

Granens biologi

Matts Lindblad, Institutionen för Sydsvensk Skogsvetenskap

Morfologi

Granen är som fullvuxet ett 30-40 meter högt träd. Svensk uppmätt rekord är 51 m, den s.k. Nybrogranen i Västergötland som avverkades på 1880-talet. (Lagerberg 1992). Högsta trädet i Sverige på senare tid är jättegranen vid Lekvattnet i Värmland. Trädet dog häromåret, men var 47 meter hög och hade en diameter på 78 cm (Ulf Johansson och Kjell Bengtsson muntligen). I Bialowieza i östra Polen är de högsta individerna runt 55 meter höga, de största diametrarna runt 140 cm och de största omkretsarna upp till 4,4 meter (Falinski 1986). Det finns en äldre uppgift om en höjd på 65 meter som skulle uppnåtts av en individ i Riesengebirge i norra Tjeckien (Blomqvist 1883).

Granen har genomgående stam och regelbundna grenvarv, ett för varje år, och mellan dessa sitter små, ofta hängande, grenar. Kronan oftast pyramidformad, undantaget de nordliga proveniensenerna (underart obovata) med smal topp, en anpassning för att undvika snöbrott. Rotsystemet är ytligt vilket medför att den är känslig för hårda vindar. Stammen är

hos unga individer slät och brun, hos äldre mer gråaktig. Bark mörkbrun eller i södra Sverige rödbrun och mot norr gråaktig. Barren 1,5-2,5 cm långa, mörkgröna runt om, och sitter kvar 7-10 år. Granens morfologiska variation kan vara avsevärd, och forskning på detta har pågått i mer än 200 år. Det noterades till exempel redan 1777 av en Beckman att kottarna kunde vara både röda och gröna.

Reproduktion

Granen är **sambyggare**, d.v.s. varje individ har både han- och honblommor, men under de första blomningsåren anges den normalt vara ett honträd (Sylvén 1916). Honblommorna är samlade längre upp i trädet och längre ut på grenarna. Granar i bestånd blommar normalt för första gången vid en ålder av 30-50 år, men blomning har registrerats på individer som varit så unga som sju år. Blommar i maj i södra Sverige (Vidakovic 1991). Blomningen är periodisk, med tydligt toppår vart tredje till fjärde år i södra Sverige, mer sällan längre norrut. Hanhänget är 2-2,5 cm långt och rött, pollenkornet är för-

sett med två luftsäckar för att underlätta transport. Granen är liksom våra andra barrträd vindpollinerad. Honblomman är kottlik, upptill 5 cm lång, mörkt röd eller grön. Hos medelålders eller äldre träd är honblommorna vanligen samlade strax nedanför toppen utanför och ovanför honblommorna. Befruktnings sker en månad efter pollination, och efter tre månader är ett fullt utvecklat frö klart. Kotten är cylindrisk, 7-15 cm lång, 3-5 cm bred. Den längsta uppmätta kotten enligt Sylvén (1916) var 14 cm lång. Fröet är mörkt brunt, äggformat, och ungefär 4 mm lång med bruna vingar som är ca 13 mm långa. Varje kotte har ungefär 400 frön. Antalet frön minskar med ökad latitud och altitud. Fullt fröfall sker vart fjärde till åttonde år. Höga temperaturer i mitten till slutet på juni ger mer omfattande blomning året efter. Mycket regn i juni kan påverka blomningen negativt (Vidakovic 1991). Fröspridning av granen sker med vindens hjälp, d.v.s. fröspridningen är **anemochor**. Frövingen tjänstgör som vinduppfångande och bärande organ. Den ensidigt utbildade vingen gör att fröet faller i spiral under mycket hastiga vridningar. Normalt sitter fröna kvar till eftervintern eller våren, och de släpps vanligen endast vid soligt och torrt väder vilket anses gynna fröspridning. De kan spridas lätt av vinden över snö och is.

Vid föryngring i naturskogar är så kallad **semi-saprophytism** på förmultnande lågor mycket vanligt. I en undersökning försiggick 40 % av all föryngring på grova lågor som endast motsvarade 6% av markytan (Hofgaard 1993). I en annan studiet skedde 90 % av föryngringen på lågor, stubbar och småkullar fast dessa bara representerade 48% av markytan (Hörnberg 1995). Orsaken anses vara att de annars blir överväxta av mossväxter. Granen kan föröka sig vegetativt genom avläggare från de nedre, mot marken liggande grenarna. Detta är vanligast i klimatiskt utsatta platser, t.ex. i kanten till eller på kalfjäll. Dessa "träd" kan ofta vara vegetativt förökade kloner som med stigande höjd över havet övergår från trädform till att likna krypande buskar, s.k. krummholz. Dessa kan vara mycket gamla, se nedan.

Ålder

Granar har en ungefärlig normal livslängd på 250-350 år. I det moderna skogsbruket avverkas granarna vid en ålder av 60-120 år, varierande på var i landet granen växer. Granar äldre än 400 år är extremt sällsynta i Norden. Den äldsta funna granen i Sverige hittades år 1999 i Åsele lappmark av Mats Niklasson på Institutionen för sydsvensk skogsvetenskap (Niklasson och Zielonka 1999). Efter analys av årsringarna kunde

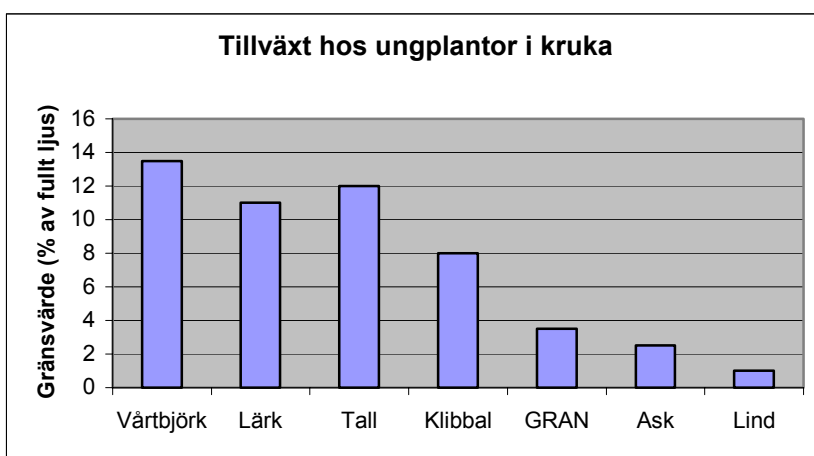
konstateras att denna individ var minst 587 år gammal. Eftersom dess kärna var rutten kunde inte den exakta ålder bestämmas, men troligen är dess verkliga ålder runt 620 år. Denna gran har dock hård konkurrens från krummholz-individer ovan trädgränsen som kan vara mycket gamla. Den grövsta stammen hos en sådan individ på ett kalvfjäll i Jämtland har visat hela 608 årsringar (Kullman 2001). Sannolikt kan åldern på de äldsta av dessa kloner av granar räknas i tusentals år.

Ljus-, temperatur- och vattenbehov

Granen är ett skuggtåligt träd, speciellt som ungräd. Dess förmåga att uthärda skugga som ungpanta under många år är välkänd och väldokumenterad (Fig 1). Detta är dock inte en egenskap som den är ensam om, och dess

framgångsrika erövrande av många marker måste även förklaras av andra orsaker. Granen lär ha svagare fotosyntetisk förmåga än tallen, men denna brist kompenserar den genom större barrmassa (Lagerberg 1992)

Granen kan uthärda temperaturer ner till $-70\text{ }^{\circ}\text{C}$ i blad och grenar, medan knopparna är något mer frostkänsliga och skadas av temperaturer under $-30\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Lyr m.fl. 1992). Det sistnämnda förklarar granens känslighet för sen vårfrost. Granen är alltså något mindre köldresistent än tallen som klarar temperaturer under $-70\text{ }^{\circ}\text{C}$ i alla delar av trädet. Det optimala klimatet för gran karakteriseras av ett årlig temperaturgenomsnitt mellan 5 och $7,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ och en temperaturamplitud mellan den kallaste och varmaste månaden på mer än $19\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Schütt m.fl. 1994).



Figur 1. Figuren visar tillväxt i procent av fullt dagsljus. Från Lyr m.fl. (1992)

Granen är relativt torkresistent. Den klarar torra bra jämfört med de flesta andra svenska trädslag, en egenskap som den delar med tallen (Fig 2). Gemensamt för de två är att barren med dess relativt lilla yta och dess tjocka **kutikula** (hinnan som täcker bladet) inte släpper ifrån sig mycket vatten när klyvöppningarna är stängda. Men det är viktigt att komma ihåg att för bra tillväxt behöver granen relativt mycket vatten, den föredrar nederbörd på mer än 500 mm under vegetationsperioden (Schütt m.fl. 1994). Tilläggas bör att granens ytliga rotsystem gör att den på vissa marker kan vara känslig för torra.

Bete

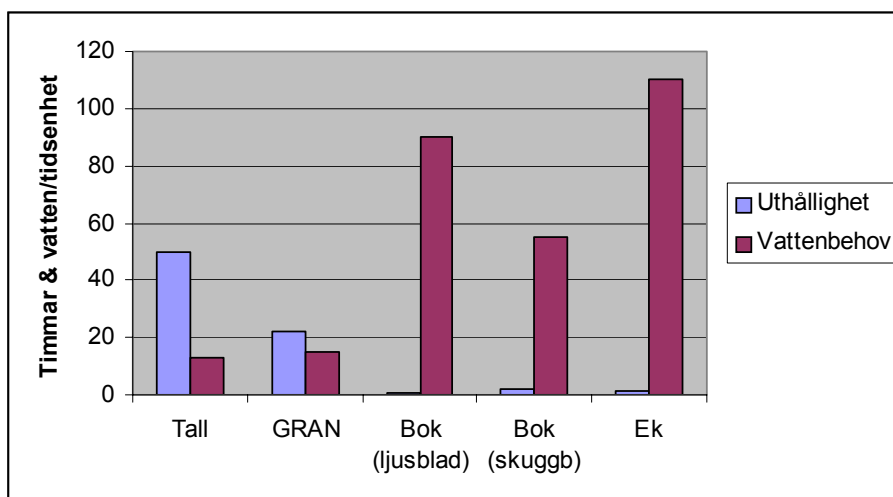
Som framgår under kapitlet "Granens historia" har skogsbetet

stor betydelse för forrådet av skogarna, både förr och nu. Granen är inte smaklig för betande djur. I en undersökning av olika trädslag visades att granen var bland de minst populära hos rådjur och harar (Fig 3) (Kullberg 2000).

Autekologi

I skalan mellan **pionjärträd** och **klimaxträd** ligger gran närmast den senare kategorin. Granen är ett skuggtåligt träd, speciellt som ungräd. Den kan stå och stampa i dåligt ljus i många år för att sedan tillväxa kraftigt när ljuset ökar. Detta gör att arten kan överleva länge i skogar som inte utsätts för storskaliga störningar.

Få studier har gjorts på granens autoekologi i södra Sverige, d.v.s.



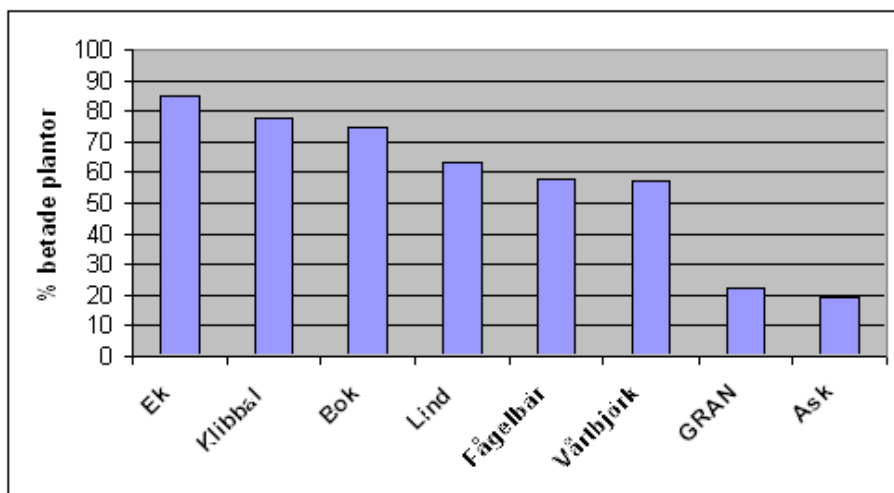
Figur 2. Torkuthålligheten i timmar i bladen och vattenbehov vid stängda klyvöppningarna (d.v.s. vad som "läcker") ($\text{mg H}_2\text{O} \cdot \text{dm}^2 \cdot \text{h}^{-1}$). Från Lyr m.fl. (1992)

i den hemiboreala zonen. Kunskapen som redovisas här bygger i första hand på studier i nordliga (boreala) ekosystem i norra Sverige.

På alla marker i norra Sverige utom de allra blötaste har brand varit den dominerande störningsskällan innan människan satte de naturliga processerna ur spel. Studier har visat att den naturliga brandfrekvensen, d.v.s. hur ofta ett givet bestånd brinner, har varit ca 80 år i norra Sverige (Niklasson & Granström 2000). Till skillnad från tall har granen tunn bark och överlever inte ens moderata bränder. De återkommande bränderna gjorde att granen inte blev dominerande. På brandfält är asp (främst de första åren), björk, sälg och längre söderut även bok (Weimarck 1953) de första

koloniserarna medan granen ges tillfälle att etablera sig under dessa första pionjärer. Även gråalen ska enligt uppgift ha varit en snabb och omfattande kolonistör på svedjemarker (Arnborg & Hustich 1953). I störningsfria naturskogar, uppkomna efter brand, har som regel granen blivit dominerande trädslag efter drygt ett sekel. Även barrträden kan förmodligen etablera sig direkt på ett brandfält, i synnerhet tallen.

På de blötare markerna, gransumpskogar, har granen haft större möjlighet för långtidsdominans. Längre trodde man att dessa var helt brandfria, s.k. brandrefugier. Undersökningar av kolfragment från ett tiotal gammelskogar på blöta marker visade att så inte var fallet (Hörn-



Figur 3. Procent betade plantor i en undersökning av Kullberg (2000).

berg m.fl. 1995). I sediment från sju av dessa skogar fanns det kolfragment som visar att de har brunnit åtminstone en gång, och i fyra fall flera gånger sedan granen kom dit för mer än två tusen år sedan. I gamla boreala gran-skogar som inte utsatts för storskalig störning (brand) under något hundratal år är karaktäriserade av och föryngras via småskaliga störningar, t.ex. av fallna träd, som skapar en ständigt förändrad mosaik av **kohorter** i olika åldrar (Hofgaard 1993). Detta i enlighet med klassiska teorier kring klimaxskogar (Clements 1916) och **luckdynamik** (Watt 1947). Föryngring på lågor och stubbar har visat sig vara dominerande i dessa skogar, närmare hälften av alla plantor kan finnas på dessa substrat. Anledningen är förmodligen att de där undviker att bli överväxta av mossor (Hörnberg et al 1997)

Hur den naturliga dynamiken har sett ut i Södra Sverige är svårstuderat. Dels är det många trädslag att ta hänsyn till, dels har människans påverkan varit mycket stor under tusentals år vilket gör det svårt att separera naturliga orsaker från effekter av människans verksamheter. Nu har nyare forskning visat att skogsbrand varit vanlig även i många områden i södra Sverige. Undersökningar av kolfragment i torvmarker i sydöstra Sverige har

gett prov på att det brunnit på många platser, detta kan förklara dagens relativt mindre förekomst av gran i denna region (Lindbladh m.fl. under tryckning). De dendrokronologiska undersökningar som hittills gjorts i södra Sverige tyder på ännu kortare brandfrekvenser (30-40 år) än i de boreala skogarna (Niklasson och Drakenberg 2001, Niklasson m.fl. 2002). Tallen och eken är vanliga, och framför allt har de varit vanliga på bekostnad av gran i östra Småland. Det finns misstankar om att även eken är ett brandanpassat trädslag.

Numrera finns det reservat med gammal gran i södra Sverige. Det är lätt att lura sig och tro att dessa skogar är uråldriga relikter från en tid när gammal grov gran täckte södra Sverige. Skogshistoriska studier har visat att detta är fel, de allra flesta är ganska nya företeelser - och ofta rena kulturprodukter. Det mest kända exemplet är Fiby urskog utanför Uppsala. Denna skog uppmärksammades av uppsalaprofessorn Rutger Sernander i början på förra seklet såsom naturlig och ursprunglig och på dessa grunder föreslogs att skogen skulle bli naturreservat (Sernander 1934). Jägmästare Henric Hesselman (1935) kunde dock genom kart- och fältstudier visa att skogen varit betesmark ungefär 100 år tidigare. Bland annat uppvisade de äldsta

granarna tydliga tecken på att vuxit upp fritt med grova grenar långt ner på stammen, och många av dessa träd hade dessutom betesskador. Andra exempel på naturskogar av gran som visat sig vara aktivt eller passivt formade av människan på senare tid är

Siggaboda, uthuggning av tall och ek runt år 1800 (Niklasson m.fl. 2002): Norra Kvill, upphörande av skogsbrand i slutet på 1700-talet (Niklasson och Drakenberg 2001): Nytebodaskogen: tidigare betesmark (Nilsson 2001).

Definitioner

Anemochor Fröspridningen sker med vindens hjälp

Autekologi De biologiska relationerna mellan en art och dess miljö

Klimaxträd Skuggtåligt trädslag som dominerar sista fasen i en vegetationssuccession

Kohorter En grupp av träd som är föryngrade vid samma tillfälle, t.ex. efter en brand

Krummholz Träd som liknar krypande buskar, oftast i klimatiskt hårda miljöer

Kutikula Hinnan som täcker bladet/barret

Luckdynamik Störningsdynamik som är rumsligt småskalig, t.ex. genom vind

Pionjärträd Ej skuggtåligt trädslag som dominerar första fasen i en succession

Sambyggare Varje trädindivid har både han- och honblommor

Semi-saprophytism Art som både fotosyntesiterar och parasiterar på annan växt

Skuggtålig Träd som klarar att föryngra sig under relativt mörka förhållanden

Referenser

- Arnborg, T & Hustich, I, red (1953) Våra träd. Svenska skogsvårdsföreningen, Stockholm.
- Blomqvist, AG (1883) Finlands trädslag. II Granen. Finska forstfören. Medd. Bd. 3 Helsingfors.
- Clements, FE (1916) Plant Succession. An analysis of the Development of Vegetation. Publication no. 242. Carnegie Institution. Washington DC.
- Falinski JB (1986) Vegetation dynamics in temperate lowland primeval forests. Geobotany 8: 1-537. Junk. Dordrecht/Boston/Lancster
- Hesselman, H (1935) Fibyskogen och dess utvecklingshistoria. Meddelande från Statens Skogsförsöksanstalt 18, 525-570
- Hofgaard, A (1993) Structure and regeneration patterns in a virgin *Picea abies* forest in northern Sweden. Journal of Vegetation Science 4: 601-608.
- Hörnberg, G, Ohlson, M & Zachrisson, O (1995) Stand dynamics, regeneration patterns and long-term continuity in boreal old-growth *Picea abies* swamp-forests. Journal of Vegetation Science 6: 291-298.
- Hörnberg, G, Ohlson, M & Zachrisson, O (1997) Influence of bryophytes and microrelief conditions on *Picea abies* seed regeneration patterns in boreal old-growth swamp forests. Canadian Journal of Forest Research 27: 1015-1023.
- Kullberg, Y (2000) Large Herbivore Browsing on Tree Seedlings in Southern Sweden. Licentiate thesis, SLU Alnarp Sweden.
- Kullman, L (2001) Granens invandring i Sverige. En gammal historia i nytt ljus. Fauna och Flora 96, 117-128
- Lagerberg, T (1972) Kompendium i träd-kännedom. Skogshögskolans kompendiekommitté, Stockholm.
- Lindbladh, M, Niklasson, M & Nilsson SG (in press) Long-time record of fire and open canopy in a high biodiversity forest in southeast Sweden. Biological Conservation
- Lyr, H, Fiedler, H-J & Tranquillini, W (1992) Physiologie und Ökologie der Gehölze. Gustav Fischer Verlag Jena, Stuttgart.
- Niklasson, M & Granström, A (2000) Number and sizes of fires: long-term spatially explicit fire history in a Swedish boreal forest. Ecology 81: 1484-1499.
- Niklasson, M & Zielonka, T (1999) Norra Europas äldsta gran (*Picea abies*). Svensk Botanisk Tidskrift 93:287-293
- Niklasson, M, Lindbladh, M & Björkman, L (2002) A multi-century tree-ring and pollen record of *Quercus* decline, logging and fire history in a southern Swedish *Fagus-Picea* forest. Journal of Vegetation Science 13: 765-774
- Niklasson, M. & Drakenberg, B (2001) A 600-year tree-ring fire history from Kvill National Park, southern Sweden, implication for conservation strategies in the hemiboreal zone. Biological Conservation 101: 63-71
- Nilsson, SG (2001) Sydsveriges viktigaste områden för bevarande av hotade arter - vedskalbaggar som vägvisare till kärnområdena. Fauna och Flora 96, 59-69
- Schütt, P, Schuck, HJ, Aas, G & Lang, UM (1994) Enzyklopädie der Holzgewächse: Handbuch und Atlas der Dendrologie. Ecomed verlagsgesellschaft. Landsberg am Lech.

- Sernander, R (1936) Granskär och Fibyurskog. Acta Phytogeographica Suecica 8: 1-
- Sylvén, N (1916) De svenska skogsträden. I. Barrträden. CE Fritzes bokförlags aktiebolag. Stockholm.
- Watt, AS (1947) Pattern and Process in the plant community. Journal of Ecology 35: 1-22.
- Weimarck, G (1953) Studier över landskapets förändring inom Lönsboda, Örkeneds socken, nordöstra Skåne. Lunds universitets årsskrift. N.F. Avd 2.
- Vidakoviæ, M (1991) Conifers, morphology and variations. Graficki Zavod Hrvatske.