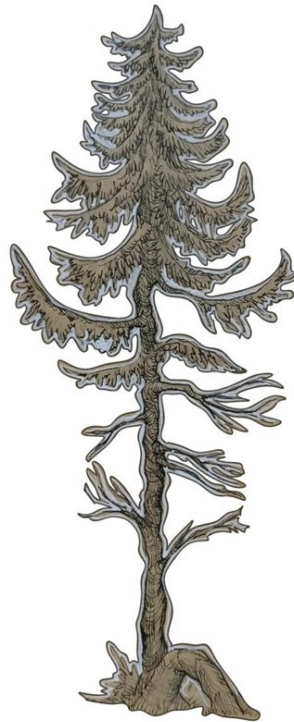


Granens ankomst och etablering i Skandinavien under postglacial tid

Pontus Funck

Examensarbeten i geologi vid Lunds universitet,
kandidatarbete, nr 637
(15 hp/ECTS credits)



Geologiska institutionen
Lunds universitet
2022

Granens ankomst och etablering i Skandinavien under postglacial tid

Kandidatarbete
Pontus Funck

Geologiska institutionen
Lunds universitet
2022

Innehåll

1.0	Introduktion	7
1.1	Syfte och frågeställning	7
1.2	Forskningsområdets relevans	7
2.0	Bakgrund	7
3.0	Metoder	9
4.0	Resultat	9
4.1	Pollendata	9
4.2	Makro- och megafossil	10
4.3	Genetiska analyser	12
5.0	Diskussion	13
5.1	Granen under istiden	13
5.2	Granens spridning och överlevnad	14
5.3	Pollenanalys och makrofossil som tolkningsunderlag	15
5.4	Egna tankar	16
6	Tack	16
7	Referenser	16

Sammanfattning

PONTUS FUNCK

Funck, P., 2022: Granens ankomst och etablering i Skandinavien under seneglacial tid. *Examensarbeten i geologi vid Lunds universitet*, Nr. 637, 17 sid. 15 hp.

Sammanfattning: Att förstå hur vegetation reagerar på klimatförändringar är viktigt av flera skäl, inte minst ekonomiska när det gäller träd som är betydelsefulla för skogsbruket såsom gran (*Picea abies*) och tall (*Pinus Sylvestris*). För att förstå detta behövs kunskap om de mekanismer som ligger bakom trädarternas respons på förändringar i deras levnadsmiljö, vilket man kan få från paleoekologisk forskning baserad på pollenanalyser, aDNA-analyser och makrofossilanalyser. Denna litteraturstudie behandlar litteratur om granens förekomst i Skandinavien under och efter den senaste istiden med utgångspunkt från fynd av vedrester och kottar av gran som gjorts i den skandinaviska fjällkedjan under 1990-talet och 2000-talet i områden som har tolkats som klimatiskt gynnsamma, s.k. kryptiska refugier. Syftet är att försöka sammanfatta kunskapsläget kring granens förekomst i Skandinavien under holocen och seneglacial tid samt utvecklingen kring detta fram till idag. Fynden som uppvisar åldrar från tidig holocen har främst gjorts i centrala delarna av den skandinaviska fjällkedjan och de har, på grund av sina signifikanta åldrar, givit upphov till diskussioner kring granens historia i Skandinavien och ifrågasatt den traditionella synen på granens invandring till och spridning inom Skandinavien, bland annat har hypoteser framförts om att granen ska ha funnits väster om fjällkedjan och spridits österut därifrån. De äldsta fynden av gran som behandlas i denna studie är 12900 år gamla och är i form av vedrester som hittats vid Åreskutan år 2001. Det har även framförts hypoteser från forskare angående de glaciala förhållandena under seneglacial tid vad beträffar istäcket och klimatet under och efter istiden. Forskare från flera olika discipliner har gett sin syn på hur dessa fynd bör tolkas samt kommit med egna tolkningar. Många undersökningar gjordes i samband med dessa fynd och diskussioner pågår än idag. Bland annat har man tittat på genetiska indikatorer som visar på skillnader mellan granar i västra och östra Skandinavien.

Nyckelord: gran, *picea abies*, makrofossil, megafossil, pollenanalys, skogshistoria.

Handledare: Mats Rundgren

Ämnesinriktning: Kwartärgeologi

Pontus Funck, Geologiska institutionen, Lunds universitet, Sölvegatan 12, 223 62 Lund, Sverige. E-post: po2872fu-s@student.lu.se

Abstract

PONTUS FUNCK

Funck, P., 2022: The spruce's arrival and establishment in Scandinavia during the postglacial. *Dissertations in Geology at Lund University*, No. 637, 17 pp. 15 hp (15 ECTS credits).

Abstract: The understanding of how vegetation reacts to climate changes can be considered important for many reasons, not least economical when it comes to trees that are important for forestry industry like spruce (*Picea abies*) and pine (*Pinus Sylvestris*). To understand this we need knowledge about the mechanics that lie behind these tree species' responses to changes in their environment, which can be derived from paleoecologic research based on pollen analysis, aDNA-analysis and macrofossil analysis. This literature study deals with literature about the presence of spruce in Scandinavia during and after the last glacial based on findings of wood, seeds and cones from spruce which have been made in the Scandinavian mountains during the 1990s and 2000s in areas which have been interpreted as climatically favourable for the survival of spruce in so called cryptic refugia. The purpose of this study is to summarize the state of knowledge around the presence of spruce in Scandinavia during the Holocene and late glacial together with the development of this knowledge until today. The wood findings, which reach ages from the early Holocene have been found mainly in the central Scandinavian mountain range and they have been dated to significantly high ages which has led to discussions around the history of the species in Scandinavia and questioned the traditional view of the spruce immigration and spread in this region. For example there are hypotheses that spruce could have lived along the west coast of Norway during the glacial and spread eastwards from there. The oldest findings of spruce that are being discussed here are around 12900 years are from a piece of wood that was found at Mt. Åreskutan 2001. There have also been new hypotheses in relation to this by scientists in regards to the ice sheet and climate during and after the last deglaciation. Scientists from multiple disciplines have given their perspective on how these spruce findings should be interpreted and some have made studies as a result of these. Multiple studies were made in context to these findings and the discussion is still active today. Among other studies, scientists have investigated the genetical differences between spruce populations in western and eastern Scandinavia.

Keywords: spruce, picea abies, macrofossil, megafossil, pollenanalysis, forest history.

Supervisor(s): Mats Rundgren

Subject: Quaternary Geology

Pontus Funck, Department of Geology, Lund University, Sölvegatan 12, SE-223 62 Lund, Sweden. E-mail: po2872fu-s@student.lu.se

1.0 Introduktion

Under 1990-talet och tidigt 2000-tal gjordes flera fynd av vedrester och kottar från gran i torvmarker och sjöar i de svenska fjällerna som visade sig vara väldigt gamla och därmed utmanade traditionella teorier om granens spridning till och inom Skandinavien efter den senaste istiden (Kullman 2001). Detta ledde till en debatt som än idag pågår mellan skogshistoriskt intresserade forskare som arbetar med olika metoder. Den traditionella teorin, som baseras på pollenanalyser av torv och sjösediment, säger att granen invandrade till Skandinavien från öster, från Finland, Baltikum och Ryssland för ungefär 3000 år sedan som tidigast (Huntley & Birks 1983, Seppä et al. 2009). Det är erkänt bland forskare att granens utbredning var begränsad till två olika s.k. refugier i Europa under den senaste istiden, ett sydligt refugium i området som idag är Italien, Balkan och Iberiska halvön samt ett refugium i östra Centraleuropa vid området kring dagens Belarus och Ukraina (Giesecke & Bennet 2004). Det är dock enbart granpopulationen från det östliga refugiet som tros ha invandrat till Skandinavien, då de två populationerna skiljer sig för mycket genetiskt för att det skulle kunna vara den sydliga populationen som migrerat norrut (Nota et al. 2022).

Med utgångspunkt från dessa nya fynd utvecklades och presenterades teorier om när granen etablerade sig i den skandinaviska fjällkedjan, samt hur den tog sig dit och varifrån. Enligt dessa teorier kom granen dit från områden längs den norska västkusten som var isfria under den senaste istiden (Kullman, 2002), men detta mötte hård kritik från en del forskare då man ifrågasatte dateringen och metodiken bakom denna datering (Birks et al. 2006). Baserat på DNA-analys har det nyligen även föreslagits att det istället skedde en tidig migration av gran från öster och eventuellt även från södra Sverige (Nota et al. 2022).

1.1 Syfte och frågeställning

Detta arbete är en litteraturstudie om granens förekomst i Skandinavien under seneglacial tid och början av holocen (postglacial tid), och syftet är att sammanfatta hur kunskapsläget inom detta ämnesområde har sett ut tidigare och ser ut idag. Arbetet ämnar undersöka de olika perspektiv på ämnet som har förekommit sedan diskussionen kring granens invandring och spridning startade och fram till idag, då det under denna tid har förekommit flera olika synpunkter från forskare med olika vetenskaplig bakgrund. Arbetet baseras på litteratur som beskriver och diskuterar de olika makrofossilfynd som gjorts under 1990-talet och senare samt pollenanalyser relaterade till dessa fynd. Litteratur om granens förekomst i andra delar av Skandinavien under Weichsel-istiden och början av holocen baserade på paleoekologiska metoder och aDNA-

undersökningar inkluderas också.

Arbetet utgår ifrån dessa inledande frågeställningar:

- ◆ Överlevde granen senaste istiden i Skandinavien? Var fanns den då och hur kunde den överleva där?
- ◆ Hur och när spred sig granen till den skandinaviska fjällkedjan, och hur kunde den klara sig där under seneglacial tid?
- ◆ Går det att förklara de stora skillnaderna mellan hur granens historia i Skandinavien traditionellt har tolkats utifrån pollendata och hur den tolkas baserat på de makrofossilfynd som har gjorts de senaste decennierna?

1.2 Forskningsområdets relevans

Forskning som bedrivs inom det här området bidrar till ökad kunskap inom paleoekologi och kan ligga till grund för klimat- och miljörekonstruktioner. Paleoekologisk kunskap kan i sin tur användas för att tolka hur enskilda arter och växtsamhällen reagerar på specifika klimatförändringar (Kullman 1996), vilket gör det relevant på olika sätt idag då klimatförändringar är ett högaktuellt ämne. Granen i sig är av socioekonomiskt intresse (Nota et al. 2022). Därför kan kunskap om hur den skulle reagera på olika klimatförändringar vara intressanta för olika aktörer även ur en ekonomisk synpunkt.

2.0 Bakgrund

Gran, *Picea abies*, är ett barrträd som idag finns i hela Sverige. Utöver *Picea abies* finns i Europa även *Picea omorika* och *Picea obovata* (Lindbladh 2022). Gran har trots vara det sista av de boreala träden som invandrat till Sverige (Kullman 1996). Gran trivs i kontinentala områden med fuktiga marker och höga sommartemperaturer. På grund av dess känslighet för torka är det viktigt för gran att växa med tillgång till vatten och samtidigt ett tillräckligt flöde för att vattnet inte ska frysa och därmed bli otillgängligt för granen under kalla vintrar. Trädet börjar producera pollen, om förhållandena är rätt, vid 30-40 års ålder och har förhållandevis tunga pollenkorn (Kullman 2001; Giesecke & Bennet 2004) men kan under hårda förhållanden leva mycket långa perioder utan att producera pollen (Parducci et al. 2012). I miljöer som är tuffare för gran, till exempel i fjällerna, förekommer den som s.k. krummholz som är ett slags dvärg/busktillstånd där den har flera stammar och mycket lägre höjd (Öberg & Kullman 2011). Under ogynnsamma förhållanden kan gran överleva under lång tid enbart genom asexuell fortplantning, vilket kan resultera i flera stammar som tillsammans utgör en och samma genetiska individ (Mackethun 2015).

År 1995 publicerades en artikel skriven av Leif Kullman där han presenterade en undersökning av en grupp granar i Handöl, Jämtland. Där, på berget Stors-

nasen vid en plats som är en idag ogästvänlig miljö för gran, hittade han subfossil i form av barr, frön och vedrester (Kullman 1995). Kol-14-datering visade att en vedbit var 5500 år gammal, vilket skulle innebära att gran funnits på platsen 2000 år tidigare än vad man tidigare trott baserat på pollendata. De åldrar presenterade i denna studie har kalibrerats med hjälp av kalibreringskurvan IntCal20 (Reimer et al. 2020) i de fall då de enbart varit presenterade som C14-åldrar i litteraturen. Utöver detta fynd lägger Kullman fram en gammal teori om att gran kan ha kommit till regionen vid samma tid som tall (*Pinus Sylvestris*), vilken då troddes ha kommit för lite mindre än 9000 år sedan då området blev isfritt efter den senaste istiden (Kullman 1995). Den tidigare dominerande teorin har varit att granen invandrat från Finland och Ryssland för ungefär 3000 år sedan (Huntley & Birks 1983, Seppä et al. 2009). Numera är Leif Kullman professor emeritus i naturgeografi på Umeå universitet och har länge arbetat med att studera bland annat hur trädgränsen i de svenska Skanderna har förändrats som en följd av klimatförändringar (Lindbladh 2021).

Kullman följer sedan upp detta med flera artiklar baserade på omfattande undersökningar där han presenterar fler, äldre subfossil som stödjer hans teorier (Kullman 1996, 2001, 2002, 2006, 2008). 1996 skriver han om makrofossil från gran som daterats till att vara 9000 år gamla. Han kritiserar även här pollendata som grund för rekonstruktion av tidigare klimat och vegetation, särskilt när det gäller migration och kolonisering av arter (Kullman 1996). Det äldsta fyndet av gran som gjordes var 12900 år gammalt och hittades vid Åreskutan i södra Skanderna som tros ha varit ett isfritt område i form av en nunatak. I samband med artikeln där dessa fynd presenteras nämner han även att gran förekom i Norge redan tidigare än för 8000 sedan (Kullman 2001). Han nämner även i sin diskussion att det finns klimatrekonstruktioner som tyder på ett klimat där gran skulle kunna ha växt längs norska kusten under senoglacial tid. I och med det ansåg han att det även funnits en möjlighet till tidig migration av gran från väst till öst (Kullman 2001). Detta styrker han senare med hänvisningar till tidigare fynd vid norska kusten i form av fossil av en ekorre som daterats till 10400-11500 år sedan. Han menar att denna art är väldigt förknippad med gran och tall, vilket skulle innebära ett starkt bevis för att dessa träd skulle ha funnits där under samma tid som ekorren (Kullman 2002).

Hilary Birks och John Birks riktar tillsammans med Eiliv Larsen hård kritik mot Kullmans fynd och teorier och ifrågasätter hans metoder (Birks et al. 2005). Dessa är forskare inom paleoekologi med inriktning på växtmakrofossilanalys och pollenanalys. De anser att makro- och megafossilerna från Åreskutan sannolikt är kontaminerade och därmed ett olämpligt underlag för datering. De påpekar att subfossilerna eventuellt kan

vara långt äldre, från en tidigare interglacial och att de ska kunna ha bevarats under delar av isen där erosion har varit mindre. Man påpekar även att vegetationen i senoglacial tid, i nordvästra Norge, saknade träd och menar att Kullman bortser från dessa perspektiv. Enligt Birks et al. (2005) är sannolikt ekorren som Kullman (2002) nämner ett misstag då de skelettdelar som dateringen utfördes på funnits i ett bulkprov med flera andra djur och därmed är inte åldern som Kullman använder nödvändigtvis för ekorren (Birks et al, 2005). Kullman svarar Birks et al. (2005) i en artikel från 2006 där han försvarar dateringen av de fynd han gjort samt nekar till att det funnits kontamination i proverna som daterats. Han försäkrar att datering har gjorts på välkända laboratorier och att all metodik för att få bort eventuell kontaminering har följts (Kullman 2006). I sitt svar presenterar han även bevis, efter ett besök på Andöya i Nordorge: en rot från björk som daterades till att vara 20500 år gammal. I och med detta drar han slutsatsen att avsaknaden av träd längs norska kusten under senoglacial tid inte är ett acceptabelt argument mot hans teorier (Kullman 2006).

Två forskare vid namn Ulf Segerström och Henrik von Stedingk undersöker Kullmans teorier angående en tidig förekomst av gran i norra Skandinavien utifrån ett perspektiv med fokus på pollenanalys. Man tittar här på problematiken kring huruvida pollenförekomst har berott på spridning från lokala träd eller om de har spridits från populationer långt bort (Segerström & von Stedingk 2003). Då man undersökte pollenförekomsten i torvlagerföljder från det område där Kullman (1995) gjort sina makrofossilfynd, hittade man pollen som samstämmer med dessa och ansåg att det var fullt möjligt att gran skulle kunna ha förekommit på platsen för 9000 år sedan. De påpekar dock att man inte kan utesluta långdistanstransport av pollen eftersom det är mycket små mängder av granpollen i de äldre sedimenten (Segerström & von Stedingk 2003).

Teorin om granens förekomst i norra Skandinavien i tidig holocen får även stöd från forskare inom genetik som studerar fragment av gammalt DNA (ancient DNA eller aDNA). 2012 publicerade Laura Parducci m. fl. en artikel som stärker idén om att granen migrerat från väster baserat på DNA-undersökningar (Parducci et al. 2012a). Man har funnit DNA från gran och tall i sjösediment på Andöya i nordvästra Norge som dateras till att vara 22000 respektive 17700 år gamla. Genetiska indikatorer hos nutida träd pekar på en likhet som är stark bland de västra granpopulationerna och sedan blir svagare österut vilket talar för att granen överlevt istiden i väst och migrerat österut snarare än det omvända (Parducci et al, 2012a). Detta kritiserar av Birks med flera som ifrågasätter pålitligheten hos aDNA från sjösediment samt risken för kontaminerade prover (Birks et al. 2012). De poängterar även att de isfria nunatakerna där träden skul-

le ha funnits är främst täckta av stenblock vilket är en miljö som varken gran eller tall växer i idag. Parducci et al. (2012b) försvarar detta med att sjösedimenten inte har varit kontaminerade och att man även här följt protokoll för att undvika eventuell kontaminering.

2022 publicerades en artikel av Kevin Nota med flera som presenterar data som indikerar att gran fanns i Fenoskandia redan för 14700 år sedan men att dessa granar kom från öster tidigt under holocen tid istället för från väster (Nota et al. 2022). Även denna undersökning baseras på DNA-analyser, både av sediment (aDNA) och levande träd. Man tar i denna artikel upp olika problem med de två teorierna som behandlar granens migration från väst respektive öst. Man har här jämfört DNA från träd i skandinaviska fjällkedjan med träd som växt i norra Europa och då kommit fram till att det är troligt med en tidig migrering av gran från öst som sedan följts av den senare migration under holocen som stöds av pollen-data. Det diskuteras även att gran kan ha kommit från södra Sverige och följt isen när den dragit sig tillbaka under senglacial tid men det poängteras att detta saknar underlag i form av makrofossil (Nota et al, 2022).

3.0 Metod

Detta arbete har utförts genom informationshantering i form av läsning av artiklar och böcker. Litteraturen har främst tillhandahållits av handledare men även genom relevanta sökmotorer som Web of Science och Researchgate samt sökning på bibliotek. Fraser som använts vid sökning är till exempel "Picea abies scandinavia holocene", "Picea abies macrofossil" och "Picea abies immigration pattern". Fokus vid sökning har främst varit på makrofossil av gran i Skandinavien samt spridning av gran. Det har även behövts undersökas referenser i vissa av artiklarna som använts för att djupare förstå vissa detaljer. En stor del av informationshanteringen har bestått att begränsa litteraturen i förhållande till ansedd relevans då sökträffar har varit många.

De artiklarna som beskrivs i studien har använt sig av data som man fått från bland annat datering av prover och rekonstruktion av vegetations spridningsmönster genom:

- ◆ Makro-/megafossil som grävts fram eller hittats direkt på bar mark som sedan C14-daterats och/eller undersökts med avseende på DNA.
- ◆ Pollenanalys vars prover man fått bland annat genom provtagning med borrh i sjösediment och torv. Analys har sedan gjorts med avseende på mängd och relativa frekvenser jämfört med andra träslags pollen för att sedan kunna använda denna information vid modellering och andra djupare analysmetoder.

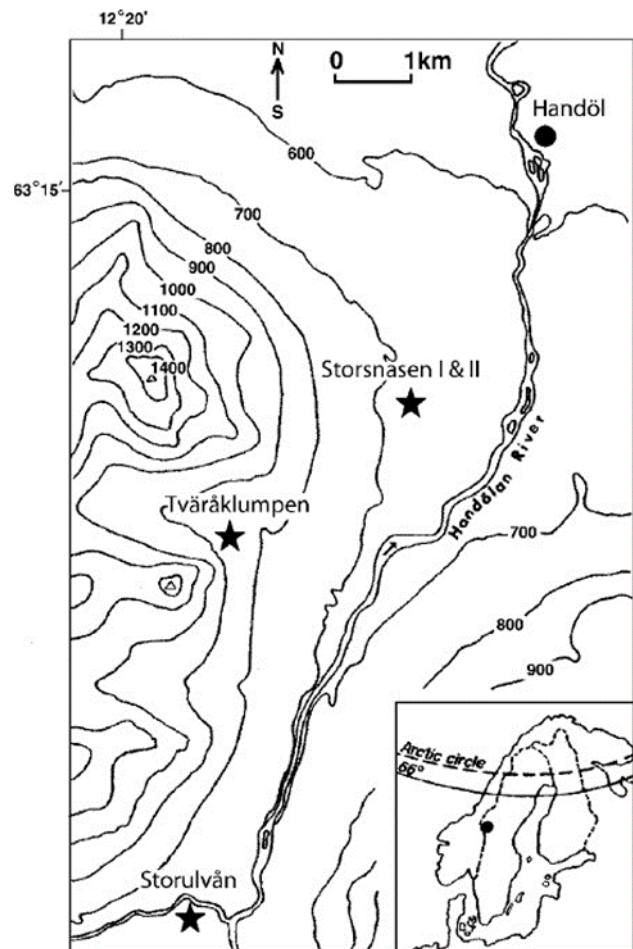
Planering av arbetet har skett dels individuellt och dels tillsammans med handledare. Kalibrering av ocalibrerade C14-åldrar har också gjorts med hjälp av kalibreringskurva (Reimer et al. 2020).

4.0 Resultat

Nedan följer en sammanställning av resultat från artiklar relevanta till denna studie. Dessa resultat är uppdelade beroende på vilken metodik som de baseras på samt kronologisk ordning för respektive metodik.

4.1 Pollendata

Det har gjorts en del undersökningar baserade på pollenanalys i den skandinaviska fjällkedjan sedan 1995 då Kullman gjorde de första makro- och megafossilfynden. Bland annat har Segerström och von Steudingk (2003) undersökt området där Kullman hittat flera megafossil nära berget Storsnasen längs Åreälven i Jämtland (Figur 1). Man tog här fyra borrhkärnor (i torv) av vilka man använde totalt 181 prover för pollenanalys, 68 prover vardera från borrhkärnor från lokalerna Storsnasen I respektive Storulvån, 23 från Storsnasen II samt 22 från Tväråklumpen. Då man daterat torven från kärnorna kunde man konstatera att tor-



Figur 1: Området där man provtagit. Detta är samma område som Kullman undersökt 1995. Från Segerström & von Steudingk (2003).

vavsättning har pågått i området de senaste 9500-10000 åren och att lagerföljderna från två av lokalerna (Storsnasen och Storulvån) täcker nästan hela holocen. Borrkärnan som togs vid Tväråklumpen visar ett lite mindre tidsintervall, mellan 7000 och 8000 år före nutid. Pollendiagrammen visar att granpollen förekommer vid lokalen Storulvån för 9000 år sedan i små mängder och, något senare, vid Storsnasen där pollen från gran hittats i prover som daterats till 8500 år i regelbunden liten mängd som sedan ökar för 5500 år sedan (Figur 2). Vid Tväråklumpen hittades inga granpollen före mitten av holocen för ungefär 5000 år sedan men de blir vanliga vid denna lokal för 3000 år sedan (Segerström & von Stedingk 2003).

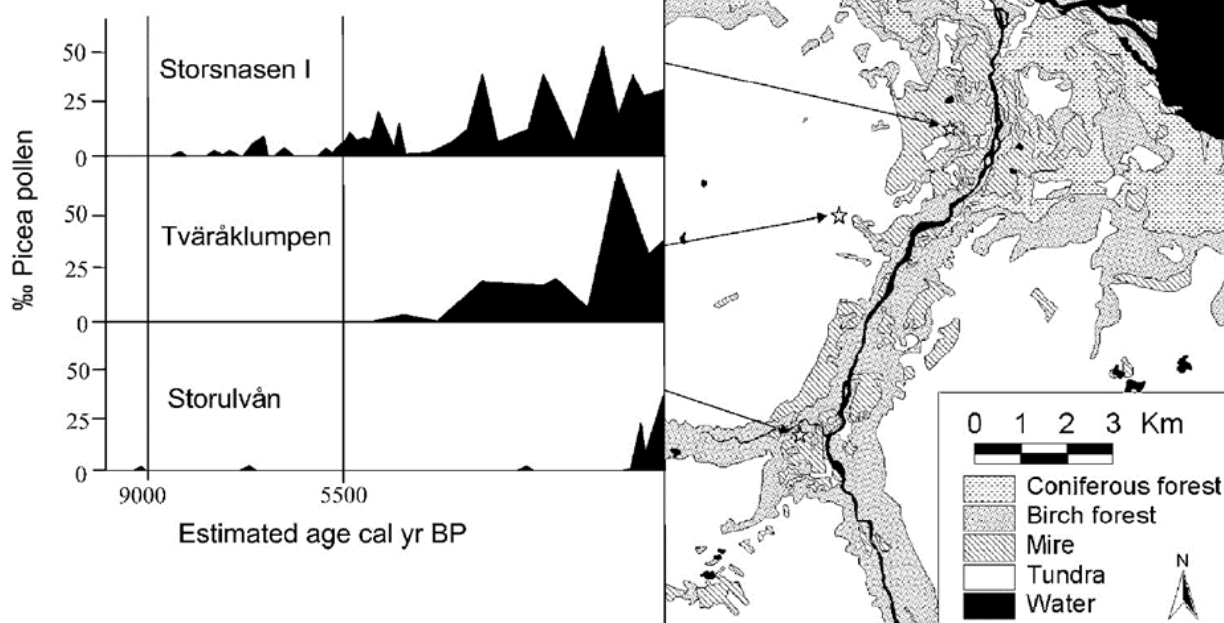
Giesecke och Bennet gjorde i sin artikel från 2004 en sammanställning av 331 pollendiagram från Nordvästra Europa för att få en ökad förståelse för spridningen av gran i Fennoskandia då tidigare tolkningar av hur detta har gått till ifrågasatts i och med de nya fynd av makrofossil som gjorts i Skanderna. Det man har gjort är att man tittade på förekomst av pollen på en plats och hur frekvensen förändras över tid för att sedan med hjälp av detta kunna tolka hur gran i det här fallet spridits. Resultaten i deras studie ger en god bild av den storskaliga spridning för gran i Europa och Skandinavien baserat på pollendata och tyder på en generell spridning av gran från östsydost mot västnordväst med en ankomst till Skandinavien för 5000 år sedan. Dock förekomster av mindre mängder granpollen i både Sverige och Norge tidigare än så. En mera storskalig spridning av gran har enligt dessa resultat börjat för 8000 år sedan söder om Ladogasjön i Ryssland (Giesecke & Bennet 2004).

4.2 Makro- och megafossil

De subfossil som ligger till grund för detta arbete är främst de som presenteras i Kullmans artiklar från 1995, 1996, 2001, 2002, 2006, 2008 samt 2011. Området där de hittats är främst centrala skandinaviska fjällkedjan och längs Norges västkust (Fig 3). Subfossil ha påträffats i form av kottar, frön, stammar eller andra vedrester och barr (Kullman 2001). Även subfossil av andra träd såsom björk och tall har hittats på flera av dessa platser och av höga åldrar (Kullman 2002). Fynd av hög ålder för respektive artikel har valts ut och presenteras i Tabell 1.

Vid Handöl i Jämtland, på berget Storsnasens östra sida gjordes en undersökning vid en grupp träd bestående av gran och björk (Kullman 1995). Där hittades en bit av en stam som visade sig tillhöra gran och daterades till 5500 år före nutid. Fynden gjordes i ett lager av humus under träden. Platsen utgörs av en flack sluttning med ett omliggande myrlandskap med lite vegetation bortsett från låga växter som buskar. På platsen ansamlas smältvatten från högre höjd då platsen ligger nära dalgången nedanför berget. Kullman beskriver det som en oas i en annars ogästvänlig miljö för gran. Träden kan även ha skyddats från skogsbränder på grund av närliggande vattendrag vilka fungerat som en barriär för spridning av brand (Kullman 1995).

Under en senare undersökning vid Storsnasen hittades fem subfossil varav tre daterades till omkring 9000 år före nutid (Kullman 1996). Dessa hittades intill en snöleiga under en nu levande krummholz-gran som här finns i lokala sänkor ofta i samband med rinnande vatten. Vissa av proverna kunde tas direkt under de levande granarna under 20-30 centimeter humus.



Figur 2: Diagram över pollenmängd i procent för de tre lokalerna som undersökts. Från Segerström & Stedingk (2003).



Figur 3: Några av de områden där Kullman gjort sina undersökningar och fynd. 1: Åreskutan, 2: Helagsfjället, 3: Städjan, 4: Andöya. Från Kullman (2008).

Kullman nämner även här att pollen från gran hittats i jordlagren vid den aktuella platsen men inget om åldern på dessa pollen.

Mellan åren 1996 och 1998 gjordes en studie som sträcker sig 800 kilometer i nord-sydlig riktning där Kullman reste över 10000 kilometer i norra och mellersta Sverige samt även delar av östra Norge (Kullman 2001; Lindbladh 2022). Undersökningen var osystematisk och provtagning gjordes på platser som bland annat diken med skärningar i torv längs

färdvägen. Provtagningen resulterade i vedrester och kottar (och fjäll från dessa), framförallt kottar där det kan ha funnits andra träd då vedrester från gran kan vara svåra att skilja från tall i fält om det inte finns bark. Totalt sammanställdes resultaten från 76 subfossil där åldrarna sträcker sig från 500 till 12900 år före nutid. Vissa av vedrester är stora nog för att härstamma från granar i trädform (till skillnad från krummholz). Ett subfossil med ålder på 11000 år hittades på en plats 400 meter ovan dagens trädgräns. I denna publikation diskuteras även subfossil från insekter längs Norges kust där barrträd skulle kunna ha funnits under senglacial tid. Då dessa insekter är en indikator på hur klimatet har varit, menar han att detta stärker hans teori om ett västligt refugium för träd (Kullman 2001). Under denna undersökning hittades även subfossil från björk och tall av höga åldrar. Detta diskuterar Kullman i en artikel från 2002. En stam från björk daterades till att vara 17200 år gammal samt en stam från tall till 13600 år. Dessa fynd av hög ålder, inklusive granfyndet som var 12900 år gammalt, gjordes vid berget Åreskutan i Jämtland nedanför en sluttning där terrängen blir något flackare. Unga träd hittades här där perenna snöfält har tunnats ut som en följd av ett varmare klimat. Subfossilerna som hittades här låg på bar mark där snötäcket dragit sig tillbaka och ej i torv. Alltså tros snötäcket ha bevarat dem. Kullman påpekar även att storlekarna på dem utesluter att de kunnat transporterats till platsen med vind från lägre höjd. Slutligen nämner han ett makrofossilfynd av ekorre som gjorts i anslutning till en grotta vid norska kusten som daterats till 10400 till 11500 år före nutid vilket han menar är mycket förknippat med gran och tall då ekorren är be-

Tabell 1: Urval av subfossil av särskilt intresse från centrala fjällkedjan samt Andöya längs norra Norges kust (Fig 3). Åldern är ungefärlig och kalibrerad och uppskattad efter kalibreringskurva för C14-datering.

Plats	Typ av subfossil	Ålder (år BP)	Årtal vid publicering
Storsnasen (Jämtland)	Stam (gran)	5500	(Kullman 1995)
Storsnasen (Jämtland)	Träbit (gran)	9000	(Kullman 1996)
Storsnasen (Jämtland)	Träbit (gran)	9000	(Kullman 1996)
Tväråklumpen (Jämtland)	Träbit (gran)	6400	(Kullman 1996)
Getryggen (Jämtland)	Träbit (gran)	6050	(Kullman 1996)
Sylarna (Jämtland)	Träbit (gran)	9550	(Kullman 2001)
Blåhammarfjället (Jämtland)	Träbit (förkolnad) (gran)	9300	(Kullman 2001)
Barfredhågna (Dalarna)	Kotte (gran)	9500	(Kullman 2001)
Åreskutan (Jämtland)	Träbit (gran)	12900	(Kullman 2001)
Åreskutan (Jämtland)	Träbit (gran)	12500	(Kullman 2001)
Andöya (Norge)	Rot (björk)	20500	(Kullman 2006)
Fulufjället (Dalarna)	Rot (gran)	9550	(Öberg & Kullman 2011)

roende av dessa träd vilket är en indikator på en lokal förekomst (Kullman 2002).

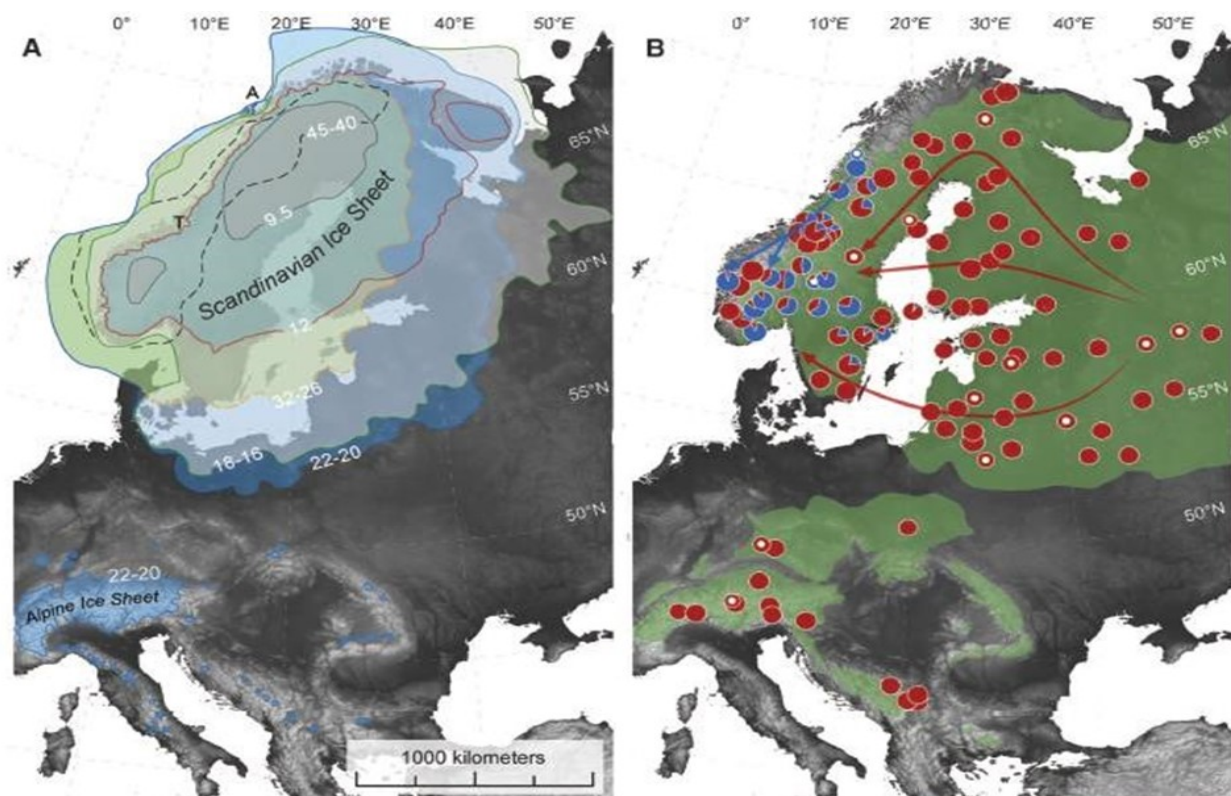
Under en resa till Andöya längs Norges kust hittade Kullman ett subfossil i form av en rot från björk som daterades till 20500 år före nutid. Den hittades i en liten dalgång där det idag växer björk och längst ned i dalgången finns en myr (Kullman 2006).

2011 publicerade Lisa Öberg tillsammans med Leif Kullman en artikel angående en undersökning i Dalarna och Härjedalen där man funnit fler subfossil från gran av hög ålder (Öberg & Kullman 2011). Området som var aktuellt för undersökningen har bergstoppar på en höjd mellan 875 och 1278 meter över havet med skog 300-400 meter nedanför topparna. Vid trädgränserna i området som bestod främst av björk, tall och ek, och ovan dessa trädgränser fanns även torv i små mängder. Man hittade totalt 46 subfossil från fem olika sorters träd utöver gran. En vedbit från tall som daterades till 12425 år före nutid och från björk som daterades till 9375 år. Man hittade även subfossil från lärkträd (9145 år gammalt), hassel (9630 år gammalt) samt ek (9530 år gammalt). Rester från gran hittades på fem olika platser ovan trädgränsen i området där granar idag främst kunnat hittas i form av krummholz med undantag i form av enstaka träd. Nitton dateringar gjordes av tio olika trädkloner, dvs. att man tog flera prover från en och samma individ. Det äldsta

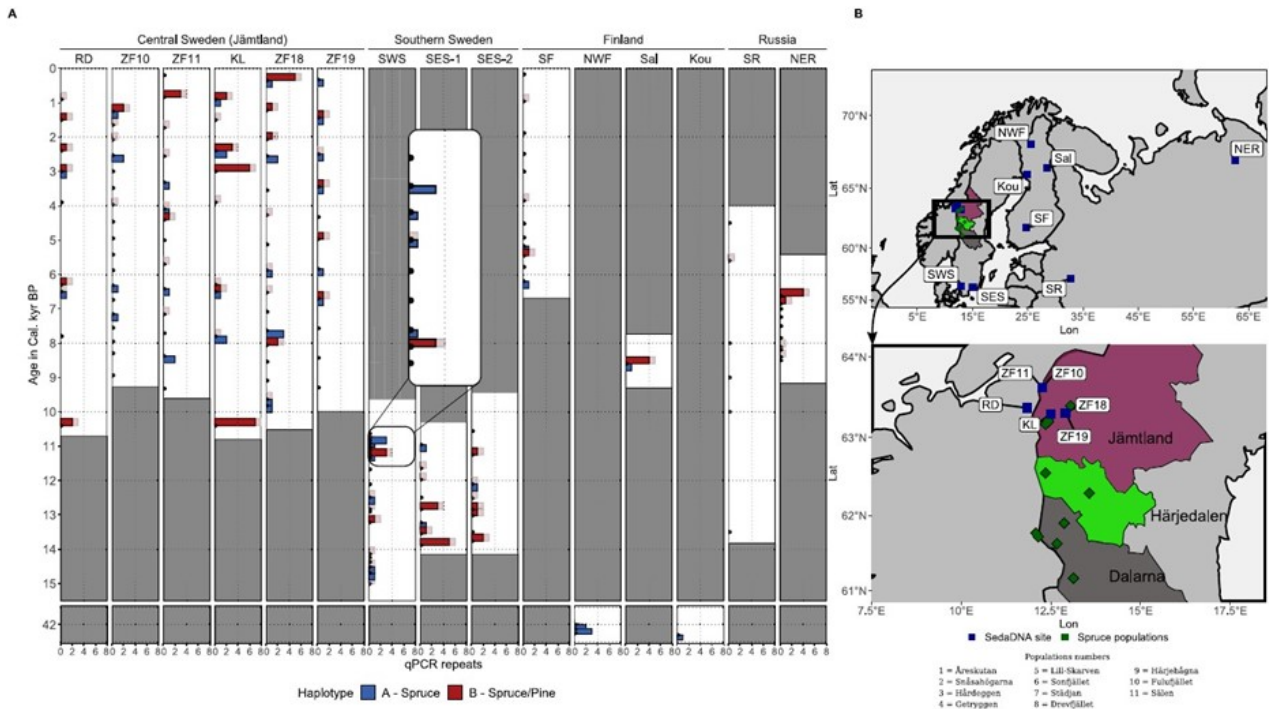
fyndet hittades under en fortfarande levande klon, ett träd och inte en krummholz-individ, även om marken nedanför täcks av ett sådant buskage. Fyndet daterades till 9550 år före nutid och man säger även att det finns olika bevis som stödjer att det skulle vara genetiskt identiskt med den levande individen. Till exempel så förklarar man att marken under individen, där fynden gjorts, inte tillåter frön att gro eller rötter att penetrera jorden och därmed skulle inte sexuell reproduktion kunnat ta vid (Öberg & Kullman 2011).

4.3 Genetiska analyser

Laura Parducci med flera andra forskare presenterade 2012 resultat från genetiska analyser som ger information om granens historia i Skandinavien (Parducci et al. 2012). I deras arbete har man tittat på en särskild genetisk indikator, så kallad haplotyp A och haplotyp B, som är en del av mitokondrisk DNA. Det man presenterar här är att haplotyp A, som är unik för Skandinavien, är starkare i västliga populationer och mindre förekommande successivt österut, vilket talar för en genetisk differens som skulle kunna bero på en västlig immigration av gran från Norges västra delar mot öst (Figur 4). Man har använt sig av prover från nu levande träd och aDNA (ancient DNA) från subfossil. Över 100 prover togs från levande granar i främst norra Europa. Haplotyp B, som finns i de östliga populationerna av gran,



Figur 4: A: Figur över tolkningar för hur istäcket över Skandinavien utvecklats över tid som Parducci et al. (2012) baserade på flera olika källor. A på kartan står för Andöya och T står för Trøndelag. B: Figur som visar den geografiska utbredningen av haplotyp A (blå) och haplotyp B (röd) hos gran. De röda och blå pilarna i bilden representerar spridningsvägar för granen efter



Figur 1: Resultat från de prover man tagit i respektive område. Haplotyp A (gran) representeras av blå färg och haplotyp B (gran/tall) representeras av röd färg. Från Nota et al. (2022).

hittades även i Skandinavien och man menar att haplotyp B sannolikt är en förfader till haplotyp A men att den senare måste ha funnits i Skandinavien före LGM då det tar över 200 000 år för en sådan mutation att ske. Genom datering av sediment från Trönödelag i Norge har man hittat haplotyp A i aDNA från gran som var 10300 år gammalt. Vid en annan analys av sediment från Andöya, där man tittat på kloroplast-DNA i sediment hittade man aDNA från tall som daterades till 22000 år och gran som daterades till 17700 år. Man hittade dock inte pollen från varken tall eller gran i dessa sediment (Parducci et al. 2012).

I en artikel av Kevin Nota m.fl. från 2022 presenteras resultat från en studie av aDNA från sjösediment och torv samt en jämförelse av den genetiska likheten mellan moderna träd och gamla trädkloner i skandinaviska fjällkedjan (Nota et al. 2022). Man använde mitokondrie-DNA från levande trädkloner och kombinerade dessa data med aDNA-data från 15 sedimenlagerföljder från följande områden: sex provtagningsplatser i de centrala delarna av den skandinaviska fjällkedjan, två i södra Sverige, fyra i Finland och två i Ryssland (Fig 5). Man hittade haplotyp A i fyra av de sex proverna ifrån Fjällkedjan även om det generellt var låga utslag för denna indikator, endast 54 träffar på 1176 analyser. Även i södra och nordvästra Finland detekterades haplotyp A. Det nordvästra provet från Finland är daterat till 43000 år före nutid. Jämförelse gjordes mellan 135 trädkloner och 129 skogsbildande träd. Man kunde även bekräfta att trädkloner i Fjällkedjan är nära besläktade med närbelägna och nu levande skogsträd enligt DNA-data (Nota et al. 2022).

5.0 Diskussion

Det har parallellt med att nya undersökningar gjorts följt en diskussion där forskare från olika discipliner haft olika perspektiv och inställning till de fynd som gjorts och angående granens ankomst till Skandinavien.

5.1 Granen under istiden

De resultat som presenterats i form av makro- och megafossil pekar på att granen fanns i centrala Skandinavien och längs norska kusten under holocen och seneglacial tid i små, isolerade grupper (Kullman 1995; Kullman 1996; Kullman 2001). Flera av platserna där Kullman föreslår att gran har funnits har under och snart efter istiden haft ett tufft klimat för trädslaget, vilket påpekas av Birks med kollegor, samt att dåtida nunatakter såsom berget Åreskutan saknat till stor del jordmån vilket har gjort det till en olämplig plats för gran att leva på (Birks et al. 2005). Kullman nämner redan 1995 att gran är ett tåligt trädslag, i klass med tall när det gäller temperatur. Därmed är det inte alls osannolikt att gran skulle ha kunnat finnas på ogästvänliga platser nära inlandsisen då den drog sig tillbaka under seneglacial tid (Kullman 1995). Han säger även att gran har som individer visat på bättre förmåga att överleva tuffa klimatförhållanden än tall. Dock under delar av holocen då klimatet varit varmare med torra somrar har det varit ett bättre klimat för tallpopulationer än för gran. Endast vissa särskilda mikrohabitat där jorden varit fuktigare har då varit lämpliga för gran (Kullman 1996).

Kullman (2001) argumenterar utifrån sina subfossila fynd med åldrar från tidig holocen för ett klimat i fjällen som lokalt har varit fuktigare med svalare (och därav mindre torra) somrar samt ett stabilt snötäcke som tillsammans skulle ge de fundamentala förutsättningarna för en god levnadsmiljö för gran. Slutsatsen av detta blir att gran funnits där, i dessa mikrohabitat, före den huvudsakliga migrationen för arten som skedde under i senare delen av holocen. Även dessa små populationer av gran kan sedan ha spridits då klimatet möjliggjort detta senare under holocen (Kullman 2001). I denna publikation inleder han diskussionen med att nämna de fossila insekter från en plats vid Norges kust under seglacial tid med ett klimat som skulle vara adekvat för barrträd och därmed en teori om att gran immigrerat delvis från väst, från Norge (Kullman 2001). Detta kommenterades också av Birks et al. (2005) som argumenterar för att den norska kusten varit utan träd under den aktuella tiden och att de granpollen som hittas där är långdistanstransporterade pollen. Detta svarar Kullman på då han hittar roten från björk på Andöya under sin resa. I och med detta fynd talar han emot en trädlös norsk kust under seneglacial tid (Kullman 2006). Kullman säger 2002 i samband med dateringar av gran (12900 år) som även presenteras i hans artikel från 2001, att nutida förekomst av unga träd på platsen kan indikera att klimatet under seneglacial tid varit liknande det klimat vi har idag. I relation till detta föreslås även att istäcket över Skandinavien varit mindre i utsträckning och mera fragmenterat med flera nunatakter än vad man tidigare trott (Kullman 2002). Med stöd från de makrofossil som Kullman hittat menar han i sin publikation från 2008 åter att stora bergsområden har varit isfria betydligt tidigare än vad man traditionellt trott. Han refererar till flera artiklar som han menar stödjer denna bild, att istäcket varit tunnare och mera fragmenterat vilket tillät nunatakter tidigt, vilka har fungerat som utposter för koloniserande träd. Han poängterar att avsaknaden av makrofossil längs norska kusten kan bero på att det har funnits dåligt med platser där de kan bevaras. Han menar även här att gran i krummholzform är den tåligaste typen av träd i fjällkedjan (Kullman 2008).

Baserat på sina undersökningar av DNA och aDNA drar Parducci et al. (2012) slutsatser som stödjer Kullmans förslag om att granen överlevt i västra Norge, längs kusten. De menar att populationer som burit på haplotyp A har överlevt i refugier som har haft bättre klimat för gran där. Populationerna med haplotyp A mötte sedan populationer med haplotyp B vid spridning österut, vilket medförde att de sedan blandades. De nämner även Andöya som en plats vilken tidigt var isfri redan för 26000 år sedan. Man stödjer i och med dessa resultat teorin om att granen funnits i Skandinavien under istiden (Parducci et al. 2012a). Även de möter kritik från Birks et al. (2012) som påpekar,

bland mycket annat, att klimatet på Andöya under istiden sannolikt var alldeles för ogästvänligt för gran, då även klimatet idag inte passar. Parducci et al. (2012b) svarar på detta med att frånvaro av gran idag på platsen inte betyder att den aldrig funnits där då populationer dör ut lokalt precis som de kan uppstå lokalt. Nota et al. (2022) tittar också på detta och det man kommit fram till är att haplotyp A inte begränsas till de västliga populationerna då den påträffats i sediment även öster om inlandsisen fram före LGM. Man drar slutsatserna av de DNA-data man har fått fram att de rester från gran som påträffats kommer från en population som uppkommit som en följd av en immigration från öster under seneglacial tid (Nota et al. 2022).

5.2 Granens spridning och överlevnad

Den traditionella bilden av hur granen har kommit till skandinaviska fjällkedjan har nu klart utmanats i och med dessa undersökningar och fynd som Kullman gjort och fått stöd för av flera. Det jag fokuserar på i denna litteraturstudie är tre dominerande teorier om hur detta har gått till. Den traditionella bilden är, som kort har förklarats tidigare, en immigration under sen holocen från Finland, en teori som har mycket stöd från pollendata och rekonstruktioner av spridningsmönster med hjälp av dessa (Giesecke & Bennet 2004). De skriver att för 8000 år sedan började spridningen mot väst, vilken började söder om Ladogasjön. De skriver även att man kunnat tolka små förekomster av gran baserat på pollendata för 9000 år sedan i Estland, Lettland och Litauen. Då migrationen påbörjats har granen fortsatt spridas norrut och västerut. De menar att spridningen till Sverige kan ha skett genom spridning av frön över Östersjön, då denna varit frusen i höjd med dagens Umeå. Det finns även data som tyder på en liten förekomst av gran i norra Finland redan för 9000 år sedan medan det inte finns någon data som enhälligt pekar på en lokal förekomst av gran i Sverige eller Norge före 8000 år sedan (Giesecke & Bennet 2004).

Kullman (2002), menar baserat på sina makro-och megafossilfynd att en immigration av gran från väst till den Skandinaviska fjällkedjan under seneglacial tid eller tidig holocen är sannolik. Utöver subfossilen hänvisar han till modellering av stormar från slutet av istiden vilket han menar öppnar för hypoteser om spridning med vind från väst (dvs. Norge) mot nunatakter i fjällen (Kullman 2002). Segerström och von Stedingk (2003) drar slutsatsen att de 9000 respektive 5500 år gamla fynd som Kullman gjort vid Storsnasen i Jämtland tyder på en tidig spridning till dessa områden men de kan inte helt utesluta långdistanspollen för de allra äldsta fynden. En annan sak som är viktig är att de säger här att

gran inte producerar lika mycket pollen som de flesta andra träd och buskar i den boreala vegetationen samt att gran har tyngre pollen än tall (Segerström & von Stedingk 2003). Birks et al. (2005) kommenterar även att fynden som Kullman gjort kan vara kontaminerade och därför ger fel åldrar eller att de är mycket äldre än vad dateringen visar. Det man menar med detta är att subfossilerna kan ha varit bevarade under isen på platser där det varit minimal erosion från denna. Detta är dock ett argument man påpekar svagheter i, bland annat att det inte finns några belägg för att gran växt i Jämtland under de senaste istiderna eller mellanistiderna. Även Giesecke och Bennet (2004) diskuterar Kullmans teori om en spridning från väst och menar att det inte är omöjligt att frön spridits över långa avstånd i tidig holocen och att det kan ha gett upphov till lokaler med små grupper av granar. Öberg och Kullman (2011) hävdar att gran växt på området i fjällen (Dalarna) som undersökts, när man studerade grankloner, genom hela holocen. Man säger även att en teori om migration från väster får stöd av forskning som hittat genetiska spår som avviker från granpopulationer i centrala Skandinavien. Man menar även här att det finns mycket stöd för att gran, istället för att ha migrerat från refugier långt borta, har migrerat från närliggande kryptiska refugier (Öberg & Kullman 2011).

En tredje teori är att granen skulle ha kommit från öster i ett tidigare skede under början av holocen (Kullman 2001). Han säger att det är mindre sannolikt, men möjligt, att spridning kommit tidigt från öster då frön kan spridas långa, i stort sett obegränsade distanser över snö och is med hjälp av vindtransport. Här nämner han att gran inte etablerat sig nedanför bergsmiljöerna förrän senare, i mellanholocen då klimatet var för torrt tidigare. Han avslutar med att säga att den skuggtåliga granen har varit mera konkurrenskraftig än både björk och tall på platser mellan den alpina och subalpina miljön och att det sen-holocena klimatet varit till större fördel för gran (Kullman 2001). Giesecke & Bennet (2004) föreslår att Kullmans fynd kan förklaras av en tidig, snabb spridning från östra Finland och nordvästra Ryssland då isen smält innan den huvudsakliga spridningen i mitten av holocen. Enligt Nota et al. (2022) tyder deras genetiska undersökning av granpopulationer på att en tidig immigration från öster är ett sannolikt scenario innan den huvudsakliga immigrationen i mitten av holocen. Denna tidiga spridning kan ha gett upphov till utposter som under lång tid varit isolerade från genpoolen. Spridningen har sannolikt skett med frön som spridits över is och skare. Man nämner även här, precis som flera andra, att små mängder träd inte producerar tillräckligt mycket pollen för att det ska ge en indikation vid en pollenanalys för en lokal före-

komst då asexuell reproduktion är vanlig i sådana fall samt att mindre populationer lämnar efter sig färre makrofossil (Nota et al. 2022).

5.3 Pollenanalys och makrofossil som tolkningsunderlag

Kullman tar i flera av sina artiklar upp att pollenanalys har många brister när det gäller tolkning av viktiga aspekter som istidsrefugier, koloniseringsfaser, första och sista ankomster i ett område, spridningsvägar och spridningsmönster. Han menar att makro/megafossil ger en bättre grund för förståelse vid sådana bedömningar och är ett starkt komplementeringsverktyg till andra analyser (Kullman 1995, 2002). Det finns exempel, där man precis som i fallet med Kullmans fynd hittat makrofossil av hög ålder men där man ej kunnat bekräfta en lokal förekomst genom pollendata. Ett sådant exempel är makrofossil som hittats och daterats på Kolahalvön i Ryssland som varit äldre än vad pollenanalyser visat som en lokal förekomst (Kullman 2001). Birks et al. (2005) håller med Kullman om detta, att pollenanalys har flera svagheter när det gäller att detektera vissa aspekter av lokala förekomster av träd. En god poäng de tar upp är att med ett öppnare landskap under sen-glacial tid och tidig holocen med starkare vindar än idag kan långdistanstransport av pollen ha skett över ännu längre avstånd än idag, vilket gör makrofossilfynd desto viktigare. Ett exempel på detta är fynden som Kullman gjort 1995 och 1996. Hans C14-dateringar säger att gran funnits på platsen för 8000 år sedan medan rekonstruktioner baserade på pollendata tyder på att granfronten vid den tiden befunnit sig 1500 kilometer österut. Han menar dock att dessa pollendata sannolikt beskriver en mera stadig etablering av granskog eller skog där granförekomst varit påtaglig snarare än enstaka solitära träd och mindre grupper. Det faktum att pollenanalyser har dessa svårigheter att urskilja utstickande, små populationer menar han har långtgående konsekvenser för rekonstruktioner av vegetationen (Kullman 1995, 1996).

Segeström och von Stedingk (2003) diskuterar också dessa problem. Det svåraste med pollenanalys är att skilja pollen från lokala populationer från långdistanspollen. För att underlätta tolkningar av pollendata från den här typen av miljöer är det därför till stor hjälp att även analysera makrofossil, som inte kan transporteras lika långt som pollen. De nämner till exempel att de låga halter av pollen som de hittat i undersökningen vid Handöl i Jämtland, där Kullman hittat sina makro- och megafossil, normalt skulle ha tolkats som långdistanspollen om det inte vore för makrofossilerna. De säger att man bör vara försiktig när

man tolkar pollendata enskilt och menar att en kombination av metoder är att föredra. Makrofossil ger istället relativt dålig information om ett regionalt tillstånd angående förekomster då det kan vara svårt att på ett systematiskt vis lokalisera och undersöka dessa (Segerström & von Stedingk 2003).

5.4 Egna tankar

Med dessa resultat som grund tycker jag personligen att det är svårt att argumentera för att granen inte skulle ha funnits i Skandinavien under åtminstone tidig holocen och senglacial tid. Det verkar vara accepterat att gran har funnits i den skandinaviska fjällkedjan något tidigare än den huvudsakliga migrationen under den senare delen av holocen men då främst som små, spridda grupper som troligtvis inte gett upphov till någon storskalig spridning. Detta känns som en rimlig slutsats att dra då situationen sannolikt är mera komplex än vad som kan visas av enbart en metod eller form av bevisning. Det är, precis som man säger i flera artiklar här, viktigt att kombinera metoder och kunskap från så många relevanta forskningsområden som möjligt för att få en nyanserad och mera detaljerad bild över både förekomst och spridning.

Då det inte ser ut att ha hittats en större mängd makro- och megafossil av gran av så hög ålder som Kullman har noterat så bör man försöka arbeta systematiskt för att kartlägga och datera sådana i ett mera utvidgat område än vad som gjorts hittills, då de med Kullmans fynd som exempel, verkar finnas på olika ställen där bevaring tillåts. Dessa undersökningar bör förslagsvis göras där man tror att granen haft spridningsvägar för att enklare kunna relatera till pollendata och för att eventuellt kunna styrka dessa teorier med hjälp av dateringar av makrofossil.

6 Tack

Stort tack till min handledare Mats Rundgren som har varit till mycket stor hjälp under arbetets gång som har bistått med god feedback och bra kommunikation genom hela perioden för arbetet. Vidare vill jag tacka Britta Smångs på geobiblioteket för hjälp vid frågor kring referenshantering och copy-rightfrågor. Slutligen vill jag tacka Olivia Carpelan för hjälp med illustrationer vid bland annat tillverkning av poster och populärvetenskaplig text.

7 Referenser

- Birks, H. H., Larsen, E. & Birks, H. J. B., 2005: Did tree-Betula, Pinus and Picea survive the last glaciation along the west coast of Norway? A review of the evidence, in light of Kullman (2002). *Journal of Biogeography* 32, 1461-1471. Doi: 10.1111/j.1365-2699.2005.01287.x
- Birks, H. H., Larsen, E. & Birks, H.J.B., 2006: On the presence of late-glacial trees in western Norway and the Scandes: a further comment. *Journal of Biogeography* 33, 376-377. Doi: 10.1111/j.13652699.2005.01437.x
- Birks, H. H., Giesecke, T., Hewitt, G. M., Tzedakis, P. C., Bakke, J. & Birks, H. J. B., 2012: Comment on "Glacial Survival of Boreal Trees in Northern Scandinavia". *Science* 338, 742-742. Doi: 10.1126/science.1225345
- Giesecke, T. and Bennett, K. D., 2004: The Holocene Spread of *Picea abies* (L.) Karst. in Fennoscandia and Adjacent Areas. *Journal of Biogeography* 31, 1523-1548. Doi: 10.1111/j.1365-2699.2004.01095.x
- Huntley, B., & Birks, H. J. B., 1983: An atlas of past and present pollen maps for Europe: 0-13000 years ago. Cambridge University Press. Cambridge. 667s.
- Kullman, L., 1995: New and Firm Evidence for Mid-Holocene Appearance of *Picea Abies* in the Scandes Mountains, Sweden. *Journal of Ecology* 83, 439-447. Doi: 10.2307/2261597
- Kullman, L., 1996: Norway Spruce Present in the Scandes Mountains, Sweden at 8000 BP: New Light on Holocene Tree Spread. *Global Ecology and Biogeography Letters* 5, 94-101. Doi: 10.2307/2997447
- Kullman, L., 2001: Immigration of *Picea abies* into North-Central Sweden. New evidence of regional expansion and tree-limit evolution. *Nordic Journal of Botany* 21, 39-54. DOI: 10.1111/j.17561051.2001.tb01337.x
- Kullman, L., 2002: Boreal Tree Taxa in the Central Scandes during the Late-Glacial: Implications for LateQuaternary Forest History. *Journal of Biogeography* 29, 1117-1124. Doi: 10.1046/j.1365-2699.2002.00743.x

- Kullman, L., 2006: Late-glacial trees from arctic coast to alpine tundra: response to Birks et al. 2005 and 2006. *Journal of Biogeography* 33, 377-378. Doi: 10.1111/j.1365-2699.2005.01451.x
- Kullman, L., 2008: Early postglacial appearance of tree species in northern Scandinavia: review and perspective. *Quaternary Science Reviews* 27, 2467-2472. Doi: 10.1016/j.quascirev.2008.09.004
- Lindbladh, M., 2021: En nykomling i skogen: Så erövrade granen Sverige. Hirschfeld Förlag. Alnarp. 200 s.
- Mackenthun, G. L., 2015: The world's oldest living tree discovered in Sweden? A critical review. *New Journal of Botany* 5, 200-204. Doi: 10.1080/20423489.2015.1123967
- Nota, K., Klaminder, J., Milesi, P., Bindler, R., Nobile, A., van Steijn, T., Bertilsson, S., Svensson, B., Hirota, S. H., Matsuo, A., Gunnarsson, U., Seppä, H., Välranta, M. M., Wohlfarth, B., Suyama, Y. & Parducci, L. 2022: Norway spruce postglacial recolonization of Fennoscandia. *Nature Communications* 13. Doi: 10.1038/s41467-022-28976-4
- Parducci, L., Jørgensen, T., Tollefsrud, M. M., Elverland, E., Alm, T., Fontana, S. L., Bennett, K. D., Haile, J., Mateteovici, I., Suyama, Y., Edwards, M. E., Andersen, K., Rasmussen, M., Boessenkool, S., Coissac, E., Brochmann, C., Taberlet, P., Houmark-Nielsen, M., Larsen, N. K., Orlando, L., Gilbert, M. T. P., Kjær, K. H., Alsos, I. G. & Willerslev, E., 2012a: Glacial Survival of Boreal Trees in Northern Scandinavia. *Science (New York, N.Y.)* 335, 1083-1086. Doi: 10.1126/science.1216043
- Parducci, L., Edwards, M. E., Bennett, K. D., Alm, T., Elverland, E., Tollefsrud, M. M., Jørgensen, T., HoumarkNielsen, M., Larsen, N. K., Kjær, K. H., Fontana, S. L., Alsos, I. G. & Willerslev, E., 2012b: Response to Comment on "Glacial Survival of Boreal Trees in Northern Scandinavia". *Science* 338. Doi: 10.1126/science.1225476
- Reimer, P. J., Austin, W. E. N., Bard, E., Bayliss, A., Blackwell, P. G., Bronk Ramsey, C., Butzin, M., Cheng, H., Edwards, R. L., Friedrich, M., Grootes, P. M., Guilderson, T. P., Hajdas, I., Heaton, T. J., Hogg, A. G., Hughen, K. A., Kromer, B., Manning, S. W., Muscheler, R., Palmer, J. G., Pearson, C., van der Plicht, J., Reimer, R. W., Richards, D. A., Scott, E. M., Southon, J. R., Turney, C. S. M., Wacker, L., Adolphi, F., Büntgen, U., Capano, M., Fahrni, S. M., Fogtmann-Schulz, A., Friedrich, R., Köhler, P., Kudsk, S., Miyake, F., Olsen, J., Reinig, F., Sakamoto, M., Sookdeo, A. and Talamo, S., 2020: The IntCal20 Northern Hemisphere Radiocarbon Age Calibration Curve (0–55 cal kBP). *Radiocarbon*. Cambridge University Press 62, 725–757. Doi: 10.1017/RDC.2020.41
- Segerström, U. and von Stedingk, H., 2003: Early-Holocene spruce, *Picea abies* (L.) Karst., in west central Sweden as revealed by pollen analysis. *The Holocene* 13, 897-906. Doi: 10.1191/0959683603hl672rp
- Seppä, H., Bjune, A. E., Telford, R. J., Birks, H. J. B., and Veski, S., 2009: Last nine-thousand years of temperature variability in Northern Europe. *Climate of the Past* 5, 523–535. DOI: 10.5194/cp-5-5232009
- Öberg, L. and Kullman L., 2011: Ancient Subalpine Clonal Spruces (*Picea abies*): Sources of Postglacial Vegetation History in the Swedish Scandes. *Arctic* 64, 183-196. Doi: 10.14430/ARCTIC4098

**Tidigare skrifter i serien
”Examensarbeten i Geologi vid Lunds
universitet”:**

582. Leopardi, Dino, 2020: Temporal and genetic constraints of the Cu-Co Vena-Dampetorp deposit, Bergslagen, Sweden. (45 hp)
583. Lagerstam Lorien, Clarence, 2020: Neck mobility versus mode of locomotion – in what way did neck length affect swimming performance among Mesozoic plesiosaurs (Reptilia, Sauropterygia)? (45 hp)
584. Davies, James, 2020: Geochronology of gneisses adjacent to the Mylonite Zone in southwestern Sweden: evidence of a tectonic window? (45 hp)
585. Foyn, Alex, 2020: Foreland evolution of Blåisen, Norway, over the course of an ablation season. (45 hp)
586. van Wees, Roos, 2020: Combining luminescence dating and sedimentary analysis to derive the landscape dynamics of the Velická Valley in the High Tatras Mountains, Slovakia. (45 hp)
587. Rettig, Lukas, 2020: Implications of a rapidly thinning ice-margin for annual moraine formation at Gornergletscher, Switzerland. (45 hp)
588. Bejarano Arias, Ingrid, 2020: Determination of depositional environment and luminescence dating of Pleistocene deposits in the Biely Váh valley, southern foothills of the Tatra Mountains, Slovakia. (45 hp)
589. Olla, Daniel, 2020: Petrografisk beskrivning av Prekambriska ortogneiser i den undre delen av Särsvskollan, mellersta delen av Skollenheten, Kaledonska orogenen. (15 hp)
590. Friberg, Nils, 2020: Är den sydatlantiska magnetiska anomalin ett återkommande fenomen? (15 hp)
591. Brakebusch, Linus, 2020: Klimat och väder i Nordatlanten-regionen under det senaste årtusendet. (15 hp)
592. Boestam, Max, 2020: Stränder med erosion och ackumulering längs kuststräckan Trelleborg - Abbekås under perioden 2007-2018. (15 hp)
593. Agudelo Motta, Laura Catalina, 2020: Methods for rockfall risk assessment and estimation of runout zones: A case study in Gothenburg, SW Sweden. (45 hp)
594. Johansson, Jonna, 2020: Potentiella nedslagskratrar i Sverige med fokus på Östersjön och östkusten. (15 hp)
595. Haag, Vendela, 2020: Studying magmatic systems through chemical analyses on clinopyroxene - a look into the history of the Teno ankaramites, Tenerife. (45 hp)
596. Kryffin, Isidora, 2020: Kan benceller bevaras över miljontals år? (15 hp)
597. Halvarsson, Ellinor, 2020: Sökande efter nedslagskratrar i Sverige, med fokus på avtryck i berggrunden. (15 hp)
598. Jirdén, Elin, 2020: Kustprocesser i Arktis – med en fallstudie på Prins Karls Forland, Svalbard. (15 hp)
599. Chonewicz, Julia, 2020: The Eemian Baltic Sea hydrography and paleoenvironment based on foraminiferal geochemistry. (45 hp)
600. Paradeisis-Stathis, Savvas, 2020: Holocene lake-level changes in the Siljan Lake District – Towards validation of von Post’s drainage scenario. (45 hp)
601. Johansson, Adam, 2020: Groundwater flow modelling to address hydrogeological response of a contaminated site to remediation measures at Hjortsberga, southern Sweden. (15 hp)
602. Barrett, Aodhan, 2020: Major and trace element geochemical analysis of norites in the Hakefjorden Complex to constrain magma source and magma plumbing systems. (45 hp)
603. Lundqvist, Jennie, 2020: ”Man fyller det med information helt enkelt”: en fenomenografisk studie om studenters upplevelse av geologisk tid. (45 hp)
604. Zachén, Gabriel, 2020: Classification of four mesosiderites and implications for their formation. (45 hp)
605. Viðarsdóttir, Halla Margrét, 2020: Assessing the biodiversity crisis within the Triassic-Jurassic boundary interval using redox sensitive trace metals and stable carbon isotope geochemistry. (45 hp)
606. Tan, Brian, 2020: Nordvästra Skånes prekambriiska geologiska utveckling. (15 hp)
607. Taxopoulou, Maria Eleni, 2020: Metamorphic micro-textures and mineral assemblages in orthogneisses in NW Skåne – how do they correlate with technical properties? (45 hp)
608. Damber, Maja, 2020: A palaeoecological study of the establishment of beech forest in Söderåsen National Park, southern Sweden. (45 hp)
609. Karastergios, Stylianos, 2020: Characterization of mineral parageneses and metamorphic textures in eclogite- to high-pressure granulite-facies marble at Allmenningen, Roan, western Norway. (45 hp)
610. Lindberg Skutsjö, Love, 2021: Geologiska och hydrogeologiska tolkningar av SkyTEM-data från Vombsänkan, Sjöbo kommun, Skåne. (15 hp)
611. Hertzman, Hanna, 2021: Odensjön - A new varved lake sediment record from

- southern Sweden. (45 hp)
612. Molin, Emmy, 2021: Rare terrestrial vertebrate remains from the Pliensbachian (Lower Jurassic) Hasle Formation on the Island of Bornholm, Denmark. (45 hp)
613. Højbert, Karl, 2021: Dendrokronologi - en nyckelmetod för att förstå klimat- och miljöförändringar i Jämtland under holocen. (15 hp)
614. Lundgren Sassner, Lykke, 2021: A Method for Evaluating and Mapping Terrestrial Deposition and Preservation Potential for Palaeostorm Surge Traces. Remote Mapping of the Coast of Scania, Blekinge and Halland, in Southern Sweden, with a Field Study at Dalköpinge Ängar, Trelleborg. (45 hp)
615. Granbom, Johanna, 2021: En detaljerad undersökning av den mellanordoviciska ”furudalkalkstenen” i Dalarna. (15 hp)
616. Greiff, Johannes, 2021: Oolites from the Arabian platform: Archives for the aftermath of the end-Triassic mass extinction. (45 hp)
617. Ekström, Christian, 2021: Rödfärgade utfällningar i dammanläggningar orsakade av *G. ferruginea* och *L. ochracea* - Problemstatistik och mikrobiella levnadsförutsättningar. (15 hp)
618. Östsjö, Martina, 2021: Geologins betydelse i samhället och ett första steg mot en geopark på Gotland. (15 hp)
619. Westberg, Märta, 2021: The preservation of cells in biomineralized vertebrate tissues of Mesozoic age – examples from a Cretaceous mosasaur (Reptilia, Mosasauridae). (45 hp)
620. Gleisner, Lovisa, 2021: En detaljerad undersökning av kalkstenslager i den mellanordoviciska gullhögenformationen på Billingen i Västergötland. (15 hp)
621. Bonnevier Wallstedt, Ida, 2021: Origin and early evolution of isopods - exploring morphology, ecology and systematics. (15 hp)
622. Selezeneva, Natalia, 2021: Indications for solar storms during the Last Glacial Maximum in the NGRIP ice core. (45 hp)
623. Bakker, Aron, 2021: Geological characterisation of geophysical lineaments as part of the expanded site descriptive model around the planned repository site for high-level nuclear waste, Forsmark, Sweden. (45 hp)
624. Sundberg, Oskar, 2021: Jordlagerföljden i Højeådal utifrån nya borrhningar. (15 hp)
625. Sartell, Anna, 2021: The igneous complex of Ekmanfjorden, Svalbard: an integrated field, petrological and geochemical study. (45 hp)
626. Juliusson, Oscar, 2021: Implications of ice-bedrock dynamics at Ullstorp, Scania, southern Sweden. (45 hp)
627. Eng, Simon, 2021: Rödslam i svenska kraftdammar - Problematik och potentiella lösningar. (15 hp)
628. Kervall, Hanna, 2021: Feasibility of Enhanced Geothermal Systems in the Precambrian crystalline basement in SW Scania, Sweden. (45 hp)
629. Smith, Thomas, 2022: Assessing the relationship between hypoxia and life on Earth, and implications for the search for habitable exoplanets. (45 hp)
630. Neumann, Daniel, 2022: En mosasaurie (Reptilia, Mosasauridae) av paleocensk ålder? (15 hp)
631. Svensson, David, 2022: Geofysisk och geologisk tolkning av kritskollors utbredning i Ystadsområdet. (15 hp)
632. Allison, Edward, 2022: Avsättning av Black Carbon i sediment från Odensjön, södra Sverige. (15 hp)
633. Jirdén, Elin, 2022: OSL dating of the Mesolithic site Nilsvikdalen 7, Bjørøy, Norway. (45 hp)
634. Wong, Danny, 2022: GIS-analys av effekten vid stormflod/havsnivåhöjning, Morupstrakten, Halland. (15 hp)
635. Lycke, Björn, 2022: Mikroplast i vattenavsatta sediment. (15 hp)
636. Schönherr, Lara, 2022: Grön fältspat i Varbergskomplexet. (15 hp)
637. Funck, Pontus, 2022: Granens ankomst och etablering i Skandinavien under postglacial tid. (15 hp)



LUNDS UNIVERSITET

Geologiska institutionen
Lunds universitet
Sölvegatan 12, 223 62 Lund