

skog+
landskap

**Jørund Rolstad, Ivar Gjerde og
Fride H. Schei (red.)**

Spredningsøkologi hos skoglevende kryptogamer



1	2
3	4

Omslagsfoto:

- 1: Nærbilde av fruktlegerne (apothecium) hos huldrestry (*Usnea longissima*) fra vestkysten av Nord-Amerika. Foto Jørund Rolstad.
- 2: Lobarionlav på et ospetre, fremst lungenever (*Lobaria pulmonaria*) og skrubbenever (*Lobaria scrobiculata*). Foto Fride Høistad Schei.
- 3: Ung rosenkjuke (*Fomitopsis rosea*) på granlæger ved Oppkuven i Nordmarka. Foto: Erlend Rolstad.
- 4: Pionerslørsopp (*Cortinarius spadicellus*), en vanlig sopp i granplantefelt. Foto: Tor Erik Brandrud.

Redaksjon: Jørund Rolstad, Ivar Gjerde og Fride H. Schei.

Grafisk utforming: Svein Grønvold, www.sveingronvold.com

Trykk: Follotrykk AS, juli 2012

ISBN: 978-82-311-0163-5

FORORD

For ni år siden skrev vi en rapport om spredningsøkologi der vi oppsummerte kunnskapen for skoglevende arter (Rolstad og Gjerde 2003). Et internett-søk på "dispersal" ga den gang 17.425 treff i Thomson Reuters Web-of-Science. Fram til i dag er det publisert nesten 30.000 nye artikler om dette temaet, og antall artikler som inneholder begrepene spredning, langdistanse-spredning og sprednings-begrensning har en doblingstid på 5-8 år.

I denne rapporten formidler vi resultater fra de undersøkelsene som vi selv har gjennomført de siste årene, hovedsakelig finansiert gjennom Norges forskningsråd (SIP-program om spredning). I tillegg er det gitt forvaltningsstøtte fra Landbruks- og matdepartementet (MiS-prosjektet). Prosjektene har fokusert på spredning og etablering hos skoglevende kryptogamer, hvorav flere av de studerte artene står oppført på rødlista. Leseren vil imidlertid finne referanser til en rekke andre studier på kryptogamer, og da har vi så langt som mulig prioritert andre nordiske studier med relevans for norske skoglige forhold. Av forståelige grunner, og ikke minst plasshensyn, har vi ikke til hensikt å presentere en full litteraturoversikt.

Mye av resultatene som omtales i rapporten er ennå ikke publisert i fagfelle-vurderte tidsskrifter. Når vi likevel har valgt å gå ut med resultatene i denne rapporten er det fordi vi mener at de er viktige for å gi en helhetlig framstilling, og således gi rapporten økt relevans i forvaltningen av kryptogamer i skog. Selv om det vil dukke opp visse justeringer av tolkninger og detaljer seinere, anser vi hovedkonklusjonene som relativt uproblematisk. Vi har i første rekke lagt vekt på å forklare hvordan artenes spredning foregår, samt å legge fram våre resultater på en lettfattelig måte.

I tillegg til forfatterne er det mange som har hjulpet til i prosjektarbeidene. I kapittel 2 takker vi David J. Rees, Birgit Krantz, Maria Ladstein og Louise Lindblom på molekylær-laboratoriet ved Institutt for Biologi ved Universitetet i Bergen. I Nord-Amerika fikk vi gode råd fra Bruce McCune ved Oregon State University og Trevor Goward i Clearwater Valley, BC. Ulrika Jansson i Biofokus, Tim Wheeler i Arlee, Montana, og Susanne Altermann i Santa Cruz, California, sendte oss velvilligst supplerende lavprøver. I kapittel 3 bidro Ken Olaf Storaunet og Rune Groven med innledende undersøkelser av studieområdet i Fitjar-Bømlo, Rakel Blaalid og Arne H. Schei med assistanse i felt, og Stefan Ekman og Louise Lindblom med planlegging og gjennomføring av genetiske undersøkelser på lungenever. En stor takk til Ove Gjerde og Magnus Steinvåg for all hjelp med båt, utstyr, husvære, kontakter og lokalkunnskap under feltarbeidet vårt på Fitjarøyene. Takk også til Bjarni Sigurdsson for hjelp med å finne ospesholt og egnete granbestand på Island. I kapittel 4 takker vi medarbeidere hos Løvenskiold-Vækerøe for hjelp til å finne gamle kulturbestand ved Oppkuven. På mykologi- og molekylær-laboratoriet ved Skog og landskap gjorde Olaug Olsen, Gro Wollebæk, Anne Nilsen og Inger Heldal en utmerket jobb. I kapittel 5 takker vi Anders Often som har deltatt på det meste av feltarbeidet for undersøkelsene av mykorrhizasopp, Geir Flatebø for bistand under feltarbeidet, og Skogeigarlaget Vest for tilgang til bestandskart. Til slutt en stor takk til Wibecke Nordstrøm som har lest korrektur. Hvis ikke annet er angitt, er bildene tatt av forfatterne ved Skog og Landskap.

Ås og Fana, 11. juni 2012

Jørund Rolstad og Ivar Gjerde

SAMMENDRAG

Rolstad, J., Gjerde, I. og Schei, F.H. (red.) 2012. *Spredningsøkologi hos skoglevende kryptogamer. Skog og landskap. Ås/Bergen. 90 s.*

Spredning er en grunnleggende egenskap hos alle levende organismer som gjør det mulig å kolonisere nye levesteder når de gamle forsvinner. Det har vært uttrykt bekymring for at skoglevende kryptogamer er begrenset av dårlig spredningsevne slik at de ikke overlever i dagens skoglandskap med korte omløpstider og store avvirkninger. De siste syv årene har vi gjennomført feltundersøkelser av sopp, lav og moser for å studere deres evne til å kolonisere nye miljøer i kulturskogen. Hovedfokus har vært på skogbruk i Skandinavia, og feltinnsatsen har vært konsentrert til Vestlandet og Østlandet. Komparative studier har vært gjort i Nord-Amerika, med feltturer til Island og Ny-Caledonia. I denne rapporten presenterer vi resultatene fra fire delprosjekter, initiert og ledet av Bio-mangfold-gruppen ved Norsk institutt for skog og landskap. Prosjektene har hovedsakelig vært finansiert gjennom Norges forskningsråd (Spredningsprosjektet, 158848/110) med forvaltningsstøtte fra Landbruks- og matdepartementet (MiS-prosjektet).

Spredningsøkologi hos hengselavene huldrestry (Usnea longissima) og mjuktjafs (Evernia divaricata) – en sammenligning mellom Skandinavia og Nord-Amerika. Romlig mønster i genetisk variasjon og spredningsmåte ble sammenlignet mellom Nord-Amerika og Skandinavia. Totalt samlet vi inn 1369 mjuktjafs og 1706 huldrestry fra henholdsvis 92 og 160 populasjoner og brukte ITS- og IGS-regionene av kjerne-rDNA som genetiske markører. Skandinaviske populasjoner av begge arter var genetisk svært ensartede, mens de nord-amerikanske var svært variable. I de vestre deler av Nord-Amerika var begge arter stedvis rikt fertile. I Skandinavia var mjuktjafs noe mer fertil enn tidligere antatt, mens huldrestry kun forekom med sterile individer. Det var ingen sammenheng mellom fertilitet og genetisk variasjon. Geostatistiske variogrammer indikerte at det var liten romlig korrelasjon i genetisk variasjon opp til avstander på 500-800 km. I nord-amerikanske regioner med høy fertilitet var det ingen indikasjon på sprednings-begrensning innenfor omløpstider på 60-100 år. I Skandinavia derimot synes begge arter å være avhengig av vegetativ spredning, noe

som begrenser spredningsavstanden betydelig. Overaldrete bestand og tilpassede gjennomhogster er trolig nødvendig for å opprettholde livskraftige populasjoner i Norge.

Spredning av epifyttiske lav og moser til tidligere skogløse lyngheiområder på kysten av Vestlandet. Vi benyttet situasjonen med begynnende gjengroing av skog i lynghei på kysten av Vestlandet som et naturlig eksperiment for å studere epifyttiske lav og mosers spredning og etablering på landskapskala. Epifyttiske Lobarionlav og mosers kolonisering av rikbarkstrær (hovedsakelig osp) ble undersøkt for 91 små, spredte skoglokaliteter som utgjorde 0,4 % av et studieområde på totalt 170 km². Disse ble sammenlignet med et referanseområde av samme størrelse beliggende rett innenfor lyngheisonen, hvor det har vært skog i lang tid og mengden rikbarkshabitat er betydelig høyere. Alderen på lokalitetene ble bestemt ved hjelp av årringprøver og ved bruk av historiske kilder. Lokalitetenes alder og barkareal forklarte det meste av variasjonen i artsrikhet hos lav, mens barkareal og opprinnelse (kulturmark vs. lynghei) var de viktigste variablene for å forklare artsrikhet hos mosene. Vi fant ingen effekt av geografisk beliggenhet av lokaliteter på artsrikhet av moser og lav, hverken for avstand til potensielle spredningskilder utenfor kanten av studieområdet, eller for avstand til gamle lokaliteter innen studieområdet. Det var ingen tegn på at koloniseringen skjedde gjennom en "stepping-stone"-prosess (stegvis kolonisering fra lokalitet til lokaliteter). Resultatene indikerte at artsrikheten på lokalitetene i lyngheiområdet flatet ut når lokalitetene nådde 50-60 års alder for rikbarksmosene, mens den tilsvarende koloniseringsprosessen tok 100-150 år hos Lobarionlavene i samme området. Vi konkluderer med at lav og mosers kolonisering av lokalitetene ikke var begrenset av spredningsavstand, og at den hovedsakelig har skjedd ved tilførsel av diasporer utenfra studieområdet.

Spredning av vedboende sopp (Basidiomyceter) til eldre granplantefelt på Østlandet. Artsrikhet, abundans og artssammensetning ble sammenlignet mellom døde granstokker fra naturskog og eldre plantefelt i og omkring Oppkuvlen naturreservat nord for Oslo. Vi undersøkte

24 stokker i naturskog og 24 stokker i kulturskog for synlige fruktlegemer av kjuker. Kulturskog-stokkene lå 0,1-1,8 km fra naturskogen. Vi sagde ut stammeskiver fra stokkene og isolerte soppkulturer av kjuker og barksopper på lab, for deretter å sekvensere ITS-regionen av kjerne-rDNA. Artene ble identifisert mot NCBI GenBank Sequence Database. Begge datasett ble sammenlignet med forekomst av kjuker på 1851 granstokker som tidligere var kartlagt i samme området i MiS-prosjektet. Samlet artsrikhet og abundans var den samme, med 96 funn av 36 arter i naturskog-stokkene og 103 funn av 37 arter i kulturskog-stokkene. Det var litt flere kjuker i naturskogen og litt flere barksopper i kulturskogen. Antall arter av kjuker med synlige fruktlegemer var vesentlig høyere i naturskogen enn i kulturskogen. Artsantallet i kulturskog-stokkene var uavhengig av avstanden til naturskog. For de fleste artene var det ingen indikasjon på spredningsbegrensning for avstander på 1-2 km og 20-45 år. Flere rødlistearter og regionalt sjeldne arter ble funnet i naturskogen, men ikke i kulturskogen, trolig p.g.a. deres sjeldenhet og små mengder død ved i kulturskogen.

Spredning av mykorrhizasopp til granplantefelt på Vestlandet. Forekomst av fruktlegemer av granavhengige mykorrhizasopp ble undersøkt i naturgranskog på Voss etablert for ca 600 år siden, og i 25-70 år gamle granplantefelt i Voss, Granvin og Ulvik kommuner beliggende opp til 18 km fra grensen av naturgranskogen. I tillegg ble det gjort tilsvarende registreringer i naturgranskog og granplantefelt i Valdres nær vestgrensen av sammenhengende naturgranskog øst for Langfjellene. Hvis naturgranskogen på Voss har fungert som et kildeområde for spredning av granavhengige mykorrhizasopp til de nye granplantefeltene omkring, skulle vi forvente å finne en avtagende artsrikhet med økende avstand, hvis disse artene er begrenset av spredningsevne på den aktuelle skalaen. Det ble til sammen registrert 45 granavhengige mykorrhizasopp (hvorav 34 på prøveflatene i vest) og 347 arter totalt (hvorav 292 i vest). Vi fant ingen effekt av avstand fra naturgranskogen på mangfoldet av arter i granplantefelt langs den 18 km lange gradienten fra Voss til Ulvik. De fleste artene hadde rullet å etablere seg i plantefelt ved 25-30 års alder. Et fåtall arter synes likevel å være begrenset til gammel skog. Resultatene tyder på god sprednings- og etableringsevne for mykorrhizasopp på landskapskala. Antall arter

granavhengige mykorrhizasopp var lavere på Vestlandet enn i Valdres, men det samme gjaldt også for mykorrhizasopp som ikke er avhengig av granskog, og som således har hatt et lenger tidsrom til rådighet for kolonisering av skog på Vestlandet. Undersøkelsene kan ikke gi svar på om disse forskjellene bare skyldes forskjeller i miljø mellom øst og vest, eller om de i tillegg skyldes spredningsbegrensninger.

Resultatene fra disse undersøkelsene bekrefter at langdistansespredning er viktig for å forklare den romlige fordelingen av sopp, lav og moser, og det viser at vindspredning av sporer er effektiv over avstander på flere kilometer. Regionalt sjeldne arter trenger imidlertid lenger tid på å etablere seg, mest sannsynlig på grunn av lav sporetetthet i luftmassene og/eller på grunn av spesielle krav til substrat. De fleste mykorrhiza- og dødved-sopper koloniserer effektivt plantefelt i løpet av 20-40 år, rikbarksmosene bruker kanskje noe mer tid, 40-50 år, mens endel rikbarkslav (*Lobarion*) ser ut til å trenge 100-150 år for vellykket etablering. Noen lavararter, f.eks. huldrestry og mjuktjafs, trenger trolig enda lenger tid fordi de mangler fruktlegemer og sprer seg kun vegetativt i Skandinavia.

Det er viktig å få oversikt over hva som er årsakene til at noen arter fortrinnsvis opptrer i gammelskog, fordi det vil ha betydning for hvilke forvaltningstiltak som er mest hensiktsmessige for bevaring av disse artene. Teoretisk kan vi dele "gammelskogsartene" i fem grupper: (1) Arter med dårlig spredningsevne (avstandene gjør at arten normalt ikke når fram før skogen er blitt gammel). Disse artene tjener på ulike former for områdevern og på tiltak som sikrer at nye levesteder etableres i kort avstand fra eksisterende. Svært få kryptogamer faller inn under denne gruppen, men hengelavene huldrestry og mjuktjafs må ut fra dagens kunnskap kunne plasseres her. (2) Arter med dårlig etableringsevne (god spredning, men mange forsøk før etablering lykkes). Artene i denne gruppen trenger ikke landskapsøkologiske hensyn for å bedre spredningsmulighetene i skoglandskapet, men vil tjene på at skogbestand tillates å bli gamle. Flere *Lobarion*arter og vedboende sopp passer inn i denne gruppen. (3) Sjeldne arter (lav diasporitetthet gjør at artene trenger lang tid for å etablere seg). I stedet for at koloniseringen er begrenset av dårlig evne til å etablere seg, så begrenses den hos sjeldne arter av at det er få diasporer i luftmassene i utgangspunktet. Tiltak for slike arter blir som for gruppe 2. Et

Nøkkelord:
Biomangfold, forvaltning, kryptogamer, skog, spredningsøkologi

stort antall regionalt sjeldne kryptogamer hører trolig til i denne gruppen. (4) Arter som er avhengige av ressurser som er mest vanlig i gammel skog. Gjensetting av gamle trær og død ved er viktige tiltak her. Mange kryptogamer hører til denne gruppen. (5) Arter som er avhengige av miljøer som bare utvikles i gammelskog. Slike arter kan bare ivaretas ved tilstedeværelse av skogbestand med høy alder i skoglandskapet. Det er trolig svært få kryptogamer i denne

gruppen, og ingen av artene vi studerte hører til her.

Vi konkluderer med at de fleste kryptogamer ikke er spredningsbegrenset i snever betydning, hvilket betyr at avstand i seg selv ikke er den kritiske faktoren. For regionalt sjeldne arter og arter med dårlig etableringsevne er imidlertid tiden en viktig faktor, samt den totale mengden tilgjengelig substrat.

FORFATTERE

Gry Alfredsen, Norsk institutt for skog og landskap, Postboks 115, 1431 Ås, gry.alfredsen@skogoglandskap.no

Heidi Lie Andersen, Arboretet og Botanisk hage, Universitetsmuseet, Universitetet i Bergen, Postboks 7800, 5020 Bergen, heidi.andersen@um.uib.no

Hans H. Blom, Norsk institutt for skog og landskap, Fanaflaten 4, 5244 Fana, hans.blom@skogoglandskap.no

Tor Erik Brandrud, Norsk institutt for naturforskning, Gaustadalléen 21, 0349 Oslo, tor.brandrud@nina.no

Stefan Ekman, Evolutionsmuseet, Botanik, Uppsala Universitet, Norbyvägen 16, SE - 752 36 Uppsala, Sverige, stefan.ekman@em.uu.se

Ivar Gjerde, Norsk institutt for skog og landskap, Fanaflaten 4, 5244 Fana, ivar.gjerde@skogoglandskap.no

Einar Heegaard, Norsk institutt for skog og landskap, Fanaflaten 4, 5244 Fana, einar.heegaard@skogoglandskap.no

Erlend Rolstad, Norsk institutt for skog og landskap, Postboks 115, 1431 Ås, erlend.rolstad@skogoglandskap.no, nåværende adresse: Skogfaglig Rådgivning, Holmsiden 126, 1488 Hakadal

Jørund Rolstad, Norsk institutt for skog og landskap, Postboks 115, 1431 Ås, jorund.rolstad@skogoglandskap.no

Fride H. Schei, Norsk institutt for skog og landskap, Fanaflaten 4, 5244 Fana, hof@skogoglandskap.no

Halvor Solheim, Norsk institutt for skog og landskap, Postboks 115, 1431 Ås, halvor.solheim@skogoglandskap.no

Ken Olaf Storaunet, Norsk institutt for skog og landskap, Postboks 115, 1431 Ås, ken.storaunet@skogoglandskap.no

Magne Sætersdal, Norsk institutt for skog og landskap, Fanaflaten 4, 5244 Fana, magne.setersdal@skogoglandskap.no

INNHOOLD

Forord	1
Sammendrag	2
Forfattere	4
1. Innledning	6
2. Spredningsøkologi hos hengselavene huldrestry (<i>Usnea longissima</i>) og mjuktjafs (<i>Evernia divaricata</i>) – en sammenligning mellom Skandinavia og Nord-Amerika	8
3. Spredning av epifyttiske lav og moser til tidligere skogløse lyngheiområder på kysten av Vestlandet	28
4. Spredning av vedboende sopp (Basidiomyceter) til eldre granplantefelt på Østlandet	46
5. Spredning av mykorrhizasopp til granplantefelt på Vestlandet	60
6. Ny kunnskap om spredning hos kryptogamer og betydningen for forvaltningen av biologisk mangfold i skog	70
7. Referanser	76
Vedlegg	84



1

INNLEDNING

Jørund Rolstad og Ivar Gjerde

Skogen i Norge har gjennom flere hundre år hatt stor betydning for norsk økonomi og velferd. En stabil tilgang på virke over tid har vært avgjørende for å sikre norsk treforbrukende industri og sikre energitilgangen til den norske befolkningen. Selv om skogbruket i Norge utgjør mindre enn 1 % av BNP i dag, har vi over 100.000 skogeiere. Det er også et klart politisk mål å øke avvirkningen i årene framover, der bionæringene antas å få en viktigere rolle når petroleumøkonomiens betydning etter hvert vil avta.

Å drive en skogbruksnæring medfører uvilkaarlig naturinngrep med konsekvenser for biologisk mangfold. En viktig gruppe organismer i skog er kryptogamene. Kryptogamer blir brukt som en samlebetegnelse på moser, sopp, lav og karsporeplanter, dvs. organismer som sprer seg med sporer og ikke med frø. Erkjennelsen av det store mangfoldet av kryptogamer, og bekymring over et mer intensivt skogbruk, fikk biologer og naturvernere til å gå sammen i Taiga Rescue Network (TRN) i 1992. Feltbiologiske grupper som Steget Före i Sverige og senere Siste Sjanse i Norge, gikk i spissen for en omfattende kartlegging av i første rekke vedboende sopp og trelevende (epifyttisk) lav (Karström m.fl. 1992, Haugset m.fl. 1996). Logikken var enkel; i og med at skogbruket fjerner gamle og døde trær, vil tap av disse livsmiljøene påvirke kryptogamene negativt.

Utover 1990-tallet bredte det seg en oppfatning av at kryptogamene hadde dårlig spredningsevne, og at de var avhengig av lang "skoglig kontinuitet" for å kunne overleve på sikt. Det ble utviklet et sett med "indikatorarter" som skulle kunne brukes til å identifisere skog som hadde stått urørt i lang tid (f.eks. Bredesen m.fl. 1997, Røsok 1998). De fleste kryptogamers sporer ligger i størrelsesintervallet 1-30 μm (1/1000 mm), og de produseres i store mengder (ofte flere millioner per individ). Til sammenligning er vanddråpene i tåke 10-15 μm , og furupollen 30-50 μm . Kryptogamenes sporer utgjør en vesentlig andel av det vi kan kalle luftplankton

(Kuparinen m.fl. 2007). I utgangspunktet kan vi derfor slå fast at kryptogamene som gruppe har et vesentlig større spredningspotensial enn frøplantene. Fra flere hold kom det da også etter hvert faglige innvendinger som etterspurte empirisk dokumentasjon på artenes spredningsevne (f.eks. Nordén og Appelquist 2001, Rolstad m.fl. 2002b).

Mye av usikkerheten og debatten omkring kryptogamenes spredningsevne kunne kanskje vært unngått dersom begrepene i utgangspunktet hadde vært mer presist definert. En vellykket forflytning og etablering på et nytt sted avhenger nemlig av mange forhold. For langsiktig overlevelse er det dessuten viktig at arten reproducerer på det nye stedet. Spredningsprosessen kan på denne måten sees på som en rekke sannsynligheter, hvor produktet av sannsynlighetene er avgjørende for vellykket kolonisering. (1) Først må spredningsenheter (diasporer) produseres. Hos de fleste kryptogamene kan dette skje kjønnet eller vegetativt. (2) Deretter må diasporene bli transportert til det nye stedet. Dette er selve spredningen i snever forstand. De fleste kryptogamer er vindspredte, men det finnes mange andre mer spesialiserte metoder (se Rolstad og Gjerde 2003). (3) Til slutt må diasporene klare å etablere seg og produsere som nye individer der de tilfeldigvis måtte havne, i konkurranse med andre kolonister og ikke minst de artene som allerede er etablert.

I 2003 oppsummerte vi kunnskapen om skoglevende organismers spredningsevne basert på tilgjengelig litteratur (Rolstad og Gjerde 2003). Denne gjennomgangen ga ingen holdpunkter for å mistenke at soppene hadde dårlig spredningsevne i snever forstand. For mosene syntes samme mønster å være gjeldende, selv om faktagrunnlaget her var noe svakere. Innen epifyttisk lav var det imidlertid to grupper som skilte seg ut med mulige begrensninger både på selve spredningsprosessen og under etablering; hengelav-samfunnet i barskogen og Lobarionarter i løv- og barskog.

Siden da har vi gjort våre egne feltundersøkelser der vi har forsøkt å bekrefte eller avkrefte de antagelsene vi gjorde i 2003. I kapittel 2 rapporterer vi fra undersøkelsene av de to hengelav-artene huldrestry (*Usnea longissima*) og mjuktjafs (*Evernia divaricata*), begge oppført som truede arter i den norske rødlista. Ingen av artene var kjent for å produsere fruktlegemer (apothecier) i Norge, så man antok at spredningen foregikk vegetativt, hovedsakelig i form av fragmenter. Da fertile populasjoner allerede var kjent fra Nord-Amerika, dro vi dit for å sammenligne disse med de norske populasjonene, og brukte molekylære metoder for å nøste opp i spredningsmønsteret. I kapittel 3 tar vi for oss Lobarionartenes utbredelse i et ideelt studieområde bestående av isolerte øyer på kysten av Vestlandet. Fordi vi her hadde kontroll både på avstander mellom øyene og fastlandet og hvor gammel skogen var på øyene, kunne vi studere

hvordan avstander og tid hadde påvirket artenes kolonisering. I kapittel 4 sammenlignet vi kjuker og barksopper i gammel naturskog og eldre kulturskog i og omkring Oppkuven naturreservat i Nordmarka på Østlandet for å se om den vedboende soppfloraen hadde kolonisert død ved i den "nye gammelskogen". Ved hjelp av molekylær identifisering av soppmycelet inne i stokkene kunne vi her dokumentere også den "usynlige" delen av mangfoldet. I kapittel 5 undersøkte vi i hvilken grad grantilknyttede mykorrhiza-sopper har spredt seg fra Østlandet til naturgranskog på Voss, og om avstanden fra naturskogen på Voss har betydd noe for koloniseringen av plantefelt i nabokommunene Granvin og Ulvik. I kapittel 6 oppsummerer vi til slutt de nye kunnskapene og diskuterer hvilken betydning disse vil ha for valg og innretning av forvaltningsstrategier som er best egnet for bevaring av biologisk mangfold i skog.



Kap. 2. Studier av huldrestry og mjuktjafs i Skandinavia og Nord-Amerika.



Kap. 3. Studier av rikbarksarter (lav og mose) på øyer på Vestlandet.



Kap. 4. Studier av vedboende sopp i natur- og kulturskog på Østlandet.



Kap. 5. Studier av mykorrhiza-sopp i natur- og kulturskog på Vestlandet.

2

SPREDNINGSØKOLOGI HOS HENGELAVENE HULDRESTRY (*USNEA LONGISSIMA*) OG MJUKTJAFS (*EVERNIA DIVARICATA*)

– EN SAMMENLIGNING MELLOM SKANDINAVIA OG NORD-AMERIKA

Jørund Rolstad, Stefan Ekman, Heidi Lie Andersen, Einar Heegaard og Erlend Rolstad

Innledning

Hengelav er en sammensatt gruppe lav som vokser på greiner og stammer av trær og busker (epifyttisk) og av og til på stein og bergvegger (Fig. 1). Navnet hengelav har de fått på grunn av deres vekstform og voksested, det er altså ingen enhetlig taksonomisk gruppe. I Norge fins om lag 40 arter fordelt på 5 slekter: skjeggjav (kun en art: gubbeskjegg *Alectoria sermentosa*), brunskjegg (*Bryoria*: ca 17 arter), tjafslav (*Evernia*: 3 arter), raggjav (*Ramalina*: 4 arter) og strylav (*Usnea*: ca 17 arter). Innenfor disse slektene er det flere andre arter med en mer buskformet vekstform, det er først når laven blir lengre enn ca 10 cm at den får den hengende formen. Huldrestry (*Usnea longissima*) har tatt vekstformen til det ekstreme, den vokser geometrisk langs én sentral midtstreng som er målt ubrudt hele 10 meter (Rolstad og Rolstad 2008a). Under gunstige vekstforhold kan huldrestry mer enn doble lengden i løpet av et år, og enkelte trær kan være så overgrodd at den totale lengden kan overgå en norsk mil. Fordi hengelavene vokser på trær blir de naturlig nok direkte påvirket av skogbruk, og fordi de i all hovedsak tar næring direkte fra luft og regn er de ømfintlige for luftforurensninger og sur nedbør. På grunn av disse egenskapene blir de ofte brukt som indikatorer på urørt naturlig skog og ren luft. Hele 14 arter er oppført i rødlista, hvorav 8 i de truede kategoriene (Tabell 1).

Lav er en symbiose mellom sopp og alge, og av og til en cyanobakterie som hos Lobarionlavene (Kap. 3). Systematisk klassifisering av lav baserer seg på sopp-komponenten som oftest er en ascomycet (sekksporesopp), og det er den som skaper formen på laven. Algepartnere til hengelavene er hovedsakelig arter i grønnalge-gruppen *Trebouxia*. Disse synes ikke å være så vanlige i frittlevende form, noe som

kan være en utfordring hvis laven kun sprer seg med sporene til sopp-komponenten. Når vi heretter snakker om hengelav er det i første rekke sopp-delen vi viser til, hvis ikke annet er angitt.

I likhet med mange andre grupper av lav finner vi hos hengelavene fire hovedtyper av spredningsenheter (diasporer): (1) Kjønnnet formerte sporer (ascosporer) produseres i store mengder i egne fruktlegemer kalt apothecier (Fig. 2A og 3A og C). Hos hengelavene er sporene spesielt små, mellom 5 og 10 µm (1/1000 mm). Sporene produseres av soppen (ascomyceten), og sporene må derfor "relicheniseres" med en *Trebouxia*-alge for å vokse ut til et nytt lav-individ (thallus). Taksonomisk bruker vi soppen når vi snakker om lav-arter. (2) Soredier (eller soredie-korn) er noe større, 20-50 µm (til sammenligning er størrelsen på et furupollen ca 50 µm), og inneholder algeceller omgitt av soppmyfer. Hos hengelavene dannes sorediene i større og mindre klumpvise utvekster som blir kalt soral (Fig. 2B og 3B). (3) *Isidier* og *isidiomorfer* er vesentlig større utvekster, gjerne 100-1000 µm, som vokser ut som små pigger fra barken på laven (Fig. 3C og D). De har et barklag og inneholder større mengder av algeceller. (4) På grunn av deres vekstform med lange tynne strenger og mange små fibriller har hengelavene lett for å ryke av i små og store fragmenter (Fig. 2C). Hos noen av artene, f.eks. mjuktjafs og huldrestry, er dette så vanlig at det ofte er vanskelig å finne den delen av laven som er festet til barken på treet. Små individer (thalli) har gjerne tydelige festepunkter (Fig. 2D og 3E og F).

Noen hengelaver synes helt å mangle alle de tre første spredningsenhetene (f.eks. kort *Bryoria bicolor* og langt trollskjegg *B. tenuis*), mens hos andre opptrer de svært sjeldent (Tabell 1).

Blant de siste hører europeiske populasjoner av huldrestry (*U. longissima*) og mjuktjafs (*Evernia divaricata*). Begge artene er sjeldne, de har en utpreget flekkvis utbredelse, og stort sett finnes de bare i gammel skog. I dette kapitlet har vi

sett nærmere på disse to velkjente medlemmene av hengelay-gruppen og forsøkt å finne ut om dårlig spredningsevne kan være årsaken til deres sjeldenhet og tilknytning til gammelskog.

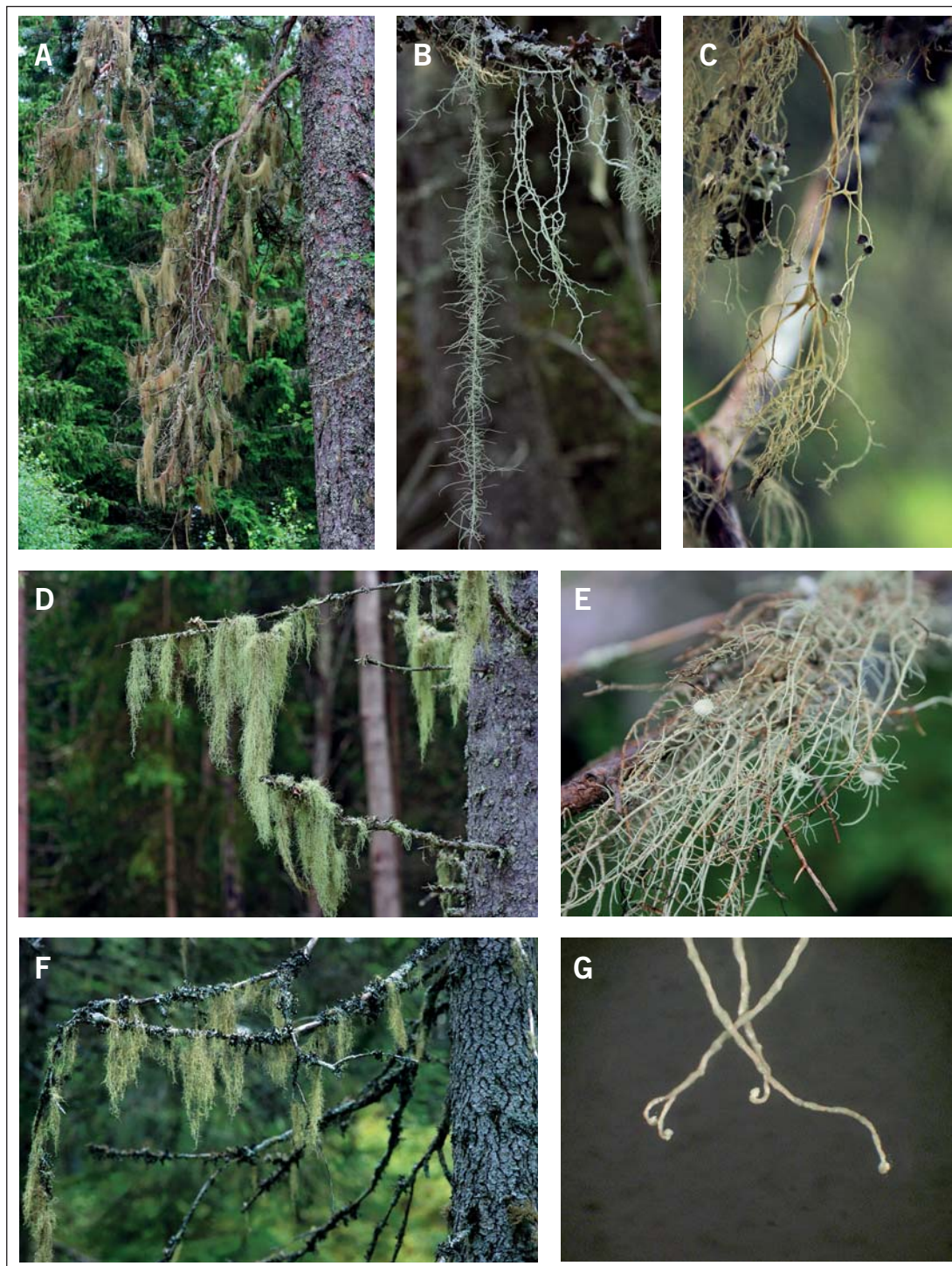


Fig. 1. Oversikt over de forskjellige slektene av hengelay. (A) Bleikskjegg (*Bryoria capillaris*) og mørkskjegg (*B. fuscescens*). (B) Huldrestry (*Usnea longissima*) til venstre og mjuktjafs (*Evernia divaricata*) til høyre. (C) Gubbeskjegg (*Alectoria sarmentosa*) med fruktlegemer (apothecier). (D) Hengestry (*Usnea filipendula*) med apothecier (E). (F) Tråd- ragg (*Ramalina thrausta*) med endestilte "kroker" (G).

Tabell 1. Oversikt over rødlistet hengselav etter Norsk rødliste for arter 2010 (Kålås m.fl. 2010).

Latinsk navn	Norsk navn	Rødliste	Utbredelse	Apothecier	Soral	Isidier
<i>Alectoria sarmentosa</i>	Gubbeskjegg	NT	På gran, hele landet	Regulært, men uvanlig	Sjeldent	Ikke kjent
<i>Bryoria bicolor</i>	Kort trollskjegg	NT	På trær og berg, hele landet	Ikke kjent	Ikke kjent	Ikke kjent
<i>B. nadvornikiana</i>	Sprikeskjegg	NT	På gran, hele landet	Ikke kjent	Vanlig	Ikke kjent
<i>B. smithii</i>	Pigg trollskjegg	VU	På trær og berg. Buskerud-Vestfold, Rogaland-Hordaland	Ikke kjent	Vanlig	Vanlig
<i>B. tenius</i>	Langt trollskjegg	VU	På trær og berg. Sør- og Midt-Norge.	Ikke kjent	Ikke kjent	Ikke kjent
<i>Evernia divaricata</i>	Mjuktjafs	VU	På bartrær, Østlandet	Svært sjeldent i Norden	Svært sjeldent	Ikke kjent
<i>E. mesomorpha</i>	Gryntjafs	NT	På bartrær, Østlandet	Ikke kjent	Vanlig	Ikke kjent
<i>Ramalina thrausta</i>	Trådrag	VU	På gran, Sør- og Midt-Norge	Ikke kjent	Svært sjeldent	Ikke kjent, men har små krokformete spisser
<i>Usnea cornuta</i>	Hornstry	NT	På furu og løv. Sørvestlandet	Ikke kjent	Vanlig	Isidiomorfer
<i>U. flammea</i>	Ringstry	NT	På furu og berg. Vestlandet	Ikke kjent	Vanlig	Isidiomorfer
<i>U. florida</i>	Blomsterstry	VU	På bar- og løvtrær. Sør- og Sørøstlandet	Vanlig	Ikke kjent	Ikke vanlig
<i>U. fragilescens</i>	Kyststry	VU	På trær og berg, Vestlandet	Ikke kjent	Uvanlig	Isidiomorfer
<i>U. glabrata</i>	Dvergstry	CR	På trær og berg. Hordaland, Oppland	Ikke kjent	Vanlig	Ikke kjent
<i>U. longissima</i>	Huldrestry	EN	På gran og løv. Sør- og Midt-Norge	Ikke kjent i Norden	Svært sjeldent	Isidiomorfer

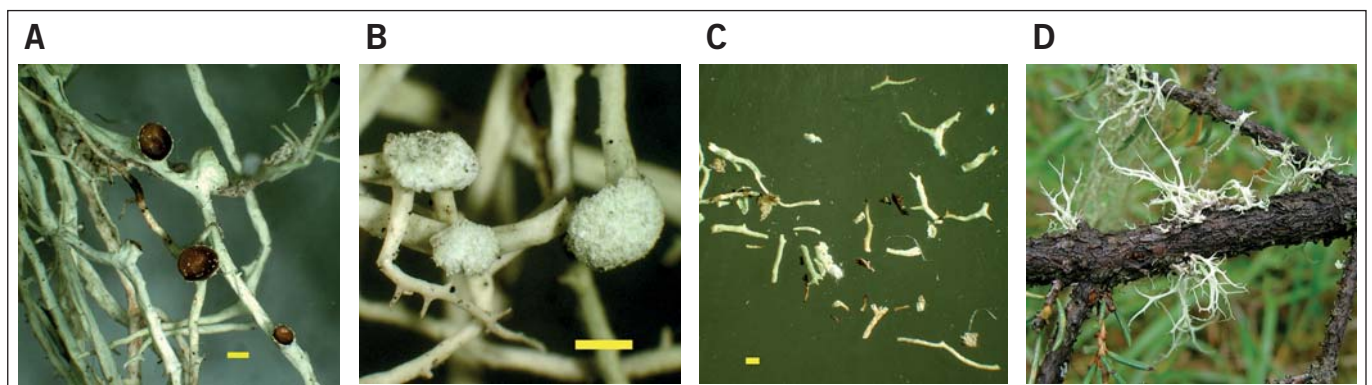


Fig. 2. Spredningsenheter (diasporer) hos mjuktjafs. (A) Modne fruktlegemer (apothecier). (B) Typiske pute-soral som inneholder små soredie-korn. (C) Små og store fragmenter etter at den tørre laven har vært utsatt for moderat fysisk påkjenning. (D) Nyetablerte individer (thalli) med festepunkt i barken. Målestokk (gule linjer) 1 mm.

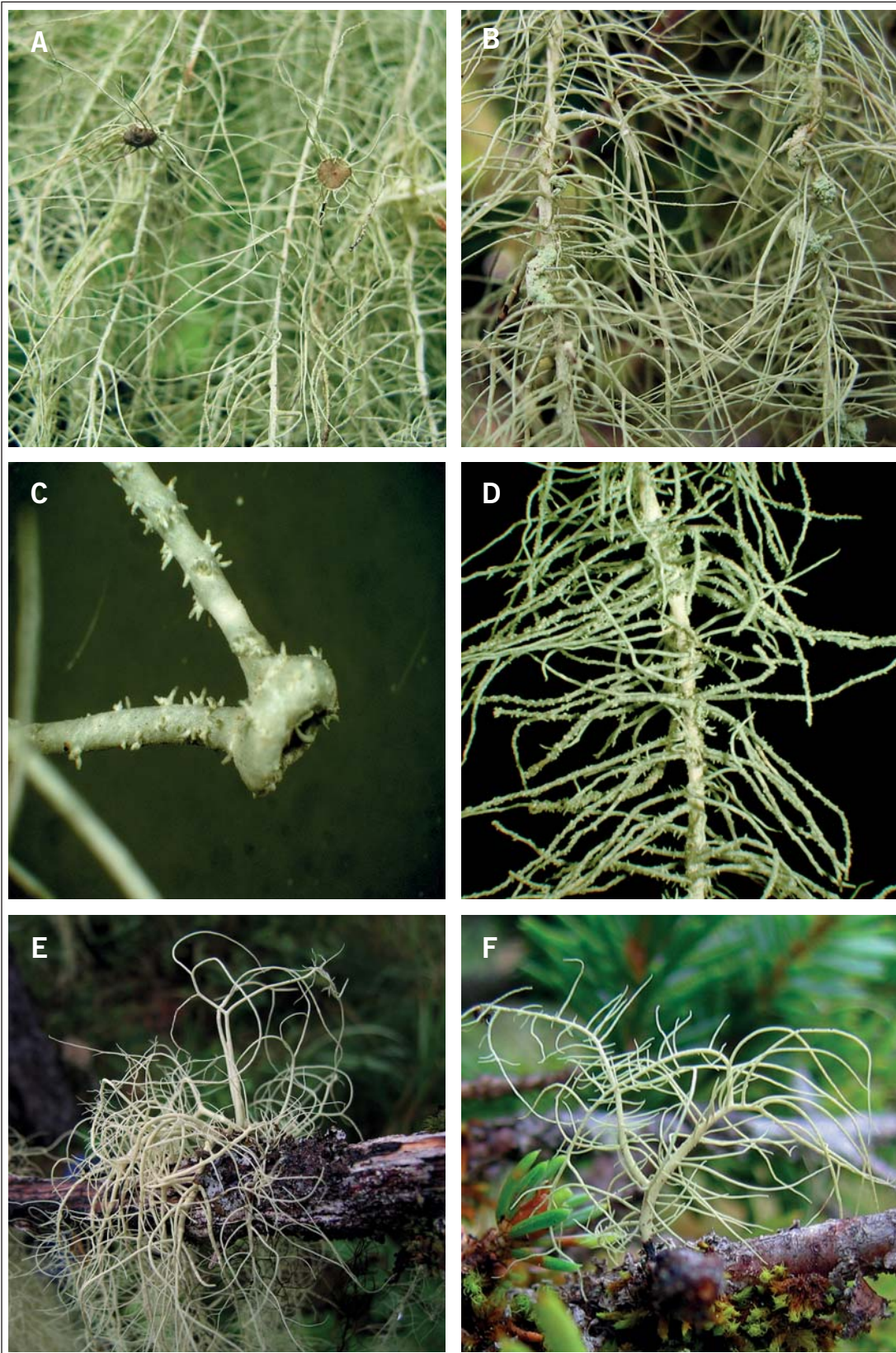


Fig. 3. Spredningsenheter hos huldrestry. (A) Modne apothecier på sidefibrillene. (B) Velutviklet soral langs midtstrengen. (C) umodent apothecium på en sidefibrill besatt med isidiomorfer. (D) Thallus med fibriller som er tett besatt med isidiomorfer og sekundære punktsoral. (E) og (F) Nyetablerte thalli med festepunkter i barken på greinene. Disse har gjerne flere hovedgreiner, som etter hvert vokser kun langs den barkløse midtstrengen.

Mjuktjafs

Mjuktjafs er vidt utbredt i barskog over hele den nordlige halvkule. Den er relativt sjelden, men enkelte steder kan den forekomme i så store mengder at den helt dominerer lavfloraen. Den må sies å være knyttet til relativt kontinentale områder, men lokalt er den likevel oftest å finne i deler av terrenget som har høy luftfuktighet,

slik som bekkedaler og myrkanter. Litt overraskende er det da at den også finnes voksende på bakken i høyfjellet, da med en mer kortvokst, krypende vekstform (Fig. 4). I Nord-Amerika vokser den oftest epifyttisk på ulike bartrær i et belte nedenfor tregrensa, men dette har kanskje mest å gjøre med at den er fuktighetskrevende og at klimaet i lavlandsskogen blir for tørt.



Fig. 4. Karakteristiske vekstformer og voksesteder for mjuktjafs. Det vanlige er at den vokser som epifytt på bartrær gjerne i litt høyereliggende glissen barskog (til venstre), men den finnes også bakkelevende i høyfjellet på litt eksponerte rygger uten for stort snødekke om vinteren (til høyre).

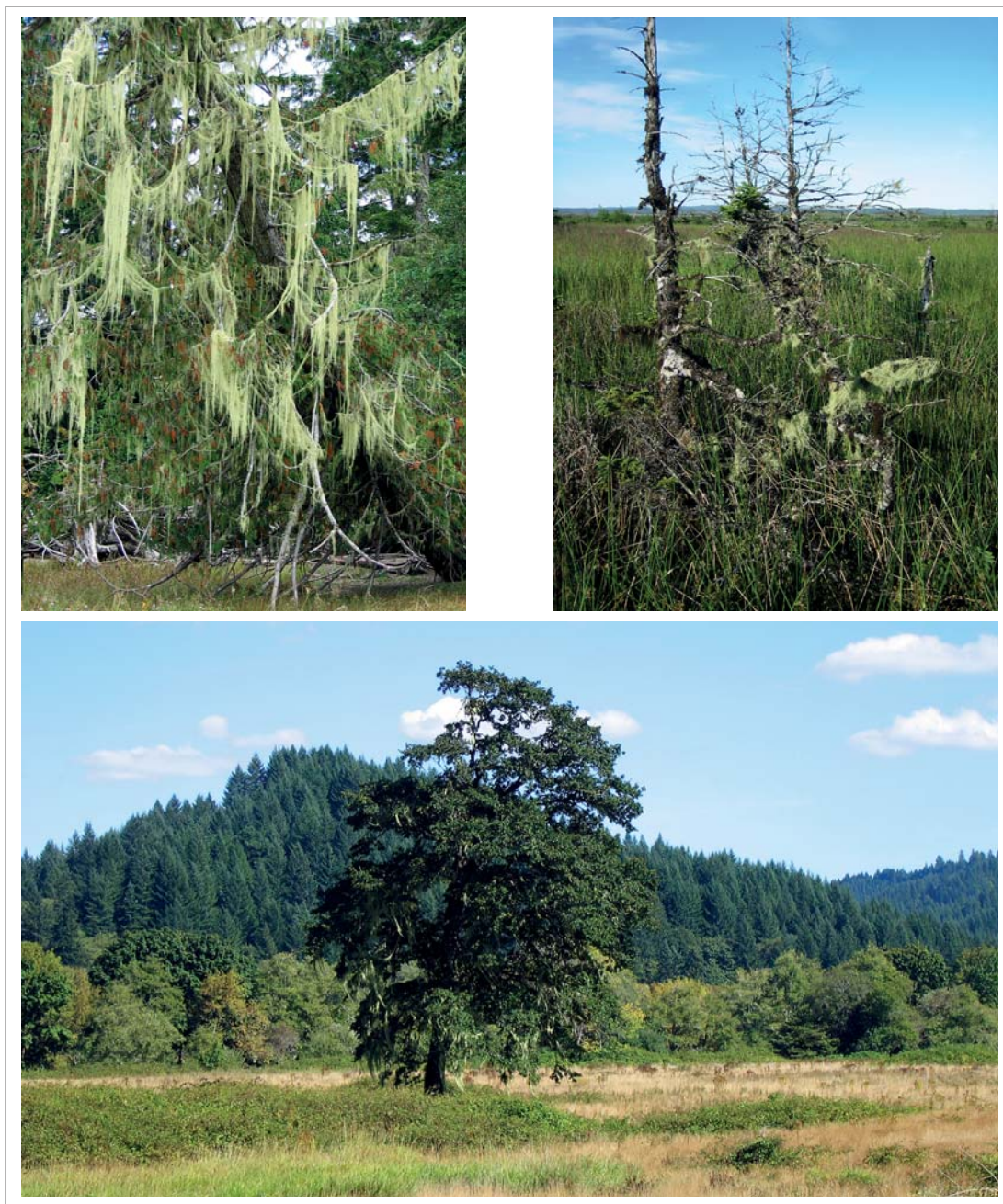


Fig. 5. Vekstformer og voksesteder for huldrestry. Klassisk miljø fra regnskogen på kysten av British Columbia øverst til venstre. Vindspreidte fragmenter på en døende granbusk på en stor myr i høylandet på Newfoundland øverst til høyre. Nederst voksende på en isolert eik på et jorde i Willamette Valley i Oregon.

I Skandinavia er den ikke spesielt knyttet til fjellskogen, og den er også funnet sporadisk i lavlandet i British Columbia i Canada.

Navnet mjuktjafs kommer av den løst hengende vekstformen, forårsaket av at barken sprekker opp i små ringformete ledd (på svensk heter den ringlav). Det latinske artsnavnet *divaricata* kommer av *divaricatus* som betyr utspredd, noe som refererer til vekstformen med store "divergerende" greinvinkler. Mjuktjafs har lenge vært kjent i Skandinavia. I de fleste sammenhenger blir det oppgitt at apothecier og soral

forekommer svært sjeldent, og inntil nylig var slike spredningsenheter ikke funnet i Norge (Rolstad og Rolstad 2011). Arten er rødlistet som sårbar (VU) i Norge fordi den er sjelden, fordi man antar at den er på tilbakegang, og fordi skogbruk anses for å være en vesentlig trussel mot artens eksistens. Den er også rødlistet i Sverige og Finland. I Nord-Amerika er den spredt forekommende, men lokalt vanlig, langs hele Rocky Mountains fra New Mexico i syd til Alberta i nord.

Mjuktjafs tilhører slekten tjafslav (*Evernia*),

en relativt liten slekt med et titalls arter. Den er nært beslektet med gryntjafs (*E. mesomorpha*), som har et lignende utbredelsesmønster. Gryntjafs er imidlertid rikelig utstyrt med vegetative spredningsenheter i form av soral. En annen slektning er bleiktjafs (*E. prunastr*), som er noe vanligere i temperert løvskog, også den har godt utviklet soral. I Europa er det kjent en fjerde art, *E. illyrica*, men dette kan være en genetisk variant av mjuktjafs (Moberg og Thell 2011). Til slutt skal vi nevne den bakkelevende *E. perfragilis* som finnes i arktiske strøk av Nord-Amerika og som ligner mye på den bakkelevende varianten av mjuktjafs (Bird 1974).

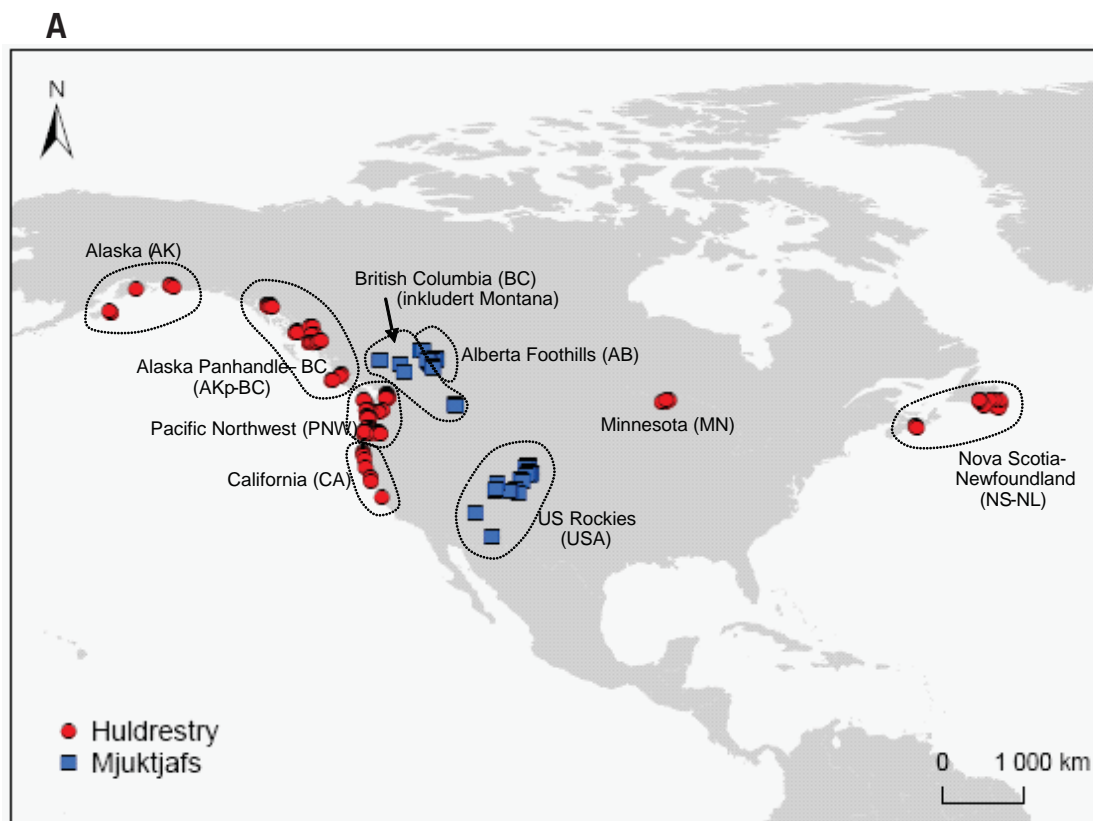
Huldrestry

Huldrestry tilhører slekten strylav (*Usnea*) som er en stor slekt med flere hundre arter på verdensbasis. Navnet *longissima* betyr den lange laven, og på engelsk heter den Methuselah's Beard (Metusalems skjegg). I likhet med mjuktjafs har huldrestry en svært vid utbredelse på den nordlige halvkule. Den går imidlertid lengre syd enn mjuktjafs og finnes også i den tempererte og tropiske regionen hvor den til dels overlapper med den nærstående *U. trichodeoides*. Huldrestry er mer knyttet til oseaniske skoger, men forekommer også i fjellskog i innlandet. Den er bl.a. lokalt vanlig forekommende i Himalaya. I Skandinavia finnes den hovedsakelig i

høyere barskogstrakter, men dette kan være et resultat av at lavlandsskogen historisk sett har vært sterkere påvirket av hogst. I Norge er den i dag hovedsakelig knyttet til eldre granskoger, men den finnes lokalt også på løvtrær. På Nord-Amerikas vestkyst er den lokalt vanlig både i bar- og løvskog (Fig. 5). Enkelte steder er den så vekstvillig at den blir sett på som en pest og en plage. Apothecier og soral blir omtalt å forekomme svært sjeldent, og apothecier er aldri observert i Nord-Europa. I Norge er huldrestry rødlistet som sterkt truet (EN). Den er også rødlistet i Sverige, og så godt som forsvunnet fra Finland.

Feltarbeid og metoder

Totalt undersøkte vi 92 populasjoner av mjuktjafs og 160 populasjoner av huldrestry i felt i Nord-Amerika og Skandinavia i perioden 2005-2008. Disse ble plukket ut for å gi et dekkende bilde av artene innenfor deres kjente utbredelsesområder. For mjuktjafs ble i tillegg noen få prøver samlet inn fra Pyreneene og Alpene (Fig. 6). Til sammen ble 1369 thalli av mjuktjafs og 1706 thalli av huldrestry tatt med til lab for nærmere undersøkelser av spredningsorganer og for DNA-sekvensering av utvalgte markører. To antatt nøytrale gen-regioner av nukleært ribosomalt DNA, ITS og IGS, ble valgt ut på basis av tidligere vellykket sekvensering av andre



lavarter. For huldrestry ble ITS-regionen splittet i to, ITS1+5.8S og ITS2, p.g.a. antatt rekombinasjon. Analysen ble derfor gjennomført med to markører for mjuktjafs og tre markører for huldrestry. De molekylære metodene er nærmere beskrevet av Printzen m.fl. (2003) og Lindblom og Ekman (2006).

I hver populasjon samlet vi inn 1-50 individer alt etter hvor stor populasjonen var. Prøvene ble tatt 1-3 m over bakken innenfor en radius av ca 50 m. Hyppigheten av thalli med synlige fruktlegemer (apothecier) ble anslått i felt, mens små apothecier, soral og isidiomorfer ble studert under mikroskop på lab. Populasjonenes størrelse og utbredelse ble anslått i felt på en skala fra 1 til 5, der 1 var forekomst på enkelt-trær og 5 var store masseforekomster over 1 km i utbredelse. Vi noterte dominerende treslag, men trærnes alder ble ikke forsøkt beregnet, da alle mjuktjafsforekomstene og nesten alle huldrestryforekomstene lå i gammel fleraldret skog. Unntakene gjaldt huldrestry i Oregon og Washington, der arten ofte forekom i yngre løvsuksesjoner.

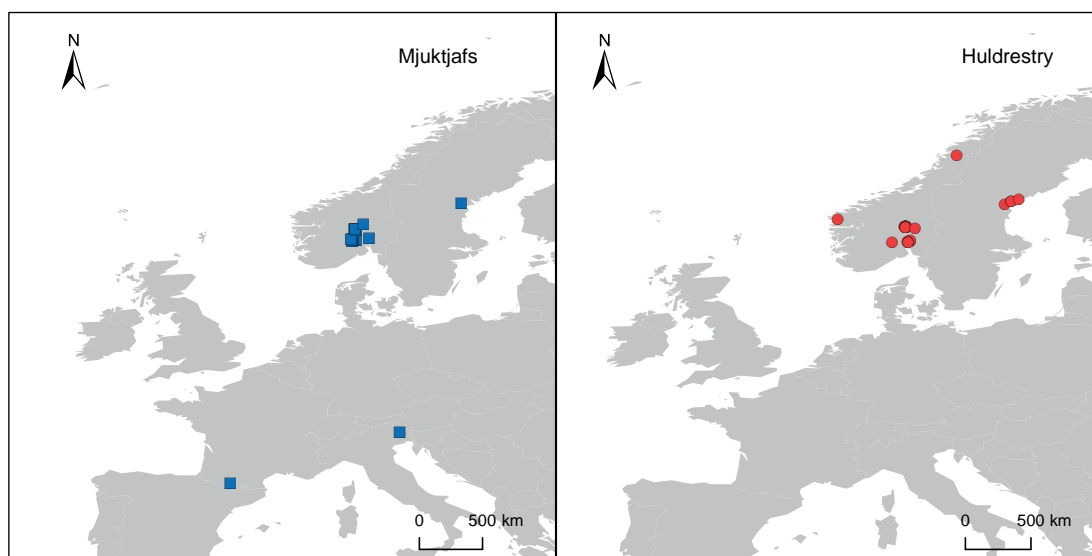
Basert på forekomst og genetisk sammensetning delte vi Nord-Amerika opp i regioner som tilsvarte størrelsen på området i Skandinavia (Fig. 6). For mjuktjafs brukte vi 3 regioner: (1) British Columbia (BC) omfattet både spredte lavlandspopulasjoner og populasjoner i fjellskogen vest for vannskillet i Canadian Rocky Mountains. (2) Alberta (AB) omfattet fjellskogen (foothills) øst for Canadian Rocky Mountains. (3) USA omfattet fjellskogen i Rocky Mountains i Colorado og Utah, samt noen isolerte fjellskoger i Arizona. Huldrestry ble delt opp i 6 regioner: (1) Alaska (AK) omfattet den nordvestre delen

av Alaska. (2) Alaska Panhandle og British Columbia (AKp-BC) omfattet kystskogene fra Juneau ned til Vancouver Island. (3) PNW-central (PNW) omfattet Washington og Oregon fra kysten inn til Cascade Range. (4) California (CA) omfattet redwood-skogene fra Oregon-grensa til San Francisco. (5) Minnesota (MN) omfattet området nordvest for Lake Superior. (6) Newfoundland inkluderte Nova Scotia på Atlanterhavskysten (NS-NL). I Skandinavia ble de fleste prøvene tatt fra lokaliteter på Østlandet og i Midt-Sverige. For huldrestry ble det imidlertid tatt prøver fra lokalitetene i Flora på Vestlandet og ved Korgen i Nordland.

Genetisk variasjon

Genetisk variasjon oppstår på to måter, ved mutasjoner og rekombinasjon. Mutasjoner oppstår under celledeling (mitose), ved tilfeldige endringer i basepar-rekken i DNA, der en av de fire basene byttes ut med en annen. Rekombinasjon skjer under kjønnnet formering (meiose) der deler av basepar-rekken bytter plass med tilsvarende deler fra den andre parten. Mutasjoner skjer sjeldent, gjerne i intervallet én per 1 million til én per 1 milliard celledelinger. Dersom de muterte individene ikke favoriseres eller selekteres bort sier vi at genet er nøytralt, og over tid vil det da kunne akkumuleres genetisk variasjon. At genet er nøytralt er en viktig forutsetning for å bruke det som en markør i statistiske analyser. Begrepet alleler brukes om forskjellige varianter eller utgaver av et gen. Ikke-rekombinerende deler av genomet kaller vi haplotyper. Hvis genet ikke rekombinerer kan begrepene allel og haplotype brukes om hverandre.

B



Rekombinasjon skjer som nevnt under kjønnet formering der hele genet eller deler av det bytter plass med det fra partneren. Siden en haplotype per definisjon er en ikke-rekombinerende del av genomet, vil frekvensen av haplotypene ikke forandres såfremt det ikke skjer en ny mutasjon. En genotype derimot karakteriserer alle genene. Den vil derfor endre seg ved rekombinasjon når de ulike allelene eller deler av dem bytter plass. Hos organismer som hovedsakelig har kjønnet formering vil derfor de fleste individene utgjøre forskjellige genotyper, men for en enkel markør kan mange individer tilhøre samme haplotype. Hos mjuktjafs og huldrestry foregår det meste av reproduksjonen vegetativt, hvilket gir mange kopier av samme genotype (kloner). Men ved kjønnet sporeproduksjon i apotheciene vil vi kunne få rekombinasjoner som kan gi opphav til forskjellige genotyper.

Ved sekvensering identifiserer vi forskjellige haplotyper for de markørene vi har valgt ut. Ved å følge frekvensen og utbredelsen til de forskjellige haplotypene kan vi si noe om sannsynlige spredningsveier. Haplotypene kan også organiseres i et nettverk der deres sannsynlige slektskap og alder kan utredes. Vi brukte programmet Geneland (Guillot m.fl. 2005) for å kategorisere populasjonene til dominerende grupper av haplotyper.

Vi brukte to metoder for å karakterisere den genetiske variasjonen: (1) På stor skala sammenlignet vi totalt antall haplotyper ved bruk av rarefaction-kurver. Metoden randomiserer individene og regner så ut forventet antall haplotyper for kumulativt økende antall utvalgte individer (Gotelli og Colwell 2001). På denne måten kan vi sammenligne antall haplotyper i to områder korrigeret for ulikt antall prøver. (2) På liten skala, innenfor de enkelte populasjonene, brukte vi Simpson's diversitetsindeks, som er det samme som Nei's indeks for gen-diversitet (Simpson 1949, Nei 1987). Denne indeksen går fra 0 hvis alle individene er like, til 1 hvis alle individene er forskjellige.

For å beskrive hvordan den genetiske diversiteten varierte med økende avstander brukte vi en geostatistisk metode som kalles empirisk variogram (Wagner m.fl. 2005, Werth m.fl. 2006b). Metoden sammenligner to og to individer med økende avstand og gir verdien 0 hvis de er like og 1 hvis de er forskjellige. Gjennomsnitt kan så beregnes (1) for alle parvise sammenligninger av individer innenfor et gitt avstands-intervall uavhengig av hvilken populasjon de tilhører,

eller (2) for alle parvise sammenligninger av individer separat mellom to og to populasjoner. Førstnevnte gir best estimat på gjennomsnittlig endring av genetisk ulikhet med økende avstand, mens sistnevnte gir et bedre bilde av variasjonen mellom populasjonene. Vi regnet ut verdier for haplotype-diversitet (H), genotype-diversitet (D), og haplotype-diversitet korrigeret (vektet) for vegetativt, klonalt, like individer (H_w). Sistnevnte gir et bedre bilde av spredning gjennom den kjønnete formeringen (sporer fra apothecier). Ved fri flyt av individene, dvs. ubegrenset spredning, vil indeksene være uendret med økende avstand, og jo raskere indeksene stiger, jo dårligere er spredningen.

Resultater

Fruktlegemer (apothecier) ikke uvanlig – soral sjeldent

Da vi begynte innsamlingen av mjuktjafs og huldrestry var det svært få kjente funn av fertile individer. I Europa er huldrestry funnet med apothecier kun noen få ganger langt tilbake i tid (von Krempelhuber 1861, Harmand 1905). Apothecier har vært litt vanligere hos mjuktjafs, men også her hører funn av fertile individer til sjeldenhetene (Rolstad og Rolstad 2011). Kunnskapen om disse to artene var liten i Nord-Amerika, men den gjengse oppfatning var at begge artene svært sjeldent produserte apothecier (Brodo m.fl. 2001, Keon 2002). Forekomster av individer med klassiske soral (vegetativ spredning) har også vært svært sparsomme hos begge artene (Ahlner 1931, 1948).

Vi fant ingen fertile huldrestry i Skandinavia. Hos mjuktjafs var det enkelte fertile individer i ca 30 % av populasjonene, men som oftest var apotheciene ikke modne og vanskelig å se med det blotte øyet. Etter hvert som vi samlet prøver i Nord-Amerika viste det seg at apothecier forekom mye hyppigere enn antatt både hos mjuktjafs og huldrestry (Fig. 7b, f). I enkelte distrikter inneholdt over halvparten av de undersøkte populasjonene fertile individer, men antall fertile individer var som regel svært lav. Ofte måtte vi sjekke flere hundre individer før vi fant apothecier. Hos mange individer var heller ikke apotheciene fullt utviklet, slik at vi måtte bruke sterk lupe for å se dem.

Både mjuktjafs og huldrestry kan beskrives som uregelmessig (fakultativt) fertile lav, i motsetning til obligatorisk fertile lav som jevnlig produserer apothecier, f.eks. blomsterstry (*Usnea florida*). Noen obligatorisk fertile lav kan befrukte

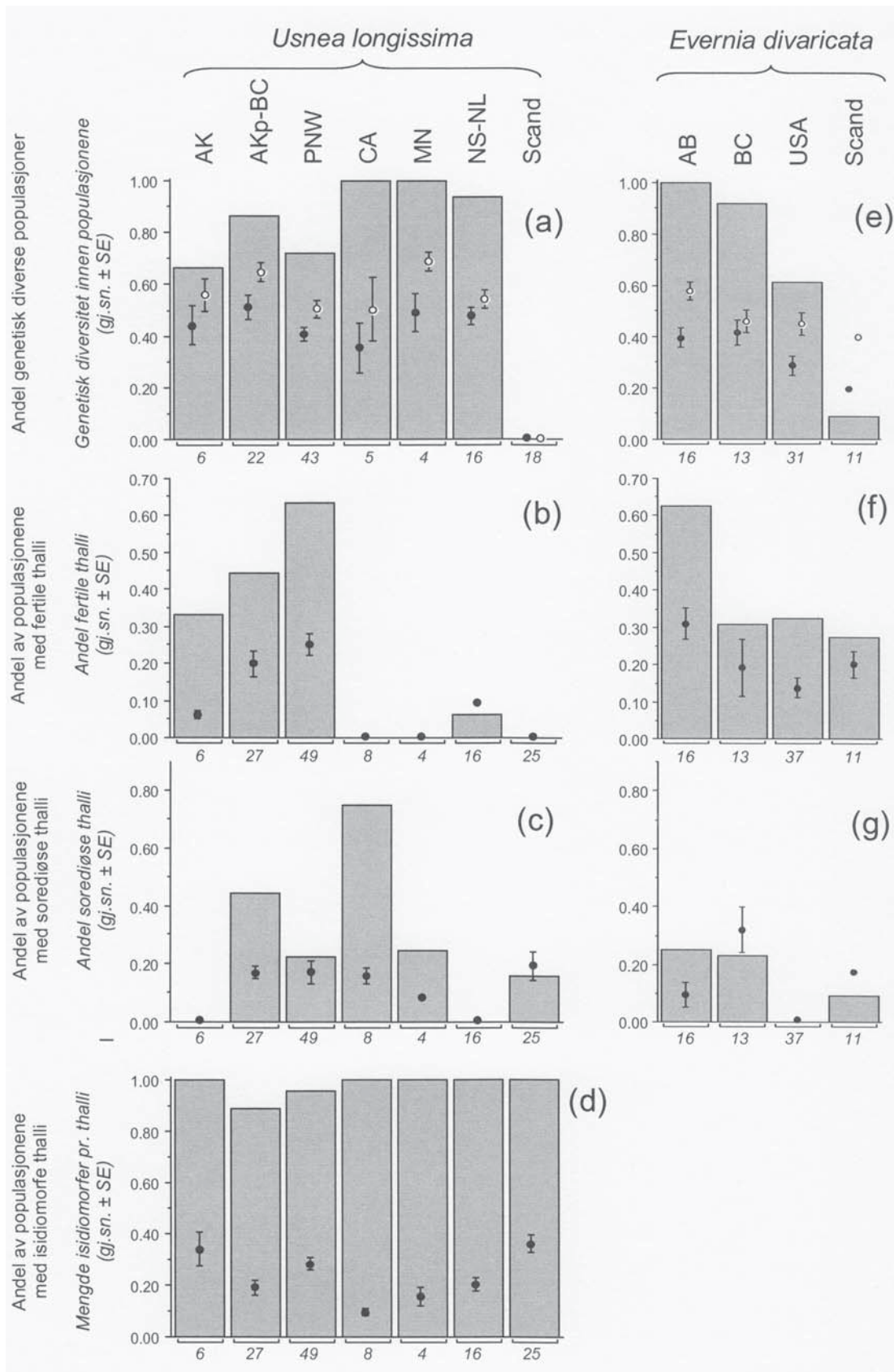


Fig. 7. Geografisk fordeling av genetisk variasjon (a, e), og frekvensfordeling av apothecier (b, f), soral (c, g) og isidiomorfer (d), for huldrestry til venstre og mjuktjafs til høyre. Søylen angir frekvens av populasjonene innen regionene, mens punktene angir gjennomsnitt og middelfeil for frekvensen av individer innenfor populasjonene. Antall populasjoner er angitt under søylene.

seg selv (homothalliske), f.eks. vanlig messinglav (*Xanthoria parietina*) (Honegger m.fl. 2004). Dette er så vidt vi vet ikke kjent blant fakultativt fertile arter som derfor trenger en genetisk forskjellig partner for kjønnnet formering (heterothalliske). Mange obligatorisk fertile arter har også "hannlige" sporer (conidiesporer) som produseres i små organer som kalles pyknidier. Det er mindre kjent om også fakultativt fertile arter har pyknidier, men vi har ikke funnet slike organer hos mjuktjafs og huldrestry.

Forekomsten av klassiske soral var mindre vanlig enn apothecier (Fig. 7c, g). I de fleste populasjonene fantes overhodet ikke soral, og der de fantes var det kun på ett eller noen få individer. Dette gjaldt både mjuktjafs og huldrestry. Vi kan derfor slå fast at spredning med sorediekorn fra klassiske soral spiller en underordnet rolle i sprednings-sammenheng for disse to artene. Det er også utelukket at eventuelle conidiesporer fra pyknidier har noen betydning.

Apotheciene produserer kjønnnet formerte ascosporer. Gjennom meiotisk deling vil denne prosessen produsere nye rekombinanter, som i sin tur vil kunne øke den genetiske variasjonen. I og med at sporene er så små, vil de potensielt kunne spre seg tilnærmet ubegrenset langt og dermed bidra til langdistanse-spredning av artene. I mange populasjoner var apothecier helt fraværende, eller så sjeldne, at det kan stilles spørsmålstegn ved deres betydning i spredningssammenheng.

Alternative spredningsmåter

Navnet mjuktjafs kommer som nevnt av den løse og ledige formen på laven. Barken på trådene sprekker opp i ringer som eksponerer midtstrengen som består av en mengde sammenfiltrede sopphyfer. Dette medfører at deler

av laven lett rives av og blåser med vinden (Fig. 2C). Små avrevne biter av sopphyfer vil også trolig kunne spres med vinden (Fig. 8). Det er mulig at disse alternative spredningsmåtene til en viss grad kan erstatte de klassiske spredningsformene gjennom ascosporer fra apothecier og sorediekorn fra soral.

Huldrestry har også alternative spredningsmåter. Langs sidegreinene (fibrillene) finnes, i større eller mindre grad, små isidie-lignende spisse utvekster som går under forskjellige tekniske navn – her bruker vi samlebetegnelsen isidiomorfer. Enkelte individer kan være tett besatt av slike utvekster (Fig. 3C, D). I vind og vær brekker disse lett av og føres med vinden. Sammenlignet med sporer og sorediekorn er de likevel ganske store, 0,1-1 mm lange. Et annet viktig karaktertrekk er huldrestryens barkløse midtstreng, en egenskap som skiller den fra andre nordlige strylaver. Sidegreinene (fibrillene) er imidlertid barkkledte. Der sidegreinene møter hovedstrengen er det et parti der barken løser seg opp og eksponerer den underliggende marginen. Denne marginen er full av små sopphyfer og soredielignende korn som inneholder både algeceller og sopphyfer. Disse sitter ganske løst og faller av ved fysisk kontakt.

Vi har sett at selv om apothecier med ascosporer er uvanlig, soral med soredier er sjeldent, og at conidiesporer fra pyknidier trolig mangler, så har både mjuktjafs og huldrestry alternative enheter som kan bidra til spredning. Vi skal først se hvilke tolkninger vi kan gjøre ut fra den geografiske fordelingen av genetisk variasjon.

Geografisk fordeling av genetisk variasjon

Både mjuktjafs og huldrestry viste klare mønstre i fordelingen av genetiske varianter på stor



Fig. 8. "Mystisk pulver" som sprer seg med vinden når tørre thalli av mjuktjafs utsettes for trykk. Pulveret er trolig ørsmå hyfebiter fra den løst sammenvevde marginen i laven.

skala, dvs. for avstander større enn 500-800 km. For mjuktjafs var det en gruppe genotyper som bare ble funnet i den nordvestre delen av utbredelsesområdet, i British Columbia (BC) vest for Canadian Rocky Mountains (Fig. 9). Populasjonene av mjuktjafs i Europa (Skandinavia, pluss noen få individer fra Frankrike og Italia) bestod også av genotyper som bare fantes i Europa. Størst total genetisk variasjon (flest alleler) fant vi i de amerikanske Rocky Mountains i Colorado og Utah. Mange av de samme haplotypene fant vi igjen lengre nord i Alberta, i de store barskogene øst for Canadian Rocky Mountains. Mye tyder på at arten har overlevd siste istid i tre hoved-refugier; (1) i små isfrie lommer på vestkysten av BC og Alaska, (2) syd i Rocky Mountains i USA, og (3) syd i Europa. Av ukjente grunner har det så godt som ikke vært genetisk sammenblanding av mjuktjafs-populasjonene på vest- og øst-siden

av Canadian Rocky Mountains.

Selv om det var klare avgrensninger i den genetiske sammensetningen for huldrestry, var bildet her mer sammensatt (Fig. 10). Mye tyder også her på at det har vært to hoved-refugier i den vestre delen av Nord-Amerika, ett i syd og ett i nord-vest, siden mange haplotyper bare fantes i ett av områdene. En haplotype fantes i alle områder, også i Skandinavia. Dette kan tyde på langdistanse-spredning fra Nord-Amerika til Europa, men det har neppe skjedd etter siste istid, da dette syntes å være en "gammel" haplotype. To andre "yngre" haplotyper i Skandinavia ble ikke registrert noe sted i Nord-Amerika. De skandinaviske haplotypene har derfor trolig overlevd istiden syd i Europa, og spredt seg nordover seinere.

Den genetiske variasjonen, målt i antall forskjellige haplotyper, var vesentlig høyere i Nord-Amerika enn i Skandinavia både for mjuktjafs

Mjuktjafs

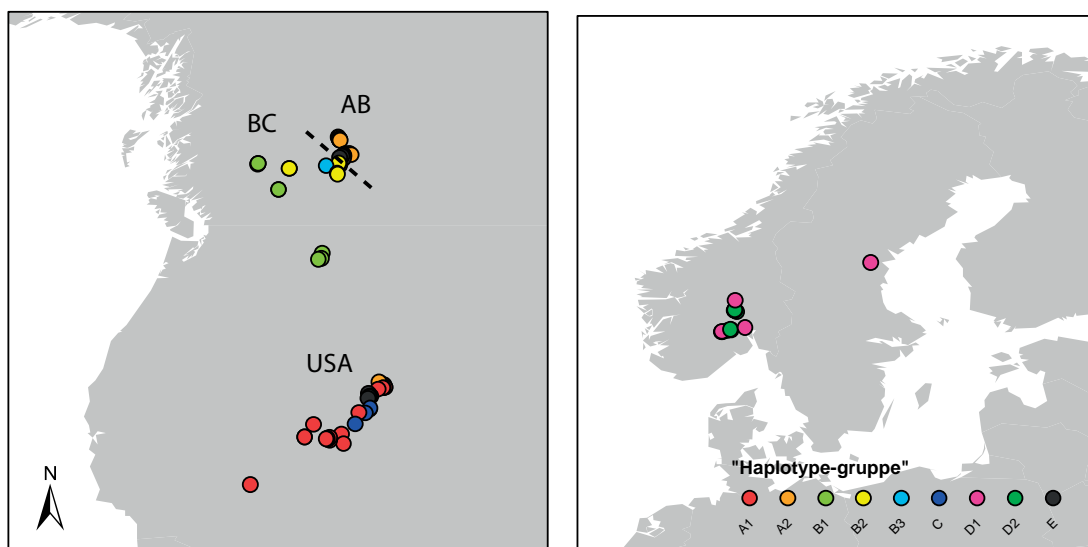


Fig. 9. Mjuktjafs-populasjonene kategorisert etter hovedgrupper av haplotyper i vestre Nord-Amerika til venstre og i Skandinavia til høyre.

Huldrestry

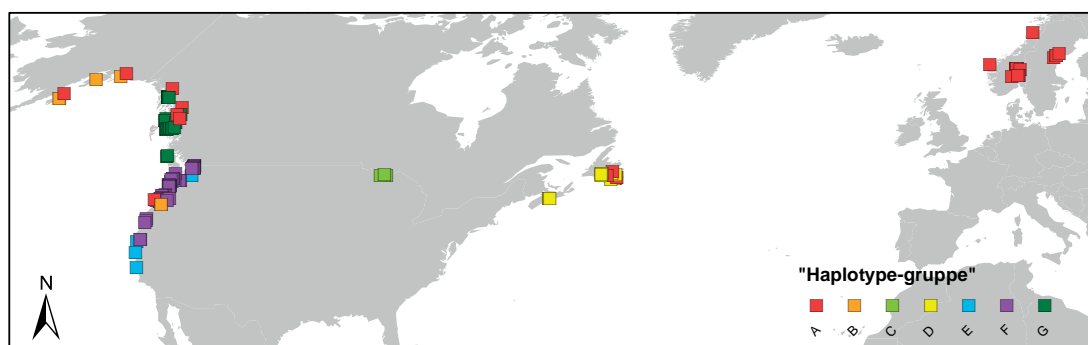


Fig. 10. Huldrestry-populasjonene kategorisert etter hovedgrupper av haplotyper.

og huldrestry (Fig. 11, Tabell 2). For huldrestry var det også en klar gradient fra vest til øst, med gradvis avtagende variasjon fra vestkysten, til Minnesota, Nova Scotia og Newfoundland. Det var mønstre i den genetiske fordelingen som kan tyde på at huldrestry i Minnesota, Nova Scotia og Newfoundland kan ha overlevd den siste istiden i et separat refugie sydøst i Nord-Amerika.

Mønsteret med størst genetisk variasjon på Amerikas vestkyst, samt en avtagende variasjon østover, passer godt med at vinden stort sett blåser fra vest mot øst på disse nordlige breddegradene. Det er likevel grunn til å tro at de regionale avgrensningene av haplotyper gjenspeiler den historiske rekoloniseringen av de nordlige områdene etter siste istid fra separate refugier i syd (og nordvest), og at det neppe har vært langdistansespredning mellom vest og øst i Nord-Amerika (for huldrestry), eller fra Nord-Amerika til Europa (for begge arter).

Genetisk variasjon innen populasjonene

Så langt har vi sett på den regionale genetiske variasjonen, dvs. det totale antall haplotyper (eller alleler) innenfor de forskjellige geografiske områdene. Vi skal nå se hvordan disse haplotypene er fordelt innen de enkelte populasjonene,

om de er spredt jevnt utover eller om de er avgrenset til enkelte populasjoner. Her brukte vi Simpson's diversitetsindeks som går fra 0 hvis alle individene er genetisk like, til 1 hvis alle er forskjellige.

Mens den totale genetiske variasjonen (antall haplotyper) hos mjuktjafs var større i syd enn i nord, var den genetiske variasjonen innen populasjonene størst i nord og minst i syd (Fig. 7e og Fig.11). I nord var altså haplotypene mer spredt mellom populasjonene, mens de i syd var mer klumpvis fordelt. For huldrestry hadde vi en tilsvarende situasjon når vi sammenlignet regionene PNW og Newfoundland. Mens PNW totalt sett hadde flere haplotyper enn Newfoundland, så var den genetiske variasjonen innen populasjonene høyere i Newfoundland (Fig. 7a og Fig. 11). Spredningen av haplotyper mellom populasjonene må med andre ord ha vært bedre i nord enn i syd hos mjuktjafs, og bedre i øst enn i vest for huldrestry.

Vi ønsket også å se om det var noen sammenheng mellom genetisk variasjon og fertilitet. For mjuktjafs testet vi dette samlet for hele Nord-Amerika (n = 60), da fertile populasjoner forekom spredt i alle regionene. For huldrestry så vi kun på regionene i nordvest (PNW, AKp og Alaska) da det kun var her vi fant fertile

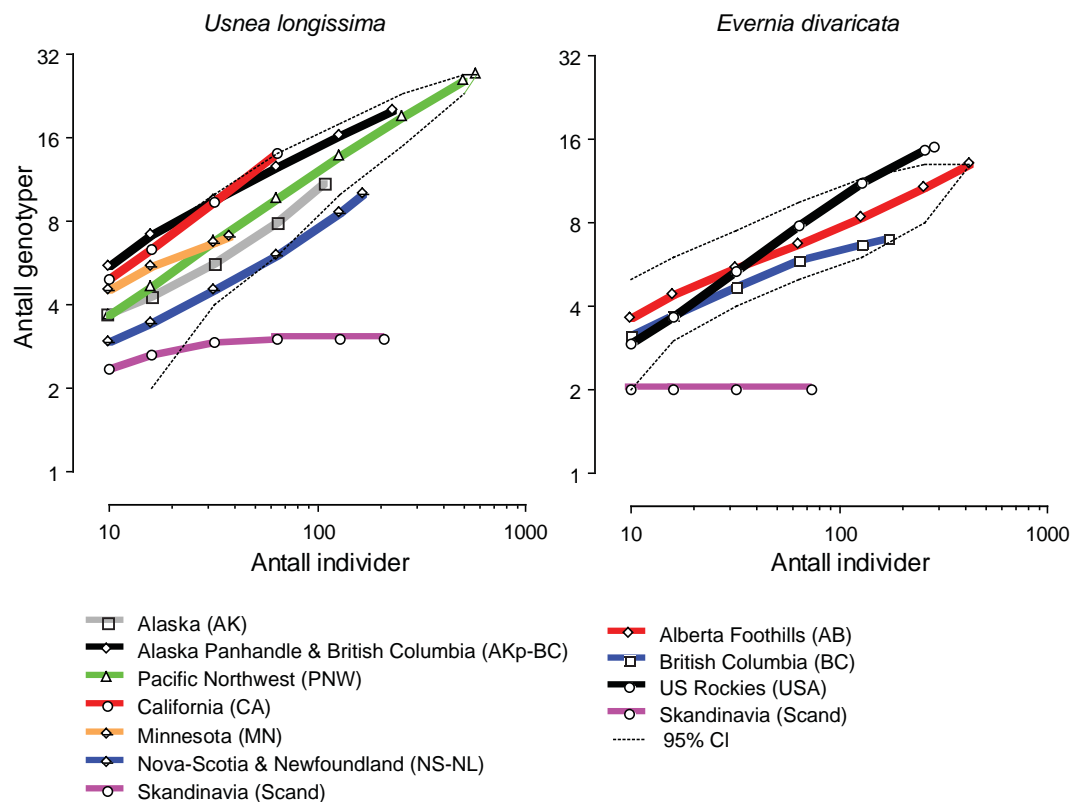


Fig. 11. Regionale arts-akkumuleringskurver (rarefaction) for genotyper av huldrestry til venstre og mjuktjafs til høyre.

Tabell 2. Matrise over forekomst og overlapp av mjuktjafs- og huldrestry-genotyper mellom de geografiske regionene.

<i>Evernia divaricata</i>	BC	AB	USA	Scand	% Unike (*) genotyper
Total: 30	7	13	15	2	
BC	5				71
AB	2	7			54
USA	1	5	10		67
Scand	0	0	0	2	100

<i>Usnea longissima</i>	AK	AKp-BC	PNW	CA	MN	NS-NL	Scand	% Unike (*) genotyper
Total: 64	11	20	27	14	7	10	3	
AK	5							46
AKp-BC	6	10						50
PNW	5	8	16					59
CA	0	4	6	6				43
MN	1	1	1	1	4			57
NS-NL	1	1	2	1	3	6		60
Scand	1	1	1	0	1	1	2	67

(*) Andelen genotyper som bare finnes innenfor regionen.

populasjoner (n = 76). Ingen av artene viste imidlertid noen sammenheng mellom genetisk variasjon og fertilitet (mjuktjafs: $R^2 = 0,04$, $p = 0,13$; huldrestry: $R^2 < 0,01$, $p = 0,48$) (Fig. 12).

I Skandinavia var det bare to haplotyper av mjuktjafs og tre typer av huldrestry (Fig. 13). Kun en populasjon av mjuktjafs fra Valdres inneholdt begge haplotypene, alle de andre inneholdt bare en av typene, men de var til gjengjeld spredt litt geografisk utover Østlandet. Hos huldrestry bestod alle populasjonene kun av en haplotype, hvorav den vanligste var spredt fra Vestlandet over Østlandet og til Sverige. De to andre haplotypene ble hver for seg funnet i en isolert

populasjon i Nord-Norge og en populasjon i Midt-Sverige. Sistnevnte befant seg kun 500 m fra en populasjon av den vanlige haplotypen.

Spredningsmønster på stor skala

Vi brukte geostatistiske variogrammer for å se hvordan den genetiske variasjonen endret seg med økende avstander (Fig. 14). Disse diagrammene viser sannsynligheten for å finne to forskjellige genetiske individer med økende avstand. Verdien null tilsier at alle individene er genetisk like, mens verdien 1 framkommer dersom alle er forskjellige. For huldrestry var det to avstander i datasettet der

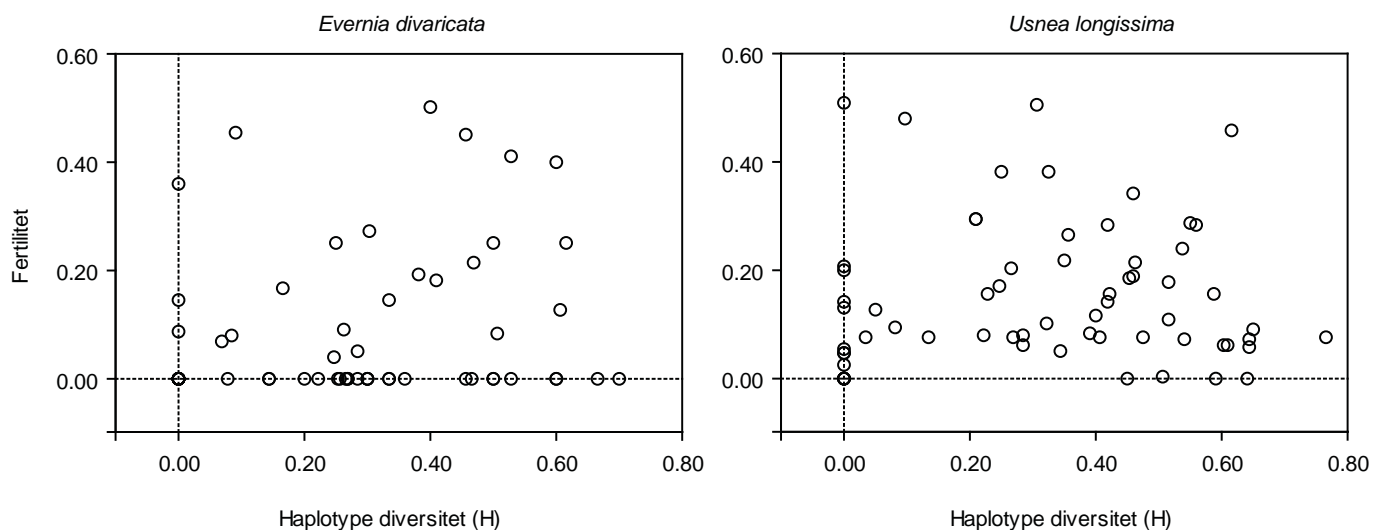


Fig. 12. Det var ingen sammenheng mellom genetisk variasjon og fertilitet i populasjonene av mjuktjafs (n = 60, til venstre) og huldrestry (n = 76, til høyre).

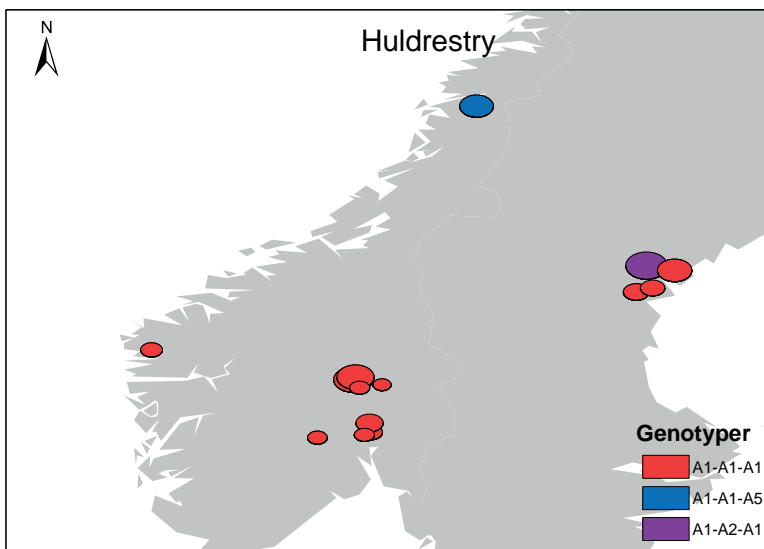
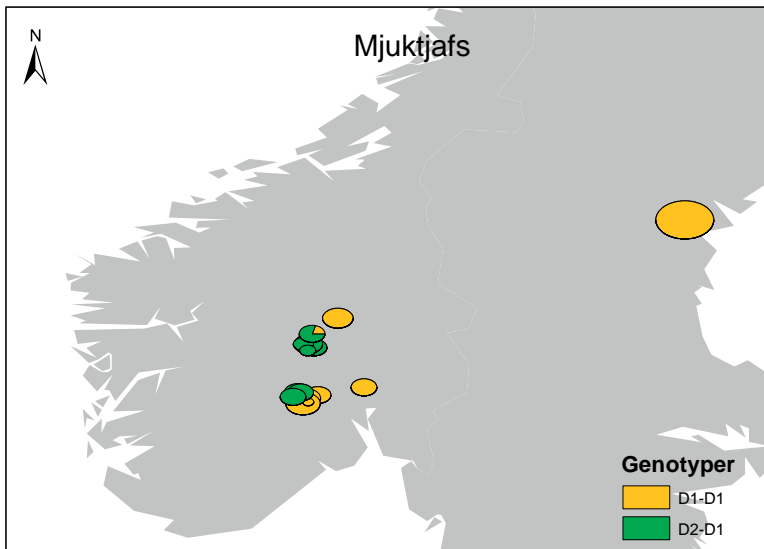


Fig. 13. Geografisk fordeling av genotyper av mjuktjafs og huldrestry i Skandinavia. Størrelsen på sirklene er skalert etter hvor mange prøver som er samlet inn.

spredningsbegrensninger for alvor begynte å bli synlig i form av økende genetiske forskjeller; den ene var mellom geografiske regioner på vestkysten av Nord-Amerika (500-800 km), den andre mellom de vestre og østre forekomstene i Nord-Amerika (>2000 km) (Fig. 14a). Som nevnt tidligere var det en "eldre" genetisk variant som forekom i alle regioner, inkludert Skandinavia.

Innenfor de geografiske regionene (<500 km) var det ingen klare terskelverdier for den genetiske variasjonen hverken hos mjuktjafs eller huldrestry, det var derimot forskjellige varianter av gradvise overganger. For huldrestry var det f.eks. i regionen PNW (delstatene Washington og Oregon) en svak, men likevel statistisk sikker, økning i graden av genetiske forskjeller

for avstander opp til 300 km (Fig. 14B). Sannsynligheten for å finne to forskjellige haplotyper økte imidlertid kun fra ca 0,4 ved 1 km til 0,5 ved 100 km avstand.

Hos huldrestry i Nord-Amerika skilte tre regioner seg litt ut; i Minnesota, Nova Scotia og Newfoundland var apothecier og klassiske soral så godt som fraværende (Fig. 7b og c). Totalt sett var det også en lavere genetisk variasjon (færre haplotyper/alleler) her enn for regionene på vestkysten (Fig. 11). Det var derfor noe overraskende at variogrammet viste at haplotypene var helt tilfeldig fordelt mellom populasjonene helt opp til avstander på flere 100-talls km (Fig. 14C). Men som vi var inne på i forrige avsnitt viser dette at spredningen mellom populasjonene har vært større i øst enn i vest, noe som resulterte i at den genetiske diversiteten innen populasjonene var høy i øst (Fig. 7a). I Skandinavia var det som sagt ingen blanding av haplotypene mellom de forskjellige populasjonene, bortsett fra en populasjon av mjuktjafs.

Spredning på mindre skala

Mer detaljerte genetiske variogrammer for avstander opp til 30-50 km viste at det heller ikke her var statistisk sikre trender i den genetiske variasjonen for de nord-amerikanske populasjonene av mjuktjafs og huldrestry, bortsett fra mjuktjafs i lavlandet i British Columbia. Sistnevnte viste indikasjoner på at det var liten genetisk utveksling mellom populasjonene, men materialet herfra var såpass lite at resultatene var usikre. Disse populasjonene var imidlertid spesielle også fordi mjuktjafs her vokste epifytisk i langt tørrere lavlandsmiljøer enn de vanlige voksestedene i fjellskogen. Dette var klart den amerikanske regionen der mjuktjafs var mest sjelden, og hvor populasjonene lå svært spredt og isolert (Fig. 9). Individene her hørte også til de unike nordvestre genetiske variantene som trolig har overlevd siste istid i refugier langs kysten.

Så langt har vi i de genetiske variogrammene sammenlignet individer parvis i økende avstander uavhengig av populasjons-tilhørighet. Disse analysene har vist at det er liten eller ingen trender i den genetiske variasjonen. Vi kan imidlertid sammenligne den genetiske variasjonen mellom individer fra hver sin populasjon med økende avstand. Disse viser også at det er liten eller ingen trender i variasjonen, men vi får et bedre bilde av hvor stor variasjonen er (Fig. 15). Ser vi på huldrestry i PNW (Fig. 15C) er

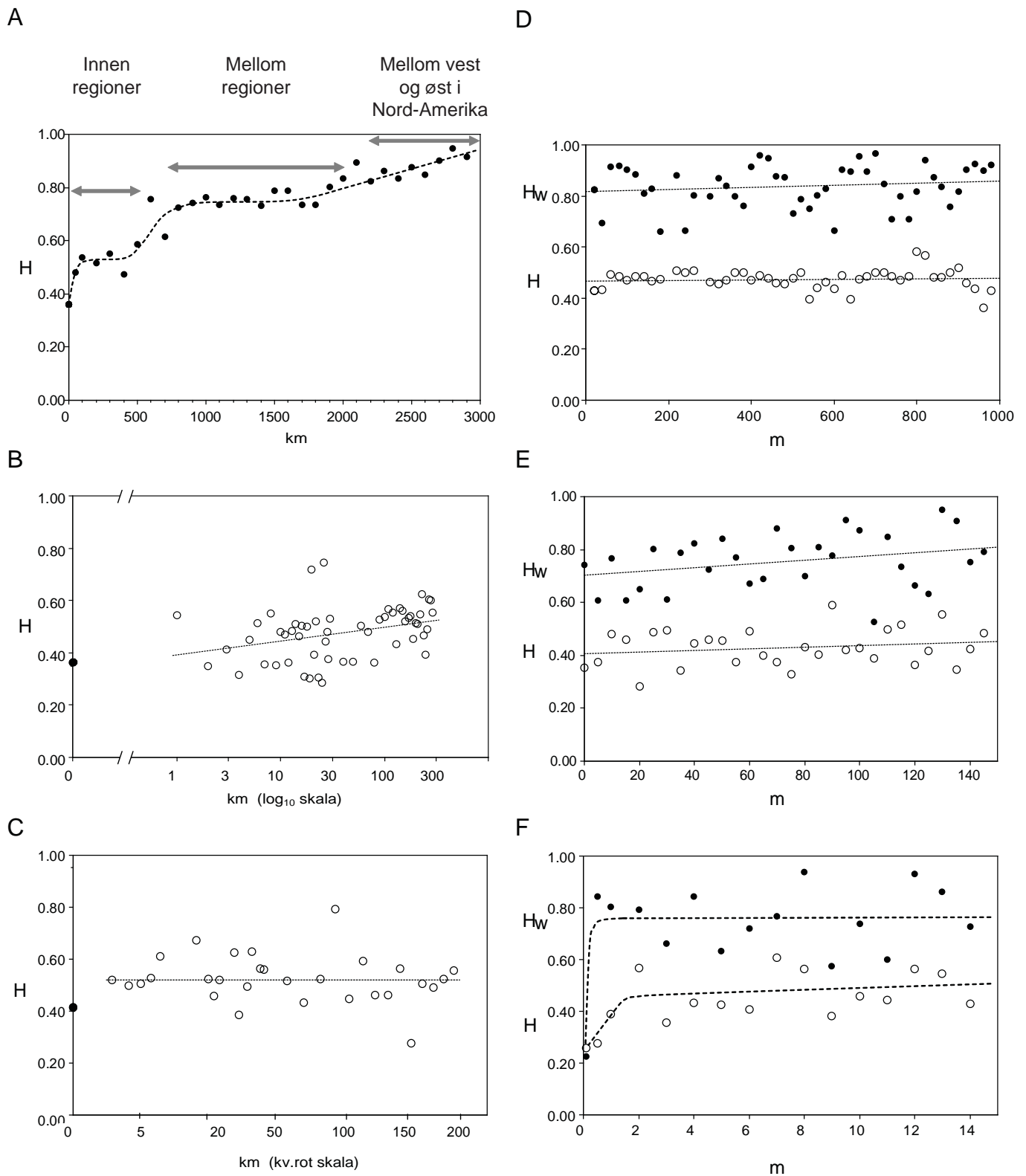


Fig. 14. Variogrammer for sammenligning av individer med økende avstand. Hvert punkt er gjennomsnittsverdier for alle parvise sammenligninger innen faste avstands-intervaller. (A) Huldrestry i hele Nord-Amerika. (B) Huldrestry i PNW (Oregon og Washington). (C) Huldrestry i Newfoundland, Nova Scotia og Minnesota. (D) Mjuktjafs ved Beaver Dam, Nordegg, Alberta. (E) Mjuktjafs ved Fish Lake, Nordegg, Alberta. (F) Huldrestry i Juneau, Alaska Panhandle. H er haplotype-diversitet, mens Hw er veid for antall klonale individer.

det i gjennomsnitt 40-50 % sannsynlighet for å finne to forskjellige haplotyper, svakt økende med økende avstand. Plukker vi ut to individer fra hver sin populasjon ser vi imidlertid at sjansen for å finne to forskjellige haplotyper varierer mellom 0 og 100 %, uavhengig av om de ligger nært eller langt fra hverandre. Går vi til Newfoundland (Fig. 15D) er sjansen for å finne to forskjellige haplotyper noe høyere i gjennomsnitt, men uavhengig av avstand. Plukker vi derimot ut to individer fra hver sin populasjon varierer sjansen for å finne to forskjellige haplotyper kun mellom 40 og 70 %, altså en mye mindre variasjon mellom populasjonene. I Newfoundland er individene mye mer blandet mellom populasjonene, mens i PNW er det populasjonene som er blandet. Det samme mønsteret gjentar seg for mjuktjafs når vi sammenligner variogrammene

for populasjonene i syd (USA) og nord (Alberta) (Fig. 15A og B).

Denne gjennomgangen kan synes unødvendig komplisert, men den forteller oss noe viktig om tidsaspektet. I PNW har haplotypene over lang tid spredt seg godt i hele regionen. På kort sikt er det imidlertid den vegetative spredningen som har dominert og gitt opphav til lokale "kloner". Innen en populasjon er det en eller noen få haplotyper som dominerer, mens det i de neste populasjonene er noen andre haplotyper som er vanligst. Vi har dessverre ikke hatt mulighet til å fastslå tidsaspektet for disse spredningsprosessene (se imidlertid Kap. 3 om Lobarion-lav). Som en hypotese kan dette mønsteret forklares ved at den kjønnete formeringen skjer i pulser og bidrar til lengre spredningsdistanser, og dermed en god blanding av

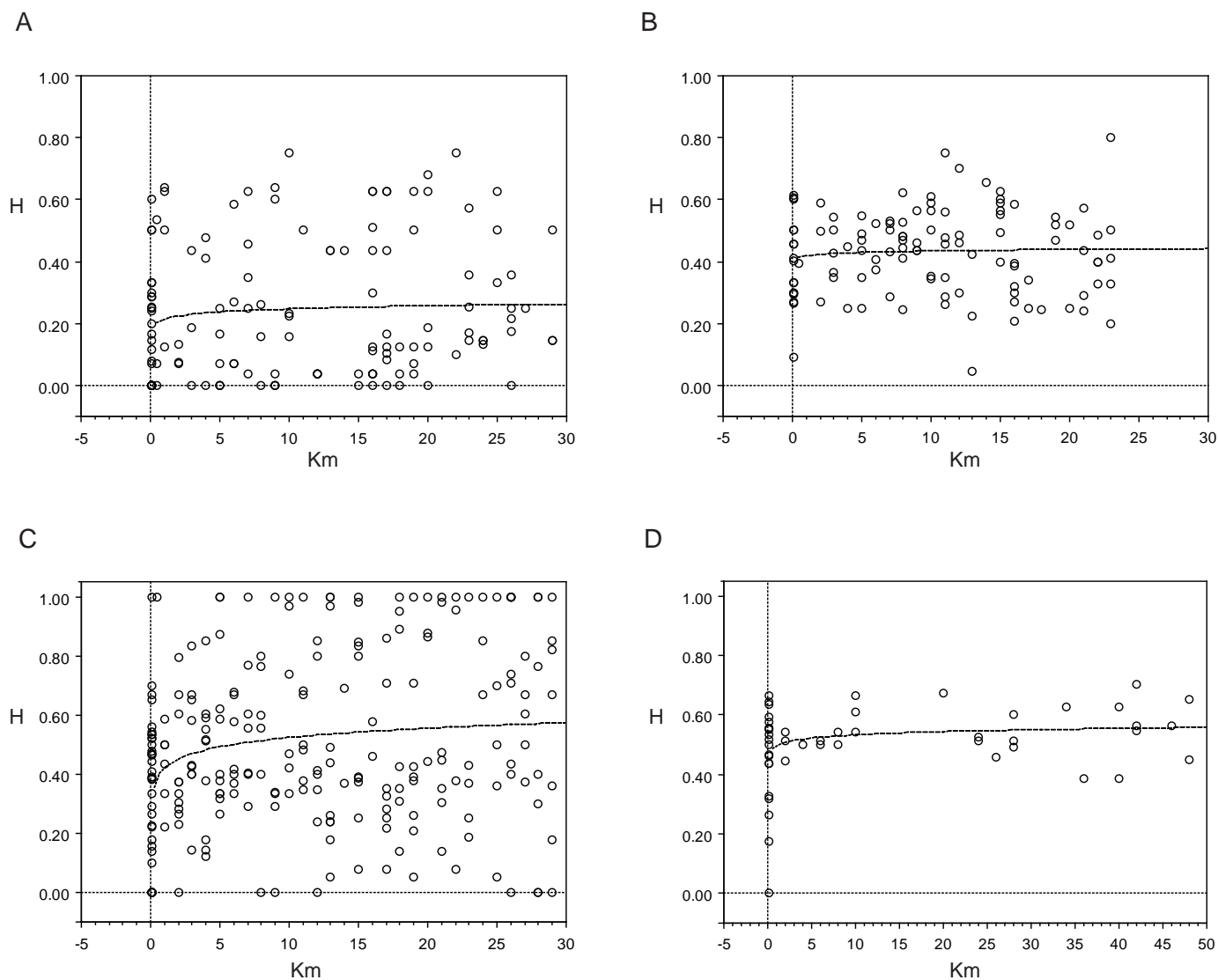


Fig. 15. Variogrammer for sammenligning av individer mellom to populasjoner med økende avstand. Hvert punkt er frekvensen av forskjellige individer (H , haplotype-diversitet) for alle sammenligninger mellom individer fra to populasjoner. (A) Mjuktjafs i Rocky Mountains i USA. (B) Mjuktjafs i Alberta. (C) Huldrestry i PNW (Oregon og Washington). (D) Huldrestry i Newfoundland og Nova Scotia.

sjeldne haplotyper i landskapet. Den vegetative spredningen bidrar imidlertid til den lokale klonale strukturen.

De mest relevante avstandene med tanke på norsk skogbruk er de under 10 km. Her var det heller ingen terskelverdier, og for de fleste områdene i Nord-Amerika var det en tilfeldig fordeling av genetiske varianter på denne skalaen (Fig. 14D og E, Fig. 15). Selv på svært liten skala, 0-10 m, var det som oftest en tilfeldig fordeling av haplotypene, men enkelte steder kunne det være noe lavere sannsynlighet for å finne to forskjellige haplotyper på korte avstander (Fig. 14F). I de fleste av disse populasjonene var det regulært forekommende apothecier.

Diskusjon

God spredningsevne i Nord-Amerika, men dårlig i Skandinavia

For de fleste regioner i Nord-Amerika var det få tegn til romlige mønstre som skulle tilsi dårlig spredningsevne, både hos mjuktjafs og huldrestry. I de fleste tilfellene fantes imidlertid fertile individer, og i mange tilfeller var det vanskelig å fastslå hvilket tidsperspektiv spredningen hadde gått over.

I Skandinavia derimot var situasjonen en helt annen. For det første var det svært liten genetisk variasjon, kun to genetiske varianter av mjuktjafs og tre varianter av huldrestry. I tillegg var disse variantene veldig nært beslektet; det var kun ett mutasjonsledd som skilte dem fra hverandre. For det andre var de genetiske variantene i Skandinavia, med unntak av en populasjon av mjuktjafs, adskilt i klart avgrensede populasjoner der alle individene var like. Hvorvidt det dreier seg om genetisk identiske, klonale, forekomster skal vi være forsiktige med å si, fordi vi kun har sett på henholdsvis to og tre markører hos mjuktjafs og huldrestry. Det kan med andre ord hende at det finnes genetisk variasjon andre steder i genomet. Men fordi det aldri er observert kjønnet formering (apothecier) hos huldrestry i Norge, betyr det at det sannsynligvis er den vegetative, klonale formeringen som har bidratt til spredningen av arten.

Er genetisk utarming i Skandinavia årsaken til lav fertilitet?

At lavararter i Skandinavia er genetisk utarmet sammenlignet med nord-amerikanske populasjoner er ikke et nytt fenomen. Noe av det samme mønsteret er funnet for ulvelav (*Letharia vulpina*, Högborg m.fl. 2002), groplav

(*Cavernularia hultenii*, Printzen m.fl. 2003), og lungenever (*Lobaria pulmonaria*, Walser m.fl. 2005). Årsaken det gjerne pekes på er at de skandinaviske/europeiske populasjonene har vært igjennom en tøffere genetisk "flaskehals" enn de nord-amerikanske under den siste istid- en for 12-110.000 år siden (Huntley 1993).

Videre har det vært spekulert i om årsaken til den lave fertiliteten i Europa skyldes liten genetisk variasjon (Zoller m.fl. 1999). De fleste lavene som er uregelmessig (fakultativt) fertile er som vi har nevnt tidligere heterothalliske, dvs. at soppkomponenten må finne en genetisk ulik "partner" for å kunne danne fruktlegemer (apothecier). Studier av kjønnet formering hos lav-soppene (ascomyceter) er imidlertid ikke entydige på dette feltet (Honegger og Scherrer 2008). I våre studier fant vi ingen sammenheng mellom fertilitet og genetisk variasjon i Nord-Amerika. Det var også mange genetisk invariable (muligens klonale) populasjoner både av mjuktjafs og huldrestry der fertile individer var vanlig. For mjuktjafs var det også i Skandinavia flere fertile populasjoner der det tilsynelatende ikke fantes genetisk variasjon. Vi har derfor ingen holdepunkter for å si at det er den lave genetiske variasjonen som er årsaken til at kjønnet formering er så sjeldent i Skandinavia.

Det er mange andre forhold som påvirker produksjonen av apothecier hos ascomycetene, inkludert lys, temperatur, og ikke minst næringsforhold (C/N-forholdet) (Müller 1979). For noen lavararter er det vist at alderen på individene også spiller en rolle. Men i og med at hengelavene ofte sprer seg med fragmenter, og at veksten skjer langs hele individet, er det vanskelig å forestille seg at alder skulle være viktig for denne gruppen lav. Det er derfor fremdeles uavklart hvordan reguleringen av den kjønnete formeringen hos hengelavene styres.

Hvorfor klarer hengestry seg så bra?

Hengestry (*Usnea filipendula*) er en annen strylav som er relativt nær beslektet med huldrestry. I likhet med huldrestry er hengestry også svært sjeldent fertil (Fig. 1D og E), og den har også sjeldent soral med soredier. Hengestry er imidlertid noe rikere utstyrt med isidiomorfer, de samme små tynne spisse utvekstene som huldrestry har. På den annen side har huldrestry barkløst midtstreng, hvor det i overgangen til de barkkledde fibrillene sitter soredielignende korn og løse biter av soppmycelet. Mye taler for at disse to artene burde ha omtrent samme

spreddningsmekanisme: vindspredning av vegetative enheter som isidiomorfer og soredieliggende korn. Hengestry er en av de vanligste lavene i norske skoger, og også en av de første til å kolonisere yngre skog som vokser opp. Hvorfor er da huldrestry så sjelden?

Begge disse lavene synes å ha *Trebouxia*-arter som alge-partner. Begge lavene har også bra vekst når de først har etablert seg. Det er derfor nærliggende å tenke seg at det må være forskjeller i etableringen og utviklingen av et nytt individ (thallus) fra isidiomorfene og sorediekornene som er utslagsgivende. Flere forsøk med "såing" av soredier og isidier har vist at det er store forskjeller i hvor raskt nye lav-thalli utvikler seg, det er bare noen få diasporer som overlever og vokser opp (Scheidegger 1995, Zoller m.fl. 2000, Hilmo og Ott 2002, Hilmo m.fl. 2011). Mulige forklaringer på huldrestryens dårlige koloniseringsevne kan derfor ligge i de fysiske-kjemiske forholdene i barken på kvistene, og/eller at den taper i konkurransen med andre laver.

Sur nedbør og annen luftforurensning

Mange lav er ømfintlige for luftforurensninger (Richardson 1991), og langtransporterte svovel- og nitrogenforbindelser er trukket fram som medvirkende årsaker til at lavfloraen har gått sterkt tilbake i Europa (van Herk m.fl. 2003). Siden 1980 er imidlertid nedfallet av svovel over Sørlandet (og resten av Norge) redusert med nærmere 70 %. Reduserte utslipp av svovel i Europa har medført at konsentrasjonene av sulfat i nedbør i Norge har avtatt med 72-90 % fra 1980 til 2010. Nitrogenutslippene synes også nå å gå noe ned. I Sør-Norge har nitrat- og ammoniumkonsentrasjonen i nedbør blitt redusert med hhv. 26-46 % og 47-63 % i samme tidsperiode (Aas m.fl. 2011).

Terrestrisk naturovervåking i Norge (TOV-programmet) har registrert en viss økning i mengden hengelav i fjellskog, bl.a. brunskjegg (*Bryoria*-arter), fra 1990-2010 (Evju m.fl. 2011). Selv om hengelav synes å være mer tolerante overfor sur nedbør enn lav i Lobarion-gruppen (Gauslaa og Holien 1998), kan det tenkes at også huldrestry og mjuktjafs har vært negativt påvirket, spesielt under etableringsfasen av diasporer.

Oppsummering

Vi kan slå fast at de nord-amerikanske og skandinaviske utgavene av mjuktjafs og huldrestry

genetisk er av samme arter, men at de skandinaviske populasjonene kun inneholder en liten brøkdel av den amerikanske variasjonen. Med visse unntak kan vi også slå fast at begge arters evne til å spre seg og kolonisere nye områder synes å være relativt godt utviklet i Nord-Amerika, i sterk kontrast til Skandinavia hvor nyetableringer ikke ser ut til å finne sted (Rolstad og Rolstad 2008b). Her skal vi til slutt oppsummere noen faktorer som kan forklare de store forskjellene.

1. I likhet med mange andre plante- og dyrearter har gjentatte kvartære nedisinger muligens presset også mjuktjafs og huldrestry ut i mer marginale refugier i Europa enn i Nord-Amerika. Dette har forårsaket tap av haplotyper ved genetisk drift. Vi har ingen holdepunkter for å si at det har foregått noen transatlantisk utveksling av gener etter siste istid.
2. Langtransporterte luftforurensninger har spilt en viktig rolle i forsurening og nitrifisering av europeiske skoger, særlig på 1970- og 80-tallet. Denne prosessen har også påvirket de østre deler av Nord-Amerika, og det er påfallende at populasjonene av huldrestry i Minnesota, Nova Scotia og Newfoundland, i likhet med Skandinavia, er små og sterile.
3. I Nord-Amerika har huldrestry en utpreget oseanisk utbredelse, med unntak av Minnesota der klimaet får et oseanisk preg p.g.a. de store sjøene. I Skandinavia finnes dagens restpopulasjoner hovedsakelig i innlandet (med unntak av noen få populasjoner på Vestlandet, Trøndelag og Nordland). Sørlands- og Vestlandskysten av Norge har vært gjenstand for historisk omfattende avvirkninger av skog. Huldrestry kan derfor ha vært langt vanligere i slike miljøer. Restpopulasjonene vi ser i dag kan med andre ord befinne seg i suboptimale miljøer.
4. I Nord-Amerika er mjuktjafs en utpreget kontinental fjellskogart (med unntak av noen populasjoner i lavlandet i British Columbia). Disse fjellskogene har i svært liten grad vært utsatt for skogbranner eller hogstpåvirkning. I Skandinavia er mjuktjafs hovedsakelig å finne i terrengavsnitt som mangler brannspor og spor etter omfattende hogster.

Konklusjoner

I et evolusjonært tidsperspektiv har både mjuktjafs og huldrestry spredt seg svært godt. I likhet med de fleste andre hengelavene (og lav generelt) finnes de spredt mer eller mindre over hele den nordlige halvkule. I et kortere tidsperspektiv – noen hundre år – har de også spredt seg jevnt innenfor de nord-amerikanske geografiske regionene, dvs. over avstander opp til 500-800 km. Går vi ned til tidsperspektiver som er relevant for praktisk skogbruk med omløpstider på 60 til 120 år, og avstander mellom optimale miljøer fra noen hundre meter opp til 10 km, er bildet mer sammensatt.

Mjuktjafs har med sin løse vekstform svært lett for å rives av i små og store fragmenter. I sterk vind vil disse lett kunne blåse noen hundre meter, men fordi mjuktjafs oftest vokser i lavereliggende deler av terrenget med relativt tett vegetasjon, vil den effektive spredningsavstanden trolig være ganske kort. Over tid, la oss si noen tiår, vil imidlertid mjuktjafs sannsynligvis kunne spre seg over flere hundre meter. Ofte finner vi også arten relativt spredt utover litt større arealer (noen titalls dekar). I områder med kjønnnet sporeproduksjon (ascosporer i apothecier), slik vi har sett i deler av Nord-Amerika, synes arten å ha god spredningsevne som resulterer i tilfredsstillende nyetablering. I Skandinavia derimot peker resultatene klart i retning av at mjuktjafs er begrenset av dårlig spredningsevne (i snever forstand) og at dagens omløpstider og flatestørrelser er et problem for denne arten.

Huldrestry har med sin kraftige midtstreng langt vanskeligere for å rives av enn mjuktjafs. I tett skog vil de lange trådene heller ikke

blåse langt, kun til de nærmeste trærne. Ofte opptrer også huldrestry i mer avgrensede små områder enn mjuktjafs. Vi har imidlertid sett enkelte isolerte forekomster på vestkysten av Nord-Amerika (3 km) og i Newfoundland (500 m) som tyder på lange spredningsavstander av slike fragmenter. Hyppig vindvær og et åpent landskap bidrar trolig til den gode spredningen i Newfoundland.

Spørsmålet er hvor langt isidiomorfene og de soredielignende kornene på midtstrengen sprer seg. Størrelsesmessig burde de kunne spre seg lengre enn de store fragmentene til mjuktjafs. På den annen side vil isidiomorfene vanskeligere kunne feste seg og møte konkurranse fra andre arter for vokse opp til nye individer. Det er imidlertid et tankekors at den nærstående hengestryen ser ut til å spre seg effektivt, til tross for samme spredningsenheter som huldrestry, om enn i noe større mengder. Siden ascosporer er fraværende hos huldrestry i Skandinavia, vil dette trolig være til hinder for langdistansespredning. De genetiske analysene underbygger denne konklusjonen. Flatehogst med omløpstider på 60-120 år vil være et problem også for huldrestry, men for denne arten er det grunn til å tro at det i større grad skyldes dårlig etableringsevne enn selve spredningsavstanden.

I Skandinavia synes begge arter å være avhengig av vegetativ spredning, noe som begrenser spredningsavstanden betydelig. Overaldrete bestand og tilpassede gjennomhogster er trolig nødvendig for å opprettholde livskraftige populasjoner i Norge. Transplantasjoner vil også være aktuelle forvaltningstiltak.



Huldrestry har tatt den hengende vekstformen til ytterpunktet. Her fra Juneau, Alaska.

3

SPREDNING AV EPIFYTTISKE LAV OG MOSER TIL TIDLIGERE SKOGLØSE LYNGHEIOMRÅDER PÅ KYSTEN AV VESTLANDET

Ivar Gjerde, Hans H. Blom, Einar Heegaard, Frida H. Schei og Magne Sætersdal

Innledning

Når eldre skog avvikles og erstattes av nye bestand vil mange lav og moser gå tapt lokalt. Dette gjelder både for arter som er avhengig av miljøet som trærne skaper og for arter som vokser på trærne (epifytter). Når ny skog etableres vil slike arter gradvis spre seg inn igjen fra skog i omgivelsene. Hvor lang tid dette tar vil avhenge av artenes evne til spredning og etablering, og hvor raskt skogen utvikler de miljøkvalitetene som artene er avhengig av.

Mange vil assosiere mose og lav med gamle trær ("gamle og mosegrodde"), noe som skulle tyde på at disse artsgruppene bruker lang tid på kolonisering av trær. Selv om mengden av moser og lav i stor grad er styrt av lys, fuktighet og næringsforhold, så er det likevel en kjerne av sannhet i denne oppfatningen: Helt unge trær har ofte naken bark, mens eldre trær ofte er synlig tilgrodd med mose og lav. Men hvor lang tid tar det å bygge opp et mangfold av arter tilsvarende det som går tapt ved hogst?

Spredning til ny skog i kystlynghei: Et naturlig eksperiment

Det byr på store utfordringer å studere arters spredning i skoglandskap ved såkalte komparative (sammenlignende) undersøkelser. Hvis man på et gitt tidspunkt besøker et skoglandskap for å registrere lav og moser på trærne vil man kunne finne forskjeller mellom ulike deler av landskapet, mellom ung og gammel skog, og kanskje også mellom bestandskanter og indre deler av bestand. På liten skala (innen et ensaldret bestand) kan det være mulig å få brukbare data som kan tolkes i en spredningssammenheng (f.eks. Dettki m.fl. 2000), men øker vi skalaen til landskapsnivå er problemet at man ikke vet hvor fra og når artene kan ha spredt seg. En hogstflate kan tidligere ha vært en skog som har fungert som kildeområde, men vi mangler som oftest den nødvendige dokumentasjonen for å kunne avklare dette. Situasjonen er da svært langt fra et kontrollert eksperiment, og det blir vanskelig å tolke resultatene.





Fig. 1. Ung løvskogslokalitet i lynghei.

For å få svar på spørsmål om arters spredningsevne gjennom komparative undersøkelser er det derfor avgjørende å ha kunnskap om tid og avstander for kolonisering i landskapet man studerer (Rolstad og Gjerde 2003). Forskere har gjerne benyttet sjansen til å studere arters kolonisering etter vulkanske katastrofer (Thornton og New 2007), på øyer som har dukket opp gradvis ved landheving (Sundberg m.fl. 2006), eller i landområder som blottlegges etter hvert som isbreer trekker seg tilbake (Jones og del Moral 2009). I slike tilfeller vet man at alle planter og dyr som registreres har vandret inn i det aktuelle området etter et kjent tidspunkt, og kanskje også hvilke minimumsavstander de har måttet forsere. Vi studerte epifyttiske lav og mosers kolonisering av nytt skogshabitat i tidligere skogløse lyngheilandskap. Fordi artene er avhengig av skogen gir dette opplegget muligheter for tilnærmet eksperimentell kontroll (Gjerde m.fl. 2012), slik at spredning til ny skog kan måles i forhold til skogens alder og minimumsavstand fra potensielle spredningskilder.

Pollenanalyser viser at avskogingen og dannelsen av åpne kystlyngheier på Vestlandet startet allerede for 6000 år siden (Prøsch-Danielsen og Simonsen 2000). Kystlyngheiene på Vestlandet er et resultat av en gammel driftsform basert på lyngbrenning og helårsbeitende sau, og som er kjent fra atlantiske

kystområder fra Norge til Portugal (Gimingham 1972, Vandvik m.fl. 2005). Vinterbeite for sau i røsslyngheier forutsetter milde og overveiende snøfrie vintre, og denne typen lyngheier på Vestlandet finnes derfor hovedsakelig i de ytterste kyststrøk. Lyngheiene hadde sin største utbredelse på midten av 1800-tallet. Etter det har det skjedd en gjengroing av deler av arealene. Særlig etter andre verdenskrig har omleggelser i landbruket og endringer i samfunnet for øvrig ført til nedlegging av gårdsbruk i kyststrøk. Med bortfallet av skjøtsel i form av brenning og beiting kommer skogen gradvis tilbake, men arealene i ytre kyststrøk er fremdeles dominert av åpen lynghei de fleste steder (Fig. 1).

Fitjarøyene

Vi valgte ut et studieområde i kommunene Fitjar og Bømlo for å se på spredning og kolonisering hos lav og moser (Fig. 2). Området kalles Fitjarøyene og er et utpreget lyngheilandskap. Det er sammensatt av mange små og noen litt større øyer, der de fleste ikke har veiforbindelse. Flybilder og feltregistreringer viste at området hadde en liten andel plantet barskog (gran, sitkagran, furu, buskfuru), mens naturlig forynget løvskog med osp eller andre rikbarkstrær bare utgjorde 0,4 % av det 170 km² store studieområdet. Løvskogen var fordelt på over 100 små forekomster spredt ut over arealet, og

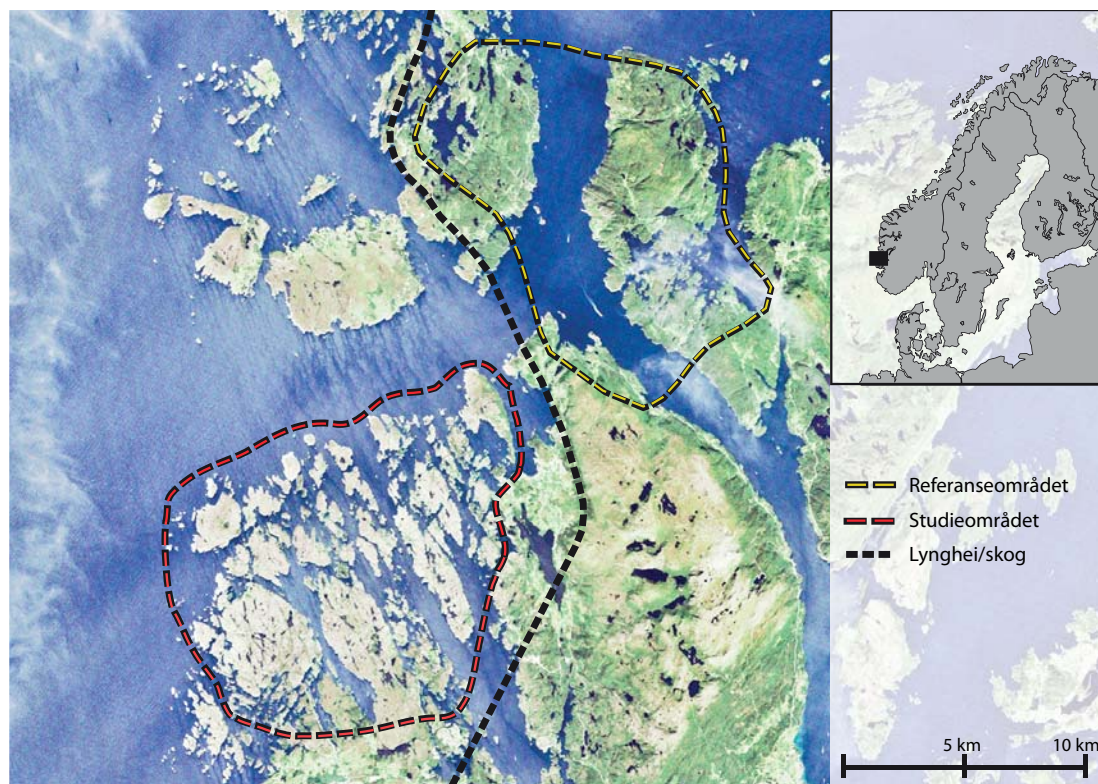


Fig. 2. Studieområdet i lynghei og referanseområdet i skog. Merk fargeforskjellen mellom lyngheilandskapet og skoglandskapet på satellittbildet.

de aller fleste av skoglokalitetene var yngre enn 70 år. Berggrunnen i området består hovedsakelig av fattig granitt og gneis, og jordsmonnet er for det meste skrint eller mangler helt (Fig.1). Erosjon og utvasking etter ukontrollerte branner har trolig vært en viktig årsak til dette. Løvskoggen som er kommet opp er derfor knyttet til skrånninger og forsengkninger der det er brukbart jordsmonn i lyngheiene, og til områder med brakklagt eng, beite og åker. Bjørk, osp, rogn og selje er de klart viktigste løvtreslagene i området, men også eik, hassel, ask og lind finnes enkelte steder.

De fleste større øyene hadde tidligere fast bosetting, og innen studieområdet var det ca 50 småbruk på det meste. Fitjarøyene var tidligere helt avskoget, og ingen av gårdsbrukene hadde tilgang til brennved på eiendommene. I stedet brukte man torv fra myrene, men også denne brenselressursen var i ferd med å bli uttømt på 1800-tallet (Steinsbø 1986, Kolle 1989). Det går frem av landsskattopptegnelsene og matrikelrevisjonen (Statsarkivet) at det ikke fantes brennved på noen av brukene i 1802, men at det i 1866 fantes noe brennved på enkelte bruk i østlige deler av studieområdet. Forekomsten av brennved øst for studieområdet forsterker dette bildet, her fantes noe skog allerede i

1802, men i 1866 har antall bruk med brennved økt til det dobbelte. Det synes derfor å ha skjedd en viss gjengroing av løvskog allerede på 1800-tallet, der skogen også har spredt seg til enkelte bruk i østligste delen av Fitjarøyene (Fig. 3). Bruk innen studieområdet der det er oppgitt at det fantes brennved i 1866 skiller seg ut ved å ha lokaliteter med gammel skog i dag, der skogstrukturen og forekomst av grove og langt nedbrutte trestammer vitner om at skogen er eldre enn de eldste trærne i dag. Skogen på disse lokalitetene anslås derfor å ha en alder på 140-200 år, og vi kaller dette "gamle lokaliteter".

For de aller fleste lokalitetene var imidlertid alderen (dvs. hvor lenge det har stått skog på stedet) gitt ved alderen på de eldste trærne. Vi tok derfor årringprøver av de eldste trærne for å finne ut hvor lenge skogen hadde stått der, og disse lokalitetene kaller vi "unge lokaliteter". De yngste oppslagene av løvtrær (yngre enn ca 30 år) ble imidlertid ikke nærmere aldersbestemt, da de manglet forekomsten av epifyttiske rikbarksmoser og -lav (Lobarion). Aldersprøvene viste at det har vært gjengroing av løvskog gjennom de siste hundre årene, men at den var kraftigst i perioden 1925-1965, og med en markert topp rundt 1940-45 (Fig. 4). Det betyr

at en hel del arealer som hittil hadde vært i drift gjennom beiting/brenning eller dyrking, nå ble brakklagt. Dette har sammenheng med viktige samfunnsendringer og bruksendringer på denne tiden. Etter den tid har det vært en eksponentiell vekst i tilgjengelig barkareal for epifytter i studieområdet etter hvert som trærne ble flere og har vokst seg større (Fig. 5).

I tillegg til selve studieområdet for kolonisering og spredning på Fitjarøyene, ville vi studere forekomster av epifyttiske lav og moser på løvtrær i områder der det har vært skog lenge. Dette for å kunne sette resultatene fra Fitjarøyene i perspektiv. Naturforholdene måtte ellers være så like som mulig. Vi valgte derfor ut et område med samme størrelse som studieområdet, beliggende like øst for lynghelbeltet i kommunene Fitjar, Austevoll og Tysnes (Fig. 2). Referanseområdet var dominert av furuskog, og løvskog egnet for Lobarionarter (hovedsakelig ospesholt og blandingsskog av eik og osp) utgjorde 6,4 % av arealet. Dette er en 16 ganger høyere andel habitat enn i studieområdet. De viktigste faktorene som skilte referanseområdet fra studieområdet var således (1) en betydelig høyere andel Lobarion-habitat i landskapet og (2) at det i lang tid har eksistert habitat for Lobarionartene i landskapet.

Lav

Spredning hos lav

Spredning og etablering hos lav er fremdeles relativt dårlig forstått, med mange ubesvarte spørsmål knyttet til spredningsevne, spredningsmåte, etableringsevne og generasjonslengde (se Rolstad og Gjerde 2003). Kjønnnet formering hos lav skjer ved hjelp av sporeproduksjon i apothecier. Sporer er små (vanligvis 5-40 μm , 1 μm = 1 tusendels millimeter) og kan lett føres av gårde med vinden. Sporer inneholder imidlertid bare lavens sopp, og er avhengig av å treffe på rette typen alge eller blågrønnbakterie for å kunne etablere et nytt individ. I tillegg kan lav spre seg vegetativt med soredier (20-50 μm), isidier (30-1000 μm) og fragmenter av ulik størrelse (Ahti m.fl. 2007, Büdel og Scheidegger 2008). Ved en vegetativ formering spres alge eller blågrønnbakterie sammen med soppkomponenten, noe som antas å øke sjansen for etablering. Men hvor langt kan diasporer (fellesbetegnelse for både sporer og vegetative spredningsenheter) transporteres, og hvor stor er sannsynligheten for å lykkes? De aller fleste diasporer faller ned få meter fra spredningskilden (f.eks. Dettki m.fl. 2000, Sillett m.fl. 2000, Walser m.fl. 2001). Dette forteller oss imidlertid lite om lavenes

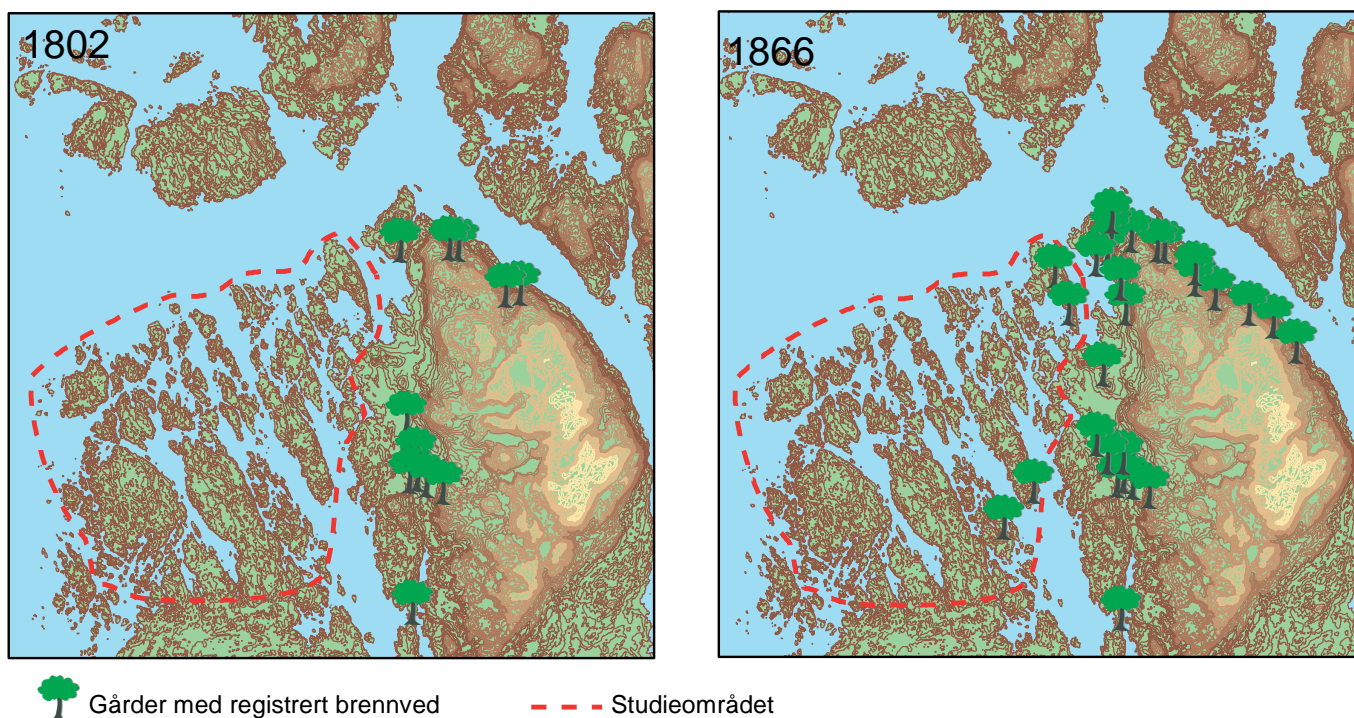


Fig. 3. Brennved på gårder i Fitjar kommune registrert i landsskattopptegegnelsene fra 1802 og matrikkelrevisjonen i 1866. I 1866 er de første løvskogene etablert i den østlige delen av studieområdet.

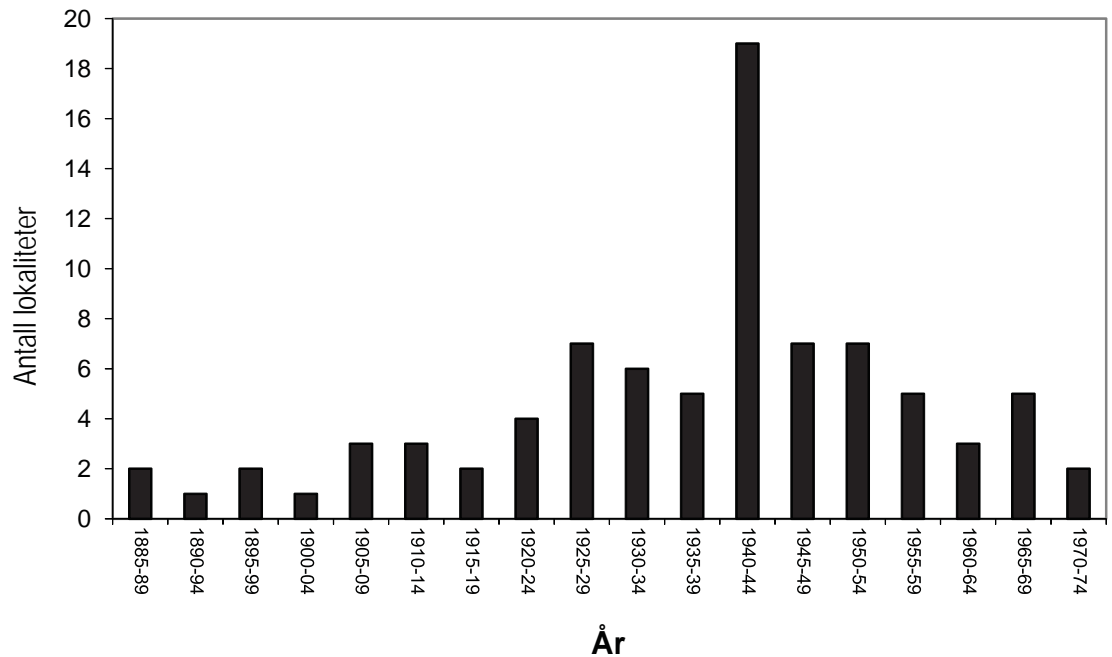


Fig. 4. Mange skoglokaliteter ble etablert omkring andre verdenskrig.

spredningsevne, det er diasporer som bæres med vinden (eller på andre måter) bort fra den lokale spredningskilden som er interessante i den sammenhengen. Det er vanskelig å måle spredningen av diasporer over større avstander. Det er likevel mulig å studere hvor lang tid epifyttiske lav og moser trenger for å kolonisere ny skog i et landskap, forutsatt at man har kunnskap om historikken og vet når nye skogarealer etablerte seg (Gjerde m.fl. 2012). I vår undersøkelse registrerer vi vellykket kolonisering av lav, men vi kan ikke skille mellom tiden det tar for å nå fram til en lokalitet og tiden det tar for å etablere seg. En lokalitet kan således ha mottatt diasporer gjennom spredning i mange år før arten lykkes med å etablere seg.

Lobarionlav (lav i lungeneversamfunnet) har blitt fremhevet som et eksempel på en gruppe epifyttiske arter som etablerer seg på trærne på

et relativt sent tidspunkt, og som derfor enten er avhengig av gamle trær, har dårlig spredningsevne eller trenger mange forsøk på å lykkes (dårlig etableringsevne). Det er en vanlig oppfatning at disse lavene er avhengig av skoglig kontinuitet (Rose 1988, Gauslaa 1994, Kuusinen 1996). Rose (1976) laget sågar en liste over Lobarionlav som kunne nyttes som indikatorer for flere hundre år gamle løvskog, og de fleste av disse lavene finnes også på Vestlandet. I tillegg kommer at Lobarion (lungeneversamfunnet) inngår som livsmiljøet "rikkbarkstrær" i miljøregistreringene i skog (MiS), og at det er behov for mer kunnskap for forvaltningen av dette livsmiljøet. Små arealer med rikkbarkstrær settes av som et miljøtiltak i skogbruket, og spredningsevnen til Lobarionlav er helt avgjørende for om dette bevaringstiltaket vil være effektivt. Vi valgte derfor å studere spredning og kolonisering hos denne gruppen lav.

Lobarionlavene foretrekker bark med relativt høy pH og trives best i områder med høy luftfuktighet (Barkman 1958). De fleste artene er cyanolav (dvs. at den delen av laven som driver fotosyntesen er en blågrønnbakterie), og karakteristiske Lobarionsamfunn på trær finnes i fuktige skogområder over det meste av verden. I Norge finnes det 30-40 større Lobarionarter (alle er makrolav), og mange av disse kan opptre sammen på samme lokalitet eller trestamme (Fig. 6). Artene tilhører hovedsakelig slektene glyelav (*Collema*), blåfylllav (*Degelia*),

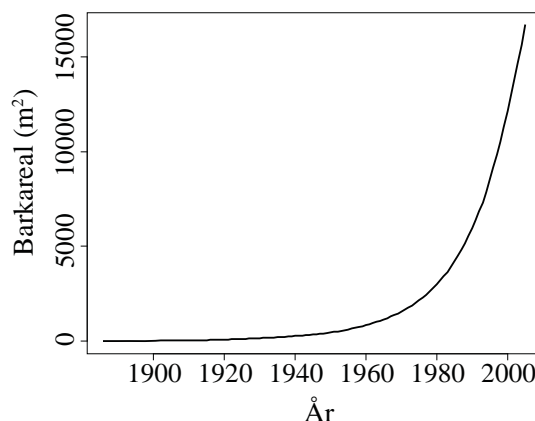


Fig. 5. Økning i mengde potensielt habitat (barkareal) for lav i lungeneversamfunnet på 1900-tallet i studieområdet.

filtlav (*Fuscopannaria* og *Pannaria*), hinkelav (*Leptogium*), neverlav (*Lobaria*), vringelav (*Nephroma*), svartfiltlav (*Parmeliella*), årenever (*Peltigera*), prikklav (*Pseudocyphellaria*) og porelav (*Sticta*).

Feltarbeid

Det ble gjennomført et omfattende søk etter skoglokaliteter i studieområdet med en påfølgende totalkartlegging av Lobarionlav i løpet av årene 2003-2006. Det ble tidlig klart at det ikke fantes Lobarion på bartrær eller bjørk i området, og plantningene av furu, buskfuru, sitkagran og vanlig gran ble derfor ikke inkludert i de videre undersøkelsene. I tillegg ble det lagt mye arbeid i å undersøke bergvegger utenfor skoglokalitetene. Vi fant 5 slike bergvegglokaliteter med Lobarionlav utenfor skog, alle beliggende i et belte i nordligste delen av studieområdet. Dette var trolig områder med noe mer kalkholdig berggrunn enn det som ellers er vanlig på Fitjarøyene, og lokalitetene hadde til felles

at det vokste storfrytle (*Luzula sylvatica*) ved bergveggene. En del ospenholt ble funnet i fattig røsslynghei, og disse ble ekskludert fra materialet da de bare hadde fattigbarkslav og ble vurdert som uegnet habitat for Lobarionartene. Vi stod da igjen med 90 lokaliteter (Fig. 7) med en gjennomsnittsstørrelse på 7 dekar.

I referanseområdet valgte vi ut potensielle lokaliteter med løvskog ved hjelp av satellittfoto. Lokalitetene ble oppsøkt i felt og ble godkjent som referanselokaliteter hvis de inneholdt habitat (osp, andre treslag eller bergvegger med forekomst av Lobarionlav) eldre enn 100 år, og hvis antall osp totalt var større enn 200 trær. Vi endte således opp med 9 godkjente referanselokaliteter (Fig. 7).

På hver lokalitet ble alle ospetrær registrert og klavet i brysthøyde, og alle thalli (lavindivider) for hver art som vokste på hver stamme ble talt opp. Dette fordi vi la opp til en egen undersøkelse av lav på osp. For andre løvtreslag ble en tilsvarende registrering gjort bare for trær



Fig. 6. Lobarionlavene utgjør et fargerikt innslag på trestammene.

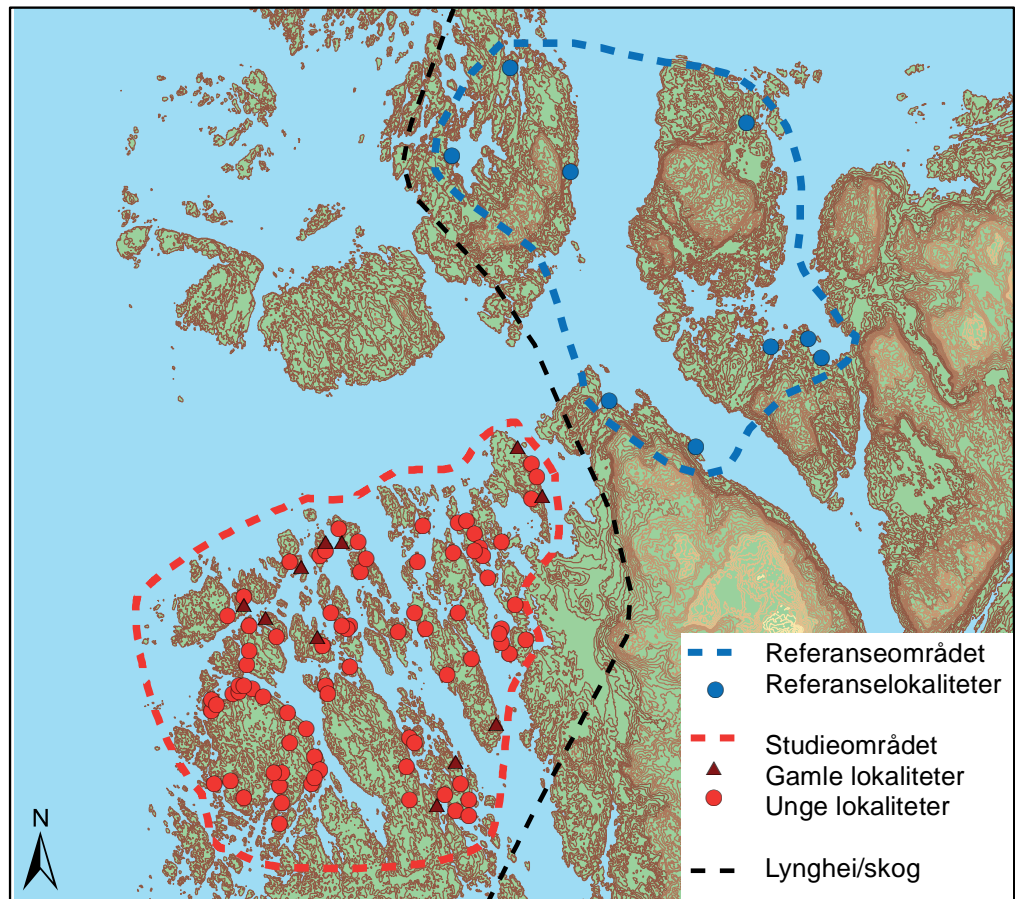


Fig. 7. Alle lokaliteter i studieområdet og tilfeldig utvalgte lokaliteter i referanseområdet. De 20 største unge lokalitetene ble benyttet for sammenligninger med gamle lokaliteter og lokaliteter i referanseområdet, mens hele materialet ble brukt i analysene av geografisk fordeling av arter.

med forekomst av lav, og det samme gjaldt for berg og stein. På denne måten gjennomførte vi en totalregistrering av Lobarionlav i studieområdet. Dette var gjennomførbart fordi lokalitetene bare utgjorde promiller av totalarealet.

Før feltarbeidet startet satte vi opp en liste over Lobarionarter som vi skulle registrere i felt. Listen inneholdt 32 arter som opptrer som epifytter i ytre strøk av Vestlandet (Tabell 1). Under feltarbeidet ble en ny art for Norge oppdaget, *Degelia cyanoloma* (Blom og Lindblom 2010), men da den ikke var på listen fra starten av ble funn av denne arten slått sammen med *Degelia plumbea* under *Degelia spp.*

Lokalitetenes alder, dvs. hvor lenge det har eksistert potensielle voksesteder for Lobarionlav på stedet, ble estimert ved hjelp av årringprøver fra antatt eldste trær. Prøvene ble tatt i brysthøyde, og det ble antatt at treet ville bruke 5 år på å nå denne høyden (1,4 m). For boreprøver uten marg ble manglende årringer estimert ut fra karakteristika for de innerste årringene i prøven. Treet alder ble anslått til

nærmeste 5-årsklasse. Berg med forekomster av Lobarionlav utenfor skog ble plassert i den høyeste aldersklassen, >140 år.

Barkareal for de nederste 3 meterne av tre-stammene ble brukt som et mål for mengde habitat for epifytter på hver lokalitet, fordi de aller fleste forekomstene av Lobarionlav vokste på

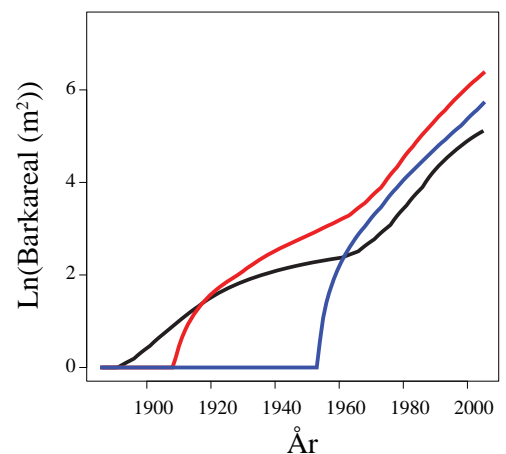


Fig. 8. Estimert utvikling av mengde habitat for Lobarionlav på tre ulike lokaliteter over de siste 120 årene.

denne delen av stammen. Vi beregnet arealet av bark for hvert tre ved å bruke en sylinder med diameter tilsvarende diameter for treet i brysthøyde og med en høyde på 3 meter. Ved å legge sammen barkarealet for alle egnete treslag kunne vi beregne mengden tilgjengelig habitat i dag. For graden av kolonisering er mengden habitat og tiden som har gått helt sentrale størrelser. Vi utviklet derfor en variabel som summerte areal av habitat for hver lokalitet over 120 år (1885-2005) og som vi kaller "habitat-sum" (Fig. 8). Hver lokalitet har en historikk

og utvikling av mengde potensielt barkhabitat for Lobarionlav. For å beregne mengde barkhabitat bakover i tid benyttet vi et stort antall trær for å finne sammenhengen mellom treets diameter og alder for ulike vegetasjonstyper. Med dette som utgangspunkt kunne vi "spole" trærne tilbake i tid og beregne tilgjengelig barkareal for hvert år bakover. Beregningene er basert på trærne som finnes der i dag, og inkluderer således ikke trær som er blitt borte i løpet av perioden. Fig. 8 viser eksempler på dette for tre ulike lokaliteter.

Tabell 1. Lavarter registrert på gamle (G) og unge (U) lokaliteter, deres status på svensk og norsk rødliste, og hvilke arter som kan nyttes som indikatorer for flere hundre år gammel skog i følge to ulike lister i Rose (1976).

G	U	Lavart	Rødliste		"Ancient forest Indicators"	
			Sverige	Norge	Original liste	Revidert liste
x		<i>Collema fasciculare</i>	CR			
x		<i>C. flaccidum</i>				
x	x	<i>C. furfuraceum</i>	NT			
x		<i>C. nigrescens</i>	NT			
x		<i>C. subflaccidum</i>	VU			
x		<i>Degelia atlantica</i>	-	VU		
x	x	<i>D. plumbea</i>	VU		x	
		<i>Fuscopannaria ignobilis</i>	-	NT		
		<i>F. mediterranea</i>	NT	NT	x	
x		<i>F. sampaiana</i>	RE	VU	x	
x		<i>Leptogium burgessii</i>	-	VU	x	
		<i>L. cochleatum</i>	-	EN		
x	x	<i>L. cyanescens</i>	VU			
		<i>L. saturninum</i>				
x	x	<i>Lobaria amplissima</i>	EN		x	x
x	x	<i>L. pulmonaria</i>	NT		x	x
x	x	<i>L. scrobiculata</i>	NT		x	x
x	x	<i>L. virens</i>	EN		x	x
x	x	<i>Nephroma laevigatum</i>	NT		x	x
x	x	<i>N. parile</i>			x	
		<i>N. resupinatum</i>				
x		<i>Pannaria conoplea</i>	VU		x	x
x	x	<i>P. rubiginosa</i>	CR		x	
		<i>Parmeliella testacea</i>	-	EN		
x	x	<i>P. triptophylla</i>			x	x
		<i>Peltigera collina</i>			x	x
x		<i>Pseudocyphellaria crocata</i>	-	VU	x	
		<i>P. intricata</i>	-	EN	x	
x		<i>P. norvegica</i>	-	VU		
x		<i>S. fuliginosa</i>	CR			
x		<i>S. limbata</i>	RE		x	x
x		<i>S. sylvatica</i>	CR		x	x

Kolonisering av den nye skogen

Av de 90 lokalitetene som ble vurdert å være potensielt habitat fant vi Lobarion-arter på 63 av dem (70 %). På disse lokalitetene varierte antall arter mellom 1 og 20. De 10 % rikeste lokalitetene var alle gamle lokaliteter, og gamle lokaliteter hadde alle minst 3 lavararter (Fig. 9A). Det var en økning i antall arter med økende alder også for de unge lokalitetene alene (Fig. 9B). Resultatene indikerer således at de unge skoglokalitetene i studieområdet er under kolonisering, i betydningen at antall arter fremdeles øker.

Hvordan er mengden av lav og antall arter i lyngheiområdet i dag sammenlignet med vårt referanseområde, der det har vært skog i lang tid? For denne sammenligningen begrenset vi materialet til lav på osp, og til de litt større lokalitetene (minimum 200 ospetrær). Dette fordi vi ville ha områder som var sammenlignbare med skogsmiljøene i referanseområdet, og ikke bare utgjorde noen få eksponerte trær i lynghei. Vi stod da igjen med 26 lokaliteter i lyngheiområdet (20 unge og 6 gamle) og 9 lokaliteter i referanseområdet.

Gjennomsnittlig tetthet av Lobarionlav var i underkant av 1, ca 2 og ca 5 thalli per ospetre i henholdsvis unge, gamle og referanselokaliteter. Variasjonen var imidlertid stor fra lokalitet til lokalitet, slik at statistisk sikre forskjeller bare ble funnet mellom unge og gamle, og mellom unge og referanselokaliteter. For et flertall (17 av 26) av artene ble det likevel funnet høyere gjennomsnittlige tettheter i referanselokalitetene enn i de gamle lokalitetene (Tabell 2), noe som tyder på at også lavpopulasjonene på noen av de gamle lokalitetene fremdeles var under oppbygging.

To områder kan inneholde forskjellig antall arter, men likevel ha samme grad av "artsrikhet" i samfunnsøkologisk forstand. Dette fordi artsrikhet er et mål på antall arter i forhold til antall individer undersøkt. Vi registrerte færre arter av lav i de unge lokalitetene enn i de gamle, men det måtte vi også forvente når antall individer av lav var betydelig lavere. Spørsmålet var om lokalitetene hadde forskjeller i artsrikhet når antall individer var tatt hensyn til. Fig. 10 viser akkumulert antall arter for unge, gamle og referanselokaliteter. Resultatene viser at for et gitt antall individer av lav var artsrikheten den samme for gamle og referanselokaliteter, mens artsrikheten var betydelig lavere for de unge lokalitetene. De gamle lokalitetene hadde gjennom kolonisering av lav oppnådd like høy artsrikhet som referanselokalitetene, til tross for at de var betydelig mer isolerte. Et tidsrom for kolonisering på 140-200 år har vært tilstrekkelig for å kompensere for isolasjon i lyngheiområdet, mens de unge lokalitetene (55-120 år) bare har akkumulert ca halvparten av artene så langt.

De unge lokalitetene hadde ikke bare færre Lobarionarter, men avvek også i sammensetningen av arter i forhold til gamle lokaliteter og referanselokaliteter (Fig. 11). Noen forskjeller i arts-sammensetning skyldes helt enkelt forskjeller i tetthet av lav. På lokaliteter med få individer, slik som på de unge lokalitetene, må vi av statistiske årsaker forvente at mange av de sjeldne artene mangler. Men resultatene våre viste at også flere vanlige arter manglet på de unge lokalitetene. Dette var arter som statistisk var forventet å forekomme fordi de er vanlige både i referanseområdet og ellers i regionen.

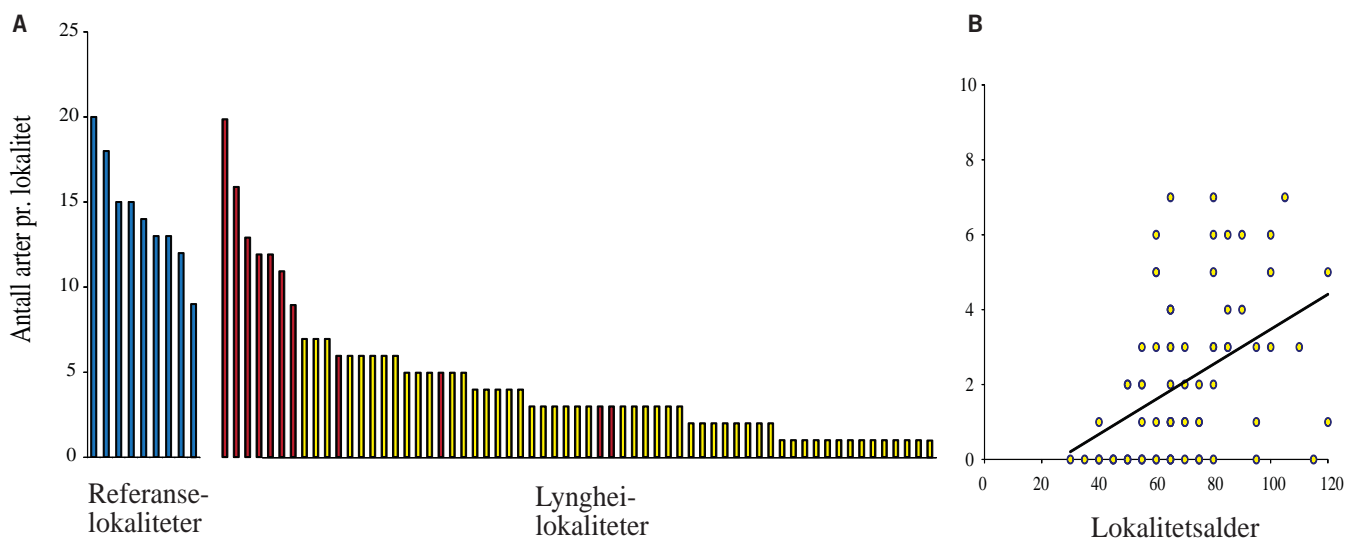


Fig. 9. (A) Unge (gule), gamle (røde) og referanselokaliteter (blå) rangert etter antall arter lav. (B) antall arter lav i forhold til alder på unge lokaliteter.

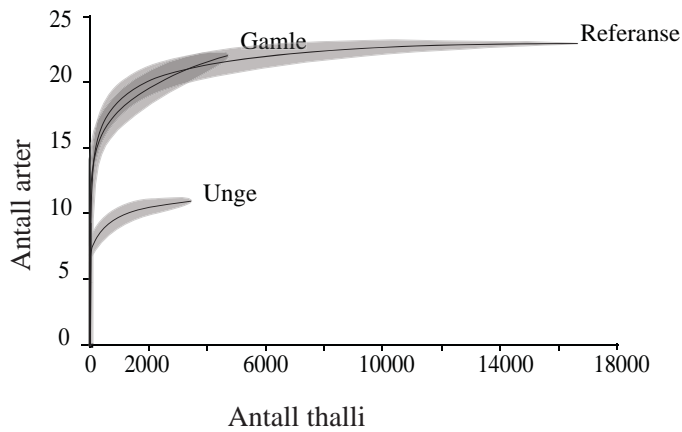


Fig. 10. Antall arter lav på gamle lokaliteter og referanse-lokaliteter var dobbelt så høy som for unge lokaliteter for samme antall individer undersøkt.

Tabell 2. Tetthet av Lobarionlav på de nederste tre meterne av ospestammer på unge og gamle ospelokaliteter i studieområdet (lyngheilandskap), og i referanseområdet (tilgrensende skoglandskap). Tettheten av lav er oppgitt som antall thalli per 1000 m² bark undersøkt. Arter som ble sett etter, men som ikke ble registrert er vist med grå skrift. Diasporer: A = Ascosporer, I = Isidier, IS = Isidia-lignende soresdier, S = Soresdier, M = flere/andre

Art	Type	diaspore	Antall thalli	Unge lok (n=20)	Gamle lok (n=6)	Ref. lok (n=9)
<i>Collema fasciculare</i>	Cofa	A	0	-	-	-
<i>C. flaccidum</i>	Cofl	I	48	0	5.6	2.0
<i>C. furfuraceum</i>	Cofu	I	423	59.3	0.2	13.6
<i>C. nigrescens</i>	Coni	A	7	0	1.2	0
<i>C. subflaccidum</i>	Cosu	I	12	0	0.7	2.0
<i>Degelia atlantica</i>	Deat	I	639	0	48.8	81.8
<i>Degelia spp.</i> ¹	Desp	A	1191	62.3	32.6	105.0
<i>Fuscopannaria ignobilis</i>	Fuig	A	0	-	-	-
<i>F. mediterranea</i>	Fume	S	2	0	0	0.4
<i>F. sampaiana</i>	Fusa	S	9	0	0.7	0.7
<i>Leptogium burgessii</i>	Lebu	A	1	0	0.1	0
<i>L. cochleatum</i>	Leco	A	0	-	-	-
<i>L. cyanescens</i>	Lecy	I	25	0.8	3.6	0.5
<i>L. saturninum</i>	Lesa	I	2	0	0	0.4
<i>Lobaria amplissima</i>	Loam	M	33	0.5	0	6.6
<i>L. pulmonaria</i>	Lopu	M	1679	34.2	243.8	202.4
<i>L. scrobiculata</i>	Losc	S	1592	84.0	59.7	152.4
<i>L. virens</i>	Lovi	A	1042	2.0	57.6	116.2
<i>Nephroma laevigatum</i>	Nela	A	971	98.7	50.8	124.2
<i>N. parile</i>	Nepa	S	1471	96.9	26.4	31.9
<i>N. resupinatum</i>	Nere	A	0	-	-	-
<i>Pannaria conoplea</i>	Paco	IS	5052	0	119.1	1015.5
<i>P. rubiginosa</i>	Paru	A	1089	0.1	53.8	172.1
<i>Parmeliella testacea</i>	Pate	IS	0	-	-	-
<i>P. triptophylla</i>	Patr	I	7189	78.3	312.2	1189.4
<i>Peltigera collina</i>	Peco	S	24	0	0	3.7
<i>Pseudocyphellaria crocata</i>	Pscr	S	1	0	0.1	0
<i>P. intricata</i>	Psin	S	0	-	-	-
<i>P. norvegica</i>	Psno	S	8	0	1.4	1.4
<i>Sticta fuliginosa</i>	Stfu	I	784	0	87.1	47.9
<i>S. limbata</i>	Stli	S	136	0	9.3	18.6
<i>S. sylvatica</i>	Stsy	I	662	0	26.7	107.0
Alle arter			24092	517.1	1141.5	3393.7

¹*Degelia plumbea* og *D. cyanoloma*

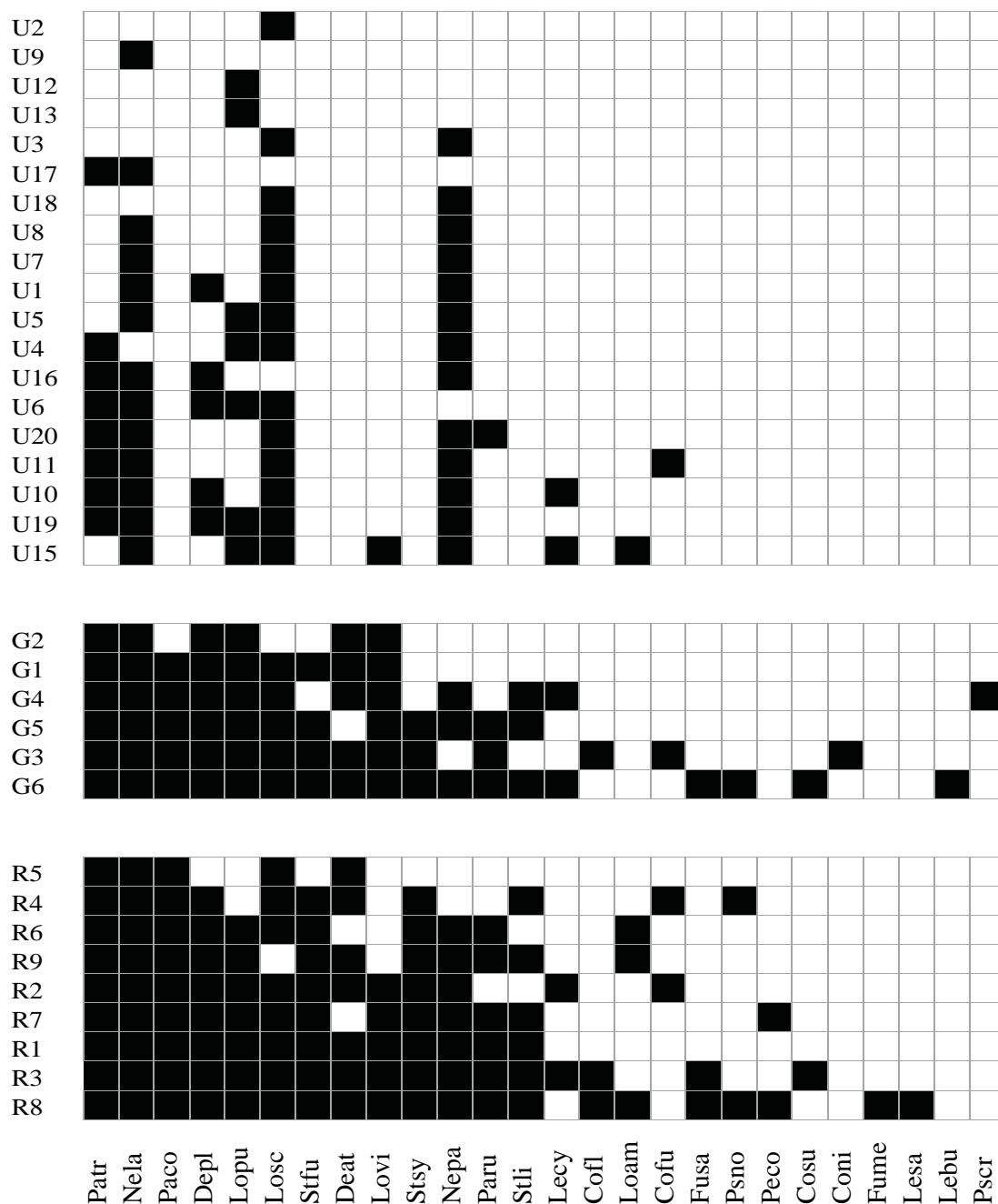


Fig. 11. Fordelingen av 28 Lobarionarter fordelt på unge (U), gamle (G) og referanselokaliteter (R). Artene er ordnet etter hvor ofte de forekom på G- og R-lokalitetene. Se Tabell 2 for forklaring på forkortelser av lavnavnene.

Vanlige arter som manglet på unge lokaliteter var *Pannaria conoplea*, *Sticta fuliginosa*, *S. sylvatica* og *Degelia atlantica*. Arter som forekom, men var sterkt underrepresentert var *Lobaria virens*, *Pannaria rubiginosa* og *Parmeliella triptophylla*. Noen arter var overrepresentert blant lavene på unge lokaliteter. Dette gjaldt først og fremst *Nephroma parile*, *N. laevigatum* og *Lobaria scrobiculata*.

Artene som manglet eller var sterkt underrepresentert på unge lokaliteter var i 6 av 7 tilfeller arter med "større" spredningsenheter i form

av isidier eller isidielignende soredier. Unntakene var *Lobaria virens* og *Pannaria rubiginosa*, som var sterkt underrepresenterte til tross for at de sprer seg med sporer. For disse relativt vanlige artene er det sannsynlig at den begrensede koloniseringen av unge lokaliteter (Fig. 11) skyldtes spesielle faktorer i forbindelse med etablering heller enn mangel på diasporer. Vi kan oppsummere våre resultater på koloniseringen av skoglokalitetene i lyngheimrådet slik (Gjerde m.fl. 2012):

- Lyngheilokalitetenes isolasjon medfører ikke redusert artsrikhet sammenlignet med referanselokalitetene, men det tar tid før lokalitetene blir kolonisert fullt ut av Lobarionartene. De eldste lokalitetene i lyngheilandskapet (140-200 år) hadde samme artsrikhet som referanselokalitetene i skoglandskapet.
- Artsrikheten på unge lokaliteter var mindre enn antall individer av lav på lokalitetene skulle tilsi. Artssammensetningen av lav på unge lokaliteter avspeilte ikke direkte hvor vanlig artene var i regionen. Dette tolker vi som en effekt av forskjeller i artenes evne til å kolonisere lokalitetene, kombinert med at arter som koloniserer tidlig får et forsprang med hensyn til å bygge opp populasjoner. Resultatet blir få arter i forhold til antall lavthalli på unge lokaliteter.
- Lav som spres i form av "større" isidier og isidielignende soredier var underrepresentert på de unge lokalitetene.

Hvordan sprer lavene seg til ny skog i studieområdet?

Under feltarbeidet registrerte vi om en art fantes eller ikke på en lokalitet på det aktuelle tidspunktet. Som tidligere nevnt vet vi ikke da om fravær av en art skyldes spredningsbegrensninger eller begrensninger knyttet til etablering på stedet. Det finnes likevel muligheter for å skille de to faktorene gjennom å studere den romlige fordelingen av artenes kolonisering. Forutsetningen er at gradienter i avstand ikke faller sammen med gradienter i sannsynligheten for etablering, for eksempel ved at lokaliteter som ligger lengst unna potensielle spredningskilder samtidig har dårligere forhold for etablering.

Hvis spredningsevnen hos lavene hadde vært tilstrekkelig dårlig ville det ikke være mulig å kolonisere skoglokalitetene våre i det tidsrommet de har eksistert. Gauslaa og Ohlson (1997) anslo for eksempel at spredningspotensialet hos lav er i størrelsesordenen 1 km på 100 år. Med en slik begrenset spredningsevne ville lavene knapt ha rukket å spre seg til de nærmeste lokalitetene i studieområdet. Dermed kan vi straks utelukke at det dreier seg om så dårlig spredningsevne.

Man kunne imidlertid tenke seg at spredningsbegrensningene gjorde seg gjeldende på litt større skala. Vi undersøkte derfor om det foregikk en gradvis spredning av lav fra kantene og innover i studieområdet, slik at de 90 lokalitetene spredt utover studieområdet fungerte

som "skysstasjoner" (*stepping-stones*) for lav i spredning. Avstanden tvers over området fra øst til vest var ca 13 km, og det ble funnet forekomster av lav på lokaliteter helt ytterst mot havet. Denne avstanden kunne i teorien blitt tilbakelagt steg for steg ved hjelp av kolonisering av lokaliteter med langt mindre innbyrdes avstander. Vi skulle i så fall forvente en gradvis økning av antall arter på lokalitetene mot kanten av området så lenge koloniseringen pågår, med unntak av i vest der studieområdet grenser mot havet. Hastigheten av slik stegvis kolonisering vil også avhenge av generasjonstiden for lavene; tiden det tar for nye individer å vokse opp og produsere diasporer for videre spredning. Dette trenger imidlertid ikke ta så mange år som man har trodd (Høistad og Gjerde 2011). Analyse av dataene viste at det fantes en romlig struktur i forekomst av lav, der antall arter var høyest i østlige deler av studieområdet. Et nærmere blick på materialet viste at dette i stor grad hadde sammenheng med at større, gamle lokaliteter var lokalisert øst og nord i studieområdet (Fig. 12).

Vi undersøkte derfor om det var noen sammenheng mellom antall arter på lokaliteter og avstand til gamle artsrike lokaliteter. Tidsfaktoren er viktig, og man kunne tenke seg at de gamle lokalitetene hadde blitt kolonisert først, og at artene deretter spredte seg derfra til de nærmeste unge lokalitetene. Det viste seg at

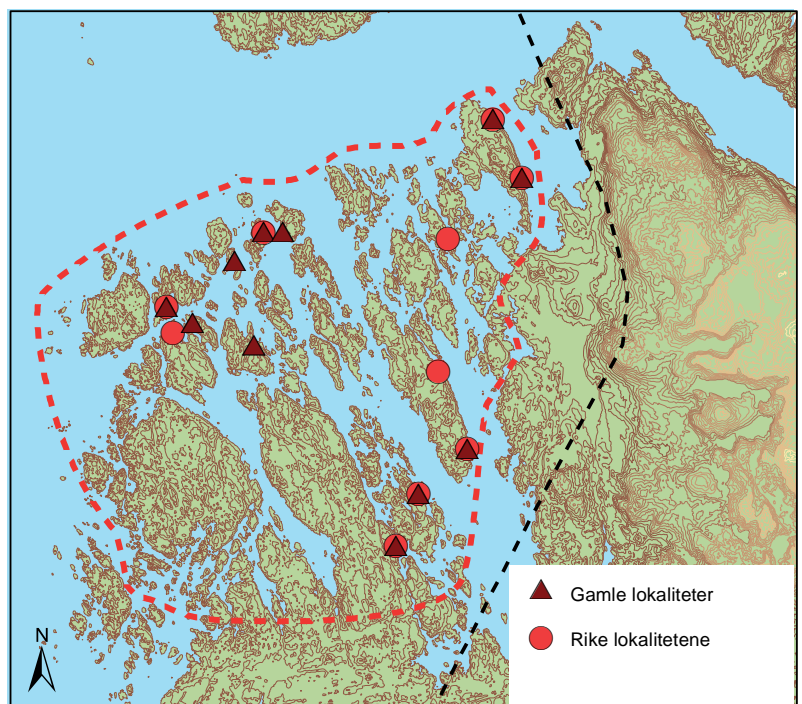


Fig. 12. Det var godt samsvar mellom gamle skoglokaliteter og de 10 % rikeste lokalitetene.

det ikke var noen slik sammenheng å spore i fordelingen av antall arter omkring de gamle lokalitetene.

Vi analyserte deretter materialet samlet, og gjennomførte en analyse der vi hadde kontroll over habitatmengde, avstander og tid som var gått. I en regresjonsmodell (generell additiv modell, GAM) la vi inn lokalitetenes koordinater, alder, barkareal og habitatsum (arealet under kurvene i Fig. 8) for å se i hvilken grad disse variablene kunne forklare antall arter registrert. Resultatene var svært klare: variabler relatert til alder og barkareal forklarte hele 72 % av variasjonen, mens vi ikke lenger fant noen effekt av lokalitetenes geografiske plassering. Når vi altså tok hensyn til mengden habitat og tiden som var gått, viste det seg å ikke være flere arter enn forventet i de deler av studieområdet som lå nær potensielle spredningskilder. Høye tall for antall arter lav i øst (Fig. 12) skyldes således ikke en stegvis kolonisering hos lavene, men derimot en tidlig innvandringsbølge av trærne som lavene vokser på (se Fig. 3). I tillegg kom små bergvegglokaliteter i nord som også har hatt mulighetene for å bli kolonisert av lav over lang tid.

Lokalitetene var definert slik at avstanden til annet habitat måtte overstige 200 m for å bli avgrenset som en egen lokalitet. Resultatene våre viste således at i avstandsintervallet fra disse 200 m og opp til 13 km var det ingen geografiske mønstre som kunne forklares med begrenset spredning hos lavene. Det innebærer at for en gitt arealenhet med bark av samme kvalitet var sannsynligheten for kolonisering av en lavart like høy i alle deler av studieområdet.

Når lavene i dag er fordelt slik de er på de 90 lokalitetene kan dette bare forklares med at studieområdet hovedsakelig blir kolonisert utenfra, og at lokalitetene innen studieområdet i liten grad påvirker hverandre.

Spredning av lav innen hver skoglokalitet

På 10 lokaliteter ble det gjennomført en detaljkartlegging av lavenes romlige fordeling på prøveflater på 100x50 m eller 60x30 m. I alle områdene viste forekomstene av en eller flere lavarter en klumpet fordeling på arealet, utover det som var forventet på grunn av trærnes fordeling (Fig. 13). En slik klumping av forekomster kan enten skyldes lokale effekter av spredning eller forskjeller i miljøforhold. En analyse av materialet viste at miljøforhold (treslag m.m.) spilte størst rolle for hvilke trær lavene fantes på, mens antall thalli på trærne der lavene forekom i større grad hadde sammenheng med antall thalli av samme art i en 1-5 meters radius omkring (Schei m.fl. 2012). Hvis en lav i starten etablerer seg på et enkelt tre så vil arten senere kunne spre seg fra dette "brohodet" til andre trær på lokaliteten. Fordi konsentrasjonen av diasporer faller raskt med økende avstand fra en slik punktkilde (f.eks. Walser m.fl. 2001), så vil sannsynligheten for etablering på trærne falle tilsvarende med økende avstand. En klumpet fordeling av lav på liten skala vil således kunne være et synlig uttrykk for effektene av en spredning basert på at et stort antall diasporer slipes inne i en skog. En slik "signatur" etter lokal spredning vil modifieres av variasjon i miljøforhold, og hvis arten har vært på lokaliteten en stund vil mønsteret kunne viskes ut etter hvert

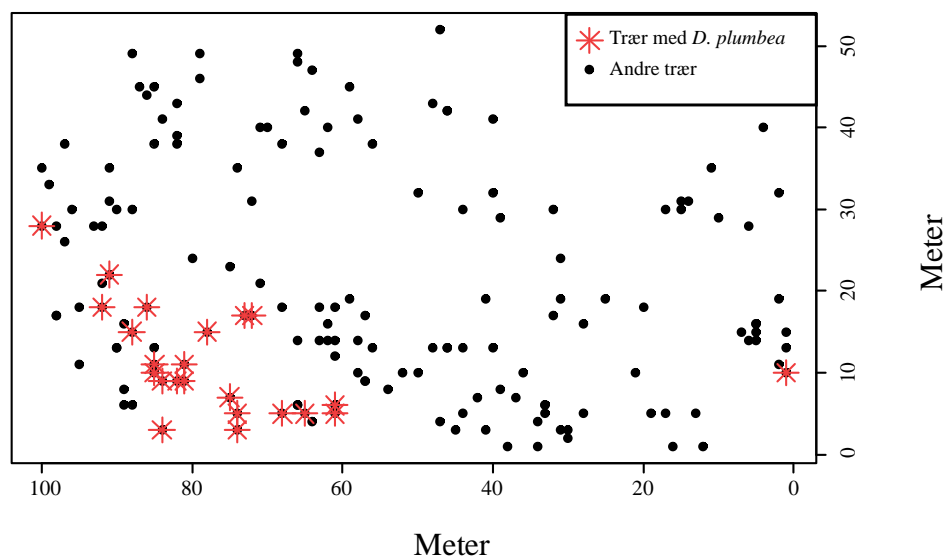


Fig. 13. Trær med *Degelia plumbea* viste en klumpet fordeling på denne detaljkartlagte lokaliteten.

som egnete trær på lokaliteten koloniseres.

Er lav i Lobarionsamfunnet spredningsbegrenset?

Om en art klarer å kolonisere et område styres av en kombinasjon av sannsynligheter. Således kan alle arter sies å være "spredningsbegrenset" i større eller mindre grad. Hvis arten i utgangspunktet er sjelden, diasporeproduksjonen liten, lokaliteten ung og isolert og sannsynligheten liten for vellykket etablering hvis den når frem, så er sjansene selvsagt små for at arten skal finnes på lokaliteten. Men hvor mye betyr avstand for Lobarionlavene?

Vi dro til Island for å se om vi fant Lobarionlav på nye skoglokaliteter med osp. Island ligger ca 1000 km fra nærmeste potensielle spredningskilde for Lobarionlav (nordre deler av de britiske øyene). Ospetrær var regnet for å være utradert fra Island på grunn av avskoging og høyt beitetrykk. I nyere tid har det skjedd en gjengroing med bjørkeskog i enkelte områder. I et slikt område ved Egilsstadir på Øst-Island ble det i 1950-årene oppdaget forekomster av ospetrær i bjørkeskogen. Det eldste av disse trærne var 105 år i 2008. Vi besøkte alle kjente forekomster av osp på Øst-Island (ca 15 ospenholt) for å se om trærne var kolonisert av Lobarionlav. Det var generelt lite makrolav på ospetrærne, og vi fant bare en Lobarionart på ett av trærne, nemlig filthinnelav *Leptogium saturninum*. Arten finnes på andre treslag og på berg på Island og gir derfor ingen indikasjon på eventuell kolonisering over havet i nyere tid. Selv om mangel på Lobarionarter teoretisk kan skyldes ugunstige miljøforhold, så står vi her trolig overfor et eksempel der avstand (1000 km), og tid for kolonisering (100 år), representerer en grad av isolasjon som gjør sannsynligheten for kolonisering svært liten.

I et lenger tidsperspektiv er imidlertid ikke en avstand på 1000 km uoverstigelig for lav. Ny-Caledonia ligger isolert, 1200 km utenfor østkysten av Australia. Øygruppen er kjent for sine mange endemiske arter (Myers m.fl. 2000, Jørgensen og Gjerde 2012). For lav derimot, er nesten alle registrerte arter (Elix og McCarthy 1998) også kjent fra Australia, New Zealand, andre Stillehavsøyer, Ny-Guinea eller Asia. Flere av artene finnes også i Norge, og en sammenligning mellom Elix og McCarthy (1998) og Krog m.fl. (1994) viser at 17 % av makrolavartene er felles for Ny-Caledonia og Norge. Egne innsamlinger på Ny-Caledonia i 2005 og 2009

viste at 3 av de 39 Lobarionartene (8 %) som ble samlet også finnes i Norge. Isolasjon og begrenset genetisk utveksling med omverdenen er avgjørende for at et stort antall endemiske arter skal oppstå. Ut fra dagens taksonomiske kunnskap (hovedsakelig basert på morfologi og lavsyrer) har ikke Ny-Caledonias isolasjon vært tilstrekkelig til at lavfloraen har kunnet utvikle et stort antall arter som bare finnes der. Den vide utbredelsen vi ser hos mange lav tyder på god spredningsevne, slik vi ofte finner hos artsgrupper med små og vindspredte diasporer (Muños m.fl. 2004, Lenoir m.fl. 2012). Men hvordan passer dette sammen med Lobarionarternes rykte som "kontinuitetsarter" avhengige av svært gammel skog?

Vi fant 16 arter i vårt studieområde som står på listen over Lobarionarter som Rose (1976) karakteriserte som indikatorarter for "ancient forest" (flere hundre år gammel skog) (Tabell 1). Disse artene viste seg å være minst like godt representerte på de unge lokalitetene (9 av 11 arter) som på referanselokalitetene (15 av 23 arter). Et tilsvarende resultat ble funnet for den reviderte listen over indikatorarter (Tabell 1). Listen over arter som skulle indikere skoglig kontinuitet i England fungerte altså ikke i vårt område. Dette tyder på at det ikke eksisterer nedarvete begrensninger i disse artenes økologi som medfører at de bare kan leve i svært gammel skog. Derimot har en arts sjeldenhet stor betydning for hvor lang tid det tar å etablere seg på nytt sted, og hvor sjelden de ulike artene (eller artsgruppene) er, varierer fra område til område, og fra region til region. Våre resultater på Lobarionlav føyer seg inn i rekken av dokumentasjon som tidligere har vist hvor problematisk det er å anvende nettopp denne typen indikatorarter (Rolstad m.fl. 2002b, Sætersdal m.fl. 2005, Sætersdal og Gjerde 2011).

Resultatene våre viser at koloniseringen av isolerte lokaliteter gikk tregt, men at de med tiden fikk like mange arter som mindre isolerte lokaliteter (Gjerde m.fl. 2012). Arter som manglet på de unge lokalitetene var overveiende regionalt sjeldne arter eller arter med "store" diasporer. De samme artene var imidlertid godt representert på unge lokaliteter (50-60 år) som lå i deler av referanseområdet med høy andel habitat og store populasjoner av Lobarionlav (Schei m.fl. 2012). De har altså ingen problemer med å etablere seg i relativt ung skog når miljøforholdene er gunstige og diasporetilførselen god. Vi konkluderer med at Lobarionlav ikke

er spredningsbegrenset på landskapsnivå, men at koloniseringsprosessen blir bremsset av svak etableringsevne, og at dette kommer til uttrykk når mengden habitat og diasporeproduksjonen i landskapet er lav. At spredningsevnen er relativt god hos Lobarionlav støttes også av nyere studier av geografisk fordeling av genetisk variasjon hos lungenever (Werth m.fl. 2006a, Gjerde m.fl. 2012, Hilmo m.fl. 2012).

Moser

Spredning hos moser

Moser og lav har flere viktige fellestrekk i sin spredningsbiologi. Begge organismegruppene danner sporer som resultat av en seksuell prosess. Hos de aller fleste lavartene dannes sporene i organer (apothecier eller perithecier) på overflaten hos individet, mens de hos moser dannes i lukkede beholdere (sporehus) som sitter på (fra få millimeter til flere centimeter lange) stilker (setae) festet til moseskuddene i tuen (Fig. 14). Mosesporene spirer raskt til en forkim (protonema) hvorfra moseskuddene dannes. Denne prosessen er mye raskere enn dannelsen av nye lavindivider (thalli) fra seksuelle sporer som innebærer at en skal finne sammen med riktig fotosyntetiserende partner (grønnalge eller blågrønnbakterie) og den langsomme utviklingen av nye lavthalli (Hilmo og Ott 2002). Mange mosearter formerer seg vegetativt med særegne diasporer, grokorn (Fig. 14), som har samme funksjon som soral og isidier hos lav. Grokornene dannes hos de fleste treboende mosearter fra ulike deler av bladene

eller fra stammen. I likhet med lavene kan også mosene formere seg ved fragmentering, der deler av individet brykker av og spres.

Feltarbeid

Samtidig med registreringene av epifyttiske Lobarionlav ble det også foretatt en registrering av epifyttiske rikbarkmoser i lyngheiområdet. Moseundersøkelsene ble imidlertid begrenset til en registrering av forekomster av artene på lokalitetsnivå, det vil si at det ikke ble foretatt en optelling av individer på lokalitetene. Hensikten med moseregistreringene var, som for lavene, å kunne si noe om mosenes spredning til den nye skogen i lyngheiregionen, samt å studere eventuelle forskjeller mellom moser og lav i fordelingsmønstrene.

Et forhåndsbestemt utvalg av mosearter, som er kjent fra ytre kyststrøk på Vestlandet, ble registrert i felt. Arter som inngikk på listen (Tabell 3) var epifyttiske rikbarkarter, dvs arter som ikke vokser på bjørk, furu eller ulike plantete bartreslag. To av rikbarkartene på listen var ikke eksklusive epifytter, men forekommer også på stein i regionen (Tabell 3).

Kolonisering av ny skog

Vi fant 14 av de 18 rikbarkmosene på de 91 undersøkte lokalitetene i lyngheiområdet. Unge ($n = 81$) og gamle lokaliteter ($n = 10$) utgjorde til sammen omtrent like stort areal, og antallet arter totalt var ikke signifikant forskjellig for de to kategoriene (12 arter på gamle lokaliteter og 11 på unge lokaliteter, Tabell 3).



Fig. 14. Eksempler på moser som sprer seg med henholdsvis grokorn (til venstre: *Orthotrichum lyellii*) og sporer fra sporehus (til høyre: *Uloa drummondii*).

Tabell 3. Epifyttiske mosearter som det ble søkt etter i studieområdet, sortert etter hvor høy andel (%) av alle lokalitetene som arten ble funnet på.

	Type diaspore	Frekvens sporehus	Unge lok (n=81)	Gamle lok (n=10)	Alle lok (n=91)
<i>Frullania dilatata</i>	sporer	svært vanlig	74	80	74,7
<i>Orthotrichum stramineum</i>	sporer	svært vanlig	51,8	70	53,8
<i>Orthotrichum striatum</i>	sporer	svært vanlig	43,2	40	42,8
<i>Orthotrichum affine</i>	sporer	svært vanlig	20,9	30	21,9
<i>Orthotrichum lyellii</i>	grokorn/sporer	middels vanlig	19,7	40	21,9
<i>Orthotrichum pulchellum</i>	sporer	svært vanlig	19,7	30	20,8
<i>Zygodon conoideus</i>	grokorn/sporer	middels vanlig	11,1	50	15,3
<i>Orthotrichum rupestre</i> ¹	sporer	svært vanlig	14,8	10	14,2
<i>Orthotrichum tenellum</i>	sporer	svært vanlig	4,9	20	6,5
<i>Orthotrichum rogeri</i>	sporer	svært vanlig	2,4	0	2,1
<i>Leucodon sciuroides</i>	småskudd	sjelden	0	10	1
<i>Orthotrichum diaphanum</i>	sporer	svært vanlig	1,2	0	1
<i>Neckera complanata</i> ¹	sporer	sjelden	0	10	1
<i>Zygodon viridissimus</i>	grokorn (sporer)	sjelden	0	10	1
<i>Neckera pumila</i>	sporer	sjelden	0	0	0
<i>Zygodon rupestris</i>	grokorn (sporer)	sjelden	0	0	0
<i>Metzgeria fruticulosa</i>	grokorn	sjelden	0	0	0
<i>Orthotrichum philibertii</i>	sporer	svært vanlig	0	0	0
Antall arter totalt (18)			11	12	14

¹Forekommer også på stein

På samme måte som for lavene undersøkte vi om fordelingen av artsmangfold av epifyttiske moser i lyngheiområdet viste geografiske mønstre som kunne knyttes til spredningsbegrensninger. Vi benyttet tilsvarende regresjonsanalyser for å undersøke betydningen av lokalitetens areal, habitatsum, alder, geografisk posisjon, men i tillegg ble det inkludert arealtype (vegetasjonstyper og beitepåvirkning).

Vi fant ingen geografiske mønstre som kunne relateres til spredningsbegrensninger. Det var like mange moser på lokaliteter som lå langt fra potensielle spredningskilder (tilstøtende skogområder samt gamle lokaliteter innen studieområdet) som på de som lå nær, når areal og arealtype var tatt hensyn til. Høy alder på lokalitetene var ikke viktig for mangfoldet av moser, og for lokaliteter yngre enn 140 år fant vi faktisk en svak, men signifikant negativ effekt av alder. Dette kan tolkes som at mosene i datasettet faktisk prefererer ung skog, men det kan også være en indirekte effekt av viktige habitatkvaliteter for moser som var overrepresentert på unge lokaliteter. Hovedkonklusjonen for disse analysene er uansett at mosene raskt har kunnet kolonisere skogsøyene i lyngheiområdet, og at 40-50 år gamle lokaliteter i like stor grad var kolonisert uansett hvor de lå i studieområdet.

Habitatkvalitet

Vi fant et signifikant positivt bidrag av arealtypen "gjengrodd kulturmark", og lokaliteter med innslag av denne arealtypen var således rikere på moser enn forventet. Vi har ikke samlet økologiske data som kan forklare sammenhengen mellom artsrikhet for moser og tidligere kulturmarkslokaliteter, og trolig er det et samvirke av flere faktorer som gir utslag i den artsrike mosefloraen på osp på slike lokaliteter. Kulturmarkene finnes på det dypeste og rikeste jordsmonnet i øyriket, oftest i små beskyttede dalganger mellom bergrygger hvor også gårdene ligger, eller i forsenkninger og i slakke skrånninger ned mot havstrand. Mange av disse lokalitetene har unge, ensaldrete bestand av osp (Fig. 15), noe som tyder på en rask kolonisering av treslaget etter at bruken av arealene opphørte.

Flere forfattere (f.eks. Gauslaa og Holien 1998, Gjerde m.fl. 2005, Hauck 2011) har påpekt at variasjon i det kjemiske innholdet i jordsmonnet kan ha en effekt for epifytter ved at pH og næringsrikhet i barken også blir påvirket. Vi tror at den artsrike mosefloraen på trærne innen disse arealtypene kan skyldes en kombinasjon av anrikt næring i og på barken som et resultat av et rikt jordsmonn, men også av støvpåleiring (mineraljordspartikler) fra



Fig. 15. Osp på tidligere kulturmark var viktig for mosene.

jordsmonnet, og gunstige lysforhold under koloniseringen. En tilsvarende artsrik moseflora med stort overlapp i artsinventar med vårt studieområde finner vi på solitære løvtrær i kulturlandskapet i Bergensregionen (parker, alleer, kirkegårder og beplantninger langs veier), hvor de omtalte økologiske forholdene i enda høyere grad antas å gjøre seg gjeldende.

Forskjeller mellom moser og lav

De rikeste lokalitetene for henholdsvis moser og lav overlappet til en viss grad (Fig. 16). Lokalteter som var rike både på moser og lav var gjennomgående store lokaliteter. Når vi tok hensyn til disse arealeffektene, så var det lite overlapp mellom de rikeste lokalitetene for moser og lav; områder som var gode lokaliteter for moser tenderte å være dårlige for Lobarionartene. Dette må sees i sammenheng med at analysene viste at lokalitetenes alder var viktig for lav, men ikke for moser, og at forekomst av kulturmark var viktig for moser. Lokalteter med sterkt beitetrykk – som minner om kulturmark – var også relativt rike på mosearter, men ikke på lavarter.

Resultatene viste at det er en habitatdifferensiering mellom epifyttiske rikbarksmoser og Lobarionarter, og dette er viktig i forhold til tolkningen av artenes spredningshistorie i

studieområdet. For begge artsgruppene ble det dokumentert (når habitat og skalafaktorer var tatt hensyn til) en spredning som ikke var begrenset av avstandene i de undersøkte landskapene. Mosenes tidlige etablering er som forventet for et sett av arter hvor de fleste har en livsstrategi med stor investering i produksjon av lett spredte diasporer, samt god etablerings-evne for raskt å kunne kolonisere nye habitater. Disse pionerartene utnytter dermed arealene før mose- og lavarter med større diasporer etableres seinere i suksessjonsforløpet.

Oppsummert: De registrerte rikbarksmosene skiller seg fra Lobarionartene på øyene på to viktige punkter:

1. Rikhet av Lobarionarter er positivt korrelert med alder på øyene, mens artsantall av rikbarksmoser ikke er det.
2. Det er en habitatdifferensiering mellom rikbarksmoser og Lobarionarter i øyriket: artsrike lokaliteter for de to gruppene finnes i stor grad på forskjellige steder. Den viktigste faktoren her er moseartenes sterke korrelasjon med forekomst av kulturmark.

En forventning på bakgrunn av disse resultatene er at populasjonene og artsantallet av Lobarion vil øke i fremtiden på de undersøkte lokalitetene, som et resultat av økende alder på skogen. Vi fremmer hypotesen om at det motsatte kan bli tilfellet for epifyttiske rikbarksmoser, først og fremst som et resultat av endret skogstruktur (sjiktning) som vil gi dårligere lysforhold, men også en minskning av den positive effekten som den tidligere kulturmarken antas å ha i dag.

Konklusjon

Vi studerte arters kolonisering av et 170 km² stort tidligere skogløst lyngheilandskap på Vestlandet. Epifyttiske lav og moser knyttet til rikbarkstrær viste geografiske fordelinger som ikke tilsier spredningsbegrensninger på landskapskala. Det var like mange arter nær potensielle spredningskilder i tilgrensende skogområder som i de fjerneste delene av studieområdet. Resultatene tyder på at Lobarionartene brukte 100-150 år for å fullt ut kolonisere skogslokalitetene i det isolerte lyngheiområdet, mens artsrikhet hos mosene stabiliserte seg allerede etter 50-60 år.

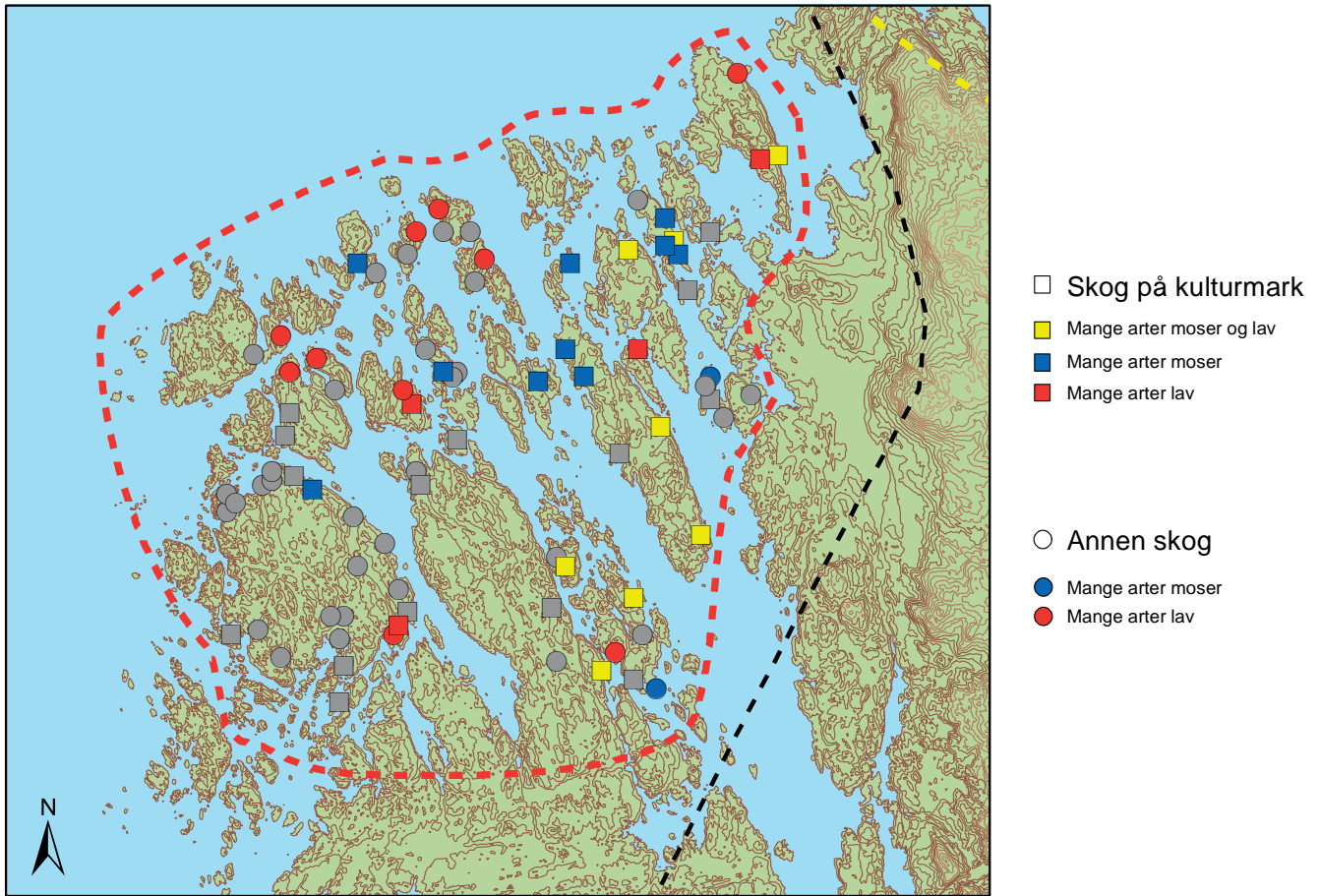


Fig. 16. Lokalteter rike på moser inneholdt som oftest skog på tidligere kulturmark (firkanter). Lokalteter rike på lav var som oftest skog i lynghei (sirkler). Lokalteter rike på både moser og lav (gul) var ofte store lokaliteter som inkluderte både skog på kulturmark og annen skog.



Lobarionarter på gråor.
© Foto: Svein Grønvold

4

SPREDNING AV VEDBOENDE SOPP (BASIDIOMYCETER) TIL ELDRE GRANPLANTEFELT PÅ ØSTLANDET

Jørund Rolstad, Gry Alfredsen, Halvor Solheim, Erlend Rolstad og Ken Olaf Storaunet

Innledning

Død ved er en iøynefallende og viktig del av skog som økosystem. I gammel skog som ikke har vært hogd på lenge utgjør død-ved-mengden omlag halvparten av volumet av de levende trærne (Siitonen 2001). Gamle stokker råtner etter hvert bort, mens nye kommer til. Denne prosessen påvirkes i stor grad av vednedbrytende råtesopper (saprofytter), som i motsetning til fotosyntetiserende planter er avhengig av ferdigproduserte karbohydrater. De bryter med andre ord ned det trærne har bygd opp. Råtesoppene er en helt nødvendig komponent i systemet fordi de omdanner død ved til ny tilgjengelig næring. For skogbruket er imidlertid råtesoppene et problem da de forårsaker store skader på levende trær, tømmer og trelast.

De viktigste råtesoppene finnes blant basidiomycetene (stilksporesopper), selv om det også finnes råtesopp blant ascomycetene (sekksporesopper). Taksonomisk er basidiomycetene delt opp i mange ordener, familier og slekter, men de viktigste gruppene av vednedbrytere finner vi blant poresoppene (Polyporaceae) og barksoppene (Corticaceae). Det er imidlertid ikke bare vednedbrytende sopper som lever på død ved. Mange andre er bare vedboende og livnærer seg f.eks. som mykorrhiza (sopp-rot) på levende trær og planter i omgivelsene (f. eks. skivesoppslekten *Mycena*). Både taksonomisk og økologisk er derfor vedboende sopp en heterogen gruppe. Totalt finnes det sannsynligvis mer enn 2500 forskjellige arter av vedboende sopp i Fennoskandia (Stenlid m.fl. 2008, Stokland og Siitonen 2012). I dette prosjektet har vi for enkelthets skyld konsentrert oss om barksopper, kjuker og skivesopper, som alle er basidiomyceter.

De siste tiårene er det rettet sterkt søkelys på bevaring av biologisk mangfold. I den sammenheng har vedboende sopp en sentral posisjon, dels fordi det er så mange arter, men

også fordi de har en sentral økologisk funksjon. Gjennom næringsrettet skogbruk fjerner vi mye av soppenes livsgrunnlag, noe som naturlig nok medfører at det blir færre arter. Av de i overkant 500 vedboende soppene som er gjennomgått i arbeidet med den norske rødlista, så er over halvparten vurdert å være truet (kategoriene CR, EN, VU) eller hensynskrevende (kategorien NT), i hovedsak som følge av skogbruk (Kålås m.fl. 2010).

I dag anslår vi artsmangfoldet av vednedbrytende basidiomyceter i Norge til 250-300 kjuker og om lag det dobbelte av barksopper (Ryvarden m.fl. 2003). Det er imidlertid et fåtall av disse som er vanlige, mens det er en lang rekke med svært sjeldne arter. Dette er et kjent fenomen, en "økologisk lov", som går igjen i de fleste økosystemer og organismegrupper. Naturlig nok er det blant de få vanlige artene vi finner de største skadegjørerne, mens det er blant de mange sjeldne artene vi finner de som er truet og hensynskrevende.

De fleste funn av sjeldne (og rødlistede) arter er gjort i gammel skog, særlig bestand som har stått urørt en tid, og som har akkumulert mye død ved. De nye plantefeltene er så langt lite undersøkt i Norge, men dette er i ferd med å endre seg da mange av plantefeltene fra 1950- og 60-tallet nå begynner å akkumulere ny død ved. Fra enkelte hold har det vært bekymring for at mange av de sjeldne artene ikke vil kunne spre seg og etablere seg i den nye død-veden i kulturskogen (f.eks. Haugset m.fl. 1996, Bredesen m.fl. 1997, Røsok 1998). Begreper som "død-ved-kontinuitet" og "indikatorarter" har funnet veien inn i forvaltningen, uten at dette har vært gjenstand for empirisk etterprøving (Nordén og Appelqvist 2001, Rolstad m.fl. 2002b).

I dette prosjektet har vi kartlagt vedboende sopp i eldre plantefelt av gran omkring Oppkullen naturreservat i Nordmarka ved Oslo. Vi har

sammenlignet soppfloraen med det vi finner i tilsvarende nedbrutt død ved inne i reservatet for å se om det er vesentlige forskjeller i artsrikdom, artssammensetning og tallrikhet, og om dette kan forklares med dårlig spredningsevne. Vi har valgt ut stokker med død ved som har vært mest mulig like og sammenlignbare, og i tillegg til å registrere synlige fruktlegemer har vi benyttet molekylære metoder for å identifisere sopper som er isolert fra mycel i storkene.

Feltarbeid og metoder

Undersøkelsen ble gjort i og omkring Oppkuven naturreservat i Nordmarka nord for Oslo (60°05'24" N, 10°31'13" E, Fig. 1). Området har tidligere vært vitenskapelig undersøkt i prosjektet Miljøregistrering i Skog (MiS), hvor bl.a. vedboende sopp ble kartlagt i detalj (Gjerde og Baumann 2002, Rolstad m.fl. 2004). Deler av disse registreringene – grantilknyttede kjuker samt barksoppene duftskinn (*Cystostereum murrayii*) og rynkeskinn (*Phlebia centrifuga*) – er brukt som sammenligningsgrunnlag for registreringene som er gjort her.

Basert på MiS-registreringene ble 12 stokker med fruktlegemer av arten lappkjuka (*Amylocystis lapponica*) valgt ut i naturskogen i reservatet. I tillegg valgte vi ut 12 stokker uten lappkjuka, 10-50 m fra lappkjuka-storkene, men ellers mest mulig lik lappkjuka-storkene. Dette ble gjort fordi vi ønsket å se hvordan den molekylære identifiseringen samsvarte med de synlige fruktlegemene, og i hvilken grad

lappkjuka var til stede i stokker uten fruktlegemer. Alle storkene var i nedbrytningsklasse 3 på en skala fra 1-8, der 1 er nylig død og 8 er helt nedbrutt ved (Hofgaard 1993, Groven m.fl. 2002). Tid siden død og trærnes alder ble bestemt ved dendrokronologisk analyse (Storaunet og Rolstad 2002). Til sammen utgjør disse 24 naturskog-stokker.

Skogen i og omkring Oppkuven naturreservat har vært drevet med ulik grad av plukkhogst fram til ca 1930, da bestandsskogbruket ble innført. Bortsett fra noen få lommer med genuin urskog var skogen relativt fattig på død ved fram til 1930. Etter det har gammelskogen stort sett stått urørt fram til Oppkuven-Smeddalen naturreservat ble opprettet i 1995. Det 4 km² store området er grandominert, iblandet noe bjørk og rogn. I dag har gammelskogen akkumulert store mengder død ved (5-15 m³/da), som i deler av området overskrider volumet av levende trær (Groven m.fl. 2006) (Fig. 2).

Fra Løvenskiold-Vækerøe's bestandskart valgte vi ut de eldste plantede granbestand i en avstand av 0,1-1,8 km fra naturskogen i reservatet (Fig. 1). Disse var hogd i perioden 1932-1940 og var 67-75 år gamle når død-vedprøvene våre ble samlet inn i 2007. Resten av den plukkhogde gammelskogen omkring Oppkuven ble flatehogd i perioden 1947-50 og var 57-60 år gammel. For å sammenligne den vedboende soppfloraen med naturskogen valgte vi ut 24 nedfalte stokker i den eldste kulturskogen, blant de størst tilgjengelige dimensjonene,

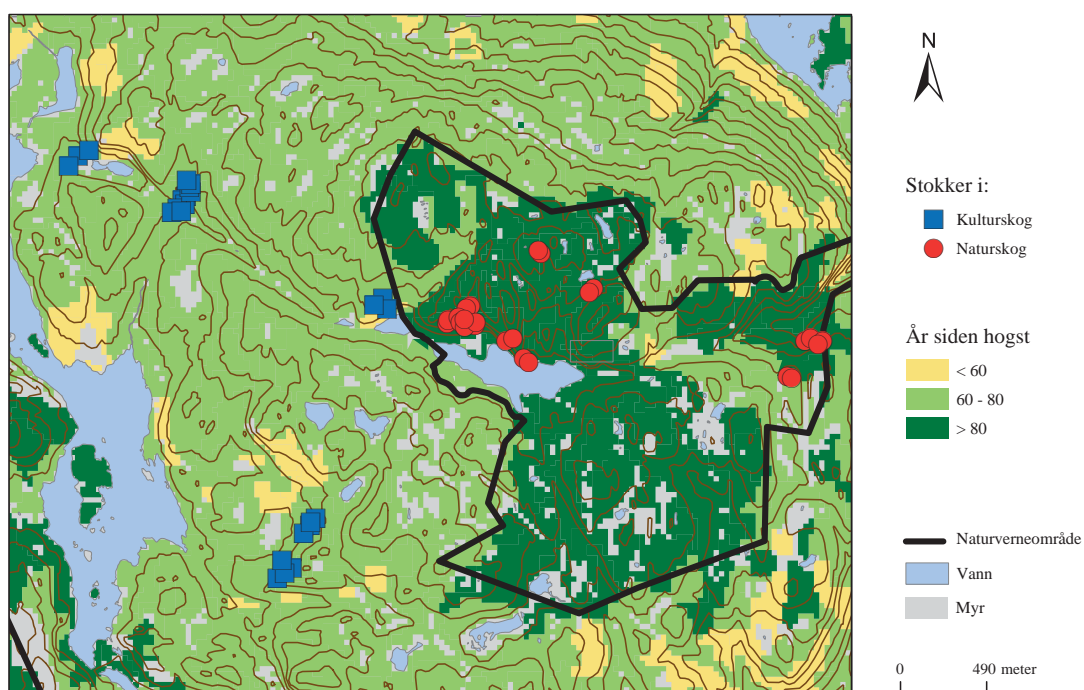


Fig. 1. Kart over studieområdet ved Oppkuven i Nordmarka. Naturskog-stokker er merket rødt og kulturskog-stokker blått. De komparative MiS-undersøkelsene ble gjort i den nordre og østlige delen av reservatet.

Fig. 2. Kulturskog og naturskog ved Oppkuven i Nordmarka.



og i samme nedbrytningsklasse som stokkene i naturskogen (klasse 3). De stokkene som hadde ligget lengst tid i kulturskogen hadde dødd i 1960-61, men de fleste hadde dødd etter 1970. Det hadde derfor vært en periode på 10-30 år fra de siste omliggende bestand av naturskog ble hogd til den nye død-veden ble dannet.

Stokkene fra natur- og kulturskog ble gjennomført i felt for synlige fruktlegemer av alle kjuker pluss de to barksoppene duftskinn (*C. murrayii*) og rynkeskinn (*P. centrifuga*) i oktober og november. Ubestemte arter ble tatt med til lab for bestemmelse. Fra stokkene som var 15-20 m lange skar vi ut tre vedprøver med motorsag, fra rotenden, midtpartiet, og i øvre del, med 3-5 m innbyrdes avstand. Ved små diametre (<25 cm) tok vi ut hele stammeskiver, mens vi ved større diametre tok ut "kakestykker" (Fig. 3). Tykkelsen av skivene var i snitt 3 cm (± 1 cm) og tverrsnittet varierte fra 1 til 4 dm². Samlet prøveoverflate (sum for de tre skivene) var i snitt noe høyere for stokkene i kulturskogen (6,9 dm²) enn i naturskogen (4,5 dm²). Det var imidlertid ingen sammenheng mellom areal prøveoverflate og antall registrerte arter ($R^2 = 0,02$, $p = 0,30$, $n = 48$). Vi valgte derfor å ikke korrigere artsantallet for denne skjevheten.

Skivene ble fraktet til lab, hvor soppkulturer ble isolert og dyrket fram på maltagarskåler. Morfologiske grupper ble kategorisert og analysert ved tradisjonell DNA-ekstraksjon og molekylær identifisering av ITS-regionen. PCR-amplifisering ble utført med ITS1- og ITS4-primere, og sett av overlappende DNA-segmenter ble satt sammen og sammenlignet mot ITS-sekvenser i NCBI GenBank Sequence Database. Taxa med 98-100 % likhet ble angitt til artsnivå. Taxa med 93-97 % likhet ble angitt til slektsnivå. Tilstedeværelse av en art ble vurdert samlet for alle tre stammeskivene. Naturskog-stokkene ble samlet inn år 2000 og kulturskog-stokkene i 2007.

Samlet artsantall for MiS-, naturskog- og

kulturskog-stokker ble sammenlignet med arts-akkumuleringskurver (rarefaction; Gotelli og Colwell 2001, Colwell 2009), mens gjennomsnittlige forskjeller i antall arter per stokk ble testet med t-tester. Sammenhenger mellom forskjellige artsgrupper og stokkenes egenskaper ble testet med korrelasjons- og regresjonsanalyser. Disse er angitt med R^2 som forteller hvor stor andel av variasjonen som er forklart. Statistisk sikre forskjeller (signifikans) er angitt med uthevet skrift, sannsynlighet for type-I feil <0,05 (p-verdi), eller 95 % konfidensintervaller. Fordi 12 av naturskog-stokkene ble plukket ut fordi lappkjuke (*A. lapponica*) var til stede i stokken, er denne arten for disse stokkene ikke tatt med i analysene. Funn av lappkjuke på de andre stokkene er derimot tatt med.

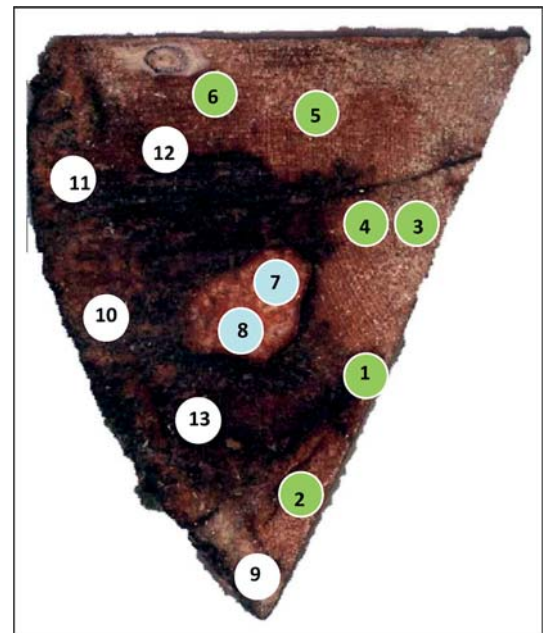


Fig. 3. Eksempel på prøvetaking for monokulturdyrking av sopp for molekylær identifisering. 1-6 lappkjuke (*Amylocystis lapponica*), 7 og 8 svartsonekjuke (*Phellinus nigro-limitatus*), 9-13 imperfekte sopp (*Deuteromycota*).

Resultater

Totalt registrerte vi 66 vedboende basidiomyceter på granstokker i og omkring Oppkuven (Tabell 1). Av disse ble 57 arter funnet på de utvalgte 48 stokkene hvor vi tok vedprøver til molekylær identifisering, mens 9 arter i tillegg ble funnet på de 1851 stokkene som var med i MiS-undersøkelsen. Artene fordelte seg på 22 barksopper, 31 kjuker, 5 skivesopper (*Mycena*), en tåresopp (*Dacrymyces*), og 7 ikke artsbestemte basidiomyceter.

Stokkenes egenskaper og nærmiljø

Stokkene i naturskogen var alle i nedbrytningsgrad 3 ($\pm 0,5$), det samme gjaldt også de som ble valgt ut i kulturskogen. Men selv om vi anstrengte oss for å finne stokker i kulturskogen som var mest mulig lik stokkene i naturskogen var det likevel noen viktige forskjeller. Stokkene i naturskogen var vesentlig eldre (alder på treet da det døde), hadde smalere årringer, og var om lag dobbelt så store som stokkene i kulturskogen (diameter 1,8x, volum 2,2x) (Fig. 2 og 4, Tabell 2). Nærmiljøets produktivitet (bonitet) og fuktighet var omtrent likt. Antall nedfalne stokker var seks ganger høyere i naturskogen, og fordi stokkene var større var volumet av død ved nesten 14 ganger høyere i naturskogen. Nedbrytningsgraden var den samme (klasse 3),

og det var også tid siden død. Tid siden død kunne dermed brukes som et mål på nedbrytningshastighet, dvs. hvor mange år det hadde tatt for stokken å nå nedbrytningsgrad 3.

Synlige fruktlegemer vs. molekylær identifisering

Til sammen fant vi 22 arter av kjuker i de 48 utvalgte stokkene i natur- og kulturskogen. Vi registrerte 15 arter basert på synlige fruktlegemer, hvorav 8 også ble identifisert gjennom molekylære analyser. DNA-analysene ga i tillegg treff på 7 andre arter som ikke ble funnet i felt. Det var imidlertid en klar forskjell i "oppdagbarheten" mellom naturskogen og kulturskogen ($p = 0,003$). Mens vi i naturskogen registrerte nesten 90 % (14 av 16 arter) av kjukearter basert på synlige fruktlegemer, fant vi i kulturskogen færre enn 1/3-del i felt (4 av 13 arter). Denne forskjellen kunne til en viss grad forklares (statistisk) med at stokkene var større i naturskogen. En dobling av stokkenes volum medførte om lag en dobling av synlige kjuker ($R^2 = 0,12$, $p = 0,02$, $n = 48$). En tilsvarende analyse ble ikke gjort for barksoppene da vi her kun registrerte de to lettgjenkjennelige artene duftskinn og rynkeskinn i felt.

Vi gjorde en egen test på molekylær identifisering av den sjeldne rødlistearten lappkjuke

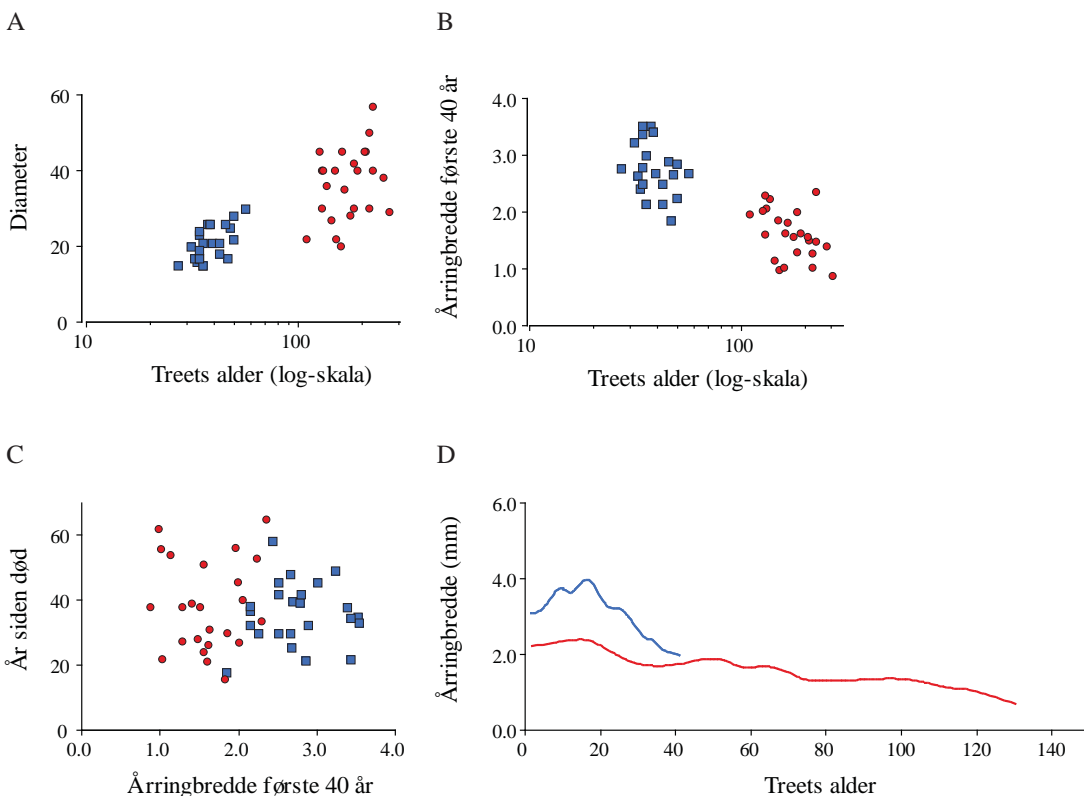


Fig. 4. Sammenligning av alder, diameter, gjennomsnittlig årringbredde og 'tid siden død' for 24 stokker i naturskogen (rødt) og 24 stokker i kulturskogen (blått).

Tabell 1. Artsliste over funn av vedboende sopp (antall stokker med arten til stede) i naturskog og kulturskog ved Oppkuven i Nordmarka.

Art	Art-norsk	Rødliste ¹	MiS (n = 1851)	Naturskog (n = 24)	Kulturskog (n = 24)	Regional forekomst ²
Barksopp						
<i>Amylostereum areolatum</i>					6	Vanlig
<i>Athelia decipiens</i>				2	2	Vanlig
<i>A. neuhoffii</i>					3	Vanlig
<i>Coniophora olivacea</i>	Oliven tømmer-sopp				2	Vanlig
<i>C. puteana</i>	Kjellersopp				3	Vanlig
<i>Cystostereum murrayii</i>	Duftskinn	NT	49	2		Uvanlig
<i>Hyphoderma praetermissum</i>	Narreskinn			1	2	Vanlig
<i>Hyphodontia aspera</i>	Glisneknorteskinn			1		Vanlig
<i>Hypochnicium albostraminium</i>				1	1	Vanlig
<i>H. wakefieldiae</i>				1		Vanlig
<i>Peniophora piceae</i>	Grå barksopp				1	Vanlig
<i>Phanerochaete sordida</i>				3		Vanlig
<i>Phanerochaete</i> sp.					2	
<i>Phlebia centrifuga</i>	Rynkeskinn	NT	7	2		Sjelden
<i>Phlebiopsis gigantea</i>	Stor barksopp				1	Vanlig
<i>Resinicium bicolor</i>	Grynbarksopp				1	Vanlig
<i>R. furfuraceum</i>				1		Vanlig
<i>Sistotrema brinkmannii</i>				2	5	Vanlig
<i>Stereum sanguinolentum</i>	Toppråtesopp			2	1	Vanlig
<i>Tulasnella</i> sp. 1				6	2	Vanlig
<i>T. sp. 2</i>				1	4	
<i>T. sp. 3</i>					1	
Kjucker						
<i>Amylocystis lapponica</i>	Lappkjuke	EN	16	2 ³		Sjelden
<i>Antrodia albobrunnea</i>	Flekkhvitkjuke	NT		1		Sjelden
<i>A. heteromorpha</i>	Granhvitkjuke		12	1		Uvanlig
<i>A. serialis</i>	Rekkkjuke		80	11	8	Vanlig
<i>A. sinuosa</i>	Hvit tømmerkjuke		2			Vanlig
<i>Antrodiella citrinella</i>	Gul snyltekjuke	VU		1		Sjelden
<i>Climacocystis borealis</i>	Vasskjuke		7			Uvanlig
<i>Diplomitoporus lindbladii</i>	Gråporekjuke		2			Vanlig
<i>Fomitopsis pinicola</i>	Rødrandkjuke		272	14	6	Vanlig
<i>F. rosea</i>	Rosenkjuke	NT	3	1		Sjelden
<i>Gloeophyllum odoratum</i>	Duftkjuke		1			Vanlig
<i>G. sepiarium</i>	Vedmusling		117	2	2	Vanlig
<i>Heterobasidion annosum</i> ⁴	Fururotkjuke		9		2	Vanlig
<i>H. parviporum</i> ⁴	Granrotkjuke				2	Vanlig
<i>Hymenochaete</i> sp.				2	2	
<i>Ischnoderma benzoinum</i>	Tjærekjuke		2			Vanlig
<i>Leptoporus mollis</i>	Kjøttkjuke		12	1		Uvanlig
<i>Oligoporus sericeomollis</i>	Blygkjuke				1	Vanlig
<i>Phellinus chrysoloma</i>	Granstokkjuke		2			Uvanlig
<i>P. ferrugineofuscus</i>	Granrustkjuke		6	1		Uvanlig
<i>P. nigrolimitatus</i>	Svartsonekjuke	NT	150	13	3	Uvanlig
<i>P. viticola</i>	Hyllekjuke		171	5	4	Vanlig
<i>Physisporinus sanguinolentus</i>	Sårkjuke (Blødende kjuke)		1			Uvanlig

<i>Postia caesia</i>	Blåkjuke	49	2	7	Vanlig
<i>P. fragilis</i>	Flekkjuke	2	1		Uvanlig
<i>P. lactea</i>	Løvtremelkekjuka	1		1	Uvanlig
<i>P. stiptica</i>	Bitterkjuka	1			Uvanlig
<i>P. sp. 1</i>				1	
<i>P. sp. 2</i>				2	
<i>Skeletocutis amorpha</i>	Gullkjuka	3			Uvanlig
<i>Trichaptum abietinum</i>	Fiolkjuka	241	3		Vanlig
Skivesopp					
<i>Mycena laevigata</i>	Bruskhette		1		Vanlig
<i>M. purpureofusca</i>	Fiolettkanthette		3	3	Vanlig
<i>M. rubromarginata</i>	Rødkanthette		2	6	Vanlig
<i>M. sp. 1</i>			1		
<i>M. sp. 2</i>				2	
<i>Dacrymyces sp.</i>				1	Vanlig
Basidiomyceter ⁵					
Basidiomycetes sp. 1			1		
Bas. sp. 2			1		
Bas. sp. 3			1		
Bas. sp. 4				3	
Bas. sp. 5				4	
Bas. sp. 6				5	
Bas. sp. 7				1	

¹ Kållås m.fl. (2010)

² Referanser: Ryman og Holmåsén (1992), Ryvarden (1998), Stokland og Larsson (2011).

³ Kun 2 funn basert på molekylære metoder medregnet.

⁴ Rotkjukene ble registrert som en art i MiS.

⁵ Ikke artsbestemte basidiomyceter.

Tabell 2. Kvalitet og nærmiljø for 24 stokker i naturskog og 24 stokker i kulturskog ved Oppkuven i Nordmarka. Alle stokkene var i nedbrytningsgrad 3 på en skala fra 1-8. Tallene refererer seg til år 2000 for naturskogen og 2007 for kulturskogen. Statistisk sikre forskjeller er uthevet.

Stokkenes kvalitet og nærmiljø	Naturskog (n = 24)		Kulturskog (n = 24)	
	Gj.snitt	Min-Maks	Gj.snitt	Min-Maks
Treets alder da det døde (år)	176	109 – 267	39	27 – 56
Diameter (cm)	37	20 – 57	21	15 – 30
Volum (liter) *	531	112 - 956	241	101 - 408
Åringbredde gj.snitt. (mm)	1.1	0,5 – 1,8	2.7	1,9 – 3,5
Åringbredde første 40 år (mm)	1.6	0,9 – 2,4	2.7	1,9 – 3,5
Tid som død ved (år)	38	16 – 65	36	18 – 59
Bonitet, H-40 (m)	13	7 – 17	15	8 – 17
Fuktighet (1 tørt – 3 fuktig)	2.2	2 – 3	1.9	1 – 3
Treantall >10 cm (per dekar)	41	25 – 60	86	60 – 100
Trehøyde (m)	17	7 – 23	19	13 – 21
Bestandsalder (år)	165	130 – 200	70	67 – 73
Antall død-ved-stokker >10 cm (per dekar)	25	5 – 43	4	1 – 7

* Beregnet etter Vestjordet (1967).

(*A. lapponica*) (Fig. 3). I naturskogen ble 12 av de 24 stokkene plukket ut fordi de hadde synlige fruktlegemer av denne arten, mens 12 mest mulig like stokker uten synlige fruktlegemer ble plukket ut 10-50 m unna lappkjukestokkene. For 10 av de 12 stokkene med fruktlegemer til stede ble lappkjuka også identifisert molekylært. Her ble imidlertid vedprøvene for DNA-analyse tatt så nær fruktlegemene som mulig. I tillegg fikk vi DNA-treff på arten i 2 av de 12 stokkene uten fruktlegemer. Det ble ikke funnet lappkjuka i kulturskogstokkene, hverken molekylært eller i form av fruktlegemer.

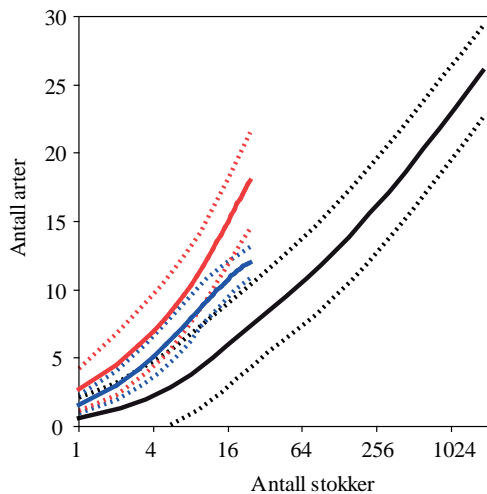
For svartsonekjuka (*Phellinus nigrolimitatus*), som er en annen rødlisteart, fant vi fruktlegemer av denne på 4 stokker i naturskogen. Med de molekylære metodene fant vi arten i

11 naturskog-stokker og 3 kulturskog-stokker. Også for svartsonekjuka ble to av funnene som baserte seg på fruktlegemer ikke registrert i DNA-testene, men her ble ikke vedprøvene tatt like ved kjukene.

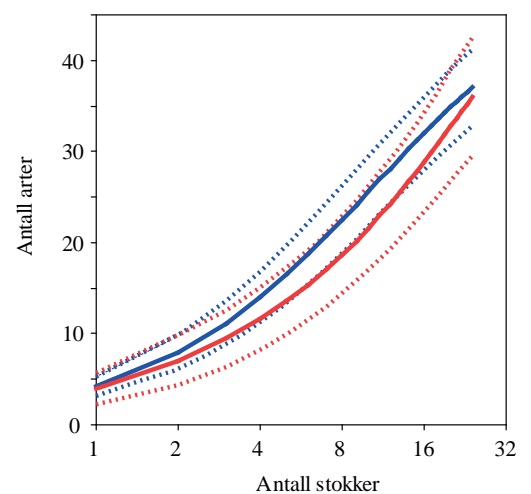
Artsrikhet (antall arter) og abundans (antall funn)

For alle soppgruppene samlet var det ingen forskjell i artsrikhet mellom stokkene i naturskog og kulturskog (Fig. 5B). På de 24 stokkene i naturskogen hadde vi 96 identifiseringer som fordelt seg på 36 forskjellige arter. For de 24 stokkene i kulturskogen var resultatet 103 funn fordelt på 37 arter. Ser vi på gruppene separat, var det en liten overvekt av kjuker i naturskogen (16 vs. 13 arter) (Fig. 5D), mens barksoppene

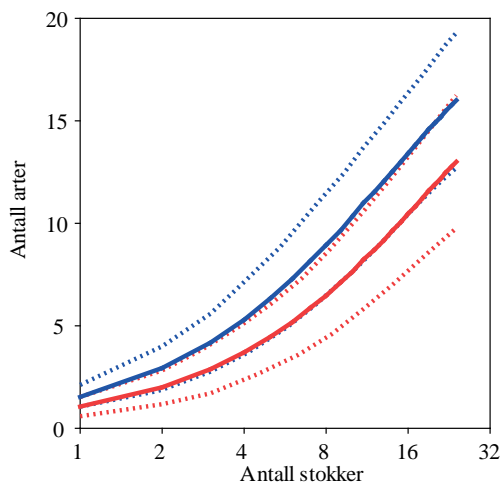
A, kjuker



B, alle arter



C, barksopper



D, kjuker

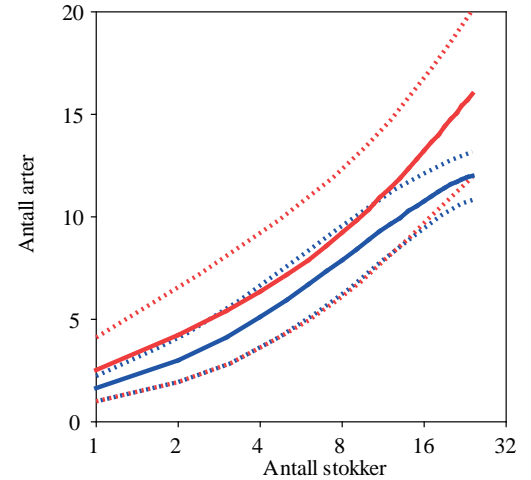


Fig. 5. Arts-akkumuleringskurver (rarefaction) for 1851 MIS-stokker (svart), 24 naturskog-stokker (rødt) og 24 kulturskog-stokker (blått) fra Oppkuven og kulturskogen omkring. (A) Kjuker samt barksoppene duftskinn og rynkeskinn. (B) Alle sopp-grupper (se tabell 1). (C) Barksopper. (D) Kjuker. (Stiplede linjer angir 95 % konfidensintervall. Merk at antall stokker er logaritmisk skalert).

var i svakt overtall i kulturskogen (16 vs. 13 arter) (Fig. 5C). Disse forskjellene var imidlertid ikke statistisk sikre. Skivesoppene og de ukjente basidiomycetene fordelte seg omtrent likt.

Bryter vi ned tallene til antall registrerte arter per stokk fant vi tilnærmet like tall når alle artsgruppene var med; i gjennomsnitt 4,0 (1-8) arter per stokk i naturskogen mot 4,3 (2-7) arter i kulturskogen (Fig. 6). Her var det imidlertid en statistisk sikker overvekt av kjuker i naturskogstokkene (gj. sn. 2,5 vs. 1,7 arter; $p = 0,04$), men bare en svak overvekt av barksopper i kulturskogstokkene (1,5 vs. 1,1 arter; $p = 0,21$).

De undersøkte stokkene varierte en god del i hvor lenge det var siden trærne hadde dødd. Fordi stokkene ble plukket ut for å være så like som mulig i nedbrytningsgrad (klasse 3), så må de stokkene som hadde dødd for kort tid siden ha blitt nedbrutt raskere enn de som hadde vært døde lenge. Det var en relativt klar sammenheng mellom "tid siden død" og artsrikhet ($R^2 = 0,16$, $p = 0,006$, $n = 48$); de som hadde vært døde lenge, dvs. de som hadde brukt lang tid på å nå nedbrytningsgrad 3, hadde færre arter enn de som hadde vært døde kort tid (Fig. 6). Dette kan kanskje tyde på at større artsrikhet bidrar til å bryte ned stokkene raskere. Det var ingen forskjell i nedbrytningshastighet mellom naturskog og kulturskog. Det var heller ingen statistisk sikre forskjeller i nedbrytningshastighet som kunne tilskrives årringbredde, alder på treet, eller stokkens diameter.

Antall arter av kjuker økte med økende størrelse (volum) på stokkene ($R^2 = 0,16$, $p = 0,006$, $n = 48$). Det var også en svak økning i antall kjuker med økende bonitet, men denne

sammenhengen var langt fra statistisk sikker. Barksoppene derimot viste ingen sammenheng hverken med stokkenes størrelse eller med bonitet.

Avstand fra naturskog

Død-ved-stokkene i kulturskogen lå spredt 0,1 til 1,8 km fra naturskogen. Det var en svak tendens til økende antall arter med økende avstand fra naturskogen, men dette var ikke statistisk sikkert, og det skyldtes kanskje at de tre nærmeste stokkene lå på lavproduktiv mark med relativt få arter (Fig. 7). Tre kulturskog-stokker var kolonisert av rødlistearten svartsonekjuka (*P. nigrolimitatus*). Disse var spredt over en avstand på 1,0, 1,1 og 1,8 km fra naturskogen. Ingen andre rødlistearter ble registrert i kulturskogstokkene.

Artssammensetning

Vi har sett at stokkene i natur- og kulturskog var relativt like hva angår artsrikhet og abundans. Hva så med artssammensetningen? Er det de samme artene som går igjen i begge miljøer?

For å vurdere dette gjorde vi en sammenligning av funn av kjuker og to barksopper (duftskinn og rynkeskinn) i de tidligere undersøkelsene av soppfloraen i Oppkuven naturreservat (MiS-data: til sammen 1851 stokker) med funn på de utvalgte stokkene i naturskogen (24) og kulturskogen (24). For å gjøre registreringene sammenlignbare regnet vi MiS-tallene om til forventet antall funn av arter i 24 stokker, og fordi MiS-registreringene kun baserte seg på funn av fruktlegemer, og dermed lavere oppdagbarhet, doblet vi forventningen av MiS-funn.

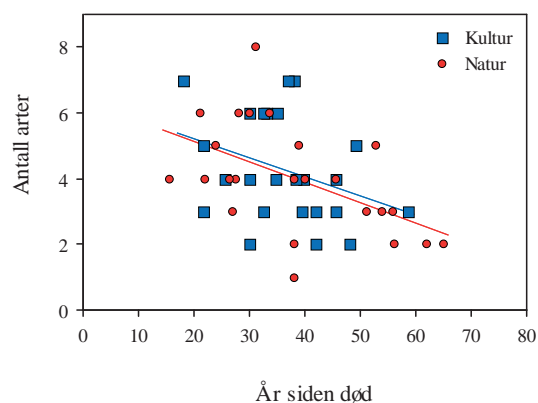


Fig. 6. Sammenhengen mellom antall registrerte arter av vedboende sopp og hvor lenge treet har vært dødt for 24 naturskog-stokker (rødt) og 24 kulturskog-stokker (blått).

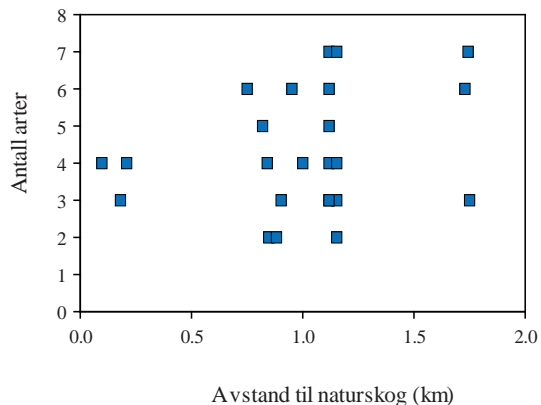


Fig. 7. Antall vedboende arter i kulturskog-stokker med økende avstand fra naturskog.

Grovt sett registrerte vi dobbelt så mange arter ved å bruke begge metoder sammenlignet med MiS-dataene som kun baserte seg på fruktlegemer (Fig. 5A).

Åtte arter var vanlige nok i MiS-dataene til at vi kunne forvente ett eller flere funn på 24 utvalgte stokker. Alle artene ble funnet i naturskog-stokkene, mens to arter manglet i kulturskog-stokkene (Fig. 8A, B). Disse to var fiolkjuka (*Trichaptum abietinum*) og duftskinn (*C. murrayi*). Fiolkjuka er beskrevet som en pionerart som koloniserer død ved på et tidlig stadium (Ryman og Holmåsén 1992, Ryvarden

1998, men se Renvall 1995). Siden våre stokker ble valgt ut i nedbrytningsgrad 3 kan fiolkjuka ha vært til stede tidligere. Duftskinn blir ansett å ha spesielle preferanser hva angår vedkvalitet, hvilket kan være en forklaring på fraværet i kulturskogen. Den finnes gjerne i partier på stokken med uregelmessig vekst (gankvist og krok), ofte knyttet til seintvoksende trær som har vært utsatt for snøbrekk eller andre skader (Haugset m.fl. 1996, Artsdatabanken 2010).

Svartsonekjuka (*P. nigrolimitatus*) er en hensynskrevende rødlisteart (NT) som var vanlig forekommende i MiS-undersøkelsen på

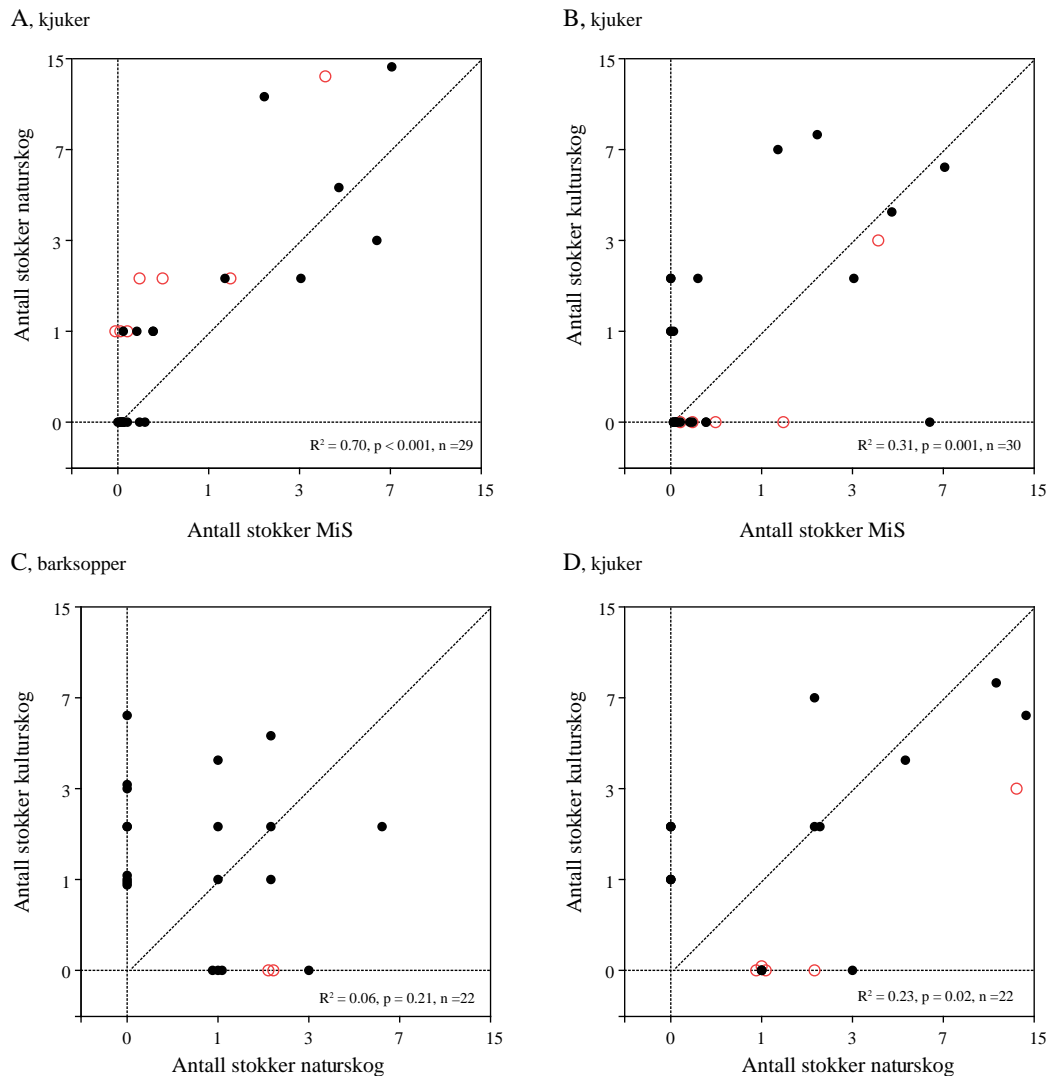


Fig. 8. Sammenligning av abundans (antall stokker med funn av en art) for arter i MiS-registreringene (regnet per 24 stokker), 24 naturskog-stokker og 24 kulturskog-stokker. Tallene er $\log_2(x+1)$ skalert. (A) Natur-stokker vs. MiS-stokker for kjuker samt barksoppene duftskinn og rynkeskinn. (B) Kultur-stokker vs. MiS-stokker for kjuker samt barksoppene duftskinn og rynkeskinn. (C) Kultur-stokker vs natur-stokker for barksopper. (D) Kultur-stokker vs natur-stokker for kjuker. Rødlistearter er merket rødt. Stiplet linje markerer like verdier for gruppene som sammenlignes.



Fig. 9. (A) Lappkjuke, (B) rynkeskinn, (C) rosenkjuke, (D) svartsonekjuke, alle røddlistearter funnet på Oppkuven.

Oppkuven. Arten er ansett som en gammel-skogsart, men ble funnet med mycel i tre stokker fra kulturskogen, en hyppighet som tilsvarte forventet frekvens fra MiS-dataene. Blant de 24 naturskog-stokkene var den en av de vanligste, med forekomst i over halvparten av stokkene, men med fruktlegeme bare på fire stokker.

Vi gjorde funn av til sammen fem røddlistearter i MiS-undersøkelsen (Tabell 1, Fig. 9). Tre av disse var så sjeldne at forventet frekvens på 24 stokker var langt under ett funn. Likevel ble alle røddlisteartene fra MiS, pluss to nye, registrert blant de 24 naturskog-stokkene (Fig. 8A). Bare svartsonekjuka ble funnet i kulturskog-stokkene (Fig. 8B). Det var en statistisk sikker overvekt av røddlistearter i naturskog-stokkene; syv røddlistearter ble funnet der, mens bare en av dem ble registrert i kulturskogen ($p = 0,03$). Det var også en statistisk sikker overvekt av regionalt sjeldne og uvanlige arter i naturskog-stokkene (9 vs. 2 arter; $p = 0,01$), og en tilsvarende overvekt av vanlige arter i kulturskog-stokkene (25 vs. 20) (Tabell 1).

En sammenligning av kjukene mellom naturskog-stokkene og kulturskog-stokkene viste at de lokalt vanlige artene var vanlige både i naturskogen og i kulturskogen (Fig. 8D). Syv arter ble funnet begge steder. De lokalt sjeldne

artene ble gjerne funnet kun i ett av miljøene. For barksoppene var situasjonen annerledes. Også her var 7 arter felles for skogtypene, men i motsetning til kjukene var de lokalt sjeldne barksoppene i naturskogen ofte lokalt vanlige i kulturskogen og vise versa (Fig. 8C). Mens det for kjukene var et statistisk positivt forhold mellom artenes abundans i begge miljøer ($R^2 = 0,23$, $p = 0,02$, $n = 22$), var det for barksoppene ingen, eller en svak negativ sammenheng ($R^2 = 0,08$, $p = 0,21$, $n = 22$).

Diskusjon

Den "usynlige" delen av mangfoldet

Kartlegging av soppfloraen ved observasjoner av fruktlegemer og molekylær identifisering av mycel supplerte hverandre til en viss grad i denne undersøkelsen. Noen arter som ble observert med fruktlegemer ble ikke identifisert molekylært, men de fleste arter ble funnet molekylært med eller uten synlige fruktlegemer. Grovt sett registrerte vi dobbelt så mange arter ved å bruke begge metoder sammenlignet med MiS-dataene som kun baserte seg på fruktlegemer.

At ikke alle fruktifiserende arter ble identifisert gjennom molekylære metoder skyldes at vi kun studerte tre tynne stammeskiver (gj.sn. 3

cm) fra rotenden, midt på stokken, og i øvre del av stokken. I volum av stokken utgjør stammeprøvene mindre enn 1 %. Ekstrapolering av rarefaction-kurvene antyder at vi trolig bare har registrert 20-30 % av artene som faktisk var til stede i 24 undersøkte stokker, og kanskje bare 10-15 % av artene i hele Oppkuven. Dette er kun arter som lever på granstokker. Vi kan derfor slå fast at den "usynlige" delen av artene utgjør majoriteten av mangfoldet på et gitt tidspunkt.

Det at artene ikke fruktifiserer kan skyldes at de kun er til stede som enkjernemycel (monokaryotisk). De aller fleste basidiomycetene må finne en genetisk forskjellig partner for å danne parkjernemycel (dikaryotisk) og fruktifisere (Stenlid 2008). Mange av de sjeldne artene kan være så sjeldne at de vanskelig treffer en partner, og dermed forblir sterile i stokken som enkjernemycel. Vi observerte at langt færre av artene som var til stede i kulturskog-stokkene produserte fruktlegemer enn artene i naturskogen. Mangel på kompatibel partner kan være én grunn til dette. En annen og kanskje mer sannsynlig forklaring er at kulturskog-stokkene var mindre i volum enn naturskog-stokkene. Det er kjent at mange sopper trenger å bygge opp en viss biomasse for å kunne produsere fruktlegemer (Moore m.fl. 2008). For kjukene var det en positiv sammenheng mellom stokkens størrelse og forekomst av fruktlegemer. Vår undersøkelse har imidlertid for lite omfang til å fastslå sikkert hvorfor det var så få fruktlegemer i kulturskogen. Dessuten ble registreringene gjennomført to forskjellige år, noe som kan ha påvirket resultatet. Fenomenet er imidlertid interessant blant annet fordi det tidligere har vært rapportert om lavere artsrikhet i kulturskog sammenlignet med naturskog i undersøkelser basert på fruktlegemer (Stokland og Larsson 2011).

Spredning til kulturskogen

Det var ingen sammenheng mellom antall arter i kulturskog-stokkene og deres avstand til naturskogen i dag, hverken for kjuker, barksopp eller alle artene samlet. For kjukene gjenspeilet frekvensen av artene i kulturskogen også i store trekk frekvensen i naturskogen på Oppkuven. Men kan det ha vært rester av naturskog tidligere som har forkortet spredningsavstandene? Stokkene vi studerte i kulturskogen stammet fra granplantinger etter de første flatehogstene omkring Oppkuven i perioden 1932-1940. Etter et opphold i hogsten under krigen, ble resten

av gammelskogen snauhogd i perioden 1947-1950. Etter dette var det en periode på 10-30 år fra de siste restene av naturskog ble hogd til den nye død-veden ble dannet på 1960-, 70- og 80-tallet.

Det er en mulighet for at noen av soppene kan ha spredt seg fra død-ved-rester fra den opprinnelige naturskogen til de nye kulturskog-stokkene. Vi tror imidlertid at en slik spredningshistorikk har hatt liten betydning av to grunner. For det første var det sannsynligvis mindre død ved i gammelskogen i 1950 enn det er i dag, fordi skogen den gang hadde vært plukkhogd gjennom lang tid (Groven m.fl. 2002, Rolstad m.fl. 2002a, Storaunet m.fl. 2011). Etter at flateskogbruket ble innført gikk man vekk fra plukkhogsten, og mye av den døde veden vi finner i naturskogen på Oppkuven i dag er dannet etter 1950. For det andre ville død-veden som var til stede i naturskogrestene på 1950-tallet være sterkt nedbrutt når den nye død-veden ble dannet på 1960-, 70-, og 80-tallet.

Mye taler for at de fleste soppene i kulturskogen derfor har kolonisert stokkene via langdistanse-spredning fra kilder i naturskog 1-2 km eller lengre unna, med bidrag fra Oppkuven naturreservat, fra naturskogrester vest for Heggelivann, og områder kanskje enda lengre unna. Stokkene i kulturskogen hadde vært døde i 20-45 år, og i løpet av den tiden har de akkumulert en artsrikdom tilsvarende den vi fant i naturskogen. Nedbrytningshastigheten var også den samme i kulturskogen som i naturskogen. Vi konkluderer derfor med at de vedboende soppene ikke har vært begrenset av dårlig spredningsevne for avstander på 1-2 km og tidsperioder på 20-45 år.

Vår konklusjon om at vedboende sopper har god spredningsevne samsvarer med flere tidligere undersøkelser. En svensk sporefangst-studie av barksoppen rynkeskinn (*P. centrifuga*) konkluderte med at denne arten hadde god spredning av sporer i det minste opp til 1 km, som var maksimal avstand i undersøkelsen (Nordén og Larsson 2000). I et annet sporefangst-forsøk, utført med petriskåler på taket av Botanisk institutt ved Universitetet i Göteborg, ble flere sjeldne arter registrert hvis nærmeste kjente forekomster befant seg i 400-1000 km avstand (Hallenberg og Küffer 2001). I en svensk undersøkelse av torvmoser (*Sphagnum*), som har vesentlig større sporer enn de fleste basidiomyceter, fant Sundberg m.fl. (2006) ingen spredningsbegrensning opp til 40 km.

Flere molekylære studier har vist at basidio- myceter synes å være lite genetisk differensiert og at de derfor må ha god spredningsevne, f.eks. rødbrandkjuke *Fomitopsis pinicola* (Högberg m.fl. 1999), svartsonekjuke *P. nigrolimitatus* (Kausarud og Schumacher 2002), fiolkjuke *Trichaptum abietinum* (Kausarud og Schumacher 2003a), og rosenkjuke *F. rosea* (Kausarud og Schumacher (2003b)). Enkelte studier har antydnet mer markert genetisk differensiering (Högberg og Stenlid 1999), men dette skyldes trolig for få studerte individer i materialet (Kausarud og Schumacher (2003b)).

Kortdistanse- vs. langdistanse-spredning

Det er godt kjent at fordelingen av sporer avtar logaritmisk eller log-logaritmisk (power) med økende avstand fra kilden (f.eks. Nordén og Larsson 2000, Stenlid og Gustafsson 2001, Sundberg 2005), men i følge Hallenberg og Küffer (2001) og Sundberg m.fl. (2006) gjelder dette bare i nærheten av kilden, altså kortdistanse-spredning. Sopp har generelt svært små spredningsenheter. For artene i vårt materiale varierer størrelsen fra 3-10 µm, og det er ingen markert forskjell mellom kjukene og barksoppene eller mellom de sjeldne og vanlige artene (Ryman og Holmåsen 1992). For så små sporer er terminalfarten (hastigheten til et legeme som faller mot bakken når tyngdekraften er like stor som luftmotstanden) så lav (0,1-5 mm i sekundet) at de lett virvles opp i luften av små turbulenser (Kuparinen m.fl. 2007). Slike "sporeskyer" vil kunne spres over store avstander på en uforutsigbar måte.

Utover en viss avstand vil man ikke lenger kunne skille spredningen fra en bestemt kilde fra den generelle bakgrunnsspredningen. På korte distanser, kanskje opp til noen hundre meter, vil man derfor kunne finne at koloniseringen av ny død ved avtar med økende avstand fra kilden (Edman m.fl. 2004). På lengre avstand vil derimot nykolonisering være mer bestemt av den regionale fordelingen av artenes sporer som finns i luftens sporesky (Sundberg m.fl. 2006). I naturskogen på Oppkuven produserte f.eks. rødbrandkjuke (*F. pinicola*) ca hundre ganger flere fruktleger, og dermed sporer, enn rosenkjuke (*F. rosea*), et forholdstall som også vil gjelde for sporeskyen på lengre avstander. Stokkene som ligger i kulturskogen utenfor naturskogen vil derfor treffes ca hundre ganger oftere av sporer fra rødbrandkjuke enn rosenkjuke. For stokkene som ligger nær

rosenkjuke vil forholdet være annerledes, avhengig av hvor mange rødbrandkjuker som finnes i nærheten.

Forskjeller mellom naturskogen og kulturskogen

Stokkene i naturskogen var i snitt 2,2 ganger større (i volum) enn stokkene i kulturskogen, og det var 6,3 ganger flere stokker i naturskogen. I sum var det derfor nesten 14 ganger mer død ved (i volum) i naturskogen enn i kulturskogen. Samlet utgjorde prøveskivene vi tok ut fra stokkene noe mindre areal (ca 2/3) i naturskogen enn i kulturskogen, hvilket innebærer at vi kan ha underestimert artsantallet noe i naturskogstokkene. Vi fant imidlertid ingen sammenheng mellom prøveflateareal og antall arter, så forskjellene var trolig ubetydelige. Vi konkluderer derfor med at totalt antall arter, regnet per volumenhet, var omtrent det samme for stokkene i naturskogen og i kulturskogen, med en overvekt av kjuker i naturskogen og like mange eller en svak overvekt av barksopper i kulturskogen. Totalt antall arter regnet per stokk, eller per arealenhet skog må imidlertid ha vært vesentlig høyere i naturskogen. Hvor mye høyere er vanskelig å anslå, da sammenhengen mellom mengde død ved og antall arter ikke er lineær.

Mens det for kjukene var en økning i antall arter med økende størrelse på stokken, var det ingen slik sammenheng for barksoppene. I Finland har Junninen m.fl. (2006) kommet til samme resultat, selv om de studerte furustokker. Fordi mange barksopper er ettårige og lever mer på overflaten av stokkene enn kjukene, vil de trolig favoriseres når stokkene har små dimensjoner, fordi mange små stokker har større overflate per volumenhet enn store stokker (Junninen m.fl. 2006). Den største forskjellen mellom naturskog- og kulturskogstokkene i vårt materiale var imidlertid antall arter med synlige fruktleger av kjuker. Her fant vi en klar sammenheng med størrelsen på stokkene.

Blant kjukene var det relativt godt samsvar i lokal abundans (antall funn) mellom natur- og kulturskogstokkene; de lokalt vanlige artene var vanlige begge steder og de lokalt sjeldne artene var sjeldne begge steder. Blant barksoppene var det en tendens til det motsatte. Rødlisteartene og de regionalt sjeldne og uvanlige artene forekom imidlertid oftere i naturskogstokkene. Skyldes dette at de regionalt sjeldne og rødlistede artene har dårligere spredningsevne enn de vanlige artene?

Vi kan vanskelig se at det skulle være tilfelle. Sporeproduksjon og sporestørrelse er ikke forskjellig mellom de vanlige og sjeldne artene (Ryman og Holmåsén 1992). Men som nevnt tidligere vil mengden sporer fra et fruktlegeme avta logaritmisk eller log-logaritmisk (power) med avstanden i nærområdet til kilden, kanskje opp til noen ti-talls eller hundre meter (Hallénberg og Küffer 2001, Sundberg 2005). Lokalt vil derfor sjeldne arter kunne opprettholde en populasjon hvis mengden død ved er stor. Utover denne kortdistanse-spredningen vil imidlertid den regionale "sporeskyen" overskygge den lokale spredningen. Da vil den regionale mengden av sporer være bestemmende for hvorvidt artene vil kolonisere nydannet død ved, mens avstandene i seg selv vil ha liten betydning. Artenes konkurransevne og krav til kvalitet på død ved og nærmiljø vil være avgjørende. Dessuten vil tiden også spille inn; jo lenger tid, desto flere treff av sporer, og dermed større sjanse for vellykket etablering. Det vil føre for langt å diskutere alle enkeltartene her, dessuten er vårt materiale for lite til å trekke bastante konklusjoner. Vi skal derfor bare kort ta opp noen eksempler.

Duftskinn (*C. murrayi*) har vi nevnt tidligere med dens mulige tilknytning til seintvoksende trær som har vært utsatt for snøbrekk eller andre skader. Rosenkjuke (*F. rosea*) er en annen sjelden rødlisteart som hovedsakelig finnes i eldre naturskog. En svensk undersøkelse har vist at rosenkjuke er mer effektiv enn rødrandkjuke til å bryte ned død ved med smale årringer, mens det motsatte er tilfelle for stokker med brede årringer (Edman m.fl. 2006). I vårt materiale var årringbredden i kulturskog-stokkene dobbelt så brede som i naturskog-stokkene. Rosenkjuka var imidlertid så sjelden at vi ikke kunne fastslå om årringbredden var utslagsgivende for dens tilstedeværelse.

Lappkjuke (*A. lapponica*) er en sjelden rødlisteart som nesten utelukkende er funnet i eldre naturskog, men enkelte funn er også gjort i ungskog (Renvall 1995, Junninen m.fl. 2006). I naturskogen på Oppkuven forekom arten i et slikt antall at vi kunne forvente enkelte funn

også i kulturskogen. Lappkjukas fruktlegemer ser imidlertid ut til å vokse ut gjennom sprekker i de døde stokkene (Røsok 1998). Det kan derfor spekuleres i om arten koloniserer barkbilledrepte trær, som gjerne tørker og sprekker opp, før de faller til bakken. Flere av naturskog-stokkene hadde slike sprekker, mens kulturskog-stokkene som regel var glatte og neppe hadde stått som døde trær lenge før de falt over ende.

Gul snyltekjuke (*Antrodiella citrinella*) ble identifisert molekylært på en av naturskog-stokkene i vårt materiale uten at vi oppdaget fruktlegemer. Fordi arten er funnet få ganger er den rødlistet som sårbar (VU). Den fruktifiserer hovedsakelig som en parasitt på rødrandkjuke, og det var da også rødrandkjuke til stede med fruktlegeme på denne stokken. Lite er kjent om mycelet kan leve i stokken ellers. Nylig viste en tysk undersøkelse at arten har god spredningsevne, og at den hyppig koloniserer skogbestand med nydannet død ved der rødrandkjuka allerede er tilstede (Bässler og Müller 2010).

Konklusjon

I denne undersøkelsen av grantilknyttede vedboende sopp (basidiomyceter) i naturskog på Oppkuven og omliggende kulturskog har vi ikke funnet indikasjoner på at arter innen gruppene kjuker og barksopper er begrenset av dårlig spredningsevne. Dette gjelder for avstander på 1-2 km og tidsperioder på 20-45 år. Denne konklusjonen understøttes av en rekke andre studier av vedboende sopp i Norge, Sverige og Finland de siste årene. Resultatene viser videre at det er forskjeller i artssammensetningen mellom naturskog og kulturskog, bl.a. er det flere rødlistearter i naturskogen. Disse forskjellene kan vanskelig forklares ut fra spredningsevne, men skyldes sannsynligvis forskjeller i dødvedens kvalitet, samt tilfeldig etablering av regionalt sjeldne arter (jfr. jo sjeldnere en art er, desto lenger tid trengs for kolonisering gjennom langdistanse-spredning). Stokkene i naturskogen var dessuten gjennomgående eldre, av større dimensjoner, og med smalere årringer, enn stokkene i kulturskogen.

Rødrandkjuke var en av de vanligste artene på Oppkuven.

© Foto: Svein Grønvold



5

SPREDNING AV MYKORRHIZASOPP TIL GRANPLANTEFELT PÅ VESTLANDET

Ivar Gjerde, Tor Erik Brandrud og Magne Sætersdal

Innledning

Mykorrhizasoppene utgjør en stor gruppe arter som er vidt utbredt i skog. De kjennetegnes ved at de danner symbiotiske forhold med planterøtter, noe som innebærer fordeler for begge parter. Mykorrhiza er spesialiserte strukturer av sopp- hyfer omkring (ektotrof mykorrhiza) eller inne i planterøttene (endotrof mykorrhiza), og dette gir næring til soppen og bidrar til forbedret opptak av mineraler og vann hos plantene. Våre skog- dannende treslag er mer eller mindre avhengige av mykorrhiza. Til mykorrhizasoppene hører blant annet vanlige matsopper som kantarell, steinsopp og piggsopp. Alle disse artene danner ektotrof mykorrhiza, hvor sopp- hyfene danner en kappe (mantel) omkring de ytterste finrøttene hos trær- ne. Det er denne gruppen av mykorrhizasopp vi fokuserte på i vår undersøkelse.

Det aller meste av mykorrhizasoppen be- finner seg nede i jorden i form av et nettverk av sopp- hyfer (mycel), mens det folk flest forbin- der med sopp er soppens fruktlegemer. Disse bryter seg vei opp til overflaten for å slippe ut sporer slik at soppen kan spre seg til andre om- råder. Størrelsen på sporene varierer fra noen få tusendels millimeter til noen hundredels milli- meter. Den viktigste spredningsmåten er med vind, men også vann og dyr regnes for viktige medier for spredning (se Rolstad og Gjerde 2003). En etablering av soppen på et nytt sted skjer hos de fleste mykorrhizasopp ved spiring av sporer til enkjernemycel og en sammensmel- ting av to slike til en felles hyfetråd, som så kan danne parkjernemycel og et nytt soppindivid.

Mange mykorrhizasopp har gjennom evolu- sjon spesialisert seg på et bestemt treslag i en slik grad at de regnes som avhengig av denne arten. Vi regner med at det finnes 55 arter my- korrhizasopp i Norge som er avhengig av røtt- ene hos arter i granslekten (*Picea*) for å vokse og å produsere fruktlegemer (Vedlegg 5.1). Når

forekomster av slike arter påvises i ny granskog kan vi gå ut fra at de er et resultat av spred- ning fra andre områder med gran. Vi kan så- ledes avgrense potensielle spredningskilder til forekomster av gran, og dette er spesielt nyttig når vi studerer spredning hos mykorrhizasopp på Vestlandet. På Vestlandet finnes det nem- lig enkelte mindre granskoger som har etablert seg for lenge siden ("naturgranskoger"), mens landsdelen ellers i liten grad er kolonisert av tre- slaget etter siste istid. Til gjengjeld er det plantet en hel del gran de siste 100 år, og særlig i perio- den 1950-1980. Gran utgjør nå ca 18 % av det produktive skogarealet i landsdelen (Larsson og Hysten 2007).

I området Voss-Granvin finnes det største området (ca 10 km²) med naturlig forynget granskog i Hordaland, og pollenanalyser angir at opprinnelsen ligger ca 600 år tilbake i tid (Hafsten 1992). I det samme området finnes arealer med opp til 70 år gammel plantet gran- skog. Felles for både naturlig forynget og plantet granskog i området er at de er geografisk isolert fra sammenhengende granskogsområder på Østlandet med minst 120 km (Valdres, Halling- dal). Denne fordelingen av granskog gir mulig- het for å studere i hvilken grad mykorrhizasopp er i stand til å kolonisere nye arealer over kjente avstander i tid og rom, og var utgangspunktet for at prosjektet ble lokalisert til Voss og tilgrens- ende arealer.

Granavhengige sopparter på Vestlandet må opprinnelig ha kommet fra granområder med en lengre historie. Naturgranskogen i Voss kom- mune har hatt ca 600 år på seg for kolonisering av granavhengige mykorrhizasopp, mens gran- plantefeltene har hatt maksimalt 70 år på seg. Denne historikken vil kunne gi bestemte møn- stre i soppenes geografiske utbredelse, avhen- gig av hvor raskt kolonisering av ny granskog skjer. En hypotese er således at artene over et

lenger tidsrom har kolonisert naturgranskogen ved langdistansespredning, og at det nå foregår en gradvis spredning til plantefelt i økende avstand fra det relativt store kildeområdet på Voss. Hvis dette er tilfellet skal vi kunne registrere en avtagende artsrikhet i plantefeltene med økende avstand fra Voss. Alternativt kan man tenke seg at ny skog koloniseres relativt raskt ved langdistansespredning fra mange kilder, slik at avstand til den gamle naturgranskogen har liten eller ingen betydning. Sentrale spørsmål i undersøkelsen har derfor vært: (1) I hvilken grad har granavhengig mykorrhizasopp klart å spre seg til granskog på Vestlandet?, (2) påvirker avstanden fra naturgranskogen på Voss artsmangfoldet i granplantefelt?, og (3) er det vesentlige forskjeller i artssammensetningen i naturgranskog og granplantefelt?

Studieområder og feltarbeid

Hovedområdet med naturlig granskog på Voss strekker seg fra Vangsvatnet i vest til Bulko på grensen til Granvin kommune i øst (Fig. 1). I dette området valgte vi ut 5 lokaliteter i eldre skog som tidligere har vært drevet med selektive hogster og naturlig foryngelse. I tillegg valgte vi ut 5 lokaliteter bestående av yngre granbestand plantet etter flatehogst. Disse 10 lokalitetene representerte altså eldre skog og yngre plantefelt

innen området for naturgranskog på Voss. Vi beveget oss deretter østover for å plukke ut 5 lokaliteter i yngre granplantefelt i Granvin kommune (5-7 km fra østlige enden av naturgranskogen) og 5 lokaliteter i yngre plantefelt i Ulvik kommune (13-18 km fra naturgranskogen) (Fig. 1). I tillegg ble det lagt ut 5 lokaliteter i gammel granskog i Valdres, og 5 lokaliteter i yngre granplantefelt i samme områdene (Fig. 2).

Hensikten med lokalitetene i Valdres var å representere artssamfunnet av mykorrhizasopp i de vestligste utløperne av den østnorske granskogen, områder som utgjør de nærmeste potensielle spredningskildene for kolonisering av granskogene på Vestlandet. Lokalitetene ble plukket ut med tanke på at de skulle være så like som mulig med hensyn til marktyper. Vi avgrenset derfor utvalget til skog i hellende terreng med innslag av grunnlendt lågurtmark (Fig. 3). Slike marktyper er rike på mykorrhizasopp, og mange av de grantilknyttete artene foretrekker lågurtgranskog. Undersøkelsesområdet innen hver lokalitet varierte mellom 5 og 20 dekar, og var som oftest nordvendte (Tabell 1). Avgrensningen ble foretatt på grunnlag av marktype, og kartfestet ved hjelp av GPS-målinger. Lokalitetene utgjorde som oftest en del av et granbestand, men krysset noen ganger bestandsgrensene.

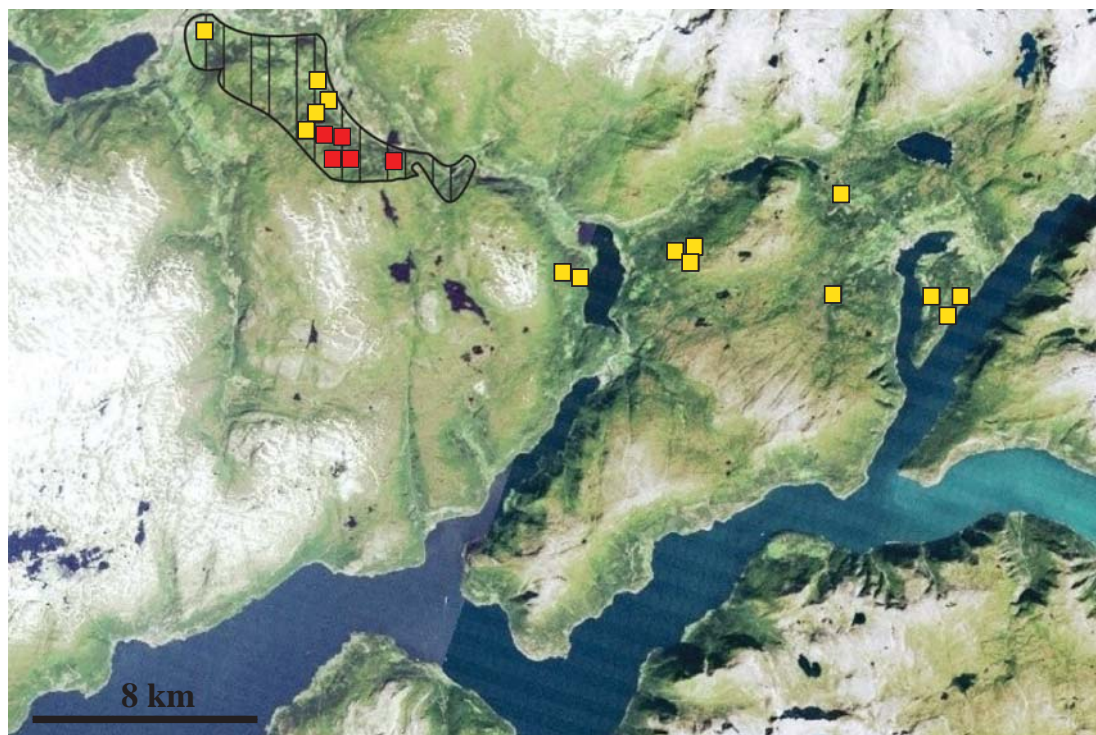


Fig. 1. Prøveflater undersøkt for mykorrhizasopp i området med naturgranskog på Voss (skravert område), og i granplantefelt i ulik avstand fra naturgranskog i Voss, Granvin og Ulvik kommuner. Flater i eldre skog er vist med rødt og flater i yngre plantefelt med gult.

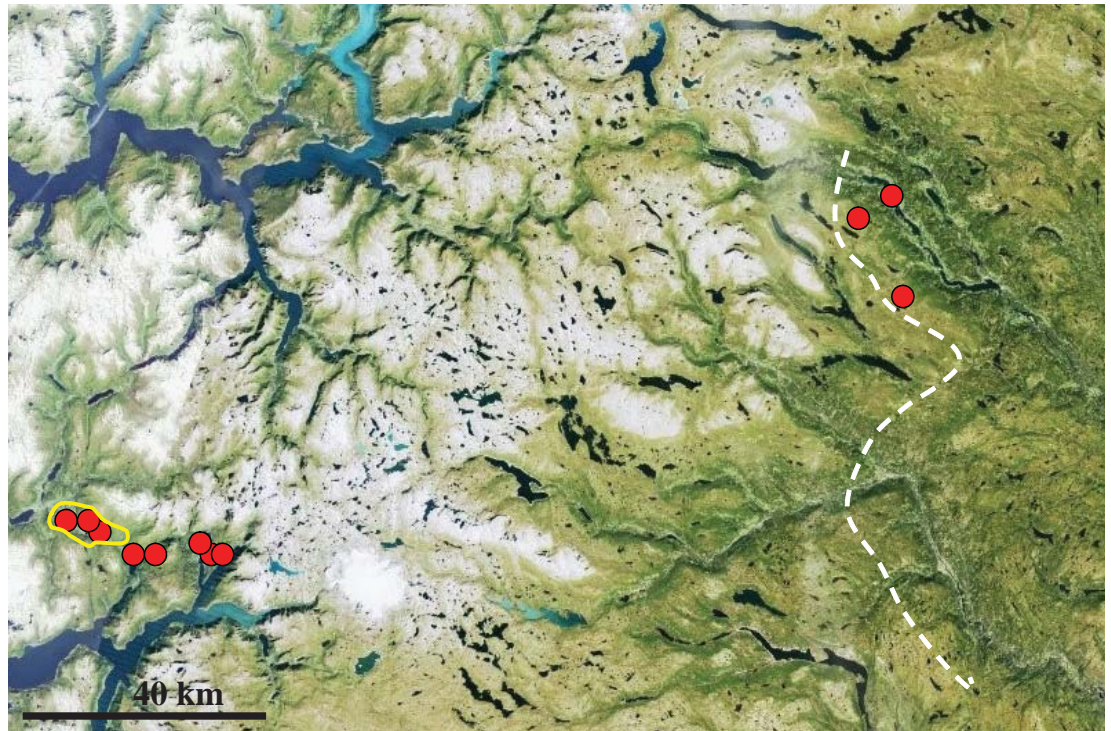


Fig. 2. Områder for undersøkelsene av mykorrhizasopp på Vestlandet og i Valdres. Stiplet linje angir vestgrense for sammenhengende naturgranskog.

Hver lokalitet ble undersøkt for mykorrhizasopp to ganger hver høst (tidlig og sen høst) i tre år, og alle fruktlegemer ble artsbestemt og registrert. Fruktlegemer fra registrering tidlig høst ble fjernet fra skogbunnen, slik at vi kunne summere antall fruktlegemer fra de to registreringene. Registreringen ble gjennomført i årene 2005-2007, med unntak av to lokaliteter hvor vi benyttet registreringer fra 2003 sammen med 2005 og 2006. Dette fordi det ble foretatt hogst på disse lokalitetene vinteren 2006/2007.

Analyser

Både artssammensetning og artsrikhet er interessante størrelser i studier av spredning, og kan studeres på ulik arealskala. Fordi artsrikhet normalt øker med areal og antall individer, så må man ha kontroll over disse størrelsene når det gjøres sammenligninger mellom områder. Rarefaction er en metode som gir muligheter for meningsfulle sammenligninger mellom ulike datasett (Gotelli og Colwell 2001). I to datasett med ulikt antall individer trekkes individer tilfeldig fra det store datasettet tilsvarende antallet i det lille datasettet, og vi får således en riktig sammenligning av artsrikhet. Det var imidlertid vanskelig å anvende antall individer i vårt tilfelle fordi registreringene er basert på fruktlegemer, og vi ikke har kontroll over hvilke fruktlegemer som tilhører samme individ på de ulike

registreringstidspunktene. Her har vi valgt å se bort fra antall fruktlegemer i analysene av artsrikhet og bare regne med til stede/ikke til stede av arten på lokaliteter. Når arten er til stede på en lokalitet kaller vi dette en "forekomst", og vi benyttet forekomstdata som utgangspunkt når vi så på artsrikhet i forhold til areal som var undersøkt for sopp. Sammenligninger av artsrikhet ble gjort både på lokalitetsnivå og samlet for grupper av fem lokaliteter i hver kommune. For lokalitetsdataene ble antallet arter justert til en verdi tilsvarende forventet artsantall for et areal på 10 dekar for alle lokalitetene. Forskjeller i lokalitetenes artssammensetning ble undersøkt ved hjelp av DCA-ordinasjon (Hill og Gauch 1980).

Sporeproduksjonen er viktig for spredning, og denne øker med produksjonen av fruktlegemer. Det ble også antatt at produksjonen av fruktlegemer sier noe om vitaliteten og hvor vanlige artene er på lokaliteten. Vi beregnet tettheten av fruktlegemer per arealenhet og sammenlignet lokalitetene.

Resultater

I alt ble det registrert 347 arter av mykorrhizasopp på de 30 lokalitetene (Tabell 1 og Vedlegg 5.2), og av disse er 45 arter regnet for å være avhengige av gran (Vedlegg 5.1).

Tabell 1. Areal, alder, høyde over havet og helningsretning (eksposisjon) for undersøkte lokaliteter.

Lokalitet	Areal (daa)	Alder ¹	H.o.h. (m)	Eksposisjon
Voss gammelskog (VG)				
1	13.1	90	350	NØ
2	14.8	90	350	NØ
3	17.9	90	450	NØ
4	14.1	90	450	NØ
5	16.9	70	280	N
Voss plantefelt (VP)				
1	15.6	25	270	NØ
2	6.8	30	320	NØ
3	12.2	35/60	460	NØ
4	18.8	35	250	NØ
5	12.0	40/45	220	NV
Granvin plantefelt (GP)				
1	12.7	30/50	200	NØ
2	6.5	60	170	NØ
3	5.9	30	185	NV
4	7.6	30	210	NV
5	8.4	55	220	NV
Ulvik plantefelt (UP)				
1	5.9	65	270	V
2	4.8	65/70	250	SØ
3	6.1	60	150	V
4	14.4	30	150	Ø
5	6.3	55	180	SØ
Valdres gammelskog (SG)				
1	12.0	80	600	NØ
2	12.7	70	600	NØ
3	8.8	80	470	NØ
4	16.2	80	680	NØ
5	7.4	80	470	Ø
Valdres plantefelt (VP)				
1	20.2	30	550	NØ
2	10.1	25	580	NØ
3	8.6	30	580	NØ
4	8.1	30/40	580	NØ
5	10.4	30	530	NØ

¹Husholdningsalder, noen lokaliteter består av to bestand med ulik alder.

Sopp i gammel granskog på Voss og i Valdres
 Når vi sammenlignet de 5 lokalitetene i gammelskog på Voss med de 5 lokalitetene i gammelskog i Valdres var det klart at det akkumulerte antallet granavhengige arter var lavere på Voss (Fig. 4A). Det ble funnet 39 slike arter i Valdres og 32 på Voss. En tilsvarende forskjell mellom Valdres og Voss ble imidlertid også funnet for andre mykorrhizasopp i gammelskog: 176 arter i Valdres og 145 arter på Voss (Fig. 4B). Gammelskogen på Voss hadde altså et generelt lavere antall arter enn gammelskogen

i Valdres, der artsantallet på Voss lå på 82 % av artsantallet i Valdres både for granavhengige arter og for andre mykorrhizasopp. Når vi tok hensyn til at samlet undersøkt areal på Voss var 35 % større enn i Valdres, var artsantallet på Voss ca 77 % av artsantallet i Valdres for begge gruppene (Fig. 4A og B). På lokalitetsnivå var det også en klar tendens til høyere antall arter i Valdres, og 4 av 5 lokaliteter i Valdres hadde flere arter enn den rikeste lokaliteten på Voss.

Det ble funnet 10 granavhengige arter i gammelskogen i Valdres som ikke ble funnet



Fig. 3. Eksempler på lokaliteter som ble undersøkt for mykorrhizasopp: (A) Gammel skog på Voss, (B) gammel skog i Slidre, Valdres, (C) 30 år gammelt plantefelt i Granvin og (D) 25 år gammelt plantefelt i Slidre. Foto: Tor Erik Brandrud.

på Voss, og 3 granavhengige arter på Voss som ikke ble funnet i Valdres. Det betyr at av de 42 granavhengige artene som til sammen ble registrert i gammelskog i Valdres og på Voss, så var 29 (69 %) felles for begge områdene. Disse forskjellene i artssammensetning kommer også tydelig frem når vi ser på de enkelte lokalitetene, der gammelskogs-lokalitetene på henholdsvis Voss og i Valdres ligger helt adskilt i to grupper på ordinasjonsdiagrammet (Fig. 5). Artene som ble funnet i Valdres, men ikke på Voss hørte til slektene vokssopp (*Hygrophorus*), risiker (*Lactarius*), slørsopp (*Cortinarius*),

brunpigg (*Hydnellum*) og storpigg (*Sarcodon*). Antall arter vokssopp, og slekter med harde piggsopper som brunpigg og storpigg, var underrepresentert på Voss.

Plantefelt versus gammelskog

I plantefeltene på Voss ble det funnet 29 granavhengige arter. Dette var 3 arter færre enn i gammelskogen på Voss, men undersøkt areal var mindre enn i gammelskogen. Når vi korrigerte for undersøkt areal var antall arter 29 mot 30,5 (Fig. 4A). Ubetydelige forskjeller mellom gammelskog (39 arter) og plantefelt (38 arter)

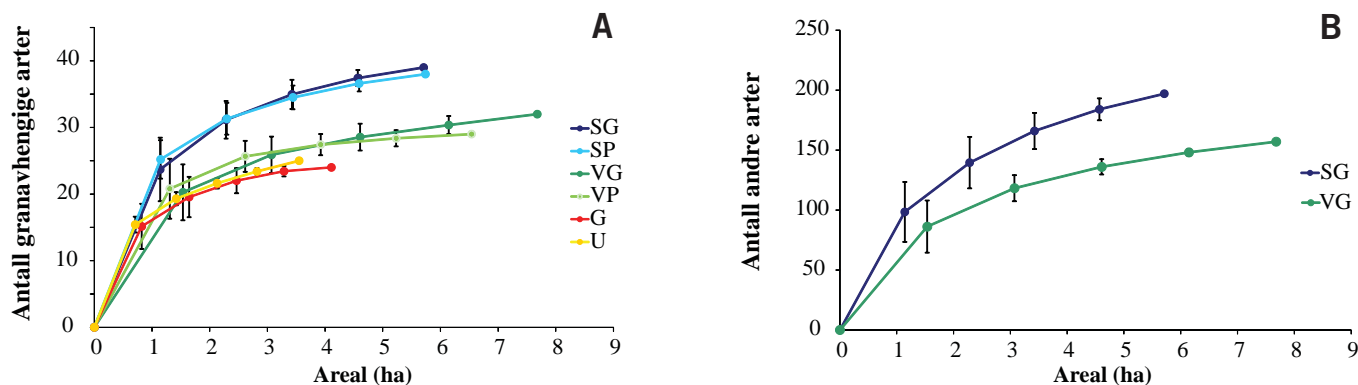


Fig. 4. Det ble registrert flere arter mykorrhizasopp i granskog i Valdres enn på Vestlandet både for (A) granavhengige arter og (B) andre mykorrhizasopp. SG=Valdres gammelskog, SP=Valdres plantefelt, VG=Voss gammelskog, VP=Voss plantefelt, G=Granvin plantefelt, U=Ulvik plantefelt. Antall arter er angitt med standardavvik.

ble for øvrig også registrert i Valdres (Fig. 4A). Vi fant ingen sammenheng mellom plantefeltens alder og antall arter av granavhengige mykorrhizasopp.

Forskjellene i artssammensetningen av granavhengige arter mellom gammelskog og plantefelt på henholdsvis Voss og i Valdres var relativt små sammenlignet med forskjellene i artssammensetning mellom Voss og Valdres (Fig. 5). Flere arter hadde tyngdepunktet i gammel skog, men bare en av de granavhengige artene (*Lactarius lignyotus*) viste klar preferanse for gammelskog både på Voss og i Valdres. Enkelte sjeldne arter ble bare funnet i gammel skog, slike som grangråkjuke (*Boletopsis leucomelaena*; Voss) og duftbrunpiggg (*Hydnellum suaveolens*; Valdres). Tilsvarende ble flere granavhengige arter funnet å ha tyngdepunktet i

plantefelt, hvilket var mest tydelig for olivenbrun voksopp (*Hygrophorus olivaceoalbus*), mørk-prikket vokssopp (*H. pustulatus*), blåbelteslørsopp (*Cortinarius collinitus*) og pionérslørsopp (*Cortinarius spadicellus*) (Fig. 6) (se Vedlegg 5.1).

Sopp i plantefelt i økende avstand fra naturgranskogen på Voss

I plantefeltene i Granvin og Ulvik ble totalt registrert henholdsvis 24 og 25 granavhengige arter, 5-6 arter mindre enn i plantefeltene på Voss, men fordi lokalitetene samlet hadde mindre areal var forskjellen i artsrikhet i realiteten bare 2-3 arter og ikke statistisk sikker (Fig. 4A). En svak tendens i materialet kan sies å være til stede i og med at akkumuleringkurvene for både Granvin og Ulvik lå under begge kurvene

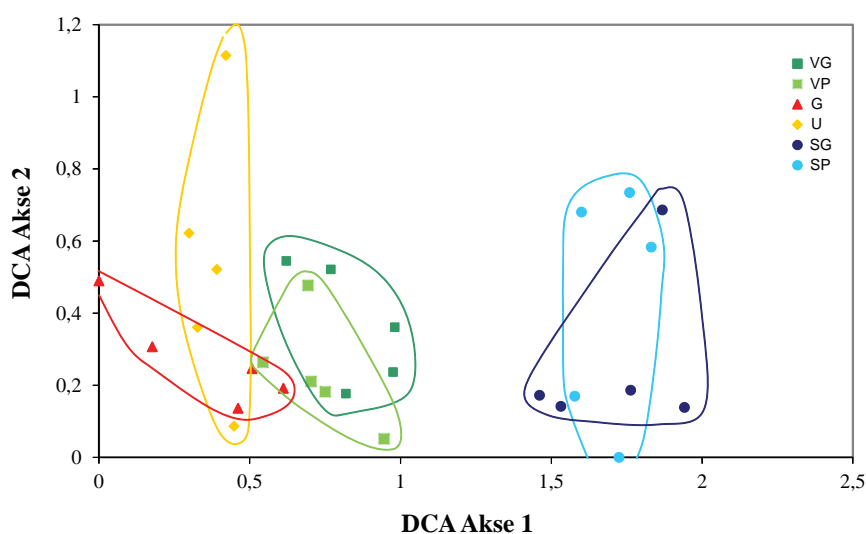


Fig. 5. Ordinasjonsdiagram som illustrerer forskjeller i lokalitetenes sammensetning av arter. Det var større forskjeller i artssammensetning av granavhengige mykorrhizasopp mellom Valdres og Voss enn mellom gammelskog og plantefelt innbyrdes i hvert av de to områdene.



Fig. 6. Pionérlørsopp (Cortinarius spadicellus) var mest vanlig i plantefeltene.
Foto: Tor Erik Brandrud

fra Voss, men det var definitivt ingen støtte for at det var flere granavhengige arter i Granvin enn i det mer fjerntliggende i Ulvik. Når vi så på de enkelte lokalitetenes artsantall var det heller ikke på denne arealskalaen statistisk sikre endringer i antall granavhengige arter med økende avstand fra naturskogen (Fig. 7).

Tetthet av fruktlegemer

Det ble registrert en betydelig høyere tetthet av fruktlegemer i unge plantefelt enn i gammelskog, og dette var spesielt tydelig for granplantefeltene på Vestlandet (Fig. 8). Den høye produksjonen av fruktlegemer gjaldt både for totalmaterialet og for de granavhengige artene alene. Gjennomsnittstettheten i granplantefelt var 68 fruktlegemer per dekar per år. Til sammenligning var tettheten i gammelskog 26 fruktlegemer per dekar per år. Det var ingen

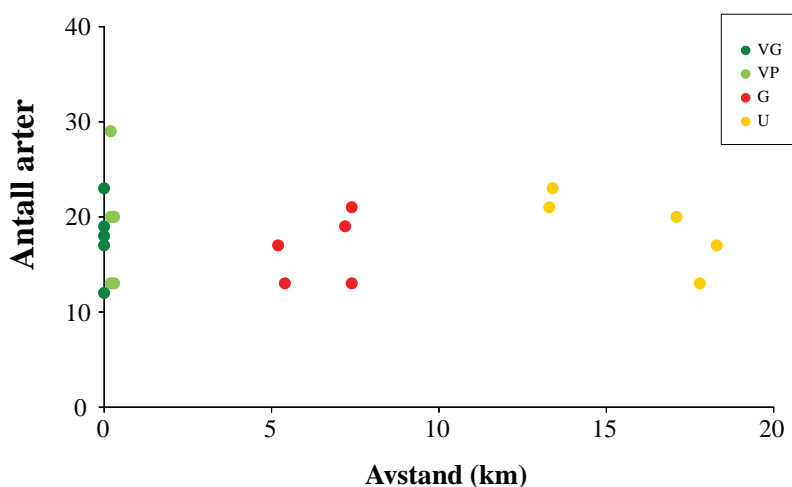


Fig. 7. Antall arter granavhengige mykorrhizasopp i ulik avstand fra naturgranskogen på Voss.

endringer i tettheten av fruktlegemer med økende avstand fra naturgranskogen på Voss.

Diskusjon

Spredning til naturgranskogen på Voss

Antallet granavhengige mykorrhizaarter var lavere på Voss enn i Valdres. En forklaring på dette kunne tenkes å være at granas eksistens på Voss i 600 år er for kort tid til at det fulle potensialet for granavhengige arter er nådd, med andre ord at flere arter ennå ikke har rukket å spre seg dit. Hvis dette er riktig, så er naturgranskogen på Voss fremdeles under kolonisering. Biogeografi-teorien for øyer (MacArthur og Wilson 1967) tilbyr en annen forklaringsmodell. Det reduserte antallet av arter på Voss trenger i følge denne modellen ikke skyldes at samfunnet av mykorrhizasopp er "umettet" og med et økende antall arter etter hvert som koloniseringen skrider frem, men at samfunnet befinner seg på en isolert habitatøy. I følge modellen vil artsantallet på en slik habitatøy være bestemt av en likevekt mellom immigrasjon og utdøying av arter. Isolerte øyer vil ha en lavere tilførsel av arter gjennom immigrasjon, slik at artsantallet når en likevekt på et tilsvarende lavere nivå enn for arealer som ikke er isolerte.

Mens naturgranskogen på Voss klart har eksistert som en isolert øy for granavhengige mykorrhizasopp i 500-600 år (frem til skogreisningen startet) i Hordaland, så har landskapene i fylket i flere tusen år kunnet by på store arealer med annet skogshabitat for andre typer mykorrhizasopp. Vi fant imidlertid en helt tilsvarende reduksjon i antall arter på Voss sammenlignet med Valdres for den store gruppen

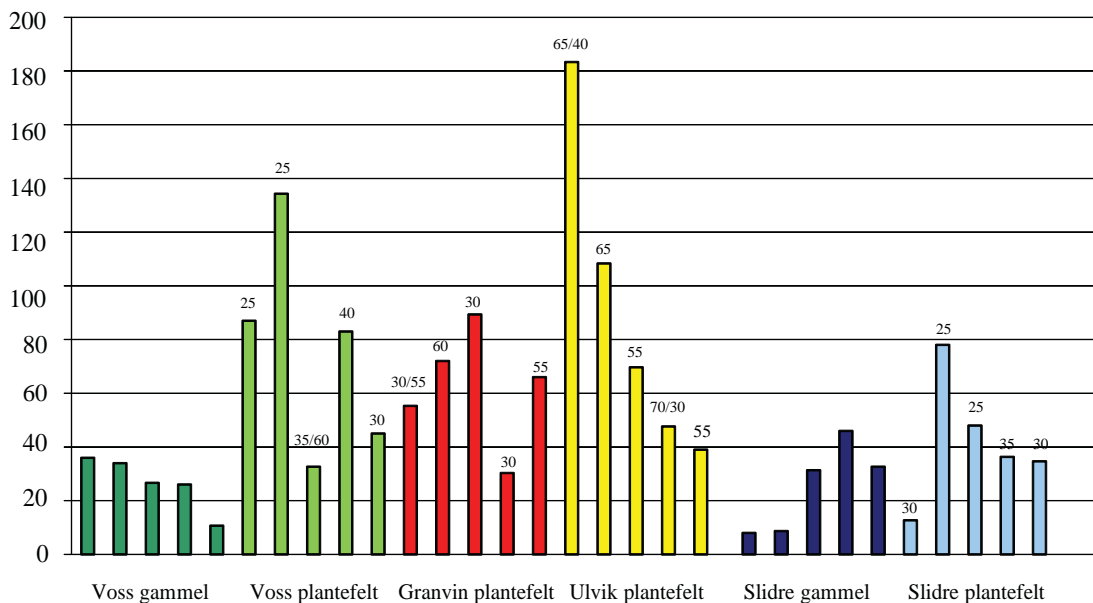


Fig. 8. Høye tettheter av fruktlegemer i plantefeltene på Vestlandet. Søylene viser antall registrerte fruktlegemer av mykorrhizasopp per år og dekar for de undersøkte lokalitetene. Alder på plantefeltene er vist over søylene.

av mykorrhizasopp som ikke er avhengige av gran. For begge gruppene var artsantallet på Voss ca tre fjerdedeler av artsantallet i Valdres. Forskjellene mellom Valdres og Voss i artsrikhet kan derfor ikke uten videre forklares ut fra modeller basert på spredning og isolasjon. En åpenbar alternativ forklaring er at forskjeller i miljøforhold i undersøkelsesområdene fører til den generelle forskjellen i artsrikhet av mykorrhizasopp mellom Voss og Valdres. Lavere artsrikhet på Vestlandet enn Østlandet er tidligere dokumentert for kjuker og insekter, mens lav og moser har vist en motsatt trend (Gjerde og Baumann 2002).

Blant de 10 granavhengige artene som ble funnet i Valdres og ikke på Voss (se Vedlegg 5.1) er det kun to som tidligere er registrert i Hordaland/Sogn og Fjordane, og disse er kun registrert med ett funn hver. Dette er med andre ord arter som også regionalt sett er svært sjeldne eller mangler på Vestlandet. De fleste av disse er nokså kravfulle, knyttet til rik lågurtgranskog. Det virker sannsynlig at begrensning i tilfang på egnet habitat kan være en viktig forklaring på at disse artene ikke, eller i mindre grad enn andre, er etablert på Vestlandet. Enkelte av disse artene, slike som rødflekket vokssopp (*Hygrophorus erubescens*) (Fig. 9), er relativt vanlig og opptrer regulært på Østlandet og i Trøndelag der det forekommer småflekker med lågurtgranskog (Brandrud m.fl. 2010). En gjennomgang av våre og tidligere funn av sopp tilsier at 10 av 45 granavhengige arter som forekommer i Valdres, og som ikke er etablert i den gamle granskogen på Voss, med noen unntak er fraværende også ellers på Vestlandet

(Norsk Soppdatabase 2011). Disse artene er dårlig etablert også i andre områder utenfor granas naturlige hovedutbredelsesområde, og med unntak av ett funn av gulbrun vokssopp (*Hygrophorus discoideus*) i Danmark, så mangler alle disse i Danmark og Skottland (Knudsen og Vesterholt 2008, NBN Gateway 2011).

Kolonisering av nye granplantefelt på Vestlandet

Det var marginale forskjeller mellom gammelskog og plantefelt i artsrikhet når undersøkt areal var tatt hensyn til. Det ble heller ikke funnet noen signifikant reduksjon i granavhengige arter med økende avstand fra naturgranskogen på Voss. Disse resultatene viser at spredningen av mykorrhizasopp til plantefelt skjer relativt raskt. Enten har koloniseringen av plantefeltene skjedd hovedsakelig ved spredning over lang avstand, der gammelskogen på Voss har hatt mindre betydning som kildeområde, eller så var signalet fra en tidligere stegvis kolonisering gjennom avstandsgradienten Voss-Ulvik allerede utvisket på det tidspunktet undersøkelsen vår ble gjennomført. Med en tidlig kolonisering av plantefelt, og med fruktifisering allerede etter 25-30 år, vil heller ikke naturgranskogen på Voss være det eneste kildeområdet i landskapet. En rekke plantefelt vil også ha kunnet bidra til det generelle bakgrunnsnivået av sporer i regionen, og til spredning av arter de siste 40 årene. Uansett viser resultatene en effektiv spredning av mykorrhizasopp til nye generasjoner av granskog, og at plantet granskog på Vestlandet både er artsrik og produserer store mengder fruktlegemer.

Fig. 9. Rødflekket voks-sopp (*Hygrophorus erubescens*) ble bare funnet på lokalitetene i Valdres. Foto: Tor Erik Brandrud.



To spørsmål bør tas opp i forbindelse med den raske koloniseringen av granplantefeltene: i hvilken grad følger mykorrhizasoppene med plantematerialet, og hvilken betydning har en eventuell "sporebank" for koloniseringen av nye plantefelt? Når et granplantefelt etableres følger det i noen grad med mykorrhizasopp med småplantene som settes i jorden. Dette er imidlertid et lite utvalg av mykorrhizasopp som kan ha betydning de første årene, men som senere både blir supplert og erstattet av andre arter (Last m.fl. 1987). Det rike mangfoldet av arter i våre plantefelt kan derfor ikke forklares med "medbrakt" mykorrhiza, og må skyldes naturlig spredning. Det andre spørsmålet er om sporer av granavhengig mykorrhizasopp allerede var til stede i jorden når granplantefeltene ble etablert. Dette ville i tilfellet kunne korte ned koloniseringstiden. Det er stor usikkerhet om betydningen av sporebank og levetiden for sporer, og det har vært antatt at sporenes spireevne er sterkt redusert etter et års tid, slik at en oppbygging av en vital sporebank er lite sannsynlig (Nara 2008). Det har imidlertid nylig vært gjort funn som ikke bare tyder på at sporene kan ha lengre levetid, men også at sporer hos noen arter kan gå inn i hvilefaser i flere år før de spirer (Bruns m.fl. 2008). Uansett hvor viktig sporebank viser seg å være hos mykorrhizasopp, så vil den eventuelle økte tilgjengeligheten av sporer som det måtte medføre være styrt av den samme spredningsdynamikken som gjelder for kortlevde sporer. Dette betyr at spørsmålet om sporebank ikke influerer på hvilke mønstre spredningen av sporer vil gi i fordelingen av

arter, bare på mengdene av sporer.

Langdistansespredning

Det er dokumentert at mindre spredningsenheter hos noen organismegrupper kan transporteres over lange avstander, og at slik langdistansespredning har stor innvirkning på disse artenes geografiske utbredelse (Moyersoen m.fl. 2003, Muñoz m.fl. 2004, Alsos m.fl. 2007, Moncalvo og Buchanan 2008, Lenoir m.fl. 2012). En effektiv langdistansespredning av mykorrhizasopp indikeres bl.a. av den store likheten det er mellom soppfunn i ulike deler av Europa, for eksempel samfunn knyttet til granskoger i Nord- versus Mellom-Europa (se bl.a. Knudsen og Vesterholt 2008 versus Breitenbach og Kränzlin 2000) eller berglendte eikeskoger i Norge versus Ungarn (Brandrud m.fl. 2012). Samtidig er det en raskt voksende mengde litteratur som dokumenterer klare genetiske forskjeller mellom og innen kontinenter for vidt utbredte arts-komplekser (f.eks. Taylor m.fl. 2006, Geml. m.fl. 2008, Garnica m.fl. 2009). Dette viser at på lange nok avstander vil spredning og etablering av arter være begrenset, også for sopparter som spres med sporer.

Atlantehavet synes å være en meget effektiv barriere for spredning av slørsopp (*Cortinarius*) knyttet til tempererte løvskoger, med knapt noen dokumenterte felles arter for Nord-Amerika og Europa (Garnica m.fl. 2005, 2009). Tilsvarende gjelder tempererte områder på den sørlige og nordlige halvkule: Det er ikke registrert noen felles arter blant de flere hundre slørsoppene som forekommer i disse sterkt

adskille verdensdelene (Frøslev 2007). At mange dominerende slekter av mykorrhizasopp (for eksempel risiker *Lactarius*, kremler *Russula* og slørsopper *Cortinarius*) er felles for nordlige og sørlige halvkule, mens ingen av vertsplantenes slekter er felles, gir imidlertid en indikasjon på bedre langdistansespredning hos disse soppene sammenlignet med karplantene (Dickie og Moyersoen 2008). Resultater fra undersøkelser av genetisk slektskap de siste årene indikerer også at spredning mellom isolerte øygrupper i noen tilfeller kan være betydelig (Moyersoen m.fl. 2003, Moncalvo og Buchanan 2008, Geml m.fl. 2012). Slike geografiske mønstre er uansett resultat av spredning over relativt lang tid. Men hvor langt kan mykorrhizasopp spre seg over kortere tidsrom, for eksempel i løpet av en tregenerasjon?

Island har vært isolert fra områder med gran-skog med avstander på over 1000 km. De siste 100 årene (og i hovedsak siste 60 år) har det blitt plantet en del gran. I august 2008 foretok vi en registrering av mykorrhizasopp i 13 granplantefelt på Island (10 felt ved Egilstadir, Øst-Island; 3 felt ved Reykjavik, upubliserte data). Plantefeltene var 40-55 år gamle. Her ble det til sammen registrert 60 arter av mykorrhizasopp, hvorav bare én granavhengig art, sleipsopp (*Gomphidius glutinosus*), ble funnet i tre av de undersøkte feltene. Dette er en betydelig lavere andel granavhengige arter (1,7 %) enn det vi fant i undersøkelsene på Voss og i Valdres (ca 13 %). Foruten sleipsopp er bare en annen granavhengig mykorrhizasopp kjent fra Island, nemlig granmatriske (*Lactarius deterrimus*) (Knudsen og Vesterholt 2008). Vår undersøkelse indikerer at koloniseringen av granavhengige arter er i en tidlig fase på Island, og dette til tross for gunstige habitatforhold, med velutviklet lågurtgranskog og brunjord på rike lavasedimenter. Et tidsrom på 60 år er etter alt å dømme for kort tid for spredning av de fleste granavhengige mykorrhizasopp når "blinken" består av begrensede granarealer mer enn 1000 km unna.

Skottland og Danmark er andre eksempler på områder uten naturlig granskog, der det de siste 50-100 år er plantet gran. Disse area-lene er større og ligger nærmere de naturlige granskogene enn plantefeltene på Island, og ser også ut til å havne i en mellomstilling når det gjelder forekomst av granavhengige mykorrhizasopp. Det er registrert henholdsvis 19

granavhengige arter i Danmark (Knudsen og Vesterholt 2008) og 16 i Skottland (NBN Gateway: <http://data.nbn.org.uk>). Artene som mangler i Skottland og Danmark er med ett unntak de samme som mangler i Voss-Ulvik-området, samt noen som har svært begrenset forekomst i Voss-Ulvik-området, inkludert flere kravfulle og til dels mer nordøstlige arter, samt flere som ble funnet kun i gammelskogen på Voss. Blant sistnevnte er grangråkjuke (*Boletopsis leucomelaena*) og granstorpigg (*Sarcodon imbricatus*). Disse mønstrene indikerer at resultatene fra Voss-Ulvik er representative for områder vest for granas naturlige hovedutbredelse, men det gjenstår en del før vi har grunnlag for å kunne skille betydningen av miljøforhold fra eventuelle spredningsbegrensninger.

Forskjeller mellom gammel granskog og unge granplantefelt

Resultatene viste ubetydelige forskjeller i artsrikhet av granavhengige mykorrhizasopp mellom gammel granskog og yngre granplantefelt. Noen arter syntes likevel å være sterkt eller helt begrenset til den gamle skogen, og særlig gjaldt dette noen arter i gruppen av harde piggsopper (*Hydnellum*, *Sarcodon*). Dette er arter som også i tidligere undersøkelser har vist en tilknytning til eldre granskog. Fordi granplantefeltene på de aktuelle bonitetene normalt avvirkes i 40-60 års alder, så vil trolig disse artene forbli sjeldne på Vestlandet. At noen arter hovedsakelig er knyttet til eldre skog er kjent fra flere andre organis-megrupper (Kålås m.fl. 2010), og dårlig spredning trenger ikke være forklaringen på dette (se Kap. 6).

Konklusjon

Vi fant ingen effekt av avstand fra gammel skog på mangfoldet av granavhengige mykorrhizasopp i granplantefelt langs en ca 18 km lang gradient fra Voss til Ulvik. De fleste artene hadde rukket å etablere seg i plantefelt ved 25-30 års alder. Resultatene tyder på god sprednings- og etableringsevne for mykorrhizasopp på landskapskala. Antall arter granavhengige mykorrhizasopp var lavere i undersøkelsesområdet på Vestlandet enn i Valdres, men det samme gjaldt også for andre mykorrhizasopp som ikke er begrenset til granskog. Undersøkelsen kan imidlertid ikke gi klart svar på om disse forskjellene bare skyldes forskjeller i miljø, eller om det i tillegg skyldes spredningsbegrensninger.

6

NY KUNNSKAP OM SPREDNING HOS KRYPTOGAMER OG BETYDNINGEN FOR FORVALTNINGEN AV BIOLOGISK MANGFOLD I SKOG

Ivar Gjerde og Jørund Rolstad

Innledning

Organismers evne til å spre seg fra et levested til et annet er avgjørende for hvordan de takler naturlige og menneskeskapt endringer i miljøet. Tre forhold blir ofte omtalt som særlig negative for biologisk mangfold i vår tid: Klimaendringer, tap av habitat og innførsel av fremmede arter. For alle tre problemområdene står artenes spredning og etableringsevne sentralt: Artene må spre seg til nye arealer i takt med at egnede levesteder flytter seg geografisk som følge av klimaendringer, spredning er avgjørende for hvor godt arter takler økende avstander mellom habitatøyer som følge av fragmentering, og spredningsevne er en viktig faktor for fremmede arters bestandsutvikling etter ankomst.

I de foregående kapitlene har vi rapportert resultater fra de enkelte spredningsprosjektene vi har arbeidet med de siste årene. I dette kapitlet ser vi litt mer generelt på kryptogamene som gruppe, og hvilke utfordringer de står overfor når de skal spre seg til egnede levesteder i skogbrukslandskapet. Et sentralt spørsmål i denne sammenhengen er om koloniseringen av nye bestand går raskt nok, sett i forhold til ideelle og faktiske omløpstider i norsk skogbruk. Klarer artene å spre seg over de avstandene som skiller nåværende levesteder fra potensielt nye levesteder? Dette er spørsmål som vi stilte oss i spredningsprosjektene, og svarene har betydning for hvilke forvaltningsstrategier som er best egnet for bevaring av biologisk mangfold i skog.

Fra å være omtrent oversett i naturvernssammenheng før 1990, så har kryptogamene i senere tid fått stor oppmerksomhet i Norden i forbindelse med bevaring av biomangfold i skog. Mye av dette skyldtes at feltbiologer og naturvernere klarte å skape interesse og entusiasme omkring særlig lav og vedboende sopp (Karström m.fl. 1992, Haugset m.fl. 1996), og at ny økologisk kunnskap om disse artsrike organismegruppene forelå (Solbraa 1996). I

kjølvannet av dette spredte det seg raskt en oppfatning om at mange kryptogam-arter er avhengige av skoglig kontinuitet, og at disse artene derfor kunne brukes som indikatorer for å lokalisere lite påvirkete skogarealer (f.eks. Bredesen m.fl. 1997, Røsok 1998). Implisitt i denne oppfatningen ligger en forutsetning om dårlig spredning eller etableringsevne hos de aktuelle artene (Nordén og Appelquist 2001, Rolstad m.fl. 2002b). At kryptogamer skulle ha sterke begrensninger knyttet til spredning var en overraskende påstand, fordi moser, sopp og lav generelt har et stort spredningspotensial med sine mange små, vindsprede diasporer.

Mye av det teoretiske grunnlaget for planter og sopps spredning bygger på empiriske undersøkelser av hvor langt unna spredningskilden diasporer (frø, sporer m.m.) havner. Slike undersøkelser viser at de aller fleste diasporer gjenfinnes få meter fra kilden (Nordén og Larsson 2000, Stenlid og Gustafsson 2001, Sundberg 2005). Men hva forteller dette om en arts spredningsevne? La oss si at 95 % av diasporer blir funnet innen 50 meter radius fra kilden. Det kan da være fristende å tolke dette som at arten har problemer med å spre seg over større avstander enn 50 meter. Men hvis man lager en spredningsmodell basert på slike empiriske data fra nærområdene omkring spredningskilden, vil man som oftest underestimere artens spredningsevne. Dette ble klart da man begynte å sammenligne målte spredningshastigheter for ulike treslag med tiden som hadde vært til rådighet for spredning av disse treslagene til nordiske land etter siste istid. I følge spredningsmodellene skulle flere arter som finnes i nord ikke rukket å komme frem, og dette er senere blitt kjent som Reid's paradoks (Clark m.fl. 1998). Forklaringen er at man hadde undervurdert betydningen av mer sjeldne hendelser av spredning over lange avstander. Det har i de senere årene blitt en økende forståelse for at langdistansespredning



Hvorfor finnes noen arter stort sett i gammel skog, og hva kreves for å forvalte slike arter? Foto: Rune Groven

har avgjørende betydning for artenes kolonisering av nye områder, og at spredningsmodellene i større grad må ta hensyn til dette (Cain m.fl. 2000). Fokuset når det gjelder artenes spredningsøkologi er i ferd med å flyttes fra et noe "nærsynt" bilde av spredning umiddelbart omkring en spredningskilde til et større bilde av artenes spredningsdynamikk i landskap og regioner. Det er på denne skalaen at de interessante forvaltningsspørsmålene kan besvares. Resultatene fra våre studier bekrefter at spredning over lengre avstander er svært viktig for å forklare romlig fordeling av moser, lav og sopp, og således også viktig for kryptogamers kolonisering av nye skogbestand i skogbrukslandskapet.

Når er et skogbestand ferdig kolonisert?

Når et nytt skogbestand vokser opp vil arter spre seg inn og etablere seg der, men hvor lang tid tar det før artene er kommet på plass? Er en hogstmodenhetsalder på 60-120 år tilstrekkelig? Det vil selvsagt være en forenkling å snakke om "ferdig koloniserte bestand", fordi det vil kunne skje endringer i sammensetningen av arter over tid. Men uten større forstyrrelser vil antall arter nærme seg en dynamisk likevekt. Vi undersøkte hvor lang tid dette tar, ved å sammenligne artsantall i skogbestand av samme type, men med ulik alder og omgivelser.

For granavhengig mykorrhizasopp fant vi at artene raskt (25-30 år) koloniserte plantefeltene på Voss og i Valdres, også de som lå 15-20 km fra gammelskogen på Voss. Noen få arter syntes likevel å være begrenset til gammelskogen. Et tilsvarende tidsrom (20-45 år) syntes å være tilstrekkelig for at de fleste vedboende soppene hadde kolonisert død ved i kulturskogen på Oppkuven, selv om avstandene her var noe kortere fra gammelskogen. Studiene av soppmycel i død ved viste at kjuker kan kolonisere døde trær mange år før de utvikler fruktlegemer. Selv om det skulle ta kanskje 40 år før soppene blir synlige i form av fruktlegemer, så kan selve spredningen til et dødt tre ha skjedd relativt raskt etter at treet døde.

Det tok noe lenger tid (40-50 år) for mosene å kolonisere de isolerte ospesholtene i lyngheiene, men ingen av de registrerte mosene viste preferanse for eldre skog. Lobarionarter (lungelever-samfunnet) brukte betydelig lenger tid (100-150 år) på full kolonisering av ospesholtene i samme lyngheiområdet. I referanseområdet med en høyere andel habitat, og store lavpopulasjoner i omgivelsene, var imidlertid fullt utviklede Lobarionsamfunn på plass i skog allerede ved 60 års alder. Artene huldrestry og mjuktjafs i hengelavsamfunnet var kanskje de som syntes å ha størst problemer med spredning av de studerte artene, da disse enten

manglet fruktlegemer helt (huldrestry), eller forekomster med fruktlegemer var svært sjeldne (mjuktjafs). De genetiske analysene antydde også at disse artene i Norge kun sprer seg vegetativt med relativt store fragmenter. Interessant var det da at nord-amerikanske populasjoner av disse artene regionalt hadde stor genetisk variasjon, ofte utviklet fruktlegemer, og hadde god spredningsevne.

Hva skjer hvis bestand hogges før de er kolonisert?

Resultatene fra studiene i lyngheiene tyder på at isolerte bestand ikke vil rekke å utvikle Lobarionsamfunn med et høyt mangfold av arter hvis de ble avvirket ved for eksempel 80 års alder. Enkelte arter i hengelav-gruppen kan synes å være enda mer ømfintlige for korte omløpstider under norske forhold. Vi har også sett at forekomsten av fruktlegemer hos kjuker økte med økende størrelse på stakkene. Korte omløpstider kan tenkes å gi trær med for små dimensjoner for fruktifisering av enkelte kjukearter. Hvis alle bestand hadde blitt avvirket ved hogstmoden alder vil vi derfor kunne se for oss en utarming av arter for hver tregenerasjon. Dette vil særlig kunne få negative konsekvenser for regionalt sjeldne og andre sent ankomende arter.

Nå vil det alltid være slik at et bestand til en hver tid bare vil huse et utvalg av de artene som potensielt kan leve der, og den naturlige fordelingen av arter er slik at bare et fåtall arter er så vanlige at de finnes i alle bestand. Det betyr at bestandene ikke nødvendigvis trenger å være fullt kolonisert før de avvirkes for at de ulike artene skal kunne være til stede i landskapet eller i regionen. Hvis det derimot er slik at noen arter helt og holdent er avhengig av forhold som bare finnes i skog over en viss alder, så vil disse artene helt miste sitt livsgrunnlag hvis ingen skogbestand tillates å nå denne alderen. I våre undersøkelser av spredning og kolonisering hos lav, moser og sopp fant vi eksempler på sent ankomende arter i Lobarionsamfunnet på lokaliteter med en isolert beliggenhet, men vi fant liten støtte for at disse artene bare var knyttet til gammel skog. De ble funnet i yngre skog som lå i nærheten av større forekomster av Lobarionsamfunn, og når de først hadde kolonisert en lokalitet ble de funnet både på gamle og unge trær på lokaliteten. Også hos de vedboende soppene fant vi eksempler på at antatte gammelskogsarter dukket opp i kulturskogen

der det fantes død ved av rette kvaliteter.

Spredning hos kryptogamer er passiv og i høy grad styrt av tilfeldigheter, og selv om en regionalt sjeldne art vil være tilbøyelig til å ankomme sent i koloniseringen av bestandene, så vil tilfeldigheter sørge for at det noen ganger likevel skjer koloniseringer av yngre bestand. Tidspunktet for koloniseringen av bestandene vil således være mer styrt av sannsynligheter enn absolutte krav til bestandsalder.

Forvaltning av gammelskogsarter

Arter som ankom sent i koloniseringen av lokaliteter i våre undersøkelser syntes å gjøre det fordi de er regionalt sjeldne eller har dårlig etableringsevne. Andre arter kan ankomme sent fordi de er avhengige av ressurser eller miljøforhold som bare finnes i gammel skog. Det er således viktig å få oversikt over hva som er årsakene til at noen arter fortrinnsvis opptrer i gammelskog, fordi det vil ha betydning for hvilke forvaltnings tiltak som er mest hensiktsmessige for bevaring av disse artene. Teoretisk kan vi tenke oss at "gammelskogsartene" deles i fem grupper:

- (1) Arter med dårlig spredningsevne (avstandene gjør at arten normalt ikke når frem før skogen er blitt gammel).
- (2) Arter med dårlig etableringsevne (god spredning, men mange forsøk før etablering lykkes).
- (3) Sjeldne arter (lav diasporetetthet gjør at arten trenger lang tid for å etablere seg).
- (4) Arter som er avhengige av ressurser som er mest vanlig i gammel skog.
- (5) Arter som er avhengige av miljøer som bare utvikles i gammelskog.

Gruppe 1 definerer vi som arter som har problemer med å spre seg fysisk mellom egnede habitater i landskapet i løpet av en omløpstid. Mulige eksempler kan være jerpe (*Bonasa bonasia*) på skogsholmer omgitt av kulturlandskap (Åberg m.fl. 1995), og eremitt-billen (*Osmoderma eremita*) som lever i hule løvtrær og synes å ha en svært liten aksjonsradius (Ranius og Hedin 2001). Blant kryptogamene synes hengelavene huldrestry og mjuktjafs under norske forhold i stor grad å være avhengig av spredning av større fragmenter, og bør ut fra dagens kunnskap trolig plasseres i denne gruppen. En forvaltning av arter med reelt dårlig spredningsevne vil kunne være krevende da det forutsetter en planlegging av habitatenes omfang og



Artene i norske skoger har måttet tåle betydelige naturlige forstyrrelser. Foto: Rune Groven

geografiske plassering på landskapsnivå, hvis ikke habitatet er tilstrekkelig vanlig forekommende i landskapet i utgangspunktet. Hensikten med forvaltningen vil være å sikre at avstandene ikke blir så store at arten forhindres i å kolonisere nye områder.

Gruppe 2 kan i praksis være vanskelig å skille fra gruppe 1. Vi registrerer vanligvis bare om en art har klart å etablere seg eller ikke, og hvis den ikke er til stede så vet vi ikke om dette skyldes dårlig spredning, dårlig etablering eller en kombinasjon av begge deler. Hva som begrenser artene er det likevel viktig å få svar på, fordi mens avstanden er helt vesentlig for de spredningsbegrensede artene, så har avstandene på landskapskala langt mindre betydning for de etableringsbegrensede artene. Studiene av lavene i Lobarionsamfunnet viste at for intervallet 0,2-10 km hadde ikke avstand betydning for koloniseringen av lokalitetene, men at tiden tilgjengelig for kolonisering var viktig (Gjerde m.fl. 2012). Vi konkluderte derfor med at disse artene er etableringsbegrensede, og altså hører til gruppe 2. Tilsvarende har en del vedboende sopp trolig dårlig etableringsevne, fordi de er konkurransesvake eller fordi de er "følgearter" (for eksempel parasitter) til slike sopper.

Fordi tidsfaktoren er viktig vil omløpstad utover hogstmodenhetsalder være et aktuelt forvaltningstiltak for gruppe 2, mens fordelingen av habitatet i landskapet har mindre betydning. Det betyr at landskapsøkologiske tiltak som korridorer og "stepping stones", som er ment å lette spredningen, har liten hensikt.

Gruppe 3 gir samme resultat som gruppe 2, men istedenfor at koloniseringen er begrenset av dårlig evne til å etablere seg, så begrenses koloniseringen hos sjeldne arter av at det er få diasporer i luftmassene i utgangspunktet. Forvaltningsmessig blir situasjonen også den samme for disse to gruppene av arter: Avstander og arronderingen av habitat i landskapet har mindre betydning, mens tidsfaktoren (skogens alder) er viktig. At arter teoretisk kan opptre som "gammelskogsarter" fordi de er regionalt sjeldne, og ikke er sjeldne fordi de er knyttet til gammel skog, er et perspektiv som det er et stort behov for utforske videre.

Gruppe 4 er per definisjon arter som følger bestemte ressurser, som er mest vanlig i gammel skog. De er altså ikke avhengig av skogbestand med høy bestandsalder, men er avhengig av ressurser som for eksempel døde trær eller spesielle egenskaper hos gamle trær. Disse ressursene kan benyttes av artene enten de er lokalisert på en hogstflate, i ungskog eller gammelskog. Et kjent eksempel er hakkespeters matsøk og bruk av reirtrær (Rolstad m.fl. 1995, 1998), og mange epifyttiske lav, moser, vedboende sopp og insekter faller inn i denne gruppen (Hazell og Gustafsson 1999, Fossestol og Sverdrup-Thygeson 2009, Lømus og Lømus 2010). Viktige tiltak for disse artene er å sette igjen gamle og døde trær (og eventuelt andre viktige ressurser) på hogstflatene, slik at de kan inngå i nye bestand som vokser opp.

Gruppe 5 er definert som arter som er helt avhengige av gammel skog. Avhengighet av

gammel skog kan skyldes at det tar lang tid før skogbestand utvikler høy nok tetthet av viktige ressurser for overlevelse og reproduksjon. For slike arter vil ikke (per definisjon) mer spredte forekomster av de samme ressursene i yngre skog være tilstrekkelige. En annen mulighet, som er mer relevant for kryptogamene, er hvis det finnes miljøforhold (for eksempel mikroklima) som er unike for gammel skog, og som noen arter har spesialisert seg på. Slike forhold vil vanligvis være knyttet til bestandsstruktur, og det er viktig å være klar over at det er stor variasjon i bestandsstruktur innen både gammel og yngre skog. Selv en art som storfugl kan ta i bruk ungskogen og kan opprettholde bestandsstørrelse og reproduksjon i landskap med en høy andel ungskog, hvis ungskogen ikke er for tett (Wegge og Rolstad 2011). Til tross for at en rekke arter er påvist å være mest vanlig i eldre skogbestand, kjenner vi ikke til noen eksempler hvor det er påvist at arter er helt og holdent avhengig av gamle skogbestand. Her er det imidlertid behov for mer målrettede studier.

Den teoretiske inndelingen av arter i de fem klassene kan være nyttig for en vurdering av trusler og tiltak, men arters forhold til gammel skog kan også tenkes å være en kombinasjon av flere av klassene beskrevet ovenfor. Sjeldne arter som har dårlig spredningsevne og som er avhengige av gammelskog (kombinasjon av gruppene 1, 3 og 5) vil for eksempel være svært krevende å forvalte i skogbrukslandskapet. I den grad det finnes slike arter i de forstyrrelsespregete nordlige skoger, så vil reservater være mest egnet for å bevare dem.

Kryptogamer og dagens skogtilstand

Med sine vanligvis mange små diasporer kan vi trygt gå ut fra at de aller fleste kryptogamer har god spredningsevne. Mange av dem er heller ikke avhengige av gamle trær, og har også god nok etableringsevne til å kunne kolonisere nye bestand før de er hogstmodne. En del av artene har imidlertid begrenset etableringsevne og/eller er avhengige av levende eller døde gamle trær. Dette kan være sopper som lever i grove gamle læger (Stokland og Siitonen 2012), eller lav som er knyttet til gamle trær med råte eller dype sprekker i barken (Fritz m.fl. 2008, Ranius m.fl. 2008, Fritz og Heilmann-Clausen 2010). Det er vist at trær av denne typen som settes igjen ved hogst kan opprettholde sin funksjon for flere arter (Goslin og Sillett 1999, Gustafsson og Hazell 1999). For andre arter vil de gjensatte

trærne først kunne få tilbake sin funksjon som levesteder etter hvert som ny skog vokser opp omkring dem og skjerner mot solinnstråling og uttørking (Gustafsson m.fl. 2010). Men hva med arter som stort sett finnes i hogstmoden skog, hvordan er situasjonen for disse artene i norske skoglandskap?

Landsskogtakseringens tall viser at areal og volum av eldre skog øker, at mengden av døde trær øker og at trærnes dimensjoner øker. Økningen har blitt registrert i flere tiår og gjelder både granskog, furuskog og løvskog (Larsson og Hysten 2007, Gjerde m.fl. 2010, Storaunet og Gjerde 2010, Storaunet m.fl. 2011). Årsaken er å finne i en historisk overavvirkning på slutten av 1800-tallet og frem til ca 1920, etterfulgt av en lang periode der avvirkningen har vært lavere enn tilveksten. I tillegg har det de siste 15 årene blitt satt igjen arealer rike på døde, gamle eller grove trær som reservater og som en del av miljøtiltakene i skogbruket.

Hogstklasse 5 er betegnelsen for hogstmoden skog. Hvis all skog hadde blitt hogd samme året som bestandet nådde hogstmodenhetsalder, så ville arealer i hogstklasse 5 utgjøre ca 1 %. Tall fra Landsskogtakseringen viser at hogstklasse 5 i perioden 2000-2004 utgjorde hele 35 % av det produktive skogarealet, og at andelen var økende (Larsson og Hysten 2007). For arter som trenger tid å etablere seg utover hogstmodenhetsalder er dette meget gunstig, og mange er ikke oppmerksom på hvor viktige slike arealer i skogbrukslandskapet (uten spesielle tiltak) er for blant annet rødlistede kryptogamer (Gjerde og Baumann 2002, Gjerde m.fl. 2004, 2007, Gustafsson m.fl. 2004). Gamle trær (eldre enn 150-200 år) er likevel relativt fåtallig i norsk skog (Rolstad m.fl. 2006). Vi vet nå at gran kan bli 500-600 år (Niklasson og Zielonka 1999), furu kan bli 700-800 år (Andersson og Niklasson 2004), og eik trolig enda eldre. Det trengs naturlig nok noen år på å bygge opp større forekomster av slike trær. I mellomtiden blir det viktig å bevare eksisterende gamle trær, og lære mer om hvilke arter som er avhengige av disse.

Det er altså generelt sett liten grunn til å være bekymret for økt fragmentering av habitat og medfølgende økte spredningsavstander slik utviklingen i norsk skog er nå. Vi har per i dag likevel ikke detaljkunnskap om utviklingen av alle typer habitater i skog, og vi må derfor regne med at det kan finnes arter som har opplevd en reduksjon i egnede levesteder i nyere tid. Arter



Klarer artene å spre seg til ny skog før denne igjen avvirket? Her fra et relativt fragmentert skogområde i Nord-Sverige.

knyttet til lysåpne skogshabitater kan tenkes å være et eksempel på dette fordi skogen i Norge generelt er blitt tettere (Gjerde m.fl. 2010). Videre må vi ta høyde for at det kan ta flere om-løp med bestandsskogbruk før virkningene viser seg for alvor på populasjonene, og her står kunnskap om spredning og kolonisering sentralt.

Konklusjon

Sopp, lav og mosers evne til å spre seg mellom habitater i skoglandskapet er generelt god. Dette betyr at diasporer kan forflytte seg over de nødvendige avstandene mellom egnede habitater i skoglandskapet, og at den romlige fordelingen av habitatet på denne skalaen er av mindre betydning. De norske populasjonene av hengelavene huldrestry og mjuktjafs viser imidlertid mangel på produksjon av sporer og soredier, og er derfor tilsynelatende avhengig av spredning ved hjelp av fragmenter. Ut fra dagens kunnskap må vi derfor anta at det eksisterer reelle

spredningsbegrensninger på landskapsnivå for disse to artene.

For noen lavarter i Lobarionsamfunnet har vi påvist at kolonisering av ny skog kan ta lenger tid enn normal omløpstid i skogbruket hvis andelen habitat i landskapet for denne gruppen er lav. Dette skyldes kombinasjonen av lav tetthet av diasporer i luften (liten tilførsel på grunn små populasjoner) og begrensninger i artenes evne til å etablere seg, slik at det normalt skal mange forsøk til for å lykkes. Takket være lav avvirkning i norske skoger over lang tid, så er dette et mye mindre problem enn hva det kunne vært hvis skogbestandene konsekvent ble avvirket når de var hogstmodne. Arealet med hogstmoden skog utgjør i dag mer enn en tredjedel av skogarealet. Resultatene viser likevel betydningen av å sette av MiS-områder i skogbrukslandskapet, der blant annet forekomster av lav i Lobarionsamfunnet (rikkbarkstrær), og trær med hengelav inngår.



REFERANSER

- Ahlner, S. 1931. *Evernia divaricata* (L.) Ach. funnen med soredier. Botaniska Notiser (Lunds Botaniska Förening, Lund) 1931: 219-221.
- Ahlner, S. 1948. Utbredningstyper bland nordiska barrträdslavar. Acta Phytogeographica Suecica 22: 1-257.
- Ahti T., Jørgensen, P.M., Kristinsson, H., Moberg, R., Sjøchting, U. & Thor, G. 2007. Nordic lichen flora. Volume 3. Cyanolichens. Nordic Lichen Society, Uddevalla.
- Alsos, I.G., Eidesen, P.B., Ehrich, D., Skrede, I., Westergaard, K., Jacobsen, G.H., Landvik, J.Y., Taberlet, P. & Brochmann, C. 2007. Frequent long-distance plant colonization in the changing arctic. Science 316: 1606-1609.
- Andersson, M. & Niklasson, M. 2004. Rekordgammal tall på Hornslandet i Hälsingland. Svensk Botanisk Tidskrift 98: 333-338.
- Artsdatabanken. 2010. www.artsportalen.artsdatabanken.no/#/Rodliste2010/Vurdering/.
- Barkman, J.J. 1958. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes: including a taxonomic survey and description of their vegetation units in Europe. Van Gorcum, Assen.
- Bird, C.D. 1974. Studies on the lichen genus *Evernia* in North America. Canadian Journal of Botany 52: 2427-2434.
- Blom, H.H. & Lindblom, L. 2010. *Degelia cyanoloma* (Schaer.) H.H. Blom & L. Lindblom comb. Et stat.nov., a distinct species from western Europe. Lichenologist 42: 23-27.
- Brandrud, T.E., Dima, B. & Schmidt-Stohn, G. 2012. Cortinarius species in acidophilous-eutrophic (but not calciphilous) oak forests of S Norway and Hungary. Journ. Journées européennes Cortinaire 14: (i trykk).
- Brandrud, T.E., Holien, H., Molia, A., Bøe, U.-B., Høiland, K., Torkelsen, A.-E. & Wollan, A.K. 2010. XIX. Nordiske Mykologiske Kongress i Steinkjer 2009. Høgskolen i Nord-Trøndelag, Steinkjer. ISBN 978-82-7456-619-4.
- Bredesen, B., Haugan, R., Aanderaa, R., Lindblad, I., Økland, B. & Røsok, Ø. 1997. Vedlevende sopp som indikatorarter på kontinuitet i østnorske granskoger. Blyttia 54: 131-140.
- Breitenbach, J. & Kränzlin, F. 2000. Pilze der Schweiz. Band 5 – Agaricales III Cortinariaceae. Edition Mykologia, Lucerne.
- Brodo, I.M., Sharnoff, S.D. & Sharnoff, S. 2001. Lichens of North America. Yale University Press, New Haven, CT, USA.
- Bruns, T.D., Peay, K.G., Boynton, P.J., Grubisha, L.C., Hynson, N.A., Nguyen, N.H. & Rosentstock, N.P. 2008. Inoculum potential of Rhizopogon spores increases with time over the first 4 year of a 99-yr spore burial experiment. New Phytologist 181: 463-470.
- Büdel, B. & Scheidegger, C. 2008. Thallus morphology and anatomy. I: T.H. Nash III (red.). Lichen Biology. Cambridge University Press, Cambridge, UK. s. 40-68.
- Bässler, C. & Müller, J. 2010. Importance of natural disturbance for recovery of the rare polypore *Antrodiella citrinella* Niemela & Ryvarden. Fungal Biology 114: 129-133.
- Cain, M.L., Milligan, B.G. & Strand, A.E. 2000. Long-distance seed dispersal in plant populations. American Journal of Botany 87: 1217-1227.
- Clark, J.S., Fastie, C., Hurtt, G., Jackson, S.T., Johnson, C., King, G.A., Lewis, M., Lynch, J., Pacala, S., Prentice, C., Schupp, E.W., Webb III, T. & Wyckoff, P. 1998. Reid's paradox of rapid plant migration. BioScience. 48(1): 13-24.

- Colwell, R.K., 2009. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8.2. User's Guide and application published at: <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Dettki, H., Klintberg, P. & Esseen P.-A. 2000. Are epiphytic lichens in young forests limited by local dispersal? *Ecoscience* 7: 317-325.
- Dickie, I.A. & Moyersoen, B. 2008. Towards a global view of ectomycorrhizal ecology. *New Phytologist* 180: 263-265.
- Edman, M., Kruys, N. & Jonsson, B.G. 2004. Local dispersal sources strongly affect colonization patterns of wood-decaying fungi on spruce logs. *Ecological Applications* 14: 893-901.
- Edman, M., Möller, R. & Ericson, L. 2006. Effects of enhanced tree growth rate on the decay capacities of three saprotrophic wood-fungi. *Forest Ecology and Management* 232: 12-18.
- Elix, J.A. & McCarthy, P.M. 1998. Catalogue of the lichens of the smaller Pacific islands. *Bibliotheca lichenologica* 70. Gebrüder Borntraeger, Berlin, Stuttgart.
- Evju, M., Bruteig, I.E., Myklebost, H.E. & Wilmann, B. 2011. Gjenkartlegging av epifyttvegetasjonen i Solhomfjell og Børgefjell. I: Framstad, E. (red.). *Natur i endring. Terrestrisk naturovervåking i 2010: Markvegetasjon, epifytter, smågnagere og fugl*. NINA Rapport 702. s. 44-76.
- Fossestol, K.O. & Sverdrup-Thygeson, A. 2009. Saproxylic beetles in high stumps and residual downed wood on clear-cuts and in forest edges. *Scandinavian Journal of Forest Research* 24: 403-416.
- Fritz, Ö. & Heilmann-Clausen, J. 2010. Rot holes create key microhabitats for epiphytic lichens and bryophytes on beech (*Fagus sylvatica*). *Biological Conservation* 143: 1008-1016.
- Fritz, Ö., Niklasson, M., & Churski, M. 2008. Tree age is a factor for the conservation of epiphytic lichens and bryophytes in beech forests. *Applied Vegetation Science* 12: 93-106.
- Frøslev, T.G. 2007. Systematics of *Cortinarius*, with special emphasis on section *Calochroi*. PhD Thesis, Fac. Sci. Univ. Copenhagen.
- Garnica, S., Weiss, M., Oertel, B., Ammirati, J. & Oberwinkler, F. 2009. Phylogenetic relationships in *Cortinarius*, section *Calochroi*, inferred from nuclear DNA sequences. *BMC Evolutionary Biology* 2009: 1.
- Garnica, S., Weiss, M., Oertel, B., & Oberwinkler, F. 2005. A framework for a phylogenetic classification in the genus *Cortinarius* (Basidiomycota, Agaricales) derived from morphological and molecular data. *Can. J. Bot.* 83: 1457-1477.
- Gauslaa, Y. 1994. Lungenever, *Lobaria pulmonaria*, som indikator på artsrike kontinuitetsskoger. *Blyttia* 52: 119-128.
- Gauslaa, Y. & Holien, H. 1998. Acidity of boreal *Picea abies* – canopy lichens and their substratum, modified by local soils and airborne acidic depositions. *Flora* 193: 249-257.
- Gauslaa, Y. & Ohlson, M. 1997. Et historisk perspektiv på kontinuitet og forekomst av epifyttiske laver i norske skoger. *Blyttia* 55: 15-27.
- Geml, J., Timling, I., Robinson, C.H., Lennon, N., Nusbaum, H.C., Brochmann, C., Noordeloos, M.E. & Taylor, D.L. 2012. An arctic community of symbiotic fungi assembled by long-distance dispersers: phylogenetic diversity of ectomycorrhizal basidiomycetes in Svaldbard base don soil and sporocarp DNA. *Journal of Biogeography* 39: 74-88.
- Geml, J., Tullios, R.E., Laursen, G.A., Sazanava, N.A. & Taylor, D.L. 2008. Evidence for strong inter- and intracontinental phylogeographic structure in *Amanita muscaria*, a wind-dispersed ectomycorrhizal basidiomycete. *Mol. Phylogenet. Evol.* 48: 694-701.
- Gimingham, C.H. 1972. *Ecology of heathlands*. Chapman & Hall, London, UK.
- Gjerde, I. & Baumann, C. 2002. *Miljøregistrering i Skog – biologisk mangfold*. Hovedrapport. Skogforsk, Ås. ISBN 82-7169-993-8.
- Gjerde, I., Blom, H.H., Lindblom, L., Sætersdal, M. & Schei, F.H. 2012. Community assembly in epiphytic lichens in early stages of colonization. *Ecology* 93: 749-759.
- Gjerde, I., Brandrud, T.E., Ohlson, M. & Ødegaard, F. 2010. *Skog. I: Kålås, J.A., Henriksen, S. & Viken, Å. (red.). Miljøforhold og påvirkninger for rødlistearter*. Artsdatabanken, Trondheim.

- Gjerde, I., Sætersdal, M. & Blom, H.H. 2007. Complementary hotspots inventory – a method for identification of important areas for biodiversity at the forest stand level. *Biological Conservation* 137: 549-557.
- Gjerde, I., Sætersdal, M., Rolstad, J., Blom, H.H. & Storaunet, K.O. 2004. Fine-scale diversity and rarity hotspots in northern forests. *Conservation Biology*: 18: 1032-1042.
- Gjerde, I., Sætersdal, M., Rolstad, J., Storaunet, K.O., Blom, H.H., Gundersen, V. & Heegaard, E. 2005. Productivity-diversity relationships for plants, bryophytes, lichens, and polypore fungi in six northern forest landscapes. *Ecography* 28: 705-720.
- Gotelli, N.J. & Colwell, R.K., 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4: 379-391.
- Groven, R., Rolstad, J. & Storaunet, K.O. 2006. Stand structures and dynamics of old-growth *Picea abies* forest in southeastern Norway. I: Groven, R., Dr. Scient. Thesis. Historical variability in boreal forest. Norwegian University of Life Sciences. Ås.
- Groven, R., Rolstad, J., Storaunet, K.O. & Rolstad, E. 2002. Using forest stand reconstructions to assess the role of structural continuity for late-successional species. *Forest Ecology and Management* 164: 39-55.
- Guillot, G., Mortier, F. & Estoup, A. 2005. Geneland: A program for landscape genetics. *Molecular Ecology Notes* 5: 712-715.
- Gustafsson, L., Appelgren, L., Jonsson, F., Nordin, U., Persson, A. & Weslien, J.O. 2004. High occurrence of red-listed bryophytes and lichens in mature managed forests in boreal Sweden. *Basic and Applied Ecology* 5: 123-129.
- Gustafsson, L., Kouki, J. & Sverdrup-Thygeson, A. 2010. Tree retention as a conservation measure in clear-cut forests of northern Europe: a review of ecological consequences. *Scandinavian Journal of Forest Research* 25: 295-308.
- Hafsten, U. 1992. The immigration and spread of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Kars.) in Norway. *Norsk geografisk Tidsskrift* 46: 121-158.
- Hallenberg, N. & Küffer, N. 2001. Long-distance spore dispersal in wood-inhabiting Basidiomycetes. *Nordic Journal of Botany* 21: 431-436.
- Harmand, J. 1905. Note sur l'*Usnea longissima* Ach. recueilli à l'état fertile dans les Vosges. *Bulletin des Séances de la Société des Sciences de Nancy* 1905: 12-13.
- Hauck, M. 2011. Site factors controlling epiphytic lichen abundance in northern coniferous forests. *Flora* 206: 81-90.
- Haugset, T., Alfredsen, G. & Lie, M.H. 1996. Nøkkelbiotoper og arts mangfold i skog. Siste Sjanse, Naturvernforbundet i Oslo og Akershus, Oslo.
- Hazell, P. & Gustafsson, L. 1999. Retention of trees at final harvest – evaluation of a conservation technique using epiphytic bryophyte and lichen transplants. *Biological Conservation* 90: 133-142.
- Hill, M.O. & Gauch, H.G. 1980. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio* 42: 47-58.
- Hilmo, O., Lundemo, S., Holien, H., Steingrundet, K. & Stenøien, H.K. 2012. Genetic structure in a fragmented Northern Hemisphere rainforest: large effective sizes and high connectivity among populations of the epiphytic lichen *Lobaria pulmonaria*. *Molecular Ecology* 21: 3250-3265.
- Hilmo, O. & Ott, S. 2002. Juvenile development of the cyanolichen *Lobaria scrobiculata* and the green algal lichens *Platismatia glauca* and *Platismatia norvegica* in a boreal *Picea abies* forest. *Plant Biology* 4: 273-280.
- Hilmo, O., Rocha, L., Holien, H. & Gauslaa, Y. 2011. Establishment success of lichen diaspores in young and old boreal rainforests: a comparison between *Lobaria pulmonaria* and *L. scrobiculata*. *Lichenologist* 43: 241-255.
- Hofgaard, A. 1993. 50 years of change in a Swedish boreal old-growth *Picea abies* forest. *Journal of Vegetation Science* 4: 773-782.
- Honegger, R. & Scherrer, S. 2008. Sexual reproduction in lichen-forming ascomycetes. I: Nash, III, T.H. (red.) *Lichen biology*. 2. ed. Cambridge University Press, Cambridge, UK. s. 94-103.

- Honegger, R., Zippler, U., Gansner, H. & Scherrer, S. 2004. Mating systems in the genus *Xanthoria*, (lichen-forming ascomycetes). *Mycological Research* 108: 480-488.
- Huntley, B. 1993. Species-richness in north-temperate zone forests. *Journal of Biogeography* 20: 163-180.
- Högberg, N., Holdenrieder, O. & Stenlid, J. 1999. Population structure of the wood decay fungus *Fomitopsis pinicola*. *Heredity* 83: 354-360.
- Högberg, N., Kroken, S., Thor, G. & Taylor, J.W. 2002. Reproductive mode and genetic variation suggest a North American origin of European *Letharia vulpina*. *Molecular Ecology* 11: 1191-1196.
- Högberg, N. & Stenlid, J. 1999. Population genetics of *Fomitopsis rosea* - a wood-decay fungus of the old-growth European taiga. *Molecular Ecology* 8: 703-710.
- Høistad, F. & Gjerde I. 2011. *Lobaria pulmonaria* can produce mature ascospores at an age of less than 15 years. *Lichenologist* 43: 495-497.
- Jones, C.C. & del Moral, R. 2009. Dispersal and establishment both limit colonization during primary succession on a glacier foreland. *Plant Ecology* 204: 217-230.
- Junninen, K., Similä, M., Kouki, J. & Kotiranta, H. 2006. Assemblages of wood-inhabiting fungi along the gradients of succession and naturalness in boreal pine-dominated forests in Fennoscandia. *Ecography* 29: 75-83.
- Jørgensen, P.M. & Gjerde, I. 2012. Notes on some pannariaceous lichens from New Caledonia. *Cryptogamie, Mycologie* 33: 3-9.
- Karström, M., Karlsson, T. & Lundqvist, R. 1992. Taigan i Sverige. *Svensk Botanisk Tidskrift* 86: 99-232.
- Kausrud, H. & Schumacher, T., 2002. Population structure of the endangered wood decay fungus *Phellinus nigrolimitatus* (Basidiomycota). *Canadian Journal of Botany* 80: 597-606.
- Kausrud, H. & Schumacher, T. 2003a. Regional and local population structure of the pioneer wood-decay fungus *Trichaptum abietinum*. *Mycologia* 95: 416-425.
- Kausrud, H. & Schumacher, T. 2003b. Genetic structure of Fennoscandian populations of the threatened wood-decay fungus *Fomitopsis rosea* (Basidiomycota). *Mycological Research* 107: 155-163.
- Keon, D.B. 2002. Fertile *Usnea longissima* in the Oregon Coast Range. *Lichenologist* 34: 13-17.
- Knudsen, H. & Vesterholt, J. 2008. *Funga Nordica*. Agaricoid, boletoid and cyphelloid genera. Nordsvamp. Copenhagen.
- Kolle, N. 1989. Bømlo Bygdebok. Eit øysamfunn i omforming: Bygdehistoria frå ikring 1850 til 1945.
- Krog, H., Østhagen, H. & Tønsberg, T. 1994. *Lavflora*. Norske busk- og bladlav. Universitetsforlaget, Oslo.
- Kuparinen, A., Markkanen, T., Riikonen, H. & Vesala, T. 2007. Modeling air-mediated dispersal of spores, pollen and seeds in forested areas. *Ecological Modelling* 208: 177-188.
- Kuusinen, M. 1996. Cyanobacterial macrolichens on *Populus tremula* as indicators of forest continuity. *Biological Conservation* 75: 43-49.
- Kålås, J.A., Viken, Å., Henriksen, S. & Skjelseth, S. (red.). 2010. Norsk rødliste for arter 2010. Artsdatabanken, Trondheim.
- Larsson, J.Y. & Hysten, G. 2007. Skogen i Norge. Statistikk over skogforhold og skogressurser i Norge registrert i perioden 2000-2004. Viten fra Skog og landskap 1/07. Ås.
- Last, F.T., Dighton, J. & Mason, P.A. 1987. Successions of sheathing mycorrhizal fungi. *Trends in Ecology and Evolution* 2: 157-161.
- Lenoir, J., Virtanen, R., Oksanen, J., Oksanen, L., Luoto, M., Grytnes, J.-A. & Svenning, J.-C. 2012. Dispersal ability links to cross-scale species diversity patterns across the Eurasian Arctic tundra. *Global Ecology and Biogeography*. 21: 851-860.
- Lindblom, L. & Ekman, S. 2006. Genetic variation and population differentiation in the lichen-forming ascomycete *Xanthoria parietina* on the island Storfosna, central Norway. *Molecular Ecology* 15: 1545-1559.

- Lõmus, A. & Lõmus, P. 2010. Epiphyte communities on the trunks of retention trees stabilise in 5 years after timber harvesting, but remain threatened due to tree loss. *Biological Conservation* 143: 891-898.
- MacArthur, R. & Wilson E.O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- Moberg, R. & Thell, A. 2011. *Evernia*. I: Thell, A. & Moberg, R. (red.) *Nordic Lichen Flora* 4 (Parmeliaceae). s. 49-51.
- Moncalvo, J.-M. & Buchanan, P.K. 2008. Molecular evidence for long distance dispersal across the southern hemisphere in the *Ganoderma applanatum-australe* species complex (Basidiomycota). *Mycological Research* 112: 425-436.
- Moore, D., Gange, A.C., Gange, E.G. & Boddy, L. 2008. Fruit bodies: Their production and development in relation to environment. I: Boddy, L., Frankland, J. C. & van West, P. (red.) *Ecology of saprotrophic basidiomycetes*. Academic Press, London, UK. s. 79-103.
- Moyersoen, B., Beever, R.E. & Martin, F. 2003. Genetic diversity of *Pisolithus* in New Zealand indicates multiple long-distance dispersal from Australia. *New Phytologist* 160: 569-579.
- Muñoz, J., Felicísimo, Á., Cabezas, F., Burgaz, A.R. & Martínez, I. 2004. Wind as a long-distance dispersal vehicle in the southern hemisphere. *Science* 304: 1144-1147.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B. & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Müller, E. 1979. Factors inducing asexual and sexual sporulation in fungi (mainly Ascomycetes). I: Kendrick, B. (red.) *The Whole Fungi*. Vol. 1. National Museum of Natural Sciences, National Museums of Canada, and the Kananaskis Foundation, Ottawa, Canada. s. 265-282.
- Nara, K. 2008. Spores of ectomycorrhizal fungi: ecological strategies for germination and dormancy. *New Phytologist* 181: 245-248.
- NBN Gateway. 2011. <http://data.nbn.org.uk>.
- Nei, M. 1987. *Molecular evolutionary genetics*. Columbia University Press, New York.
- Niklasson, M. & Zielonka, T. 1999. Norra Europas äldste gran *Picea abies*. *Svensk Botanisk Tidskrift* 93: 287-293.
- Nordén, B. & Appelqvist, T. 2001. Conceptual problems of Ecological Continuity and its bioindicators. *Biodiversity and Conservation* 10: 779-791.
- Nordén, B. & Larsson, K.H. 2000. Basidiospore dispersal in the old-growth forest fungus *Phlebia centrifuga* (Basidiomycetes). *Nordic Journal of Botany* 20: 215-219.
- Norsk Soppdatabase (NSD) 2011. Naturhistorisk museum, Universitetet i Oslo, <http://www.nhm.uio.no/botanisk/sopp/>.
- Printzen, C., Ekman, S. & Tønsberg, T. 2003. Phylogeography of *Cavernularia hultenii*: evidence of slow genetic drift in a widely disjunct lichen. *Molecular Ecology* 12: 1473-1486.
- Prøsch-Danielsen, L. & Simonsen, A. 2000. Palaeoecological investigations towards the reconstruction of the history of forest clearances and coastal heathlands in south-western Norway. *Vegetation History and Archaeobotany* 9: 189-204.
- Ranius, T. & Hedin, J. 2001. The dispersal rate of a beetle, *Osmoderma eremita*, living in tree hollows. *Oecologia* 126: 363-370.
- Ranius, T., Johansson, P., Berg, N. & Niklasson, M. 2008. The influence of tree age and microhabitat quality on the occurrence of crustose lichens associated with old oaks. *Journal of Vegetation Science* 19: 653-662.
- Renvall, P. 1995. Community structure and dynamics of wood-rotting Basidiomycetes on decomposing conifer trunks in northern Finland. *Karstenia* 35: 1-51.
- Richardson, D.H.S. 1991. Lichens as biological indicators - recent developments. I: Jeffrey, D.W. & Madden, B. (red.) *Bioindicators and environmental management*. Academic Press, London, UK. s. 263-272.
- Rolstad, J., Framstad, E., Gundersen, V. & Storaunet, K.O. 2002a. Naturskog i Norge. Definisjoner, økologi, og bruk i norsk skog- og miljøforvaltning. Skogforsk og NINA, Ås.
- Rolstad, I., Gjerde, I., Nilsen J.-E. Ø. & Storaunet, K.O. 2006. Miljø og friluftsliv: Rammebetingelser. I: Skogressursene i Norge 2006. Vennesland, B., Hobbelstad, K., Bolkesjø, T., Baardsen, S., Lileng, J. & Rolstad, J. (red.). *Viten fra Skog og landskap* 3/2006. s. 63-79.

- Rolstad, J. & Gjerde, I. 2003. Skoglevende organismers spredningsevne – en litteraturgjennomgang. Aktuelt fra Skogforskningen 1/03. Ås.
- Rolstad, J., Gjerde, I., Gundersen, V.S. & Sætersdal, M. 2002b. Use of indicator species to assess forest continuity: a critique. *Conservation Biology* 16: 253-257.
- Rolstad, J., Majewski, P. & Rolstad, E. 1998. Black woodpecker use of habitats and feeding substrates in a managed Scandinavian forest. *Journal of Wildlife Management* 62: 11-23.
- Rolstad, J. & Rolstad, E. 2008a. Intercalary growth causes geometric length expansion in Methuselah's beard lichen (*Usnea longissima*). *Botany* 86: 1224-1232.
- Rolstad, J. & Rolstad, E. 2008b. Huldrestry *Usnea longissima* i Nordmarka, Oslo – markert nedgang selv i områder uten hogst. *Blyttia* 66: 208-214.
- Rolstad, J. & Rolstad, E. 2011. Fertil mjuktjafs *Evernia divaricata* i Trillemarka-Rollagsfjell: for første gang i Norge. *Blyttia* 69: 5-10.
- Rolstad, J., Rolstad, E. & Stokke P.K. 1995. Feeding habitat and nest-site selection of breeding great spotted woodpeckers *Dendrocopos major*. *Ornis Fennica* 72: 62-71.
- Rolstad, J., Sætersdal, M., Gjerde, I. & Storaunet, K.O. 2004. Wood-decaying fungi in boreal forest: are species richness and abundances influenced by small-scale spatiotemporal distribution of dead wood? *Biological Conservation* 117: 539-555.
- Rose, F. 1976. Lichenological indicators of age and environmental continuity in woodlands. I: D.H. Brown, D.L. Hawksworth & R.H. Railey (red.). *Lichenology: progress and problems*. Academic Press, London. s. 279-307.
- Rose, F. 1988. Phytogeographical aspects of Lobarion communities in Europe. *Botanical Journal of the Linnean Society* 96: 69-79.
- Ryman, S.G. & Holmåsén, I. 1992. Svampar. En fälthandbok. 3. utg. Interpublishing, Stockholm.
- Ryvarden, L. 1998. Vedboende sopp. Betydning, økologi og utbredelse. Kompendium. Høgskolen i Nord-Trøndelag, Steinkjær.
- Ryvarden, L., Stokland, J. & Larsson, K.-H. 2003. A critical checklist of corticoid and poroid fungi of Norway. *Synopsis Fungorum* 17.
- Rørsok, Ø. 1998. Lappkjuke *Amylocystis lapponica* i Norge, en indikatorart på artsrike kontinuitetsskoger. *Blyttia* 56: 154-165.
- Schei, F.H., Blom, H.H., Gjerde, I., Grytnes, J.-A., Heegaard, E. & Sætersdal, M. 2012. Fine-scale distribution and abundance of epiphytic lichens: environmental filtering or local dispersal dynamics? *Journal of Vegetation Science* 23: 459-470.
- Scheidegger, C. 1995. Early development of transplanted isidioid soredia of *Lobaria pulmonaria* in an endangered population. *Lichenologist* 27: 361-374.
- Siitonen, J. 2001. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecological Bulletins* 49: 11-41.
- Sillett, S.C. & Goslin, M.N. 1999. Distribution of epiphytic macrolichens in relation to remnant trees in a multiple-age Douglas-fir forest. *Canadian Journal of Forest Research* 29: 1204-1215.
- Sillett, S.C., McCune, B., Peck, J.E., Rambo, T.R. & Ruchty, A. 2000. Dispersal limitations of epiphytic lichens result in species dependent on old-growth forests. *Ecological applications* 10: 789-799.
- Simpson, E. H. 1949. Measurement of diversity. *Nature* 163: 688.
- Solbraa, K. 1996. Veien til et bærekraftig skogbruk. Universitetsforlaget, Oslo.
- Steinsbø, S. 1986. Fitjar Bygdebok. Fitjar kommune.
- Stenlid, J., 2008. Population biology of forest decomposer basidiomycetes. I: Boddy, L., Frankland, J.C. & van West, P. (red.) *Ecology of saprotrophic basidiomycetes*. Academic Press, London, UK. s. 105-122.
- Stenlid, J. & Gustafsson, M. 2001. Are rare wood decay fungi threatened by inability to spread? *Ecological Bulletins* 49: 85-91.
- Stenlid, J., Penttilä, R. & Dahlberg, A., 2008. Wood-decay basidiomycetes in boreal forests: Distribution and community development. I: Boddy, L., Frankland, J. C. & van West, P. (red.) *Ecology of saprotrophic basidiomycetes*. Academic Press, London, UK. s. 239-262.
- Stokland, J.N. & Larsson, K.H. 2011. Legacies from natural forest dynamics: Different effects of

- forest management on wood-inhabiting fungi in pine and spruce forests. *Forest Ecology and Management* 261: 1707-1721.
- Stokland, J.N. & Siitonen, J. 2012. Species diversity of saproxylic organisms. I: Stokland, J.N., Siitonen, J. & Jonsson, B.G. (red.) *Biodiversity in dead wood*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. s. 248-274.
- Storaunet, K.O., Eriksen, R. & Rolstad, J. 2011. Mengde og utvikling av død ved i produktiv skog i Norge – Med basis i data fra Landsskogtakseringens 7., 8. og 9. takst. Oppdragsrapport 15/2011. Norsk institutt for skog og landskap, Ås.
- Storaunet, K.O. & Gjerde, I. 2010. Skog. I: Nybø, S. (red.) *Naturindeks for Norge 2010*. DN-utredning 3-2010. s. 79-93.
- Storaunet, K.O. & Rolstad, J. 2002. Time since death and fall of Norway spruce logs in old-growth and selectively cut boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research* 32: 1801-1812.
- Sundberg, S. 2005. Larger capsules enhance short-range spore dispersal in *Sphagnum*, but what happens further away? *Oikos* 108: 115-124.
- Sundberg, S., Hansson, J. & Rydin, H. 2006. Colonization of *Sphagnum* on land uplift islands in the Baltic Sea: time, area, distance and life history. *Journal of Biogeography* 33: 1479-1491.
- Sætersdal, M. & Gjerde, I. 2011. Prioritising conservation areas using species surrogate measures: consistent with ecological theory? *Journal of Applied Ecology* 48: 1236-1240.
- Sætersdal, M., Gjerde, I. & Blom, H.H. 2005. Indicator species and the problem of spatial inconsistency in nestedness patterns. *Biological Conservation* 122: 305-316.
- Taylor, J.W., Turner, E., Townsend, J.P., Dettman, J.R. & Jacobson, D. 2006. Eucaryotic microbes, species recognition and the geographical limits of species: examples from the kingdom Fungi. *Phil. Trans. R. Soc. B* 361: 1947-1963.
- Thornton, I.W.B. & New, T.R. 2007. *Island colonization: the origin and development of island communities*. Cambridge University Press, Cambridge.
- van Herk, C.M., Mathijssen-Spiekman, E.A.M. & de Zwart, D. 2003. Long distance nitrogen air pollution effects on lichens in Europe. *Lichenologist* 35: 347-359.
- Vandvik, V., Heegaard, E., Måren, I.E. & Aarrestad, P.A. 2005. Managing heterogeneity: the importance of grazing and environmental variation on post-fire succession in heathlands. *Journal of Applied Ecology* 42: 139-149.
- Vestjordet, E. 1967. Funksjoner og tabeller for kubering av stående gran. *Meddelelser fra Det norske Skogforsøksvesen* 22: 539-574.
- von Krempelhuber, A. 1861. Die Lichenen-Flora Bayerns. *Denkschriften der k. bayer botanischen Gesellschaft zu Regensburg* 4: 1-317.
- Wagner, H.H., Holderegger, R., Werth, S., Gugerli, F., Hoebee, S.E. & Scheidegger, C. 2005. Variogram analysis of the spatial genetic structure of continuous populations using multi-locus microsatellite data. *Genetics* 169: 1739-1752.
- Walser, J.-C., Holderegger, R., Gugerli, F., Hoebee, S.E. & Scheidegger, C. 2005. Microsatellites reveal regional population differentiation and isolation in *Lobaria pulmonaria*, an epiphytic lichen. *Molecular Ecology* 14: 457-467.
- Walser, J.C., Zoller, S., Büchler, U. & Scheidegger, C. 2001. Species-specific detection of *Lobaria pulmonaria* (lichenized ascomycete) diaspores in litter samples trapped in snow cover. *Molecular Ecology* 10: 2129-2138.
- Wegge, P. & Rolstad, P. 2011. Clearcutting forestry and Eurasean boreal forest grouse: long-term monitoring of sympatric capercaillie *Tetrao urogallus* and black grouse *T. tetrix* reveals unexpected effects on their population performances. *Forest ecology and management* 261: 1520-1529.
- Werth, S., Wagner, H.H., Gugerli, F., Holderegger, R., Csendics, D., Kalij, J.M. & Scheidegger, C. 2006a. Quantifying dispersal and establishment limitation in a population of an epiphytic lichen. *Ecology* 87: 2037-2046.
- Werth, S., Wagner, H.H., Holderegger, R., Kalwij, J.M. & Scheidegger, C. 2006b. Effect of disturbances on the genetic diversity of an old-forest associated lichen. *Molecular Ecology* 15: 911-921.

- Zoller, S., Frey, B. & Scheidegger, C. 2000. Juvenile development and diaspore survival in the threatened epiphytic lichen species *Sticta fuliginosa*, *Leptogium saturninum* and *Menegazzia terebrata*: Conclusions for in situ conservation. *Plant Biology* 2: 496-503.
- Zoller, S., Lutzoni, F. & Scheidegger, C. 1999. Genetic variation within and among populations of the threatened lichen *Lobaria pulmonaria* in Switzerland and implications for its conservation. *Molecular Ecology* 8: 2049-2059.
- Åberg, J., Jansson, G., Swenson, J.E. & Angelstam, P. 1995. The effect of matrix on the occurrence of hazel grouse (*Bonasa bonasia*) in isolated habitat fragments. *Oecologia* 103: 265-269.
- Aas, W., Solberg, S., Manø, S. & Yttri, K.E. 2011. Overvåking av langtransportert forurenset luft og nedbør. Atmosfærisk tilførsel, 2010. SPFO-rapport 1099/2011.

VEDLEGG

Vedlegg 5.1. Granavhengige (strengt grantilknyttede) arter av mykorrhizasopp registrert i studie-områdene i Valdres-Voss-Granvin-Ulvik. Antall fruktlegemer registrert i hvert av områdene (>100 fruktlegemer markert med rødt). SG = Valdres gammelskog, SP = Valdres plantefelt, VG = Voss gammelskog, VP = Voss plantefelt, G = Granvin plantefelt, U = Ulvik plantefelt.

		SG	SP	VG	VP	G	U
<i>Albatrellus ovinus</i>	fåresopp	3149	2477		19		15
<i>Amanita regalis</i>	brun fluesopp	22	78	69	187	37	
<i>Boletopsis leucomelaena</i>	gråkjuke			33			
<i>Cortinarius acidophilus</i>	mørk lærslørsopp	4	9	1	22	10	3
<i>C. aureopulverulentus</i>	gullrandslørsopp	9	4	1			
<i>C. carneinatus</i>		16	77	23	99	99	396
<i>C. collinitus</i>	blåbelteslørsopp	52	107	2	656	1	85
<i>C. ionosmus</i>	fiolslørsopp	1	18				
<i>C. kristinae (ined.)</i>	kristinslørsopp			9	1		1
<i>C. multiformis</i>	moltegul slørsopp	86	185	32	243	26	84
<i>C. napus</i>	kastanjeslørsopp	2	15	1	26	10	27
<i>C. patibilis</i>	brunflekke slørsopp	2	3	11	10	15	
<i>C. rosargutus</i>	maurtueslørsopp	4	12	40	8		2
<i>C. ruscus</i>	trønderslørsopp		3				
<i>C. rusticus</i>	gråskjeggslørsopp	46	15	2			
<i>C. sanguineus</i>	blodrød slørsopp	182	53	1214	1454	141	39
<i>C. serarius</i>	pyrdslørsopp		4	11	46	298	199
<i>C. spadicellus</i>	pionerslørsopp	1	4	2	113	5	47
<i>C. vacciniophilus</i>	slank lærslørsopp	5	31	14	142	21	16
<i>C. varius</i>	klumpslørsopp	162	274				87
<i>Gomphidius glutinosus</i>	sleipsopp	6	30	101	190	6	251
<i>Hydnellum suaveolens</i>	duftbrunpigg	64					
<i>Hygrophorus discoideus</i>	gulbrun vokssopp	228	740				
<i>H. erubescens</i>	rødflekke vokssopp	454	113				
<i>H. olivaceoalbus</i>	olivenbrun vokssopp	58	139	185	967	262	145
<i>H. pustulatus</i>	mørkprikke vokssopp	291	543	127	1601	1394	199
<i>H. secretanii</i>	rødnende vokssopp	17	2				
<i>Lactarius auricola</i>	traktsvoelriske	5					
<i>L. badiosanguineus</i>	svartrød riske	125	179	48	18	35	40
<i>L. deterrimus</i>	granmatriske	101	213	134	899	1183	281
<i>L. hysginus</i>	fagerriske			4	97	39	142
<i>L. lignyotus</i>	sotriske	15	4	35	12	60	9
<i>L. olivinus</i>	oliven svoelriske	7					
<i>L. piceinus (cf.)</i>	bekriske		9	114	34	47	33
<i>L. scrobiculatus</i>	svoelriske	106	255	1546	83		
<i>L. tuomikoskii</i>	sumpsvoelriske	12	4	1	284	18	
<i>L. zonarioides</i>	granbelteriske	17	94				
<i>Russula nauseosa</i>	vrangkremle	21	32	37	40	11	11
<i>R. queletii</i>	grantårekremle	87	132	178	729	2206	568
<i>R. taigarum</i>	falsk sildekremle	10	12	71	177	43	112
<i>Sarcodon imbricatus</i>	skjellstorpigg	202	294	543			
<i>S. lundelli</i>	vrangstorpigg	2					
<i>Tricholoma inamoenum</i>	stankmusserong	482	554	1	4		
<i>T. olivaceotinctum</i>	småskjellet musserong	9	2				
<i>T. vaccinum</i>	skjeggmusserong	108	244	170	665	1194	2195
Sum	45	39	38	32	29	24	25

Vedlegg 5.2. Andre registrerte mykorrhizasopp.

		VG	VP	G	U	SG	SP
<i>Albatrellus confluens</i>	franskbrødsopp					x	x
<i>Amanita battaræ</i>	sonet ringløs fluesopp	x	x	x	x	x	x
<i>A. crocea coll.</i>	gul ringløs fluesopp	x	x	x			
<i>A. fulva</i>	brun ringløs fluesopp	x	x	x	x	x	
<i>A. muscaria</i>	rød fluesopp	x	x	x	x	x	x
<i>A. porphyrea</i>	svartringfluesopp	x	x	x	x	x	x
<i>A. rubescens</i>	rødnende fluesopp	x	x	x	x		x
<i>A. spissa</i> grå fluesopp	x						
<i>A. vaginata</i>	grå ringløs fluesopp	x	x	x	x	x	x
<i>A. virosa</i>	hvit fluesopp	x					
<i>Bankera violascens</i>	knippesøtpigg					x	x
<i>Boletus appendiculatus</i>	messingrørsopp				x		
<i>B. badius</i>	svartrun rørsopp	x	x	x	x		
<i>B. calopus</i>	besk rørsopp				x		
<i>B. edulis</i>	steinsopp	x	x	x	x	x	x
<i>B. luridiformis</i>	blodrørsopp		x	x	x		
<i>B. subtomentosus coll.</i>	fløyelsrørsopp	x	x	x	x	x	x
<i>Cantharellus cibarius</i>	ekte kantarell	x	x	x	x		
<i>C. tubæiformis</i>	traktkantarell	x	x	x	x		
<i>Calciaporus piperatus</i>	pepperrørsopp	x	x	x	x	x	x
<i>Chroogomphus rutilus</i>	rabarbrasopp			x	x		
<i>Clitopilus prunulus</i>	melsopp	x	x	x	x	x	
<i>Cortinarius agathosmus</i>	duftringslørsopp	x		x	x	x	x
<i>C. alborufescens (cf.)</i>		x	x			x	
<i>C. albovariegatus</i>		x	x	x	x		x
<i>C. alboviolaceus</i>	lysfiolett slørsopp		x	x	x	x	
<i>C. andreae (cf.)</i>		x	x		x	x	x
<i>C. angelesianus</i>	okerskjellet slørsopp						x
<i>C. anisatus</i>	anisslørsopp						x
<i>C. anomalus coll.</i>	bjørkeslørsopp	x	x	x	x	x	x
<i>C. anthracinus</i>	karminslørsopp		x	x	x		x
<i>C. armeniacus</i>	aprikosslørsopp	x	x	x	x	x	x
<i>C. armillatus</i>	rødbelteslørsopp		x			x	x
<i>C. aurantiomarginatus</i>	gyllenkantslørsopp					x	x
<i>C. aureofulvus</i>	gullslørsopp					x	x
<i>C. aureovelatus</i>	gullfotslørsopp			x		x	x
<i>C. badiovinaceus</i>	vinslørsopp	x	x				
<i>C. balteatus</i>	lærslørsopp		x	x	x	x	x
<i>C. barbarorum coll.</i>	tvillingslørsopp					x	
<i>C. bataillei</i>	oransjefotslørsopp	x		x	x	x	x
<i>C. betulinus</i>	slank slimslørsopp	x	x			x	x
<i>C. biformis</i>	liten glimmerslørsopp	x	x	x	x	x	x
<i>C. blattoi (lapponicus)</i>	lappslørsopp				x		
<i>C. bolaris</i>	rødskjellet slørsopp				x		
<i>C. borgsjoeensis</i>	tusseslørsopp		x			x	x
<i>C. bovinus coll.</i>	kuslørsopp	x	x	x	x	x	x
<i>C. brunneus</i>	mørkbrun slørsopp	x	x	x	x	x	x
<i>C. caesiocinctus</i>	kalksteinslørsopp					x	
<i>C. caesiophyllus</i>						x	x
<i>C. caesiostramineus</i>	besk slørsopp				x	x	x
<i>C. cagei</i>	tofargeslørsopp				x		

<i>C. callisteus v. citrinofulvescens</i>	flammeslørsopp	x	x	x	x	x	x
<i>C. camphoratus</i>	blåkjøtt bukkesopp	x	x	x	x	x	x
<i>C. caninus</i>	hundeslørsopp						x
<i>C. casimiri</i>	storsporeslørsopp	x	x	x	x	x	x
<i>C. causticus</i>		x	x	x	x		x
<i>C. cinnamomeus</i>	kanelslørsopp	x	x	x	x	x	x
<i>C. claricolor</i>	klyngeslørsopp	x	x	x	x	x	x
<i>C. colus</i>	rødfotslørsopp		x			x	x
<i>C. colymbadinus</i>	oliven sommerslørsopp					x	x
<i>C. crassus</i>	brødslørsopp	x	x	x	x		x
<i>C. croceoconus</i>	spiss kanelslørsopp		x		x	x	
<i>C. croceus</i>	sennepsslørsopp		x		x	x	x
<i>C. cumatilis</i>	vannblå slørsopp				x		
<i>C. cupreorufus</i>	kobberød slørsopp					x	x
<i>C. cyanites</i>	rødnende slørsopp					x	x
<i>C. decipiens</i>	spisspuklet slørsopp				x	x	
<i>C. delibutus</i>	gul slørsopp	x		x	x	x	x
<i>C. depressus s. lat.</i>	lysskiveslørsopp		x	x	x	x	x
<i>C. detonsus</i>	messingslørsopp		x	x			x
<i>C. diasemospermus</i>		x	x			x	x
<i>C. dolabratus</i>		x	x		x	x	x
<i>C. duracinus</i>	spissfotslørsopp		x		x	x	x
<i>C. eburneus (cf.)</i>			x		x		
<i>C. ectypus</i>	dysterslørsopp		x				x
<i>C. emunctus</i>	stålblå slørsopp		x	x		x	
<i>C. erubescens</i>	rødflekket slørsopp	x	x	x	x	x	x
<i>C. evernius</i>	lillastilket slørsopp	x	x	x	x	x	
<i>C. fasciatus (C. bayeri)</i>			x			x	x
<i>C. fervidus</i>	rustskivekanelslørsopp		x			x	x
<i>C. flexipes coll.</i>	pelargoniumslørsopp	x	x	x	x	x	x
<i>C. flos-paludis</i>		x	x				
<i>C. fulvescens coll.</i>	kjegleslørsopp	x	x		x	x	x
<i>C. gentilis</i>	gulbeltet slørsopp	x	x	x	x	x	x
<i>C. glandicolor</i>	liten sjokoladebrun slørs.	x	x	x	x	x	x
<i>C. glaucopus</i>	fibret slørsopp		x		x	x	x
<i>C. helobius (cf.)</i>	snøleieslørsopp		x				
<i>C. herpeticus</i>	grønnkantslørsopp	x	x	x	x		x
<i>C. hinnuleus coll.</i>	hjorteslørsopp	x	x	x		x	x
<i>C. illuminus</i>	rundsporet slørsopp	x	x	x	x	x	x
<i>C. imbutus</i>	kjellerslørsopp	x	x	x	x	x	x
<i>C. infractus</i>	galleslørsopp					x	x
<i>C. ionophyllus</i>	huldreslørsopp		x	x			
<i>C. irregularis coll.</i>		x	x	x	x	x	x
<i>C. jubarinus</i>		x	x		x	x	x
<i>C. laniger</i>	ullringslørsopp	x	x	x	x	x	x
<i>C. limonius</i>	oransjeslørsopp	x	x	x	x	x	
<i>C. lividoochraceus (C. elatior)</i>	rynkeslørsopp	x		x			
<i>C. lustratus</i>	hvit melslørsopp				x		
<i>C. lyx-nymphae</i>	stislørsopp						x
<i>C. malachus</i>	ulveslørsopp	x	x	x	x	x	x
<i>C. malicorius</i>	gulkantslørsopp					x	
<i>C. melitoxarx (cf.)</i>						x	x
<i>C. melleo-pallens</i>	kvaeslørsopp	x	x	x	x	x	x
<i>C. microspermus</i>	småsporet slørsopp	x	x	x	x	x	x

<i>C. mussivus</i>	stor bananslørsopp						X	
<i>C. neofurvolaeus</i> (cf.)								X
<i>C. obtusus</i>	jodslørsopp	X	X	X	X	X	X	X
<i>C. obtusus</i> var. <i>acutus</i>		X	X	X	X	X	X	X
<i>C. ochrophyllus</i>	okerbelteslørsopp	X	X		X	X	X	X
<i>C. odhinii</i>	glødeslørsopp							X
<i>C. oenochaelis</i>	falsk rødbelteslørsopp	X	X				X	X
<i>C. olidoamethysteus</i>	grønnbeltet slørsopp				X	X	X	X
<i>C. olidus</i> v. <i>piceinus</i>					X			
<i>C. olivaceofuscus</i>	oliven kanelslørsopp		X		X			
<i>C. pansa</i>	stutt slørsopp					X	X	X
<i>C. papulosus</i>	kornet slørsopp				X	X	X	X
<i>C. parvannulatus</i>	krageslørsopp		X			X	X	X
<i>C. percomis</i> (coll.)	duftslørsopp				X	X	X	X
<i>C. pholideus</i>	brunskjellet slørsopp		X					X
<i>C. piceae</i>	rosaskiveslørsopp					X		
<i>C. pilatii</i> (cf.)	flosset slørsopp		X	X		X	X	X
<i>C. pluvius</i>	liten bitterslørsopp		X		X	X	X	X
<i>C. porphyropus</i>	porfyrslørsopp	X						
<i>C. praestigiosus</i>		X	X		X	X	X	X
<i>C. psammocephalus</i>	grynslørsopp				X			
<i>C. purpurascens</i>	blåbrun slørsopp				X			
<i>C. purpureus</i>	mahognyslørsopp		X		X			
<i>C. raphanoides</i>	reddikslørsopp		X		X			
<i>C. renidens</i>	glansslørsopp		X		X	X	X	X
<i>C. riederi</i>	blåbærslørsopp	X	X		X	X	X	X
<i>C. rubellus</i>	spiss giftslørsopp	X	X	X	X			
<i>C. rubicundulus</i>	gulnende slørsopp	X	X	X	X			X
<i>C. saginus</i>	gran-kransslørsopp	X	X	X	X			
<i>C. scaurus</i>	grønnskiveslørsopp	X	X	X	X	X		
<i>C. semisanguineus</i>	rødskiveslørsopp		X		X	X	X	X
<i>C. silva-norvegicae</i>		X				X		
<i>C. solis-occasus</i>	solnedgangslørsopp					X	X	X
<i>C. sommerfelti</i>	mørk kanelslørsopp	X	X	X	X	X	X	X
<i>C. sordidemaculatus</i> (<i>C. bovinus</i> ss. <i>Lge</i>)		X	X	X	X	X	X	X
<i>C. sphagnophilus</i>			X	X	X	X		
<i>C. spilomeus</i>	rustskjellet slørsopp	X	X	X	X	X	X	X
<i>C. stillatitius</i>	honningslørsopp	X	X	X	X	X	X	X
<i>C. subbalaustinus</i> (cf.)	nøttebrun slørsopp	X	X	X	X	X	X	X
<i>C. suberi</i>	mørk moslørsopp		X		X	X	X	X
<i>C. subtortus</i>	oliven myrslørsopp	X	X	X	X	X	X	X
<i>C. sulfurinus</i>	svovelslørsopp					X		
<i>C. talus</i>	nektarslørsopp		X					X
<i>C. testaceofolius</i>		X	X		X	X	X	X
<i>C. tortuosus</i>	purpurbrun slørsopp	X	X	X	X	X	X	X
<i>C. traganus</i>	brunkjøtt bukkessopp	X	X	X	X	X	X	X
<i>C. transiens</i>	oliven slimslørsopp	X				X		
<i>C. trivialis</i>	raspslørsopp		X		X			
<i>C. turgidoides</i> (= <i>privignus</i> ss. <i>HL</i>)	x	X	X	X		X		
<i>C. turmalis</i>	dråpeslørsopp	X	X	X	X	X	X	X
<i>C. umbrinolens</i> coll.	jordslørsopp		X		X			
<i>C. uraceus</i>	svartnende slørsopp		X		X	X	X	X
<i>C. valgus</i>	glatt reddikslørsopp	X	X	X	X	X	X	X
<i>C. varicolor</i>	blåkantslørsopp		X	X	X			

<i>C. variegatus</i>	rosabeltet slørsopp					x		x
<i>C. venustus</i>	liten bukkesopp	x	x				x	x
<i>C. vernus</i>	rødbrun sommerslørsopp					x		
<i>C. vespertinus</i>	rotslørsopp		x	x	x			
<i>C. vibratilis</i>	bitter slørsopp	x	x	x	x		x	x
<i>C. violaceocinereus</i>	kystslørsopp		x			x		
<i>C. violaceus v. hercynicus</i>	mørkfiolett slørsopp					x	x	
<i>Elaphomyces granulatus coll.</i>	grynløpekule	x		x				
<i>Entoloma cetratum</i>	oker rødsdivesopp	x	x	x	x	x	x	x
<i>E. conferendum</i>	stjernesporet rødsdivesopp	x	x	x	x	x	x	x
<i>E. nidorosum coll.</i>	lutrødsdivesopp	x	x	x	x			
<i>E. nitidum</i>	koboltrødsdivesopp		x	x	x			
<i>E. pallescens</i>	gulbrun rødsdivesopp	x	x	x	x			x
<i>E. turbidum</i>	sumprødsdivesopp	x	x	x	x	x	x	x
<i>Hebeloma bryogenes</i>	høy reddiksopp	x	x	x	x	x	x	x
<i>H. circinans</i>	kalkreddiksopp						x	x
<i>H. crustuliniforme</i>	vanlig reddiksopp	x	x	x	x	x	x	x
<i>H. laterinum</i>	kakaoreddiksopp							x
<i>H. helodes</i>			x			x		x
<i>H. mesophaeum</i>	slørreddiksopp		x				x	x
<i>H. theobrominum</i>	rødbrun reddiksopp	x				x		x
<i>Hydnellum aurantiacum</i>	oransjebrunpigg						x	
<i>H. auratile</i>	flammebrunpigg						x	
<i>H. caeruleum</i>	blåbrunpigg						x	
<i>H. concrescens</i>	beltebrunpigg					x	x	x
<i>H. ferrugineum</i>	rustbrunpigg						x	
<i>H. mirabile</i>	børstebrunpigg						x	
<i>H. peckii</i>	skarp brunpigg	x					x	x
<i>Hydnotrya genea</i>	foldtrøffel					x		
<i>Hydnum repandum</i>	bleik piggsopp	x	x	x	x	x	x	x
<i>H. rufescens coll.</i>	rødgul piggsopp	x	x	x	x	x	x	x
<i>Hygrophorus agathosmus</i>	duftvokssopp	x	x	x	x	x	x	x
<i>H. camarophyllus</i>	sotvokssopp						x	x
<i>H. hypothejus</i>	frostvokssopp		x					
<i>H. karstenii</i>	gulskivevokssopp						x	
<i>H. piceae</i>	hvit granvokssopp	x				x	x	x
<i>H. subviscifer</i>	gulgrå vokssopp						x	
<i>Inocybe bongardii</i>	dufttrevlesopp	x						
<i>I. calamistrata</i>	grønnfotttrevlesopp	x			x			
<i>I. cincinnata</i>	lillastilket trevlesopp	x	x	x				
<i>I. fuscidula (cf.)</i>		x	x	x	x	x	x	x
<i>I. geophylla</i>	silketrevlesopp	x	x	x			x	x
<i>I. geophylla v. lilacina</i>							x	x
<i>I. grammata</i>	lyspuklet trevlesopp	x	x	x	x			x
<i>I. hirtella (cf.)</i>	mandeltrevlesopp	x			x			x
<i>I. lanuginosa coll.</i>	skjelltrevlesopp	x	x	x	x			
<i>I. maculata</i>					x			
<i>I. napipes</i>	mørk trevlesopp	x	x	x	x	x	x	x
<i>I. nitidiuscula</i>	rosastilket trevlesopp	x	x	x	x	x	x	x
<i>I. praetervisita/mixtilis</i>	vanlig knolltrevlesopp	x	x	x	x			
<i>I. rimoso (I. fastigiata)</i>	spiss trevlesopp	x			x	x		
<i>I. sindonia (cf.)</i>	kitttrevlesopp	x			x			
<i>I. squamata/hygrophorus</i>							x	
<i>I. subcarpta</i>		x	x	x	x	x	x	x

<i>Laccaria amethystea</i>	ametystsopp	x	x		x		
<i>L. bicolor</i>	tofarget lakssopp	x	x	x	x	x	x
<i>L. laccata</i>	vanlig lakssopp	x	x	x	x	x	x
<i>Lactarius camphoratus</i>	duftriske	x	x	x	x		x
<i>L. glyciosmus</i>	lys kokosriske	x	x	x		x	x
<i>L. helvus</i>	lakrisriske	x	x		x		
<i>L. mammosus</i>	mørk kokosriske		x		x	x	x
<i>L. mitissimus</i>	branngul riske	x	x	x	x	x	
<i>L. necator</i>	svartriske	x	x	x	x	x	x
<i>L. repraesentanus</i>	fiolett svovelriske	x	x	x	x	x	
<i>L. resimus (cf.)</i>	blek svovelriske	x	x	x	x	x	
<i>L. rufus</i>	rødbrun pepperriske	x	x	x	x	x	x
<i>L. sphagneti</i>	torvmoseriske	x	x	x	x		
<i>L. spinosulus</i>	skjellriske				x		x
<i>L. theiogalus (L.tabidus)</i>	gulmelksøtriske	x	x	x	x	x	x
<i>L. torminosus</i>	skjeggriske		x	x	x	x	
<i>L. trivialis</i>	hulriske	x	x	x	x	x	x
<i>L. uvidus</i>	gråfiolett riske	x	x	x		x	x
<i>L. vellereus</i>	lodden hvitriske					x	
<i>L. vietus</i>	gråriske	x	x	x	x	x	x
<i>L. volemus</i>	mandelriske		x		x		
<i>Leccinum aurantiacum</i>	ospeskrubb	x			x		
<i>L. scabrum</i>	brunskrubb		x	x	x	x	x
<i>L. variicolor</i>	svartskrubb				x	x	
<i>L. versipelle</i>	rødskrubb	x	x			x	x
<i>L. vulpinum coll.</i>	furuskubb						x
<i>Paxillus involutus</i>	vanlig pluggsopp	x	x	x	x	x	x
<i>Phaeocollybia christinae</i>	christines topphatt				x	x	
<i>P. jennyae</i>	jennys topphatt	x	x	x	x		
<i>P. lugubris</i>	sleip topphatt	x	x	x	x		x
<i>Phellodon niger</i>	svart sølvpig					x	
<i>P. tomentosus</i>	beltesølvpig	x					x
<i>Ramaria eosanguinea (cf.)</i>		x			x		x
<i>R. testaceoflava</i>	mørknende korallsopp	x	x	x	x	x	x
<i>Rozites caperata</i>	rimsopp	x	x	x		x	x
<i>Russula acrifolia</i>	skarp røykkremle				x	x	
<i>R. adusta</i>	røykkremle	x	x	x	x	x	x
<i>R. aeruginea</i>	grønnekremle	x	x	x	x	x	x
<i>R. amethystina</i>	ametystkremle					x	
<i>R. aquosa</i>	sumpkremle		x	x			x
<i>R. atroglauc</i>	svartgrønn kremle						x
<i>R. atrorubens</i>	svartrød kremle	x	x	x	x	x	x
<i>R. betularum</i>	blek giftkremle	x	x	x	x	x	x
<i>R. caerulea</i>	pukkelkremle				x		
<i>R. cessans</i>	furukremle	x	x	x		x	x
<i>R. consobrina</i>	neslekremle	x	x	x	x	x	x
<i>R. decolorans</i>	gulrød kremle	x	x			x	x
<i>R. delica</i>	traktkremle				x	x	x
<i>R. densifolia</i>	tettkremle				x		
<i>R. emetica coll.</i>	giftkremle	x	x	x	x	x	x
<i>R. farinipes</i>	støvkremle	x				x	x
<i>R. firmula</i>	blåfiolett kremle						x
<i>R. foetens</i>	stankkremle	x	x	x	x	x	
<i>R. fragilis</i>	skjørkremle		x			x	x

<i>R. integra</i>	mandelkremle	x	x	x	x	x	x
<i>R. lilacea (cf.)</i>	lillakremle				x	x	
<i>R. lutea</i>	smørkremle		x				
<i>R. mustelina</i>	røyskattkremle	x		x	x		
<i>R. nigricans</i>	svartkremle		x	x	x		
<i>R. nitida</i>	liten bjørkekremle	x	x	x		x	x
<i>R. ochroleuca</i>	skarp gulkremle	x	x	x	x	x	
<i>R. paludosa</i>	storkremle	x	x				
<i>R. postiana</i>	sprø olivenkremle				x	x	
<i>R. puellaris</i>	mild frøkenkremle	x	x	x	x	x	x
<i>R. rhodopoda</i>	lakkremle				x	x	x
<i>R. roseipes</i>	rosenfotkremle					x	
<i>R. sardonica</i>	furutårekremle			x	x		
<i>R. turci</i>	jodoforkremle	x	x	x	x	x	x
<i>R. vesca</i>	nøttekremle				x		
<i>R. vinosa</i>	vinrød kremle	x	x	x	x	x	x
<i>R. xerampelina</i>	sildekremle	x	x	x	x	x	x
<i>Sarcodon fennicus</i>	gallestorpigg					x	
<i>Suillus bovinus</i>	seig kusopp		x		x		
<i>S. luteus</i>	smørsopp		x		x		
<i>S. variegatus</i>	sandsopp		x		x	x	x
<i>Thelephora palmata</i>	fingerfrynsesopp	x	x	x		x	x
<i>T. terrestris</i>	vanlig frynsesopp						x
<i>Tricholoma aestuans</i>	bitter riddermusserong					x	
<i>T. arvernense</i>	brungul musserong					x	
<i>T. fucatum</i>	røykmusserong				x	x	x
<i>T. fulvum</i>	bjørkemusserong		x		x		x
<i>T. guldenii</i>	broket musserong	x	x	x	x	x	
<i>T. imbricatum</i>	finskjellet musserong		x				
<i>T. pessundatum</i>	dråpemusserong			x	x		
<i>T. portentosum</i>	gråmusserong		x	x	x	x	x
<i>T. saponaceum</i>	såpemusserong		x		x	x	x
<i>T. sulphureum (coll.)</i>	svovelmusserong					x	
<i>T. virgatum</i>	gallemusserong	x	x		x	x	x
<i>Tylopilus felleus</i>	gallerørsopp		x	x	x	x	

**NORSK INSTITUTT FOR
SKOG OG LANDSKAP**
Boks 115, 1431 Ås
www.skogoglandskap.no