

Fjällbjörkskogen – ett helt ekosystem som styrs av en liten fjäril

Den oansenliga fjällbjörkmätaren får ibland långt ifrån oansenliga konsekvenser för skogen den lever i. Kanske får vi just i sommar uppleva vidsträckta fjällområden med kalätna fjällbjörkar och glada fåglar som kalasar på ett överflöd av fjärilslarver. Tre Uppsalaforskare med lång erfarenhet av denna miljö berättar.

STAFFAN KARLSSON, HELENA BYLUND & OLLE TENOW

De senaste somrarna har allt större populationer av fjällbjörkmätare byggts upp i fjällbjörkskogarna. Som en följd av detta kunde man i fjol se stora områden av fjällbjörkskog som var i det närmaste helt avlövade i slutet av juni och början av juli. Den som vandrade i dessa avlövade områden såg mängder med vackert gröna larver som åt på de sista lövresterna. Larverna var fjällbjörkmätarlarver *Epir-*

rita autumnata. Det är möjligt att de kommer att bli ännu fler nu i sommar. I de områden som drabbas kommer vi i så fall att kunna uppleva en populationstopp av denna insekt som bara återkommer med 50 till 150 års mellanrum.

Fjällbjörkmätaren finns i stora delar av mellersta och norra Europa och i delar av Asien och Nordamerika. I områden med fjällbjörkskog visar den stora variationer i antal mellan åren, medan den varierar mindre i andra delar av sitt utbredningsområde. Populationstoppar förekommer med ungefär tio års mellanrum. Under de flesta toppar äter larverna upp en relativt liten del av björkbladen, med små eller inga effekter på skogen. Ibland byggs det dock upp mycket stora populationstätheter som påverkar skogen under lång tid framöver. Detta sker vanligen i äldre skogsbestånd.

Fjällbjörken *Betula pubescens* ssp. *czerepanovii* förekommer i två olika former, enstammiga och



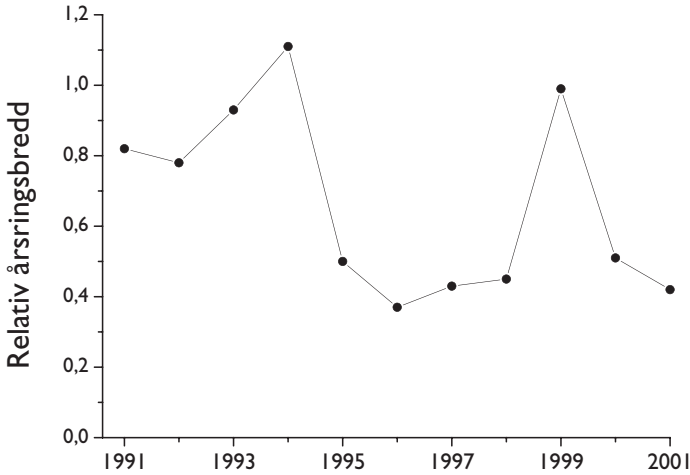
I början av juli, strax innan de förpupas, är fjällbjörkmätarlarverna som störst. – Abiskodalen 1987. Foto: Staffan Karlsson.

In early July, the larvae of *Epirrita autumnata* have grown to their maximum size and they will soon pupate.



Nordväst om Torneträsk domineras björkskogarna av enstammiga träd. Detta område angreps i mitten av 1960-talet av både frostfjäril och fjällbjörkmätare. Merparten av träden dog och föryngringen har varit dålig. Bilden togs 1987. Foto: Staffan Karlsson.

In this area, northwest of Lake Torneträsk in northernmost Sweden, the monocormic type of the mountain birch is more common. Most of these trees died in connection with an *Operophtera* outbreak in the middle of the 1960s. The picture was taken in 1987 when the effects were still very obvious.



Figur 1. Relativ årsringstjocklek hos fjällbjörken före och efter ett mätarangrepp år 1995 där ungefär 90 procent av björkarnas bladmassa konsumerades (efter Karlsson & Weih 2003).

Relative width of *Betula pubescens* year rings before and after an *Epirrita autumnata* outbreak in 1995, where ca 90% of the birch leaves were consumed.

flerstammiga. Den flerstammiga typen dominerar i torra, näringsfattiga hedskogar, medan fuktigare, näringsrika ängskogar domineras av den enstammiga typen. Som vi återkommer till längre fram reagerar dessa två typer helt olika på kraftiga angrepp av fjällbjörkmätaren.

Mycket av vår kunskap om fjällbjörkmätaren och hur den påverkar fjällbjörkskogarna kommer från studier som har bedrivits med två fältstationer som bas: Abisko naturvetenskapliga station vid Torneträsk i norra Lappland och dess systemstation i finska Lappland i Kevo. Studier efter kraftiga angrepp framförallt under 1950- och 1960-talen har gett oss en hel del information om hur skogen påverkas och återhämtar sig från sådana angrepp.

Både fjällbjörken och fjällbjörkmätaren har bytt vetenskapligt namn de senaste åren. Fjällbjörken har tidigare kallats *B. pubescens* ssp. *tortuosa* eller till och med klassats som en egen art: *B. tortuosa*. Fjällbjörkmätaren kallas också för allmän höstmätare och bar tidigare det vetenskapliga namnet *Oporinia autumnata*.

Fjällbjörkmätarens livscykel

För att bättre förstå samspelet mellan fjällbjörkmätaren och fjällbjörkskogen ska vi först titta lite närmare på fjärlilens livscykel (en mer detaljerad beskrivning av dess biologi finns

i Tenow 1972 och Haukioja m.fl. 1988). Det vuxna stadiet, fjärlilarna, flyger bara under några veckor på sensommaren och hösten, från mitten av augusti till slutet av september. Fjärlilarna gör inget annat än parar sig varpå honorna lägger sina ägg. Dessa placeras helst på fjällbjörkens stammar och grenar. Gamla stammar med mycket lavar och sprickor i barken är särskilt lämpliga. Förmodligen får äggen ett bättre skydd mot väder och vind under vintern om de göms i en spricka eller under en lav.

Äggen kläcks på försommaren följande år, ungefär samtidigt som fjällbjörkens blad slår ut. Det är viktigt att äggkläckningen är samtidig med fjällbjörkens lövsprickning. Kläcks äggen för tidigt kan de nykläckta, 2–3 mm stora larverna svälta ihjäl, kläcks de för sent har de svårt att tillgodogöra sig de alltmer svårtuggade och svårsmälta björkbladen. Dessutom har nyutslagna blad högre proteinhalt, vilket betyder att de är näringsmässigt bättre som föda. Hög näringskvalitet gör att larverna växer snabbare, har högre överlevnad och att honorna lägger fler ägg som vuxna. Under de ungefär fyra veckor som larverna äter av björkbladen växer larverna till 3–4 cm långd. I början av juli lämnar larverna lövverket för att förpupa sig på marken. Efter en dryg månad som puppa kläcks fjärlilarna och livcykeln är fullbordad.

Fjällbjörken som föda

Fjällbjörkmätaren är inte helt bunden till fjällbjörk eller ens till björk, men fjällbjörken är den viktigaste födoväxten i norr. Fjällbjörken reagerar på insektsnag och andra skador med att producera en ökad halt matsmältningshämmande ämnen i bladen, framför allt olika fenoler (se t.ex. Haukioja 2003). Fenoler finns ständigt i bladen men om träden blir avlödade stimuleras produktionen. Ökade fenolhalter gör inte att mätarna dör eller flyttar till träd med mindre osmakliga blad, men larverna växer sämre och de färdigbildade, vuxna fjärlarna lägger färre ägg. Detta kan vara en bidragande faktor till att höga populationstätheter inte varar mer än ett år eller två, men är inte huvudorsaken till att mätarpopulationen kraschar. Den viktigaste orsaken till att populationerna kraschar vid mycket höga tätheter är helt enkelt att flertalet mätarlarver svälter ihjäl, fjällbjörkbladen räcker inte till för att föda alla larver fram till pupp- och vuxenstadiet.

Fjällbjörkmätarens fiender

En annan viktig anledning varför antalet mätare minskar mycket snabbt när en populationstopp kulminerat är förmodligen att mätarens larver och puppor angrips av så kallade parasitoider. Dessa är andra insekter – framförallt steklar – som lägger sina ägg i fjällbjörkmätarlarverna

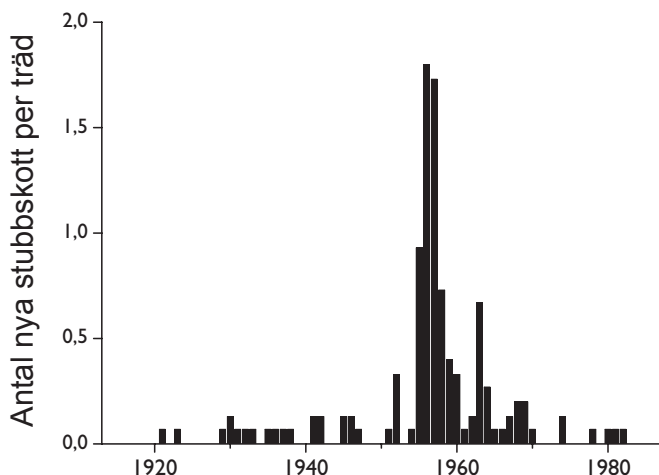
(t.ex. *Cotesia jucunda*) eller i pupporna (*Itamoplex armator*) (se Tenow 1972, Bylund 1995). Parasitoidernas larver använder sedan mätarlarven eller puppan som ett levande matförråd för sin egen tillväxt och utveckling. När parasitoidernas larver är färdiga att förpuppas kryper de ut ur mätarlarven som då dör. Eftersom de specialiserade parasitoidernas förökning är helt beroende av fjällbjörkmätaren, ökar parasitoiderna i antal med något års eftersläpning jämfört med fjällbjörkmätaren.

Vinterkylan räddar fjällbjörkarna

Fjällbjörkmätarens ägg klarar temperaturer ner till ungefär $-36\text{ }^{\circ}\text{C}$. Blir det kallare än så fryser de ihjäl (Tenow & Bylund 1989, Nilsson & Tenow 1990). Kalla vintrar kan alltså resultera i att en stor del av äggen dör och att populationen kraschar. Så låga temperaturer har bara uppmätts fem gånger under de senaste 90 åren vid klimatstationen i Abisko. Där kall luft ansamlas i landskapet inträffar det dock oftare. Kall luft är tung och "rinner" ofta längs dalbottnar och vattendrag. På sådana platser kan därför skogen få ett visst skydd mot kraftiga angrepp (Tenow 1975). Ett exempel på detta var den gröna bård av överlevande träd som fanns längs Abiskojäkka i Abiskodalen efter det kraftiga angreppet 1954–55 (se bild på sidan 167).

Figur 2. Genom att åldersbestämma alla stammar hos 30 mångstammiga fjällbjörkar (totalt 151 stammar) fick vi fram "födelsestatistiken" för nya stubbskott. Figuren visar att en stor del av alla stammar som producerats sedan 1910 föddes under och strax efter utbrottet 1954–55 (data från Tenow m.fl. 2004).

The number of basal sprouts per tree in 30 polycormic mountain birch trees as a function of when they were produced. The majority of new stems were born in connection with or just after the *Epirrita* outbreak in 1954–55.





När de flesta björkblad är uppätta spinner mätarlarverna ner sig på marken och söker föda där. Bilden visar blåbärsris där bladen är helt uppätta medan lingonriset har klarat sig. –

Abiskodalen 1987. Foto: Staffan Karlsson. When most of the birch leaves have been consumed, the *Epirrita* larvae continue on the forest floor. Here, the leaves of *Vaccinium myrtillus* have been completely devoured, while *V. vitis-idaea* has gone unharmed.

Effekter på skogen

Under de flesta populationstoppar konsumerar mätarlarverna bara några få procent av bladen. Vid de toppår som inträffade mellan 1965 och 1995 uppskattar vi att mellan 2 och 12 procent av bladen äts upp (Bylund 1995) och effekterna på fjällbjörken blev små (Eckstein m.fl. 1991 och egna opubl. resultat). Det krävs kraftigare angrepp än så för att effekterna på fjällbjörken skall märkas. Om i stort sett alla bladen äts upp (cirka 90 % avlövnings) reduceras tillväxten under några år vilket avspeglar sig bland annat i smalare årsringar i veden (figur 1; Hoogesteger & Karlsson 1992, Karlsson & Weih 2003). Efter ett angrepp av den storleksordningen reagerar björken med att skjuta extra många långskott i kronorna påföljande år. Dessa långskott resulterar – ytterligare ett år senare – i att antalet kortskott och därmed bladytan ökar. På ett par år kan därför träden producera nya skott och blad varför återhämtningen blir relativt snabb.

De verkligt stora konsekvenserna för fjällbjörkskogen kommer när mätarlarverna orsakar en fullständig avlövnings eller en kraftig avlövnings två år i följd eller när kraftiga utbrott sker under kalla somrar (Sandberg 1963). Sådana angrepp skedde i Abiskodalen under somrarna

1954–55 (Tenow 1972) och i finska Lappland 1965–66 (Kallio och Lehtonen 1975). Vid så kraftiga angrepp dör ofta en del eller alla björkstammarna. Att en stam dör beror förmodligen oftast inte på direkta skador orsakade av fjällbjörkmätaren. Om till exempel det av angreppet försvagade träden angräps av andra organismer kan dödligheten bli hög. Ibland börjar rotsystemet ruttna några år efter ett angrepp, vilket leder till att många av stubbskotten dör (Lehtonen och Heikkinen 1995). Försvagade eller döende träd attackerar också ofta av en skalbagge, den bredhalsade varvsflugan *Hylecoetus dermestoides* (Tenow 1972). Dess larver borrar tunnlar runt stammens nedre del, mellan barken och veden, och skär på så sätt av stammens ledningsvävnad. Följden blir att stammen dör. En bidragande orsak till den höga stamdödligheten i Abiskodalen efter angreppet 1954–55 kan också vara att lövsprickningen 1955 var extremt sen på grund av en kall vår och försommar. Bladverket hann då aldrig bli fullt utvecklat innan mätarlarverna åt upp alla blad (Sandberg 1963).

Hur fort skogen återhämtar sig är beroende av om den en- eller flerstammiga björktypen dominerar i beståndet. De flerstammiga träden



Bilden till vänster visar ett vykort över Abiskodalen från tidigt 1960-tal. I den nedre delen av bilden kan man se en bård av grön, oskadad björkskog längs Abiskojärkka, medan björken i stort sett saknas i Abiskodalen i övrigt sedan angreppet 1954–55. Skogen längs Abiskojärkka skyddades tack vare att minimitemperaturen under vintern 1954–55 där var under -36°C , vilket gjorde att måtaräggen frös ihjäl. I högre terräng var det inte så kallt och äggen överlevde med ett kraftigt angrepp på skogen som följd. Den andra bilden är tagen ungefär 25 år senare när skogen har återhämtat sig så mycket att man på avstånd inte längre ser någon skillnad mellan angripna och icke angripna områden. Båda bilderna är tagna från Njulla mot Lapporten. Den stora sjön i Abiskodalen är Vuolip Njagajavri (Nedre Laksjön). Foto: Sven Hörnell (vänster) och Staffan Karlsson (höger).

On the postcard to the left from the early 1960s, a green border of healthy mountain birch trees can be clearly seen along the Abiskojärkka River. The trees here were protected by an event of low winter temperatures which killed the *Epirrita* larvae during the 1954–55 outbreak. Most trees in the rest of the Abisko valley were killed. In the picture to the right, taken about 25 years later, this difference is no longer obvious.

har ett förråd av vilande knoppar strax under markytan och om en eller flera av stammarna hos ett träd skadas kraftigt eller dör kan trädet skjuta nya stubbskott (figur 2). Dessutom ökar tillväxten kraftigt hos de stammar som överlever angreppet (figur 3). Hos enstammiga träd finns inte dessa vilande knoppar och risken för att hela trädet dör är alltså betydligt större. Det finns flera exempel på enstammiga skogar som fortfarande efter ungefär fyrtio år inte har återhämtat sig nämnvärt efter angrepp under 1960-talet, både norr om Torneträsk och i fin-

ska Lappland (se bild på sidan 163). I dessa fall verkar renbete försvåra fröplantornas etablering (Lehtonen and Heikkinen 1995).

De flerstammiga träden kan alltså återhämta sig genom att producera stubbskott och dör därför sällan. När en eller flera stammar hos ett flerstammigt träd dör, får stubbskotten tillgång till ett stort rotsystem som de "ärver" efter de döda stammarna och får därmed en mycket god start. Sådana stubbskott växer snabbare och har cirka femtio procent tjockare årsringar än stubbskott som produceras under andra perioder.

Jämför man stubbskotten som växer upp efter ett insektsangrepp med björkplantor som kommer från frön är skillnaden ännu större. Tillväxten hos stubbskotten är i genomsnitt ungefär hundra gånger större än hos unga björkar som utvecklats från frön!

Det kan vara så att det flerstammiga växtsättet är en evolutionär anpassning till återkommande insektsangrepp (Haukioja 1991). Genom sin förmåga att successivt producera flera stammar från en gemensam rot är de flerstammiga träden i hedbjörkskogen väl anpassade till att överleva och återhämta sig efter kraftiga insektsangrepp. Inte desto mindre tar det lång tid innan skogen är helt återhämtad. Resultat från studier av bladbiomassans återhämtning i Abiskodalen antyder att det kommer att ta mer än sjuttio år för skogen att återhämta sig fullständigt efter angreppet 1954–55 (Tenow & Bylund 2000). Finska forskare har spekulerat i att om inte fjällbjörkskogen angreps regelbundet av fjällbjörkmätaren eller liknande insekter skulle den själv dö av "ålderdomsskröplighet" (Haukioja & Koricheva 2000). Det är alltså möjligt att fjällbjörkskogens långsiktiga fortbestånd är beroende av dessa regelbundna angrepp som förnygrar skogen. Andra har liknat effekten av fjällbjörkmätarens härjningar med effekten av skogsbränder i barrskogar.

Hela ekosystemet berörs

Det är naturligtvis inte bara fjällbjörkarna själva som påverkas av kraftiga angrepp. Under och strax efter kraftiga angrepp gödslas skogen av avföringen från mätarlarverna (under kraftiga angrepp kan man faktiskt höra ett svagt prassel i skogen från alla exkrementer som regnar ner genom lövverket!) och av miljoner med ihjälsvultna larver. Om dessutom en del stammar dör kommer även delar av rotsystemen att dö på några års sikt. Rotsystemet som var anpassat för att försörja en eller flera gamla stammar och deras lövmassa behöver efter angreppet bara försörja en betydligt mindre bladyta. De förmultnande rötterna ger en ytterligare gödslings effekt på fältskiktet och gynnar gräs på risvegetationens bekostnad.

En bidragande orsak till att risen minskar under kraftiga angrepp kan också vara att de svältande larverna vandrar ner i risvegetationen och äter av bladen där. Blåbärsblad tycks vara särskilt populära. Kråkriset verkar dock lida den största skadan. Gustaf Sandberg (1963) noterade efter angreppet i Abiskodalen 1955 att "lingonriset synes icke ha angräpits, ej heller kråkriset, som emellertid av okänd anledning dött bort i stor utsträckning". Dött kråkris efter angreppen i Abiskodalen 1955 noterades också av Tenow (1972). Tittar man närmare på dessa döda kråk-

Figur 3. Relativ årsringsbredd hos fjällbjörkar i Abiskodalen strax före och efter angreppet 1954–55. Strax efter angreppet var årsringarna något reducerade men därefter blev ringarna bredare än normalt beroende på att en del stammar dog, vilket ledde till att konkurrensen om vatten och näring från rotsystemet minskade för de stammar som överlevde.

Relative width of mountain birch year rings in connection with the *Epirrita* outbreak in 1954–55. The peak some time after the attack is due to decreased competition for water and nutrients for the surviving stems.



risblad ser man gnagmärken på bladytan. Bladen dör förmodligen därför att blad med skadad bladyta (kutikula) förlorar för mycket vatten.

Risvegetationen ersätts efter kraftiga angrepp under några år med en mer gräsdominerad vegetation där fårsvingel *Festuca ovina*, lapprör *Calamagrostis lapponica* och kruståtel *Deschampsia flexuosa* är vanligast (Sandberg 1963). Skogsstjärna *Trientalis europaea* och linnea *Linnaea borealis* ökade också under några år efter angreppet i Abisko 1955. Även antalet fruktkroppar av hattsvampar förändrades: strävsopp, spindelskivling och skäggriskor försvann enligt Sandberg under några år. Snabbast att återhämta sig bland risen var, enligt Sandberg, blåbär och odon.

Den rika tillgången på larver under utbrottsår ger insektsätande småfåglar rikligt med föda, och fler ungar av exempelvis svartvit flugsnappare blir flygfärdiga (N. Å. Andersson muntl.). Andra fågelarter som gynnas under utbrottsår är bergfink och lövsångare (Silvola 1967, Enemar m.fl. 1984). Även på hösten har det noterats att bergfinkarna flyttar senare när antalet flygande fjällbjörkmätare är högt (N. Å. Andersson muntl.). Efter utbrott där skogen skadats kraftigt har däremot en nedgång i fågelfaunan noterats (Silvola 1967). Sandberg (1963) skriver att fisken inte nappade för sportfiskarna under utbrottet 1955 därför att fisken intresserade sig mer för larver och fjärilar som hamnat i vattnet än för fiskarnas beten.

Även rennäringen påverkas av stora fjällbjörkmätarengrepp. Renarna gynnas av att betet blir rikare efter ett angrepp. Dessutom äter renarna gärna bladen från björkarnas stubbskott, som ofta är näringsrikare än bladen på äldre björkar (Kaupi m.fl. 1990). Renarnas förtjusning i stubbskott kan försena skogens återhämtning efter kraftiga angrepp.

Oftast förekommer kraftiga angrepp inom relativt små områden i äldre bestånd. Fjällbjörkmätarens angrepp skapar därför en mosaik, både i form av olikåldriga skogsbestånd och i form av en större variation i fåltskiktet. Detta gynnar sannolikt också biodiversiteten i allmänhet; det finns ständigt björkbestånd av olika åldrar och med olika struktur.

Andra insekter som äter fjällbjörk

Mer än femtio insektsarter har observerats äta av fjällbjörksblad (se t.ex. Haukioja & Koponen 1975, Tenow 1996, Haukioja 2003). I merparten av den svenska fjällkedjan är det dock bara fjällbjörkmätaren som har några större effekter på fjällbjörkskogen. I mer oceaniska områden och i värmegynnade kontinentala lägen, som vid den nordvästra delen av Torneträsk, finns dock en annan mätarfjäril, frostfjärilen *Operophtera brumata*. Denna art liknar fjällbjörkmätaren både populationsdynamiskt och i de skador den orsakar. I nordliga, kustnära områden förekommer också en småfjäril, björkknoppmalen *Argyresthia retinella*. I Nordnorge orsakar den i vissa områden stora skador genom att larverna minerar björkarnas knoppar och bladskäften på unga blad och därmed dödar knopparna, med en kraftig utglesning av björkarnas kronor som följd.

Blir det ett toppår i år?

Under hösten 2003 kunde stora mängder fjällbjörkmätare ses svärma runt lampor och upplysta fönster (se bild på nästa sida). Vad krävs för att äggen de lagt ska ha överlevt till i år och då bli ännu fler? En förutsättning är att vintern inte har varit för kall så att en stor del av mätaräggen dör. En annan är att klimatet under våren och försommaren inte har "lurat" fjällbjörkmätareggen att kläckas för tidigt eller för sent. Mätningar av parasiteringsgraden av larver i Abiskoområdet sommaren 2003 visade så låga nivåer att parasitoiderna knappast kommer att orsaka någon nedgång innevarande sommar (Bylund pers. obs.).

Om alla ägg som lades hösten 2003 kläcks kommer antalet larver på många platser att bli så stort att björkbladen inte räcker till att föda alla. De flesta larver kommer då att svälta ihjäl. I så fall inleds en populationskrasch som fullbordas nästa år (2005) när parasitoiderna kommer ifatt och dödar de reducerade larvpopulationerna till i det närmaste hundra procent. Om skogen kaläts nu i sommar kan följden bli att stora delar av björkskogen dör bort och en skogsföryngring inleds.

Mängder av fjällbjörkmätare har samlats vid den upplysta anslagstavlan. – Abisko naturvetenskapliga station i september 2003. Foto: Staffan Karlsson. Swarms of *Epirrita autumnata* butterflies gather by the lights in September 2003.




Vad händer om klimatet förändras?

Det enkla svaret är att vi för närvarande vet för lite för att kunna göra en bra bedömning av vad som händer med fjällbjörkskogen om klimatet förändras (se t.ex. Bylund 1999, Bale m.fl. 2002). Olika delar av ekosystemet (björkar, mätare och naturliga fiender) och samspelet mellan dem kan påverkas på flera sätt. Vi kan ändå göra några reflektioner:

- Från den information vi har nu, ser vi inga tecken på att tillväxt och produktion hos fjällbjörkskogen kommer att förändras. Däremot kommer sannolikt nya områden som nu är kalfjäll, att koloniserar av björkskog (Kullman 2002). Kanske koloniserar barrskogarna motsvarande arealer i lägre terräng så att fjällbjörkskogen förskjuts till en högre höjd.
- Vissa områden har regelbundet så låga vintertemperaturer att de inte drabbas av svåra angrepp. Om vintrarna blir varmare så kommer troligen också dessa områden att drabbas (Tenow 1996).
- Eftersom fjällbjörkmätaren och fjällbjörken sannolikt har olika fysiologiska mekanismer för att ”känna av” klimatet under våren och därmed styra äggkläckning respektive knopp-sprickning, kan samtidigheten mellan fjällbjörkmätarens äggkläckning och lövsprick-

ningen försämrar eller förbättras samtidigt som klimatet ändras.

- Det är möjligt att andra insekter kan komma att invadera fjällbjörkskogarna om klimatet ändras. Till exempel har barkborrar spridit sig norrut i Alaska när klimatet blivit varmare (Whitfield 2003). Även frostfjärilen och björkknoppmalen är arter som kan sprida sig till mer kontinentala områden om klimatet blir varmare (Tenow 1996). 
- Tack till Nils Åke Andersson, Abisko, Åke Lindström, Lund, och Mats Sonesson, Lund, för litteraturtips och synpunkter på manuskriptet och till Sven Hörnell AB för tillåtelse att reproducera bilden på sidan 167.

Citerad litteratur

- Bale, J. S., Masters, G. J., Hodkinson, I. D. m.fl. 2002. Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. – *Global Change Biol.* 8: 1–16.
- Bylund, H. 1995. Long-term interactions between the autumnal moth and mountain birch: the role of resources, competitors, natural enemies, and weather. – Doktorsavhandling, Sveriges Lantbruksuniversitet, Uppsala.
- Bylund, H. 1999. Climate and the population dynamics of two insect outbreak species in the north. – *Ecol. Bull.* 47: 54–62.

- Eckstein, D., Hoogesteger, J. & Holmes, R. L. 1991. Insect-related differences in growth of birch and pine at northern treeline in Swedish Lapland. – *Holarct. Ecol.* 14: 18–23.
- Enemar, A., Nilsson, L. & Sjöstrand, B. 1984. The composition and dynamics of the passerine bird community in a subalpine birch forest, Swedish Lapland. A 20-year study. – *Ann. Zool. Fenn.* 21: 31–338.
- Haukioja, E. 1991. The influence of grazing on the evolution, morphology and physiology of plants as modular organisms. – *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B* 333: 241–247.
- Haukioja, E. 2003. Putting the insect into the birch-insect interaction. – *Oecologia* 136: 161–168.
- Haukioja, E. & Koponen, S. 1975. Birch herbivores and herbivory at Kevo. – I: Wielgolaski, F. E. (red.), *Fennoscandian tundra ecosystems part 2: Animal and system analysis*. Springer-Verlag, Berlin, sid. 181–188.
- Haukioja, E. & Koricheva, J. 2000. Tolerance to herbivory in woody vs. herbaceous plants. – *Evol. Ecol.* 14: 551–562.
- Haukioja, E., Neuvonen, S., Hanhimäki, S. & Niemelä, P. 1988. The autumnal moth in Fennoscandia. – I: Berryman, A. A. (red.), *Dynamics of forest insect populations. Patterns, causes, implications*. Plenum Press, New York, sid. 163–178.
- Hoogesteger, J. & Karlsson, P. S. 1992. Effects of defoliation on radial stem growth and photosynthesis in the mountain birch (*Betula pubescens* ssp. *tortuosa*). – *Funct. Ecol.* 6: 317–323.
- Nilssen, A. & Tenow, O. 1990. Diapause, embryo growth and supercooling capacity of *Epirrita autumnata* eggs from Northern Fennoscandia. – *Entomol. Exp. Appl.* 57: 39–55.
- Kallio, P. & Lehtonen, J. 1975. On the ecocatastrophe of birch forests caused by *Oporinina autumnata* (Bkh.) and the problem of reforestation. – I: Wielgolaski, F. E. (red.), *Fennoscandian tundra ecosystems part 2: Animal and system analysis*. Springer-Verlag, Berlin, sid. 174–180.
- Karlsson, P. S. & Weih, M. 2003. Long-term patterns of leaf, shoot and wood production after insect herbivory in the Mountain Birch. – *Funct. Ecol.* 17: 841–850.
- Kauppi, A., Kiviniitty, M & Ferm, A. 1990. Leaf morphology and photosynthetic rate in birch seedlings and stump sprouts. – *Can. J. For. Res.* 20: 952–960.
- Kullman, L. 2002. Rapid recent range-margin rise of tree and shrub species in the Swedish Scandes. – *J. Ecol.* 90: 68–77.
- Lehtonen, J. & Heikkinen, R. K. 1995. On the recovery of mountain birch after *Epirrita* damage in Finnish Lapland, with a particular emphasis on reindeer grazing. – *Écoscience* 2: 349–356.
- Sandberg, G. 1963. Växtvärlden i Abisko nationalpark. – I: Curry-Lindahl, K. (red.), *Natur i Lappland*. Svensk Natur, Uppsala, sid. 885–908.
- Silvola, T. 1967. Changes in the bird populations in Utsjoki, Finnish Lapland in 1964–1966, caused by the mass-occurrence of the caterpillar *Oporinia autumnata*. – *Ornis Fenn.* 44: 65–67 (på finska med engelsk sammanfattning).
- Tenow, O. 1972. The outbreaks of *Oporinia autumnata* Bkh. and *Operophtera* spp. (Lep., Geometridae) in the Scandinavian mountain chain and northern Finland 1862–1968. – *Zoologiska Bidrag från Uppsala, Suppl* 2, 1972.
- Tenow, O. 1975. Topographical dependence of an outbreak of *Oporinia autumnata* Bkh. (Lep., Geometridae) in a mountain birch forest in northern Sweden. – *Zoon* 3: 85–110.
- Tenow, O. 1996. Hazards to a mountain birch forest – Abisko in perspective. – *Ecol. Bull.* 45: 104–114.
- Tenow, O. & Bylund, H. 1989. A survey of winter cold in the mountain birch/*Epirrita autumnata* system. – *Mem. Soc. Fauna Flora Fenn.* 65: 67–72.
- Tenow, O. & Bylund, H. 2000. Recovery of a *Betula pubescens* forest in northern Sweden after severe defoliation by *Epirrita autumnata*. – *J. Veg. Sci.* 11: 855–862.
- Tenow, O., Bylund, H., Karlsson, P. S. & Hoogesteger, J. 2004. Rejuvenation of a mountain birch forest by an *Epirrita autumnata* (Lepidoptera: Geometridae) outbreak. – *Acta Oecol.* 25: 43–52.
- Whitfield, J. 2003. Too hot to handle. – *Nature* 425: 338–339.

ABSTRACT

Karlsson, P. S., Bylund, H. & Tenow, O. 2004. Fjällbjörkskogen – ett helt ekosystem som styrs av en liten fjärlil. [Effects of outbreaks of the autumnal moth *Epirrita autumnata* on the mountain birch forest.] – *Svensk Botanisk Tidskrift* 98: 162–172. Uppsala. ISSN 0039-646X.

We discuss the effects of a geometrid moth (the autumnal moth *Epirrita autumnata*) on the long-term dynamics of the mountain birch *Betula pubescens* ssp. *czerepanovii* forest of north-western Europe. The moth population density varies strongly among years and show peaks at about 9-year intervals. Most of the population peaks have relatively marginal effects on the birch forest, but occasionally the population peaks reach outbreak densities which in the most severe cases can kill the birch stems. If the birches are one-stemmed (monocormic), the entire trees

are often killed after such outbreaks and forest recovery is dependent on seedling establishment. In contrast, multi-stemmed (polycormic) trees can recover by producing new basal sprouts. Recovery by sprout production is a much faster and more reliable mechanism of recovery than seedling establishment. The multi-stemmed trees are thus better adapted to tolerate and recover from severe outbreaks than the single-stemmed type. Possibly, the multi-stemmed type has evolved as a response to herbivory. The insect outbreaks drive a cyclicity of these forests with more or less regular events of rejuvenation. Also other parts of the ecosystems such as the field layer vegetation and birch fauna are affected by the birch–moth interaction. For example, after a severe outbreak, the dwarf-shrub heaths that normally dominate the multi-stemmed heath forests are replaced by a vegetation dominated by graminoids.



Staffan Karlsson är växt ekolog som arbetat vid Abisko naturvetenskapliga station och Växtekologiska avdelningen vid Uppsala universitet. Hans forskning har framför allt rört växters resursanskaffning och resursutnyttjande. Förutom fjällbjörk har Staffan studerat bland annat flera risarter (som lingo, odon och lapsk alpros) och insektsätande växter (tätörter och sileshår).

Adress: Växtekologiska avd., Uppsala universitet, Villavägen 14, 752 36 Uppsala
E-post: staffan.karlsson@ebc.uu.se



Helena Bylund är forskare vid Entomologiska institutionen vid Sveriges Lantbruksuniversitet i Uppsala (SLU). Hon har disputerat på en avhandling om fjällbjörkmätarens populationsdynamik och

hur den påverkas av olika faktorer som väder, födoresurser och interaktioner med parasitoider. För närvarande arbetar Helena främst med studier av snytbaggens biologi.

Adress: Institutionen för entomologi, SLU, Box 7044, 750 07 Uppsala
E-post: helena.bylund@entom.slu.se



Olle Tenow är professor emeritus vid Entomologiska institutionen vid SLU i Uppsala. Hans avhandling kartlade fjällbjörkmätar- och frostfjärilshärjningarnas periodicitet. Olle har också bland annat studerat fjällbjörkmätarens

vinterekologi och dess betydelse för fjällbjörkens långtidsdynamik. Andra studier har gällt tallinsekter och deras inverkan på tallens tillväxt.

Adress: Institutionen för entomologi, SLU, Box 7044, 750 07 Uppsala
E-post: olle.tenow@swipnet.se

Upprop

Vi sammanställer nu uppgifter för att få en bild av hur fjällbjörkmätarangreppen varierar i tid och rum. Vi är intresserade av uppgifter om tid och plats för kalätningar av fjällbjörkskog de senaste trettio åren och under den kommande sommaren. Det är bra om Du har observerat larver eller rester av ättna löv så att tidpunkten för avlöningen går att säkerställa.

Alla rapporter mottages tacksamt. De blir viktiga bidrag till en djupare förståelse av fjällbjörkmätaren och dess betydelse för fjällbjörkskogen.

Skriv eller e-posta Dina uppgifter till Helena Bylund eller Olle Tenow. Adresser finns vid författarpresentationerna här bredvid.