siste registreringsdag i Ås (øverst) og Revetal (nederst) med relativ vekst i prosent.

Vedlegg C – Relativ diametervekst



Figur C - 1. Diameter (mm) første og siste registreringsdag i Ås (øverst) og Revetal (nederst) med relativ vekst i prosent.



Norges miljø- og biovitenskapelig universitet
Noregs miljø- og biovitenskapelige universitet
Norwegian University of Life Sciences

Postboks 5003
NO-1432 Ås
Norway