Buskenes og trærnes innvandring til Sør-Norge etter siste istid

Aage Paus (aage.paus@uib.no), professor ved Inst. for Biovitenskap
og direktør for Stiftelsen Arboretet
Mons Kvamme (mons@ballast.no), cand.real., vegetasjonshistoriker.

Innhold

Side

1. Den vegetasjonshistoriske metoden……..... 2
2. Etablering av trær og skog under siste istid……... 5
3. Pionérenes periode, siste del av istiden…….. 6
   (med tindved, vierbusker og skogsettinger av bjørk og osp)
4. Etter-istiden…… 10
   - 4.1. Bjørk (*Betula pubescens*)…….. 11
     (blandingsskoger av bjørk, rogn, hegg og osp)
   - 4.2. Furu (*Pinus sylvestris*)…… 12
   - 4.3. Hassel (*Corylus avellana*)……. 13
   - 4.4. Or (*Alnus*)……. 15
   - 4.5. Edelløvtrærne, alm, eik, lind og ask……. 15
   - 4.6. Gran (*Picea abies*)…… 17
   - 4.7. Bøk (*Fagus sylvatica*)……... 18

Buskenes og trærnes innvandring til Sør-Norge etter siste istid

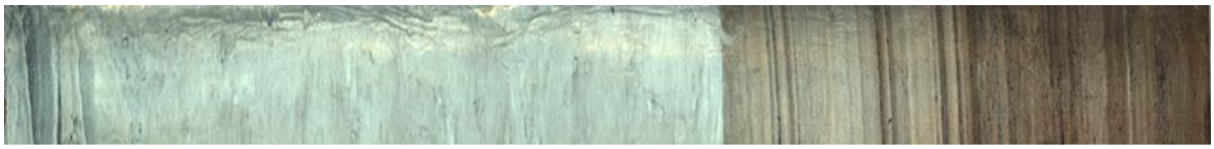
1. Den vegetasjonshistoriske metoden

Hver art har sin unike innvandringshistorie å fortelle. Dette fordi de alle har sine spesielle toleranser, krav og tilpasninger til klima og miljø. Så innvandringsrekkefølgen og artenes videre suksess har vært bestemt av (1) hvor fort artene nådde fram til de isfrie områdene, (2) hva slags klima og klimavariasjoner som fulgte, (3) hvilket jordsmonn som utviklet seg, (4) hvordan artene klarte å konkurrere og ekspandere i den vegetasjonen de etablerte seg i, og (5) på hvilken måte plantene ble påvirket av dyrelivet og menneskelig virksomhet.

Feltarbeid fra innsjøisen på Store Finnsjøen (1260 moh) på Dovre. Et 12m langt 110mm plastrør er slått ned i bunnavsetningene og hentes opp igjen fylt av «arkiv»-materiale som skal analyseres.

Men hvordan kan vi få kunnskap om artenes innvandring? Fortidens vegetasjonshistorie kan jo ikke observeres eller dokumenteres ved foto og skriftlige arkiver. Den må rekonstrueres på grunnlag av helt andre kilder. Disse kildene finnes i tjern, vann, eller torvmyr, som kan ses på som naturens øyne. De har sett alt og lagret alt på netthinnen, det vil si på tjernbunnen og myroverflaten. Det som ligger lagret der, er det organiske materialet som naturen produserer år for år og som etter hvert havner i tjern, innsjøer eller myr. At lagrene er vannfylte, hindrer oksygentilgang og forråtning, slik at de organiske restene holder seg i tusener av år. Her ligger frø, blomster-rester, blad og stengler fra planter, mikro-alger, insektrester og rester av DNA i

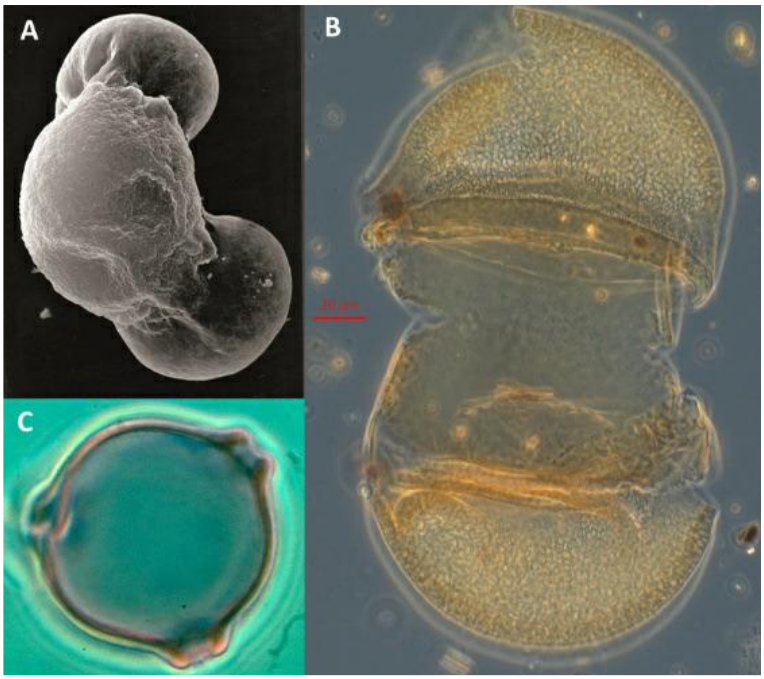
kronologisk rekkefølge med det eldste materialet nederst i avsetningene og det yngste øverst - som i et historisk arkiv der man kan bla seg år for år bakover i historien. Innholdet gir oss muligheten til å rekonstruere fortidens endringer i vegetasjon, miljø og det klimaet som medvirket til endringene.



Bunnavsetninger, 19-22 m under vannoverflaten, fra Store Finnsjøen (Paus et al 2015). Overgangen fra de lyse, leirholdige istidsavsetningene (t.v.) til de mørkere, organiske og lagdelte avsetningene (t.h.) viser etteristidens raske temperaturøkning som førte til at en tett vegetasjon etablerte seg rundt sjøen. De mørke organiske lagene fortsetter fram til vår tid med en mektighet på totalt 6,5 m og inneholder store mengder med pollen, frø, blad, stengler og insekts-rester.

Det arkivet inneholder mest av, er blomsterstøv (pollen) som produseres i enorme mengder hver vår og sommer. De enkelte pollenkornene er ørsmå; det går vanligvis 30 av dem på millimeteren, men kan under mikroskop likevel identifiseres til slekt eller art. Det skyldes de lett gjenkjennelige formene og mønstrene i den holdbare veggen pollenkornene er omgitt av. Ved å identifisere polleninnholdet gjennom hele bunnprøven, får man et bilde av vegetasjonsendringene gjennom tid i området der bunnprøven er tatt. Men polleninnholdet forteller ikke det riktige forholdet mellom artene i fortidsvegetasjonen. Noen treslag som furu, bjørk, hassel, og or, er vindbestøvere og produserer store mengder pollen som lett tas av vinden og transporteres over lange avstander. Andre er insektsbestøvere som lind, ask og lønn, og produserer lite pollen som spres med insekter over kortere avstander. Så vindbestøvete trær blir forholdsmessig bedre representert i polleninnholdet, mens de insektsbestøvete artene kan være til stede i godt monn selv om pollenet deres bare er sparsomt representert.

En annen verdifull kilde til skogshistorien er de større, mer eller mindre synlige restene etter selve trærne, slik som stubber, greinfragmenter og stammer. Disse kalles for megafossiler. Havner de i myr eller vann, kan de slik som pollenkorn, oppbevares i tusener av år uten å råtne. Furuved er spesielt motstandsdyktig fordi den er impregnert av kvae. I Norge har man funnet furu-rester så gamle som 10 200 år.



Pollenkorn av treslag som produserer mye pollen tilpasset vindspredning:

A: furu-pollenkorn, 1/10 mm stort

B: gran-pollenkorn 1/5 mm stort

C: Pollenkorn av vanlig bjørk 1/30 mm stort – den vanligste størrelsen for pollenkorn

Vegetasjonshistorien tidfestes ved å bruke ^{14}C-metoden. Karbon-isotopen ^{14}C dannes i atmosfæren fra nitrogen (^{14}N) ved kosmisk stråling. Slik som den vanlige karbon-isotopen ^{12}C, så binder også ^{14}C seg med oksygen og danner karbondioksid (CO2) som opptas i alle levende organismer. Så lenge organismen lever, opprettholder den en svært liten men konstant mengde ^{14}C. Men når den dør, stopper ^{14}C-inntaket opp, og de ustabile ^{14}C-atomene begynner å nedbrytes til ^{14}N med en kjent halveringstid på 5730 år. Så om en død organisme inneholder halvparten av levende organismers ^{14}C-innhold, må den være 5730 år gammel. Er innholdet det kvarte, er alderen 2 x 5730 år, dvs 11 460 år. Metoden kan brukes på alle typer organiske rester av planter og dyr, men de ørsmå ^{14}C-mengdene gjør at den av måletekniske grunner ikke kan benyttes på organiske rester eldre enn 50 000 år.

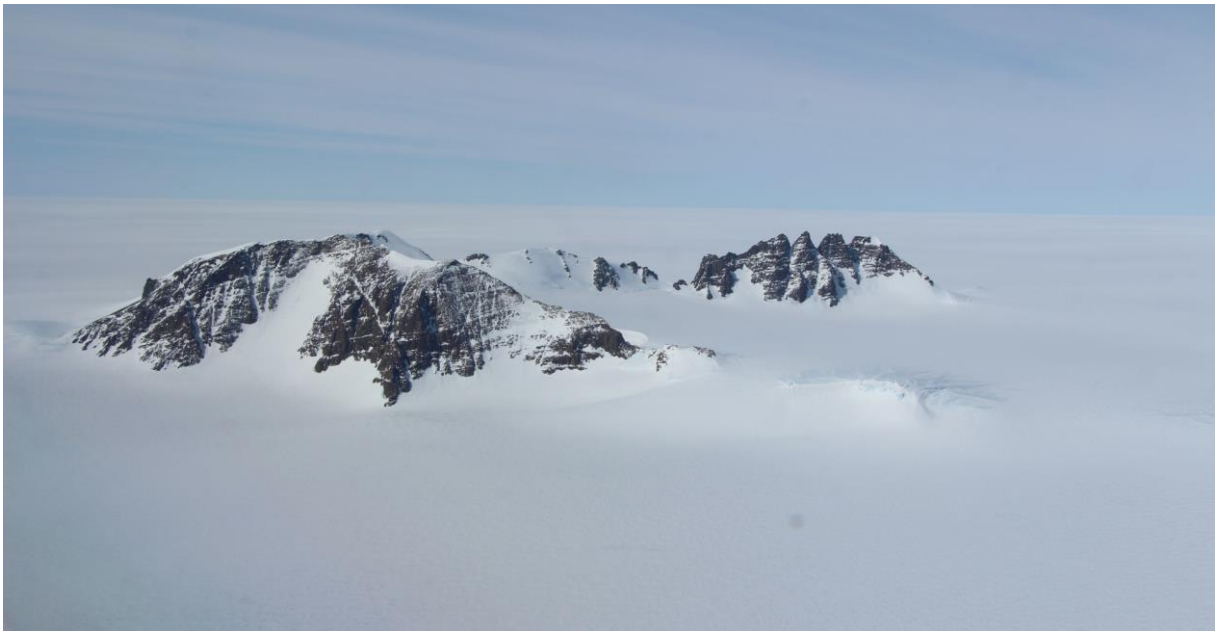
Megafossiler av furu i den norske fjellheimen viser at fortidens trær gikk høyere til fjells enn i dag. Til venstre en 12 m lang furustamme, 8000 år gammel, fra Rørosvidda 820 moh. Til høyre en 6 m lang furustamme, 7000 år gammel, i et fjellvann i Bøverdalen 1150 moh.

Den radiologiske ^{14}C-metoden har imidlertid en feilkilde det må korrigeres for. Atmosfærens innhold av CO2 og ^{14}C har ikke vært konstant som opprinnelig antatt, men har variert i takt med klimaendringer (slik vi kjenner fra dagens globale oppvarming). Dette fører til at ^{14}C-år og kalenderår ikke stemmer overens. Ved å korrelere årringer på levende og en lang rekke døde trær av ulik alder, har man oppnådd en sammenhengende årringkurve som strekker seg 50 000 år tilbake. En korreksjonskurve mellom ^{14}C-år og kalenderår er laget ved å ^{14}C-datere alle de 50 000 årringene som man jo vet den historiske alderen på.

2. Etablering av trær og skog under siste istid.

Istider har kommet og gått. Man regner med at den nordlige halvkule har opplevd ca 40 nedisinger de siste 2,6 millioner år. I Norge fjernet hver istid alle spor etter den forutgående, så vår kunnskap om norske istider er begrenset til den siste. Den blir kalt Weichsel etter sin maksimale utbredelse i sør til elva Weichsel i Polen, og varte i perioden 117 000 – 11 600 år før nåtid. Det kan høres merkelig ut at trær kunne vokse i Norge under siste istid. Men siste istid var ikke en periode med stabil kulde og en heldekkende iskappe. Både klima og isens størrelse varierte. I milde perioder, kalt interstadialer, var store deler av Skandinavia isfrie. Flere av periodene har fått egne navn, men på grunn av dateringsproblemer er det vanskelig å angi et eksakt antall og varighet for disse milde periodene. De tydeligste er **Brørup**-interstadialen for 105.000 – 93.000 år siden, **Odderade**-interstadialen for 85.000 – 74.000 år siden og **Ålesund/Austnes** interstadial-komplekset for 35 – 45.000 år siden. I de nordøstlige delene av Finland er det funnet sedimenter som viser at i de to eldste interstadialene, Brørup og Odderade, etablerte både bjørk- og furu-skoger seg under temperaturer noe høyere enn i dag (Helmens 2014, 2021). I Brumunddal er det funnet torvasetninger, trolig av Brørup alder, som viser at skoger med bjørk og lerk etablerte seg lokalt (Helle et al. 1981). Høyere til fjells fantes lavvokst tundra med gras, urter og også dvergbusker som lyng- og vierarter og dvergbjørk (Paus et al. 2011). I Gudbrandsdalen og Mjøs-traktene er det gjort funn av jeksler og støttenner som viser at mammut levde i Norge under istiden, i alle fall inntil for 40 000 år siden. Mammut-rester er også blitt funnet på bunnen av Nordsjøen som under istiden var tørt land (Patton et al. 2017). Årsaken er at store vannmasser globalt var bundet opp som is, slik at havnivået lå omtrent 120 m lavere enn i dag. Både dyr og mennesker kunne nærmest gå tørrskodd over Nordsjø-kontinentet («Doggerland») fra England til Skandinavia, med unntak av den dype Norskerenna som måtte forseres over is om vinteren eller med båt om sommeren.

I lange perioder mellom de milde interstadialene var klimaet langt barskere, og med det, økte ismassene både i tykkelse og utbredelse. Størst var isen for 20-25 000 år siden, under det såkalte **«siste istids maksimum»**. Det har lenge vært faglig uenighet om isen dekket hele Skandinavia eller ikke. For over hundre år siden hevdet botanikere på grunnlag av enkelte fjellplanters utbredelsesmønstre at plantene hadde overlevd istiden på refugier stikkende opp fra breen, såkalte **nunataker** (Blytt 1882). Men kvartærgeologene var i lang tid sterkt uenige i denne såkalte «overvintringsteorien». I dag har frontene myknet (Vorren og Mangerud 2006), og isfrie refugier er antatt å ha eksistert i Dovre-Trollheimen området, langs Helgelandskysten og på Andøya (Nesje et al. 1988, Westergaard et al. 2019, Alsos et al. 2020).



To av dagens **nunataker** som hever seg over Grønlandsbreen. Foto: NASA/John Sonntag

3. Pionérenes periode «Senglacialen», ca. 20 000 – 11 600 år før nåtid

Breens forsvinning kan ikke defineres ved et gitt årstall. Avsmeltingen varte mange tusen år, der kystområdene smeltet fram mot slutten av siste istid, i en periode som kalles senglacialen. Allerede for ca. 20 000 – 18 000 år siden begynte iskappen å minke. Ikke som en jevn tilbake-trekking men som en rykkvis prosess med stadige vekslinger mellom milde interstadialer med isavsmelting, og barskere perioder med stagnasjon eller nytt breframrykk. Lengst i sørvest ble Utsira isfri allerede for 18-20 000 år siden, mens kystområdene innenfor gradvis kom til syne de neste tusenårene (Svendsen et al. 2015, Gump et al. 2017, Vasskog et al. 2019). Nord-

Vestlandet begynte å smelte fram for 15 500 - 15 000 år siden (Svendsen og Mangerud 1990, Krüger et al. 2011), mens i Bergens-området startet avsmeltingen for 14 600 år siden (Mangerud et al. 2017). Da inntraff en rask oppvarming som innledet den milde **Bølling**-perioden (Cowling et al. 2020) og forårsaket en rask tilbaketrekking av breen langs hele kysten.

Isavsmeltingens senglaciale forløp langs Vestlandskysten etter Mangerud et al. 2017.

Hvite linjer viser brefrontens beliggenhet ved forskjellige tider. Tidene er angitt i tusen-år (eks. 18 = 18 000 år før nåtid).

Bred linje merket YD viser brefronten etter framrykket under kuldeperioden Yngre Dryas.

Mildværet ble avbrutt av kuldeperioden **Eldre Dryas** som varte 2-300 år omkring 14 000 år før nåtid og forårsaket et markert bre-framrykk. Israand-avsetninger fra denne perioden finnes flere steder i Norge. Men det ustabile været ombestemte seg med en ny oppvarming som innledet den ca tusen år lange og milde **Allerød**-perioden. Resultatet var at store deler av lavlandet på Vestlandet og betydelige fjellområder ble isfrie. Men selv denne varmeperioden opplevde to kortvarige kalde tilbakeslag omkring 13 650 og 13 200 år før nåtid (Paus et al. 2023).

Hva gjorde klimaet så ustabilt her på Vestlandet? Med breen i øst og havet i vest lå kyststripen marginalt til med to viktige klimafaktorer som nære naboer. Effekten av globale endringer i havstrømmene ble forsterket av en slik beliggenhet der bl.a. sjø-is i perioder av

året og kalde fall-vinder fra en framrykkende bre hadde store konsekvenser for etablering av vegetasjon.

I de første tusen-årene etter isavsmeltingen, under et kjølig og vindfullt klima, var landskapets topografi i stor grad bestemmende for etableringen av vegetasjon. Jordsmonnet/substratet var tynt eller fraværende og tørket fort ut i sol og vind på rabber og utsatte steder. Her vokste bl.a. tørketålende gras, halvgras, siv og den i dag sjeldne fjellplanten norsk malurt (Artemisia norvegica). I forsenkninger og beskyttete områder pakket snøen seg i dype lag. Smeltingen om sommeren gav grunnlag for fuktig snøleievegetasjon med sildre (*Saxifraga*) arter og dvergvierne musøre (*Salix herbacea*) og polarvier (*S. polaris*).

Under dagens globale oppvarming etablerer bjørketrær seg høyere til fjells, gjerne i sør-hellinger som her på Dovre. Kanskje var det slik de første senglaciale bjørkene vokste.

Da Bølling-perioden startet for 14 600 år siden med en temperaturøkning som i Rogaland nådde et juli-middel på 12-13 ^{O}C, kom flere arter til, jordsmonns-utviklingen skjøt fart, og dvergbusker som **dvergbjørk (*Betula nana*)** og senere **krekling (*Empetrum*)** og **reinrose (*Dryas octopetala*)** etablerte seg. I løpet av denne mildværsperioden innvandret vier-busker som **sølvvier og lappvier**, og **tindved (*Hippophaë rhamnoides*)**. Også **vanlig bjørk (*Betula pubescens*)** fant veien hit i Bølling og må ha vokst i de mest beskyttete områdene på fuktigere og næringsrik grunn. I Allerød-perioden utviklet bjørkevegetasjonen seg til åpne skoger, og **osp (*Populus tremula*)** etablerte seg.

Da isen trakk seg tilbake østover i Bølling og Allerød-perioden, så ble den også tynnere, og flere fjell fra Jotunheimen til grensetraktene i Sverige kom til syne som nunataker. På

I Bøverdalen 1120 moh danner osp tregrensen i en sørvendt helling der jordsmonnet er for tørt for vanlig bjørk. Slik kan osp ha vokst i Allerød, også.

Åreskutan (1460 moh) i Sverige, 4 mil fra Trøndelag, er det funnet stammer av **bjørk (*Betula pubescens*), furu (*Pinus sylvestris*) og gran (*Picea abies*)** fra denne tiden (Kullmann 2002, 2008; Öberg & Kullman 2011a), mens nålerester av **furu, gran og einer (*Juniperus communis*)** er registrert fra samme periode i innsjøavsetninger på Dovre (Paus et al. 2011). Her viser betydelige mengder av pollen at også or, mest sannsynlig den hardføre **gråoren (*Alnus incana*)**, etablerte seg senglacialt (Paus 2021).

Gråor kan vokse på sandig/siltig grunn som her på sanduren Fåbergstøls-grandane i Jostedalen, eller på flommark og grusører langs større elver. Slike avsetninger var det mye av i fjellet etter is-avsmeltingen.

Etter Allerød-perioden inntraff en kraftig klimaforverring som innledet den drøyt tusen år lang kuldeperioden **Yngre Dryas** (12 800 – 11 600 år før nåtid). Resultatet var et betydelig bre-framrykk som avsatte den tydelige **Ra-morenen** langs kysten fra Østfold til Finnmark.

Dette viser at store deler av kysten forble isfrie. I fjellet vokste breen seg høyere og reduserte antallet nunataker. Det ugunstige klimaet fortrengte den etablerte vegetasjonen av trær både i fjellet og langs kysten. Kanskje kan enkelt-trær ha klart å klore seg fast, som gran i fjellet (Kullman 2008; Paus et al. 2011) og bjørk på Sør-Vestlandet (Paus 1995). Men for vegetasjonen i sin helhet medførte Yngre Dryas klimaet en dramatisk endring, med økt vind-aktivitet, mer frost, kaldere somre, oppbrytning av vegetasjonsdekket og erosjon av jordsmonnet. Med dette vendte den lyskrevende pionervegetasjonen tilbake etter 2000 års fravær både langs kysten og i fjellet. I forsenkninger der snøen la seg, dominerte snøleievegetasjonen med karakter-arter som **sildre (*Saxifraga*) arter, issoleie (*Beckwithia glacialis*), dvergsyre (*Koenigia islandica*) og dvergvierne musøre (*Salix herbacea*) og polarvier (*S. polaris*).** På vind-utsatte rabber vokste tørke- og kulde-tålende planter som **norsk malurt (*Artemisia norvegica*) og fjellvalmue (*Papaver radicatum*). Reinrose (*Dryas octopetala*)** fikk også bedre kår, men bare langs kysten.

4. Etter-istiden (fra 11 600 år før nåtid)

For ca. 11 600 år siden skjedde en omfattende klimaendring som regnes for avslutningen på siste istid. Da startet en dramatisk økning i årsmiddel-temperaturen på opptil 10 grader over en 100-års periode (Steffensen et al. 2008). Følgen var en kraftig nedsmelting av iskappen i et helt annet tempo enn i senglacialens milde Bølling-Allerød periode. Breen trakk seg tilbake fra Ra-morenen og kalvet inn over i fjordene. Samtidig sank isoverflaten, og breen ble tynnere slik at nye fjellområder kom til syne. Men på tross av temperaturer minst like høye som i dag, så forsvant de siste breene først for omkring 8000 siden (Nesje 2009). Årsaken til den lange smelteperioden var først og fremst at istiden hadde dannet enorme ismasser. I tillegg var klimaet ustabilt. Allerede omkring 11 300 - 11 200 år før nåtid opplevde Sør-Norge en kuldeperiode (Bakke et al. 2005, Paus et al. 2015, Paus et al. 2023). Siden fulgte kortvarige kuldeperioder slag i slag: for henholdsvis ca. 10 500, 9700, og 8200 år siden (Nesje og Dahl 2001, Dahl et al. 2002, Bakke et al. 2005, Nesje 2009, Paus et al. 2019) med kortvarige breframrykk som resultat. Morenene som da ble avsatt, viser at nå hadde den store brekappen smeltet og delt seg i flere mindre iskapper og store dalbreer innerst i Vestlandsfjordene (Nesje 2009). I tiden mellom ca. 8000 og 7000 år før nåtid regner vi med at de fleste, ja kanskje alle, breene var bortsmeltet, også der det ligger breer i dag. Sommertemperaturene var i denne perioden omtrent 1,5-2 grader høyere enn i normalperioden 1961-90. Breene slik de er i dag, er derfor nydannelser fra de siste 6-7000 årene da en ny gradvis nedkjøling av klimaet gjorde

seg gjeldende (Nesje 2009). De tidligste beviser for nydannet is finnes nær Galdhøpiggen. Her ble en av dagens iskapper dannet allerede for 7600 år siden (Ødegård et al. 2017), noe som viser at nedkjølingen kan ha startet tidligere enn antatt. Siden det har isbreenes utbredelse i Norge økt. Den største utbredelsen til breene i Norge i løpet av de siste 6-7000 årene ble nådd på midten av 1700-tallet, under den såkalte 'lille istiden'.

Den kraftige temperaturstigningen som innledet etter-istiden, skapte helt nye betingelser for planteliv. De bare områdene blottlagt av isens tilbaketrekking ga en oppblomstring av lyskrevende planter som **gras, krekling, dvergbjørk og busker som krekling og tindved**. **Tindved** som hadde en «gjesteopptreden» i senglacial tid, er svært konkurransesvak og fikk en kortvarig dominansperiode både i fjell (Fossheim 2007, Paus 2010) og lavland (Hafsten 1956, Mangerud et al. 2018) før skogen etablerte seg og skygget ut tindved og annen buskvegetasjon. I dag klarer tindved seg på ustabilt underlag (skredmark, elveøyrer, o.l.) der skog ikke trives.

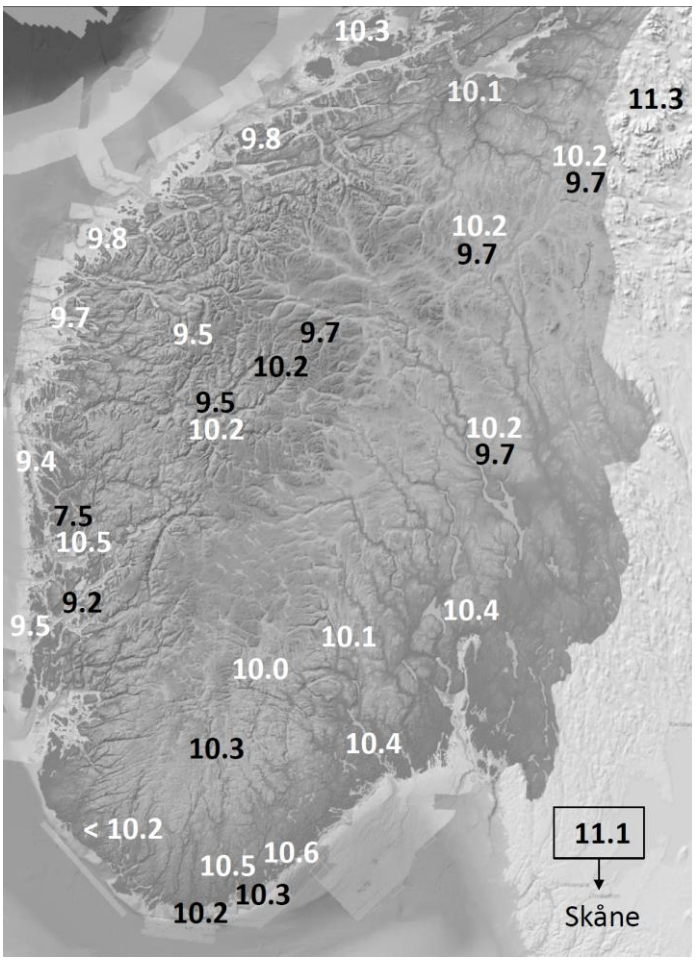
4.1. Bjørk (*Betula pubescens*). Som i senglacial tid var det bjørka som først dannet skog etter breens tilbaketrekking. I Sørvest-Norges kystområder tok det bare 50-100 år før bjørkeskogen var etablert (Paus 1989, Paus et al. 2023) noe som tyder på at bjørk overlevde i nærheten under den kalde Yngre Dryas perioden (Paus 1995). Bjørkeskogen var en blandingsskog der også **osp, rogn og hegg** inngikk. Lenger nord langs kysten og i fjellet var

Tindved etablert i bratt terreng i Bøverdalen 1120 moh. Trolig har den stått her i ca 11 000 år siden tidlig etteristid og unngått konkurranse fra den skygge-skapende skogen

det vindfullt og kaldt, og det tok lenger tid å utvikle et stabilt jordsmonn der bjørkeskogen kunne trives. Det varte opptil 700-1200 år etter etteristidens oppvarming før bjørka etablerte tette skoger i disse områdene (Birks og Birks 2008, Paus 2010).

Rent klimatisk kunne flere andre treslag ha klart å vokse i sørlige deler av Norge i denne pionér-tiden. Men til dels hadde de overlevd istiden mye lenger sør enn bjørka og måtte derfor spres over store avstander før de nådde hit. Dessuten var jordsmonnet umodent og lite næringsrikt for mange treslag de første hundreårene etter istiden. Det var en ren mineraljord, mange steder rik på kalk, men helt uten humus og annet organisk materiale. Dette gjorde at tilgang på flere næringsstoffer, bl.a. nitrogen, var en begrensende faktor for mange trær.

4.2. Furu (*Pinus sylvestris*). Det neste skogstreet som virkelig ble dominerende, var furu. Furu er relativt lyskrevende og har ikke store krav til jordsmonnet. Men furu vokser seg høyere og blir mye eldre enn bjørka (opptil 6-800 år kontra bjørkas alder 100-150 år). Derfor tok det ikke lang tid før furua utkonkurrerte bjørka. Siden bjørka er mindre varmekrevende



De eldste dateringene av furuetableringen i forskjellige områder av Sør-Norge. I tillegg er to dateringer fra Sverige angitt.

Alder er vist i tusen år før nåtid (eks.: 10.2 = 10 200 år).

Hvite tall angir furuetableringen indikert av pollenanalyser.

Svarte tall er dateringer av trerester/makrofossiler.

Figuren er hentet fra Paus 2022

enn furu, så unnslapp den konkurransen høyere til fjells og har kunnet trives over furuskogen som et eget vegetasjonsbelte helt fram til i dag.

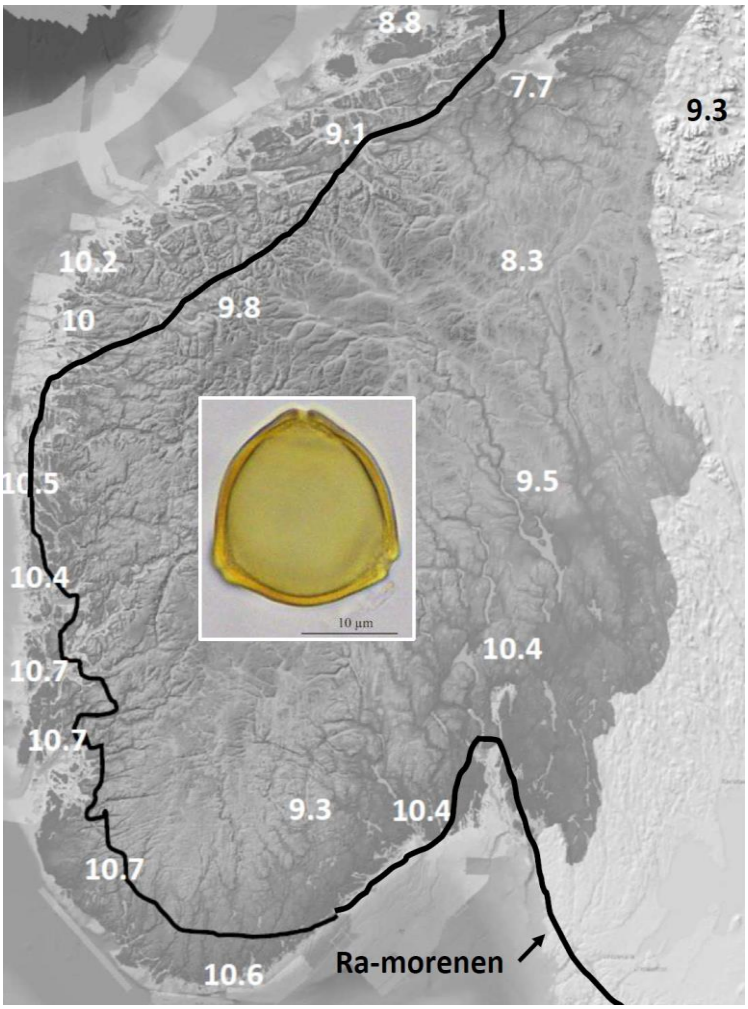
Hvor kom furua fra? Makrofossiler og nålerester viser at furua hadde tilhold i midt-Skandinavias fjellområder i senglacial tid (Kullman 2008, Paus et al. 2011). Men det er uvisst om den overlevde i Skandinavia gjennom den kalde Yngre Dryas-perioden som fulgte. Trolig ble furu presset mot sør av kulda og måtte starte innvandringen nordover på nytt da etteristidens oppvarming satte inn. Etter istiden synes de første furuene å komme til Norge over norskerenna fra Danmark og Nordsjøen (som på den tid var tørt land) og via Sverige. Tiden for dette kan diskuteres. Stoler man på pollen-resultatene, innvandret furua omkring 10 500 - 10 600 år før nåtid. Men furupollen transporteres over store områder og kan ha kommet langt sørfra. Større fururester som stammer, greiner og nåler er sikre bevis på lokalt tilhold og gir et yngre resultat: 10 200 - 10 300 år før nåtid. Imidlertid er få fururester datert. Tolknings-grunnlaget vil kunne bli sikrere om flere slike dateringer blir gjort. Uansett metode man velger å tro på: etter at furua fikk det første fotfestet, nådde den store deler av Sør-Norge i løpet av få hundre år, der innvandring østfra via Midt-Sverige bidro til den raske etableringen. Forsinkelsen langs den sørlige vestlandskysten på grunn av den etablerte varmekjære løvskogen ser ut til å ha resultert i en knipetangsmanøver der furua ankom Hordalandskysten både sørfra og nordfra. Kysten lenger nord manglet den dominerende varmekjære løvskogen, så her var det fritt fram for furua.

4.3. Hassel (*Corylus avellana*)

Den varmekjære løvskogen som hindret furu-etableringen i sørvest, besto for det meste av hassel. Ifølge pollen-data kom hassel og furu omtrent samtidig til Sørlandet for ca 10 600 – 10 700 år siden. Derfra spredte hassel og furu seg like raskt nordøstover langs kysten til de nådde det sørlige Østlandet for ca 10 400 år siden. Men videre nordover falt den varmekjære og jordsmonnkrevende hasselen av i konkurransen med furu. Kjøligere temperaturer nordover og en forsinket jordsmonnutvikling var til hasselens disfavør.

Men i sørvest var rollene byttet om. Her hadde hasselen kommet før furu og dannet et tettvokst og skyggeskapende buskas som hindret furuskogen innpass. Egentlig en økologisk umulighet siden hassel sprer seg langsomt på grunn sine tunge nøtter og krever et næringsrikt jordsmonn som det tar tid å utvikle. Dette til forskjell fra furuas store spredningspotensiale

med lette, vindspredde frø som spirer på næringsfattig grunn. Så i alle tidligere mellomistider var hassel et av de siste treslagene som innvandret til Skandinavia (Andersen 1969, Mangerud et al. 1981). Men i vår mellomistid (Holocen) var den blant de første til å danne skog på det sørlige Vestlandet. Årsaken er mennesket som hadde innvandret til det norske fastlandet for ca 11 300 år siden. Trolig kom folk fra Nordsjøen som på den tiden var tørt land og skogbevokst. Vi antar at de brakte med seg hasselnøtter som mat, og at hasselen spredte seg fra boplassene til gunstige steder. At den næringskrevende hasselen fant godt nok jordsmonn for vekst, skyldes at den sørvest-norske kyststripen forble isfri under den kalde Yngre Dryas perioden som avsatte Ra-morenen. Her fantes ennå rester av jordsmonnet som hadde vært grobunn for bjørkeskogen i den milde Allerød-perioden før Yngre Dryas. Også langs Nordvest-landet var en bred stripe isfri under Yngre Dryas, men der var det for kaldt for en tidlig etablering av den varmekrevende hasselen (Kaland & Krzywinski 1978, Kaland 1984). Og der etablerte furua seg. Senere ble temperaturene høye nok for en nordlig hassel-etablering. I midt-Sverige er 9300 år gamle hasselnøtter funnet 740 moh (Kullman 1998a).



Hassel-innvandringen til Sør-Norge basert på pollen-data (Høeg 1982, Paus 1982 a,b, Johansen 1983, Tjemsland 1983, Kvamme 1984, Aksdal 1986, Hafsten & Mack 1990, Hafsten 1992a, Midtbø 1995, Moe et al. 1996, Paus 2010, Birks and Birks 2008, Mehl and Hjelle 2015, Mangerud et al. 2018, Høeg et al. 2019, Paus et al. 2023).

Aldre oppgitt i tusen-år før nåtid (hvite tall). Alderen for Midt-Sveriges hasselnøtter er angitt med sorte tall.

Hasselpollenkorn er vist i gult.

4.4. Or (*Alnus*)

For vel 9000 år siden markerte våre to ore-arter svartor (*Alnus glutinosa*) og gråor *A. incana*) seg i Sør-Norge. Og noen hundre år etter dannet de skoger i større skala. På grunnlag av makrofossil-funn, ser begge ore-artene ser ut til å ha innvandret fra de Baltiske statene, gjennom Sør-Sverige og nordover (Douda et al. 2014). Dessverre er det ikke mulig å skille ore-artene fra hverandre ved pollenanalyse, men fra Vestlandet foreligger det god dokumentasjon basert på makrofossiler av hurtig spredning av den varmekrevende svartora på denne tiden (Markussen 1979, Kaland 1984). I fjellet derimot var det nok den kuldetålende gråora som var vanlig. Trolig hadde gråor etablert seg i fjellet i den milde Allerød-perioden mot slutten av istiden. Men den kalde Ra-perioden som fulgte, hadde presset den sørover og ut av Skandinavia (Paus 2021). I begynnelsen av etter-istiden registreres sparsomme mengder av ore-pollen i fjellet før den nærmest synkrone oppgangen for 9300 år siden langs hele den skandinaviske fjellkjeden. Dette tyder på gråoras sparsomme nærvær før ekspansjonen (Giesecke & Brewer 2018, Paus 2021). Det er påfallende at en global og kortvarig kuldeperiode, også registrert i Norge (Paus et al. 2019), inntreffer samtidig med ekspansjonen. Skapte kulde-perioden forstyrrelser i eksisterende vegetasjon ved oppbrytning og erosjon, slik at gråora fikk bedre etableringsmuligheter?

I motsetning til de fleste andre treslag har or evnen til å binde nitrogen direkte fra luften. Dette gjør at bladene slippes om høsten med langt høyere innhold av nitrogen. På den tiden oreskogene ekspanderte, hadde store arealer vært isfrie i 2500 år eller lenger. Likevel var trolig mineraljorden de fleste steder ennå forholdsvis humusfattig, og nitrogen en begrensende faktor. Etableringen av oreskogene bidro til å endre dette, og ore-spredningen fikk betydelig påvirkning på den videre utviklingen av jordsmonn og vegetasjon.

4.5. Edelløvtrærne alm (*Ulmus glabra*), eik (*Quercus*), lind (*Tilia cordata*) og ask (*Fraxinus excelsior*)

Effekten av ore-spredningen ses tydeligst når det gjelder **alm (*Ulmus glabra*)**. Dette treslaget var etablert på sørvestlandet allerede for ca 10 500 år siden (Paus et al. 2023), men den ble ikke noe viktig skogstre før ora ble vanlig (Paus 1982a, Mehl & Hjelle 2015). Alm regnes for å være det mest næringskrevende skogstreet i Norge. Treet er også ekstremt konkurransedyktig idet det er både skyggeskapende og skyggetålende. Så omfattende almeskoger ble etter hvert etablert på Sørlandet, Østlandet og i indre fjordstrøk på Vestlandet

(Hafsten 1956, 1965, Danielsen 1970, Høeg et al. 2019). I Trøndelag etablerte den seg noe senere, for omkring 7000 år siden (Hafsten 1987). Alm er ellers det minst varmekrevende av våre edelløvtrær og når helt nord til Jutulhogget i den vinterkalde Østerdalen.

Eik har en lignende innvandringshistorie som alm. Men dette treslaget var enda tidligere etablert lengst sør i landet: allerede for 10 900 år siden (Bang-Andersen 2006). De to **eike-artene (Quercus petraea og Q. robur**) krever mer lys enn alm, vokser sent og spres med tunge nøtter. Eik spredde seg derfor langsomt. Men for omtrent 6500-6000 år siden, da klimaforholdene forårsaket en gradvis utvasking av jordsmonnet? (jfr Iversen 1969), fikk eika bedre kår. Da gikk den næringskrevende almen tilbake, skogene åpnet seg, og den mer lyskrevende og mindre kravstore eika fikk muligheten til å danne store eikeskoger på Sørlandet, Østlandet og nordover langs Vestlandskysten (Hafsten 1956, 1965, Hafsten et al. 1979, Danielsen 1970, Kaland 1984, Paus 1982a).

Historien til **lind (*Tilia cordata*)** i Norge er dessverre dårlig kjent. Mens øvrige treslag blomstrer på bar kvist og bestøves av vind, er linden insektsbestøvet og blomstrer midt på sommeren når det er tett bladverk på trærne. Dermed spres lindepollenet mye dårligere enn pollen fra andre treslag. Lind synes å være etablert i Østlandsområdet for 7700 år siden (Høeg et al. 2019), og muligens noen hundre år tidligere på Sørlandet (Jacobsen & Follum 2008). Lind nådde også Midt-Sverige for 8000 år siden ifølge funn av lindefrukter ved kanten av Ånnsjøen i Jämtland, 526 moh (Kullman 1998b). Lind er i likhet med eik et varmekrevende tre, men den er ikke like kravfull som alm når det gjelder jordsmonnet. Treslagets fremste konkurransefortrinn er at det er svært skyggetålende, og at det lever lenge. Fra Sør-Skandinavia er det vel dokumentert hvordan dette førte til utvikling av omfattende lindeskoger (Iversen 1973, Andersen 1984), og liknende forhold har det trolig vært i deler av Østlandet (Hafsten 1956, Høeg et al. 2019). For omtrent 6500 år siden spredde lind seg også til Vestlandet (Simonsen 1980, Mehl & Hjelle 2015). At dette treslaget fortsatt er utbredt i norsk natur viser hvor seiglivet det er, for med dagens sommertemperaturer er lind normalt ikke i stand til å produsere spiredyktige frø her til lands (Dahl 1997). Nordgrensen for dette går sør på Jylland (Piggot & Huntley 1981). Somrene har derfor neppe vært varme nok til å tillate aktiv spredning av lind her til lands på flere tusen år.

Ask (*Fraxinus excelsior*) var det siste edelløvtreet som fikk betydning som skogdannende i Norge. Det synes å ha kommet til Danmark for ca 10 500 år siden og var sparsomt

representert til en økning omkring 7000 år før nå (Overballe-Petersen et al. 2013). Ask er et lyskrevende tre og hadde derfor problemer med å etablere seg i den tette lauvskogen som dominerte Europa på den tiden. Ask kom til Norge for ca 9000 år siden (Mehl & Hjelle 2015, Høeg et al, 2019) og ekspanderte omkring 4000 år før nåtid, da jordbruksutviklingen gradvis åpnet opp skogen og skapte muligheter for det lyskrevende treet.

4.6. Gran (*Picea abies*)

Norges vanligste skogstre er gran. Det er også et av de eldste treslagene vi har i vår flora. Som nevnt under pioner-perioden mot slutten av istiden er gran påvist flere steder i østlige fjellområder som den gang stakk opp over isen (Kullman 2002, 2008; Paus et al. 2011, 2021, Nota et al. 2022). Gjennom hele etter-istiden har den overlevd i spredte bestand i østlige fjellområder. Under det barske klimaet formerte gran seg også vegetativt ved greiner som slo ned i jordsmonnet og rotfestet seg. Slike klon-graner er påvist å være 9500 år gamle (Öberg & Kullman 2011b, Nota et al. 2022). Et viktig skogstre begynner den først å bli for ca. 2000 år siden. I løpet av knapt tusen år etablerte granskogen seg over store deler av Trøndelag og Østlandet og et stykke opp i Nordland. Dette skjer etter at granskogen gjennom flere tusen år gradvis hadde spredd seg vestover gjennom Finland og Nord-Sverige (Hafsten 1992b). Den omfattende etableringen av granskog her i landet i løpet av jernalderen er trolig en fortsettelse av denne ekspansjonen fra øst. Men de allerede eksisterende forekomstene i de sentrale fjellområdene synes å ha bidratt til spredningen (Nota et al. 2022). På Vestlandet finnes det enkelte spredte forekomster av gran som har vært foreslått å være slike gamle bestander. Disse har vært grundig undersøkt pollenanalytisk, men ingen av dem er eldre enn 400 år, med unntak av granskogen på Voss som er vel 1000 år (Fægri 1949, Hafsten 1992b).

Gran er et lite krevende treslag klimatisk sett. Derfor var det tidligere antatt at ekspansjonen av granskog skyldtes en dramatisk klimaforverring for 2500-3000 år siden. Ut over den generelle temperatursenkningen som hadde startet langt tidligere, er det vanskelig å påvise noen spesiell klimaendring på denne tiden. Dessuten foregikk granskogsspredningen over et mye lengre tidsrom enn man tidligere hadde trodd, og dermed faller dette argumentet bort. Årsaken til granspredningen må sees i en annen sammenheng. Den gradvise klima-forverringen hadde selvsagt svekket konkurranseevnen til de varmekrevende lauvtrærne, og dessuten hadde det over tid foregått en utvasking av næringsstoffer fra jordsmonnet. Liksom lind er gran spesielt skyggetålende og kan vokse i svært tette bestander. Som ung er den

Klongranen Old Tjikko på Fulufjellet i Dalarne, Midt-Sverige

En serie med makrorester av gran i jordsmonnet under Old Tjikko har gitt suksessive aldre tilbake til 9500 år før nåtid (Öberg & Kullman 2011b)

dessuten hurtigvoksende, og den er ekspert i å konkurrere på tidligere åpen mark som av en eller annen grunn gror til. Dette ser vi tydelig i dag på Vestlandet, hvor grana sprer seg med ekspressfart ut fra plantefeltene. Disse egenskapene gjorde at gran hadde flere konkurransefortrinn i forhold til den varmekjære lauvskogen i jernalderens skiftende kulturlandskap.

4.7. Bøk (*Fagus sylvatica*)

Det siste skogstreet som etablerte seg her til lands er bøk. Egentlige bøkeskoger finnes det bare i Vestfold, men ved Seim nord for Bergen finnes en liten forekomst som regnes som verdens nordligste bøkeskog. I likhet med lind er bøk et ekstremt skyggetålende treslag, men den er mindre klimatisk krevende. Den burde derfor ha gode muligheter til å bli et langt viktigere skogstre enn den har blitt, i hvert fall i kystområder uten vinterkulde. Men problemet til bøk er at treslaget kom for sent. Da det kom til Skandinavia midt i bronsealderen var allerede de mulige voksestedene opptatt av varmekjær lauvskog og jordbruksaktivitet.

I Nord-Tyskland og Danmark var bøk allerede sparsomt tilstede fra tidlig etter-istid av, under ugunstige forhold med hensyn til konkurranse og klima (Bradley et al 2013, Overballe-

Petersen et al. 2013). Store bøkeskoger utviklet seg for 1000-3000 år siden da jordbruksområder ble forlatt og lå åpne for gjengroing og ny-etableringer.

En lignende historie er skissert for bøk i Vestfold. Bjune et al (2013) ser muligheten for at her var bøk sparsomt til stede fra ca 9000 før nåtid før den ekspanderte for 1200-1400 år siden. Men de svært få pollen-innslagene før ca 2500 år før nåtid er sannsynligvis langtransport fra sør. Trolig har bøk kommet til Norge med menneskelig hjelp. Treet kan ha blitt spredd tilfeldig gjennom den omfattende kontakten det var mellom Danmark og Oslofjordsområdet utover i jernalderen. Men i Norge møtte bøken et problem den ikke hadde i Danmark: nemlig grana (Bjune et al. 2013). Gran var i full spredning denne tida, og under de gitte klimabetingelsene ingen enkel konkurrent. Likevel klarte bøken å få fotfeste i Vestfold, hvor den for 1400-1200 år siden ser det ut til å etablere stabile skoger (Henningsmoen 1988, Bjune et al. 2009, Bjune et al. 2013, Høeg et al. 2019). Ved alle de undersøkte lokalitetene er det spor etter kulturpåvirkning i forkant (Bjune et al. 2013). Undersøkelsene av bøkeskogen på Vestlandet tyder på at den er fra vikingtid, ca 1200-1000 år gammel (Fægri 1954). Også her ser det ut til at menneskelig påvirkning har vært inne i bildet. DNA-teknologi har vist at bøkeskogene i begge områdene stammer fra Danmark (Myking et al. 2011). Det var tidligere antatt at det var en spredningsmessig sammenheng mellom bøkeskogene i Vestfold og Seim, men dette ser ikke ut til å være tilfelle.

Referanser

Aksdal, S. 1986: *Holocen vegetasjonsutvikling og havnivåendringer i Florø, Sogn og Fjordane.* Cand.scient. oppgave ved Botanisk Inst., UiB. 104 pp.

Alsos, I.G., Sjögren, P., Brown A.G., Gielly, L., Merkel, M.K.F., Paus, A., Lammers, Y., Edwards, M.E., Alm, T., Leng, N.L., Goslar, T., Langdon, C.Y., Bakke, J., van der Bilt, W.G.M. 2020: Last Glacial Maximum environmental conditions at Andøya, northern Norway; evidence for a northern ice-edge ecological "hotspot". *Quaternary Science Reviews* 239, 1-19.

Andersen, S. T. 1969: Interglacial vegetation and soil development. *Meddelelser fra Dansk Geologisk Forening* 19, 90- 102.

Andersen, S.T. 1984: Forests at Løvenholm, Djursland, Denmark, at present and in the past. *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab Biologiske Skrifter* 24, 1-208.

Bakke, J., Dahl, S.O., Nesje, A. 2005: Lateglacial and early Holocene palaeoclimatic reconstruction based on glacier fluctuations and equilibrium-line altitudes at northern Folgefonna, Hardanger, western Norway. *Journal of Quaternary Science* 2, 279–298.

Bang-Andersen, S., 2006: Charcoal in hearths: a clue to the reconstruction of the palaeo-environment of Mesolithic dwelling sites. *Archaeology and Environment* 21, 5–16.

Birks, H.J.B., Birks, H.H. 2008: Biological responses to rapid climate change at the Younger Dryas–Holocene transition at Kråkenes, western Norway. *The Holocene* 18 (1), 19–30.

Bjune, A.E., Ohlson. M., Birks, H.J.B., Bradshaw, R.H.W. 2009: The development and local stand-scale dynamics of a *Picea abies* forest in southeastern Norway. *The Holocene* 19, 1073–1084.

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, 215-229.

Blytt, A. 1882: Die Theorie der wechselnden kontinentalen und insularen Klimate. *Botanische Jahrbücher* 2, 1–50.

Bradley, L. R., Giesecke, T., Halsall, K., & Bradshaw, R. H. 2013: Exploring the requirement for anthropogenic disturbance to assist the stand-scale expansion of Fagus sylvatica L. outside southern Scandinavia. *The Holocene 23*(4), 579–586.

Cowling, O. C., Thomas, E. K., Svendsen, J. I., Mangerud, J., Vasskog, K., Haflidason, H. 2020: Northward shifts in the polar front preceded Bølling and Holocene warming in southwestern Scandinavia. *Geophysical Research Letters 47*, 1-11.

Dahl, E. 1997: *The Phytogeography of Northern Europe. British Isles, Fennoscandia, and Adjacent Areas.* Cambridge University Press. 312 pp.

Dahl, S.O., Nesje, A., Lie, Ø., Fjordheim, K., Matthews, J.A., 2002. Timing, equilibrium-line altitudes and climatic implications of two early-Holocene glacier readvances during the Erdalen Event at Jostedalsbreen, western Norway. *Holocene* 12, 17-25.

Danielsen, A. 1970. Pollen-analytical Late Quaternary studies in the Ra District of Østfold, Southeast Norway. *Årbok for Universitetet i Bergen* – Mat.-Naturv. Serie 14. Norwegian University Press, Bergen. 146 pp.

Douda, J., Doudova, J., Drasnarova, A., Kunes, P., Hadincova, V., Krak, K., Petr Zakravský, P., Mandak, B., 2014: Migration patterns of subgenus Alnus in Europe since the last glacial maximum: a systematic review. *PloS One* 9 (2), e88709.

Fossheim, T. 2007: *En pollenanalytisk og kvartærgeologisk undersøkelse i Lom og Vågå, Ottadalen*. Cand.scient. oppgave ved Inst. for geofag, UiO. 65 pp

Fægri, K. 1949. Ecological problems of the Scandinavian Ice Age flora (Reviews). *Oikos* 1, 142-146.

Fægri, K. 1954: On age and origin of the beech forest (*Fagus sylvatica* L) at Lygrefjorden, near Bergen (Norway). *Danmarks Geologiske Undersøkelser Rekke* II 80, 230–249.

Giesecke, T., Brewer, S., 2018: Notes on the postglacial spread of abundant European tree taxa. *Vegetation History and Archaeobotany* 27, 337–349.

Gump, D.J., Briner, J.P., Mangerud, J., Svendsen, J.I. 2017: Deglaciation of Boknafjorden, south-western Norway. *Journal of Quaternary Science* 32(1), 80–90.

Hafsten, U. 1956: Pollen-analytical investigations on the late Quaternary development in the inner Oslofjord area. *Universitetet i Bergen, Årbok 1956*. Naturvitenskaplig rekke 8: 1-163.

Hafsten, U. 1965: Vegetational history and land occupation in Valldalen in the sub-alpine region of central South Norway traced by pollen-analysis and radiocarbon measurements. *Årbok. Univ. Bergen*, Human Ser. 2, 1-26.

Hafsten, U. 1987: Vegetasjon, klima og landskaps-utvikling i Trøndelag etter siste istid. *Norsk Geografisk Tidsskrift* 41, 10 1-120.

Hafsten, U. 1992a: Vegetation, climate, and agricultural history on the extreme coast of Norway. *Norsk geogr. Tidsskrift* 46, 1-17.

Hafsten, U. 1992: The immigration and spead of Noway spuce (*Picea abies*) in Norway. *Norsk geografisk tidsskrift* 46, 121–158.

Hafsten, U., Mack, G. 1990: Den postglaciale landskapsutviklingen på Dragvoll universitetsområde, Trondheim. *Norsk geogr. Tidsskrift* 44, 131-148.

Hafsten, U., Henningsmoen, K.E., Høeg, H. I. 1979: Innvandringen av gran til Norge. I: Nydal, R., Westin, S., Hafsten, U. & Gulliksen, S. (red.) Fortiden i søkelyset, 171-184. Trondheim. 283 pp.

Helle, M. Sønstegaard, E., Coope, G.R., Rye, N. 1981: Early Weichselian peat at Brumunddal, southern Norway. *Boreas* 10, 369-379.

Helmens, K.F. 2014: The Last Interglacial-Glacial cycle (MIS 5-2) re-examined based on long proxy records from central and northern Europe. *Quaternary science reviews 86*, 115–143.

Helmens, K.F., Katrantsiotis, C., Kuosmanen, N., Luoto, T.P, Salonen, S., Väliranta, M. 2021: Prolonged interglacial warmth during the Last Glacial in northern Europe. *Boreas* 50(2), 331-350.

Henningsmoen, K. 1988. Bøkeskogen i Larvik—en pollenanalytisk undersøkelse. *Blyttia* 46, 203–207.

Høeg. H.I. 1982: Vegetational development from about 12000 to 6000 years B.P. in the counties of Agder and Telemark, South Norway. *Norsk geografisk Tidsskrift* 6(4), 211–24.

Høeg, H.I., Henningsmoen, K. E., Sørensen, R. 2019: Utviklingen av sen-glasial og holocene vegetasjon på Sørøstlandet, presentert i et ^{14}C-datert standard pollendiagram. – *Blyttia* 77, 103-115.

Iversen, J. 1969: Retrogressive development of a forest ecosystem demonstrated by pollen diagrams from fossil mor. *Oikos* 12, 35-49.

Iversen, J. 1973: The development of Denmark's nature since the last glacial. *Danmarks Geologiske Undersøgelse V. Række, 7*, 1–126.

Jacobsen, H., Follum, J.-R. 2008: *Kulturminner i Norge: spor etter mennesker gjennom 10 000 år*. Tun forlag, Oslo.

Johansen, O.-I. 1983: *Vegetasjonsutvikling og innlandsisens avsmelting langs aksen Frei-Sunndalen, Møre og Romsdal.* Cand.real. oppgave, UiO. 112 pp.

Giesecke, T., Brewer, S., 2018: Notes on the postglacial spread of abundant European tree taxa. *Vegetation History and Archaeobotany* 27, 337–349.

Kaland, P.E., 1984: Holocene shore displacement and shorelines in Hordaland, western Norway. *Boreas* 12(2), 203–242.

Kaland, P.E., Krzywinski, K. 1978: Hasselens innvandring etter siste istid og den eldste kystbefolkning. *Arkes*, 11-14.

Krüger, L.C., Paus, A., Svendsen, J.I., Bjune, A.E. 2011: Lateglacial vegetation and palaeo-environment in W Norway, with new pollen data from the Sunnmøre region. *Boreas* 40, 616–635.

Kullman, L .1998a: Non-analogous tree flora in the Scandes Mountains, Sweden, during the early Holocene–macrofossil evidence of rapid geographic spread and response to palaeoclimate. *Boreas* 27, 151–161.

Kullman, L. 1998b: The occurrence of thermophilous trees in the Scandes Mountains during the early Holocene: evidence for a diverse tree flora from macroscopic remains. *Journal of Ecology* 86,421–428.

Kullman, L. 2002: Boreal tree taxa in the central Scandes during the Late-Glacial: Implications for Late Quaternary Forest history. *Journal of Biogeography* 29, 1117–1124.

Kullman, L. 2008: Early postglacial appearance of tree species in northern Scandinavia: review and perspective. *Quaternary Science Reviews* 27:2467–2472.

Kvamme, M. 1984: Vegetasjonshistoriske undersøkelser. I: Ole Berge Meyer (red.): Breheimen Stryn. Konsesjonsavgjørende botaniske undersøkelser. *Botanisk institutt, Universitetet i Bergen, Rapport* 34, 238-275.

Mangerud, J., Sønstegaard, E., Sejrup, H.-P., Haldorsen, S. 1981: A continuous Eemian-Early Weichselian sequence containing pollen and marine fossils at Fjøsanger, western Norway *Boreas* 10, 137-208.

Mangerud, J, Briner, J.P., Goslar, T., Svendsen, J.I. 2017: The Bølling-age Blomvåg Beds, western Norway: implications for the Older Dryas glacial re-advance and the age of the deglaciation. *Boreas* 46, 162-184.

Mangerud, J., Birks, H.H., Halvorsen, L.S., Hughes, A.L.C., Nashoug, O., Nystuen, J.P., Paus A., Sørensen, R., Svendsen, J.I. 2018: The timing of deglaciation and sequence of pioneer

vegetation at Ringsaker, eastern Norway – and an earthquake-triggered landslide. *Norsk Geologisk Tidsskrift* 98(3), 1–18.

Markussen, B. 1979: Makrofossilundersøkelse i sedimentene i Liketjern, Lindås hd., Hordaland. Cand.real. oppgave ved Botanisk Inst. UiB.

Mehl, I. K., Hjelle, K. L. 2015: From pollen percentage to regional vegetation cover – A new insight into cultural landscape development in western Norway. *Review of Palaeobotany and Palynology* 217, 45–60.

Midtbø, I. 1995: *En vegetasjonshistorisk studie av Cladium mariscus-lokaliteten på Bømlo, Hordaland*. Cand.scient. oppgave ved Botanisk Inst., UiB. 68 pp.

Moe, D. et al. 1996: Kapittel 6: Norway. *In:* Berglund, B., Birks, H.J.B., Ralska-Jasiewiczowa, M. & Wright, H.E. (eds.): *Palaeoecological events during the last 15,000 years. Regional syntheses of palaeoecological studies of lakes and mires in Europe*, 153-213. John Wiley & Sons, Chichester.

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* volume 7, 587–596.

Nesje, A. 2009: Latest Pleistocene and Holocene alpine glacier fluctuations in Scandinavia. *Quaternary Science Reviews* 28, 2119-2136.

Nesje, A., Dahl, S.O. 2001: The Greenland 8200 cal. yr BP event detected in loss-onignition profiles in Norwegian lacustrine sediment sequences. . *Journal of Quaternary Science* 16, 155-166.

Nesje, A., Dahl, S.O., Anda, E. og Rye, N. 1988: Block fields in southern Norway; Significance for the Late Weichselian ice sheet. *Norsk Geologisk Tidsskrift* 68, 149-169.

Nota, K., Klaminder, J., Milesi P. et al. 2022: Norway spruce postglacial recolonization of Fennoscandia. *Nature Communications* 13, 1333. https://doi.org/10.1038/s41467-022-28976-4

Overballe-Petersen, M. V., Nielsen, A. B., Hannon, G. E., Halsall, K., & Bradshaw, R. H. 2013: Long-term forest dynamics at Gribskov, eastern Denmark with early-Holocene evidence for thermophilous broadleaved tree species. *The Holocene 23*(2), 243–254.

Öberg, L., Kullman, L., 2011a: Recent Glacier Recession – a New Source of Postglacial Treeline and Climate History in the Swedish Scandes. *Landscape Online* 26, 1-38

Öberg, L., Kullman, L., 2011b: Ancient Subalpine Clonal Spruces (*Picea abies*): Sources of Postglacial Vegetation History in the Swedish Scandes. *Arctic* 64(2), 183–196

Patton, H., Hubbard, A., Andreassen, K., Auriac, A., Whitehouse, P.L., Stroeven, A.P., Shackleton, C., Winsborrow, M., Heyman, J., Hall, A.M. 2017: Deglaciation of the Eurasian ice sheet complex. *Quaternary Science Reviews* 169,148-172.

Paus, A. 1982a: Vegetasjonshistoriske undersøkelser i Sandvikvatn, Kårstø, Tysvær i Rogaland. *Rapport 23, Del II*, Botanisk institutt, Universitetet i Bergen. 84 s.

Paus, A. 1982b: *Paleoøkologiske undersøkelser på Frøya, Sør-Trøndelag; den vegetasjonshistoriske utviklingen fra sen-istiden og fram til idag*. Cand.real. oppgave. Universitetet i Trondheim. 234 s.

Paus, A. 1989: Late Weichselian vegetation, climate, and floral migration at Eigebakken, South Rogaland, southwestern Norway. *Review of Palaeobotany and Palynology* 61, 177-203.

Paus, A. 1995: The Late Weichselian and early Holocene tree-birch history in S. Norway and the Bølling Betula time-lag in NW Europe. *Review of Palaeobotany and Palynology* 85, 243–262.

Paus, A. 2010: Vegetation and environment of the Rødalen alpine area, Central Norway, with emphasis on the early Holocene. *Vegetation History and Archaeobotany* 19, 29–51.

Paus, A. 2021: Lake Heimtjønna at Dovre, Mid-Norway, reveals remarkable late-glacial and Holocene sedimentary environments and the early establishment of spruce (*Picea abies*), alder (*Alnus* cf. *incana*), and alpine plants with present centric distributions. *Quaternary International* 580, 38-52.

Paus, A. 2022: Furustubber på Skavdalsfjellet belyser Bergens skogshistorie. *Årringen* 2020-21, 83-91.

Paus. A., Velle, G., Berge, J. 2011: The Late-glacial and early Holocene vegetation and environment in the Dovre mountains, central Norway, as signalled in two late-glacial nunatak lakes. *Quaternary Science Reviews* 30, 1780-1796.

Paus, A., Boessenkool, S., Brochmann, C., Epp, L.S., Fabel, D., Haflidason, H., Linge, H. 2015: Lake Store Finnsjøen; a key for understanding Lateglacial/early Holocene vegetation and ice sheet dynamics in the central Scandes Mountains. *Quaternary Science Reviews* 121, 36–51.

Paus, A., Haflidason, H., Routh, J., Naafs, B.D.A., Thoen, M.W. 2019: Environmental responses to the 9.7 and 8.2 cold events at two ecotonal sites in the Dovre mountains, mid-Norway. *Quaternary Science Reviews* 205, 45-61.

Paus, A., Brooks, S.J., Haflidason, H., Halvorsen, L.S., Velle, G. 2023. – From tundra to tree-birch; Late-glacial environment and vegetation oscillations at the ecotonally positioned Bjerkreim, Dalane in South Rogaland, southwestern Norway. Sendt til review til *Quaternary Science Reviews* .

Pigott, C.D., Huntley, J.P., 1981: Factors controlling the distribution of *Tilia cordata* at the northern limits of its geographical range. III. Nature and causes of seed sterility. *New Phytol*. 87, 817-839.

Simonsen, A. 1980: Vertical variations of Holocene pollen sedimentation at Ulvik, Hardanger, SW-Norway. *AmS Varia* 8, 1–86.

Steffensen, J.P., Andersen, K.K., Bigler, M. et al. 2008: High-Resolution Greenland Ice Core Data Show Abrupt Climate Change Happens in Few Years. *Science* 321, 680-684.

Svendsen, J. l., Mangerud, J. 1990: Sea-level changes and pollen stratigraphy on the outer coast of Sunnmøre, western Norway. *Norsk Geologisk Tidsskrift* 70, 111-134.

Svendsen, J.I., Briner, J.P., Mangerud, J. et al. 2015. Early break-up of the Norwegian Channel ice stream during the last glacial maximum. *Quaternary Science Reviews* 107, 231–242.

Tjemsland, A. 1983: *Vegetasjonshistoriske og paleolimnologiske undersøkelser av Rekkingdalstjørna og Sengsvatnet. Fedje, Hordaland*. Cand.real.oppgave ve Botanisk Inst., UiB. 213 pp.

Vasskog, K., Svendsen, J.I., Mangerud. J., Haaga, K.A., Svean., Lunnan, E.M. 2019: Evidence of early deglaciation (18 000 cal a BP) and a postglacial relative sea-level curve from southern Karmøy, south-west Norway. *Journal of Quaternary Science* 34(6), 410-423.

Vorren, T.O., Mangerud, J., 2006: *Istider kommer og går*. In: Ramberg, I., Bryhni, I., Nøttvedt, A. (eds): Landet blir til. Norges Geologi. pp. 478–531: Norsk Geologisk Forening.

Westergaard, K.B., Zemp, N., Bruederle, L.P., Stenøien, H.K., Widmer, A., Fior, S. 2019: Population genomic evidence for plant glacial survival in Scandinavia. *Molecular Ecology* 28 (4), 818–832.

Ødegård, R.S., Nesje, A., Isaksen, K., Andreassen, L.M., Eiken, T., Schwikowski, M., Uglietti, C. 2017: Climate change threatens archaeologically significant ice patches: insights into their age, internal structure, mass balance and climate sensitivity. *The Cryosphere* 11, 17–32.