



NIBIO

NORSK INSTITUTT FOR
BIOØKONOMI

Landbruksdirektoratet
Utviklingsfondet for skogbruk

Postboks 8140 Dep
0033 Oslo

Dato: 28.08.2020
Deres ref: 16/66529 - 2
Vår ref: Arne Steffenrem

NIBIO
Postboks 115, 1431 Ås
Tlf: 03 246
post@nibio.no
nibio.no

Org. nr: 988 983 837

Prosjektrapport

Epigenetikk inn i skogbrukets planverktøy

Viser til prosjekt «Epigenetikk inn i skogbrukets planverktøy» v/ Norsk institutt for bioøkonomi som i 2016 ble tildelt 500 000 kr for perioden 1.1.2017 - 31.12.2019. Vedlagt er rapport for prosjektet som ble fullført etter planen i 2019.

Vi takker for støtten!

Vedlegg:

Prosjektrapport

Med vennlig hilsen,

*Arne Steffenrem
(Prosjektleder, NIBIO)*



NIBIO

Sluttrapport

Epigenetikk inn i skogbrukets planverktøy

Forskjellen på et optimalt og et mindre optimalt plantemateriale kan bety 10-20 % forskjell i biomasseproduksjon (Rehfeldt et al., 2002), og kanskje enda mer i overlevelse og kvalitet dersom materialet ikke er godt klimatilpasset. For valg av best mulige plantematerialer bør skogbruket etter hvert få tilgang til verktøy for beslutningsstøtte tilsvarende det svenske skogeiere og forvaltere har i «Plantval». Plantval-furu (<http://www.kunskapdirekt.se/plantval>) er nok det mest avanserte veiledningsverktøyet i Europa (Berlin et al., 2016). Dette er basert på såkalte «forflytningsfunksjoner» estimert for hvert enkelt plantemateriale for dagens og framtidens klima. Ved å indikere lokaliteter i kartet får en anbefalt svenske og finske frøkilder rangert etter forventet genetiske gevinst ved bruk av foredlet materiale. NIBIO arbeider nå sammen med Skogforsk (Sverige), Luke (Finland) og de baltiske landene for å utvikle tilsvarende funksjoner for gran.

Klimatilpasning handler ikke bare om skogens sikkerhet mot klimaskader, men i like stor grad om å utnytte vekstsesongen. Det vil si at når vi forventer høyere temperaturer og lengre vekstsesonger i årene som kommer, så må grana kunne utnytte dette. Samtidig må veksten starte sent nok på våren for å unngå vårfrostskader i lavlandet (Langvall, 2011; Skrøppa & Steffenrem, 2016). Tilpasning hos gran er både genetisk og epigenetisk regulert. Genetisk tilpasning skjer gjennom seleksjon drevet av konkurranse og klimatiske påkjenninger gjennom mange generasjoner (Rehfeldt, 2000). Denne dynamikken er en relativt treg i forhold til forventede raske klimaendringer; det krever generasjoner for å endre en populasjons genetiske tilpasning. Nå vet vi imidlertid at gran også har en epigenetisk regulering av vekstrytme og dette er en mye raskere mekanisme i tilpasningen (Johnsen, Dæhlen, Østreng, & Skrøppa, 2005; Johnsen, Fossdal, et al., 2005; Johnsen et al., 2009). Mens genetiske tilpasning krever endringer i selve DNA, er det epigenetisk regulering som påvirker hvordan DNA leses av og overføres til genprodukter. Denne kan endres gjennom miljøpåvirkning uten endring i selve DNA (Kohler, Wolff, & Spillane, 2012; Yakovlev, Fossdal, & Johnsen, 2010). Kunnskapen om epigenetisk regulering er svært ung, og ufullstendig. Men den reguleringen vi kjenner best er et «minne» som treet har fra den tiden det var et embryo i et frø. Dersom embryoet erfarte høye temperaturer den sommeren og høsten frøet modnet, så vil treet være mer tilpasset et varmere klima. Var det en kald sesong er treet sannsynligvis mer tilpasset et kjøligere klima med kortere vekstsesong (Kohmann & Johnsen, 1994).

Etableringen av forflytningsfunksjoner hos gran må derfor ta høyde for kunnskap om den epigenetiske reguleringen. Men vi vet dessverre for lite om hvor mye en grad høyere eller lavere middeltemperatur i frøår betyr for trærnes framtidige vekstrytme og produksjon. Ei heller om den epigenetiske tilpasningen fullt ut følger de raske klimaendringene vi forventer. De banebrytende forsøkene som forskergruppen til Øystein Johnsen, Tore Skrøppa og Harald Kvaalen (Norsk institutt for Skogforskning) gjennomførte sammen med Ola Gram Dæhlen (Oppland Skogselskap) på 1980- og 1990 tallet viste at epigenetisk regulering er viktig. Behandlingene omfattet imidlertid relativt ekstreme ytterpunkter i form av temperatur og fotoperiode og er ikke grunnlag for



NIBIO

framskrivning i form av modeller. Nye materialer, med mer naturlige behandlinger, må derfor studeres for å få grunnlag til modeller som kan brukes sammen med forflytningsfunksjoner i et beslutningsstøtteverktøy for gran.

Formålet med prosjektet «Epigenetikk inn i skogbruksplanleggingen» var derfor å forbedre grunnlaget for beslutningsstøtteverktøy for effektivt valg av «best-mulig» foryngelsesmateriale gjennom å forbedre kunnskapen om den praktiske effekten av epigenetisk regulering hos gran. For å få til dette måtte prosjektet gjennomføre et forsøk der de samme kontrollerte krysningene gjentas i naturlig varierte miljøer fra Ås i sør til Nordland i nord, og fra lavland til fjellskog på Østlandet og i Trøndelag. Prosjektet måtte også starte testing av vekstrytme i korttidsforsøk, og etablere langtidsforsøk for å studere langsiktige effekt på skogproduksjon. Til slutt skulle prosjektet etablere en modell for epigenetisk tilpasning til klima og klimaendringer slik at resultatene kan brukes i veiledningen som gis til skogbruket.

Gjennomføring av prosjektet

Prosjektet ble gjennomført i nært samarbeid med **Ola Gram Dæhlen** (Oppland Skogselskap) og Skogplanter Øst-Norge (**Anne Tove Rongstad**, **Eleonora Høst** og **Arne Smedstuen**), Skogfrøverket (**Torstein Myhre**, **Håvard Hageberg** og **Ragnar Johnskås**, m. fl.) og **Gisle Skaret**. På NIBIO var **Geir Østreng** og **Anne E. Nilsen** viktige aktører i gjennomføringen. [Vi må trekke fram det gode samarbeidet og den høye kompetansen i denne gruppen som en svært viktig faktor for at forsøket lykkes.](#)



Figur 1: Ola Gram Dæhlen inokulerer hormonet gibberelin i stamme på pottepodningen med klonene som skulle inngå i krysningene. I tillegg ble podningene plassert inne i veksthus for å få en varmebehandling slik at blomsterknopper ble indusert. Og det ble det! Blomstringsinduseringen var svært vellykket.



NIBIO

Fram til 2016 hadde NIBIO etablert et stort materiale av kloner (genotyper) som pottepodninger på Skogplanter Øst-Norges planteskole på Biri. Det var disse Øystein Johnsen også brukte i sine forsøk på 1990-tallet. Pottepodningene var mobile slik at de kunne bli kunstig stimulert dem til å blomstre i 2017 ved å flytte dem en periode inn i veksthus (varme under initieringen av blomsterknopper) og inokulere hormonet gibberelin. Stimuleringen ble svært vellykket.

I mars 2017 ble klonene fordelt ut slik at vi hadde de samme klonene plassert langs et sør-nord transekt fra Ås (59°N) til Nordland (66°N), og to høydelagstransekt (fra 140 – 900 moh ved Mjøsa, og 50 – 450 mho i Trøndelag). Der ble blomstene isolert med pollenposer slik at vi kunne krysse dem med de samme fedrene på alle lokalitetene. Pollen fra riktblomstrende kloner ble dyrket frem i forkant ved å flytte noen podninger inn i veksthus i tillegg til at vi fikk pollen fra Skogfrøverkets pollenbank. Slik fikk vi et godt genetisk definert materiale der genetikken er lik men miljøet (daglengde og temperatur) under embryoutviklingen og frømodningen ble forskjellig. Vi ønsket også å plassere noen podninger i Sverige og Danmark for å strekke miljøgradientene lenger, men dette viste seg ikke praktisk mulig. På alle lokaliteter ble det montert tre temperaturloggere.



Figur 2: Hestehengere viste seg å være praktiske for å transportere podninger ut til krysningslokalitetene. Her er det Ola som plasserer podninger i fjellskogen på Østlandet (t.v.), mens bildet til høyre er fra Levanger 2 der podningene er ferdig oppstilt og hunnblomstene er isolert (Foto: t.v. Anne Tove Rongstad, T.h. Arne Steffenrem).

Når podningene var plassert ute på krysningslokalitetene utviklet de etter hvert både hunn- og hannblomster. Hunnblomstene ble isolert med poser (Figur 2) slik at krysningene kunne bli kontrollert. Hannblomster på samme gren som hunnblomstene ble fjernet. Siden blomstringen var så rik ble en god del ekstra blomster fjernet for å unngå at podningene brukte for mye energi på å produsere unødvendige kongler og pollen.



NIBIO



Figur 3: Isoleringsposene hadde et vindu slik at vi kunne se om vi traff med pollineringen (t.v.). Noen blomster utenfor posene ble åpenpollinert (t.v.), men siden det var lite pollen i luften denne våren ble det lite frø fra disse. På mange lokaliteter ble konglene fine, men vi så etter hvert en del insektskader. På Levanger 2 ble det forsøkt å bruke ventilerte poser for å hindre insektene og det ble montert temperaturloggere inne i disse for å se om det kan påvirke resultatene. (Foto: Arne Steffenrem)

Pollineringene ble gjennomført i perioden 15/5 (Ås) til 12/6 (Biri 3) (Tabell 2).

Konglene ble sanket på høsten 2017. Krysningsserien var svært ambisiøs. Vi lyktes med mye, men som forventet fikk vi ikke avkom fra alle krysninger. Spesielt på de høyereliggende og nordlige lokasjonene var tilslaget dårligere. Vi vet ikke hva det skyldes, men sannsynligvis har temperatursummen gjennom vekstsesongen vært for lav til å få den ønskede utviklingen av embryo og frømodning.

Våren 2018 ble det sådd planter til ett korttids- og ett langtidsforsøk for måling av vekstrytme, klimatilpasning og produksjon. Korttidsforsøket ble plantet på Hogsmark i Ås, mens langtidsforsøket ble plantet på Brøttum ved Lillehammer. Tabell 1 viser en oversikt over krysningene som lyktes å gjennomføre.

Siden vi fikk mindre frø enn planlagt, prioriterte vi ett mest mulig komplett forsøk. Dette er korttidsforsøket på Hogsmark. Årsaken til denne prioriteringen er at vi anser Hogsmark som den sikreste lokaliteten i forhold til å lykkes med planteetableringen. Forsøket som ble etablert på Brøttum i Lillehammer er ikke like komplett. Men det er allikevel et verdifullt langsiktig feltforsøk etablert på skogsmark.

All informasjon om blomstringsindusering, isolering, pollinering, fjerning av isoleringsposer og konglesanking ble loggført og bevart i prosjektfolderen hos NIBIO. En oppsummering av dette er gitt i Tabell 2.



NIBIO

Tabell 1: Oversikt over kryssninger som inngår i forsøksserien etter kryssninger på Ås, tre lokasjoner ved Biri, tre lokasjoner rundt Levanger og i Mosjøen i 2017. Temperatursum er beregnet med data fra tre temperaturloggere på hver lokalitet. Verdiene for kryssningene angir antall planter i korttidsforsøket på Hogsmark i Ås.

		Ås	Biri 1	Biri 2	Biri 3	Levanger 1	Levanger 2	Levanger 3	Mosjøen
Breddegrad		59.7	61	61	61	63.9	63.7	63.7	65.9
Høyde o. h.		90	173	527	900	57	190	444	87
Tsum>5 (mai-sept)		1381	1286	916	575	1145	992	730	918
	Mor	Far	Antall avkom i avkomforsøk på Hogsmark, Ås						
	1957	7287	15	28	14	.	11	.	.
	1957	7892	13	26	28	.	.	7	.
	1957	12662	30	30	30	.	25	30	.
	1961	7892	.	30
	1961	12662	.	30
	2705	12662	30	22	10
	5117	7892	19	.	.	.	23	.	5
	5117	12662	17	.	.	.	27	.	.
	5433	7287	.	30
	5433	7292	14	30	30
	5433	7892	.	30	26
	6169	7287	18	30	30
	6169	7892	30	30	22	.	.	.	4
	6169	12662	30	30	30	4	30	.	30
	6170	7287	13	21
	6170	7892	30	30	.	.	11	.	.
	6170	12662	30	30	.	.	30	8	7
	6172	7287	14	11	.	.	25	.	.
	6172	7892	27	30	.	.	.	6	.
	6172	12662	30	30	.	.	29	30	.
	6203	7287	.	30
	6203	7892	14	30
	6203	12662	30	27	.	.	12	21	.

Resultater

Forsøkene ble etablert i prosjektet som planlagt. Disse er fortsatt unge, og vil gi resultater for modellering av forflytningsfunksjoner først om noen år. På kort sikt har imidlertid prosjektet gitt nyttige erfaringer om blomstringsindusering og kryssninger i situasjoner slik skogplanteforedlingen vil operere i de nybygde foredlingscenterne på Biri og Kvatninga.



NIBIO

Parallelt med prosjektet har det også pågått et arbeid med tilsvarende målsetning, men på bakgrunn av forsøk etablert med bestandsfrø sanket under vanlige frøsankinger i naturskog. Materialet ble etablert i feltforsøk i Midt-Norge og på Østlandet av Skogfrøverket i perioden 2009 – 2010 for å teste effekten av forskjellige frøårganger. Skogfrøverket og skogplanteskolene observerte nemlig at avkom fra frø sanket i det varme frøåret 2006 oppførte seg som mer sydlig materiale enn de eldre frøårgangene en har brukt tidligere. Materialet ble analysert av Thomas Solvin, Phd-stipendiat ved NIBIO, og publisert i 2019 (Solvin & Steffenrem, 2019).

Resultatene gir veldig sterke indikasjoner på at varme frøår gir plantematerialer tilpasset et varmere klima. Effekten i materialet kunne observeres som forskjellen mellom frøårene, der 2006 var spesielt varmt. Modellene viser at vekstavslutning og vekststart i gjennomsnitt forsinkes 0.7-1.8 dager for hver 100 døgngrader økning i temperatursummen (de summerte døgnmiddeltemperaturene over 5°C). Til sammenligning vil en økning i middeltemperaturen i vekstsesongen på 2 grader (2-gradersmålet) tilsvare økning av temperatursummen på ca 250 døgngrader. 4 grader økning av middeltemperaturen vil tilsvare ca 500 døgngrader. De epigenetiske endringene kan derfor potensielt se ut til å kunne flytte vekstperioden med 2-4 dager ved en temperaturøkning på 2 grader, og 3-9 dager ved 4 grader temperaturøkning.

Oppfølging av materialet videre

Forsøkene vil til sammen gi mye viktig informasjon om hvordan temperaturen og daglengde på de forskjellige lokalitetene har påvirket prestasjonen hos avkommene. Når prosjektperioden har gått ut vil det kreves nye prosjekter for å følge opp forsøkene med målinger og analyser.

Det er imidlertid ønskelig å teste materialet langs den samme gradienten som krysningene ble gjennomført. For å kunne gjøre dette må vi klonformere ved stiklinger et representativt utvalg av plantene innen hver familie på Hogsmark. I samarbeid med Ola Dæhlen har Skogfrøverket bygd opp stiklingproduksjon på Biri for planteforedling, og det vil være en god løsning å produsere materialet der. Tidspunkt for stikking av stiklinger vil være 2021-2023, slik at nødvendig prosjektfinansiering må være på plass til da.

Norske samarbeidspartnere

Prosjektet var finansiert av Utviklingsfondet for skogbruk og Glommen-Mjøsen Skog med støtte fra Skogtiltaksfondet.

I gjennomføringen var samarbeidet nært med Oppland Skogselskap, Mjøsen Skog, Skogfrøverket og Gisle Skaret.

Krysningene ble gjennomført på lokaliteter hos andre grunneiere som prosjektet vil takke: Torstein Myhre (Levanger 1), Olav Arne Bævre og Ingegerd Okkenhaug (Levanger 2), Frol Idrettslag (Levanger 3), Gisle Skaret (Mosjøen) og Nytun Fjellstue i Etnedal (Biri 3).



NIBIO

Tabell 2: Tidspunkt for behandlingene gitt under blomstringsindusering (2016) og kryssninger (2017).

Behandling	År	Ås	Biri 1	Biri 2	Biri 3	Levanger 1	Levanger 2	Levanger 3	Mosjøen
Gibberelin 1	2016	3.6.	3.6.	3.6.	3.6.	3.6.	3.6.	3.6.	3.6.
Gibberelin 2	2016	10.6.	10.6.	10.6.	10.6.	10.6.	10.6.	10.6.	10.6.
Inn i veksthus	2016	8.6.	8.6.	8.6.	8.6.	8.6.	8.6.	8.6.	8.6.
Ut av veksthus	2016	29.6.	29.6.	29.6.	29.6.	29.6.	29.6.	29.6.	29.6.
Utplassering på lok.	2017	18.4.	18.4.	2.5.	5.5.	21.4.	25.4.	25.4.	29.4.
Montering klimalogg.	2017					21.4.	21.4.	21.4.	21.4.
Isolering	2017	3.5.	9-19.5	12-19.5	21.5.	11-15.5	12.5.	21.5.	26.5.
Pollinering 1	2017	15.5.	20.5.	25.5.	26.5.	20.5.	23.5.	6.6.	29.5.
Pollinering 2	2017	19.5.	23-25.5	27.5.	29.5.	23.5.	29.5.	9.6.	2.-6.6
Pollinering 3	2017	22.5.	-	30.5.	12.6.	29.5.	2.6.	-	9.6.
Fjerne isoleringspose	2017	31.5.	6.6.				11.6.	21.6.	20.6.
Konglesanking	2017		9.10.	16.10.	17.10.	18.10.	4.10.	11.10.	

Internasjonalt samarbeid

NIBIO og Skogfrøverket samarbeider tett med forskerne Skogforsk i Sverige og Luke i Finland for å utvikle nye forflytningsfunksjoner for gran basert på plantematerialenes genetiske og epigenetiske tilpasning i Horizon 2020-prosjektet «B4EST». Det første utkastet til ny modell skal være klart i løpet av våren 2020.

Kostnadsoversikt

Oversikt over kostnadene i prosjekter er gitt i tabellen. Utviklingsfondet for skogbruk ble fakturert for 375 000 i 2018.

Beskrivelse	2017	2018	2019	Sum
Kostnader (NIBIO)				
Timer (NIBIO)	166,82	187,59	2,00	356,41
Timekostnader	171 948	160 409	2 730	335 088
Eksterne utlegg ¹⁾	421 922	101 639	41 954	565 515
Interne utlegg				
Sum kostnader (NIBIO)	593 870	262 048	44 684	900 603
Bevilget (NIBIO)				
Utv. F. Skogbruket (Tilskudd NIBIO)	350 000	50 000	100 000	500 000



NIBIO

	2017	2018	2019	Sum
Skogtiltaksfondet (Tilskudd Mjøsen)	100 000	100 000	100 000	300 000
Bevilget - Gr.bev.NFR (NIBIO)	50 000	50 000		100 000
Sum bevilget (NIBIO)	500 000	200 000	200 000	900 000
Fakturert Utv.f. 2018		375 000		375 000
Skogfrøverket, egeninnsats ²⁾	37 000	15 000	51 000	103 000

¹⁾ Eksterne utlegg var i hovedsak dekning av kostnader ved Oppland Skogselskap.

²⁾ Skogfrøverket dokumentere egeninnsatsen på drøyt 100 000 kr totalt i prosjektperioden i egne regnskap.

Formidling i foredrag og tidsskrifter

Prosjektet har bidratt til mye ny kunnskap og erfaringer, og dette har vært mye brukt i formidling rundt temaet.

Solvin, T. M., & Steffenrem, A. (2019). Modelling the epigenetic response of increased temperature during reproduction on Norway spruce phenology. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 34(2), 83-93. doi:<http://dx.doi.org/10.1080/02827581.2018.1555278>

Skrøppa, T., & Steffenrem, A. (2020). Variation among and within provenances of Norway spruce from Trøndelag and Nordland. Retrieved from

Solvin, T. M., & Steffenrem, A. (2018). Epigenetics and climate adaptation in Norway spruce. Paper presented at the NordGen Forest Working group meeting and seminar 2018, Gribskov. Seminar retrieved from

Solvin, T. M., & Steffenrem, A. (2018). Kunnskapsstatus epigenetikk. Paper presented at the Foredlingsseminar, Hamar. Seminar retrieved from

Solvin, T. M., Steffenrem, A., & Skrøppa, T. (2018). Genetic and epigenetic parts of climatic adaptation in two boreal tree species - Mid seminar for PhD project. Paper presented at the Mid seminar for PhD project, Ås. Seminar retrieved from

Steffenrem, A. (2017). Klar for 3. generasjons frøplantasjer! 2. fordelingsyklus i foredlingscentre. Paper presented at the Symposium om foredlingscenter, Hamar. Seminar retrieved from

Steffenrem, A. (2017). Klar for 3. generasjons frøplantasjer! Foredlingscenter Midt-Norge. Paper presented at the Arena Skog temadag, Overhalla. Seminar retrieved from

Steffenrem, A. (2017). Skogplanteforedling - nye verktøy, nye muligheter. Paper presented at the Avdelingsmøte, NIBIO, Gardermoen. Seminar retrieved from



NIBIO

Steffenrem, A. (2017). Skogplanteforedling for 3.generasjon. Paper presented at the Fagseminar for SP fylkesgruppe i Nord-Trøndelag, Overhalla. Gjesteforelesning retrieved from

Steffenrem, A. (2018). Foredlingsssenter på Kvatninga - hvordan skal dette brukes? Paper presented at the Åpning av Skogfrøverkets foredlingsssenter på Kvatninga, Overhalla. Seminar retrieved from

Steffenrem, A. (2018). Fra tilfeldig villparing til målretta foredling: Avl og økonomi med foredla skogplanter. Paper presented at the Skogkveld, Snåsa Skogeierlag, Snåsa. Gjesteforelesning retrieved from

Steffenrem, A. (2018). «Plantval» på norsk. Frøkildebekrivelser og mer optimalt valg av plantemateriale. Paper presented at the Vårsamling for skogbruket i Oppland og Hedmark 2018, Evenstad. Konferanse retrieved from

Steffenrem, A. (2018). Proveniensforskning - grunnlag for valg av plantemateriale. Paper presented at the Undervisning NMBU SKOG220, Ås. Gjesteforelesning retrieved from

Steffenrem, A. (2018). Skogplanteforedling for framtida. Paper presented at the Verdier i framtidsskogen, Hell, Stjørdal. Konferanse retrieved from

Steffenrem, A. (2018). Tree breeding at skogfrøverkets breeding center - Biri. Paper presented at the International Seed Federation annual meeting, Biri. Fagmesse retrieved from

Steffenrem, A. (2019). Foredlinga i Midt-Norge i Nordisk perspektiv - tilgang til foredlet frø. Paper presented at the NordGen Skog temadag, Overhalla. Konferanse retrieved from

Steffenrem, A. (2019). Skogplanteforedling - genetikk i praksis. Paper presented at the INNOCAMP, lunchpresentasjoner, Steinkjer. Gjesteforelesning retrieved from

Søgaard, G., Alfredsen, G., Fernandez, A., Antón-Fernández, C., Astrup, R. A., Blom, H. H., . . . Kolář, T. (2020). Klimakur 2030 – beskrivelse av utvalgte klimatiltak knyttet til skog

Litteratur

Berlin, M., Persson, T., Jansson, G., Haapanen, M., Ruotsalainen, S., Barring, L., & Gull, B. A. (2016). Scots pine transfer effect models for growth and survival in Sweden and Finland. *Silva Fennica*, 50(3). doi:ARTN 1562

10.14214/sf.1562

Johnsen, Ø., Dæhlen, O. G., Østreng, G., & Skrøppa, T. (2005). Daylength and temperature during seed production interactively affect adaptive performance of *Picea abies* progenies. *New Phytologist*, 168(3), 589-596.

Johnsen, Ø., Fossdal, C. G., Nagy, N., Mølmann, J., Dæhlen, O. G., & Skrøppa, T. (2005). Climatic adaptation in *Picea abies* progenies is affected by the temperature during zygotic embryogenesis and seed maturation. *Plant Cell and Environment*, 28(9), 1090-1102.

Johnsen, Ø., Kvaalen, H., Yakovlev, I., Dæhlen, O. G., Fossdal, C. G., & Skrøppa, T. (2009). An Epigenetic Memory From Time of Embryo Development Affects Climatic Adaptation in Norway Spruce. In I. Gusta, M. Wisiewski, & K. Tanio (Eds.), *Plant Cold hardiness – from Laboratory to the Field* (pp. 99-107). Cambridge: CABI Publ.



NIBIO

- Kohler, C., Wolff, P., & Spillane, C. (2012). Epigenetic Mechanisms Underlying Genomic Imprinting in Plants. *Annual Review of Plant Biology*, Vol 63, 63, 331-352.
- Kohmann, K., & Johnsen, O. (1994). The Timing of Bud Set in Seedlings of Picea-Abies from Seed Crops of a Cool Versus a Warm Spring and Summer. *Silvae Genetica*, 43(5-6), 329-333.
- Langvall, O. (2011). Impact of climate change, seedling type and provenance on the risk of damage to Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) seedlings in Sweden due to early summer frosts. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 26, 56-63. doi:10.1080/02827581.2011.564399
- Rehfeldt, G. E. (2000). *Genes, climate and wood*. The University of British Columbia, Vancouver, B. C., Canada: The Leslie L. Schaffer Lectureship in Forest Science.
- Rehfeldt, G. E., Tchebakova, N. M., Parfenova, Y. I., Wykoff, W. R., Kuzmina, N. A., & Milyutin, L. I. (2002). Intraspecific responses to climate in *Pinus sylvestris*. *Global Change Biology*, 8(9), 912-929.
- Skrøppa, T., & Steffenrem, A. (2016). Selection in a provenance trial of Norway spruce (*Picea abies* L. Karst) produced a land race with desirable properties. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 31(5), 439-449. doi:10.1080/02827581.2015.1081983
- Solvin, T. M., & Steffenrem, A. (2019). Modelling the epigenetic response of increased temperature during reproduction on Norway spruce phenology. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 34(2), 83-93. doi:<http://dx.doi.org/10.1080/02827581.2018.1555278>
- Yakovlev, I. A., Fossdal, C. G., & Johnsen, O. (2010). MicroRNAs, the epigenetic memory and climatic adaptation in Norway spruce. *New Phytologist*, 187(4), 1154-1169. doi:DOI 10.1111/j.1469-8137.2010.03341.x