

Erica: Påverkan av skogsskötsel, klimat och hjortdjurens bete på ljungväxter

Rapport för forskningsprojektet Erica, om ljungväxterna blåbär, lingon och ljung (Ericaceae)

Annika M Felton, Per-Ola Hedwall,
Laura Juvany Canovas, Adam Felton,
Karin Öhman, Anders Jarnemo,
Christer Kalén, Märtha Wallgren

FORSKNINGSRAPPORT

RAPPORT 7221 | JUNI 2026



Erica: Påverkan av skogsskötsel, klimat och hjortdjurens bete på ljungväxter

Rapport för forskningsprojektet Erica,
om ljungväxterna blåbär, lingon och ljung (Ericaceae)

Författare: Annika M Felton, Per-Ola Hedwall, Laura Juvany Canovas,
Adam Felton, Karin Öhman, Anders Jarnemo,
Christer Kalén och Märtha Wallgren

Naturvårdsverket
Tel: 010-698 10 00
E-post: registrator@naturvardsverket.se
Postadress: Naturvårdsverket, SE-106 48 Stockholm
Internet: www.naturvardsverket.se

ISBN 978-91-620-7221-6
ISSN 0282-7298

© Naturvårdsverket 2026

Grafisk produktion: Arkitektkopia AB, Bromma 2026
Omslag: Linnéa Felton

Förord

Rapporten har finansierats med forskningsmedel ur Viltvårdsfonden.

De slutsatser och synpunkter som presenteras i rapporten är författarnas.

Rapporten har skrivits av Annika M Felton, Per-Ola Hedwall, Laura Juvany Canovas, Adam Felton, Karin Öhman, Anders Jarnemo, Christer Kalén och Märtha Wallgren.

I rapporten presenteras resultat från forskningsprojektet *Effekter av skogsskötsel, klimat och klövviltets bete på bärrisens näringssammansättning*.

Rapporten har granskats för vetenskaplig kvalitet och praktisk relevans.

Information om forskningsprojektet:

Projektledare: Annika M Felton

Projekt-ID: 2021-00032_NV

Mer information om projektet i projektdatabasen Swecris:

https://www.vr.se/swecris.html#/project/2021-00032_NV

Kontaktperson på Naturvårdsverket: Anders Lundvall

Författarnas förord

Ett stort tack till alla er som gjorde det möjligt för oss att genomföra arbetet med den här rapporten – och ett stort tack till Naturvårdsverket Viltvårdsfonden, Formas och SLU som gett oss förtroendet att genomföra studierna samt finansierat dem.

Många människor har varit med under projektets gång (2019–2025) och bidragit till arbetet. Författarna vill tacka personalen vid SLU:s fältstationer Asa, Grimsö, Siljansfors, Vindeln och Röbäcksdalen, för hjälp med provinsamling, urval av studielokaler, och att vi fick låna utrustning och använda faciliteterna. Vi tackar Sveaskog, Holmen, SCA, Svenska Jägarförbundet, Tovetorp fältstation (Stockholms universitet) och andra markägare för tillgång till deras skogsbestånd för datainsamling och etablering av hägn. Vi tackar Christer Kalén, Juha-Pekka Salminen, Julien Morell, Tim Hofmeester, Leonie Schönbeck, Robert Spitzer och Jörg Brunet som varit medförfattare på publikationer. Stort tack till Richard Larsson, Alina Sayn, Emily Delin, Henrik Johansen, Charlotte Coorevits, Joan Diaz Calafat och Julia Erbrech för assistens i fält, och Lukas Graf för hjälp med datahämtning. Tack också till Joan Díaz Calafat, María Trinidad Torres García och Julia Erbrech för assistens i labbet. Vi tackar projektet Beyond Moose (SLU) för tillgång till data, med särskilt tack riktat till Fredrik Widemo och Sabine Pfeffer. Tack också till personalen vid Riksskogstaxeringen, särskilt Jonas Dahlgren, för tillgång till data och värdefull kunskap om inventeringen. Ett varmt tack också till projektets referensgrupp, som inkluderar Ronny Löfstrand (Sveaskog) och Bodil Elmhagen (Svenska Jägarförbundet), för goda råd och inspel, och till Anders Lundvall, Urban Johansson och David Bruun som har bidragit med viktiga perspektiv och kommentarer på rapporten, tack till er alla.

Författarna ansvarar själva för innehåll, slutsatser och rekommendationer i rapporten.

Innehåll

Förord	3
Författarnas förord	4
Sammanfattning	6
Summary	7
Slutsatser och rekommendationer	8
1. Inledning	10
1.1 Näringsekologi hos växter och djur – teoretiska samband	11
1.2 Hypoteser	13
1.3 Organisation av studier	14
2. Metod och material	16
2.1 Studielokaler	16
2.2 Design och datainsamling	18
3. Resultat och Diskussion	26
3.1 Mängden foder	26
3.1.1 Studie 1: Från ljungväxternas täckning till biomassa	26
3.1.2 Studie 2: Beståndsstrukturens inverkan på ljungväxternas foderproduktion	27
3.1.3 Studie 3: Samband mellan hjorddjurstätheter och ljungväxternas tillväxt och morfologi	29
3.2 Fodrets kvalitet	30
3.2.1 Studie 4–5: Samband mellan fodrets kvalitet, beståndsstruktur och årstid	30
3.2.2 Studie 7: Klimatets effekter på ljungväxternas försvar	35
3.3 Långsiktiga effekter av skogsbruk på ljungväxternas täckningsgrad	37
3.3.1 Studie 8: Utveckling av modeller som uppskattar ljungväxternas täckningsgrad	37
3.3.2 Studie 9: Samband mellan skogsskötsel och tillgång på ljungväxter	40
4. Framtida forskningsbehov	42
5. Källhänvisning	44
6. Bilaga 1 – Förkortningar	49

Sammanfattning

Sveriges skogar levererar en mängd olika ekosystemtjänster – till exempel virke, viltkött och rekreationstillfällen i form av jakt och bärplockning – som påverkas direkt av hur vi sköter våra skogar. Dessutom påverkas skogen och dess biologiska mångfald av hjortviltets bete. För att förbättra möjligheterna att kombinera skogsbruk för virkesproduktion med en rik biologisk mångfald och jaktbara viltstammar har vi i forskningsprojektet Erica ökat förståelsen för hur olika skogsskötselalternativ påverkar hjortviltets foder. Specifikt har vi arbetat med blåbär, lingon och ljung – viktiga ljungväxter i våra skogsekosystem.

Under lång tid har förekomsten av de här växterna minskat i svenska skogar, delvis på grund av att skogarna har blivit mörkare, vilket gör det svårt för ljusälskande växter att klara sig. När blåbär, lingon och ljung minskar påverkas inte bara växterna själva – det blir också mindre mat för hjortvilt. Då kan djuren börja beta mer på unga träd, särskilt tall, vilket gör att skogsägare hellre planterar gran, som inte betas lika mycket. Men gran skapar mörka, täta skogar – vilket gör det ännu svårare för blåbär och lingon att växa. Det här skapar en ond spiral, där både växter och djur påverkas negativt. För att få stopp på den onda spiralen behöver vi veta mer om hur skogsbruket och hjortviltet påverkar fodret från ljungväxterna, vilket var målet med Erica.

I projektet studerade vi skogar från Småland i söder till Västerbotten i norr. Vi jämförde tallskogar och granskogar i olika åldrar och med olika grundyta¹, och utförde experiment för att förstå hur ljungväxterna påverkas av bete, klimatet och skogens struktur. Vi fann att i granskogar växte ljungväxterna långsammare och var betydligt mindre – det vill säga de hade lägre höjd och täckningsgrad – jämfört med ljungväxterna i tallskogar. Näringsinnehållet i växterna varierade mellan sommar och vinter, och beroende på om skogen var mörk (granskog) eller ljusare (tallskog). Resultaten visar att skogens ljusinsläpp även påverkar växternas försvar mot växtätare. I mörka skogar bildar växterna mindre mängd försvarskemikalier, vilket förmodligen gör dem mer aptitliga för djur. Även klimatet påverkar växternas försvar – men i jämförelse med skogens täthet fann vi att den effekten var liten.

Med hjälp av data från Riksskogstaxeringen har vi även utvecklat modeller som förklarar täckningsgraden av ljungväxterna utifrån skogliga data. Modellerna har vi implementerat i Heureka-systemet, där man kan simulera framtida scenarier baserat på olika beslut, som vilka trädslag man planterar, hur ofta man gallrar, och hur länge skogen får växa innan man avverkar. Resultaten visar att blandade skogar med fler trädslag än bara gran ger bättre förutsättningar för blåbär, lingon och ljung att trivas under en tidsperiod om 100 år, men att effekterna skiljer sig åt mellan norra och södra Sverige. Sammantaget understryker resultaten från Erica den stora påverkan av täta, mörka produktions-skogar på ljungväxterna och hur beslut inom skogsbruket kan påverka balansen mellan foder och hjortvilt.

¹ Grundyta är ett enkelt mått på hur tät skogen är. I rapporten definieras grundyta som genomskärningsytan av ett tvärsnitt genom en trädstam eller summan av tvärsnitt för flera träd, mätt i brösthöjd (1,3 meter över marken). Enheten uttrycks i kvadratmeter per hektar.

Summary

Sweden's forests provide many important ecosystem services. These include timber, game meat, and opportunities for recreation, such as hunting and berry picking. However, the benefits forests provide society depend a lot on how they are managed. In the project we call Erica, our goal was to better understand how different ways of managing forests affect the forage available for deer, especially when trying to balance timber production, healthy wildlife populations, and biodiversity. We focused on the shrubs bilberry, lingonberry, and heather. These are key food sources for cervids (moose and deer) and other animals.

Over the years, these shrub species have become less common in Sweden's forests. One reason may be that our forests have become darker, which makes it harder for light-demanding plants to survive. When these plants decrease, there's less food for cervids, which may cause them to feed more on young trees, especially pine. In response, forest owners may start planting more spruce, which cervids don't eat as much. However, planting more spruce creates more dense and shady forests, making it even harder for the shrubs to grow. This creates a negative spiral. To break this spiral, we need to understand how forest management and cervid browsing affect these plants, and what changes could help improve the situation. This was the main aim of Erica.

We studied forests from Småland in the south to Västerbotten in the north. We compared pine and spruce forests of different ages and densities and also carried out experiments to understand how the three shrub species are affected by deer browsing, climate, and forest structure. We found that in spruce forests, the shrubs were much smaller and produced less forage compared to those in pine forests. In addition, the nutritional content of the plants varied depending on the season, and most importantly, whether the forest was darker (spruce) or lighter (pine). Another interesting result was that in darker forests, the plants produced lower concentrations of defence chemicals, which may make them more attractive, but also vulnerable, to deer browsing. The climate also played a role in their defence chemistry, but not as much as the density of the forest did.

We also used data from Sweden's National Forest Inventory to build models that predict how much the three shrub species can grow depending on forest density and tree species. These models were added to the decision support system Heureka. With Heureka one can simulate future forest scenarios, based on forest management choices, such as which tree species to plant, how often to thin and how long to let trees grow before harvesting. The results showed that mixed forests with more pine and birch relative to spruce can provide better conditions for bilberry, lingonberry, and heather to thrive over the next 100 years. Overall, our project highlights how dense, dark production forests – especially spruce-dominated ones – have a strong effect on important forest plants. Our results show that the choices we make in forest management can have large impacts on the balance between the food availability in forests and deer populations.

Slutsatser och rekommendationer

Studierna i Erica visar att de beslut som skogsägare tar vad gäller tätheten och trädslagssammansättningen i deras skog starkt påverkar både mängden och kvaliteten på ljungväxternas foder för hjortviltet. Vi hoppas att den kunskap vi har fått fram i vårt projekt ska vara till hjälp för viltförvaltare, skogsägare och beslutsfattare, så att man kan hitta en bättre balans mellan viltstammar och tillgången på foder i skogen.

- Våra resultat visar att ju högre grundyta, och ju högre dominans av gran, desto svårare är det för växter som blåbär, lingon och ljung att växa. De blir kortare, växer långsammare och producerar mindre biomassa jämfört med om de som växer i en glesare tallskog. Samtidigt har plantorna i granskogen en högre andel kvistar av fina diametrar, vilka utgör foder för hjortviltet. I granskogen är denna ätbara biomassa rikare på tillgängligt protein (vilket är attraktivt för djuren) än i tallskogen, men har samtidigt mer lignin. Lignin är en typ av fiber som djuren försöker undvika i för höga doser, och det kan tänkas att växterna får ett ökat skydd av en högre ligninhalt. Å andra sidan producerar växterna i den täta granskogen lägre halter av viktiga försvarskemikalier, vilket nog gör deras blad och kvistar mer attraktiva för växtätande djur.
- Det är inte bara trädslag och täthet som spelar roll – även markens egenskaper, skogens ålder och hur man sköter skogen påverkar hur mycket ljungväxterna kan breda ut sig. Genom att använda det digitala planeringsverktyget Heureka, kunde vi jämföra olika sätt att sköta skog på lång sikt, upp till 100 år framåt i tiden. Det visade sig att ofta gynnar en skötselstrategi antingen blåbär, lingon eller ljung men inte alla tre på samma gång. Vi upptäckte dock att om man satsar på att öka mängden tall och björk istället för gran så kan man skapa förutsättningar för att alla tre växtarter ökar. Det handlar alltså om att skapa en mer varierad skog.
- Sammantaget visar resultaten från Erica att en hög dominans av gran får stora konsekvenser för fodertillgång och foderkvalitet, medan en variation av trädarter och tätheter i skogen skapar ett mer varierat näringslandskap, där djuren lättare kan välja vad de vill ha. Är den valmöjligheten liten i stora delar av skogslandskapet kan hjortdjuren tvingas söka annat foder, såsom träd i föryngringar, och därmed potentiellt orsaka skada.
- Vår modellering visade att i södra Sverige (stora delar av Götaland) kan man genom flera olika skogsskötselstrategier öka mängden blåbär och lingon. I norra Sverige (Norrbotten och Västerbotten) var möjligheterna mer begränsade, eftersom skogarna där redan har mycket tall. Därför är det lättare att påverka miljön i södra delen av landet genom att minska andelen gran till förmån för tall och björk

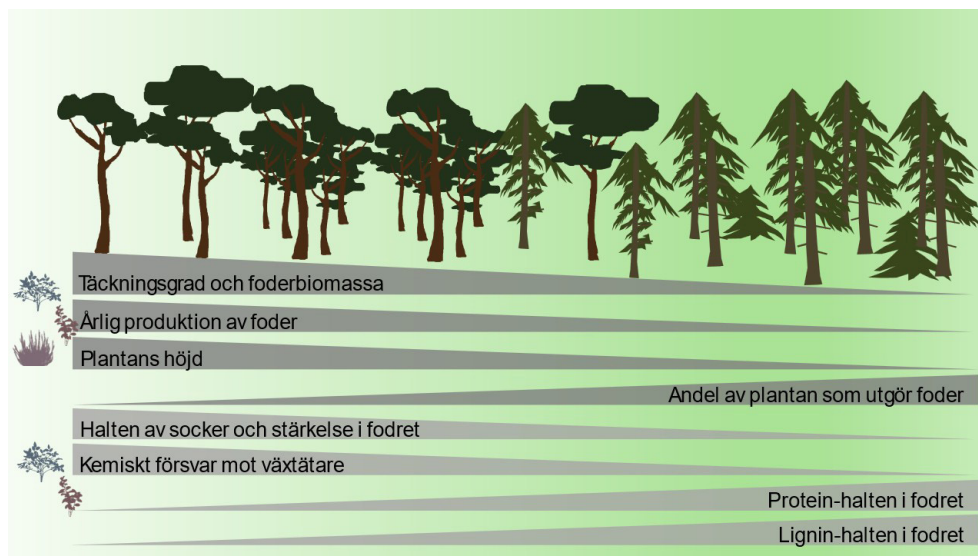
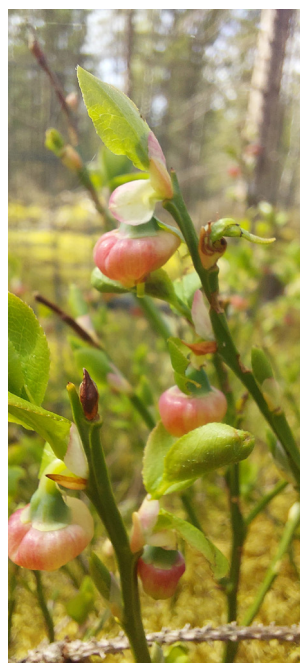


Illustration som sammanfattar flera av resultaten från Erica. Trädsiluetterna illustrerar trädslagssammansättningen som går gradvist från talldominerade skogar (vänster) till grandominerade (höger). Den gröna bakgrunden illustrerar tätheten, där grundytan ökar åt höger. Våra resultat handlar om både mängden foder (mörkgråa fält, där forskningen handlat om blåbär, lingon och ljung), och om kvaliteten på fodret (ljusgråa fält, där vi fokuserat på enbart blåbär och lingon, under vintern). I den relativt öppna tallskogen täcker ljungväxterna mycket av marken, växer sig höga och erbjuder mycket foderbiomassa. Men fodret kan vara lite mindre aptitligt eftersom det innehåller mindre protein och mer försvarskemikalier än i granskogen. I den täta granskogen är däremot täckningsgraden av ljungväxter låg, plantorna är små till växten och bara lite foderbiomassa finns tillgänglig. De små plantorna kan dock vara attraktiva för viltet eftersom en relativt stor del av deras biomassa är ätbar och erbjuder mer protein och färre försvarskemikalier än i tallskogen. Men ligninhalten i deras kvistar är dock hög, vilket kanske skyddar dem från viltet till viss mån.



Blåbärsplanta i blomning. Foto: Annika Felton

1. Inledning

Ljungväxterna blåbär (*Vaccinium myrtillus*), lingon (*V. vitis-idaea*) och ljung (*Calluna vulgaris*), som tillhör familjen Ericaceae, spelar mycket viktiga roller i Sveriges skogsekosystem. Dessa växtarter kallas på engelska för ”foundation species” på grund av att de har en dominerande roll i sitt habitat och formar den boreala skogens processer och funktioner. Deras blommor och bär påverkar till exempel populationsdynamiken hos brunbjörn, tjäder och pollinerande insekter (Selås 2001, Hanula et al. 2015, Hertel et al. 2018), och deras kvistar och blad är en viktig födokälla för älgar (*Alces alces*), rådjur (*Capreolus capreolus*), kronhjortar (*Cervus elaphus*), och dovhjortar (*Dama dama*) (Cederlund et al. 1980, Spitzer 2019, Felton et al. 2020). Älgar och hjortar tillhör familjen Cervidae, och vi kallar dem i denna rapport för hjortdjur. Ljungväxterna kan utgöra 50 procent eller mer av hjortdjurens årliga foderintag i områden med begränsat snödjup (Spitzer 2019).

Tillgången på ljungväxter som grupp har minskat dramatiskt i Sveriges skogar. Deras täckningsgrad har till exempel minskat med omkring 50 procent i södra Sverige sedan 1950-talet (Hedwall et al. 2019). Den här historiska minskningen har vid sidan av klimatförändringar och kvävedeposition förknippats med det moderna skogsbruket, främst på grund av skogsbrukets inverkan på ljustillgången för fältskiktets växter, och kopplingen till störningar som till exempel kalhyggen (Hedwall et al. 2013, Hedwall and Brunet 2016). Majoriteten (80 procent) av virkesvolymen i Sveriges produktionsskogar består av gran (*Picea abies*) och tall (*Pinus sylvestris*), vilket påverkar fältskiktet markant (Petersson et al. 2019). Trots att vi blivit alltmer medvetna om att skogens struktur påverkar fältskiktet har vi hittills saknat möjligheten att förutsäga hur förändringar i skogsbruket specifikt påverkar hjortdjurens fodertillgång och kvalitet.

Hjortdjur är mycket selektiva när de söker föda, och deras val styrs i stor utsträckning av mängden foder som finns tillgänglig, och av fodrets kvalitet. Älgar verkar till exempel välja föda som i kombination ger dem en säsongsanpassad, näringsmässigt balanserad kost (Felton et al. 2016, Felton et al. 2021, Spitzer et al. 2023, Spitzer et al. 2024), och där spelar ljungväxterna en viktig roll. Dietens sammansättning påverkar i sin tur älgarnas välmående (Felton et al. 2020), och kan också påverka nivån på de skogsskador som älgen kan orsaka. Hjortdjuren äter från både träd, buskar, ljungväxter, gräs och örter. På grund av ljungväxternas betydelse för dessa växtätarens kost kan man förvänta sig att en brist på dem ökar risken för betesskador på träd. Detta stöds av forskning som visar att graden av barkskador orsakade av kronhjortar har ett negativt samband med tillgången på ljungväxter (Jarnemo et al. 2014). På samma sätt verkar relativ brist på ljungväxter öka älgarnas intag av tall (Spitzer et al. 2021). Betesskador på unga tallar är ett av skogsindustrins största viltskadeproblem idag, och intresset för att förstå hur skogs- och viltförvaltningen kan bidra till att minska risken för sådana skador är stort. Evidensbaserade prognoser av ljungväxternas utveckling är därför av stor ekonomisk och samhällsrelaterad betydelse, och har därför varit vårt fokus i projektet.

1.1 Näringsekologi hos växter och djur – teoretiska samband

De tre närbesläktade ljungväxterarterna blåbär, lingon och ljung, liknar varandra på flera sätt. Till exempel är de alla tre relativt stresståliga och näringskonservativa (dvs de är konkurrenskraftiga på ganska näringsfattig mark), och de kan alla tre föröka sig både sexuellt och vegetativt. Trots dessa likheter, och att de tre arterna ofta växer i blandningar, skiljer de sig åt när det gäller bladens storlek, struktur och livslängd. Kvoten mellan bladens yta och torrmasa (*specific leaf area*, SLA) hos blåbär – som fäller sina löv på hösten – är två till tre gånger så stor som hos de andra två arterna, som är vintergröna, och bladytan är mycket mindre hos ljung än hos *Vaccinium*-plantorna (Kleyer et al. 2008). På grund av detta kan vi förvänta oss att de tre arterna reagerar olika på gradienter av ljus och näringstillgång i skogen, där blåbär är mer skugganpassad och näringskrävande än ljung, medan lingon ligger mitt emellan. Förändringar i ljus och näringstillgång i skogen påverkar växternas tillväxt, men också hur dessa allokerar denna tillväxt, vilket kan påverka ljungväxternas höjd, täckningsgrad och mängden biomassa över mark. Ljungväxternas biomassa och morfologi som vi uppmäter i skogen kan i sin tur ha påverkats av viltets bete.

Ett annat sätt som växter reagerar på variation i resurstillgänglighet är att förändra den kemiska sammansättningen i sina vävnader. Växter som växer under svaga ljusförhållanden har i allmänhet begränsade resurser, vilket beror på att kolupptaget begränsas direkt genom att fotosyntesen hämmas (Fatichi et al. 2014). Om andra resurser, såsom kväve i jorden, finns i tillräcklig mängd, leder detta till minskat kolhydratinnehåll och en relativ ökning av kvävebaserade ämnen (t.ex. proteiner). När växter har tillräckligt med ljus men otillräckligt med näringsämnen minskar istället tillväxten mer än fotosyntesen, vilket resulterar i en större ackumulering av kolhydrater i förhållande till kväve (Bryant et al. 1983, Körner 2015). På grund av detta kan vi förvänta oss att ljungväxter som till exempel växer i täta mörka granbestånd har en annorlunda balans mellan kolhydrater och protein än de som växer i tallbestånd, som generellt sett är mer öppna och ljusa.

Växternas sammansättning av kol och kväve är viktigt för hjortdjuren eftersom de verkar sträva efter att få i sig en viss balans mellan kolhydrater och proteiner (Felton et al. 2016, Felton et al. 2021, Spitzer et al. 2023, Spitzer et al. 2024). Kolhydrater och protein utgör, tillsammans med fetter, det som kallas makro-näringsämnen. Studier har visat att om älgar har valmöjligheter, väljer de antingen att äta växter som har en perfekt balans mellan dessa näringsämnen, till exempel kvistar från sälj och vide (Felton et al. 2016); eller att äta från två eller fler växter som har helt olika sammansättning, men som i kombination leder älgen till det eftertraktade näringsmålet, till exempel genom att blanda blåbärsris med tallskott (Spitzer et al. 2023). Detta beteende kan förklaras genom teorin om näringsbalansering (Simpson and Raubenheimer 2012). En konsekvens av hur djurens näringsekologi fungerar är att en förändring i fodrets näringsinnehåll på grund av skogsskötseln kan få en direkt effekt på djurens födoval.

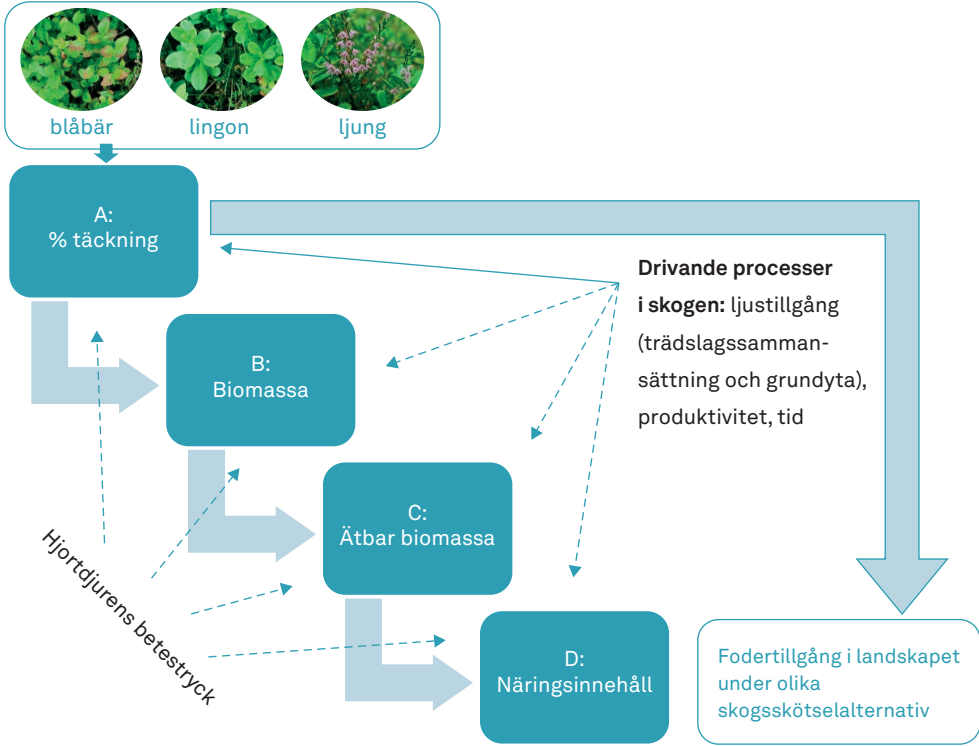
Dessutom förväntar vi oss att växterna reagerar på variation i ljus- och närings-tillgång genom att förändra sin uppsättning av försvarskemikalier (Bryant et al. 1983). Växter försvarar sig mot växtätare genom att producera kemikalier som är obehagliga eller till och med farliga för växtätarna att få i sig. Det finns en stor

mångfald av försvarskemikalier, och enskilda växtarter kan producera flera tusen olika sorters ämnen (Afendi et al. 2011). Sammansättningen av ämnen skiljer sig åt mellan växtarter, och utifrån teori (the detoxification limitation hypothesis; Freeland and Janzen 1974, Marsh et al. 2006) förväntar vi oss att växtätare blandar flera olika växtarter i sin diet för att minska risken för höga doser av specifika försvarskemikalier. Att en blandad kost är positivt för älgarnas välmående har vi sett indikationer på i Sverige (Felton et al. 2020), men försvarskemikaliernas roll i detta samband är fortfarande outforskat. Det är kostsamt för växterna att producera sådana kemikalier, så de kan behöva prioritera mellan tillväxt och försvar (Cope et al. 2019). Tillgången på ljus, näring och andra resurser kan direkt påverka denna prioritering.

Till sist ska nämnas att hjortdjuren själva kan påverka foderväxternas försvarskemikalier och tillväxt. Ett bett på en växt vid ett tillfälle kan till exempel leda till en förändrad smaklighet hos framtida skott (Stolter 2008). Växterna reagerar i olika hög grad beroende på hur hårt de blir betade. Till exempel påverkar betet av kronhjort på blåbärsskott avsevärt smakligheten hos nästa års skott, vilket i sin tur gör att till exempel insektslarver konsumerar mer biomassa från lätt betade skott än från obetade eller kraftigt betade skott (Moe et al. 2018). Detta leder till fascinerande interaktioner mellan olika trofiska nivåer i ekosystemet. Vår forskning har inspirerats av de teoretiska samband som beskrivits här och som illustreras i figur 1.



Älgko med kalv som betar av bärriset. Foto: Laura Juvany Canovas



Figur 1. Konceptuell inramning för forskningsprojektet Erica. Ett syfte med projektet var att utveckla modeller som hjälper till att uppskatta skogslandskapets fodertillgång för stora växtätare genom att omvandla uppskattningar av täckningsgrad (A) för ljungväxterna lingon, blåbär och ljung (*Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus* och *Calluna vulgaris*) först till total biomassa (B) och sedan till den del av biomassan som faktiskt är ätbar (C) i varierande utsträckning för de stora vilda växtätarna som finns i Sverige. Nästa steg var att översätta dessa uppskattningar till fodrets näringsinnehåll och kemiska försvar (D). Vi förväntade oss att relationerna mellan de fyra stegen (tjocka blå pilar) är kvantifierbara och att både betetrycket och de processer som är kända för att påverka täckningen av ljungväxterna i beståndet (tunn heldragen pil) även påverkar de andra tre enheterna (tunn streckad pil). Vi förväntade oss också att det finns skillnader i resultaten A–D mellan de tre växtarterna på grund av skillnader i deras ekologi. Resultaten från steg A har genom modellering använts i vår bedömning av hur olika skogsbruksalternativ påverkar tillgången på hjortdjurens föda i landskapet (bred prickig pil).

1.2 Hypoteser

Hypoteserna vi har testat i detta projekt är inspirerade av de förväntade ekologiska sambanden (figur 1) som i sin tur är grundade i de teoretiska samband som beskrivits ovan.

H1: Det är möjligt att genom statistisk modellering uppskatta den totala biomassan och foderbiomassan hos blåbär, lingon och ljung enbart med hjälp av data på växternas täckningsgrad, men modellerna förbättras om man även har data på plantornas höjd och beståndets struktur (här: trädsiktets täthet och trädslags-sammansättning).

H2: Variation i beståndets struktur och markens bördighet förklarar en stor del av variationen i den årliga produktionen av foder (årsskott) hos blåbär, lingon och ljung. Men på grund av skillnader i växternas ekologi reagerar arterna olika på variationen i beståndets struktur och markens bördighet.

H3: Skydd från växtätare genom hägn resulterar i mätbara skillnader i ljungväxternas tillväxt och morfologi, eftersom växterna har kunnat allokera sina resurser på ett annat sätt än om de varit betade.

H4A: Blåbärs- och lingonris som växer i täta skogsbestånd, hög andel gran och/eller på relativt näringsrik jord, producerar foder som har mer kväve men mindre kolhydrater, jämfört med ris som växer i öppnare bestånd och/eller på mark med låg näringshalt i jorden. Sådana förändringar påverkar balansen mellan de makronäringsämnen som är viktiga för älgar när de väljer sin föda (protein och kolhydrater).

H4B: Näringsammansättningen hos blåbärs- och lingonrisets foder är annorlunda på sommaren jämfört med vintern, eftersom temperatur, ljustillgång och andra årstidsrelaterade faktorer påverkar hur växterna producerar och lagrar näring i sina blad och kvistar. Näringsammansättningen skiljer sig också åt mellan de två arterna eftersom blåbär är bladfällande medan lingon är vintergrön.

H5: Sammansättningen av försvarskemikalier i blåbär och lingonris påverkas av skogsbeståndets struktur och jordmån, eftersom ljus och näring är resurser som påverkar hur växten balanserar mellan att å ena sidan växa, och å andra sidan försvara sig mot växtätande däggdjur och insekter.

H6: Blåbärsriset reagerar på bete genom att förändra sin allokering av resurser mellan t.ex. tillväxt och försvar, och deras respons beror på hur hårt betade de blir och vilken årstid det är när skadan sker.

H7: Ett skifte från svala till varmare växtförhållanden påverkar hur ljungväxterna allokera kol och kväve i sina vävnader, på grund av förändringar i fotosyntes och respiration. Detta påverkar i sin tur kemin i det foder som växterna erbjuder. Hur stor effekt som temperaturen har på växterna beror på ljustillgång i skogen,

H8: Täckningen av blåbär, lingon och ljung ökar ju högre skogsbeståndets ålder är (mer tid för återhämtning från störning), och/eller ju fattigare jorden är på näring. De tre arterna skiljer sig dock åt vad gäller effekten av jordmånen på deras relativa täckning, och även vad gäller effekten av trädsiktets täthet och trädslagssammansättning.

H9–10: Över loppet av 100 år påverkas täckningsgraden hos blåbär, lingon och ljung av hur man har sköter skogen vad gäller omloppstid, trädslagssammansättning och gallringsval. Hur stor effekt skötseln har på växternas täckningsgrad skiljer sig åt mellan norra och södra Sverige och även mellan de olika växtarterna.

1.3 Organisation av studier

För att testa våra hypoteser har vi utfört olika studier, som kan sorteras in under tre större kategorier: de som handlar om mängden foder, de som handlar om fodrets näringsmässiga och kemiska sammansättning (fodrets kvalitet), och de som syftar till att förstå långsiktiga effekter av skogsbruk på ljungväxternas täckning (figur 2). Flera av studierna är klara (studie 1–4A, och 8), men några är fortfarande pågående (studie 4B–7, och 9–10). I de senare fallen beskriver vi i denna rapport enbart preliminära resultat (studie 4B, 5, 7–9) eller inga resultat alls (studie 6 och 10).



Figur 2. Organisation av studier inom Erica. Studie 1–4A utgjorde Laura Juvany Canovas doktorsavhandling (Juvany 2023).



De tre växtarterna i fokus för forskningsprojektet: blåbär (ovan, vänster), ljung (ovan, höger) och lingon (nedan). Foto: Annika Felton

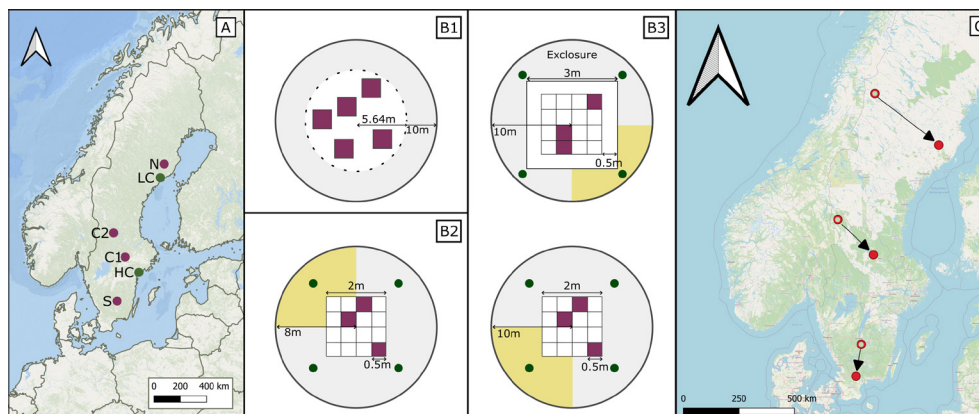
2. Metod och material

Här sammanfattar vi i korthet metoderna för projektets olika studier (figur 2). Mer detaljerad beskrivning av metoder finns att läsa i respektive publikation (fetstil i referenslistan).

2.1 Studielokaler

Stommen i Erica har varit en serie studielokaler spridda över Sverige som tillsammans täckt in en lång latitudinell gradient (figur 3): Vindeln (som kallas N på kartan), Nordmaling (LC), Grimsö (C1), Siljansfors (C2), Öster Malma (HC) och Asa (S). Studielokalerna N, C1, C2 och S innefattar en bred variation av miljö- och klimatförhållanden. De tre nordligaste av dessa studielokaler ligger inom den boreala zonen, medan den sydligaste (S) ligger i den hemi-boreala zonen. Inom dessa fyra studielokaler valde vi ut skogsbestånd som varierade vad gäller trädslagssammansättning (gran eller tall), tid sedan kalhuggning (fyra åldersklasser) och beståndets produktivitet (två klasser).

Platserna LC (Nordmaling) och HC (Öster Malma) ligger i den boreala respektive tempererade zonen. Dessa två platser användes främst för att studera ljungväxterna i relation till hjortdjurens täthet. De två platserna har en liknande sammansättning av hjortdjur (älg, rådjur, kronhjort och dovhjort), men HC har relativt hög täthet av hjortdjur och LC låg. Termerna ”hög” och ”låg” avser i denna rapport relativa skillnader inom vår studie, som först guidade urvalet av studieområden och sedan hjälpte oss i tolkningen av resultatet från kameraövervakningen i dessa två lokaler (se nedan). Urvalet av studieområdena baserades på information från en noggrann spillningsinventering som utfördes i dessa två landskap två år innan våra studier startades. I den undersökningen fann man att den sammanlagda tätheten av spillningshögar från de fyra arterna var ca 10 gånger högre i HC än i LC (medel 4.9 spillningshögar/100 m² versus 0.43 spillningshögar/100 m²; Spitzer et al. 2025). De bestånd vi valde ut i dessa två områden var alla talldominerade och mellan 41 och 82 år gamla, vilket ger gynnsamma förhållanden för ljungväxternas utveckling (med hög ljusstillgång; Eldegard et al. 2019) och återhämtningstid efter storskaliga störningar så som slutavverkning (Hedwall et al. 2013). Flera av studierna vars resultat vi beskriver i denna rapport använde en kombination av data från dessa studielokaler (Tabell 1).



Figur 3. A. Karta som visar de sex studielokaler där majoriteten av våra data i Erica har samlats in: N = Vindeln; C1 = Grimsö; C2 = Siljansfors; S = Asa; LC = Nordmaling; och HC = Öster Malma. B. Provyrtornas design. För studie 1–6 indikerar den yttersta cirkeln den yta för inom vilken vi samlade data på trädsiktet. De lila fyrkanterna ($0,25 \text{ m}^2$) representerar de mindre ytorna inom vilka vi samlade data för ljungväxterna. Dessa små fyrkanter var belägna antingen inom en cirkulär yta ($r = 5,64 \text{ m}$ (panel B1: studie 1)), eller inom de mest centrala $2 \times 2 \text{ m}$ (B2: studie 2; B3: studie 3 och 6). För studie 3 byggde vi ett hägn ($3 \times 3 \text{ m}$) som visas i panel B3. De gula skuggade ytorna (som vi kallar "fjärdedelar") visar var vi samlade prover för studierna om ljungväxternas näringsinnehåll (studie 4–5). En ny fjärdedel användes varje gång sådana prover samlades in (två vintrar och två somrar). Gröna prickar representerar var jordprover togs. C. Karta som visar designen i transplanteringsexperimentet (studie 7). Vi flyttade växter till studielokalerna N, C2 och S (panel A) från platser med ett kallare klimat (ca 2°C skillnad i årsmedeltemperatur).



Fältarbete i blåbärsriset. Foto: Laura Juvany Canovas.

Tabell 1. Lista över vilka studielokaler vi använde i projektets olika studier. Lokalerna är illustrerade på kartan i figur 2.

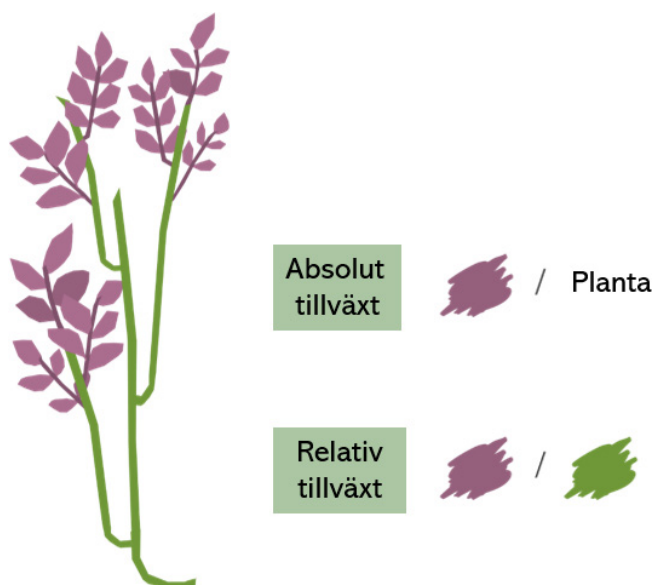
Studie	Studielokal (figur 2)						Antal bestånd
	Vindeln (N)	Grimsö (C1)	Siljansfors (C2)	Asa (S)	Nordmaling (LC)	Öster Malma (HC)	
1. Från ljungväxternas täckning till biomassa	✓	✓		✓			36
					✓	✓	20
2. Beståndsstrukturens inverkan på ljungväxternas årliga tillväxt och foderproduktion	✓		✓	✓			47
3. Samband mellan hjortdjurstätheter och ljungväxternas tillväxt och morfologi					✓	✓	20
4–5. Beståndsstrukturens inverkan på fodrets makro-näringsämnen och försvarskemikaler	✓		✓	✓	✓	✓	65
6. Betets effekter på ljungväxternas försvar och tillväxt					✓	✓	20
7. Klimatets effekter på ljungväxternas försvar mot växtätare	✓		✓	✓			3

2.2 Design och datainsamling

För studie 1 (*Från täckning till biomassa*) placerades provytorna (2–3 st per bestånd, i 36 bestånd) så att så mycket som möjligt av beståndets variation i fältskiktets täckningsgrad innefattades. Vi samlade in data och biomassaprover under juli–augusti 2019. Vad gäller trädskiktet inhämtade vi information om grundyta (m²/ ha) per trädart som ett mått på skogens täthet och trädslagssammansättning, beståndets ålder, och till sist även ståndortsindex som är ett mått på markens produktionsförmåga vad gäller träd. I små fyrkanter, som vi kallar delytor (0,25 m², färgade lila i figur 3B), uppskattade vi täckningen i procent av risväxterterna, mätte höjden av de två högsta plantorna (engelska: *ramets*) per art, och skördade sedan all biomassa ovan jord. Ett delprov torkades senare i 103 °C i 12 timmar för att fastställa torrvikten. För att bygga biomassamodeller valde vi ut 10 representativa plantor per växtart och provyta. Dessa plantor användes till att uppskatta hur biomassan (kvistar och blad) var fördelad utmed stammen, baserat på sju diameterintervall. Vi kallar dessa hädanefter för biomassafraktioner 1–7. För att sedan relatera dessa biomassafraktioner till hjortdjurens betesbeteende mätte vi diametern på betade plantor i 20 bestånd som fanns belägna i lokalerna LC och HC (figur 3A). De finaste fraktionerna (upp till max 2 mm diameter) kallar vi gemensamt för ”ätbar” biomassa, eftersom det är främst sådana kvistar som betas av de vilda djuren. Vi skapade modeller för var och en av de tre växtarterna. Den totala biomassan ovan jord modellerades med hjälp av följande variabler: täckningsgrad i procent, plantornas genomsnittliga höjd, plats, ståndortsindex, beståndets ålder, total grundyta, samt grundyta för tall och gran separat. Den enk-

laste modellen inkluderade endast procent täckning, och vi testade sedan att lägga till de andra variablerna som anges ovan. Vi använde ett liknande tillvägagångssätt för plantornas ätbara biomassa. I den modellen tog vi även med biomassfraktionens ID (1–7) som en förklarande variabel och även interaktion med alla andra variabler som ingick i varje modell. På så sätt kunde vi bestämma effekten av varje förklarandevariabel på varje enskild biomassfraktion för varje modell.

För studie 2 (*Beståndsstrukturens inverkan på ljungväxternas årliga tillväxt och foderproduktion*) samlade vi årsskott från de tre risväxterarna inom 47 skogsbestånd. Detta gjorde vi vid slutet av tillväxtsäsongen 2020 (augusti–september). Inom cirkulära provytor (figur 3B) samlade vi in information om trädskiktet, precis som i studie 1. Vi tog också jordprover, vilka sedan analyserades för kol, kväve och pH. I centrum av varje provyta (3 st per bestånd) valde vi slumpmässigt ut tre små 0.25 m² delytor inom vilka vi samlade biomassa från tre plantor per växtart. Deras höjd mättes först varefter vi skördade dem. Därefter räknade vi antalet kvistar per planta och separerade årets nya tillväxt ("årsskott") från den gamla biomassan. Samtliga fraktioner torkades i 60 °C och vägdes efteråt. För varje art beräknade vi två parametrar för att bestämma plantornas tillväxt: absolut tillväxt och relativ tillväxt (figur 4). Vi definierar absolut tillväxt som den genomsnittliga tillväxten per planta, som erhålls genom att dividera den totala nya biomassan med antalet plantor som provtagits i varje provyta. Denna enhet gör det möjligt för oss att relatera växternas årliga tillväxt (g) till skillnader i skogsstrukturen på provytenivå, oberoende av hur samma miljöfaktorer påverkat växternas befintliga totala biomassa. Den relativa tillväxten (procent) beräknades genom att dela den nya skottbiomassan med den äldre biomassan från de skördade plantorna per provyta och art. "Relativ tillväxt" ger oss ett sätt att förutsäga den årliga produktionen av ny biomassa i förhållande till växternas befintliga biomassa i skogen, givet det trädskikt och de markförhållanden som finns där.



Figur 4. Beskrivning av absolut tillväxt versus relativ tillväxt av ljungväxternas plantor. Vi definierar absolut tillväxt som den genomsnittliga tillväxten per planta, som erhålls genom att dividera den totala nya biomassan med antalet plantor som provtagits i varje provyta. Den relativa tillväxten (procent) beräknades genom att dela den nya skottbiomassan med den äldre biomassan från de skördade plantorna per provyta och art.

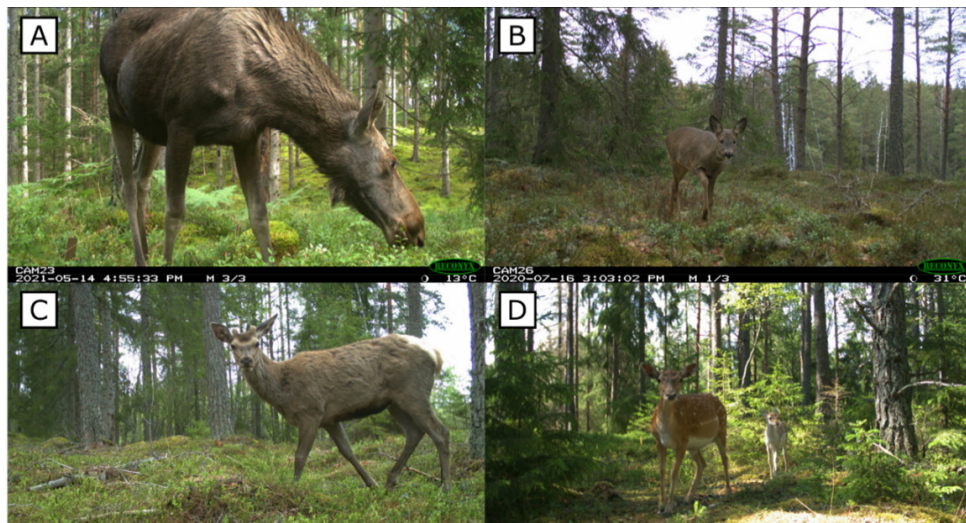
För att studera *sambandet mellan hjortdjurstätheter och ljungväxternas tillväxt och morfologi* (studie 3) valde vi ut talldominerade bestånd i två studieområden som, inom ramen för vår studie, erbjöd oss ett spann i den relativa hjortdjurstätheten: Nordmaling i norr (LC i figur 3A) och Öster Malma i söder (HC; se avsnitt 2.1 för information från spillningsinventering). I varje bestånd (10 bestånd per lokal) placerade vi provytor med radien 10 m (2 per bestånd) med god förekomst av både blåbär och lingon. Vi samlade in samma information om trädskiktet som i studie 1 och 2. En av de två provytorna valdes slumpmässigt ut till att få ett hägn (3 x 3 m, med ett 2 m högt nät; figur 5), medan den andra provytan fungerade som kontroll genom att växterna alltid var tillgängliga för viltet. Vi delade in centrum av varje hägn respektive kontrollyta i 16 delytor, som var 0.25 m² vardera, och samlade sedan in data under tre år: 2020, 2021 och 2022. Vid varje tillfälle valde vi slumpmässigt ut tre delytor, inom vilka vi mätte plantornas höjd och antal kvistar, samt separerade årsskotten från den äldre biomassan som i studie 2.



Figur 5. Vi byggde hägn i 20 tallbestånd i Nordmaling (LC i figur 2) och Öster Malma (HC) för att studera växterna utan påverkan från de vilda djuren. Hägnen var 3 x 3 m stora, med 2 m högt nät.

Till denna studie använde vi också en kamerafälla per kontrollyta (20 kameror totalt) för att övervaka viltet som nyttjade platsen. Kamerorna var aktiva under hela tillväxtsäsongen april–september. Bilderna som togs (figur 6) möjliggjorde en uträkning av en beståndsspecifik ”passeringsfrekvens” (antalet gånger ett djur passerat förbi kameran, delat med antalet dagar som kameran var operativ). Det måttet är relaterat till hjortarternas beteende och täthet i området, och kan därför användas som ett index på betestryck (Hofmeester et al. 2019). Vi summerade passeringsfrekvensen för rådjur, dovhjort och kronhjort, för att se om de mindre

hjordarterna hade en annorlunda effekt på ljungväxternas tillväxt och morfologi jämfört med älgar. För att testa effekten av hägn på ljungväxterna använde vi tre olika responsvariabler: "absolut tillväxt" (se ovan, studie 2), plantans höjd och antal grenar. Som prediktorer i modellerna använde vi behandlingen (kontroll eller hägn), år, studielokal, och olika slags interaktioner. För varje responsvariabel och växtart skapade vi fyra modeller. Två modeller fokuserade på älgarnas passeringsfrekvens. En av dem hade med studielokal som fast effekt, den andra utan. På liknande sätt skapade vi två modeller för passeringsfrekvensen för de mindre hjordarterna.



Figur 6. Bilder av de fyra hjordarterna älg (A), rådjur (B), kronhjort (C) och dovhjort (D). Bilderna är tagna av kamerafällor som var placerade i våra studielokaler i Nordmaling (LC i figur 3) och Öster Malma (HC).

För att studera *beståndsstrukturens inverkan på fodrets makronäringsämnen och försvarskemikalier* (studie 4–5) fokuserade vi på de två bärrisen, blåbär och lingon. Prover från dessa två arter samlades in i samma skogsbestånd som användes för studie 2 och 3 (65 bestånd totalt). Eftersom dessa växtarter är viktiga födoämnen för hjortdjuren hela året om, utförde vi provinsamlingen både vinter och sommar, under två år. Vinter-insamlingen (2021 och 2022) genomfördes efter att växterna gått in i sin vintervila, men innan snön fallit. Vi började insamlingen i norr i oktober och avslutade i söder i november. Sommar-insamlingen (2022 och 2023) genomfördes i juli. I varje bestånd valde vi ut två provytor som redan hade etablerats för studie 2 och 3. För att inte störa studie 3 samlade vi prover inom en fjärdedel av den stora provytan ($r = 10$ m), men undvek den centrala 2×2 m kvadraten (figur 3B). Vid varje insamlingstillfälle samlade vi prover inom en ny fjärdedel, enligt "munsbitsmetoden". Munsbitsmetoden innebär att man härmar hur djuren i en och samma munsbit biter av de översta delarna av plantorna, som ett litet knippe. Vi klippte på så sätt av de översta 3–4 cm av plantorna (figur 7). Vi skördade växtmaterial tills vi hade fått ihop 60–100 g våtvikt per växtart och provyta. Proverna frystes därefter omedelbart.

Delprover behandlades sedan lite olika beroende på om vi skulle analysera makronäringsämnen eller försvarskemikalier. För analys av makronäringsämnen

torkades delprov i 60 °C och maldes sedan till pulver. För att minska de höga kostnaderna förknippade med kemiska analyser kombinerade vi sådana med NIRS (Near-Infra Red Spectroscopy). Samtliga prover scannades därför först med hyperspektral kamera. Baserat på dessa spektra valde vi ut representativa prover (ca 33 procent av alla prover) som skickades till laboratoriet DairyOne i USA. Där analyserades proverna för totalt kväve, fiber (ADF och NDF), lignin, fetter, stärkelse och socker. Vi använde resultaten från dessa analyser och spektra från NIRS-scanningen för att bygga regressionsmodeller. På så sätt fick vi uppskattade koncentrationer av alla parametrar för alla prover som samlats in i fält. Av dessa data räknade vi ut tillgängligt protein (AP; den fraktion av proteinet som inte är uppbunden i fiber), cellulosa, hemicellulosa och summan av alla icke-strukturella kolhydrater (TNC, som inkluderar både socker och stärkelse).



Figur 7. Insamling av lingonris (vänster) och blåbärris (höger) för analys av näringsinnehåll och försvarskemikalier. Vi använde oss av den så kallade munsbitsmetoden, genom att klippa av de översta 3–4 cm av ett litet knippe av plantor (som i Felton et al. 2021, Spitzer et al. 2023). Bilden är tagen på vintern då blåbärriset saknar blad.

För analys av försvarskemikalier torkades delproverna med hjälp av frystork och maldes sedan till ett fint pulver. Proverna skickades sedan till the Natural Chemistry Research Group, Turku University i Finland, där Liquid Chromatography med tandem mass spectrometry (LC-MS/MS) användes för att kvantifiera koncentrationer av åtta olika strukturella grupper av fenoler. Fyra av grupperna klassas som tanniner (galloyl-derivat, HHDP (hexahydroxydiphenoyl)-derivat, procyanider och prodelfinider), och tre grupper klassas som flavonoler (kaempferol-derivat, quercetin-derivat och myricetin-derivat). Den åttonde gruppen kallas quinicysyra-derivat. De olika ämnena har olika sätt att aktivt påverka växtätarna. I studien var vi intresserade av två sådana biologiska aktiviteter vilka vi mätte separat (med microplate reader): 1) kapaciteten hos fenolerna att göra proteinet i vävnaderna otillgängligt för däggdjur (PPC; *protein precipitation capacity*); och

2) kapaciteten hos fenolerna att oxidera vid högt pH (OA; *oxidative activity*) vilket främst påverkar växtätande insekter, eftersom de har alkalina förhållanden i sina matsmältningssystem. När tanniner och andra fenoler oxiderar skapas syreradikaler som i sin tur kan skada celler (Appel 1993).



Figur 8. Simulering av bete utfördes genom klippning i de 16 små kvadratiska (0.25 m²) delprovytorna som vi etablerat i centrum av varje hägn.

För att studera hur växterna reagerar när de blivit betade (*Betets effekter på ljungväxternas försvar och tillväxt*, studie 6), simulerade vi bete genom att klippa blåbär och lingonplantor som växte inom hägnen i lokalerna LC och HC, 2022. Vi simulerade bete både under sommaren (augusti) och sen höst (oktober i norr (LC) och november i söder (HC)), för att se om tidpunkten av betesskadan spelar någon roll för hur växterna reagerar. Vi hade i experimentet åtta behandlingar: för varje årstid utförde vi tre betesintensiteter (lågt, medium och högt betestryck), och obetad kontroll. Vi utförde klippningen i de 16 små kvadratiska (0.25 m²) delprovytorna som vi etablerat i centrum av varje hägn (figur 8). Vi valde slumpmässigt ut vilka delprovytor som skulle få vilken behandling. På sommaren klippde vi i 6 delprovytor (två per klippningsintensitet), och på vintern i 6 andra delprovytor. Vi baserade klippningen på den "ätbara" delen av plantorna. Enligt våra observationer i studie 1 biter hjorddjur vanligtvis inte grövre diametrar än 2 mm. Variation finns förstås, men vi använde detta som en gräns för vad vi ansåg var ätbar biomassa i simuleringen. I fält identifierades således den "totala klippbara biomassan" för

varje delprovyta, genom att finna höjden för 2 mm gränsen hos representativa plantor per yta. För att simulera högt betestryck klippte vi bort 100 procent av hela den klippbara biomassan (alltså allt över 2 mm gränsen). För medium betestryck klippte vi bort 50 procent av den klippbara biomassan, och för lågt betestryck enbart 10 procent. Den biomassa vi klippte av vägdes i fält, hölls kall och lades i frys så fort som möjligt. På sommaren efter (2023) återvände vi till provytorna och samlade in biomassa för att titta på responsen. I centrum av varje liten delprovyta mätte vi höjden på 10 plantor och noterade ifall de hade bär eller inte. Dessa plantor klipptes sedan vid marknivå. Vi räknade antalet skott per planta och separerade årsskotten från resten. Årsskott mättes och vägdes, och sparades i frys. Resultaten från detta experiment har ännu inte analyserats klart, så studien är inte representerad i avsnittet Resultat och Diskussion nedan.

För att studera *klimatets effekter på ljungväxternas försvar mot växtätare* (studie 7) förflyttade vi växter (blåbär, lingon och ljung) till platser med ett varmare klimat (ca 2 °C skillnad i årsmedeltemperatur). Växterna förökades medelst sticklingar och odlades i krukor som senare placerades på platser med varierande täthet och trädslagssammansättning i trädskiktet inom de tre olika försökslokalerna (figur 3). Förutom plantmaterialet från kallare klimat så använde vi även lokalt material från respektive område som kontroll. Växtmaterialet skördades i slutet av den tredje sommaren samt behandlades och analyserades enligt beskrivningen för studie 5. Effekten på växtmaterialets totala fenolinnehåll, OA och PPC av plantmaterialets ursprung, samt trädskiktets täthet och artsammansättning, analyserades med hjälp av statistiska modeller.

För att förstå vad som styr täckningsgraden av de tre ljungväxterna ljung, blåbär och lingon (*Modeller som kopplar trädskiktet till ljungväxternas täckning*, studie 8) byggde vi statistiska modeller baserade på ett mycket stort datamaterial omfattande drygt 2800 provytor i Sverige, hämtade ur Riksskogstaxeringen. På varje yta fanns uppgifter om risens täckning, skogens struktur (trädslag och täthet), markens egenskaper samt historiska data om växttäckning från tio år tidigare. Som förklarandevariabler valde vi faktorer som påverkar ljus, konkurrens och näring för ljungväxterna: i) skogens täthet och trädslagssammansättning; ii) markens bördighet, mätt med kol-kväve-kvot (C:N); iii) skogens ålder (ett mått på tid sedan störning); och iv) tidigare täckning av respektive art (för att fånga så kallade "legacy-effekter"). Eftersom många provytor saknade en viss art (dvs. täckning = 0) använde vi så kallade zero-inflated generaliserade linjära blandade modeller (GLMM) med beta-fördelning (passar bra för proportioner). Zero-inflation tar hänsyn till att nollor (avsaknad) är vanligare än vad slumpen skulle ge. Blandade modeller gör det möjligt att hantera slumpmässiga variationer, till exempel geografisk gruppering, och minskar risken för övertolkning. Varje art analyserades separat och vi testade olika kombinationer av förklarande variabler och valde de bästa modellerna utifrån hur väl de beskrev variationen i täckning (R^2 -värden) och hur bra förutsägelserna stämde med verkliga observationer.

Slutligen, för att modellera *långsiktiga effekter av skogsskötsel på växternas täckning* (studie 9–10) använde vi beslutsstödsystemet Heureka (Låmås et al. 2023). Vi utvärderade hur sju olika skötselstrategier påverkar täckningsgraden av blåbär, lingon och ljung under de kommande 100 åren i norra respektive södra Sverige genom att implementera modeller som kopplar trädskiktet till ljungväxternas täckning (från studie 8). Det norra studieområdet inkluderar länen Norrbotten och Västerbotten. Det södra studieområdet innefattar länen Göteborg

och Bohuslän, Jönköping, Kalmar, Kronoberg, Skaraborg, Älvsborg och Östergötland. De sju strategierna vi simulerade i Heureka utformades först genom en workshop med avnämare, och inkluderade till slut i) en strategi som avsågs efterlikna dagens skogsbruk ("baslinjen"), och en rad alternativ som kontrast till dagens skogsbruk: ii) fri utveckling helt utan skogsskötselåtgärder, iii) aktivt gynnande av tall och björk (*Betula* spp.), på bekostnad av gran, under föryngring, röjning och gallring, iv) aktivt gynnande av björk, v) längre omloppstider, vi) ingen gallring alls, och vii) mer intensiv gallring. Som utgångspunkt använde vi data från Riksskogstaxeringens ytor i de två studieområdena. Vi fokuserade på resultatet för åren 50–100 efter simuleringens start, för att ge skogstillståndet och därmed ljungväxterna tillräckligt med tid att reagera på skogsskötseln. För att förenkla tolkningen räknade vi ut medelvärde i procent täckning per växtart och skötselstrategi under dessa 50 år, och jämförde strategierna ii-xii med baslinjens resultat (i). Vi har även studerat hur man kan optimera val av skötselstrategi för att maximera de olika ljungväxternas täckningsgrad samt hur den maximala täckningsgraden påverkas av olika nivåer av avverkningsvolym. Detta görs i Heureka genom att man formulerar ett antal optimeringsproblem som består av en målfunktion som uttrycker att man vill maximera täckningsgraden över tid med hänsyn till ett specifikt krav på avverkningsvolym över tid. Resultaten från denna sista modellering är ännu inte klara, så studie 10 är inte representerat i avsnittet Resultat och Diskussion.



Fältdarbete på vintern. Foto: Laura Juvany Canovas.

3. Resultat och Diskussion

Här sammanfattar vi de viktigaste resultaten från forskningsprojektet Erica. Vi börjar med de studier som fokuserat på hur skogsskötseln och hjortdjuren påverkar mängden foder från blåbär, lingon och ljung i Sveriges produktionsskogar. Vi går sedan in på våra resultat om hur fodrets kvalitet påverkas, det vill säga både den näring som djuren är ute efter i sitt födosök (makronäringsämnen) och de ämnen som de försöker undvika (växternas försvarskemikalier). Till sist berättar vi om resultaten av de simuleringar vi gjort, angående långsiktiga effekter av olika skogsskötselåtgärder på täckningen av ljungväxterna i Sverige. Vi lägger mest fokus på resultat från publikationer som redan är expertgranskade, men berättar även om preliminära resultat från ännu opublicerade studier.

3.1 Mängden foder

3.1.1 Studie 1: Från ljungväxternas täckning till biomassa

I denna studie, som är publicerad (Juvany et al. 2023), lyckades vi framgångsrikt testa modeller som beskriver både den totala biomassan ovan jord för de tre ljungväxterna, och den delen av växterna som utgör foder för hjortdjuren. När vi endast använde den procentuella täckningen kunde våra modeller förklara 51 procent, 47 procent respektive 71 procent av variationen i total biomassa ovan jord för blåbär, lingon och ljung, vilket är högt för ekologiska modeller. Förklaringsgraden blev ännu högre när vi adderade plantornas höjd till modellen (77 procent för blåbär, 75 procent för lingon och 87 procent för ljung). När vi dessutom adderade information om trädskiktet (grundyta av gran och ståndortsindex) förbättrades resultatet ytterligare något (83 procent för blåbär, 81 procent för lingon och 91 procent för ljung), men sådana data var inte avgörande för att uppskatta biomassan. Vi fann således stöd för vår första hypotes (H1). Markens bördighet hade en positiv inverkan på biomassan i våra modeller, och är sedan tidigare känd för att ha stor inverkan på ljungväxter (Hedwall et al. 2013, Miina et al. 2021). I de fall där variationen i jordmånen är stor kan man se en unimodal respons (upp-och-nervänt U), med en minskning i täckning på marker med mycket hög bördighet (Hedwall et al. 2013). Vi såg inte en sådan respons i våra data. Troligtvis beror det på att vi inte hade ett så stort spann i jordmån, så vi observerade endast den initiala positiva effekten av bördigheten på biomassan.

Vi fann att granens grundyta (m^2/ha) hade en stark negativ effekt på biomassan hos blåbär och lingon. En ökning av skogens täthet är i allmänhet förknippad med en minskning av ljusnedsläppet (Eldegard et al. 2019), men detta samband är mycket mer uttalat i granskogar än i tallskogar (Petersson et al. 2019). Bristen på ljus har genomgående visat sig ha en negativ effekt på ljungväxternas täckning (Miina et al. 2009, Hedwall et al. 2013) och biomassa (Kuusipalo 1983). Även om täckningen av ljung har rapporterats öka med tillgången på ljus (Gaudio et al. 2011), fann vi inga signifikanta effekter av granens grundyta på ljungens biomassa. En

möjlig orsak till denna brist på samband är att ljung i vår studie endast förekom i granskogar med lägre grundyta, där bristen på ljus är mindre uttalad.

Det verkligt nya med denna studie jämfört med tidigare studier om ljungväxternas biomassa (t.ex Kuusipalo 1983) var att vi gick längre än att bara förutsäga den totala biomassan ovan jord, och tog steget att specifikt uppskatta den del av plantorna som utgör foder för hjortdjur (den "ätbara" biomassan). Först identifierade vi vilka biomassafraktioner som verkar användas av hjortdjur i naturen. Vi fann signifikanta, om än små, skillnader mellan de två studielokalerna vad gäller bettdiametrarna hos blåbär och lingon. Bettdiametern var i genomsnitt större i Öster Malma (relativt hög täthet av hjortdjur) än i Nordmaling (låg täthet). Detta indikerar att den lokala tätheten av hjortdjur påverkar graden av biomassautnyttjande. På grund av detta kunde vi inkludera en dynamisk aspekt i våra modeller, genom att ta med information om de sex finaste biomassafraktionerna (beroende på stammens tjocklek, se Metoder). Detta gör så att man som användare kan anpassa modellerna till olika hjortdjurstätheter om man vill.

Ljungväxternas täckningsgrad spelade inte en lika stor roll i uppskattningen av den ätbara biomassan som den gjorde i modellerna för den totala biomassan ovan jord. Istället var plantornas höjd viktigare för att förutsäga den ätbara biomassan. Ju högre höjd, desto större andel tjocka stammar, och som konsekvens var andelen av plantorna som vi klassat som ätbar biomassa mindre (finare stammar och grenar). Plantornas smaklighet minskar sannolikt med ökande stamtjocklek, vilket har observerats för andra växtarter som betas av hjortdjur (Palo et al. 1992, Shipley et al. 1999). Vi fann också att foderbiomassan hos alla tre arter påverkades starkt av hur mycket gran som fanns. Intressant nog visar våra resultat att i grandominerade skogar var en större andel av växternas biomassa "ätbar", jämfört med tallskogar. I skogar med minskad ljustillgång hade ljungväxterna därför inte bara mindre biomassa ovan jord, utan också en högre andel ätbar biomassa, vilket kan göra dessa växter potentiellt mer sårbara för bete av hjortdjur.

De biomassamodeller som presenteras i denna studie kan användas för att förutsäga fodertillgång från ljungväxter på en skala som är relevant för förvaltningen. Det som behövs är data om täckningen av dessa växtarter, och sådana data samlas regelbundet in av Riksskogstaxeringen (RT) och är därför lättillgängliga för förvaltare och beslutsfattare. Men vi vill poängtera att det finns olika metoder för att uppskatta täckning, och olika observatörers uppskattningar av täckning kan variera. Detta komplicerar jämförelser mellan data från olika källor (Alberdi et al. 2010). Våra täckningsuppskattningar gjordes på delytor på 0,25 m², medan RT till exempel arbetar med ytor på 100 m². På grund av skillnaden i skala har vi noggrant jämfört de olika metoderna för datainsamling och korregerat för systematiska skillnader. Detta gör att vi kan implementera de biomassamodeller vi presenterar på en större rumslig skala (som vi testat i studie 10).

3.1.2 Studie 2: Beståndsstrukturens inverkan på ljungväxternas foderproduktion

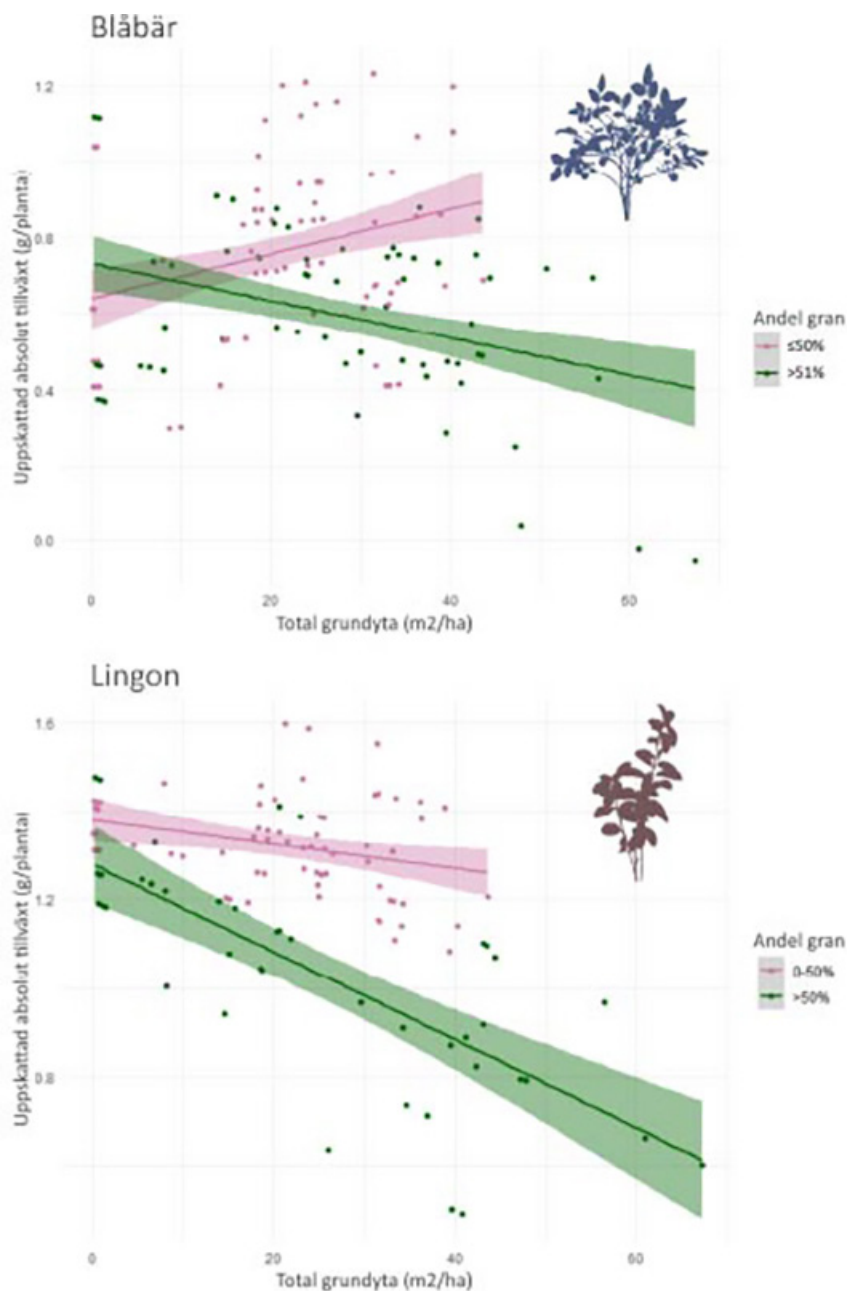
I denna studie fann vi att den *absoluta* tillväxten varje år (ny skottbiomassa per planta, figur 4) hos de tre ljungväxterna minskade signifikant med ökande nivåer av grundyta (m²/ha). Denna effekt var starkare i bestånd där andelen gran var högre än 50 procent (figur 9). Den här studien är beskriven i detalj i doktorsavhandlingen (Juvany 2023).

Våra resultat illustrerar hur en ökning av grundytan och andelen gran hade en genomgående negativ effekt på de tre ljungväxterna. Grundytan i ett bestånd är negativt korrelerad med kronans öppenhet (Díaz-Calafat et al. 2023), och mängden ljus som når marken, särskilt i bestånd som domineras av gran (Petersson et al. 2019). Detta innebär att ljungväxter i områden med låg ljustillgång, förutom att de har en lägre täckning och höjd (studie 1), också producerar mindre ny biomassa per planta under tillväxtsäsongen. I studien fann vi också att på ytor i skogen där ljungväxternas täckningsgrad var större och/eller plantorna var högre, producerades en större mängd ny biomassa jämförelsevis. Den absoluta tillväxten var hos alla tre arter negativt påverkad av ökande pH i jorden, vilket bekräftar tidigare forskning som visat att de är anpassade för att växa i relativt sura jordar med låg fertilitet (Mäkipää 1999).

Skogens totala grundyta och andel gran var de faktorer som hade störst inverkan även på den *relativa* tillväxten (kvoten mellan den nya och den äldre biomassan) av blåbär och lingon. Till exempel, ju högre andel gran i trädsiktet, desto högre relativ tillväxt hos blåbär. Detta indikerar att plantor som växer i relativt mörka bestånd (hög andel gran), har en mindre storlek, men att en större andel av deras biomassa består av ny biomassa (liknande observationer gjordes i studie 1 för foderbiomassa). På liknande sätt visar modellerna att ju högre plantan är, desto lägre är den relativa tillväxten under tillväxtsäsongen. Högre plantor – som sannolikt är äldre – producerar mindre ny biomassa i förhållande till sin gamla biomassa (Tolvanen 1995). Tolvanen (1995) beskriver hur yngre och vanligtvis kortare blåbärplantor producerar en större mängd vegetativa skott, som är längre och tyngre än reproduktiva skott. Reproduktiva skott, som är finare och ger blommor och frukt, produceras i större antal av äldre plantor. Vi fann liknande mönster för lingon som för blåbär.

För båda arter fann vi en negativ effekt av trädens totala grundyta på den relativa tillväxten. Ökad täthet hos träden leder inte enbart till minskad ljustillgång för fältsiktet, utan kan också öka konkurrensen om markens resurser (Coomes and Grubb 2000) eller orsaka förändringar i mikroklimatet (Díaz-Calafat et al. 2023). Dessa faktorer kan ha bidragit till det mönster vi observerat. För ljung fann vi att jordmånen förklarade mer av variationen i relativ tillväxt än de trädrelaterade variablerna. Vi fann inga signifikanta effekter av täckningen och växternas egenskaper på ljungens relativa tillväxt. Sammanfattningsvis fann vi stöd för vår andra hypotes (H2).

Det är intressant att se likheterna mellan denna studie och studie 1, speciellt när det gäller täckningsgrad och plantornas höjd. I studie 1 fann vi att dessa två variabler framgångsrikt kunde förutsäga biomassan ovan jord för de tre växtarterna. I studie 2 fastställde vi också hur dessa variabler kan bidra till att förutsäga den relativa tillväxten för blåbär och lingon. Detta innebär att när data om 5S som presenteras i Juvany et al. 2023) kan modellerna från studie 2 i sin tur användas för att göra biomassa-uppskattningarna mer dynamiska, eftersom de förutsäger den årliga relativa tillväxten för dessa viktiga foderväxter.



Figur 9. Uppskattad absolut tillväxt (gram per planta, se figur 4) hos blåbär (övre bilden) och lingon (nedre), beroende på provytans totala grundyta och andel av den grundytan som utgörs av gran (rosa: relativt låg andel gran; grön: relativt hög andel gran). Andra variabler som finns med i modellen har för denna illustration satts till sina medelvärden. För mer detalj, se Juvany (2023).

3.1.3 Studie 3: Samband mellan hjorddjurstätheter och ljungväxternas tillväxt och morfologi

Trots att vi under tre år genomförde upprepade undersökningar i 20 hägn och 20 kontrolltytor i landskap som varierar kraftigt i hjorddjurstätheter (ca 10 gånger högre rapporterad täthet av spillningshögar i det ena landskapet än det andra, se avsnitt 2.1), fann vi inga belägg för att den absoluta tillväxten, plantornas höjd och

antalet grenar hos blåbär och lingon skilde sig signifikant mellan behandlingarna. Vi kunde inte heller upptäcka några kopplingar mellan data från växterna och hjortdjurens passeringsfrekvens framför kamerorna, inte ens när vi separerade effekterna av älg från de tre mindre arterna (rådjur, kronhjort och dovhjort). Vi fann därmed inte något stöd för vår tredje hypotes (H3).

Våra kamerafällor gjorde det möjligt för oss att fastställa passeringsfrekvensen, som vi använde som ett index för betetrycket på varje plats. Den genomsnittliga passeringsfrekvensen för älgar var densamma i Öster Malma (HC) och Nordmaling (LC), men passeringsfrekvensen för de tre mindre arterna var fem gånger högre i HC än i LC. Trots detta fann vi inga skillnader i de variabler vi mätte hos växterna innanför och utanför hägnen. Det kan finnas flera möjliga förklaringar. För det första kan plantornas återhämtning efter bete vara så omfattande att morfologiska skillnader inte går att se mellan betade och icke betade plantor. Ljungväxter är mycket väl anpassade till bete, och deras tillväxt har till och med visat sig främjas av en viss grad av bete (Tolvanen 1994). Angelstam et al. (2017) visade på liknande sätt en brist på respons i volymen av blåbär och ljung mellan områden där hjortdjur saknades och områden med hög hjortdjurstäthet. Angelstam föreslog att det kan bero på att ljungväxterna är sårbara för bete under en relativt kort period (att de äts främst av hjortdjuren under vintern), vilket gör att de kan återhämta sig och inte får några långsiktiga effekter på sin volym. I så fall skulle det betyda att trädskiktet och jordmånen har en större effekt på ljungväxternas tillväxt än vad betesdjuren har, men mer forskning behövs för att utreda detta.

Det finns dock en möjlighet att vår studiedesign inte har lyckats fånga upp effekter som ändå fanns. I kontrolltyterna såg vi att en del plantor hade blivit betade, men de flesta plantor i våra ohägnade provytor visade inga tecken på att ha blivit betade under studieperioden. Effekten av bete på årlig tillväxt, höjd och antal grenar kan därför ha blivit utspädd och svårt att fånga i våra mätningar. Fler plantor skulle behöva mätas på en årlig basis. Dessutom kan det behövas en längre period av uthägnad för att kunna se en tydlig respons. I en studie av Hegland och Rydgren (2016), såg man en signifikant positiv respons i förekomsten av blåbär i hägn jämfört med utanför hägn, efter att växterna skyddats från växtätare under 10 år.

3.2 Fodrets kvalitet

3.2.1 Studie 4–5: Samband mellan fodrets kvalitet, beståndsstruktur och årstid

STUDIE 4: MAKRONÄRINGSÄMNINGEN

Lingon och blåbärris erbjuder foder till hjortdjur både sommar och vinter, så länge inte ett tjockt snölager täcker dem. I vår undersökning av makronäringsämnen fokuserade vi först på fodret som djuren kan finna under vintern (studie 4A; Felton et al. 2026 in review). Vi fann att fodret från lingon, som behåller sina blad under vintern, innehåller 22 procent mer energi än blåbärsplantornas kvistar, som tappar sina blad under hösten. Lingonrisets kvistar och blad innehåller nämligen mycket (69 procent) mer socker och stärkelse (TNC), och även 43 procent mer fett än blåbärriset under denna period. Inom arterna fann vi dock att näringsammansättningen varierade en hel del, och att beståndets struktur kunde

förklara omkring 40 procent av den variationen. Ju högre täthet av träd (grundyta, m²/ ha), och ju högre andel av grundytan som representerades av gran, desto högre var koncentrationen av protein och lignin i fodret från både blåbär och lingon. Protein och ligninhalten var också negativt relaterat till jordens C:N kvot. En hög C:N kvot innebär att kvävehalten i jorden är relativt lågt. Samtidigt fann vi att ju tätare och mörkare skogen var, desto mindre lättsmälta kolhydrater (TNC) fanns i fodret.

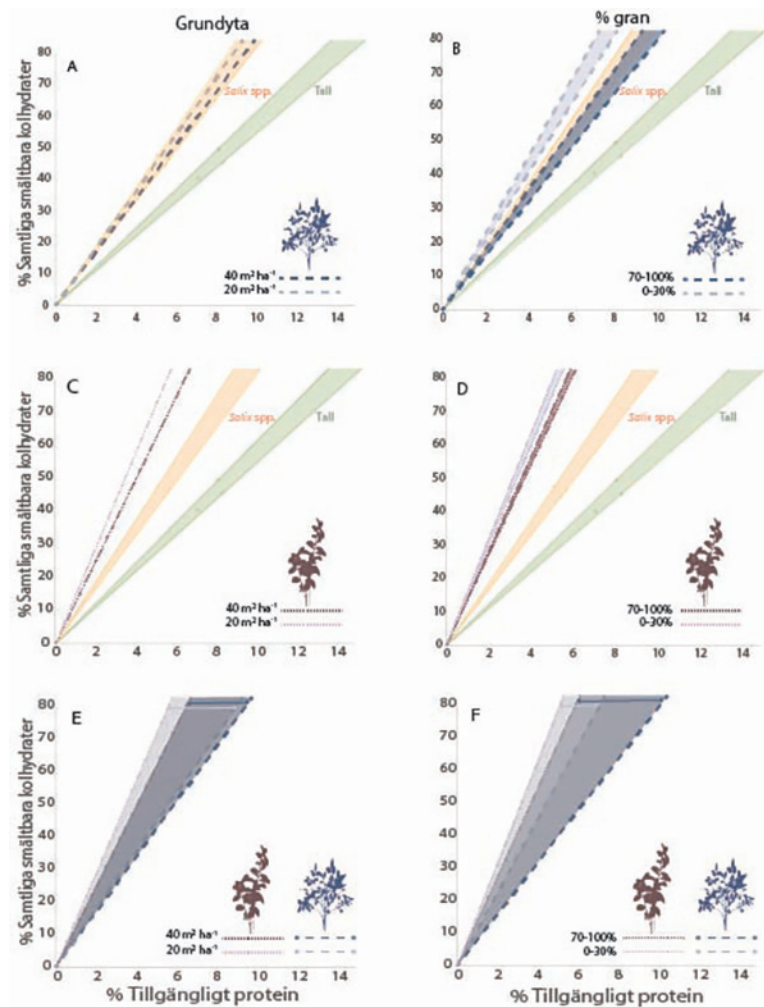
Att ljusstillgången i skogen påverkar proteinhalten positivt, men TNC-halten negativt, är vad vi förväntade oss utifrån teorin om kol-kväve balansering hos växter. Lider en växt brist på ljus kan den vanligtvis producera mindre kolbaserade ämnen på grund av reducerad fotosyntes. Andra studier av vedartade växter har också funnit ett sådant mönster (Koricheva et al. 1998). Samtidigt blir då andelen kvävebaserade ämnen (som protein) högre. Ett positivt förhållande mellan skugga och vävnadernas kvävehalt har rapporterat för ljungväxter tidigare (van Horne et al. 1988, Michelsen et al. 1996).

Något vi inte förväntade oss var den positiva kopplingen mellan skogens täthet (och andel gran) med fodrets lignin-innehåll. Lignin är en strukturell kolhydrat, och förväntningen var ju att växtens vävnader skulle ha mindre kolbaserade ämnen när de växer i skugga. Vår hypotes för denna studie (H4A) fick därför bara stöd till viss del (att plantor som växer i täta skogsbestånd, hög andel gran och/eller på relativt näringsrik jord, producerar foder som har mer kväve men mindre kolhydrater, jämfört med ris som växer i öppnare bestånd och/eller på mark med låg näringshalt i jorden). Växter producerar lignin för att ge mekaniskt stöd till sina stammar och kvistar, men vi tror inte att det är ett större behov av struktur som driver det mönster vi ser. Lignin kan också användas av växter som ett försvar mot växtätare, eftersom en alltför hög andel osmältbara fibrer i dieten gör matsmältningen ineffektiv för djuren. Lignin är nämligen en typ av fiber som inte ens idisslare kan smälta. Vi spekulerar att växterna har tagit till detta knep i den mörka granskogen för att skydda sina plantor som har låg täckning och dessutom är små till höjden. Vi vet från studie 1 att en relativt stor andel av dessa små plantor utgörs av ätbar biomassa (och från studie 5 att deras vävnader har lägre halter försvarkemikalier, vilket beskrivs nedan). Resultaten från denna studie indikerar att de kanske dessutom kan vara extra attraktiva som foder, med sin relativt höga proteinhalt.

Balansen mellan protein och smältbara kolhydrater hos blåbär och lingon i den täta granskogen verkar dessutom vara närmare den balans mellan dessa näringsämnen som sälgens kvistar har (figur 10). Varför är det intressant att veta? Jo, därför vår tidigare forskning har visat att kvistar från sälg och vide (släktet *Salix*) verkar ha en perfekt balans just mellan protein och smältbara kolhydrater, och att älgar både sommar och vinter verkar eftersträva att få i sig föda som på slutet av dagen ger dem den balansen (Felton et al. 2016, Spitzer et al. 2024). Detta betyder alltså att bärrisets foder som finns i den täta granskogen mer direkt leder älgen till dess näringsmål, än det foder som finns i mer öppna tallskogar.

Betyder det att granskogar är bra för älgen? Nej, på det hela taget kan vi inte dra den slutsatsen. Delvis på grund av att vi inte riktigt vet vilken effekt den höga halten av lignin har på djurens selektivitet. Kanske de ratar fodret i granskogen på grund av det? Men främst består vår tveksamhet av att granskogen erbjuder så små mängder foder – både vad gäller täckning och höjd – så det är nog inte värt för älgar att söka efter dem, trots att de kanske näringsmässigt är attraktiva. Det är inte omöjligt att rådjur, som är mycket mindre än älgen, bättre kan dra nytta av dessa potentiellt smakliga små munsbitar, och det är något som framtida forskning

skulle kunna titta på. Däremot är det tydligt från våra resultat att trädskiktet spelar stor roll inte bara för fodrets kvantitet utan även kvalitet, och om man kan skapa en variation vad gäller trädslagssammansättning och täthet skapar man ett mer varierat näringslandskap (figur 10 E–F), där djuren lättare kan välja vad de vill ha.



Figur 10. A–D: Balans mellan makronäringsämnenen “tillgängligt protein” (d.v.s det protein som inte är uppbundet i växtens fibrer) och summan av samtliga smältbara kolhydrater (cellulosa, hemicellulosa och alla icke-strukturella kolhydrater) i blåbärsrisets kvistar (blå streckade linjer, panel A–B) och lingonrisets kvistar och blad (lila prickade linjer, panel C–D), i relation till provytans totala grundyta (A, C) och procent gran av den totala grundytan (B, D). Växterna samlades in vintertid. Ljusa färger indikerar relativt låga värden för grundyta (20 m²/ha) och procent gran (0–30 procent); mörkare färger representerar högre grundyta (40 m²/ha) och procent gran (70–100 procent). Värdena för blåbär och lingon är presenterade i jämförelse med medelvärden för tallskott (gröna prickar och linjer) och Salix spp. (gula prickar och linjer), som publicerats i Spitzer et al. (2023) och Felton et al. (2021). Dessa publikationer har visat att foder från Salix (t.ex sålg och vide) överlappar väl med den balans mellan näringsämnen som älgar eftersträvar att få i sig, medan fodret från tall och bärris kompletterar varandra och i blandning för älgen till sitt näringsmål. E–F: Värden från panel A–D har kombinerats för att visa skillnader mellan blåbär och lingon (och det resulterande näringsutrymmet (“nutritional space”) som de två arterna skapar tillsammans, vars bredd indikeras med pilar) i relation till variation i grundyta och procent gran; ljusgrå skugga representerar lägre grundyta och procent gran (enligt definitionen ovan) och mörkgrå skugga representerar högre grundyta och procent gran.

Vi har i projektet också analyserat skillnader mellan årstiderna vad gäller fodrets näringsinnehåll (studie 4B; opublicerade resultat). Mycket händer i växten under våren och sommaren, så vi förväntade oss att fodret näringsinnehåll skulle reflektera detta. Våra preliminära resultat visar att blåbärsrisets foder har relativt lite protein men mycket lignin under vintern, jämfört med sommaren. På sommaren har blåbärsriset inte bara nakna kvistar att erbjuda djuren utan även gröna blad, som har gott om tillgängligt protein i sig. Hos lingonriset, som ju har gröna blad året om, var däremot proteininnehållet ganska stabilt mellan årstiderna. Vi fann således stöd för hypotes 4B, vad gäller skillnader mellan växtarter och årstider.

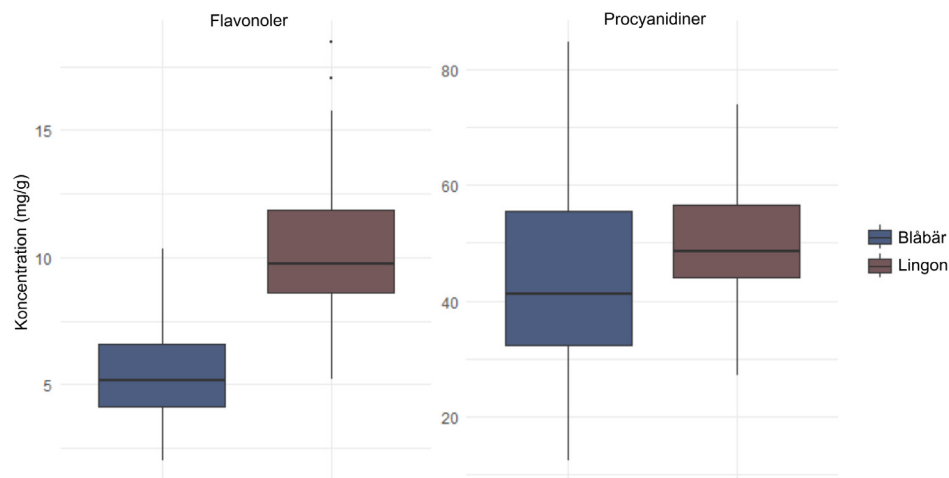
Variationen i näringssammansättning varierade mindre mellan vintrarna än mellan somrarna, hos båda arter. Intressant är att den första sommaren vi samlade prover (2023) hade fodret från blåbärsplantorna relativt mycket TNC, medan den andra sommaren (2024) utmärkte sig fodret med att ha relativt mycket hemicellulosa och cellulosa istället. Med andra ord, även om proteinhalten konsekvent är hög på sommaren jämfört med vinter kan blåbärsrisets foder på sommaren antingen erbjuda kolhydrater mer i form av snabbsmält socker och stärkelse, eller mer i form av fibrer som kräver långsam matsmältning och mycket hjälp från mikroorganismerna i vommen. Detta skulle kunna påverka hjortdjurens födoval och fysiologi. Intressant nog såg vi att den sommaren då blåbärsriset hade relativt mycket hemicellulosa (2024) i sina kvistar och blad, hade även lingonrisets foder relativt mycket hemicellulosa jämfört med den första sommaren. Troligtvis är det klimatrelaterade faktorer som driver sådana mellanårsskillnader, men mer forskning, med data från fler år, krävs för att utröna klimateffekter, och potentiella konsekvenser för viltet.

STUDIE 5: VÄXTERNAS FÖRSVARSKEMIKALIER OCH BIOLOGISKA AKTIVITETER

Traditionellt i ekologisk forskning har man fokuserat på att analysera totala fenoler (eller totala mängden tanniner, som är en stor grupp inom fenolerna), på grund av att det är relativt enkelt och billigt att utföra sådana kemiska analyser. Men det har blivit allt mer uppenbart att mycket kunskap går förlorad genom att bara titta på sådana stora grupperingar, eftersom de olika ämnena som ingår i gruppen fenoler kan ha väldigt olika funktioner, och därför olika effekter på växtätarna (Windley et al. 2022). Vissa fenoler kan ha en giftig verkan, andra göra så att matsmältningen tar längre tid, eller till och med ha positiva effekter på växtätaren. Effekten beror också på dosen och vilken djurart det rör sig om. Så om man klumpar ihop alla ämnen i en summa förlorar man möjligheten att se sådana intressanta mönster. Det var därför vi i projektet har lagt arbete på att identifiera åtta olika strukturella grupper av fenoler. Tack vare att vi gjort detta har vi både funnit stöd för vår hypotes (H5, att sammansättningen av försvarskemikalier i växterna påverkas av skogsbeståndets struktur och jordmån) och även funnit många fler spännande saker.

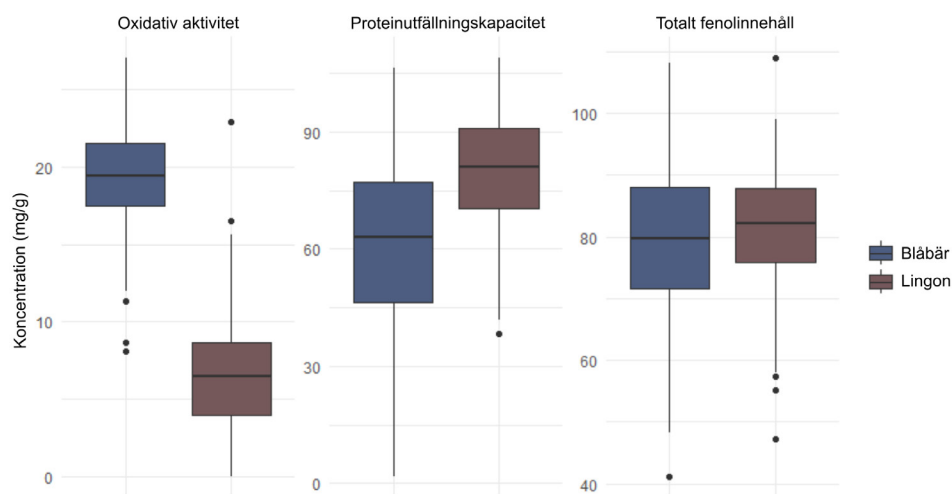
Av dessa åtta grupper av ämnen vi sökte efter i blåbärs- och lingonprover som samlats i Vindeln (N i figur 3) och Asa (S), fann vi spår av samtliga förutom de som kallas hydrolyserbara tanniner (galloyl-derivat, HHDP-derivat). Avsaknad av dessa var förväntad, baserat på tidigare forskning på ljungväxter. De ämnen som vi fann i högst koncentrationer var den grupp som kallas procyanidiner (en typ av kondenserade tanniner (*condensed tannins*)), med koncentrationer runt 50 mg/g i snitt. De andra grupperna var representerade med koncentrationer mellan 1–8 mg/g.

Summan av alla fenoler var ungefär lika hög hos blåbär som hos lingon, i genomsnitt från båda årstider (ingen signifikant skillnad). Men tittar man på detaljerna ser man att lingon hade signifikant högre koncentrationer av procyanidiner och flavonoler (figur 11). Den förstnämnda gruppen är känd för att skydda växten mot däggdjur, medan den senare gruppen mot insekter (Marsh et al. 2020). Blåbär hade istället signifikant högre koncentrationer än lingon av andra ämnen: prodelfinidiner och quinicysyra-derivat. Likadant här är den förstnämnda gruppen känd för att blockera proteiner för däggdjuren, medan den sistnämnda gruppen är mer effektivt mot insekter.



Figur 11. Preliminära resultat som visar att blad och kvistar från lingonris (rödbruna boxar) har högre koncentration av två viktiga grupper av försvarskemikalier (flavonoler, vänster; procyanidiner, höger) än blåbärrisets foder (blå boxar). Här visas genomsnittsvärden från prover som samlats sommar och vinter, från studielokalerna N (Vindeln) och S (Asa). Skillnaden mellan de två arterna var i båda fall statistiskt signifikant ($p \leq 0,001$).

Vi arbetar fortfarande med att analysera kopplingarna mellan de specifika ämnena, de biologiska aktiviteter de ansvarar för, beståndets struktur och årstiderna. Preliminärt ser det ut som att sammansättningen av olika försvarskemikalier är annorlunda på vintern jämfört med sommaren, för både blåbär och lingon. Det är inte så konstigt, med tanke på att de måste försvara sig från många arter under sommarhalvåret (både insekter och däggdjur), medan de på vintern främst betas av däggdjur. På vintern kan växterna också till viss del vara skyddade av snön. Som vi såg ovan, har båda växtarterna kemiska ämnen som försvarar växten mot både insekter och däggdjur, men vi ser intressanta skillnader i prioriteringar mellan de två arterna. Till exempel visar resultaten att blåbär verkar satsa mer på försvar mot insekter under sommaren än vad lingon gör, eftersom blåbär har högre värden för oxidativ aktivitet (figur 12). Lingon har däremot högre kapacitet än blåbär att göra proteinet i vävnaderna otillgängligt (figur 12), vilket påverkar däggdjuren mer än insekterna. Figuren illustrerar också att om vi enbart hade tittat på den totala mängden fenoler i proverna (vilket är vanligt i ekologiska studier) hade vi inte sett någon skillnad alls mellan arterna.



Figur 12. Preliminära resultat som visar att de biologiska aktiviteter (oxidativ aktivitet, vänster; kapacitet att göra proteinet i vävnaderna otillgängligt, mitten) som försvarskemikalier är ansvariga för skiljde sig åt mellan blåbär (blå boxar) och lingon (rödbruna boxar). Skillnaderna mellan de två arterna var signifikant i båda fallen ($p \leq 0,001$). Till höger visas att summan av samtliga fenoler inte skiljer sig åt mellan de två arterna.

Huvudsyftet med delstudien var att koppla skogsbeståndets struktur – och därmed skogsägarens beslut – till eventuella skillnader i växternas försvarskemi. Preliminärt visar resultaten att beståndets täthet (grundyta) har negativa effekter på växternas koncentrationer av försvarskemikalier, vilket i sin tur bör göra plantorna mer aptitliga för växtätarna. Samtliga kemiska ämnen vi identifierat påvisade negativa relationer med detta index på ljustillgång, både hos lingon och blåbär. Även andel gran av grundytan visar liknande negativa effekter. Mer komplexa modeller krävs dock för att förstå relativa effekter av olika faktorer (till exempel jordmån) på växternas försvarsförmåga. Men preliminärt ser vi alltså att växter som finns på mer skuggiga ställen har producerat lägre halter av de viktigaste försvarsämnena och har därmed minskande förmåga att kemiskt försvara sig mot växtätarna. Mer forskning behövs för att förstå vilka konsekvenserna är för djurens födoval och födointag. Resultaten från studie 5 planeras att publiceras i två olika vetenskapliga artiklar.

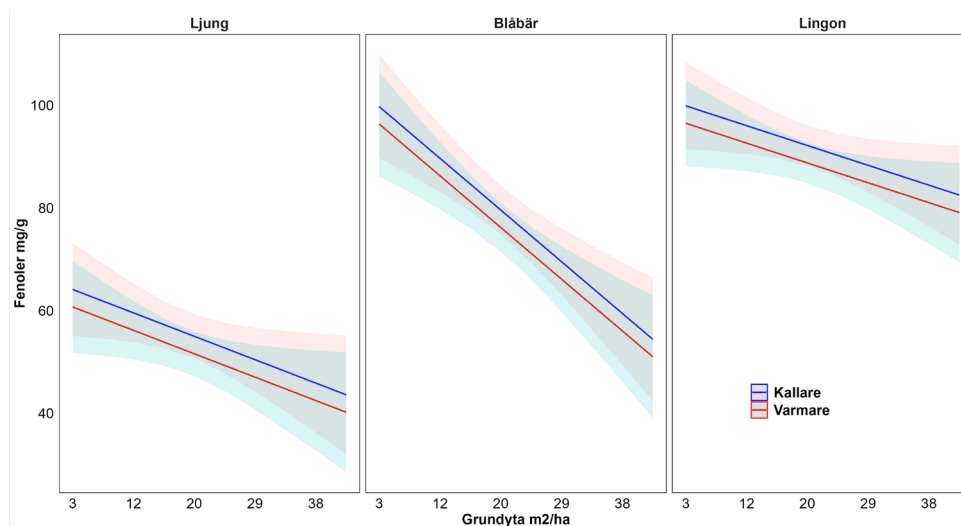
3.2.2 Studie 7: Klimatets effekter på ljungväxternas försvar

Experimentet där vi flyttade växter mellan olika lokaler visade att den totala mängden fenoler påverkades både av skogens täthet och av plantmaterialets ursprung, oberoende av växtart (opublicerade data). Fenoler är ett samlingsnamn för alla de olika ämnen som vi identifierade i studie 5. Sambandet med tätheten av skogen till vilken växterna flyttades och koncentrationen av fenoler var generellt negativt för de tre ljungväxtarterna, och blåbär visade ett särskilt starkt negativt samband (figur 13). På så sätt bekräftade experimentet det mönster som vi identifierat i den mer storskaliga undersökningen (studie 5 ovan). I likhet med den totala mängden fenoler minskade också PPC (växternas kapacitet att göra proteinet otill-

gängligt) med skogens täthet. Detta mönster såg vi för samtliga växtarter i experimentet. Den oxidativa aktiviteten (OA) i växternas vävnader påverkades dock inte av trädskiktet enligt våra analyser.

Dessa resultat är intressanta, för liksom i studie 5, indikerar de att fältskiktets växter satsar mindre på att producera försvarskemikalier (fenoler) i täta skogar, än i miljöer där det finns bättre tillgång på ljus och andra resurser. Fenoler är kol-baserade ämnen, så det mönster vi ser är förväntat enligt bakomliggande teorin kring hur växter allokerar sina resurser (Bryant et al. 1983, Körner 2015). Råder det brist på ljus sker det mindre fotosyntes, vilket i sin tur minskar andelen kol-baserade ämnen i vävnaderna, medan kväve-baserade ämnen förväntas öka proportionellt. På liknande sätt såg vi att andelen socker och stärkelse (kol-baserade) var lägre hos bärrisen i täta mörka skogar, medan andelen protein var högre (studie 4a).

Vad blev då effekten av att vi flyttat växter från en kallare till en varmare lokal? Vi fann att plantmaterial från kallare ursprung hade högre fenolinnehåll än de lokala växterna. I förhållande till skogens täthet så var effekten av ursprunget dock liten (figur 13). Dessutom påverkade inte plantmaterialets ursprung fenolernas biologiska aktiviteter OA och PPC. Därför verkar det som, åtminstone preliminärt, att beståndets struktur påverkar växternas försvar starkare än vad klimatet gör.



Figur 13. Effekten av plantmaterialets ursprung och skogens täthet (grundyta, m²/ha) på det totala fenolinnehållet i blad från ljung, blåbär och lingon. Plantmaterialet kom från sex olika lokaler i en parvis design där varje par hade en varmare (röd linje) och en kallare lokal (blå linje). Preliminära resultat.

3.3 Långsiktiga effekter av skogsbruk på ljungväxternas täckningsgrad

3.3.1 Studie 8: Utveckling av modeller som uppskattar ljungväxternas täckningsgrad

I den här delstudien, som är publicerad (Hedwall et al. 2025), undersökte vi vilka faktorer som styr täckningen av de tre ljungväxterna och testade statistiska modeller för att kunna förutsäga hur mycket av risen som vi har i olika beståndstyper. Resultaten visar tydligt att både skogens struktur, markförhållanden, skogens ålder och tidigare förekomst av arterna spelar avgörande roller för hur mycket dessa växter breder ut sig. En av de mest betydelsefulla faktorerna var skogsstrukturen, alltså hur tätt och vilka träd som växer på platsen. Trädslagssammansättningen och tätheten påverkade hur mycket ljus som nådde marken, vilket i sin tur styrde ljungväxternas möjligheter att växa. Till exempel var det stor skillnad på om trädskiktet dominerades av tall eller gran (figur 14). Även markens näringsstatus, mätt bland annat som kol-kväve-kvot (C:N), hade en tydlig inverkan. Platser med olika C:N kvoter gynnade eller missgynnade ljungväxternas utbredning.

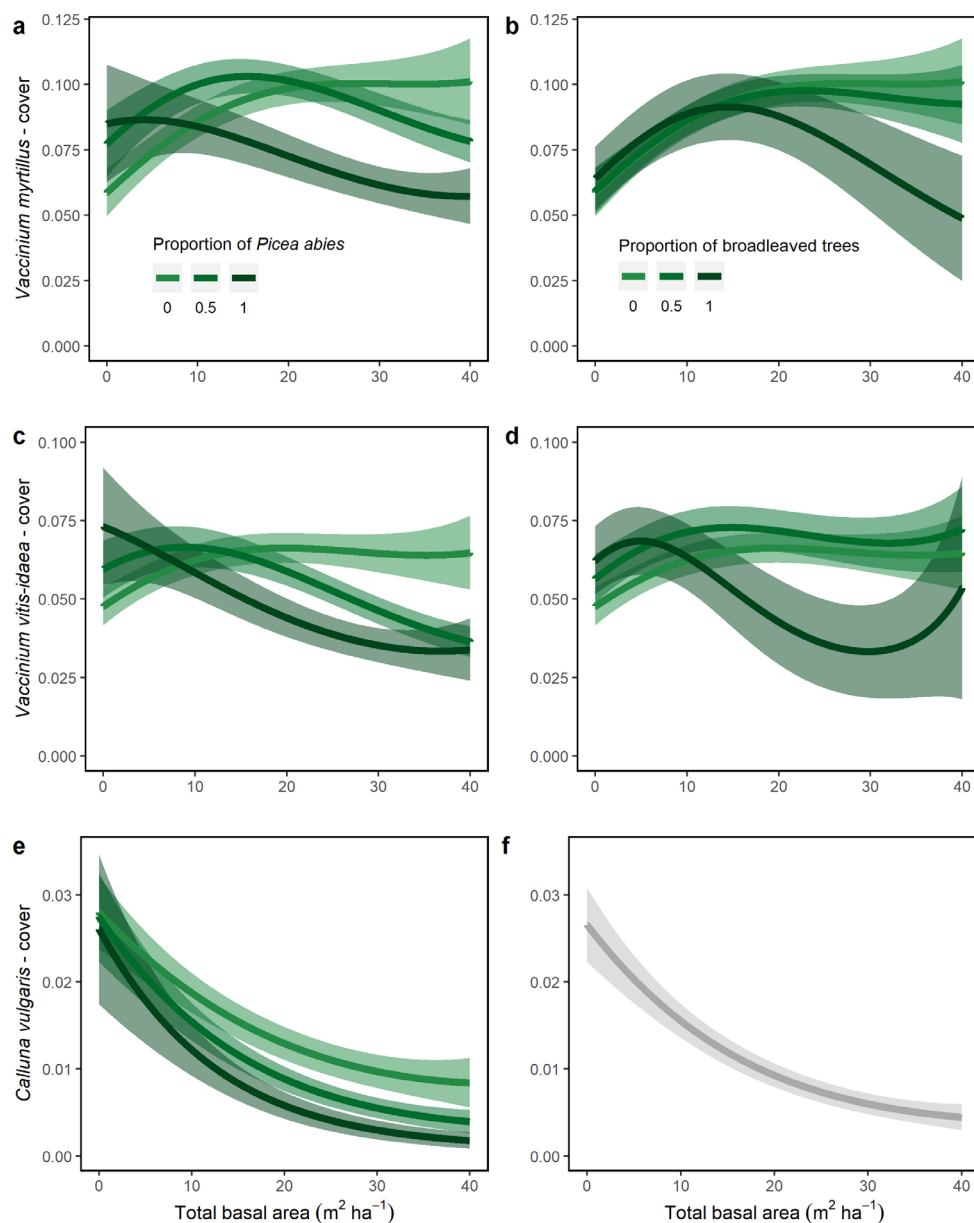
Skogens ålder och tiden sedan senaste störning (till exempel avverkning) var också centrala faktorer. Ljungväxterna hade större chans att etablera sig och sprida sig i äldre skogar där förhållandena varit stabila under längre tid. Samtidigt visade resultaten att tidigare förekomst av arterna var en stark indikator för deras nuvarande täckning – en så kallad "legacy effect" (Flinn and Vellend 2005). Där blåbär eller lingon fanns i riklig mängd för tio år sedan, var de ofta fortfarande dominerande. Modellerna förklarade mellan 44 och 60 procent av variationen i täckning (Hedwall et al. 2025), vilket är relativt högt för ekologiska studier. Det framkom också att arterna svarade olika starkt på de studerade faktorerna. Blåbär, lingon och ljung är alla anpassade till olika ekologiska nischer, vilket gjorde att deras reaktioner på skogsstruktur, markförhållanden och ålder inte var identiska. Sammanfattningsvis visar resultaten att kombinationen av skogsstruktur, markegenskaper, tid och historiska effekter tillsammans formar mönstren för dessa nyckelväxters utbredning. Detta innebär att deras framtida förekomst kan förutsägas relativt väl och att resultaten kan användas som verktyg i skogsförvaltning för att bättre förstå hur olika åtgärder påverkar den viktiga undervegetationen.



Ljungväxterna frodas i ljusa tallskogar. Foto: Annika Felton



Grandominerat skogsbestånd med lågt ljusinsläpp. Foto: Matts Lindblad



Figur 14. Modellpredikterad proportionell (0–1) täckning (± 95 procent CI) av blåbär (a, b), lingon (c, d) och ljung (e, f) från våra modeller (Hedwall et al. 2025). Panelerna i den vänstra kolumnen (a, c och e) visar effekten av trädens totala grundyta beroende av andelen gran, medan de två övre panelerna i den högra kolumnen (b, d) visar effekten av grundytan beroende av andelen lövträd. Panel (f) visar grundytans huvudsakliga effekt, eftersom ingen interaktion med andelen lövträd inkluderades i den slutliga modellen. De andra variablerna i modellerna behöll antingen sitt medelvärde (tidigare täckning, skogens ålder och C:N-förhållande) eller sattes till noll (andelen gran respektive lövträd). Detta innebär att linjerna för noll gran eller lövträd representerar tall-dominerad skog och att linjerna för 50 procent gran eller lövträd är blandningar av tall och gran, respektive tall och lövträd. Observera att skalan på y-axlarna skiljer sig mellan arterna.

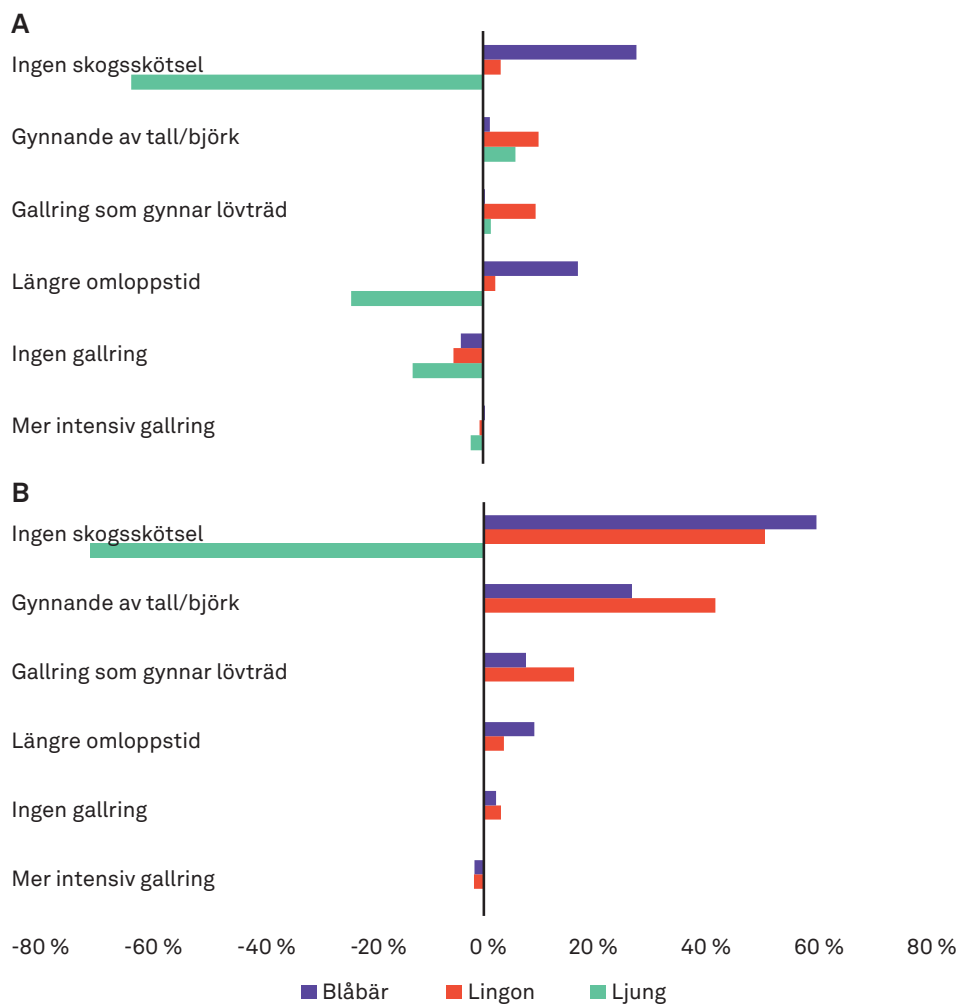
3.3.2 Studie 9: Samband mellan skogsskötsel och tillgång på ljungväxter

Modellerna vi skapade i studie 8 implementerades i beslutsstödssystemet Heureka. De analyser vi sedan gjorde med hjälp av Heureka visade att beslut som tas i skogsbruket kan leda till stora förändringar i ljungväxternas täckningsgrad över tid. I vissa fall var skillnaden mellan baslinjen (dagens skogsbruk) och den alternativa skötselstrategin större än 50 procent, på en tidshorisont om 50–100 år (figur 15). Studien är inte publicerad ännu, så vi beskriver här preliminära resultat. Notera att validering och känslighetsanalys saknas när det gäller Heurekaanalysens resultat.

Av de sex olika skötselstrategierna vi testade (Fig. 14), var det bara två som lyckades bibehålla eller öka täckningen av samtliga tre risväxter, jämfört med dagens skogsbruk: gynnande av tall och björk genom föryngring, röjning och gallring (strategi iii); och gynnande av lövträd genom röjning och gallring (iv). I vårt södra studieområde resulterade till exempel ett aktivt gynnande av tall och björk i att täckningen av blåbär, lingon och ljung ökade med mer än 25 procent jämfört med baslinjen. Det var ljung som gynnades allra mest. Båda dessa strategier innebär en rejäl minskning av volymen gran, där den södra regionen erfor den starkaste relativa minskningen. Samtidigt visade resultatet att när volymen lövträd ökade, enskilt (iv) eller i kombination med tall (iii), var skogens totala trädvolym fortfarande stabil. Detta betyder att resultatet blev en fin balans mellan att förbättra förhållandena tillräckligt bra för ljung utan att negativt påverka blåbär och lingon.

I motsats till detta ledde andra skogsskötselstrategier till starka kontraster mellan de tre risväxterna. Ibland gynnades de två bärrisarterna kraftigt medan ljung i stället missgynnades. Strategin ”ingen skogsskötsel” (ii; fri utveckling helt utan skogsskötselåtgärder) resulterade i de största relativa ökningarna i täckning för blåbär och lingon i den södra regionen, med liknande men mindre dramatiska öknings i norr (figur 15). Ljung däremot missgynnades av den skötselstrategin, med mer än 60 procent minskning i både norr och söder, jämfört med baslinjen. Enligt Heureka ledde upphörandet av skogsskötsel till att skogens medelålder och total volym av träd dramatiskt ökade, där ökningen av volymen ofta översteg baslinje-strategin med 150 procent. Kombinationen av denna stora ökning av trädvolym och andel gran blev enligt modellen för svår för ljung att hantera, medan blåbär och lingon gynnades av att leva utan störning under så lång tid.

Förvånansvärt nog resulterade strategierna ”ingen gallring” och ”mer intensiv gallring” inte i några nämnvärda förändringar i bärrisarternas täckning (figur 15), trots de samband vi känner till mellan dessa växter och skogens täthet (Hedwall et al. 2025). Vi tror att resultatet blev så här på grund av att båda gallringsrelaterade strategier ledde till öknings i stående volym i skogen under perioden 50 – 100 år, medan trädslagssammansättningen inte ändrades alls. Med andra ord, oavsett om man låter bli att gallra eller om man gallrar hårdare än vanligt, kompenserar enligt våra analyser träden för de ändrade konkurrensförhållandena så att den totala volymen träd ökar, åtminstone lite grand, under denna tidshorisont. Resultatet blev att täckningen av blåbär och lingon bara förändrades med 5 procent eller mindre, jämfört med baslinjen.



Figur 15. Förändring i procent täckning av blåbär, lingon och ljung i den norra (A) och södra (B) regionen i Sverige, för varje alternativ skogsskötselstrategi jämfört med baslinje-alternativet "dagens skogsbruk". Den norra regionen inkluderade länen Norrbotten och Västerbotten. Den södra regionen innefattade länen Göteborg och Bohuslän, Jönköping, Kalmar, Kronoberg, Skaraborg, Älvsborg och Östergötland. Simuleringen hade ett 100-års perspektiv, och här jämför vi medelvärden för år 50–100 från simuleringens början.

4. Framtida forskningsbehov

Vi har i Erica levererat ny kunskap om ljungväxternas mängd och kvalitet i Sveriges produktionsskogar. Vi har också identifierat alternativ för hur skötseln av dessa skogar kan förändras för att vända den negativa trend vi sett i modern tid vad gäller förekomsten av dessa, för skogsekosystemet, väldigt viktiga växtarter. Våra resultat har också öppnat upp för ny spännande forskning. Vad har det för konsekvenser att granskogarnas ljungväxter inte bara är få och små till växten, utan även har en annorlunda näringssammansättning och kemiskt försvar, jämfört med släktingarna som finns i de ljusare tallskogarna? Vi ser flera möjligheter att med fortsatt forskning fylla denna och andra kunskapsluckor som uppenbarar sig under vårt arbete.

En möjlig konsekvens är att de mindre hjortarterna påverkas på ett annorlunda sätt än vad älgar gör. Älgar är stora och behöver stora mängder foder varje dag för att fylla sina behov. Det kan vara så att det inte lönar sig för älgarna att söka efter de små och glest förekommande blåbärsplantorna som finns i granskogarna, även om deras kvistar och blad erbjuder en extra fin balans mellan protein och kolhydrater jämfört med blåbärsriset i tallskogen. Däremot kanske det är mer gynnsamt för rådjuren att tillbringa tid till att beta där? Det kan också vara så att den skillnad vi identifierat vad gäller sammansättning av näringsämnen inte är kraftig nog att den påverkar djurens födoval nämnvärt, utan att skillnaderna vi observerat i halterna av försvarskemikalier och lignin har större effekt på djurens födoval? Om djurens selektivitet påverkas av skillnaderna i fodrets kvalitet som vi identifierat, vad har det i så fall för konsekvenser för deras diet generellt, och deras bete på tall specifikt? Det skulle vara intressant att söka svar på dessa frågor, både genom kontrollerade utfodringsexperiment och större studier i fält.

I Erica har vi främst fokuserat på barrskogar. Gran- och tallskogar täcker majoriteten av Sveriges produktionsskogar, så våra resultat har därför stor relevans för såväl skogsförvaltningen som förvaltningen av våra hjortdjursarter. Det skulle samtidigt också vara intressant att veta hur sambanden mellan beståndens struktur och ljungväxterna ser ut i skogar där lövträden får ta mer plats, speciellt med tanke på de förväntningar som finns om ett mer diversifierat skogsbruk i Sverige i framtiden. Likaså vore det relevant att studera ljungväxter som finns på hållmark och myrar, som också är viktiga biotoper för viltet. Överlag ser vi ett behov att, med hjälp av fjärranalys, skapa heltäckande kartor som visar uppskattad täckningsgrad av ljungväxterna i Sveriges skogslandskap, eftersom sådana skulle vara till hjälp både för viltförvaltning och forskning. Vi har nu flera av de komponenter som behövs för att skapa sådana kartor, men mer forskning krävs för att få alla bitar på plats.

Mer forskning behövs också vad gäller klimatförändringarnas effekter på ljungväxterna och deras konsumenter. Ett intressant resultat från vårt projekt var den stora mellanårsskillnaden i fodrets sammansättning av olika typer av kolhydrater. En sommar var fodret från blåbär- och lingonriset rikt på lättsmälta kolhydrater.

En annan sommar innehöll istället bladen och kvistarna relativt mycket hemi-cellulosa och cellulosa. Troligtvis är det klimatrelaterade faktorer som driver sådana mellanårsskillnader, men mer forskning, med data från fler år, krävs för att utröna klimateffekter, och potentiella konsekvenser för viltet. Det är sannolikt att kolhydraternas komposition har en effekt på djurens våmflora och matsmältning, och därmed i längden också deras vikter och reproduktion. Även vad gäller ljungväxterna krävs det mer forskning för att förstå hur ett förändrat klimat kommer att påverka deras möjligheter att bibehålla sin roll som nyckelarter i vårt skogsekosystem.

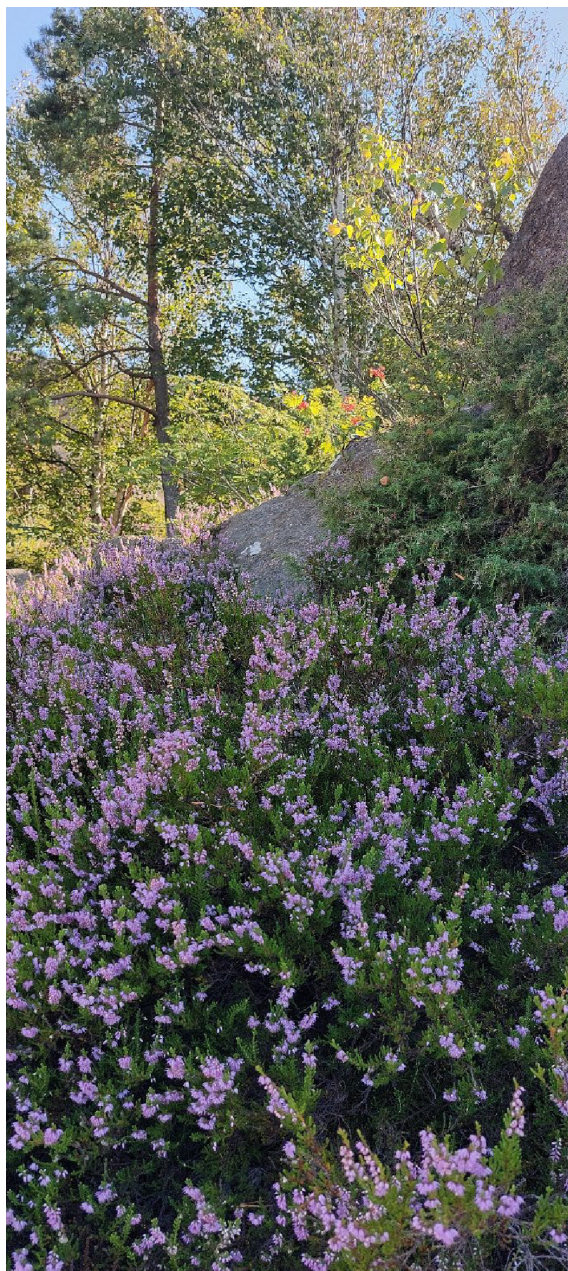


Foto: Annika Felton

5. Källhänvisning

Publikationer som är resultat av forskningsprojektet Erica är indikerade med fetstil

Afendi, F. M., T. Okada, M. Yamazaki, A. Hirai-Morita, Y. Nakamura, K. Nakamura, S. Ikeda, H. Takahashi, M. Altaf-Ul-Amin, L. K. Darusman, K. Saito, and S. Kanaya. 2011. KNApSACk Family Databases: Integrated Metabolite–Plant Species Databases for Multifaceted Plant Research. *Plant and Cell Physiology* **53**:e1–e1.

Alberdi, I., S. Condés, and J. Martínez-Millán. 2010. Review of monitoring and assessing ground vegetation biodiversity in national forest inventories. *Environmental monitoring and assessment* **164**:649–676.

Angelstam, P., S. Pedersen, M. Manton, P. Garrido, V. Naumov, and M. Elbakidze. 2017. Green infrastructure maintenance is more than land cover: Large herbivores limit recruitment of key-stone tree species in Sweden. *Landscape and Urban Planning* **167**:368–377.

Appel, H. M. 1993. Phenolics in ecological interactions: the importance of oxidation. *Journal of Chemical Ecology* **19**:1521–1552.

Bryant, J. P., F. S. Chapin, and D. R. Klein. 1983. Carbon Nutrient Balance of Boreal Plants in Relation to Vertebrate Herbivory. *Oikos* **40**:357–368.

Cederlund, G., H. Ljungqvist, G. Markgren, and F. Stålfelt. 1980. Foods of moose and roe-deer at Grimsö in central Sweden – results of rumen content analysis. *Swedish Wildlife Research* **11**:169–247.

Coomes, D. A., and P. J. Grubb. 2000. Impacts of root competition in forests and woodlands: a theoretical framework and review of experiments. *Ecological Monographs* **70**:171–207.

Cope, O. L., E. L. Kruger, K. F. Rubert-Nason, and R. L. Lindroth. 2019. Chemical defense over decadal scales: ontogenetic allocation trajectories and consequences for fitness in a foundation tree species. *Functional Ecology* **33**:2105–2115.

Díaz-Calafat, J., J. Uria-Diez, J. Brunet, P. De Frenne, P. Vangansbeke, A. Felton, E. Öckinger, S. A. O. Cousins, J. Bauhus, Q. Ponette, and P.-O. Hedwall. 2023. From broadleaves to conifers: The effect of tree composition and density on understory microclimate across latitudes. *Agricultural and Forest Meteorology* **341**:109684.

Eldegard, K., J. Scholten, J. N. Stokland, A. Granhus, and M. Lie. 2019. The influence of stand density on bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.) cover depends on stand age, solar irradiation, and tree species composition. *Forest Ecology and Management* **432**:582–590.

Fatichi, S., S. Leuzinger, and C. Körner. 2014. Moving beyond photosynthesis: from carbon source to sink-driven vegetation modeling. *New Phytologist* **201**:1086–1095.

Felton, A. M., A. Felton, D. Raubenheimer, S. J. Simpson, S. J. Krizsan, P.-O. Hedwall, and C. Stolter. 2016. The nutritional balancing act of a large herbivore: an experiment with captive moose (*Alces alces* L.). *Plos One* **11**:e0150870.

- Felton, A. M., E. Holmström, J. Malmsten, A. Felton, J. P. Cromsigt, L. Edenius, G. Ericsson, F. Widemo, and H. K. Wam. 2020. Varied diets, including broadleaved forage, are important for a large herbivore species inhabiting highly modified landscapes. *Scientific Reports* **10**:1–13.
- Felton, A. M., L. Juvany, P.-O. Hedwall, A. Felton, J. Erbrech, A. Sayn, J. Morel, M. Wallgren, A. Jarnemo, L. Schönbeck, and R. Spitzer. 2026. Forest stand characteristics drive the macronutrient composition of *Vaccinium* winter forage for cervids. *Ecological Applications* **36**:e70182.
- Felton, A. M., H. K. Wam, A. Felton, S. J. Simpson, C. Stolter, P.-O. Hedwall, J. Malmsten, T. Eriksson, M. Tigabo, and D. Raubenheimer. 2021. Macronutrient balancing in free-ranging populations of moose. *Ecology & Evolution* **11**:11223–11240.
- Flinn, K. M., and M. Vellend. 2005. Recovery of forest plant communities in post-agricultural landscapes. *Frontiers in Ecology and the Environment* **3**:243–250.
- Freeland, W. J., and D. H. Janzen. 1974. Strategies in herbivory by mammals – role of plant secondary compounds. *American Naturalist* **108**:269–289.
- Gaudio, N., P. Balandier, Y. Dumas, and C. Ginisty. 2011. Growth and morphology of three forest understorey species (*Calluna vulgaris*, *Molinia caerulea* and *Pteridium aquilinum*) according to light availability. *Forest Ecology and Management* **261**:489–498.
- Hanula, J. L., S. Horn, and J. J. O’Brien. 2015. Have changing forests conditions contributed to pollinator decline in the southeastern United States? *Forest Ecology and Management* **348**:142–152.
- Hedwall, P.-O., A. M. Felton, K. Öhman, L. Juvany, and J. Brunet. 2025. Modeling the Abundance of Boreal Foundation Species: The Impact of Forest Structure, Soils, and Legacy Effects on Ericaceous Shrubs. *Applied Vegetation Science* **28**:e70014.**
- Hedwall, P. O., and J. Brunet. 2016. Trait variations of ground flora species disentangle the effects of global change and altered land-use in Swedish forests during 20 years. *Global Change Biology* **22**:4038–4047.
- Hedwall, P. O., J. Brunet, A. Nordin, and J. Bergh. 2013. Changes in the abundance of keystone forest floor species in response to changes of forest structure. *Journal of Vegetation Science* **24**:296–306.
- Hedwall, P. O., L. Gustafsson, J. Brunet, M. Lindbladh, A. L. Axelsson, and J. Strengbom. 2019. Half a century of multiple anthropogenic stressors has altered northern forest understory plant communities. *Ecological Applications* **29**:e01874.
- Hegland, S. J., and K. Rydgren. 2016. Eaten but not always beaten: winners and losers along a red deer herbivory gradient in boreal forest. *Journal of Vegetation Science* **27**:111–122.
- Hertel, A. G., R. Bischof, O. Langval, A. Mysterud, J. Kindberg, J. E. Swenson, and A. Zedrosser. 2018. Berry production drives bottom-up effects on body mass and reproductive success in an omnivore. *Oikos* **127**:197–207.

Hofmeester, T. R., J. P. Cromsigt, J. Odden, H. Andrén, J. Kindberg, and J. D. Linnell. 2019. Framing pictures: A conceptual framework to identify and correct for biases in detection probability of camera traps enabling multi-species comparison. *Ecology and Evolution* **9**:2320–2336.

Jarnemo, A., J. Minderman, N. Bunnefeld, J. Zidar, and J. Månsson. 2014. Managing landscapes for multiple objectives: alternative forage can reduce the conflict between deer and forestry. *Ecosphere* **5**.

Juvany, L. 2023. The puzzle of forestry and cervid interactions – a missing piece is in the understory. Swedish university of agricultural sciences, Alnarp.

Juvany, L., P.-O. Hedwall, A. Felton, K. Öhman, M. Wallgren, C. Kalén, A. Jarnemo, H. Johansen, and A. Felton. 2023. From simple metrics to cervid forage: Improving predictions of ericaceous shrub biomass. *Forest Ecology and Management* **544:121120.**

Kleyer, M., R. Bekker, I. Knevel, J. Bakker, K. Thompson, M. Sonnenschein, P. Poschlod, J. Van Groenendael, L. Klimeš, and J. Klimešová. 2008. The LEDA Trait-base: a database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology* **96**:1266–1274.

Koricheva, J., S. Larsson, E. Haukioja, and M. Keinänen. 1998. Regulation of woody plant secondary metabolism by resource availability: hypothesis testing by means of meta-analysis. *Oikos*:212–226.

Kuusipalo, J. 1983. Mustikan varvuston biomassamäärän vaihtelusta erilaisissa metsiköissä.

Körner, C. 2015. Paradigm shift in plant growth control. *Current opinion in plant biology* **25**:107–114.

Lämås, T., L. Saengstuvall, K. Öhman, J. Lundström, J. Årevall, H. Holmström, L. Nilsson, E.-M. Nordström, P.-E. Wikberg, and P. Wikström. 2023. The multi-faceted Swedish Heureka forest decision support system: context, functionality, design, and 10 years experiences of its use. *Frontiers in Forests and Global Change* **6**:1163105.

Marsh, K. J., I. R. Wallis, R. L. Andrew, and W. J. Foley. 2006. The detoxification limitation hypothesis: Where did it come from and where is it going? *Journal of Chemical Ecology* **32**:1247–1266.

Marsh, K. J., I. R. Wallis, C. Kulheim, R. Clark, D. Nicolle, W. J. Foley, and J. P. Salminen. 2020. New approaches to tannin analysis of leaves can be used to explain in vitro biological activities associated with herbivore defence. *New Phytologist* **225**:488–498.

Michelsen, A., S. Jonasson, D. Sleep, M. Havström, and T. V. Callaghan. 1996. Shoot biomass, $\delta^{13}\text{C}$, nitrogen and chlorophyll responses of two arctic dwarf shrubs to in situ shading, nutrient application and warming simulating climatic change. *Oecologia* **105**:1–12.

- Miina, J., I. Bohlin, T. Lind, J. Dahlgren, K. Harkonen, T. Packalen, and A. Tolvanen. 2021. Lessons learned from assessing the cover and yield of bilberry and lingonberry using the national forest inventories in Finland and Sweden. *Silva Fennica* **55**.
- Miina, J., J.-P. Hotanen, and K. Salo. 2009. Modelling the abundance and temporal variation in the production of bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.) in Finnish mineral soil forests.
- Moe, S. R., I. R. Gjørsvad, K. Eldegard, and S. J. Hegland. 2018. Ungulate browsing affects subsequent insect feeding on a shared food plant, bilberry (*Vaccinium myrtillus*). *Basic and Applied Ecology* **31**:44–51.
- Mäkipää, R. 1999. Response patterns of *Vaccinium myrtillus* and *V. vitis-idaea* along nutrient gradients in boreal forest. *Journal of Vegetation Science* **10**:17–26.
- Palo, R. T., R. Bergström, and K. Danell. 1992. Digestibility, distribution of phenols, and fiber at different twig diameters of birch in winter – implication for browsers. *Oikos* **65**:450–454.
- Petersson, L., E. Holmström, M. Lindblad, and A. Felton. 2019. Tree species impact on understory vegetation: Vascular plant communities of Scots pine and Norway spruce managed stands in northern Europe. *Forest Ecology and Management* **448**:330–345.
- Selås, V. 2001. Autumn population size of capercaillie *Tetrao urogallus* in relation to bilberry *Vaccinium myrtillus* production and weather: an analysis of Norwegian game reports. *Wildlife Biology* **7**:17–25.
- Shipley, L. A., A. W. Illius, K. Danell, N. T. Hobbs, and D. E. Spalinger. 1999. Predicting bite size selection of mammalian herbivores: a test of a general model of diet optimization. *Oikos* **84**:55–68.
- Simpson, R. J., and D. Raubenheimer. 2012. The nature of nutrition: a unifying framework from animal adaptation to human obesity. Princeton University Press, Princeton.
- Spitzer, R. 2019. Trophic resource use and partitioning in multispecies ungulate communities. Swedish University of Agricultural Sciences, Umeå.
- Spitzer, R., E. Coissac, J. P. G. M. Cromsigt, A. M. Felton, C. Fohringer, M. Landman, W. Neumann, D. Raubenheimer, N. J. Singh, P. Taberlet, and F. Widemo. 2023. Macro-nutritional balancing in a circumpolar boreal ruminant under winter conditions. *Functional Ecology*:1365–2435.
- Spitzer, R., E. Coissac, A. M. Felton, C. Fohringer, L. Juvany, M. Landman, N. J. Singh, P. Taberlet, F. Widemo, and J. P. G. M. Cromsigt. 2021. Small shrubs with large importance? Smaller deer may increase the moose-forestry conflict through feeding competition over *Vaccinium* shrubs in the field layer. *Forest Ecology and Management* **480**:118768.
- Spitzer, R., E. Coissac, A. M. Felton, M. Landman, N. J. Singh, P. Taberlet, F. Widemo, and J. P. G. M. Cromsigt. 2025. Metabarcoding Reveals Fine Scale Patterns of Trophic Resource Use and Partitioning Along Gradients of Land Use and Deer Density in a Multi-Species Ungulate Community. *Ecology and Evolution* **15**:e72365.

- Spitzer, R., M. Ericson, A. M. Felton, M. Heim, D. Raubenheimer, E. J. Solberg, H. K. Wam, and C. M. Rolandsen. 2024. Camera collars reveal macronutrient balancing in free-ranging male moose during summer. *Ecology and Evolution* **14**:e70192.
- Stolter, C. 2008. Intra-individual plant response to moose browsing: Feedback loops and impacts on multiple consumers. *Ecological Monographs* **78**:167–183.
- Tolvanen, A. 1994. Differences in recovery between a deciduous and an ever-green ericaceous clonal dwarf shrub after simulated aboveground herbivory and belowground damage. *Canadian Journal of Botany* **72**:853–859.
- Tolvanen, A. 1995. Aboveground growth habits of two *Vaccinium* species in relation to habitat. *Canadian Journal of Botany* **73**:465–473.
- van Horne, B., T. A. Hanley, R. G. Cates, J. D. McKendrick, and J. D. Horner. 1988. Influence of seral stage and season on leaf chemistry of southeastern Alaska deer forage. *Canadian Journal of Forest Research* **18**:90–99.
- Windley, H. R., D. Starrs, E. Stalenberg, J. M. Rothman, J. U. Ganzhorn, and W. J. Foley. 2022. Plant secondary metabolites and primate food choices: A meta-analysis and future directions. *American Journal of Primatology* **84**:e23397.

6. Bilaga 1 – Förkortningar

Förkortningar som används i rapporten

ADF	Acid detergent fibre
AP	Tillgängligt protein, dvs den fraktion av proteinet som inte är uppbundet i fibrer (engelska: available protein)
C:N	Kvoten mellan koncentrationen av kol (C) och kväve (N)
NDF	Neutral detergent fiber
NIRS	Nära-infraröd spektroskopi (engelska: Near-Infrared Spectroscopy)
TNC	Icke-strukturella kolhydrater, det vill säga socker och stärkelse (engelska: total non-structural carbohydrates)
TCH	Summan av alla (för idisslare) smältbara kolhydrater, vilket inkluderar cellulosa, hemi-cellulosa och alla icke-strukturella kolhydrater
WSC	Vattenlösliga kolhydrater, det vill säga socker (engelska: water soluble carbohydrates)

Denna rapport har finansierats av Naturvårdsverket. De slutsatser och synpunkter som presenteras i rapporten är författarens/författarnas och överensstämmer inte nödvändigtvis med Naturvårdsverkets ställningstagande.

Erica: Påverkan av skogsskötsel, klimat och hjortdjurens bete på ljungväxter

Rapport för forskningsprojektet Erica, om ljungväxterna blåbär, lingon och ljung (Ericaceae)

Forskningsprojektet Erica har haft som mål att öka kunskapen om hur olika former av skogsskötsel påverkar fodertillgången för hjortvilt och därmed möjligheten att kombinera virkesproduktion, biologisk mångfald och hållbara viltstammar.

Forskarna har studerat skogar från Småland i söder till Västerbotten i norr och jämfört tall- och granskogar i olika åldrar och täthet. Resultaten visar att den negativa trend som vi sett i Sverige sedan 1950-talet, med minskande täckning av blåbär, lingon och ljung, sannolikt beror på skogarnas täthet och grandominans. De ljuskrävande ljungväxterna (Ericaceae) växer sämre i granskogar än i tallskogar. Ljusinsläppet påverkar både tillväxt, näringsinnehåll och växternas försvar mot bete.

Projektet visar att beslut man tar som skogsägare påverkar ljungväxterna, vilket i sin tur innebär att fodertillgången för hjortviltet påverkas. En lägre förekomst av foder kan leda till ökat bete på tallplantor. Högt betetryck på tall har bidragit till att skogsägare ofta väljer att plantera gran, som betas mindre. Gran skapar i sin tur mörkare skogar, vilket ytterligare missgynnar ljungväxterna och förstärker en negativ spiral.

Projektet Erica har finansierats bland annat med forskningsmedel ur Viltvårdsfonden, genom Naturvårdsverket.

Rapporten är författad av Annika M Felton, Per-Ola Hedwall, Laura Juvany Canovas, Adam Felton, Karin Öhman, Anders Jarnemo, Christer Kalén och Märtha Wallgren. Författarna ansvarar för innehållet i rapporten.