

UNIVERSITETET I TRONDHEIM, VITENSKAPSMUSEET

RAPPORT

BOTANISK SERIE

1992-1

Simen Bretten og Arild Krovoll

Fagmøte i vegetasjonsøkologi på
Kongsvold 1992



Trondheim 1992

"Universitetet i Trondheim, Vitenskapsmuseet. Rapport. Botanisk Serie" inneholder stoff fra det fagområdet og det geografiske ansvarsområdet som Botanisk avdeling, Vitenskapsmuseet representerer. Serien bringer stoff som av ulike grunner bør gjøres kjent så fort som mulig. I mange tilfeller kan det være foreløpige rapporter, og materialet kan seinere bli bearbeidet for videre publisering. Det vil også bli tatt inn foredrag, utredninger, o.l. som angår avdelingens arbeidsfelt. Serien er ikke periodisk, og antall nummer pr. år varierer. Serien starta i 1974, og det fins parallelle arkeologiske og zoologiske serier. Serien har skifta navn fra og med 1987, og den er en fortsettelse av "K. norske Vidensk. Selsk. Mus. Rapp. Bot. Ser." som kom ut med 89 nummer i årene 1974-1986.

Til forfatterne:

Manuskriptet kan være maskinskrevet eller handskrevet med tekst på den ene sida av arket. Ord som skal settes i kursiv, skal understrekes. Som språk blir norsk brukt, unntatt i abstract (se nedenfor). Med manuskriptet skal følge:

1. Eget ark med artikkelens tittel og forfatterens/forfatternes navn. Tittelen bør være kort og inneholde viktige henvisningsord.
2. Et referat (synonym: abstract) på maksimum 200 ord. Referatet innledes med bibliografisk referanse og avsluttes med forfatterens navn og adresse.
3. Et abstract på engelsk med samme innhold som referatet.

Artikkelen bør forøvrig inneholde:

1. Et forord som ikke overstiger to trykksider. Forordet kan gi bakgrunn for artikkelen med relevante opplysninger om eventuell oppdragsgiver og prosjekttilknytning, økonomisk og annen støtte fra fond, institusjoner og enkeltpersoner med takk til dem som bør takkes.
2. En innledning som gjør rede for den vitenskapelige problemstilling og arbeidsgangen i undersøkelsen.

3. En innholdsfortegnelse som svarer til disposisjonen av stoffet, slik at inndeling av kapitler og underkapitler er nøyaktig som i sjølve artikkelen.
4. Et sammendrag av innholdet. Det bør vanligvis ikke overstige 3% av det originale manuskriptet. I spesielle tilfelle kan det i tillegg også tas med et "summary" på engelsk.

Litteraturhenvisninger i teksten gis som Rønning (1972), Moen & Selnes (1979), eller dersom det er flere enn to forfattere som Sæther et al. (1980). Om det blir vist til flere arbeid, angis det som "Flere forfattere (Rønning, 1972, Moen & Selnes 1979, Sæther et al. 1980) rapporterer", i kronologisk orden uten komma mellom navn og årstall. Litteraturlista skal være unummerert og i alfabetisk rekkefølge. Flere arbeid av samme forfatter i samme år gis ved a, b, c osv. (Elven 1978a). Tidsskriftnavn forkortes i samsvar med siste utgave av World List of Scientific Periodicals eller gjengis i tvilstilfelle fullt ut.

Eksempler:

Tidsskrift: Moen, A. & M. Selnes 1979. Botaniske undersøkelser på Nord-Fosen, med vegetasjonskart. - K. norske Vidensk. Selsk. Mus. Rapp. Bot. Ser. 1979 4: 1-96.

Bretten, S. & O.I. Rønning (red.) 1987. Fagmøte i vegetasjonsøkologi på Kongsvold 1987. - Univ. Trondheim, Vitensk.mus. Rapp. Bot. Ser. 1987 1: 1-63.

Kapittel: Gjærevoll, O. 1980. Fjellplantene. - s. 316-347 i P. Voksø (red.): Norges fjellverden. Forlaget Det Beste, Oslo.

Bok: Rønning, O.I. 1972. Vegetasjonslære. - Universitetsforlaget, Oslo/Bergen/Tromsø. 101 s.

Eventuelle tabeller, plansjer og tegninger leveres på egne ark med angivelse av hvor i teksten de ønskes plassert.

Utgiver:

Universitetet i Trondheim,
Vitenskapsmuseet,
Botanisk avdeling,
7004 Trondheim.

Referat

Bretten, S. & A. Krovoll (red.) 1992. Fagmøte i vegetasjonsøkologi på Kongsvold 1992.
Univ. Trondheim Vitensk. mus. Rapp. Bot. Ser. 1992 1 : 1-100.

Rapporten inneholder 7 av foredragene som ble holdt på vegetasjonsøkologisk fagmøte på Kongsvold i mars 1992.

Artiklene dekker et vidt spekter av emner innen vegetasjonsøkologien.

*Simen Bretten, Universitetet i Trondheim,
Vitenskapsmuseet,
7004 TRONDHEIM.*

*Arild Krovoll, Universitetet i Trondheim,
Vitenskapsmuseet,
7004 TRONDHEIM.*

Abstract

Bretten, S. & A. Krovoll (eds.) 1992. Symposium in vegetation ecology at Kongsvold 1992.
Univ. Trondheim Vitensk. mus. Rapp. Bot. Ser. 1992 1 : 1-100.

This report comprises 7 of the lectures given at a symposium in vegetation ecology at Kongsvold Biological Station in March 1992. The papers cover a wide set of approaches in vegetation ecology.

*Simen Bretten, University of Trondheim,
Museum of Natural History and Archaeology,
N-7004 TRONDHEIM.*

*Arild Krovoll, University of Trondheim,
Museum of Natural History and Archaeology,
N-7004 TRONDHEIM.*

Rapporten er trykt i 300 eksemplar
Trondheim, desember 1992

ISBN 82-7126-481-8
ISSN 0802-2992

Forord

Denne rapporten inneholder 7 av foredragene som ble holdt på det 13. fagmøte i vegetasjonsøkologi på Kongsvold biologiske stasjon 23. - 24. mars 1992.

Fagmøtet samlet i år 37 deltakere, både etablerte forskere, hovedfagsstudenter og økologer i forvaltningen.

Det var intet hovedtema for årets møte og foredragene dekket et vidt spekter av emner innen vegetasjonsøkologi.

Manuskriptene er trykt i den form vi mottok dem.

Trondheim, desember 1992.

S. Bretten, A. Krovoll

Referat

Benedict, F. & F.E. Wielgolaski, 1992. Forsøk med transplantering av plantesamfunn studert gjennom 9 år på Hardangervidda (1982-1991). Univ. Trondheim Vitensk.mus. Rapp.Bot.Ser. 1992 1

Gjensidig transplantering av hele plantesamfunn og studier av mekanisk skade ble gjennomført med lavalpin vegetasjon på Hardangervidda i 1982 og utvikling av plantesamfunnene registrert fram til 1991. Virkninger av endringene i miljøforhold og stress på både enkelte arter og plantesamfunnene som helhet ble undersøkt ved biomasseanalyse 9 år etter og dekningsgradanalyse (prosent) 4 og 9 år etter de opprinnelige behandlingene. Forsøksamfunnene var et fattig, snøelskende "blåbær"-samfunn og en nærliggende fattig, snøskyende lavrabbe. Forsøkene var en del av en større forsøksserie som inkluderte eksperimentell kuldebehandling og mekanisk skade i laboratorium og måling av responsen ved infrarød gassanalyse.

Lavsamfunnet var mest sårbart overfor mekanisk skade (40% biomassereduksjon 9 år etter behandling), og dette skyldes først og fremst skade på *Cladonia* spp. Mekanisk skadebehandling av "blåbær"-samfunnet ga også langvarig nedgang i biomasse (25% etter 9 år), men skaden var fordelt mer likt over flere arter enn på lavheia.

Transplantering av "blåbær"-samfunnet til lavheia førte til nedgang i arter som er karakteristiske for dette samfunnet (*Deschampsia flexuosa*, *Vaccinium myrtillus*), økning i arter som er karakteristiske for lavheia (*Vaccinium vitis-idaea*, *Cladonia* spp. (særlig reinlavarter), *Cetraria nivalis*), og mindre endringer i arter som kan forekomme naturlig (og/eller tåler å vokse) begge steder (*Cetraria islandica*, *Salix herbacea*). Ni år etter transplantering var den totale biomassen på samme nivå som før transplantering, og årsproduksjonen av tofrøbladete var lik den normale på lavheia. Vekst av *Vaccinium vitis-idaea*, sammen med innblåsing og vekst av *Cetraria nivalis* og *Cladonia* spp. bidro til en forholdsvis rask suksesjon mot lavheisamfunn.

Transplantering av lavhei-samfunnet til blåbærfeltet førte til rask nedgang i mengde av flere karakteristiske arter for lavheia (*Festuca ovina*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Cladonia* spp., *Cetraria nivalis*), og en svak suksesjon mot "blåbær"-samfunnet med innslag av *Deschampsia flexuosa* og økning av *Polytrichum* spp. *Carex bigelowii* var sterkt konkurransepåvirket og økte i alle behandlingene der konkurranse fra andre høyere planter trolig ble svekket.

Artene i de to samfunnene reagerte svært individuelt, og det var vanskelig å generalisere om hvordan plantesamfunn reagerer mot endringer i ulike miljøfaktorer/stressfaktorer. En eventuell endring av det fysiske miljøet, for eksempel ved klimaendring, vil gi endringer i fjellplantesamfunn som er avhengig av de individuelle vekstkrav til artene i samfunnene. En del av artene vil være mest følsomme ovenfor endringer i fysiske miljøfaktorer (temperatur, snødekke, surstofftilgang, fuktighet, o.s.v.), mens andre vil bli sterkt påvirket av endret konkurranse nivå.

Faye Benedict, Telemark Distriktshøgskole, N-3800 Bø.
Frans-Emil Wielgolaski, NISK-Bergen, N-5047 Fana.

Abstract

Benedict, F. & F.E. Wielgolaski, 1992. Transplantation of plant communities studied through 9 years at Hardangervidda (1982-1991). Univ. Trondheim Vitensk.mus. Rapp.Bot.Ser. 1992 1

Reciprocal transplantations of intact plant communities and physical disturbance experiments were carried out in two plant communities on Hardangervidda in 1982 and subsequent changes in species composition were recorded up to summer 1991. The effects of changes in environmental conditions and stress on both individual species and the plant communities as a whole were investigated using biomass analysis 9 years after and percent cover analysis 4 and 9 years after the original treatments. The two communities were an oligotrophic, chionophilous blueberry heath and a nearby oligotrophic, chionophobous lichen heath. The experiments were part of a larger series including laboratory experiments using freezing and mechanical disturbance and measuring the effects using infrared gas analysis.

The lichen community was the most susceptible to mechanical damage (40% biomass reduction 9 years after treatment), due primarily to damage to *Cladonia* spp.. Mechanical damage to the blueberry heath community also caused long-term reduction in biomass (25% after 9 years) but the damage was more evenly distributed over several species.

Transplantation of the blueberry community to the lichen heath caused a decline of species characteristic for this community (*Deschampsia flexuosa*, *Vaccinium myrtillus*), an increase of species characteristic for the lichen heath (*Vaccinium vitis-idaea*, *Cladonia* spp. (particularly *C. mitis*), *Cetraria nivalis*), and lesser changes in species that may occur both places (*Cetraria islandica*, *Salix herbacea*). Nine years after transplanting, the total biomass was at the same level as before transplantation, and the annual production of dicots was equal to that in the lichen heath. Growth of *Vaccinium vitis-idaea*, and inblowing and growth of *Cetraria nivalis* and *Cladonia* spp. contributed to a relatively quick succession toward a lichen heath community.

Transplantation of the lichen heath community to the blueberry site caused rapid decline in several characteristic species from the lichen heath (*Festuca ovina*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Cladonia* spp., *Cetraria nivalis*) and a slow succession toward blueberry heath with increases in *Deschampsia flexuosa* and *Polytrichum* spp. *Carex bigelowii* was strongly affected by competition, and increased in all treatments in which competition from other higher plants was seemingly weakened.

Species in the two communities reacted very individually to the treatments, and it was difficult to generalize regarding the response of an entire plant community to changes in various environmental or stress factors. A change in the physical environment due to climate change, for example, would produce changes in plant communities dependent on the individual growth requirements of the species in the communities. Some species would be most sensitive to changes in physical factors (temperature, snow cover, oxygen level under ice, moisture, etc.) whereas other species will be strongly influenced by changes in competition.

Faye Benedict, Telemark Distriktshøgskole, N-3800 Bø, Norway.
Frans-Emil Wielgolaski, NISK-Bergen, N-5047 Fana, Norway.



Innhold

Referat

Abstract

Forord

Benedict, F. & F. E. Wielgolaski. Forsøk med transplantering av plantesamfunn studert gjennom 9 år på Hardangervidda (1982-1991)	7
Bjørndalen, J.E. Tanzanias regnskoger - biodiversitet og vannressurser i fare	17
Dahl, E. Relations between macro-meteorological factors and the distribution of vascular plants in northern Europe	31
Karlsen, S.R. Floristikkbasert kartlegging av lokalklimagrader i Scoresby Sund-området, Øst-Grønland	60
Karlsson, P.S. Small-scale distribution patterns in a subarctic dwarf shrub community	78
Wielgolaski, F.E. Bonitering av lerk på Vestlandet på grunnlag av alders- og høyde-målinger på fastruter gjennom en årrekke	84
Wielgolaski, F.E. & J. Nilsen. Virkning av vanning og gjødsling på brytning og vekst på ulike provenienser av fjellbjørk (<i>Betula pubescens</i> ssp. <i>tortuosa</i>)	94
Deltakerliste 1992	100

Forsøk med transplantering av plantesamfunn
studert gjennom 9 år på Hardangervidda (1982-1991)
F. Benedict og F.E. Wielgolaski (i alfabetisk rekkefølge)

Innledning

Transplantering har lenge vært brukt eksperimentelt for å undersøke genotypisk og fenotypisk variasjon både mellom populasjoner eller innen en populasjon av en enkel art (for eksempel Clausen et al. 1940, Mooney & Billings 1961 og McGraw 1987). Transplanteringen kan skje i felt eller i kontrollert miljø. Forsøkspopulasjonene kan enten flyttes til et miljø som er likt for alle, eller "gjensidig" transplantering kan benyttes, slik at forsøkspopulasjoner "bytter plass." Ved å sammenligne f. eks. vekst og morfologi av plantene kan man avsløre genotypiske og fenotypiske forskjeller i forsøkspopulasjonene med hensyn til tilpasning til ulike miljøfaktorer.

I de fleste plantesamfunn er det ikke mulig å benytte denne metoden på plantesamfunnet som helhet, da det ikke er mulig å flytte hele stykker av vegetasjonen. I mange typer av arktisk og alpin vegetasjon, derimot, er dette fysisk mulig. Derfor kan man der bruke transplantering som metode for å undersøke tilpasningsforskjeller hos ulike plantesamfunn og deres reaksjon som helhet til endring i ulike miljøfaktorer.

På grunnlag av denne tanken startet vi en forsøksserie i 1982 med eksperimentell behandling av utsnitt av to typer lavalpin vegetasjon på Hardangervidda. Forsøkene ble gjennomført i felt og under kontrollerte klimaforhold i fytotronen ved Universitetet i Oslo. Resultater fra hele forsøksserien skulle gi et bilde av hvor stor resistens (motstand mot forstyrrelse) og resiliens (gjenvekst etter en forstyrrelse) disse plantesamfunnene og deres viktigste arter har overfor endring i klima og fysisk forstyrrelse/slitasje.

Transplantering av hele plantesamfunn gir en annen type informasjon enn flytting av enkelte planter. Når forsøksfeltene er i umiddelbar nærhet av hverandre, som i dette forsøket, kan man anta at genotypiske forskjeller mellom feltene er små. Ved transplantering av hele plantesamfunn er man mer interessert i å sammenligne ulike arters vekstrespons etter flytting og annen behandling enn i forskjeller mellom populasjoner av samme art. Hver arts respons vil reflektere ikke bare tilpasningen til ulike stressfaktorer som er til stede i større eller mindre grad før og etter behandling, men også påvirkningen av endringer i konkurranseforhold internt i samfunnet. I tillegg til denne type informasjon på artsnivå kan transplantering av hele plantesamfunn også gi informasjon om, for eksempel, økning eller nedgang i produksjon, biomasse, dekningsgrad, osv. i samfunnet som helhet. Denne type informasjon kan bl.a. være nyttig i en diskusjon av hva slags vegetasjonsendringer som vil skje ved en eventuell klimaendring i forbindelse med drivhuseffekten.

Fattig og snøelskende blåbærhei (*Phyllodoce - Vaccinium myrtilli*) og fattig og snøskyende lavhei (*Arctostaphylo - Cetrarion nivalis*) ble valgt ut som forsøksamfunn fordi begge er lavvokste plantesamfunn uten dype rotsystemer, og som det derfor skulle være mulig å transplantere inntakt. De ble antatt å representere svært ulik tilpasning til visse miljøfaktorer, til tross for at de kan finnes i umiddelbar nærhet av hverandre. Lavheia er også en viktig beiteressurs for reinen vinterstid og er påstått å være spesielt sårbar overfor mekanisk skade som tråkk og traktorkjøring. Endelig er begge viktige plantesamfunn på Hardangervidda arealmessig, med henholdsvis ca. 30% og 10% av Hardangerviddas areal (Hesjedal 1975).

Forsøksserien besto av følgende delforsøk:

1. Reaksjonen hos de to plantesamfunnene ved gjensidig transplantering i felt.
2. Reaksjonen hos de to plantesamfunnene ved mekanisk skade etter oppriving med en spagrep (i felt og i laboratoriet).
3. Reaksjonen hos de to plantesamfunnene ved sterkt kuldestress i laboratoriet.

Kontroller i felt besto av både uforstyrrede ruter og ruter som ble transplantert innenfor samme samfunnstype for å kontrollere virkningen av selve transplanteringen. Kontrollen i laboratoriet ble ikke utsatt for stressbehandling.

I laboratorieforsøkene ble umiddelbar og langsiktig respons på resistens og evne til gjenvekst etter kulde- og skadebehandlingene undersøkt gjennom dekningsgradsanalyse og måling av nettoproduksjon og respirasjon med infrarød gassanalyse. I feltforsøkene ble det tatt bilder av alle ruter (for dekningsgradsanalyse) ca. annethvert år etter behandling; dekningsgraden ble registrert visuelt i felt tre ganger (etter 0, 4 og 9 år); og biomassen på ruter fra begge feltene ble analysert etter 9 år.

Billedanalysene er ikke avsluttet, men resultatene av biomassemålingene og dekningsgradstudiene i felt 1991 er med i denne presentasjonen. Resultatene av dekningsgraden 4 år etter behandling i felt er rapportert internasjonalt (Wielgolaski & Benedict, 1986). Resultatene fra produksjonsstudiene i laboratoriet ble rapportert på Fagmøte i Vegetasjonsøkologi på Kongsvoll i 1984, men er ikke publisert.

Metoder

Metodene brukt under transplantering og mekanisk skadebehandling med spagrep er beskrevet i Benedict et al. (1983) og Wielgolaski & Benedict (1986), og vi gir derfor bare en kort oversikt til orientering her.

Forsøksfeltene ligger i Eidfjord på ca. 1180 m.o.h.. Lavhei-feltet ligger på en vest-nordvest-ventd rygg som ifølge lokale informanter for det meste er snøfri. Feltet med "blåbær"-vegetasjonen ligger ca. 100 m. unna, i en forsenkning på den nordøstlige siden av ryggen.

Det var seks gjentak av hver av de fire behandlingene (uforstyrret kontroll, selvtransplantert kontroll, transplantert til motsatt plantesamfunn og mekanisk skadet) i hvert felt, tilsammen 48 ruter. Hver rute var på størrelse med en isopor fiskekasse (75 x 35 cm), som ble benyttet under flytting. Rutene ble videre inndelt i to småruter på 27.5 x 15 cm med 10 cm kant, for billedanalyse og biomasseanalyse. Under transplantering ble vegetasjonen tatt ut ca. 10 cm dypt, slik at brorparten av rotmassen fulgte med.

Dekningsgraden for hver art ble estimert prosentvis i felt for alle rutene sommeren 1991 som i 1986 og 1982. I de første to målingene ble hele ruta på 75 x 35 cm tatt med, mens i den tredje målingen ble smårutene skilt ut og den 10 cm brede kanten ekskludert (1991-tallene er følgelig basert på de 12 smårutene i hver behandling).

Dekningen ble bestemt i hver rute for alle forekommende høyere planter (13 arter totalt). Stivstarr (*Carex bigelowii*) var vanlig i begge undersøkte samfunn, mens følgende arter vesentlig ble observert på ett av samfunnene, smyle (*Deschampsia flexuosa*), sauesvingel (*Festuca ovina*), musøre (*Salix herbacea*), blåbær (*Vaccinium myrtillus*), tyttebær (*V. vitis-idaea*) og gullris (*Solidago virgaurea*). Skogstjerne (*Trientalis europaea*) og fjellsveve (*Hieracium alpinum*) fantes på bare få småruter vesentlig i blåbærsamfunnet; det samme var tilfelle for fjellkrekling (*Empetrum hermaphroditum*), men denne arten kunne ha stor dekning når den først fantes. Tre arter hadde svært lav frekvens på blåbærheia, ett eksemplar i en av smårutene av fjelljamne (*Lycopodium alpinum*), i to av smårutene av seterfrytle (*Luzula frigida*) og i tre av smårutene av fjellbjørk (*Betula nana*). For kryptogamer ble alle arter eller artsgrupper med høy dekning og/eller stabil forekomst observert, ialt 11 ulike lav (*Alectoria coll*, *Cetraria nivalis*, brune *Cetraria* (særlig *C. islandica* og *C. ericetorum*), *Cladonia mitis*, *C. rangiferina*, *C. uncialis*, "syllav" (*C. gracilis* etc.), "begerlav" (*C. coccifera* etc.), *Stereocaulon coll*, *Ochrolechia frigida*, "andre lav" (særlig *C. subulata*)). Mosene *Polytrichum coll*, *Dicranum coll* og "småmoser" (bl.a. *Pohlia*, *Bryum* og levermoser)) ble også observert. Dekningsgraden er slått sammen til gjennomsnittlig relativ dekning for viktige plantegrupper og for bar mark, og summert til 100% (tab. 1).

Biomassen ble analysert etter metodene utviklet under IBP (Wielgolaski & Kjølvik 1972) med noen mindre endringer. En av smårutene fra hver rute ble skåret ut med et jordlag på 1-3 cm ved å slå ned en skarpkantet stålramme. Prøvene ble dypfrosset innen 1/2 døgn og bevart inntil analysen. Ved optiming var plantematerialet i fin stand og ble analysert innen få timer.

Biomassen av høyere planter ble analysert til artsnivå, mens lavere planter ble gruppert som følger: *Polytrichum*, småmoser (nesten bare *Dicranum*-arter, men med noen få andre moser), levermoser, *Cladonia* (alle arter), *Cetraria nivalis*,

brune *Cetraria* (som ovenfor) og andre lav (særlig *Alectoria* spp., *Stereocaulon* spp. og *Ochrolechia frigida*).

Bare overjordisk biomasse ble analysert, definert som det som ligger over første rot (Wielgolaski & Kjolvik 1972). Helt døde skudd av høyere planter (død ned til jordoverflaten, da det ikke var mulig å spore alle de underjordiske rotforbindelsene) ble ikke tatt med som biomasse. "Stående død" (døde plantedeler som sitter på levende skudd) ble inkludert som biomasse for arter med treaktig ved (*Vaccinium*-artene og *Salix herbacea*), men ble sortert ut, veid separat og ekskludert fra biomassen for de andre høyere plantene (*Carex bigelowii*, *Deschampsia flexuosa*, *Festuca ovina*, *Trientalis europaea*, *Solidago virgaurea* og *Hieracium alpinum*). Årsproduksjon for disse plantene ble satt lik den overjordiske biomassen. For å estimere årsproduksjonen for *Vaccinium*-artene og *Salix herbacea* ble årsskuddene klippet av og veid. Plantematerialet ble tørket ved 80°C i 24 t og veid til .001 g.

GRUPPE	LAVHEI			"BLÅBÆR"-SAMFUNN	
	ANT. ÅR	SELV-TRANSPLANT.	TRANSPLANT. TIL "BLÅBÆR"-SAMF.	SELV-TRANSPLANT.	TRANSPLANT. TIL LAVHEI
<i>Carex bigelowii</i>	4	2.5	5.3	1.4	4.6
	9	5.7	13.8	3.3	12.3
Gressarter	4	4.3	2.1	11.3	2.7
	9	5.7	6.4	10.0	4.1
<i>Salix herbacea</i>	4	-	0.2	1.9	2.3
	9	-	1.0	5.9	8.1
<i>Vaccinium</i> spp.	4	15.0	3.1	16.7	3.1
	9	19.0	2.4	9.4	6.8
Andre fanerogamer	4	0.8	0.3	3.6	3.3
	9	0.5	0.3	3.8	2.3
Bryofytter	4	1.7	5.2	28.5	12.5
	9	2.6	13.0	23.0	18.5
Laver	4	66.5	19.7	26.8	30.7
	9	57.2	17.6	30.5	37.2
Døde planter og åpen jord	4	9.2	64.2	10.0	40.8
	9	9.1	45.4	11.9	11.0
SUM	4	100.0	100.1	100.2	100.0
	9	99.8	99.9	100.0	100.3

Tabell 1. Gjennomsnittlig relativ dekning (i %) for hovedgruppene 1 to lavalpine vegetasjonstyper. "Transplant." betyr transplantert til det "motsatte" feltet ("blåbær"-samfunn til lavhei, lavhei til "blåbær"-samfunn); "selvtransplant." betyr flyttet innenfor samme forsøksfelt. Dekningsgraden angis etter både 4 år (fra Wielgolaski & Benedict 1986) og 9 år (1991) fra flyttingen.

Programvaren SPSS ble brukt for å regne ut gjennomsnitt og standard avvik for biomasse av de 6 gjentakene av hver kombinasjon innen plantesamfunn og behandling, og for å sammenligne hver arts biomasse under hver av de tre behandlingene (selvtransplantert, transplantert og mekanisk skade) med den uforstyrrede kontrollen (t-tester). T-tester ble også utført for å sammenligne biomasse og årsproduksjon av tofrøbladete planter i de tre behandlingene med den uforstyrrede kontrollen i begge plantesamfunn.

Arbeids-hypotesene for denne delen av forsøksserien var følgende:

1. Lavhei-samfunnet er mer sårbart overfor mekanisk skade enn "blåbær"-samfunnet.
2. Flytting av "blåbær"-samfunnet til lavheia vil gi stor og rask utdøing og sakte gjengroing til lavhei-samfunn.
3. Flytting av lavhei-samfunnet til blåbærfeltet vil gi liten utdøing og forholdsvis rask overgang til "blåbær"-samfunn.

Hypotesene grunngis med at lavheia trolig er mer naturlig stresset enn blåbærfeltet, først og fremst på grunn av kulde om vinteren (Benedict et al. 1983). Store deler av "blåbær"-samfunnet vil trolig ikke tåle kulden, og gjengroing til et lavsamfunn som har forholdsvis lav produksjon vil gå sent. Flytting av lavhei til blåbærfeltet, på den andre siden, skulle gi mindre utdøing siden feltet er dekt med snø og mindre utsatt for kulde om vinteren. De naturlige artene fra "blåbær"-samfunnet som har forholdsvis høy produksjon, skulle vokse raskt der i en suksesjon. Den første hypotesen grunngis med at lavhei-samfunnet har forholdsvis få røtter og treaktige stammer og derfor vil bli lett skadet, men vokse sent igjen etter skade.

Resultater

Tabell 1 og 2 viser resultater av dekningsgrad, og tabell 3 viser biomasserresultatene. Det er ikke akkurat de samme rutene det måles dekningsgrad og biomasse på, siden biomassen er basert på en 27.5 x 15 cm smårute for hver 75 x 35 cm rute, mens dekningsgraden i 1986 er målt på hele den 75 x 35 cm ruten og i 1991 omfatter begge smårutene. Likevel er mesteparten av arealet sammenfallende og man forventer derfor en sterk korrelasjon mellom de to typer data.

PLANTE	LAVHEI		"BLÅBÆR"-SAMFUNN	
	SELV- TRANSPLANT.	TRANSPLANT. TIL "BLÅBÆR"-SAMF.	SELV- TRANSPLANT.	TRANSPLANT. TIL LAVHEI
<i>Vaccinium myrtillus</i>	-	-	9.42	1.00
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	19.00	2.42	-	5.42
<i>Deschampsia flexuosa</i>	-	2.50	9.75	3.42
<i>Festuca ovina</i>	5.73	3.90	-	0.75
<i>Dicranum spp.</i>	1.10	6.92	16.25	11.50
<i>Cetraria nivalis</i>	22.10	0.17	0.17	7.83

Tabell 2. Gjennomsnittlig relativ dekning i % målt 1 juli 1991 for seks planter med stor endring etter transplantering til det "motsatte" feltet (jfr. tab. 1).

LAVHEI

"BLÅBÆR"-SAMFUNN

PLANTE/BIOM./ PRODUKSJON	KONTROLL	SELV TRANSPL.	TRANSPL. "BLÅBÆR"	MEK. SKADE	KONTROLL	SELV TRANSPL.	TRANSPL. LAVHEI	Mek. skade
<i>Carex bigelowii</i>	.17	.10	.33	.10	.04	.06	.48	.04
<i>Deschampsia flexuosa</i>	.00	.00	.16	.00	.39	.63	.15	.27
<i>Festuca ovina</i>	.09	.14	.02	.03	.05	.00	.06	.02
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	1.41	1.00	.06	1.51	.00	.00	.47	.00
<i>Vaccinium myrtillus</i>	.02	.00	.00	.00	2.12	.43	.06	1.63
<i>Salix herbacea</i>	.00	.00	.00	.00	.53	.23	.38	.18
<i>Trientalis europaea</i>	.000	.000	.000	.000	.001	.003	.009	.003
<i>Solidago virgaurea</i>	.000	.000	.000	.000	.029	.041	.000	.018
<i>Hieracium alpinum</i>	.000	.012	.000	.000	.000	.036	.039	.006
<i>Polytrichum</i>	.03	.06	.12	.07	.02	.02	.00	.00
<i>Dicranum spp.</i>	.48	.18	.20	.21	1.80	1.76	2.21	1.18
Levermoser	.02	.00	.01	.01	.40	.66	.01	.20
<i>Cladonia spp.</i>	10.26	7.70	.73	4.74	2.61	2.53	3.56	2.19
<i>Cetraria nivalis</i>	1.97	2.61	.00	1.78	.00	.00	.88	.00
<i>Cetraria islandica etc.</i>	.61	.47	.38	.33	.84	.75	.71	.90
Biomasse	15.05	12.26	2.00	8.78	8.49	6.50	9.01	6.49
Produksjon, tofrøbladete planter	.31	.28	.02	.41	.89	.34	.35	.76

Tabell 3. Levende overjordisk biomasse i g pr 27.5 x 15 cm rute. "Andre lav" og årsproduksjon for *Vaccinium*-artene og *Salix herbacea* er ikke tatt med i tabellen (jfr. tab. 1).

Diskusjon

Effekt av transplanteringsprosessen

Ved å sammenligne de selvtransplanterte rutene med de urørte kontrollene kan man få et mål for virkningen av selve transplanteringen. I lavheia var det ingen store endringer, bortsett fra muligens en liten reduksjon i biomasse hos *Vaccinium vitis-idaea*, *Carex bigelowii*, *Cladonia spp.* og *Dicranum spp.* Dette kan tyde på en del skade på de underjordiske utløperne hos tyttebær og stivstarr, oppbryting av

Cladonia spp., og inntørking av moser under eller etter transplanteringen. For laven korke derimot (dataene ikke inkludert i tabellen) var det muligens en økning i dekningsgrad.

Biomassedataene for "blåbær"-samfunnet viser stor skade på *Vaccinium myrtillus* etter selvtransplantering, mens dekningsgraden nesten er normal (ca. 90% av kontrollverdien 10.75%). Forklaringen er trolig at de større blåbærkvistene har dødd ut etter transplantering på grunn av avskårne røtter, mens nye skudd har kommet opp fra røttene og disse med blad viser etter 9 år nesten like stor prosent dekning som de gamle skuddene med blad. Produksjonen av årsskudd hos blåbær er derimot sterkt nedsatt fremdeles (.11 g pr prøve i forhold til .59 g i kontrollene), og er ansvarlig for det aller meste av den store nedgangen i årsproduksjonen av tofrøbladete planter i "blåbær"-samfunnet etter selvtransplantering.

En annen art som ser ut til å ha vært skadet under selvtransplantering av "blåbær"-samfunnet er *Salix herbacea*, som hadde en ca. 50% reduksjon i både biomasse og dekningsgrad i de selvtransplanterte rutene i forhold til kontroller etter 9 år. Dette kan virke naturlig når man tenker på artens vekstmåte.

Det er samtidig en klar økning i bar mark etter selvtransplantering i både blåbærfeltet og lavheia. Dette henger trolig sammen med nedgangen i arter med underjordiske utløpere som kan ha blitt skadet under transplantering som nevnt ovenfor. Endringene er likevel små i forhold til de som ble funnet etter transplantering mellom vegetasjonstypene etter 4 år (tab. 1), på lavheia også etter 9 år.

Man kan konkludere med at transplanteringen i seg selv særlig har gitt skade på planter med utløpere, spesielt *Vaccinium myrtillus* og *Salix herbacea*. Den totale nedgangen i biomasse og produksjon og økningen i bar mark som en konsekvens av transplantering er likevel ikke så stor at det indikerer et alvorlig metodisk problem.

Artenes og plantesamfunnenes respons på transplantering

Artene viste et bredt spektrum av responsmønster etter transplantering til det "motsatte" feltet. De fleste endringer bekrefter vår antakelse om artenes tilpasning til ulike typer miljø.

Begge *Vaccinium*-artene fikk en kraftig nedgang når de ble transplantert fra sine respektive felter til det "motsatte" feltet (tab. 2). Mindre enn 20% (målt som dekningsgrad) av blåbærplantene flyttet til lavheia var i live etter 4 år, og de var nesten helt borte etter 9 år. Biomassereduksjonen for blåbær var også sterkt signifikant sammenlignet med både de urørte kontrollene og de selvtransplanterte rutene. Biomassen av tyttebærplanter flyttet fra lavheia til blåbærfeltet var redusert til nesten null etter 9 år. Dekningsgraden viste knapt 13% så mye tyttebær i de transplanterte rutene som i de selvtransplanterte. En nærliggende forklaring for nedgangen i blåbær er den sterke eksponeringen for kulde, vind og uttørking på lavheia. Utdøingen av tyttebær var mer overraskende, men kan henge sammen med våte jordbunnsforhold i blåbærfeltet.

Gressartene smyle (*Deschampsia flexuosa*) og sauesvingel (*Festuca ovina*) viser et lignende, men ikke så dramatisk mønster (tab. 3). Normalt dominerer den første på områder med godt snødekke, den siste på rabbene. Begge arter har imidlertid en brukbar overleving etter 9 år ved transplantering til andre vekstforhold. Ca. 1/3 av smyle (målt som enten dekningsgrad eller biomasse) overlevde flytting fra blåbærfeltet til den avblåste lavheia, og en del sauesvingel overlevde i den fuktige blåbærmarken. Biomassedataene for sauesvingel er vanskelig å tolke, siden det bare er noen få grønne blad i hver tue av planteslaget. Et annet tegn på at sauesvingel mistrivdes i blåbærfeltet var en sterk nedgang i blomstring. Det er mulig at deknningen av de levende trådsmale gressbladene er noe overvurdert.

Musøre (*Salix herbacea*) bryter enda sterkere regelen om at en art som ikke forekommer naturlig i et samfunn, også vil mistrives der etter transplantering. Selv om arten ikke finnes på den delen av lavheia vi brukte som forsøksfelt, viser biomassen og dekningsgraden i ruter transplantert dit (tab. 1 og 3) minst like høye verdier som på selvtransplanterte ruter på blåbærfeltet. Det kan være andre grunner enn mikroklimate til at den ikke er naturlig til stede på lavheia, for eksempel konkurranseforhold eller etableringsproblemer. Musøre transplantert til lavheia blomstret ikke, noe som forsterker mistanken om at frøsetting og etablering kan være et hinder. Det vil bli interessant å se hvordan transplantert musøre klarer seg videre på lavheia i de gjenværende smårutene.

Skogstjerne (*Trientalis europaea*) forekommer (i likhet med musøre) ikke naturlig på lavhei-feltet, men overlever godt og øker muligens når den blir transplantert dit. Den hadde også en meget høy blomstringsprosent på lavheia og en lav blomstringsprosent i blåbær-kontrollrutene. En mulig forklaring er at mindre konkurranse fra blåbær og smyle kan ha gitt skogstjerne gunstig næringstilgang.

En art som tydelig ikke er nøye med snødekke, fuktighet eller temperatur er stivstarr (*Carex bigelowii*). Den finnes i kontrollrutene både på lavheia og i "blåbær"-samfunnet, men med høyere biomasse og dekning i det første enn det siste (tab. 1 og 3). Derimot er arten klart konkurransepåvirket. Det fører til en betydelig økning i biomasse og dekning av den ved transplantering. Svekkelsen av andre arter og økningen av bar mark gir den forbedrede konkurranseforhold. Stivstarrs blomstringsprosent var også høyest i begge typer transplanterte ruter, etterfulgt av de mekanisk skadete rutene der man også kan forvente noe bedre konkurranseforhold.

Hos lav står gulskinn (*Cetraria nivalis*) i en særstilling når det gjelder sine vekstkrav. Den tåler klart ikke de fuktige forholdene (eller eventuelt isdekke) nede i "blåbær"-samfunnet, muligens på grunn av oksygenmangel. Allerede første år etter transplantering så det ut til å være lite klorofyll i laven, som var mørkegul av farge. Dekningsgraden på blåbærfeltet var redusert til 3.4% av selvtransplantert på lavheia etter 4 år og 0.75% etter 9 år (tab. 2), og biomassen var null i rutene som ble analysert for biomasse (tab. 3). Til sammenligning blåste det inn mye i rutene fra blåbærfeltet som var transplantert til lavheia (0.88 g pr smårute, ca. 1/3 av mengden i kontrollene på lavheia).

Også *Cladonia*-artene fikk redusert betydning etter flytting fra lavheia til blåbærfeltet (særlig av reinlav og med mulig unntak av begerlavene); når det gjelder vekt (tab. 3) faktisk til et lavere nivå enn det som forekommer naturlig av *Cladonia* i blåbærfeltet (0.73 mot 2.61 g pr smårute). Med tyttebær og gulskinn også borte, så disse rutene nærmest døde ut. Man kan tenke seg at mikroklimaet ved jordoverflaten derved ble tørrere og mer utsatt for vind enn i de naturlige lavhei- eller blåbærfeltene, og at lavartene lett ble uttørket og oppstykket. Derimot økte *Cladonia* sin biomasse og dekning i blåbærfeltene som ble flyttet til lavheia, noe som bare bekrefter at de er godt tilpasset miljøforholdene der, men også at plantestykker blåser inn på rutene fra omgivelsene.

Islandslav og andre brune *Cetraria* forekommer naturlig i begge felt, og de var et stabilt element i alle rutene. De ser ut til å ha et bredt toleranseområde overfor flere miljøfaktorer (tab. 3).

Moser er mer vanlig i det fuktige "blåbær"-samfunnet enn på de avblåste rabbene, målt enten som dekning eller biomasse (tab. 1 og 3). *Dicranum* spp. flyttet fra lavheia til blåbærfeltet viste en økning i dekning, men ikke i biomasse (tab. 2 og 3). Bjørnemoser har tydeligvis begynt å etablere seg i en del ruter på blåbærfeltet etter flytting fra lavheia, men ikke i den grad man kanskje hadde forventet. Totalt sett hadde mosene i blåbærruter som ble flyttet til lavheia, en viss nedgang i dekningsgrad (tab. 1), men stabil høy biomasse (tab. 3), særlig på grunn av mengden av *Dicranum*. Mosene er en vanskelig plantegruppe å analysere, fordi de ligger skjult blant lav og høyere planter, og de er ofte små og vanskelige å rense under biomasseanalysen.

Levermosenes krav til fuktige vekstforhold ble klart demonstrert, da biomassen av den i blåbærruter flyttet til lavheia sank fra ca. 0.4 g pr smårute i kontrollene til nesten null (tab. 3). Levermoser ble så vidt registrert i de transplanterte lavrutene, noe som støtter hypotesen om at disse rutene er tørre på overflaten, fordi flere arter er blitt borte og mikroklimaet dermed er forverret.

Plantesamfunnenes respons som helhet på transplantering kan oppsummeres som følger: Ved transplantering fra blåbærfeltet til lavheia fikk man en nedgang i de mest typiske arter for "blåbær"-samfunnet (unntatt musøre) og en viss økning i karakteristiske lavheiarter. Arter som kan forekomme begge steder er mindre påvirket av transplantering. Ni år etter transplantering er disse rutene godt i gang med en suksesjon til lavhei-samfunnet, med invasjon av tyttebær fra jorda, nyetablering av gulskinn som har blåst inn, samt vekst av disse. Biomassen og årsproduksjonen av tofrøbladete planter er rimelig god i forhold til kontrollene, og økningen i bar mark er usignifikant 9 år etter transplantering til lavheia, trolig nettopp på grunn av innblåsing av lav utenfra rutene.

Ved transplantering fra lavheia til blåbærfeltet fikk man en svært dramatisk nedgang i karakteristiske lavhei-arter, spesielt tyttebær og gulskinn. Etter 9 år er det bare en svak suksesjon mot "blåbær"-samfunnet, preget av litt mose, en viss frøformering av smyle, og kraftig vekst av stivstarr i mangel av konkurrenter. Biomasse og årsproduksjon av tofrøbladete planter er sterkt nedsatt i forhold til kontrollene (tab. 3), og nesten halvparten av arealet er bar mark (tab. 1).

Respons på mekanisk skade

Begge plantesamfunn hadde langvarig skade av den relativt svake mekaniske skadebehandlingen med oppskraping av overflaten og øvre jordlag. Biomassen 9 år etter behandling var redusert med ca. 40% i lavsamfunnet og ca. 25% i "blåbær"-samfunnet (tab. 3). Dette bekrefter sårbarheten av disse plantesamfunnene og den lange tiden som kreves for å lege sår i fjellvegetasjon. Suksessjonen ville gått enda senere etter andre kraftigere skader der vegetasjonen, matjorda og/eller rotmatten er fjernet.

I lavhei-samfunnet var Cladonia og Cetraria islandica de mest skadete gruppene, sammen med Dicranum spp., i forhold til urørt kontroll, mens høyere planter med sterke rotsystemer klarte seg generelt bra. Et unntak var muligens sauesvingel, som ble delvis revet løs og drept i behandlingen. Gulskinn ble også snudd opp ned, men den så ut til å rette seg igjen i løpet av noen få år og hadde nesten normal biomasse etter 9 år (tab. 3). Cladonia-artene og Cetraria islandica ser ut til å mangle denne evnen.

Virkningen av mekanisk skade var mindre i blåbærfeltet og fordelt over flere arter. Smyle, blåbær, musøre, Dicranum, levermoser og Cladonia viste alle fremdeles noe redusert biomasse etter 9 år, dog ingen av dem alvorlig (tab. 3). Også i "blåbær"-samfunnet vil det ta tid å lege selv sår av denne typen.

Konklusjoner

I forhold til de opprinnelige hypotesene kan resultatene oppsummeres slik:

Hypotese 1. Både lavhei- og "blåbær"-samfunnene var sårbare overfor mekanisk skade, med henholdsvis 40% og 25% reduksjon i biomasse 9 år etter behandlingen. Lavhei-samfunnets sårbarhet skyldes først og fremst stor skade og sen gjenvekst av Cladonia spp., mens skaden i "blåbær"-samfunnet var fordelt over flere arter.

Hypotese 2. Transplantering fra blåbærfeltet til lavheia førte til reduksjon av de mest karakteristiske artene fra det første samfunnet, men flere av artene hadde en rimelig god overlevingsevne i det nye miljøet. Ni år etter transplantering er suksessjonen mot lavheisamfunnet godt i gang. Biomassen er like høy som før transplantering på grunn av invasjon av tyttebær og innblåsing og vekst av lav. Produksjonen av tofrøbladete planter er lavere enn i "blåbær"-samfunnskontrollen, men tilnærmet lik den i det urørte lavheisamfunnet. Hypotesen om rask død og sen suksessjon i lavheia ble derfor tilbakevist.

Hypotese 3. Transplantering fra lavheia til blåbærfeltet førte til rask død av flere karakteristiske arter fra lavheia. Det er uklart hva årsakene til dette er, og de varierer trolig fra art til art. Dette viser at det ikke er konkurranseforhold, men fysiske forhold (som bl.a. vannoverskudd med oksygenmangel eller av "iskake"-dannelse som resultat), som er grunnen til at lavheisamfunnet og dets arter ikke forekommer i området okkupert av "blåbær"-samfunnet. Ni år etter transplantering er biomassen og årsproduksjonen bare en brøkdel av nivået før transplantering, og nesten halvparten av arealet er bar mark. Suksessjonen er meget langsom, med små mengder av relativt tidlige innvandrere som smyle, bjørnemose og Dicranum. Stivstarr vokser kraftig som respons på frigjøring fra konkurranse. Også hypotesen om rask overgang til "blåbær"-samfunn er derfor tilbakevist.

En hovedkonklusjon er at man bør være varsom med generaliseringer om hvordan et helt plantesamfunn kommer til å reagere på miljøendringer, da dette ser ut til å være bestemt i meget stor grad av de individuelle artene i samfunnet og deres vekstkrav. Konkurranseforhold viser seg også å ha mye å si for enkelte arter, og det kan skje store endringer i artssammensetning som et resultat av kombinasjonen av endring i miljøforhold og endring i konkurranseforhold.

Dette forsøket ble ikke lagt opp i 1982 for å undersøke mulige virkninger av klimaendring på fjellvegetasjon, men resultatene kan likevel være interessante i den sammenheng. Snødekke vil trolig være en meget sentral faktor her. En eventuell klimaendring som fører til mer snøfattige forhold, kan gi endringer i "blåbær"-samfunnet som ligner på de man fikk ved transplantering til lavheia, mens klimaendringer som gir mer snørike forhold kan føre til at lavheiområder som blir snødekt, vil gjennomgå en del av endringene observert i rutene som er transplantert til blåbærfeltet. Snødekket vil virke både på temperatur og lengde av vekstsesongen. Økt temperatur som følge av klimaendring kan føre til økte områder med "blåbær"-samfunn i fjellet om det ikke blir for tørt.

Referanser:

- Benedict, F., F.E.Wielgolaski & C. Dons, 1983. Effekter av mekanisk skade og kuldestress i to fjellvegetasjonstyper. -K.norske vidensk. Selsk. Mus. Rapp. Bot. Ser. 1983, 7:5-10.
- Clausen, J., D. D. Keck & W. M. Hiesey, 1940. Experimental studies on the nature of species. I. Effect of varied environments on western North American plants. - Publication of the Carnegie Institution Washington No. 520.
- Hesjedal, O., 1975. Vegetation mapping at Hardangervidda. -In: Wielgolaski, F.E. (Ed.) Fennoscandian Tundra Ecosystems; Part I Plants and Microorganisms, pp. 74-81. Ecol Stud. 16.
- Lye, K. A., 1972. Vegetation of selected localities for IBP investigation in Hardangervidda, Southern Norway. - IBP i Norden 8: 101-111.
- Lye, K. A., 1975. Survey of the main plant communities on Hardangervidda. - In: Wielgolaski, F.E. (Ed.) Fennoscandian Tundra Ecosystems; Part I Plants and Microorganisms, pp. 68-73. Ecol. Stud. 16.
- McGraw, J.B., 1987. Experimental ecology of *Dryas octopetala* ecotypes. V. Field photosynthesis of reciprocal transplants. - Holarct. Ecol. 10:308-311.
- Mooney, H. A. & W. D. Billings, 1961. Comparative physiological ecology of arctic and alpine populations of *Oxyria digyna*. - Ecol. Monographs 31:1-29.
- Skartveit, A. , B.E. Rydén & L. Kärenlampi, 1975. Climate and hydrology of some Fennoscandian tundra ecosystems. - In: Wielgolaski, F.E. (Ed.) Fennoscandian Tundra Ecosystems; Part I Plants and Microorganisms, pp. 41-53. Ecol. Stud. 16.
- Wielgolaski, F.E. & F. Benedict, 1986. Transplantation of mountain vegetation. - Proc. Int. Symp. Mountain Vegetation. Bot. Soc. China, pp. 292-297.
- Wielgolaski, F.E. & S. Kjølsvik, 1972. The methodology of net primary production investigations in Norwegian IBP tundra studies. - Rep. Kevo Subarct. Res. Stn 9:24-27.

TANZANIAS REGNSKOGER - BIODIVERSITET OG VANNRESSURSER I FARE
 Jørn Erik Bjørndalen

Referat

Bjørndalen, J.E. 1992. Tanzanias regnskoger - biodiversitet og vannressurser i fare. - Univ. Trondheim Vitensk.mus. Rapp.Bot.Ser. 1992 1

Regnskog i Tanzania er først og fremst knyttet til isolerte fjellkjeder. Til tross for et beskjedent areal er disse skogene viktige nedslagsfelt for vannforsyning til store deler av landet. De tanzanianske regnskogene er godt differensiert i ulike høydslagstyper. Regnskogene i Eastern Arc-fjellene hører til noen av de rikeste skogene på det afrikanske kontinent, med tallrike endemiske og sjeldne arter av planter og dyr. Liksom i de fleste områder med tropisk regnskog er også Tanzanias regnskoger sterkt påvirket av menneskelige inngrep som oppdyrking, beite, industrielt skogbruk, ulovlig hogst, mineralskjerping og andre aktiviteter. Det meste av avskogningen har funnet sted i løpet av de siste 30 årene. De fleste regnskogsområdene er vernet som skogreservat, men skogmyndighetene har problemer med å håndheve vernet. Skogmyndighetene i Tanzania har i sin Tropical Forestry Action Plan gitt forvaltning av fjellregnskog og andre viktige nedslagsfeltskoger høyeste prioritet, og flere internasjonale utviklingsprogram som støttet dette arbeidet har startet opp.

Jørn Erik Bjørndalen, Institutt for biologi og naturforvaltning, Norges landbrukshøgskole, Postboks 14, 1432 Ås.

Abstract

Bjørndalen, J.E. 1992. The Tanzanian rain forests - biodiversity and water resources in danger. - Univ. Trondheim Vitensk.mus. Rapp.Bot.Ser. 1992 1

Rain forests in Tanzania are confined to isolated mountain chains. Despite covering a modest area these forests are principal water catchments for the country. The Tanzanian rain forests are well differentiated into altitudinal types. The biodiversity of the Eastern Arc Mountains ranks among the highest in Africa, with numerous endemic and rare species of plants and animals. Like in all rain forest regions the Tanzanian rain forests are also heavily affected by human impacts such as cultivation, grazing, industrial forestry, illegal logging, mineral exploitation and other activities. Most of the degradation has taken place during the last 30 years. Most of the rain forests are protected as catchment forest reserves, but the forest authorities have problems with guarding and management of the reserves. Development programs emphasizing management and research on natural catchment forests have started, and the forest authorities have in their Tropical Forestry Action Plan given catchment forest management the highest priority.

Jørn Erik Bjørndalen, Department of Biology and Nature Conservation, Agricultural University of Norway, P.O. Box 14, N-1432 Ås, Norway.

Innledning

Det er ikke nettopp Tanzanias regnskoger man hører om når det gjelder opinionens engasjement i regnskogenes skjebne. Disse regnskogene ligger utenfor det ekvatoriale regnskogsbeltet i Afrika, som er vesentligst knyttet til Vest-Afrika og Zaire-bekkenet. De øst-afrikanske regnskogene kan karakteriseres som Afromontane, og finnes som mindre, isolerte fjellregnskoger mellom Ethiopia i nord og Malawi i sør (White 1983). Slike skoger er optimalt utviklet i østlige deler av Tanzania, hvor man finner en biodiversitet som er enestående i Afrika (se f. eks. Collar & Stuart 1988, Lovett 1988b). Selv om fjellregnskogene dekker mindre enn 2% av landarealet i Tanzania utgjør de viktige vannkilder for store deler av landet. Presset på de små, isolerte regnskogsområdene er stort, og degraderingen av skogene kan lokalt være alvorlig. Foreliggende artikkel utgjør et sammendrag av mer omfattende arbeider om Tanzanias regnskoger og de problemer som er knyttet til menneskelig påvirkning av det naturlige skogsøkosystemet (Bjørndalen 1992a,b).

Utbredelse av regnskog i Tanzania

De tanzanianske regnskogene kan grovt deles inn i to hovedtyper på geografisk/floristisk grunnlag:

1) De viktigste regnskogsområdene finnes i en serie isolerte fjellkjeder i østlige deler av landet. Disse fjellområdene kan kollektivt betegnes som Eastern Arc Mountains, og består av krystallinske, gamle bergarter. De viktigste fjellområdene med regnskog er Usambara, Uluguru, Nguru og Uzungwa Mountains.

2) Velutviklede montane regnskoger finnes også på de høye vulkanene i Nord-Tanzania, som f.eks. Mount Kilimanjaro, Mount Meru og Ngorongoro-krateret og dets forlengelse, Northern Highlands.

Forøvrig finnes fragmenter av vest-afrikansk regnskog i enkelte områder rundt Victoriasjøen. Fig. 1 viser de viktigste områdene med regnskog i Tanzania.

Hovedtyper av regnskog og deres vertikale sonering

Den orografiske nedbørseffekten spiller en viktig rolle for den vertikale soneringen av ulike regnskogstyper, spesielt i de østlige fjellkjedene. I Eastern Arc-fjellene finner man et nedbørsmaksimum i tåkesonen rundt 2000 m, og her kan årsnedbøren komme opp i over 3000 mm (se f.eks. Pócs 1974, 1976a). Fig. 2 viser et idealisert profil av vegetasjons-soneringen i et typisk Eastern Arc-fjell. De viktigste skogstypene er:

Lavlandsregnskog (1): Bare mindre bestander og fragmenter igjen p.g.a. omfattende oppdyrking i de lavereliggende områdene. Høydeintervall: 300-800 m.

Submontan regnskog (2): De største arealene med regnskog på fuktige sør- og østskråninger. Optimalt utviklede skoger med flere treskikt, store dimensjoner på trærne og stor struktur-



Fig. 1. Utbredelsen av noen viktige områder med fjellregnskog i Tanzania. Fjellkjeder tilhørende Eastern Arc-systemet er vist i hvitt, mens de overveiende vulkanske områdene er vist i svart. Etter Bjørndalen (1992a). 1) Northern Pare, 2) Southern Pare, 3) West Usambara, 4) East Usambara, 5) Nguu, 6) Nguru, 7) Ukaguru, 8) Rubeho, 9) Uluguru, 10) Malundwe, 11) Uzungwa, 12) Mahenge, 13) Southern Highlands, 14) Kilimanjaro, 15) Meru, 16) Ngorongoro-krateret/Northern Highlands, 17) Hanang, 18) Nkurunge i Mahale National Park, 19) Kagera.

ell kompleksitet. Rik på endemismer. Sterkt truet av hogst. Høydeintervall: 800-1400 m. Tørr eviggrønn submontane skog kan erstatte denne skogstypen på lesiden av fjellkjedene (9).

Montan regnskog (3): Velutviklede bestander finnes over de submontane regnskogene, gjerne mellom 1400 og 1800 m. Mindre dimensjoner på trærne, men med høy biodiversitet. Epifytter og trebregner mer markert enn i den submontane skogen.

Moserik montan regnskog (tåkeskog) (4): I sonen med vedvarende skydekke (mellom 1800 og 2000 m) finnes ekstremt frodige skoger hvor trærne er nesten fullstendig dekket av epifytter, spesielt moser.

Moserik pygméskog (5): Lavvokst skog i tåkesonen oppe på plattåene (ca. 2000 m). Rik på moseepifytter, men også tette mosematter i skogbunnen.

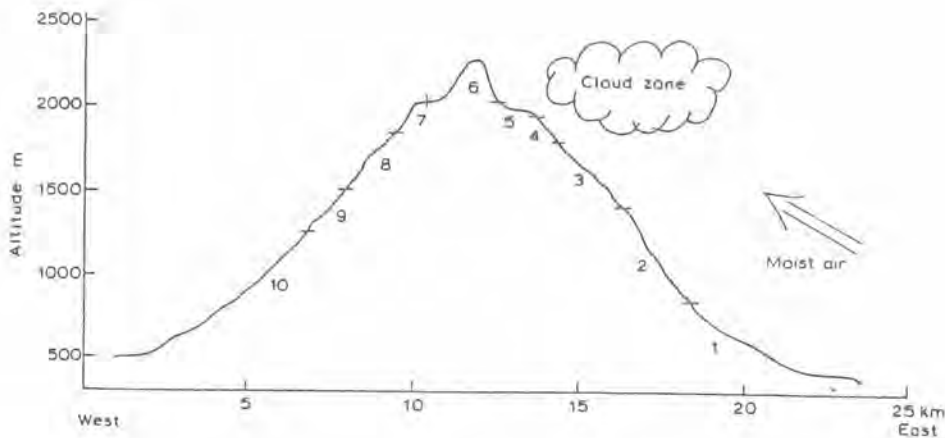


Fig. 2. Skjematisk framstilling av vegetasjonssoneringen på et typisk Eastern Arc-fjell. Se teksten for nærmere forklaring. Etter Bjørndalen (1992a).

Bambusskog (6): På topper som stikker opp over plataene finnes enkelte steder ekstremt tette skoger og kratt av bambus, Arundinaria alpina. Opp til ca. 2400 m. Kjølig klima, med sporadisk frost.

Forøvrig kan det i soneringen også inngå tørrere montan skog (8) på lesidene med mange av regnskogens treslag, men uten epipyttter og trebregner. Oppe på ryggene kan det på steinete steder forekomme lyngkratt med Erica arborea og Philippia-arter (7). Flere endemiske rosettplanter av slekten Lobelia kan inngå (se Pócs 1990). Under de montane og submontane eviggrønne skogene på de tørre nord- og vestskråningene finnes ordinær miombo-skog (10) dominert av Brachystegia-arter og andre representanter for familien Caesalpinaceae.

Soneringen på de høyere vulkanene er noe annerledes. Disse er for det meste omgitt av høysletter, og soneringen begynner ofte først på rundt 1500 m. Lavlandsregnskog og submontan regnskog mangler således, men flere av vulkanene har velutviklet montan regnskog opp til nesten 3000 m, spesielt Mt. Kilimanjaro, Mt. Meru, Ngorongoro-området og Mt. Rungwe (Southern Highlands). På tørrere steder kan Juniperus excelsa danne bestander. Slike barskogsbestander er derimot sjeldne i Eastern Arc-fjellene, og er bare registrert fra West Usambara-fjellene. Bartrær er først og fremst representert med Podocarpus-arter som inngår rikelig i den montane regnskogen. Over den montane blandingsskogen på de høye vulkanene finnes enkelte steder en særpreget sone fullstendig dominert av det vakre treet Hagenia abyssinica (Rosaceae). Usnea-arter er dominerende epifytter i denne sonen, som på Mt. Meru går opp til ca. 3200 m. Her overtar en subalpin lyngsone med busker av bl.a. Erica arborea og Philippia kilimanjarica. Sonen med Hagenia mangler forøvrig på Mt. Kilimanjaro.

For nærmere opplysninger om regnskogstyper og soneringer i Tanzania henvises til bl.a. Moreau (1935), Pitt-Schenkel (1938), Greenway (1965), Lind & Morrison (1974), Pócs (1976b), Pócs et al. (1990), Iversen (1991b), Bjørndalen (1992b) og Bjørndalen & Pócs (1992).

Biodiversitet

Særlig Eastern Arc-fjellene har en usedvanlig rik biodiversitet, med en imponerende mengde med endemiske, nær-endemiske og sjeldne arter av planter og dyr (se en nylig utkommet oversiktsartikkel av Bjørndalen 1992a). Det isolerte øypreget som de fleste fjellregnskogene har, den lange isolasjonen de har vært utsatt for og det markerte innslaget av endemismer har fristet enkelte forfattere til å sammenligne Eastern Arc-fjellene (spesielt Usambara-fjellene) med Galapagosøyene ut fra en evolusjonsmessig synsvinkel (se f.eks. Howell 1989). Tabell 1 og 2 gir noen eksempler på den høye biodiversiteten i flora og fauna.

Fjellregnskogens rolle som vannmagasin

Nedbøren er høy i de øvre deler av fjellskråningene, spesielt i mange Eastern Arc-områder. De øvre montane regnskogene i tåkesonen mottar gjerne 3000 mm nedbør eller mer (Pócs 1976a, Pócs et al. 1990). Klimaet i områdene rundt de høye vulkanene i nord er gjerne semi-arid, og de montane regnskogene på disse fjellene utgjør meget viktige nedslagsfelt for de omkringliggende slettene. Tåkekondensasjon bidrar også til vannhusholdningen i de øvre deler, spesielt moseepifyttene kan fange opp store mengder med vann (Pócs 1980, 1991, Gradstein & Pócs 1989).

Hydrologien i et regnskogsnedslagsfelt er meget komplisert, og mange av detaljene i den hydrologiske syklusen er lite kjent. De lettest tilgjengelige dataene er input til systemet, nedbør, og vannmengden som strømmer ut av hovedelven i nedslagsfeltet. En regnskog virker nærmest som en slags svamp, som tar imot store nedbørsmengder, lar vannet bruke lang tid på å nå bekker, elver og midlertidige vannreservoir, og sørger for at det er vanntransport ut av skogen gjennom hele året. I virkeligheten er vanntransporten inne i skogsøkosystemet komplisert, og rekke faktorer spiller inn. Her kan nevnes oppfangning av vann i vegetasjonsstrukturen, stammetransport, regn som faller direkte til bakken, infiltrering i jordsmonnet, tap ved evapotranspirasjon, overflateavrenning, grunnvannsbevegelser, midlertidig lagring i skog, jord og vannmagasiner, sesongvariasjon, mm. (for generell referanse til hydrologi i tropisk skogkledde nedslagsfelt henvises til artikler i Lal & Russel 1981 og til Jackson 1989).

Tilgangen på rent vann i tilstrekkelige mengder hele året hører til en av landets viktigste naturressurser, noe som blir stadig viktigere med den sterkt økende befolkningen. Det intakte regnskogsøkosystemet ser ut til å gi den beste beskyttelsen av vannressursene. Avskogning og forringelse av fjellregnskogene truer denne viktige ressursen, og negative virkninger av menneskelig påvirkning kan følges langs hele vassdragene ut til deltaområdene på kysten (inntørking av sideelver og småbekker, jorderosjon, jordskred, dårlig vannkvalitet

Tabell 1. Noen eksempler på den botaniske diversiteten i tanzanianske fjellregnskoger. Opplysningene er hentet fra en rekke kilder, bl.a. Pócs (1975, 1990, 1991), Brennan (1978), Johansson (1978), Lovett (1988a,b), Mather (1989), Ruffo et al. (1989), Spence & Pócs (1989), Iversen (1991a) og i artikler fra Hedberg & Persson (1990).

-
- * Av ca. 2100 arter av karplanter knyttet til skogsmiljø i Eastern Arc-fjellene er 25-30% endemiske.
 - * Ca. 10 slekter av karplanter er endemiske i Eastern Arc-fjellene, bl.a. Saintpaulia (opphavet til den kjente prydblanten). Omkring 20 arter er kjent, hvorav hele 12 finnes i Usambara-fjellene og deres omgivelser.
 - * Artsrike karplantefamilier som f.eks. Gesneriaceae, Melastomataceae og Balsaminaceae har mer enn 50% endemismer. Slekten Impatiens (Balsaminaceae) har f.eks. 53 arter i Tanzania, hvorav 27 er endemiske.
 - * Av slekten Coffea's ca. 40 arter på verdensbasis finnes 16 i Tanzania, hvorav 10 arter og 1 underart er endemiske.
 - * Ca. 600 mosearter er kjent fra Tanzanias fjellområder, hvorav ca. 25% er endemiske.
 - * Mosefloraen i fjellregnskog inneholder dessuten representanter fra en rekke plantegeografiske elementer, både tropiske (f.eks. Vest-Afrika, Sørøst-Asia og i særlig grad Madagaskar) og tempererte (f.eks. Hylocomium splendens og andre sirkumboreale arter).
-

silting av dammer, alvorlige oversvømmelser i regntiden, slamtransport til fiskebanker og korallrev, osv.).

Ved siden av hensynet til det store biologiske mangfoldet og deres genressurspotensial i fjellregnskogene fokuseres det stadig mer på skogenes evne til å fange opp vann. Forvaltning av naturlige nedslagsfelt-skoger (såkalte catchment-skoger) har fått høyeste prioritet i aksjonsplanen for tropisk skogbruk i Tanzania.

For nærmere opplysninger om problemer med nedslagsfelt-skogene og deres forvaltning henvises til Hermansen et al. (1985), Lundgren (1985), Kalaghe et al. (1988), Pócs (1988), Bjørndalen (1991, 1992a,b), Bjørndalen & Pócs (1992) og artikler i Hamilton & Bensted-Smith (1989), Hedberg & Persson (1990) og Newmark (1991).

Menneskelig påvirkning

Omfanget et menneskelig påvirkning på de tanzanianske regnskogene er stort, og konsekvensene kan lokalt være alvorlige. Tabell 3 viser ulike typer av kulturpåvirkning som regnskogene i Tanzania har vært eller blir utsatt for. Disse omfatter bl.a. 1) generelle konsekvenser av det økende befolknings-

Tabell 2. Noen eksempler på den zoologiske diversiteten i tanzanianske fjellregnskoger. Opplysningene er hentet fra en rekke kilder, bl.a. Moreau (1935), Schiøtz (1981), Rodgers & Homewood (1982a,b), Collar & Stuart (1988), Howell (1989, 1990), Mahunka (1990) and Scharff (1990).

-
- * Flere endemiske fuglearter forekommer i Eastern Arc-fjellene. I tillegg finnes en rekke sjeldne og truede regnskogsarter. To av Eastern Arc-områdene (Usambara og Uluguru) er rangert blant de 10 rikeste lokalitetene med skogbaserte fuglearter i Afrika.
 - * Endemiske aper (red colobus og crested mangabey) i Uzungwa-fjellene. Disse og en generelt rik diversitet av primater har vært en viktig motivasjon for forslaget om en ny nasjonalpark i Uzungwa-fjellene, som nå er under sluttbehandling.
 - * En rekke endemiske amfibier og reptiler er kjent fra Eastern Arc-fjellene, bl.a. frosker, trefrosker, padder, gekkoer, kameloner, firfisler og slanger.
 - * Et ubeskrivelig (!) artsmangfold blant evertebrater, bl.a. insekter og andre artropoder, millipeder, snegler og ferskvannskrabber). Eksempler fra nylige entomologiske undersøkelser i Usambara-fjellene:
 - 150 av 200 innsamlede arter av jordmidd var ubeskrevne.
 - Ca. 300 ubeskrevne arter av soppmygg ble innsamlet i løpet av 2 måneder i et mindre skogreservat (Mazumbai).
-

presset som behov for nydyrkningsområder, boplasser, brennved, bygningsmateriale, mm., 2) oppdyrking og beite omkring og inne i skogene, 3) industrielt skogbruk og plantasjer, 4) ulovlig plukkhogst og plankesaging, 5) mineralskjerping, 6) trekullbrenning og 7) brann.

Det meste av avskogning og generell degradering av skogene har skjedd i løpet av de siste 30 årene etter at landet ble uavhengig. Dette er særlig godt dokumentert i Usambara-fjellene (Kalaghe et al. 1988, Hamilton & Mwashia 1989) og på Mount Kilimanjaro (Newmark 1991). I Usambara-fjellene har nesten 60% av den opprinnelige skogen forsvunnet eller blitt ødelagt i løpet av denne perioden (Kalaghe et al. 1988). Også fjellområder som Uluguru-fjellene og Mount Meru har vært utsatt for større inngrep. Det observeres etterhvert også merkbare konsekvenser av skogsfragmentering for vilt og fugler (Stuart 1989, Newmark 1991a,b, Newmark et al. 1991).

Menneskelig påvirkning av regnskogene i Tanzania har vært diskutert av en rekke forfattere, og for nærmere detaljer henvises bl.a. til Hermansen et al. (1985), Kalaghe et al. (1988), Hamilton & Mwashia (1989), Nsolomo & Chamshama (1990), Bjørndalen (1992a,b) og artikler i Hamilton & Bensted-Smith (1989), Hedberg & Persson (1990) og Newmark (1991).

Tabell 3. Noen typer av menneskelig påvirkning av tanzanianske regnskoger (etter Bjørndalen 1992b).

Jordbruk

- generelle konsekvenser av befolkningsveksten
- svedjebruk (shifting cultivation)
- klargjøring for oppdyrking opptil reservatgrensene og videre inn i skogen
- rydding i større skala for te- og kaffeplantasjer
- dyrking av vekster for salg (cash crops) i og utenfor skogen (f.eks. kardemomme har gjort en del skade)
- nedkutting av påler til bygningsmateriale (går ut over ungtrær av bestemte arter)
- innsamling av brennved
- beite av storfe og geiter
- ulovlig bosetning (squatters) inne i skogreservater
- jorderosjon og næringsutarming p.g.a. oppdyrking av svært bratte skråninger
- ulike politiske prioriteringer mellom landbruksmyndigheter og skogmyndigheter

Skogbruk

- stor-skala industrielt skogbruk
- mekaniske skader og jordkompaktering p.g.a. hogst og uttak av tømmer med tungt utstyr
- utenlandske utviklingsprosjekter som ikke tar tilstrekkelig hensyn til miljøkonsekvenser (bl.a. finske prosjekter i Usambara-fjellene)
- konvertering av naturlig skog til plantasjer med innførte bartrær og andre fremmede treslag
- ulovlig hogst og plankesaging (virksomheten er sterkt preget av korrupsjon)
- genetisk utarming av økonomisk verdifulle treslag
- invasjon av fremmede arter som opptrer som aggressive "ugras", spesielt Maesopsis eminii i Usambara-fjellene

Gruvedrift og mineralskjerping

Trekullbrenning og branner

(alvorlige konsekvenser for miombo-skog og savanneskoger, men mindre effekt på de lukkede regnskogene)

Fragmentering

(Generelle effekter av fragmentering og isolasjon for det biologiske mangfoldet og for vilt og fugl i særlig grad)

Konklusjon: Finnes det muligheter for en bærekraftig utnyttelse av de tanzanianske regnskogene?

De fleste av regnskogene i Tanzania er allerede vernet som skogreservater, og både de tyske og britiske koloniadministrasjonene håndhevet strengt vern for å beskytte vann, klima og jordsmonn. Etter uavhengigheten skjedde en markert svekking av skogvernet, delvis etter press fra landbruket og delvis for å

få valutainntekter ved eksport av tømmer (både hogst av naturlige treslag og opparbeidelse av plantasjer med fremmede treslag). Skogmyndighetene har store problemer med å håndheve vern p.g.a. manglende bevilgninger, utstyr, transport og ikke minst p.g.a. lavt lønnsnivå og korrupsjon. Forholdene har heldigvis begynt å bedre seg, ikke minst ved assistanse gjennom NORAD's catchment-prosjekt.

Skogmyndighetene arbeider intens med en aksjonsplan for å forvalte og skjøtte naturskogene både med hensyn til vannressursene og til det biologisk-genetiske potensialet. Dette arbeidet krever lang tid og mye penger, og er avhengig at utenlandske bistandsorganisasjoner støtter dette programmet (spesielt de nordiske landene og EF). Problemet i dag er en dårlig koordinering av de ulike bistandsprogrammene. Det gjenstår fortsatt mye integrert forskning for å få til en best mulig forvaltning av fjellregnskogene, spesielt når det gjelder kunnskaper om biota, økosystemets struktur og funksjon og til den hydrologiske syklusen.

Et viktig, men et ofte neglisjert aspekt, er lokalbefolkningens rolle i samspillet mellom skog og ressursutnyttelse. Befolkningen rundt skogen bør hjelpes med alternativer til inngrep, f.eks. agroforestry-tiltak, landsbyskoger og buffersoneskoger som kan brukes til brennved og bygningsmateriale. Viktig er også motivasjon til å ta vare på skogressursene ut fra et nyttehensyn for befolkningen, som f.eks. tilgang på rent vann til alle tider av året.

Potensialet for en alternativ utnyttelse av regnskog i Tanzania skulle være til stede, og tallrike ville arter av trær og urter blir utnyttet for forskjellige formål av lokalbefolkningen. Generelt er kunnskapen om egenskaper og genetisk potensiale for regnskogsarter liten, og framtidig forskning vil kunne avdekke planter som inneholder stoffer som kan være til nytte i medisiner, kosmetika, mattilsetninger, osv. (se generell diskusjon i Myers 1984). Dette skulle også gjelde Tanzania. Miljøgevinsten ved å ta vare på fjellregnskogen er åpenbar, spesielt med tanke på å ivareta vannressursene. En forsiktig regnskogsturisme kan også gi valuta som kan brukes til forvaltning av skogreservatene (se Bjørndalen 1992b). Det er også gjort eksperimenter med bruk av naturlige treslag i revegetering og plantasjer (se f.eks. Kalaghe et al. 1988, Kimariyo 1990), men det gjenstår mye forskning for å kunne utnytte dette potensialet mer aktivt i forvaltningssammenheng.

Selv om det foreligger visse muligheter for fortsatt bevaring og en bærekraftig bruk av Tanzanias regnskoger, er likevel den største truslen mot disse skogene den samme som i de fleste tropiske land: konsekvenser av ukontrollert befolkningsvekst og gjeldskrise som medfører miljøforringelse for å oppnå eksportinntekter.

Litteratur

Bjørndalen, J.E. 1991. An ecological approach to the inventory and monitoring of rain forest catchments in Tanzania. pp. 97-102 in: Newmark, W.D. (ed.). The conservation of Mount Kilimanjaro. IUCN, Gland, Switzerland, and Cambridge, UK.

Bjørndalen, J.E. 1992a. Tanzania's vanishing rain forests - assessment of nature conservation values, biodiversity and importance for water catchment. In: Pimentel, D. & Paoletti, M.G. (eds.). Agriculture, ecosystems and environment. Elsevier, Amsterdam (in print).

Bjørndalen, J.E. 1992b. Potential for sustainable management of the Tanzanian rain forests and their biota. - In: Husain, M. (ed.). Environmental pollution, sustainable development, and environmental impact assessment. Rima Publishing House, New Delhi (in press).

Bjørndalen, J.E. & Pócs, T. 1992. Application of vegetation maps for monitoring rain forest catchments in Tanzania. - In: Fallinski, J.B. (ed.). Vegetation processes as subject for geobotanical map. Phytocoenosis, Suppl. Cartogr. Geobot. (in press).

Brenan, J.P.M. 1978. Some aspects of the phytogeography of tropical Africa. - Ann. Mo. Bot. Gard. 65: 437-478.

Collar, N.J. & Stuart, S.N. 1988. Key forests for threatened birds in Africa. - International Council Bird Preservation Monographs 3: 1-102.

Gradstein, S.R. & Pócs, T. 1989. Bryophytes. pp. 311-325 in: Lieth, H. & Werger, M.J.A. (eds.). Tropical rain forest ecosystems. Biogeographical and ecological studies. Ecosystems of the world 14B. Elsevier, Amsterdam.

Greenway, P.J. 1965. The vegetation and flora of Mt. Kilimanjaro. - Tanganyika Notes Rec. 64: 97-107.

Hamilton, A.C. & Bensted-Smith, R. (eds.). Forest conservation in the East Usambara Mountains, Tanzania. IUCN, Gland, Switzerland, and Cambridge, UK. 392 pp.

Hamilton, A.C. & Mwashia, I.V. 1989. History of resource utilization and management. After independence. pp. 45-56 in: Hamilton, A.C. & Bensted-Smith, R. (eds.). Forest conservation in the East Usambara Mountains, Tanzania. IUCN, Gland, Switzerland, and Cambridge, UK.

Hedberg, I. & Persson, E. (eds.). 1990. Research for conservation of Tanzanian catchment forests. Proceedings from a workshop held in Morogoro, Tanzania, 13-17 March, 1989. Uppsala. 176 pp.

- Hermansen, J.E., Benedict, F., Corneliussen, T., Hofsten, J. & Venvik, H. 1985. Catchment forestry in Tanzania. Status and management. NORAD Consultancy Report 17-18. Institute for Environmental Analysis and FORINDECO, Norway.
- Howell, K.M. 1989. The East Usambara fauna. pp. 351-355 in: Hamilton, A.C. & Bensted-Smith, R. (eds.). Forest conservation in the East Usambara Mountains, Tanzania. IUCN, Gland, Switzerland, and Cambridge, UK.
- Howell, K.M. 1990. The forest dependent amphibians and reptiles of the usambaras. pp. 103-107 in: Hedberg, I. & Persson, E. (eds.). Research for conservation of Tanzanian catchment forests. Proceedings from a workshop held in Morogoro, Tanzania, 13-17 March, 1989. Uppsala.
- Iversen, S.T. 1991a. The Usambara Mountains, NE Tanzania: phytogeography of the vascular plant flora. - Acta Univ. Upsal. Symb. Bot. Upsal. 19 (3): 1-234.
- Iversen, S.T. 1991b. The Usambara Mountains, NE Tanzania: history, vegetation and conservation. Uppsala. 143 pp.
- Jackson, I.J. 1989. Climate, water and agriculture in the tropics. 2nd ed. Longman, Essex. 377 pp.
- Johansson, D.R. 1978. Saintpaulia in their natural environment with notes on their present status in Tanzania and Kenya. - Biol. Conserv. 14: 45-62.
- Kalaghe, A.G., Msangi, T.H. & Johansson, L. 1988. Conservation of catchment forests in the Usambara Mountains. - J. Tanzania Assoc. Foresters 6: 37-47.
- Kimariyo, P.E. 1990. Silvicultural treatments to promote regeneration of commercially valuable tree species in natural forests. - Sokoine Univ. Agric., Fac. For. Rec. 43: 33-38.
- Lal, R. & Russel, E.W. (eds.). Tropical agricultural hydrology. Watershed management and land use. John Wiley, Chichester. 482 pp.
- Lind, E.M. & Morrison, M.E.S. 1974. East African vegetation. Longman, London. 257 pp.
- Lovett, J.C. 1988a. Practical aspects of moist forest conservation in Tanzania. - Monogr. Syst. Bot. Mo. Bot. Gard. 25: 491-496.
- Lovett, J.C. 1988b. Endemism and affinities of the Tanzanian montane forest flora. - Monogr. Syst. Bot. Mo. Bot. Gard. 25: 591-598.
- Lundgren, L. 1985. Catchment forestry in Tanzania. A revised report for the joint Tanzania/Nordic Forestry Sector review 1985. Regional Soil Conservation Unit/SIDA, Nairobi.

- Mahunka, S. 1990. Aspects of the soil fauna in the Usambara Mountains. pp. 108-112 in: Hedberg, I. & Persson, E. (eds.). Research for conservation of Tanzanian catchment forests. Proceedings from a workshop held in Morogoro, Tanzania, 13-17 March, 1989. Uppsala.
- Mather, S. 1989. Saintpaulia. pp. 181-183 in: Hamilton, A.C. & Bensted-Smith, R. (eds.). Forest conservation in the East Usambara Mountains, Tanzania. IUCN, Gland, Switzerland, and Cambridge, UK.
- Moreau, R.E. 1935. A synchorological study of Usambara, Tanganyika Territory, with particular reference to birds. - J. Ecol. 23: 1-43.
- Myers, N. 1984. The primary source. Tropical forests and our future. W.W. Norton & Co, New York - London.
- Newmark, W.D. 1991a. Tropical forest fragmentation and the local extinction of understory birds in the eastern Usambara Mountains, Tanzania. - Conserv. Biol. 5: 67-78.
- Newmark, W.D. (ed.). 1991b. The conservation of Mount Kilimanjaro. IUCN, Gland, Switzerland, and Cambridge, UK. 136 pp.
- Newmark, W.D., Foley, C.A.H., Grimshaw, J.M., Chambegga, O.R. & Rutazaa, A.G. 1991. Local extinction of large mammals within Kilimanjaro National Park and Forest Reserve and implications of increasing isolation and forest conversion. pp. 35-46 in: Newmark, W.D. (ed.). The conservation of Mount Kilimanjaro. IUCN, Gland, Switzerland, and Cambridge, UK.
- Nsolomo, V.R. & Chamshama, S.A.O. 1990. Human impacts on some catchment forest reserves in Morogoro Region. - Sokoine Univ. Agric., Fac. For. Rec. 43: 39-45.
- Pitt-Schenkel, C.J.W. 1938. Some important communities of warm temperate rain forest at Magamba, West-Usambara, Tanganyika Territory. - J. Ecol. 26: 50-75.
- Pócs, T. 1974. Bioclimatic studies in the Uluguru Mountains (Tanzania, East Africa). I. - Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 20: 115-135.
- Pócs, T. 1975. Affinities between the bryoflora of East Africa and Madagascar. - Boissiera 24: 125-128.
- Pócs, T. 1976a. Bioclimatic studies in the Uluguru Mountains (Tanzania, East Africa). II. Correlation between orography, climate and vegetation. - Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 22: 163-183.
- Pócs, T. 1976b. Vegetation mapping in the Uluguru Mountains (Tanzania, East Africa). - Boissiera 24: 477-498.

Pócs, T. 1988. The importance of catchment forests to Tanzania. Professoral inaugural lecture, Sokoine University of Agriculture, Morogoro (unpubl.).

Pócs, T. 1990. The gene pool values and their conservation in the natural forests. - Sokoine Univ. Agric. Fac. For. Rec. 43: 16-32.

Pócs, T. 1991. The significance of lower plants in the conservation of Mount Kilimanjaro. pp. 21-33 in: Newmark, W.D. (ed.). The conservation of Mount Kilimanjaro. IUCN, Gland, Switzerland, and Cambridge, UK.

Pócs, T., Temu, R.P.C. & Minja, T.R.A. 1990. Survey of the natural vegetation and flora of the Nguru Mountains. - pp. 135-149 in: Hedberg, I. & Persson, E. (eds.). Research for conservation of Tanzanian catchment forests. Proceedings from a workshop held in Morogoro, Tanzania, 13-17 March, 1989. Uppsala.

Rodgers, W.A. & Homewood, K.M. 1982a. Biological values and conservation projects for the forests and primate populations of the Uzungwa Mountains, Tanzania. - Biol. Conserv. 24: 285-304.

Rodgers, W.A. & Homewood, K.M. 1982b. Species richness and endemism in the Usambara mountain forests, Tanzania. - Biol. J. Linn. Soc. 18: 197-242.

Ruffo, C.K., Mmari, C., Kibuva, S.P., Lovett, J., Iversen, S. & Hamilton, A.C. 1989. A preliminary list of plant recorded from the East Usambara forests. pp. 157-179 in: Hamilton, A.C. & Bensted-Smith, R. (eds.). Forest conservation in the East Usambara Mountains, Tanzania. IUCN, Gland, Switzerland, and Cambridge, UK.

Scharff, N. 1990. The zoological exploitation of the moist forests of Tanzania carried out by the University of Copenhagen in the period 1968-1988. pp. 95-102 in: Hedberg, I. & Persson, E. (eds.). Research for conservation of Tanzanian catchment forests. Proceedings from a workshop held in Morogoro, Tanzania, 13-17 March, 1989. Uppsala.

Schiøtz, A. 1981. The amphibia in the forested basement hills of Tanzania: a biogeographic indicator group. - Afr. J. Ecol. 19: 205-208.

Spence, J.R. & Pócs, T. 1989. Distribution patterns in the Afroalpine moss flora of East Africa. pp. 291-307 in: Mahaney, W.C. (ed.). Quarternary and environmental research on East African mountains. A.A. Balkema, Rotterdam - Brookfield.

Stuart, S.N. 1989. The forest bird fauna of the East Usambara Mountains. pp. 357-361 in: Hamilton, A.C. & Bensted-Smith, R. (eds.). Forest conservation in the East Usambara Mountains, Tanzania. IUCN, Gland, Switzerland, and Cambridge, UK.

White, F. 1983. The vegetation of Africa. UNESCO, Paris. 356 pp.

RELATIONS BETWEEN MACRO-METEOROLOGICAL FACTORS AND THE DISTRIBUTION OF VASCULAR PLANTS IN NORTHERN EUROPE.

by

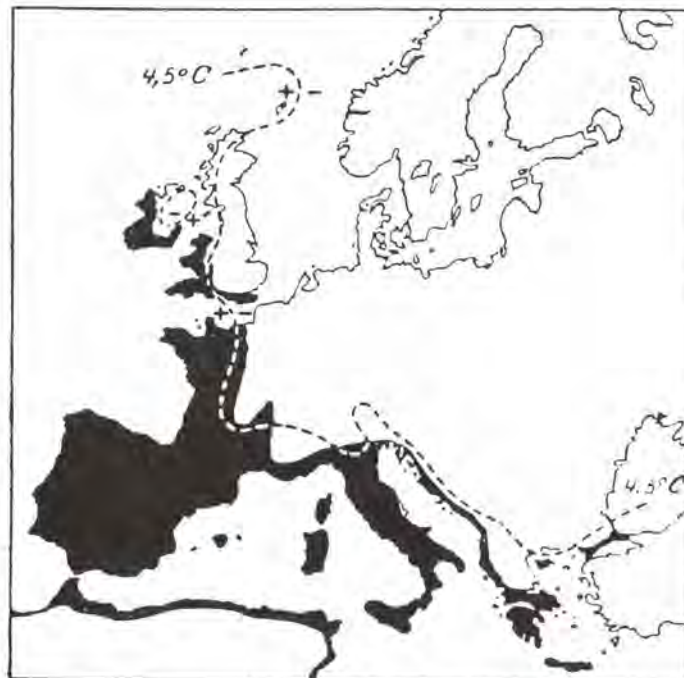
Eilif Dahl

Department of biology and nature conservation
Agricultural University of Norway
N-1432 Ås-Norway.

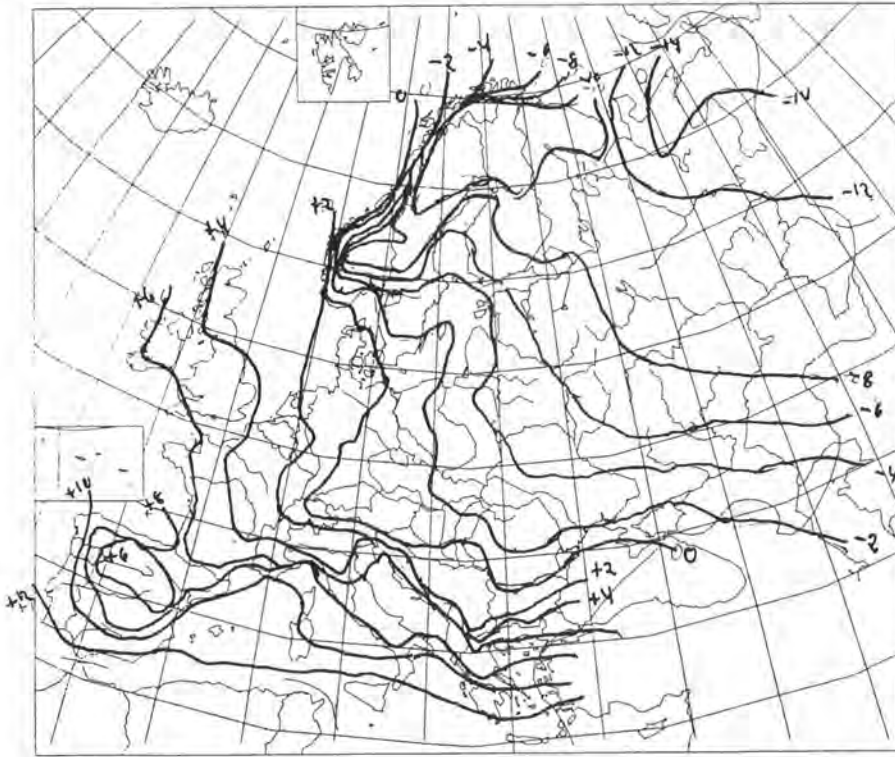
INTRODUCTION

Most of the vascular plants of Northern Europe are immigrants after the last glacial maximum 18 000 year ago and most of them immigrated during the last 10 000 years. The immigration has been followed by palynological methods (Huntley and Birks 1987). They spread fairly rapidly, some faster than others and have now probably reached a limit which is set by the present-day ecological conditions. For many purposes we want to know which factors limit the distribution and abundance of the different members of the flora.

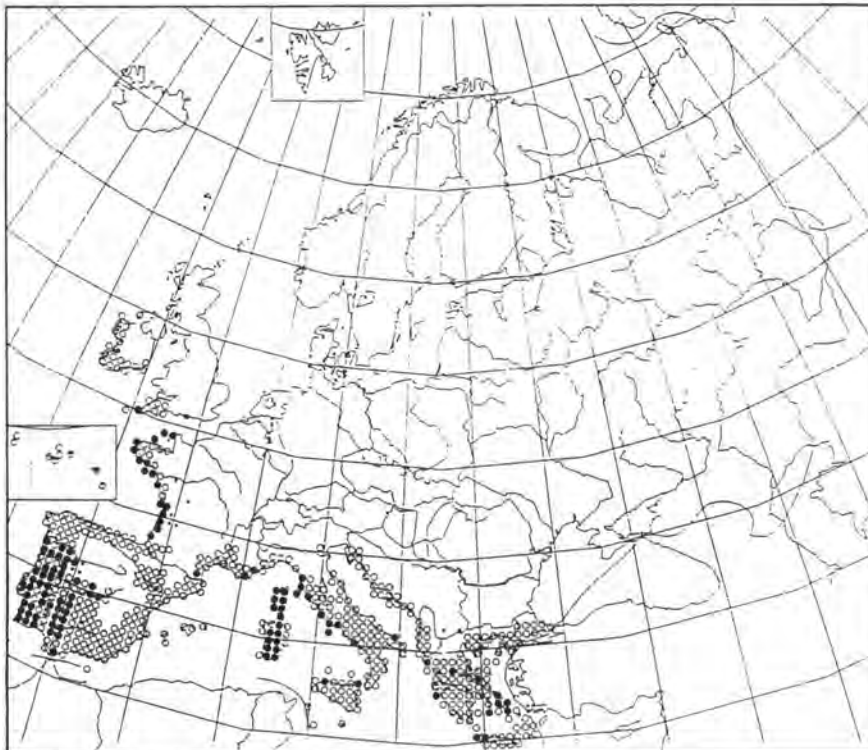
These may be climatic, edaphic or biotic. The edaphic variation is often quite local depending upon mineralogical and textural differences in the parent soils, drainage and the soil forming processes. The climatic factors are more regional since macroclimate varies in a systematic, large-scale pattern from warm in the south to



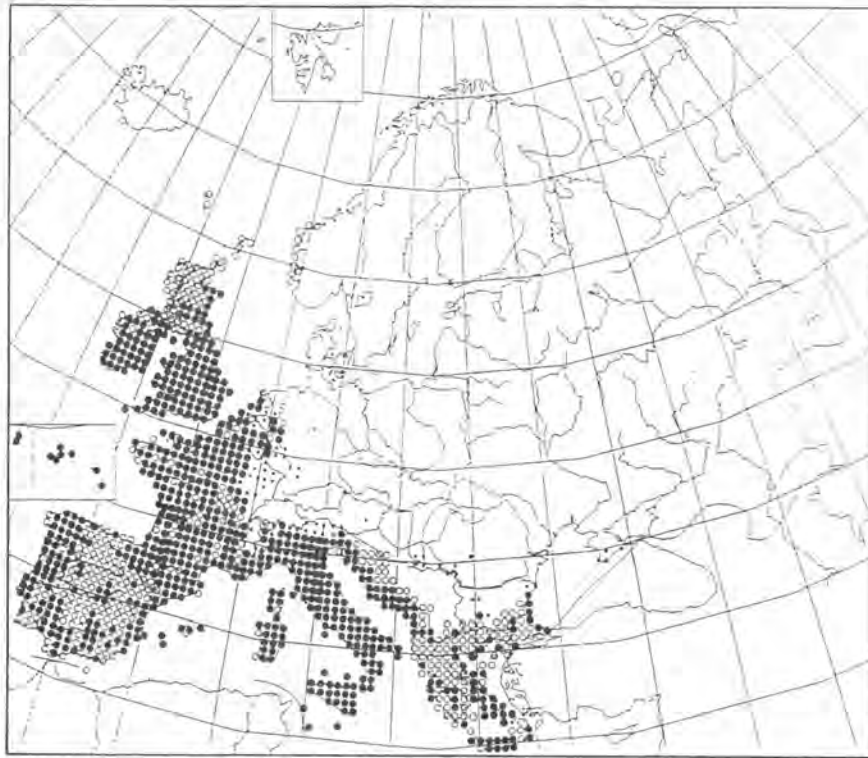
Figur 1. Distribution of *Rubia peregrina* in relation to the 4.5 degrees C isotherm for January (after Salisbury 1928).



Figur 2. Generalized map of isotherms for average temperature of the coldest month at the the lowest altitudes in each square in the Atlas Florae Europaea grid system



Figur 3. Distribution of *Isoetes histrix* in relation to the + 6 isotherm of the coldest month. A mediterranean atlantic distribution pattern



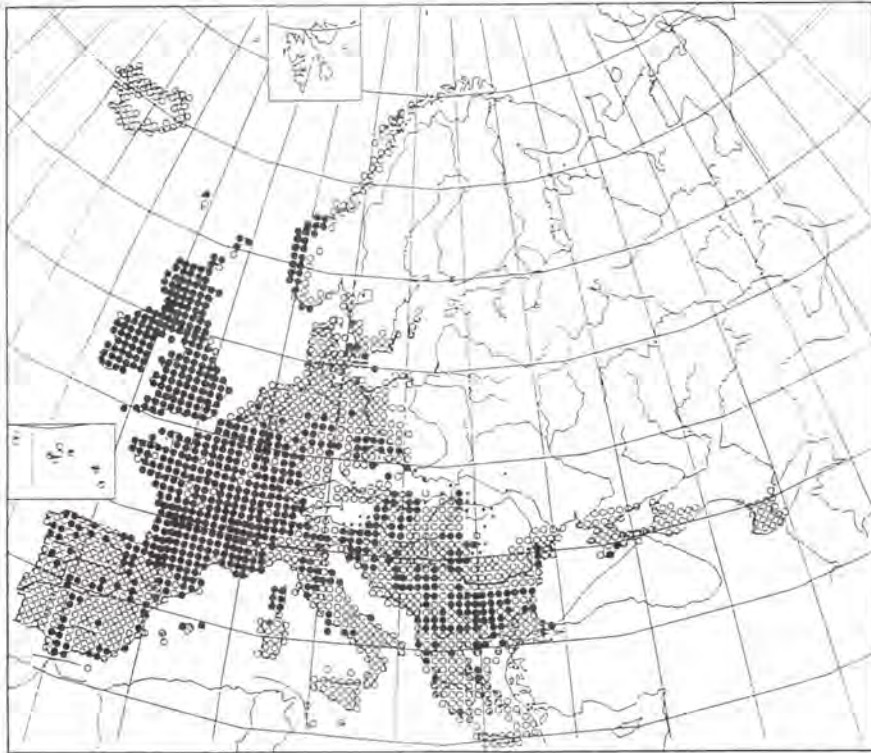
Figur 4. Distribution of *Parietaria judaica* in relation to the +2 degrees C isotherm of the coldest month.

cold in the north or at higher levels, or from oceanic conditions in the west along the ocean to more continental away from the coast. It is generally conceded that the large-scale regional patterns primarily are conditioned by the climate. The most difficult factors to quantify are the biotic factors like competition, predation, infection etc.

A study of the relation between climate and performance of plants can start in the laboratory. A population in question can be cultivated and its responses to different environmental factors measured. Armed with information from the experiment one turns to the behaviour of the species in nature to interpret its distribution pattern. This is by no means an easy task. One difficulty is that by sufficient rigorous experimenting there is hardly any ecological factor which can not be shown to affect the performance of plants, but the experiment does not tell which of these factors are limiting in nature. Another difficulty is that species covering some large area are represented by different ecotypes. Therefore experiments must be made with several ecotypes or provenances to evaluate whether populations can adapt to the climatic factors involved by selection of genes within a larger population.

Another approach is to start in the field. The ecological niche of a species is, according to the definition by Hutchinson (1957) the set of environmental factors which is necessary and sufficient for the survival of a population. That means that all places where the species can live and survive is within its ecological niche. By mapping the environmental factors in the localities of the species in nature, the ecological niche can be mapped. This is often done by mapping the distribution of a species and compare it with environmental e.g. climatic factors. One example is the distribution of *Rubia peregrina* compared with the + 4.5 isotherm in winter according to Salisbury (fig 1). One seeks correlations, as close as possible, between climatic factors and distribution limits. Sometimes diagrams are constructed where more than one factor is involved for instance the Iversen diagram (Iversen 1944). This is a correlative approach.

But a correlation is not an explanation, it is a description of a relation in quantitative terms. If an environmental factor affects the performance of a plant it must affect the physiological processes in the plant or the processes between the plant and its environment. First when we have obtained a correlation and are able to point out a physiological process responsible for the correlation we are approaching an explanation, which then can be tested in experiment or by physiological measurements.



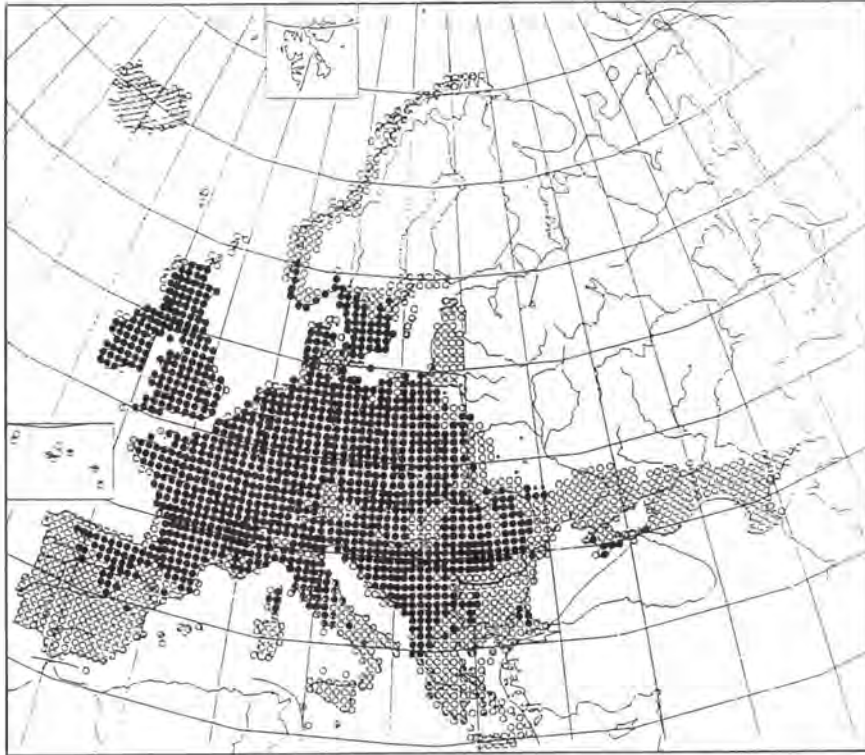
Figur 5. Distribution of Asplenium adianthum-nigrum in relation to the - 2 degrees C isotherm.

Long ago it was recognized that many species have similar distribution patterns, a feature which Hulten (1937) called equiformal, progressive areas. A set of species which shares a common pattern is called an element. Such elements have been delimited and discussed in relation to historical or environmental factors. Blytt (1976) recognized four such elements, a boreal, an atlantic, a subboreal and a subatlantic element which he discussed in relation to the immigration of the Norwegian flora. And several such elements have been described and discussed in relation to macroclimate. I shall here look into 4 elements where it is possible to find good correlations between macroclimatic factors and distributional data, and where it is possible to point out certain physiological processes which may be responsible for the observed correlations. The elements are:

1. An atlantic element whose distribution limits apparently are limited by winter frost.
2. A thermophilic element whose distribution limits apparently are limited by the requirement of a sufficiently warm and long vegetation season.
3. A boreal element whose distribution limits apparently are related to a requirement of sufficient cold winters, possibly related to winter stability.
4. An alpine-montane element whose distribution limits apparently are related to a requirement of not too hot summers.

There are indeed other climatic elements such as a xerophilous element related to drought factors, and there may be still others.

Maps have been made of 4 different climatic parameters for comparison with the above four elements. These parameters have been calculated for all the squares in the grid system used in Atlas Florae Europaeae for comparison with distributional data. The following maps are presented.



Figur 6. Distribution of *Quercus petraea* in relation to the - 4 degrees C. isotherm for the coldest month.

1. Mean temperature in the coldest month of the year calculated for the lowest point in each square - to be compared with the distribution of the atlantic species.
2. R-values calculated for the lowest point in each square -to be compared with the distribution of thermophilic species.
3. Mean temperature for the coldest month each year calculated for the highest point in each square - for comparison with the boreal boreal species.
4. Mean annual maximum summer temperature calculated for the highest point in each square - for comparison with the alpine- montane species.

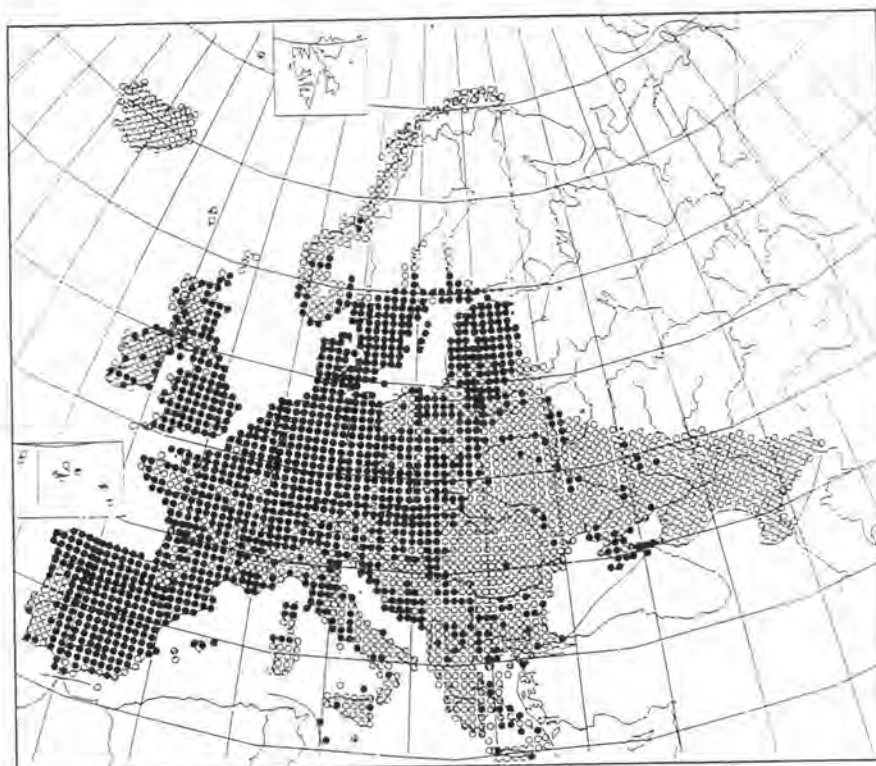
In appendix 1 a list of corellations obtained between distributional data and the obove climatic factors for Fennoscandian species is given. This is not to indicate that in all cases there is a causal relation between the climate factor and a distribution limit, this must be examined in each case. Since climatic factors often are intercorellated a corellation between a climatic measure and a distribution limit may be caused by some other climatic factor corellated with the first.

THE ATLANTIC ELEMENT.

This is an element of species corellated with high temperatures during the coldest month. An isotherm map of this parameter is given in fig 2 . The following subelements can be recognized.

Mediterranen atlantic subelement.

These species are limited by an isotherm of + 5 or higher. An example is *Isoetes histrix* (fig.3). Some of these species are concentrated on the southwest coast of England and consists of numerous annuals and several geophytes, many Fabaceae. It is a typical community of the Mediterranean with a vegetation period during a wet spring and then going into dormancy during the warmest season. Other species are concentrated in western Ireland and are often oligotrophic heath plants such as *Erica erigena* and *Arbutus unedo*.



Figur 7. Distribution of Cerastium semidecandrum in relation to the -6 degrees C isotherm for the coldest month.

These species are limited by an isotherm of + 5 or higher. An example is Isoetes histrix (fig.3). Some of these species are concentrated on the southwest coast of England and consists of numerous annuals and several geophytes, many Fabaceae. It is a typical community of the Mediterranean with a vegetation period during a wet spring and then going into dormancy during the warmest season. Other species are concentrated in western Ireland and are often oligotrophic heath plants such as Erica erigena and Arbutus unedo.

British atlantic subelement.

These are species restricted to Britain and on both sides of the British Channel but not extending eastwards to Denmark and West Norway. They are limited by isotherms of + 2 or higher. Examples are Rubia peregrina (fig 1) and Parietaria judaica (fig 4). This element consists of many forest or forest margin species such as Hyacinthoides non-scripta, heathland species such as Ulex europaea, and some wet habitat species such as Hypericum elodes, Anagallis tenella and Wahlenbergia hederacea.

West Scandinavian Atlantic subelement.

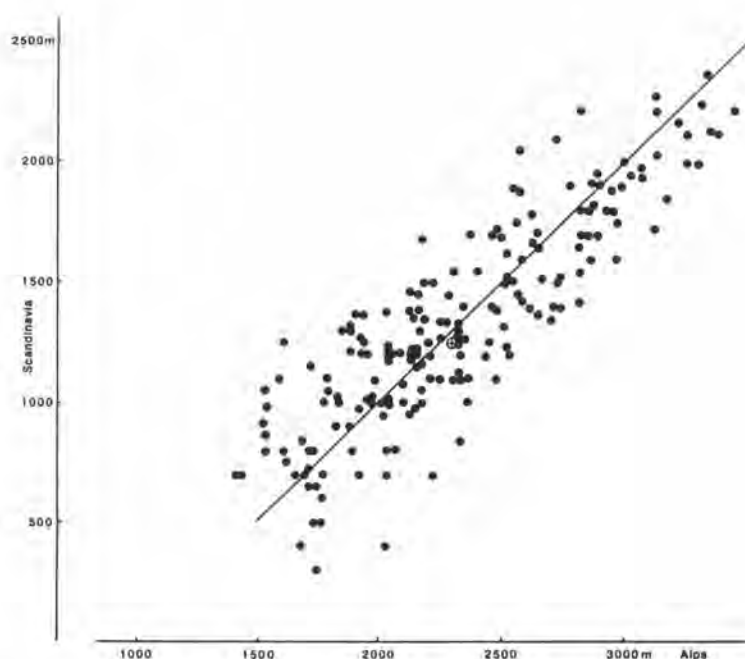
The species are limited by isotherms -2 or warmer, an example is the distribution of Asplenium adianthum-nigrum (fig 4). In Norway this element has been called hyperatlantic with members like Asplenium marinum, Dryopteris pseudomas, Luzula silvatica, Vicia orobus, Ilex aquifolium and Erica cinerea. They go as far east as the coast of SW Sweden, Denmark and W. Germany.

Scandinavian Atlantic subelement

The species are limited by isotherm - 4 or warmer. They go along the coast in East Germany about to Gdynia. An example is Quercus petraea (fig. 6). Other examples are Fagus sylvatica, Hedera helix, Erica tetralix, Narthecium ossifragum etc.

Baltic Atlantic subelement.

This element is limited by -8 or warmer and occur in the Baltic countries and the adjacent Russia. Examples



Figur 8. The altitudinal limits of plants in Tyrol (horizontal axis) plotted against their altitudinal limit in South Norway (vertical axis).

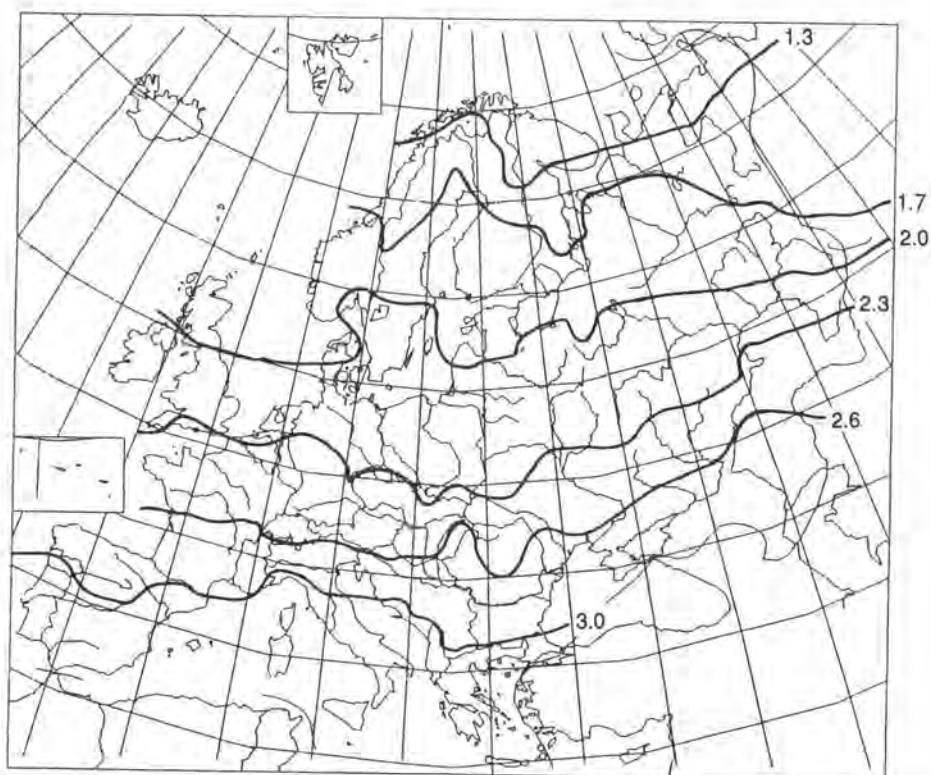
are *Ceraastium semidecandrum* (fig 7), *Blechnum spicant*, *Reynoutria sachalinensis*, *Allium ursinum*, *Dentaria bulbifera* and as an extreme *Viscum album* limited by -8 (fig 11).

As to the underlying physiological mechanisms it seems reasonably clear that winter frost is limiting although this should be ascertained in the individual cases.. The problems of frost resistance and its measurement have been summarized by Sakai & Larcher (1987). Especially from Japan it has been shown that the species of warm-temperate elements have lower frost resistance than elements of colder districts, and this is also the case in Europe. There is also evidence that populations in nature suffer during unusually cold years e.g. beech in Poland (Szafer 1932), *Ilex* in Denmark (Iversen 1944) and *Erica cinerea* in West Norway (according to personal information from the late R. Nordhagen). During unusually cold winters the olive trees in Southern France are sometimes severely damaged.

THE THERMOPHILIC ELEMENT.

That plants depend on sufficient warm summers to survive and ripen their fruits was observed already by Theophrastus. In agriculture there is plenty of evidence e.g. that the grain did not ripen in during unusually cold summers and that the entire harvest might be destroyed by frost before it was ripe, with famine as a consequence. In gardening in Norway apricots and peaches only ripen in unusually warm summers when grown as espaliers on sunny walls, while grapes can be ripened in greenhouses but not in the open.

It is also observed that species grow to a certain altitudinal level , that e.g. wheat can not be grown profitably above 300 m in Norway. But the altitudinal limits of species are higher in the Alps than in Scandinavia. Fig. 8 is a graph ,where the altitudinal limits of plants in Tyrol is plotted against the altitudinal limit of the same species in South Norway. Only species fairly common in both areas are considered. We see that the altitudinal limits in Tyrol on an average are 1000 m higher than in S.Norway, but with considerable variation. The climatic timberline in Tyrol is plotted against the same limit in Norway (ring with cross) and the difference is very closely 1000 m. This suggests that there is some common principle involved affecting many species.

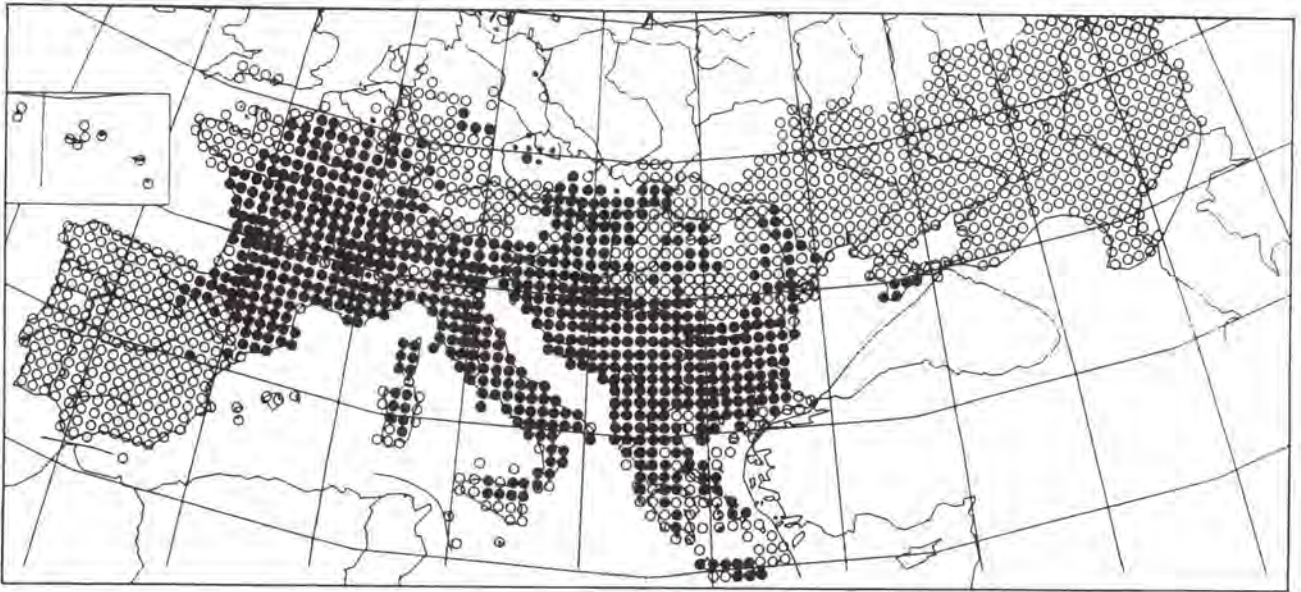


Figur 9. Generalized map of the factor R calculated for low levels in each square of the Atlas Florae Europaeae. Further explanation in text.

Numerous indices has been proposed for corellation with plant limits. In agriculture heatsums i.e. products of temperature above a certain treshold and the duration of the vegetation season have been used for for corellation. Köppen thought that the climatic timberline corellated with the 10 degrees C July isotherm. Later Mayr (1909) suggested the mean temperature of the four warmest months, the tetraterm, as a better measure. Aas (see Dahl 1986) found that the mean of the three warmest months, the triterm, to be a better measure for the alpine timberline. But he also found that the triterm at timberline level was higher in oceanic than in continental areas and that a better corellation was obtained using a combination of amplitude and triterm. The rather striking feature is that this corellation applies to timberlines in areas of seasonal climates regardless of the tree species which form the timberline (Dahl 1986).

A hypothesis to explain many of the above features is the respiration hypothesis (Dahl & Mork 1959, Skre 1972, 1979, Dahl 1986). In sites near the northern or altitudinal limit of plants photosynthesis is rarely a limiting factor. The raw materials produced by photosynthesis must be transformed to new tissue during growth, and very many steps in these transformations are endothermic and requires a supply of energy. This is provided in the form of ATP produced by dark respiration. According to the respiration hypothesis it is the supply of ATP by dark respiration during the vegetation season which constitutes the limiting factor for plant production and survival. This means that we must calculate sums of temperature weighted according to the effect of temperature on respiration (Re-sum). We take the respiration at 10 degrees C in one month as a unit. Furthermore it is useful to map the natural logarithm of the RE-sum, R, since this value varies linearly with altitude, 0.1 unit difference in R corresponds to about 125 m altitudinal difference. Methods for calculating R-values from standard meteorological data are given by Skre (1971, 1972, 1979). The biological parametres of these calculations is taken from the physiological data of *Picea abies*. The pattern of the R-values, calculated for the lowest points of each square is given in fig. 9. The isolines run roughly east-west indicating that high temperatures in continental areas are compensated for by a longer vegetation season in the coastal areas.

By comparison between R-values and distribution of vascular plants a number of subelements can be identified.



Figur 10. Distribution of *Quercus pubescens* in relation to the 2.3 R-units isoline.

A mediterranean subelement

with limiting R-values about 2.8 or higher. Typical Mediterranean species are *Pinus halepensis*, *Juniperus oxycedrus* and *phoenicia*.

A southern temperate subelement

(Sjørs 1963) of which *Quercus pubescens* (fig 10) is an example with limiting R-value 2.3, in the east probably also limited by winter frost. In the Mediterranean this element form an altitudinal zone above the mediterranean called supramediterranean (Ozenda 1975, Noirfalaise 1987). The zone extends northwards into the Rhine valley. Agriculturally it is an area of growing wine and walnuts.

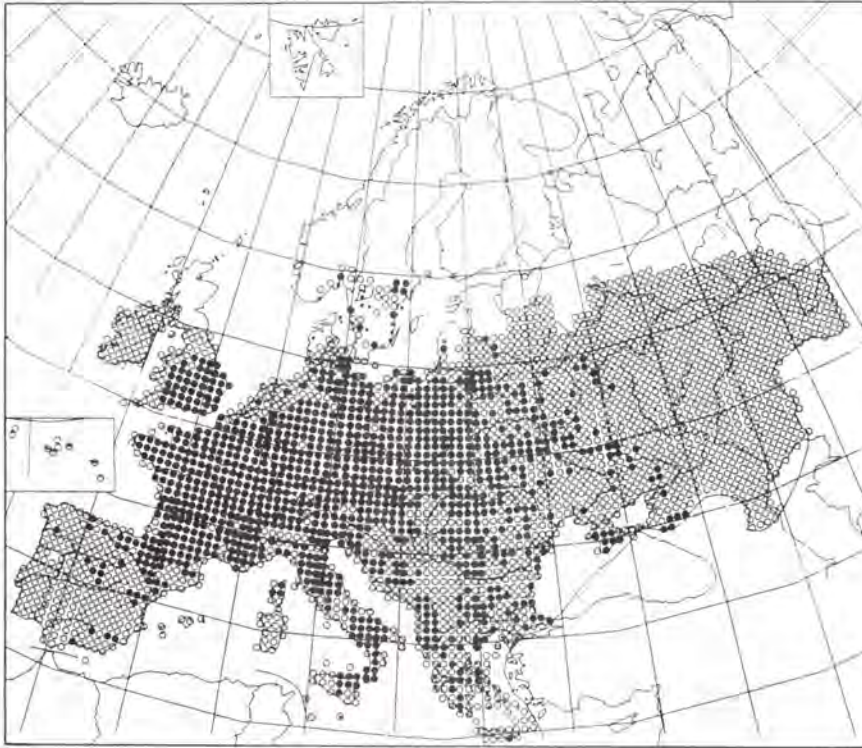
A temperate subelement

having limiting Re-values 1.5 to 2.2. Within this element some are more restricted than others for instance *Carpinus betulus* and *Robinia psudacacia*. *Viscum album* (fig 11), *Quercus robur* (fig 12) and *Alnus glutinosa* (fig 13) are examples of such corellations. The boreonemoral region of Scandinavia have R-values of 1.85 or higher while the southern boreal region has R-values between 1.5 and 1.85.

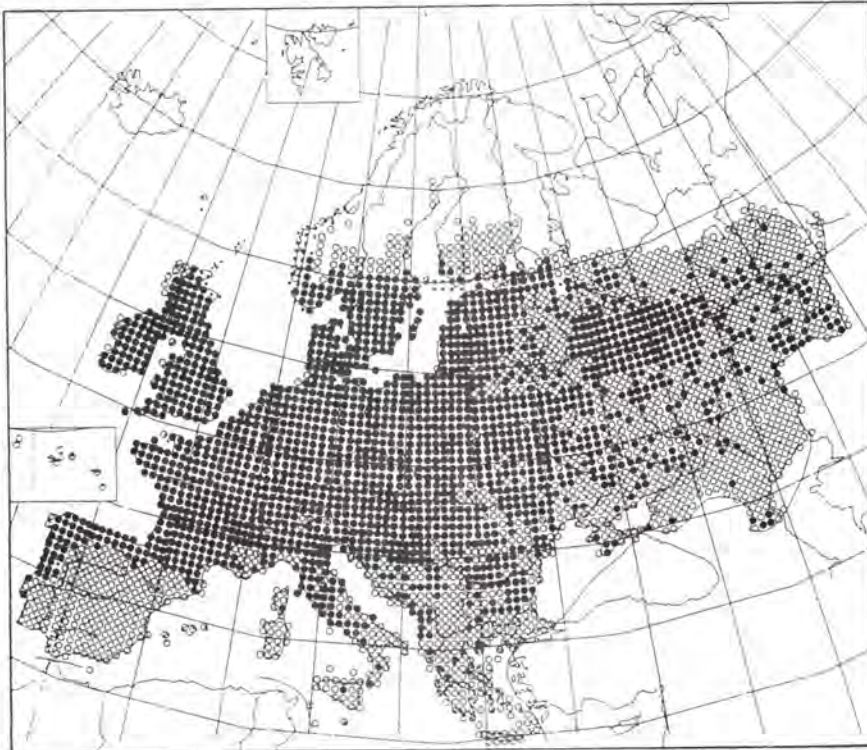
A northern forest subelement

going to the timberline, with an R-value between 1.5 and 0.9. The question of climatic corellations of the climatic timberline has been discussed by Skre (1972) and Dahl (1986).

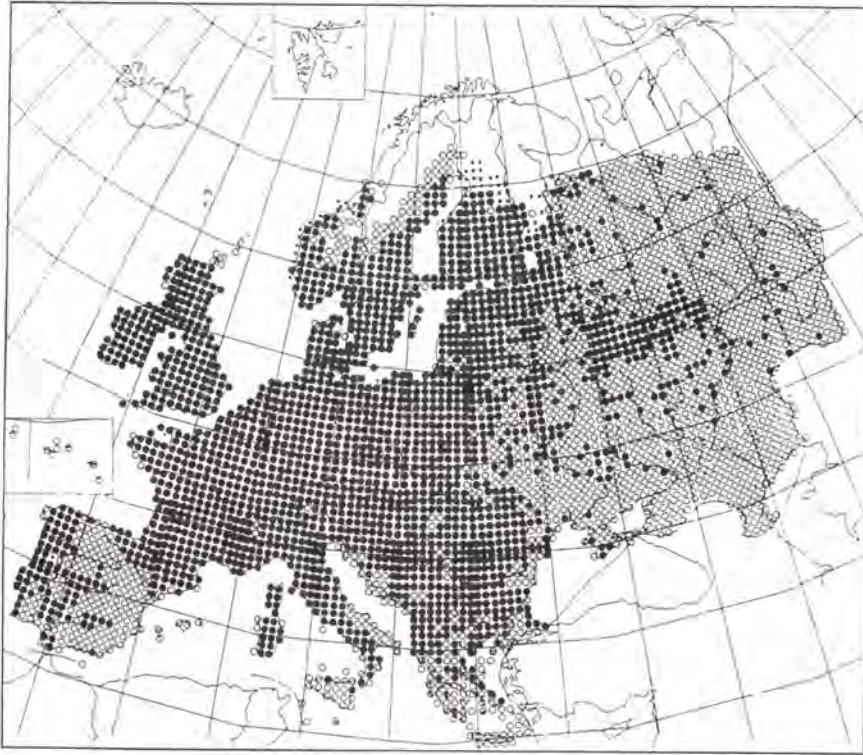
It is not possible by studies in the dot-maps of Europe to delimit units with lower demands as to summer temperature than 1.0 since nearly all land is within this limit. But the altitudinal limit is frequently also limited by the need of sufficiently long and warm summers. Hence we can utilize altitudinal limits for attaching R-values to individual cold-tolerant species. This has been done by Skre (1983). He compared altitudinal limits within 6 separate mountain areas in Scandinavia where intensive recording of altitudinal limits had been performed. For each of these an R-value could be attached to the species and an average R-value could be calculated. For 6 species not going high up in the mountains it was possible to compare a Re-value obtained by the horizontal distribution with a value



Figur 11. Distribution of *Viscum album* in relation to the 2.0 R-value isoline.



Figur 12. Distribution of *Quercus robur* in relation to the 1.8 R-value isoline.



Figur 13. Distribution of Alnus glutinosa in relation to the 1.5 R-value isoline.

obtained from altitudinal limits. The average value of these was 0.78 units higher R_e from horizontal distribution than from altitudinal distribution. The reason for this may be that the highest localities may be unstable, repeatedly recruited from lower levels. By adding 0.78 R_e -units to those from altitudinal records, R -values for more cold-tolerant species can be obtained comparable to those obtained by the correlations based on horizontal distribution patterns.

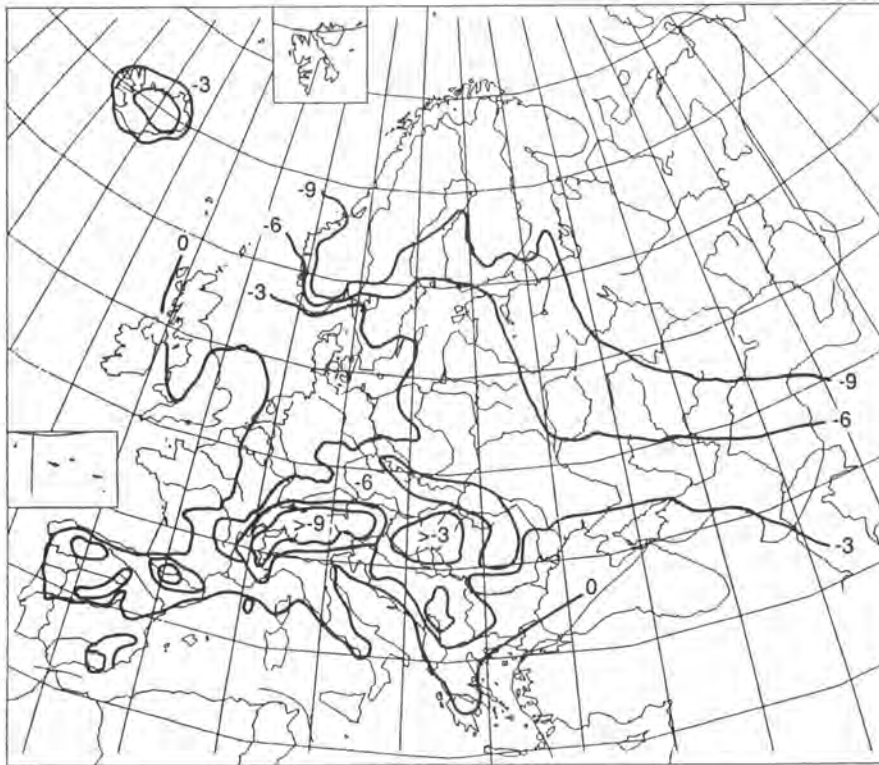
The species of the middle boreal region in general have limiting R -values between 1.5 and 1.2. Examples of this are Pteridium aquilinum, Asplenium ruta muraria, Geranium robertianum and Gnaphalium sylvaticum. The species of the northern boreal region are limited by R -values between 1.2 and 0.9. Examples are the trees Picea abies, Pinus sylvestris, Betula pubescens, Salix myrsinifolia, S. caprea, Populus tremula, Prunus padus and Alnus incana as well as numerous herbs and grasses like Lychnis flos-cuculi, Silene rupestris, Drosera anglica, Vicia sepium, Epilobium collinum, Prunella vulgaris, Melica nutans, Molinia coerulea, and Scirpus hudsonianus.

The species of the low alpine region are limited by R -values between 0.9 and 0.6. Such species are the shrubs Betula nana, Salix myrsinites, S. phylicifolia and communities of S. glauca, S. lapponum and S. lanata, the ericads Phyllodoce coerulea, Arctostaphylos uva ursi, A. alpina, and communities of Vaccinium myrtillus and Nardus stricta.

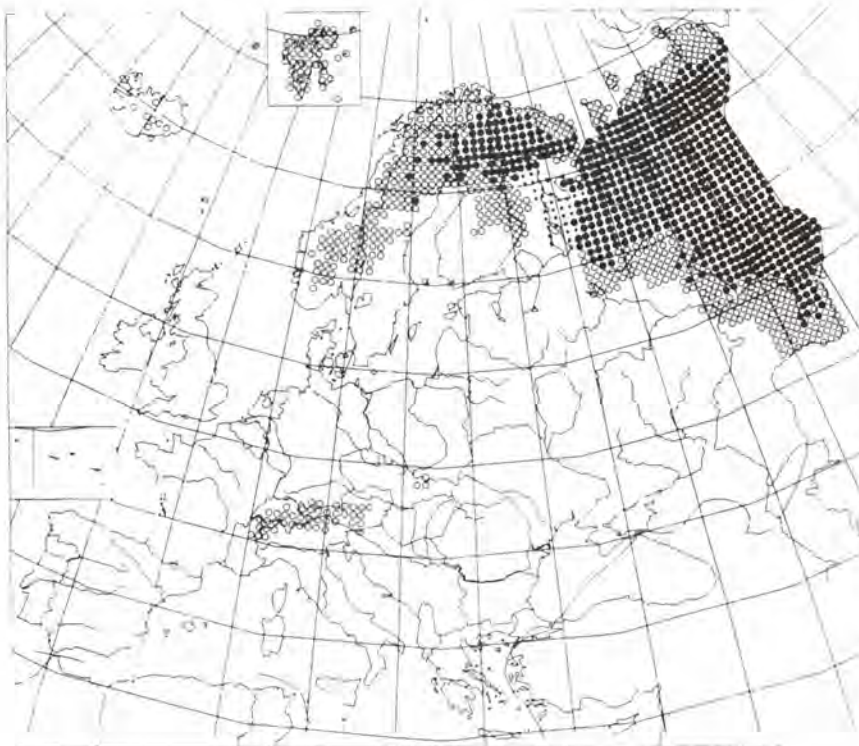
The species of the mid-alpine to high-alpine regions are limited by R -values 0.7 and lower. Species commonly occurring in Svalbard have limiting R -values of 0.5 or less, while some rare species in the western fjord district have R -values up to 0.8.

THE BOREAL ELEMENT.

The boreal element is a northeastern element centering on the great taiga of Northern Russia and Siberia and extending as equiformal, progressive areas to Scandinavia, further to the Alps and the British Isles and finally to Balkan, Italy and the Iberian Peninsula. They may occur at low levels in the northeast but are limited to higher altitudes in the south and west.



Figur 14. Generalized map of mean temperature of the coldest month calculated for the highest points in the landscape.



Figur 15. Distribution of *Picea abies* ssp. *obovata* in relation to the -10 degrees isotherm of the coldest month.



Figur 16. The distribution of Botrychium boreale in relation to the - 5 degrees isotherm of the coldest month calculated for the highest points in the landscape.

Some of these boreal species have distribution patterns almost inverse to the atlantic species. An example is Ilex aquifolium and Picea excelsa where the distribution map shows overlapping areas only in Yugoslavia but where Ilex is a lowland plant while Picea grows at higher altitudes. Another example, pointed out by Blytt (1869) is Digitalis purpurea and Aconitum septentrionale which only occur together in a few localities in the Sognefjord in Norway. Bøcher (1951) pointed out that Narthecium ossifragum and Rhododendron lapponicum had mutually exclusive areas in South Norway. Since the atlantic species depend upon mild winters it follows that the inversely distributed species only occur in areas of cold winters, and that they probably, in some way, depend upon cold winters to survive. This fits well with the observation that they can grow in the lowlands in the northeast but are restricted to higher altitudes in the south and west.

To test such an hypothesis it is reasonable to compare some measure of severity of the winters with distribution maps of the boreal species. Since winter temperatures usually decrease with altitude we must calculate winter temperatures for the highest points in the landscape. As a measure of severity of winter cold we can use the mean temperature of the coldest month. For all squares in the grid system of Atlas Florae Europaeae the mean temperature of the coldest month at the highest level present in each square was calculated. The resulting pattern is given in fig. 14. It was found that such isotherms corresponded well with distribution limits of numerous species and that it was possible to divide the species into elements according to the isotherm correlations. The following subelements can be recognized.

The siberian subelement

correlating with winter temperature isotherms of - 9 degrees C or lower, and penetrating to northern Fennoscandia. An example is Picea abies ssp. obovata (fig. 15) correlating with the - 9.5 degrees C. isotherm. Other members of this subelement are Abies sibirica, Pinus sibirica, Alnus viridis ssp. fruticosa, Salix pyrolifolia, Actaea erythrocarpa, Chamaedaphne calyculata, Polemonium acutiflorum, Eriophorum russeolum and Carex lapponica. Altogether some 35 taxa belong to this group.



Figur 17. Distribution of *Betula nana* in relation to the -2 degrees C isotherm of the coldest winter month.

The siberian-scandinavian subelement

penetrating also to the mountains of South Norway but not further. The limiting isotherms are between -10 and -5. An example is *Botrychium boreale* (fig 16). Other members are *Aconitum septentrionale*, *Rubus arcticus*, *Viola selkirkii*, *Pinguicula villosa*, *Petasites frigidus*, *Glyceria lithuanica*, *Carex disperma*, *loliacea*, and *laxa*. Some 30 species belong to this group.

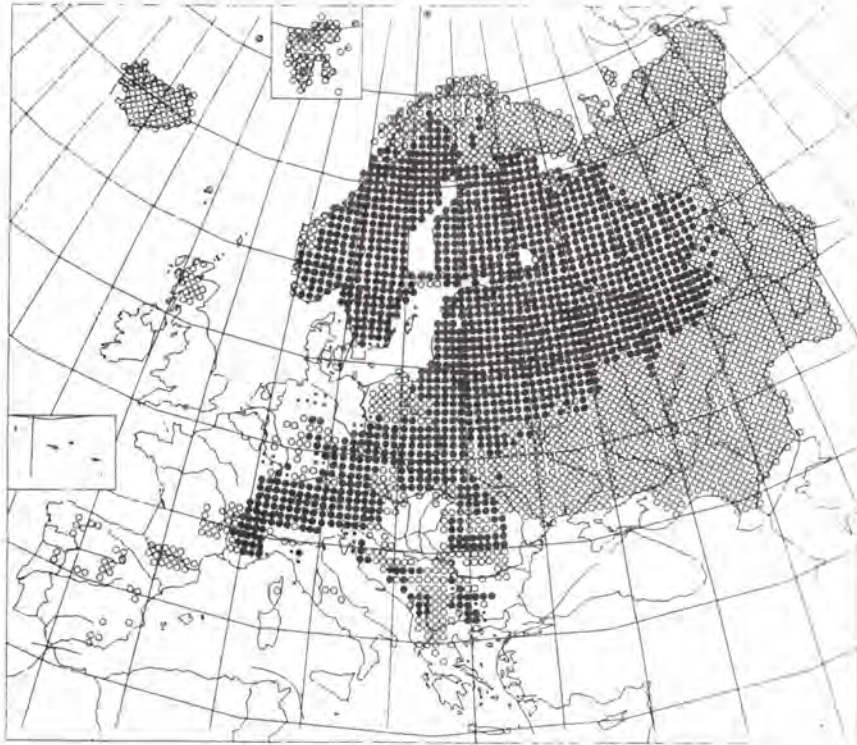
The boreal european subelement.

penetrating to the British Isles and/or to the Alps but not further to the Pyrenees, Italy and the Balkans. The limiting isotherms are usually between -5 and 0. Examples are *Botrychium lanceolatum*, *Salix phylicifolia*, *Betula nana* (fig 17) *Stellaria longifolia*, and *Polemonium coeruleum*. Some 20 taxa belong to this group.

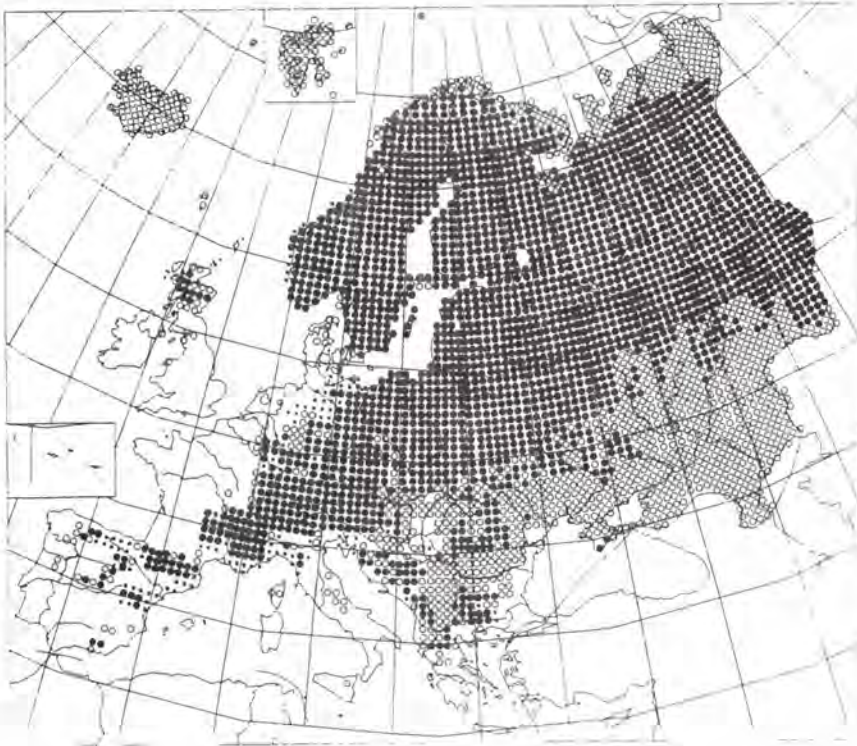
The widespread boreal subelement

penetrating to the Iberian peninsula, Italy and the Balkans. Limited by the +2 to -2 degrees isotherms. Examples are *Picea abies* (fig 18) and *Pinus silvestris* (fig 19) Other members of this element are *Huperzia selago*, *Salix caprea*, *Alnus incana*, *Lychnis viscaria*, *Geranium sylvaticum*, several *Ericacea* and *Omalotheca norvegica*. Some 120 taxa belong to this group.

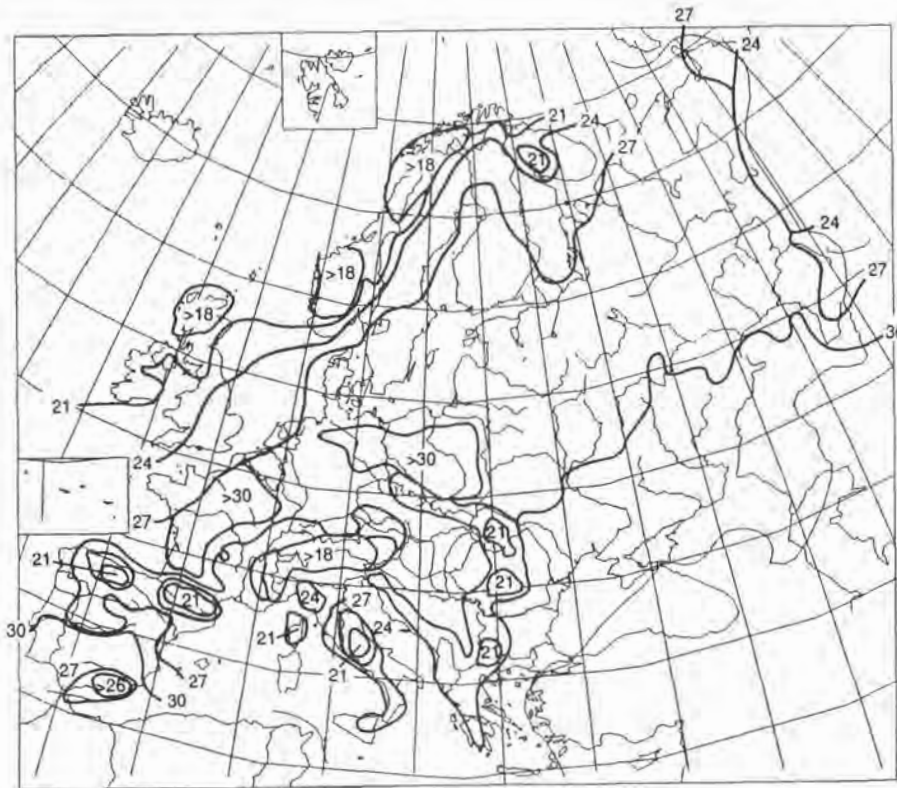
The physiological mechanisms responsible for these distribution patterns are still unclear. One possible mechanism has been suggested by Mork (1938, see also Robak 1960). As planted *Picea abies* grows well some distance outside its native area in southwest Norway, and produce germinable seeds, but apparently no sufficient natural regeneration takes place. After felling the stands must be replanted. This suggests that it is the establishment of the seedlings which is impaired. Mork found that seeds of spruce rapidly lost their ability to germinate if wetted and dried repeatedly at temperatures too low to permit germination. In areas with sufficiently snow cover the seeds, which are shed in late autumn, are protected and can start growth in spring. Other species like pine shed their seeds later and remain protected in the cones and can grow to the very coast of West Norway.



Figur 18. Distributon of *Picea abies* in relation to the - 2 degrees C isotherm of the coldest month.



Figur 19. Distribution of *Pinus silvestris* in relation to the - 1 degrees C isotherm for the coldest month.



Figur 20. Generalized map of isotherms of maximum summer temperatures calculated for the highest summits in the landscape.

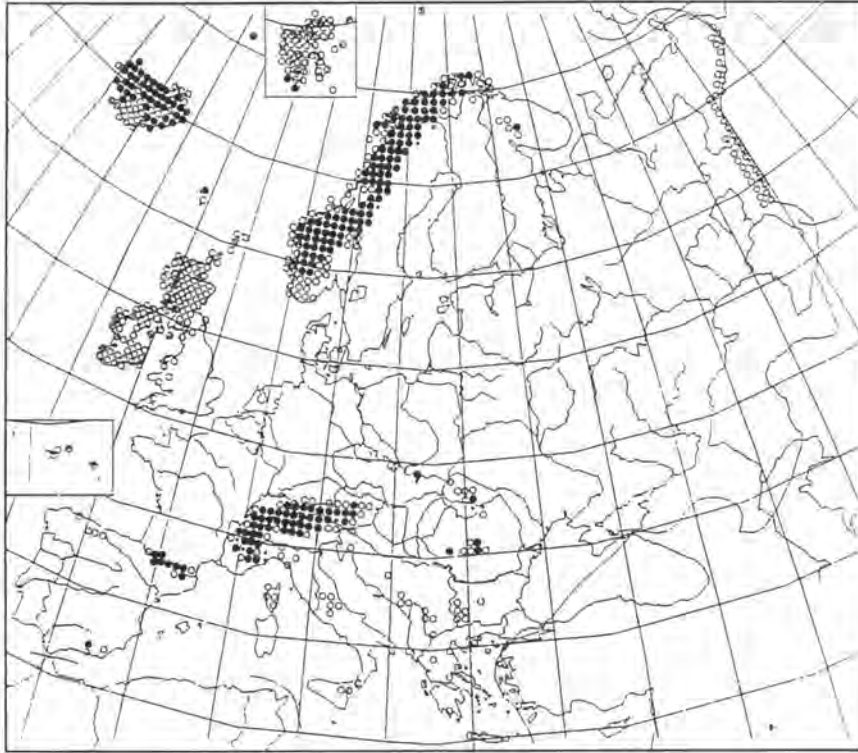
An experience which frequently has been done by growing northern and eastern plants in botanic gardens in West Europe outside their natural areas, is that they start growth in winter and early spring and are attacked by parasites and damaged before the summer. Sometimes they survive the first year, but by repeated damages of this sort they die. This is called damping off. (Salisbury 1932 p. 210 f.) It can, at least partly, be counteracted by covering the plants in winter to prevent the plants to start growth before the cover is removed.

A series of experiments have been made by planting boreal species in the botanic garden at Ullandhaug in Stavanger, the results so far have been described by Salvesen (1988). In many instances the plants grew well for several years. In other cases damages were observed. It was not very easy to interpret the results, since the success of the experiment might depend on weather conditions not present each year. However, some illuminating examples were found. The species pair *Omalotheca silvatica* and *O. norvegica* was tried. *Omalotheca norvegica*, with a boreal distribution, succumbed to damping off after few years while *O. silvatica*, which is no boreal plant survived well. The phenological cycle of *O. silvatica* is controlled by daylength as found in experiment (Salvesen personal communication) while this is not the case for *O. norvegica*.

Thus indications are that the limiting factor may be related to winter stability. Many of the boreal species are found in tall herb meadows dependent upon a good cover of snow in winter. It is striking that in some groups e.g. the genera *Salix* and *Epilobium* several species exhibit boreal distribution patterns, while in other groups e.g. *Brassicaceae* and *Labiatae* there are few, if any, examples.

Another possibility to explain the absence of spruce in West Norway, is that the respiration during mild winters might exhaust the carbohydrate reserves of the plant before new photosynthesis can begin in spring as suggested by Prinz (1933) for spruce. This does hardly apply to spruce, but might to other species.

Much more research is needed before a satisfactory physiological explanation of the boreal distribution patterns can be achieved.



Figur 21. Distribution of *Ranunculus glacialis* in relation to the 22 degrees C maximum summer temperature isotherm.

THE ALPINE-MONTANE ELEMENT.

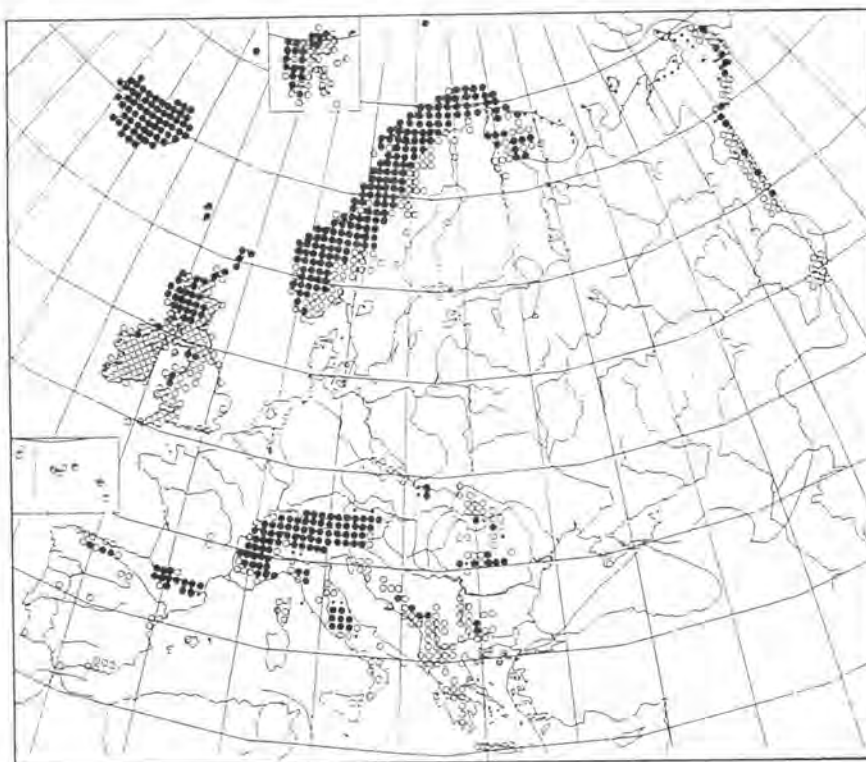
The alpine-montane element comprises species growing at relatively high altitudes, mainly alpine and subalpine but also some species growing in the lowlands in the north but restricted to higher altitudes in the the Balkans, Italy and the Iberian peninsula. Commonly they descend to lower levels along the Atlantic coast of Europe.

Dahl (1951) noticed that some of the alpine species tended to be damaged during especially hot spells in summer in the Botanic Garden in Oslo. This, together with the general distribution patterns, suggested that high summer temperatures were detrimental to them. This hypothesis was tested by comparing the distribution of the species with maximum summer temperatures calculated for the highest points in the landscape, and found numerous good correlations for Scandinavia. Later Conolly & Dahl (1970) found the same to apply to the British Isles, but with a difference that the same species in the British Isles seemed not to tolerate as high temperatures as their counterparts in Scandinavia.

The general pattern of the average annual maximum summer temperatures calculated for the highest summits in Europe is given in fig. 20. Within the alpine-montane element we can recognize several subelements according to the maximum summer temperature correlations.

The alpine subelement.

Examples of the element are *Ranunculus glacialis* (fig 21) and *Silene acaulis* (fig 22). They are limited by isotherms 25 or lower and are largely restricted to alpine areas but some penetrate into the subalpine. Other examples are *Salix herbacea*, *Koenigia islandica*, *Sagina nivalis*, *Ranunculus nivalis*, *Cardamine bellidifolia*, several *Draba* and *Saxifraga*, *Cassiope hypnoides*, *Gentiana tenella*, *Campanula uniflora*, *Erigeron uniflorus*, *Trisetum spicatum* and several *Carex*. About 80 species belong in this category.



Figur 22. Distribution of *Silene acaulis* in relation to the 25 degrees C maximum summer temperature isotherm.

The alpine-subalpine subelement.

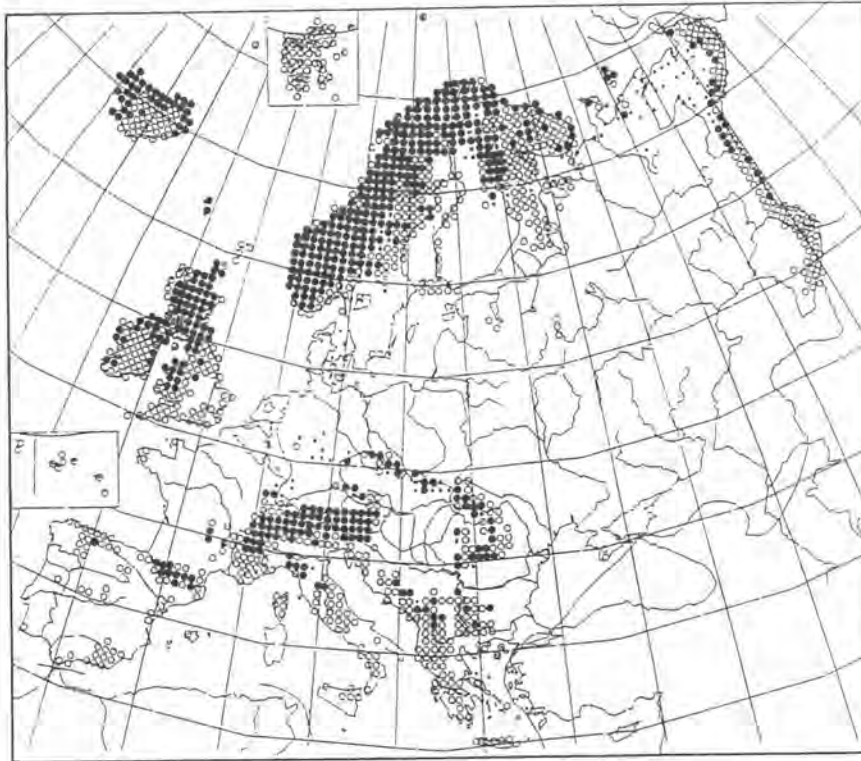
An example of this element is *Diphasium alpinum* (fig 23) The species of this element have limiting isotherms between 26 and 28. Examples are *Cryptogramma crista*, *Athyrium distentifolium*, *Oxyria digyna*, *Cerastium alpinum*, *Ranunculus platanifolius*, *Saxifraga adscendens*, *Dryas octopetala*, *Potentilla crantzii*, *Astragalus alpinus*, *Viola biflora*, *Phyllodoce coerulea*, *Omalotheca norvegica*, *Cicerbita alpina* and *Phleum alpinum*. About 60 species belong in this category.

The widespread montane subelement.

This element has a limiting maximum summer temperature isotherm of 29 to 33. An example of this element is *Gymnocarpium dryopteris* (fig 24). Other examples are *Huperzia selago*, *Thelypteris limbosperma*, *Matteuccia struthiopteris*, *Picea abies* (see fig 17), *Pinus silvestris* (see fig 18), *Salix phylicifolia*, *Salix lapponum* s. lat., *Silene rupestris*, *Sedum annum*, *Geranium silvaticum*, *Empetrum hermaphroditum*, *Melampyrum silvaticum*, *Maianthemum bifolium*, *Carex vaginata*, *C. magellanica* and *Goodyera repens*. About 60 species belong in this category.

As to the underlying physiological mechanisms one possibility is heat damage. It is fairly easy to determine the lethal temperature of a plant by inserting shoots in hot water for different time periods and see whether the plants or plant parts survive subsequently. The methods are described by Kjellvik (1976) and Gauslaa (1984). The temperature which gives 50 % survival after 1/2 hours exposure is defined as the lethal temperature. The process leading to death is almost certainly a coagulation of proteins accompanied with inactivation of essential enzymes. The lethal temperatures are with few exceptions in the range of 43 - 53 degrees C, i.e. about 20 degrees above the limiting isotherms of the species. This is about the expected difference on a clear, windstill, hot day between what is observed in a meteorological shelter, and in a short turf well supplied with water (Dahl 1963).

However, the temperature in the plant tissue depends also on the evaporation of water by stomatal and



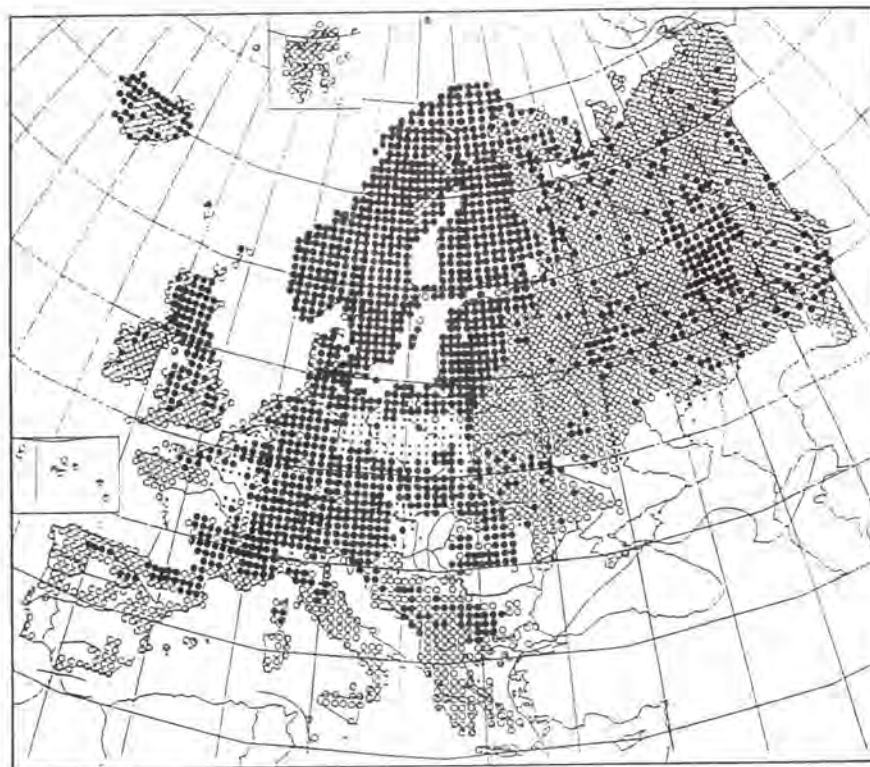
Figur 23. Distribution of *Diphasium alpinum* in relation to the 27 degrees C maximum summer temperature isotherm.

cuticular transpiration. Thus species with a high transpiration keep cooler during insolation stress than species with low transpiration. This cooling effect depends also on the morphology of the plant parts. Plants with thin cylindrical shoots or finely dissected leaves keep cooler than plants with broad leaves. These interrelations have been studied by Gauslaa (1984) who found that species growing in exposed, dry localities had higher lethal temperatures than plants growing in wet habitats. The highest lethal temperatures are observed in succulents which stops transpiration when water supply is low. Gauslaa found it probable that several of the alpine cushion plants could be directly limited by their sensitivity to heat shock. Also broadleaved species could be vulnerable. However, this could hardly be the case with several wet habitat species like *Saxifraga aizoides* and *Pedicularis oederi* with good distributional correlations with maximum summer temperatures. Hence different physiological mechanisms must be involved limiting the distribution of the species correlated with maximum summer temperature.

CONCLUDING REMARKS.

Of course one species might be limited by different temperature factors in different parts of its area. For instance *Picea abies* is limited by the - 2 winter temperature in West Europe. However, in southern Russia the winters are cold enough, but here the distribution limit is correlated with + 33 degrees C maximum summer isotherm. In the north spruce is limited by a R-value of 1.1. These three factors encompass almost the entire area of *Picea abies*. The distribution of *Narthecium ossifragum* could be explained as a result of sensitivity to winter cold (-2 degrees C) and to high summer temperatures.

This picture of the relations between regional plant distribution and macroclimatic conditions naturally represents a gross oversimplification. An oversimplification can be useful because it might help us to survey a complicated pattern which otherwise would appear incomprehensible. But it can also be misleading by ignoring many factors which no doubt affect the performance of plants in nature. There are many distribution patterns in the flora of North Europe which can not be correlated with the four factors used here. If my readers believe that nature is as simple as I have tried to make it here, they are mistaken.



Figur 24. Distribution of *Gymnocarum dryopteris* in relation to the 32 degrees C maximum summer temperature isotherm.

REFERENCES

Blytt, A. 1969. Om Vegetationsforholdene ved Sognefjorden. Christiania. 224 s.

Bøcher, T.W. 1951. Distribution of plants in the circumpolar areas in relation to ecological and historical factors. - J. Ecol. 39: 376-395

Conolly, A. P. & Dahl, E. 1970. Maximum summer temperatures in relation to modern and quaternary distribution of certain arctic-montane species in the British Isles. - pp 159-223 in Walker, D. and West, R. (eds.), Studies in the vegetation history of the British Isles. Cambridge Univ. Press. .

Dahl, E. 1951. On the relation between summer temperature and the distribution of alpine vascular plants in Fennoscandia. - Oikos 3: 22-52

1963. On the heat exchange of a wet vegetation surface and the distribution of *Koenigia islandica*. - Oikos 14:190-211.

1986. Zonation in Arctic and Alpine Tundra and Fellfield Ecobiomes. - pp. 35-62 in Polunin, N. (ed.): Ecosystem Theory and Applications. John Wiley & Sons.

& Mork, E. 1959. Om sambandet mellom temperatur og vekst hos gran (*Picea abies* (L.)Karst.). (Norwegian with English Summary). - Medd. fra Det Norske Skogforsøksvesen 53 :82-93.

Gauslaa, Y. 1984. Heat resistance and energy budget in different Scandinavian plants. - Holarctic Ecology 7:1-78.

Holtén, J. Utbredelsen av østlige planter og deres klimatiske betingelser med vekt på skandinaviske forhold. - Blyttia 46:105-112.

- Hulten, E. 1937. Outline of the history of arctic and boreal biota during the Quaternary period. Stockholm. 168 p.
- Huntley, B. & Birks, H.J.B. 1983. An atlas of past and present pollen maps for Europe 0-13 000 years ago. - Camb. Univ. Press. 667 p.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. - Cold Spring Harbour Symp. quant. Biol. 22: 415 - 427.
- Kjelvik, S. 1976. Varmeresistens og varmeveksling for noen planter, vesentlig fra Hardangervidda - Blyttia 34:211-226.
- Mork, E. 1938. Gran- og furufrøets spiring ved forskjellig temperatur og fuktighet - Medd.fra Det Norske Skogforsøksvesen 21: 227-249.
- Noirfalaise, A. 1987. Map of the natural vegetation of the member countries of the European Community and the Council of Europe. 2nd Ed. Council of Europe. Commission of the European Communities, Luxembourg. 80 p. 4 maps. ISBN 92-825-7266-X.
- Ozenda, P. 1975. Sur les etages de vegetation dans les montagnes du bassin Meditteraneen. - Documents de cartographie ecologique 16: 1-32
- Prinz, K.H. 1937. Om stammeåndingen under vinterhvilen og betydningen av den termiske stimulus. - Skr. Norske Vidensk.-akad. Oslo. 77 s.
- Robak, H. 1960. Spontaneous and planted forest in West Norway. p. 17-34 in Sømme, A. (ed.): Vestlandet. Geographical Studies. Skr. fra Norges Handelshøyskole. Geografiske Avh. 7.
- Sakai, A. & Larcher, L. 1987. Frost Survival of Plants. Ecological Studies 62. 321 p.
- Salisbury, E.J. 1932. The East Anglian Flora. A Study in Comparative Plant Geography. Trans. Norfolk and Norwich Naturalist Soc. 13: 191-262.
- Salvesen, P.H. 1988. Sammenliknende dyrkingforsøk med Sørvestkyst- skyende planter. Del 1. Frilandsforsøk. Blyttia 46:145-153.
- Sjørs, H. Amphi-Atlantic zonation. Nemoral to Arctic. pp. 109-126 in Løve & Løve (eds.). North Atlantic Biota and their history. Pergamon Press. Oxford.
- Skre, O. 1971. Frequency distribution of monthly air temperature and their geographic variation in Northern Europe. Meld. fra Norges Landbrukshøgskole 50 (9):1-54.
1972. High temperature demands for growth and development in Norway Spruce (*Picea abies* (L.)Karst.) in Scandinavia. Ibid. 51(7):1-29.
1979. The regional distribution of vascular plants in Scandinavia with requirements to high temperatures. Norw. Journ. Bot. 26 :295-318.
1983. Respirasjon, vekst og frømodning som skoggrensedannende faktor og basis for regional inndeling i Skandinavia. Rapport 1983-7:33-59.
- Szafer, W. 1932. The beech and the beech forests in Poland. Veröff. Geobot. Inst. Rübel in Zurich 8:63-167.

Appendix.

LIST OF SCANDINAVIAN VASCULAR PLANT SPECIES WITH CORRESPONDING CLIMATIC LIMITS.

TWI means mean temperature of the coldest month calculated for the lowest altitudes in the squares to be compared with the distribution of atlantic species.

R is the R-sum calculated for the lowest altitudes in the areas to be compared with the distribution of thermophilous plants

TWh is the mean temperature in the coldest month calculated for the highest points in each square to be compared with the distribution of boreal species.

Tmax is the mean annual maximum temperature calculated for the highest point in each square to be compared with the distribution of montane and alpine species.

	TWI	R	TWh	Tmax		TWI	R	TWh	Tmax
<i>Huperzia selago</i>		0.4		32	<i>Polystichum lonchitis</i>		0.8		30
<i>Lycopodiella inundata</i>		1.6			<i>aculeatum</i>	-4			
<i>Lycopodium annotinum</i>		0.8	-1	33	<i>braunii</i>		1.6	-3	31
<i>clavatum</i>		0.8		33	<i>Dryopteris pseudomas</i>	-2			
<i>Diplazium alpinum</i>		0.7		27	<i>filix-mas</i>		1.0		
<i>complanatum</i>					<i>cristata</i>		1.9		
<i>ssp. complanatum</i>				33	<i>dilatata</i>		1.8		
<i>ssp. montellii</i>				-11	<i>assimilis</i>		0.8		30
<i>ssp. chamaecyparis</i>		1.9			<i>Gymnocarpium dryopteris</i>		0.9		32
<i>Selaginella selaginoides</i>		0.7	-1		<i>robertianum</i>		1.3		33
<i>Equisetum variegatum</i>		0.7	+1						
<i>scirpoides</i>				-4	<i>Abies sibirica</i>				-9.5
<i>hiemale</i>		1.0			<i>Picea abies</i>		1.1		-2
<i>arvense</i>		0.8			<i>ssp. obovata</i>				-10
<i>pratense</i>		0.8	0		<i>Larix sibirica</i>				-10
<i>telmateja</i>		2.0			<i>Pinus silvestris</i>		1.1		-1
<i>Ophioglossum vulgatum</i>		1.6			<i>sibirica</i>				-12
<i>Botrychium lunaria</i>		0.8	+2		<i>Juniperus communis</i>				
<i>boreale</i>				-5	<i>ssp. nana</i>		0.8	0	29
<i>matricariifolium</i>		1.6		-1	<i>Taxus baccata</i>	-4			
<i>lanceolatum</i>				-8					
<i>multifidum</i>				-1	<i>Salix pentandra</i>		1.2	+1	
<i>virginianum</i>		1.7		-4	<i>alba</i>		1.9		
<i>Osmunda regalis</i>	-4				<i>triandra</i>		1.4		
<i>Cryptogramma crista</i>		0.7		27	<i>reticulata</i>		0.6		24
<i>Pteridium aquilinum</i>		1.4			<i>herbacea</i>		0.5		25
<i>Thelypteris limbosperma</i>	-3			32	<i>polaris</i>		0.6		24
<i>palustris</i>	-11	1.4			<i>glauca</i>		0.7		30
<i>phegopteris</i>	-12	0.8	+1	33	<i>lanata</i>		0.7		
<i>Asplenium marinum</i>	+3				<i>myrsinites</i>		0.8		
<i>trichomanes</i>		1.6			<i>phylicifolia</i>		0.8		29-30
<i>viride</i>		0.8		31	<i>myrsinifolia</i>		1.0	-1	33
<i>adanthum-nigrum</i>	-2				<i>jeniseiensis</i>				-12
<i>septentrionale</i>		1.4	0		<i>cinerea</i>		1.5	+2	
<i>ruta-muraria</i>		1.4			<i>aurita</i>		1.5		
<i>Ceterach officinarum</i>	0				<i>caprea</i>		1.1	+2	
<i>Phyllitis scolopendrium</i>	-2				<i>starkeana</i>				-3
<i>Athyrium distentifolium</i>		0.7	-1	27	<i>xerophila</i>				-8
<i>Diplazium sibiricum</i>		1.3	-9		<i>myrtilloides</i>				-3
<i>Cystopteris montana</i>				-6	<i>repens</i>		1.6		32
<i>sudetica</i>		1.9			<i>rosmarinifolia</i>				-1
<i>fragilis</i>		0.7			<i>lapponum</i>		0.8	-3	31
<i>Woodsia alpina</i>		1.0		-6	<i>purpurea</i>		2.0		
<i>aberrant in British Isles</i>					<i>Populus tremula</i>		1.1		
<i>glabella</i>				-11	<i>Betula pendula</i>		1.3		
<i>Matteuccia struthiopteris</i>				31	<i>pubescens</i>		0.9		
					<i>nana</i>		0.7	-2	30

	TWI	R	TWh	Tmax		TWI	R	TWh	Tmax
<i>Alnus glutinosa</i>		1.6			<i>Stellaria nemorum</i>				
<i>incana</i>		1.1	-2		<i>ssp. nemorum</i>		1.0	0	
<i>ssp. kolaensis</i>			-10		<i>ssp. glochidisperma</i>		2.0		
<i>viridis</i>					<i>bungeana</i>			-11	
<i>ssp. fruticosa</i>			-12		<i>holostea</i>		1.4		
<i>Corylus avellana</i>	-10	1.6			<i>uliginosa</i>		1.4		
<i>Fagus sylvatica</i>	-4				<i>fennica</i>			-10	
<i>Quercus petraea</i>	-4				<i>longifolia</i>			-3	31
<i>robur</i>		1.8			<i>calycantha</i>		0.9	-10	
					<i>crassifolia</i>			0	
<i>Ulmus glabra</i>		1.6	+2		<i>Holosteum umbellatum</i>		2.0		
<i>minor</i>		2.0			<i>Cerastium cerastoides</i>		0.5		26
<i>laevis</i>		2.0			<i>arvense</i>			+1	
<i>Humulus lupulus</i>		1.7			<i>regelii</i>			-10	
<i>Urtica dioica</i>		1.1			<i>alpinum</i>		0.5		27
<i>ssp. sondenii</i>			-11		<i>arcticum</i>				23
<i>urens</i>		1.1			<i>fontanum</i>				
<i>Thesium alpinum</i>				31	<i>ssp. vulgare</i>		0.8	+1	
<i>Viscum album</i>	-8	2.0			<i>brachypetalum</i>	-3	2.0		
					<i>semidecandrum</i>	-6			
<i>Koenigia islandica</i>		0.8		23	<i>pumilum</i>	-3	2.0		
<i>Polygonum minus</i>		1.7			<i>Myosoton aquaticum</i>		1.9		
<i>mite</i>		1.9			<i>Sagina nivalis</i>		0.6		22
<i>hydropiper</i>		1.7			<i>caespitosa</i>				21
<i>persicaria</i>		1.4			<i>subulata</i>	-2			
<i>amphibium</i>		1.1			<i>saginooides</i>		0.7	-3	27
<i>humifusum</i>			-11		<i>apetala</i>	-2			
<i>viviparum</i>		0.5	-2	29	<i>Scleranthus perennis</i>		1.8		
<i>polystachyum</i>	+1				<i>annuus</i>		1.7		
<i>Reynoutria japonica</i>	-5				<i>Herniaria glabra</i>		1.8		
<i>sachalinensis</i>	-4				<i>Spergula morrisonii</i>		1.8		
<i>Oxyria digyna</i>		0.5		27	<i>Spergularia rubra</i>		1.5		
<i>Rumex graminifolius</i>			-10		<i>Lychnis flos-cuculi</i>		1.2		
<i>alpestris</i>		0.7	-10	26	<i>viscaria</i>		1.4	0	
<i>aquaticus</i>			-1		<i>alpina</i>		0.7	-2	
<i>arcticus</i>			-11		<i>Agrostemma githago</i>		1.5		
<i>longifolius</i>			0		<i>Silene nutans</i>		1.6		
<i>hydrolapathum</i>		1.9			<i>viscosa</i>		1.9		
<i>crispus</i>		1.2			<i>paucifolia</i>			-13	
<i>sanguineus</i>		2.0			<i>uralensis</i>				
<i>obtusifolius</i>		1.5			<i>ssp. uralensis</i>		0.7		23
<i>maritimus</i>		1.6			<i>furcata</i>				
<i>palustris</i>		2.0			<i>ssp. angustiflora</i>			-11	
<i>Chenopodium bonus-henricus</i>	1.8	0			<i>otites</i>		2.0		
<i>rubrum</i>		1.8			<i>vulgaris</i>		1.1		
<i>hybridum</i>		1.9			<i>acaulis</i>		0.5		25
<i>polyspermum</i>		1.8			<i>rupestris</i>		1.0	-2	29
<i>urbicum</i>		1.9			<i>noctiflora</i>		1.9		
<i>Atriplex patula</i>		1.0			<i>latifolia</i>		1.5		
<i>Corisperma algidum</i>			-11		<i>rubrum</i>		0.7		
<i>Halimione pedunculata</i>		1.9			<i>Gypsophila muralis</i>		1.8		
<i>Salicornia europaea</i>		1.3			<i>uralensis</i>			-10	
<i>Suaeda maritima</i>		1.5			<i>Saponaria officinalis</i>		2.1		
<i>Salsola kali</i>		1.9			<i>Petrohragia prolifera</i>	-2			
					<i>Dianthus repens</i>			-12	
<i>Arenaria biflora</i>				27	<i>deltoides</i>		1.6	+1	33
<i>humifusa</i>				20	<i>armeria</i>		2.0		
<i>norvegica</i>									
<i>ssp. norvegica</i>				22	<i>Nymphaea candida</i>		1.2		34
<i>serpyllifolia</i>		1.4			<i>tetragona</i>		1.4	-6	
<i>Moeheringia trinervia</i>			+2		<i>Nuphar lutea</i>		1.1		
<i>lateriflora</i>			-5		<i>pumilum</i>		1.1	-1	32
<i>Minuartia rubella</i>				21	<i>Ceratophyllum submersum</i>		2.0		
<i>stricta</i>		0.8		22	<i>Trollius europaeus</i>			-1	32
<i>biflora</i>		0.6		26	<i>Actaea spicata</i>		1.2	+1	33
					<i>erythrocarpa</i>		1.1	-9	
					<i>Aconitum lycoctonum</i>			-7	
					<i>Delphinium elatum</i>			-6	
					<i>Anemone nemorosa</i>		1.4		
					<i>ranunculoides</i>		1.4		

	TWl	R	TWh	Tmax		TWl	R	TWh	Tmax
<i>Hepatica nobilis</i>		1.6	+1		<i>Diplotaxis tenuifolia</i>		1.8		
<i>Pulsatilla vernalis</i>			-1		<i>Reseda lutea</i>		1.8		
<i>pratensis</i>		1.9			<i>Drosera anglica</i>		1.0		
<i>vulgaris</i>		1.9			<i>rotundifolia</i>		0.9		
<i>Clematis sibirica</i>			-9		<i>intermedia</i>		1.7		
<i>Adonis vernalis</i>		2.0			<i>Sedum telephium</i>		1.7		
<i>Ranunculus polyanthemos</i>		1.6			<i>reflexum</i>	-3	1.8		
<i>bulbosus</i>		1.8			<i>sexangulare</i>			+1	
<i>acris</i>		0.7			<i>anglicum</i>	0			
<i>sardous</i>		2.0			<i>villosum</i>				24
<i>arvensis</i>		2.0			<i>annuum</i>		1.0	-2	28
<i>pygmaeus</i>		0.5		24	<i>rosea</i>		0.5		24
<i>nivalis</i>				23	<i>Saxifraga hieraciifolia</i>				22
<i>sulphureus</i>				23	<i>nivalis</i>		0.5	-4	27
<i>hyperboreus</i>			-10	27	<i>tenuis</i>		0.5		
<i>sceleratus</i>		1.6			<i>stellaris</i>		0.5		25
<i>gmelinii</i>			-10		<i>foliolosa</i>				24
<i>pallasii</i>			-11		<i>tridactylites</i>		1.8		
<i>platanifolius</i>			-3	28	<i>adscendens</i>			-4	28
<i>glacialis</i>		0.4		22	<i>aizoides</i>		0.7		26
<i>flammula</i>	-9	1.5			<i>cespitosa</i>		0.5	-5	28
<i>lingua</i>		1.8			<i>hypnoides</i>	+1			
<i>ophioglossifolius</i>	0				<i>rivularis</i>		0.5		23
<i>baudotii</i>		1.7			<i>cernuus</i>		0.5		26
<i>penicillatus</i>		1.9			<i>oppositifolia</i>		0.4		26
<i>aquatilis</i>		1.9			<i>cotyledon</i>		1.1		26
<i>trichophyllus</i>					<i>Chrysosplenium alternif.</i>		1.6		
<i>ssp. eradicatus</i>				28	<i>oppositifolium</i>	-1			
<i>circinatus</i>		1.8			<i>Parnassia palustris</i>		0.8	+2	
<i>fluitans</i>		2.0			<i>Ribes uva-crispi</i>		1.8		
<i>Myosurus minimus</i>		1.7			<i>Filipendula vulgaris</i>		1.8		
<i>Aquilegia vulgaris</i>		2.0			<i>ulmaria</i>		0.9		
<i>Thalictrum alpinum</i>		0.6		26	<i>Rubus chamaemorus</i>		0.7	-1	
<i>kemense</i>			-9		<i>arcticus</i>			-6	
<i>simplex</i>					<i>saxatilis</i>		0.9	0	
<i>ssp. simplex</i>		1.3			<i>idaeus</i>		1.0		
<i>Paeonia anomala</i>			-10		<i>Rosa acicularis</i>			-7	
<i>Corydalis claviculata</i>	0				<i>majalis</i>			-3	
<i>bulbosa</i>			0		<i>canina</i>		1.9		
<i>lutea</i>			-1		<i>tomentosa</i>		2.1		
<i>pumila</i>			-1		<i>rubiginosa</i>		1.9		
<i>solida</i>			+1		<i>agrestis</i>		2.0		
<i>Sisymbrium officinale</i>		1.4			<i>Agrimonia eupatoria</i>		1.8		
<i>Alliaria petiolata</i>		1.7			<i>procera</i>	-4	1.9		
<i>Braya linearis</i>				23	<i>Dryas octopetala</i>		0.6		27
<i>Erysimum hieraciifolium</i>		1.0			<i>Geum urbanum</i>		1.6		
<i>Rorippa austriaca</i>		1.9			<i>rivale</i>		0.8		
<i>Cardamine bulbifera</i>	-6	1.8			<i>Potentilla rupestris</i>		2.0		
<i>pratensis</i>		0.7			<i>nivea</i>		0.7		25
<i>impatiens</i>		1.8			<i>argentea</i>		1.1		
<i>bellidifolia</i>		0.5		23	<i>intermedia</i>		1.6		
<i>flexuosa</i>	-6				<i>recta</i>		1.8		
<i>hirsuta</i>	-6				<i>crantzii</i>		0.6	-1	29
<i>Arabis hirsuta</i>		1.1			<i>anglica</i>	-4			
<i>alpina</i>		0.6		26	<i>sterilis</i>	-1			
<i>Lunaria redeviva</i>		1.9			<i>cinerea</i>		1.9		
<i>Draba alpina</i>				24	<i>Sibbaldia procumbens</i>		0.6		25
<i>nivalis</i>		0.7		22	<i>Fragaria viridis</i>		1.9		
<i>norvegica</i>		0.6		26	<i>vesca</i>		1.1		
<i>fladnisenzis</i>				22					
<i>lactea</i>				22					
<i>daurica</i>				27					
<i>incana</i>				29					
<i>muralis</i>		1.9							
<i>crassifolia</i>				22					
<i>Erophila verna</i>		1.7							
<i>Horungia petraea</i>	-4	1.9							
<i>Teesdalia nudicaulis</i>	-4	1.9							
<i>Lepidium latifolium</i>		1.9							

	TWI	R	TWh	Tmax		TWI	R	TWh	Tmax
<i>Alchemilla alpina</i>		0.8		26	<i>Geranium sanguineum</i>		1.9		
<i>glaucescens</i>		1.7	0		<i>sylvaticum</i>		0.6	0	33
<i>plicata</i>			-2		<i>bohemicum</i>		1.8		
<i>monticola</i>		1.4	-1		<i>molle</i>	-7			
<i>subglobosa</i>			-2		<i>columbinum</i>	-7			
<i>subcrenata</i>			-1		<i>dissectum</i>	-4	1.9	as native	
<i>heptagona</i>			-4		<i>lucidum</i>	-3			
<i>acutiloba</i>		1.6			<i>robertianum</i>		1.4		
<i>xanthochlora</i>	-3				<i>Linum catharticum</i>		1.6		
<i>filicaulis</i>		0.8	-1	31	<i>Radiola linoides</i>		1.9		
<i>vestita</i>				31	<i>Mercurialis perennis</i>		1.8		
<i>glomerulana</i>		0.8		28					
<i>wichurae</i>				27	aberrant in N. Norway				
<i>murbeckiana</i>		0.8	-4	29	<i>Polygala serpyllifolia</i>	0			
<i>glabra</i>			0	31	<i>Acer platanoides</i>		1.8		
<i>Aphanes arvensis</i>	-3	1.9			<i>campestris</i>		2.0		
<i>microcarpa</i>	-3	1.9			<i>pseudoplatanus</i>		2.0		
<i>Malus sylvestris</i>		1.8			<i>Impatiens noli-tangere</i>		1.6		
<i>Cotoneaster integerrimus</i>			-1	31	<i>Ilex aquifolium</i>	0			
<i>cinnabarinus</i>			-11		<i>Euonymus europaeus</i>		2.0		
<i>Crataegus calycina</i>	-5	1.8			<i>Rhamnus catharticus</i>		1.9		
<i>monogyna</i>		1.8			<i>Frangula alnus</i>		1.4		
<i>laevigata</i>	-3	1.9			<i>Tilia platyphyllos</i>		2.1		
<i>Prunus spinosa</i>		1.9			<i>cordata</i>		1.7		
<i>avium</i>	-4				<i>Althaea hirsuta</i>		2.1		
<i>padus</i>		1.1	0	33	<i>Daphne mezereum</i>			-1	33
<i>Cytisus scoparius</i>	-6				<i>Hypericum perforatum</i>		1.7		
<i>Genista tinctoria</i>		1.9			<i>maculatum</i>		1.2		33
<i>anglica</i>	-1				<i>pulchrum</i>	-1			
<i>pilosa</i>	-3				<i>montanum</i>	-4			
<i>Ulex europaeus</i>	-2	2.0			<i>Viola odorata</i>		1.9		
<i>Robinia pseudacacia</i>		2.2			<i>hirta</i>		1.9		
<i>Anthyllis vulneraria</i>		0.8			<i>rupestris</i>			-1	
<i>Astragalus frigidus</i>				25	<i>riviniana</i>		1.4		
<i>alpinus</i>		0.6		28	<i>reichenbachiana</i>		1.9		
<i>norvegicus</i>				26	<i>montana</i>			-3	
<i>glycyphyllus</i>		1.7			<i>persicifolia</i>		1.8		
<i>Oxytropis lapponica</i>		0.7		19	<i>arvensis</i>		1.4		
<i>campestris</i>				28	<i>biflora</i>		0.8		26
<i>pilosa</i>		2.0			<i>collina</i>		1.7	-3	
<i>Vicia orobus</i>	0				<i>mirabilis</i>		1.6	-1	
<i>pisiformis</i>		2.0	-2		<i>selkirkii</i>			-7	
<i>tenuifolia</i>		2.0			<i>palustris</i>		0.8		
<i>casubica</i>		1.9			<i>Elatine hexandra</i>	-3			
<i>dumetorum</i>			-1		<i>Lythrum salicaria</i>		1.6		
<i>tetrasperma</i>		1.6			<i>portula</i>		1.8		
<i>sepium</i>		1.1			<i>Circaea lutetiana</i>		1.8		
<i>Lathyrus vernus</i>		1.5			<i>intermedia</i>			-1	
<i>niger</i>	-8	1.8			<i>alpina</i>			-1	32
<i>montanus</i>	-8				<i>Epilobium hirsutum</i>		1.9		
<i>tuberosus</i>		1.9			<i>parviflorum</i>		1.9		
<i>sylvestris</i>		1.7			<i>roseum</i>		1.9		
<i>Ononis repens</i>	-6	1.8			<i>tetragonum</i>		1.9		
<i>spinosa</i>	-5	2.0			<i>obscurum</i>		1.9		
<i>arvensis</i>		1.8			<i>anagallidifolium</i>		0.7		25
<i>Trifolium aureum</i>		1.7			<i>alsinifolium</i>		0.8		27
<i>spadiceum</i>			-2		<i>collinum</i>		1.0	-2	29
<i>dubium</i>		1.7			<i>glandulosum</i>		1.7		
<i>micranthum</i>		2.0			<i>lactiflorum</i>		0.8	-7	27
<i>montanum</i>			0		<i>hornemannii</i>		0.8	-7	28
<i>medium</i>		1.5			<i>palustre</i>		0.9		
<i>arvense</i>		1.7			<i>davuricum</i>		0.9		
<i>Lotus corniculatus</i>		0.8			<i>Cornus sanguinea</i>		2.0		
<i>uliginosa</i>	-4				<i>suecica</i>		0.9		
<i>Coronilla emerus</i>		2.0			<i>Hedera helix</i>	-3			
<i>Oxalis corniculatus</i>		1.9			<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	-4			
					<i>Chaerophyllum temulentum</i>	>2.1			
					<i>Conopodium majus</i>	0			
					<i>Pimpinella major</i>		1.8		
					<i>Aegopodium podagraria</i>		1.6		
					<i>Berula erecta</i>		1.9		

	TWI	R	TWh	Tmax		TWI	R	TWh	Tmax
<i>Oenanthe aquatica</i>		1.9			<i>Polemonium coeruleum</i>				-4
<i>Silaum silaus</i>		1.9			aberrant in British Isles				
<i>Conium maculatum</i>		1.7			<i>acutiflorum</i>				-13
<i>Pleurospermum austriacum</i>	-5				<i>Convolvulus arvensis</i>		1.7		
<i>Apium graveolens</i>		1.9			<i>Calystegia sepium</i>		1.8		
<i>nodiflorum</i>		2.2			<i>Cuscuta europaea</i>		1.7		
<i>repens</i>		2.2			<i>epithymum</i>		1.9		
<i>innundatum</i>	-2				<i>Lithospermum arvense</i>		1.5		
<i>Selinum carvifolium</i>		1.9			<i>Echium plantagineum</i>	7			
<i>Angelica silvestris</i>		0.8			<i>Pulmonaria angustifolia</i>		1.9		
<i>archangelica</i>					<i>Myosotis sylvatica</i>				0
<i>ssp. norvegica</i>		0.8			<i>discolor</i>	-5	1.9		
<i>Peucedanum oreoselinum</i>		1.9			<i>ramosissima</i>	-6	1.8		
<i>Laserpitium latifolium</i>		2.0			<i>decumbens</i>		0.8		25
<i>Torilis japonica</i>		1.8			<i>Lappula deflexa</i>				30
<i>Daucus carota</i>		1.8			<i>Cynoglossum officinale</i>		1.7		
<i>Diapensia lapponica</i>				24	<i>Callitriche brutia</i>	0			
<i>Pyrola norvegica</i>				27	<i>Ajuga pyramidalis</i>		1.0	0	32
<i>minor</i>		0.8			<i>reptans</i>		1.7		
<i>Ramischia secunda</i>		1.0			<i>genevensis</i>		2.1		
<i>Chimaphila umbellata</i>		1.8			<i>Teucrium scorodonia</i>	-1			
<i>Monotropa hypopitys</i>		1.8			<i>scordium</i>		2.0		
<i>Erica tetralix</i>	-5				<i>Scutellaria galericulata</i>		1.3		
<i>cinerea</i>	0				<i>minor</i>	-1			
<i>Cassiope tetragona</i>				20	<i>Marrubium vulgare</i>		1.9		
<i>hypnoides</i>				22	<i>Galeopsis angustifolia</i>		1.9		
<i>Rhododendron lapponicum</i>				22	<i>Lamium galeobdalum</i>		1.9		
<i>Loiseleuria procumbens</i>		0.7		25	<i>Leonurus cardiaca</i>		1.7		
<i>Phyllococe coerulea</i>		0.8		27	<i>Stachys palustris</i>		1.4		
<i>Cassiope hypnoides</i>		0.6			<i>sylvatica</i>		1.3		
<i>Andromeda polifolia</i>		0.8			<i>Nepeta cataria</i>		1.8		
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>		0.8	0		<i>Glechoma hederacea</i>		1.4		
<i>alpina</i>		0.8		25	<i>Dracocephalum ruyschiana</i>		-3		
<i>Calluna vulgaris</i>		0.9			<i>Prunella vulgaris</i>		1.1		
<i>Chamaedaphne calyculata</i>				-4	<i>Acinos arvensis</i>		1.6		
<i>Vaccinium microcarpum</i>				-2	<i>Clinopodium vulgare</i>		1.8		
<i>vitis-idaea</i>		0.7			<i>Origanum vulgare</i>		1.7		
<i>uliginosum</i>		0.7			<i>Lycopus europaeus</i>		1.8		
<i>myrtillus</i>		0.7	+2		<i>europaeus fossil</i>		1.4		
<i>Empetrum nigrum</i>				0	<i>Mentha aquatica</i>		1.8		
<i>hermaphroditum</i>		0.6	-3	29	<i>Hyoscyamus niger</i>		1.4		
<i>Primula scandinavica</i>				22	<i>Solanum dulcamara</i>		1.7		
<i>stricta</i>				24	<i>Datura stramonium</i>		1.8		
<i>veris</i>		1.4			<i>Digitalis purpurea</i>	-1			
<i>vulgaris</i>	-2				<i>Verbascum thapsus</i>		1.7		
<i>Androsace septentrionalis</i>				-1	<i>nigrum</i>		1.7		
<i>Hottonia palustris</i>		1.9			<i>Scrophularia nodosa</i>		1.7		
<i>Lysimachia nemorum</i>	-2				but wider in N.No				
<i>nummularia</i>		1.7			<i>Castelleja pallida</i>				-11
<i>vulgaris</i>		1.7			<i>Linaria vulgaris</i>		1.3		
<i>thyrsiflora</i>			+1		<i>Veronica beccabunga</i>		1.7		
<i>Trientalis europaea</i>		0.8	+1		<i>anagallis-aquatica</i>		1.7		
<i>Samolus valerandi</i>		1.9			<i>montana</i>		2.0		
<i>Fraxinus excelsior</i>		1.9			<i>spicata</i>		1.9		
<i>Ligustrum vulgare</i>	-3	2.0			<i>catenata</i>		2.0		
<i>Cicendia filiformis</i>	0	2.0			<i>fruticans</i>		0.7		25
<i>Gentiana nivalis</i>		0.7		26	<i>alpina</i>		0.6		25
<i>purpurea</i>				23	<i>tenella</i>				24
<i>Gentianella campestris</i>				0	<i>peregrina</i>		2.0		
<i>tenella</i>				22	<i>arvensis</i>		1.5		
<i>Menyanthes trifoliata</i>		1.0			<i>verna</i>		1.6		
<i>Galium odoratum</i>		1.7			<i>hederifolia</i>		2.0		
<i>boreale</i>				-1	<i>Melampyrum cristatum</i>		1.9		
<i>saxatile</i>	-3				<i>arvense</i>		1.9	+2	
<i>trifidum</i>				30	<i>sylvaticum</i>		1.0	-1	29
<i>triflorum</i>				-5	<i>pratense</i>		1.0		

	TWI	R	TWh	Tmax		TWI	R	TWh	Tmax
Euphrasia rostkoviana		1.7			Senecio jacobaea		1.7		
frigida		0.7		27	aquatica	-2			
scottica	-1				erucifolius		2.0		
hyperborea				23	viscosus		1.7		
micrantha	-5				paludosus		1.9		
salisburgensis		1.0			sylvaticus		2.7		
Rhinanthus minor		0.9			Carlina vulgaris		1.9		
Odontites verna		1.7			Arctium lappa		1.8		
Bartia alpina		0.6		28	Saussurea alpina		0.6		28
Pedicularis sylvatica	-4				Cirsium vulgare		1.6		
palustris		1.3			palustre		1.3		
hirsuta				17	arvense		1.2		
lapponica		0.7		28	acaule		1.9		
oederi				23	helenoidea		0.7	-1	31
flammea				18	Serratula tinctoria		1.9		
sceptrum-carolinum			-1		Centaurea scabiosa		1.5		
Lathraea aquamosa		1.9			Cicorium intybus		1.6		
Orobanche purpurea		2.0			Hypochoeris radicata		1.8		
minor		2.0			maculata			+1	
Pinguicula alpina				28	Leontodon autumnalis		0.8		
vulgaris		0.8	0		Sonchus palustris		2.0		
villosa			-10		oleraceus		1.5		
Utricularia australis		1.9			Lactuca sibirica			-8	
Viburnum opulus		1.6			Mycelis muralis		1.8		
Lonicera periclymenum	-2				but not in N.No				
xylosteum		1.7			Cicerbita alpina		0.8	-4	28
Linnaea borealis		0.9	-1	32	Taraxacum croceum		0.6		
Valeriana dioica		2.0			Hieaciumalpinum		0.6		
sambucifolia		0.8			Crepis biennis		1.8		
Dipsacus strigosus		2.0			capillaris		1.8		
Campanula latifolia			-17		paludosa	0			
trachelium		1.9			praemorsa		1.9	-2	
rapunculoides		1.8			Sagittaria natans			-7	
cervicaria		1.8	-1		Alisma lanceolata		2.0		
rotundifolia		0.8			Scheuchzeria palustris			-1	
uniflora				17	Potamogeton				
Jasione montana		1.8			polygonifolius	-5			
Solidago virgaurea		0.7			crispus		1.9		
Eupatorium cannabinum		1.9			Tofieldia pusilla		0.7		26
Aster linosyris		2.0			calyculata			-3	
sibiricus			-10		Narthecium ossifragum	-2			
Erigeron acer				26	Gagea minima			-1	
uniflorus		0.6		19	Ornithogalum nutans		2.1		
humilis				18	Allium vineale		1.9		
boreale		0.6			Convallaria majalis		1.6		
Omalotheca sylvatica		1.2			Maianthemum bifolium			0	33
norvegica		0.7	-5	27	Polygonatum verticillatum		1.1		32
supina		0.6		26	odoratum		1.6		
Gnaphalium luteoalbum		2.0			multiflorum		2.0		
Antennaria alpina		0.5		25	Paris quadrifolia		1.1		
porsildii				18	Iris pseudacorus		1.6		
villifera				23	sibirica		1.9		
dioica		0.7			Juncus arcticus				22
Inula conyza		2.1			inflexus		2.0		
Pulicaria dysenterica		2.0			effusus		1.8		
vulgaris		2.0			filiformis		0.9		
Bidens cernua		1.7			trifidus		0.6		25
tripartita		1.6			squarrosus	-6			
Xanthium strumarium		>2.1			tenuis		1.9		
Galinsoga parvifolia		>2.1			subnodulosus	-3			
Anthemis cotula		>2.1			acutifolius	-1			
Achillaea nobile		2.1			alpino-articulatus	-1			
Artemisia campestris		1.8			biglumis		0.6		22
Petasites frigidus		0.6	-9	29	triglumis		0.8		25
laevigatus			-10		stygius			-4	
Arnica alpina				26					

	TWI	R	TWh	Tmax		TWI	R	TWh	Tmax
<i>Luzula congesta</i>	-1				<i>Eriophorum latifolium</i>		1.3		
<i>arquata</i>		0.5		19	<i>angustifolium</i>		0.6		
<i>spicata</i>		0.5		24	<i>vaginatum</i>		0.7		33
<i>sylvatica</i>	-1				<i>scheuchzeri</i>		0.6	-8	28
<i>arctica</i>				18	<i>russeolum</i>			-10	
<i>frigida</i>		0.7			<i>brachyantherum</i>			-8	
<i>sudetica</i>			-3		<i>Eleocharis multicaulis</i>	-3			
<i>Festuca gigantea</i>		1.8			<i>Cyperus longus</i>		2.0		
<i>altissima</i>		1.8			<i>Cladium mariscus</i>		1.9		
<i>rubra</i>		0.8			<i>Rhynchospora alba</i>		1.5		
<i>ovina</i>		0.6			<i>fusca</i>		1.6		
<i>vivipara</i>		0.5		26	<i>Kobresia myosuroides</i>		0.7		24
<i>Poa alpina</i>		0.5			<i>simpliciuscula</i>				25
<i>alpigena</i>		0.5			<i>Carex spicata</i>		1.9		
<i>glauca</i>		0.7			<i>divulsa</i>	-4	2.0		
<i>flexuosa</i>				19	<i>brizoides</i>		2.0		
<i>remota</i>			-1		<i>chordorrhiza</i>		1.1	-1	33
<i>chaixii</i>		1.9			<i>dioica</i>		0.9		
<i>arctica</i>				19	<i>parallella</i>				24
<i>Phippsia algida</i>		0.6		20	<i>curta</i>		0.9		
<i>Cinna latifolia</i>			-4	31	<i>lachenalii</i>		0.5		26
<i>Briza media</i>		1.5			<i>brunnescens</i>		0.8	-3	32
<i>Melica uniflora</i>	-3	1.9			<i>lapponica</i>			-11	
<i>nutans</i>		1.0	0		<i>loliacea</i>			-3	33
<i>Glyceria fluitans</i>		1.9			<i>tenuiflora</i>			-7	29
<i>plicata</i>		1.9			<i>disperma</i>			-4	33
<i>declinata</i>	-2				<i>hirta</i>		1.6		
<i>lithuanica</i>			-4		<i>lasiocarpa</i>		1.0		33
<i>Bromus sterilis</i>		1.8			<i>acutiformis</i>		1.8		
<i>ramosus</i>	-3				<i>riparia</i>		1.9		
<i>benekenii</i>		1.8			<i>pseudocyperus</i>		1.9		
<i>erectus</i>		1.9			<i>fossil</i>		1.7		
<i>Brachypodium sylvaticum</i>		1.8			<i>rostrata</i>		0.8		
<i>pinnatum</i>		2.0			<i>saxatilis</i>		0.7		23
<i>Hordelymus europaeus</i>		2.0			<i>rotundata</i>		0.9	-10	27
<i>Trisetum spicatum</i>		0.5		24	<i>pendula</i>	-1			
<i>Vahlodea atropurpurea</i>		0.9		26	<i>sylvatica</i>	7	1.8		
<i>Deschampsia cespitosa</i>		0.7			<i>capillaris</i>		0.8		
<i>alpina</i>		0.5		23	<i>flava</i>		0.9		
<i>flexuosa</i>		0.6			<i>strigosa</i>	0			
<i>setacea</i>	-2				<i>flacca</i>	-5			
<i>Aira praecox</i>	-3				<i>panicea</i>		1.0		
<i>caryophyllea</i>	-3				<i>vaginata</i>		0.6	-2	32
<i>Hierochloa odorata</i>		0.8	0		<i>livida</i>			-5	
<i>Anthoxanthum alpinum</i>		0.6			<i>binervis</i>	1	1.9		
<i>Hierochloa odorata</i>		0.8			<i>distans</i>		2.0		
<i>Holcus lanatus</i>		1.6			<i>punctata</i>	-3	2.0		
<i>mollis</i>		1.8			<i>hostiana</i>	-6			
<i>Agrostis mertensii</i>		0.7			<i>pallescens</i>		1.1		
<i>Calamagrostis arundinacea</i>		1.6	-1		<i>digitata</i>			-1	
<i>purpurea</i>		0.8			<i>ornithopoda</i>			-3?	
<i>lapponica</i>			-9		<i>glacialis</i>				27
<i>Phleum alpinum</i>		0.7	-4	28	<i>caryophyllea</i>		1.8		
<i>Alopecurus aequalis</i>		0.8			<i>globularis</i>			-3	
<i>Danthonia decumbens</i>	-6				<i>montana</i>		1.9		
<i>Molinia coerulea</i>	-11	1.0			<i>misandra</i>				20
<i>Nardus stricta</i>		0.7		33	<i>atrofusca</i>		0.8		23
<i>Setaria viridis</i>		1.8			<i>limosa</i>		1.0		
					<i>magellanica</i>		0.9	-3?	29
					<i>rariflora</i>		0.9	-9?	26
<i>Sparganium erectum</i>		2.0			<i>laxa</i>			-10	
<i>Typha angustifolia</i>		1.8			<i>norvegica</i>		0.7		
<i>latifolia</i>		1.7			<i>atrata</i>		0.7		27
					<i>buxbaumii</i>				28
<i>Scirpus silvaticus</i>		1.6			<i>adelostoma</i>			-9	
<i>setaceus</i>	-3				<i>hartmannii</i>		1.9		
<i>cernuus</i>	4-5				<i>norvegica</i>				27
<i>fluitans</i>	-1				<i>media</i>				28
<i>caespitosus</i>		0.8			<i>bicolor</i>				22
<i>hudsonianus</i>		1.1	0		<i>rufina</i>				20

	TWI	R	TWh	Tmax
<i>Carex bigelowii</i>		0.5		27
<i>nigra</i>		0.9		
<i>juncella</i>		1.0	-4	
<i>microglochin</i>		0.9		25
<i>pauciflora</i>			-1	
<i>pulicaris</i>			-4	
<i>rupestris</i>		0.6		24
<i>capitata</i>			-9	
<i>arctogena</i>				21
<i>Cypripedium calceolus</i>			-1?	
<i>Epipactis palustris</i>		1.8		
<i>helleborine</i>		1.8		
<i>Cephalanthera damasonium</i>	2.1			
<i>longifolia</i>		1.9		
<i>rubra</i>		1.9		
<i>Neottia nidus avis</i>		1.8		
<i>Listera cordata</i>			0	32
<i>Spiranthes spiralis</i>		2.1		
<i>Goodyera repens</i>				33
<i>Herminium monorchis</i>		1.9		
<i>Platanthera bifolia</i>		1.3		
<i>chlorantha</i>	-6	1.8		
<i>Chamaeorchis alpinus</i>				21
<i>Pseudorchis straminea</i>		0.8		22
<i>Gymnadenia conopsea</i>		0.9		
<i>Nigritella nigra</i>				25
<i>Coeloglossum viride</i>		0.8		
<i>Dactylorhiza purpurella</i>	0			
<i>cruenta</i>				29
<i>maculata</i>				33
<i>Orchis morio</i>	-4	2.0		
<i>ustulata</i>		2.0		
<i>militaris</i>		1.9		
<i>mascula</i>	-5			
<i>Anacamptis pyramidalis</i>		2.0		
<i>Ophrys insectifera</i>		2.2		
<i>Corallorhiza trifida</i>			-1	
<i>Calypso bulbosa</i>			-8	

FLORISTIKKBASERT KARTLEGGING AV LOKALKLIMAGRADIENTER I SCORESBY SUND-OMRÅDET, ØST-GRØNLAND

Stein Rune Karlsen
Institutt for biologi og geologi
Universitetet i Tromsø
9037 TROMSØ

Innledning

Denne artikkelen representerer utdrag av et ikke ferdig hovedfagsarbeid der jeg prøver ut og forbedrer en botanikkbasert metode for å kartlegge lokalklimaet.

Uten at vesentlige nye skritt blir tatt for å redusere utslippene av klimagasser antar FNs klimapanel, IPCC, at drivhuseffekten vil gi en økning i den globale middeltemperatur på ca. 0,3°C per tiår i løpet av det neste århundre. Dette vil være en raskere temperaturøkning enn hva man har registrert i løpet av de siste 10 000 år. Det er ventet at det vil bli en vesentlig sterkere oppvarming på høyere nordlige breddegrader, spesielt om vinteren. Det blir anslått at gjennomsnittstemperaturen i nordområdene innen år 2040 muligens kan øke med 3-4°C om vinteren og opptil 2°C om sommeren ved en fordobling i den atmosfæriske konsentrasjonen av klimagasser.

I Arktis er de fleste artene ved, eller nær ved sin fysiologiske toleransegrense. Vegetasjonen er derfor svært sensitiv for variasjon i klimaet. Undersøkelser fra arktisk Canada viser at sommertemperaturen er så viktig for den generelle floristiske nord-/sørsonering at andre økologiske faktorer blir nesten ubetydelige i sammenlikning (Edlund & Alt 1989). I arktisk Canada er det også en høy sammenheng mellom antall karplanter og sommertemperaturen (Rannie 1985).

I Arktis foreligger det i dag få og tildels mangelfulle klimadata. Over store områder er dessuten topografien svært variert, noe som gjør at det er store lokale variasjoner i forhold til data fra de få meteorologistasjonene. For å kunne forutsi den lokale effekten av klimaendringen trengs kunnskap om den lokale klimavariasjonen.

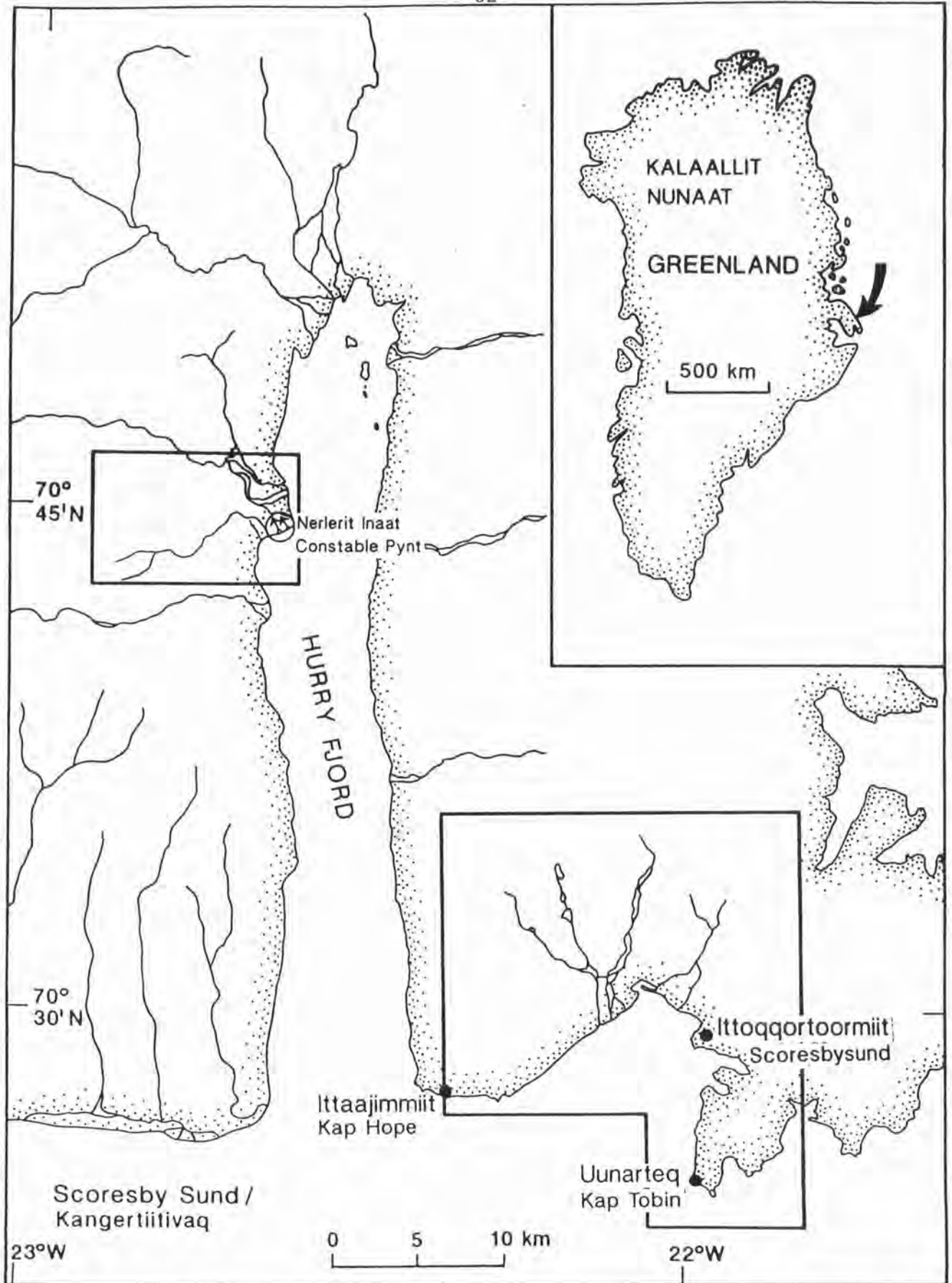
Edlund (1987) har vist at planter langt på vei kan brukes som levende klimastasjoner. Min hovedfagsveileder A. Elvebakk har gått lengre og utviklet en kvantitativ botanikkbasert metode for å kartlegge lokalklimaet. Metoden er først prøvd på Svalbard (Elvebakk 1989), og senere på

Devon Island i arktisk Canada (Elvebakk 1990b, 1992). Jeg forbedrer metoden og prøver den ut i et nytt og relativt gunstigere klimatisk område, samt sammenligner metoden med instrumentmålt temperatur.

Utgangspunktet for metoden er å se på alle artene og organisere dem i fem grupper etter deres varmekrav basert på utbredelsesmønstret sammenlignet med temperatur-isolinjer for det sirkumpolare området. Feltarbeidet foregikk sommeren 1991 og floraen ble kartlagt over ialt 90 km². Studieenheten er på 1 km², og for hver enhet ble en indeksverdi for termofili regnet ut. Indeksverdien er regnet ut fra verdien fra klassifiseringen for termofili og en kvantitativ registrering av alle karplanteartene i studieenheten. Denne indeksverdien er et mål på lokaltemperaturen. Som kontroll på denne botanikkbaserte metoden ble det i samme område målt temperatursum gjennom vekstsesongen ved 11 stasjoner. Resultatet viser en meget høy ($r^2=0.92$) korrelasjon mellom indeksverdien og de instrumentmålte temperaturene. Dette viser at planter kan supplere og tildels erstatte termometer i denne delen av Arktis. Tar vi med tidligere arbeid til Elvebakk viser det at metoden, med små justeringer, kan brukes over arktisk Europa og arktisk Canada.

Områdebeskrivelse

Omtrent midt på Øst-Grønland (ca. 70°N) ligger verdens største fjord, Scoresby Sund/Kangertiitivaq (figur 1). På nordsiden av fjorden lengst ut mot havet er det en unik dokumentert temperaturgradient. Hele tre klimastasjoner viser en gradient med julimiddel på henholdsvis 2.6°C, 5.0°C og 5.9°C. For å dekke klimastasjonene ble undersøkelsesområdet delt i to. Ved flyplassen Constable Pynt ble 26 km² kartlagt, og i området rundt tettstedet Ittoqqortoormiit/Scoresbysund 4 mil lengre sydøst ble 64 km² kartlagt. Gunstig for utprøvingen av metoden er det at topografien i områdene er svært variert. En rekke fjell, platåer og skråninger i varierende grad, strekker seg fra havnivå opp til høyeste platå, Kronen, 1180 m.o.h.



Figur 1. Kart over Ittoqqortoormiit / Scoresbysund og Constable Pynt.

Materiale og metoder

Grupperingen av artene etter temperaturkrav

De fleste artene i Arktis har en totalutbredelse som faller sammen med temperaturgradienten. Alle de 176 karplantartene i området ble inndelt i fem grupper basert på deres sirkumpolare utbredelse sammenlignet med isolinjer for midlere julitemperatur. For arter med uklar overensstemmelse med totalutbredelse kontra juli-isolinjer ble det lagt vekt på utbredelsen på Grønland og isolinjene der.

Utbredelsen til artene er hovedsaklig basert på "Atlas of North European Vascular Plants" (1986) Hulten & Fries, og "Grønlands Flora" (1978) Böcher et al. Temperaturdata for midlere juli temperatur for det sirkumpolare området er hovedsaklig basert på Orving (1970).

Kvantitativ registrering av floraen

I alt 90 km² ble studert. Studieneheten er 1 km² etter UTM-systemet.

En indeksverdi for termofili (I_t) ble for hver 1 km² regnet ut fra formelen

$$I_t = \sum^n T_r(f+d)$$

T_r er en arts verdi for termofili. T_r er beregnet ut i fra artens utbredelsesmønster korrelert med temperaturisoliner for det sirkumpolare området. T_r -verdien er 2.0 for sterk, 1.5 for tydelig, 1.0 for moderat og 0.5 for svakt termofil. Frekvensen (f) ble beregnet i felt etter følgende kriterier:

"spredt eller vanlig" (2.0), "sjelden" (1.5) og "enkeltlokalitet" (1.0).

"Enkeltlokalitet" er definert som mengde på et eller flere individer innen et enkeltområde på 10x10m eller mindre. "Spredt eller vanlig" er tilstedeverelse innen 5 eller flere separate 10x10m områder spredt over et område på minst 200m. "Sjelden" dekker forekomsten mellom disse to definisjonene. For arter som var tilstede i store mengder ble to dominansverdier (d) bestemt i tillegg til f -verdiene: 20-50% dekke (1.5), eller 50% dekke (2.0) i minst 5 10x10m områder over en avstand på minst 200m. $T_r(f+d)$ verdien av det totale antallet (n) av termofile arter innen hver 1 km² ble summert for å finne I_t -verdien.

Habitatutbredelsen ble også registrert for å kunne modifisere for avvikende habitatdiversitet. To pH-prøver for hver 1 km² ble tatt for å vurdere habitatdiversiteten. Disse dataene er ikke ferdigbehandlet ennå.

Temperatursum

I 11 av 1 km²-rutene ble temperatursummen målt for vekstsesongen (fig.2). Temperaturen ble målt med 9 instrumenter av typen Temperature Integrator Delta-T, type TIB og to av typen Hamster. Selve temperatursensoren ble plassert 5 cm over bakken, og avskjermet for å unngå sollys. For å finne det punkt med best representativ gjennomsnittlig overflatetemperatur for ruta, ble følgende kriterier fulgt for utplassering av sensoren: Et areal som representerer den generelle eksponisjon og fortrinnsvis sentralt i UTM-ruta ble valgt. Der ble temperaturen målt med en IR-basert termometer, AGA Thermopoint 80, på 25 punkter. Punkter med mesisk, homogent og lavt mosedekke ble valgt. Avstanden mellom punktene var ca. 20m, men fleksibel for å finne mosedekke og for å unngå eksponerte rabber, sene snøleier, stein og steder med vann i overflaten. Dessuten foregikk målingene når det var sol og i løpet av 30 min.

Temperatursensorene ble plassert 5 cm over bakken fordi det er i det sjiktet plantene er konsentrert i Arktis, og man unngår de store mikrogradienter nærmere overflaten.

Den enkeltparameteren som er mest interessant er temperatursummen gjennom vekstsesongen. Denne parameteren fanger opp den store variasjonen i tidsperiode for snøbar mark. Innlandet har kortere vekstsesong, men høyere sommertemperatur. Til estimering av vekstsesongen brukes satellittbilder fra NOAA-AVHRR for å finne ut når det ble snøbart og når snøen kom på høsten (Hansen & Mosbech 1992), og temperaturdata fra de tre klimastasjonene. Innhenting og bearbeiding av disse data er ennå ikke fullført. De fleste temperaturintegratorene var i funksjon fra 5-8 uker, men et par var det problemer med og de fungerte bare i omkring to uker. Kriterier for ekstrapolering er ennå ikke helt fullført.

Resultat

Gruppering av termofile arter

Tabell 1 viser indelingen av de termofile artene. Artene med temperaturkrav over 6°C i julimiddel er den største gruppen. Av de totalt 176 artene i området har 49 av artene temperaturkrav mindre enn 3°C i julimiddel, disse er ikke tatt med i tabellen.

Temperatursum

Figur 3 viser at temperaturintegratorene dokumenterer klare gradienter. Men selv med 11 stasjoner er det på langt nær nok til å gi et kart over lokalklimaet i studieområdet. Høyest temperatursum (860°C-dager) finner vi like nordøst om flyplassen Constable Pynt i en frodig

sydskråning. Denne temperatursummen kan tentativt estimeres til ca. 8-9°C i julimiddeltemperatur. Lavest temperatursum (255°C-dager) finner vi ved Uunarteq, faktisk er det litt høyere temperatursumm (310°C-dager) på fjellplatået Kronen nesten 1100 m.o.h og bare 2 mil unna.

Termofili-indeksen

Figur 4 viser hvordan I_T -verdiene varierer fra 6 til 220 i studieområdet. Lavest I_T -verdier finner vi ute på neset ved Uunarteq og I_T -verdien øker gradvis innover mot tettstedet Ittoqqortoormiit som ligger svært gunstig til, og er det varmeste stedet så langt ut mot Grønlandshavet. Lengre innover ser vi hvor I_T -verdien varierer med topografien og høyest verdi (114) finnes i sydskråningen opp mot fjellet Kronen, hvor I_T -verdien avtar gradvis opp mot toppen. Indeksverdien er omtrent den samme på 1100 m.o.h. som ute ved Uunarteq.

I Constable Pynt-området er det relativt lav I_T -verdi på sletta nær havet, verdien øker raskt mot en dal, og høyest I_T -verdi (220) finner vi i sydskråningen til dalen. Ellers fanger indeksverdiene opp den temperaturmosaikken topografien forårsaker, noe temperaturintegratorene ikke klarte.

Lokale utbredelseskart

Ut i fra den kvantitative registreringen av floraen er det utarbeidet utbredelseskart for hver enkelt av de 176 artene i studieområdet. Figur 6, 7 og 8 er eksempler på slike kart fra tilsammen 12 utvalgte arter. Kartene viser at artene som er definert som sterkt termofile ut i fra totalutbredelsen også i undersøkelsesområdet bare finnes i områder med høye temperaturer.

Tabell1. Gruppering av termofile arter.

Sterkt termofil

Juli-T: >6°

Antennaria canescens
 A. porsildii
 Agrostis mertensii
 Arabis alpina
 Arctostaphylos alpina
 Armeria scabra
 Betula nana
 Botrychium lunaria
 Calamagrostis stricta
 C. bicolor
 C. boecheriana
 C. capillaris
 C. macloviana
 C. microglochin
 C. rariflora
 C. scirpoidea
 Cerastium cerastoides
 Draba crassifolia
 D. sibirica
 Epilobium anagallidifolium
 Eriophorum callitrix
 Euphrasia frigida
 Gentiana nivalis
 Gentianella tenella
 Hieracium alpinum
 Juncus arcticus
 J. castaneus
 J. trifidus
 Kobresia simpliciuscula
 Luzula multiflora
 ssp. frigida
 L. spicata
 Lychnis alpina
 Omalotheca supina
 Pedicularis flammea
 P. lapponica
 Phyllodoce coerulea
 Potentilla crantzii
 Primula stricta
 Pyrola grandiflora
 Ranunculus affinis
 R. confervoides
 Rhodiola rosea
 Rhododendron lapponicum
 Sagina saginoides
 Salix arctica (busk)
 Sibbaldia procumbens
 Thalictrum alpinum
 Tofieldia coccinea
 T. pusilla
 Veronica alpina
 V. fruticans
 Woodsia alpina
 W. ilvense

Tydelig termofil

Juli-T: 6° <> 5°

Arenaria humifusa
 Calamagrostis stricta
 Campanula gieseckiana
 Carex atrofusca
 C. bigelowii
 C. glacialis
 C. lachenalii
 C. maritima
 C. parallela
 C. saxatilis
 C. supina
 Cardamine pratensis
 Cassiope hypnoides
 Cystopteris fragilis
 ssp. dickieana
 Empetrum hermaphroditum
 Erigeron humilis
 Hippuris vulgaris
 Juncus triglumis
 Kobresia myosuroides
 Minuartia biflora
 Poa hartzii
 Potentilla nivea
 Taraxacum croceum
 T. brachyceras
 T. phymatocarpum
 Vaccinium uliginosum
 Woodsia glabella

Moderat termofil

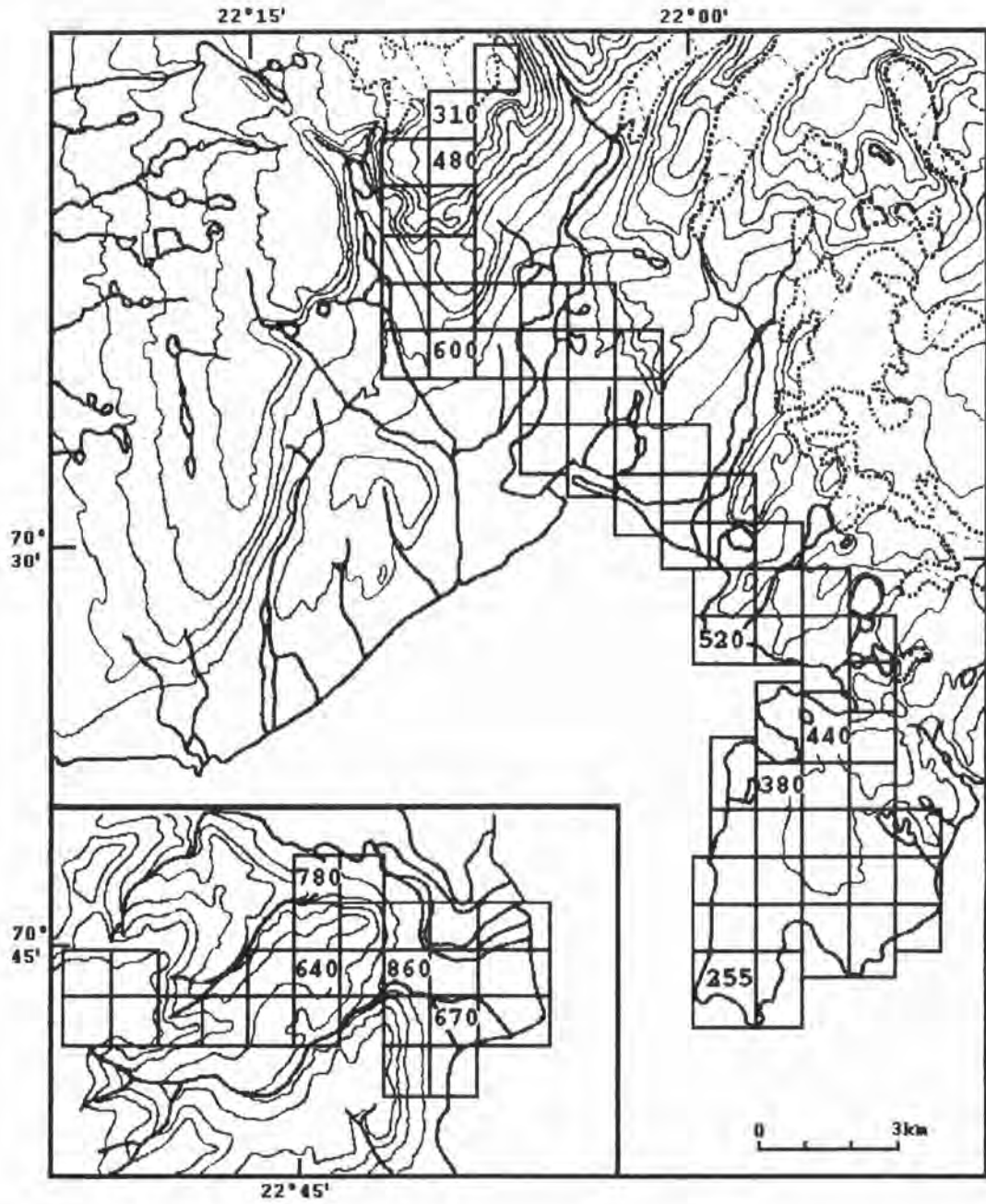
Juli-T: 5° <> 4°

Arctagrostis latifolia
 Arnica angustifolia
 Campanula uniflora
 Carex glareosa
 C. macloviana
 Cassiope tetragona
 Draba glabella
 Eriophorum triste
 Epilobium latifolium
 Festuca baffinensis
 Hierochloë alpina
 Hyperzia selago
 Koenigia islandica
 Minuartia stricta
 Potentilla hookeriana
 P. rubicaulis
 Ranunculus glacialis
 Salix herbacea
 Saxifraga aizoides
 Silene acaulis
 S. furcata
 Stellaria humifusa
 Taraxacum arcticum

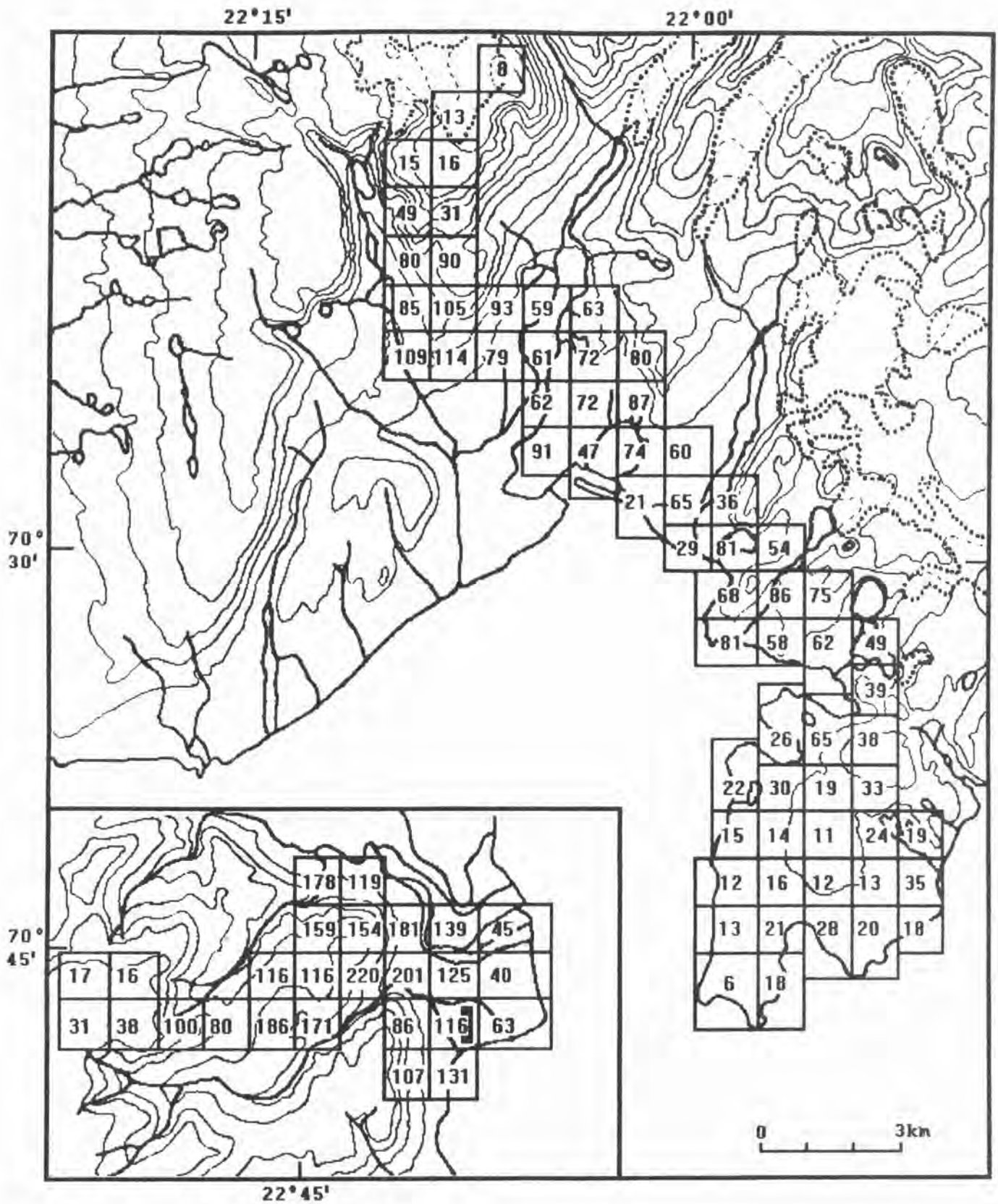
Svakt termofil

Juli-T: 4° <> 3°

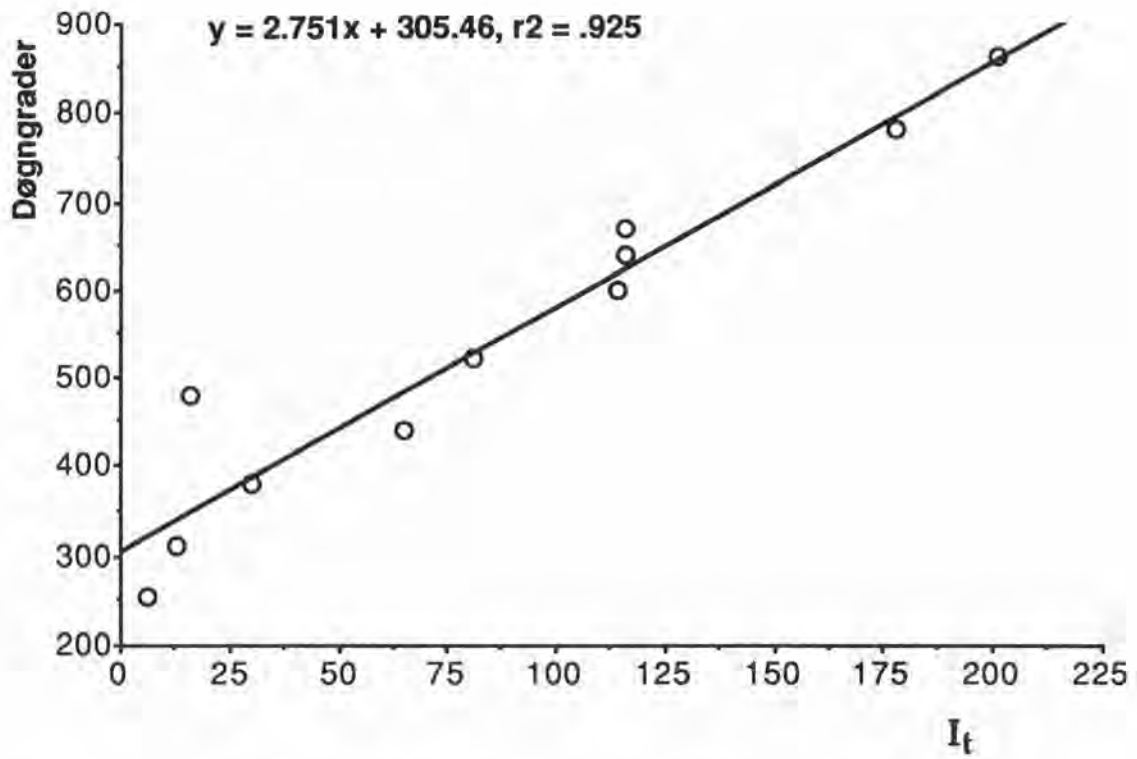
Arenaria pseudofrigida
 Calamagrostis purpurascens
 Cardamine bellidifolia
 Carex aquatilis
 ssp. stans
 C. misandra
 C. nardina
 C. rupestris
 C. subspathacea
 C. ursina
 Draba alpina
 D. arctica
 D. fladnizensis
 Dryas octopetala
 Elymus hyperarcticus
 Equisetum arvense
 E. variegatum
 Erigeron compositus
 Eriophorum scheuchzeri
 Eutrema edwardsii
 Festuca rubra
 ssp. arctica
 Lesquerella arctica
 Minuartia rubella
 Poa alpina
 P. glauca
 Ranunculus pygmaeus
 Saxifraga hieracifolia
 Silene triflora
 S. uralensis
 Trisetum spicatum



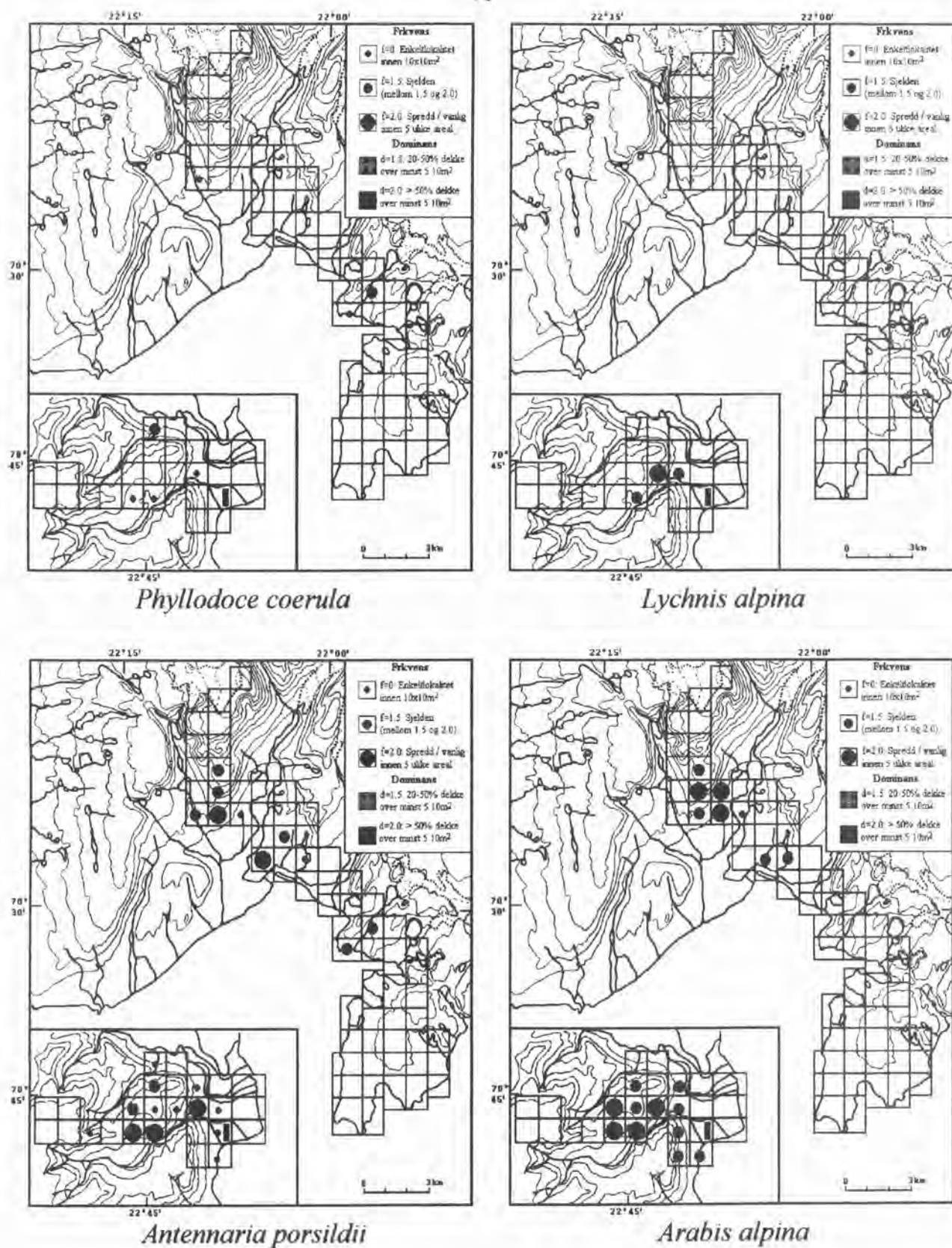
Figur 3. Temperatursummer (døgngrader) for 11 stasjoner i samme område som fig. 2.



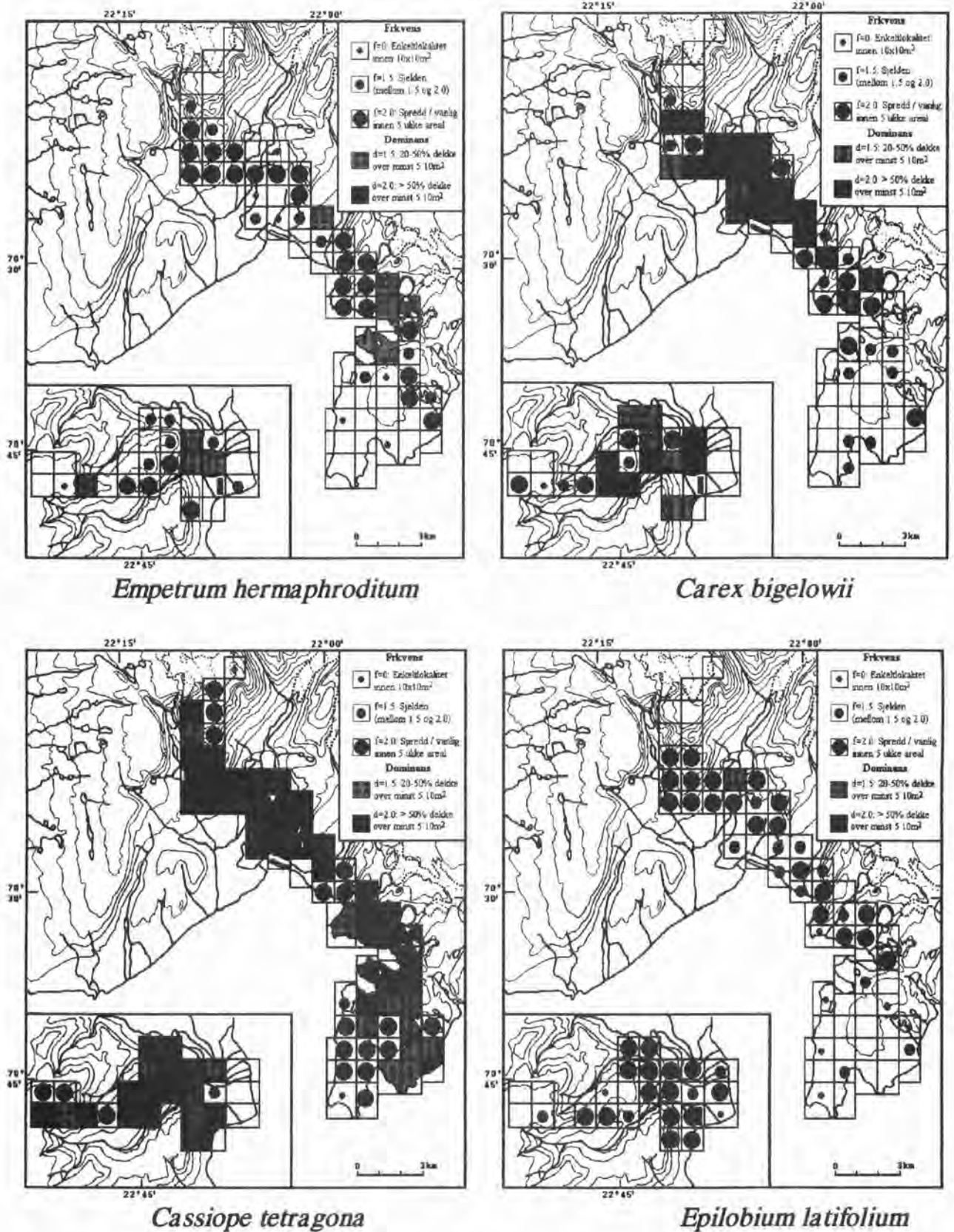
Figur 4. Termofili-indeksverdier i samme område som på fig. 2.



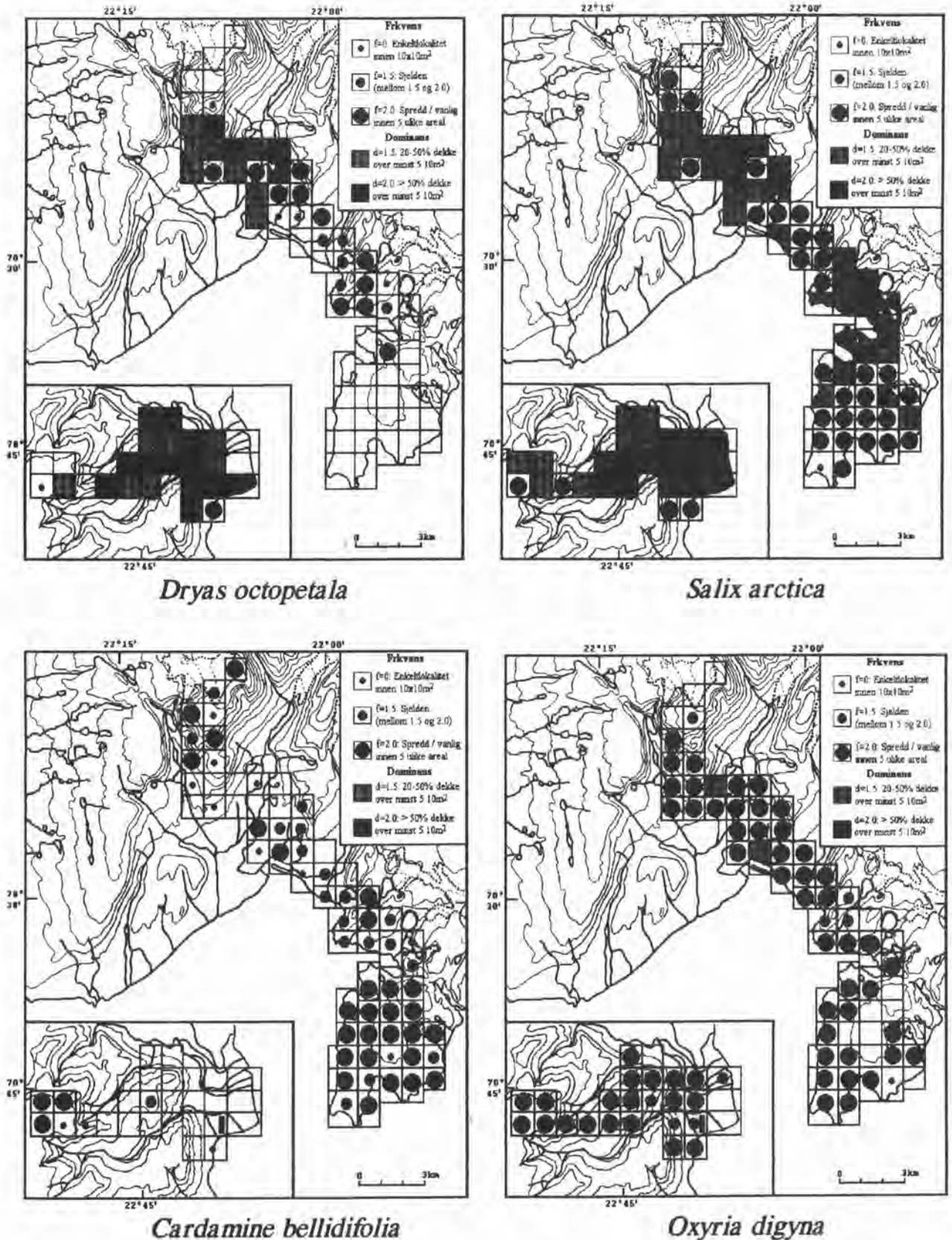
Figur 5. Korrelasjon mellom indeksverdi og temperatursum.



Figur 6. Den lokale utbredelsen til fire av de sterkt termofile artene.



Figur 7. Den lokale utbredelsen til de tydelig termofile artene *Empetrum hermaphroditum* og *Carex bigelowii*, og de moderat termofile *Cassiope tetragona* og *Epilobium latifolium*.



Figur 8. Den lokale utbredelsen til de svakt termofile artene *Dryas octopetala* og *Salix arctica*, og de ikke termofile *Cardamine bellidifolia* og *Oxyria digyna*.

Diskusjon

På neset mellom Fox Havn og Uunarteq ligger indeksverdien stort sett under 20, de få unntakene er i ruter med sydvendte skråninger. Her ute finnes ingen av de sterkt termofile artene, men noen enkeltlokaliteter av tydelig termofile arter som *Empetrum hermaphroditum* og *Carex bigelowii* finnes (se fig.7). Den svakt termofile *Dryas octopetala* mangler her ute på grunn av det sure jordsmonnet. Den ellers så vanlige *Cassiope tetragona* som er moderat termofil er det bare en enkeltlokalitet av i Uunarteq, og dekkende over store områder blir den først ved Fox Havn. Ved Uunarteq er det noen termofile arter ved de varme kildene, disse er ikke tatt med i beregningen av I_T -verdien. Den høye verdien (65) i ruta mellom Fox Havn og Amdrup Havn skyldes nok en bratt syd- og vest- skråning fra havnivå til omkring 250 m.o.h. Videre innover er det Ittoqqortoormiit som har høyest verdi (81) så langt ut mot Grønlandshavet, så det er kanskje ikke tilfeldig at samfunnet er etablert nettopp her. I denne ruta finnes enkelte forekomster av sterkt termofile arter som *Phyllodoce coerulea* og *Antennaria porsildii*. I området rundt Ittoqqortoormiit er de tydelig termofile artene *Carex bigelowii* og *Empetrum hermaphroditum* blitt langt mer vanlig og tildels dekkende. Lengre innover på sletta mot fjellet Kronen synker I_T -verdien litt igjen på de flate og forblåste slettene, for så å øke til 114 i sydskråningen ved foten av fjellet Kronen. Flere sterkt termofile arter som *Arabis alpina* er her ganske vanlige. I ruta som dekker området fra 500-800 m.o.h. opp mot Kronen er I_T -verdien på hele 49. Den høye frekvensen av termofile arter så høyt til fjells forklares med at skråningene her er bratte og sørvendte. *Cassiope tetragona* er dekkende opp mot 800-900 m.o.h., og en enkeltlokalitet ble funnet på 1170 m.o.h.

I Constable Pynt-området er det relativt lav I_T -verdi (40-63) på den forblåste sletta nedenfor flyplassen. Bare et par kilometer vestover til inngangen til den rike og bratte Primuladalen øker verdien dramatisk til over 200. I Primuladalen er et titalls sterkt termofile arter vanlig bl.a. *Lychnis alpina*, *Gentianella tenella* og *Veronica alpina*. Lengre vestover har vi høy verdi (100) ved en sydskråning opp mot et 700m-platå. Verdien synker drastisk (16-38) så snart terrenget flater ut, I_T -verdien på dette platået er lavere enn sydskråning i tilsvarende høyde opp mot fjellet Kronen. Det viser at topografien er viktigere som klimadeterminator enn høyden over havet.

Under feltarbeidet ble også habitatdiversiteten registrert og det ble tatt pH-prøver. Det er planer om å inkludere habitatdiversiteten i formelen for beregning av indeksverdien. Dette vil gjøre forskjellen i I_T -verdi mellom Primuladalen, som har høy habitatdiversitet, og sletta nedenfor, som har lav habitatdiversitet, noe mindre.

Temperatursumdataene viser tydelige gradienter som lett kan forklares ved hjelp av terreng-eksposisjon, hellning, høydenivå og viddeeffekt (forblåst) i tillegg til avstanden fra havet. Ingen anomalier oppsto, noe som indikerer at målemetoden virket hensiktsmessig. Dataene stemmer også godt med meteorologistasjonsdataene.

Konklusjon

Området har et svært variert klima målt i form av temperatursummer ved 11 stasjoner. Det er en veldig god korrelasjon mellom indeksverdiene basert på plantegeografi og lokal forekomst, og de foreliggende temperaturdataene. Fordelen med metoden er den gode romlige oppløsningen som på ingen praktisk måte kan oppnås av bakke-baserte instrument. Fjernmålingsbaserte metoder er ikke tilstrekkelig utprøvd og er forbundet med mange problemer. Plantene integrerer dessuten klimaet over lang tid. De registrerer også klimaet nært bakken, der også temperatursensorene er plasserte. Dette gir temperaturdata som er mer influert av viktige kyst-/innlandsgradienter i innstråling og vindfrekvens/-styrke enn standard temperatursummer. En har også redusert problemet med subjektive valg av indikatorarter ved at alle karplanter er brukt i denne undersøkelsen. Når metoden, med slik positiv konklusjon, kan anses utprøvd og gjøres operativ vil en ved hjelp av en dags floristiske registreringer, på et hvilket som helst sted i denne delen av Grønland, kunne avlede steds lokalklima.

Videre planer

Foruten å ta med å ta med korrelasjon for habitatdiversiteten i I_T -formelen er det også planer om å utvide grupperingen av artene etter temperaturkrav, ved å lage en gruppe for de arter som krever mellom 6 og 7°C i julimiddel og en gruppe for de som krever mellom 7 og 8°C i julimiddel, og dermed en justering av I_T -formelen.

Sommeren 1993 er det planer om å dra tilbake for å få flere klimadata og for å undersøke et område, Depotelv, omkring 60 km vest om Constable Pynt. Ved Depotelv er det en klimastasjon som viser nesten 10°C i julimiddel. Avstanden mellom Uunarteq, med 2.6°C i julimiddel, og Depotelv er bare litt over 100 km. Forskjellen i klima mellom disse to områdene er omtrent som forskjellen mellom Nord- og Sør-Grønland. De tre områdene vil utgjøre et "Grønland i miniatyr" klimatisk sett!

Takk

Takk til veileder Arve Elvebakk for gjennom sin interesse og positive holdning puffer meg raskt videre. På Grønland vil jeg takke skolebestyrer Knud Eliassen for lån av lærerværelset vederlagsfritt i en og en halv måned. Jeg vil videre takke fangstmann Anders Alpeq for mange gode råd, og ikke minst vil jeg takke fangstmann Sejr Arqe for fritt bruk av hans hus i Uunarteq og for at han gav meg et lite innblikk i hans visdom om naturen. Og takk til alle andre kjente i Ittoqqortoormiit for at de gjorde oppholdet mitt der trivelig. Også en takk til Bent Fredskild for nyttige kommentarer og litt hjelp med artsbestemmelser.

Referanser

- Böcher, T.W., B. Fredskild, K. Holmen, & K. Jakobsen. 1978. Grønlands Flora København, P. Haase & Søns forlag. 318 p.
- Edlund, S. A., & B. T. Alt. 1989. Regional congruence of vegetation and summer climate patterns in the Queen Elizabeth Islands, Northwest Territories, Canada. Arctic. 42: 3-23.
- Edlund, S. A. 1987. Plants: living weather stations. Geos 16: 9-13.
- Elvebakk, A. 1989. Biogeographical zones of Svalbard and adjacent areas based on botanical criteria. - Dr. scient. thesis, Univ. Tromsø. 129p.
- Elvebakk, A. 1990b. Local recent climate patterns on Devon Island, arctic Canada mapped by use of plant indicators. - International Conf. Climate of the Northern Latitudes: Past, Present and Future, Univ. of Tromsø, April 2 - 4, 1990. Abstract.
- Elvebakk, A. 1992. A botany based climatological map of the Truelove area, Devon Island, Canada. - Poster, 22. Int. Arctic Workshop, Boulder, Colorado, March 1992
- Elvebakk, A. & L. C. Bliss. in prep. Bioclimatology of the Truelove area, Devon Island, arctic Canada.
- Hansen, B. U. & A. Mosbech. 1992. Application of NOAA-AVHRR data to monitoring snow cover relation to annual variation of muskoxen and geese habitats on Jameson Land in East Greenland. - Abstract, Second Circump. Symp. Remote Sensing of Arctic Environm., Tromsø, May 1992, p. 24.
- Hulten, E., & M. Fries 1986. Atlas of north european vascular plants. Vol. 1-3. Königstein: Koeltz Scientific Books. 1172p.
- Miljøverndepartementet 1991. Drivhuseffekten virkninger og tiltak. Rapport fra Den Interdepartementale Klimagruppen. 209p.
- Orving, S., (ed.) 1970. Climates of the Polar Regions. World Survey of Climatology. Vol. 14. Amsterdam: Elsevier. 370 p.
- Rannie, W.F. 1986. Summer Air Temperature and Number of Vascular Species in Arctic Canada. Arctic. 39: 133-137.

Small-scale distribution patterns in a subarctic dwarf shrub community

P.S. Karlsson

Abstract

Karlsson P.S. Small-scale distribution patterns in a subarctic dwarf shrub community. *Univ. Trondheim Vitensk.mus. Rapp.Bot.Ser.* 1992 1

The covers of four species of dwarf shrubs (*Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *V. vitis-idaea* and *Empetrum hermaphroditum*) were followed for 5 years in 5x5-cm units in forty 0.5x0.5-m permanent plots. All four species were widespread over the investigated area; over 50% of all 5x5 cm plots contained three or all four of the species. Only 5-12% of the variation in the cover of any one of the species could be related to the variation in cover of the other three coexisting species or to time. *V. uliginosum* had the narrowest habitat and the lowest degree of habitat overlap with the other species. At the other extreme, *Empetrum* had the widest distribution within the study area and showed the largest degree of habitat overlap with the other species. Although significant negative relationships were found between all species, competition seemed to play a minor role in this community. No consistent differences were found among the "phalanx" and "guerilla" growth habits or between evergreen and deciduous species.

P.S. Karlsson, Abisko Scientific Research Station, S-980 24 Abisko, Sweden

Introduction

"The central goal of ecology is to understand the causes of patterns we observe in the natural world" (Tilman 1988). Two main kinds of patterns are habitat differentiation among species and coexistence of several species within a small area (cf. e.g. Werner 1979, Aarssen 1983). To make a comprehensive analysis of all factors causing patterns in a plant community is an extremely complicated task. Such a goal can only be achieved if the number of possible interspecific interactions is small i.e., in vegetation types with a low number of species. Here I will describe some small-scale patterns in a community dominated by four dwarf-shrub species in a subarctic part of northern Sweden and make a first attempt to identify causes behind these patterns by comparing their performance (cover).

Differences in habitat utilisation between coexisting species can have at least two different causes: First, habitat differentiation can result from the species having different fundamental niches; i.e. the compared species would tend to occurring at different micro-sites if their distribution pattern are not modified by competitive interactions. Second, if their fundamental niches are similar, competitive interactions could lead to habitat differentiation, i.e., to their having different realised niches (Fig. 1; Aarssen 1983). Although the exact causes of patterns in a community cannot be determined using this approach, the relative extents to which competitive interactions and differences in fundamental niches explain the existing patterns can be roughly estimated.

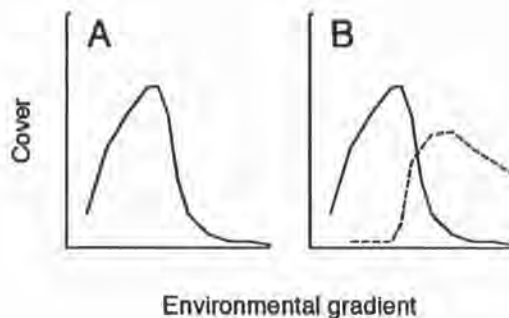


Fig. 1. An example of a fundamental niche (A) and a realised niche (B) resulting in similar distribution patterns along an environmental gradient.

Two of the four species are deciduous (*V. myrtillus* and *V. uliginosum*) and two are evergreen (*V. vitis-idaea* and *Empetrum*), similarly are two (*V. myrtillus* and *V. vitis-idaea*) a "guerrilla-type" of growth habit and the other two a "phalanx-type" (cf. Lovett Doust 1981). Previous studies on these four species have shown that they differ from each other also with respect to light interception and utilisation. The foliage of *V. uliginosum* is mainly found above that of the other three species (Karlsson 1987a). Furthermore, its shoot design could be expected to result in more efficient light interception compared with the other species (Karlsson 1985a, 1987a). Thus, *V. uliginosum* could be expected to be the most successful species in terms of competition for light. However, when their photosynthetic production was related to the light environment at this site, it was found that *V. vitis-idaea* operated close to its maximum performance, whereas photosynthetic production in *V. myrtillus* was considerably lower than its potential rate (Karlsson 1987a). *V. myrtillus* could therefore be expected to be the species most sensitive to shading and *V. vitis-idaea* the least sensitive. The two evergreens partly avoid competition for light by utilising the marginal parts of the season (Karlsson 1985a, b, c, 1987a). These differences could result in decreased competitive interactions among these species. Along a nitrogen availability gradient these species fall out into three groups: *V. uliginosum* is most successful on microsites rich in nitrogen, *Empetrum* reaches its highest biomass on the least nitrogen-rich habitats and the other two species seem to perform best at intermediate nitrogen levels (Karlsson 1987b). Some differentiation in biomass distribution below ground has also been found (Karlsson 1987b), which could have implications for both nutrient acquisition and carbon economy (Karlsson 1986).

Methods

Sampling procedure

The study was carried out in a dwarf-shrub heath resembling the *Empetrum*-type described by Sonesson and Lundberg (1974) at Abisko Scientific Research Station in northern Sweden (68° 21' N, 18° 49' E). Forty permanent plots (0.5x0.5 m) were analysed with respect to the cover of two species of deciduous dwarf shrubs (*Vaccinium myrtillus* L. and *V. uliginosum* L.) and two evergreen species (*V. vitis-idaea* L. and *Empetrum hermaphroditum* Hagerup) each year from 1984 to 1988. For each 0.5x0.5-m plot the cover was determined in 100 5x5-cm units. The cover of each of the four species was rated from 0 to 5 as follows: 0 absent; 1 cover of 4% (1 cm²) or less; 2 >4% to 25%; 3 >25% to 50%; 4 >50% to 75%; 5 >75% cover. For the analysis of variance the cover of the "dependent" species were reduced to three classes: 1 <4%; 2 >4 to 50% and 3 more than 50% cover.

Data analysis

Analysis of variance was used to estimate the proportion of the total variation in the cover of one species that could be related to the variation in cover of the coexisting species or by time. The variation in log-(percent cover+1) of the "independent" species was thus related to the cover class (1-3, cf. above) of the three other species and to year (1984-1988) in a four-way ANOVA design (SPSS/PC+, SPSS Inc., Chicago).

The niche breadth of Levins (1968) was used to estimate habitat breadth:

$$B = 1/n \sum_i p_{xi}^2 \quad (1)$$

where n is the number of plots, p_{xi} the cover of species x in plot i divided by the cumulative sum of cover of species x at all plots. The habitat breadth, B , assumes a value of $1/n$ if the species is found in only one of the habitats and is 1 if it is equally abundant in all habitats. The habitat overlap or interspecific patchiness index (Lloyd 1967) was calculated as

$$L = n \sum_i (p_{xi} p_{yi}); \quad (2)$$

L assumes a value of zero when no habitat, (i.e. 5x5 cm plot), is shared by the two species, a value of 1.0 when both species utilise each habitat equally and a value larger than 1.0 when each species utilises certain resources (plots) more intensively than others.

An index of "sensitivity to coexistence" was obtained by calculating the slope of the line relating the cover of an independent species to the cover of any of its coexisting, dependent species. Thus, the cover of one species in relation to another was obtained from a multiple classification analysis following the ANOVA analysis (cf. above). The slopes were calculated for the x-interval 25 to 75%.

Table 1. Relative proportions (%) of the various cover classes in all 5x5-cm units for four dwarf shrubs in a subarctic heath. Based on four thousand 5x5 cm units studied over 5 years. Cover class 0 species absent; 1 present with a cover of 4% or less; 2 >4 to 25%; 3 >25-50%; 4 >50-75%; 5 >75-100%

Species	Cover class				
	0	1 & 2	3	4	5
<i>V. myrtillus</i>	43.0	50.9	5.3	0.8	0.1
<i>V. uliginosum</i>	61.1	23.4	10.2	4.1	1.1
<i>V. vitis-idaea</i>	40.6	46.2	9.3	3.1	0.8
<i>Empetrum</i>	3.5	44.4	31.9	15.4	4.8

Table 2. The to which coexisting species explain the variation in cover of one of the four dwarf-shrub species in a four-way analysis of variance. The three coexisting species and year (1984-1988) were used as factors in the ANOVA. "Most important species" (MIS) is the dependent species explaining the largest proportion of the variation (SS = sum of squares).

Independent species	Explained SS (% of total SS)	Most important species	Relative contribution of MIS (% of explained SS)
<i>V. myrtillus</i>	4.9	<i>Empetrum</i>	39
<i>V. uliginosum</i>	7.2	<i>V. vitis-idaea</i>	47
<i>V. vitis-idaea</i>	7.3	<i>V. uliginosum</i>	39
<i>Empetrum</i>	12.4	<i>V. vitis-idaea</i>	28

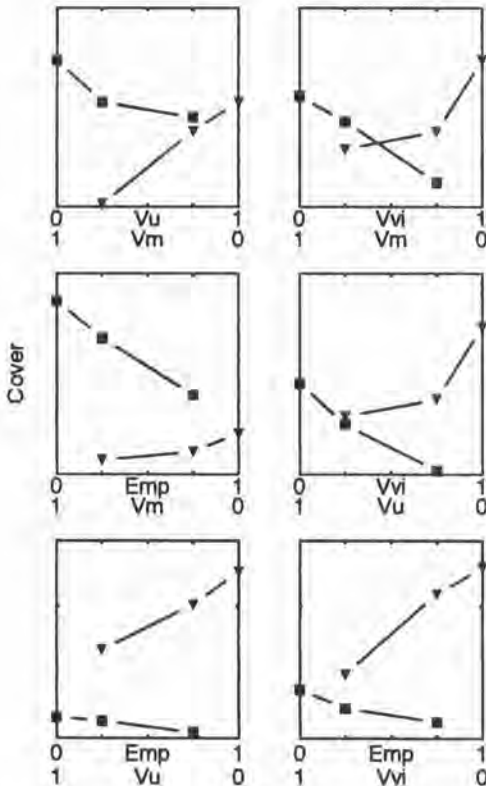


Fig. 2. Pair wise comparisons of the cover of four dwarf-shrub species as related to each other. In the uppermost graph on the left the cover of *V. myrtillus* (squares) is plotted against the cover of *V. uliginosum*, and the cover of *V. uliginosum* (triangles) is plotted as a function of the cover of *V. myrtillus*. Note the reverse scale for the cover of two species on the x-axis.

Results

In most cases all four of these dwarf shrub species occurred within a few centimetres of each other; i.e., 50% of all 5x5-cm units contained three or all four species. *Empetrum* was present in more than 96% of the units while *V. vitis-idaea* and *V. myrtillus* were present in ca 60% (Table 1). *Vaccinium uliginosum* occurred in the lowest number of units (39%). By the analysis of variance only 5-12% of the variation in the cover of the studied species could be explained by the variation in cover of the other species or by time (Table 2). No single species could explain more than ca 3% of the variation in the cover of any other species. However, there were significant relationships between the species, as indicated by the fact that for each species analysed, the other three co-existing species made a significant contribution to explaining the cover ($P < 0.001$, Fig. 2).

Vaccinium uliginosum had the narrowest habitat breadth while *Empetrum* had the widest (Table 3). All four species overlapped with each other, with the degree of overlap being smallest for *V. uliginosum* and *V. vitis-idaea* and largest for *V. myrtillus* and *Empetrum* (Table 4). In terms of habitat breadth *V. uliginosum* diverged most from the other species, while *Empetrum* was most similar.

By plotting the cover of one species as a function of the cover of another (Fig. 2) a measure of "sensitivity to coexistence" can be obtained (Table 5). It was found that for each of the species analysed, its cover is negatively related to the cover of each of the other coexisting species. The cover of *V. uliginosum* changes most dramatically following a change in the cover of *V. myrtillus*, while the cover of *V. myrtillus* only decreases marginally as the cover of *V. uliginosum* increases. In most cases a change in the cover of *V. vitis-idaea* had the largest effect on the cover of other species, while a change in cover of *V. uliginosum* had the smallest effect.

Table 3. Habitat breadths for four species of dwarf shrubs (obtained using equation 1). Mean values for 1984-1988 are presented.

Species	Habitat breadth
<i>V. myrtillus</i>	0.39
<i>V. uliginosum</i>	0.25
<i>V. vitis-idaea</i>	0.36
<i>Empetrum</i>	0.68

Table 4. Habitat overlap among the four dwarf-shrub species calculated (obtained using equation 2). Mean values for 1984-1988 are presented

	V. u.	V. vi.	Emp.
<i>V. myrtillus</i>	0.82	0.83	0.89
<i>V. uliginosum</i>		0.66	0.80
<i>V. vitis-idaea</i>			0.86

Table 5. "Sensitivity of coexistence" i.e. the slope of the line relating the cover of an independent species to the cover of coexisting species. Slopes calculated for the x-interval 0.25-0.75 from data presented in Figure 1.

Independent species	Dependent species			
	V. m.	V. u.	V. vi.	Emp.
<i>V. myrtillus</i>	-	-0.05	-0.39	-0.16
<i>V. uliginosum</i>	-0.43	-	-0.39	-0.28
<i>V. vitis-idaea</i>	-0.06	-0.09	-	-0.20
<i>Empetrum</i>	-0.22	-0.17	-0.33	-
<i>Mean</i>	-0.24	-0.10	-0.37	-0.21

Discussion

All four dwarf shrub species at the studied site decreased in cover as the cover of any of the other species increased. However, the proportion of variation in one species that could be explained by changes in cover of other species was small; i.e., no species could explain more than 3% of the variation in the cover of another species. Thus there seems to be a large random component in the small scale patterns found in this dwarf-shrub community. Alternatively, some of the variation in cover could be due to the influence of environmental factors unrelated to the coexisting dwarf

shrubs. It is unlikely that other plant species are responsible for any of the patterns observed since these dwarf shrubs constitute ca 99% of the field layer biomass (Karlsson 1987b). By contrast, for sand dune annuals (Mack and Harper 1977) almost 70% of the variation in biomass was ascribed the influence of neighbours within a radius of 2 cm (i.e. an area similar to that used in this study) of the plant in question.

In the analysis presented here, *V. uliginosum* diverged in two respects from the other species, i.e., it had the narrowest habitat and its habitat overlapped least with habitats of the other dwarf shrubs. Although this species was assumed to compete strongly for light, the coexistence sensitivity index indicates that, in fact, it competes weakly compared with the other species. It should be born in mind that with the analysis method used it was not possible to distinguish between habitat differentiation due to fundamental niches being different and differentiation due to direct competitive interactions. Since the studied species are both taxonomically related and morphologically similar, it can be assumed that their fundamental niches are fairly similar as well.

Differences in growth habit among these species were not reflected in their habitat widths in any consistent pattern. Thus the two "phalanx" types reflected the two extreme values in habitat breadth, with *V. uliginosum* having the narrowest habitat and *Empetrum* the widest. Neither could any consistent differences between the evergreen and deciduous species be detected.

The high degree of coexistence found in this dwarf-shrub community may be due to many different factors (cf. e.g. Werner 1979, Tilman 1982). Some morphological and physiological differences that may decrease competitive interactions were presented in the introduction. To more precisely identify the factors responsible for the patterns occurring in this plant community, as well as those allowing these species to grow closely mixed, experimental manipulations must be carried out. The comparative approach used here can provide indications as to the relative importance of certain types of processes or interactions, but an explicit evaluation can only be made using experimental techniques.

Acknowledgements

Over the years many field assistants have helped analysing the permanent plots. Financial support was obtained from the Swedish Natural Sciences Research Council. D. Tilles corrected the English. All are gratefully acknowledged.

References

- Aarssen, L.W. 1983. Ecological combining ability and competitive combining ability in plants: towards a general evolutionary theory of coexistence in systems of competition. - *Am. Nat.* 122: 707-731.
- Karlsson, P.S., 1985a. Photosynthetic characteristics and leaf carbon economy of a deciduous and an evergreen dwarf shrub: *Vaccinium uliginosum* L. and *V. vitis-idaea*. - *Holarct. Ecol.* 8: 9-17.
- Karlsson, P.S., 1985b. Strategies of light utilization in a deciduous and an evergreen dwarf shrub in subarctic Fennoscandia. - pp 92-98 in Kaurin A, Junttila O. and Nielsen J.(eds): *Plant Production in the North*. Proc. from the "Plant adaptation workshop" Tromsø, Norway Sept. 4-9, 1983.
- Karlsson, P.S., 1985c. Patterns of carbon allocation above ground in a deciduous (*Vaccinium uliginosum*) and an evergreen (*Vaccinium vitis-idaea*) dwarf shrub. - *Physiol. Plant.* 63: 1-7.
- Karlsson, P.S., 1986. Biomass proportions of bog shrubs - A comment on implications for carbon economy. - *Oikos* 47: 390-391.
- Karlsson, P.S., 1987a. Niche differentiation with respect to light utilization between coexisting dwarf shrubs in a subarctic woodland. - *Polar Biology* 8: 35-39.
- Karlsson, P.S., 1987b. Micro-site performance of evergreen and deciduous dwarf shrubs in a subarctic heath in relation to nitrogen status. - *Holarct. Ecol.* 10: 114-119.
- Levins, R., 1968. *Evolution in changing environments*. - Princeton Univ. Press, New York, 120 p.
- Lloyd, M., 1967. Mean crowding. - *J. Anim. Ecol.* 36: 1-30.
- Lovett Doust, L., 1981. Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*) L. The dynamics of ramets in contrasting habitats. - *J. Ecol.* 69: 743-755.
- Mack, P.N., and J.L. Harper, 1977. Interference in dune annuals: spatial pattern and neighbourhood effects. - *J. Ecol.* 65: 345-364.

- Sonesson, M., and B. Lundberg, 1974. Late quaternary forest development of the Torneträsk area, North Sweden 1. Structure of modern ecosystems. - *Oikos* 25: 121-133.
- Tilman, D., 1982. Resource competition and community structure. - Princeton Univ. Press, Princeton, New York. 250 p.
- Tilman, D., 1988. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. - Princeton Univ. Press, Princeton, New York. 360 p.
- Werner, P.A., 1979. Competition and coexistence of similar species. - pp. 287-310 in Solbrig O.T., S. Jain, G.B. Johnson and P.H. Raven (eds). Topics in plant population biology. Macmillan Press Ltd. London.

Referat

Wielgolaski, F.E., 1992. Bonitering av lerk på Vestlandet på grunnlag av alders- og høydemålinger på fastruter gjennom en årrekke. Univ. Trondheim Vitensk.mus. Rapp.Bot.Ser. 1992 1

Boniteringen bygger på høydevekst (overhøyde) på 22 flater med europeisk lerk (*Larix decidua*) og 40 flater med japansk lerk (*L. kaempferi*) fra sørligst i Rogaland til nordligst i Sogn og Fjordane. De eldste flatene har trær som i dag er litt over 60 år, men de fleste har en totalalder på 35-40 år. Forsøkene er anlagt fra rundt 1950 og fremover på trær av ulik alder. Til dels er det plantet mange ruter av ulik proveniens innen en flate. For best mulig å eliminere proveniensforskjeller ved boniteringen er det foretatt vegetasjonsanalyser av undervegetasjonen som generelt er rik under de lyskrevende lerketrærne. Ruter med tilnærmet samme undervegetasjon fra samme høydelag er slått sammen ved de videre analysene. Boniteringskurver for 17, 20, 23 og 26 m overhøyde ved referansealder 40 år etter nådd brysthøyde er laget på basis av gjennomsnittshøyder og deres standardavvik (spredning) for 5 års intervall i alder ved hjelp av ikke-lineære regresjonsanalyser. Forskjellene mellom boniteringskurvene for $H_{40} = 20$ og 23 m hvor datamaterialet er størst, er brukt for å konstruere generelle boniteringskurver for de to lerkartene på Vestlandet. Begge artens vokser som ventet raskt i ungdommen, men resultatene tyder på at japansk lerk kommer raskest i gang med høydeveksten som ung, særlig under gode vekstforhold. Derimot kan det se ut til at veksten hos denne arten, særlig ved svake boniteter, også flater raskest av (fra ca 40 års brysthøydealder), men materialet her er tynt.

Frans-Emil Wielgolaski, NISK-Bergen, 5047 Fana.

Abstract

Wielgolaski, F.E., 1992. Site-index classification of larch in western Norway based on long term measurements of age and height. Univ. Trondheim Vitensk.mus. Rapp.Bot.Ser. 1992 1

This site index classification is based on growth of top height trees at 22 sites of European larch (*Larix decidua*) and 40 sites of Japanese larch (*L. kaempferi*) on plantations from the southernmost regions of the county of Rogaland to the northernmost regions of the county of Sogn og Fjordane in western Norway. The oldest trees are to-day a little above 60 years old, but the trees at most sites are not more than 35-40 years old. The studies started from about 1950 on at trees of various age. In some cases there are planted several provenances at one site. In an attempt to eliminate the influence of such provenance variations in the site-index classification, vegetation analysis are carried out on the generally rich subgrowth under the light demanding larch trees. Sub-sites with similar vegetation from approximately the same elevations above sea level were combined in the further analyses. Constructions of site-index curves for top height 17, 20, 23 and 26 m at the index age 40 year after breast height are based on mean heights and their standard deviations in 5 year age intervals by non-linear regression technique. The differences between the site-index curves $H_{40} = 20$ and 23 m (where there are most data) are used to construct general site-index curves for the two species of larch planted in western Norway. Both species, as expected, grow very fast when young, but the results indicate that the Japanese larch has the fastest height growth of the two as young, particularly at good growth conditions. However, it also seems to be a possibility that the height growth of this species under weak growth conditions (14 and 17 m at the index age) is strongly reduced when older (at least from about the age 40 years on), but the material in the study is very limited for these site-index curves.

Frans-Emil Wielgolaski, Norwegian Forest Research Institute-Bergen, N-5047 Fana, Norway

Bonitering av lerk på Vestlandet
på grunnlag av alders- og høydemålinger
på fastruter gjennom en årrekke

F.E. Wielgolaski

Innledning

I tillegg til de genetiske forhold i organismene vil alltid klima og jordbunn være av stor betydning for vekst og utvikling hos planter. Når man derfor har data for planters produksjon over tid på forskjellige felter, vil man også kunne si mye om vekstforholdene på de respektive vokstedene. En vanlig definisjon på skogsbonitering er klassifisering av skogsmark nettopp etter produksjonsevne, normalt basert på bestandets alder og trærnes høyde. Som høydemål er det i dag vanlig å bruke såkalt overhøyde, gjennomsnittshøyden av de 100 groveste trærne per hektar (Tveite 1967, Edwards & Christie 1981). Med groveste trær menes trær med størst diameter, men som regel vil dette også svare til de høyeste trærne. Alder defineres innen norsk skogbruk nå gjerne som antall år etter at trærne har nådd brysthøyde, satt til 1,3 m over bakken (Petterson 1955). Årsaken til dette er at unge planter bruker svært forskjellig tid før vekstforløpet blir normalt (Remröd & Strömberg 1978). Brysthøydealder kan selvfølgelig finnes ved å følge trærne fra de er ganske små, men kan også fastsettes ved antall årringer man kan telle i en borprøve til sentrum i 1,3 m høyde.

I skogen kan man enten ha selvforryngelse av trærne (naturskog) eller planting (kulturskog). I siste tilfelle kan frøet ha forskjellig opprinnelse (proveniens) som kan gi genetisk forskjellig materiale. Ved bonitering skal i prinsippet slike variasjoner ikke finnes, og det regnes heller ikke med at bestandets tetthet (verken utgangstetthet eller tynning) skal ha betydning.

Når vekstkurvene for trær på forskjellig mark skal konstrueres, må det skje i forhold til vekstparametre vurdert ved fastsatt alder; ved høydebonitering i forhold til høyden ved en bestemt alder. I norsk skogbruk brukes nå normalt referansealderen 40 år (H_{40}) (Bauger 1961, Braastad 1967). Fordi alder er definert etter brysthøyde og fordi høyden gjelder overhøydetrærne, er det disse parametre som går inn i de fleste norske bonitetsberegninger. Dessverre brukes ikke samme referansealder i ulike land. I Sverige, som det er naturlig å sammenligne med, brukes dels H_{100} (Petterson 1955 for gran og furu, Martinsson 1990 for lerk), dels H_{50} (f.eks. Wiksten 1962, Remröd & Strömberg 1978, begge for lerk), noe som tidligere var vanlig også hos oss (f.eks. Eide & Langsæter 1941). Fra Finland er det angitt brukt H_{50} for løvskog og H_{100} for barskog (Vuokila 1983).

Det har i ulike perioder gjennom de siste ca. 100 år vært ganske stor interesse for planting av lerk i Norge (Robak 1948), den hardføre sibirsk lerk (*Larix sibirica*) i nord, og i Sør-Norge europeisk lerk (*L. decidua*) fra Sentral-Europa og særlig fjellområder der. Imidlertid blir en del provenienser av denne, spesielt i ytre kyststrøk og kanskje i fuktige forsøkninger, sterkt angrepet av soppen lerkrekraft, muligens særlig som en følge av vårfrost etter milde vintre (Robak 1948). I følge Robak (1982) ble visse provenienser av europeisk lerk også sterkt angrepet av lerkelus. Slike skader har ført til at på Vestlandet er det generelt bedre vekst i japansk lerk (*L. kaempferi*) som blir lite skadet på denne måten, men til gjengjeld i mer innlandsstrøk regnes å være sterkt utsatt for frostskaide (f.eks. Kiellander 1966). Det hevdes at hybrider mellom europeisk og japansk lerk (= hybridlerk (*L. eurolepis*)) kan kombinere de beste egenskaper hos begge og gi størst produksjon, i alle fall som yngre større enn hos gran (Aldentun 1987). Imidlertid finnes det så lite materiale på Vestlandet av hybridlerk (og også av sibirsk lerk) at det har vært nødvendig å konsentrere seg om vekststudier av europeisk og japansk lerk.

Alle lerkarter er pionertreslag som vokser fort i ungdommen og krever mye lys (f.eks. Martinsson 1989). Best utvikling har lerk som er dyrket på skrånende, næringsrik mark med bevegelig grunnvann, sier han. Noe lignende hevdes fra østlig Nord-Amerika (Bailey & Neily 1987). Spesielt ikke europeisk lerk, men heller ikke japansk lerk bør dyrkes på tørr eller dårlig drenert jord, sier de. Selv om lerkestrø, i alle fall hos unge plantninger, gjennomgående ser ut til å kunne være vel så surt som strø av gran (Lundmark 1988), så er undervegetasjonen som vokser opp under lerk oftest mer krevende enn under andre bartrær med lignende lysforhold, f.eks. furu. Man vil derfor normalt finne i litteraturen at lerk har jordforbedrende egenskaper på podsolerte jordtyper

(Kiellander 1965), til tross for lav pH i det forholdsvis tykke strølaget under unge plantninger av de rasktvoksende og årlig nålefellende lerketreslagene. Man kan si at i motsetning til tettplantet gran vil derfor eventuell planting av lerk miljømessig være en stor fordel i flerbrukssammenheng. Følgelig er det av betydelig interesse å undersøke produksjonsevnen for de aktuelle lerkeartene, særlig på Vestlandet, hvor granen må holdes i tett bestand for ikke å få sterk vekst og dermed dårlig kvalitet, med den følge at man får en "nåleørken" uten vegetasjon under dem.

I de nordiske land er det foretatt en del undersøkelser over høydeutvikling og produksjon hos sibirisk lerk (Wiksten 1962, Remröd & Strömberg 1978, Vuokila et al. 1983, Martinsson 1990). Derimot later det til å være gjort mindre i denne delen av verden med produksjonsstudier av europeisk og japansk lerk og hybridene mellom dem. Fra Danmark finnes en større eldre undersøkelse for japansk lerk (Andersen 1950) og i Sverige en mindre, men nyere for hybridlerk (Aldentun 1987). For øvrig er det i Norden tidligere laget volumfunksjoner for europeisk og sibirisk lerk (Carbonnier 1954, Vuokila 1960), av førstnevnte forfatter også for japansk lerk. Nyere produksjonsstudier med tilvekstmodeller bl.a. for europeisk og japansk lerk og hybridene mellom dem finnes i Storbritannia (Edwards & Christie 1981), foruten i Nord-Amerika.

Tabell 1. Lokalisering av lerkforsøksfelter på Vestlandet. Øverst (a) europeisk lerk (*Larix decidua*), nederst (b) japansk lerk (*L. kaempferi*). Når det er mer enn én rute på en flate vil det oftest si at det er lagt ut forsøk med trær av ulik herkomst (proveniens) på flaten.

EUROPEISK LERK

PL. NR.	ROUTE ANT.	HØI-DE M	STED NAVN	KOMMUNE NR. NAVN	FYLKE
84	1	40	SELOY	23 TYSNES	HORDALAND
94	1	160	LILLEGRAVEN	34 GRANVIN	HORDALAND
96	1	80	LOMELAND	01 EIGERSUND	ROGALAND
97	1	80	LOMELAND	01 EIGERSUND	ROGALAND
133	1	260	HAUGLAND	24 KVINNHERAD	HORDALAND
134	1	300	HAUGLAND	24 KVINNHERAD	HORDALAND
146	1	260	AUESTAD	22 GJESDAL	ROGALAND
220	1	160	SVELA	14 BJERKREIM	ROGALAND
221	1	160	SVELA	14 BJERKREIM	ROGALAND
247	3	100	KAUFANGER	20 SOGNDAL	SOGN OG FJ
282	1	120	LESTO	41 SELJE	SOGN OG FJ
285	1	140	DRAGE	41 SELJE	SOGN OG FJ
289	1	200	HJELMELAND	24 KVINNHERAD	HORDALAND
305	1	100	HAUGLAND	24 KVINNHERAD	HORDALAND
306	1	100	HAUGLAND	24 KVINNHERAD	HORDALAND
318	1	100	LOMELAND	01 EIGERSUND	ROGALAND
381	16	220	HJELMELAND	24 KVINNHERAD	HORDALAND
394	20	100	SANDVIK	24 KVINNHERAD	HORDALAND
396	29	240	AMLA	20 SOGNDAL	SOGN OG FJ
431	15	120	ROALDKVAM	34 SULDAL	ROGALAND
477	1	80	SVARTEDIKET	01 BERGEN	HORDALAND

JAPANSK LERK

30	1	60	SOFTELAND	43 OS	HORDALAND
48	1	40	HETLAND	14 BJERKREIM	ROGALAND
51	1	40	OS PG SKOG	43 OS	HORDALAND
56	1	70	HØYLAND	02 SANDNES	ROGALAND
65	1	20	FLORNESET	23 TYSNES	HORDALAND
80	1	120	HETLAND	14 BJERKREIM	ROGALAND
81	1	120	HETLAND	14 BJERKREIM	ROGALAND
82	1	120	HETLAND	14 BJERKREIM	ROGALAND
83	1	100	HETLAND	14 BJERKREIM	ROGALAND
90	1	200	DRANGSDAL	12 LUND	ROGALAND
91	1	200	DRANGSDAL	12 LUND	ROGALAND
101	2	120	NESE	22 GJESDAL	ROGALAND
129	1	60	STEND	01 BERGEN	HORDALAND
132	1	260	HAUGLAND	24 KVINNHERAD	HORDALAND
161	1	160	SVELA	14 BJERKREIM	ROGALAND
162	1	160	SVELA	14 BJERKREIM	ROGALAND
163	1	160	SVELA	14 BJERKREIM	ROGALAND
164	1	160	SVELA	14 BJERKREIM	ROGALAND
165	1	160	SVELA	14 BJERKREIM	ROGALAND
166	2	150	SVELA	14 BJERKREIM	ROGALAND
182	1	220	SVELA	14 BJERKREIM	ROGALAND
223	1	60	HOGGANVIK	54 VINDAFJORD	ROGALAND
294	1	60	STEND	01 BERGEN	HORDALAND
363	1	60	HALSNØY	24 KVINNHERAD	HORDALAND
379	1	80	SVENNEVIK	32 LYNGDAL	VEST AGDER
380	1	10	SVENNEVIK	32 LYNGDAL	VEST AGDER
391	1	80	PRESTASEN	01 BERGEN	HORDALAND
392	2	60	PRESTASEN	01 BERGEN	HORDALAND
396	2	240	AMLA	20 SOGNDAL	SOGN OG FJ
430	2	50	FRESVIK	19 LEIKANGER	SOGN OG FJ
431	1	120	ROALDKVAM	34 SULDAL	ROGALAND
479	1	80	SVARTEDIKET	01 BERGEN	HORDALAND
498	2	100	HAUGLAND	24 KVINNHERAD	HORDALAND
499	2	60	STEND	01 BERGEN	HORDALAND
500	1	60	STEND	01 BERGEN	HORDALAND
509	1	120	DJUPVIK	41 FUSA	HORDALAND
521	1	160	KAUFANGER	20 SOGNDAL	SOGN OG FJ
523	6	80	HETLAND	14 BJERKREIM	ROGALAND
524	1	20	TVEIT	46 TYSVÆR	ROGALAND
533	2	150	HUSNES	24 KVINNHERAD	HORDALAND

Materiale og metoder

Som grunnlag for undersøkelsen ligger det 22 flater av europeisk og 40 flater av japansk lerk, fordelt fra grensen mellom Aust-Agder og Rogaland i sør til grensen mellom Sogn og Fjordane og Møre og Romsdal i nord (tab. 1a og b), til dels med mange små ruter tilplantet med trær av forskjellig proveniens innen hver flate. De eldste flatene har trær som i dag er litt over 60 år, men de fleste er fra etter krigen med en totalalder på 35-40 år. De første forsøkene ble anlagt rundt 1950 på flater med trær av forskjellig alder, og de første observasjonene stammer altså fra denne tiden. Normalt er flatene rundt 1 dekar store, men hver rute kan være ned til ca. 100 m² hvor det er samlet mange proveniensruter på flaten. De første årene etter at målingene startet, ble det tatt observasjoner med få års mellomrom, til dels 1-2 år, (tab. 2), særlig om trærne var unge ved starten. Senere, og for eldre trær, kan det gå opp mot 10 år mellom hver observasjon, eller revisjon som det kalles, jfr. Hogganvik i tab. 2, revisjon i 1974, neste i 1985 og så i 1991, da totalalderen, som vi ser, var blitt 55 år og brysthøydealderen 49 år. På dette tidspunkt var i gjennomsnitt høyden av de 11 overhøydetrærne som inngikk på flaten der med størrelse 0,11 ha = 30,97 m. Slike oversikter som i tab. 2 er startgrunnlaget for alle flatene.

Tabell 2. Utsnitt av originaldata for enkelte forsøksflater. Gjennomsnittshøyde for de groveste trærne (overhøydetrærne) fra ulike observasjoner i tid (revisjoner). FLATE=nummer på flaten, AVD=nummer på ruten, TRESL=kode for treslag (10=europeisk lerk, 11=japansk lerk), PROV=kode for proveniens, STED=navn på forsøkssted, AREAL=størrelse av forsøksflate i hektar, MND=måned for observasjon i revisjonsåret, FØDSEL=årstall for trefødsel, ANLEGG=årstall for forsøksstart, BHALDER=brysthøydealder (1,3 m) i år, TALDER=trærnes totalalder i år, OHI=gjennomsnittlig overhøyde i meter.

F	T	A	R	P	S	A	R	F	A	B	T	O
L	R	R	E	R	T	R	S	D	M	H	A	H
A	E	E	S	O	E	E	J	S	S	A	D	D
T	V	A	S	O	E	A	O	E	E	E	D	H
E	D	L	V	D	L	N	D	L	G	R	R	I
247	2	10	9	KAUPANGER	0.16053	1967	6	1942	1967	19	25	14.74
247	2	10	9	KAUPANGER	0.16053	1970	10	1942	1967	23	29	17.34
247	2	10	9	KAUPANGER	0.16053	1974	8	1942	1967	27	33	19.54
247	2	10	9	KAUPANGER	0.16053	1980	9	1942	1967	33	39	22.97
247	2	10	9	KAUPANGER	0.16053	1985	9	1942	1967	38	44	25.41
247	3	10	9	KAUPANGER	0.08575	1967	6	1942	1967	19	25	15.45
247	3	10	9	KAUPANGER	0.08575	1970	10	1942	1967	23	29	18.09
247	3	10	9	KAUPANGER	0.08575	1974	8	1942	1967	27	33	20.34
247	3	10	9	KAUPANGER	0.08575	1980	9	1942	1967	33	39	23.78
247	3	10	9	KAUPANGER	0.08575	1985	9	1942	1967	38	44	26.29
273	1	11	1	HOGGANVIK	0.11270	1960	4	1936	1960	18	24	18.07
273	1	11	1	HOGGANVIK	0.11270	1961	10	1936	1960	20	26	19.76
273	1	11	1	HOGGANVIK	0.11270	1963	11	1936	1960	22	28	21.01
273	1	11	1	HOGGANVIK	0.11270	1968	11	1936	1960	27	33	23.36
273	1	11	1	HOGGANVIK	0.11270	1974	10	1936	1960	33	39	25.49
273	1	11	1	HOGGANVIK	0.11270	1985	11	1936	1960	44	50	29.65
273	1	11	1	HOGGANVIK	0.11270	1991	5	1936	1960	49	55	30.97
285	1	10	1	DRAGE	0.10850	1960	5	1936	1960	15	24	10.90
285	1	10	1	DRAGE	0.10850	1964	4	1936	1960	19	28	12.41
285	1	10	1	DRAGE	0.10850	1968	8	1936	1960	24	33	14.03
285	1	10	1	DRAGE	0.10850	1973	9	1936	1960	29	38	15.49
285	1	10	1	DRAGE	0.10850	1979	10	1936	1960	35	44	17.03
285	1	10	1	DRAGE	0.10850	1987	4	1936	1960	42	51	18.87

Det skal i prinsippet ikke være proveniensforskjeller med ved bestemmelse av bonitet. Man kan imidlertid godt finne lokale bonitetsforskjeller innen samme flate tilplantet med ulike provenienser av bl.a. lerk, forskjeller som f.eks. kan skyldes variasjoner i jorddybde, jordfuktighet eller eksposisjon. For å få med slike er det foretatt en vegetasjonsanalyse av undervegetasjonen hvor ruter med tilnærmet samme vegetasjon og høydeforhold ble slått sammen (markbonitering). Når man også tok hensyn til proveniens, ble store flater med mange ruter og provenienser på denne måten redusert til maksimalt to boniteter (f.eks. for europeisk lerk, felt 396 Amla (Sogndal) 2 ruter i tab. 3 fra i alt 29 ruter i tab. 1).

Tabell 3 Beregnets overhøyder hos europeisk lerk (*Larix decidua*) for hvert 5. år etter at brysthøydealder (1,3 m) er nådd (A5 er f.eks. 5 år etter at trærne på vedkommende felt er 1,3 m høye, osv.)

FLATE	AVD	A5	A10	A15	A20	A25	A30	A35	A40	A45	A50	A55
94	,	,	,	,	10,0	20,0	22,2	23,9	25,6	27,3	,	,
96	,	,	9,8	11,3	12,9	14,4	15,6	16,7	17,7	18,9	20,2	,
97	,	,	12,2	13,6	15,3	17,0	18,5	19,8	21,1	22,6	24,1	,
133	,	8,7	11,6	14,0	16,1	17,3	19,4	21,3	23,2	24,6	,	,
134	,	8,2	11,2	13,3	14,8	16,2	17,6	,	,	,	,	,
146	,	7,3	3,1	13,0	12,3	13,6	14,5	,	,	,	,	,
221	,	,	,	12,8	14,3	15,6	17,6	16,8	,	,	,	,
247	01	7,0	11,8	15,5	19,3	22,1	25,0	27,9	,	,	,	,
247	05	,	,	15,8	18,8	21,7	24,4	26,9	,	,	,	,
282	,	,	12,1	14,9	17,5	19,9	21,8	23,5	25,2	,	,	,
285	,	,	10,9	12,7	14,3	15,8	17,1	18,4	19,7	,	,	,
289	,	,	,	15,6	19,6	22,2	24,2	26,0	27,5	28,8	30,1	,
305	03	5,8	8,3	11,2	13,8	16,2	17,8	18,9	,	,	,	,
318	,	,	,	,	13,6	15,3	16,5	17,8	19,1	20,4	,	,
381	22	3,8	7,9	11,9	15,4	18,1	19,7	21,3	,	,	,	,
381	23	4,1	3,2	12,0	15,6	18,6	20,7	22,8	,	,	,	,
394	28	4,6	7,6	11,4	14,7	17,4	19,4	21,2	,	,	,	,
394	29	4,4	7,9	11,9	15,6	18,6	20,8	22,9	,	,	,	,
396	34	,	,	11,0	13,7	15,9	,	,	,	,	,	,
396	35	,	,	12,2	15,3	18,1	,	,	,	,	,	,
431	19	,	,	13,3	15,6	17,9	20,2	,	,	,	,	,
477	02	,	10,6	13,1	15,6	,	,	,	,	,	,	,

For å kunne sammenligne materialet, var det nødvendig med interpoleringer mellom observasjoner for å skaffe seg data fra bestemte alderstrinn, f.eks. hvert 5. år etter at brysthøydealder var nådd hos trærne (tab. 3). Man ser at etter f.eks. 20 år kunne høyden variere fra ca. 11 til vel 15 m, og på de samme flatene fra ca. 20 til 30 m etter 55 år (maksimalt ekstrapolert 3 år over alderen ved siste observasjon). Gjennomsnittlig høyde beregnes så for alle flatene ved de enkelte aldre, men ved laveste og høyeste trealder går det svært få flater inn i verdiene. I tabell 4 er det gitt gjennomsnittshøyder med standardavvik ved de ulike aldre for begge undersøkte lerkarter, samt antall observasjoner for hvert tidsintervall på 5 år. For hvert tidsintervall må de samme flater inngå ved begynnelse og slutt av intervallet. Fordi undersøkelsene starter (og evt. slutter) med trær av ulik alder på de respektive flatene, vil det totale antallet flater som man ser i tabell 4 gjerne være forskjellig ved h.h.v. begynnelse og slutt av intervallet.

Standardavvikene på høydene er brukt som måleenhet for å bestemme avstanden mellom gjennomsnittshøyden ved de ulike aldre og valgte bonitetskurver (Tveite 1969). I dag velger man i Norge, som nevnt, oftest de siste slik at kurvene går gjennom punkter for en viss høyde ved referansealderen 40 år, men siden mye av materialet faktisk er yngre enn 40 års brysthøydealder (jfr. tab. 3) er det også prøvd å bruke referansealder 30 år for bonitetskurver. Ved 40 års alder varierer høydene på de ulike flater fra 16.7 m til 27.9 m for europeisk lerk (tab. 3) og fra 19.9 m til 28.1 m for japansk lerk. Derfor er

det i undersøkelsene valgt å beregne punkter som passerer høydene 17, 20, 23 og 26 m ved 40 års brysthøydealder (og 14, 17, 20 og 23 m ved 30 år), altså med 3 meters bonitetsintervall som har vært vanlig i skogbruket (f.eks. Braastad 1967).

Høydeberegningseksempel: Valgt alder 35 år på 23 meter boniteringskurve, referansealder 40 år, europeisk lerk. Etter tab. 4 er standardavviket = 3.94 ved høyden 40 år for flater med observasjoner ved både 35 og 40 år.

Tabell 4. Gjennomsnittlige overhøyder (\bar{x}) med standardavvik (s) hos lørkearter, beregnet etter markbonitering for fem års perioder fra brysthøydealder (1,3 m) er nådd. Antall flater med observasjoner (n) varierer med alderen. Tilveksten i en periode (innenfor lodrette streker i tabellen) må beregnes i de samme flatene. Derfor blir det oftest forskjellig \bar{x} (og s) ved begynnelse og slutt av tilsvarende periode.

LARIX DECIDUA											
År →	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55
n	5		17		19		11		6		
\bar{x}	4.54	7.98	11.57	14.20	16.55	18.53	20.21	21.91	22.37	23.77	
s	0.77	0.28	1.04	1.52	2.31	2.69	3.43	3.94	3.78	3.87	
n	10		19		18		8		3		
\bar{x}	8.17	11.52	14.21	16.63	18.43	20.11	20.92	22.39	23.43	24.80	
s	0.99	1.01	1.51	2.18	2.73	3.17	3.31	3.52	5.00	4.99	

LARIX KÄMPFERI											
År →	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55
n	3		23		27		12		9		
\bar{x}	6.40	10.07	12.24	15.05	17.55	19.57	21.39	22.92	24.49	25.79	
s	1.31	1.79	1.32	1.59	1.69	1.96	2.20	2.43	2.65	2.66	
n	12		28		23		12		3		
\bar{x}	9.34	12.43	15.04	17.50	19.73	21.47	22.69	24.12	23.80	24.97	
s	1.35	1.39	1.54	1.69	1.87	2.04	2.29	2.52	1.22	1.27	

Høyden ved 35 år er følgelig: $\bar{x}_{35} + s_{35} \cdot ((23 - \bar{x}_{40}) / s_{40})$.

- 1) Differanse mellom 23 m og gjennomsnittshøyde ved 40 år for flater i intervallet 35-40 år = $23.00 - 21.91 = 1.09$ m. (Kan bli negativ.)
- 2) Forholdet mellom denne differansen og standardavviket ved 40 års høyde blir = $1.09 / 3.94 = 0.27665$.
- 3) Differansen mellom gjennomsnittshøyden og den høyden man skal fram til ved 35 år beregnes ved at standardavviket ved 35 år multipliseres med forholdet funnet under pkt. 2 = $3.43 \times 0.27665 = 0.95$ m.
- 4) Beregnet høyde ved 35 år blir = $20.21 + 0.95 = 21.16$ m (tab 5).

Tabell 5. Beregnet overhøyde (H_{40}) hos europeisk lerk på Vestlandet for hvert femte år (ut fra gjennomsnittlige høyder, tab. 4) under forutsetning av at overhøyder er h.h.v. 17, 20, 23 og 26 år etter brysthøydealder (1,3 m). Verdier i parentes gjelder overhøyder hvor observasjoner er svært sparsomme eller mangler.

Tilsvarende finnes høyden for f.eks. 45 år å bli = 24,59 m ved å bruke observasjonene for intervallet mellom 40 og 45 år, og for f.eks. 30 år = 19,34 m ved å bruke den beregnete høyden for 35 år (= 21,16 m) som grunnlag. De høydepunktene som er beregnet for hvert 5. år ved de valgte boniteter (tab. 5) på grunnlag av denne såkalte spredningsmetoden, kan så avsettes grafisk. Man kan jevne ut boniteringskurven over hele tidsperioden hvor man har data. En funksjonsutjevning vil gi de peneste kurvene fordi man da får eliminert mindre uregelmessigheter som spredningsmetoden forårsaker i et heterogent materiale. Man har her valgt å bruke en ikke-lineær regresjonsprosedyre (NLIN Procedure i SAS statistikk program) for å finne parameterne p , q , r og s i en funksjon for overhøyde (H_0) basert på brysthøydealder (Alder $_{1,3}$) etter Tveite (1977):

$$H_0 = ((\text{Alder}^{1,3} + p)/q + r (\text{Alder}^{1,3} + p))^s$$
 Det mest fylldige datamaterialet ligger ved midlere boniteter. Derfor er forskjellen i beregnet overhøyde mellom høydeboniteringskurvene for 20 og 23 m brukt til å generere overhøyde for de ønskete bonitetene, slik at det blir samme innbyrdes avstand mellom alle kurvene.

Resultater og diskusjon

Høydeboniteringskurver for h.h.v. europeisk og japansk lerk ved referansealder 40 år er vist i figs. 1 og 2. De tynne, heltrukne kurvene på figs. t.v. viser verdier for enkeltobservasjoner basert på tallene i tab. 3

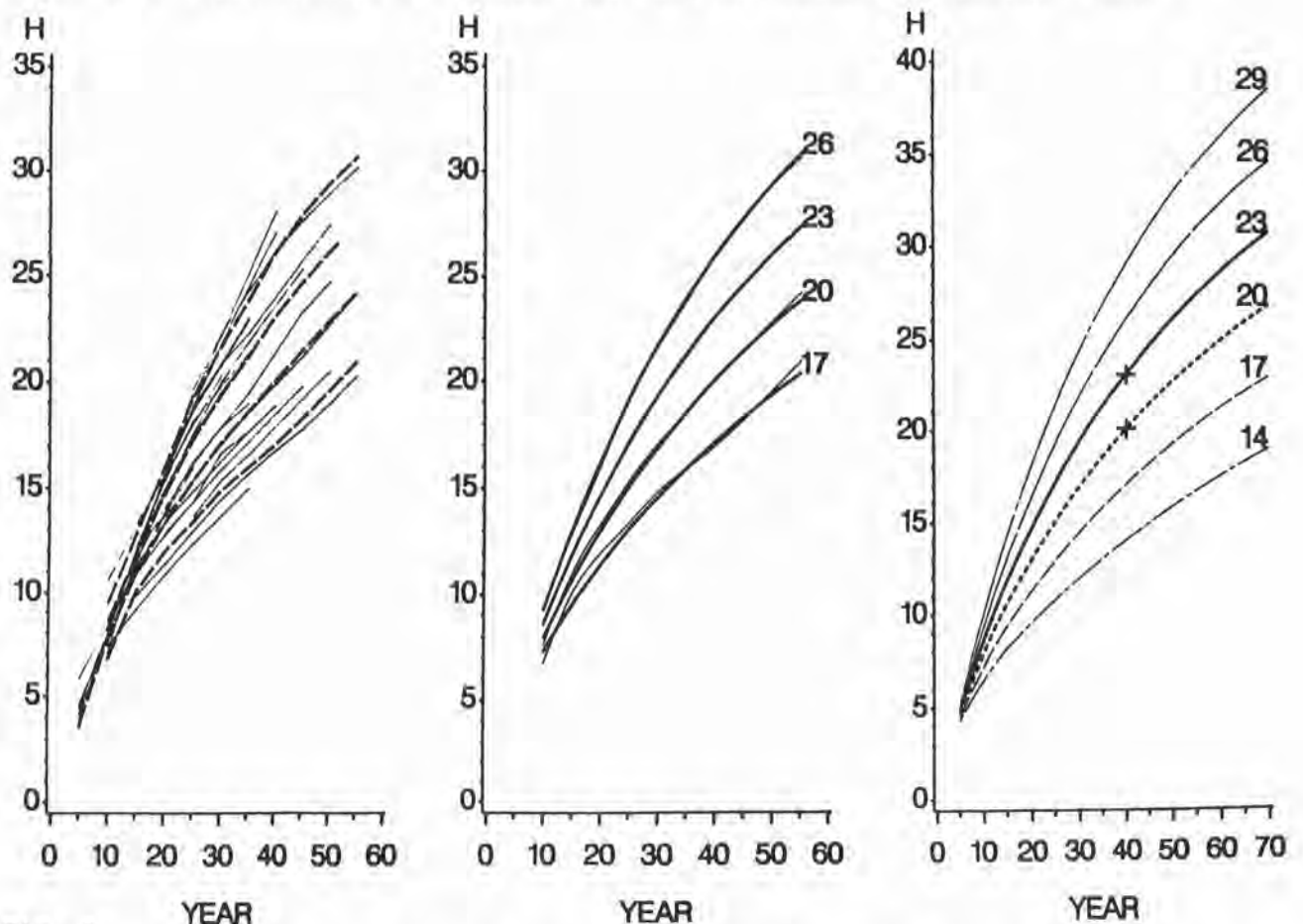


Fig. 1.

Boniteringskurver for europeisk lerk (*Larix decidua*) på Vestlandet etter markbonitering.

T.v.: Tynne streker viser beregnet høydevækst på de enkelte felt (tabell 3). Stiplede kurver svarer til beregnete boniteringskurver for $H_{40} = 17, 20, 23$ og 26 m (jfr. tabell 5).

I midten: Utjevnete beregnete boniteringskurver (tynne streker) og kurver basert på matematiske funksjoner (tykke streker) for hver av boniteringene.

T.h.: Generelle boniteringskurver for vedkommende treslag på Vestlandet beregnet for alle boniteter ut fra funksjoner for avstandene mellom kurvene for $H_{40} = 20$ og 23 m hvor det meste av materialet finnes (jfr. figuren t.v.).

etter reduksjon i antall flater ved markbonitering. Tykkere, brutte kurver på samme venstre figurer er trukket mellom beregnede punkter for h.h.v. bonitet 17, 20, 23 og 26 meters overhøyde 40 år etter at brysthøydealder 1,3 m er nådd. Disse kurvene tilsvarer punktene gitt i tab. 5, men kurvene er bare trukket for høyder der observasjoner finnes. Siden punktene ved bestemte alderstrinn på høydekurvene er funnet på grunnlag av overhøydetrærnes middelerverdier og deres standardavvik (Tveite, 1969) må spredningsmetoden sies å føre til objektive verdier for beregnede punkter på bonitetskurvene i de områder grunnmaterialet er stort nok.

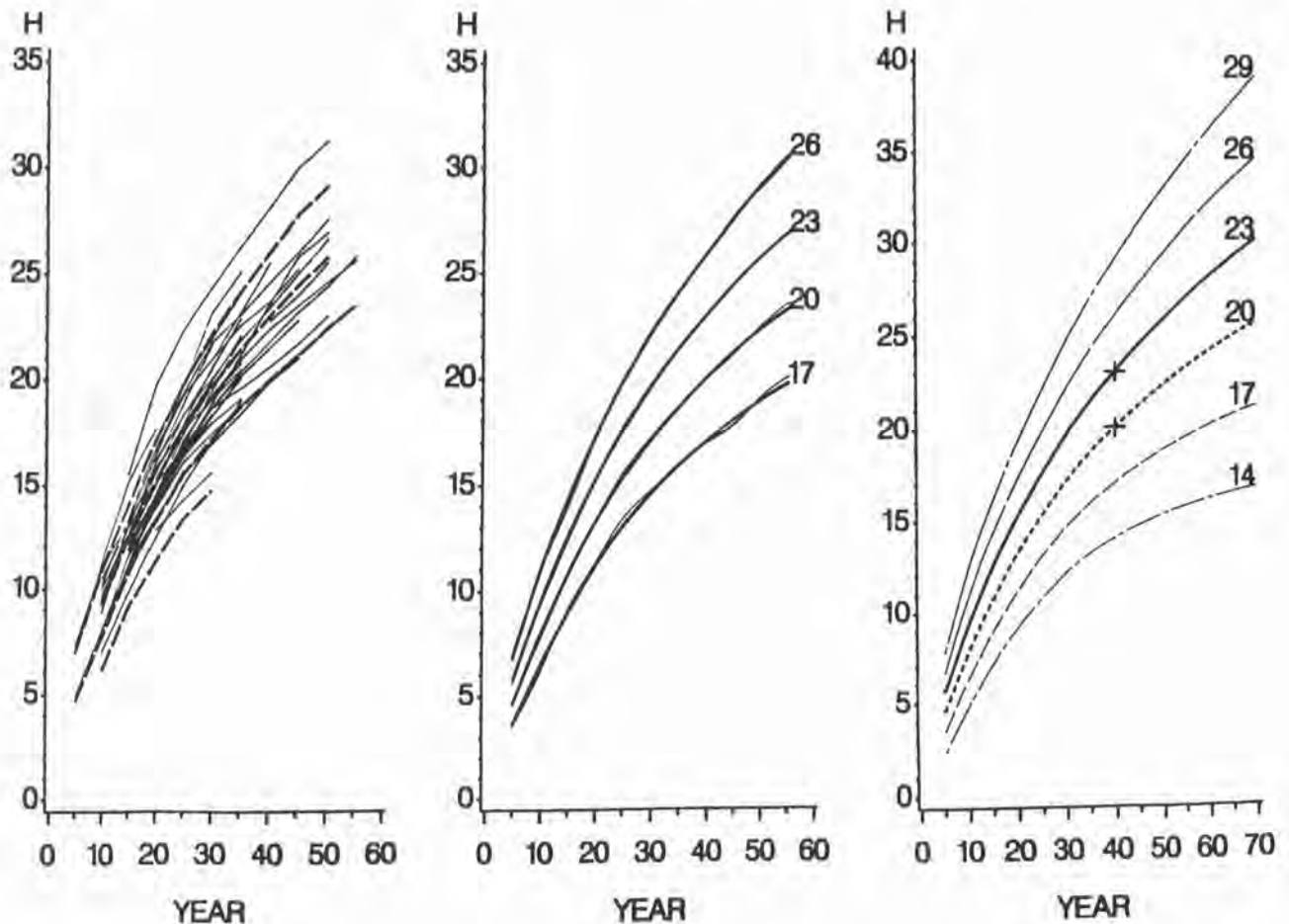


Fig. 2. Som figur 1, men for japansk lerk (*Larix kaempferi*).

I midtre del av figs. 1 og 2 er tilsvarende kurver utjevnet, de tynne kurvene svarer direkte til de brutte kurvene på figurene t.v., mens de tykkere baserer seg på funksjoner ved ikke-lineære regresjoner. Det er tydelig dårligst overensstemmelse mellom kurvene ved den svakeste boniteten. Det skyldes for det første at observasjonsmaterialet er spesielt tynt ved denne boniteten (jfr. særlig japansk lerk fig. 2 t.v.), men også at spredningen for vekst over tid mellom ulike forsøkssteder ofte blir større jo svakere veksten er. Likevel viser selv kurvene ved den svakeste boniteten etter markbonitering mindre avvik mellom de direkte databaserte og de funksjonsbaserte kurvene enn tilsvarende kurver basert på de opprinnelige enkeltrutene, enten ved referansealder 40 år eller 30 år (figur 3). Dette tyder på at de ulike proveniensner som går inn på enkelte flater (jfr. tab. 1a og b) har så forskjellig vekstkraft at det var riktig å justere for dette med på forhånd å analysere felt- og bunnskikt og bare inkludere ruter med klart forskjellig undervegetasjon i selve lerkboniteringen.

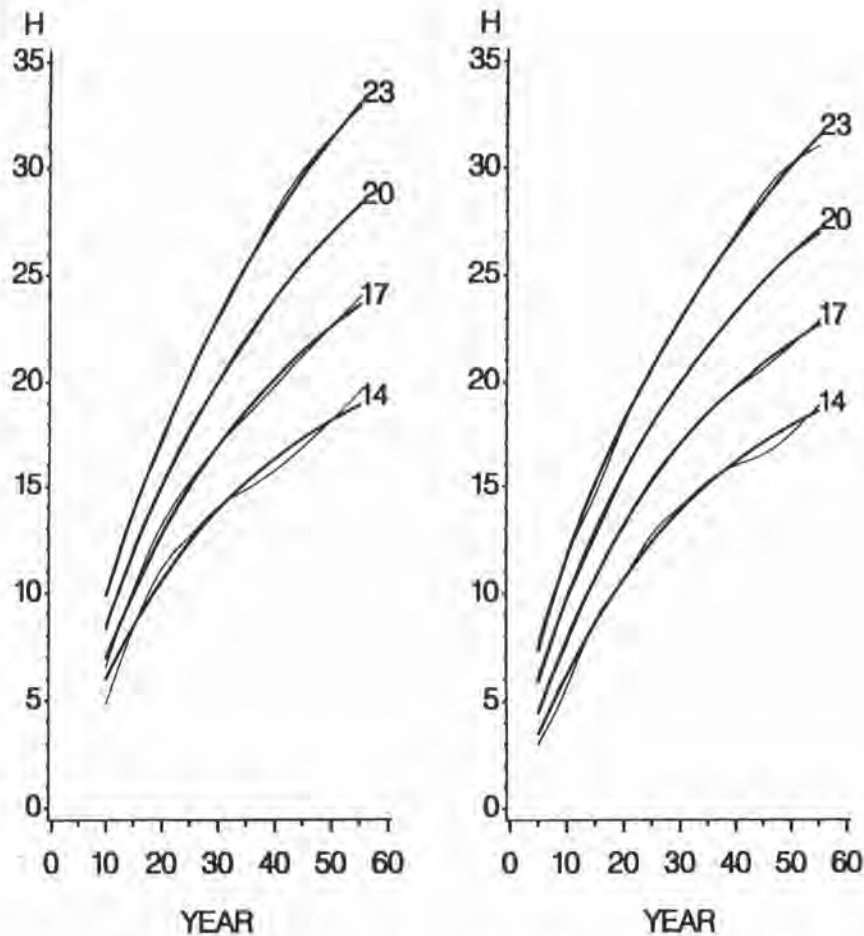


Fig. 3. Som midtre figur i figs. 1 og 2, men basert på data for alle opprinnelige enkeltruter ("rådata") og referansealder 30 år. Boniteringskurver for $H_{30} = 14, 17, 20$ og 23 år.
T.v. europeisk lerk (*Larix decidua*), t.h. japansk lerk (*Larix kaempferi*).

Høyre del av figs. 1 og 2 viser bonitetskurver med like stor innbyrdes avstand ved en bestemt alder mellom alle kurver innen hver art, basert på avstander mellom høydekurvene for 20 og 23 m ved 40 år. Teknikken er den samme som brukt av Opdahl (1992) for bonitering av osp. Fordelen er at man ved denne teknikken kan generalisere vekstkurver for et treslag ved å ekstrapolere både i vekstkraft og tid ut fra veksten i det området man har størst materiale. Selv om det i prinsippet ikke er noen begrensning i funksjonsberegningene for antall kurver som kan lages eller for ekstrapolering i alder, må man selvfølgelig være oppmerksom på at spesielt kurver utenfor verdiene i grunnlagsmaterialet ikke er verifisert (jfr. kurvene t.v. i figs. 1 og 2).

Sammenligner man vekstkurvene for europeisk og japansk lerk, later det til at den siste artens unge trær kommer raskest i gang med høydeveksten, i alle fall ved de bedre bonitetene (midtre del av figs. 1 og 2). Hos de eldste trærne på feltene er høyden omtrent lik for artene ved de to beste bonitetene, mens den er mindre for japansk lerk ved svake boniteter. Den raske avflatingen av kurvene ved økende trealder og svak bonitet (fig. 2 t.h.) kan bl.a. skyldes betydelig ekstrapolering utenfor grunnmaterialet.

Det er ikke mulig å sammenligne boniteringene direkte med andres undersøkelser, fordi lignende studier i Norden ikke er utført på samme arter. Derimot er det som nevnt gjort høydebonitering på sibirsk lerk både i Sverige og Finland, men generelt ligger boniteten i disse undersøkelsene lavere enn for artene i egne undersøkelser, ikke minst fordi i alle fall de svenske undersøkelsene er fra nordlige deler av landet, som må forventes å ha dårligere vekstklime enn Vestlandet. Omregnet til vårt H_{30} system basert på brysthøydealder, svarer kurvene til Wiksten (1962) omtrent til høyder ved 40 år

varierende fra ca. 11 m til 23 m, de til Remröd & Strömberg (1978) til høyder fra ca. 10,5 m til 22 m, mens Voukila et al. (1983) og Martinsson (1990) har et materiale som svarer til H_{40} verdier fra ca. 15 m til 24 m. Tilsvarende variasjoner var som nevnt fra ca. 17 m til ca. 28 m i egne undersøkelser. Martinsson (1990) har brukt metoden til Tveite (1969) for å beregne høydeboniteten, og den kan derfor lettest sammenlignes med egne resultat.

De variasjonene i bonitet hos europeisk og japansk lerk som er funnet i forhold til resultater for sibirsk lerk i andre deler av Norden, viser likevel ikke klare systematiske forskjeller i selve formen av vekstkurvene. Det eneste måtte være den nevnte avflating av kurvene ved bonitet 14 m og kanskje 17 m for japansk lerk. Den er sterkere enn hos sibirsk lerk i de andre undersøkelsene.

Referanser

- Aldentun, Y. 1987. Hybridlerkens tillvæxt och produktion i ungdomen. - Inst.skogsköts. SLU, 1987-12. 23 sider.
- Andersen, M. 1950. Form factor investigations and yield tables for Japanese larch in Denmark. - Forst. ForsVes. Danm. 19:331-410.
- Bailey, R.E. & P.D. Neily 1987. Growth and yield of exotic *Larix* ssp. - 1986 Larch Workshop. Can.For.Serv. pp.127-135.
- Bauger, E. 1961. Foreløpig produksjonstabell for sitkagran på Vestlandet. - Meddr Vestland. forstl. ForsStn 11(3):127-167.
- Braastad, H. 1967. Produksjonstabeller for bjørk. - Meddr norske SkogforsVes. 22:269-365.
- Carbonnier, C. 1954. Funktioner för kubering av europeisk, sibirsk och japansk lerk. - Stensil, 21 sider.
- Edwards, P.N. & J.M. Christie 1981. Yield models for forest management. - Bookl.For.Com. 48, 33 pages + 162 models.
- Eide, E. & A. Langsæter 1941. Produksjonsundersøkelser i granskog. - Meddr norske SkogforsVes. 7:355-500.
- Kiellander, C.L. 1965. Om lärkträdens egenskaper och användning med särskild hänsyn til europeisk och japansk lerk. - Fören. Skogsträdföredl. Årsbok.
- Kiellander, C.L. 1966. Främmande barrträd I: Lerkträden. - Skogen 53(11):267-268.
- Lundmark, J.E. 1988. Skogsmarkens ekologi. - Del 2 - Tillämpning, s. 148. SkogsStyr., Jönköping Sverige, 319 sider.
- Martinsson, O. 1989. Har vi plats för främmande trädslag i svenskt skogsbruk? - Sv.SkogsvFör. Tidskr. nr.6:19-26.
- Martinsson, O. 1990. Den ryska lärkens höjdtutveckling och volymproduktion i norra Sverige. - Inst.skogsköts. SLU nr. 29, 63 sider.
- Opdahl, H. 1992. Bonitet, vekst og produksjon hos osp (*Populus tremula* L.) i Sør-Norge. - Medd. Skogforsk 44:(39 sider i trykk).
- Pettersen, H. 1955. Barrskogens volymproduktion. - Meddn St.SkogforskInst. 45:1-391.
- Remröd, J. & S. Strömberg 1978, Den sibirske lærkens produktion i norra Sverige. - Fören. Skogsträdföredl. Årsbok 1977, 163 sider.
- Robak, H. 1948. Lerkekraft og frost. - Skogen og Klimaet, foredrag Skogsmeteorologisk studieuke, 1946, Bergens Museum, s. 79-86.
- Robak, H. 1982. Det internasjonale lerkeproveniensenforsøk av 1944/45 i Vest-Norge. - Medd. Nor.inst. skogforsk. 36(14):1-45.
- Tveite, B. 1967. Sambandet mellom grunnflateveid middelhøyde (H_L) og noen andre bestandshøyder i gran- og furuskog. - Meddr norske SkogforsVes. 22:483-538.
- Tveite, B. 1969. A method for construction of site-index curves. - Meddr norske SkogforsVes. 27:131-159.
- Tveite, B. 1977. Bonitetskurver for gran. - Medd. Nor.inst.skogforsk. 33,(1):1-84.
- Vuokila, Y. 1960. Tree volume functions and tables for larch. - Commun. Inst. For. Fenn. 51(10):1-89.
- Vuokila, Y., H.G. Gustavsen & P. Luoma 1983. Site classification and thinning models for Siberian larch (*Larix sibirica*) stands in Finland (Engl. abstr.). - Folia For. 554:1-12.
- Vuokila, Y. 1983. Thinning models for forest cultures in Finland (Engl. abstr.). - Folia For. 556:1-15.
- Wiksten, Å. 1962. Några exempel på den sibirska lærkens (*Larix sibirica*, Ledeb.) produktionsförmåga i Sverige. - Meddn St.SkogforskInst.51(6):1-43.

Referat

Wielgolaski F.E. & J. Nilsen, 1992. Virkning av vanning og gjødsling på brytning og vekst hos ulike provenienser av fjellbjørk (*Betula pubescens* ssp. *tortuosa*). Univ. Trondheim Vitensk.mus. Rapp.Bot.Ser. 1992 1

Tre år gamle fjellbjørkplanter av h.h.v. oseaniske og kontinentale, dels subalpine, områder i Nord-Fennoskandia og fra mer sørlige strøk som Island og et subalpint område på Østlandet ble dyrket i vekstkamre i Tromsø (70°N) ved 12°C dag- og 9°C natt-temperatur og naturlig lys etter nedskjæring av stammen til 10 cm over bakken like før forsøksstart. Plantene sto enkeltvis i store pletter i samme type jord og fikk dels lite, dels mye vann pr. vanning og h.h.v. ingen gjødsling, bare N-gjødsling og fullstendig næringsløsning ved hver vanning. Tre ganger i vekstsesongen 1991 ble det telt antall sideskudd av 1., 2. og 3. orden og antall blad, samt målt total skuddlengde i cm pr. plante. Forsøkene vil fortsette i vekstsesongen 1992.

For sideskudd av 1. orden ble det liten forskjell mellom ulike provenienser, mens det ble klart flest sideskudd av 2. og 3. orden på plantene fra de to sørligste feltene, trolig en daglengdeeffekt. Antallet økte også ved økt vann- og næringstilførsel. Veksten avsluttet som ventet først på planter fra de nordligste feltene og skuddene modnet tidligst på disse. Den totale skuddlengden økte mest med økende vanntilførsel hos plantene fra de mest oseaniske områdene, tilnærmet uavhengig av breddegrad. Det var flest blad på plantene fra sørlige strøk og antallet økte også mest hos disse ved økende vannmengde, men de enkelte bladene økte generelt i størrelse med breddegraden. Utslagene for gjødsling, både for antall blad og total skuddlengde, var gjennomgående mest positiv hos de sørligste proveniensene, spesielt for full næringstilførsel.

Frans Emil Wielgolaski, NISK-Bergen, N-5047 Fana

Jarle Nilsen, Biologisk klimalaboratorium, Universitetet i Tromsø, N-9000 Tromsø

Abstract

Wielgolaski, F.E. & J. Nilsen, 1992. Effects of watering and fertilization on branching and growth of various provenances of mountain birch (*Betula pubescens* ssp. *tortuosa*). Univ. Trondheim Vitensk.mus. Rapp.Bot.Ser. 1992 1

Mountain birch plants, tree years old, from oceanic and continental, partly subalpine, areas in northern Fennoscandia and from more southerly regions as Iceland and a subalpine area in southeastern Norway, were grown in Tromsø (70°N) in phytotron chambers at 12°C day- and 9°C night-temperature and at natural light after cutting to 10 cm above ground just before start of the experiment. The plants were grown one by one in big pots in the same soil type. Half of the plants were heavily watered, while the other half were given little water per watering. Some of the plants were given no fertilizer, some only nitrogen and the rest a full nutrient solution with the watering. In 1991, three times during the experiment, the number of side shoots of the 1., 2. and 3. order and the number of leaves per plant were counted, and the total shoot lengths in cm were measured. The experiments will continue in the growing season 1992.

There were small differences between the provenances in number of sideshoots of the 1. order, while there were clearly more sideshoots of the 2. and 3. order on plants from the most southerly regions, probably a day length effect. The number also increased with the supply of water and nutrients. The growth, as expected, first ceased on plants from the highest latitudes, and the shoots first ripened on these plants. The total shoot length most strongly increased with watering in plants from the most oceanic areas, generally independent of the latitude. Most leaves were found on plants from the southerly regions, and the numbers on these plants also increased most strongly with watering, but each leaf generally increased in size with the latitude. The response to fertilization, both on number of leaves and on total shootlength, was most positive at the southernmost provenances, particularly at full nutrient solution.

Frans Emil Wielgolaski, Norwegian Forest Research Institute-Bergen, N-5047 Fana, Norway

Jarle Nilsen, The phytotron, University of Tromsø, N-9000 Tromsø, Norway

Virkning av vanning og gjødsling på
brytning og vekst hos ulike provenienser
av fjellbjørk (Betula pubescens ssp. tortuosa)

F.E. Wielgolaski og J. Nilsen

Innledning

Når man går i skog av fjellbjørk, både i subarktiske og subalpine områder, blir man slått av at i visse områder er det vesentlig enstammete (monokorme) individer, i andre områder er de for det meste flerstammete (polykorme) med flere skudd fra samme basis etter at den opprinnelige stammen er borte. Ideen bak denne undersøkelsen er å teste enkelte hypoteser for årsaken til slik variasjon.

Allerede tidlig ble det observert at flerstammete individer dominerer på steder med et tynt snødekke, bl.a. fra nordligste Sverige (Fries 1913), og fra subalpine områder i Sylene (Nordhagen 1927). Sistnevnte antydte at flerstammete trær er typiske for sure områder med heivegetasjon. Også Sonesson & Lundberg (1974) har pekt på betydningen av et godt snødekke for å få enstammete trær, men nevner dessuten at et godt snødekke gjerne er kombinert med gode næringsforhold (se også Sonesson & Hoogesteger 1983). Man kan også tenke seg at vindforholdene spiller inn.

Det er videre antydte av flere (f.eks. Kallio & Lehtonen 1975) at genetisk variasjon er viktig for variasjonen i en- og flerstammete fjellbjørk. F.eks. kan det tenkes at innblanding av gener fra Betula nana (Vaarama & Valanne 1973) kan føre til økt flerstammethet. Også beiting av ulike dyr, f.eks. sau og rein (Timo Helle, pers. komm.) på ungskudd kan tenkes å virke på antall stammer. Fjellbjørk regenererer vesentlig med skudd fra stengelbasis, mens direkte rotskudd og frøformering er mer sjelden (Verwijst 1988). Ved nedbeiting vil adventive knopper ved basis av skuddet kunne bryte rikelig. Det samme vil kunne skje ved angrep av bjørkefrostmåler. Kallio & Lehtonen (1973) sier derfor at slike angrep kan tjene som selektiv faktor for dominans av en- eller flerstammete trær. Tenow (1983) spekulerer på om enstammete trær på vann- og elvekanter og i dalbunnen til dels kan skyldes at vintertemperaturene der ofte er så lave at det ikke blir angrep av bjørkefrostmåler, fordi disse skades av de lave temperaturene.

Sonesson & Hoogesteger (1983) har observert at det er færre flerstammete fjellbjørketrær i eldre enn i yngre aldersklasser og antyder at dette kan skyldes en selvtynningsprosess. Verwijst (1988) sier imidlertid at nedsatt vitalitet av det høyeste skuddet blant mange, indikerer at det ikke er snakk om selvtynning i klassisk mening (d.v.s. død av småskudd p.g.a. dominans av de større). Hans statistiske beregninger om en-/flerstammethet i forhold til omgivelsesfaktorer som høyde over havet, stedets eksposisjon, snødekke, tykkelse på strø og humuslag samt pH, viser at pH i mineraljord (B- og C-lag) ga best predikering for antall stammer. Høy pH var nødvendig for å få rene enstammete bestander, men selv der ble det flerstammethet om jorda var fylt av stagnerende vann.

Verwijsts studie er den eneste kjente kvantitative undersøkelsen om årsaken til en- flerstammethet hos fjellbjørk. Siden den konkluderer med at pH (og dermed næringsforholdene) og jordfuktigheten er viktige, er det naturlig å gå inn på disse forhold i mer detalj, noe som er prøvd i undersøkelsene som presenteres her.

Materiale og metoder

I forsøkene inngår to nordfinske populasjoner, en fra kontinentale områder i Kevo (69°44'N, 200 m o.h.) og en fra subalpine områder i Kilpisjärvi (69°N, ca. 400 m o.h.), to norske populasjoner, en fra nær havet i Hammerfest (70°40'N) og en fra subalpine, relativt kontinentale områder i Sør-Norge på Blefjell (59°50'N, 750 m o.h.) og en fra Island, Hafnarskogur (64°N).

Tre år gamle planter i pottes (planter fra Hammerfest ett år gamle) ble midt i april 1991 tatt inn i hus og klippet ned til 10 cm høyde. Temperaturen i de

klimaregulerte rom hvor forsøkene ble utført, var 12°C om dagen og 9°C om natten, og plantene fikk naturlige lysforhold. Plantene ble avherdet et par uker ved lavere temperatur fra først i oktober og overvintret utendørs, men slik at det ikke ble stående vann i pottene.

Det ble gitt to behandlinger m.h.t. vann i forsøksperioden;

A - lite vann som vil si vanning 3 ganger pr. uke til vekt 900 g pr. potte.

B - mye vann som vil si vanning 3 ganger pr. uke til vekt 1800 g pr. potte. Potteklumpen i behandling B inneholdt følgelig omtrent dobbelt så mye vann som i behandling A.

Videre ble det gitt tre behandlinger m.h.t. gjødsling (Tabell 1): ingen gjødsling, bare N-gjødsel og fullstendig næringsløsning.

Tabell 1. Oversikt over behandlinger med vann og gjødsel til fjellbjørk (*Betula pubescens* ssp. *tortuosa*).

Vanning		Gjødsling	
		Ingen gjødsling (I) Bare N-gjødsling (II)	Fullst. gjødsling (III)
Vanning til angitt vekt med en løsning som pr. liter inneholder:			
Lite vann (A) pottevekt: 900 g	Rent vann	1,076 g Ca(NO ₃) ₂	a) 1,826 g Superba, rød 0,438 g KNO ₃ 0,56 g MgSO ₄ 0,084 g Hortrilon b) 1,826 g Ca(NO ₃) ₂
Mye vann (B) pottevekt: 1800 g	Rent vann	1,538 g Ca(NO ₃) ₂	a) 0,913 g Superba rød 0,219 g KNO ₃ 0,28 g MgSO ₄ 0,024 g Hortrilon b) 0,913 g Ca(NO ₃) ₂

Løsningene ble laget i konsentrert form ved at 10 ganger gitt mengde ble løst opp pr liter vann og senere fortynnet til beskrevet konsentrasjon. For å unngå utfellinger ble konsentrerte løsninger av a og b under fullstendig gjødsling laget hver for seg og blandet først etter uttynning.

Det ble vannet slik at A og B-behandlingen fikk omtrent samme totale gjødselmengde. Siden plantene i behandling A fikk omtrent halvparten av vannmengden i behandling B, ble det i behandling A gitt dobbel konsentrasjon av næringsløsningene.

Tre ganger i løpet av vekstsesongen 1991 er det utført kvantitative observasjoner på forsøksplantene (ca. 10. juli, 10. august og ved avsluttet vekst) med telling av antall sideskudd av 1. og eventuelt 2. og 3. orden, antall blad og måling av total skuddlengde i cm pr. plante. I tillegg til dato for bryting, vil samme observasjoner også bli gjort i 1992, ca. hver måned etter at plantene er tatt inn i klimakamrene og veksten har startet.

Resultater og diskusjon

Observasjonene fra første forsøksår tyder på at både proveniens, næringsforhold og vanntilførsel virker inn på veksten. Minst utslag er det på antall sideskudd av første orden (tabell 2A). De viser ingen signifikant forskjell for ulik vanntilførsel, selv om det var en tendens til økning i antallet med tilførsel av fullstendig næringsløsning hos planter fra lavlands oseaniske strøk. De skuddene som kom, virket svakest hvor lite vann og næring var tilført. Sideskudd av 2. og 3. orden var det klart flest av (tabell 2B) på begge de to sørligste feltene (Blefjell og Island), i motsetning til de nordligere feltene, noe som tyder på daglengdevirkning. Det var også en klar økning i antallet sideskudd av 2. og 3. orden ved økt vann- og næringstilførsel hos plantene fra Blefjell og Island. Plantene fra de nordligste feltene avsluttet som ventet veksten tidligst og modnet skuddene først.

Tabell 2. Antall sideskudd av 1. til 3. orden hos 3-årig vanlig bjørk etter nedskjæring til 10 cm. Ulik vanning og gjødsling sommeren 1991.

Proveniensi	Vanning		Næringstilførsel			Gj.snitt
	"Lite"	"Mye"	Ugjød.	Nitrogen	Full	
Island	4,7	4,5	4,8	2,7	6,3	4,6
Hammerfest	4,4	4,9	4,3	4,8	4,8	4,6
Kevo (ca. 70°N)	4,1	3,4	3,4	4,4	3,4	3,7
Kilpisjärvi (Sub-alpin)	3,5	3,8	3,4	3,7	3,9	3,7
Blefjell (Sub-alpin)	3,2	3,8	2,9	4,1	3,4	3,5
Gj.snitt	3,98	4,08	3,76	3,85	4,34	4,00

B. Sideskudd av 2. og 3. orden

Island	5,0	8,4	3,4	6,1	10,4	6,8
Hammerfest		3,0		5,0	1,0	3,0
Kevo (ca. 70°N)	2,3	3,5	3,2	2,7	3,3	3,1
Kilpisjärvi (Sub-alpin)	1,8	1,8	1,5	1,0	2,4	1,8
Blefjell (Sub-alpin)	9,5	12,0	4,4	12,4	13,8	10,7
Gj.snitt	5,67	6,36	3,33	6,07	8,09	6,06

Man vil ellers vente at en eventuell virkning av økende vanntilførsel er størst på planter av oseanisk herkomst. Det var absolutt også tilfelle for den totale skuddlengden (tabell 3) som økte til minst det dobbelte hos plantene fra Island og til nesten det dobbelte hos plantene fra Hammerfest, når de fikk mer vann. For plantene fra Island kan dette delvis ses som et utslag av det økte antall sideskudd av 2. og 3. orden ved økt vanning (tabell 2B), men siden skuddlengden også økte hos plantene fra Hammerfest, forklarer nok ikke det alt. Effekten av økende vanntilførsel var tydelig mindre hos de mer kontinentale proveniensene, og minst for plantene fra det mest kontinentale området Kevo (snaut 15% økning, som det går fram av tabell 3). Der det var gitt lite vann, viste plantene fra Blefjell størst skuddlengde liksom flest antall sideskudd av 2. og 3. orden, men ellers er det vanskelig å se noen tendens.

Tabell 3. Skuddvekst hos 3-årig vanlig bjørk (total lengde i cm etter nedskjæring til 10 cm). Virkning av jordfuktighet.

Proveniensi	"Lite"	"Mye"	Diff. %
	vann	vann	
Island	77,1	189,0	134,1
Hammerfest	68,9	120,9	75,5
Kevo (ca. 70°N)	103,3	117,2	13,4
Kilpisjärvi (sub-alpin)	78,8	95,9	21,7
Blefjell (sub-alpin)	173,3	224,9	29,8

Virkningen av jordfuktigheten på antall blad (tabell 4) ser ut til å følge antall sideskudd av 2. og 3. orden i samspill med den totale skuddlengden, kanskje med sterkeste virkning av brytningen (tabell 2B). Følgelig fikk vi den største prosentvise økningen med jordvannsmengden på oseaniske felt ved lavere breddegrader (Island) og i sørlige subalpine områder (Blefjell) og færrest blad pr. plante fra de nordligste proveniensene (tabell 4), trolig en klar daglengdevirkning.

Tabell 4. Antall blad hos 3-årig vanlig bjørk (etter nedskjæring til 10 cm).
Virkning av jordfuktighet.

Proveniensen	"Lite"	"Mye"	Diff. %
	vann	vann	
Island	51,1	87,7	71,6
Hammerfest	39,3	45,0	14,5
Kevo (ca 70°N)	44,5	50,9	14,4
Kilpisjärvi (sub-alpin)	36,8	43,2	17,4
Blefjell (sub-alpin)	86,5	114,5	32,4

Utslagene av gjødsling både på total skuddlengde og antall blad var også gjennomgående størst hos de sørligste proveniensene (tabell 5 og 6), i alle fall ved full næringstilførsel. Et unntak var den sterke økningen av nitrogentilførsel på skuddlengden hos plantene fra Hammerfest, noe som er vanskelig å forklare og kan være tilfeldig. Imidlertid er det en mulighet for at skade på bladene (uavhengig av vanning) ved tilførsel av fullstendig næringsløsning (død bladrand) hos plantene av de nordligste proveniensene (og særlig plantene fra Hammerfest) kan ha hemmet både skuddveksten og antall blad. Tilførsel av bare nitrogen ga ikke slik skade.

Tabell 5. Skuddvekst hos 3-årig vanlig bjørk (total lengde i cm etter nedskjæring til 10 cm).
Virkning av næringstilførsel.

Proveniensen	Ugjød.	Nitrogen	Lengdeøk.	Full	Lengdeøk.
			% av ugjødslet	nær.- løsn.	% av ugjødslet
Island	54,2	110	103	231	362
Hammerfest	56,4	134	138	89	57
Kevo (70°N)	74,9	141	88	120	60
Kilpisjärvi (sub-alpin)	59,6	80	34	119	100
Blefjell (sub-alpin)	82,3	166	101	297	261

Ugjødslete planter fikk som ventet tidligst modning. Særlig var dette tilfelle hos de finske proveniensene. Allerede i første halvdel av august viste bladene hos disse høstfarge, uavhengig av tilført vannmengde.

Bladtykkelsen ble ikke målt, men det virket som om bladene var tykkere etter bare nitrogentilførsel. Som man kan vente, så det ut til at særlig plantene med minst vanntilførsel, fikk tykke blad. Bladstørrelsen var klart avhengig av proveniensen. Minst var bladene hos plantene fra sørlige strøk, hvor det imidlertid var flest av dem, uavhengig av vann og næringsforhold. Årsskuddene på plantene fra Hammerfest hadde få blad (tabell 4 og 6), men de var kjempestore.

Tabell 6. Antall blad hos 3-årig vanlig bjørk (etter nedskjæring til 10 cm).
Virkning av næringstilførsel.

Proveniensen	Ugjød.	Nitrogen	Lengdeøk.	Full	Lengdeøk.
			% av ugjødslet	nær.- løsn.	% av ugjødslet
Island	42,0	59	41	106	152
Hammerfest	38,0	47	23	41	8
Kevo (ca. 70°N)	41,2	55	35	48	15
Kilpisjärvi (sub-alpin)	29,8	37	24	52	75
Blefjell (sub-alpin)	54,1	85	57	139	156

Det genetiske materialet hos plantene av de ulike provenienser er svært forskjellig. Man må regne med at det er sterkest innblanding av dvergbjørk (*Betula nana*) i de nordlige proveniensene og kanskje særlig i plantene fra Kilpisjärvi som ofte fikk rød høstfarge (Kallio, pers. komm.). Imidlertid viste frøtrærne fra det sørligste voksestedet, Blefjell, noe av den sterkeste flerstammethet av alle proveniensene, mens mortrærne fra Hammerfest var nærmest enstammede. Dette kan være en medvirkende årsak til at nettopp forsøksplantene fra Blefjell gjennomgående viste sterkest grening, størst skuddlengde og flest

blad i forhold til alle de øvrige provenienser, også ved lite vann og uten næringstilførsel, mens det stikk motsatte var tilfellet for plantene fra Hammerfest. Likeledes kan daglengdeforskjellen mellom morplanter fra Hammerfest og Blefjell ha spilt inn. Skre (1991) fant også større skuddlengde pr. plante hos småplanter av fjellbjørk fra det sørlige Blefjell enn hos tilsvarende planter fra Kevo i nord-Finland.

Det er for tidlig ennå å si om god næringstilførsel og/eller god vannforsyning (Sonesson & Hoogesteger 1983, Verwijst 1988) vil føre til økt antall enstammete trær i forsøkene. Man kan imidlertid tenke seg at de oftest svake sideskuddene både av 1., 2. og 3. orden etter første forsøksår hos uvannete og ugjødslete planter, kan føre til at plantene senere år prøver å erstatte disse ved ny brytning og derved får mange, men trolig svake skudd. På den annen side vil kraftige skudd fra plantene med mye vann og særlig når de også får tilstrekkelig næring, fortsette veksten og etterhvert føre til enstammethet, fordi det blir lite ny brytning fra adventivknopper ved rothalsen.

Referanser

- Fries, T., 1913. Botanische Untersuchungen im nördlichsten Schweden. - Vetensk. prakt. Unders. Lappl. Flora Fauna 2. 361 pp.
- Kallio, P. & J. Lehtonen, 1973. Birch forest damage caused by *Oporinia autumnata* (Bkh.) in 1965-66 in Utsjoki, N. Finland. - Rep. Kevo Subarct. Res. Stn 10:55-69.
- Kallio, P. & J. Lehtonen, 1975. On the ecocatastrophe of birch forest caused by *Oporinia autumnata* (Bkh.) and the problem on reforestation. - In: Wielgolaski, F.E. (Ed.) Fennoscandian Tundra Ecosystems; Part 2 Animals and Systems Analysis, pp. 174-180. Ecol. Stud. 17.
- Nordhagen, R., 1927. Die Vegetation und Flora des Sylengebietetes. - Skr. norske Vidensk. Akad. Mat.-naturv. Kl. 1927(1):1-612.
- Skre, O., 1991. Growth experiments with seedlings of mountain birch (*Betula pubescens* Ehrh.) and lowland birch (*Betula pendula* Roth.) grown at varying temperature, light and daylength. - Medd. Skogforsk 44(6):1-41.
- Sonesson, M. & J. Hoogesteger, 1983. Recent tree-line dynamics (*Betula pubescens* Ehrh. ssp. *tortuosa* (Ledeb.) Nyman) in northern Sweden. - Nordicana 47:47-54.
- Sonesson, M. & B. Lundberg, 1974. Late quaternary forest development of the Torneträsk area, North Sweden. - 1. Structure of modern forest ecosystems. Oikos 25:121-133.
- Tenow, O., 1983. Topoclimatic limitations to the outbreaks of *Epirrita* (= *Oporinia*) *autumnata* (Bkh.) (Lepidoptera: Geometridae) near the forest limit of the mountain birch in Fennoscandia. - Nordicana 47: 159-164.
- Vaarama, A. & T. Valanne, 1973. On the taxonomy, biology and origin of *Betula tortuosa* Ledeb. - Rep. Kevo Subarct. Res. Stn 10:70-84.
- Verwijst, T., 1988. Environmental correlates of multiple-stem formation in *Betula pubescens* ssp. *tortuosa* (*B. tortuosa*). - Vegetatio 76: 29-36.

FAGMØTE I VEGETASJONSØKOLOGI KONGSVOLD 23. - 24. MARS 1992.

Arnesen, Trond	UNIT, Vit. mus. Bot. avd. 7004 Trondheim.
Auestad, Inger	UIO, Biol. inst. Pb. 1045 Blindern, 0316 Oslo.
Bakken, Solveig	UNIT, AVH. Bot. inst. 7055 Dragvoll.
Balle, Olav	NIJOS, Boks 115, 1430 Ås.
Bjørndalen, Jørn Erik	NLH, Inst.bio. & nat.forv. Pb.14,1432 Ås-NLH.
Bratli, Harald	UIO, Bot. hage og mus. 0562 Oslo.
Bretten, Simen	UNIT, Vit.mus. Kongsvold b. s. 7340 Oppdal.
Dahl, Eilif	NLH, Inst. bio. & natforv. Pb 14, 1432 Ås-NLH.
Foss, Bente Sagsletten	UNIT, AVH, Bot. inst. 7055 Dragvoll.
Faarlund, Thorbjørn	UIO, Geogr.inst. Pb.1042. Blindern, 0316 Oslo.
Hagen, Dagmar	SMU, Med. tekn. senter, 7005 Trondheim.
Hatten, Lise	UIO, Bot. hage og mus. 0562 Oslo.
Karlsen, Stein Rune	UIT, IBG, Avd. øk. bot. 9000 Tromsø.
Karlsson, Staffan	Uppsala Univ., Växtbiol.inst. S-751 22 Uppsala.
Kielland-Lund, Johan	NLH, Inst.bio. & natforv. Pb 14, 1432 Ås-NLH.
Kristensen, Tor	UIO, Bot. hage og mus. 0562 Oslo.
Langaas, Anne E.	UNIT, Vit.mus. Bot.avd. 7004 Trondheim.
Liavik, Kristin	UNIT, AVH. Bot.inst. 7055 Dragvoll.
Meen, Anne Siig	UIO, Biol. inst. Pb. 1045 Blindern, 0316 Oslo.
Myhre, Astrid	NLH, Genetikk. Boks 40. 1432 Ås-NLH.
Moen, Asbjørn	UNIT, Vit.mus. Bot. avd. 7004 Trondheim.
Nilsen, Liv	UNIT, Vit.mus. Bot. avd. 7004 Trondheim.
Pedersen, Oddvar	UIO, Bot. hage og mus. 0562 Oslo.
Prestø, Tommy	UNIT, Vit.mus. Bot. avd. 7004 Trondheim.
Rydgren, Knut	NIJOS, Boks 115, 1430 Ås.
Røeggen, Ola	UIO, Bot. hage og mus. 0562 Oslo.
Rønning, Olaf I.	UNIT, AVH. Bot. inst. 7055 Dragvoll.
Sickel, Hanne	4216 Sogn Studentby, 0858 Oslo.
Sunding, Per	UIO, Bot. hage og mus. 0562 Oslo.
Såstad, Sigurd Mjøen	UNIT, Vit.mus. Bot.avd. 7004 Trondheim.
Thor, Evelyn Irene	UNIT, Vit.mus. Bot.avd. 7004 Trondheim.
Vevle, Odd	Telemark DH, 3800 Bø.
Wielgolaski, Frans Emil	NISK-Bergen, Fanaflaten 4. 5047 Fana.
Ytreshorn, Oddmund	UIO, Bot. hage og mus. 0562 Oslo.
Økland, Rune H.	UIO, Bot. hage og mus. 0562 Oslo.
Økland, Tonje	NIJOS, Pb. 115, 1430 Ås.
Aas, Børre	UIO, Geogr. inst. Pb. 1042, Blindern, 0316 Oslo.

- 1974 1 Klokk, T. Myrundersøkelser i Trondheimsregionen i forbindelse med den norske myrreservatplanen. 30 s. kr 20.-
 2 Bretten, S. Botaniske undersøkelser i forbindelse med generalplanarbeidet i Snillfjord kommune, Sør-Trøndelag. 24 s. kr 20.-
 3 Moen, A. & T. Klokk. Botaniske verneverdier i Tydal kommune, Sør-Trøndelag. 15 s. utgått
 4 Baadsvik, K. Registreringer av verneverdig strandengvegetasjon langs Trondheimsfjorden sommeren 1973. 65 s. kr 40.-
 5 Moen, B. F. Undersøkelser av botaniske verneverdier i Rennebu kommune, Sør-Trøndelag. 52 s. utgått
 6 Sivertsen, S. Botanisk befarung i Åbjøravassdraget 1972. 20 s. utgått
 7 Baadsvik, K. Verneverdig strandbergvegetasjon langs Trondheimsfjorden - foreløpig rapport, 19s. kr 20.-
 8 Flatberg, K. I. & B. Sæther. Botanisk verneverdige områder i Trondheimsregionen. 51 s. kr 40.-
- 1975 1 Flatberg, K. I. Botanisk verneverdige områder i Rissa kommune, Sør-Trøndelag, 45 s. utgått
 2 Bretten, S. Botaniske undersøkelser i forbindelse med generalplanarbeidet i Åfjord kommune, Sør-Trøndelag. 51 s. kr 40.-
 3 Moen, A. Myrundersøkelser i Rogaland. Rapport i forbindelse med den norske myrreservatplanen. 126 s. kr 40.-
 4 Hafsten, U. & T. Solem. Naturhistoriske undersøkelser i Forradalsområdet - et suboceanisk, høytliggende område i Nord-Trøndelag. 46 s. kr 20.-
 5 Moen, A. & B. F. Moen. Vegetasjonskart som hjelpemiddel i arealplanleggingen på Nerskogen, Sør-Trøndelag. 168 s., 1 pl. kr 60.-
- 1976 1 Aune, E. I. Botaniske undersøkingar i samband med generalplanarbeidet i Hemne kommune, Sør-Trøndelag. 76 s. kr 40.-
 2 Moen, A. Botaniske undersøkelser på Kvikne i Hedmark med vegetasjonskart over Innerdalen. 100s., 1 pl. utgått
 3 Flatberg, K. I. Klassifisering av flora og vegetasjon i ferskvann og sump. 39 s. kr 20.-
 4 Kjelvik, L. Botaniske undersøkelser i Snåsa kommune, Nord-Trøndelag. 55 s. kr 40.-
 5 Hagen, M. Botaniske undersøkelser i Grøvuområdet i Sunndal kommune, Møre og Romsdal. 57 s. kr 40.-
 6 Sivertsen, S. & Å. Erlandsen. Foreløpig liste over Basidiomycetes i Rana, Nordland. 15 s. kr 20.-
 7 Hagen, M. & J. I. Holten. Undersøkelser av flora og vegetasjon i et subalpint område, Rauma kommune, Møre og Romsdal. 82 s. kr 40.-
 8 Flatberg, K. I. Myrundersøkelser i Sogn og Fjordane og Hordaland i forbindelse med den norske myrreservatplanen. 112 s. kr 40.-
 9 Moen, A., L. Kjelvik, S. Bretten, S. Sivertsen & B. Sæther. Vegetasjon og flora i Øvre Forradalsområdet i Nord-Trøndelag, med vegetasjonskart. 135 s., 2 pl. kr 60.-
- 1977 1 Aune, E. I. & O. Kjærem. Botaniske undersøkingar ved Vefsnavassdraget, med vegetasjonskart. 138 s. 4 pl. kr 60.-
 2 Sivertsen, I. Botaniske undersøkelser i Tydal kommune, Sør-Trøndelag. 49 s. kr 20.-
 3 Aune, E. I. & O. Kjærem. Vegetasjon i planlagte magasin i Bjøllådalen og Stormdalen, med vegetasjonskart i 1:10 000, Saltfjellet/Svartisen-prosjektet. Botanisk delrapport nr. 1. 65 s., 2 pl. kr 60.-
 4 Baadsvik, K. & J. Suul (red.). Biologiske registreringer og verneinteresser i Litlvatnet, Agdenes kommune i Sør-Trøndelag. 55 s. kr 40.-
 5 Aune, E. I. & O. Kjærem. Vegetasjonen i Saltfjellområdet, med vegetasjonskart Bjøllådal 2028 II i 1:50 000. Saltfjellet/Svartisen-prosjektet. Botanisk delrapport nr. 2. 75 s., 1 pl. kr 60.-
 6 Moen, J. & A. Moen. Flora og vegetasjon i Tromsdalen i Verdalen og Levanger, Nord-Trøndelag, med vegetasjonskart. 94 s., 1 pl. kr 60.-
 7 Frisvoll, A. A. Undersøkelser av mosefloraen i Tromsdalen i Verdalen og Levanger, Nord-Trøndelag, med hovedvekt på kalkmosefloraen. 37 s. kr 20.-
 8 Aune, E. I., O. Kjærem & J. I. Koksvik. Botaniske og ferskvassbiologiske undersøkingar ved og i midtre Rismålsvatnet, Rødøy kommune, Nordland. 17 s. kr 20.-
- 1978 1 Elven, R. Vegetasjonen ved Flatisen og Østerdalsisen, Rana, Nordland, med vegetasjonskart over Vesterdalen i 1:15 000. Saltfjellet/Svartisen-prosjektet. Botanisk delrapport nr. 3. 83 s., 1 pl. kr 40.-
 2 Elven, R. Botaniske undersøkelser i Rien-Hyllingen-området, Røros, Sør-Trøndelag. 53 s. kr 40.-
 3 Aune, E. I. & O. Kjærem. Vegetasjonsundersøkingar i samband med planene for Saltdal-, Beiarn-, Stor-Glomfjord- og Melfjordutbygginga. Saltfjellet/Svartisen-prosjektet. Botanisk delrapport nr. 4. 49 s. kr 20.-
 4 Holten, J. I. Verneverdige edellauskoger i Trøndelag. 199 s. kr 40.-
 5 Aune, E. I. & O. Kjærem. Floraen i Saltfjellet/Svartisen-området. Saltfjellet/Svartisen-prosjektet. Botanisk delrapport nr. 5. 86 s. kr 40.-
 6 Aune, E. I. & O. Kjærem. Botaniske registreringer og vurderinger. Saltfjellet/Svartisen-prosjektet. Botanisk sluttrapport. 78 s., 4 pl. kr 60.-
 7 Frisvoll, A. A. Mosefloraen i området Borrsåsen-Barøya-Nedre Tynes ved Levanger. 82 s. kr 40.-
 8 Aune, E. I. Vegetasjonen i Vassfaret, Buskerud/Oppland med vegetasjonskart 1:10 000 67 s., 6 pl. kr 40.-
- 1979 1 Moen, B. F. Flora og vegetasjon i området Borrsåsen-Barøya-Kattangen. 71 s., 1 pl. kr 40.-
 2 Gjørevoll, O. Oversikt over flora og vegetasjon i Oppdal kommune, Sør-Trøndelag. 44 s. kr 20.-
 3 Torbergsen, E. M. Myrundersøkelser i Oppland i forbindelse med den norske myrreservatplanen. 68 s. kr 40.-
 4 Moen, A. & M. Selnes. Botaniske undersøkelser på Nord-Fosen, med vegetasjonskart. 96 s., 1 pl. kr 60.-
 5 Kofoed, J.-E. Myrundersøkingar i Hordaland i samband med den norske myrreservatplanen. Supplerande undersøkingar. 51 s. kr 40.-
 6 Elven, R. Botaniske verneverdier i Røros, Sør-Trøndelag. 158 s., 1 pl. kr 40.-
 7 Holten, J. I. Botaniske undersøkelser i øvre Sunndalen, Grørdalen, Lindalen og nærliggende fjellstrøk. Botaniske undersøkelser i 10-årsverna vassdrag. Delrapport 1. 32 s. kr 20.-

- 1980 1 Aune, E. I., S. Aa. Hatlelid & O. Kjærem. Botaniske undersøkingar i Kobbelv- og Hellemo-området, Nordland med vegetasjonskart i 1:10 000. 122 s., 1 pl. kr 60.-
- 2 Gjærevoll, O. Oversikt over flora og vegetasjon i Trollheimen. 42 s. kr 20.-
- 3 Torbergesen, E. M. Myrundersøkelser i Buskerud i forbindelse med den norske myrreservatplanen. 104 s. kr 40.-
- 4 Aune, E. I., S. Aa. Hatlelid & O. Kjærem. Botaniske undersøkingar i Eiterådalen, Vefsn og Krutvatnet, Hattfjelldal. 58 s., 1 pl. kr 40.-
- 5 Baadsvik, K., T. Klokk & O. I. Rønning (red.). Fagmøte i vegetasjonsøkologi på Kongsvoll, 16.3.1980. 279 s. kr 60.-
- 6 Aune, E. I. & J. I. Holten. Flora og vegetasjon i vestre Grødalen, Sunndal kommune, Møre og Romsdal. 40 s., 1 pl. kr 40.-
- 7 Sæther, B., T. Klokk & H. Taagvold. Flora og vegetasjon i Gaulas nedbørfelt, Sør-Trøndelag og Hedmark. Botaniske undersøkelser i 10-årsverna vassdrag. Delrapport 2. 154 s., 3 pl. kr 60.-
- 1981 1 Moen, A. Oppdragsforskning og vegetasjonskartlegging ved Botanisk avdeling, DKNVS, Museet. 49s. kr 20.-
- 2 Sæther, B. Flora og vegetasjon i Nesåas nedbørfelt, Nord-Trøndelag. Botaniske undersøkelser i 10-årsverna vassdrag. Delrapport 3. 39 s. kr 40.-
- 3 Moen, A. & L. Kjelvik. Botaniske undersøkelser i Garbergselva/Rotla-området i Selbu, Sør-Trøndelag, med vegetasjonskart. 106 s., 2 pl. kr 60.-
- 4 Kofoed, J.-E. Forsøk med kalibrering av ledningsevne målere. 14 s. kr 20.-
- 5 Baadsvik, K., T. Klokk & O.I. Rønning (red.). Fagmøte i vegetasjonsøkologi på Kongsvoll 15.-17.3.1981. 261 s. kr 60.-
- 6 Sæther, B., S. Bretten, M. Hagen, H. Taagvold & L. E. Vold. Flora og vegetasjon i Drivas nedbørfelt, Sør-Trøndelag. Botaniske undersøkelser i 10-årsverna vassdrag. Delrapport 4. 127s. kr 60.-
- 7 Moen, A. & A. Pedersen. Myrundersøkelser i Agderfylkene og Rogaland i forbindelse med den norske myrreservatplanen. 252 s. kr 60.-
- 8 Iversen, S. T. Botaniske undersøkelser i forbindelse med generalplanarbeidet i Frøya kommune, Sør-Trøndelag. 63 s. kr 40.-
- 9 Sæther, B., J.-E. Kofoed & T. Øiaas. Flora og vegetasjon i Ognas og Skjækraas nedbørfelt, Nord-Trøndelag. Botaniske undersøkelser i 10-årsverna vassdrag. Delrapport 5. 67 s. kr 40.-
- 10 Wold, L. E. Flora og vegetasjon i Toåas nedbørfelt, Møre og Romsdal og Sør-Trøndelag. Botaniske undersøkelser i 10-årsverna vassdrag. Delrapport 6. 58 s. kr 40.-
- 11 Baadsvik, K. Flora og vegetasjon i Leksvik kommune, Nord-Trøndelag. 89 s. kr 40.-
- 1982 1 Selnes, M. & B. Sæther. Flora og vegetasjon i Sørlivassdraget, Nord-Trøndelag. Botaniske undersøkelser i 10-årsverna vassdrag. Delrapport 7, 95 s. kr 40.-
- 2 Nettelbladt, M. Flora og vegetasjon i Lomsdalsvassdraget, Helgeland i Nordland. Botaniske undersøkelser i 10-årsverna vassdrag. Delrapport 8. 60 s. kr 40.-
- 3 Sæther, B. Flora og vegetasjon i Istras nedbørfelt, Møre og Romsdal. Botaniske undersøkelser i 10-årsverna vassdrag. Delrapport 9. 19 s. kr 20.-
- 4 Sæther, B. Flora og vegetasjon i Snåsavatnet, Nord-Trøndelag. Botaniske undersøkelser i 10-årsverna vassdrag. Delrapport 10. 31 s. kr 20.-
- 5 Sæther, B. & A. Jacobsen. Flora og vegetasjon i Stjørdalselvas og Verdalselvas nedbørfelt, Nord-Trøndelag. Botaniske undersøkelser i 10-årsverna vassdrag. Delrapport 11. 59 s. kr 40.-
- 6 Kristiansen, J. N. Registrering av edellauvskoger i Nordland. 129 s. kr 40.-
- 7 Holten, J.I. Flora og vegetasjon i Lurudalen, Snåsa kommune, Nord-Trøndelag. 76 s., 2 pl. kr 60.-
- 8 Baadsvik, K. & O.I. Rønning (red.). Fagmøte i vegetasjonsøkologi på Kongsvoll 14.-16.3.1982. 259 s. kr 60.-
- 1983 1 Moen, A. og medarbeidere. Myrundersøkelser i Nord-Trøndelag i forbindelse med den norske myrreservatplanen. 160 s. kr 40.-
- 2 Holten, J. I. Flora- og vegetasjonsundersøkelser i nedbørfeltene for Sanddøla og Luru i Nord-Trøndelag. 148 s. kr 40.-
- 3 Kjærem, O. Fire edellauvskogskokaliteter i Nordland. 15 s. kr 20.-
- 4 Moen, A. Myrundersøkelser i Sør-Trøndelag og Hedmark i forbindelse med den norske myrreservatplanen. 138 s. kr 40.-
- 5 Moen, A. & T. Ø. Olsen. Myrundersøkelser i Sogn og Fjordane i forbindelse med den norske myrreservatplanen. 37 s. kr 20.-
- 6 Andersen, K. M. Flora og vegetasjon ved Ormsetvatnet i Verran, Nord-Trøndelag. 34 s., 1 pl. kr 40.-
- 7 Baadsvik, K. & O.I. Rønning (red.). Fagmøte i vegetasjonsøkologi på Kongsvoll 7.-8.3. 1983. 131 s. kr 40.-
- 1984 1 Krovoll, A. Undersøkelser av rik løvskog i Nordland, nordlige del. 40 s. kr 20.-
- 2 Grammo, A. Rike løvskoger på Ofotfjordens nordside. 46 s. kr 20.-
- 3 Andersen, K. M. Flora og vegetasjon i indre Visten, Vevelstad, Nordland. 52 s., 1 pl. kr 60.-
- 4 Holten, J. I. Flora- og vegetasjonsundersøkelser i Raumavassdraget, med vegetasjonskart i M 1:50 000 og 1:150 000. 141 s., 2 pl. kr 60.-
- 5 Moen, A. Myrundersøkelser i Møre og Romsdal i forbindelse med den norske myrreservatplanen. 86s. kr 40.-
- 6 Andersen, K. M. Vegetasjon og flora i øvre Stjørdalsvassdraget, Meråker, Nord-Trøndelag. 83 s., 2 pl. kr 60.-
- 7 Baadsvik, K. & O.I. Rønning (red.). Fagmøte i vegetasjonsøkologi på Kongsvoll 18.-20.3.1984. 107 s. kr 40.-
- 1985 1 Singsaas, S. & A. Moen. Regionale studier og vern av myr i Sogn og Fjordane. 74 s. kr 40.-
- 2 Bretten, S. & A. Moen (red.). Fagmøte i vegetasjonsøkologi på Kongsvoll 1985. 139 s. kr 40.-
- 1986 1 Singsaas, S. Flora og vegetasjon i Ormsetområdet i Verran, Nord-Trøndelag. Supplerende undersøkelser. 22 s. kr 20.-
- 2 Bretten, S. & O.I. Rønning (red.). Fagmøte i vegetasjonsøkologi på Kongsvoll 1986. 132 s. kr 40.-
- 1987 1 Bretten, S. & O.I. Rønning (red.). Fagmøte i vegetasjonsøkologi på Kongsvoll 1987. 63 s. kr 40.-

- 1988 1 Bretten, S. & O.I. Rønning (red.). Fagmøte i vegetasjonsøkologi på Kongsvold 1988. 133 s. kr 40.-
- 1989 1 Wilmann, B. & A. Baudouin. EDB-basert framstilling av botaniske utbredelseskart. 21 s. + 10 kart. kr 40.-
 2 Bretten, S. & O.I. Rønning (red.). Fagmøte i vegetasjonsøkologi på Kongsvold 1989. 136 s. kr 40.-
- 1990 1 Singsaas, S. Botaniske undersøkelser i vassdrag i Trøndelag for Verneplan IV. 101 s. kr 40.-
- 1991 1 Singsaas, S. Konesjonspålagte botaniske undersøkelser i reguleringssonen ved Storglomvatnet, Meløy, Nordland. 33 s. kr 20.-
 2 Bretten, S. & A. Krovoll. Fagmøte i vegetasjonsøkologi på Kongsvold 1990 og 1991. 168 s. kr 60.-
- 1992 1 Bretten, S. & A. Krovoll. Fagmøte i vegetasjonsøkologi på Kongsvold 1992. 100 s. kr 40.-



ISBN 82-7126-481-8
ISSN 0802-2992