



Norges teknisk-
naturvitenskapelige universitet
Vitenskapsmuseet



Rapport botanisk serie 1997-1

Fagmøte i vegetasjonsøkologi på Kongsvoll 1996

Redigert av Eli Fremstad



"Norges teknisk-naturvitenskapelige universitet, Vitenskapsmuseet, Rapport, botanisk serie" inneholder stoff fra det fagområdet og det geografiske ansvarsområdet som Vitenskapsmuseet representerer. Serien bringer stoff som av ulike grunner bør gjøres kjent så fort som mulig. I en del tilfeller kan det være foreløpige rapporter, og materialet kan senere bli bearbeidet for videre publisering. Det tas også inn foredrag, utredninger o.l. som angår museets arbeidsfelt. Serien er ikke periodisk, og antall nummer pr. år varierer. Serien startet i 1974, og det finnes parallelle arkeologiske og zoologiske serier fra Vitenskapsmuseet. Serien har flere ganger skiftet navn: "K. norske Vidensk. Selsk. Mus. Rapp. Bot. Ser. (1974-86, 89 nr.), "Univ. Trondheim Vidensk.mus. Rapp. bot. Ser." (1987-95, 21 nr.), og fra 1996 "NTNU Vitensk.mus. Rapp. bot. Ser."

Til forfatterne

Manuskripter

Manuskripter bør leveres som papirutskrift og som tekstfil på IBM-kompatibelt format, skrevet i Word Perfect (versjon 5.1 eller senere) eller Word (versjon 2.0 eller senere). Vitenskapelige slekts- og artsnavn kursiveres (eller understrekes). Manuskripter til rapportserien skal skrives på norsk, unntatt abstract (se nedenfor). Unntaksvis, og etter avtale med redaktøren, kan manuskripter på engelsk bli tatt inn i serien. Tekstfilen(e) skal inneholde en ren "brødtekst", dvs. med færrest mulig formateringskoder. Overskrifter skal ikke skrives med store bokstaver. Manuskriptet skal omfatte:

- 1 Eget ark med manuskriptets tittel og forfatterens/forfatternes navn. Tittelen bør være kort og inneholde viktige henvisningsord.
- 2 Et referat på norsk på maksimum 200 ord. Referatet innledes med bibliografisk referanse og avsluttes med forfatterens/forfatternes navn og adresse(r). Dersom et hefte inneholder flere selvstendige bidrag/artikler, skal hvert av disse ha referat og abstract.
- 3 Et abstract på engelsk som er en oversettelse av det norske referatet.

Manuskriptet bør forøvrig inneholde:

- 4 Et forord som ikke overstiger to trykksider. Forordet kan gi bakgrunnen for arbeidet det rapporteres fra, opplysninger om eventuell oppdragsgiver og prosjekt- og programtilknytning, økonomisk og annen støtte, institusjoner og enkeltpersoner som bør takkes osv.
- 5 En innledning som gjør rede for den faglige problemstillingen og arbeidsgangen i undersøkelsen.
- 6 En innholdsfortegnelse som viser stoffets inndeling i kapitler og underkapitler.
- 7 Et sammendrag av innholdet. Sammendraget bør ikke overstige 3 % av det øvrige manuskriptet. I spesielle tilfeller kan det i tillegg også tas med et "summary" på engelsk.
- 8 Tabeller leveres på separate ark og skrives i egen fil. I teksten henvises de til som "tab. 1" osv.

Litteraturhenvisninger

En oversikt over litteratur som det er henvist til i manuskriptteksten samles bakerst i manuskriptet under overskriften "Litteratur". Henvisninger i teksten gis som Rønning (1972), Moen & Selnes (1979) eller, dersom det er flere enn to forfattere, som Sæther et al. (1981). Om det blir vist til flere arbeider, angis det som "som flere forfattere rapporterer (Rønning 1972, Moen & Selnes 1979, Sæther et al. 1980)", dvs. forfatterne nevnes i kronologisk orden, uten komma mellom navn og årstall. Litteraturlisten ordnes i alfabetisk rekkefølge; det norske alfabetet følges: aa = å (utenom for nederlandske, finske og estniske navn), ö = ø osv. Flere arbeid av samme forfatter i samme år angis ved a, b, osv. (Elven 1978a, b). Tidsskriftnavn forkortes i samsvar med siste utgave av World List of Scientific Periodicals eller andre internasjonalt brukte forkortelser for tidsskriftnavn, eller navnene skrives fullt ut i tvilstilfeller.

Eksempler:

Tidsskrift/serie

Flatberg, K.I. 1993. *Sphagnum rubiginosum* (Sect. *Acutifolia*), sp. nov. - *Lindbergia* 18: 59-70.

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

Kapittel

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

Høeg, H.I. 1994. En pollenanalytisk undersøkelse av Tverrlisetri i Grimsdalen, Dovre kommune, Oppdal. - s. 193-200 i Mikkelsen, E. (red.) Fangstprodukter i vikingtidens og middelalderens økonomi. Universitetets Oldsaksamling Skr. Ny Rekke 18.

Monografi/bok

Bretten, S. 1973. Slekta *Draba* i Knutshø-Finshømrådet på Dovre. Sider ved dens systematikk og autøkologi. - Hovedfagsoppg. Univ. Trondheim. 113 s. Upubl.

Rønning, O.I. 1972. Vegetasjonslære. - Universitetsforlaget, Oslo. 101 s.

Illustrasjoner

Figurer (i form av fotografier, tegninger osv.) leveres separat, på egne ark, dvs. de skal ikke inkluderes eller monteres i brødteksten. Det skal henvises til dem i teksten som "fig. 1" osv., og på papirutskriften av manuskriptet skal det i venstre marg angis hvor i teksten figurene ønskes plassert. Strekfigurer, kartutsnitt o.l. figurer skal være trykkeferdige fra forfatterens hånd. Skal rapporten inneholde fargebilder, bør originale lysbilder (dias) leveres med manuskriptet.

Særtrykk

Hver forfatter får inntil 50 eksemplarer gratis. Flere eksemplarer kan bestilles til kostpris. Dersom en rapport er skrevet av flere enn to forfattere, blir antall gratis-eksemplarer redusert.

Utgiver

Norges teknisk-naturvitenskapelige universitet (NTNU)
Vitenskapsmuseet
7004 Trondheim
Telefon 73 59 22 60
Telefax 73 59 22 49

Redaktør: Eli Fremstad

Forsidebilder

Gulmøkkmose
Splachnum luteum
(foto: A. Moen)

Klåved
Myricaria germanica
(foto: E. Fremstad)

Furuskog og myr
Ledalen, Holtålen
(foto: T. Arnesen)

Grasmark med mogop
Pulsatilla vernalis
Dovrefjell
(foto: E. Fremstad)

Norges teknisk-naturvitenskapelige universitet
Vitenskapsmuseet
Rapport botanisk serie 1997-1

Fagmøte i vegetasjonsøkologi på Kongsvoll 1996

Redigert av Eli Fremstad

Rapporten er trykt i 350 eksemplarer
Trondheim

ISBN 82-7126-522-9
ISSN 0802-2992

Innhold	1
Forord.....	2
Populasjonsbiologi	
Arvid Odland: Reproduktive strategier hos klondannende arter	3
Bård Øyvind Solberg: Populasjonsbiologisk undersøkelse av bleikmyrklegg, <i>Pedicularis lapponica</i> , i Grødalen.....	25
Jorun Nyléhn & Ørjan Totland: Effekter av temperatur og forstyrrelse på reproduksjon hos den ett-årige fjelløyentrøst, <i>Euphrasia frigida</i> Pugsley, Finse	44
E. Gunilla Almered Olsson, Lars-Gunnar Reinhammar og Elisabeth Sørmealand: Biogeographical pattern and conservation biology of an endangered grassland plant species, <i>Pseudorchis albida</i> (Orchidaceae).....	49
Hanne Hegre Grundt, Liv Borgen og Reidar Elven: Variasjon i morfologi og habitatvalg hos fjellarve <i>Cerastium alpinum</i> L.....	57
Heidi Solstad, Reidar Elven og Odd Stabbetorp: Habitatvalg og demografi hos de sørnorske fjellvalmueene (<i>Papaver radicum</i>).....	67
Lars-Gunnar Reinhammar: Genetisk variation hos huvudstarr och renstarr i Sverige och Norge. Preliminära resultat	88
Arealbruk i vid mening	
Bolette Bele og E. Gunilla Almered Olsson: Det historiske perspektivet som redskap for bevaring av biologisk mangfold - eksempel fra det norske seterlandskapet.....	94
Bodil Wilmann: Effekter av brenning og kutting på dvergbjørkhei. Et seksårs forsøk på Dovre.....	99
Ingvald Røsberg: Miljøtiltak i skog. Effekter av kalking og vitalitetsgjødsling i et furubestand på Gangseimoen, Åmli i Aust-Agder	105
Vegetasjonsøkologi	
Ole Reidar Vetaas: Forholdet mellom mikro- og meso-skala gradienter i et morenelandskap, Bødalen i Sør-Norge	119
Idar Reistad: Horisontale gradienter i ekstremrabbar frå innland til kust ved Sognefjorden	120
John-Arvid Grytnes: Artsrikdom i forhold til biomasse. Et kort resymé av noen foreløpige resultater	126
Reidar Elven: Overordnet struktur i nordnorsk havstrandvegetasjon	129
Vegetasjonskartlegging	
Olav Balle: Evaluering av satellitt-tolkning av arealklassifikasjon (CORINE).....	153
Plantesamling og vegetasjon	
Odd Vevele: Vegetasjonstypar i Ivar Aasen sitt landskapsrom. Om Ivar Aasen som botanikar og om karplantane i plantesamlinga hans	164
Program.....	173
Deltakerliste	175

Forord

Det syttende fagmøte i vegetasjonsøkologi på Kongsvoll ble holdt 25-26. mars 1996. På møtet deltok tretti botanikere fra universiteter, høyskoler og forskningsinstitutter. Tjueto presentasjoner viste et snitt av aktiviteten i de botaniske miljøene i Norge. Sju foredrag og én video tok opp populasjonsbiologiske emner, ett var innen vegetasjonskartlegging, elleve innen ulike aspekter av vegetasjonsøkologi, og to dreide seg om plantesamlinger/herbarier. I dette heftet er 16 av bidragene trykt. Foredragene ble holdt på norsk eller svensk; ett blir her trykt i engelsk språkdrakt.

Under møtet ble det gitt en kort orientering om arbeidet til «European Vegetation Survey» (EVS) av Odd Eilertsen.

Trondheim, februar 1997

Eli Fremstad
styrer Kongsvoll biologiske stasjon

Reproduktive strategier hos klondannende arter

Arvid Odland

Referat

Odland, A. 1997. Reproduktive strategier hos klondannede arter. - NTNU Vitensk.mus. Rapp. bot. Ser. 1997-1: 3-24.

Denne artikkelen gir en oversikt over kunnskap om mønstre i ressursallokering (reproduktiv investering - Ri) hos arter med både kjønnnet og vegetativ formering, med vekt på klondannede arter.

To ulike modeller blir foreslått for å vise forholdet mellom ressursallokering ved seksuell og aseksuell formering, og hvordan disse kan endres langs miljøgradienter. En modell antar at det er konstant forhold mellom ressursene som fordeles til seksuelle og aseksuelle strukturer. Den andre modellen antar at det er en direkte trade-off mellom seksuell og aseksuell allokering, og at en plante derfor kan forandre reproduksjonsstrategi langs en miljøgradient.

Det blir gitt en oversikt over undersøkelser av arters variasjon i allokering til seksuelle og aseksuelle strukturer langs ulike miljøgradienter (sommertemperatur, jordfuktighet og næring, lys, vanddybde, vegetasjonsperiodens lengde, tetthet og konkurranse, stabilitet og suksesjon og komplekse gradienter).

Arvid Odland, Høgskolen i Telemark, Institutt for natur- og miljøvern, 3800 Bø

Abstract

Odland, A. 1997. Reproductive strategies of clonal species. - NTNU Vitensk.mus. Rapp. bot. Ser. 1997-1: 3-24.

The present paper is a review of knowledge related to resource allocation (reproductive effort - Ri) patterns in species which exhibit both sexual and vegetative reproduction, with an emphasize on clonal species.

Two different models have been suggested to show the relationship between sexual and asexual reproductive effort, and how these may change along environmental gradients. One model assumes that there is a constant relation between resources allocated to sexual and asexual structures. The other model assumes that there is a direct trade-off between sexual and asexual reproduction, and therefore a plant may change reproductive mode along an environmental gradient.

Investigations showing intraspecific variation in allocation to sexual and asexual structures along different environmental gradients (summer temperature, soil moisture and richness, light, water depth, length of vegetation season, density and competition, stability and succession, and complex gradients) are reviewed.

Arvid Odland, Telemark College, N-3800 Bø, Norway

Innledning

Tenk deg et frø eller en spore som spirer og utvikles til et forplantningsdyktig individ. Dette er en flerårig art, og den har mulighet til å spre seg både vegetativt (aseksuelt, f.eks. ved å danne en klon) og med frø eller sporer (seksuelt). Vi vet at reproduksjon (formerings) krever energi, og planten har kanskje ikke energi nok til å satse på begge disse reproduktive strategiene. Hvilken strategi vil den så "velge"?

For å kunne forstå hvordan og hvorfor en plante investerer ressurser til henholdsvis vegetativ og seksuell reproduksjon, er det

nødvendig å ha kjennskap til fordeler og ulemper ved disse reproduksjonsstrategiene, forskjeller i ressursbehov og om det "internt" er et konkurranseforhold mellom dem. Er forholdet mellom strategiene konstant (genetisk bestemt) eller varierer allokeringen avhengig av økologiske forhold? Slike temaer er belyst i en rekke arbeider og lærebøker.

Salisbury (1942: 214) påpeker i sitt standardverk om planters reproduktive kapasitet at ytre faktorer kan indusere enten større frøproduksjon eller vegetativ vekst hos de artene som har mulighet til begge formeringsmåtene. Men han understreker at ulike arter kan

ha ulik grad av plastisitet, og derfor er mange mer eller mindre spesialisert til den ene av metodene.

Ifølge Primack (1979) burde plantene, ideelt sett, produsere både frø/sporer som sikrer spredning av dens gener til andre lokaliteter og samtidig øke sin populasjon lokalt ved vegetativ reproduksjon, samtidig som den må investere tilstrekkelig ressurser til vedlikehold og til å øke egen biomasse. I naturlige omgivelser er dette som oftest ikke mulig, og kompromisser må til. For en art vil det være gunstig å ha mer enn én måte å utvikle og spre avkom på. Grime (1979) hevder at en arts økologiske amplitude i stor grad påvirkes av hvor mange regenerative strategier den kan benytte. Abrahamson (1980) skriver at en kombinasjon av seksuell og aseksuell reproduksjon vil gi en plante optimal tilpasning, og den optimale balansen mellom disse avhenger av en rekke biotiske og abiotiske miljøfaktorer.

I Norge var Resvoll (1917, 1925, 1929) med sine arbeider om fjellplanters tilpasninger til vanskelige miljøforhold en pioner på dette feltet. Etter den tid har det imidlertid vært forsket lite på reproduktive strategier her.

Jeg vil her presentere noe av den kunnskapen som foreligger når det gjelder reproduktive strategier hos arter som kan reproducere seg både seksuelt og vegetativt. Hovedvekten vil her bli lagt på blomsterplanter, og da spesielt de som formerer seg med utløpere eller rhizomer.

Reproduktiv investering (R_i)

Det kreves energi for at en vellykket reproduksjon skal finne sted. I de senere årene har det vært forsket mye på næringsallokeringen innen planter, og hvordan en skal kunne kvantifisere hvor mye ressurser som kreves under reproduksjonen (Abrahamson 1979). Reproductiv investering (R_i) (engelsk: Reproductive effort) er et meget sentralt begrep når det gjelder forskning på planters reproduksjon. R_i defineres vanligvis som forholdet (oftest

angitt i %) mellom plantenes totale biomasse og biomassen av reproduktive strukturer, og er ment å angi hvor mye av nettoassimilasjonen som overføres (allokeres) til de reproduktive strukturene (Reekie & Bazzaz 1987a).

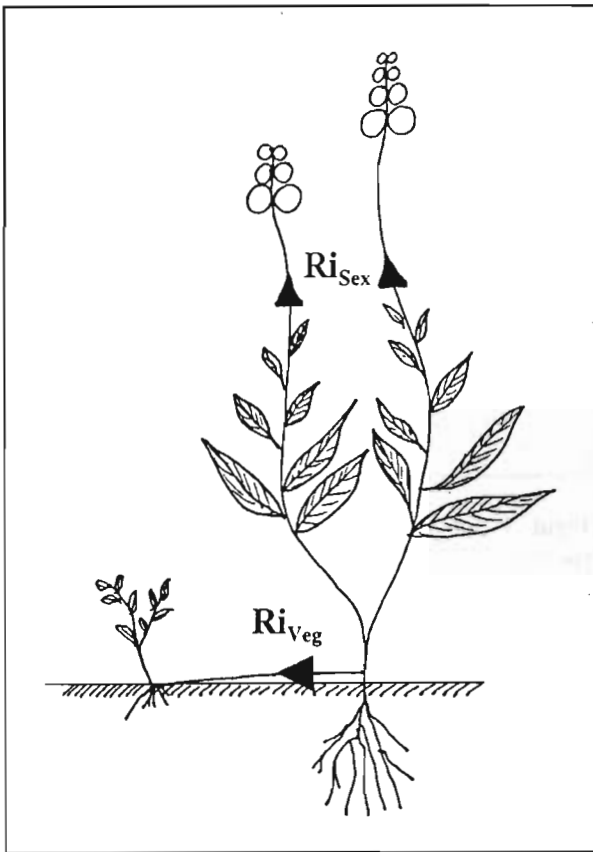
En plante består av blomster, blad, stamme/stengel, rot, utløpere og rhizomer. "Drivstoffet" (assimilasjonsproduktene) dannes i de grønne delene, vesentlig i bladverket, og de brukes til essensielle livsfunksjoner som vekst, vedlikehold og reproduksjon. Det som har spesiell interesse i denne sammenhengen, er hvordan næringsstoffer allokeres fra "produksjonsstedet" til blomster og andre strukturer som må utvikles for at planten skal kunne reproducere seksuelt ($R_{i\text{Sex}}$) og/eller til utvikling av strukturer som danner nye planter aseksuelt ($R_{i\text{Veg}}$). Dette er vist skjematisk i figur 1.

De fleste arter høyere planter har kvalitativt noenlunde like behov for ressurser til vekst og reproduksjon, men de varierer sterkt når det gjelder hvor mye som benyttes til henholdsvis vekst, vedlikehold og reproduksjon (Bazzaz et al. 1987, Chapin et al. 1987). Hver av disse strukturene blir bygd opp av et kompleks av ressurser som inkluderer bl.a. karbon-, nitrogen- og fosfor-forbindelser.

R_i er blitt kvantifisert i mange ulike "verdier", f.eks. mengde tørrstoff, kalorier, karbon, nitrogen, kalium og andre elementer (Lovett Doust 1989). Ut fra detaljerte undersøkelser av elementenes fordeling i planter konkluderte Abrahamson & Caswell (1982) med at det er umulig å peke på ett enkelt element som generelt sett best kvantifiserer den ressursallokeringen som gav grunnlag for reproduksjonen. Undersøkelsene viste imidlertid at det er en høy korrelasjon mellom biomasse og energiallokering.

Når i utviklingen initieres reproduksjonen?

Det er stor forskjell fra art til art når det gjelder i hvilket stadium i utviklingen repro-



Figur 1. En plante produserer en viss mengde ressurser, og en begrenset del av disse kan brukes til reproduksjon (Ri_{Tot}). Disse ressursene kan allokeres til seksuelle strukturer (Ri_{Sex}) (blomster, frø o.l.) og/eller aseksuelle strukturer (Ri_{Veg}) (utløpere, rhizomer) som i begge tilfeller kan gi opphav til nye individer.

duksjonen initieres (Paltridge & Denholm 1974). Dette er nok i stor grad genetisk betinget, men det er også påvist intraspesifikke forskjeller som i mange tilfeller er korrelert med økologiske forhold.

Planter må vanligvis oppnå en viss terskelverdi (alder eller størrelse) før ressurser allokeres til reproduktive strukturer. Thompson & Beattie (1981) fant at både *Viola blanda* og *V. rostrata* måtte oppnå en viss størrelse (henholdsvis 0,07 g og 0,2 g målt som tørrvekt) før utløpere eller frø ble produsert.

Størrelsen av Ri avhenger av den totalt akkumulerte biomassen (nettoassimilasjonen minus det som forbrukes til vekst og vedlikehold av plantene) (Pitelka et al. 1985, Percy et al. 1987). For mange arter er det påvist en

nær sammenheng mellom plantens størrelse og dens reproduktive investering (Douglas 1981, Kawano et al. 1982, Samson & Werk 1986). Grace & Wetzel (1982) fant en lineær sammenheng mellom total bio-masse av breitt dunkjevle *Typha latifolia*, og smalt dunkjevle *T. angustifolia*, og biomassen av seksuelle strukturer (r^2 henholdsvis 0,779 og 0,530).

Forskjeller mellom ettårige og flerårige arter

Det kan være meget stor forskjell mellom ulike arter når det gjelder i hvor stor grad de investerer i reproduksjon. Det er velkjent at ettårige arter har høy reproduktiv investering (Ri_{Ann}), mens flerårige har lavere årlig investering i reproduksjon (Ri_{Per}). Ved å telle antall blomster og frukter fant Abrahamson (1979) at midlere, totale reproduktive investering (Ri_{Tot}) for ettårige arter var signifikant større enn hos flerårige (20 % mot 12 %). Tilsvarende fant Struik (1965) at forholdet mellom midlere Ri_{Ann} og Ri_{Per} var henholdsvis 25 % mot 9 % i skog og 28 % mot 10 % i åpne habitater. Ved en annen beregningsmåte fant Primack (1979) at hos flerårige kjempearter, *Plantago* spp. var det i middel 1,6 mg frø per 10 cm² bladoverflate, mens det for ettårige var 2,3 mg frø per 10 cm² bladoverflate. Hickman (1977) påviste at den ettårige arten *Polygonum kelloggii* kunne investere opp til 76 % av netto assimilasjon i frøproduksjon.

Dette forholdet kan betraktes som en parallel til den generelle forskjellen mellom r- og K-selekterte arter i dyreriket (MacArthur & Wilson 1967, Gadgil & Solbrig 1972). De K-selekterte organismene omfatter arter med lang levetid og som bruker en relativt liten andel av energien til reproduksjon (tilsvarer flerårige plantearter), mens de r-selekterte har et kort livsløp og investerer mye av sin energi på reproduksjon (tilsvarer ettårige arter). Det er nå antatt at de fleste organismer faller ett eller annet sted mellom disse to seleksjonstypene som representerer evolusjonistiske ytterpunkter (Grime 1979).

Willson (1983) hevder imidlertid at dersom Ri_{Sex} og Ri_{veg} summeres for en flerårig art, så vil dens Ri_{Tot} ligge innenfor verdier for Ri for ettårige arter.

Sammenheng mellom assimilasjon, vekstrate og Ri

Chabot (1978) fant at reproduksjon og vekst hos jordbær, *Fragaria vesca*, var nær korrelert med netto fotosyntese. Forsøk viste at andelen av biomasse allokert til reproduksjon ble redusert dersom totalt akkumulert biomasse ble redusert. En kan med stor sikkerhet anta at det er et lineært forhold mellom netto assimilasjon og Ri , men at den må overskride en viss terskel før planten begynner å allokere ressurser til reproduksjon, som vist skjematisk i figur 2.

Bazzaz et al. (1987) hevder at forskjeller i Ri mellom ulike arter henger sammen med forskjeller i relativ vekstrate. Hurtigvoksende arter (ofte på rikt substrat) har større Ri enn seintvoksende arter. Innen en art synes imidlertid Ri å være uavhengig av vekstraten.

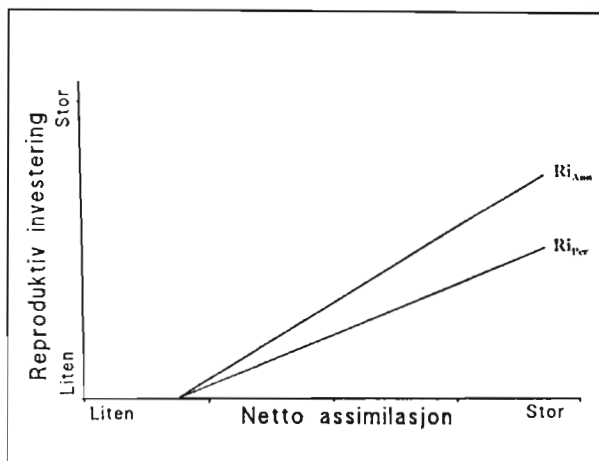
Generell modell for variasjon i reprodktiv investering langs miljøgradienter

Siden det, generelt sett, er en unimodal sammenheng mellom fotosyntesen og viktige miljøgradienter, må vi anta at det også er en tilsvarende sammenheng mellom Ri og de samme miljøgradientene. Denne sammenheng er skjematisk framstilt i figur 3.

Der ressurstilgangen er knapp, vil en finne at plantene overlever, men vanligvis uten å reprodusere. Det blir derfor hevdet at en naturlig utbredelsesgrense faller sammen med artens fysiologiske nisje og ikke dens reproduktive nisje (Chabot 1978, Stott 1981). Dette er vist for bl.a. bergflette *Hedera helix* (Iversen 1944), heisiv *Juncus squarrosus* (Pearsall 1950) og lind *Tilia cordata* (Pigott & Huntley 1981).

Typer av aseksuell reproduksjon

Det skilles ofte mellom to prinsipielt forskjellige aseksuelle reproduksjonsmåter:



Figur 2. En kan anta at det er et lineært forhold mellom netto assimilasjon og Ri_{Tot} . Generelt sett har ettårige arter (annuelle) høy reprodktiv investering (Ri_{Ann}) mens flerårige (perenne) har lavere (Ri_{Per}).

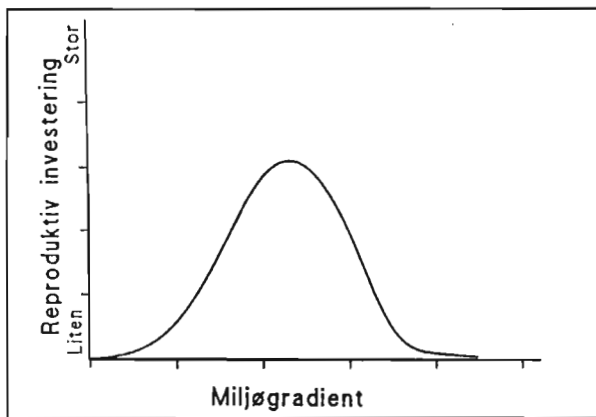
1) Agamospermi omfatter alle typer av aseksuell reproduksjon som kan betraktes som "erstatninger" for seksuell reproduksjon med frø (Stebbins 1950). Den kan enten være fakultativ, obligat eller pseudogam (ingen befruktning finner sted, men pollinering er likevel nødvendig for at frø skal utvikles).

2) Vegetativ reproduksjon omfatter andre strukturer enn de som spredningsmessig fungerer som frø eller sporer. Vegetativt reprodukerende arter er ofte klondannende, og noen av de vanligste av slike typer eller strukturer er nevnt nedenfor.

a) Utløpere (stolons, runners). Disse er lange, tynne stammer som kryper langs jordoverflaten og som kan utvikle adventive røtter og produsere nye skudd. Eksempler er jordbær *Fragaria vesca* og teiebær *Rubus saxatilis*.

b) Rhizomer er funksjonelt lik utløpere, men finnes under jordoverflaten. De har vanligvis sterkt reduserte blader og er vanlige hos bregner og f.eks. engrapp *Poa pratensis*, skvallerkål *Aegopodium podagraria*, og gullris *Solidago virgaurea*.

c) Røtter og stammer som produserer nye skudd (suckers, sprouts) f.eks. kirsebær, eple og solbær. Andre produserer lange, tynne horisontale røtter som sender opp nye skudd, f.eks. osp *Populus tremula*, og bjørk *Betula pubescens*. Andre kan danne adventive røtter på greiner der nye skudd vokser fram fra



Figur 3. Modell for variasjon i reprodutiv investering (R_i) hos en plante langs en miljø-gradient. Ut fra forutsetningen i figur 1, og det forhold at assimilasjonen hos en art viser en unimodal sammenheng med variasjonen langs en viktig miljøgradient, kan en anta at R_i viser samme unimodale respons.

sideknopper, f.eks. bringebær *Rubus idaeus*.

Avkom dannet ved seksuell reproduksjon er genetisk forskjellig fra opphavet (genet). Ved aseksuell reproduksjon er imidlertid avkommet genetisk likt opphavet (ramet).

For seksuelt reprodusernde arter må det i tillegg til frøet ofte også investeres i "PR-tiltak" som blomsterdekke, nektar, samt forskjellige bygningstrekk hos frukter og frø som letter spredningen. Hos dioike (særkjønnete) arter kan det være stor forskjell mellom den energimengden som hann- og hunnplanter investerer i seksuelle strukturer, men generelt sett investerer rene hunnplanter mer til reproduksjon enn rene hannplanter. Innen en populasjon vil reproduksjonsraten avhenge av både utviklingen av hann- og hunnblomstene, men det er vanskelig å forske på den hannlige funksjonen da det er problemer med å kvantifisere hannlig fertilitet (Snow & Lewis 1993). Putwain & Harper (1972) fant at hannplanter av småsyre *Rumex acetosella*, investerte mindre ressurser i seksuell reproduksjon og mer i aseksuell reproduksjon enn hunnplanter.

Fordeler og ulemper ved henholdsvis seksuell og aseksuell reproduksjon

Ifølge Williams & Mitton (1973) har de

fleste som har studert reproduksjon ut fra et evolusjonistisk synspunkt, forkastet muligheten for at seksuell reproduksjon kan være mer gunstig enn aseksuell reproduksjon når det gjelder å gi avkommet en umiddelbar overlevelsesfordel. Betydningen av seksuell reproduksjon ligger vesentlig i en langsiktig effekt på et evolusjonspotensiale eller en mulig gruppeoverlevelse. Maynard Smith (1971) konkluderer med at seksuell reproduksjon er ca 50 % i disfavør i forhold til aseksuell reproduksjon. Williams (1975) hevder at seksuell reproduksjon primært er en tilpasning til muligheten for at avkom vil kunne møte endrete og uforutsigbare miljøforhold.

Betydningen av vegetativ reproduksjon for å opprettholde lokale populasjoner er godt dokumentert (Abrahamson 1980). Der både vegetative og seksuelle avkom opptrer samtidig, vil de vegetative utvikles umiddelbart, og raskt utvikles til voksne individ. Ved vegetativ reproduksjon blir avkommet "subsidiert" av morplanten, ofte til det nye individet har kommet relativt langt i sin utvikling. Rameten kan spres til gunstige mikrohabitater et stykke vekk fra morplanten, og dette gir den et konkurransefortrinn framfor planter som må utvikles fra frø eller sporer (gametofytter). Det blir ofte påpekt at urter som vokser i skyggefulle omgivelser, der lysforholdene ikke kan bedres ved at planten vokser i høyden, har utviklet ulike former for vegetativ formering (Waller 1988), og blomstringen blir ofte begrenset, unntatt i åpninger med bedre lystilgang (Salisbury 1942). Klondannelse blir også hevdet å være en tilpasning til næringsfattig voksesteder.

Vegetativ reproduksjon er generelt sett mer vanlig hos evolusjonistisk primitive planter (sporeplanter) enn hos frøplanter, men også klondannende angiospermer kan være svært viktige komponenter i mange ulike plante-samfunn. Noen av de klondannende artene har en meget stor geografisk utbredelse. De kan ha en velutviklet evne til nykolonisering og kan danne store bestander som kan bli

svært gamle og redusere etableringen av andre arter (Cook 1983). Det er beregnet levealdre for en rekke klondannende arter (Cook 1983): f.eks. einstape *Pteridium aquilinum*, 1400 år rødsvingel *Festuca rubra*, sauesvingel *Festuca ovina*, og krattlodnegras *Holcus mollis*, minst 1 000 år, og osp (kanadisk) *Populus tremuloides*, minst 10 000 år.

En del viktige forskjeller mellom seksuell og aseksuell reproduksjon er gjengitt i tabell 1.

Kostnader ved reproduksjon

Undersøkelser indikerer at den energimengden som kreves for å oppnå en vellykket reproduksjon (**Ri**) varierer fra art til art. Men trolig er det i stor grad definisjonen av "reproduksjon" som gir seg utslag i såpass ulike vurderinger av ressurskravene ved reproduksjon som sitatene fra Willson (1983) og Reekie (1991) tyder på. Willson (1983) skriver: "When a plant initiates reproduction, it begins an investment of considerable magnitude." Reekie (1991) har et mer nyanisert syn, og skriver: "Some recent studies of the effect of seed production on growth suggest that the cost of reproduction is highly variable and in some circumstances negligible."

Det har, som nevnt tidligere, vært benyttet flere måter å beregne **Ri** på (Bazzaz & Reekie 1985). Mest vanlig har det vært å beregne ressursbruken (næringsallokeringen) ved å

måle biomassen i ulike organer, altså den næringen som er allokert til en spesiell funksjon. Det er i denne sammenhengen fokusert på biomassen i reproduktive organ (blomster, frukter, frø) i forhold til vegetativ masse (blader, stamme, rot) som måles i en fullvoksen plante. Denne metoden er basert på to forutsetninger: at biomassefordelingen reflekterer allokeringen av begrensede ressurser og at de forskjellige funksjonene er begrenset av de samme ressursene (Bazzaz et al. 1987).

Tabell 2 sammenstiller resultatene av relative verdier av den energimengden (biomassen) som er allokert til ulike seksuelle og vegetative reproduktive strukturer.

Medfører reproduksjon ett år redusert vekst og reproduksjon påfølgende år?

Allerede på 1800-tallet fant en ved eksperimentelle undersøkelser at reproduksjon "konkurrerte" med vegetative funksjoner som vedlikehold og vekst. Mattiolo (1899) viste at ved å motvirke blomstring kunne en forlenge arters livsløp og vekst, og Molisch (1930) karakteriserer ressursbruken i forbindelse med reproduksjon som "Erschöpfungstod" (utmattelsedød) (sitert fra Bazzaz et al. 1987).

Flere undersøkelser viser at reproduksjon ett år kan redusere reproduksjonen det påfølgende år, og hos enkelte arter medfører den også redusert vekst og endog død (Willson 1983, Waller 1988). Thomas & Dale (1975)

Tabell 1. Forventa forskjeller mellom aseksuelt og seksuelt produsert avkom (etter Williams 1975).

Aseksuelt avkom	Seksuelt avkom
Genetisk lik foreldrene	Genetisk ulik foreldrene
Produsert kontinuerlig, eller sesongvis	Begrenset til sesonger
Utvikles nær foreldrene	Betydelig spredning
Avkommet utvikles umiddelbart	Det vil være større eller mindre tidsforskjell mellom frøproduksjon og spiring
Utvikles mer direkte til det reproduktive stadiet	Utvikles mer gradvis gjennom et ikke-reproduktiv stadium
Avkommet møter et miljø som er i samsvar med genotypen (den arvelige tilpassningen)	Avkommet møter et miljø som ikke er i samsvar med genotypen (den arvelige tilpassningen)
Liten dødsrate	Stor dødsrate

Tabell 2. Størrelsen på Ri_{Sex} (ressurser brukt til seksuell reproduksjon), Ri_{Veg} (ressurser brukt til vegetativ reproduksjon) og Ri_{Tot} (total reprodutiv investering) hos endel undersøkte arter. (a) = Grad av tetthet. (b) = Midlere Ri for sju arter. Alle verdier i prosent av total biomasse. (c) = Ulike fuktighetsforhold, (d) = 7 Populasjoner, (e) = Ettårige arter.

Art - species	Ri_{Sex}	Ri_{Veg}	Ri_{Tot}	Kilde - Reference
Tussilago Lav	4,9	15,2	7-28	Ogden 1974
farfara (a) Medium	4,5	14,7		
Høy	4,9	10,0		
Cirsium arvense	6,7	15,1		Bostoc & Benton 1979
Flerårige urter (b)	9			Struik 1965
Senecio vulgaris (e)	18-24			Harper & Ogden 1970
Onoclea sensibilis			10,4-15,3	Lacey, i Cousens 1988
Lupinus arborus			26	Pitelka 1977
Solidago speciosa			opp til 35	Abrahamson & Gadgij 1973
	9,0	2,7		Werner 1976
Hieracium floribundum			34	Abrahamson 1979
			64-74	Thomas & Dale 1975
Ranunculus bulbosus			50-51	Sarukhan 1976
Ranunculus acris			48-60	Sarukhan 1976
Ranunculus repens	3,4-4,7	43-50	48-58	Sarukhan 1976
Taraxacum officinale	24,4	13,0		Bostoc & Benton 1979
Aster acuminatus (d)	0-5,9	30-35	35,7-41,8	Pitelka et al. 1980
Podophyllum peltatum		40		Sohn & Policansky 1977
Tussilago farfara	26,1	19,7		Bostoc & Benton 1979
Trientalis borealis	2	64,8		Anderson & Loucks 1973
Circaea (c) Tørt	6	13	19	Struik 1965
quadrisulcata Mesic	3	12	15	
Solidago nemoralis	7,5	0		Werner 1976
Solidago missouriensis	2,0	3,9		Werner 1976
Solidago canadensis	4,3	10,5		Werner 1976
Solidago graminifolia	9,6	14,1		Werner 1976
Trifolium repens	1,9	18,5	20,4	Turkington & Cavers 1978
Trifolium pratense			12,3	Turkington & Cavers 1978
Medicago sativa			0,4	Turkington & Cavers 1978
Medicago lupulina (e)	30,8		30,8	Turkington & Cavers 1978
Achillea millefolium	2,7	26,0		Bostoc & Benton 1979
Artemisia vulgaris	2,3	8,9		Bostoc & Benton 1979

fant at av de *Hieracium floribundum*-plantene som blomstret i en populasjon var 94 % i live ett år etter, men bare 5 % av dem blomstret. Abortering av blomsteranlegg var vanlig, og halvparten av alle de anleggene som ble initiert tidlig i juni var blitt abortert ved blomstringen i juli. Økt dødlighet som en følge av reproduksjon er påvist for bl. a. ulike grasarter. Mindre sannsynlighet for reproduksjon det påfølgende år er funnet f.eks.

hos tunrapp *Poa annua*, (Law 1979), *Podophyllum peltatum* (Berberidaceae) (Sohn & Policansky 1977), og bjørkearter *Betula* spp. (Gross 1972).

Sammenhengen er imidlertid ikke alltid like klar. For krypsoleie *Ranunculus repens*, fant Sarukhan (1974) ingen signifikant sammenheng mellom sannsynligheten for overlevelse hos reproduserende og ikke-reproduserende

planter, mens han for engsoleie *R. acris*, og knollsoleie *R. bulbosus*, fant at sannsynligheten for overlevelse var større hos reproduserende enn for ikke-reproduserende individer. Reekie & Bazzaz (1987a, b) fant at veksten av kveke *Elymus repens*, i liten grad ble påvirket av reproduksjonen. De viser imidlertid store forskjeller mellom genotyper og miljøforhold når det gjelder sammenhengen mellom ressurser allokert til reproduksjon og dens effekt på vegetativ aktivitet. De antar derfor at en art som har en relativt lite ressurskrevende reproduksjon kan allokere en større andel av sine ressurser til reproduksjon.

Ducker (1981, sitert fra Cook 1983) undersøkte netto vekst av *Viola blanda* fra ett år til det neste og plottet denne vekstfaktoren mot summen av antall produserte utløpere og frøkapsler på skuddet det første året. Han fant da en klar negativ sammenheng mellom produksjonen av utløpere og frø ett år, og den netto veksten av rameten det påfølgende året. Han utførte også en partiell korrelasjonsanalyse for å skille effektene av produksjonen av utløpere fra produksjonen av frøkapsler. Han fant at dersom en holder effekten av frøproduksjonen konstant, er produksjonen av utløpere negativt korrelert med netto produksjon ($r = -0,40$, $p < 0,001$), og likeledes dersom en holder effekten av veksten av utløpere konstant, er frøproduksjonen også negativt korrelert med netto produksjon ($r = -0,29$, $p < 0,001$).

Usikkerhet og feilkilder knyttet til kvantifisering av R_i

Det er imidlertid en rekke problemer og usikkerheter knyttet til målinger av R_i , og det skyldes vesentlig at det ikke alltid er like lett å skille klart mellom strukturer som bare har verdi i forbindelse med henholdsvis seksuell eller vegetativ reproduksjon. Dette vil kunne påvirke det relative størrelsesforholdet mellom $R_{i\text{sex}}$ og $R_{i\text{veg}}$. På planter der blomsterstilken f.eks. har blad, eller hos ettårige arter der hele planten kan betraktes som er reproduktiv enhet, kan det være vanskelig

å avgjøre hvilke strukturer som bare har betydning i forbindelse med reproduksjon (Willson 1983). Spesielt har det vært delte meninger om hvorledes kloner skal karakteriseres biologisk. Er disse bare en vegetativ vekst eller representerer de en reproduksjon? I den senere tid har flere økologer betraktet veksten av kloner som en bevegelsesprosess (Cain et al. 1991). Willson (1983) stiller spørsmål om vekst av en klon virkelig er reproduksjon eller om den må betraktes som en investering i framtidig seksuell reproduksjon. I de fleste undersøkelser betraktes imidlertid klonal vekst som reproduksjon og ikke bare som ren vegetativ vekst (Abrahamson 1980). Et problem utgjør også de tilfeller der rameten forblir knyttet til morplanten. Når skal rameten regnes som et uavhengig og separat individ (Abrahamson 1980)?

Det kan også være vanskelig å angi en generell størrelse på $R_{i\text{sex}}$ for en art. Utvikling av et frø for en ung plante kan representere en større R_i enn for en eldre (Lovett Doust 1989). Undersøkelsen til Jurik (1985) viser også at netto kostnader ved produksjon av et frø av en gitt størrelse kan variere avhengig av under hvilke miljøforhold de er produsert.

Kostnader ved å utvikle blomster og frø kan nok kvantifiseres, men de totale kostnadene som ligger bak det å få fram en ny plante som senere kan reproducere, vil i mange tilfeller være vanskeligere å beregne. Thomas & Dale (1975) regnet ut at et *Hieracium floribundum*-frø som spres til en tett bestand, bare har en sannsynlighet på 1 : 20 000 på å utvikles til en frøplante. Chapin et al. (1980) har beregnet at det må investeres 10 000 ganger mer karbon for å utvikle en ny plante tundra-gras *Dupontia fischeri*, fra frø enn ved å produsere en plante vegetativt, fordi dødeligheten av frø og frøplanter er så stor. Det faktum at planter likevel investerer en betydelig ressurs i seksuell reproduksjon, på tross av stor dødelighet hos genetene, viser ifølge Chapin et al. (1987) dens nødvendighet i

langsiktig, evolusjonsmessig sammenheng.

Miljøer som favoriserer seksuell eller aseksuell reproduksjon, interspesifikke forskjeller

Undersøkelser viser at arter som bare reproducerer seksuelt (ettårige arter) eller arter som nesten bare reproducerer vegetativt er knyttet til ulike miljøforhold, og dette kan indikere at de ulike reproduksjonsstrategiene favoriseres under ulike voksebetingelser (Grime 1977).

Frekvensen av arter med vegetativ reproduksjon varierer regionalt. Resvoll (1917) undersøkte arter knyttet til områder med en kald og kort sommer. Av de undersøkte artene produserte 34 bare med frø, 14 hadde både seksuell og vegetativ reproduksjon, og 3 produserte bare vegetativt. Söyrinki (1938) undersøkte floraen (angiospermer) i den alpine regionen ved Petsamo, Lapland og fant at rundt 45 % av artene produserte vesentlig vegetativt. Perttula (1941) undersøkte floraen (angiospermer) i et område på nordsiden av Finskebukta (skog og engvegetasjon) og fant at 80 % av artene kunne produsere vegetativt. Salisbury (1942) påpekte at 75 % av de flerårige, vanlig forekommende artene i England hadde vegetativ formering.

Abrahamson (1979) undersøkte forskjeller i ressursallokering mellom 52 populasjoner med 50 arter som var karakteristiske enten for eng- eller skogsamfunn. Ut fra undersøkelsene konkluderte han blant annet: (1) Proporsjonen av tørrstoff allokert til seksuell reproduksjon var større hos engarter enn hos skogarter. (2) Urter i skog allokere en større andel av ressurser til bladverk og underjordsorganer enn urter i enger. (3) Introduerte arter hadde en høyere reprodutiv investering enn stedegne arter.

Bell & Bliss (1980) angir at bare en tredjedel av artene som ble registrert på King Christian Island i Nord-Canada produserte vegetativt, og av disse dannet bare teppe-saltgras *Puccinellia phryganodes*, polarreve-

rumpe *Alopecurus alpinus* og knoppsildre *Saxifraga cernua*, avkom vegetativt med suksess. Deres forklaring er at rhizomer, yngleknopper og andre vegetative organer er større enn frø og at de derfor trenger mer energi for å dannes. Lav fotosyntese på grunn av lave temperaturer kan derfor begrense den vegetative reproduksjonen. Dette er imidlertid den motsatte konklusjonen av det Salisbury (1942) kom fram til. Han hevdet at frøproduksjon krever høyere temperaturer enn det som kreves for vegetativ vekst.

Et karakteristisk trekk for mange arter som opptrer svært vanlig og dominant i skyggefulle omgivelser er at de vesentlig reproducerer aseksuelt. Typiske eksempler er tannrot *Cardamine bulbifera*, vegkarse *Rorippa sylvestris*, gullstjerne *Gagea lutea*, skogbingel *Mercurialis perennis*, gravmyrt *Vinca minor*, skvallerkål *Aegopodium podagraria*, *Galeobdolon luteum* og skogfredløs *Lysimachia nemorum*, i tillegg til en rekke bregner (Salisbury 1942).

Vegetativ formering er svært utbredt i akvatiske miljøer. Mange arter har også utvidet sitt utbredelsesareal ved at fragmenter av planter er blitt spredd og så utviklet til levedyktige bestander. Eksempler er vasspest *Eleodea canadensis*, og andemat *Lemna* spp. (Abrahamson 1980). Noen arter har en massiv vegetativ reproduksjon i vann og sumper: f.eks. flaskestarr *Carex rostrata*, sennegrass *C. vesicaria*, elvesnelle *Equisetum fluviatile*, hesterumpe *Hippuris vulgaris*, dunkjevle *Typha* spp. og krypsiv *Juncus supinus* ssp. *supinus*. Det blir hevdet at dette bl.a. skyldes at substratet ofte er svært gunstig for utvikling av rhizomer og utløpere. Men en må også være klar over at hos noen arter kan nye geneter bare utvikles på "tørt land" f.eks. fordi plantene bare blomstrer på land, og at de deretter så kan "vandre" nedover til et visst vanddyp.

Branner begunstiger også ofte arter med vegetativ reproduksjon. Noen arter kan få en kolossal oppblomstring etter en brann. Den

svært raske økningen i populasjonen skyldes oppvekst av skudd fra underjordiske rhizomer som har overlevd brannen (Abrahamson 1980).

Beita økosystemer består også ofte vesentlig av arter som kan formeres vegetativt. Arter i slike habitater har ofte reduserte muligheter for frødannelse, og flerårige arter med vegetativ formering blir derfor selektert. Mange grasarter er spesielt vanlige under slike miljøforhold (Harris & Brougham 1968, Abrahamson 1975b).

Planter som vokser i ustabile miljøer (f.eks. sanddyner) er oftest flerårige med velutviklede rhizomer. Strategien til mange sanddynearter synes å være at etableringen i nye lokaliteter skjer med frø, mens den raske lokale spredningen skjer med vegetativ formering.

Suksessen til mange "ugras" og vidt utbredte arter er også ofte betinget av vegetativ reproduksjon. Eksempler er "problemarter" som einstape *Pteridium aquilinum*, skvallerkål *Aegopodium podagraria*, bjørnebær *Rubus fruticosus* agg., og løvetann *Taraxacum* spp.

Salisbury (1942) hevder at mange vidt utbredte arter ofte har vegetativ formering som et alternativ, og argumenterte for at disse artene har en stor klimatoleranse og svært stor reproduksjon under suboptimale betingelser. I samsvar med dette hevder Clausen et al. (1947) at planter med effektiv vegetativ reproduksjon er bedre i stand til å tolerere ekstreme miljøbetingelser.

Undersøkelser av ulike stadier i løpet av en suksesjon tyder på at de artene som opptrer i tidlige stadier har en høyere reprodutiv investering enn de som er mer vanlige i senere stadier (Gadgil & Solbrig 1972, Abrahamson & Gadgil 1973, Gaines et al. 1974, Abrahamson 1975b, Hickman 1975, Holler & Abrahamson 1977). Ved å sammenlikne en ettårig eng med en tiårig eng og en skog fant Newell & Tramer (1978) at midlere **Ri** var svært stor

(24 %) i den ettårige enga som representerte et tidlig suksesjonsstadium. I den tiårige enga og i skogen var **Ri** i begge 5 %.

Finnes det indikasjoner på "aktiv" habitatseleksjon hos klondannende arter?

Aktiv habitatseleksjon er helt essensielt innen dyreriket, og det har også vært hevdet at tilsvarende finner sted hos klondannende arter som "vandrer" ved hjelp av rhizomer eller utløpere (Cook 1983). Ved selektiv utvikling av vegetative enheter inn i næringsrike eller andre optimale nisjer vil klondannende arter kunne "velge" gunstige habitater for framtidig vekst og reproduksjon. Det finnes imidlertid få undersøkelser som indikerer at slike habitatvalg skjer.

Et interessant eksperiment ble utført på den flerårige korgplanten *Ambrosia psilostachya* i USA (Salzman 1985). Denne arten har en relativt stor toleranse mot saltholdig jord. Det er vist at salt reduserer artens vekst, men det er påvist genetiske variasjoner i salttoleranse. Et eksperiment tok sikte på å belyse (1) om *A. psilostachya* kunne selektere mellom saline og ikke-saline mikrohabitater og (2) i hvor stor grad det fantes genetiske variasjoner (økotyper) mellom klonene og om dette hadde innvirkning på retningsveksten til rametene. Seks replikate rameter (stammer) av ni distinkte kloner ble plantet individuelt i lav-salin jord i midten av en lang og smal potte (18 x 46 x 13 cm) i et veksthus. En gradient i salinitet ble opprettet ved å vanne jevnlig med NaCl i den ene enden av potten. Hver plante hadde således like muligheter til å vokse inn i saline eller ikke-saline miljøer i motsatte ender av potten. Etter ca 4 md vekst ble det målt forskjeller i vekst langs saltgradienten. Dataene viste at utviklingen av nye skudd i stor grad var forskjøvet mot det ikke-saline miljøet. Av totalt 2730 nye skudd utviklet i alle 53 pottene fantes 67 % i den ikke-saline jorda ($p < 0,0001$). Alle ni økotypene viste en signifikant preferanse for ikke-salin jord, men trenden var ikke like tydelig for alle, og varierte fra moderat (60 % av skuddene i

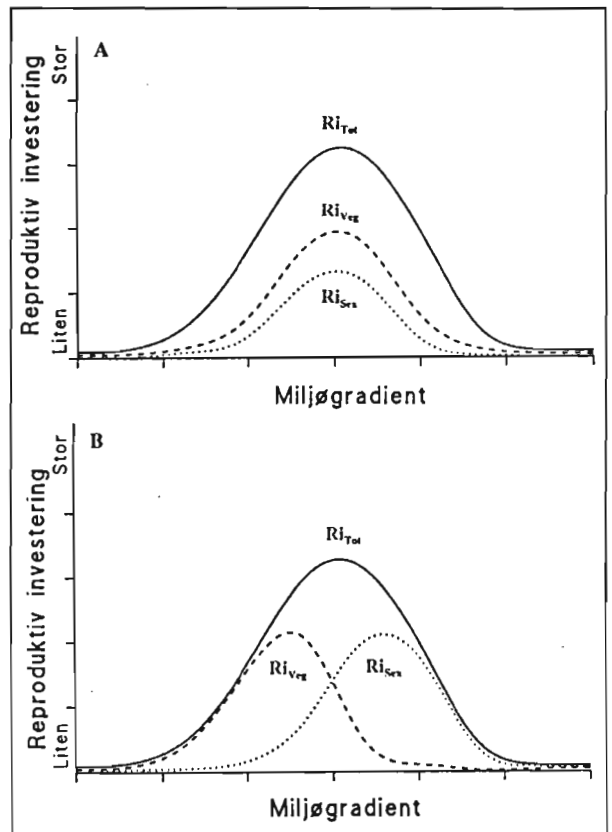
ikke-salin jord) til sterk (> 90 % av alle skuddene i ikke-salin jord). Undersøkelsen viser at aktiv habitatseleksjon kan være en svært betydningsfull mekanisme som påvirker utviklingen av en klon og som derfor påvirker artens lokale utviklingsmulighet og overlevelse.

Finnes det indikasjoner på intern konkurranse mellom seksuell og aseksuell reproduksjon?

Det har vært en betydelig interesse omkring spørsmålet om seksuell og aseksuell reproduksjon konkurrerer direkte om begrensede ressurser (Bazzaz et al. 1987, Reekie 1991). Dersom en forutsetter at reproduksjon krever energi, er det nærliggende å anta at seksuell og aseksuell reproduksjon er antagonistiske på den måten at stor frøsetting medfører redusert vegetativ reproduksjon og vice versa. Salisbury (1942: 214) bruker som eksempel kultiverte jordbærplanter der en har funnet at fjerning av utløpere medførte en mer enn fordobling av bærproduksjonen. En slik antagonisme er imidlertid ikke universell, og en rekke arter kan produsere betydelige frømengder og likevel samtidig ha en aktiv aseksuell reproduksjon. Eksempler på dette viser bl.a. hestehov *Tussilago farfara*, geitrams *Epilobium angustifolium*, stornesle *Urtica dioica*, og engsyre *Rumex acetosa*. Salisbury (1942: 215) hevder at slike arter er blant de mest tilpassningsdyktige og vidt utbredte artene.

Flere teorier har vært framsatt for å forklare variasjoner i allokeringen mellom disse formeringsmåtene (Abrahamson 1975a, b). Her vil vesentlig to modeller omtales, og de kan skjematisk framstilles som vist i figur 4A og B.

Figur 4A viser en generell modell for sammenheng mellom Ri_{Sex} og Ri_{Veg} der det er et konstant forhold mellom disse og at de begge varierer avhengig av total netto assimilasjon (jf. figur 3). Thomas & Dale (1975) fant at utviklingen av frø og utløpere hos *Hieracium floribundum* synes å være sammenfallende. Når den blomstret ble samtidig utløpere ut-



Figur 4. Hos en art som har muligheten til både seksuell og vegetativ reproduksjon, kan en anta at det finnes to muligheter for hvordan ressursene allokteres langs en miljø-gradient forutsatt at arten har en begrenset energimengde til disposisjon for reproduksjon (Ri_{Tot}). 4A viser relasjonen mellom Ri_{Sex} og Ri_{Veg} dersom forholdet mellom disse varierer parallelt og ikke blir forskøvet langs miljøgradienter (genetisk bestemt). 4B viser en modell der det er et konkurranseforhold mellom Ri_{Sex} og Ri_{Veg} og at de har ulike optima langs en miljøgradient.

viklet. Likeledes fant Ashmun et al. (1985) hos *Aster acuminatus* at økt allokering til blomster skjedde parallelt med økt allokering til vegetativ reproduksjon.

Den kvantitative modellen til Armstrong (1982) forutsetter at av Ri_{Tot} allokeres 1/3 til Ri_{Sex} og 2/3 til Ri_{Veg} . Basert på data fra *Solidago*-arter fant han at langs en miljø-gradient, der den totale energien som var tilgjengelig for reproduksjon varierte, var den relative allokeringen til frøproduksjon og vegetativ reproduksjon ganske konstant. En ny analyse (McCrea & Abrahamson 1987) av hans datagrunnlag på *Solidago altissima* (Armstrong 1984) tyder imidlertid på at

resultatet denne forutsetningen bygget på var en artefakt av hans analysemetode.

Den andre teorien tar som utgangspunkt at det er konkurranse mellom Ri_{sex} og Ri_{veg} (Harper 1977), og for flere arter er det vist at investering i den ene reproduksjonsmåten går på bekostning av den andre. Sarukhan (1976) fant at vegetativ reproduksjon hos krypsoleie *Ranunculus repens*, skjer på bekostning av reproduksjon ved frø. Sohn & Policansky (1977) fant også at dannelse av frukter på *Podophyllum peltatum*, medførte mindre vekst av rhizomene.

Abrahamson & Gadgil (1973) hevder at slike forskjeller skyldes at enhver plante har en bestemt mengde ressurser som allokeres til ulike funksjoner på en slik måte at optimal tilpasning oppnås. Fordi seksuell og asekseuell reproduksjon er basert på de samme begrensede ressursene, og siden fysiologiske betingelser som er mest gunstige for den ene ikke er identiske med de for den andre, må en anta at reproduksjonsformene må konkurrere (Salisbury 1942). Abrahamson (1980) hevder at ved å veksle mellom seksuell og asekseuell reproduksjon skulle planten oppnå optimal tilpasningsdyktighet. Ut fra at det er konkurranse mellom Ri_{sex} og Ri_{veg} og at disse har ulike optima langs en miljøgradient, kan en anta en modell som vist i figur 4B.

Intraspesifikke variasjoner i Ri_{sex} og Ri_{veg} langs miljøgradienter

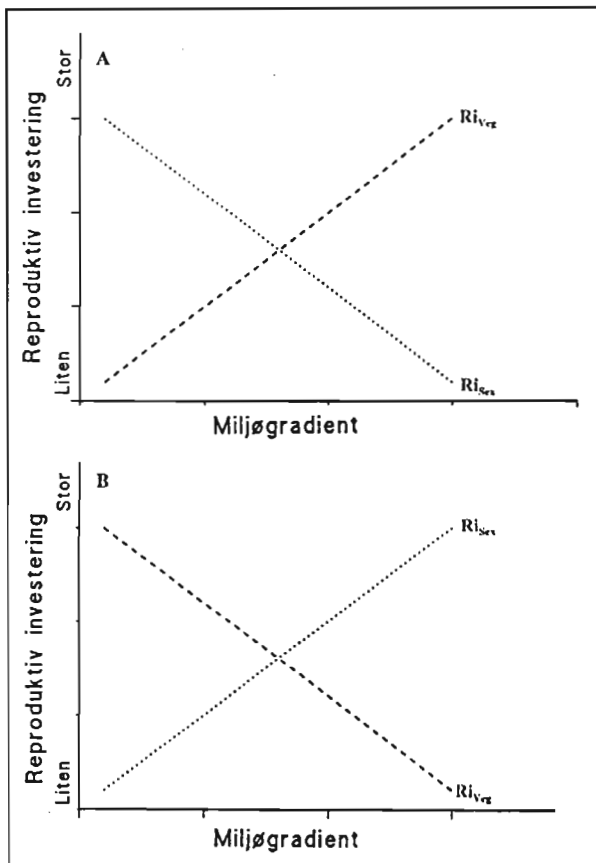
Mens det i noen tilfeller er vist at forskjeller i reprodutiv investering er genetisk bestemt (Gadgil & Solbrig 1972, Abrahamson & Gadgil 1973), viser altså andre undersøkelser at ressursallokeringen påvirkes av miljøforholdene (Hickman 1975, Abrahamson & Hershey 1977). For en del arter har det vært undersøkt hvordan reproduksjonsstrategien endres langs miljøgradienter. En kan her skille mellom abiotiske (temperatur, jordfuktighet, jordtekstur, edafisk rikhet og lysforhold) og biotiske gradienter (konkurranse, tetthet, stabilitet og suksesjon). Dersom bare deler av miljøgradienten er undersøkt, noe som er

tilfellet i de fleste publiserte studiene, kan en anta lineære sammenhenger mellom Ri_{sex} og Ri_{veg} og de ulike miljøgradientene. Det foreligger da to muligheter, som vist i figur 5A og B. Nedenfor blir det referert en del undersøkelser som konkret har undersøkt intraspesifikke variasjoner i Ri langs ulike miljøgradienter.

Temperatur. For mange arter er det påvist at blomster- og frøproduksjonen avtar med synkende sommertemperatur, mens de gjerne i stor grad utvikler utløpere og danner nye individer under relativt lave temperaturer. Reduksjonen i frømengde med økende høyde over havet hos gran *Picea abies*, (Bonnie-Svendsen & Skoklefeldt 1965) og hengebjørk *Betula pendula*, (Holm 1994) er eksempler på dette.

Salisbury (1942: 213) hevder at generelt sett er de fysiologiske kravene for reproduksjon med frø mer krevende med hensyn på temperaturforholdene enn det som er nødvendig for vegetativ vekst, og det medfører at vegetativ reproduksjon opptrer mer hyppig med synkende sommertemperatur (økende høyde eller mot nord). Som eksempel henviser han til Resvolls (1925) studier av molte *Rubus chamaemorus*, der det er påvist at den vanligvis ikke danner frukt oftere enn hvert 7-12 år, og frøplanter finnes bare unntaksvis i naturlige omgivelser. Blomstene er dioike, og ofte utvikles bare hannblomstene siden hunnblomstene er mer følsomme overfor lav temperatur (Resvoll 1929). I utkanten av moltens utbredelsesområde, enten mot sør eller mot nord, skjer reproduksjonen hovedsakelig ved utvikling av utløpere, og disse kan oppnå lengder på 1,7 m.

Bliss (1971) påpeker at den lave sannsynligheten for vellykket seksuell reproduksjon innen den arktiske regionen favoriserer asekseuell formering. Det skjer først og fremst en økning i antall arter som kan formeres vegetativt. Hos dem som har både seksuell og asekseuell formering, forskyves det meste av formeringen mot den vegetative.



Figur 5. Dersom det er konkurranse mellom Ri_{veg} og Ri_{sex} (figur 4B) foreligger det to muligheter (5A og 5B) for hvordan ressursene til reproduksjon kan fordeles. Ved sammenligning av planter (av samme art) som vokser under ulike økologiske betingelser (fra liten til stor verdi langs en viss miljø-gradient) kan enten Ri_{veg} eller Ri_{sex} øke. Det lineære forholdet skyldes at bare deler av den totale miljøgradienten er undersøkt, noe som er tilfeller i de fleste publiserte arbeidene hvor denne sammenhengen er belyst.

Mooney & Billings (1961) viste at hos fjellsyre *Oxyria digyna* var det en økning i rhizomproduksjonen mot nord. De antok at rhizomproduksjonen fremmet muligheten for overlevelse i ustabile substrater (på f.eks. palser og solifluksjonsmark) i nord. Tilsvarende respons er funnet for hestehov, *Tussilago farfara*. Den har liten Ri_{sex} og stor Ri_{veg} ved lave temperaturer.

Douglas (1981) fant imidlertid at den generelle antagelsen om at vegetativ reproduksjon blir mer viktig mot et barskere klima ikke ble bekreftet for fjellplanten *Mimulus primuloides*. Populasjonene ved 3400 m o.h. hadde større allokeringen til seksuell reproduksjon

enn de på lavere nivå. Tilsvarende er også vist for markjordbær *Fragaria vesca*. Den endret sin reproduktive allokering fra frøproduksjon ved lav temperatur til utvikling av utløpere ved høy temperatur (Chabot 1978).

Jordfuktighet. Salisbury (1942) fant at jordfuktigheten innvirket på reproduksjonsstrategien til *Galeobdolon luteum* og *Lithospermum purpureo-coeruleum*. Hvis sommeren var våt, satte de begge lite frø, men samtidig hadde de en sterk vegetativ reproduksjon. Begge artene blomstret imidlertid villig i en tørr sommer, og da var den vegetative reproduksjonen mindre. *Rubus hispidus* har vist et tilsvarende mønster over to vekstsesonger (Abrahamson 1975a). Anderson & Loucks (1973) fant at rhizomene til *Trientalis borealis* hadde vokst mer i middles fuktige habitater enn i tørre, sandholdige habitater. Werner & Platt (1976) påviste at hos *Solidago* var det en økt allokering av biomasse til vegetativ reproduksjon med økende jordfuktighet. Sporeproduksjonen hos *Pteridium aquilinum* var liten i sur jord med stor fuktighet og høyt humusinnhold (Dring 1965), og det antas at jordfuktigheten var den viktigste faktoren.

Det motsatte mønsteret er påvist hos *Allium carinatum* (Salisbury 1942). Denne blomstret mest i våte somre, og da produserte den færre yngleknopper.

Jordtekstur og næringsstatus. Salisbury (1942) har gitt eksempler som viser at vegetativ spredning avhenger delvis av jordens tekstur. I uforstyrret jord er de øvre, løse jordsjiktene karakterisert av arter som har tynne rhizomer (f.eks. gaukesyre *Oxalis acetosella*), mens i dypere jordsjikt er rhizomene kraftigere (f.eks. einstape *Pteridium aquilinum*). Årlig tilvekst av utløpere hos skogsvinerot *Stachys sylvatica*, var større i løs moldjord enn i leirholdig jord. Lufttilgang kan også være av stor betydning når det gjelder årlig tilvekst av underjordiske organer, noe som er påvist for breitt dunkjevle *Typha latifolia* og kalmusrot *Acorus calamus* (Salisbury 1942).

Næringsinnhold kan være av stor betydning når det gjelder hvor mye biomasse hestehov *Tussilago farfara* allokere til rhizomer på bekostning av frø. Ogden (1974) fant at økt næringstilgang i jorda reduserte veksten av rhizomer. Han antar at denne taktiske responsen med utvikling av mer rhizomer i næringsfattig jord sørger for å vedlikeholde og øke klonen i et område som er ugunstig for mer høyvokste konkurrenter.

Lys. Det er påvist at både lysintensitet og fotoperiode kan påvirke reproduksjonsstrategien. Ifølge Salisbury (1942) danner kryp-fredløs *Lysimachia nummularia*, mange utløpere og få blomster i skyggefulle omgivelser, mens den på tørre og solåpne steder blomstrer villig og danner få utløpere. Tilsvarende forhold er også påvist for bl.a. *Pteridium aquilinum* (Dring 1965), *Trientalis borealis* (Brix 1967, Adams & Loucks 1971) og fjellsyre, *Oxyria digyna*, (Mooney & Billings 1961).

Dennis et al. (1970) fant at høy lysintensitet økte blomstringen, men hadde ingen effekt på den vegetative reproduksjonen i kultiverte bestander av jordbær *Fragaria* sp. *Vinca minor*, *Lysimachia nummularia* og *Galeobdolon luteum* viste alle betraktelig mer vegetativ reproduksjon i skygge enn ved lysåpne betingelser (Salisbury 1942).

Planter av *Uvularia perfoliata* som ble transplantert til habitater som hadde ulike miljøforhold (jord- og lufttemperatur, lystilgang, jordfuktighet) viste store forskjeller i reproduktiv strategi. I den lokaliteten som hadde de mest ugunstige miljøbetingelsene var ikke plantene i stand til å reproducere seksuelt, og aseksuell reproduksjon ble også redusert (Whigham 1974).

Pitelka et al. (1985) undersøkte virkninger av ulike lysforhold på vekst og seksuell reproduksjon hos *Aster acuminatus*. Perioder med stor lysintensitet økte plantenes høyde, vekt, rhizomproduksjon og blomstring, men mye lys tidlig i vekstperioden økte plantehøyden

mer enn om de ble tilført mye lys senere i sesongen. Mye lys senere hadde stor effekt på både rhizomproduksjonen og blomstringen.

Jurik (1985) undersøkte seksuell og vegetativ reproduksjon hos *Fragaria virginiana* og *F. vesca* i fem populasjoner som representerte en gradient i gjenvoksning. Antall blomstrende planter og antall blomster var høyest i åpne, nylig forstyrrete habitater og minst i skog. De åpne habitatene hadde størst suksess i utviklingen av blomstrer til modne frukter, og de produserte også det høyeste antallet utløpere og antall nye rameter. Undersøkelsen viste også at energikostnadene per produserte frø og genet var lavest i åpne habitater og størst inne i sluttet vegetasjon.

Vann-dyp. Det miljøet som i sterkere grad favoriserer vegetativ reproduksjon er knyttet til vann- og vannkanter. Ifølge Salisbury (1942) kan en mulig grunn til dette være at miljøet har en karbon/nitrogen-balanse som i sterkere grad favoriserer vegetativ vekst mer enn frøproduksjon. Det løse substratet er også gunstig for vekst av rhizomer, såfremt problemene med oksygentilgang er løst. Et eksempel på en art som endrer reproduktiv strategi med forskjeller i vann-dyp er tjønn-gras *Littorella uniflora*. Den danner tette matter ved vegetativ reproduksjon når den vokser nedsenket i vann, men danner blomster dersom vannstanden minker slik at den tørlegges (Salisbury 1942).

For både *Typha latifolia* og *T. angustifolia* fant Grace & Wetzel (1982) at de plantene som vokste på dypest vann hadde en større allokering til blader og en mindre til reproduksjon. *Typha latifolia* hadde større allokering til vegetativ reproduksjon og mindre til seksuell reproduksjon enn *T. angustifolia*. Den høyere seksuelle reproduksjonen hos *T. angustifolia* var korrelert med dens mer begrensede utbredelse i relasjon til vann-dypet.

Scultorpe (1967) fant at for noen under-vannplanter (blærerot-arter *Utricularia* spp.

og kranstusenblad, *Myriophyllum verticillatum*) var blomstringen redusert på dypt vann. Smith (1973) fant det motsatte forholdet hos helofytten *Scolochloa festucacea* der blomstringen skjedde bare i de våtmarkene som ble oversvømt i minst en periode om våren. Plantene som vokste i vannkanten eller over vannivået hadde større skuddoverlevelse og klonal vekst. I motsetning hadde de på dypt vann færre, men større skudd, og de investerte en større andel av biomassen i frøproduksjon.

Hos havsivaks *Schoenoplectus maritimus*, økte frøproduksjonen med økende vanndybde (Lieffers & Shay 1981). Klonal vekst hadde sitt optimum ved vannivå mindre enn 20 cm dyp, og ved dyp større enn 30 cm ble underjordsbiomasse per stamme redusert. Planter som vokste over vannivået hadde større skuddlengde, større antall vegetative utløpere, og større underjordsbiomasse, men frøproduksjonen var liten. Med økende vann-dyp hadde plantene større skudd og større frøproduksjon. Dette ble betraktet som en strategi for overlevelse av populasjonen gjennom vekslende våte og tørre perioder.

Vegetasjonsperiodens lengde. Resvoll (1917), som undersøkte planter tilpasset en kort og kald sommer, konkluderte med at den vegetative reproduksjonen var mer vanlig i år med en kort sommer. Som eksempel ble nevnt harerug *Bistorta vivipara*, og *Cardamine pratensis* (trolig polarkarse *C. pratensis* ssp. *polemonioides*). Disse kunne reproducere både seksuelt og aseksuelt under gunstige betingelser, men i snøleier satte de ikke frukt.

Kudo (1991) undersøkte fenologien hos alpine planter i relasjon til tidspunktet for snøsmeltingen. Han analyserte permanente fastruter i et transekt langs en snøsmeltningsgradient gjennom en 3-års periode. Reduksjon av den snøbare perioden resulterte i mindre blomstring og det ble utviklet færre frøplanter. Busker skiftet fra seksuell til vegetativ reproduksjon. I de rutene der snødekket var kortest (31 mai til 1 juli) utviklet 32 av

35 arter blomster (tilsvarer en blomstringsrate på 91 %), og hele 29 arter produserte modne frø (frøplanterate på 83 %). I de rutene der snødekket varte til langt ut på sommeren (19 juli til 8 august) var blomstringsraten 65 % og frøplanteraten 25 %). Dvergbusker (*Vaccinium vitis-idaea*, *V. ovalifolium* var *alpinum*, *Phyllodoce aleutica* og *Harrimanella stellariana*) fikk her en sterkt redusert seksuell reproduksjon. Frøplanteraten gikk ned fra 93 % til 0 %.

Konkurrans og tetthet. Det er vist at balansen mellom seksuell og vegetativ reproduksjon varierer med biotisk konkurranse. Etablering av frø og overjordsutløpere i tette grasenger er vanskelig, men vekst av rhizomer og rotskudd er mulig (Weaver & Clements 1938).

Etter Williams (1975) modell skal det være høy Ri_{veg} og lav Ri_{sex} i åpne habitater der hurtig kolonisering baseres på vegetativ reproduksjon. En enkeltplante som etableres i et område, vil etter modellen spres vegetativt inntil klonens toleransegrense for en eller annen miljøfaktor er nådd. Etableringen av en ny genotype som er bedre tilpasset, eller en miljøforstyrrelse, kan forårsake at en klon utrykkes.

Det finnes flere eksempler på arter som følger modellene til Abrahamson & Gadgil (1973), Abrahamson (1975a), og Williams (1975), f.eks. den tetthetsavhengige responsen til *Rubus hispidus* og *R. trivialis*. Tilsvarende er påvist for *Hieracium floribundum* (Thomas & Dale 1975). Jurik (1985) viste at i naturlige habitater har *Fragaria vesca* og *F. virginiana* en relativ økning i forholdet mellom Ri_{sex} og Ri_{veg} etter hvert som bestanden blir tettere, men dette ble betinget at at Ri_{veg} minket mer enn Ri_{sex} . Tilsvarende forhold ble også funnet av Holler & Abrahamson (1977). I vekstkammerforsøk med *Fragaria virginiana* ble det påvist en respons der Ri_{veg} minket med økende tetthet, mens Ri_{sex} forble konstant.

Ashmun et al. (1985) som undersøkte populasjoner av *Aster acuminatus* gjennom fem år, fant at etter som populasjonen ble tettere, økte allokeringen av ressurser til stamme, blomster og klonal vekst, mens allokeringen til blad og rhizomer minket. Tynning resulterte i større planter og større relativ allokering til blomster og klonal vekst sammenlignet med kontrollfeltene. Skygge medførte den motsatte responsen.

Det er imidlertid også påvist responser der Ri_{sex} har minket (Weiss 1978), forblitt konstant (Ogden 1974), økt (Abrahamson 1975b) eller variert i et komplekst mønster (Pitelka et al. 1980, Thompson & Beattie 1981, Winn & Pitelka 1981) med økende tetthet. Ogden (1974) fant at dersom tettheten til *Tussilago farfara* i en klon økte, endret den reprodutiv taktikk mot frøproduksjon på bekostning av vegetativ reproduksjon (se tabell 2), noe som økte sjansen for etablering fra frø i nye områder i stedet for overproduksjon i en allerede tett bestand. Sarukhan & Harper (1973) fant en redusert sjanse for rametdannelse innen tette populasjoner. Det foreligger således eksempler på ulike sammenhenger mellom Ri_{sex} og Ri_{veg} når det gjelder respons på tetthet, men modellen til Williams synes å gjelde i de fleste tilfeller.

Ut fra det faktum at de fleste arter øker Ri_{sex} ved økende tetthet, er det påfallende at en finner lite frøplanter i tette bestander av klondannende arter (Grace & Wetzel 1982, Soukupova 1988, Hultgren 1988, Callaghan et al. 1992). Bernard (1975) peker på at han i løpet av tre års arbeid med *Carex lacustris* og *C. rostrata* ikke fant en eneste frøplante. Tilsvarende forhold er også beskrevet fra bregnebestander, f.eks. *Pteridium aquilinum* (Fletcher & Kirkwood 1979) og strutseving *Matteuccia struthiopteris*, (Prange & von Aderkas 1985, von Aderkas & Green 1986). Peck et al. (1990) skriver at de i løpet av 20 års observasjoner av bregnesamfunn ikke har funnet planter utviklet fra gametofytter. I noen tilfeller er dette forklart som som et

resultat av allelopatiske virkninger.

Stabilitet. Det blir ofte hevdet at varierende miljøforhold generelt sett øker en plantes investering i reproduksjon (Schaffer 1974). Undersøkelser har vist at urter i stabile skogsamfunn er karakterisert ved lav Ri_{sex} (Pitelka et al. 1980). I habitater som er forstyrret allokterer planter en større andel av den totale biomassen til reprodutive strukturer sammenlignet med det en finner på mer stabil mark. For både skogsnelle *Equisetum sylvaticum*, (Beasleigh & Yarranton 1974) og *Mimulus primuloides* (Douglas 1981) er det vist at seksuell reproduksjon er vesentlig knyttet til lokaliteter om er sterkt forstyrret.

Marchand & Roach (1980) undersøkte den reprodutive strategien til fire arter som var antatt å være tidlige potensielle kolonisorer på forstyrret mark i tundraområder. *Arenaria groenlandica* og rabbesiv *Juncus trifidus*, produserte store frømengder på "ny mark", og hadde en strategi som kunne likne på ettårige arter. *Potentilla tridentata* og fjellpyrd *Diapensia lapponica*, hadde derimot ikke denne evnen til stor frøproduksjon. Den store frekvensen av *P. tridentata* på jord som var sterkt påvirket av tråkk, ble sett i sammenheng med dens evne til å reprodusere vegetativt.

Kompleksgradienter. For noen arter er det påvist at den reprodutive strategien kan endres langs kompleksgradienter. Billings & Mooney (1968) antar at henholdsvis fysiske og biotiske faktorer (konkurranse) kontrollerer reproduksjonsstrategien ved øvre og nedre utbredelsesgrense. Undersøkelsene til Douglas (1981) på populasjoner av *Mimulus primuloides* viser at dens reprodutive startegi er en respons på biotisk stress i låglandet og på abiotisk stress på høyt nivå. Tilsvarende skille mellom biotisk og abiotisk kontroll er også påvist for andre arter (Sharitz & McCormic 1973).

Sammendrag

Denne litteraturgjennomgangen skulle vise at

det er svært vanskelig å utforme en generell modell for hvordan klondannende planter allokere ressurser til de to reproduktive strategiene de har. Noen sammenhenger synes imidlertid å gjelde i de fleste tilfellene (for de fleste undersøkte artene):

1) Det er vist at den reproduktive investeringen varierer sterkt både mellom arter og innen en art. For flere arter er det målt at 50-80 % av total biomasse allokere til reproduksjonen.

2) Biomassen som allokere til seksuell reproduksjon er som regel betydelig mindre (2-10 %) enn den som allokere til vegetativ reproduksjon (10-80 %).

3) For noen arter er det et noenlunde konstant forhold (ca 1 : 3) mellom ressursene som allokere til henholdsvis seksuell og vegetativ reproduksjon. For andre er det påvist at allokeringen endres langs miljøgradienter, og at det synes å være en konkurranse om til hvilken reproduksjonsstrategi ressursene skal gå.

4) Enkelte miljøer synes å favorisere vegetativ reproduksjon på bekostning av seksuell reproduksjon: vann- og vannkanter, skyggefulle-, næringsfattige- og kalde lokaliteter.

5) Økende tetthet i en populasjon synes generelt sett å favorisere seksuell reproduksjon på bekostning av aseksuell reproduksjon.

6) Det kan være en selektiv klonal vekst mot gunstige voksesteder - eller en negativ vekstrespons mot ugunstige voksesteder.

7) Planter som finnes i ytterkanten av sitt utbredelsesområde har ofte liten eller ingen seksuell reproduksjon, men de kan i lang tid overleve ved vegetativ reproduksjon.

8) Flere ulike modeller er blitt framsatt for å forklare de observerte forskjellene i reproduktiv strategi, og her gjengis noen av dem:

Williams (1975a): Kostnadene ved seksuell reproduksjon er mye høyere enn ved aseksuell reproduksjon, spesielt mens klonen er under spredning. Men en balanse mellom disse vil nås ved at seksuell reproduksjon blir evolusjonistisk verdifull ved at en unngår å produsere genetisk identiske individer i et område med økende tetthet og dermed stor konkurranse.

Abrahamson (1975a, 1980): Allokering av ressurser prioriteres til den reproduktive strategien som gir størst overlevelsesmulighet til avkommet. Ved lav tetthet vil økt allokering til klonal vekst muliggjøre rask spredning med liten risiko. Ressursallokeringen er således en respons på endringer i konkurranseforholdene.

Pitelka et al. (1980): Gjennomsnittlig er sjansen for overlevelse til et frø liten, mens rameter har stor sjanse til å overleve. For en art som lever under stabile, næringsfattige forhold, vil planten prioritere allokering til vegetativ reproduksjon. På denne måten vil sjansene for overlevelse til neste år øke. Bare når ekstra ressurser er tilgjengelige, vil planten investere i den mye usikrere seksuelle reproduksjonsmåten.

Reekie (1991): Dersom en antar at kostnadene ved frøproduksjon varierer uavhengig av klonal vekst, kan en anta at allokering til frøproduksjon skulle øke dersom kostnadene ved frøproduksjon er lav relativt til kostnadene ved vegetativ reproduksjon. Likeledes skulle allokering til vegetativ reproduksjon øke dersom denne kostnaden er lav sammenlignet med frøproduksjon. En slik forklaring er basert på den forutsetningen at planter minimaliserer total kostnaden ved reproduksjon ved til enhver tid å foretrekke allokering til den reproduksjonsmåten som minimaliserer virkningen av reproduksjon på vekst.

9) Fortsatt finnes det mange uløste spørsmål knyttet til hva som egentlig kontrollerer ressursallokeringen til seksuell og aseksuell

reproduksjon, noe som går fram av sitatene nedenfor: Callaghan et al. (1992): "We still have a very poor understanding of the process of the trade-off between sexual and vegetative reproduction and what controls them and what the environmental and innate cues are for flowering. Where and when is flowering important?" Jurik (1985): "Thus, the general relationship between sexual reproductive effort, vegetative reproductive effort, and environment is not yet clearly understood."

Takk

Takk til Eli Fremstad og Klaus Høiland for kritisk gjennomgang av manuskriptet.

Litteratur

- Abrahamson, W.G. 1975a. Reproductive strategies in dewberries. - *Ecology* 56: 721-726.
- Abrahamson, W.G. 1975b. Reproduction of *Rubus hispidus* L. in different habitats. - *Am. Midl. Nat.* 93: 471-478.
- Abrahamson, W.G. 1979. Patterns of resource allocation in wildflower populations of fields and woods. - *Am. J. Bot.* 66: 71-79.
- Abrahamson, W.G. 1980. Demography and reproduction. - s. 89-106 i Solbrig, O.T. (red.) *Demography and evolution in plant populations*. Botanical monographs 15. Blackwell scientific publications, Oxford, London, Edinburgh, Melbourne.
- Abrahamson, W.G. & Caswell, H. 1982. On the comparative allocation of biomass, energy, and nutrients in plants. - *Ecology* 63: 982-991.
- Abrahamson, W.G. & Gadgil, M.D. 1973. Growth form and reproductive effort in goldenrods (*Solidago*, Compositae). - *Am. Nat.* 107: 651-661.
- Abrahamson, W.G. & Hershey, B.J. 1977. Resource allocation and growth of *Impatiens capensis* (Balsaminaceae) in two habitats. - *Bull. Torrey Bot. Club* 104: 160-164.
- Adams, M.L. & Loucks, O.L. 1971. Summer air temperatures as a factor affecting net photosynthesis and distribution of eastern hemlock (*Tsuga canadensis* L. (Carriere)) in southwestern Wisconsin. - *Am. Midl. Nat.* 85: 1-10.
- von Aderkas P., & Green, P.E.J. 1986. Leaf development of the ostrich fern *Matteucia struthiopteris* (L.) Todaro. - *Bot. J. Linn. Soc.* 93: 307-321.
- Anderson, R.C. & Loucks, O.L. 1973. Aspects of the biology of *Trientalis borealis* Raf. - *Ecology* 54: 798-808.
- Armstrong, R.A. 1982. A quantitative theory of reproductive effort in rhizomatous perennial plants. - *Ecology* 63: 679-686.
- Armstrong, R.A. 1984. On the quantitative theory of reproductive effort in clonal plants: refinements of theory, with evidence from goldenrods and mayapples. - *Oecologia* 63: 410-417.
- Ashmun, J.W., Brown, R.L. & Pitelka, L.F. 1985. Biomass allocation in *Aster acuminatus*: variation within and among populations over 5 years. - *Can. J. Bot.* 63: 2035-2043.
- Bazzaz, F.A. & Reekie, E.G. 1985. The meaning and measurements of reproductive effort in plants. - s. 373-387 i White, J. (red.) *Studies in plant demography: A festschrift for John L. Harper*. Academic Press, London.
- Bazzaz, F.A., Chiarello, N.R., Coley, P.D. & Pitelka, L.F. 1987. Allocating resources to reproduction and defence. - *BioScience* 37: 58-67.
- Bell, K.L. & Bliss, L.C. 1980. Plant reproduction in a high arctic environment. - *Arct. Alp. Res.* 12: 1-10.
- Beasleigh, W.A. & Yarranton, G.A. 1974. Ecological strategy and tactics of *Equisetum sylvaticum* during a post-fire succession. - *Can. J. Bot.* 52: 2299-2318.
- Bernard, J.M. 1975. The life history of shoots of *Carex lacustris*. - *Can. J. Bot.* 53: 256-260.
- Billings, W.D. & Mooney, H.A. 1968. The ecology of arctic and alpine plants. - *Biological reviews* 43: 481-529.
- Bliss, L.C. 1971. Arctic and alpine plant life cycles. - *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 2: 405-438.
- Bonnevie-Svendsen, C. & Skoklefeld, S. 1965. Frøproduksjonen i granskog. -

- Norsk Skogbr. 11: 619-622.
- Bostock, S.J. & Benton, R.A. 1979. The reproductive strategies of five perennial compositae. - *J. Ecol.* 67: 91-107.
- Brix, H. 1967. An analysis of dry matter production of Douglas fir seedlings in relation to temperature and light intensity. - *Can. J. Bot.* 45: 2063-2072.
- Cain, M.L., Pacala, S.W. & Silander, J.A.L. 1991. Stochastic simulation of clonal growth in the tall goldenrod, *Solidago altissima*. - *Oecologia* 88: 477-485.
- Callaghan, T.V., Carlsson, B.Å., Jonsdottir, I.S., Svensson, B.M. & Jonasson, S. 1992. Clonal plants and environmental change: introduction to the proceedings and summary. - *Oikos* 63: 341-347.
- Chabot, B.F. 1978. Environmental influences on photosynthesis and growth in *Fragaria vesca*. - *New Phytol.* 80: 87-98.
- Chapin III, F.S., Tieszen, L.L., Lewis, M.C., Miller, P.C. & McCown, B.H. 1980. Control of tundra plant allocation patterns and growth. - s. 140-185 i Brown, J., Miller, P.C., Tieszen, L.L. & Bunnell, F.L. (red.) *An arctic ecosystem*. Dowden, Hutchinsonson & Ross Inc., Stroudsburg, Pennsylvania.
- Chapin, III, F.S., Bloom, A.J., Field, C.B. & Waring, R.H. 1987. Plant responses to multiple environmental factors. - *Bio Science* 37: 49-57.
- Clausen, J., Keck, D.D. & Hiesey, W.M. 1947. Heredity of geographically and ecologically isolated races. - *Am. Nat.* 81: 114-133.
- Cook, R.E. 1983. Clonal plant populations. - *Am. Sci.* 71: 244-253.
- Cousens, M.I. 1988. Reproductive strategies of pteridophytes. - s. 307-328 i Doust, J.L. & Doust, L.L. (red.) *Plant reproductive ecology*. Oxford University Press, New York.
- Dennis, F.G., Lipecki, J. & Kiang, C. 1970. Effects of photoperiod and other factors upon flowering and runner development of three strawberry cultivars. - *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 95: 750-754.
- Douglas, D.A. 1981. The balance between vegetative and sexual reproduction of *Mimulus primuloides* (Scrophulariaceae) at different altitudes in California. - *J. Ecol.* 69: 295-310.
- Dring, M.J. 1965. The influence of shaded conditions on the fertility of bracken. - *British Fern Gaz.* 9: 222-227.
- Fletcher, W.W. & Kirkwood, R.C. 1979. The bracken fern (*Pteridium aquilinum* L. (Kuhn)); its biology and control. - s. 591-626 i Dyer, A.F. (red.) *The experimental biology of ferns*. Academic Press, London.
- Gadgil, N. & Solbrig, O. 1972. The concept of r and K-selection: evidence from wildflowers and some theoretical considerations. - *Am. Nat.* 106: 14-31.
- Gaines, M.S., Vogt, K.J., Hamrick, J.L. & Caldwell, J. 1974. Reproductive strategies and growth patterns in sunflowers (*Helianthus*). - *Am. Nat.* 108: 889-894.
- Grace, J.B. & Wetzel, R.G. 1982. Niche differentiation between two rhizomatous plant species: *Typha latifolia* and *T. angustifolia*. - *Can. J. Bot.* 60: 46-57.
- Grime, J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. - *Am. Nat.* 111: 1169-1194.
- Grime, J.P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. - J. Wiley & Sons, Chichester.
- Gross, H.L. 1972. Crown deterioration and reduced growth associated with excessive seed production by birch. - *Can. J. Bot.* 50: 2431-2437.
- Harper, J.L. 1977. *The population biology of plants*. - Academic Press, New York.
- Harper, J.L. and Ogden, J. 1970. The reproductive strategy of higher plants. I. The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgaris* L. - *J. Ecol.* 58: 681-698.
- Harris, W. & Brougham, R.W. 1968. Some factors affecting change in botanical composition in a ryegrass-white clover pasture under continuous grazing. - *N.Z. J. Agric. Res.* 11: 15-38.
- Hickman, J.C. 1975. Environmental unpredictability and plastic energy allocation

- strategies in the annual *Polygonum canadense* (Polygonaceae). - J. Ecol. 63: 689-702.
- Hickman, J.C. 1977. Energy allocation and niche differentiation in four co-existing annual species of *Polygonum* in Western North America. - J. Ecol. 65: 317-326.
- Holler, L.C. & Abrahamson, W.G. 1977. Seed and vegetative reproduction in relation to density in *Fragaria virginiana* (Rosaceae). - Am. J. Bot. 64: 1003-1007.
- Holm, S.-O. 1994. Reproductive patterns of *Betula pendula* and *B. pubescens* coll. along a regional altitudinal gradient in northern Sweden. - Ecography 17: 60-72.
- Hultgren, A.B.C. 1988. Population dynamics and demography of *Carex rostrata* in relation to water level. - Acta. Univ. Ups. Abstracts of Uppsala Dissertations from the Faculty of Sciences 161. Uppsala.
- Iversen, J. 1944. *Viscum*, *Hedera* and *Ilex* as climatic indicators. - Geol. Förel. Stockholm, Förel. 66: 463-483.
- Jurik, T.W. 1985. Differential costs of sexual and vegetative reproduction in wild strawberry populations. - Oecologia 66: 394-403.
- Kawano, S., Hiratsuka, A. & Hayashi, K. 1982. Life history characteristics and survivorship of *Erythronium japonicum*. - Oikos 38: 129-149.
- Kudo, G. 1991. Effects of snow-free period on the phenology of alpine plants inhabiting snow patches. - Arct. Alp. Res. 23: 436-443.
- Law, R. 1979. The costs of reproduction in an annual meadow grass. - Am. Nat. 113: 3-16.
- Lieffers, V.J. & Shay, J.M. 1981. The effects of water levels on the growth and reproduction of *Scirpus maritimus* var. *paludosus*. - Can. J. Bot. 59: 118-121.
- Lovett Doust, J. 1989. Plant reproductive strategies and resource allocation. - TREE 4: 230-234.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. 1967. The theory of island biogeography. - Princeton University Press, Princeton.
- Marchand, P.J. & Roach, D.A. 1980. Reproductive strategies of pioneering alpine species: seed production, dispersal, and germination. - Arct. Alp. Res. 12: 137-146.
- Mattiolo, O. 1899. Sulla influenza che la estirpazione dei fiori esercita sui tubercoli radicali delle piante leguminose. - Malpighia 13: 382-421.
- Maynard Smith, J. 1971. What use is sex? - J. Theor. Biol. 30: 319-335.
- McCrea, K.D. & Abrahamson, W.G. 1987. Reproductive effort in clonal plants: constant allocation ratios among ramets? - Oecologia 72: 358-359.
- Molisch, H. 1930. Die lebensdauer der pflanzen/The longevity of plants. - New York Botanic Garden, New York.
- Mooney, H.A. & Billings, W.D. 1961. Comparative physiological ecology of arctic and alpine populations of *Oxyria digyna*. - Ecol. Monogr. 31: 1-29.
- Newell, S.J. & Tramer, E.J. 1978. Reproductive strategies in herbaceous plant communities during succession. - Ecology 59: 228-234.
- Ogden, J. 1974. The reproductive strategy of *Tussilago farfara* L. - J. Ecol. 62: 291-324.
- Paltridge, G.W. & Denholm, J.V. 1974. Plant yield and the switch from vegetative to reproductive growth. - J. Theor. Biol. 44: 23-34.
- Pearcy, R.W., Björkman, O., Caldwell, M.M., Keeley, J.C., Monson, R.K. & Strain, B.R. 1987. Carbon gain by plants in natural environments. - BioScience 37: 21-29.
- Pearsall, W.H. 1950. Mountains and moorlands. - Collins, London.
- Peck, J.H., Peck, C.J. & Farrar, D.R. 1990. Influences of life history attributes on formation of local and distant fern populations. - Am. Fern J. 80: 126-142.
- Perttula, U. 1941. Untersuchungen über die generative und vegetative Vermehrung der Blütenpflanzen in der Wald-, Hain-, Wiesen-, und Hainfelsen vegetation. - Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A. 58: 1-388.
- Pigott, C.D. & Huntley, J.P. 1981. Factors controlling the distribution of *Tilia cordata* at the northern limit of its geogra-

- phical range. III. Nature and cause of seed sterility. - *New Phytol.* 87: 817-839.
- Pitelka, L.F. 1977. Energy allocation in annual and perennial lupines (*Lupinus*: Leguminosae). - *Ecology* 58: 1055-1065.
- Pitelka, L.F., Stanton, D.S. & Peckenhams, M.O. 1980. Effect of light and density on resource allocation in a forest herb. *Aster acuminatus* (Compositae). - *Am. J. Bot.* 67: 942-948.
- Pitelka, L.F., Ashmun, J.W. & Brown, R.L. 1985. The relationship between seasonal variation in light intensity, ramet size, and sexual reproduction in natural and experimental populations of *Aster acuminatus* (Compositae). - *Am. J. Bot.* 72: 311-319.
- Prange, R.K. & von Aderkas, P. 1985. The biological flora of Canada. 6. *Matteuccia struthiopteris* (L.) Todaro, Ostrich fern. - *Can. Field Nat.* 99: 517-532.
- Primack, R.B. 1979. Reproductive effort in annual and perennial species of *Plantago* (Plantaginaceae). - *Am. Nat.* 114: 51-62.
- Putwain, P.D. & Harper, J.L. 1972. Studies in the dynamics of plant populations. V. Mechanisms governing the sex ratio in *Rumex acetosa* and *R. acetosella*. - *J. Ecol.* 60: 113-129.
- Reekie, E.G. 1991. Cost of seed versus rhizome production in *Agropyron repens*. - *Can. J. Bot.* 69: 2678-2683.
- Reekie, E.G. & Bazzaz, F.A. 1987a. Reproductive effort in plants. 1. Carbon allocation to reproduction. - *Am. Nat.* 129: 876-896.
- Reekie, E.G. & Bazzaz, F.A. 1987b. Reproductive effort in plants. 3. Effect of reproduction on vegetative activity. - *Am. Nat.* 129: 907-919.
- Resvoll, T.R. 1917. Om planter som passer til kort og kold sommer. - *Archiv Math. Naturv.* 35: 1-224.
- Resvoll, T.R. 1925. *Rubus chamaemorus*. Die geographische Verbreitung der Pflanze und ihre Verbreitungsmittel. - s. 224-241 i *Festschrift Carl Schröter*. Zürich.
- Resvoll, T.R. 1929. *Rubus chamaemorus* L. A morphological-biological study. - *Nyt Mag. Naturv.* 67: 55-129.
- Salisbury, E.J. 1942. The reproductive capacity of plants. - Bell & Sons, London.
- Salzman, A.G. 1985. Habitat selection in a clonal plant. - *Am. Sci.* 71: 603-604.
- Samson, D.A. & Werk, K.S. 1986. Size-dependent effects in the analysis of reproductive effort in plants. - *Am. Nat.* 127: 667-680.
- Sarukhan, J. 1974. Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L., and *R. acris* L. II. Reproductive strategies and seed population dynamics. - *J. Ecol.* 62: 151-177.
- Sarukhan, J. 1976. On selective pressures and energy allocation in populations of *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L., and *R. acris* L. - *Ann. Missouri Bot. Gard.* 63: 290-308.
- Sarukhan, J. & Harper 1973. Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L., and *R. acris* L. - *J. Ecol.* 61: 675-716.
- Schaffer, W.M. 1974. Optimal reproductive effort in fluctuating environments. - *Am. Nat.* 108: 783-790.
- Sculthorpe, C.D. 1967. The biology of aquatic vascular plants. - Edward Arnold, London.
- Sharitz, R.R. & McCormick, J.F. 1973. Population dynamics of two competing annual plant species. - *Ecology* 54: 723-740.
- Smith, A.L. 1973. Life cycle of the marsh grass, *Scolochloa festucacea*. - *Can. J. Bot.* 51: 1661-1668.
- Snow, A.A. & Lewis, P.O. 1993. Reproductive traits and male fertility in plants: empirical approaches. - *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24: 331-351.
- Sohn, J.J. & Policansky, D. 1977. The costs of reproduction in the mayapple *Podophyllum peltatum* (Berberidaceae). - *Ecology* 58: 1366-1374.
- Soukupova, L. 1988. Short life-cycles in two wetland sedges. - *Aquat. Bot.* 30: 49-62.
- Stebbins, G.L. 1950. Variation and evolution in plants. - Columbia University Press, New York.
- Stott, P. 1981. Historical plant geography. An introduction. - George Allen & Unwin,

- London.
- Struik, G.J. 1965. Growth patterns of some native annual and perennial herbs in southern Wisconsin. - *Ecology* 46: 401-420.
- Söyrinki, N. 1938. Studien über die generative und vegetative Vermehrung der Samenpflanzen in der alpinen Vegetation Petsamo-Lapplands. - *Ann. Bot. Soc. Zool. - Bot. Fenn. Vanamo* 11: 1-311.
- Thomas, A.G. & Dale, H.M. 1975. The role of seed reproduction in the dynamics of established populations of *Hieracium floribundum* and a comparison with that of vegetative reproduction. - *Can. J. Bot.* 53: 3022-3031.
- Thompson, D.A. & Beattie, A.J. 1981. Density-mediated seed and stolon production in *Viola* (Violaceae). - *Am. J. Bot.* 68: 383-388.
- Turkington, R.A. & Cavers, P.B. 1978. Reproductive strategies and growth patterns in four legumes. - *Can. J. Bot.* 56: 413-416.
- Waller, D.M. 1988. Plant morphology and reproduction. - s. 203-227 i Doust, J.L. & Doust, L.L. (red.) *Plant reproductive ecology*. Oxford University Press, New York.
- Weaver, J.E. & Clements, F.E. 1938. *Plant ecology*. 2nd ed. - McGraw-Hill, New York.
- Weiss, P.W. 1978. Reproductive efficiency and growth of *Emex australis* in relation to stress. - *Austral. J. Ecol.* 3: 57-65.
- Werner, P.A. 1976. Ecology of plant populations in successional environments. - *Syst. Bot.* 1: 246-268.
- Werner, P.A. & Platt, W.J. 1976. Ecological relationships of co-occurring goldenrods (*Solidago*: Compositae). - *Am. Nat.* 110: 959-971.
- Whigham, 1974. An ecological life history study of *Uvularia perfoliata* L. - *Am. Midl. Nat.* 91: 343-359.
- Williams, G.C. 1975. *Sex and evolution*. - Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Williams, G.C. & Mitton, J.B. 1973. Why reproduce sexually? - *J. Theor. Biol.* 39: 545-554.
- Willson, M.F. 1983. *Plant reproductive ecology*. - John Wiley & Sons, New York.
- Winn, A. & Pitelka, L. 1981. Some effects of density on the reproductive patterns and patch dynamics of *Aster acuminatus*. - *Bull. Torrey Bot. Club* 108: 438-445.

Populasjonsbiologisk undersøkelse av bleikmyrklegg, *Pedicularis lapponica*, i Grødalen

Bård Øyvind Solberg

Referat

Solberg, B.Ø. 1997. Populasjonsbiologisk undersøkelse av bleikmyrklegg, *Pedicularis lapponica*, i Grødalen. - NTNU Vitensk.mus. Rapp. bot. Ser. 1997-1: 25-43.

Målet med studiet av *Pedicularis lapponica* L. (Bleikmyrklegg) var å finne ut hvordan ulike populasjonskarakteristikk (bl.a. tetthet, skuddlengde, blomster- og frøproduksjon) endret seg langs en gradient. Studieområdet strekker seg fra nordboreal til mellomalpin sone. Det ble lagt ut 57 analyseruter à 1 m² fra 830 til 1450 m o.h. To transekter ble undersøkt, ett med gneiss-granitt og ett med kambriosilurbergarter. Vegetasjonsundersøkelsen skjedde v.h.a. synedrie-analyser og ordinasjonsanalyser. *P. lapponica* har tyngdepunkt i lyngheiene i fjellet. Langs rabbe-snøleiegradienten strekker den seg inn i snøleier og opp mot rabbene. Arten er også vanlig i fjellbjørkeskogen. Ordinasjonsanalysene viste at hovedgradienten en kompleks klimagradient, mens en sekundær gradient er en kompleks næringsgradient. I det kalkrike transektet virker det som om *P. lapponica* skyr kalkrike habitat.

I den populasjonsbiologiske undersøkelsen ble de 15 ramets og de 10 fertile ramets som stod nærmest sentrum i hver analyserute registrert. De egenskaper som ble registrert var: livsstadium til hver enkelt ramet, bladlengde i rosett, skuddlengde, bladlengde til stengelblad, antall blomster og blomstringsfrekvens. Antall frø i alle kapsler til tre ramets i hver analyserute ble talt. For alle populasjonsegenskaper ble det beregnet et rutegjennomsnitt som ble brukt i de økologiske analysene.

Den dominerende livsform hos *P. lapponica* er sterile rosetter. Fertile skudd er langt mindre vanlige. Skuddlengden til fertile skudd og bladlengden i rosett og på stengelblad avtok med høyden over havet. Dette kan skyldes både klimatiske- og genetiske forhold. Blomster- og frøproduksjonen viste i utgangspunktet en random fordeling i forhold til h.o.h., men ved en partiell korrelasjon med kontroll for skuddlengde, viste begge parametrene positiv samvariasjon med h.o.h. Ved å knytte rutebaserte gjennomsnittsverdier for blomster- og frøproduksjon opp mot resultatene fra ordinasjonsanalysen viste begge parametrene en klar positiv korrelasjon med DCA-akse 2. Resultatene pekte i retning av at det ikke var næringsforhold, men derimot lengden på vekstsesongen som innvirket på dette. Ingen av parametrene korrelerte med pH, mens begge korrelerte med relativ solinnstråling. Dette gjaldt særlig under alpine forhold hvor lengden på vekstsesongen sammen med klimatiske forhold syntes å ha størst betydning for vekst og reproduksjon. Under nordalpine forhold spilte biotiske faktorer som konkurranse om ressurser og frøpredasjon fra insektlarver større rolle. Til tross for at miljøforhold hadde en helt klar betydning for reproduksjon, viste resultatene at intraspesifikke faktorer og var av stor betydning. Skuddlengden hadde stor innvirkning på blomsterproduksjonen, mens antall blomster pr. ramets hadde stor innvirkning på frøproduksjonen.

Bård Øyvind Solberg, NTNU, Botanisk institutt, 7055 Dragvoll

Abstract

Solberg, B.Ø. 1997. Population biological studies on *Pedicularis lapponica*, in Grødalen, Central Norway - NTNU Vitensk.mus. Rapp. bot. Ser. 1997-1: 25-43.

This work aims to study *Pedicularis lapponica* through an altitudinal gradient to find out how different characteristics (for example length of the shoot, flower and seed production) of *P. lapponica* changed along this gradient. Both the vegetation and *P. lapponica* was studied in 57 plots à 1 m² 830 to 1450 m a.s.l. Two slopes were studied; one with calcium-rich rocks and the other with calcium-poor rocks.

The vegetation study was performed with synedrie analysis and ordination techniques. *P. lapponica* grows most frequent in heathland in the low alpine zone. The species is also common in some early snow-patches, at some ridges and in birch forest in the north boreal zone. The ordination analysis showed that the main gradient was a complex climatic gradient (DCA axis 1) while a secondary gradient was a complex nutritional gradient (DCA axis 2). The analysis also showed that in the slope with calcium-rich rocks *P. lapponica* seemed to avoid calcium-rich soils.

In the population biological study both the 15 general ramets and the 10 fertile ramets which grew closest to the

centre of each plot were studied as to life stage/growth form, leaf length in rosette, length of the shoot, leaf length of leaves on the shoot, number of flowers. A study of the seed production in each plot was also performed.

The dominating life stage/growth form of *P. lapponica* is sterile rosettes. Fertile ramets are far less in number. Both the length of the shoot and leaf length parameters decreased with altitude. This could be due to both climatic and genetical conditions. The flower and seed production partly increased with altitude. By establishing a connection with the ordination analysis and the population biological study it appeared that both flower and seed production showed a positive correlation with DCA axis 2. Further analysis showed that this fact was more a result of exposition and heat inclination than nutritional stage. This last result was particularly clear under alpine conditions where physical conditions like the length of the growing seasons and climatic relationships seemed to have most influence on the growth and reproduction of *P. lapponica*. In the north boreal zone had biotic conditions like competition and seed predation from insect larvae more influence. An additional explanation for the reproduction variation was intraspecific factors. The height of a ramet had big influence on the flower production and number of flowers in a ramet had big influence on the seed production.

Bård Øyvind Solberg, Norwegian University of Science and Technology, Department of Botany, N-7055 Dragvoll, Norway

Innledning

Hovedformålet med denne undersøkelsen (Solberg 1996) var å studere *Pedicularis lapponica* L. (bleikmyrklegg) sin utbredelse og forandringer langs en høydegradient. Man kan si at en høydegradient på mange måter viser en kompleks klimagradient. Derfor hadde det vært interessant å studere en planteart sin utbredelse og forandring gjennom en slik gradient. Bakgrunnen for å velge *P. lapponica* er at arten er en arktisk-alpin art, den er vanlig i feltområdet, og har både en øvre og nedre grense i Grødalen. Dette studiet vil i hovedsak konsentrere seg om ulike egenskaper ved *P. lapponica*, blant annet skuddlengde og fertilitet. Disse egenskapene ble studert langs høydegradienten, og mulige forklaringer til variasjonene lansert.

Hovedhypotesen var at *P. lapponica* hadde sterkeste populasjonskarakteristika ved midlere høyder over havet. Det ble antatt at ved høyere høyder over havet ville skuddlengden, blomster- og frøproduksjon bli redusert. Reduksjonen her ble antatt å skyldes klimatiske forhold (Rochow 1970). I en undersøkelse av Eriksen et al. (1993) i Nord-Sverige ble det funnet at *P. lapponica* hadde lavere frøproduksjon i et alpint heiområde på 1000 m.o.h. i forhold til et område i fjellbjørkeskogen på 400 m.o.h. Ved de laveste høyder over havet ble det antatt at varmeste sommertemperatur, konkurranse og andre biotiske faktorer ville redusere *P. lapponica* sin vitalitet (Dahl

1951, Rochow 1970, Gauslaa 1984). Det ble antatt at tidlige utsmeltede habitat ville ha en lengre vekstsesong og at dette ville virke positivt inn på vitaliteten til *P. lapponica*. I tillegg til å studere fysiske faktorer ble det gjort jordkjemiske analyser for å teste om slike forhold kan være viktige for *P. lapponica* sin utbredelse og vitalitet. Det ble antatt at gode næringsforhold ville virke positivt inn på vitaliteten.

Om *P. lapponica* L. *P. lapponica* tilhører *Scrophulariaceae* og er, som de andre artene i slekten *Pedicularis*, en halvsnylter som snylter på røttene til andre planter. MacInnes (1972) skriver at i Canada er det mest vanlig at *P. lapponica* snylter på arter innen *Ericaceae*, med slekten *Vaccinium* som den dominerende. I hennes undersøkelse utgjorde *Ericaceae* hele 79 % av vertsplantene for *P. lapponica*. Hun registrerte også at *Carex* spp., *Betula glandulosa* og *Salix planifolia* kunne fungere som vertsplanter for *P. lapponica*.

I Norge er arten mest vanlig i alpine heier og lyngskoger (Fremstad & Elven 1991, Lid & Lid 1994), og er funnet helt opp til 1700 m o.h. i Lom. Eriksen et al. (1993) rapporterer at i Nord-Sverige er arten mest vanlig i bjørkeskogen, men finnes også der i alpine heier. *P. lapponica* har en sirkumpolar utbredelse, og fra et studie i Alaska (Williams & Batzli 1982) er arten rapportert som vanlig i fuktige *Sphagnum*-tuer. Det sistnevnte habi-

tatet er ikke funnet i Grødalen. I tillegg skriver Mathiesen (1921) at arten også kan vokse på relativt tørre og eksponerte habitat.

P. lapponica er tidligere studert av bl.a. Mathiesen (1921), MacInnes (1972), Williams & Batzli (1982) Eriksen et al. (1993) og Molau (1993). Disse studiene har for det meste tatt for seg kjønnnet reproduksjon, pollinering og spredning.

Den mest vanlige spredningsmåten for *P. lapponica* er produksjon av jordstengler, mens rekruttering av nye genet fra frøproduksjon er en svært langsom prosess (Mathiesen 1921, Williams & Batzli 1982, Molau 1993). Den mest vanlige fertile utgaven av *P. lapponica* er et fertilt skudd pr. ramet. Hver ramet har i underkant av 10 blomster og hver blomst har vanligvis under 20 ovuler (MacInnes 1972, Williams & Batzli 1982, Eriksen et al. 1993). Samtlige tidligere arbeider om arten sier at ulike arter av humler er pollinerings agenter, og Williams & Batzli (1982) fant at både dronninger og arbeidere pollinerte *P. lapponica*. Vanligvis utøver *P. lapponica* kryssbestøvning, men ved spesielt harde klimatiske forhold blir det en større grad av selvpollinering (Eriksen et al. 1993). Mathiesen (1921) skriver fra Grønland at pollineringssuksessen er lav, mens Williams & Batzli (1982) og Eriksen et al. (1993) stadfester en relativt høy pollineringssuksess. Arten lider av frøpredasjon, spesielt ved lave høyder over havet.

Ifølge Eriksen et al. (1993) innehar *P. lapponica* alle karakteristikkene (f.eks. langt livsløp og lav frøproduksjon) til en stress-tolerant art ifølge Grimes (1979) triangulære C-S-R modell. Generelt for arktisk-alpine arter gjelder at stress er forårsaket av det ytre miljøet. Det gjelder forhold som lave temperaturer, kort vekstsesong og lav mineralnæringsstatus, som ofte er forårsaket av lav mikrobiell aktivitet (Grime 1979). Alternativt er den en K-strateg som beskrevet av Pianka (1970) og Gadgil & Solbrig (1972).

Studieområde. Undersøkelsen ble gjort i Grødalen, Sunndal kommune i Møre og Romsdal (62°33'00''N9°00'00''Ø). Grødalen er en fjelldal som går fra innlandet og rett vest ut mot kysten. Dalbunnen ligger på ca. 700-750 m o.h. Grødalen har innlandsklima med et lite suboseanisk preg, spesielt vest i dalen (Holten 1979). Den brutte topografien gir store lokale klimaforskjeller. Vinteren er preget av store snømengder, med sen utsmelting. Gjennom prosjektet "Effects of rapid climatic change on plant biodiversity in boreal and montane ecosystems" er tilgjengelige klimadata for alle analyserutene beregnet utfra flere klimastasjoner, h.o.h og geografisk posisjon (W. Cramer pers. medd.).

I studieområdet er det hovedsakelig eokambriske og prekambriske bergarter som dominerer. Dette er i første rekke kalkfattige gneiser og granitter. I tillegg går det en stripe kalkrike kambro-silurbergarter på tvers av dalen. Her er det vekstmuligheter for mer kalkkrevende plantearter. Både kalkrike kambriosilurbergarter og kalkfattige gneiss-granittiske bergarter er undersøkt med hensyn til *P. lapponica*.

Materiale og Metode

Vegetasjonsundersøkelse. Analyseruter ble lagt ut i to transekt, hvor det ene var i et område med innslag av kalkrike kambrosilurbergarter (transekt 2), mens det andre var i et område dominert av gneiss-granittiske bergarter (transekt 1). Begge transektene hadde en østlig til nordøstlig eksposisjon. Synedrieanalyser (Lid 1964) ble brukt. Ved utvelgelsen av analyseruter ble det i særdeleshet prøvd å dekke en lengst mulig høydegradient. I tillegg ble det også i størst mulig grad prøvd å dekke opp ulike habitat for *P. lapponica*. Det ble benyttet en variant av tilfeldig ruteplussing, "randomization within selected blocks" (R. H. Økland 1990), hvor makroruter på 5 x 5 meter ble subjektivt lagt ut på habitat hvor det var en rimelig god dekning av *P. lapponica*. En slik subjektiv

måte å legge ut ruter på vil ikke tilfredsstillende objektive krav for bruk av statistiske tester. For å legge inn en viss grad av objektivitet ble hver makrorute delt inn i 25 mesoruter på 1 x 1 meter. Av disse 25 mesoruter ble to trukket ut ved hjelp av tilfeldige tall fra en statistisk tabell (Samseth & Thorvaldsen 1986), og brukt som analyseenhet. En slik metodikk vil ifølge R. H. Økland (1990) gi en tilfredsstillende grad av objektivitet for å bruke statistiske tester i behandlingen av datasettet.

I hver mesorute ble karplanter, bladmoser og lav registrert og gitt en prosentdekning på en skala fra 1-100 (1, 2, 3, 4, 5, 10, 15, 20,, 90, 95, 96, 97, 98, 99, 100).

Kjemiske variabler. I hver mesorute ble det tatt jordprøver. For å få et mest mulig representativt utvalg fra hver mesorute, ble det tatt fire til fem stikk fra hver rute i de øverste 0-10 cm., som anbefalt av Zhang (1983). Jordprøvene ble tatt i løpet av ei helg, 20 - 21 august, pakket i pappbokser og tatt med hjem for lufttørking og senere analyser. Samme helga ble det på samme måte tatt jordprøver for fuktighetsmålinger.

Jordprøvene ble brukt til å bestemme jordfuktighet, pH, glødetap (Baadsvik 1974) og Kjeldahlnitrogen. Kjeldahlnitrogen ble målt ved ASTN 22/89 (Tecator AB 1989a) for Flow Injection Analysis (FIA). Noen modifikasjoner av metoden ble gjort etter egen testing og anbefaling fra andre.

Fysiske variabler. H.o.h. ble målt i alle mesoruter ved hjelp av en høydemåler. Helling og eksposisjon ble målt i alle makroruter ved hjelp av et klinometerkompass og oppgitt i 360° skala. Eksposisjon ble deretter delt inn i 5 soner fra 1-5 hvor 1 var den gunstigste verdien (Dargie 1984). Etter anbefaling fra O. Eilertsen (pers. medd.) ble helling og eksposisjon slått sammen til én verdi. Som utgangspunkt for denne verdien ble Parker (1988) sin formel brukt. Denne blir ikke vist i denne artikkelen fordi den ikke er helt ferdig bearbeidet og ennå ikke

publisert (se Myklebost 1996).

Databearbeiding og ordinasjonsanalyser. Biological Data Program/PC (BDP/PC) versjon 1.10 (Pedersen 1988) ble brukt til innlesing av både art/rute-data og miljøparametre. For å nedtone dominerende arters betydning ble det brukt en veiefunksjon (van der Maarel 1979, Clymo 1980) i BDP/PC hvor rekkevidden ble satt til $r = 16$, isteden for $r = 100$. I en vegetasjonsanalyse vil mange arter bare finnes i noen få analyseruter. Slike arter har lett for å skape støy i datamaterialet. Det var ønskelig å redusere betydningen av slike arter. Til dette ble det brukt median nedveiging (Eilertsen & Pedersen 1989, Eilertsen et al. 1990). Median nedveiging er bedre enn standard frekvensnedveiging, særlig hvis en eller flere arter er høyfrekvente (Eilertsen et al. 1990).

Ordinasjonsanalysen ble utført i CANOCO/PC versjon 3.12 (ter Braak 1991). Detrended correspondence analysis (DCA) (Hill & Gauch 1980) ble brukt for indirekte ordinasjonsanalyser. Ordinasjonen ble gjort med detrending med segmenter og ikke-lineær reskalering (Hill & Gauch 1980).

Det ble antatt at *P. lapponica* virket samlende på materialet siden den fantes i alle rutene, og det kunne være interessant å se hvilken effekt det hadde å fjerne den. Derfor ble ordinasjoner og andre økologiske analyser utført med totalmaterialet hvor *P. lapponica* var pasifisert ved hjelp av kommando i CANOCO (ter Braak 1991).

Populasjonsbiologisk undersøkelse. I hver mesorute ble det gjort to registreringer angående spesifikke populasjonskarakteristika. Det første var at de 15 ramets som stod nærmest sentrum av ruta ble registrert. I tillegg ble også de 10 fertile ramets som stod nærmest sentrum av ruta registrert.

De registreringer som ble gjort var: livsstadium, antall blad i rosett (Blad K), bladlengde på blad i rosett (Bladlg K), skudd-

lengde (Sklgd), antall blad langs stengel (Blad S), bladlengde på blad langs stengel (Blalgd S), antall blomsteremner (Ant. bloe.), antall blomster (Ant. blo.), blomstringfrekvens (Blofrek) og tetthet.

P. lapponica ble delt inn i seks ulike livsstadier. Det første var sterile skudd som var en enkelt bladrosett. Livsstadium to var førstegangsfertile uten bladrosett, mens livsstadium tre var førstegangsfertile med bladrosett. Livsstadium fire var flergangsfertile uten bladrosett, mens livsstadium fem var flergangsfertile med bladrosett. Det siste livsstadiet var ramets som var fertile i fjor, men ikke i år (postfertile). Utfra dette ble det satt opp en oversikt over fordelingen av de ulike livsstadier.

Sterile ramets var en bladrosett med varierende antall blad. Noen fertile ramets hadde også en bladrosett som var klart skilt fra stengelen. Ved målinger av bladlengde i rosett ble det nest lengst bladet målt. Langs stengelen på hver fertile ramet var det blad. Ved målinger av bladlengde langs stengel ble også det nest lengst bladet målt. Alle bladmålinger ble målt i mm. Skuddlengden ble målt i cm.

Blomstringsfrekvens ble målt som antall blomster dividert på antall blomsteremner.

Frøproduksjon. I frøproduksjonsundersøkelsen ble tre ramet fra hver mesorute undersøkt. De ramets som ble valgt, var de som lå nærmest sentrum. Noen unntak ble gjort fordi tidspunktet for frømodning varierte. Enten var ikke frøene modne, eller så kunne kapselen være oppsprukket ved innsamlingsstidspunktet. Noen ramets var også beitet. Alle kapsler i hver ramet ble undersøkt. Det ble registrert hvor mange som hadde blomstret, antall frø i hver kapsel og eventuelle skadedyrangrep. Ved gjennomsnittsberegninger av antall frø ble de kapsler som enten hadde larve i seg eller var inntørket utelatt. I enkelte kapsler manglet det frø, trolig fordi befruktning ikke hadde skjedd.

Frøpredatorene ble ikke bestemt i denne undersøkelsen. Eriksen et. al. (1993) bestemte to insekterarter som prederte frø: *Gimnoma dorsata* Zett (Diptera-Scatophagidae) og *Aethes deuthiana* Zett (Lepidoptera-Scatophagidae). Den førstnevnte var mest vanlig i deres undersøkelse.

Statistiske analyser. De statistiske analysene ble utført i SPSS for Windows versjon 6.0 (Norusis 1993). Kendalls korrelasjonstest (τ), som er en fordelingsfri korrelasjonsanalyse (Zar 1984), ble brukt. Korrelasjoner mellom de ulike populasjonsparametre og biotiske og miljøvariabler ble gjennomført. På tilsvarende måte ble det kjørt Kendalls korrelasjonsanalyse mellom populasjonsparametre og DCA score. Det siste for å teste sammenhengen mellom vegetasjonsfordelingen og egenskaper med *P. lapponica*. Det ble og benyttet partiell korrelasjon (Zar 1984, Norusis 1993). Partiell korrelasjon forutsetter normalfordelte data, og her er det Pearson korrelasjonskoeffisient som benyttes. Populasjonsbiologiske data, spesielt de som har med størrelse å gjøre, forventes å være normal-fordelte (S. Karlsson pers. medd.). Multiple regresjoner ble brukt for å avdekke hvilke enkeltfaktorer som best kunne forklare variasjoner hos de enkelte populasjonsbiologiske egenskapene.

Det ble utført en PCA-ordinasjon i CANOCO (ter Braak 1991) hvor de ulike populasjonsbiologiske parametre ble lagt inn som arter og standardisert og sentrert. PCA krever at variablene har lineære sammenhenger (ter Braak & Prentice 1988). Ellers ble standard prosedyrer fulgt.

Nomenklatur. Karplanter følger Lid & Lid (1994). Bladmosene følger Frisvoll et al. (1995). Artene innen slekten *Bryum* er kollektivt oppgitt til *Bryum* spp. Bladlav og busklav følger Krog et al. (1994). Artene innen slekten *Stereocaulon* er kollektivt oppgitt til *Stereocaulon* spp.

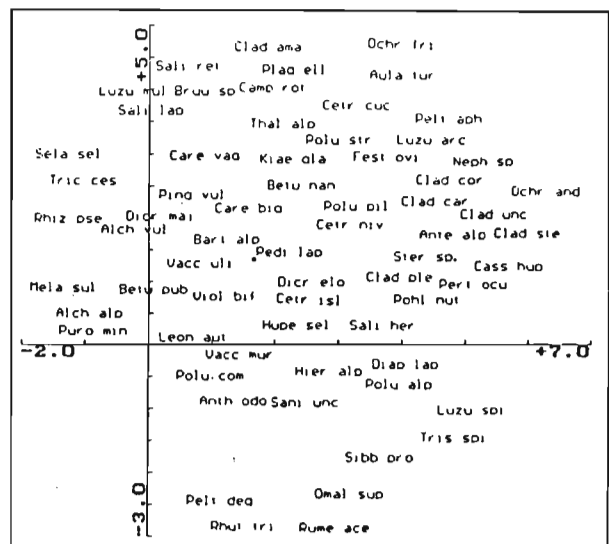
Resultater

Vegetasjonsøkologiske forhold. Det ble utført DCA-ordinasjoner av totalmaterialet både med og uten *P. lapponica*. Begge metodene ga svært stor grad av likhet (tabell 1). Gradientlengdene ble noe lengre når *P. lapponica* ble fjernet. Første, andre og tredje aksene ble henholdsvis 0,10, 0,14 og 0,10 SD enheter lengre. Egenverdiene økte og litt når *P. lapponica* ble fjernet fra ordinasjonen. Figur 1 og 2 viser henholdsvis arts- og ruteplottet for DCA akse 1 og 2 for totalmaterialet, men hvor *P. lapponica* er pasifisert. Figur 2 er karakterisert ved at øverst i midten lå det ei gruppe med ruter som var preget av litt fuktige, delvis myrlignende, forhold, høy pH og mange moser. Her fantes det også en del krevende arter som *Plagiomnium ellipticum*, *Climacium dendroides*, *Salix reticulata*, *Astragalus alpinus*, *Thalictrum alpinum* og *Pedicularis oedri*.

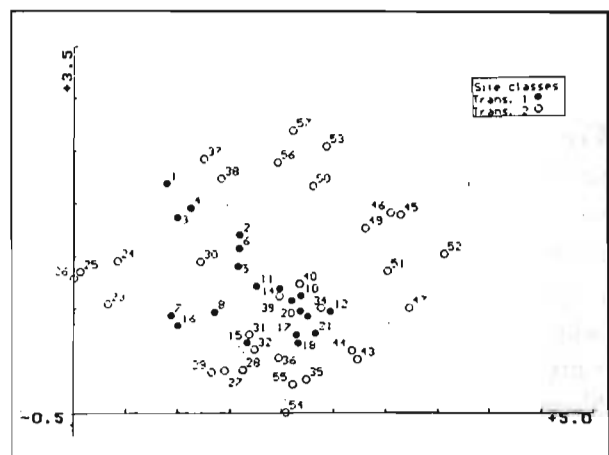
I midten av diagrammet (figur 2) fantes det en tett sverm av ruter. Her var det typiske voksestedet for *P. lapponica* som er lynghei dominert av bl.a. *Empetrum nigrum* ssp. *hermaphroditum*, *Betula nana*, *Vaccinium myrtillus*, *Phyllodoce caerulea*, *Deschampsia flexuosa* og *Carex bigelowii*. Nederst i denne svermen er det en overgang mot snøleilignende vegetasjonstyper med innslag av arter som *Omalotheca supina*, *Sibbaldia procumbens*, *Salix herbacea* og *Anthoxanthum odoratum*. Til venstre i figur 2 lå ruter som lå i bjørkeskogen med et relativt stort innslag av graminider og urter, f.eks. *Geranium sylvaticum*, *Trientalis europaea*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Listera cordata*, *Deschampsia flexuosa*, *Deschampsia cespitosa*, *Agrostis capillaris*, *Rhynchospora squarrosus*, *R. triquetrus*, *Brachythecium reflexum* m.fl. Til høyre i diagrammet fantes de ruter som lå høyest over havet. Dette er tørre, lavdominerte vegetasjonstyper som grenser til rabber. Typiske arter her var *Carex bigelowii*, *Festuca ovina*, *Juncus trifidus*, *Diapensia lapponica*, *Antennaria dioica*, *A. alpina*, *Trisetum spicatum*, *Cladonia* spp. og andre lavarter.

Tabell 1. Egenverdier og gradientlengder for DCA ordinasjonen med *P. lapponica* pasifisert, og med alle arter aktive.

Aks	<i>P. lapponica</i> pasifisert		Alle arter aktive	
	Egenverdi	Gradientlengde	Egenverdi	Gradientlengde
1	0,428	3,52	0,414	3,42
2	0,308	2,84	0,296	2,70
3	0,202	2,88	0,162	2,77
4	0,123	2,66	0,115	2,58



Figur 1. DCA ordinasjon for total materialet hvor *P. lapponica* er pasifisert. Artsplot.



Figur 2. DCA ordinasjon for total materialet hvor *P. lapponica* er pasifisert. Ruteplot.

Rutene fra transekt 1 lå mer eller mindre samlet i midten av ordinasjonsdiagrammet, mens rutene fra transekt 2 dro ut gradientene langs begge aksene (figur 2). Dette var i over-

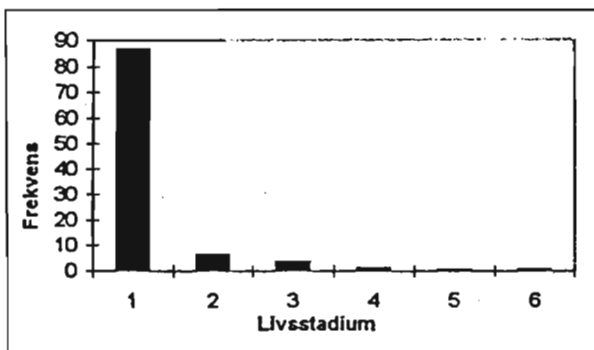
ensstemmelse med at transekt 2 hadde større variasjon i både h.o.h. og pH-verdier. På tross av dette viste statistiske analyser at hverken h.o.h. eller pH var signifikant ulik i de to transektene.

DCA-akse 1 var sterkest positivt korrelert med h.o.h. ($\tau = 0,68$ $N = 57$ $p < 0,000$) og antall lav ($\tau = 0,66$ $N = 57$ $p < 0,000$). Dekning høyere planter var negativt korrelert med førsteaksen ($\tau = -0,53$ $N = 57$ $p < 0,000$), samtidig som dekning høyere planter var sterkt negativt korrelert med h.o.h. ($\tau = -0,43$ $N = 57$ $p < 0,000$). Fuktigheten var og negativt korrelert med førsteaksen ($\tau = -0,44$ $N = 57$ $p < 0,000$).

DCA-akse 2 var positivt korrelert med pH ($\tau = 0,37$ $N = 57$ $p < 0,000$), noe som kunne tyde på at det var en surhetsgradient langs andreaksen. Eksposisjon var negativt korrelert med andreaksen ($\tau = -0,38$ $N = 57$ $p < 0,000$). Dette betyr at jo gunstigere eksposisjon ei analyserute hadde, jo høyere verdi hadde ruta langs DCA akse 2.

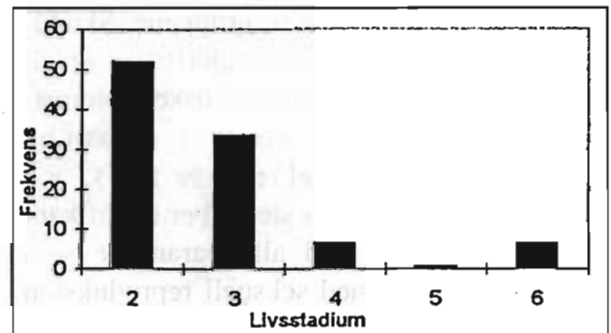
Det var vanskelig å trekke noen fornuftig økologisk variasjon utfra DCA-akse 3 og 4 (se Solberg 1996).

Populasjonsbiologisk del. For totalpopulasjonen av *P. lapponica* viste de ulike livsstadier en typisk Poisson fordeling (figur 3). De sterile ramets dominerte fullstendig, og utgjorde 87 % av totalbestanden. Av de resterende 13 % utgjorde førstegangsfertile uten rosett drøyt 50 %.



Figur 3. Frekvensfordeling for de 15 ramets.

De fertile ramets hadde også en Poisson fordeling (figur 4). Førstegangsfertile (livsstadium 2 og 3) utgjorde 86 % av totalpopulasjonen av fertile ramets (figur 4). Som ovenfor utgjorde førstegangsfertile uten rosett drøyt 50 % av de fertile ramets. Flergangsfertile (livsstadium 4 + 5) og postfertile (livsstadium 6) utgjorde kun 14 % av de fertile ramets.



Figur 4. Frekvensfordeling for de 10 ramets.

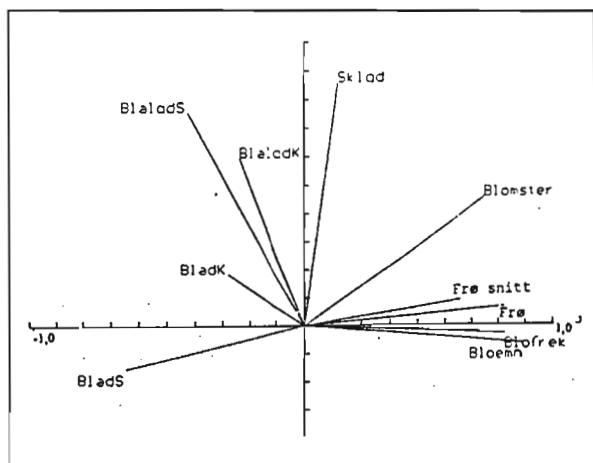
Sammenligning mellom transektene. Det ble brukt en t-test for uavhengige utvalg (Zar 1984, Norusis 1993) for å teste om det var sannsynlig at de målte ramets fra de to transektene tilhørte samme populasjon. For alle parametre så nær som én var gjennomsnittsverdien ikke ulik i de to transektene (tabell 2). Skuddlengden var lengre i transekt 1 (116,25 cm) enn i transekt 2 (82,86 cm).

Tabell 2. t-test for gjennomsnittsverdier mellom transektene for de ulike populasjonsbiologiske parametre. Signifikante resultat er uthevet.

Variabel	N	t-verdi	p-verdi
Skuddlengde	52	3,69	0,001
Blad i krans	47	0,09	0,928
BlalgdK	47	-0,69	0,495
Blad stengel	52	-1,32	0,192
BlalgdS	52	-0,21	0,833
Ant. blomster	52	1,71	0,094
Ant. blomner	45	1,13	0,264
Blofrek	45	1,95	0,057
Antall frø	45	1,31	0,197

Intraspesifikke sammenhenger. Det var sterke positive korrelasjoner mellom de parametrene som har sammenheng med seksuell reproduksjon. Dette kom tydelig fram av figur 5, som viser en PCA-ordinasjon av de målte egenskapene til *P. lapponica*. Det var flere signifikante sammenhenger mellom de to målene for bladlengder og antall blad, noe som også kom fram av PCA-ordinasjonen (figur 5). Skuddlengden fungerer som bindeledd mellom disse to gruppene. Skuddlengden var signifikant korrelert med antall blomster ($\tau = 0,27$ $N = 52$ $p = 0,005$), blomstringsfrekvens ($\tau = 0,37$ $N = 48$ $p < 0,000$) og bladlengde langs stengel ($\tau = 0,39$ $N = 52$ $p < 0,000$). Antall blad langs stengel er signifikant negativt korrelert med alle parametre som har sammenheng med seksuell reproduksjon (se Solberg 1996).

En én-veis ANOVA-analyse (tabell 3) viste at det var signifikante ulikheter mellom analyse-rutene for alle populasjonsbiologiske parametre utenom antall blad i rosett. Mellom-rutevariasjonen var større enn innen-rutevariasjonen for parametrene; skuddlengde, bladlengde langs stengel, antall frø og frøgjennomsnitt (tabell 3). De andre parametrene hadde større variasjoner innen analyse-rutene enn mellom.



Figur 5. PCA-ordinasjon for populasjonsbiologiske parametre.

Tabell 3. En-veis ANOVA-analyse som viser om det var signifikante ulikheter mellom rutene. Tabellen viser også hvor stor del av variasjonene som kan forklares av innen- og mellom-rute variasjon.

Variabel	DF	SS	F-verdi	p-verdi	% forklaring
Skuddlengde	508	969236			
Mellom rute	51	587348	13,78	0,0000	60,5%
Innen rute	457	381888			39,5%
Blad i krans	180	148			
Mellom rute	47	50	1,45	0,0520	34,0%
Innen rute	133	98			66,0%
Blalgd K	180	6790			
Mellom rute	47	3097	2,37	0,0001	45,5%
Innen rute	133	3693			54,5%
Blad stengel	475	861			
Mellom rute	51	340	5,42	0,0000	39,5%
Innen rute	424	521			60,5%
Blalgd S	474	11714			
Mellom rute	51	6941	12,06	0,0000	59,5%
Innen rute	423	4773			40,5%
Blomster	473	5679			
Mellom rute	51	2043	4,65	0,0000	36,0%
Innen rute	422	3636			64,0%
Ant. bloe	410	4946			
Mellom rute	47	2217	6,27	0,0000	45,0%
Innen rute	363	2729			55,0%
Bloefrek	390	23			
Mellom rute	44	7	3,25	0,0000	30,5%
Innen rute	346	16			69,5%
Ant. frø	134	46510			
Mellom rute	44	28822	3,33	0,0000	62,0%
Innen rute	90	17688			38,0%
Frøsnitt	134	561			
Mellom rute	44	404	5,22	0,0000	72,0%
Innen rute	90	158			28,0%

Sammenhenger mellom egenskaper ved *P. lapponica* og biotiske- og miljøvariabler

Skuddlengde. Skuddlengde på fertile skudd av *P. lapponica* var signifikant korrelert med de fleste biotiskevariabler og miljøvariabler (tabell 4). Den rutebaserte parameteren hadde høyere korrelasjonskoeffisient på samtlige variabler.

Antall lav og h.o.h. var sterkt negativt korrelert med skuddlengden (tabell 4). Dekning karplanter var sterkt positivt korrelert med skuddlengden (tabell 4). Det samme resultatet viste seg for bladlengde i rosett og blad-

Tabell 4. Korrelasjoner mellom skuddlengde og miljøvariabler/biotiske variabler. Både skuddbaserte- og rutebaserte verdier.

	H.o.h.	Fukt.	Tot.-N	pH	Eksp	Ant. lav	Dg karpl	DG lavere	Tot.ant arter	Ant. moser
Sklgd S	-0,3182	0,2794	-0,2707	-0,0847	-0,0289	-0,3467	0,2942	-0,2268	-0,1519	-0,1243
N = 509	0,000	0,000	0,000	0,000	0,345	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Sklgd R	-0,4226	0,3912	-0,3064	-0,1093	-0,1382	-0,5022	0,4191	-0,2892	-0,1875	-0,1750
N = 52	0,000	0,000	0,001	0,256	0,209	0,000	0,000	0,003	0,055	0,090

lengde langs stengel. Totalnitrogen var signifikant negativt korrelert med skuddlengde (tabell 4), dvs. at jo høyere nitrogen innhold det var i jorda, dess lavere ble *P. lapponica*. Total-nitrogen var positivt korrelert med h.o.h. ($\tau = 0,23$ $N = 57$ $p = 0,013$) slik at det kunne være dette forholdet som og gjorde seg gjeldende her. En multipel regresjonsanalyse ble bygd med skuddlengde R som avhengig variabel og h.o.h., totalnitrogen, pH og eksposisjon som uavhengige variabel. H.o.h. "forklarte" 33 %, mens nitrogen "forklarte" 4,5 %.

Blomstersetting. Antall blomster R var signifikant korrelert med eksposisjon ($\tau = -0,24$ $N = 52$ $p = 0,032$), skuddlengde R (se ovenfor), antall frø ($\tau = 0,33$ $N = 45$ $p = 0,002$), antall blomsteremner ($\tau = 0,6512$ $N = 45$ $p < 0,000$), blomstringsfrekvens ($\tau = 0,57$ $N = 45$ $p < 0,000$) og antall blad langs stengel ($\tau = -0,28$ $N = 52$ $p = 0,005$). Det virket som om skuddlengden var med på å bestemme antall blomster hos den enkelte ramet av *P. lapponica*, og at eksposisjonen og kunne ha en viss betydning. Resultatene viste at skuddlengden er sterkt avhengig av h.o.h. (tabell 4), og på bakgrunn av denne kunnskapen ble det utført en partiell korrelasjon mellom h.o.h og antall blomster hvor det ble kontrollert for skuddlengden. En slik korrelasjon ga en sterk positiv korrelasjon mellom antall blomster R og h.o.h. ($r = 0,54$ $N = 49$ $p < 0,001$). Dette var et resultat som stemte godt overens med det subjektive inntrykk gjort under feltarbeidet. En multipel regresjonsmodell ble bygd med antall blomster som avhengig variabel, og skuddlengde, h.o.h., pH, eksposisjon og nitrogen som uavhengige variabler. Modellen "for-

klarte" 42 % av variasjonen i antall blomster, hvorav skuddlengde "forklarte" 20 % og h.o.h 22 %.

En korrelasjonsanalyse viste at hverken antall blomsteremner R eller blomstringsfrekvens R var signifikant korrelert med noen av de biotiskevariablene eller miljøvariablene.

Frøproduksjon. Av 153 ramet var det 23 som på innsamlingstidspunktet var angrepet av insekter i form av at det fantes en larve inne i kapselen. På hver ramet var det en eller to kapsel som var angrepet. En Mann-Whitney U-test viste at det var en sannsynlig forskjell i den gjennomsnittlige høyden over havet for ramets som er angrepet i forhold til de ramets som ikke er angrepet ($U = 12$ $N = 153$ $p = 0,0016$). Gjennomsnittlig høydenivå for angrepne ramets var 1045 m o.h., mens for ikke angrepne ramets var det gjennomsnittlige høydenivå 1145 m o.h. Angrepne ramets hadde også et signifikant lavere frøgjennomsnitt pr. kapsel enn ikke angrepne ramets, henholdsvis 2,80 og 3,78 frø pr. kapsel ($t = 2,41$ $DF = 149$ $p = 0,017$). De blomster som ikke hadde synlig angrep av insekter i form av larver, eller var inntørket, hadde i gjennomsnitt 4,32 frø R pr. kapsel med et standardavvik på 2,88. Noen ramets produserte frø i bare noen få kapsler (ni ramets), muligens fordi de ikke var befruktet. Gjennomsnittlig frøproduksjon B pr. kapsel for de kapsler som produserte frø B var 5,22 med et standardavvik på 2,29. På rutenivå var frøgjennomsnitt pr. kapsel kun korrelert med antall frø ($\tau = 0,62$ $N = 45$ $p < 0,000$) og antall blad langs stengel ($\tau = -0,24$ $N = 45$ $p = 0,021$).

Antall frø R var korrelert med antall blomster R (se ovenfor), antall blomsteremner ($\tau = 0,33$ $N = 41$ $p = 0,002$), blomstringsfrekvens ($\tau = 0,2726$ $N = 41$ $p = 0,013$), frøgjennomsnitt (se ovenfor), blad langs stengel ($\tau = -0,33$ $N = 45$ $p = 0,002$) og eksposisjon ($\tau = -0,27$ $N = 45$ $p = 0,024$). Ved tilsvarende undersøkelser for skuddbaserte parametre var antall frø S og korrelert med skuddlengde S ($\tau = 0,25$ $N = 132$ $p < 0,001$). På bakgrunn av det samme resonnement som for blomstersetting ble det utført en partiell korrelasjon mellom antall frø S og h.o.h. og kontrollert for skuddlengde S. Resultatet var en signifikant positiv korrelasjon ($r = 0,31$ $N = 129$ $p < 0,001$). Med andre ord økte *P. lapponica* sin frøproduksjon med h.o.h.. Dette resultatet var også i overensstemmelse med det subjektive inntrykket gjort under felt- og laboratoriearbeidet. For å kvantifisere dette nærmere ble det utført en multippel regresjonsanalyse med antall frø som avhengig faktor og antall blomster, skuddlengde, h.o.h., pH, eksposisjon og nitrogen som uavhengige faktorer. Antall blomster "forklarte" 25 % av variasjonen.

Sammenhenger mellom DCA score og populasjonsparametrene. Det ble funnet en negativ korrelasjon mellom DCA-akse 1 og skuddlengden, bladlengde i rosett, bladlengde på stengel (tabell 5). Det at skuddlengde, bladlengde i rosett og bladlengde på stengel avtar langs førsteaksen stemte godt overens med at de samme parametrene var negativt korrelert med h.o.h. (se Solberg 1996).

DCA-akse 2 hadde en signifikant sammenheng med de fleste parametre som har med seksuell reproduksjon å gjøre; antall blomster, antall blomsteremner, blomstringsfrekvens og antall frø (tabell 6). Frøgjennomsnitt var ikke signifikant korrelert med DCA-akse 2 (tabell 6). Bladlengde langs stengel var signifikant negativt korrelert med DCA-akse 2 (tabell 6).

Tabell 5. Signifikante korrelasjoner mellom DCA1 score og populasjonsparametre. Alle verdier er på ramet nivå.

	Skuddlgd	Bladlgd K	Bladlgd S
DCA-akse 1	-0,5389	-0,2383	-0,3728
	0,000	0,019	0,000

Diskusjon

Vurdering av materialet og metoden. I et populasjonsbiologisk studie vil det alltid være en kritisk faktor å studere arten i bare én sesong (bl.a. Carlsson & Callaghan 1990, Silvertown & Lovett Doust 1993). Sesongvariasjonene kan være store, og tilfeldigheter kan ha stor innvirkning på resultatet. Hvis en studerer 1994-verdier for temperatur og nedbør kontra normalen for perioden, er 1994 et relativt tørt år med normale temperaturer. Vekstsesongen i mai/juni var noe kjøligere, mens juli var både varmere og tørrere enn normalen. Den kjølige våren kan ha ført til at det denne sesongen var relativt sett færre fertile skudd enn vanlig, mens den varme juli måned kan ha ført til større mengder insekt enn vanlig og dermed større grad av pollinering og større frøproduksjon. 1993-sesongen var en spesielt kald og fuktig sommer. Trolig kan dette ha medført færre fertile ramets, og også mindre spredning med jordstengler, noe som på ulike måter vil påvirke resultatet av denne undersøkelsen. Alpine planter lager knopper året før blomstring, og en dårlig 1993 sesong kan gi relativt sett få ramets året etter (Billings & Mooney 1968). Dette er ikke kontrollerbare faktorer som man må regne med når man gjør feltstudier av plantepopulasjoner.

Et annet aspekt ved populasjonsbiologiske studier er at de fleste plantearter har en eller annen form for vegetativ formering. Graden og typen av vegetativ formering kan variere sterkt fra art til art. Spesielt hos fjellplanter er det antatt at vegetativ formering er svært vanlig (Billings & Mooney 1968). *P. lapponica* formerer seg vegetativt ved jord-

Tabell 6. Korrelasjoner mellom populasjonsparametre og DCA 2 score. Alle verdier er på rutenivå.

	Ant. blomster	Antall blo emner	Blomstrings frekvens	Ant.frø	Frø gjennomsnitt pr blomst	Blad langs stengel
DCA akse 2	0,4076 0,000	0,3502 0,000	0,3226 0,001	0,2883 0,005	0,1112 0,282	-0,3550 0,000

stengler. Disse sprer seg i jorda og danner nye ramets. Det å skille genets fra hverandre ble sett på som så tidkrevende at det ikke var aktuelt i dette studiet. Mange andre studier hefter seg også med undersøkelser på ramets nivå (bl.a. Carlsson & Callaghan 1990, Die-mer 1992, Eriksen et al. 1993).

Lengden på vekstsesongen er en av de faktorer har størst betydning for arktiske og alpine planter sin utbredelse og vitalitet (Dahl 1956, Gjærevoll 1956, Billings & Mooney 1968, Molau 1995). Det er flere faktorer som avgjør lengden på vekstsesongen, bl.a. snømengder, temperatur og tidspunkt for når snøen legger seg og forsvinner. I denne undersøkelsen finnes det dessverre ingen nøyaktige målinger av vekstsesongen. Eksposisjonen viser de analyseruter som ligger gunstigst plassert med hensyn til snøsmelting. I følge Austin et al. (1984) er eksposisjons- og hellingsfaktoren kompleks, og en indirekte miljøgradient som hovedsakelig virker gjennom solstråling, jordtemperaturer og lufttemperaturer nær bakken. Heikkinen (1991) argumenterer med at habitat som ligger gunstig plassert i forhold til helling og eksposisjon vil få lengre snøfrie perioder og dermed lengre vekstsesong enn habitat som ligger mindre gunstig plassert. Eksposisjon gir ikke noe ideelt bilde av lengden på vekstsesongen, og det må taes i betraktning under den følgende diskusjonen.

Økologiske hovedgradienter innen det studerte habitat. Vegetasjonsundersøkelsen viste at *P. lapponica* fordeler seg langs den klassiske rabb-snøleiegradienten i fjellet. Tyngdepunkt er å finne i de typiske lyngheiene, med en sterk dominans av arter som *Empetrum nigrum* ssp. *hermaphroditum*, *Betula nana*, *Vaccinium myrtillus* m.fl. *P. lapponica*

går ikke opp på de ekstreme rabbene og heller ikke ned i de sene snøleiene. I tillegg er arten vanlig i fjellbjørkeskogen, særlig på åpne habitat. Rabb-snøleiegradienten kom ikke tydelig fram i ordinasjonsanalysen. Det gjorde derimot en kompleks klima- og næringsgradient.

Høydegradienten. Studieområdet i denne undersøkelsen har en høydeforskjell på 620 m. Dette gir store temperaturforskjeller for analyserutene og gir opphav til en regional klimagradient (R. H. Økland & Bendiksen 1985). De samme forhold kan man få fram ved å studere områder på ulike breddegrader. H.o.h. er en kompleks klima- og/eller miljøgradient (Whittaker 1967, Austin et al. 1984). Langs denne gradienten er det mange ulike faktorer som endrer seg; temperatur, vekstsesong, fuktighet, fordampning, vindforhold etc. Selv om det i dette studiet er helt klare sammenhenger mellom h.o.h. og endringer i vegetasjonsforhold, må man ikke forledes til å tro at h.o.h. nødvendigvis er den kausale årsak til dette. Som nevnt ovenfor er det mange ulike forhold som endrer seg langs denne gradienten, og det trenger ikke være en av disse som styrer endringene i vegetasjonsforhold. Det kan være flere av faktorene som virker sammen, eller faktorer kan til og med virke mot hverandre.

H.o.h. har sterk korrelasjon med DCA-akse 1. Det samme har andre variabler som forventes å forandre seg langs en høydegradient, f. eks. fuktighet og temperatur. De temperaturdataene dette studiet har er lufttemperaturer. Disse gir et noe svakt bilde av de temperaturene som plantene opplever da faktorer som helling, eksposisjon og mikrotopografi er viktige for plantene (R. H. Økland & Bendiksen 1985). Temperaturda-

taene er tilnærmet perfekt korrelert med h.o.h noe som gjorde at h.o.h., ble brukt som variabel for klima/temperatur. I denne undersøkelse er alle de variabler som er signifikant korrelert med h.o.h og signifikant korrelert med DCA-akse 1. Fuktighet er relativt sterkt avtagende langs førsteaksen. Det at jordfuktighet avtar langs en gradient fra bjørkeskog og opp til fjellets lyngheier og rabber er kjent fra andre vegetasjonsøkologiske arbeider (Gauslaa 1984, 1985 og referanser der). Det er et kompleks av faktorer som styrer disse forholdene; temperatur, nedbør, topografi, jordsmonn og morfologiske og fysiologiske egenskaper hos plantene (Gauslaa 1985). Når det gjelder de biotiske variabler er både antall karplanter og dekning av karplanter sterkt avtagende med h.o.h. og DCA-akse 1. Denne nedgangen i plantediversitet skyldes lavere temperaturer og kortere vekstsesong ved høye høyder (Dahl 1975, R. H. Økland & Bendiksen 1985). Dette forhold kommer og fram ved at det i bjørkeskogen og vierbeltet er et flersjiktig feltsjikt, mens det i alpin sone som oftest er et enkeltsjiktig feltsjikt. Lavdiversiteten øker med høyden over havet, noe som skyldes de ovenfornevnte diskuterte faktorene (R. H. Økland & Bendiksen 1985).

Næringsgradienten. Andreaksen ble på bakgrunn av DCA-ordinasjonen og korrelasjonsanalysene blant annet tolket til å være en kompleks næringsgradient. Artene fordeler seg på en slik måte i DCA-diagrammet at noen næringskrevende arter havner i øvre del av diagrammet, mens arter som ikke har noen spesielle krav til næringsstatus er plassert mer spredt. Analyse av jordas næringsalter er ikke inkludert i denne undersøkelsen. Derfor kan man argumentere med at konklusjonen om at DCA-akse 2 uttrykker en næringsgradient er basert på et noe tynt grunnlag, særlig siden nitrogen ikke er korrelert med andreaksen. Derimot er pH og nitrogen positivt korrelert. pH og nitrogen er sekundære økologiske faktorer (Dahl et al. 1967), men sammenhengen mellom disse og generell næringsstatus i jorda er velkjent og

dokumentert i flere vegetasjonsøkologiske arbeider (Dahl et al. 1967, T. Økland 1988). Det er også vist at pH er den miljøfaktor som best forklarer variasjoner langs en rik-fattig-gradient (Sjørs 1967, Falkengren-Grerup 1989, R. H. Økland & Eilertsen 1993).

Ved siden av pH er det kun eksposisjon som er signifikant korrelert med DCA-akse 2, også her er det en positiv sammenheng. Det er generelt akseptert at pH og næringsforhold er høyere i bratte og gunstig eksponerte habitat (Rajakorpi 1984, T. Økland 1990, Heikkinen 1991). En gunstig eksposisjon kan gi økende temperaturer, og dermed en raskere nedbryting sammenlignet med habitat som har en mindre gunstig eksposisjon (Bonan & Shugart 1989). På steder med gunstig eksposisjon er det store muligheter for at snøen kan smelte tidligere enn på steder med ugunstig eksposisjon (Heikkinen 1991). Vekstsesongen, som er av avgjørende betydning for planter under arktisk-alpine forhold, blir lengre.

Artens respons langs hovedgradientene. Flere arbeider (f.eks. Rochow 1970, Douglas 1981) viser at en art sin skuddlengde avtar med h.o.h. Det er også tilfelle for *P. lapponica*. Rochow (1970) peker på muligheten for dvergutforminger av alpine arter, og mener at dette kan være både genetisk og miljømessig betinget. Douglas (1981) støtter dette, og Billings & Mooney (1968) mener dette gjelder generelt for arktiske og alpine, flerårige planter. I alpine strøk er det en fordel å være nærmest mulig bakken fordi her er planten mindre vindutsatt og nærmere den oppvarmede bakken (Rochow 1970, Baadsvik 1971). Et annet interessant trekk er at skuddlengde er sterkt positivt korrelert med dekning i feltsjiktet. Dette kan være et utslag av økt konkurranse om lys. Pedersen (1991) viste at *Teucrium scorodonia* i Norge øker skuddlengden i skyggefulle habitat i forhold til mer lysåpne habitat. Havström et al. (1993) viste at populasjoner av en arktisk-alpin dvergbusk, *Cassiope tetragona*, ved tregrensen viste etioliering ved eksperimenter

mentell skygging. Skuddlengde er og negativt korrelert med DCA-akse 1, noe som stemmer bra i og med at DCA-akse 1 er tolket til å være en høydegradient.

Parametrene som har med blomstersetting og frøproduksjon å gjøre (antall blomsteremner, antall blomster, blomstringsfrekvens, antall frø og frøgjennomsnitt) viser svært dårlige sammenhenger med hovedgradienten i dette studiet. Dette er egentlig noe overraskende i og med at Eriksen et al. (1993) viser at *P. lapponica* har en høyere frekvens av fruktsetting ved lave høyder i forhold til høye høyder over havet. Hvis man derimot ser på forholdet mellom de nevnte parametrene og den sekundære gradienten (DCA-akse 2) trer det klare sammenhenger fram. Fire av parametrene er klart signifikant positivt korrelert med andreaksen. Om dette skyldes næringsgradienten eller gunstigere eksposisjon kan testes ved å se om parametrene korrelerer med pH eller eksposisjon. Da viser det seg at alle parametrene korrelerer med eksposisjonen, men ingen med pH. Det at en gunstig eksposisjon synes å virke positivt inn på de nevnte parametrene kan skyldes en økning i vekstsesongen og/eller gunstige lokale temperatur forhold. Hvis gunstigere eksposisjon også kan bidra til en økt fotosyntese, vil det bli flere ressurser å sette inn til reproduksjon. Det enkelte habitat sitt relative tidspunkt for snøsmelting kan ha stor betydning for hvor lang sesongen blir (Baadsvik 1971, Heikkinen 1991), og dermed for ressursallokering og muligheter for blomsterproduksjon og frøsetting.

Det er mer vanlig at klimatiske forhold virker begrensende på vitaliteten til arktisk-alpine planter enn næringsforhold (Billings & Mooney 1968, Rochov 1970, Douglas 1981). I sin studie av *Ranunculus glacialis* peker Diemer (1992) på at denne arten hadde en bedre vitalitet i sørhellinger kontra nordhellinger. Han peker også på at gjødsling ikke hadde noen effekt på *R. glacialis* sin vitalitet. Bliss (1956) viste at fenologiske hendelser skjedde tidligere i sørhellinger enn

i nordhellinger, og at frøproduksjonen kunne synke betydelig ved en forverring av mikromiljøet i habitat som lå ved siden av hverandre. Dette bildet er noe mer nyansert da flere arbeider (Wookey et al. 1993, Wookey et al. 1994, 1995) viser at arktiske og sub-arktiske arter også kan få økt vekst og frøproduksjon ved eksperimentell nærings- og/eller vanntilførsel. Det kan synes som at i arktiske strøk er det temperatur som har størst betydning, mens i subarktiske strøk har næringstilførsel større betydning (Callaghan & Jonasson 1995, Jonasson 1995). Bell & Bliss (1980) skriver at tilsetting av næringsstoffer stimulerer plantevekst i varme sesonger, men i gjennomsnittlige kalde sesonger er effekten av ekstra næringsstoffer begrenset. Som nevnt ovenfor kan en økt temperatur gi større oppløsning av næringssalter i jorda. Dette forutsetter imidlertid at jordtemperaturen øker. Flere arbeider viser imidlertid at jordoppvarming som følge av luftoppvarming er mindre eller tar lengre tid, og at dette ikke nødvendigvis fører til økt oppløsning av næringssalter (Havström et al. 1993, Wookey et al. 1993, Jonasson 1995).

Populasjonsbiologi. En vanlig oppfatning har vært at det først og fremst er fysiske faktorer som lave temperaturer, kort vekstsesong og sen utvikling av planter i snøakkumulerende områder som har begrenset frøproduksjon i arktiske og alpine strøk (Billings & Mooney 1968).

Kirkpatrick (1984) og Silvertown & Lovett Doust (1993) hevder at størrelse har stor innflytelse på en populasjon. Det synes som om størrelse er med på å bestemme fertilitet, f.eks. antall blomster, tidspunkt for kjønnsmodning og overlevelse (Kirkpatrick 1984). Flere populasjonsbiologiske arbeider (bl.a. Douglas 1981, Carlsson & Callaghan 1990, Stoecklin & Favre 1994) støtter denne teorien. Resultatene viser at skuddlengde, hos *P. lapponica* er positivt korrelert med bladlengde langs stengel, antall blomster og blomstringsfrekvens. Som nevnt ovenfor avtar skuddlengden hos *P. lapponica* med

høyden over havet, og denne reduksjonen har både en genetisk og miljømessig komponent (Billings & Mooney 1968, Rochov 1970). Siden antall blomster og antall frø samvarierer positivt med skuddlengde skulle man tro at disse parametrene også avtok med økende h.o.h. Om så hadde vært tilfelle kan man muligens si at dette hadde støttet det tradisjonell synet om at fysiske faktorer er avgjørende for arktisk-alpine planter sin frøproduksjon. I denne undersøkelsen viser blomster og frø en tilsynelatende helt random fordeling i forhold til h.o.h. Tvert imot ble det med en partiell korrelasjon, hvor det ble kontrollert for skuddlengde, en økning i både blomster og frø med h.o.h. Spørsmålet er om det finnes noen vektige argumenter som kan støtte et slikt resultat.

MacInnes (1972) viste at for fem *Pedicularis*-arter i Canada kunne biotiske faktorer spille en rolle for frøproduksjonen. Økt konkurransestress vil kunne føre til at planter allokere mer ressurser til vegetativ vekst enn reproduksjon (Harper 1977, Holler & Abrahamson 1977). Det kan være konkurranse om både voksested og andre ressurser (f.eks. lys). Datamaterialet i dette studiet viser at dekning feltsjikt øker med avtagende h.o.h. De nederste analyserutene ligger i bjørkeskogen, hvor vekstforholdene er annerledes enn under alpine forhold. Dette gjelder mange økologiske faktorer, bl.a. lys. Selv om både dekning i feltsjikt og trekronesjikt kun er indirekte indikasjoner på konkurranse, kan en tenke seg at en økt dekning kan påvirke *P. lapponica* sin strategi med hensyn til ressursallokering. En annen faktor som bidrar til å redusere den seksuelle reproduksjonen ved lave høyder, er at ramets med kapsler som er angrepet av insekter i form av larver vokser lavere over havet enn ramets med kapsler som ikke er angrepet av insektlarver. I tillegg har også ramets som er angrepet av insektlarver lavere gjennomsnittlig frøproduksjon enn ikke-angrepte ramets (Eriksen et al. 1993 og egne data).

Utgangshypotesen var at *P. lapponica* hadde

best vitalitet ved midlere høyder over havet. Arten blir utsatt for negativ biotisk påvirkning ved lave høyder noe som reduserer antall blomster og antall frø, og dette kan foreløpig gi støtte til denne hypotesen. Douglas (1981) og Carlsson & Callaghan (1990) viste at frøproduksjon for to alpine arter hadde et optimum da det gjaldt frøproduksjon ved midlere høyder. Utfra materialet i denne undersøkelsen kan det vanskelig finnes støtte for at blomstersetting og frøproduksjon avtar ved høyere høyder. *P. lapponica* opprettholder det samme potensialet for frøspredning ved alle høyder over havet. Selv om potensialet for kjønnet formering holdes oppe ved høye høyder, kan det stilles spørsmålsteget ved suksessen (Bell & Bliss 1980). I Eriksen et al. (1993) refereres det til en ikke publisert studie av Molau fra Grønland hvor det hevdes at i arktiske strøk er *P. lapponica* representert ved store kloner i deres reproduktive fase. Likevel er ingen rekruttering fra frø observert hittil. Opprettholdelsen av disse populasjonene er dermed avhengig av vegetativ forøkning. Det at *P. lapponica* har lav rekruttering fra frøspiring støttes også av Mathiesen (1921) og Williams & Batzli (1982). Selv om materialet antyder at frøproduksjon øker med h.o.h., gir dette materialet for dårlig grunnlag til å si noe sikkert angående frøspiringssuksessen. Flere arbeider peker på at frøplanteetablering er en vanskelig prosess i arktisk-alpine strøk (Bell & Bliss 1980, Douglas 1981). Det må spesielt gunstige og lange sesonger til for at etablering av nye frøplanter forekommer (Bell & Bliss 1980).

Multiple regresjoner ble brukt for å antyde hvilke faktorer som hadde størst innvirkning på de ulike vitalitetsmål. For skuddlengde var det h.o.h. som var den viktigste faktoren, mens for antall blomster var det h.o.h. og skuddlengde som "forklarte" mest av variasjonen. Antall frø ble best forklart av antall blomster. Dette viser at det sannsynligvis er intraspesifikke faktorer som best forklarer variasjon i vitalitet hos *P. lapponica*, mens faktorer som har sammenheng med h.o.h.

også gir et viktig bidrag. Dette er i overensstemmelse med den oversikten som Loveless & Hamrick (1984) ga: utkryssende arter viser større variasjoner innen enn mellom populasjoner, mens det motsatte er tilfelle for selvbestøvende arter. H.o.h. er som tidligere nevnt en kompleks gradient, og det er økt biotisk konkurranse i kraft av økt dekning av karplanter i feltsjiktet og økt frøpredasjon fra insektlarver som reduserer vitaliteten (blomster- og frøproduksjonen) til *P. lapponica* ved lave høyder over havet. MacInnes (1972) rapporterte beiting av blomster og kapsler fra herbivorer (bl.a. gjess, hare, lemmen). Dette ble lite registrert i Grødalen, men sauer beitet noen ramets. Størst var faktisk problemet i habitat som var merket tidlig i feltsesongen og som skulle analyseres senere. Det kunne virke som om sauene ble tiltrukket av merkingen. Hvilke faktorer som har betydning for vitaliteten i den øvre delen av høydegradienten er litt vanskeligere å si, men utfra denne undersøkelsen kan det tyde på at eksposisjonen kan ha innvirkning. Som tidligere nevnt er lengden på vekstsesongen antatt å være en av de mest kritiske faktorer for arktiske og alpine arter. Analyseruter som ligger gunstig plassert i forhold til solinnstråling og minst utsatt til for snøakkumulering og vindeksponering ser ut til å ha flest blomster og størst frøproduksjon. Temperatur er også en viktig begrensende faktor. Havström et al. (1993) dro den konklusjonen i deres vekststudie av *Cassiope tetragona* at konkurranse om næringsstoffer og lys var begrensende faktor i den nedre/sørliche del av utbredelsesområdet, mens temperatur var den mest begrensende faktor i øvre/nordlige del av utbredelsesområdet. Næringsforhold virker å ha liten betydning for *P. lapponica*. I transekt 2 er det stort vekstpotensiale for *P. lapponica* i næringsrike (kalkrike) habitat. pH-verdiene i analyserutene i dette studiet sammenlignet med de pH-verdier som Megaard (1996) får i hans arbeide om generell biodiversitet, kan tolkes som om *P. lapponica* nærmest skyr mer næringsrike habitat. Dette er også et faktum som er blitt antydnet av Dahl (1956) i hans studie av vegetasjonen

i Rondane. Han karakteriserer arten som oligotrofisk og acidophil (se Dahl 1956 for definisjoner av disse begrepene).

Utgangshypotesen om at *P. lapponica* har størst vitalitet ved midlere høyder over havet kan ikke sies å ha blitt bekreftet gjennom denne undersøkelsen. Det kan heller synes som om det er størrelsen på hver enkelt ramet, lengden på vekstsesongen og biotiske faktorer som de viktigste faktorer for *P. lapponica* sin variasjon langs gradientene.

Vegetativ kontra kjønnnet formering. Harper (1977) mener det finnes sterke grunner for ikke å bruke en term som vegetativ formering. Først og fremst fordi en slik formering ikke gir nye genetiske kombinasjoner, og dermed ikke bidrar til evolusjonen. Han karakteriserer vegetativ forøkning som vekst, på samme måte som et tre når til kron-taket i skogen og er en suksessfull genotype som har vunnet i konkurransen. En alternativ innfallsvinkel til denne problemstillingen er å studere en genet sin ressursallokering. Satser genetene mest ressurs på seksuell reproduksjon eller jordstengelspredning? Det er mulig at en form for "trade-off" gjør seg gjeldende her. Douglas (1981) argumenterer for en slik innfallsvinkel og skriver at da kan det forsvares å vurdere ramets som et produkt av vegetativ reproduksjon istedet for vekst. Hun viste for *Mimulus primuloides* at den relativt sett økte vektleggingen av kjønnnet formering ved høye høyder over havet. Dette viste seg ved at frøproduksjonen holdt seg noenlunde lik ved de fleste høydenivå, mens jordstengelspredning hadde et optimum ved midlere høyder. For lave høyder over havet forklarte hun reduksjonen i vegetativ forøkning med den økte konkurransen, mens ved høye høyder over havet forklarte hun det med at dette er en tilpasning til potensiell frøplanteetablering ved åpning av nye veksthabitat eller spredning. I sin studie på Svalbard av *Dryas octopetala* diskuterte Wookey et al. (1995) muligheten for at klonal vekst sikret overlevelse gjennom ugunstige sesonger. En kontinuerlig frøpro-

duksjon skal sikre at frøsetting er suksessfull når muligheten byr seg i gunstige sesonger, selv om dette er sjelden (Wookey et al. 1995).

I dette studiet er det dessverre ikke gjort noen undersøkelser av *P. lapponica* sitt potensiale for vegetativ formering/vekst. Tidligere studier (Mathiesen 1921, Williams & Batzli 1982, Eriksen et al. 1993) tyder på at *P. lapponica* for det meste reproducerer seg vegetativt. Intuitivt er det også oppfatningen fra dette studiet. Nye studier av jordstengelspredning, frøbank og frøplantespiring er nødvendig for å si noe sikkert om dette temaet.

Litteratur

- Austin, M. P., Cunningham, R. B. & Fleming, P. M. 1984. New approaches to direct gradient analysis using environmental scalars and statistical curve-fitting procedures. - *Vegetatio* 55: 11-27.
- Bell, K. L. & Bliss, L. C. 1980. Plant reproduction in a high arctic environment. - *Arc. Alp. Res.* 12: 1-10.
- Billings, W. D. & Mooney, H. A. 1968. The ecology of arctic and alpine plants. - *Biol. Rew. Camb. Phil. Soc.* 43: 481-529.
- Bliss, L. C. 1956. A comparison of plant development in microenvironments of arctic and alpine tundra's. - *Ecol. Monogr.* 26: 303-337.
- Bonan, G. B. & Shugart, H. H. 1989. Environmental factors and ecological processes in boreal forests. - *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 20: 1-28.
- ter Braak, C. J. F. 1991. CANOCO/PC - a FORTRAN program for canonical community ordination by (partial)(detrended) (canonical) correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis (version 2.13.12). - TNO Inst. appl. Comp. Sci. Stat. Dept Wageningen, Wageningen.
- ter Braak, C. J. F. & Prentice, I. C. 1988. A theory of gradient analysis. - *Adv. ecol. Res.* 18: 271-317.
- Baadsvik, K. 1971. Om klimaet ved jordoverflaten og de temperaturforhold fjellplantene lever under. - *Kgl. norske Vidensk. Selsk. Mus. Miscellanea* 3: 1-28.
- Baadsvik, K. 1974. Jordanalyser. Noen utvalgte metoder for fysikalske og kjemiske jordanalyser. - Univ. Trondheim. Trondheim.
- Callaghan, T. V. & Jonasson, S. 1995. Implications for changes in arctic plant biodiversity from environmental manipulation experiments. - s. 151-166 i Chapin, F. S. III. & Körner, C. (red.) *Arctic and alpine biodiversity: Patterns, causes and ecosystem consequences. Ecological studies* 113. Springer Verlag Berlin Heidelberg.
- Carlsson, B. Å. & Callaghan T. V. 1990. Effects of flowering on the shoot dynamics of *Carex bigelowii* along an altitudinal gradient in Swedish Lapland. - *J. Ecol.* 78: 152-165.
- Clymo, R. S. 1980. Preliminary survey of the peat-bog Hummel Knowe Moss using various numerical methods. - *Vegetatio* 42: 129-148.
- Dahl, E. 1951. On the relation between summer temperature and the distribution of alpine vascular plants in the lowlands of Fennoscandia. - *Oikos* 3: 22-52.
- Dahl, E. 1956. Rondane. Mountain vegetation in South-Norway and its relation to the environment. - *Skr. norske Vidensk. Akad. Mat.-naturv.* 3. Oslo.
- Dahl, E., Gjems, O. & Kielland-Lund Jr., J. 1967. On the vegetation types of Norwegian conifer forests in relation to the chemical properties of the humus layer. - *Meddr norske Skogfors Vesn* 23: 504-531.
- Dahl, E. 1975. Flora and plant sociology in Fennoscandian tundra areas. - *Ecol. Stud.* 16: 62-67.
- Dargie, T. C. D. 1984. On the integrated interpretation of indirect site ordination: a case study using semi-arid vegetation in south-eastern Spain. - *Vegetatio* 55: 37-55.
- Diemer, M. 1992. Population dynamics and spatial arrangement of *Ranunculus glacialis* L., and alpine herb, in permanent plots. - *Vegetatio* 103: 159-166.

- Douglas, D. A. 1981. The balance between vegetative and sexual reproduction of *Mimulus primuloides* (Scrophulariaceae) at different altitudes in California. - J. Ecol. 69: 295-310.
- Eilertsen, O. & Pedersen, O. 1989. Virkning av nedveiging og artsfjerning ved DCA ordinasjoner av vegetasjonsøkologiske data-sett. - Univ. Trondheim Vitensk.mus. Rapp. bot. Ser. 1988-1: 5-18.
- Eilertsen, O., Økland, R. H., Økland, T. & Pedersen, O. 1990. Data manipulation and gradient length estimation in DCA ordination. - J. Veg. Sci. 1: 261-270.
- Eriksen, B., Molau, U. & Svensson, M. 1993. Reproductive strategies in two arctic *Pedicularis* species (Scrophulariaceae). Ecography 16: 154-166.
- Falkengren-Grerup, U. 1989. Effect of stem-flow on beech forest soils and vegetation in southern Sweden. J. appl. Ecol. 26: 341-352.
- Fremstad, E. & Elven, R. (red.) 1991. Enheter for vegetasjonskartlegging i Norge. - NINA Utredning 28.
- Frisvoll, A. A., Elvebakk, A., Flatberg, K. I. & Økland, R. H. 1995. Sjekklister over norske moser. Vitskapleg og norsk namneverk. - NINA Temahefte 4: 1-104.
- Gadgil, M. & Solbrig, O. T. 1972. The concept of r- and K-selection: evidence from wild flowers and some theoretical considerations. - Am. Nat. 106: 14-31.
- Gauslaa, Y. 1984. Heat resistance and energy budget in different Scandinavian plants. - Holarct. Ecol. 7: 1-78.
- Gauslaa, Y. 1985. Fjellplantenes avhengighet av klimaet. - Blyttia 43: 75-86.
- Gjærevoll, O. 1956. The plant communities of the Scandinavian alpine snow-beds. - Det kgl. norske videnskabers selskaps skrifter 1956-1: 1-405.
- Grime, J. P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. - John Wiley and Sons, New York.
- Harper, J. L. 1977. Population biology in plants. - Academic Press, London.
- Havström, M., Callaghan, T. V. & Jonasson, S. 1993. Differential growth responses of *Cassiope tetragona*, an arctic dwarf-shrub, to environmental perturbations among three contrasting high- and subarctic sites. - Oikos 66: 389-402.
- Heikkinen, R. 1991. Multivariate analysis of esker vegetation in southern Häme, S Finland. - Ann. bot. fenn. 28: 201-224.
- Hill, M. O. & Gauch, H. G. 1980. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. - Vegetatio 42: 47-58.
- Holler, L. C. & Abrahamson, W. G. 1977. Seed and vegetative reproduction in relation to density in *Fragaria virginiana* (Rosaceae). - Amer. J. Bot. 66-8: 1003-1007.
- Holten, J. I. 1979. Botaniske undersøkelser i øvre Sunndalen, Grødalen, Lindalen og nærliggende fjellstrøk. Botaniske undersøkelser i 10-års verna vassdrag. Delrapport I. - Univ. Trondheim VitenskMus. Rapp. bot. Ser. 1979-7: 1-32.
- Jonasson, S. 1995. Ecophysiological sensitivity of terrestrial vascular plants to climate change. s. 59-61 i Guisan, A., Holten, J. I., Spichiger, R. & Tessier, L. (red.) Potential ecological impacts of climate change in the Alps and Fennoscandian mountains. Publication hors-série n° 8 des Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève. Genève.
- Kirkpatrick, M. 1984. Demographic models based on size, not age, for organisms with indeterminate growth. - Ecology 65-6: 1874-1884.
- Krogh, H., Østhagen, H. & Tønsberg, T. 1994. Lavflora. Norske busk- og bladlav. - Universitetsforlaget, Oslo.
- Lid, J. 1964. The flora of Jan Mayen. - Norsk Polarinst. Skr. 130: 1-107.
- Lid, J. & Lid, D. T. 1994. Norsk flora. - Det norske samlaget, Oslo.
- Loveless, M. D. & Hamrick, J. L. 1984. Ecological determinants of genetic structure in plant populations. - Ann. Rev. Ecol. Syst. 15: 65-95.
- MacInnes, K. L. 1972. Reproductive ecology of five arctic species of *Pedicularis* (Scrophulariaceae). - Ph. D. thesis, Dept of Plant Sciences, The Univ. of Western

- Ontario, London, Canada.
- Mathiesen, F. J. 1921. The structure and biology of arctic flowering plants. II. Scrophulariaceae. - Medd. Grønland 37: 421-431.
- Megaard, T. 1996. Cand. scient oppgave i botanikk. - NTNU, Botanisk institutt.
- Molau, U. 1993. Phenology and reproductive ecology in six subalpine species of *Rhinanthoideae* (Scrophulariaceae). - Opera Bot. 121: 7-17.
- Molau, U. 1995. Climate change, plant reproductive ecology, and population dynamics. - s. 67-71 i Guisan, A., Holten, J. I., Spichiger, R. & Tessier, L. (red.) Potential ecological impacts of climate change in the Alps and Fennoscandian mountains. Publication hors-série n° 8 des Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève. Genève.
- Myklebost, H. E. 1996. Cand. scient oppgave i botanikk. - NTNU, Botanisk institutt.
- Maarel, E. van der 1979. Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effect on community similarity. - Vegetatio 39: 97-114.
- Norusis, M. J. 1993. SPSS for Windows base system user's guide release 6.0. SPSS Inc. - Chicago.
- Parker, K. C. 1988. Environmental relationships and vegetation associates of columnar cacti in the northern Sonoran Desert. - Vegetatio 78: 125-140.
- Pedersen, O. 1988. Biological Data Program/PC versjon 1.10. Brukerveiledning. - Vegeta-Data-Consult. Oslo.
- Pedersen, O. 1991. *Teucrium scorodonia* L. i Norge. En autøkologisk og plantegeografisk undersøkelse. - Hovedfagsopp. Universitetet i Oslo. Upubl.
- Pianka, E. R. 1970. On r- and K-selection. - Am. Nat. 104: 592-597.
- Rajakorpi, A. 1984. Microclimate and soils of the central part of the Hämeen kangas interlobate complex in western Finland. - Fennia 162: 237-337.
- Rochow, T. R. 1970. Ecological investigations of *Thlapsi alpestre* L. along an elevation gradient in the central Rocky Mountains. - Ecology 51: 649-656.
- Samseth, J. & Thorvaldsen, A. 1986. Statistiske tabeller og formler. - Tapir Forlag, Trondheim.
- Silvertown, J. W. & Lovett Doust, J. 1993. Introduction to plant population biology. - Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Sjörs, H. 1967. Nordisk växtgeografi. Ed. 2. - Svenska Bokförlaget, Stockholm.
- Solberg, B. 1996. En populasjonsbiologisk undersøkelse av *Pedicularis lapponica* L. (bleikmyrklegg) i Grødalen, Sunndal kommune, Møre og Romsdal. - Hovedfagsopp. NTNU, Trondheim. 52 s. Upubl.
- Stoecklin, J. & Favre, P. 1994. Effect of plant size and morphological constraints on variation in reproductive components in two related species of *Epilobium*. - J. Ecol. 82: 735-746.
- Tecator AB. 1989. ASTN 22/89. Determination of Kjeldahl nitrogen by flow injection. - Analysis, Sweden.
- Williams, J. B. & Batzli, G. O. 1982. Pollination and dispersion of five species of Lousewort (*Pedicularis*) near Atkasook, Alaska, USA. - Arc. Alp. Res. 14: 59-74.
- Whittaker, R. H. 1967. Gradient analysis of vegetation. - Biol. Rev. Camb. phil. Soc. 42: 207-264.
- Wookey, P. A., Parsons, A. N., Welker, M., Potter, A., Callaghan, T. V., Lee, J. A. & Press, M. C. 1993. Comparative responses of phenology and reproductive development to simulated environmental change in sub-arctic and high arctic plants. - Oikos 67: 490-502.
- Wookey, P. A., Welker, M., Parsons, A. N., Press, M. C., Callaghan, T. V. & Lee, J. A. 1994. Differential growth, allocation and photosynthetic responses of *Polygonum viviparum* to simulated change at a high arctic polar semi-desert. - Oikos 70: 131-139.
- Wookey, P. A., Robinson, C. H., Parsons, A. N., Welker, M., Press, M. C., Callaghan, T. V. & Lee, J. A. 1995. Environmental constraints on the growth, photosynthesis and reproductive development of *Dryas octopetala* at a high arctic polar semi-

- desert, Svalbard. - *Oecologia* (Berl.) 102: 478-489.
- Zar, H. J. 1984. *Biostatistical analysis* (sec. ed.). - Prentice-Hall Inc. Englewood Cliffs, New Jersey.
- Zhang, L. 1983. Vegetation Ecology and population biology of *Fritillaria meleagris* L. at the Kungsängen Nature Reserve, Eastern Sweden. - *Acta Phytogeogr. suec.* 73: 1-96.
- Økland, R. H. 1990. Vegetation ecology: theory, methods and applications with reference to Fennoscandia. - *Sommerfeltia* Suppl. 1: 1-233.
- Økland, R. H. & Bendiksen, E. 1985. The vegetation of the forest-alpine transition in the Grunningsdalen area, Telemark, S Norway. - *Sommerfeltia* 2: 1-224.
- Økland, R. H. & Eilertsen, O. 1993. Vegetation-environment relationships of boreal coniferous forests in the Solholmfjell area, Gjerstad, S Norway. - *Sommerfeltia* 16: 1-254.
- Økland, T. 1988. An ecological approach to the investigation of a beech forest in Vestfold, SE Norway. - *Nord. J. Bot.* 8: 375-407.
- Økland, T. 1990. Vegetational and ecological monitoring of boreal forests in Norway. I. Rausjømarka in Akershus county, SE Norway. - *Sommerfeltia* 10: 1-52.

Effekter av temperatur og forstyrrelse på reproduksjon hos den ettårige fjelløyentrøst, *Euphrasia frigida* Pugsley, Finse

Jorun Nyléhn & Ørjan Totland

Referat

Nyléhn, J. & Totland, Ø. 1997. Effekter av temperatur og forstyrrelse på reproduksjon hos den ettårige fjelløyentrøst, *Euphrasia frigida* Pugsley, Finse. - NTNU Vitensk. mus. Rapp. bot. Ser. 1997-1: 44-48.

Reproduktiv suksess og populasjonstetthet ble målt hos den ettårige, fakultativt hemiparasittiske arten fjelløyentrøst *Euphrasia frigida* i mellomalpin sone, Finse. Resultatet ble sett i sammenheng med variablene temperatur og grad av forstyrrelse, samt hvilken art av høyere planter den vokste nærmest. Miniatyrdrivhus med åpen topp (OTC = Open Top Chambers, ITEX) ble benyttet til å heve temperaturen. Populasjonstettheten var størst ved intermediære grader av forstyrrelse, mens temperaturøkning ga økt vekst og reproduksjon hos enkeltindividene. Effekten av temperatur på enkeltindividens reproduktive suksess kan ha vært indirekte, som en følge av vertens forbedrede fysiologiske tilstand.

Jorun Nyléhn, Universitetet i Oslo, Biologisk institutt, Avdeling for botanikk og plantefysiologi, Pb. 1045 Blindern, 0316 Oslo

Ørjan Totland, Universitetet i Bergen, Botanisk institutt, Allégt. 41, 5007 Bergen

Abstract

Nyléhn, J. & Totland, Ø. 1997. Effects of temperature and disturbance on reproduction in the annual *Euphrasia frigida* Pugsley, Finse. NTNU Vitensk. mus. Rapp. bot. Ser. 1997-1: 44-48.

The effect of temperature on reproductive success and of disturbance on population density were measured in the facultative hemiparasitic annual *Euphrasia frigida* in the middle alpine zone at Finse, south-west Norway. Open Top Chambers were used to experimentally increase the temperature. Increased temperature had a high impact on growth and reproduction, but not on population density. The population density was highest at intermediate disturbance levels. The effect of temperature on growth and reproduction may operate indirectly, through changed physiology and larger host plant size.

Jorun Nyléhn, University of Oslo, Biological Institute, Department of Botany and Plant Physiology, P.O.Box 1045, Blindern, N-0316 Oslo

Ørjan Totland, University of Bergen, Botanical Institute, Allégt. 41, N-5007 Bergen

Innledning

Ettårige arter er under-representert i arktisk-alpine habitater, fordi deres tilstedeværelse er fullstendig avhengige av frøproduksjon (Savile 1972). Faktorer som en kort og uforutsigbar sesong, lave temperaturer, og få og upålitelige pollinatorer er begrensende for frøproduksjon (Bliss 1962, Savile 1972, Campbell 1987). Som et resultat er vegetasjonen i arktisk-alpine områder dominert av langlevde arter (Billings 1987).

Hevet temperatur er funnet å øke reproduksjonen hos mange flerårige arktisk-alpine arter (Wookey et al. 1993, 1994, 1995, Par-

sons et al. 1994, Harte & Shaw 1995). Effekten på ettårige arter er ikke undersøkt.

I Finse-området er fjelløyentrøst *Euphrasia frigida* Pugsley den eneste vanlige ettårige arten (Elven 1974). Etablering av individer krever litt åpning i vegetasjonsdekket, og arten vokser gjerne i noe forstyrrede områder (Molau 1993, Seel & Press 1993). Fjelløyentrøst er en fakultativ hemiparasitt. Slike arter har gjerne et vidt spekter av verter, og størrelsen på hemiparasitten er avhengig av hvilken art den parasitterer på (Seel & Press 1993, og flere referanser i denne). Fjelløyentrøst kan også vokse og reproducere uten å

være knyttet til en vert (Seel & Press 1993), og arten er selvpollinerende (Molau 1993, Nyléhn 1994).

I denne undersøkelsen vil vi studere 1) hvordan temperaturøkning påvirker vekst, frøproduksjon og populasjonsstørrelse hos fjelløyentrøst, og 2) virkningen av grad av forstyrrelse (tilgjengelighet på åpen jord) og tilgjengelighet av vertsplante på vekst og frøproduksjon.

Undersøkelsesområde

Alle data ble samlet i sørhellinga av Sandalsnut, nord for Finse, ca. 1500 m o.h. i den mellomalpine sonen. Området ligger i le for den framherskende vestlige vindretningen i området. Finse-området har et suboseanisk høyfjellsklima, med mye nedbør og vind. Temperaturene er lave, med gjennomsnittlig juli-temperatur på 7 °C. Vegetasjonsperioden er kort på grunn av et tykt og langvarig snødekke. Vanlige arter i undersøkelsesfeltet er musøre *Salix herbacea*, engsoleie *Ranunculus acris*, stivstarr *Carex bigelowii*, fjellfrøstjerne *Thalictrum alpinum* og harerug *Bistorta vivipara*. Sørhellinga er forstyrret av jordflyt, sildrevann og lemen. Klimaet sommeren 1995 var usedvanlig tørt og varmt.

Metoder

Effekter av temperatur og forstyrrelse på reproduksjon. I temperatureksperimentet ble 10 par OTC (Open Top Chambers, ITEX - prosjektets kamre med åpen topp, 60 x 60 cm²) og kontrollruter med lik størrelse plassert ut tilfeldig i slutten av juni 1994. Temperaturforskjellene mellom OTC og kontrollruter ble målt med en Grant-logger. Et gjennomsnitt per time av målinger hvert tiende minutt i perioden 27 juli til 3 august ble brukt. Tre parallelle målinger ble foretatt av luft-temperatur innenfor OTCer og i deres kontrollruter, to paralleller av jord-temperatur og en av jordoverflate-temperatur (figur 1).

I hver OTC og kontroll ble ti individer

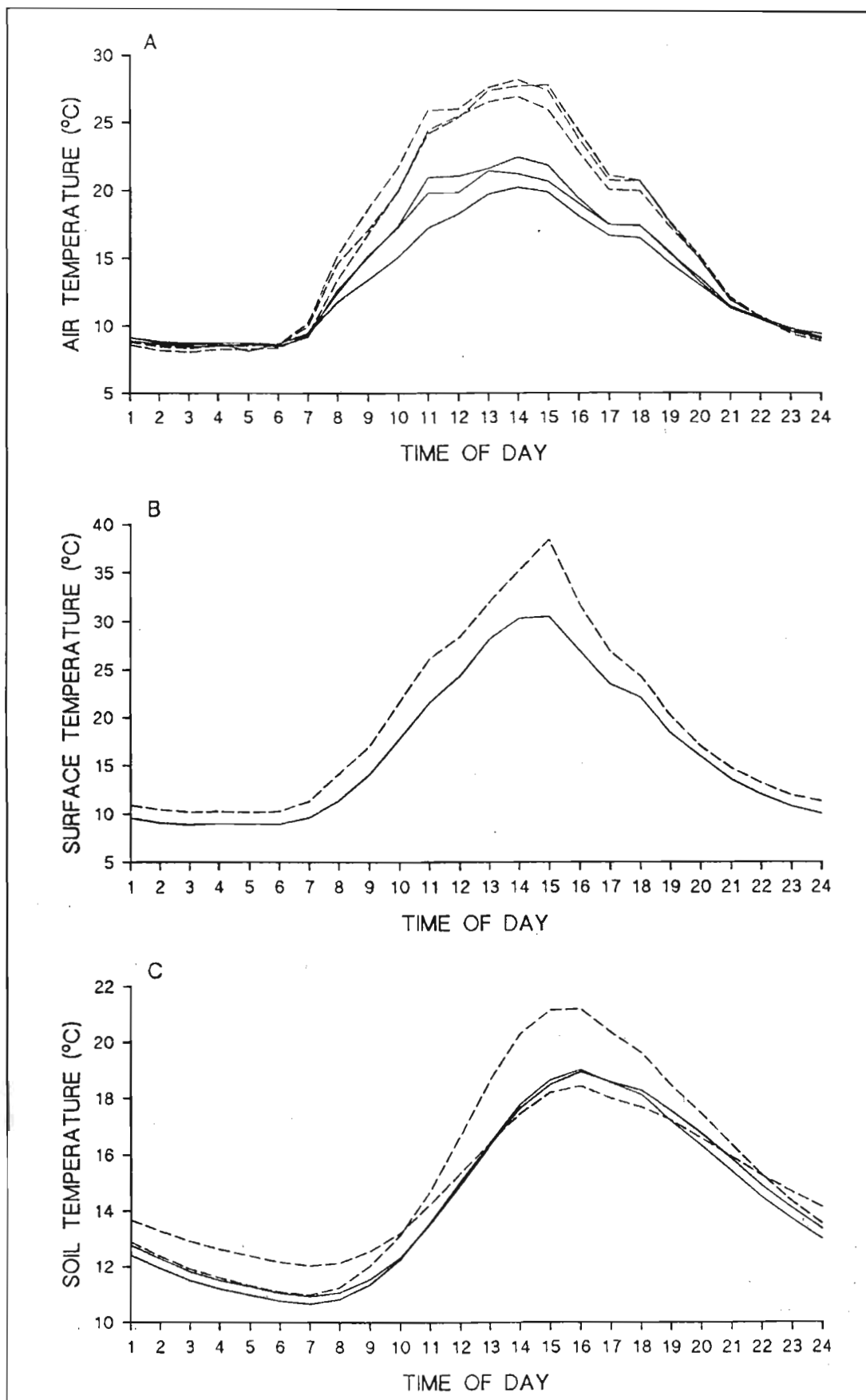
tilfeldig valgt. I tillegg ble 80 individer valgt tilfeldig utenfor OTCer og kontroll-ruter. For disse plantene ble følgende variabler målt: Høyde, antall blad, antall blomster, antall kapsler, totalt antall frø per plante, lengde og bredde av det største bladet, vekt av hele individet, og frøvekt. I 5 x 5 cm kvadrater rundt hvert individ ble følgende parametere målt (%): åpen jord, kryptogamdekke bortsett fra *Anthelia*, *Anthelia*, og fanerogamdekke. Dessuten ble det notert hvilken art som vokste nærmest det innsamlede *Euphrasia*-individet.

Effekter av temperatur og forstyrrelse på individtetthet. Antall individer i hver OTC og kontrollrute ble talt, og i 100 ruter av størrelse 20 x 20 cm. I disse rutene ble % åpen jord estimert.

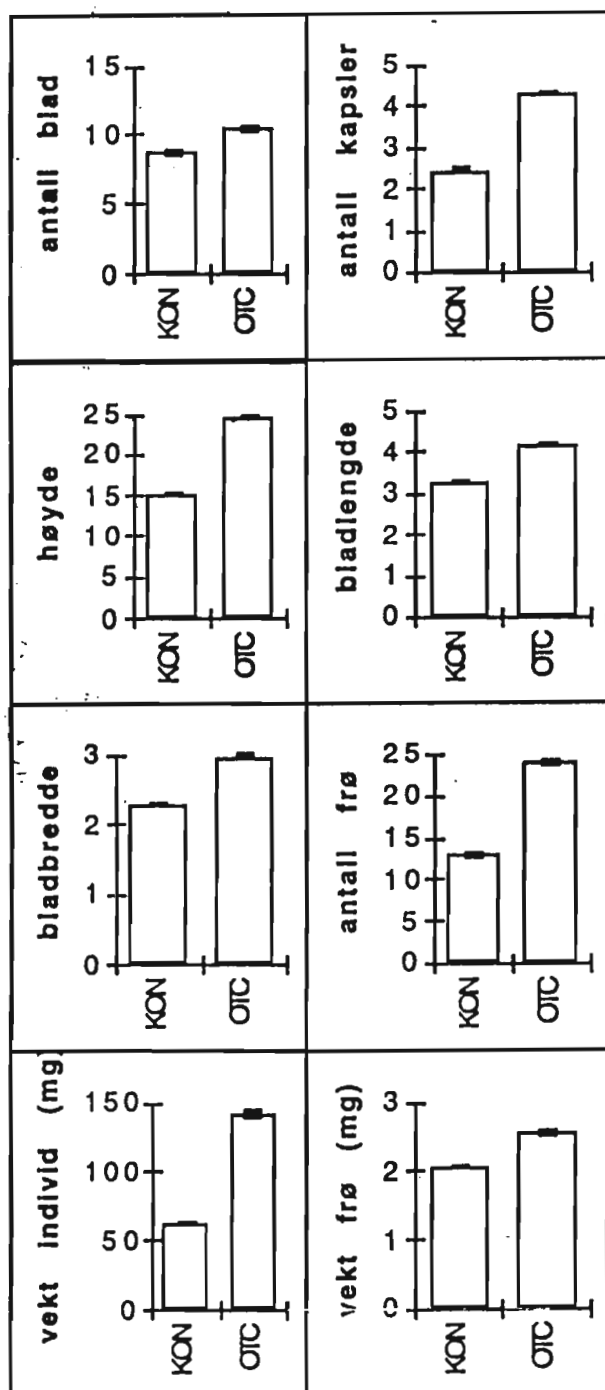
Oppsummering av foreløpige resultater med en kort diskusjon. Fjelløyentrøst-individenes vekst og reproduksjon var sterkt temperatur-avhengige, i likhet med undersøkte flerårige arter (Wookey et al. 1993, 1994, 1995, Parsons et al. 1994, Harte & Shaw, 1995) (figur 2). Fjelløyentrøst er sentblomstrende, som en konsekvens av å være ettårig.

Molau (1993) postulerte at sentblomstrende arktisk-alpine arter i størst grad ville få økt frøproduksjon ved en temperaturøkning.

Alle målte variabler på vekst og reproduksjon økte signifikant i verdier ved hevet temperatur, med unntak av frøvekt og frø per kapsel. Variablene prosent åpen jord og prosent fanerogamdekke, men ikke kryptogamdekke, hadde også betydning for vekst og reproduksjon. Det ble ikke funnet noen sammenheng mellom sannsynlig verts-art og vekst og reproduksjon hos fjelløyentrøst. Derimot kan vertsplantens fysiologiske tilstand og størrelse ha hatt effekt på fjelløyentrøstens vekst og reproduksjon, uavhengig av hvilken art fjelløyentrøsten parasitterte. Kanskje er en del av effekten av økt temperatur på fjelløyentrøst indirekte, via forbedrede levekår for vertsplanten.



Figur 1. Målinger av luft-, jordoverflate- og jord-temperaturer i kontroller (heltrukket linje) og miniatyrdrivhus med åpen topp (OTC = Open Top Chambers). Gjennomsnitt per dag i perioden 27 juli kl. 19.00 - 3 august kl. 18.00 i 1995.



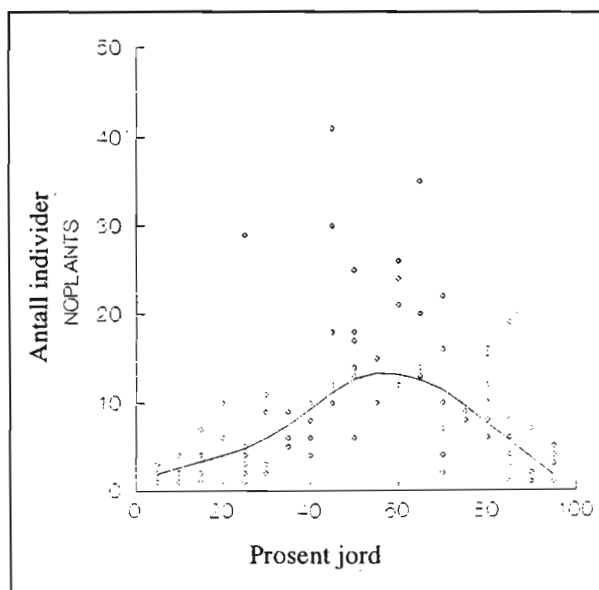
Figur 2. Variabler målt på vekst og reproduksjon hos fjelløyentrøst i miniatyrdrivhus med åpen topp (OTC = Open Top Chambers) og kontrollruter, gjennomsnitt \pm SE.

Populasjonstettheten var ikke forskjellig mellom OTC-kammere og kontrollere. Dette var noe uventet fordi OTCene og kontrollene sto på samme sted året før, og forventet skulle frøsettinga ha vært større i OTCene i 1994, som i 1995. Det er mulig at selv om økt temperatur øker frøsettinga, er det andre faktorer som styrer spiring og etablering hos

fjelløyentrøst. Det er observert at fjelløyentrøst spirer i store mengder tidlig i sesongen, men deretter synker individantallet kraftig (Reidar Elven, pers. medd.). Kanskje er dette en følge av mangel på vert, eller andre ugunstige faktorer ved voksestedet. En annen mulighet er at individantallet opp-rinnelig var mindre i OTCene enn i kontrollene.

Populasjonstettheten var størst ved intermediær grad av forstyrrelse (i ruter med 41-80 % jord, figur 3). Dette skyldes trolig balansen mellom å ha åpen jord tilgjengelig for spiring, og deretter en tilgjengelig vert for videre vekst og reproduksjon.

Det er antatt en økning av jordas overflate-temperatur med 2-4 °C i løpet av neste århundre (IPPC 1995). Resultatene i denne undersøkelsen tyder på økt reproduksjon per *Euphrasia frigida* individ som en respons på dette. På den annen side synes populasjonstettheten svært avhengig av små-skala-forstyrrelser, stort sett laget av frostbevegelser i jorda. Dette vil trolig motvirke effekten av temperatur-økningen, ikke minst fordi frostbevegelser i jord er karakteristisk for alpine områder (Johnson & Billings 1962), og vil avta i frekvens når temperaturen øker.



Figur 3. Antall individer (populasjonstetthet) av fjelløyentrøst i ruter med forskjellig grad av forstyrrelse (prosent jord).

Derfor kan det hende at effekten av økt temperatur er negativ for *Euphrasia frigida* over tid, iallfall når det gjelder populasjonstettheten i alpine områder. *Euphrasia frigida* forekommer fra mellomboreal til mellomalpin sone (Lid & Lid 1994), og kan ha forskjellige tilpasninger i f.eks. mellomboreal enn hva vi fant for arten i mellomalpin, og særlig forstyrrelser vil ha andre årsaker i mellomboreal enn i mellomalpin sone. Derfor er det vanskelig å trekke slutninger med hensyn på framgang eller tilbakegang for arten i sin helhet som en reaksjon på global klimaøkning, ut ifra undersøkelser i bare en sone.

Litteratur

- Billings, W.D. 1987. Constraints to plant growth, reproduction, and establishment in arctic environments. - *Arct. Alp. Res.* 19: 357-365.
- Bliss, L.C. 1962. Adaptations of arctic and alpine plants to environmental conditions. - *Arctic* 15: 117-144.
- Callaghan, T.V., Carlsson, B.Å., Jónsdóttir, I.S., Svensson, B.M. & Jonasson, S. 1992. Clonal plants and environmental change: introduction to the proceedings and summary. - *Oikos* 63: 341-347.
- Campbell, D.R. 1987. Interpopulational variation in fruit production: the role of pollination-limitation in the Olympic Mountains. - *Am. J. Bot.* 74: 269-273.
- Elven, R. 1974. Artsinnvandring og vegetasjonsutvikling på resente morener i Finseområdet. - Hovedfagsoppg. Univ. Oslo. Upubl.
- Harte, J. & Shaw, R. 1995. Shifting dominance within a montane vegetation: results of a climate-warming experiment. - *Science* 267: 876-880.
- IPPC 1995. Second scientific assessment report from the Intergovernmental Panel on Climate Change Working Group I. - World Meteorological Organisation.
- Johnson, P.L. & Billings, W.D. 1962. The alpine vegetation of the Beartooth Plateau in relation to cryopedogenic processes and patterns. - *Ecol. Monogr.* 32: 105-135.
- Lid, J. & Lid, D.T. 1994. Norsk flora. 6 utg. - Det norske samlaget, Oslo.
- Molau, U. 1993. Relationships between flowering phenology and life history strategies in tundra plants. - *Arct. Alp. Res.* 25: 391-402.
- Nyléhn, J. 1994. Changes in reproductive strategies in flowering plants on the glacier forefield of Blåisen, Finse. - Hovedfagsoppg. Univ. Oslo. Upubl.
- Parsons, A.N., Welker, J.M., Wookey, P.A., Press, M.C., Callaghan, T.V. & Lee, J.A. 1994. Growth responses of four sub-Arctic dwarf shrubs to simulated environmental change. - *J. Ecol.* 82: 307-318.
- Savile, D.B.O. 1972. Arctic adaptations in plants. - Canada Dept. of Agriculture, Research Branch, Monograph 6: 1-81. Ottawa.
- Seel, W.E. & Press, M.C. 1993. Influence of the host on three sub-Arctic annual facultative root hemiparasites. I. Growth, mineral accumulation and above-ground dry matter partitioning. - *New Phytol.* 125: 131-138.
- Wookey, P.A., Parsons, A.N., Welker, J.M., Potter, J.A., Callaghan, T.V., Lee, J.A. & Press, M.C. 1993. Comparative responses of phenology and reproductive development to simulated environmental change in sub-arctic and high arctic plants. - *Oikos* 67: 490-502.
- Wookey, P.A., Welker, J.M., Parsons, A.N., Press, M.C., Callaghan, T.V. & Lee, J.A. 1994. Differential growth, allocation and photosynthetic responses of *Polygonum viviparum* to simulated environmental change at a high arctic polar semi-desert. - *Oikos* 70: 131-139.
- Wookey, P.A., Robinson, C.H., Parsons, A.N., Welker, J.M., Press, M.C., Callaghan, T.V. & Lee, J.A. 1995. Environmental constraints on the growth, photosynthesis and reproductive development of *Dryas octopetala* at a high arctic polar semi-desert, Svalbard. - *Oecologia* 102: 478-489.

Biogeographical pattern and conservation biology of an endangered grassland plant species, *Pseudorchis albida* (Orchidaceae)

E. Gunilla Almered Olsson, Lars-Gunnar Reinhammar og Elisabeth Sørmland

Referat

Olsson, E.G.A., Reinhammar, L.-G. & Sørmland, E. 1997. Biogeografisk mønster og bevaring av en truet grasmart, *Pseudorchis albida* (Orchidaceae). - NTNU Vitensk.mus. Rapp. bot. Ser. 1997-1: 49-56.

Orikidé-arten *Pseudorchis albida* s.l. omfatter to taksoner som skiller ved forskjeller i morfologi og allozymer som er korrelert med forskjeller i habitatkrav. Av disse taksonene er *P. albida* s.s. begrenset til semi-naturlig grasmart, som slåtte-mark og beitemark, mens *P. straminea* vokser i alpine heier. I denne artikkelen presenterer vi hypotesen at *P. albida* s.s. har utviklet seg fra former som ligner dagens *P. straminea* i takt med utnyttelsen av grasmart gjennom husdyrhold og bruk av slåtteenger for produksjon av vinterfôr. Målet med artikkelen er å belyse dagens utbredelsesmønster til de to orkidéene sett i forhold til nåværende og tidligere arealbruk, først og fremst i Skandinavia, og å teste hypotesen om at *albida*-typen utviklet seg med de menneskeskapt seminaturlige grasmartene i Europa. Resultater av undersøkelser av den historiske utbredelsen (herbariebelegg) og feltstudier av dagens utbredelse, så vel som genetiske undersøkelser (elektroforese) presenteres.

E. Gunilla A. Olsson og Elisabeth Sørmland, NTNU, Botanisk institutt, 7034 Trondheim

Lars-Gunnar Reinhammar, Uppsala Universitet, Institutionen för systematisk botanik, Villavägen 6, S-752 36 Uppsala, Sverige

Abstract

Olsson, E.G.A., Reinhammar, L.-G. & Sørmland, E. 1997. Biogeographical pattern and conservation biology of an endangered grassland plant species, *Pseudorchis albida* (Orchidaceae). NTNU Vitensk.mus. Rapp. bot. Ser. 1997-1: 49-56.

In the orchid species complex *Pseudorchis albida* s.l. there are two taxa which exhibit differences in morphology and allozymes that are correlated to differences in habitat demands. Of these two is *P. albida*, s.s. confined to semi-natural grasslands, e.g. hay-meadows and meadows, while *P. straminea* inhabits alpine heathlands. In this paper we present the hypothesis *P. albida* s.s. has evolved from an ancestral form resembling the *P. straminea* of today, along with the introduction of grassland management, viz. the keeping of domestic stock and their maintenance of semi-natural grasslands, and the management of haymeadows for the production of winter fodder. The purpose of this paper is to elucidate the current distribution pattern of the two orchids in relation to present and former land use, primarily in Scandinavia, and to test the hypothesis that the *albida*-type evolved along with the development of the human induced semi-natural grasslands in Europe. Results from historical distribution (herbaria collections); and present distributions patterns from field studies, as well as genetic investigations (gel electrophoresis) will be presented.

E. Gunilla A. Olsson and Elisabeth Sørmland, NTNU, Department of Botany, N-7034 Trondheim, Norway

Lars-Gunnar Reinhammar, Uppsala University, Department of Systematic Botany, Villavägen 6, S-752 36 Uppsala, Sweden

Message of this lecture

- 1 Human impact during a long time period has created specific habitats where plant species might have evolved.
 - 2 Abandonment of human impact in such habitats is a threat to grasslands and turns many organisms into endangered species.
 - 3 Thus conservation of many endangered species does not mean protection from human impact - it means conservation through sustainable use!
- The small grassland orchid *Pseudorchis albida* was until the beginning of this century treated as one homogenous species. A closely related species was described in 1926

by Fernald as *Habernaria straminea* from New Foundland and Greenland and it was believed that this one was a vicariant for the European *Pseudorchis albida* in North America. Later the *straminea* was found also in Europe, in Iceland and Scandinavia. In modern floras the two taxa are treated inconsistently; sometimes they are presented as separate species and sometimes as subspecies which implies that their real distribution is confused.

The present knowledge of their distribution with recent information added (Fig. 1) shows that the taxon *albida* is a pure European species with occurrences in Scandinavia, Western and Central Europe. The *straminea* on the other hand, occurs in North America, on Greenland, in Scandinavian mountains and in the Central European Alps. The taxa meet in Scandinavia and in the Central European Alps only.

A recent paper (Reinhammar 1995) presented the view that the two taxa are separate species based on morphological (Fig. 2) and allozyme characters (Fig. 3). The morpholo-

gical characters include flower morphology and some vegetative characters. The ordination diagram based on the morphological differences clearly shows the separation in two distinct groups. The taxa display visible differences in flower size, spike length, leaf width and in fragrance. Furthermore, from the allozyme study of Scandinavian material it was found that the amount of genetic variation between populations of the *albida* taxon is very low - almost none, while the *straminea* taxon has significant interpopulation variation. The figure is based on genetic distance according to Rogers formula and 15 different enzyme systems were tested. Also populations with a large geographical separation - more than 1000 kms - show this low inter-population diversity.

Another argument for separating the two taxa into species is their habitat preferences: *P. albida* (Fig. 4) grows in semi-natural grasslands like unfertilized pastures, haymeadows, grazed woodlands with grass- and herb-dominated field layer etc. No finds have been reported of *albida* in purely natural habitats, without human influence!

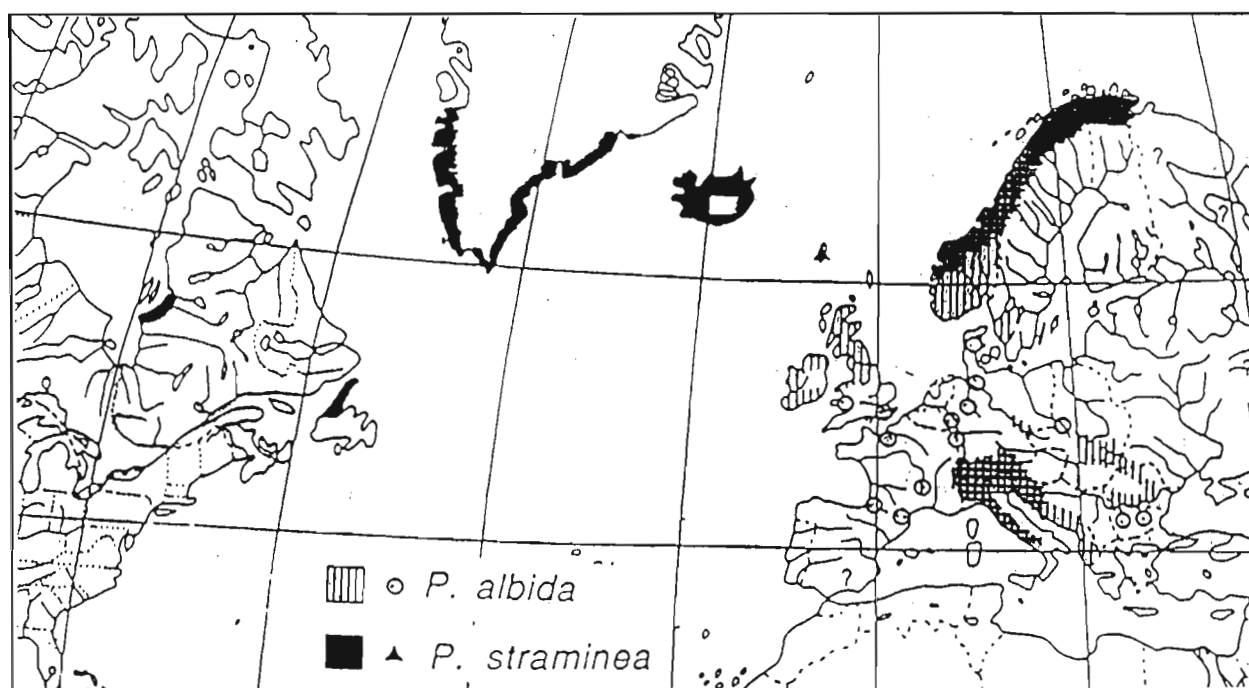


Fig. 1. The global distribution of *Pseudorchis albida* and *P. straminea*. The data is based on literature references and new investigations from LGR. The Scandinavian mountains and the Central European Alps are the only regions where the two taxa meet.

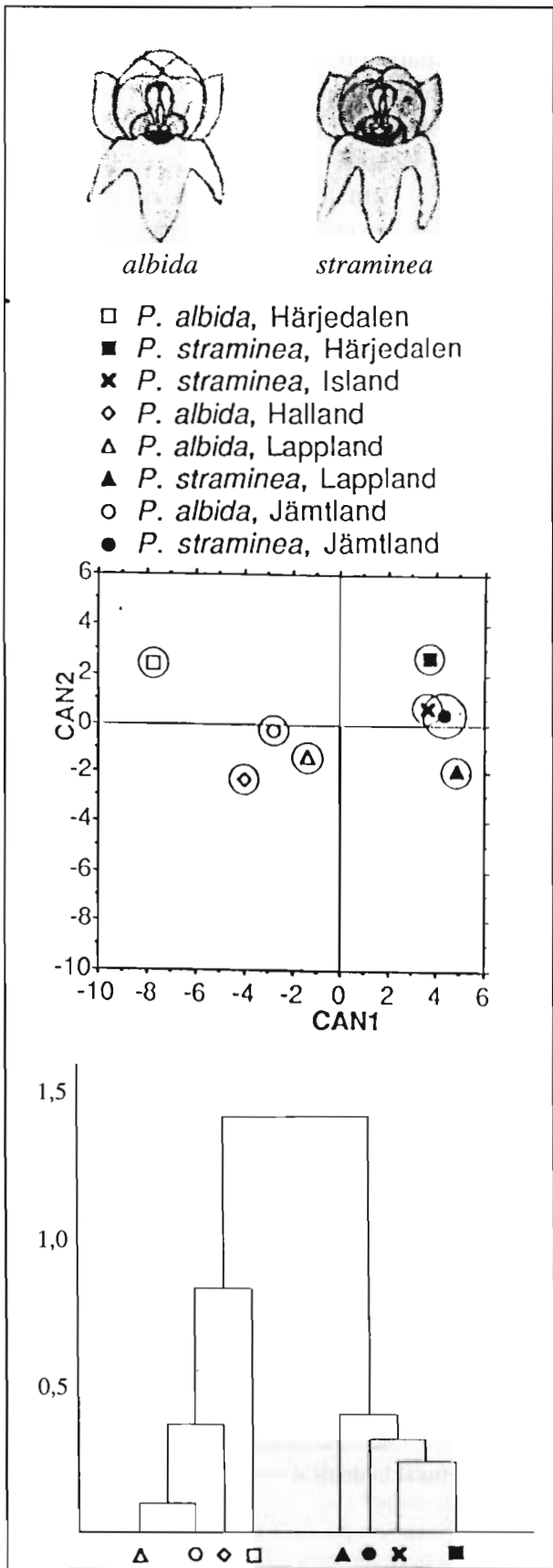


Fig. 2. Ordination and cluster analysis of morphological characters of the two taxa. The symbols in the figures show the geographical locations of the sampled populations. From Reinhammar (1995).

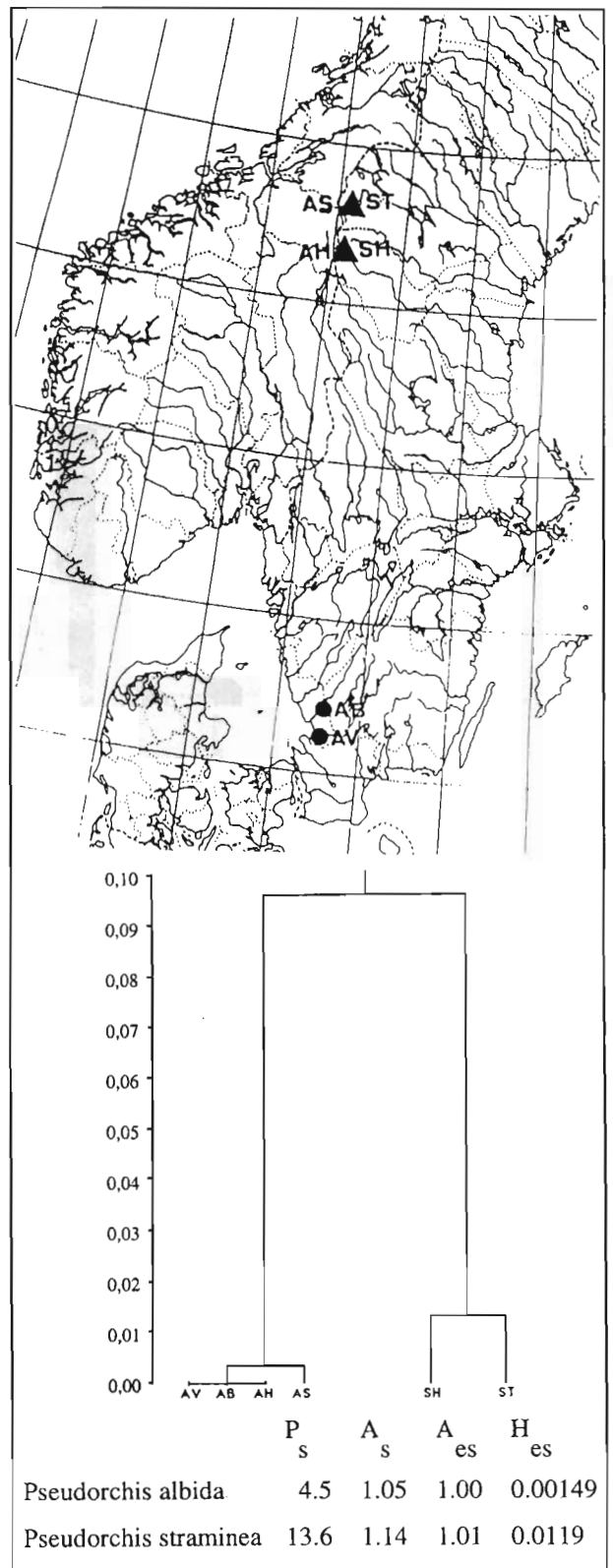


Fig. 3. Result from the allozyme study of *Pseudorchis albida* and *Pseudorchis straminea* populations. The figure shows the outcome according to Rogers genetical distance. P_s = percentage polymorphic loci; A_s = mean number of alleles per locus; H_{es} = mean genetic diversity; A_{es} = the effective number of alleles. From Reinhammar (1995). AV, AB, AH, AS denote *albida* sites, while SH and ST denote *straminea* sites.

P. straminea on the other hand, is found in alpine heath communities; accompanying species are often *Dryas octopetala* and other dwarf shrubs. *P. straminea* does not like completely closed field layer vegetation. A comparison of species groups composing the plant communities for the habitats of the two species demonstrates clearly this distinction in habitat preferences (Fig. 4).

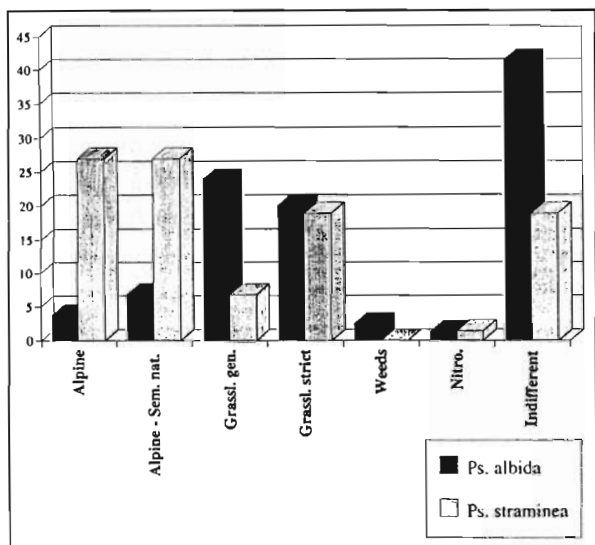


Fig. 4. Classification of field layer species from habitats of *Pseudorchis albida* and *P. straminea*-populations into "indicator" groups (see Olsson 1995). Alpine = alpine species; Alpine-Semi.nat. = alpine species favoured by domestic stock grazing, mowing etc; Grassl.gen. = grassland generalists; Grassl.strict = grassland species with a narrow range - low nutrient sites etc; Weeds = weeds and ley species; Nitro. = nitrophytes; Indifferent = species not favoured by grassland management, like forest species, peatland species etc.

The new finds from the Alps confirm the same pattern of habitat distribution; *albida* in semi-natural grasslands and *straminea* in alpine heathland communities - which is very obvious in the Scandinavian data.

For the present population conservation status of the two taxa, *straminea* is not reported as a threatened species in any country within its known distribution area. The taxon *P. albida* is registered as a threatened species in most European countries. In a number of European countries it is also protected by law, e.g. Sweden, Denmark,

Ireland and England. Table 1 shows the threat situation in Sweden where the majority of the endangered and vulnerable plant species belong to habitats within the agricultural landscapes - 76% (Naturvårdsverket 1990). The situation is different in forested landscapes where the largest threats is towards cryptogamic species.

Table 1. Red-listed plant species in Sweden in 1990, threat categories 1-2. The table gives the percentage species of the total number within each group of threatened species. ΣN is the total number of threatened species (categories 1-2) within the different species groups. From Naturvårdsverket (1990).

Landscape type	Vascular plants	Mosses	Lichens	Fungi
Agricultural landscapes	76	18	22	34
Forest landscapes	11	41	86	80
ΣN	163	49	77	218

Within the agricultural landscapes the main threats affecting the largest number of species is the abandonment of grassland management; grazing by domestic cattle, leading to forest succession on former grasslands; fertilization of semi-natural grasslands (Bernes 1994). And the semi-natural grasslands the habitats for *P. albida*! It must be noted that the influence from application of chemical pesticides is also a threat to vascular plant species although at a much lower degree than the cessation of grazing!

Since we now have mentioned the concept semi-natural communities we would like to give a definition of the concept, see box below.

Semi-natural biological communities

Plant and animal communities that are composed by wild/indigenous species, but which are dependant on human impact for their longterm maintenance. Such human impacts are grazing by domestic stock, hay-making, fire etc. European examples are: most grasslands and heathlands/moorlands, most woodlands (woodland grazing)

It is important that plowing, seeding or fertilization are not included in this management (Olsson 1996a).

In Europe this concept is valid for principally all grasslands and heathlands except in the high alpine areas. The Central European steppes where the Hungarian puzta is included are other examples. Semi-natural communities are also a world-wide phenomena. Many fire-ruled grasslands in other parts of the world where the fire frequency has been increased by humans belong to this category exemplified by prairies in North America but also large parts of the African savanna landscape (Olsson 1996b).

Another dimension of the semi-natural grasslands is their long time perspective for their development and existence. Figure 5 shows the development of the agricultural landscapes in Scandinavia (Olsson 1991). The introduction of agriculture took place in Neolithic time, 6000 years ago, and the use of simple tools of stone and bone including the use of fire for clearing of woodlands combined with grazing by domestic herds were the main techniques for creation and maintenance of the grasslands. The shaping of the grasslands occurred parallel to the introduction of agriculture and the history of the semi-natural grasslands is thus at least 6000 years!

Our grassland orchid, *Pseudorchis albida*, confined to those semi-natural grasslands, has currently only approximately 30 sites left in Sweden. The situation is better in Norway with approximately 200 remaining sites. However, the number of sites is declining rapidly in both countries along the general European trend related to changes in agricultural practices.

We hold the hypothesis that land use, viz. management/use of semi-natural grasslands is the main factor for maintaining viable populations of *P. albida* (Reimhammar et al. in press, Sørmland 1996). In order to test

this hypothesis we have performed a study of population size of *P. albida* in relation to ecological parameters; plant communities, here expressed as Shannon's diversity index, and land use, in 31 *albida*-sites in Sweden and Norway (Fig. 6).

In the preliminary statistical analysis we found no relationship between **soil chemical parameters** and population size, nor between **plant community diversity** (Shannon's diversity index) and population size (Table 2).

Table 2. The result of analysis of variance (one-way ANOVA) of soil chemical parameters, vegetation diversity and present land use on population size of *Pseudorchis albida* populations in Central Norway and Sweden.

Population size vs soil parameters:	
pH	n.s.
K	n.s.
P	n.s.
loss on ignition	n.s.
Population size vs plant community diversity:	
H'	n.s.
Population size vs present land use:	
grazing	
mowing	
forest colonization	
ANOVA	n.s.

Land use recorded as present land use showed no significant relationship to the size of *albida* populations (Table 2). However there was a trend showing larger populations in sites that still are mowed and/or grazed. The past land use over longer periods will be investigated. We have indications that this factor might be critical for the present populations - as long as the grassland site still exists. It must be remembered that we are dealing with a perennial, long-lived plant species that like most orchids also have complex mutualistic interactions with mycorrhiza-forming organisms.

The decrease in area in Sweden for the habitats of *Pseudorchis albida* - the semi-natural grasslands - has been dramatic during

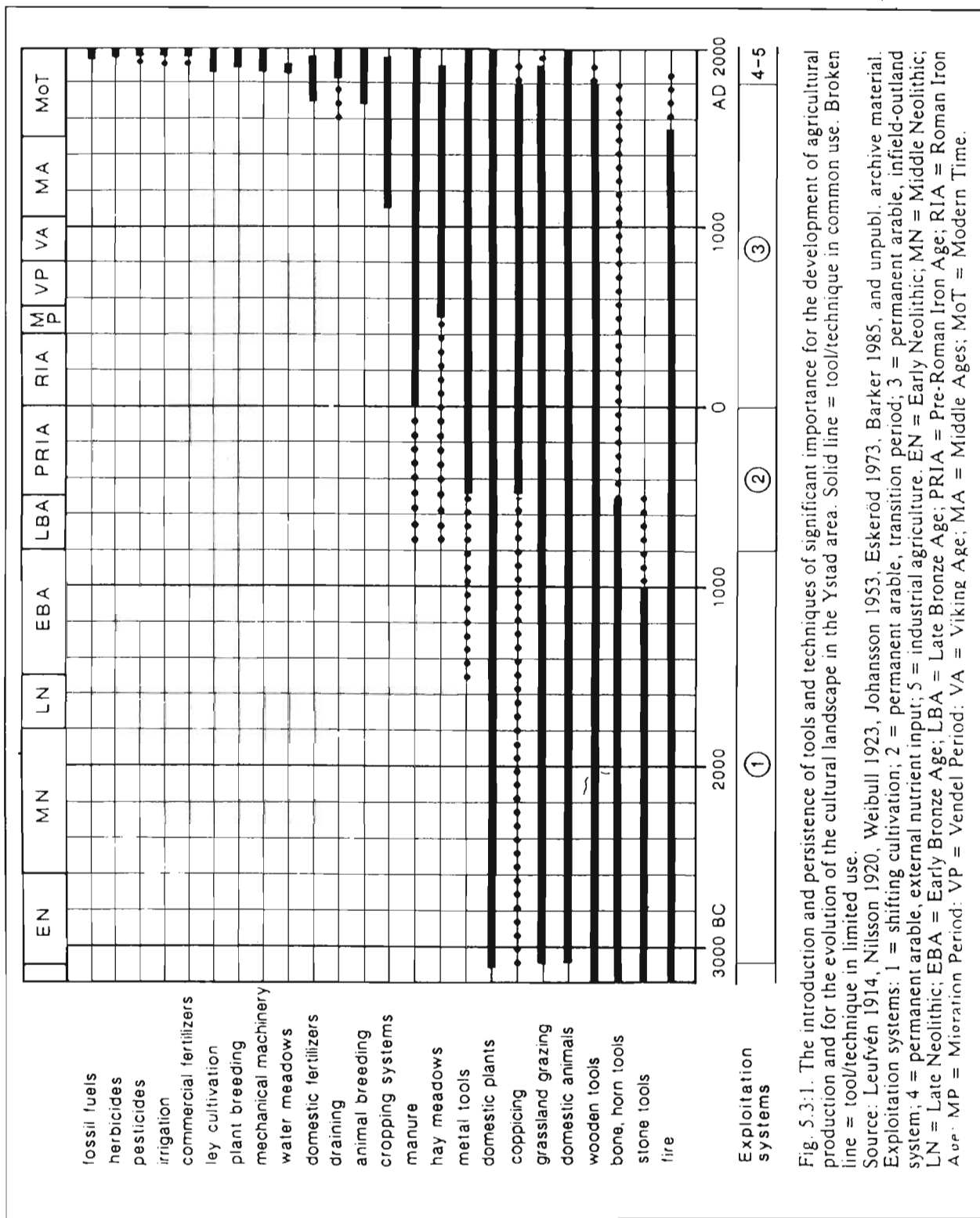


Fig. 5.3:1. The introduction and persistence of tools and techniques of significant importance for the development of agricultural production and for the evolution of the cultural landscape in the Ystad area. Solid line = tool/technique in common use. Broken line = tool/technique in limited use.

Source: Leufvén 1914, Nilsson 1920, Weibull 1923, Johansson 1953, Eskeröd 1973, Barker 1985, and unpubl. archive material. Exploitation systems: 1 = shifting cultivation; 2 = permanent arable, transition period; 3 = permanent arable, infield-outland system; 4 = permanent arable, external nutrient input; 5 = industrial agriculture. EN = Early Neolithic; MN = Middle Neolithic; LN = Late Neolithic; EBA = Early Bronze Age; LBA = Late Bronze Age; PRIA = Pre-Roman Iron Age; RIA = Roman Iron Age. MP = Migration Period; VP = Vendel Period; VA = Viking Age; MA = Middle Ages; MoT = Modern Time.

Fig. 5. Tools and techniques shaping the agricultural landscape during the full time period of its evolution in Scandinavia, 6000 years. The most important tools for the development of the semi-natural grasslands are highlighted in the Figure. From Olsson (1991).

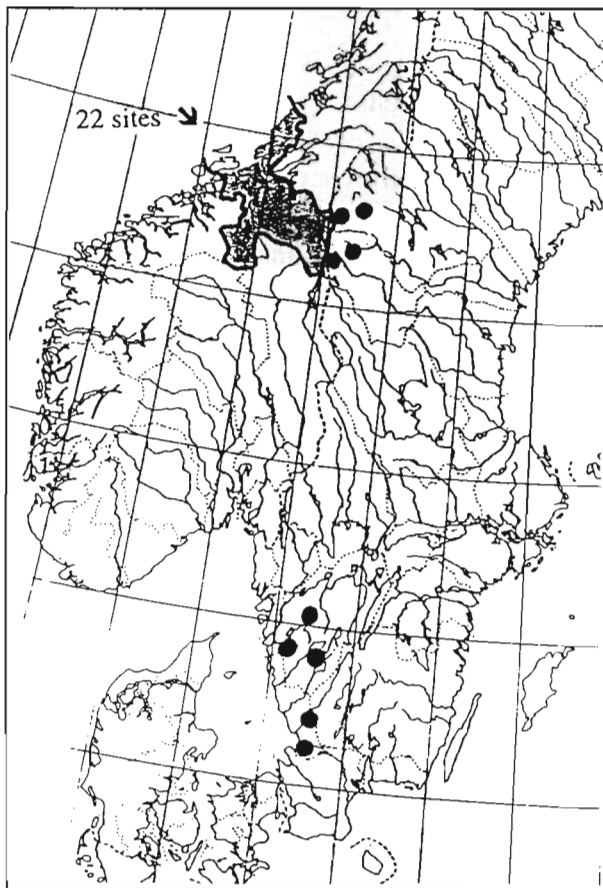


Fig. 6. The sites for the sampling of *Pseudorchis albida* populations in Sweden and Mid-Norway. In Norway 22 sites in the county of Sør-Trøndelag were used.

the past 100 years (Bernes 1994). The semi-natural grasslands have been exchanged by ley cultivation on arable - and also to a small extent by improved pastures, viz. fertilized-grasslands. The earlier land use history of remaining sites might be the most important factor explaining the present population status! It might well be that past land use and knowledge of the past landscape pattern can be the key to the current population dynamics of this grassland plant.

Summing up, the conclusions below must be seen as hypotheses for future investigations.

Conclusions

The two taxa *P. albida* and *straminea* now distinguished as separate species - display differences in habitat preferences and in genetic diversity. The *albida* taxon has very low or no genetic variation between popu-

lations - not even between geographical distant populations.

The differences in genetic variation measured as allozyme diversity between the two taxa suggests that *albida* might have evolved from the *straminea* taxon. The low genetic variation in *albida* as observed in the investigated Swedish material might be due to a bottle neck effect from a small immigrating population.

The *albida* taxon which is confined to the semi-natural grasslands all over Europe probably evolved along with the introduction of agriculture during the past 6000 years - and it is thus an example of a species that coevolved along with the human influences of the natural landscape (!).

Management of the semi-natural grasslands is the vital conservation factor for maintaining the taxon *P. albida*.

References

- Bernes, C. (ed.) 1994. Biological diversity in Sweden - a country study. - Swedish Environmental Protection Agency. Solna.
- Naturvårdsverket 1990. Hotade arter - långsiktigt handlingsprogram. - Naturvårdsverket, Solna. 68 pp.
- Olsson, E.G.A. 1991. Agro-ecosystems from Neolithic time to the present. - s. 293-314 i Berglund, B.E. (ed.) The cultural landscape during 6 000 years. Ecological Bulletins 41.
- Olsson, E.G.A. 1996a. Ostörd vildmark eller fjällets kulturlandskap - biodiversitetsproblematik i norska fjällområden. - s. 12-28 i Rapport från Workshop om Biodiversitet Ulike fags forskning om biodiversitet vid Universitetet i Trondheim. Senter for Miljø og Utvikling, NTNU. SMU-rapport 1996-6.
- Olsson, E.G.A. 1996b. The roles of humans in shaping biodiversity through environmental manipulation. - I Fiedler, P.L. and Kareiva, P. (ed.) Conservation biology. 2nd ed. Chapman & Hall, New York,

- London.
- Olsson, E.G.A., Austrheim, G., Bele, B. & Grøntvedt, E. 1995. Seterlandskapet i Budalen og Endalen, del av Gauldalsvidda i Midt-Norge - kulturhistorie og økologiske forhold i fjellets kulturlandskap. - Fylkesmannen i Sør-Trøndelag. Trondheim. Rapport 95-2: 1-95.
- Reinhammar, L.-G. 1995. Evidence for two distinct species of *Pseudorchis* (Orchidaceae) in Scandinavia. - Nord. J. Bot. 15: 469-481.
- Reinhammar, L.-G., Olsson, E.G.A. & Sørme-land, E. In press. Conservation biology and of an endangered grassland plant species, *Pseudorchis albida*, (Orchidaceae) with references to its alpine sister species, *Pseudorchis straminea*, (Orchidaceae). - Biological Conservation.
- Sørmeland, E. 1996. Hvitkurle (*Pseudorchis albida* (L.) A. & D. Löve, Orchidaceae) - en truet grasmarksart. Utbredelse og populasjonsstatur i Sør-Trøndelag fylke. - Hovedfagsoppg. NTNU. Unpubl.

Variasjon i morfologi og habitatvalg hos fjellarve *Cerastium alpinum* L.

Hanne Hegre Grundt, Liv Borgen og Reidar Elven

Referat

Grundt, H. H., Borgen, L. & Elven, R. 1997. Variasjon i morfologi og habitatvalg hos fjellarve, *Cerastium alpinum* L. - NTNU Vitensk. mus. Rapp. bot. Ser. 1997-1: 57-66.

Åtte populasjoner av *Cerastium alpinum* L., inkludert to populasjoner på ultrabasisk berggrunn, ble undersøkt i Midt-Norge mhp. morfologi, økologi, reproduksjonssystem og eventuelle krysningsbarrierer. Arten ser ut til å være en «mixed mater» med overvekt av utkryssing. Morfometri-analysene støtter inndelingen av arten i tre likeverdige taksoner på ikke-ultrabasisk berggrunn, og de økologiske forskjellene gir mest støtte til inndelingen i tre underarter. Variasjonen på ultrabasisk berggrunn følger variasjonen på ikke-ultrabasisk berggrunn når det gjelder behåring, men er forskjøvet i forhold til denne, sannsynligvis pga. serpentinomorfosene (morfologiske endringer forårsaket av det spesielle ultrabasiske habitatet). Variasjonen på ultrabasisk berggrunn er også langt mer kontinuerlig, og dette kan skyldes habitatfellesskapet som oppstår her. Mangel på reproduktive barrierer mellom taksonene vil dermed tillate fri genflyt. På ikke-ultrabasisk berggrunn er denne genflyten noe mer begrenset pga. økologiske forskjeller mellom de tre taksonene. De tre varietetene som så langt er beskrevet som spesielle for ultrabasisk berggrunn er ikke i nærheten av å dekke variasjonen som finnes i dette habitatet.

Hanne Hegre Grundt, Liv Borgen og Reidar Elven, Universitetet i Oslo, Botanisk hage og museum, Trondheimsveien 23b, 0562 Oslo

Abstract

Grundt, H. H., Borgen, L. & Elven, R. 1997. Variation in morphology and habitat selection in *Cerastium alpinum* L. - NTNU Vitensk. mus. Rapp. bot. Ser. 1997-1: 57-66.

Eight populations of *Cerastium alpinum* L., two populations from ultrabasic bedrock included, were investigated in Central Norway with regard to morphology, ecology, breeding system, and possible hybridization barriers. The species seems to be a mixed mater with predominant outcrossing. The morphometry analyses give most support to the circumscription of three taxa on non-ultrabasic bedrock at equal level. Ecological differences between the taxa support the circumscription of three subspecies. The variation pattern on ultrabasic bedrock follows the pattern on non-ultrabasic bedrock as to indumentum characters, but it is displaced in relation to this variation, probably due to the serpentinomorphoses (morphological changes caused by the special ultrabasic habitat). The variation on ultrabasic bedrock is also far more continuous, and this can be attributed to the similarity in habitat. Lack of reproductive barriers between the taxa will thus allow free gene flow to occur. On non-ultrabasic bedrock this gene flow will be more restricted due to ecological differences between the three taxa. The three varieties so far described as special to ultrabasic bedrock do not cover the total amount of variation found in this habitat at all.

Hanne Hegre Grundt, Liv Borgen and Reidar Elven, University of Oslo, Botanical Garden and Museum, Trondheimsveien 23b, N-0562 Oslo, Norway

Innledning

Det som presenteres er foreløpige resultater fra et hovedfagsarbeid ved Botanisk hage og museum, Universitetet i Oslo.

Fjellarve *Cerastium alpinum* L. (s. lat.) varierer sterkt morfologisk i Skandinavia og deles vanligvis inn i tre taksoner med noe forskjellig morfologi, økologi og utbredelse. I skandinavisk litteratur i dag deles arten inn

i tre underarter (Lid & Lid 1994, Jonsell in prep.), men inndelingen har variert, og det glatte taksonet - *glabratum* - har vært skilt ut som egen art (Hartman 1820, Hultén 1955, 1956). I utgangspunktet ble det i denne undersøkelsen ikke tatt stilling til taksonomisk rang.

Arten vokser også på ultrabasisk berggrunn (såkalt serpentin), men her synes de antatte

morfologiske og økologiske skillene å bryte sammen. Individuer på ultrabasisk berggrunn har vært ført enten som varieteter av *C. glabratum*; var. *microphyllum* og var. *serpentinicola* (Hultén 1955, 1956), eller av *C. alpinum* s. lat.; *C. alpinum* var. *nordhagenii* (Kotilainen & Seivala 1954).

Utgangshypotesene har vært:

- at de tre taksa befinner seg på samme taksonomiske nivå;
- at de opprettholdes som taksa på ikke-ultrabasisk berggrunn pga. habitat-ulikheter; og
- at habitat-fellesskapet på ultrabasisk berggrunn, pga. mangel på reproduktive barrierer mellom taksa, fører til et sammenbrudd av taksonskillene her.

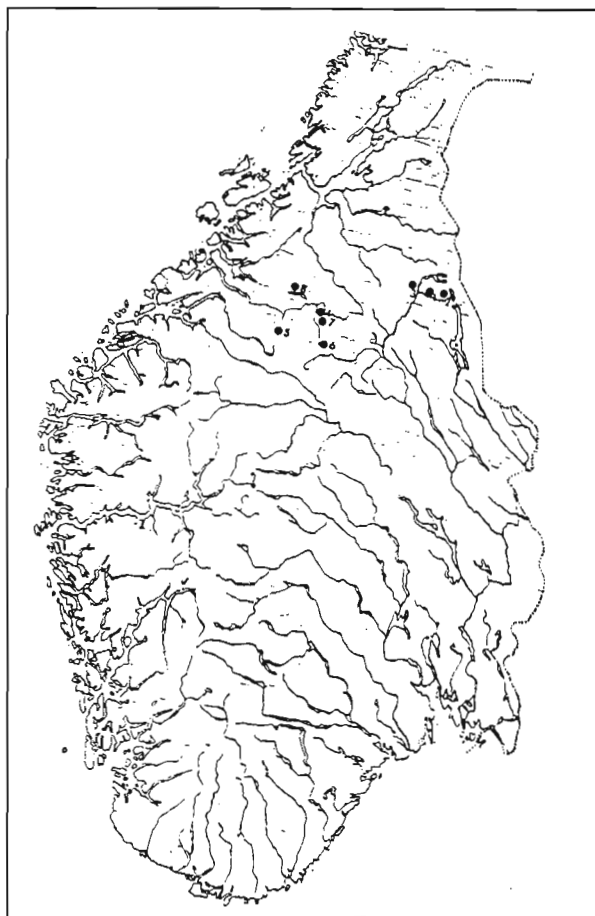
Hovedproblemstillingene har vært:

- å analysere den morfologiske variasjonen blant taksa på en begrenset geografisk skala, dvs. i Midt-Norge;
- å sammenligne den morfologiske variasjonen på ultrabasisk og ikke-ultrabasisk berggrunn;
- å relatere den morfologiske variasjonen (og krysnings-kompatibilitet) til de to berggrunnstypene; og
- å sammenligne karplante-sammensetningen som følger de tre taksa på ultrabasisk og ikke-ultrabasisk berggrunn.

Materiale og metoder

Innsamlingen ble gjort ut fra det mer eller mindre rådende syn om at det eksisterer tre enheter innenfor fjellarve (s. lat.). Disse ble videre kalt takson *alpinum*, takson *lanatum* og takson *glabratum*. To populasjoner av hvert takson ble undersøkt på ikke-ultrabasisk berggrunn, og to populasjoner ble undersøkt på ultrabasisk berggrunn (figur 1), men her ble det ikke foretatt forhånds-inndeling i taksa.

Synedrieanalyser ble utført med en rute-størrelse på 1 kvadratmeter. Det ble undersøkt 20 ruter av hver av de seks populasjonene



Figur 1. Kart over Sør-Norge som viser de åtte lokalitetene; 1 og 2 = de ultrabasiske lokalitetene hhv på Gråberget og Krommalmberget (Røros kommune), 3 og 4 = takson *lanatum*-lokalitetene hhv i Skårhamerdalen (Røros kommune) og i Vinstradalen (Oppdal kommune), 5 og 6 = takson *glabratum*-lokalitetene hhv i Grøvudalen (Sunndal kommune) og Sprenbekken (Oppdal kommune), og 7 og 8 = takson *alpinum*-lokalitetene i hhv Vinstradalen og ved Kamtjønn (Oppdal kommune).

(to av hvert takson) på ikke-ultra-basisk berggrunn, og 60 ruter av de to populasjonene på ultrabasisk berggrunn. Dekningsgrad for alle karplanter ble estimert, samt dekningsgrad for lav og mose uten videre artsbestemmelse av disse. I tillegg ble det målt/estimert noen grove økologiske parametre; bl.a. skygge, eksposisjon, helning, substrat, fuktighet og dekningsgrad i de ulike sjiktene.

Ett *C. alpinum*-individ ble samlet inn fra hver analyserute i felt. Senere ble det målt ulike karakterer på disse individene, og i de videre analysene inngikk det totalt 61 karak-

terer, hvorav 35 var ulike hårkarakterer (først og fremst hårtyper og mengder av disse estimert på ulike planteorganer). I tillegg ble det også gjort morfometri på 23 subjektivt utvalgte *lanatum*-individer fra herbariet i Oslo. Disse ble valgt for å dekke den mest "lanate" delen av variasjonen og for å inkludere lavereleggende lokaliteter (spredd jevnt utover Sør-Norge) hvor takson *lanatum* er det eneste som er til stede.

Pollineringsforsøk i felt ble gjort på to populasjoner av takson *alpinum* og takson *lanatum* samt på en populasjon på ultrabasisk berggrunn. Isolasjon av individene og tvangspollinering (både mellom og innen individene) ble gjort. Resultatene presenteres ikke her, men de viste i grove trekk at arten er en "mixed mater", men at den ikke har utviklet noen god mekanisme for autodeposisjon (den er svakt protandrisk).

Til krysningsforsøk i veksthus ble det samlet inn levende materiale av hvert takson på ikke-ultrabasisk berggrunn og av flere morfologiske typer på ultrabasisk berggrunn. Disse ble kunstig krysset med hverandre, frukter ble samlet inn og relativ frøsetting (antall frø/[antall frø + antall aborter + antall ubefruktede ovuler]) ble registrert.

Morfometridataene er innskrevet i EXCEL, synedrieanalysedataene er innskrevet og begge datasettene er bearbeidet i BDP versjon 1.01 (Pedersen 1988). DCA-ordinasjon ble kjørt på dataene fra synedrieanalysene. Clusteranalyse (UPGMA) og PCA-ordinasjon ble kjørt på morfometridatasettet, totalt 250 individer. Ordinasjonsanalysene (DCA og PCA) ble gjort ved hjelp av CANOCO, versjon 3.12 (ter Braak 1991). Kendall rank korrelasjoner ble kjørt mellom de økologiske variablene og aksene i Statgraphics versjon 5.0 (Statistical Graphics Corporation 1991). UPGMA ble kjørt i NTSYS-pc, versjon 1.80 (Rohlf 1994) med euklidisk avstand som likhetsmål.

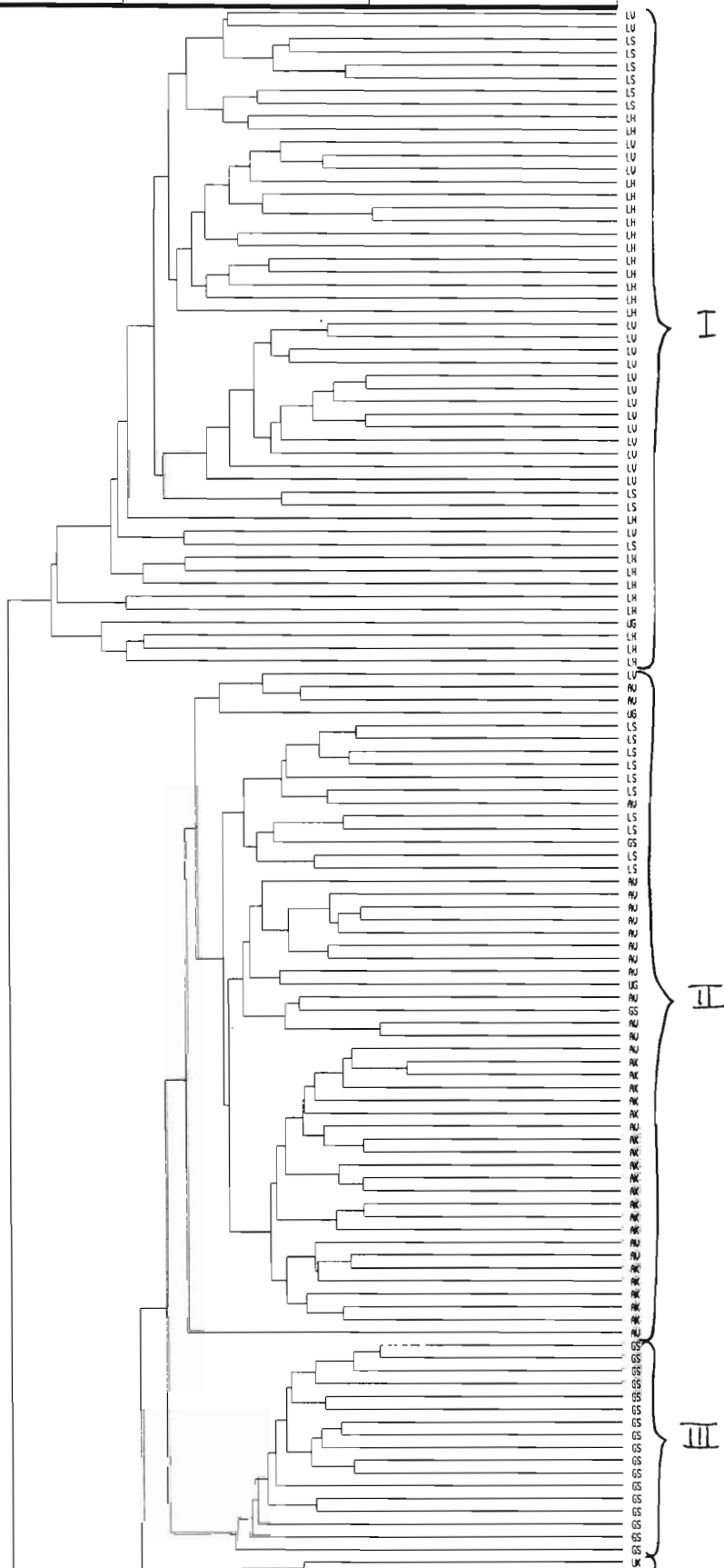
Resultater

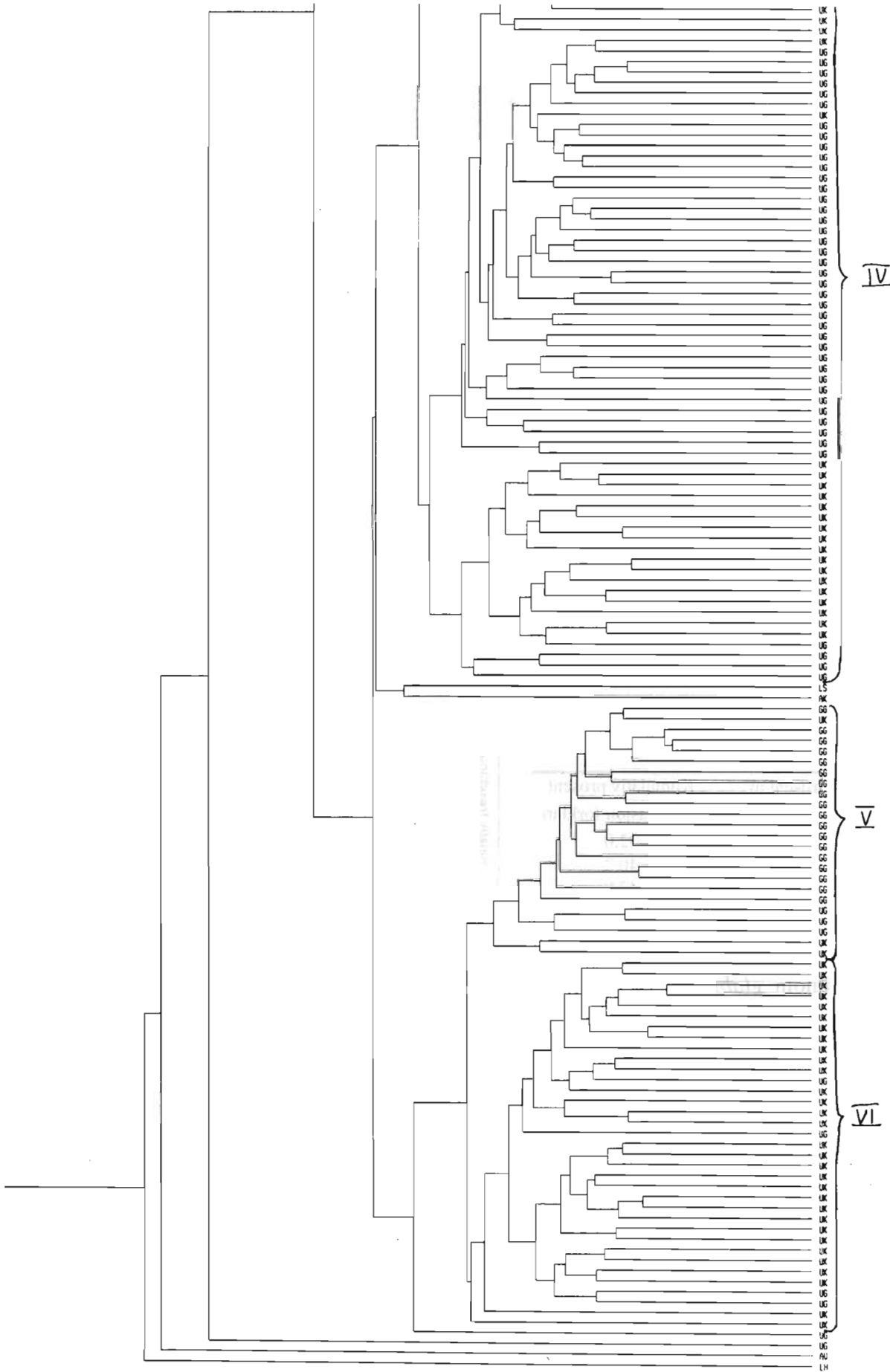
Cluster-analysen (figur 2) skilte ut takson *lanatum* på høyeste nivå som en relativt distinkt gruppe (markert I i figur 2). Takson *alpinum* utgjorde en mer heterogen gruppe (II i figur 2) med innslag av enkeltindivider både fra takson *lanatum* og takson *glabratum* og også individer fra ultrabasisk berggrunn. Takson *glabratum* fordelte seg stort sett på to grupper; en homogen gruppe med individer fra Sprenbekken (Oppdal), gruppe III i figur 2, knyttet til den heterogene *alpinum*-gruppen, og en gruppe fra Grøvdalen (Sunndal), gruppe V, knyttet til en ultrabasisk gruppe (VI). Resten av individene fra ultrabasisk berggrunn dannet én stor gruppe (IV). Det ble også kjørt cluster-analyse på et redusert datasett, dvs. et datasett hvor alle hårkarakterene var fjernet. Denne ga en totalt sett mindre ryddig struktur. Individene fra ultrabasisk berggrunn utgjorde her en stor og nærmest homogen gruppe, mens individer fra ikke-ultrabasisk berggrunn grupperte seg i heterogene grupper, men med en viss struktur når det gjaldt taksa og populasjoner. Det var *lanatum* fra herbariet og *lanatum* fra Vinstradalen (Oppdal) og Skårhammerdalen (Røros) som utgjorde de mest veldefinerte gruppene.

PCA-ordinasjonen (figur 3) viste en mer eller mindre kontinuerlig variasjon innen arten i vid forstand, men de to *glabratum*-populasjonene, spesielt den fra Grøvdalen, var nokså distinkte og dro ut variasjonen i den ene delen av plottet. Takson *alpinum* og takson *lanatum* hadde tydelig ulike tyngdepunkter i plottet, men overgangen var nokså jevn og uten diskontinuiteter. Individer fra ultrabasisk berggrunn var stort sett skilt fra de andre, men med en viss grad av overlapping. Ulike hårkarakterer korresponderte best med første akse, mens andre akse i høy grad var styrt av ulike lengdekarakterer (bladlengde, forbladlengde, kronbladlengde osv), og det var disse lengdekarakterene som veide mest langs både første og andre akse og som dermed dro ut variasjonen mot *lanatum*. Prosent forklart variasjon er gitt i tabell 1. PCA-ordinasjon på et "hårløst" data-

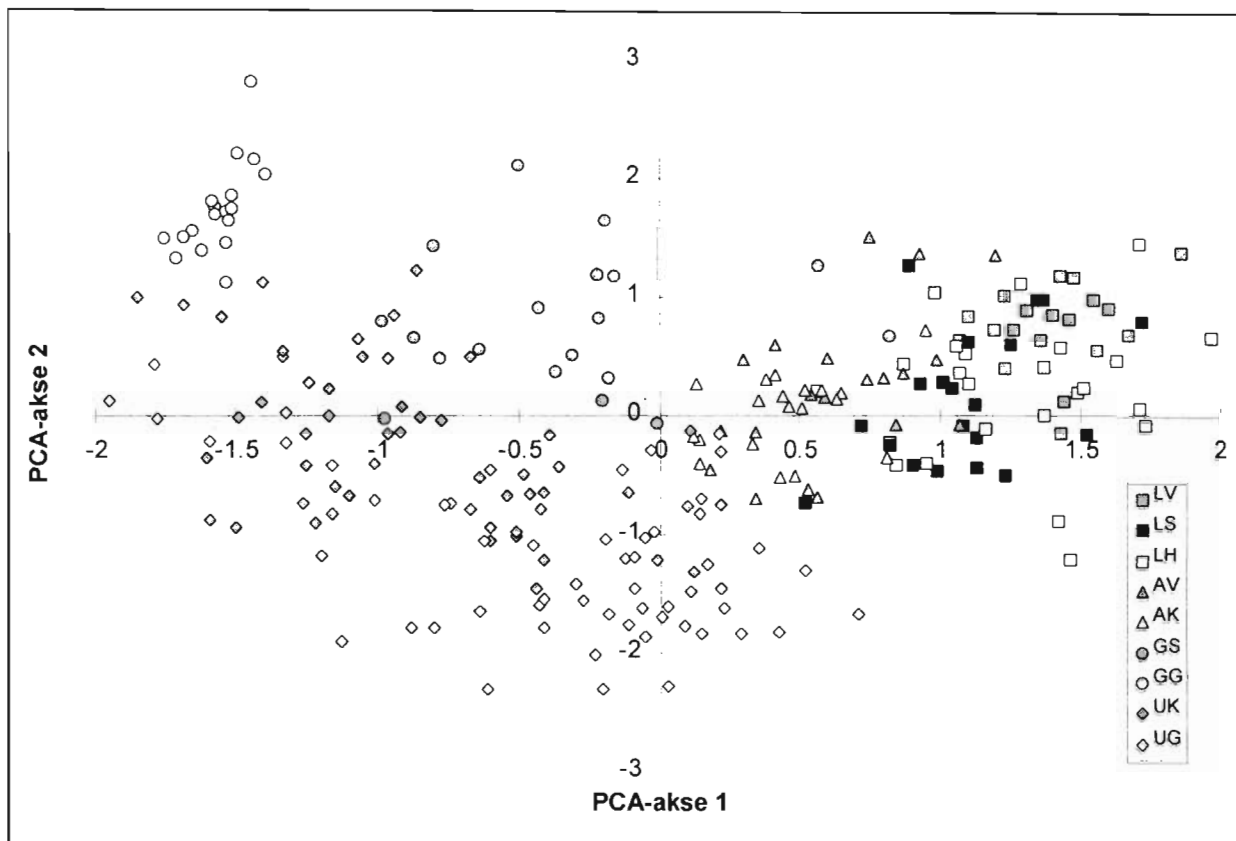
UPGMA

20 15 10 5 0





Figur 2: Dendrogram basert på UPGMA på datasettet inkludert hårkarakterene. LV, LS og LH = takson *lanatum* fra hhv Vinstradalen, Skårhammerdalen og herbariet i Oslo, AV og AK = takson *alpinum* fra Vinstradalen og Kamtjønn, GG og GS = takson *glabratum* fra hhv Grøvdalen og Sprenbekken, og UK og UG = individer fra de ultrabasiske lokalitetene Krommalberget og Gråberget. Likhetsmålet er euklidisk avstand.



Figur 3. PCA-ordinasjon (akse 1 mot 2) av individene basert på datasettet inkludert hårkarakterene. Forkortelser er forklart under figur 2.

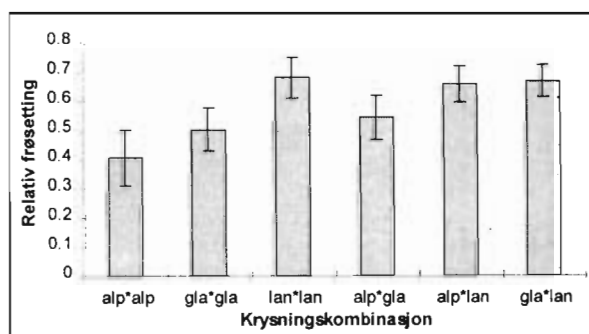
Tabell 1. Prosent variasjon forklart av de tre første PCA-aksene.

	Prosent av variasjon forklart	Kumulativ prosent av variasjon forklart
PCA-akse 1	32,0	32,0
PCA-akse 2	8,2	40,2
PCA-akse 3	7,6	47,8

sett ga et bilde hvor variasjonen gikk fra ultrabasisk gjennom *glabratum* og *alpinum* til *lanatum*.

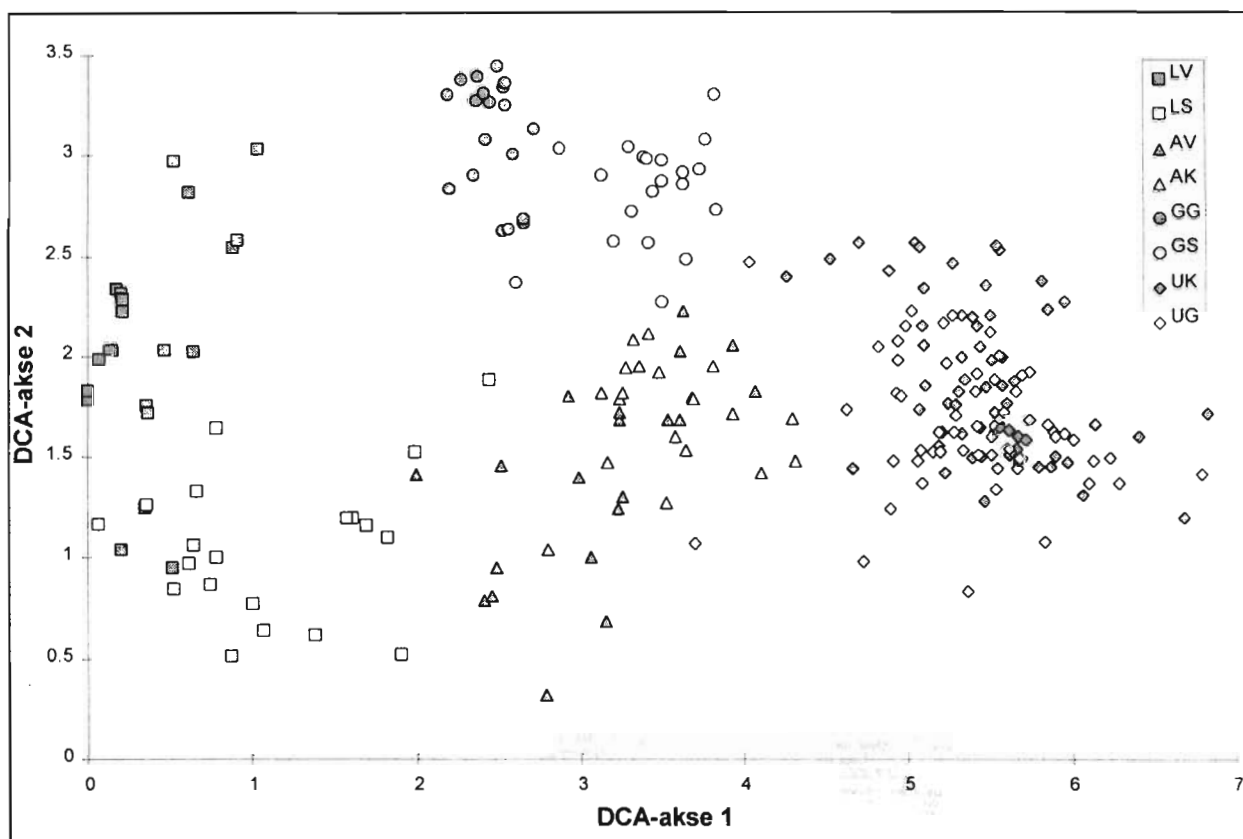
De foreløpige resultatene fra krysningforsøket (figur 4) viste at krysninger mellom de tre taksonene ga et minst like godt resultat som krysninger innen et takson. Krysninger mellom individer fra ultrabasisk og ikke-ultrabasisk berggrunn (ikke vist her) tydet heller ikke på krysningsbarrierer.

DCA-ordinasjon på rutene (figur 5) skilte ut rutene på ultrabasisk berggrunn og *lanatum*-rutene langs førsteaksen, mens *alpinum*- og



Figur 4. Relativ frøsetting (antall frø/[antall frø + antall aborter + antall ubefruktede ovuler]) fra krysningforsøket ± standard feil for de ulike krysningkombinasjonene på ikke-ultrabasisk berggrunn. Alp = takson *alpinum*, gla = takson *glabratum* og lan = takson *lanatum*.

glabratum-rutene ble skilt langs andreaksen. Det var også en viss adskillelse av populasjoner: de to *lanatum*-populasjonene ble skilt langs andreaksen; de to *glabratum*-populasjonene langs førsteaksen; og de to *alpinum*-populasjonene delvis langs førsteaksen. Førsteaksen forklarer bare 6,2 % av den totale variasjonen, og de tre første aksene for-



Figur 5. DCA-ordinasjon av rutene (akse 1 mot 2). Forkortelser er forklart under figur 2. Aksene er gitt i SD-enheter.

Tabell 2. Prosent variasjon forklart av de tre første DCA-aksene med egenverdier.

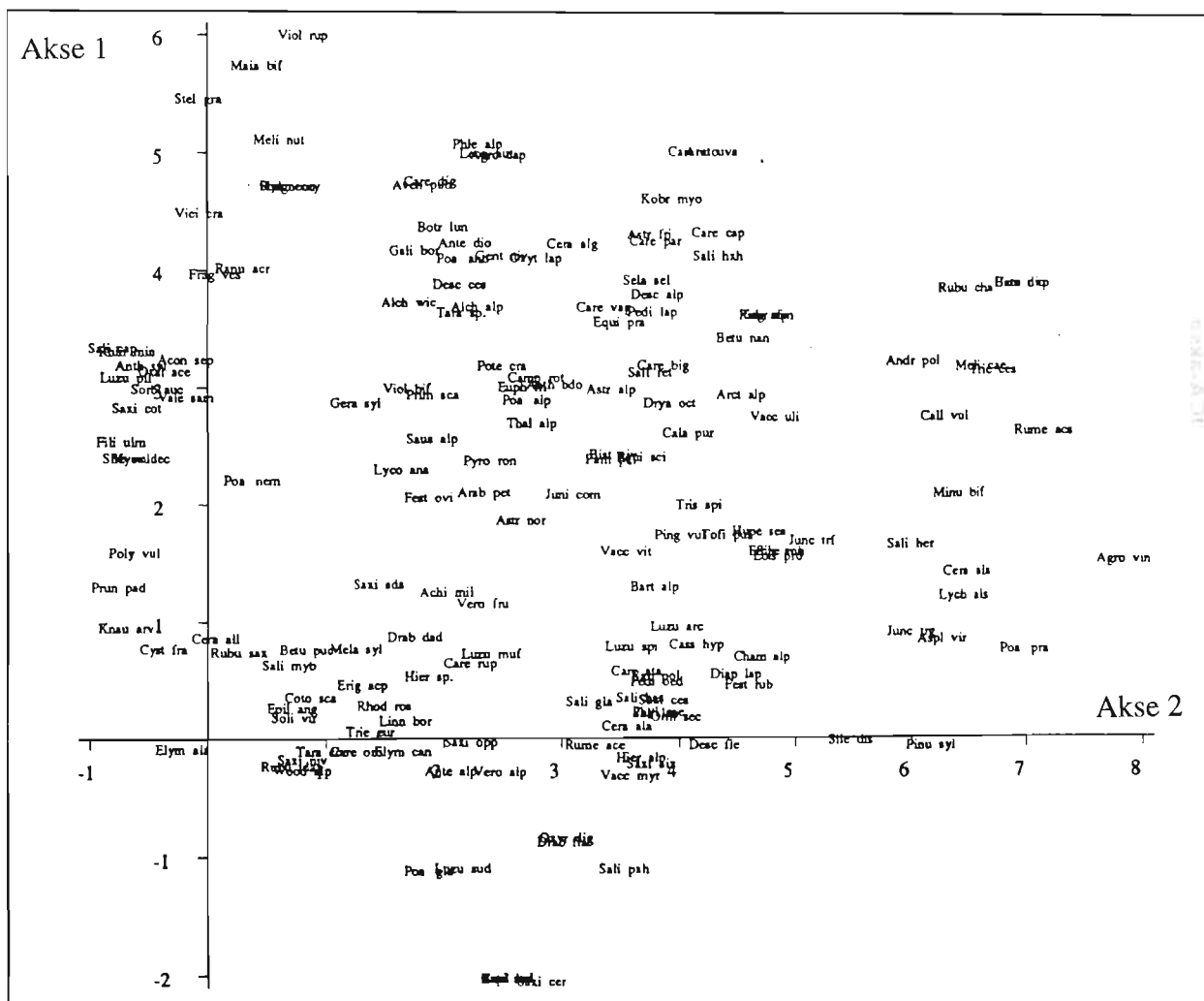
	Prosent av variasjon forklart	Kumulativ prosent av variasjon forklart	Egenverdier
DCA-akse 1	6,2 %	6,2 %	0,80
DCA-akse 2	3,3 %	9,5 %	0,42
DCA-akse 3	2,2 %	11,7 %	0,28

klarer kumulativt bare 11,7 % av den totale variasjonen (tabell 2). En av grunnene til disse nokså lave prosentverdiene kan være at en rutestørrelse på én kvadratmeter er for liten til å fange opp artssammensetningen godt nok, og at det blir noe tilfeldig hvilke arter som inngår. Egenverdiene er likevel nokså høye (tabell 2), og aksene kan derfor likevel sies å være tolkbare.

Den binære berggrunnsvariabelen skifer/serpentin korrelerte høyest med førsteaksen med en koeffisient på 0,7075 med serpentin som positiv verdi, og det var denne som i høy

grad bestemte fordelingen av ruter langs førsteaksen. Dekning av moser, fuktighet, skygge fra øst og skygge fra sør korrelerte også relativt høyt med førsteaksen (korrelasjonskoeffisienter på hhv -0,5351, -0,4278, -0,4778 og -0,4621), og det kan være disse faktorene som er med på å skille *lanatum*-rutene fra de andre da disse ofte lå på mer eller mindre skyggefulle steder, mens *alpinum*- og *glabratum*-rutene (og spesielt rutene på serpentin) var mer eksponert. Andreaksen korrelerte høyest med dekning i feltsjiktet og dekning av stein med korrelasjonskoeffisienter på hhv 0,3824 og -0,3382. Alle korrelasjonskoeffisientene er signifikante med $p \approx 0,000$.

DCA-ordinasjon av artene (figur 6) viste at de tre taksa og individer fra ultrabasisk berggrunn har ulike økologiske tyngdepunkt. Vanlige arter på ultrabasisk berggrunn var bl.a. fjellsmelle (*Silene acaulis*), rabbesiv (*Juncus trifidus*), grønnburkne (*Asplenium viride*) og



Figur 6: DCA-ordinasjon av artene (akse 1 mot 2). Tyngdepunktene til de tre taksonene og til serpentin-individene er ringet rundt. Cera als = *C. alpinum* på serpentin, Cera ala = *C. alpinum* takson *alpinum*, Cera alg = *Cerastium alpinum* takson *glabratum*, og Cera all = *C. alpinum* takson *lanatum*.

bergkvein (*Agrostis vinealis*). Arter som typisk fulgte takson *lanatum* var bl.a. vendelrot (*Valeriana sambucifolia*), hegg (*Prunus padus*) og tyrihjelm (*Aconitum septentrionale*). Arter med tyngdepunkt i nærheten av takson *alpinum* var bl.a. fjellpyrd (*Diapensia lapponica*), aksfrytle (*Luzula spicata*) og gullmyrklegg (*Pedicularis oederi*). Arter som vokste sammen med takson *glabratum* var bl.a. reinmjelt (*Oxytropis lapponica*), gulmjelt (*Astragalus frigidus*) og rabbitust (*Kobresia myosuroides*).

Foreløpige konklusjoner

DCA-ordinasjonen viser at de tre taksonene har forskjellig økologi i snitt, men habitatene overlapper trolig hverandre. PCA-analysen

viser at det er en nokså kontinuerlig morfologisk variasjon innenfor arten i vid forstand, men ulike taksoner på normalgrunn har likevel ulike tyngdepunkter. Det kan være at taksoner opprettholdes i ikke overlappende habitater, men at de hybridiserer i overlappende habitater slik at vi får en kontinuerlig variasjon. De foreløpige resultatene fra krysningsforsøket viser at det ikke eksisterer noen barrierer mellom disse enhetene. Variasjonen på ultrabasisk berggrunn er mer kontinuerlig enn variasjonen på ikke-ultrabasisk berggrunn, og det kan komme av at habitatfellesskapet er større her enn på ikke-ultrabasisk berggrunn. Dette støtter dermed hypotesen om at de tre taksonene opprettholdes som takson på ikke-ultrabasisk berg-

grunn pga. habitat-ulikheter.

Morfometri-analysene støtter delvis synet på at individer på ultrabasisk berggrunn er nært knyttet til takson *glabratum*, mens analyser på et redusert datasett (dvs. et datasett uten hårkarakterer) ikke gir noen spesiell affinitet mellom *glabratum*-individer og individer på serpentin. Cluster-analysen på det fullstendige datasettet skiller ut en *lanatum*-gruppe på høyeste nivå, noe som tyder på at takson *lanatum* ikke fortjener lavere rang enn takson *glabratum*. PCA-ordinasjonen på det fullstendige datasettet gir støtte til inndelingen hvor *glabratum* rangeres på et høyere nivå enn de to andre, men i et datasett hvor over halvparten av karakterene er hårkarakterer, kan det være at disse gis en urimelig stor vekt og at fravær av hår hos *glabratum* og enkelte individer på serpentin slår uforholdsmessig sterkt ut. PCA på det reduserte datasettet viser en jevn overgang mellom de tre taksonene.

Individer på ultrabasisk berggrunn er mer distinkte fra individer på ikke-ultrabasisk berggrunn enn de tre taksonene på ikke-ultrabasisk berggrunn er fra hverandre. Serpentin-habitatet utøver sannsynligvis et svært sterkt seleksjonspress på individene som vokser der slik at de blir mer lik hverandre enn den (eller de) populasjonen(e) utenfor som serpentin-individene eventuelt stammer fra.

Dette datasettet er for lite til at det kan trekkes bastante taksonomiske konklusjoner. Når det gjelder variasjonen på ikke-ultrabasisk berggrunn, gir undersøkelsen mest støtte til inndelingen i tre likeverdige taksoner på underarts- eller varietetsnivå, kanskje mest til en inndeling i underarter da alle tre taksoner tydelig har ulike økologiske tyngdepunkter. Undersøkelsen støtter også delvis tanken om at vi har med ett variabelt takson å gjøre, selv om innsamlingen (to populasjoner av hvert takson) vanskeliggjør en diskusjon omkring dette. Når det gjelder den taksonomiske behandlingen av indivi-

dene på ultrabasisk berggrunn, er det åpenbart at de tre varietetene som foreløpig er beskrevet ikke dekker variasjonen som faktisk finnes i dette habitatet. Synedrieanalysen gir serpentin-individene status som økotypen på linje med de tre taksoner på ikke-ultrabasisk berggrunn. Det er ikke sikkert at det er riktig å gruppere serpentin-individene som varieteter av ett eller flere taksoner på ikke-ultrabasisk berggrunn, siden disse ser ut til å ha mer til felles med hverandre enn med de utenfor serpentin-habitatet. Hvorvidt det er rimelig å gi serpentin-individene taksonomisk rang på linje med taksoner på ikke-ultrabasisk berggrunn vil avhenge av deres evolusjonshistorie, den tiden det tar å utvikle serpentin-økotypen, og også hvilken vekt man ønsker å gi morfologiske karakterer versus økologi og evolusjonshistorie.

Litteratur

- ter Braak, C.J.F. 1987. CANOCO - a FORTRAN program for canonical community ordination by [partial] [detrended] [canonical] correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis (version 2.1). - TNO Inst. Appl. Comp. Sci., Wageningen.
- Lid, D.T & Lid, J. 1994. Norsk flora. 6. utg. ved Elven, R. - Det norske samlaget, Oslo.
- Hartman, C.J. 1820. Handbok i Skandinaviens flora. - Stockholm.
- Hultén, E. 1955. *Cerastium glabratum* Hartm., species restituenda. - Arch. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo 9, Suppl. s. 62-69.
- Hultén, E. 1956. The *Cerastium alpinum* complex. A case of world-wide introgressive hybridization. - Svensk bot. Tidskr. 50: 411-495.
- Kotilainen, M.J. & Seivala, O. 1954. Observations on serpentine flora at Sunnmøre. A serpentinicolous form. *Cerastium alpinum* L., var. *nordhagenii* Kotil. & Seivala, var. nova. - Nytt Mag. Bot. 3: 139-145.
- Pedersen, O. 1988. Biological Data Program/PC version 1.10. Brukerveiledning. - VegeData-Consult. Oslo.
- Rohlf, F.J. 1994. NTSYS-pc. Numerical taxonomy and multivariate analysis system,

version 1.80. - Exeter Software, Setauket
NY.
Statistical Graphics Corporation. 1991. Stat-

graphics (version 5.0). - STSC Inc. Mary-
land, USA.

Habitatvalg og demografi hos de sørnorske fjellvalmuene (*Papaver radicum*)

Heidi Solstad, Reidar Elven og Odd Stabbetorp

Referat

Solstad, H., Elven, R. & Stabbetorp, O. 1997. Habitatvalg og demografi hos de sørnorske fjellvalmuene (*Papaver radicum*). - NTNU Vitensk.mus. Rapp. bot. Ser. 1997-1: 67-87.

De sørnorske underartene av *Papaver radicum* er godt undersøkt morfologisk og cytologisk mens demografiske forhold, økologi og habitatvalg er relativt uberørte områder. Disse er imidlertid viktige for en forståelse av evolusjonsmønsteret i komplekset. Undersøkelsene omfattet de seks sørnorske underarter i 21 populasjoner. En-sesongs demografiske analyser ble utført der plantene ble inndelt på størrelseskategorier. Populasjonene ble sammenlignet parvis ved hjelp av Smirnov-testen, og testverdiene ble brukt i en UPGMA-klassifikasjon. Vegetasjonsundersøkelsene besto av synedricanalyser.

Demografidataene viste en sammenheng mellom rasmarker/ustabilitet og dynamiske populasjoner mens andre habitat-typer ikke ga noe tydelig mønster. DCA-ordinasjonen avdekte en overraskende liten variasjon i arts-sammensetning. Med unntak av høgtliggende, ustabile skråninger, som utgjorde en distinkt gruppe, hadde typene en fundamental lik artssammensetning til tross for spennet fra veikanter til elveører, ras og vindeksponerte morenerygger. Analysene ga ingen sammenheng mellom taksonomisk tilhørighet og habitatvalg og/eller demografisk struktur.

Det faktum at *Papaver radicum* er knytta til ustabile habitat, som f.eks. rasmarker, antyder generell tilpasning til ustabile forhold. Arten kan dermed være pre-adaptert til åpne morenesituasjoner som oppstår etter istider, og det er trolig at dagens utbredelse representerer rester av en større, mer sammenhengende sen-glacial og tidlig post-glacial utbredelse. Dette er resultater som samsvarer bedre med en hypotese som en nylig opprinnelse av underartene enn med en overlevelse på nunatakker gjennom Weichsel. Det kan ikke utelukkes at den post-glaciale tidsrammen har vært tilstrekkelig for den morfologiske divergeringa man i dag finner i komplekset.

Heidi Solstad, Universitetet i Oslo, Biologisk institutt, Avdeling for botanikk og plantefysiologi, Postboks 1066, 0316 Oslo

Reidar Elven, Universitetet i Oslo, Botanisk hage og museum, Trondheimsveien 23b, 0562 Oslo

Odd Stabbetorp, NINA-NIKU, Dronningens g 13 Postboks 736 Sentrum, 0105 Oslo

Abstract

Solstad, H., Elven, R. & Stabbetorp, O. 1997. Habitat selection and demography of the South Norwegian alpine pappies (*Papaver radicum*). - NTNU Vitensk.mus. Rapp. bot. Ser. 1997-1: 67-87.

The South Norwegian subspecies of *Papaver radicum* are well investigated morphologically and cytologically whereas demography, ecology and habitat preferences are relatively little known. These aspects are, however, of importance for understanding the evolutionary patterns in the complex. The investigations include 21 populations spread among all the six South Norwegian subspecies. A one-season demographic analysis was undertaken based on size categories. The populations were compared pairwise in a Smirnov test and the test values were used in an UPGMA clustering. The vegetation analyses were synedrial analyses.

The demographic structure revealed a correlation between habitat instability, e.g. in screes, and dynamic populations, whereas there were no distinct demographic patterns connected with other habitat types. A DCA ordination of the synedrial data revealed surprisingly little variation in species composition. Except for a distinct group of high-altitude unstable slopes the habitats had a fundamentally similar species structure in spite of spanning from roadsides to river banks, screes and wind-exposed moraine ridges. No connections were found between taxonomical entities and habitat preference and/or demographic structure.

The preference of *Papaver radicum* for unstable habitats, as for instance screes, may indicate a general adaptation to unstable, open conditions. The species may be pre-adapted to the open substrates after a deglaciation, and the present-day discontinuous distribution is probably a relict of a larger, more continuous late glacial and/or early post-glacial distribution. These results are more in accordance with a hypothesis of fairly recent origin of the

subspecies than with one based on Weichselian survival on refugia. It is at least possible that the available postglacial time is enough to explain the morphological divergence found in the complex today.

Heidi Solstad, University of Oslo, Biological Institute, Department of Botany and Plant Physiology, P.O. Box 1066, N-0316 Oslo, Norway

Reidar Elven, University of Oslo, Botanical Garden and Museum, Trondheimsveien 23b, N-0562 Oslo, Norway

Odd Stabbetorp, NINA-NIKU, Dronningens gt. 13, P.O. Box 736 Sentrum, N-0105 Oslo, Norway

Innledning

Papaver radicum er inndelt i mange populasjoner og populasjonsgrupper i det nord-atlantiske området. De morfologisk ulike og geografisk isolerte gruppene er vanligvis ansett som underarter (Nordhagen 1931, Knaben 1959). De morfologiske ulikhetene har flere sett på som et bevis for at de er meget gamle og at de har «overvintret» på nunatakker under de siste istidene (se f. eks. Gjærevoll 1963), men deres antatte høge alder har i senere tid blitt dratt i tvil (Birks 1994, Nordal 1987). Funn av pollen og makrofossiler i sedimenter fra sen-glacial og tidlig postglacial både i Sørvest- og Nord-Skandinavia kan antyde en relativt rask innvandring og etablering av *Papaver* da isbreene trakk seg tilbake (Birks 1994). Dette er et mønster som er i samsvar med dens gode frøproduksjon (Nordal et al. i trykk) og antatt gode spredningsevne.

Formålet med demografi-undersøkelsene var å finne ut om substratstabilitet kan være avgjørende for den demografiske strukturen, og om det er en sammenheng mellom særlig ustabile habitater og dynamiske populasjoner, og mer stabile habitater og stagnerende populasjoner.

Papaver-populasjoner deles ofte inn i primære og sekundære avhengig av habitat. Spørsmålet er om disse begrepene til en viss grad er overflødig fordi *Papaver radicum* stort sett bare går på nokså ustabile habitater uansett. Vegetasjonsanalyser ble utført for å undersøke om *Papaver*-underartene har likt habitatvalg og for å dokumentere artssammensetninga i sørnorske *Papaver*-habitater.

Materiale og metoder

Feltarbeidet ble utført sommeren 1995 i Trollheimen, Sunndalsfjella, Dovrefjell, Jotunheimen og Valdres. Demografi og vegetasjonsanalyser ble utført i 21 populasjoner som inkluderte alle sørnorske underarter og flere ulike habitattyper (i ustabile alpine skråninger, rasmarker, elveører, veikanter og avblåste morenerygger) se tabell 1. Morenene utgjør de mest stabile lokalitetene med vind som antatt viktigste stressfaktor. Elveører med oversvømmelse, flytjord med frostbevegelser og veikanter med menneskeskapt forstyrrelser som brøyting, trafikk osv. representerer de midlere forstyrrelsene. De mest ustabile habitatene utgjør rasmarkene med en tilnærma konstant bevegelse i massene.

Demografi

En ung *Papaver*-plante har som regel bare ett apikalt meristem inntil den er ferdig med førstegangsblomstring (monoapikal). Blomstringen vil bruke opp det apikale meristemmet og stimulere til utvikling av nye laterale meristem som gir opphav til nye laterale datterosetter i bladhjørnene av morrosetten. Hver ny bladrosett utgjør et nytt apikalt meristem med potensiale for dannelse av et blomsterorgan (polyapikal), se figur 1. Det vil si at antall apikale meristem med potensiale for blomstring i grove trekk vil øke år for år avhengig av antall blomster fra sesong til sesong. Derfor ble plantene i mangel på aldersmål klassifisert i to hovedgrupper: monoapikale (prefertile eller førstegangsblomstrende med ett vekstpunkt og derfor kun en bladrosett) og polyapikale (andregangs blomstrende osv). Polyapikale ble videre inndelt i størrelseskategorier etter antall bladrosetter. Til tross for at de ulike klassenes varighet i tid nok varierer en del etter forholdene, så gir

Tabell 1. Undersøkte *Papaver radicum*-lokaliteter i Sør-Norge.

Underart	Lokalitet	UTM	Habitat
ssp. <i>gjaerevollii</i>	3 Kamtjørn I	NQ 15 56	alpin skråning
	4 Kamtjørn II	NQ 15 56	alpin skråning
	2 Hemre Gjevilvasskam	NQ 14 56	alpin skråning
ssp. <i>oeksendalense</i>	10 Jønstadnibba	MQ 64 41	rasmark
	14 Litledalen	MQ 74 37	elveør
ssp. <i>groevudalense</i>	19 Nysætertjørn	MQ 96 25	morene
	15 Grøvudalshytta (elveør) I	MQ 94 23	elveør
	11 Grøvudalshytta (rasmark) II	MQ 95 23	rasmark
	12 Raudbekken	MQ 95 20	rasmark
ssp. <i>ovatilobum</i>	21 Vinstradalen	NQ 36 20	veikant/morene
	20 Driva	NQ 32 14	veikant
	1&7 Nordre Knutshø	NQ 33 12	alpin skråning
	8 Skåkbekken	NQ 33 11	rasmark
	5 Råtåsjhø	NQ 41 05	alpin skråning
ssp. <i>intermedium</i>	18 Smådalen	MP 83 42	morene
	6 Finnshals	MP 78 42	rasmark/morene
	16 Hindseter	MP 98 31	elveør
	17 Russli	MP 96 28	elveør
	13 Russvatnet	MP 86 26	morene
ssp. <i>relictum</i>	9 Helin	MN 81-82 67-68	rasmark

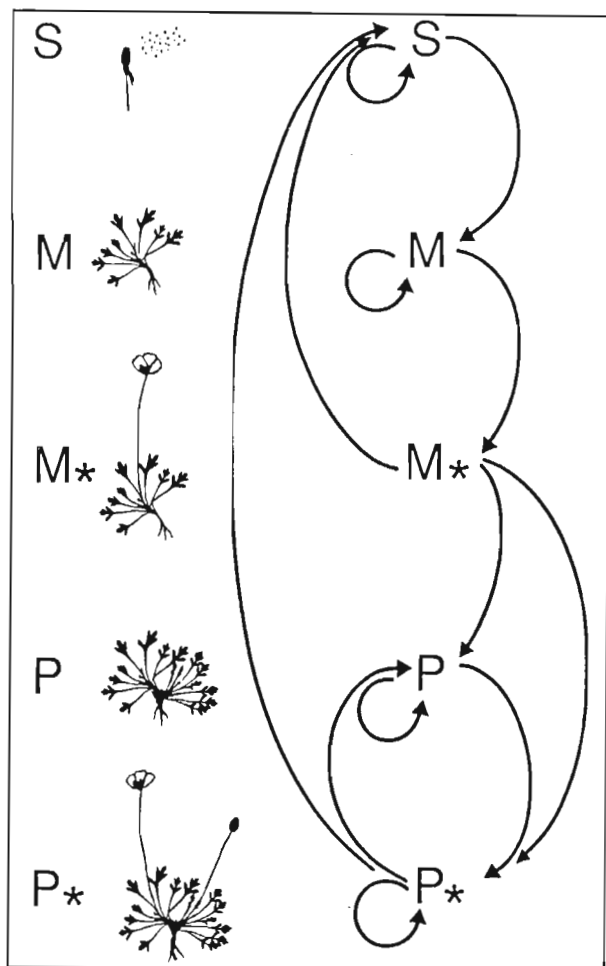
en slik en-sesongs demografisk undersøkelse et øyeblikksbilde av populasjonene hvor forholdstallet mellom unge og gamle sier noe om dynamikken i populasjonene. Fordi frøplantene ofte finnes sporadisk i store mengder i spiregroper, og da disse nødvendigvis har en høy dødelighet i forhold til eldre og større monoapikale, ble de klassifisert som en egen gruppe. En slik inndeling burde altså gi mer informasjon. Inndeling i størrelseskategorier er vist i figur 1. Minst femti planter eller hele bestanden ble klassifisert.

Parvise sammenligninger av populasjonenes sammensetning med hensyn på størrelseskategorier ble utført ved «The Two-Sided *k*-Sample Smirnov Test», også kalt Smirnov-testen (Conover 1980). I denne testen finnes den maksimale forskjellen i de to populasjonenes kumulative fordeling. Verdien av denne forskjellen kan benyttes for å teste om populasjonene har signifikant forskjellig fordeling. Fordelen med denne testen er at den

tester for alle typer ulikheter som kan eksistere i de to fordelingsfunksjonene. Testverdiene i de parvise Smirnov-testene ble også benyttet som ulikhetsmål i en UPGMA-klassifikasjon for å få et bilde av hvilke populasjoner som lignet hverandre mest i aldersstruktur. Smirnov-testen ble utført i prosedyren npar test i SPSS (Norusis 1986). UPGMA ble utført i programpakka NTSYS (Rohlf 1990).

Vegetasjon

Hver populasjon er regnet som én enhet (én bestand). Vegetasjonsanalysene er synedrieanalyser på 1 m² rundt de individer av *Papaver radicum* som er brukt i demografi i hver bestand. Alle individer som inngår i den demografiske undersøkelsen er dekt av ruter, men antallet ruter er vesentlig mindre enn antallet individer fordi det ofte går flere individer inn i hver rute. Synedrieanalysene ble utført i 304 ruter i 21 bestander (populasjoner). En av bestandene (Nordre Knutshø,



Figur 1. Inndeling av fjellvalmue (*Papaver radicum*) i ulike livsstatier: S = frø; M = monoapikal, prefertil; M* = monoapikal, førstegangsfertil; P = polyapikal, steril; P* = polyapikal, fertil. Mulige overganger fra år til år er visualisert ved piler (etter Nordal et al. i trykk).

pop. nr. 7) inneholder bare noen få individer og er utelatt i demografi-analysene.

For hver bestand er sju parametre registrert: tilhørighet i vegetasjonssone/belte (sørboreal til mellomalpin i fem klasser) og vegetasjonsseksjon (O2-C1 i fire klasser, se Moen i trykk), habitattype som fem binære variabler (alpin skråning, rasmark, elveør, morenerygg, veikant), høyde over havet (i 100-meters intervaller) og beite (ikke beita, svakt beita, sterkt beita). For hver analyserute er ni parametre registrert. De abiotiske parametrene er: helning (i grader), eksposisjon omsatt i en innstrålingsparameter der NE = 1, N og E = 2, NW og SE = 3, W og S = 4, SW = 5 og flatt = 3, ustabilitet (+/- stabilt, noe ustabil, svært

ustabil), fuktighet (tørt, middels tørt, fuktig) og prosentdekning av naken, ikke vegetasjonsdekt mark. De biotiske parametrene er: prosentdekning kollektivt av henholdsvis karplanter, moser og lav, og artstall karplanter. Dekning er estimert for alle arter av karplanter i analyserutene. Dekningen er brukt som kvantitativt mål i ordinasjonen. I vegetasjonsoversikten er imidlertid materialet presentert bestandsvis og bestandsfrekvens brukt som mål fordi dette gir et mer nyansert mål enn f.eks. midlere dekning i vegetasjon som har tynt vegetasjonsdekke.

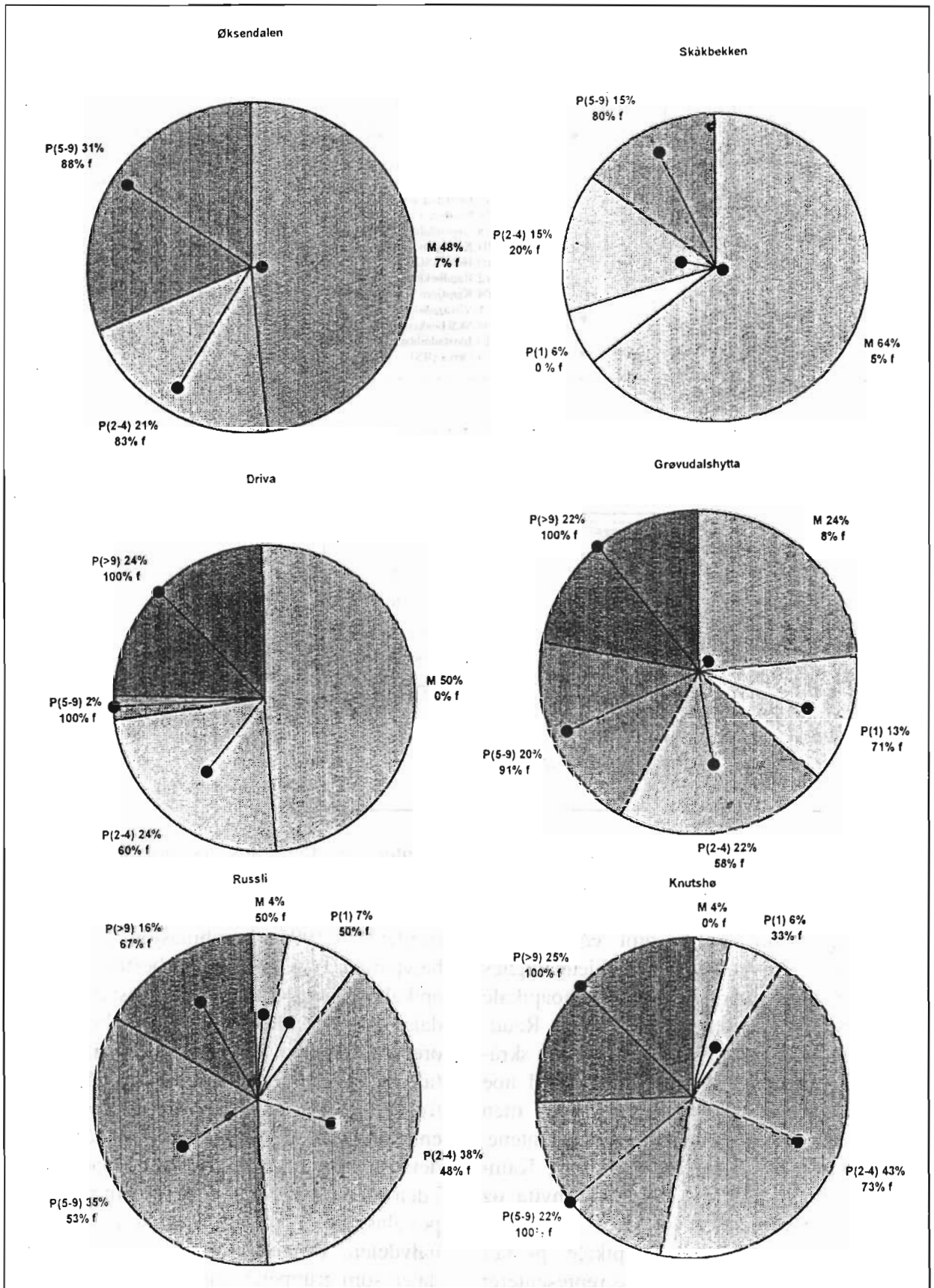
Materialet er analysert ved DCA-ordinasjon i CANOCO (ter Braak 1987) med standard opsjoner (segment-detrending med 26 segmenter, 4 reskaleringer av akser). Lågfrekvente arter, dvs arter som bare forekommer i 1-2 ruter i enkelte populasjoner (1-2 avhengig av ruteantallet i populasjonen) ble fjernet. De låge dekningene gjorde også at dekningsestimaterne ikke ble nedveid. Korrelasjoner mellom de geografiske, abiotiske og biotiske parametrene og DCA-aksene ble beregnet med Kendalls rank korrelasjons-koeffisient i Statgraphics (STSC Inc. 1991). Nomenklaturen for plantene følger Elven i Lid & Lid (1994).

Resultater

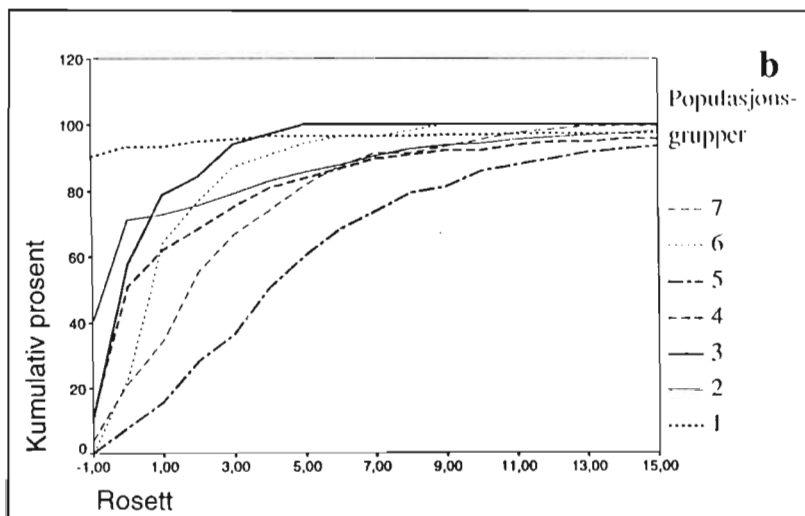
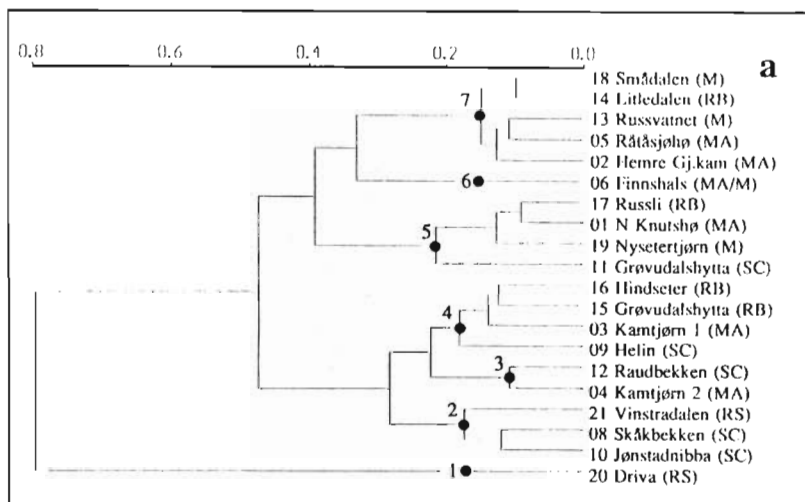
Demografi

Ustabile habitater, som f. eks. rasmarkene i Øksendalen (Jønstadnibba), ved Helin, Grøvdalshytta og Skåkbekken, viser et mønster med mange unge planter i forhold til gamle. I motsetning til dette domineres f. eks. morenen i Smådalen og elveøra i Litledalen av eldre planter og frøplanter mangler (figur 2).

I UPGMA-klassifiseringa med frøplanter inkludert (figur 3a) kan det skilles ut sju grupper der populasjonene i hver gruppe har stort fellesskap (populasjonenes kumulative fordelingskurver innen gruppen er ikke signifikant forskjellige). Kumulative fordelingskurver på det samme datasettet er vist i figur 3b. Driva-populasjonen er en ekstrem popu-



Figur 2. Sektordiagrammer som viser prosentvis fordeling av ulike størrelsesklasser i utvalgte populasjoner. Frøplanter er utelatt. M = monoapikal, P(1) = polyapikal med en bladrosett, P(2-4) = polyapikal med to til fire bladrosetter, P(5-9) osv. (jf. fig. 1). Prosent fertile (f) i hver kategori er angitt ved strek med kule.

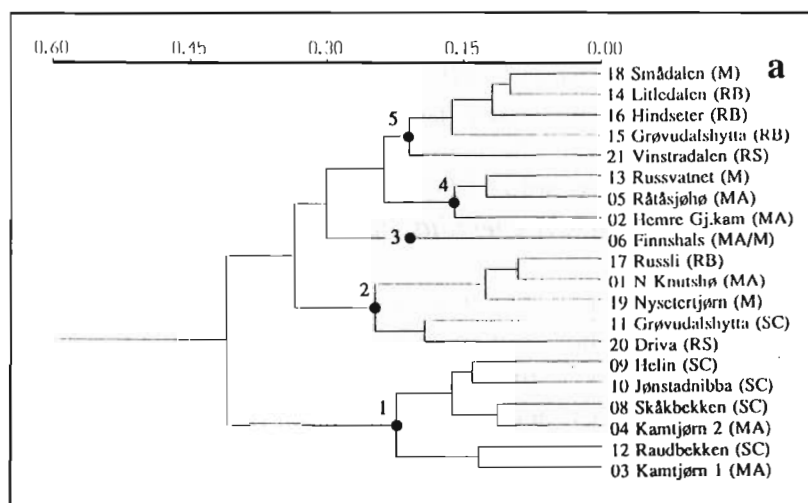


Figur 3. Analyse av populasjonenes demografiske struktur. Frøplanter er inkludert. a) UPGMA-klassifikasjon av populasjonene. b) Kumulative fordelingskurver for størrelseskategoriene i hver populasjonsgruppe, gruppenummering som i a). Nummer langs x-aksen representerer størrelseskategorier: -1 = frøplanter; 0 = monoapikale; tall > 0 angir antall rosetter for polyapikale individer.

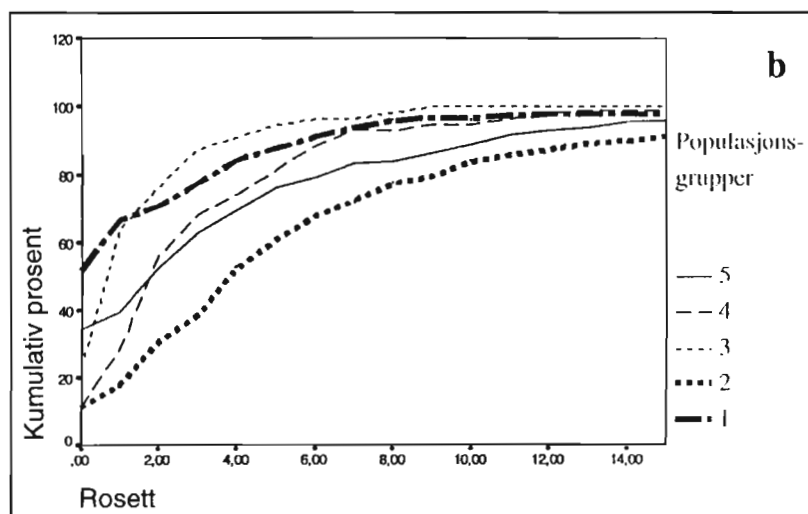
lasjon på grunn av dens høge frøplanteantall og utgjør en egen gruppe (nr. 1). Gruppe nr. 2 består av to rasmarkspopulasjoner (Jønstadnibba og Skåkbekken) samt en veikantpopulasjon (Vinstradalen) som kjennetegnes av mange frøplanter og ved at monoapikale individer dominerer i populasjonene. Raudbekken (rasmark) og Kamtjørn II (alpin skråning) utgjør neste gruppe (nr. 3) med noe færre frøplanter enn ovenfornevnte, men fortsatt dominerer de monoapikale plantene. Neste pulje (nr. 4), Helin (rasmark), Kamtjørn I (alpin skråning), Grøvdalshytta og Hindseter (elveører) har også noen frøplanter og en overvekt av monoapikale planter (gruppe nr. 4). Disse gruppene representerer altså de mest dynamiske. Gruppe nr. 5 som består av Russli (elveør), Nysetertjørn (morene), Grøvdalshytta (rasmark) og Knutshø (alpin skråning), kjennetegnes av fravær av frø-

planter og dominans av polyapikale individer. Finnshals (morene/rasmark) kommer ut alene (nr. 6) på grunn av mangel på frøplanter i 1995 i kombinasjon med at over halvparten av populasjonen består av monoapikale planter. Gruppe nr. 7 består av Smådalen (morene), Russvatnet, Litledalen (elveører), Råtåsjøhø og Hemre Gjevillvasskam (alpine skråninger) som har få eller ingen frøplanter og som består av flere polyapikale enn monoapikale individer. Mønsteret er at det er klar overvekt av rasmarkspopulasjoner i den ene halvdel av dendrogrammet, og av populasjoner i andre habitater i den andre halvdel. Unntaket er rasmarka i Grøvdalen som grupperer seg med andre habitater på grunn av mangel på frøplanter.

UPGMA-klassifikasjon uten frøplanter inkludert (figur 4b) gir ikke uventet et litt annet



Figur 4. Analyse av populasjonenes demografiske struktur. Frøplanter er utelatt. a) UPGMA-klassifisering av populasjonene. b) Kumulative fordelingskurver for størrelseskategoriene i hver populasjonsgruppe, gruppenummering som i a). Nummer langs x-aksen representerer størrelseskategorier: 0 = monoapikale; tall > 0 angir antall rosetter for polyapikale individer.



bilde. Rasmarkene, igjen med unntak av rasmarka ved Grøvdalshytta, kommer ut i egen hovedgruppe (nr. 1) sammen med to alpine skråninger (Kamtjørn I og II). Disse populasjonene utgjør de eneste med en fordelingskurve med flere monoapikale enn polyapikale planter. Driva, Grøvdalshytta, Nyseterjørn, Knutshø og Russli (gruppe nr. 2) representerer populasjonene med størst overvekt av polyapikale individer. Drivapopulasjonen bør imidlertid tolkes med forsiktighet fordi den blir så liten når frøplantene utelates. Finnshals kommer igjen ut alene (nr. 3) med en kumulativ fordelingskurve som har mange monoapikale og polyapikale planter med en rosett i forhold til polyapikale planter med flere bladrosetter. Russvatnet, Råtsåsjøhø og Hemre Gjevillvasskam (nr. 4) har få monoapikale individer, men mange polyapikale individer med to og tre bladrosetter. Gruppe

nr. 5 som består av Smådalen, Hindseter, Grøvdalshytta (elveør), Vinstradalen og Litledalen, utgjør en mellomliggende gruppe med en del monoapikale planter, men der polyapikale planter dominerer. Kumulative fordelingskurver uten frøplanter inkludert er vist i figur 4b.

Vegetasjon

I DCA-ordinasjonen av analyserutene (figur 5-6) hadde de fire første aksene egenverdier og gradientlengder på henholdsvis:

- akse 1 0,506 3,422 SD
- akse 2 0,380 3,806 SD
- akse 3 0,274 3,335 SD
- akse 4 0,246 3,082 SD

Den forholdsvis jamne og svake nedgangen i både egenverdier og gradientlengder skyldes sannsynligvis de relativt små analyserutene og den tynne vegetasjonen (dvs. at bare

mindre deler av variasjonen er representert i hver rute), i kombinasjon med at det muligens er mange relativt jevnbyrdige faktorer som har betydning.

Svært få av bestandene (populasjonene) var distinkte i ruteplottet. Det innebærer at forskjellen i gjennomsnitt mellom bestandene i mange tilfeller er mindre enn forskjellene mellom ruter innen en bestand.

Ruteordinasjonen ga en tilnærma todeling langs førsteaksen med en liten gruppe med høge verdier og en større med låge verdier. Andre, tredje og fjerde akse spenner ut ulike variasjonsakser innen den største gruppen.

I figur 5 er underartene satt inn i ruteplottet. Dette viser at det knapt er noen sortering av disse: den mindre gruppen til høyre består av ruter med underartene *gjaerevollii*, *intermedium* og Dovre-typen av *ovatilobum*; den større gruppen til venstre av alle underartene unntatt *gjaerevollii*.

I figur 6 er habitattypene satt inn i ruteplottet (se også figur 10). Dette viser at den mindre gruppen til høyre utelukkende består av materiale fra høgtliggende alpine skråninger og fra en høgtliggende overgang mellom rasmarek og fersk morene (Finnshals i Jotunheimen). Den større venstre gruppen omfatter rasmarek, elveører, morenerygger og veikanter, mer eller mindre i blanding. Populasjonen med lågest uttelling langs førsteaksen (R i figuren) er den lågestliggende elveøra i materialet (Litledalen i Sunndal). Andreaksen skiller her ut noen litt mer avvikende populasjoner. Lågest score langs andreaksen får ei rasmarek med høgstaudepreg i Grøvudalen; høggest score får en ugrasprega veikantpopulasjon ved E6 i Drivdalen.

Artsplottet (figur 7) viser i grove trekk arts-sammensetningen i de beskrevne gruppene, med basekrevende mellomalpine fjellplanter lengst til høyre (se *Salix polaris* i figur 8a), nordboreale til mellomalpine fjellplanter med tyngdepunkt til høyre for midten (se *Saxi-*

fraga oppositifolia i figur 8b), mer generelle rasmarek- og elveørplanter med tyngdepunkt til venstre for midten (se *Arabis petraea* i figur 8c), og arter knyttet til mer urterike, forholdsvis stabile rasmarek nede til venstre (se *Alchemilla alpina* i figur 8d).

I figur 9 er de tre mest utbredte habitattypene lagt inn i ruteplottet. Høgtliggende alpine skråninger (figur 9a) er, som vist, begrenset til den høyre gruppen, her i kombinasjon med rasmarek/morene (se figur 9b). Rasmarek (figur 9b) og elveører (figur 9c) blandes i den venstre gruppen.

At førsteaksen i alt vesentlig gjenspeiler vertikalvariasjonen viser også figur 10, der høgde over havet er satt inn i ruteplottet.

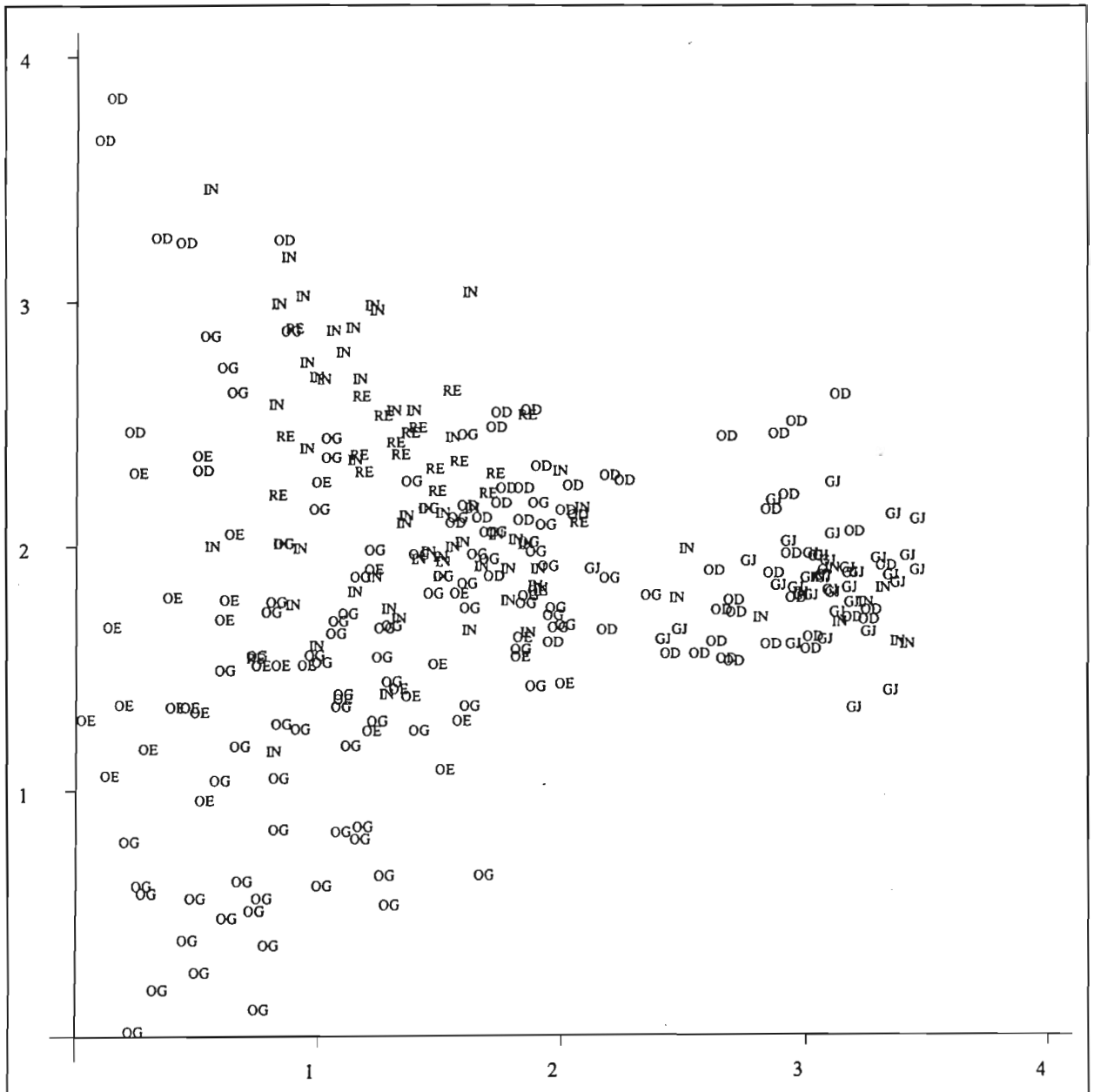
Korrelasjonene mellom parametre og DCA-akser er vist i tabell 2. De sterkeste korrelasjonene med første DCA-akse er de knyttet til vegetasjonssone/belte, høgde over havet, habitattypen alpine skråninger og lavdekke (alle positive). De alpine skråningene er den eneste habitattypen som har noenlunde sluttet, noenlunde stabil vegetasjon, dermed også muligheter for lav. Sjøl om det er mange signifikante korrelasjoner også med de tre neste DCA-aksene, så er koeffisientene låge. Skillet mellom habitattypene elveører og rasmarek får først betydning på fjerde DCA-akse.

I tabell 3 er alle rutene i hver bestand (populasjon) slått sammen, populasjonene er gruppert etter habitattyper, og det er beregnet frekvenser for artene. Denne viser også at de alpine skråningene har en spesifikk artsgruppe, og at de lågereliggende habitatene felles har en artsgruppe som skiller mot høgdfjellet. Skillet mellom elveører og rasmarek er lite markert.

Diskusjon

Demografi

Grunnmønsteret i begge behandlingene (UPGMA med og uten frøplanter) gir mer



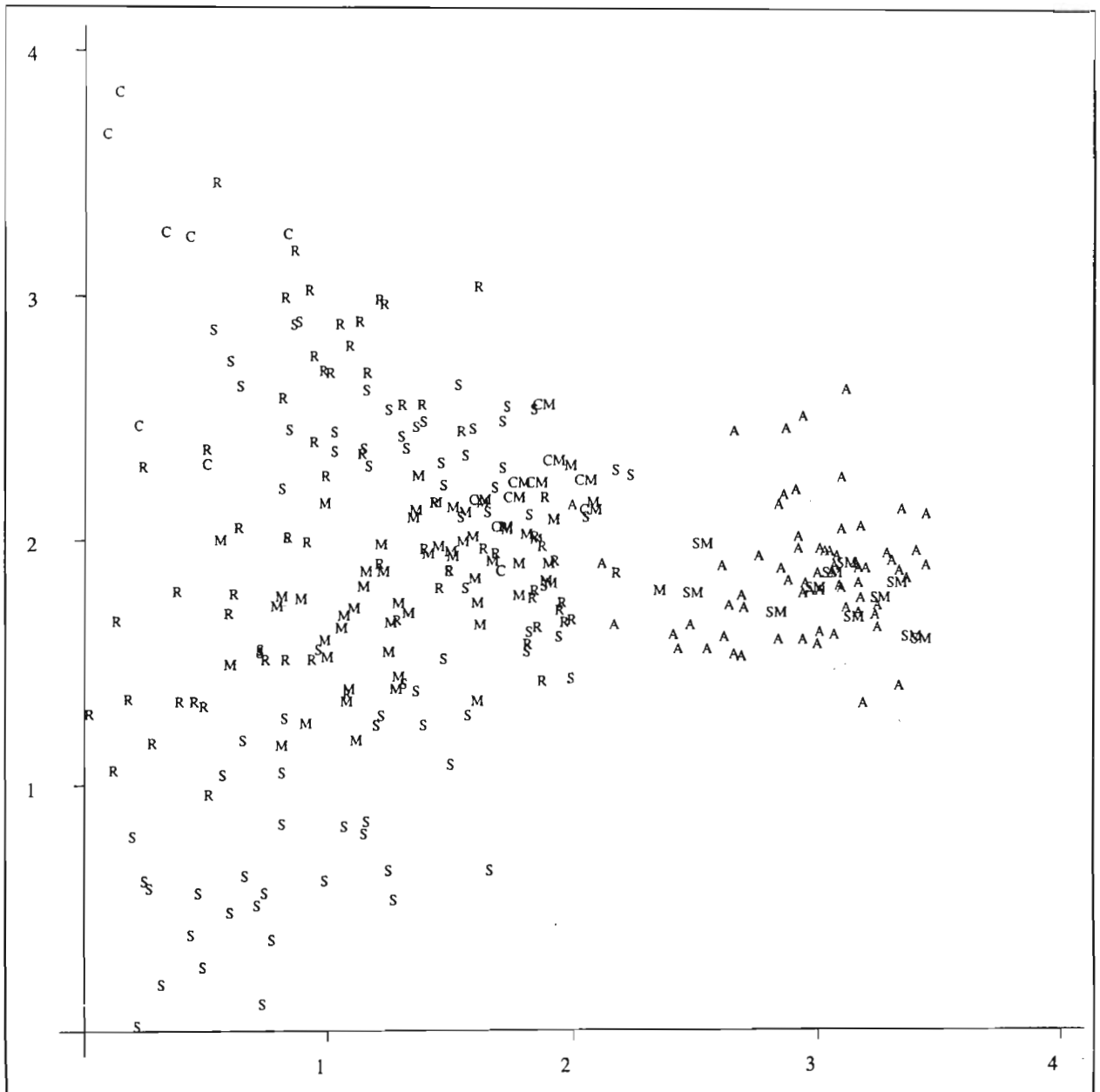
Figur 5. DCA-ordinasjon akse 1 og 2. Ruteplott. Rutenummer er erstattet av takson-koder: GJ = *gjaerevollii*, IN = *intermedium*, OD = *ovatilobum* (Dovrefjell-typen), OE = *oeksendalense*, OG = *ovatilobum* (Grøvudal-typen), RE = *relictum*.

eller mindre den samme strukturen med rasmarkene som de klart mest dynamiske, mens de andre habitattypene kommer ut mer blandet uten et tydelig mønster. Det er ingen sammenheng mellom demografisk struktur og taksonomisk tilhørighet.

Nordal et al. (i trykk) har estimert gjennomsnittlig alder i tre av de studerte populasjonene: Jønstadnibba (rasmark) 7,7 år, Nyserttjørna (morene) 20,3 år og Litledalen (elveør) 25,3 år. Deres resultater er i over-

ensstemmelse med fordelinga av størrelseskategorier, idet andel frøplanter/monoapikale avtar i takt med økende estimert gjennomsnittsalder. Siden de tre populasjonene tilhører forskjellige grupper i UPGMA-klassifikasjonen (figur 3a og 4a), virker det rimelig å anta at populasjonsgruppene virkelig representerer populasjoner med en felles aldersstruktur.

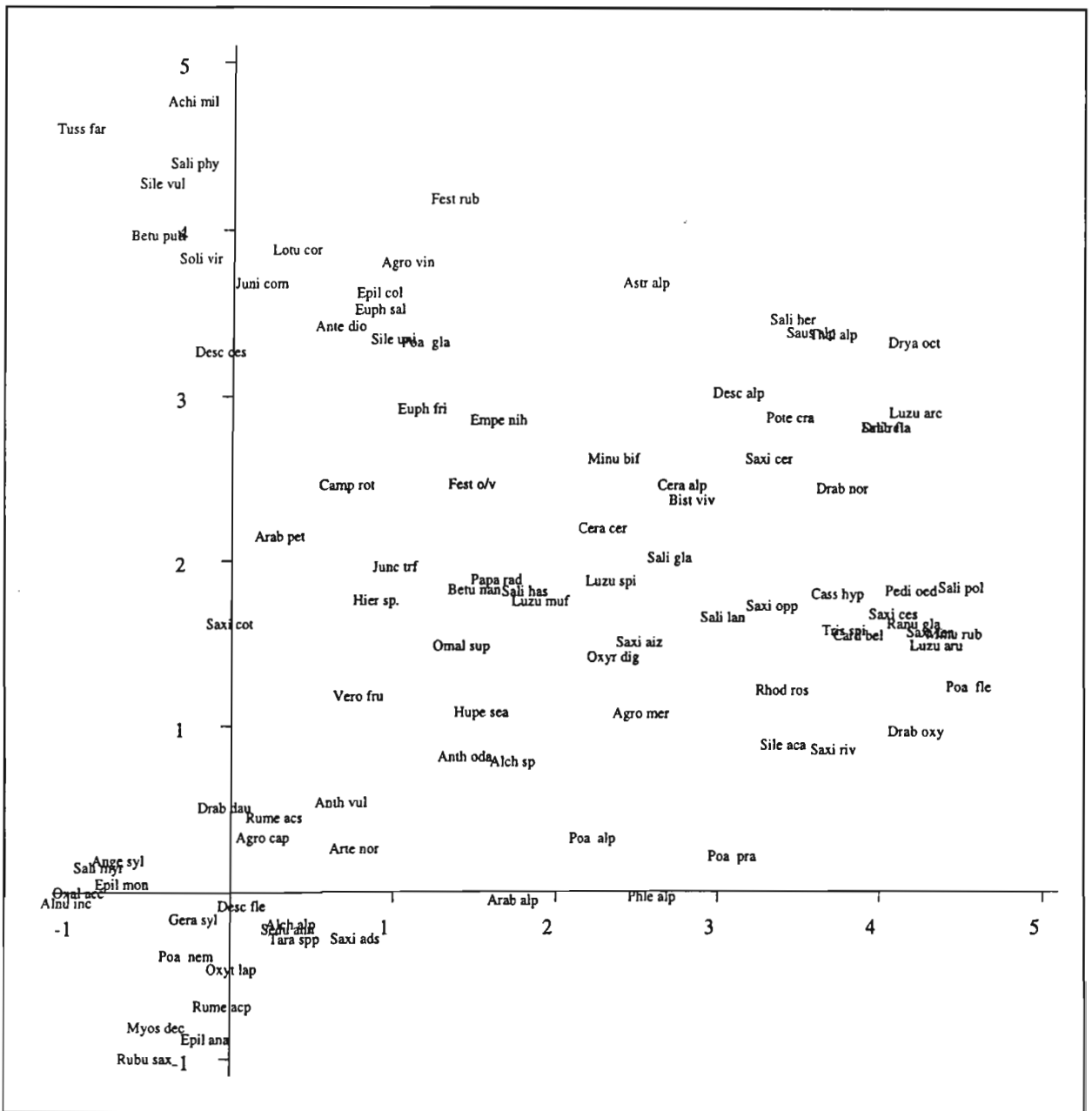
Fordi frøplantene ofte finnes i så store antall når de først er tilstede at de tallmessig over-



Figur 6. DCA-ordinasjon akse 1 og 2. Ruteplott. Rutenummer er erstattet av habitatkoder: A = øvre låg/mellomalpine skråninger, C = veikanter, M = morenekanter, R = elveører, S = rasmark.

skygger de andre klassene i denne statistikk-behandlingen, så tillegges de stor vekt i Smirnov-testen. Det avgjørende for gruppe-ringene blir da tilstedeværelse av frøplanter eller ikke. Analyser uten og med frøplanterinkludert ble derfor utført for å se datasettene i forhold til hverandre. Men spiringsbildet er viktig for forståelsen av dynamikken. Forutsetninga for at en popula-sjon skal være levedyktig er at rekrutteringa, det vil si spiringa og overlevelse etter spiring, balanserer antall døde. Problemet med en-sesongs demografiske undersøkelser

er at tilstedeværelse av frøplanter sannsyn-ligvis varierer meget sterkt fra år til år avhengig av tørke, gunstige spiregroper osv. Mangel på frøplanter i analyseåret kan i stor grad skyldes tilfeldigheter. Frøplantenes inn-virkning på statistikkbehandlingen og varia-sjon i spiring fra år til år burde blitt tatt hensyn til i felt for eksempel ved å velge ut minst 50 mono- og polyapikale planter pluss de til-stedeværende frøplantene for å lette stati-stikkbehandlingen i form av et større utvalg når frøplantene utelates.



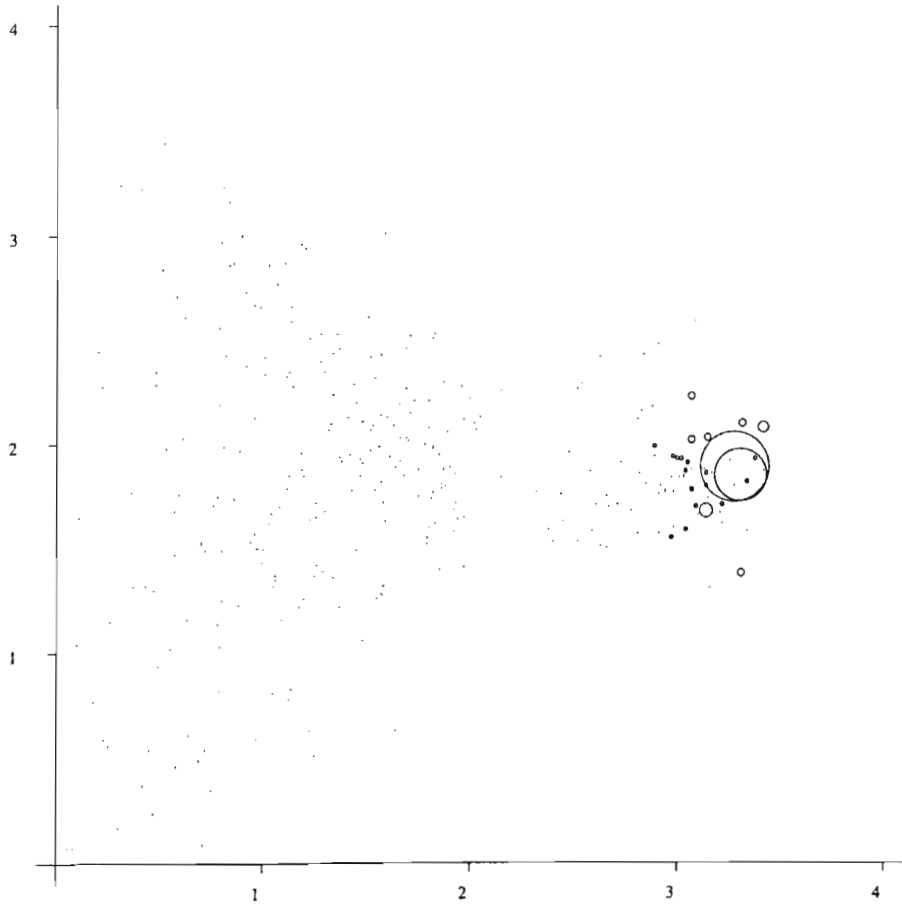
Figur 7. DCA-ordinasjon akse 1 og 2. Artsplott.

Vegetasjon

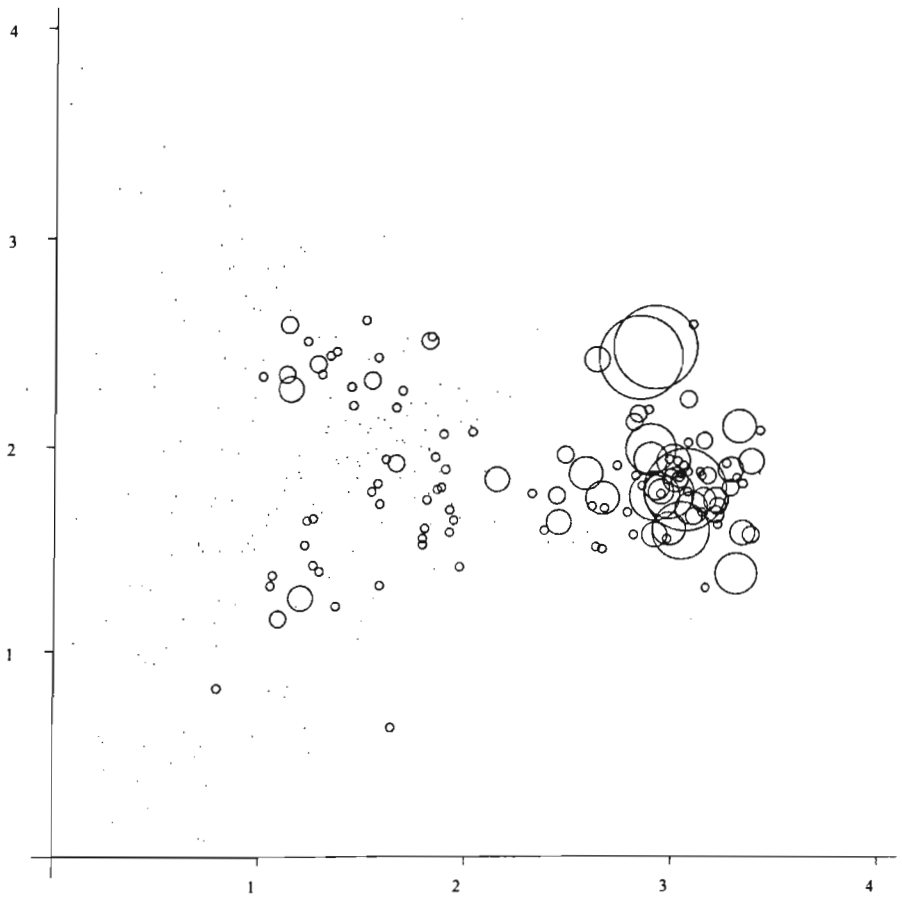
Vegetasjonsmaterialet representerer en stor andel av de kjente populasjonene av *Papaver radicum* coll. i Sør-Norge. Ordinasjonen viser at det er forbausende lite variasjon til at populasjonene dekker et høgdespenn på ca 1400 m og et stort spenn fra oseaniske til kontinentale fjell. Et spenn på 3-4 SD-enheter langs de første aksene antyder omtrent én utskiftning av arter. Økologiske fellestrekk er at de er knyttet til habitater med en viss ustabilitet og nokså til helt åpent vegetasjonsdekke, oftest i sterkt hellende

(rasmark, skråninger) eller omtrent flatt terreng (elveører, avblåste morenerygger).

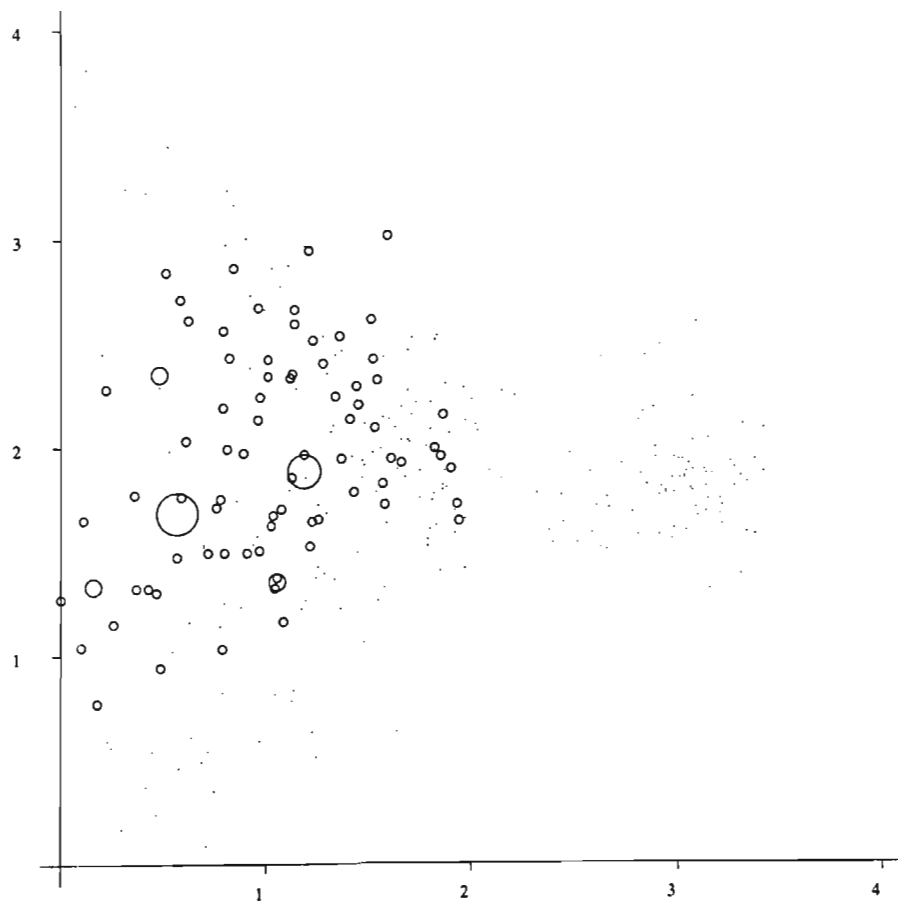
Papaver-underartene i Sør-Norge skiller seg lite fra hverandre i habitatvalg. En viss ulikhet i habitatvalg skyldes mer at de enkelte underartenes geografiske områder er ulike i tilgjengelige habitater enn at underartene representerer ulike preferanser. For eksempel mangler egnete elveører i Valdres (ssp. *relictum*) og Trollheimen (ssp. *gjaerevollii*), og egnete høgtliggende alpine skråninger mangler i Valdres (ssp. *relictum*) og



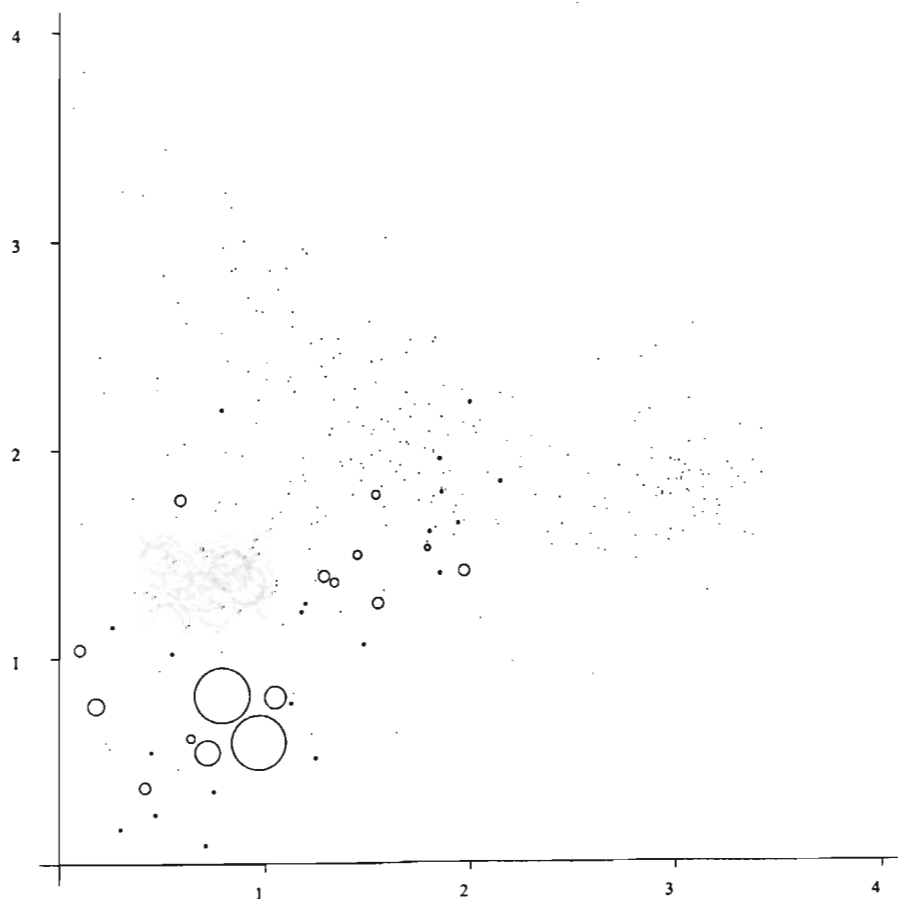
a



b

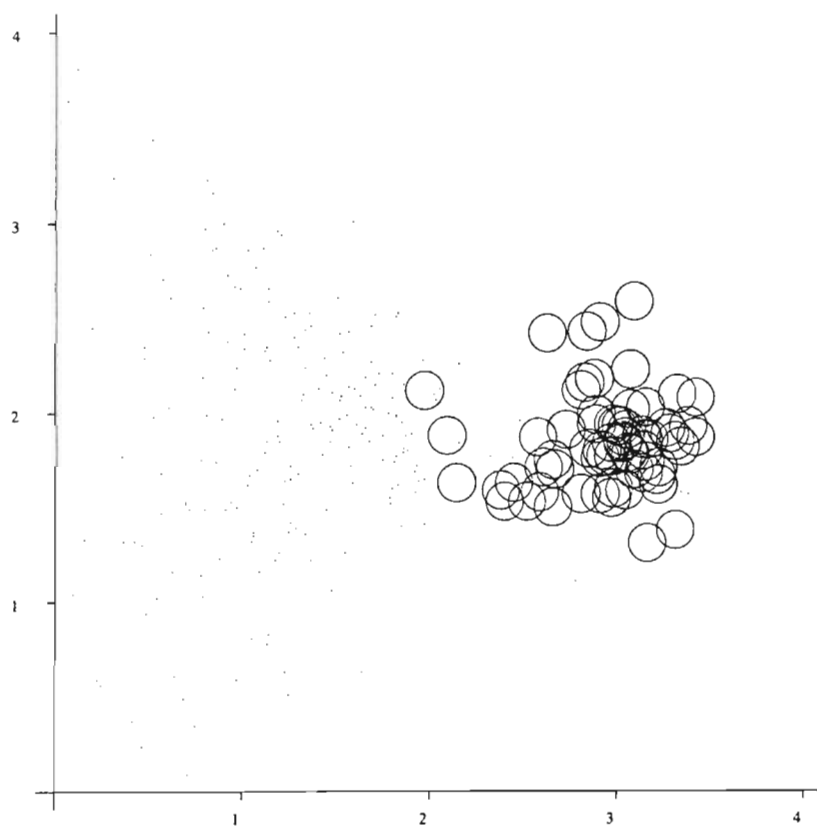


c

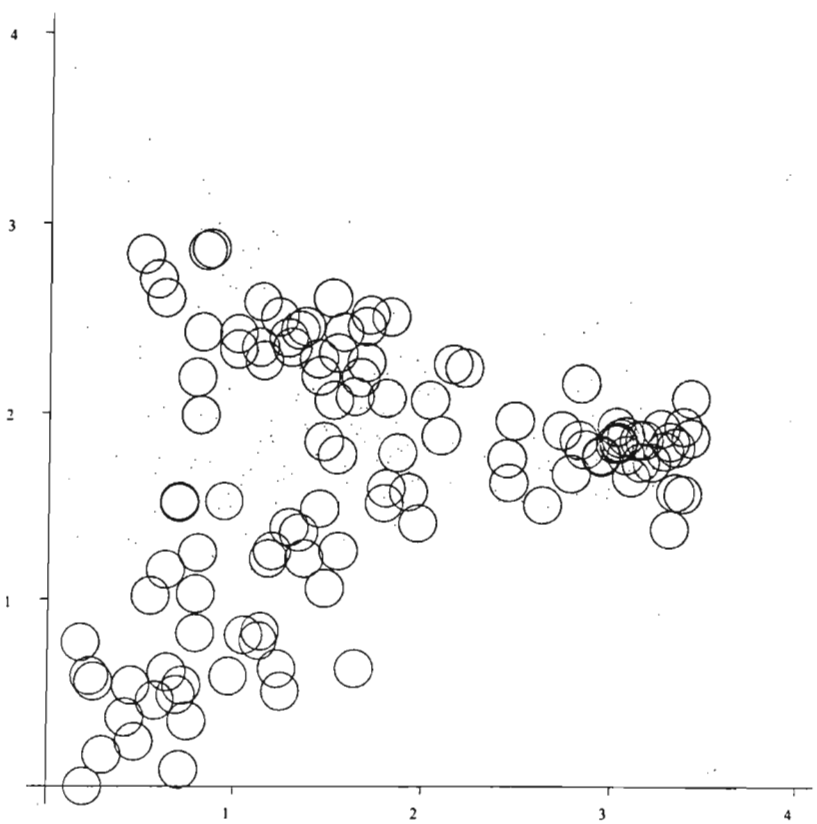


d

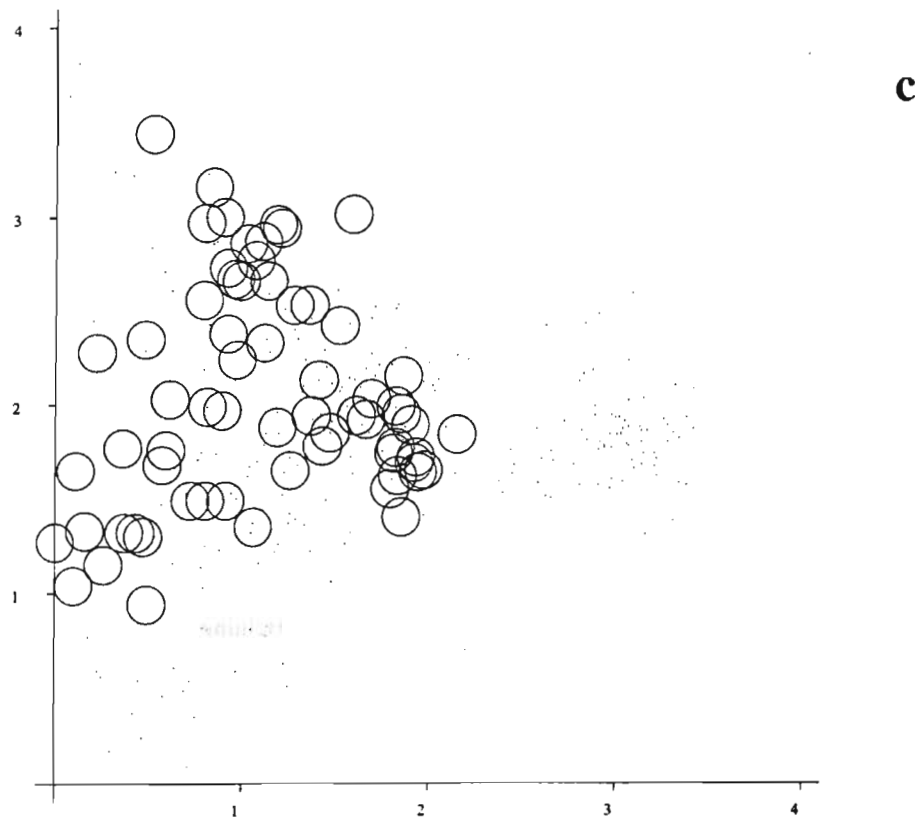
Figur 8. DCA-ordinasjon akse 1 og 2. Ruteplott. Fordeling av noen utvalgte arter. Sirklenes størrelse er proporsjonal med artens dekningsgrad i ruta. a) *Salix polaris*. b) *Saxifraga oppositifolia*. c) *Arabis petraea*. d) *Alchemilla alpina*.



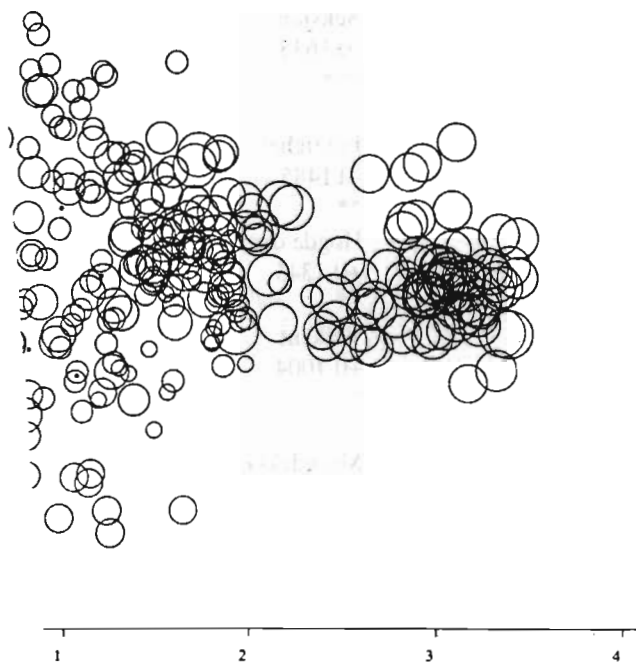
a



b



Figur 9. DCA-ordinasjon akse 1 og 2. Ruteplott. Fordeling av noen habitattyper. a) Ustabile stein/jordskråninger i øvre lågalpin og mellomalpin. b) Rasmarker. c) Elveører.



Figur 10. DCA-ordinasjon akse 1 og 2. Ruteplott. Høgde over havet fra 200 m (lågste) til 1600 m (høgste) for analyserutene. Sirklenes størrelse er proporsjonal med høgde over havet.

Tabell 2. Signifikante korrelasjonsverdier mellom DCA-akse og målte/registrerte geografiske, økologiske og biotiske variabler.

*** $p < 0,001$; ** $0,01 > p > 0,001$; * $0,05 > p > 0,01$

DCA1	DCA2	DCA3	DCA4
Sone +0,6237 ***	Seksjon +0,2466 ***	Artstall +0,3125 ***	Rasmark -0,3535 ***
Mellomalpine skråninger +0,5497 ***	Eksposisjon +0,2406 ***	Karplantedekke +0,2860 ***	Ustabilitet -0,2502 ***
Høgde over havet +0,5443 ***	Veikant +0,2292 ***	Helning +0,2271 ***	Elveør +0,2475 ***
Lavdekke +0,4332 ***	Fuktighet -0,1961 ***	Elveør -0,2224 ***	Sone -0,2294 ***
Beite -0,3030 ***	Rasmark -0,1234 **	Lavdekke +0,2131 ***	Helning -0,2084 ***
Helning +0,2413 ***	Elveør +0,1091 *	Sone +0,2084 ***	Mosedekke +0,2007 ***
Elveør -0,2371 ***	Sone +0,0981 *	Vegetasjonsdekke +0,2011 ***	Høgde over havet -0,1814 ***
Artstall +0,2002 ***		Naken mark +0,2010 ***	Naken mark -0,1775 ***
Mosedekke +0,1931 ***		Mellomalpine skråninger +0,1830 ***	Vegetasjonsdekke +0,1773 ***
Vegetasjonsdekke +0,1546 ***		Seksjon -0,1635 ***	Karplantedekke +0,1636 ***
Naken mark -0,1544 ***		Fuktighet -0,1485 **	Artstall +0,1376 ***
Karplantedekke +0,1274 **		Høgde over havet +0,1345 **	Eksposisjon -0,1341 **
Seksjon -0,1114 *		Veikant +0,1004 *	Mellomalpine skråninger +0,1278 **
		Mosedekke +0,0878 *	Fuktighet +0,1256 **
			Morene -0,1007 *

Tabell 3. Vegetasjonssammensetning i bestander (populasjoner) av sømorske fjellvalmuer (*Papaver radicum* coll.). Mengdene er frekvenser i bestandene. Habitat typer: MA - alpine skråninger, SC - rasmarker, RB - elvørrer, M - avblåste morenerygger, RS - veikanter. Underarter: gj - *gjaerevollii*, in - *intermedium*, oe - *oeksendaiense*, od - *ovatilobum* Dovrefjell-type, og *ovatilobum* Grøvdal-type, re - *relictum*.

Bestandspopulasjon nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	
	18 MA od	21 MA od	7 MA gi	12 MA gi	8 MA od	12 MA in	2 MA od	2 MA od	8 SC od	20 SC re	11 SC oe	29 SC og	10 SC og	18 SC in	21 RB oe	19 RB og	11 RB in	15 RB in	15 M in	30 M og	8 RS od	9 RS od
Alpine skråninger																						
<i>Cassiope hypnoides</i>	38.89	19.05	28.57	8.33	-	-	-	-	-	-	-	-	5.56	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Draba liadnizensis</i>	5.56	9.52	-	8.33	-	25.00	100.00	12.50	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	22.22	-
<i>Draba norvegica</i>	16.67	4.76	-	33.33	100.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Dryas octopetala</i>	22.22	4.76	14.29	16.67	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Engeron uniflorus</i>	5.56	-	-	-	12.50	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Luzula arctica</i>	11.11	-	14.29	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3.33	-	-	-
<i>Luzula arcuata</i> ssp. <i>confusa</i>	5.56	66.67	85.71	58.33	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Minuartia rubella</i>	5.56	14.29	-	16.67	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pedicularis oederi</i>	61.11	42.86	42.86	75.00	12.50	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Poa flexuosa</i>	5.56	4.76	-	8.33	-	41.67	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ranunculus glacialis</i>	-	57.14	100.00	75.00	100.00	58.33	-	-	5.00	-	-	-	-	-	15.79	-	-	-	3.33	-	-	-
<i>Salix herbacea</i>	16.67	-	-	-	-	-	50.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11.11
<i>Salix polans</i>	-	42.86	42.86	58.33	62.50	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Salix reticulata</i>	50.00	9.52	28.57	50.00	37.50	-	-	-	-	9.09	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11.11
<i>Saussurea alpina</i>	27.78	9.52	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4.76	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Saxifraga oespitosa</i>	55.56	52.38	14.29	66.67	87.50	-	100.00	12.50	-	-	-	-	-	-	5.26	-	-	-	-	-	-	-
<i>Saxifraga tenuis</i>	-	-	28.57	8.33	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Thalictrum alpinum</i>	38.89	4.76	-	16.67	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3.33	-	-	-
<i>Trisetum spicatum</i>	22.22	4.76	-	8.33	37.50	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	13.33	-	-	-	-	-	-
Alpine skråninger, rasmarker og elvørrer																						
<i>Saxifraga oppositifolia</i>	72.22	90.48	85.71	100.00	100.00	100.00	100.00	12.50	80.00	54.55	10.34	30.00	5.56	-	52.63	-	-	43.33	-	-	-	11.11
<i>Cardamine bellidifolia</i>	-	-	28.57	-	-	66.67	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Saxifraga aizoides</i>	61.11	-	-	16.67	-	-	-	-	40.00	45.45	3.45	-	-	-	21.05	-	-	-	-	-	-	-
<i>Saxifraga cernua</i>	66.67	33.33	14.29	50.00	37.50	50.00	-	-	-	-	-	-	-	-	78.95	-	-	-	-	-	-	-
<i>Silene acaulis</i>	55.56	57.14	71.43	83.33	50.00	100.00	-	-	10.00	27.27	20.69	-	27.78	4.76	15.79	6.67	6.67	-	-	-	-	-
Rasmarker																						
<i>Deschampsia flexuosa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	5.00	9.09	3.45	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Epilobium anagallidifolium</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	17.24	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Epilobium collinum</i>	-	-	-	-	-	-	-	30.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Euphrasia salisburgensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	45.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Juniperus communis</i> coll.	-	-	-	-	-	-	-	-	5.00	-	-	10.00	11.11	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Myosotis decumbens</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	20.69	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Onokleia supina</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9.09	-	-	72.22	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Oxytropis lapponica</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3.45	10.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rubus saxatilis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10.34	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rumex acetosa</i> ssp. <i>acetosa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	20.69	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Saxifraga auscandens</i>	5.56	-	-	-	-	-	-	-	-	-	13.79	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Silene uniflora</i>	-	-	-	-	-	-	-	80.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Veronica fruticans</i>	-	-	-	-	-	-	-	50.00	-	-	13.79	-	16.67	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Tabell 3 (forts.).

Beslånd/populasjon nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
Rasmarker og etværrer																					
<i>Alchemilla alpina</i>									5.00	100.00	55.17			14.29	21.05						11.11
<i>Arithyllis vulneraria</i>											3.45	10.00			5.26						
<i>Deschampsia cespitosa</i>													5.56	14.29		36.36					16.67
<i>Geranium sylvaticum</i>											27.59			19.05							
<i>Hieracium</i> sp.									15.00	27.27	3.45		22.22	9.52	10.53						
<i>Lotus corniculatus</i>												70.00			10.53	100.00	60.00				
<i>Oxalis acetosella</i>											3.45			14.29							
<i>Poa nemoralis</i>											31.03			19.05							
<i>Saxifraga coryleoides</i>												10.00		28.57							
Etværrer																					
<i>Agrostis canina/virealis</i>															47.37	81.82	6.67				
<i>Alnus incana</i>														19.05							
<i>Angelica sylvestris</i>														19.05							
<i>Epiobium montanum</i>														19.05							
<i>Salix myrsinifolia</i>														33.33							
Etværrer og veikanter																					
<i>Salix phylicifolia</i>										9.09						36.36	6.67			50.00	11.11
Veikant(er)																					
<i>Achillea millefolium</i>																					
<i>Salix caprea</i>																				25.00	25.00
<i>Tussilago latifolia</i>																				25.00	25.00
Felles for habitater under skoggrensa																					
<i>Arabis petraea</i>									50.00		6.90	70.00		100.00	57.89		73.33		80.00		
<i>Campanula rotundifolia</i>									75.00	54.55	20.69	20.00	27.78	23.81	21.05	72.73	33.33	26.67			
<i>Betula pubescens</i>									15.00		6.90	20.00	77.78	38.10						50.00	
<i>Rumex acetosella</i> coll.										81.82	65.52		22.22	90.48	57.89	9.09		100.00	80.00	50.00	
<i>Silene vulgaris</i>									15.00											50.00	
<i>Solidago virgaurea</i>										9.09			5.56	42.86		45.45				62.50	12.50
Felles for alle hoved-habitater																					
<i>Arabis alpina</i>	50.00	9.52		41.67	37.50		100.00			45.45	72.41				31.58					12.50	
<i>Bistorta vivipara</i>	88.89	33.33	85.71	83.33		50.00		37.50		81.82		30.00	16.67	33.33	42.11	18.18		13.33	3.33	25.00	44.44
<i>Cerastium alpinum</i> coll.	94.44	76.19	85.71	100.00	87.50	33.33	100.00	75.00	45.00	72.73	3.45	10.00	77.78	23.81	73.68	27.27	46.67	33.33	36.67	25.00	33.33
<i>Empetrum nigrum</i> ssp. hermaphroditum													55.56			27.27		6.67	10.00		44.44
<i>Festuca ovina/vivipara</i>	50.00	52.38	85.71	91.67	50.00			50.00	75.00	54.55	55.17	60.00	77.78	66.67	84.21	100.00	60.00	46.67	50.00	75.00	100.00
<i>Juncus trifidus</i>						8.33			35.00	36.36		10.00	66.67	4.76		18.18					
<i>Luzula multiflora</i> ssp. frigida	16.67			8.33				50.00						14.29	78.95						
<i>Luzula spicata</i>	44.44	14.29		41.67	87.50		50.00		60.00	90.91		10.00	88.89		36.84			53.33	13.33		100.00
<i>Oxyria digyna</i>	61.11	33.33		66.67	50.00		100.00		20.00	63.64	6.90		22.22	52.38	94.74	36.36	6.67			25.00	
<i>Papaver radicatum</i> coll.	100.00	100.00	100.00	100.00	100.00	100.00	100.00	100.00	100.00	100.00	100.00	100.00	100.00	100.00	100.00	100.00	100.00	100.00	100.00	100.00	100.00
<i>Poa alpina</i>	44.44			50.00						27.27	31.03		5.56		36.84	18.18	6.67			100.00	100.00
<i>Poa glauca</i>				8.33				62.50	75.00	27.27	10.34	10.00			63.16	90.91	26.67		46.67		33.33

Tabell 3 (forts.)

Bestands/populasjon nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
Tilfeldige, lågfrekvente																					
<i>Agrostis capillaris</i>	11.11	-	-	8.33	-	-	-	-	-	27.27	6.90	10.00	-	28.57	-	-	-	-	-	-	11.11
<i>Agrostis montensii</i>	5.56	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6.67	-	-	11.11
<i>Alchemilla</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4.76	21.05	-	-	-	-	-	-
<i>Antennaria dioica</i>	16.67	-	-	-	-	-	-	25.00	5.00	-	6.90	11.11	11.11	9.52	9.09	-	-	-	-	-	22.22
<i>Anthoxanthum odoratum</i> ssp. <i>alpinum</i>	-	-	-	-	-	-	-	5.00	-	-	3.45	10.00	11.11	4.76	-	-	-	-	-	-	-
<i>Artemisia norvegica</i>	-	-	-	-	-	-	-	25.00	-	-	3.45	10.00	11.11	-	10.53	-	-	-	26.67	-	-
<i>Astragalus alpinus</i>	27.78	-	-	-	-	-	-	20.00	-	-	-	-	11.11	-	-	-	13.33	-	-	-	-
<i>Betula nana</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	61.11	-	-	-	-	6.67	-	-	11.11
<i>Cerastium cerastoides</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	26.32	-	-	-	-	-	11.11
<i>Deschampsia alpina</i>	-	-	-	-	37.50	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10.53	-	6.67	-	-	-	-
<i>Draba daurica</i> coll.	5.56	-	-	-	-	-	12.50	-	-	-	44.83	-	-	-	-	-	-	-	-	25.00	-
<i>Euphrasia frigida</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	10.00	-	-	-	-	4.76	-	-	-	-	-	-	22.22
<i>Festuca rubra</i>	33.33	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9.52	-	-	6.67	-	-	62.50	-
<i>Minuartia biflora</i>	11.11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	77.78
<i>Phleum alpinum</i>	5.56	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3.45	-	-	-	5.26	-	-	-	-	-	-
<i>Poa pratensis</i> ssp. <i>alpengena</i>	16.67	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3.45	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Potentilla crantzii</i>	27.78	-	-	-	-	-	-	-	5.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rhodiola rosea</i>	27.78	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	22.22
<i>Salix glauca</i> coll.	11.11	-	14.29	-	-	-	-	-	-	-	-	-	22.22	-	-	-	-	6.67	-	-	22.22
<i>Salix hastata</i>	5.56	-	-	-	-	-	-	-	5.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Salix lanata</i> ssp. <i>lanata</i>	5.56	-	-	-	12.50	-	-	-	5.00	18.18	-	-	11.11	57.89	-	-	-	-	-	-	-
<i>Taraxacum</i> spp.	5.56	-	-	-	-	-	-	5.00	-	-	13.79	11.11	11.11	10.53	-	-	-	6.67	-	-	-

Litledalen-Øksendalen (ssp. *oeksendalense*). For de to underartene som har det største spennet i habitater og utbredelse, ssp. *intermedium* (Jotunheimen) og ssp. *ovatilobum* (Dovre fjell-Grøvdalen) blandes populasjonene tett i ordinasjonsplottet.

Det økologiske hovedskillet går mellom de høgtliggende ustabile skråningene med litt utrasning og jordflyt, og de andre habitatene. Det er ikke særlig relevant å oppfatte dette som et skille mellom primære og sekundære habitater. Noen av de lågereliggende rasmarekene kan utmerket vel ha hatt *Papaver*-populasjoner sammenhengende i perioden etter siste istid og er minst like "primære" og permanente som de alpine skråningene, f.eks. rasmarekene ved Helin i Valdres, i Øksendalen og mange i Drivdalsområdet. Noen populasjoner på elveører og i veikanter er imidlertid opplagt sekundære og trolig nokså forbigående.

I alpine skråninger med frostbetinget bevegelse i substratet kan *Papaver radicum* forekomme i relativt sluttet vegetasjon. Dette skyldes trolig at etablering skjer lett i små sår i det ustabile vegetasjonsdekket. I lågereliggende habitater synes *Papaver radicum* helt knyttet til meget åpne, ustabile eller stressa habitater.

De undersøkte lågereliggende habitatene er (med unntak for en veikant og ei krøtterbeita elveør) svært like i artssammensetning, til tross for at årsaken til ustabilitet og åpent vegetasjonsdekke er ulike. De omfatter rasmareker (med topografisk betinget ustabilitet), elveører (med hydrologisk betinget) og avblåste grus- og siltrygger (med vindbetinget ustabilitet). Dette indikerer at slike habitater fungerer som generelle "tilfluktssteder" for konkurransesvake fjellplanter og andre konkurransesvake planter i lågereliggende strøk.

Konklusjon

Populasjonene i de mest ustabile habitatene viser størst grad av nyetablering. Det er ingen klare skiller mellom de ulike underartene

med hensyn på alderstruktur, mens det med hensyn på habitattypen er en tendens til at rasmarekpopulasjonene har størst andel unge individer. Dette indikerer at *Papaver radicum* er avhengig av miljøer med kontinuerlig forstyrrelse for å opprettholde levedyktige populasjoner. Forklaringa kan være at arten er tilpasset ustabile forhold i periglasielle områder, noe som gir en særlig fordel i perioder med tilbaketrekning av isbreer. Senere suksessjon mot et mer sammenhengende vegetasjonsdekke vil redusere mengden egnede habitater for arten. Dagens fragmenterte utbredelse kan være et resultat av dette. De demografiske egenskapene hos de sørnorske *Papaver*-rasene peker mer i retning av en raskt reproduserende opportunist, som hurtig inntar nye, åpne habitater når de dukker opp, enn en langsomt evoluerende relik.

Papaver radicum opptrer oftest i forholdsvis små og trolig sterkt fluktuerende populasjoner, med relativt kort omløpstid fra frø til reproduktiv plante og kort levetid for hvert enkelt individ, ihvertfall i rasmarekene. Kort generasjonstid og små, fluktuerende populasjoner kombinert med selvkompatibilitet og stor grad av selvbefruktning er fenomener som normalt fører til rask lokal evolusjon, spesielt forårsaket av genetisk drift. Habitatvalg hos sørnorske underarter av *Papaver radicum* er så likt at dette ikke antyder noen lokal tilpasning til ulike habitat. Differensieringa av ulike morfotyper i ulike geografiske områder kan likevel skje relativt hurtig, og man kan ikke utelukke at den postglasielle tidsrammen er tilstrekkelig for at en slik evolusjon har funnet sted.

Både demografi- og vegetasjonsresultatene er altså forenlige med hypotesen om en relativt fersk opprinnelse for underartene.

Litteratur

Birks, H. H. 1994. Plant macrofossils and the nunatak theory of per-glacial survival. - s. 131-135 i Lotter A. F. & Amman, B. (red.) Festschrift Gerhard Lang. Disser-

- tationes Botanicae 234: 129-143.
- ter Braak, C. J. F. 1987. CANOCO - a FORTRAN program for canonical community ordination by [partial] [detrended] [canonical] correspondence analyses, principal components analyses and redundancy analyses (version 2.1). - TNO Inst. Appl. Comp. Sci., Stat. Dept. Wageningen, Wageningen.
- Conover, W. J. 1980. Practical nonparametric statistics. 2nd ed. - John Wiley & son, New York.
- Gjærevoll, O. 1963. Survival of plants on nunataks in Norway during the Pleistocene glaciation. - s. 261-283 i Löve, Á. & Löve, D. (red.) North Atlantic biota and their history. Oxford.
- Knaben, G. 1959. On the evolution of the *Radicalum*-group of the *Scapiflora* Papavers as studied in 70 and 56 chromosome species. Part A. Cytotaxonomical aspects. - Opera Bot. 2-3: 1-74. Part B. Experimental studies. Opera Bot. 3-3: 1-96.
- Lid, J. & Lid, D.T. 1994. Norges flora. 6. utg. ved Reidar Elven. - Det norske samlaget, Oslo.
- Moen, A. I trykk. Nasjonalatlas for Norge. Vegetasjon. - Statens kartverk, Hønefoss.
- Nordal, I. 1987. Tabula rasa after all? Botanical evidence for ice-free refugia in Scandinavia reviewed. - J. Biogeogr. 14: 377-388
- Nordal, I., Hestmark, G. & Solstad, H. I trykk. Reproductive biology and demography of *Papaver radicum*. A key plant in Nordic plant geography. - Opera Bot.
- Nordhagen, R. 1931. Studien über die skandinavischen Rassen des *Papaver radicum* Rottb. sowie einige mit denselben verwechselte neue Arten. - Feddes Repertorium 29: 303-309.
- Norusis, M. J. 1986. SPSS/PC+ Advanced statistics (for the IBM PC/XT/AT). - SPSS Inc., Chicago.
- Rohlf, J. 1990. NTSYS - pc. - Applied Biostatistics, Inc.
- STSC Inc. 1991. Reference manual (version 5). - Statgraphics Inc., Rockville, USA.

Genetisk variation hos huvudstarr och renstarr i Sverige och Norge. Preliminära resultat

Lars-Gunnar Reinhammar

Referat

Reinhammar, L.-G. 1997. Genetisk variation hos huvudstarr och renstarr i Sverige och Norge. Preliminära resultat. NTNU, Vitensk.mus. Rapp. bot. Ser. 1997-1: 88-93.

Carex capitata s.l. delas i Norden oftast in i ett låglandstaxon *C. capitata* s.s., huvudstarr, och i ett alpint taxon, *C. arctogena*, renstarr. Det har rått viss oenighet om den systematiska behandlingen av dessa taxa. Jag har studerat allozymer för att se om det finns någon genetisk differentiering mellan populationer både inom och mellan taxa. Sex populationer av huvudstarr och två av renstarr, från Sverige och Norge, ingår i denna studie. Sexton lokus i elva olika enzymssystem analyserades. Tre lokus, inom eller mellan taxa, uppvisade tydlig variation. Taxa var fixerade för olika alleler vid två av dessa lokus. Sammanlagt fann jag 21 alleler. Tre alleler fanns bara hos huvudstarr, medan två var unika för renstarr. Hos huvudstarr fanns det variation i tre lokus, medan de två undersökta populationerna av renstarr var genetiskt lika i de undersökta enzymsystemen. Skillnaden mellan taxa, med fixerade skillnader vid åtminstone två lokus, är dock mycket större än skillnaderna mellan populationer inom huvud- respektive renstarr. Dessa preliminära resultat antyder att huvud- och renstarr är två skiljda taxa. Jag föreslår att den låga graden av genetisk variation inom båda taxa, beror på en kombination av invandringshistora ("founder events", "bottlenecks") och starrarnas förökningssystem.

Lars-Gunnar Reinhammar, Uppsala universitet, Institutionen för systematisk botanik, Villavägen 6, S-752 36 Uppsala

Abstract

Reinhammar, L.-G. 1997. Genetic variation in *Carex capitata* s.s. and *C. arctogena* (Cyperaceae) in Sweden and Norway. Preliminary results. NTNU, Vitensk.mus. Rapp. bot. Ser. 1997-1: 88-93.

Carex capitata s.l. is in Scandinavia usually divided in two taxa, the lowland and subalpine *C. capitata* s.s., and the alpine *C. arctogena*. There has been some disagreement concerning the systematic treatment of these taxa. I have studied allozymes in order to see if there is any genetic differentiation between populations both within and between taxa. Six populations of *C. capitata* s.s. and two of *C. arctogena*, from Sweden and Norway, were included in the study. Sixteen loci at eleven different enzyme systems were analyzed. Three loci showed distinct variation, within or between populations. The taxa were fixed for different alleles at two of three loci, whereas there was overlap at one locus. In all, 21 different alleles were found. Three of those alleles were confined to *C. capitata* s.s., and two were confined to *C. arctogena*. In *C. capitata* s.s., there was variation at two loci, while the two investigated populations of *C. arctogena* were genetically identical in the enzyme systems studied. The difference between taxa, with fixed differences in at least two loci, is however much larger than the differences between populations within *C. capitata* s.s. and *C. arctogena*, respectively. These preliminary results suggest that *C. capitata* s.s. and *C. arctogena* represent two distinct taxa. I suggest that the low degree of genetic variation within both taxa, is due to a combination of immigration history (founder events, bottlenecks) and the breeding system of these sedges.

Lars-Gunnar Reinhammar, University of Uppsala, Department of Systematic Botany, Villavägen 6, S-752 36 Uppsala, Sweden

Inledning

I den nordiska floran finns det flera exempel på så kallade artpar, där den ena medlemmen i paret mer eller mindre är en låglandsväxt, sällan uppträdande högre än fjällens subalpina zon, medan den andra är övervägande

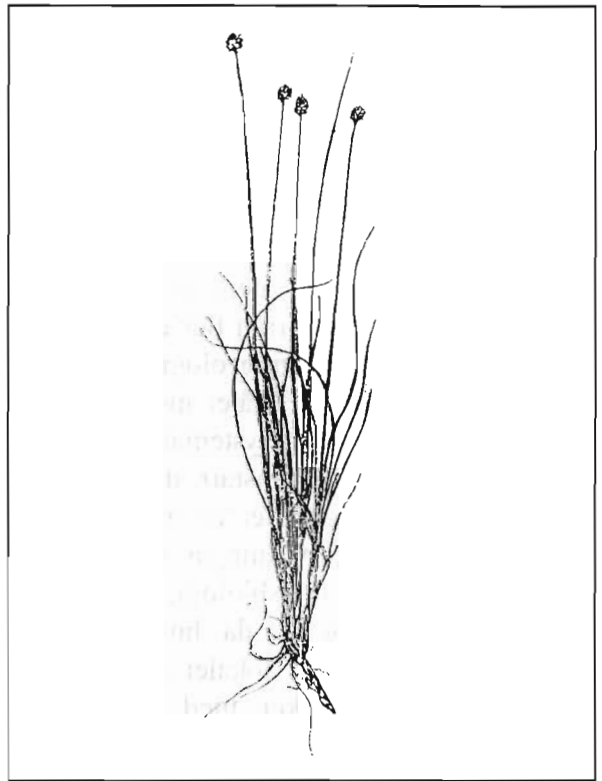
alpin i sin utbredning. Som ett exempel, kan de orkidéer, vit- och fjällyxne (kvitkurle og fjellkvitkurle - *Pseudorchis albida* s.l. (Reinhammar 1995; Olsson et al. 1997), som vi tidigare hört om på detta möte, nämnas. Ett annat exempel är huvud- och renstarr.

Huvudstarr, *Carex capitata* L. (figur 1), ansågs länge vara en homogen art. Denna syn förändrades dock när Smith (1940) beskrev renstarr, *C. arctogena* Sm., som en mer alpint förekommande art än huvudstarr. Smith (1940) medgav att renstarr var lik huvudstarr, men han ansåg att renstarr var så pass särpräglad, att en uppdelning på artnivå var motiverad. Smiths uppfattning har senare ifrågasatts, och renstarr har behandlats som en underart (Hiitonen 1944), eller varietet (Hultén 1958), till huvudstarr. I moderna nordiska floror behandlas dock renstarr oftast som en egen art, *C. arctogena* (t.ex. Krok & Almquist 1994, Lid & Lid 1994, Nilsson 1991).

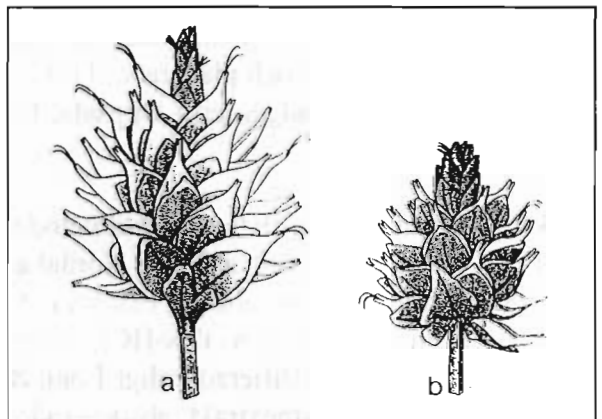
De morfologiska skillnader som brukar nämnas (figur 2) är att huvudstarr har större ax, korta axfjäll i förhållande till fruktgömmena, större och ljusare fruktgömmen (renstarr ger ett mer "brunt" intryck), samt längre blad, jämfört med renstarr (Smith 1940, Nilsson 1991). Vidare är renstarr lägre och tätare tuvad än huvudstarr (Nilsson 1991).

Taxa har vidare olika habitatkrav. Huvudstarr växer främst i låglandet, upp till fjällens subalpina zon (sällsynt högre), och förekommer oftast i rikkärr, myrar och längs bäckar (Nilsson 1991). Huvudstarr är kalkberoende (Nilsson 1991). Renstarr växer på torrare och mer alpina lokaler, ofta på öppna och vindexponerade hedar. Renstarr klassificeras som kalkgynnad och förekommer också på serpentin (Nilsson 1991).

Huvudstarr är cirkumboreal i sin utbredning, men förekommer också i Alperna och inre Asien (Gjærevoll 1990, Hultén & Fries 1986). Renstarr har ett ovanligt utbredningsmönster (se t.ex. Hultén & Fries 1986). Den tillhör de bicentriska fjällarterna i Skandinavien (Gjærevoll 1990), med det sydliga utbredningsområdet i Oppland i södra Norge, och det andra i norra Skandinavien (Troms och Finnmark i Norge, samt svenska och finska Lappland; Gjærevoll 1990, Nilsson



Figur 1. Bild av huvudstarr (*Carex capitata* s.s.). Från Nordhagen (1970).



Figur 2. Bild av ax hos A: huvudstarr (*C. capitata* s.s.) och B: renstarr (*C. arctogena*). Från Smith (1940).

1991). Renstarr är vidare amfi-atlantisk, och räknas in bland de så kallade västarktiska elementen, en grupp arter med liknande utbredningsmönster. De västarktiska elementen brukar användas som argument i debatten mellan förespråkare för "nunatakk-teorin" respektive "tabula rasa" (se t.ex. Dahl 1987, Nordal 1987), dvs. om växter kan funnits kvar i Skandinavien under den senaste istiden eller inte. Renstarr är också amfi-

tropisk, dvs. den förekommer, förutom på norra halvklotet, också i Elds-landet i södra Syd-Amerika (Smith 1940).

I denna uppsats presenterar jag preliminära resultat av mina studier av allozymvariation hos *Carex capitata* s.s. och *C. arctogena*. Jag ämnar arbeta vidare, dels med allozymanalyser med material från fler populationer, dels med studier av morfologisk variation och taxas habitatkrav. Målet med arbetet är främst att klarlägga den systematiska behandlingen av huvud- och renstarr, dvs. om de är två arter eller inte. Arbetet kommer också att omfatta andra frågeställningar som invandringshistoria, spridningsbiologi, och kanske även bevarandebiologi, då huvudstarr har försvunnit från många lokaler på grund av utdikning av våtmarker med igenväxning som följd.

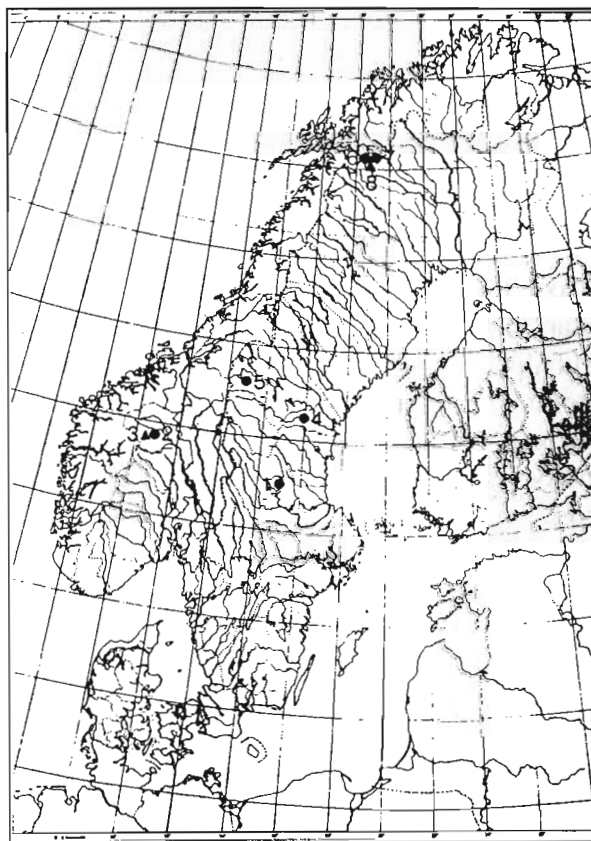
Material och metoder

Starrplantor har samlats in från åtta lokaler, sex för huvudstarr och två för renstarr (tabell 1, figur 3), i Sverige och Norge. Totalt har 109 plantor analyserats i denna studie. Hela plantor har grävts upp och placerats i krukor, odlats i Botaniska Trädgården i Uppsala, för senare elektrofores.

Elektrofores utfördes enligt standardmetoder (se t.ex. Wendel & Weeden 1989, Nordal et al. 1989). Ungefär 1 cm² bladyta maldes med hjälp av tvättad sand i en Tris-HCl-buffert (Soltis et al. 1983, modifierad enligt Lönn & Prentice 1990). Enzymextrakt absorberades på små filtrerpappersbitar och genomgick elektrofores på ca. 9%, horisontella, stärkelsegeler. Två buffertsystem användes: 1. Ett icke kontinuerligt litiumborat / triscitrat buffertsystem vid pH 8.3 / 8.6 (Ashton & Braden 1964, modifierad enligt Lönn & Prentice 1990) användes för att separera isozymer av aspartat aminotransferas (AAT), alkohol dehydrogenas (ADH), "malic enzyme" (ME), menadion reduktas (MNR), fosfoglukoisomeras (PGI), fosfoglukomutas (PGM) och trifosfat isomeras (TPI), och 2. ett kontinuerligt triscitrat / histidin-EDTA buffert-

Tabell 1. Lokaler i Sverige och Norge från vilka starrplantor insamlats. Under lokalangivelse anges i tur och ordning: landskap (Sverige) eller fylke (Norge), socken (Sverige) eller kommune (Norge), samt ett lokalnamm.

Nr	Taxon	Land	Lokalangivelse	n
1	<i>C. capitata</i> s.s.	Sverige	Dalarna, Boda	10
2	<i>C. capitata</i> s.s.	Norge	Oppland, Vågå, Stuttgongli	15
3	<i>C. arctogena</i>	Norge	Oppland	15
4	<i>C. capitata</i> s.s.	Sverige	Medelpad, Borgsjö, Granboda	12
5	<i>C. capitata</i> s.s.	Sverige	Jämtland, Åre, Vålådalen	9
6	<i>C. capitata</i> s.s.	Sverige	Lappland, Jukkasjärvi, Njagacavilk	15
7	<i>C. capitata</i> s.s.	Sverige	Lappland, Jukkasjärvi, Abisko Östra	16
8	<i>C. arctogena</i>	Sverige	Lappland, Jukkasjärvi, Paddos	17



Figur 3. Karta som visar de studerade populationernas geografiska läge. Lokalnummer som i tabell 1.

system vid pH 7.0 (King & Dancik 1983) användes för att separera isozymer av isocitrat dehydrogenas (IDH), malat dehydrogenas (MDH), fosfoglukonat dehydrogenas

(PGD) och shikimat dehydrogenas (SKD). Infärgningarna gjordes enligt recept i Wendel & Weeden (1989).

Differentieringen av populationer uppskattades genom beräkningar av Rogers' genetiska distans (Rogers 1972) mellan populationer. Dessa distanser användes för förfärdigande av ett fenogram (figur 4) med hjälp av "un-weighted pair-group method using arithmetic averages" (UPGMA; se t.ex. Økland 1990).

Resultat

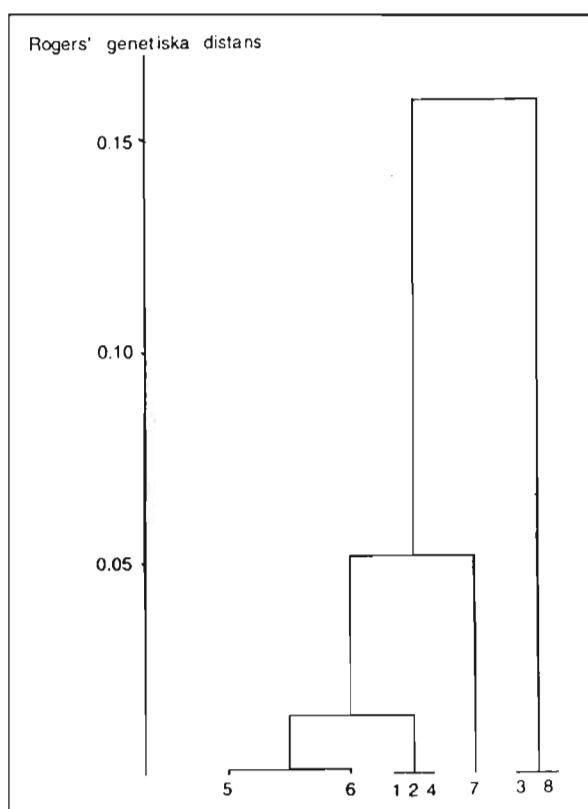
Jag fann variation i fyra av de elva analyserade enzymsystemen. Hos ME, PGI och PGM var variationen tolkningsbar, medan jag hade problem med TPI. Hos de övriga sju enzymsystemen fann jag ingen (tydlig) variation. Resultatet för de variabla systemen var:

ME Det fanns variation hos huvudstarr. Det fanns både en långsam och en snabb allel hos detta taxon, medan renstarr var fixerad för den snabba allelen.

PGI Vid Pgi-1 finns det möjligen variation hos båda taxa, men jag kunde inte få fram tillräckligt tydliga band för en säker tolkning. Vid Pgi-2 har huvudstarr två alleler. Den vanligaste är den långsamma, men i populationen från Dalarna (nr. 1) fanns en snabbare allel. Renstarr var fixerad för en tredje, ännu snabbare allel.

PGM Vid Pgm-2 fanns ingen variation. Vid Pgm-1 är huvudstarr fixerad för en långsam allel, medan renstarr utslutande har en snabb allel.

TPI Vid Tpi-1 förefaller huvud- och renstarr vara fixerade för olika alleler, där den snabba allelen endast förekom hos renstarr. Ingen variation kunde påvisas vid Tpi-2. Jag lyckades dock inte få fram tolkningsbara band från alla individer och TPI har därför icke medtagits i de nedanstående beräkningarna.



Figur 4. Fenogram (UPGMA), baserat på Rogers' (1972) genetiska distanser mellan populationer av huvudstarr och renstarr. Lokalnummer som i tabell 1.

Fenogrammet (UPGMA; figur 4) baserat på Rogers' (1972) genetiska distanser mellan populationer, illustrerar det genetiska variationsmönstret hos huvud- och renstarr på ett utmärkt sätt. Inga genetiska skillnader kunde ses mellan populationer av renstarr, medan det fanns variation vid två lokus (ME och Pgi-2) hos huvudstarr. Den genetiska variationen är således liten hos båda taxa. Vid åtminstone två lokus (Pgi-2 och Pgm-1) är renstarr fixerad för en snabbare allel än huvudstarr.

Diskussion

Huvudstarr och renstarr är klart åtskilda i fenogrammet (figur 4) som visar Rogers' genetiska distanser mellan populationer, vilket skulle kunna tolkas som ett stöd för uppfattningen att särskilja taxa på artnivå. Resultaten från elektrofores visar en mycket liten variation hos både huvud- och renstarr, men också att det finns klara skillnader mellan dem. Dessa preliminära data antyder

att huvud- och renstarr är skilda taxa, men det är ännu för tidigt att säga något om på vilken systematisk nivå de bör särskiljas.

Båda taxa visar en liten genetisk variation, både inom respektive art, men även inom populationer. Vegetativ förökning, självbefruktning och genetisk drift i små populationer, är tänkbara faktorer som skulle kunna orsaka en låg genetisk variation inom populationer (t.ex. Haraldsen et al. 1991).

Huvud- och renstarr är tuvbildande arter, och har troligen en god förmåga till vegetativ förökning. Ett tänkbart scenario är att populationerna grundas från ett enda (eller några få) vindspridd frö, och att de andra plantorna i populationen härstammar från denna pionjär. Alla arter av släktet *Carex* är vindpollinerade, och om alla populationsmedlemmar tillhör samma klon, blir det egentliga förökningssystemet ett slags "geitonogami". Jag har hittills inte funnit en enda heterozygot hos huvud- och renstarr, och detta kan kanske ses som ett stöd för denna hypotes.

Låg grad av genetisk variation har tidigare påvisats hos flera skandinaviska fjällarter, t.ex. hos *Vahlodea atropurpurea* (Haraldsen et al. 1991), diploida *Draba*-arter (Brochmann 1992), samt hos *Pseudorchis albida* s.s. och *P. straminea* (Reinhammar & Hedrén, inskickad). De förklaringar till den låga variationen på artnivå som har föreslagits, har framförallt byggt på en kombination av så kallade "grundarhändelser" ("founder events") och flaskhalsar ("bottlenecks"). Det kan tänkas att invandringen av huvud- och renstarr till Skandinavien har initierats av bara några få grundarpopulationer, och att alla nutida nordiska ättlingar härstammar från dessa. Genetisk variation och sällsynta alleler kan också gå förlorade genom upprepade perioder av spridning och kolonisering hos vandrande arter (Barrett & Husband 1989).

Den låga genetiska variationen kan alltså vara en kombination av invandringshistoria

och förökningssystem. För att pröva denna hypotes, ska jag samla in mer material från Norden och förhoppningsvis även från övriga Europa och Nordamerika. För att jag mer säkert ska kunna avgöra om huvudstarr och renstarr ska behandlas som två arter eller inte, ska jag också studera morfologi och habitatkrav hos dessa taxa, framförallt på nordiskt material, men jag ska även inkludera herbariematerial från en så stor del av utbredningsområdet som möjligt.

Referenser

- Ashton, G.C. & Braden, A.W.H. 1964. Serum β -globulin polymorphism in mice. - Austral. J. Biol. Sci. 14: 248-254.
- Barrett, S.C.H. & Husband, B.C. 1989. The genetics of plant migration and colonization. - s. 254-277 i: Brown, A.H.D., Clegg, M.T., Kahler, A.L., & Weir, B.S. (red.) Plant population genetics, breeding, and genetic resources. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts.
- Brochmann, C. 1992. Polyploid evolution in arctic-alpine *Draba*. - Sommerfeltia Suppl. 4. Oslo.
- Dahl, E. 1987. The nunatakk theory reconsidered. - Ecol. Bull. (Copenhagen) 38: 77-94.
- Gjærevoll, O. 1990. Maps of distribution of Norwegian vascular plants. II. Alpine plants. - Det Kongelige Norske Videnskabers Selskab. Tapir publishers, Trondheim.
- Haraldsen, K.B., Ødegaard, M., & Nordal, I. 1991. Variation in the ampho-Atlantic plant *Vahlodea atropurpurea* (Poaceae). - J. Biogeogr. 18: 311-320.
- Hiitonen, I. 1944. Suomen kasviston uusimmat uutuuDET. I. Poimintoja. - Luonnon Ystävä 48: 52-64.
- Hultén, E. 1958. The Amphi-Atlantic plants and their phytogeographical connections. - Kungl. Sv. Vet.ak. Handl. 4-7. Uppsala.
- Hultén, E. & Fries, M. 1986. Atlas of North European vascular plants. I. - Koeltz Scientific Books, Königstein.
- King, J.N. & Dancik, B.P. 1983. Inheritance and linkage of isozymes in white spruce

- (*Picea glauca*). - Can. J. Genet. Cytol. 25: 430-436.
- Krok, T.O.B.N. & Almqvist, S. 1994. Svensk flora - kärlväxter och ormbunksväxter. 27:e upplagan, bearbetad av Bengt och Lena Jonsell. - Esselte Studium, Uppsala.
- Lid, J. & Lid, D.T. 1994. Norsk flora. 6. utg. ved Reidar Elven, - Det Norske Samlaget. Oslo.
- Lönn, M. & Prentice, H. 1990. Mosaic variation in Swedish *Petrorhagia prolifera* (Caryophyllaceae): the partitioning of morphometric and electrophoretic diversity. - Biol. J. Linn. Soc. 41: 353-373.
- Nilsson, Ö. 1991. Nordisk fjällflora. 3:e upplagan. - Bonnier Fakta Bokförlag AB.
- Nordal, I. 1987. Tabula rasa after all? Botanical evidence for ice-free refugia in Scandinavia reviewed. - J. Biogeogr. 14: 377-388.
- Nordal, I., Wesenberg, J., & Ødegaard, M. 1989. "Overvintringsteorien" belyst ved populasjonsgenetiske analyser - presentasjon av et prosjekt. - Blyttia 46: 85-96.
- Nordhagen, R. 1970. Norsk flora I. Illustrasjonsbind. - Oslo.
- Olsson, E.G.A., Reinhammar, L.-G. & Sørme-land, E. 1997. Biogeographical pattern and conservation biology of an endangered grassland plant species, *Pseudorchis albida* (Orchidaceae). - NTNU, Vitensk. Mus. Rapp. bot. Ser. 1997-1: 49-56.
- Reinhammar, L.-G. 1995. Evidence for two distinct species of *Pseudorchis* (Orchidaceae) in Scandinavia. - Nord. J. Botany 15: 469-481.
- Reinhammar, L.-G. & Hedrén, M., in skickad. Allozyme differentiation between lowland and alpine populations of *Pseudorchis albida* s.l. (Orchidaceae) in Sweden.
- Rogers, J.S. 1972. Measures of genetic similarity and genetic distance. - Studies in Genetics VII. Univ. Texas Publ. 7213: 145-153.
- Smith, H. 1940. *Carex arctogena* species nova. - Acta Phytogeogr. Suec. 13: 191-200.
- Soltis, D.E., Haufler, C.H., Darrow, D.C., & Gastony, G.J. 1983. Starch gel electrophoresis of ferns: A compilation of grinding buffers, gel and electrode buffers, and staining schedules. - Amer. Fern. J. 73: 9-27.
- Wendel, J.F. & Weeden, N.F. 1989. Visualization and interpretation of plant isozymes. - s. 5-45 i Soltis, D.E. & Soltis, P.S. (red.) Isozymes in plant biology. Dioscorides Press, Portland, Oregon.
- Økland, R.H. 1990. Vegetation ecology: theory, methods and applications with reference to Fennoscandia. - Sommerfeltia Suppl. 1. Oslo.

Det historiske perspektivet som redskap for bevaring av biologisk mangfold - eksempel fra det norske seterlandskapet.

Bolette Bele og E. Gunilla Almered Olsson

Referat

Bele, B. & Olsson, E.G.A. 1997. Det historiske perspektivet som redskap for bevaring av biologisk mangfold - eksempel fra det norske seterlandskapet. - NTNU, Vitensk.mus. Rapp. bot. Ser. 1997-1: 94-98.

Et stort mangfold av seterdrift-systemer har blitt utviklet i Norge i forhold til forskjellige regionale naturgeografiske forhold. Tradisjonell seterdrift innebar allsidig utnyttning av naturressursene og utgjorde en viktig økologisk faktor i seterområdene. Surnadal, Budal og Vågå er her brukt som eksempler på regioner med forskjeller både i de naturgeografiske forholdene og i seterbruk-tradisjonene.

Semi-naturlige biologiske samfunn er et resultat av langvarig seterdrift, og dette er samfunn som er avhengige av kontinuerlig drift for å bestå. Avviklingen av seterbruket har derfor ført til store endringer både på landskaps-nivå, samfunnsnivå og artsnivå. Kunnskaper om lokale seterbruks-tradisjoner blir nødvendig for best å kunne ta vare på de biologiske verdiene i seterlandskapet for framtiden.

Bolette Bele og E. Gunilla Almered Olsson, NTNU, Botanisk Institutt, 7034 Trondheim

Abstract

Bele, B. & Olsson, E.G.A. 1997. The historical perspective as a tool for conservation of biodiversity. An example from the Norwegian summer-farming landscape. - NTNU, Vitensk.mus. Rapp. bot. Ser. 1997-1: 94-98.

A diversity of summer-farming systems have developed in Norway in relation to different environmental conditions in different regions. Traditional summer-farming was based on multiple use of natural resources, and was an important ecological factor in summer-farming areas. Surnadal, Budal and Vågå are used as examples of regions with differences in environmental conditions and summer-farming traditions.

Semi-natural biological communities are the result of long-term summer-farming practices, and these communities depends on continuity in cultural impact to exist. The abandonment of summer-farming has resulted in changes both at the landscape level, community level and species level. Knowledge of local summer-farming traditions is necessary for future conservation of biological values in the summer-farming landscape.

Bolette Bele og E. Gunilla Almered Olsson, NTNU, Department of Botany, N-7034 Trondheim, Norway

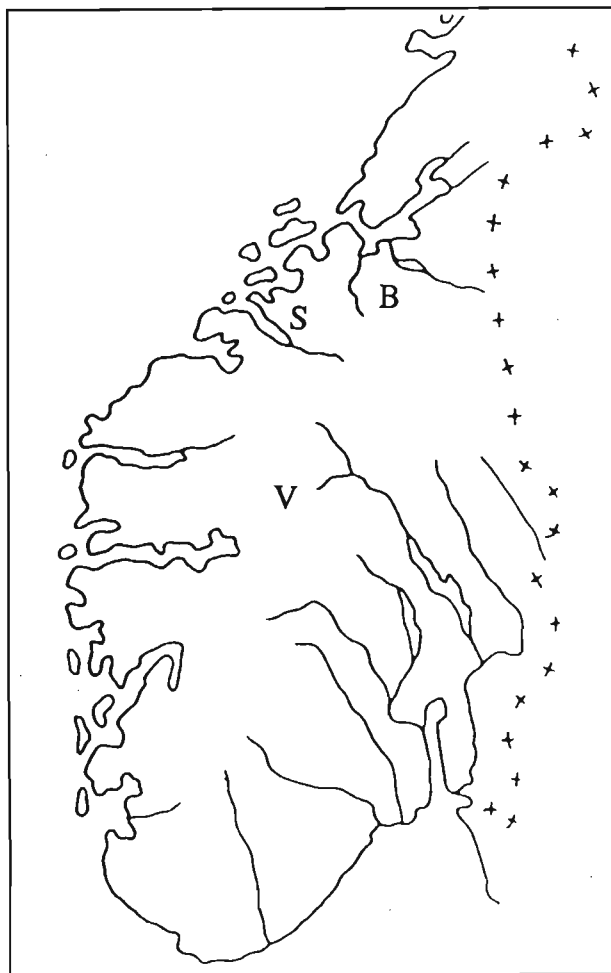
Innledning

De naturgeografiske forholdene, klimaet, berggrunnen, landskapsformene og den naturlige vegetasjonen har satt de ytre rammene for menneskelig aktivitet i seterlandskapet. Med de store naturgeografiske variasjonene vi finner her til lands, har dette gitt opphav til et stort mangfold av seterdrift-system (Reinton 1955, 1957, 1961). Som eksempel på hvordan seterbruket har virket inn som økologisk faktor i de fjellnære områdene er tre bygder valgt ut, Surnadal i Møre og Romsdal, Budal i Sør-Trøndelag og Vågå i Oppland (figur 1, se Olsson & Bele in prep.).

Som ellers i landet var trolig ekstensiv beiting forløperen til seterbruket i alle disse tre områdene. I Budalen er det dessuten gjort pollenundersøkinger, noe som dokumenterer seterdrift tilbake til 540 e. Kr., og da i kombinasjon med jernutvinning (Solem 1991).

Forskjellige naturforhold

Tabell 1 gir informasjon om naturforholdene i Surnadal, Budal og Vågå (jf. Nordiska ministerrådet 1984). Surnadal representerer her den bygda som er sterkest preget av kystklimaet (kjølig oseanisk til svakt kontinentalt). Budalen ligger i et overgangsområde



Figur 1. Kart over studieområdene. S: Surnadal, Møre og Romsdal, B: Budal, Sør-Trøndelag, og V: Vågå, Oppland.

mellom kystklima og innlandsklima, mens Vågå representerer de typiske innlandsbygdene.

Berggrunnen: Berggrunnen i Surnadal er dominert av gneiss og granitt, som gir et fattig og surt jordsmonn. I Budalen og Vågå består derimot berggrunnen av næringsrike og kalkrike bergarter som kvartsglimmerskifer og fyllitt, noe som gir grunnlag for mer krevende arter.

Naturlig vegetasjon: Den naturlige vegetasjonen gjenspeiler de klimatiske og berggrunnsmessige forholdene i de forskjellige regionene. I Surnadal ligger setrene i barskogsbeltet (mellomboreal vegetasjons-region), og i fjellbjørkeskogsbeltet (nord-boreal region), der det finnes store tilgjengelige myrarea-

Tabell 1. Naturgeografiske forhold i Surnadal, Budal og Vågå.

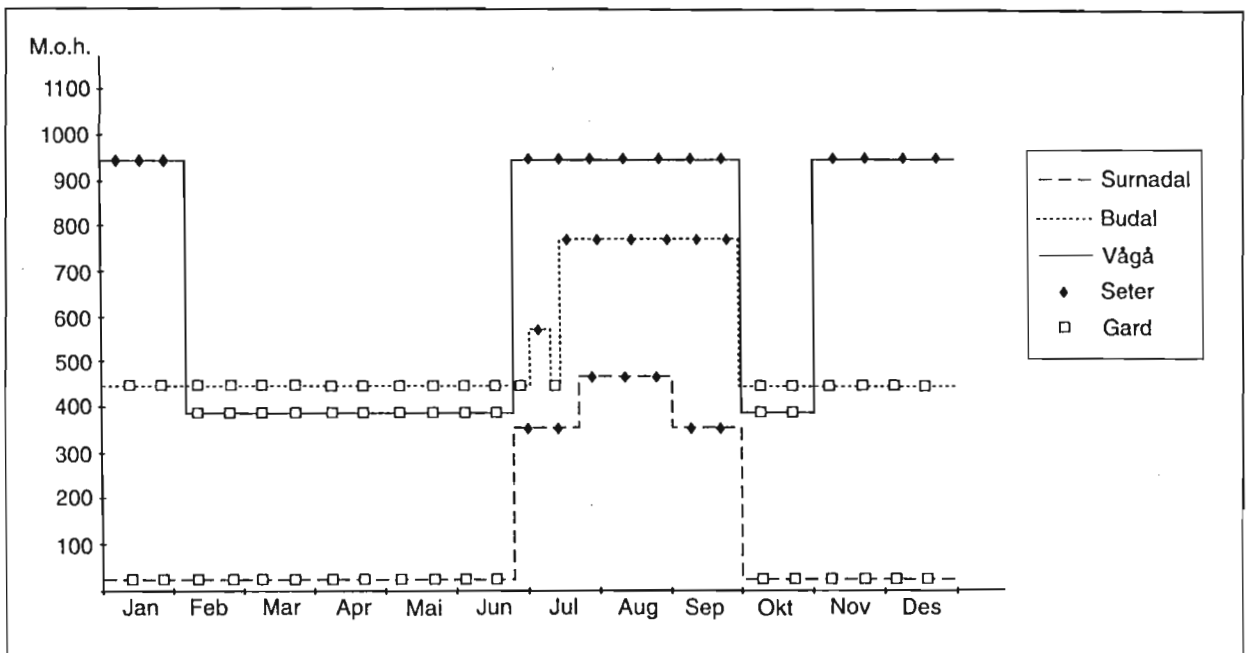
	Surnadal	Budal	Vågå
Gjennomsnittlig årsnedbør, mm	1394	760	463
Gjennomsnittlig årstemperatur, C	+ 4,4	+ 2,5	+ 0,4 (Skåbu)
Veksperiodes lengde, ant. dager	170	150	125
Berggrunn	Gneiss, granitt	Kvartsglimmerskifer, fyllitt	Fyllitt
Klimatisk skoggrense, meter over havet.	600-750	900	1100
Setrenes beliggenhet	Barskogsbeltet/fjellbjørkeskogsbeltet	Fjellbjørkeskogsbeltet	Barskogsbeltet/fjellbjørkeskogsbeltet

ler. Setrene i Budalen ligger i fjellbjørkeskogsbeltet, og da med god tilgang til flate elvesletter, rike bjørkelier og myrer. I Vågå ligger setrene også i barskogsbeltet og bjørkeskogsbeltet, men her er vegetasjonen ellers dominert av lavbevokste heier.

De naturgeografiske forskjellene mellom Surnadal, Budal og Vågå gjenspeiles i de driftssystemene og i den ressursutnyttningen som eksisterte i disse bygdene innenfor det tradisjonelle jordbruket. En kort redegjøring for likheter og forskjeller innenfor seterbrukssystemet i Surnadal, Budal og Vågå vil bli gjort nedenfor.

Bruksmangfoldet i seterlandskapet

Et fellestrekk for seterbruket i Surnadal, Budal og Vågå, er at det var vanlig med flere setrer til hver gard (flerseterbruk). Heimsetrene lå nærmest garden, og vart brukt om våren og høsten, mens sommersetrene/langsetrene lå lenger inne på fjellet og vart brukt om sommeren. Setrene lå på forskjellige høyder, og beiteressursene kunne



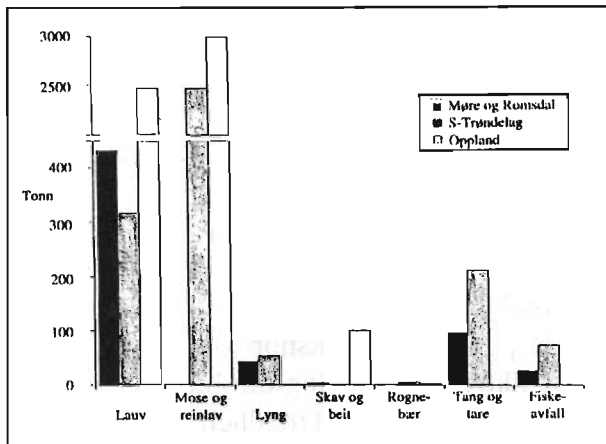
Figur 2. Sesongmessig flytting av buskapen i forhold til høydegradienten innen det tradisjonelle jordbruks-systemet i Surnadal, Budal og Vågå. Driftssystemet sikret en maksimal utnyttelse av beite- og fôrressursene etter hvert som tilgangen på ressursene endret seg i løpet av året.

utnyttet maksimalt ved trinnvis flytting etter hvert som beiteforholdene endret seg i løpet av vekstsesongen. Figur 2 viser slik trinnvis flytting i liene og fjellet for de tre bygdene, og gjenspeiler tydelige regionale variasjoner.

Det tradisjonelle seterbruket i Surnadal blir kalt "melkeseterbruk" (Reinton 1955, 1957, 1961). Karakteristisk for denne regionen er korte avstander mellom garden og setra /beitene på fjellet. Det var derfor mulig å transportere melka ned til garden for kinning og ysting der. I Budalen derimot, var avstandene atskillig større mellom garden og setra, så her var det ikke mulig å transportere melka ned til bygda. Her var derfor "fullseterbruket" den tradisjonelle driftsformen, noe som innebar at folket bodde på setra hele sesongen og fremstilte salgsvarer av melka. Denne driftsformen krevde store mengder ved til brensel, og det gikk hardt utover skogen i seterdalene. I Vågå var også "fullseterbruket" det vanlige, men i deler av bygda, og spesielt Sjudalen (som lå 5-7 mil ifra bygda) var dette videre utviklet til også å omfatte "vintersetring". Vintersetringen innebar at folk og krøtter bodde en periode på

setra midtvinters for å bruke opp sommerens høyavling fra setervollen og for å utnytte andre viktige fôrressurser på fjellet (lav, løv, beit, skav). De lange avstandene og transport-problemene, samt tilgangen på tilleggsfôr var årsaker til denne spesielle driftsformen.

Utnyttingen av de store beite-arealene i liene og fjellet var ett av formålene med seterdriften, og utgjorde helt nødvendige fôrressurser om sommeren (jf. flerseter-systemet og trinnvis flytteskjema). Vinteren var imidlertid den kritiske perioden i forhold til å berge buskapen, og derfor vart setervollene, myrene, engskogene og elveslettene viktige høyproduksjonsareal. Størrelsen på disse forskjellige arealene varierte imidlertid fra region til region. Der det var store setervoller var utslåttarealene vanligvis små, slik tilfellet var i Vågå. I Surnadal og i Budal var setervollene atskillig mindre, men utslåttarealene (myrer, elvesletter osv.) var mye større. Høyavlingene ga ikke tilstrekkelig vinterfôr til buskapen, og forskjellige typer tilleggsfôr ble derfor tatt i bruk (figur 3). Bruken av disse forskjellige typene (løv, lav, fiskeavfall osv.) må igjen knyttes til naturforholdene i de



Figur 3. Bruken av tilleggsfôr varierte fra kystbygdene til fjellbygdene og gjenspeiler ressurstilgangen i forskjellige regioner. Her er de tre studieområdene representert ved fylkene, Møre- og Romsdal (Surnadal), Sør-Trøndelag (Budal) og Oppland (Vågå). Tang, tare og fiskeavfall var viktig som fôr ved kysten, mens lav og løv, samt skav og beit (kvister, bark) utgjorde nødvendige ressurser i fjellregionen i 1917. (Kilde: Reinton 1957).

aktuelle områdene (kyst / innland, naturlig vegetasjon). Særlig var laven en avgjørende fôr-ressurs i fjellbygdene, og utgjorde en betydelig mengde i Budal og Vågå.

Ved og tømmerhogst utgjorde en viktig økologisk faktor i setertraktene. Hogsten holdt landskapet åpent, og skoggrensen ble presset betraktelig nedover (Aas & Faarlund 1995). Forbruket av tømmer til seterhus og ved til brensel var klart størst i de områdene der det ble drevet fullsetring/vintersetring, altså der det foregikk foredling av melka, og der det var størst behov for solide hus (Budal og Vågå i denne sammenhengen).

Seterbruket som økologisk faktor

Seterbruket har virket som økologisk faktor i de fjellnære områdene over flere hundreår, og skapt semi-naturlige plantesamfunn som er avhengige av kontinuerlig hevd for å bestå. Virkningen av den mangfoldige ressursutnyttelsen kan kort summeres i følgende punkter:

- Hogging, lauving, slått, beite, tråkk, gjødsling (voller)
- åpning av landskapet = minskning av skogs-

- areal og økning av grasmarksareal
- forflytting av biologisk produksjon fra busk og tre-sjiktet til feltsjiktet
- endret nedbrytning og omsetning av biologisk materiale + gjødsling → endret næringsstatus
- bedre tilgang på koloniserings-steder for feltsjiktarter
- endret konkurranse- forhold
- endret arts-sammensetning
- Seminaturlige biologiske samfunn (def. se nedenfor)

Semi-naturlige biologiske samfunn (Olsson 1996):

Växt- och djursamhällen som är sammansatta av vilda/ inhemska arter, men som är beroende av mänsklig påverkan för sitt långsiktiga fortbestånd. Mänsklig påverkan betyder här slåtter, bete etc. Europeiska exempel är: de flesta gräsmarker och hedar utom i högalpina områden, de flesta skogsområden (skogs bete).

Den store omleggingen innenfor jordbruket fra 1850-tallet, førte til en gradvis avvikling av seterdriften, og like etter andre verdenskrig var så å si all drift opphørt. Dette førte til dramatiske endringer i de økologiske forholdene i seterlandskapet, noe som har fått store konsekvenser for landskapet, vegetasjonen og artene. Det var imidlertid store lokale variasjoner i hvordan og hvor raskt denne avviklingen foregikk. Enkelte steder var det også mulig å tilpasse seterbruket til en mer rasjonell og økonomisk jordbruksdrift (se Olsson & Bele in prep.).

I Surnadal ble setrene nedlagt like etter andre verdenskrig, og det er i dag sterk gjengroing av voller og utmark som preger seterlandskapet her (Bele 1993). I Budalen er flere setrer i drift til melkeproduksjon, og vollene blir slått eller beitet og gjødslet hvert år. Dette opprettholder også et høyt beitetrykk i utmarka, og endringene i landskapet er derfor forholdsvis små i seterdalene i Budalen (jf. Olsson et al. 1995). Også i Sjødalen blir mange av setervollene ennå utnyttet, enten til beite eller slått, slik at de holdes åpne. Her er det imidlertid lite beiting på utmarka omkring, noe som har ført til rask gjengroing

utenfor vollene de siste tiårene (Grenne in prep.).

Konklusjon

Hvis vi ønsker å ta vare på dette mangfoldige seterlandskapet med de økologiske og kulturhistoriske verdiene det har, er det helt nødvendig å sette seg inn i de lokale driftssystemene og tradisjonene som eksisterte, og som var tilpasset en optimal utnytting av disse ressursene. Uten at denne kunnskapen ligger til grunn enten det nå gjelder bevaring på landskapsnivå, samfunnsnivå eller artsnivå risikerer vi å ta vare på noe som mangler både historisk og økologisk forankring.

Litteratur

- Bele, B. 1993. Skogskolonisering i seterlandskapet i Surnadal, Møre og Romsdal, over ein 20-års periode. - Hovedfagsoppg. Univ. Trondheim.
- Grenne, N. S. in prep. Landskapsendringer i Sjodalens seterlandskap 1960-1994. - Hovedfagsoppg. NTNU.
- Nordiska ministerrådet 1984. Naturgeografisk regionindelning av Norden. - Stockholm.
- Olsson, G. A., Austrheim, G., Bele, B. & Grøntvedt, E. 1995. Seterlandskapet i Budalen og Endalen, Midtre Gauldal, Midt-Norge. Kulturhistoriske og økologiske forhold i fjellets kulturlandskap. - Fylkesmannen i Sør-Trøndelag, Miljøvernadv. Rapp. 1995-2.
- Olsson, G. A. & Bele, B. History as a tool for conservation of biodiversity - examples from Norwegian summer farming landscape. (Skal sendes til Conservation Biology.)
- Olsson, G. A. 1996. Ostörd vildmark eller fjällets kulturlandskap - biodiversitetsproblematik i Norska fjällområden. - I Rapport fra Workshop om biodiversitet. Ulike fags forskning om biodiversitet ved Universitetet i Trondheim. Senter for Miljø og Utvikling, NTNU. Rapp.
- Reinton, L. 1955. Sæterbruket i Noreg. I. Sættertypar og driftsformer. - Institutt for sammenlignende kulturforskning. Aschehoug, Oslo.
- Reinton, L. 1957. Sæterbruket i Noreg. II. Anna arbeid på sætra, sætra i haustingsbruket og matnøytsla elles. - Institutt for sammenlignende kulturforskning. Aschehoug, Oslo.
- Reinton, L. 1961. Sæterbruket i Noreg. III. - Institutt for sammenlignende kulturforskning. Aschehoug, Oslo.
- Solem, T. 1991. Effects of early iron production on vegetation. A study by means of pollen analysis. - Espelund, A. (red.) Bloomery ironmaking during 2000 years. Seminar i Budalen 1991.
- Aas, B. & Faarlund, T. 1995. Skoggrenseutviklingen i Norge, særlig i det 20. århundre. - AmS-Varia 24.

Effekter av brenning og kutting på dvergbjørkhei. Et seksårs forsøk på Dovre

Bodil Wilmann

Referat

Wilmann, B. 1997. Effekter av brenning og kutting på dvergbjørkhei. Et seksårs forsøk på Dovre. - NTNU, Vitensk.mus. Rapp. bot. Ser. 1997-1: 99-104.

Et forsøk, bestående av to typer inngrep, ble utført i en kontinental, alpin dvergbjørkhei på Dovre. Formålet var å teste hypotesen om at lirypenes habitat ble forbedret ved å skape en mer mosaikkartet vegetasjon ved enten en flekkvis brenning eller kutting. Ingen av inngrepene ga noen øking i rypebestanden. En samlet presentasjon av prosjektet finnes i Pedersen (1996).

De botaniske undersøkelsene skulle dokumentere vegetasjonssammensetningen i forsøksfeltene før brenning/kutting ble foretatt og forløpet av suksesjon/regenerering de fem første vekstsesongene. Gjenveksten gikk raskere i kuttfeltet enn i brannfeltet og besto for det meste av flerårige arter som hører hjemme i den opprinnelige vegetasjonen. Kutfeltet var mer artsrikt, særlig med hensyn til urter. Dessuten utviklet vier (*Salix* spp.) og sauesvingel (*Festuca ovina*) seg raskt der det var kuttet. Smyle (*Deschampsia flexuosa*) derimot kom raskt i begge feltene. Effekten av værforholdene i forsøksperioden blir diskutert.

Bodil Wilmann, NINA-NIKU, Tungasletta 2, 7005 Trondheim

Abstract

Wilmann, B. 1997. Effects of burning and cutting on dwarf birch heath. A six years experiment in the Dovre mountains. - NTNU Vitensk.mus. Rapp. bot. Ser. 1997-1: 99-104.

An experiment, with two types of encroachments, was carried out in a continental, alpine *Betula nana* heath in the Dovre mountains. A hypothesis says that making a mosaic of mature heath vegetation and open spots by burning or cutting, gives a better habitat for ptarmigans (*Lagopus lagopus*). The aim of the project was to test this hypothesis. None of the manipulations resulted in an increase of ptarmigans. A full presentation of the project is given by Pedersen (1996).

The aim of the botanical investigations was to document the vegetation composition of the experiment areas before the manipulation and the progress of the first five years of succession. The regeneration was faster in the cut than in the burnt areas, consisting of mostly perennial species from the original vegetation. The cut vegetation was more rich, especially in herb species. *Salix* spp. and *Festuca ovina* had a faster development in the cut than the burnt areas. *Deschampsia flexuosa* was fast-growing in both. The effect of the weather conditions through the experiment period is discussed.

Bodil Wilmann, NINA-NIKU, Tungasletta 2, N-7005 Trondheim, Norway

Innledning

Prosjektet startet opp i 1989 og ble avsluttet i 1995. Bakgrunnen var at såkalt «lyngbrenning» ble lansert som et viltstelltiltak for lirype gjennom Sletthallen-prosjektet i Numedal, Buskerud (Phillips et al. 1992). Der ble det påvist en økt lirypebestand 4-5 år eller mer etter brenning, mens gjødslings-effekten var borte allerede etter to år. I tillegg til brenningen hadde det foregått en bekjempelse av viktige predatorer. Både lyngbren-

ningen og nedgangen i predatorer kunne således være årsaken til den økte lirypebestanden. Hvis det var brenningen som hadde en positiv effekt på rypebestanden, var hypotesen vår at habitatet forbedres gjennom å skape et større mosaikk-preg og ikke gjennom å forbedre beite-plantenes næringsinnhold. Dette innebærer at kutting av dvergbjørkhei skulle kunne gi samme effekt. Det ble derfor utført to skjøtselstiltak, både brenning og kutting, for å teste hypotesen.

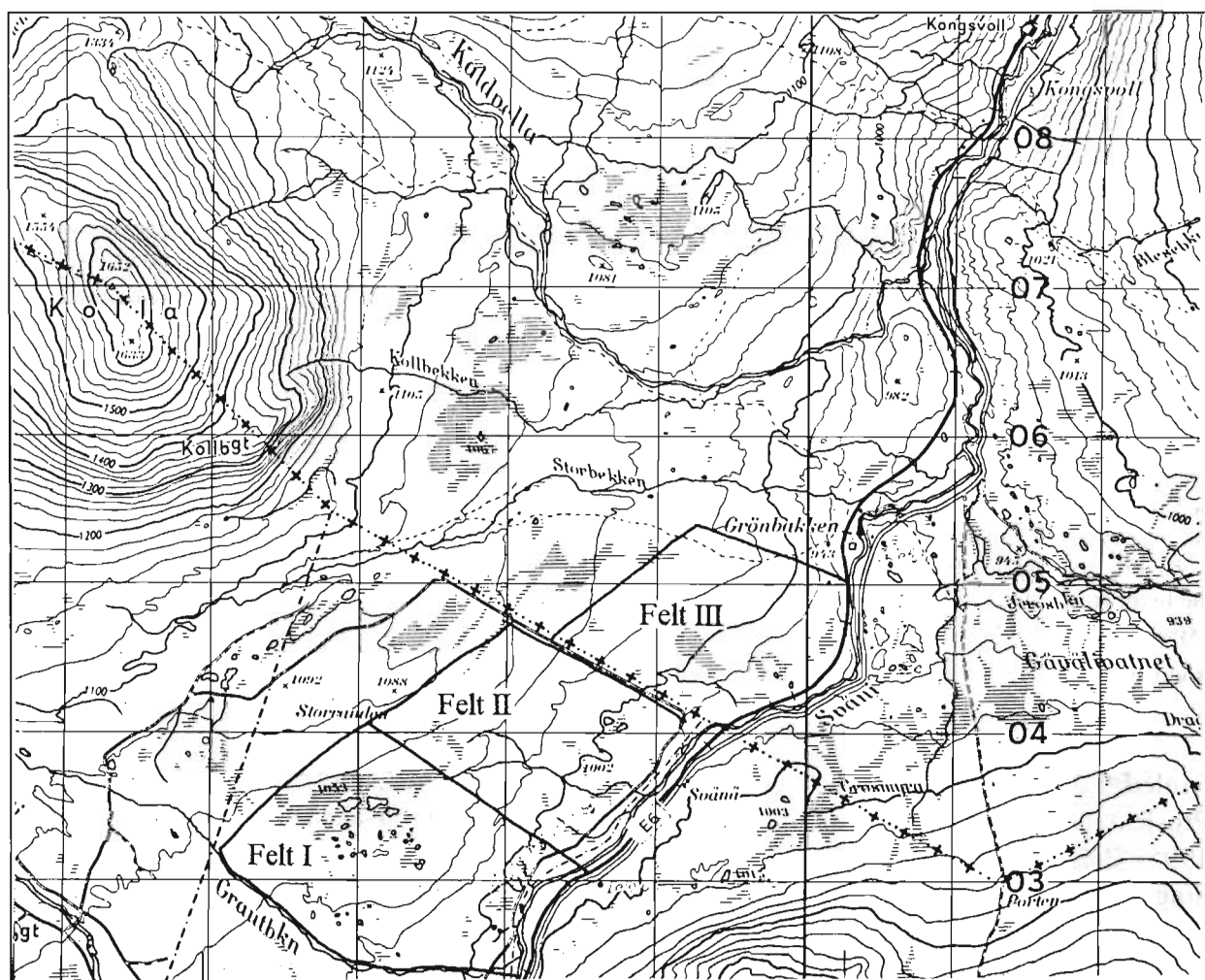
Ingen av inngrepene ga noen øking i lirypebestanden. Det ble lagt vekt på at undersøkelsen ikke bare skulle omfatte effekter på lirype, men også på vegetasjon, avrenning av næringsstoffer og på invertebratfaunaen. I tillegg ble det undersøkt om tiltakene hadde effekter på andre dyregrupper i området. En samlet presentasjon av pro-sjektet finnes i Pedersen (1996).

De botaniske undersøkelsene skulle dokumentere vegetasjons sammensetningen i forsøksfeltene før brenning/kutting ble foretatt og forløpet av suksjon/regenerering de fem første vekstsesongene.

Undersøkelsesområdet

Undersøkelsene ble utført i relativt fattig, lavalpin dvergbjørkhei på Dovrefjell, dels i Dovre kommune, Oppland og dels i Oppdal kommune, Sør-Trøndelag (figur 1). Området ligger mellom 950 og 1050 m o.h., like vest for E6 mellom Hjerkinns og Kongsvoll. Området har et tørt innlandsklima. Geologien er nærmere beskrevet av Pedersen (1996). Hei-vegetasjonen finnes på et tynt jordsmonn over et morenemateriale som sannsynligvis stammer fra et område med gneiss.

I 1989 ble det lagt ut ett kontrollfelt (1790 da), ett brannfelt (1340 da) og ett kuttfelt (2810



Figur 1. Undersøkelsesområdets beliggenhet. Felt I - kuttfeltet, felt II - brannfeltet og felt III - kontrollfeltet. Feltene I og II ligger innenfor Hjerkinns Skytefelt i Oppland, mens felt III ligger innenfor landskaps-området i Sør-Trøndelag. Målestokk 1 : 50 000.

da). Feltene for brenning og kutting ligger sør for fylkesgrensen, innenfor Hjerkinns skytefelt, mens kontrollområdet ligger nord for fylkesgrensen, delvis i Drivdalen, Kongsvoll og Hjerkinns landskapsvernområder og delvis i Dovrefjell nasjonalpark (figur 1).

Metodikk

Høsten 1989 ble det lagt ut fire analysefelt der det skulle kuttes (K2-5), fire i områder som skulle brennes (B1-4) og to i kontrollfeltet (K1-2). Hvert felt besto av ti faste analyseruter hvorav to var referanseruter (kutt-/brannfeltet). Fire av rutene skulle ligge i kanten av det manipulerede feltet og fire langs midten. Det ble også lagt ut noen få ruter i dvergbjørk-rabbvegetasjon (blir ikke omtalt nærmere).

Fordi analyseflatene i 1989 var lagt ut i en fuktig utforming av dvergbjørkhei, viste det seg at det omtrent ikke var mulig å få brent vegetasjonen før plantene kom ut av vinterdvalen. Brenningen foregikk dermed andre steder enn der vi hadde utført analysene. Fire nye analysefelt (B6-9) ble lagt ut i de brente områdene. Derfor mangler data fra før brenning i disse feltene. To referanseruter ble lagt ut utenfor det brente området for analysefeltene B6-8. Referanseruter mangler ved det rikeste analysefeltet (B9), fordi vegetasjonen rundt sannsynligvis har en annen sammensetning enn den som ble brent. I denne sammenheng vil ikke analysene fra B9 og K5 bli behandlet nærmere da vegetasjons sammensetningen her avviker fra de resterende analysefeltene (jf. Wilmann 1996b). Beliggenheten av de manipulerede områdene framgår av vegetasjonskartet som er laget over undersøkelsesområdet med nærliggende områder (Wilmann 1996a). Metoden for brenning og kutting er beskrevet av Pedersen (1996).

Vegetasjonen i fastrutene er analysert ved hjelp av en analyseramme på 1 m² som er delt i 4 x 4 småruter. Alle arter/kollektivtaksa er registrert i hver av de 1/16 m² store

smårutene etter følgende skala: 1 - få, små, spinkle individ, 2 - maks. 50 % dekning, 3 - mer enn 50 % dekning. I tillegg er det registrert om arten var rotfestet i småruten eller ei. Datasett ble dannet ut fra artenes forekomst/fravær i de 16 smårutene i analyseruten (smårutefrekvens). Databearbeidningen er basert på tre slike datasett, ett med analysene av umanipulert vegetasjonen og to med 1990- og 1994-dataene fra henholdsvis kutt- og brannfeltet.

I tillegg til småruteregistreringen er følgende registreringer foretatt for hver rute:

- Sjøktvis totaldekning (6-gradig utvidelse av Hult-Sernanders skala)
- Totaldekning av noen få arter/artsgrupper (siden 1992)
- Om arten er fertil eller ei (karplanter siden 1992)
- Høyden på dvergbjørk (*Betula nana*) og vierartene (*Salix* spp.)

Det ble ikke tatt jordprøver i tilknytning til vegetasjonsundersøkelsene.

August 1989 ble alle de opprinnelige fastrutene analysert unntatt noen få referanseruter i kuttfeltet og rutene i det andre kontrollfeltet (K2). Alle de manipulerede fastrutene er analysert årlig i perioden 1990-94.

DCA-ordinasjon er utført på de tre frekvensdatasettene ved hjelp av programpakken CANOCO (ter Braak 1987, 1990). Metoden med median nedveiing av datasettene før ordinerings er benyttet (Eilertsen et al. 1990) med $n = 1$ (n er den positive skalaren som bestemmer graden av nedveiing).

Karplantenomenklaturen følger Lid & Lid (1994) og mosene Frisvoll et al. (1995).

Sammenligning av gjenveksten i brann- og kuttfeltet

Selv om brenning og kutting ikke er vanlige inngrep i norske fjell, kan forsøket fortelle

oss noe om gjenvekst i et kontinentalt fjelløkosystem. Analysen av den umanipulerte vegetasjonen viste at den brente og kuttete heien hadde samme type vegetasjon i utgangspunktet (Wilmann 1996b). I begge feltene var inngrepet omtrent like store, de brente/kuttete flekkene dekket tilsammen ca 10 % av den opprinnelige dvergbjørk-/vier-heien; avstanden til uskadd heivegetasjon var forholdsvis kort og områdene var utsatt for samme værforhold. Dette gjør det mulig med en direkte sammenligning av gjenveksten i de to feltene.

Dvergbjørk-/vier-heien i området hadde et tett, 0,5-0,75 m høyt busksjikt av dvergbjørk (*Betula nana*) og vier (*Salix* spp.), vesentlig sølvvier (*Salix glauca* ssp. *glauca*) og lappvier (*Salix lapponum*) med et innslag av kraftige einerbusker (*Juniperus communis*). Bunnsjiktet var tett og besto for det meste av moser, bl.a. av etasjehusmose (*Hylocomium splendens*), furumose (*Pleurozium schreberi*), storbjørnemose (*Polytrichum commune*), gåsefotskjeggmoser (*Barbilophozia lycopodioides*) og bakkefrynse (*Ptilidium ciliare*). Felt-sjiktet dekket 5-25 % av rutene. Det omfattet små, spinkle skudd av gras, små urter (vesentlig sterile) i tillegg til noen få, sterile individ av lyng, særlig tyttebær (*Vaccinium vitis-idaea*). Smyle (*Deschampsia flexuosa*) og sauesvingel (*Festuca ovina* ssp. *ovina*) var de vanligste grasene.

Felles trekk i utviklingen

Selv om det ble en del mekanisk skade av bunnsjiktet under kuttingen, var dette inngrepet mer skånsomt og plantene vokste raskere her enn i brannfeltet. Likevel er det noen felles trekk i suksesjonen.

Både dvergbjørk (*Betula nana*) og vier (*Salix glauca*, *S. lapponum* og *S. phylicifolia*) regenererte godt i begge feltene. Einer (*Juniperus communis*) døde helt ut, også busker som bare delvis var ødelagt. Få pionérrarter ble observert i rutene. Bare ugrasveimose (*Ceratodon purpureus*) ble

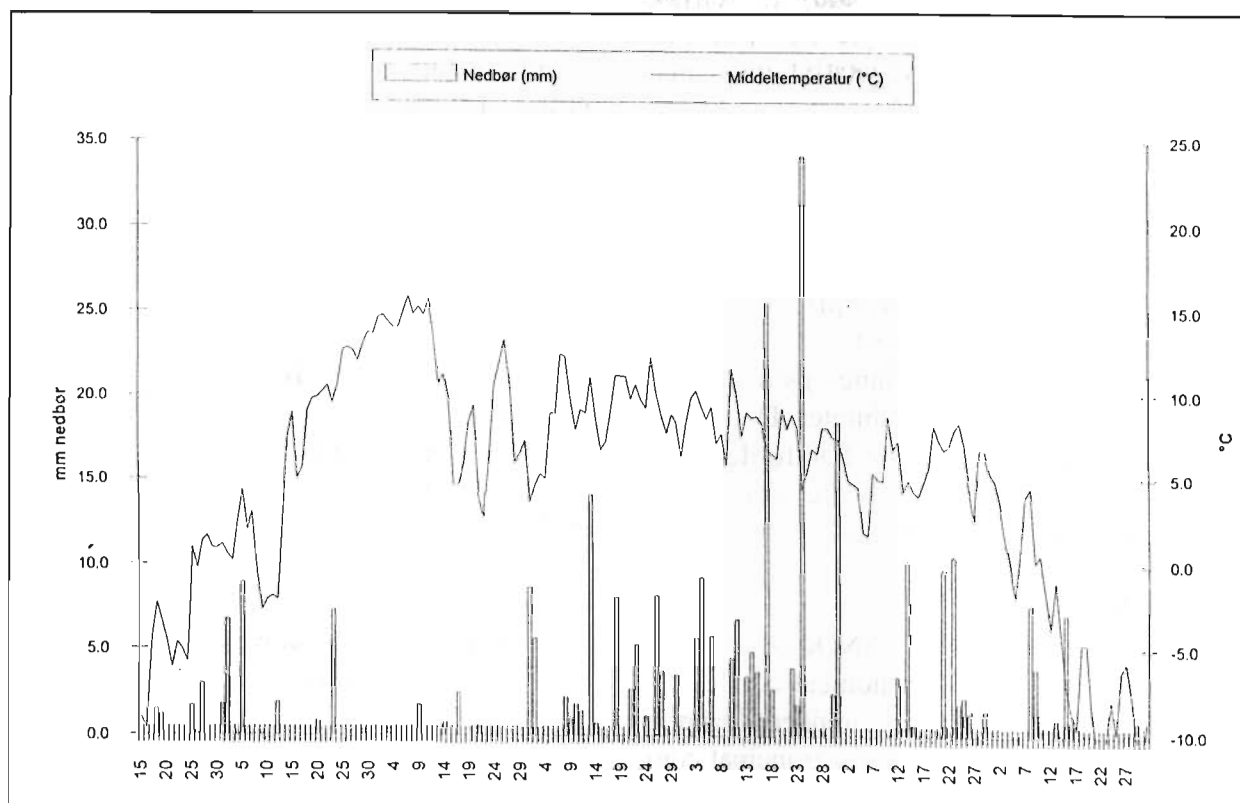
som ventet vesentlig funnet i brannfeltet, men først på slutten av den fjerde vekstsesongen. Gjenveksten besto for det meste av flerårige arter som hører hjemme i dvergbjørk-/vier-heien.

Gjenveksten antas i stor grad å ha skjedd ut i fra levende, underjordiske plantedeler og propaguler som allerede fantes i jordsmonnet. DCA-ordinasjonene av de to datasettene (Wilmann 1996b) styrker denne antagelsen: I begge tilfellene er første akse korrelert med den opprinnelige vegetasjonstypen.

Værforholdene de enkelte årene har spilt en stor rolle. Målingene fra Fokstua målestasjon viser at de har variert en del fra år til år (se Wilmann 1996b). De tre første somrene var forholdsvis normale, noe som var til fordel for gjenveksten. 1992 var derimot meget spesiell (figur 2). Etter en tørr og varm forsommer kom det en kjølig og fortsatt tørr periode med nattefrost. Resultatet var tørke-/frostskadde årsskudd på både vier (*Salix* spp.) og dvergbjørk (*Betula nana*), særlig på vier. Det gikk også hardt ut over juvenile individ, særlig av blåbær (*Vaccinium myrtillus*) og tyttebær (*V. vitis-idaea*). Den lukkede dvergbjørk-/vier-heien omkring feltene klarte seg bedre. 1993 var kjøligere og den jevne fuktigheten i juli og august var svært gunstig for utviklingen. Den siste sommeren var kort, men varm og forholdsvis tørr. En del av de juvenile individene fra året i forveien tørket ut, mens etablerte planter blomstret og hadde god vekst.

Forskjeller mellom gjenveksten i de to feltene

Utgangspunktet for gjenveksten var svært forskjellig i de to feltene. Mens alt var svart i brannfeltet var bunnsjiktet delvis intakt i kuttfeltet der jordsmonnet var uskadd. Den overjordiske biomassen hadde gått opp i røyk i brannfeltet mens den var kuttet opp i småbiter som lå igjen på bakken i kuttfeltet. Kuttfeltet hadde, som ventet, en mer gunstig utvikling enn brannfeltet.



Figur 2. Døgnmiddeltemperatur (T °C) og nedbør (mm) på Fokstua målestasjon i tidsrommet 15 april - 31 oktober 1992.

Bunnsjiktet besto for det meste av moser. Kuttfeltet hadde både mye større dekning (25-50 %) og flere arter enn brannfeltet der dekningen bare var på ca 5 %. Kuttfeltet var dessuten mye mer **urterikt** (se Wilmann 1996b).

Selv om både **dvergbjørk** (*Betula nana*) og **vier** (*Salix glauca*, *S. lapponum* og *S. phylicifolia*) regenererte godt i begge feltene, var det forskjeller i utviklingen. Særlig dvergbjørk kom, i brannfeltet, med mange rotskudd det første året. Noen av disse døde senere ut. Det var en større frekvens av vier i kuttfeltet enn i brannfeltet. Da 1989-analyser mangler for de brente flatene, er det umulig å si om dette skyldes brenningen. Vier hadde en mye raskere vekst enn dvergbjørk, særlig i kuttfeltet. Der var smårutefrekvensen blitt omtrent like stor i 1994 som i 1989 før kutting. Mens dvergbjørk var blitt ca 10 cm høy, var vieren i kuttfeltet blitt 20-30 cm.

Smyle (*Deschampsia flexuosa*) kom raskt i begge feltene. Allerede høsten 1990 fantes den i de fleste smårutene og høsten 1991 blomstret den i begge feltene. De første spede skuddene utviklet seg til kraftige tuer i løpet av perioden. Utviklingen av sauesvingel (*Festuca ovina*) var derimot svært forskjellig i de to feltene (se illustrasjoner i Wilmann 1996b). I brannfeltet etablerte arten seg senere enn smyle, smårutefrekvensen var på 20-25 % i 1994 og tuene var ikke på langt nær så kraftige. I kuttfeltet, derimot, hadde sauevingel allerede 1990 den samme smårutefrekvens som før kutting (20-50 %). I 1994 fantes arten i de fleste smårutene og den hadde konkurrert ut de svakeste tuene med smyle slik at frekvensen av smyle var blitt noe redusert.

Forskjellen i utviklingen hos disse to grasartene stemmer godt overens med artenes autøkologi slik den beskrives av Grime et al. (1988):

- Sauesvingel (*Festuca ovina*) er sensibel for brenning, mens smyle (*Deschampsia flexuosa*) overlever vegetativt hvis brenningen ikke er for hard.
- Sauesvingel drar fordel av stress i form av slått og tråkk og tenderer til å være mer vanlig enn smyle på slike steder.
- Smyle foretrekker uproduktive, sure og artsfattige habitater med pH < 5 og har gjerne størst forekomst ved pH 3-4. Sauesvingel derimot finnes gjerne i mere næringsrike, artsrike habitater. Den har en større pH-amplitude, og har fordel av at næringsforholdene er bedre der det er kuttet enn der det er brent.

Litteratur

- ter Braak, C.J.F. 1987. CANOCO - a FORTRAN program for canonical community ordination by (partial) (detrended) (canonical) correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis (version 2.1) - TNO Inst. Appl. Comp. Sci. Stat. Dept. Wageningen, Wageningen.
- ter Braak, C.J.F. 1990. Update notes: CANOCO version 3.10. - Agricult. Math. Group, Wageningen.
- Eilertsen, O., Økland, R.H., Økland, T. & Pedersen, O. 1990. Data manipulation and gradient length estimation in DCA ordination. - J. Veg. Sci. 1: 261-270.
- Frisvoll, A.A., Elvebakk, A., Flatberg, K.I. & Økland, R.H. 1995. Sjekklister over norske mosar. Vitskapleg og norsk namneverk. - NINA Temahafte 4: 1-104.
- Grime, J.P., Hodgson, J.G. & Hunt, R. 1988. Comparative plant ecology. A functional approach to common British species. - Unwin Hyman, London.
- Lid, J. & Lid, D.T. 1994. Norsk flora. 6. utg. ved Reidar Elven - Det norske samlaget, Oslo.
- Pedersen, H.C. 1996. Brenning og kutting av alpin heivegetasjon: Effekter på lirype, vegetasjon og invertebratfauna. - NINA Fagrapport 16: 1-87.
- Phillips, J., Steen, J.B., Råen, S.G. & Aalerud, F. 1992. Effects of burning and cutting on vegetation and on the population of Willow Grouse *Lagopus lagopus* in Norway. - Fauna norv. Ser. C, Cinclus 15: 37-42.
- Wilmann, B. 1996a. Vegetasjonskartlegging. - s. 13-16 i Pedersen, H.C. Brenning og kutting av alpin heivegetasjon: Effekter på lirype, vegetasjon og invertebratfauna. NINA Fagrapport 16.
- Wilmann, B. 1996b. Effekter av brenning og kutting på vegetasjonen. - s. 16-34, 66-87 i Pedersen, H.C. Brenning og kutting av alpin hei-vegetasjon: Effekter på lirype, vegetasjon og invertebratfauna. - NINA Fagrapport 16.

Miljøtiltak i skog. Effekter av kalking og vitalitetsgjødsling i et furubestand på Gangseimoen, Åmli i Aust-Agder

Ingvald Røsberg

Referat

Røsberg, I. 1997. Miljøtiltak i skog. Effekter av kalking og vitalitetsgjødsling i et furubestand på Gangseimoen, Åmli i Aust-Agder. - NTNU, Vitensk.mus. Rapp. bot. Ser. 1997-1: 105-118.

Et eksperimentfelt ble etablert i en 40-50 år gammel bestand med furu (*Pinus sylvestris*, Vaccinio-Pinetum boreale Caj.) for å studere effekten av kalking og vitalitetsgjødsling. I 1993 ble flatene kalket med 3000 kg/ha kalk og knust dolomitt. Vitalitetsflatene ble tilført 100 kg/ha KCl og 40 kg/ha P som superfosfat. Ved «optimum»-behandlingen i 1993-95 ble flatene tilført 200 kg/ha K, 80 kg/ha P og 300 kg/ha N som ammoniumnitrat, med dolomitt. Etter tre år er det ikke registrert virkninger på overjordiske deler av vegetasjonen av kalking eller dolomitt-tilførsel, unntatt brenning av små *Sphagnum nemoreum*-flekker. Den reduserte deknningen til *Pleurozium schreberi* og *Dicranum polysetum* skyldes superfosfat og ammoniumnitrat med kalk. Optimum-behandlingen har gitt de største endringene i næringsstatus i bestanden, målt som næringsinnhold i strø og nåler, med noe mindre, positiv forandring i flater som ble vitalitetsgjødset. Vekstparametre som nålestørrelse og biomasse av grener i krans viser for tiden god respons på den behandlingen, men i realiteten ingen respons tre år etter vitalitetsgjødslingen.

Ingvald Røsberg, NISK, Høgskolevn 12, 1432 Ås

Abstract

Røsberg, I. 1997. Counteractions against acidification in forest ecosystems. Effects of liming and forest vitality fertilization. - NTNU, Vitensk.mus. Rapp. bot. Ser. 1997-1: 105-118.

An experimental field in a 40-50 year old *Pinus sylvestris* forest (Vaccinio-Pinetum boreale Caj.) was established to study the effects of liming and vitality fertilization. The plots were limed 1993 with 3000 kg/ha lime and crushed dolomite. On the vitality plots 100kg/ha as KCl and 40 kg/ha P as superphosphate were added. On the "optimum" treatment in 1993-95 a total of 200 kg/ha K, 80 kg/ha P and 300 kg/ha N as NH_4NO_3 were added, with dolomite. There has after three years been registered no above ground effect by liming and dolomite, except burning of small patches of *Sphagnum nemoreum*. The reduced cover of *Pleurozium schreberi* and *Dicranum polysetum* is due to superphosphate and ammonium nitrate with lime. The optimum treatment has resulted in the most profound changes in the nutritional status of the stand measured as nutrient content in litter and needles, with some minor positive change in plots given vitality fertilization. Growth parameters as needle size and biomass weights of branches of whorl no 6 show at the moment good response from that treatment, but virtually no response three years after vitality fertilization..

Ingvald Røsberg, NISK, Høgskolevn 12, N-1432 Ås, Norway

Innledning

I sørligste Norge er nedfallet av antropogene forurensinger betydelig. Overvåking av nedfall (Skjelkvåle 1995) viser at det er en fallende tendens over de siste åra. Gjeldende internasjonale avtaler vil føre til at nedfallet av svovel vil avta ytterligere. Nedfallet vil likevel i overskuelig framtid være betydelig i de sørligste deler av Norge. En nedgang vil likevel ikke føre til en automatisk bedring av

miljøet. Det er akkumulert forholdsvis store mengder med svovel i jord, og dette vil ha innvirkning på kvaliteten av avrenningsvatn.

En tilsvarende nedgang i nitrogen-nedfallet vil trolig ikke skje. Deposisjon av nitrogen er nå noe større enn svovel i det sørligste Norge. Av det totale nedfallet er tørrdeposisjonen i størrelsesordenen 10-20 %.

Målinger og beregninger særlig fra Sverige viser en kraftig senking av basemetning, pH og plantetilgjengelige næringsstoff (Hallbäck & Tamm 1986, Falkengren-Grerup et al. 1987). I Norge har Dahl (1988) påvist sterk nedgang i pH fra Rondane over en periode på ca 40 år. Selv om dette området ikke er blant dem som mottar de største belastningene av antropogene forurensninger er de forholdsvis følsomme pga lavt næringsinnhold. En indikasjon på antropogen forurensning er den gradienten av økende jordforsuring som Aune et al. (1989) påviste mellom Høylandet i Nord-Trøndelag, Sørlandet og Schwartswald i Tyskland. Det er også sannsynliggjort endringer på vegetasjon, spesielt i Sverige, Nederland og Tyskland (Falkengren-Grerup & Tyler 1991, van Bremen & van Dijk 1988, Rodenkirchen 1992, Bobbink et al. 1992). I Norge er det gjort undersøkelser på Sørlandet som antyder mulige endringer av vegetasjon som følge av sur nedbør (Økland 1995, Nygaard & Abrahamson 1991).

Historisk sett er deponeringen av svovelnedfallet det viktigste. Regionale synlige skader av svovelnedfall er først og fremst nedgang og utrydding av fiskepopulasjoner (Wright & Snekvik 1978). I vatn og vassdrag har det også skjedd endringer av floraen ettersom pH har endret seg (Berge 1979).

De mest synbare skadene etter svovelnedfall har en i Norge og Norden forøvrig helst hatt rundt anlegg som har behandlet svovelkis. Eksempler er Sulitjelma og Sarpsborg (Haugbotn 1976, Løbergli & Steinnes 1988). I Pasvik har verket i Nikel på russisk side av grensa ført til omfattende skader på vegetasjonen. Plantenes forbruk av svovel er 10-20 ganger mindre enn nitrogen. Dette har store konsekvenser for fordelingen av de to stoffa i økosystemet, og betyr at svovelnedfallet i store deler av landet langt overskrider behovet til skogvegetasjonen. Det motsatte er stort sett tilfelle med nitrogen. Imidlertid er vegetasjonen inaktiv i 5-8 måneder av året i Norge. Deler av nitrogen som da faller på

bakken kan forsvinne ut av økosystemet som NO₃ og kan bidra til jordforsuring. Skogøkologisk forskning i Norden har vist at nitrogen er det element som gir de største effekter på bestandet ved tilførsel. Svenske og til dels norske undersøkelser viser at på tross av langvarig høyt nedfall er ikke effekten av nitrogen-gjødsling på tilveksten av skog lavere nå enn tidligere i de sørligste deler Norge og Sverige (Nohrstedt et al. 1993, Petterson 1994a, b).

Den vedvarende høye deponeringen av nitrogen og svovel og senkingen av den plantetilgjengelige næringskapitalen i jord har ført til antakelser om at utviklingen går mot næringsubalanse skog i deler av Norden (Liljelund et al. 1990). Det har vært antatt at dette i neste omgang vil føre til at evnen som bartrær og resten av økosystemet har til å utholde stress minker (Nihlgård 1990, Ulrich 1990).

Kalking eller vitaliseringsgjødsling er en måte å bedre situasjonen på. Liljelund et al. (1990) beskriver og analyserer situasjon når det gjelder deponeringen av luftforurensninger til skogsjord i Sør-Sverige. Blant annet på bakgrunn av anbefalingene her, er det en større forsknings- og forsøksprosjekt på kalking og vitaliseringsgjødsling i Sverige. I Norge ble det i 1993 dannet et flerinstituttprogram, "Miljøtiltak i skog" (Nilsen 1994), for å drive forskning og utredning om virkningen som ulike former for tiltak mot forurensning har på skogsystemet, avrenningsvatn og elvevatn.

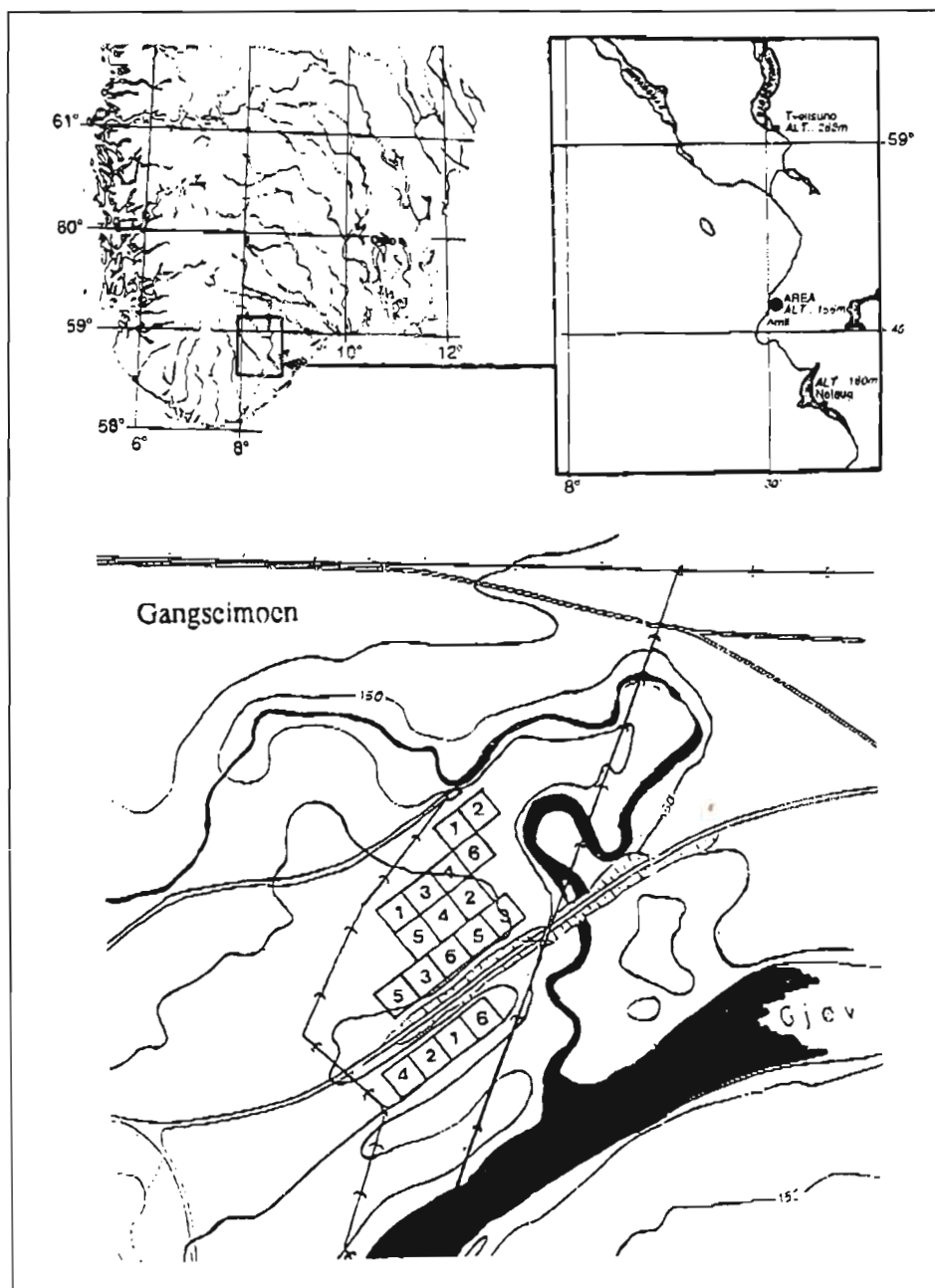
Formål

Hensikten med dette prosjektet, "Effekter av kalking og vitaliseringsgjødsling", er å se hvordan et skogsbestand på næringsfattig jord og som over lang tid har vært utsatt for luftforurensninger, reagerer på kalking og gjødsling. Formålet med denne artikkelen er å gi en oversikt over behandling, forsøksopplegg og noen foreløpelige resultater fra prosjektet.

Beskrivelse av forsøksfelt

Forsøksfeltet ($58^{\circ}48'N$, $8^{\circ}30'Ø$) ligger på Gangseimoen ved utløpet av Gjøvdal i Åmli kommune i Aust-Agder, figur 1. Naturgeografisk ligger det innenfor naturgeografisk region 19a, "den sørøstnorske lavtliggende blandskogsregion" (Anonym 1984). Forsøksfeltet ligger i furuskog i dalbotnen på fluviale, sandige avsetninger, 153 til 157 m.o.h. De omkringliggende åsene når opp i 300-500 m.

Bestand og vegetasjon. Alderen på bestanden er mellom 40 og 50 år og trehøyden osv. er gitt i tabell 3a. De tørreste partiene av feltet hører til assoiasjonen *Cladonio-Pinetum boreale* (Caj. 21) K.-Lund 67, mens hoveddelen av feltet dekkes av *Vaccinio-Pinetum boreale* Caj. 21. Feltet er et reint furubestand. Antallet *Betula pubescens* kan telles på ei hand. *Quercus robur* fins spredt i felt- og busksjikt. Dette er dominert av *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus* og *Cal-*



Figur 1. Forsøksfeltets lokalisering. De 18 rutene er påtegnet behandlingsnummer, jf. tabell 2.

luna vulgaris. *V. uliginosum* og *Empetrum nigrum* ssp. *hermaphroditum* fins mer spredt. Ved forsøkets start fantes ikke gras innen de permanente flatene, se nedafor. Noen få steder i utkanten ved de lavestliggende delene av feltet fantes likevel i svært små mengder *Deschampsia flexuosa* og *Molinia caerulea*. *Melampyrum pratense* og *Monotropa hypopitys* ssp. *hypopitys* ble også funnet noen få plasser. I botnsjiktet er de viktigste artene *Dicranum polysetum*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum formosum*, *Cladina rangiferina*, *C. arbuscula* og flere *Cladonia*-arter, deriblant *C. sulphurina* som kan oppnå høy dekning noen steder.

Jordsmonn. Jordsmonnet kan karakterieres som en utvasket dystrisk brunisol, men også med partier som har en orthisk humus-jernpodsol. (Jon Frank, IFS/NLH pers.medd.). Humusen er svært sur. pH av F-sjiktet er 3,0-3,2 målt i vannløsning, i E-sjiktet er pH ca 3,9 og i C-sjiktet 4,9.

Klima. Nærmeste klimastasjoner er på Nelaug, 160 m.o.h. og Tveitsund 252 m.o.h., henholdsvis 20 km mot SØ og 25 km mot N fra Gangsei (figur 1). De klimatiske forholda på Gangsei antas å ligge ca midt mellom de to stasjonene, se tabell 1.

Forsøksopplegg

Forsøksfeltet ble utlagt i 1992. Forsøksfeltet består av 18 ruter organisert i tre blokker og seks behandlinger med kontroll. Hver rute er 30 x 30 m, men det inkluderer ei kappe (ytterute) på 5 m på hver av sidene. Mellom rutene er det lagt plankeveier. Fra disse går en inn til gjennomfallsoppsamlere, strøfeller og faste vegetasjonsruter.

Behandling. I andre uke av mai 1993 ble feltet manuelt kalket og gjødslet. Heile ruta på 30 x 30m ble behandlet. Tabell 2 viser mengdene av de ulike elementa som ble tilført. De forskjellige gjødselsortene omtales i fotnoten til tabell 2. Dolomitt hadde kvali-

Tabell 1. Temperatur og nedbør, 1961-90 normal, for Nelaug og Tveitsund. Gangsei: 1993-95.

	nedbør (mm)		Temperatur (°C)		
	Gangsei	Nelaug	Tveitsund	Nelaug	Tveitsund
Januar	142	108	71	-3,5	3,7
Februar	66	71	51	-3,7	4,8
Mars	51	81	54	-0,2	-0,9
April	61	60	48	3,8	3,2
Mai	50	86	77	9,7	14,1
Juni	55	78	71	14,1	13,6
Juli	52	99	89	15,5	15,1
August	99	109	109	14,5	14,0
September	153	140	118	10,5	9,9
Oktober	119	163	127	6,7	6,0
November	83	139	110	1,5	1,0
Desember	103	96	69	-1,5	-2,0
Sum\					
middel	1034	1230	994	5,6	5,0

teten grovdolomitt der 98 % har kornstørrelse < 2,0 mm og 30% < 0,2 mm. Kalksteinsmel (kalk) har 98 % kornstørrelse < 1,0 mm og 80 % < 0,4 mm. På behandling 6 ble gjødslingen gjentatt i 1994 og 1995. Totalt er det da tilsatt 300 kg/ha N på beh. 6. For magnesium ble det i 1995 gjødslet med 56 kg/ha av det lett løselige MgSO₄.

Trærne. Alle trærne på inneruta ble merka i brysthøyde, dvs 1,3m over bakken. Alle målinger av trærne referer seg til dette punktet. I 1992 ble trehøyder (1992 og 1989), nedre kronekrans, diameter i brysthøyde (DBH). DBH er siden målt hvert år. Høyde og nedre grønne kronekrans ble igjen målt i 1995.

Greiner. I siste halvdel av oktober eller i første halvdel av november ble det klipt ei grein fra krans 6 på 10 trær i hver rute. Bearbeiding startet umiddelbart av greinene. Skuddlengdene av årets, c, fjorårets, c + 1, og tidligere årsskudd (c + 2) ble målt, klipt og deretter tørket ved 70 °C. Nåler og kvist ble sortert fra hverandre og veidd på årgang og grein. Deretter ble de samlet pr rute, årgang og komponent: kvist, nål og kongle. 200 heile nåler ble talt opp pr rute og årgang (c, c + 1 og c + 2) og veidd.

Tabell 2. Kalk, dolomitt og næringsstoff tilført de ulike behandlingene. Alle vekter i kg/ha.

Behandling	6	6	6	6	5	4	3	2	1
År/year	Sum	1995	1994	1993	1993	1993	1993	1993	1993
Calsium	857	58	72	727	1305	705	600	863	
Magnesium	392	14	7	371	720	360	360	18	
Kalium	200	50	50	100	100	100			
Fosfor	80	20	20	40	40	40			
Svovel	139	44	31	64	64	64			
Klor	181	45	45	91	91	91			
Nitrogen	300	50	100	150					
Boron	2			2					

Kalk: 3000 kg mel CaCO₃. Dolomitt: Beh 3, 4, 6 = 3000, 5 = 6000 kg. Ca = 20 %, Mg = 12 %. K og Cl som KCl. Superfosfat 1993: 4-6: 455 kg P = 8,8 % S = 14 %, Ca = 23 %. CaAN (Kalkamon/ammoniumnitrate med dolomitt) 1993: 545 kg. N = 27,5 %, Ca = 4 %, Mg = 2 %. MgSO₄/magnesiumsulfat 56 kg. Mg = 18 %. Applied 1995 only. Boraks: 1,2 kg, B = 15 %.

Strøfall. Strøfallet ble samlet opp i åtte feller, hver med en indre diameter på 45 cm. Over ringen var det lagt en pose av terylenstoff. Overflaten var ca 1 m over bakken. Prøvetaking startet 1.11.92. Vinterstrøet ble innsamlet 30.4. Om sommeren ble strøet innsamlet hver eller annenhver måned fram til 31.10. Strøet ble primært inndelt i brune nåler, grønne nåler, bark, kvist, kongler, frø og en restkomponent som også besto av mindre barkbiter etc. Komponentene ble tørka ved 70 °C og veidd. Den brune nålebiomassen ble deretter slått sammen til en komponent (november - oktober) og ble malt opp for kjemisk analyse.

Vegetasjon. På hver innerrute ble det lagt ut 16 permanente 1 x 1 m kvadrater. Vegetasjonen ble her analysert første gang i 1992 og siden hvert år i juli. Det ble nyttet prosent dekning for hver art. Fra 1993 ble også dekningen av brune moser anslått, dvs. moser som åpenbart var døde fra skuddspiss og bakover i løpet av det foregående året.

Nomenklatur. Karplanter følger Lid & Lid (1994). Lav følger Krogh et al. (1980) og moser Nyholm (1956).

Resultater og diskusjon

Nedbørskjemi. Nedbør og kjemi har vært målt fra 1993 på Gangsei. Middel for 1993-95 er 1034 mm. Gangsei ligger plasert i gradienten mellom Birkenes og Treungen, se f. eks deposisjonskart i Tørseth & Pedersen (1994) og Skjelkvåle (1995). Årsnedfalet var 11,8 kg/ha NH₄-N + NO₃-N og 7,5 kg/ha SO₄-S i 1994, mens det tilsvarende for Treungen dette året var 9 kg/ha N og 5,4 kg/ha S og på Birkenes falt det 8,9 kg S og 14,8 kg N. Dermed ligger Gangsei også i en deposisjonsgradient tilsvarende nedbøren.

Furuskogen er åpen og gjennomfallende nedbør er høy i forhold til totalen (Parker 1983, Aamlid 1994). På Gangsei faller 80-89 % av nedbøren om sommeren (tabell 3). Totalt for året 1995 (Nilsen 1995) var det 80 %. I tabellen er vist nedbør, pH og årskon-sentrasjoner for 1994-95. Det ser utsom om pH er nokså stabil omkring 4,4-4,6, og dette svarer til det pH i nedbøren på Sørlandet har vært de siste åra (Tørseth & Pedersen 1994). I gjennomfallende nedbør varierer element-innholdet en del mellom 1994 og 1995. Det samme gjelder mellom konsentrasjonen av et element i nedbør og i gjennomfall. Gjød-slingen av nitrogen har ikke gitt seg utslag i økt utvasking av nitrogen i gjennomfall i

Tabell 3. Nedbør: 9 gjennomfall: 1-6, mengder og konsentrasjon av nedfallet på forsøksfeltet. B = behandling, se tabell 2. Nedbør, mm og konsentrasjon i mg/l.

B	ÅR	MM	NH ₄ N=NH ₄ -N,		NO ₃ N=NO ₃ -N,		SO ₄ S=SO ₄ -S.				
			pH	NH ₄ N	NO ₃ N	SO ₄ S	Cl	Na	K	Mg	Ca
9	1993	525	4,53	0,30	0,30	0,59	0,54	0,37	0,19	0,02	0,06
1	1993	484	4,46	0,31	0,29	0,74	0,78	0,45	0,40	0,08	0,17
2	1993	504	4,69	0,28	0,30	0,67	0,70	0,40	0,34	0,07	0,62
3	1993	464	4,51	0,28	0,29	0,72	0,82	0,45	0,44	0,12	0,23
4	1993	489	4,55	0,27	0,28	0,70	0,86	0,42	0,49	0,10	0,19
5	1993	481	4,55	0,29	0,26	0,71	0,83	0,44	0,49	0,12	0,22
6	1993	487	4,41	0,33	0,35	0,86	0,92	0,48	0,60	0,11	0,25
9	1994	673	4,46	0,37	0,47	0,65	0,58	0,37	0,18	0,06	0,20
1	1994	601	4,40	0,28	0,38	0,75	1,01	0,54	0,39	0,09	0,22
2	1994	592	4,50	0,30	0,37	0,71	0,87	0,47	0,36	0,08	0,24
3	1994	600	4,42	0,29	0,39	0,76	0,98	0,53	0,42	0,10	0,25
4	1994	597	4,56	0,28	0,35	0,72	0,93	0,48	0,56	0,09	0,20
5	1994	608	4,49	0,28	0,37	0,74	0,95	0,51	0,52	0,10	0,24
6	1994	602	4,48	0,31	0,40	0,79	1,03	0,55	0,75	0,11	0,26
9	1995	606	4,62	0,16	0,29	0,58	1,14	0,65	0,17	0,12	0,25
1	1995	503	4,46	0,19	0,29	0,58	0,89	0,50	0,41	0,08	0,15
2	1995	505	4,52	0,22	0,29	0,55	0,84	0,48	0,33	0,07	0,16
3	1995	485	4,47	0,19	0,29	0,57	0,92	0,52	0,36	0,08	0,15
4	1995	509	4,56	0,18	0,27	0,56	0,87	0,48	0,55	0,07	0,16
5	1995	486	4,55	0,18	0,26	0,56	0,90	0,50	0,55	0,08	0,15
6	1995	486	4,55	0,22	0,30	0,63	1,03	0,56	0,92	0,09	0,17

forhold til totalnedfallet slik en kan finne i de mest nitrogenbelasta områda i Europa.

K-konsentrasjonen er større i gjennomfallet på behandling 4-6 enn på 1-3. Dette er naturlig å sette i sammenheng med gjødslingen av kaliumklorid. Det har her skjedd en bedring næringsstilstanden for kalium på disse behandlingene (se også nedafor) og dette har gitt seg utslag i økte konsentrasjoner i gjennomfallende nedbør.

Bestandsparametre. Tabell 4b viser endringene i grunnflatesum, dvs arealet av trærne pr ha, og høydeendringene. For kalking og tilførsel av dolomitt er det langsiktige perspektiv på verknadene (Popovic & Andersson 1984, Andersson & Persson 1988). På en rekke av de dokumenterte langsiktige forsøksfelta i Sverige det ofte tale om et tidsrom mellom 10 og 30 år før en ser en synbar effekt av kalking i form av en positiv volumtilvekst i forhold til kontrollflata. I dette perspektivet er det klart at det er for

tidlig å si noe om effekten på økning i grunnflatesum og volumproduksjon på kalkings- og dolomittleddet (2 og 3). I et nærliggende kalkings- og forsurningsforsøk på Åmli (Tveite 1994) er tilvekst i grunnflatesum og volum på kalkingsleddet (9 t/ha) mindre i forhold til kontroll de første åra etter kalking. Tabell 3b viser også at grunnflatesummen øker prosentvis sterkere på behandling 6 som har fått nitrogen og langt sterkere enn på ledda som bare har fått K og P i tillegg til dolomitt. Det gjentar seg også for høydetilveksten mellom 1992 og 1995.

Greiner (kvist). Biomassen av kvist på enkeltgreiner fra krans 6 står i tabell 5a. Det er naturligvis årlige variasjoner mellom førbehandling i 1992 og fram til 1995 (1993 er sløyfet). På behandling 1-4 og 6 er disse skilnadene ikke signifikante for årskvist. Mellom kvist, total på behandling 6 i 1995 og åra før på samme behandling er det en positiv skilnad. For årskvist er det en positiv skilnad mellom behandling 6 og behandling 1-5 i 1994 og 1995.

Tabell 4. Bestandsparametre. A. bestandparametre i 1992. B = behandling. A = alder ved brysthøyde. H40 = bonitet. N = antall trær/ha. DBH = brysthøyde (1,3m) diameter i cm. BA = grunnflatesum = m²/ha. H = middelhøyde i m. Vol = volum over bark i m³/ha.

B	A	H40	NO	DBH	BA	H	Volum
1	32	15,5	1500	12,5	18,1	11,7	110
2	33	15,8	1600	11,9	18,0	11,3	107
3	32	15,8	1725	12,6	21,5	12,0	135
4	34	15,9	1400	13,7	20,8	12,7	136
5	32	15,4	1808	12,6	22,6	11,8	139
6	33	16,1	1533	12,9	19,6	12,0	123

B. Prosentvis økning i grunnflatesummen, høyde og volum.

B	Grunnflatesum			Høyde	Volum
	1993	1994	1995	1992	1995
1	2,70	4,66	4,87	7,60	20
2	3,15	4,41	5,49	7,77	14
3	2,26	4,99	4,96	7,33	19
4	2,33	4,18	5,00	8,09	20
5	2,48	4,88	5,55	8,03	20
6	2,74	6,10	7,55	8,61	24

Tabell 5. Middelibiomasse av kvist og nål på grein i krans 6. Forskjellige bokstaver i rekka viser statistisk ulike tall mellom år. I kolonne markerer * ulikheter mellom behandling. gram/grein.

A. biomasse av kvist							
B	Årskvist			Kvist, totalt			
	1992	1994	1995	1992	1993	1994	1995
1	5,2a	3,6a	5,3a	53,1	44,0	44,6	56,8
2	4,9a	3,9a	4,5a	48,8	51,7	47,8	49,3
3	5,0a	3,7ab	3,6ab	51,0	43,2	43,8	41,3
4	5,5a	3,8a	6,3a	48,6	54,6	50,3	60,4
5	6,3a	4,1b	4,0b	57,6	56,1	41,0	48,7
6	5,7b	6,8ab*	9,1a*	56,0	49,3	60,0*	76,4*

B. Biomasser av nål							
B	Årsnåler				Nål, totalt		
	1992	1993	1994	1995	1992	1994	1995
1	19,7ab	16,8c	15,6bc	24,9a	53,0ab	41,2bc	58,6a
2	17,5a	18,3a	16,2a	20,5a	45,9	41,6	48,1
3	20,7a	16,9b	17,5ab	18,7ab	53,5	44,5	44,7
4	18,5b	21,4b	18,1b	26,5a	46,6	50,7	60,6
5	22,2a	22,5a	17,9a	22,8a	56,7	43,1	53,1
6	21,2c	23,1c	32,5b*	51,4a*	52,3b	69,9b*	97,6a*

Nåler. Nålebiomassen pr grein (g/grein) i krans 6 og nålestørrelsen (mg/100 nåler) står i tabell 5b og 6. Forholdet mellom behandlingene og mellom de forskjellige åra er omtrent som for kvistbiomassen. Skilnadene er bare noe mer markerte mellom behandling 6 og de øvrige. Dette gjentar seg i noen grad i størrelsen på årsnålene (grønne). Det ser ut som om virkningen av gjødslingen kan spores allerede ved førte år for behandling 6. I forhold til kontroll er økningen formidabel. For vitalitetsgjødslingen i 4 og 5 sees ingen økning som kan føres tilbake til gjødsling.

Nålekjemi. Kjemisk innhold i årets (c) furunåler er vist i tabell 7. Kolonnene for 1992 viser næringsinnhold året før gjødsling fant sted. Det er forholdsvis lave konsentrasjoner for flere element. Ifølge Brække (1994), tabell 8, er nitrogen- og svovelinnholdet da nede på grensnivå for sterk mangel. Kaliumverdiene er også svært lave, mens konsentrasjonene er nær optimum for P og Mg. I 1993 og 1994 skjer det på kontroll (behandling 1) bedring av nærings-situasjonen for dette elementet. I 1992 er også verdiene som oppgis for mikronæringsstoffa Mn, Cu, Zn innen området optimale. I 1993 og 1994 ser vi at det stort sett er skjedd økninger i konsentrasjonene på kontroll, men at det dreier seg om små økninger. Inntrykket av at en har med et i utgangspunktet svært næringsvakt betand endres likevel ikke. Det er en kjent sak at kjemisk innhold i nåler svinger mellom år, og for å få trender bør helst lengre perioder undersøkes, se Tveite et. al. (1992). Imidlertid har dette feltet undergått en drastisk endring i det øverste jordsjikt gjennom gjødslingen. I tabell 7 ser vi ikke nevneverdige endringer for behandling 2 og 3. Det mest åpenbare utslaget finner vi for nitrogen på behandling 6. Det er økt fra 1,31 % til 2,22 %. Ifølge Brække (1994) er næringstilstanden for dette elementet nå optimalt eller noe i overkant av det optimale. En ofte rapportert effekt av kalking er nitrogen-mangel og nedsatt tilvekst i 10-15 år etter kalking (Persson 1988). Hvordan dette virker på konsentrasjonen i nåler er

Tabell 6. Tørrstoffvekt ± standardavvik av 100 heile (lengde) nåler. Mg/100nåler. BEH = behandling.

Beh	Nålestrø			Årsnåler			
	1993	1994	1995	1992	1993	1994	1995
1	677±37	766±80	605±49	888±52	960±103	959±36	1043±77
2	682±9	736±24	613±11	894±136	974±58	1009±24	933±52
3	701±32	792±20	674±43	789±122	907±98	919±116	896±61
4	685±56	795±35	637±44	823±62	1011±152	966±27	1060±99
5	703±26	786±9	641±68	922±149	1005±76	1052±106	1030±147
6	677±32	800±9	662±10	901±47	1153±55	1594±215	1776±137

Tabell 7. Næringsinnhold årets nåler. 1992-94. B = behandling. Mg/kg.

Y	B	N	P	S	K	Ca	Mg	Mn	Cu	Zn
1992	1	12835	1510	795	3873	1469	1185	181	4,14	44,63
1992	2	12713	1568	797	3671	1563	1050	184	4,46	38,72
1992	3	12658	1550	823	3876	1484	1137	178	3,83	39,28
1992	4	12840	1541	844	4111	1364	1088	172	3,92	39,87
1992	5	12789	1621	856	4103	1369	1120	180	4,18	40,12
1992	6	13107	1556	863	4053	1315	1036	172	3,35	38,01
1994	1	14550	1826	966	5652	1630	1294	187	4,59	55,99
1994	2	14920	1810	975	5395	2009	1252	218	4,60	56,77
1994	3	14361	1766	891	5279	1820	1311	201	4,59	50,18
1994	4	15077	1955	1001	7216	1765	1108	207	4,31	59,54
1994	5	15043	1888	969	6750	1741	1143	196	5,31	57,53
1994	6	22248	2487	1331	7959	2139	1122	232	5,21	65,86

ikke kjent, men foreløpig har det ikke hatt negativ effekt på behandling 2-5. Ifølge Stuanes (pers. medd.) lekker det nå nitrogen med jordvatnet fra dette behandlingsleddet. Fra de øvrige er det ingen nitrogenlekasje. Selv om behandling 4 og 5 også fikk en ganske stor superfosfat som også inneholder svovel i tillegg til fosfor, har vi problemer med å etterspore dette i nålene på disse to behandlingene. Derimot har den gjentatte gjødslingen på behandling 6 ført til økning. For kalium er det kraftig utslag på behandlingene 4-6. Effekten av engangsgjødslingen med kalium på behandling 4 og 5, og den permanente hevingen av nåle-konsentrasjoen, tyder på at det er mangel på dette elementet. At det samtidig skjer en økning av kalium-konsentrasjonen i gjennomfallende nedbør viser at trærne fortsatt økonomiserer med kalium. Det er også registrert tiltakende kalium-mangel i skog i Europa, og dette settes i samband med nedfall av svovel og nitrogen og utvasker de fra før begrensede reservene i jorda raskere

enn forvitringen erstatter tapa (Ericsson & Görans-son 1994).

Strøfall. Størrelsen på strøfallet varierer mellom åra, tabell 9, de tre åra som det er data fra. Ifølge Røsberg (1995) varierer biomassen av nåler (1992) på feltet mellom 3540 kg/ha på behandling 2 til knapt 4700 kg/ha på behandling 3, mens nålestrøfallet ligger mellom 620 og 1250 kg/ha i 1993. Dette svarer til ca 1/6 og 1/4 av stående nålemasse. Vekttapet i forhold til levende års nåler i 1993 utgjør 30 % og 45 % av nåler eldre enn 2 år (ikke vist i tabellen).

Det er grunn til å anta at sommeren 1994 med høye temperaturer og langvarig tørke førte til et økt strøfall både av brune og grønne nåler. I tillegg begynte strøfallet tidligere enn i de to andre åra. Hoveddelen av strøet utgjøres av brune nåler. I tabell 10 er den relative mengden av brune nåler i forhold til kontroll listet opp for hvert år. Vi ser at det muligens har blitt redusert strøfall

Tabell 8. Grenseverdier, mg/kg, for næringsstoff i årets furunåler. Omarbeidet fra Brække (1994).

	Sterk mangel	Sterk mangel
N	<11000-13000	15000-21000
K	<3000-4100	>5000-7000
Ca	<1000-2100	>3100
Mg	<300-700	>500-1000
P	<800-1200	>1400-1800
S	<1000-1500	>2200
Mn	10-20	80-500
Zn	<13-20	>25
B	<4-5	>8-25
Cu	<2-3	>3

Tabell 9. Strøfall i perioden 1993-94 Kg/ha. 100% tørrt materiale. BEH = behandling

År	Beh	Nåler				Total
		Grønne	Brune	Kvist	Rest	
1993	1	11,9	934	153	99	1564
1993	2	9,8	988	70	83	1424
1993	3	23,2	1190	78	108	1774
1993	4	19,2	845	163	106	1588
1993	5	18,7	1247	169	124	2106
1993	6	21,1	620	76	105	1175
1994	1	17,7	1161	177	150	1839
1994	2	29,2	1084	161	126	1652
1994	3	60,0	1324	444	156	2399
1994	4	26,8	1287	172	166	2000
1994	5	9,2	1472	252	180	2321
1994	6	9,2	1414	228	200	2263
1995	1	6,1	927	164	159	1476
1995	2	8,4	865	94	142	1355
1995	3	9,5	1009	197	174	1652
1995	4	6,7	931	269	172	1574
1995	5	8,4	1175	259	222	2012
1995	6	7,6	1336	200	222	2066

Tabell 10. Relativ strøfallbiomasse i forhold til kontroll = behandling 1. Hvert år er kontroll satt lik 1.000 innen hver blokk. Ulik bokstav i kolonne viser signifikant forskjellige tall.

Beh	1993	1994	1995
1	1,000ab	1,000a	1,000c
2	1,127ab	0,970a	0,943c
3	1,313a	1,145a	1,088bc
4	0,936ab	1,114a	1,276b
5	1,398a	1,287a	1,365ab
6	0,706b	1,244a	1,449a
F	2,05	0,83	5,60
p>F	0,1424	0,5534	0,0068
R2	0,4613	0,257	0,701

på behandling 2 og 3, mens det har skjedd en stabilisering eller økning på behandling 4 og 5. På behandling 6 har det skjedd en økning. Økningen på behandling 6 må trolig også sees i samband med nitrogengjødslingen og den økingen som har skjedd i nålemassen i 1994 og 1995. Resultatet har vært en oppbygging av frisk nålemasse, mens trøene på denne behandlingen ikke har greidd å holde på de eldre nålene. Det ser en også på størrelsen av strøfallene som er mellom 605 og 800 mg/100 nåler, se tabell 6. Selv ikke i 1995 er nålestørrelsen påvirket av behandlingene. Det er først og fremst årsvariasjoner som gjør seg gjeldende. Grunnlaget for årsvariasjonene skriver seg fra 2-3 år tilbake før strøfallsåret.

Kjemisk innhold i brune nåler i åra 1993-95 står i tabell 11. I motsetning til strøfallsbiomassen er det her mulig å se effekter i 1994 som er året etter gjødsling, og som kan relateres til behandling. På behandling 4-6 øker Ca konsentrasjonen med 350-1000 mg/kg. Det skjer derimot lite på kontroll, kalking og dolomittbehandlingene, behandling 1-3. Tilsvarende reaksjon finner en for K, mens det er antydninger til økning i 1995 for Mg, N, P, S på behandling 6, men ikke på behandling 1-5.

Vegetasjon. Her kommenteres utviklingen på to gjødslingsledd, behandling 4, vitalitetsgjødsling med 3000 kg/ha dolomitt, og behandling 6, optimalgjødsling, tabell 12. 1992 fungerer som ugjødslet bakgrunn (kontroll) i dette tilfellet. Dette kan forsvares da det er usannsynlig at det vil være større årlige fluktuasjoner i artenes mengde og i artsantall i en lyngfuruskog med omtrent ingen urter og gras.

Det første vi ser er at det er en svært artsfattig høyere vegetasjon på de to behandlingene (og de øvrige som ikke er vist). En vesentlig del av variasjonen utgjøres av lav. De fleste lavartene betyr også lite kvantitativt. Gjødsling ble foretatt i 1993 og ikke gjentatt på behandling 4, slik at her er det en

Tabell 11. Strøfall. Næringsinnhold i brune nåler mg/kg. BEH = behandling.

År	Beh	Ca	Mg	K	P	N	S	Al
1993	1	3541	492	845	301	4480	451	268
1993	2	3891	514	738	274	4302	463	261
1993	3	3818	495	901	293	4481	467	250
1993	4	3862	556	1181	338	4605	482	253
1993	5	3753	536	1084	317	4533	461	264
1993	6	3583	527	937	327	4796	497	262
1994	1	3594	557	883	319	4437	480	287
1994	2	3694	564	774	283	4244	458	261
1994	3	3810	529	879	304	4453	472	252
1994	4	4209	641	1342	342	4522	495	262
1994	5	4143	581	1283	345	4621	485	265
1994	6	4585	638	1193	365	5296	559	265
1995	1	3621	564	838	300	4324	457	285
1995	2	4087	621	725	273	4296	451	263
1995	3	3931	587	851	286	4173	467	259
1995	4	4337	629	1339	357	4298	487	286
1995	5	4291	560	1215	322	4347	469	281
1995	6	4967	638	1451	387	5402	570	268

suksesjon etter gjødsling. På behandling 6 er gjødsling gjentatt hvert år. Et viktig skille er også nitrogen tilførselen. Det synes som om endringen i deknningen av de levende delene av moseartene er forholdsvis små mellom 1992 og 1993 (juli 6 uker etter gjødsling). Det er derimot registrert deknningen av brune, døde moser. Det aller meste av skilnaden mellom 1992 har kommet til i 1993, da det ikke ble observert noen påfallende bruning i 1992. Det ble ikke gjort registreringer av brunfarging på *Pleurozium schreberi*, da fargen på den er svært variabel i forhold til f.eks. *Dicranum polysetum*. Det er likevel ikke tvil om at *P. schreberi* også ble svidd, noe som sees av nedgangen over tre vekstsesonger etter gjødsling. Nedgangen i dekning er mest markert på behandling 6, trolig pga. gjentatt gjødsling. Erfaringer fra Tyskland (Hofmann 1987) viste registreringer i næringsfattig lavsmyle-furuskog sterk tilbakegang av *P. schreberi*. Nygaard & Ødegaard (1993) har registrert en nedgang i mengden av *D. polysetum* i nitrogen-gjødslingsleddet i en del langsiktige gjødslingsforsøk i furuskog. Også ter Braak & Tamm (1993) har registrert tilbakegang for *P. schreberi* etter gjødsling. Forekomsten av *Sphagnum nemoreum* på feltet er spredt og dekker små areal. På behandling 6 der arten

fins, er det en nedgang i deknningen. Den er likevel ikke på langt nær så drastisk som på behandling 2 (ikke vist på tabellen) som er behandlet med kalkingsmel. Her ble arten omtrent slått ut. Skader av kalksteinsmel på *Sphagnum* er kjent fra Sverige etter kalking (Aronson 1995).

Det er svært vanskelig å foreta observasjoner av virkningen på lav på grunn av både form og farge. Det virket ikke som det var effekter på behandling 4. Derimot er det mulig den gjentatte gjødslingen på behandling 6 har ført til en liten nedgang i mengden av *Cladonia rangiferina*. Dirkse (1993) fant ut at *Cladonia*-arter generelt fikk redusert dekning ved kalking + nitrogengjødsling i Midt-Sverige.

For lyngartene er det ikke spesielle endringer i dekningsgrad på de to behandlingene. Ved begge ble det registrert sviskader på *Vaccinium myrtillus* og *V. vitis-idaea*, men det virker som om dette ikke har langsiktig effekt. *Calluna vulgaris* var lite berørt av gjødslingen. Derimot ble det i mai 1996 sett en omfattende bruning av årskudd på behandling 6 etter vinteren. Ingen andre behandlinger hadde tilsvarende bruning.

Dekningen av trekronene er lite endret. Det er vanskelig å si om dette er reelt eller en vurderingsfeil. Ifølge målinger av greinparametre burde det skjedd en økning av deknningen på behandling 6. Linder & Berg (1996) har vist dette tydelig på et næringsoptimeringsforsøk i Nord-Sverige.

På behandling 4, 5 og 6 har nå *Deschampsia flexuosa* etablert seg i de permanente vegetasjonsrutene. Det er all grunn til å tro dette er behandlingseffekter. Utenom disse rutene er det på behandling 6 i 1995 også registrert *Rubus idaeus*, *Epilobium angustifolium* og *Taraxacum* sp. for første gang.

Tabell 12. Utviklingen av vegetasjonen på behandling 4 og 6. 1992 er før behandling. Middel prosent dekning for ruter der arten fins.

Behandling	4				6			
	1992	1993	1994	1995	1992	1993	1994	1995
År	1992	1993	1994	1995	1992	1993	1994	1995
<i>Pinus sylvestris</i>	24,7	23,0	23,0	23,2	27,7	25,7	26,6	26,9
<i>Calluna vulgaris</i>	7,2	7,1	6,5	6,0	7,8	8,6	7,9	7,8
<i>Empetrum nigrum</i>	2,1	2,1	2,1	2,1	7,7	8,0	8,3	9,3
<i>Vaccinium myrtillus</i>	14,1	13,7	12,6	12,8	13,4	12,0	11,9	12,1
<i>V. uliginosum</i>	14,3	13,6	11,3	10,9	26,2	23,8	24,9	27,1
<i>V. vitis-idaea</i>	21,5	20,4	18,1	18,1	18,6	18,6	19,0	21,1
<i>Pinus sylvestris</i> juv.	1,8	1,8	2,7	2,9	2,4	2,1	2,1	1,9
<i>Picea abies</i> juv.	4,7	4,7	3,0	3,0	2,0	2,0	2,0	2,0
<i>Pinus</i> frøpl. < 1 år	1,7	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0
<i>Betula pubescens</i> juv.	-	-	-	-	1,0	1,0	1,0	1,0
<i>Pleurozium schreberi</i>	25,0	25,0	23,1	22,3	24,6	24,7	17,2	15,3
<i>Dicranum polysetum</i>	34,3	34,3	29,7	28,4	26,1	24,8	9,1	4,6
<i>D. polysetum</i> , brun	-	4,5	5,1	5,0	-	7,3	16,0	8,2
<i>D. scoparium</i>	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0
<i>D. spurium</i>	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0
<i>D. fuscescens</i>	-	-	-	-	1,0	1,0	1,0	1,0
<i>Ptilidium ciliare</i>	1,6	1,6	1,6	1,4	1,2	1,2	1,2	1,0
<i>Polytrichum formosum</i>	5,5	5,3	4,4	2,5	1,5	1,8	1,3	1,0
<i>Polytrichum</i> , brun	-	6,8	5,9	2,7	-	1,0	1,7	1,0
<i>P. juniperinum</i>	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0
<i>Pohlia nutans</i>	1,3	1,3	1,3	1,3	1,0	1,0	1,0	1,0
<i>Barbilophozia barbata</i>	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0
<i>Brachythecium reflexum</i>	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0
<i>Sphagnum nemoreum</i>	-	-	-	-	7,5	7,5	4,0	4,0
<i>Cladina rangiferina</i>	5,7	5,8	5,9	5,5	8,9	8,8	8,8	7,4
<i>C. arbuscula</i>	2,2	2,2	2,2	2,2	3,2	2,7	2,7	2,5
<i>Cladonia</i> total	1,3	1,4	1,4	1,3	3,3	3,2	3,2	3,2
<i>C. sulphurina</i>	1,4	1,4	1,4	1,4	1,6	1,6	1,6	1,6
<i>C. dilatata</i>	1,6	1,6	1,6	1,6	2,9	2,5	2,5	2,5
<i>C. deformis</i>	1,3	1,3	1,3	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0
<i>C. grayi</i>	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0
<i>C. merochlorophaea</i>	1,0	1,0	1,0	1,0	1,1	1,3	1,3	1,3
<i>C. cornuta</i>	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0
<i>C. crispata</i>	1,0	1,0	1,0	1,0	1,3	1,3	1,3	1,3
<i>C. furcata</i>	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0
<i>C. bacillaris</i>	1,0	1,0	1,0	1,0	-	-	-	-
<i>C. pyxidata</i>	1,0	1,0	1,0	1,0	-	-	-	-
<i>C. bellidiflora</i>	-	-	-	-	1,7	1,0	1,0	1,0
<i>C. digitata</i>	-	-	-	-	1,0	1,0	1,0	1,0
<i>C. squamosa</i>	-	-	-	-	-	1,0	1,0	1,0
<i>C. verticillata</i>	-	-	-	-	1,0	1,0	1,0	1,0
<i>Deschampsia flexuosa</i>	-	-	-	1,0	-	-	-	1,0

Konklusjoner

Behandlingene av furubestandet har gitt følgende resultater over tre vekstsesonger. Det er ingen effekter av kalking eller dolomittbehandling (3000 kg/ha) på greinparametre, nedbørskjemi og nålekjemi. Kalkbehandlingen svidde de få og små flekkene

med *Sphagnum nemoreum* som fantes. Etter vitaliseringsgjødslingen og optimalgjødslingen fulgte det sviing på lyng og særlig synlig ble det på de to viktigste mosene, *Dicranum polysetum* og *Pleurozium schreberi*. En hadde her en varig nedgang i dekning av disse mosene. *Cladina*- og *Cladonia*-arter er lite

påvirket av gjødslingen. Det samme har hittil lyngartene vært. Det ser ut til at gjentatt nitrogengjødsling i løpet av tre vekstsesonger får nitrofile arter til å etablere seg i et heilt "fremmed" skogsystem.

På bestandet ble det etterhvert en økning i grunnflatesum på optimalleddet i forhold til de øvrige behandlingene, mens dolomitleddet og kalkingsleddet ikke ga respons, noe som er som forventet i forhold til nærliggende undersøkelser forøvrig i Norden. For å følge utviklingen av stammeproduksjonen på feltet trengs lenger tid.

Også nåle- og kvistbiomassen (målt pr grein) viser respons på optimalgjødslingen. Det økte strøfallet på behandling 6 viser at trærne her nå kvitter seg med mer av ineffektiv gammel nålemasse i forhold til de øvrige behandlingene. Størrelsen på nålene i strøet er foreløpig upåvirket av behandlingene. Det er først i det kjemiske innholdet i nålene en kan spore virkning av vitaliseringsgjødslingen. Det er positivt at det kjemiske innholdet i strøfallet endres da dette etter hvert vil ha en langsiktig positiv effekt på omsetningen av næringsstoff i strø. Behandling 5 til 7 fører også til økning av sirkulasjonen av kalium via gjennomfallende nedbør. I forhold til lister over minimumsnivåer av en rekke næringsstoff i nåler ser det ut som om det er nødvendig med mitalitetsgjødsling på forsøksfeltet for å bedre næringsstilstanden for trærne.

Litteratur

- Anonym 1984. Naturgeografisk regioninndeling i Norden. - Nordiska ministerrådet. 289 s. + bilag.
- Anonym 1994. Norske meteorologiske institutt (data fra). - I Abrahamsen, G., Stuanes, A.O. & Tveite, B. (red.) Long-term experiments with acid rain in Norwegian forest ecosystems. Ecological Studies 104. New York.
- Andersson, F. & Persson, T. 1988. Liming as a measure to improve soil and tree condition in areas affected by air pollution. - Statens naturvårdsverk Rapp. 3518: 1-131.
- Aronson, J.A. 1995. Långsam alkalisering av skogsmark. - Skogsstyrelsen Rapp. 1995-5: 1-35.
- Aune, E.I., Dahl, E. & Loes, A.K. 1989. Comparisons of forest soils in relation to acid precipitation in Central Norway, South Norway and Schwartzwald in West Germany. - Medd. Norsk Inst. Skogforsk. 42: 133-146.
- Berge, F. 1979. Kiselalger og pH i innsjøer i Agder og Hordaland. - SNSF-prosjektet, IR 42/79:1-64.
- Bjørnstad, O.N. 1991. Changes in forest soils and vegetation in Søgne, southern Norway, during a 20 year period. - Holarctic Ecol. 14: 234-244.
- Bobbink, R., Boxman, D., Fremstad, E., Heil, G., Houdijk A. & Roelofs, J. 1992. Critical loads for nitrogen eutrophication of terrestrial and wetland ecosystems based upon changes in vegetation and fauna. - Nord 1992-41: 111-159.
- Brække, F.H. 1994. Diagnostiske grenseverdier for næringselementer i gran- og furunåler. - Aktuelt fra skogforsk. 1994-5: 1-11.
- Dahl, E. 1988. Acidification of soils in the Rondane mountains, South Norway, due to acid precipitation. - Økoforsk Rapp. 1988-1: 1-53.
- Dirkse, G.M. 1993. Effects of fertilization and liming on pine forest undergrowth in areas with high and low levels of atmospheric nitrogen deposition. - s. 168-189 i van Dobben, H.F. (red.) Vegetation as a monitor for deposition of nitrogen and acidity.
- Dise, N.B. & Wright, R.F. 1995. Nitrogen leaching from European forests in relation to nitrogen deposition. - Forest Ecol. Manage. 71: 153-161.
- Ericsson, T. & Göransson, A. 1994. De nye næringsbristerna. - Skog & Forskning 1994-2: 30-32.
- Falkengren-Grerup, U. 1987. Long-term changes in forest soils in southern Sweden. - Environ. Pollut. 43: 79-90.

- Falkengren-Grerup, U. & Tyler, G. 1991. Dynamic floristic changes of Swedish beech forest in relation to soil acidity and stand management. *Vegetatio* 95: 149-158.
- Hallbäck, L. & Tamm, C.O. 1986. Changes in soil acidity from 1927 to 1982-84 in a forest area in South-West Sweden. - *Scand. J. For. Res.* 1: 219-232.
- Haugbotn, O. 1973. Nedbørsundersøkelser i Sarpsborgdistriktet og undersøkelser over virkninger av forsurende nedfall på jordas kjemiske egenskaper. - *Avhandl. Ås.* 151 s.
- Hofmann, G. 1987. Vegetationsänderungen in Kiefernbeständen durch Mineraldüngung - *Hercynia* 24: 271-278.
- Krog, H., Østhagen, H. & Tønsberg, T. 1980. Lavflora. Norske busk- og bladlav. Universitetsforlaget, Oslo. 312 s.
- Lid, J. & Lid, D. 1994. Norsk flora. - Det norske samlaget, Oslo. 1014 s.
- Liljelund, L.-E., Lundmark, J.-E., Nihlgård, B., Nohrstedt, H.Ø. & Rosen, K. 1990. Skogsvitalisering - kunnskapsläge og forskningsbehov. - Statens naturvårdsverk Rapp. 3813: 1-129.
- Linder, S. & Bergh, J. 1996. Næringsoptimering. - *Faktaskog 1996-4*. Sveriges lantbruksuniversitet. 4 s.
- Løbersli, E. M. & Steinnes, E. 1988. Metal uptake in plants from a birch forest area near a copper smelter in Norway. - *Water Air Soil Pollution* 37: 25-39.
- Nihlgård, B. 1990. Svenska skogsträds vitalitet och näringstillstånd. Stressympton och orsakssamband. - s. 45-70 i Liljelund, L.-E., Lundmark, J.-E., Nihlgård, B., Nohrstedt, H.Ø. & Rosen, K. 1990. Skogsvitalisering - kunnskapsläge og forskningsbehov. Statens naturvårdsverk Rapp. 3813: 1-129.
- Nilsen, P. 1994. Tiltak mot forsurening av skog. - *Skogforsk. NISK-IFS/NLH.* 1994-4: 1-142.
- Norstedt, H.-Ö., Sikström, U. & Ring, E. 1993. Experiments with vitality fertilization in Norway spruce stands in southern Sweden. - *SkogForsk Rep.* 2: 1-38.
- Nygaard, P. H. & Abrahamsen, G. 1991. Effects of long-term artificial acidification on the ground vegetation and soil in a 100 year-old stand of Scots pine (*Pinus sylvestris*). - *Pl. Soil* 131: 151-160.
- Nygaard, P. H. & Ødegaard, T. 1993. Langsiktige effekter av nitrogengjødsling på vegetasjon og jord i barskog. - *Rapp. Skogforsk. NISK-IFS/NLH* 1993-26: 1-24.
- Nyholm, E. 1956. Illustrated moss flora of Fennoscandia. II. *Musc.* - Gleerup, Lund. 559 s.
- Parker, G.G. 1983. Throughfall and stemflow in the forest nutrient cycle - s. 57-133 i Macfadyen, A. & Ford, E.D. *Advances in ecological Research* 13. Academic Press, London.
- Persson, T. 1988. Effects of acidification and liming on soil biology. - s. 53-70 i Anderson, F. & Persson, T. (red.) *Liming as a measure to improve soil and tree condition in areas affected by air pollution*. Statens naturvårdsverk Rapp. 3518.
- Pettersen, F. 1994a. Predictive functions for impact of nitrogen fertilization on growth over five years. - *SkogForsk Rep.* 3: 1-56.
- Pettersen, F. 1994b. Tilvæxtøkningen efter kvävegjødsling den samme i dag som for 30 år sedan. - *SkogForsk Rep.* 9: 1-4.
- Popovic, B. & Andersson, F. 1984. Markkalving och skogsproduksjon. - Statens naturvårdsverk PM 1792: 1-107.
- Rodenkirchen, H. 1992. Effects of acidic precipitation, fertilization and liming on the ground vegetation in coniferous forests of southern Germany. - *Water Air Soil Pollution* 61: 279-294.
- Røsberg, I. 1995. Prosjekt III: Effekter av miljøtiltak på skogøkosystem. - s. 4-8 i Nilsen, P. (red.) *FoU-programmet "Miljøtiltak i skog"*. Årsmelding 1994. Aktuelt fra skogforsk. 1995-5.
- Skjelkvåle, B. L. (red.) 1995. Overvåking av langtransportert forurenset luft og nedbør. Årsrapport 1994. - *Statlig program for forureningsforskning Rapp.* 628: 1-282.
- Steinnes, E., Flaten, T.P., Varskog, P., Låg, J. & Bølviken, B. 1993. Acidification status of Norwegian forest soils as evident from large scale studies of humus samp-

- les. - *Scand. For. Res.* 8: 291-304.
- Tamm, C.O. 1991. Nitrogen in terrestrial ecosystems. - *Ecological Studies* 81. New York.
- Tveite, B., Abrahamsen, G. & Huse, M. 1994. Trees: Nutrition. - s. 140-179 i Abrahamsen, G., Stuanes, A.O. & Tveite, B. (red.) Long-term experiments with acid rain in Norwegian forest ecosystems. *Ecological Studies* 104. New York.
- Tveite, B., Abrahamsen, G. & Huse, M. 1994. Trees: Growth. s. 180-203 i Abrahamsen, G., Stuanes, A.O. & Tveite, B. (red.) Long-term experiments with acid rain in Norwegian forest ecosystems. *Ecological Studies* 104. New York.
- Tørseth, K. & Pedersen, U. 1994. Deposition of sulphur and nitrogen components in Norway 1988-1992. - *NILU OR* 1994-16: 1-32.
- Ulrich, B. 1989. Effects of acidic precipitation on forest ecosystems in Europe. - s. 189-271 i Adriano, D.C. & Johnson, A.H. (red.) *Acidic precipitation 2, Biological and ecological effects*. Springer-Verlag. New York.
- van Bremen, N. & van Dijk, H.F.G. 1988. Ecosystem effects of atmospheric deposition of nitrogen in the Netherlands. - *Environ. Pollut.* 54: 249-274.
- Wright, R. & Snekvik, E. 1978. Acid precipitation: chemistry and fish populations in 700 lakes in southernmost Norway. - *Verh. Internat. Verein. Limnol* 20: 765-775.
- Økland, R. H. 1995. Changes in the occurrence and abundance of plant species in a Norwegian boreal coniferous forest, 1988-1993. - *Nord. J. Bot.* 15: 415-438.
- Aamlid, D. 1994. Forurensinger i skog. Analyser av nedbør på intensivt overvåkede forskningsflater i 1993. - *Rapp. fra Skogforsk.* 94-19: 1-21.

Forholdet mellom mikro- og meso-skala gradienter i et morenelandskap, Bødalen i Sør-Norge

Ole R. Vetaas

Sammendrag

Vetaas, O.R. 1997. Forholdet mellom mikro- og meso-skala gradienter i et morenelandskap, Bødalen i Sør-Norge. - NTNU, Vitensk.mus. Rapp. bot. Ser. 1997-1: 119.

Tradisjonelt har vegetasjonsøkologiske analyser sammenlignet likheter eller forskjeller mellom (i) analyseruter, (ii) grupper av ruter og (iii) arts-assosiasjoner. I dette arbeidet (Vetaas innsendt) har jeg forsøkt å sammenligne floristiske gradienter basert på ulike analyseruter med felles artsinventar.

De botaniske data består av 62 taksa innsamlet på fem daterte endemorener dannet etter den 'lille istid', som kuliminerte i 1750 (Vetaas 1986, 1994). Fem mikro-skala gradienter er basert på data fra transekter (2-3 stykker) fra hver av de fem endemorenene. Meso-skala gradienten er basert på enkeltruter (114) fra alle moreneryggene.

Artsgradientene ble ordnet ved hjelp av korrespondanseanalyse (KA). Denne teknikken lager den samme artsgradienten (ordinasjonsaksen) for matriser der artene er rekker og rutene er kolonner eller vice versa. Dette muliggjør en sammenligning av artsrekkefølgen mellom to gradienter med felles arter.

Spearman's rank-korrelasjon og Monte Carlo permuteringstest ble brukt for å finne graden av ulikhet/likhet mellom gradientene fra mikro-skala med meso-skala gradienten. Rank-korrelasjoner ble gjort mellom suksesjonsgradienten hvor mikro-skala variasjonen var eliminert statistisk og (i) de fem romlige mikro-skala gradientene samt (ii) en syntetisk gradient av alle transektene hvor variasjonen mellom morenene (tid) ble eliminert statistisk. I Monte Carlo-testen ble suksesjonsgradient brukt som en 'forklarende variabel' i kanonisk KA av hver av mikro-skala datasettene.

De to metodene gav lignende resultat. Likheten mellom vegetasjonssoneringen på morenryggene og suksesjonsgradient var minst for den eldste og yngste morenen. For den eldste var ikke likheten signifikant. Her er det utviklet et kronedekke av bjørk, og de mikro-klimatiske forskjellene generert av eksposisjonen mot brevinden er delvis eliminert.

Likheten var størst for morener med midlere alder som i tillegg har høy mikrotopografisk profil og der mange av suksesjons-stadiene er til stede. Det siste skyldes variasjon i eksponering og faktorer som samvarierer med den, til eksempel snødybde, vekstseson, fuktighet og temperatur.

Fordelingen av livsformer i suksesjonsgradienten (urter, kryptogamer, krypbusker, dvergbusker, busker og trær) er gjenspeilt i gradienten fra lite til mye eksponering på hver enkelt morene. Dog avviker lav og urter en del.

De romlige mikro-gradientene fra hver enkelt morene kan i ulik grad gjenspeile hele suksesjonsgradienten. Det kan tolkes som en form for økologisk selv-likhet, hvor ungt og gammelt substrat representerer henholdsvis eksponerte og beskyttede habitater.

Ole R. Vetaas, Universitet i Bergen, Botanisk Institutt, Allégt. 41, 5007 Bergen

Litteratur

Vetaas, O. R. 1986. *Økologiske faktorer i en primærsuksesjon på daterte endemorener i Bødalen, Stryn*. - Thesis, Univ. Bergen, Norway.

Vetaas, O. R. 1994. Primary succession of plant assemblages on a glacier foreland - Bødalsbreen, southern Norway. - J. Biogeogr. 21: 297-308.

Vetaas, O. R. (innsendt) The relationships between species gradients in a primary succession. - J. Veg. Sci.

Horisontale gradienter i ekstremrabbar frå innland til kust ved Sognefjorden

Idar Reistad

Referat

Reistad, I. 1997. Horisontale gradienter i ekstremrabbar frå innland til kust ved Sognefjorden. - NTNU Vitensk.mus. Rapp. bot. Ser. 1997-1: 120-125.

Dette arbeidet går ut på å undersøkje ein horisontal (geografisk/klimatisk) gradient i lavrike ekstremrabbar frå innlandet mot kysten i fjellet langs Sognefjorden. Fem geografisk skilde områder er samanlikna for å sjå på kva endring som skjer med vegetasjonen. Resultata viser at lavdominansen avtek sterkt når ein nærmar seg dei nedbørsrike kystfjella og at det er andre artar av lav som dominerar vest i gradienten enn i aust. I aust kan ein kalla dei for lavrike *Cetraria nivalis/Cladonia mitis*-heier og i vest for moserike *Racomitrium lanuginosum/Cladonia uncialis/C.arbuscula*-heier. Eit anna interessant trekk er at i vest finst stort sett berre *Cladonia arbuscula* medan i aust dominerar *Cladonia mitis*, men problemet med desse to artane er at taksonomien til dei er vanskeleg. Det er heller lite endring når det gjeld høgare planter. Årsaka bak denne endringa er truleg ein sterk klimatisk gradient, med stor ulikskap i vinterklima og uttørking av rabben sumarstid.

Idar Reistad, Universitetet i Bergen, Botanisk institutt, Allégt. 41, 5007 Bergen.

Abstract

Reistad, I. 1997. Horizontal gradients in exposed ridge vegetation from inland to coast along the Sognefjord. - NTNU Vitensk.mus. Rapp. bot. Ser. 1997-1: 120-125.

This work aims to investigate a horizontal (geographical/climatic) gradient in lichen-dominated exposed ridges from east to west in the mountains near the Sognefjorden. Five different geographical areas were compared. The results show that the lichen-dominated ridges decrease strongly when going from east to more precipitation-rich coastal mountains in the west, and other species of lichen dominant in the western than eastern part of the gradient. In the east the ridges are lichen-dominated *Cetraria nivalis/Cladonia mitis* and in west mosses-dominated *Racomitrium lanuginosum/Cladonia uncialis/C. arbuscula*. It is also interesting that the two *Cladonia* species, *C.arbuscula* dominate in west and *C. mitis* in east respectively, but there is some difficulty in separating the species. There is little change in vascular plants from east to west. The reason for the change of cryptogams is probably a strong climatic gradient with great difference in winter climate and drying up the ridges during the summer.

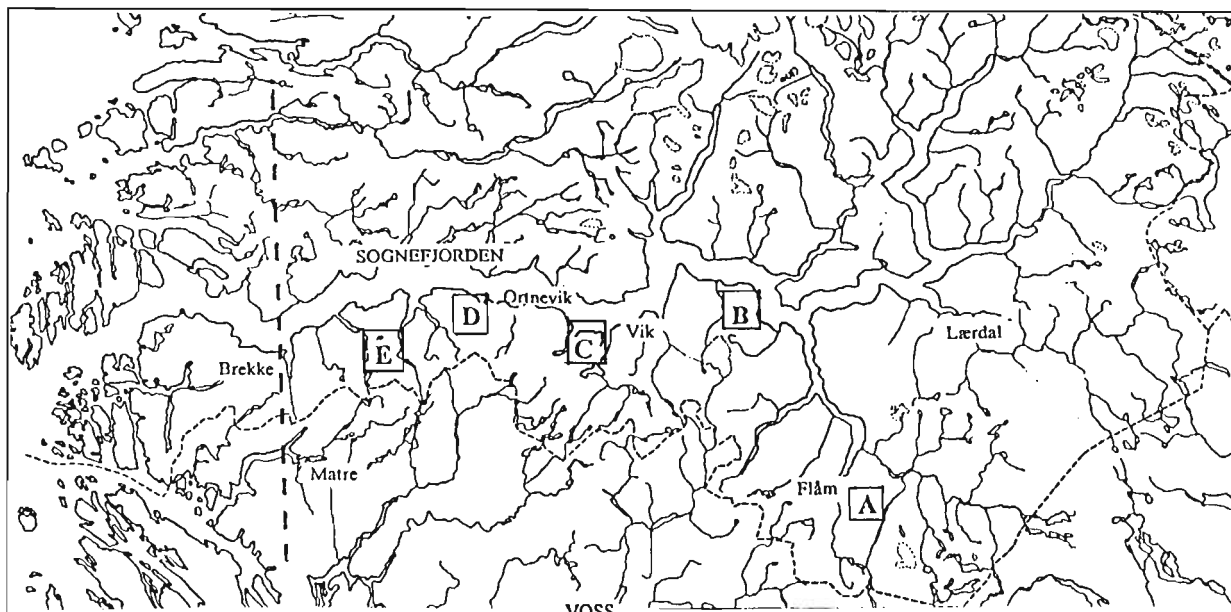
Idar Reistad, University of Bergen, Department of Botany, Allégt. 41, N-5007 Bergen, Norway.

Innleiing

Mi hovedfagsoppgåve går ut på å undersøkje horisontale gradientar i ekstremrabbar frå innlandet mot kysten i fjellet langs Sognefjorden. Det er gjort mange arbeider på å skildra og forklara den vertikale fordelinga av plantesamfunn i alpine områder, spesielt med tanke på rabb - snøleie. Derimot er det relativt få arbeider om horisontal differensiering (geografiske gradientar). Ein som har gjort eit større arbeid på dette området er Matti Haapasaari (1988) på heityper i Nord-Skandinavia. Han skriv: «Moreover, only few works on the plant sociology of true mountain vegetation of Fennoscandia deal with an

area large enough to allow any treatment of longitudinal variation within the vegetation zones». Eg har prøvt å sjå på den vegetasjonsmessige variasjonen både kvantitativt og kvalitativt, samt målt ulike miljøvariablar i fem delområder på sørsida av Sognefjorden.

Kriterie for val av område var at dei skulle ha god dekning av lavrabbar. For å finna slike områder vart det nytta flybilder i målestokk 1 : 40 000. Figur 1 viser dei 5 delområda A, B, C, D og E i aust - vest gradienten. Inntrykket etter feltarbeidet er at mengda av godt utvikla lavrabbar avtek sterkt når ein



Figur 1. Dei fem delområda A-E i aust - vest gradienten. Stipla strek indikerar nedbørsmaksimum.

nærmar seg nedbørsmaksimum (på kartet teikna inn som ein tjukk stipla strek). Kvantifisering av lavrabb-dekninga er imidlertid ikkje ein del av denne oppgåva.

Det er altså ein kraftig klimatisk gradient langs Sognefjorden, spesielt når det gjeld nedbør. Brekke i Sogn har 3575 mm gjennomsnittleg årsnedbør medan Lærdal berre har 491 mm. Dei fleste nedbørstasjonane finn ein imidlertid i låglandet. Dessutan ligg dei stasjonane med lågast nedbør i le av høge fjell. Nedbørsregimet i fjellet kan difor vera heilt annleis enn nede ved fjorden (Førland 1979).

Metodar

Det vart valgt ut tilfeldige ruter på 1 x 0,33 m for vegetasjonsanalyse. Prosent dekning av artane vart notert. Kriteriet for rutevalg var at dei skulle innehalda minst ein av vindlavartane *Alectoria nigricans*, *A. ochroleuca* og *Bryocaulon divergens*. Desse er gjerne rekna for å vera karakteristiske for ekstremrabbane. For kvar rute vart det teke jordprøver og helling, eksposisjon, høgde over havet (seinar rekna ut til høgde over skoggrensa) vart målt. Topografisk plassering, dvs om rabben låg sør eller nordvendt, vart og notert. Helling, eksposisjon og

breiddegrad vart brukt for å rekna ut solar radiasjonsindeks (Oke 1987).

Numeriske metodar som er nytta er PCA og RDA-ordinasjon, og desse er gjort i programmet CANOCO (versjon 3.12) (ter Braak 1990a, 1990b). Begge er ordinasjonsmetodar bygd på ein lineær responsmodell mellom artane og miljøet. Sidan 1. aksen i DCA (detrended by segment) hadde eit standardavvik på 2,174 (tabell 2), var det like naturleg å velja PCA/RDA istaden for CA/CCA. Dessutan er PCA/RDA bygd på kjende statistiske metodar. PCA er indirekte ordinasjon og miljødataene er såleis ikkje med i ordinasjonen. I alt 11 miljøvariablar er med i den direkte ordinasjonen (RDA). Desse er vist i tabell 1. Det vart og kjørt ein Monte Carlo permuteringstest (199 permuteringar) for å sjå om miljøvariablane var statistisk signifikant med hensyn på artsaksane (p -verdi $< 0,01$) (ter Braak 1990b). Logaritmetransformering av artsdataene ($\ln(a + c)$) samt for miljøvariablane Ca, Mg, Na og K er gjort på grunn av deira skeive fordeling.

Resultat

Monte Carlo-testen viste at berre variablane geografi, høgde over skoggrensa, berggrunn og glødetap var signifikante. Berggrunn viste

Tabell 1. Miljøvariablar brukt i ordinasjonen med forkortingar, datatype og einingar.

Forkorting	Datatype	Eining	Miljøvariabel
H.o.s.	Kontinuerleg	m over skoggrensa	Høgde over skoggrensa
Topo	Nominell 1/0	-	Topografi
Geogr	Rangering 1,2,3,4,5	-	Geografi
Berg	Nominell 1/0	-	Berggrunn
RI	Kontinuerleg	-	Solar Radiasjons Indeks
Gl.tap	Kontinuerleg	% av tørrvekt	Glødetap
pH	Kontinuerleg	-	pH i jordprøver
Mg	Kontinuerleg	ppm	Konsentrasjon av Mg ⁺⁺ i jorda
Na	Kontinuerleg	ppm	Konsentrasjon av Na ⁺ i jorda
Ca	Kontinuerleg	ppm	Konsentrasjon av Ca ⁺⁺ i jorda
K	Kontinuerleg	ppm	Konsentrasjon av K ⁺ i jorda

ved partiell ordinasjon å ha høg covariasjon med geografi, høgde over skoggrensa og jordvariablane (pH, glødetap, Ca, Mg, Na, K). Stadfesting av dette finn ein i tabell 2, der eigenverdien for 1. aksene fell svært lite når ein reduserar talet på miljøvariablar. Eigenverdien for 1. aksene er 0,138 med alle 11 variablane, 0,132 med berre 4 variablar (H.o.s., Geogr, Berg og Gl.tap) og 0,130 med berre tre variablar (H.o.s., Geogr, Gl.tap) Av dei miljøvariablane som er med i ordinasjonen (RDA), ser det ut som om geografi, høgde over skoggrensa og glødetap forklarar mest av den biologiske variasjonen i datasettet.

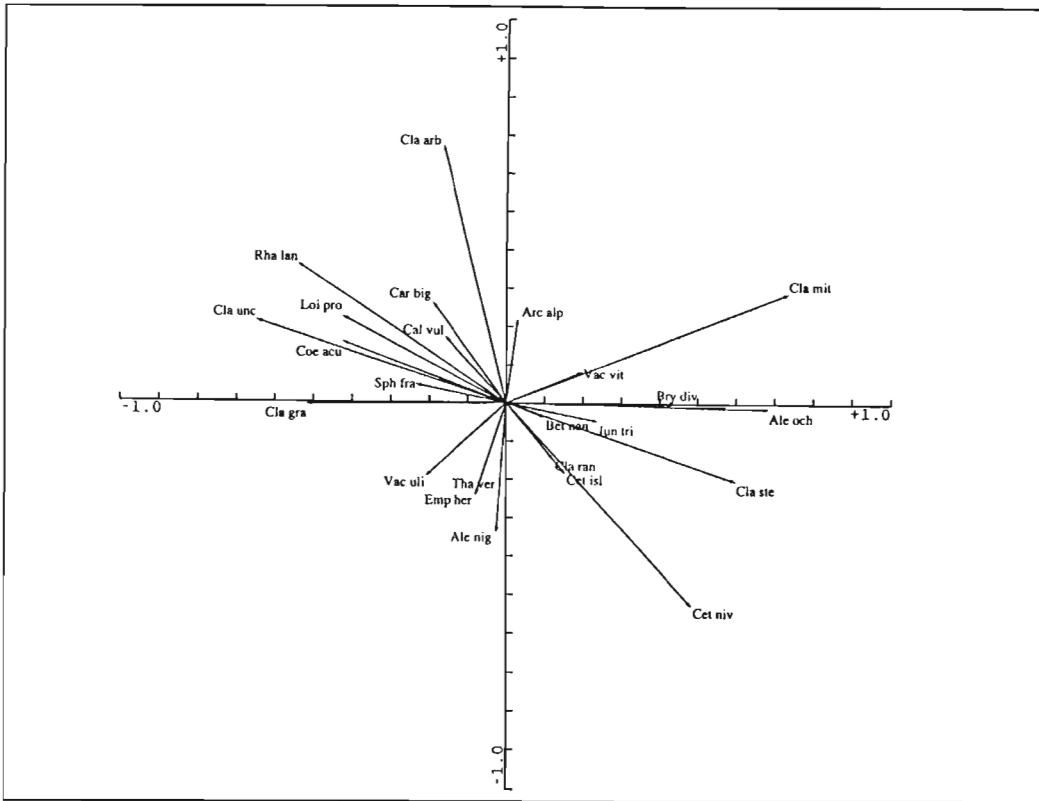
PCA-ordinasjonen (figur 2) viser at 1. aksene kan tolkast som ein geografisk/høgde over skoggrensa-gradient, altså ein «aust - vest» gradient. *Racomitrium lanuginosum*, *Carex bigelowii*, *Loiseleuria procumbens*, *Cladonia gracilis*, *C. uncialis*, *Coelocaulon aculeatum* ser ut til å ha større dominans i vest, medan *Alectoria ochroleuca*, *Bryocaulon divergens*, *Cetraria nivalis*, *Cladonia mitis* og *C. stellaris* dominerar mest i aust. *Cladonia arbuscula* er og litt «vestleg», men er tydeleg meir korrelert med 2. aksene.

I RDA-ordinasjonen (figur 3) er det meir tydeleg at det er 1. aksene som er hovedgradienten. Geografi korrelerar best med 1. aksene, medan høgde over skoggrensa og gløde-

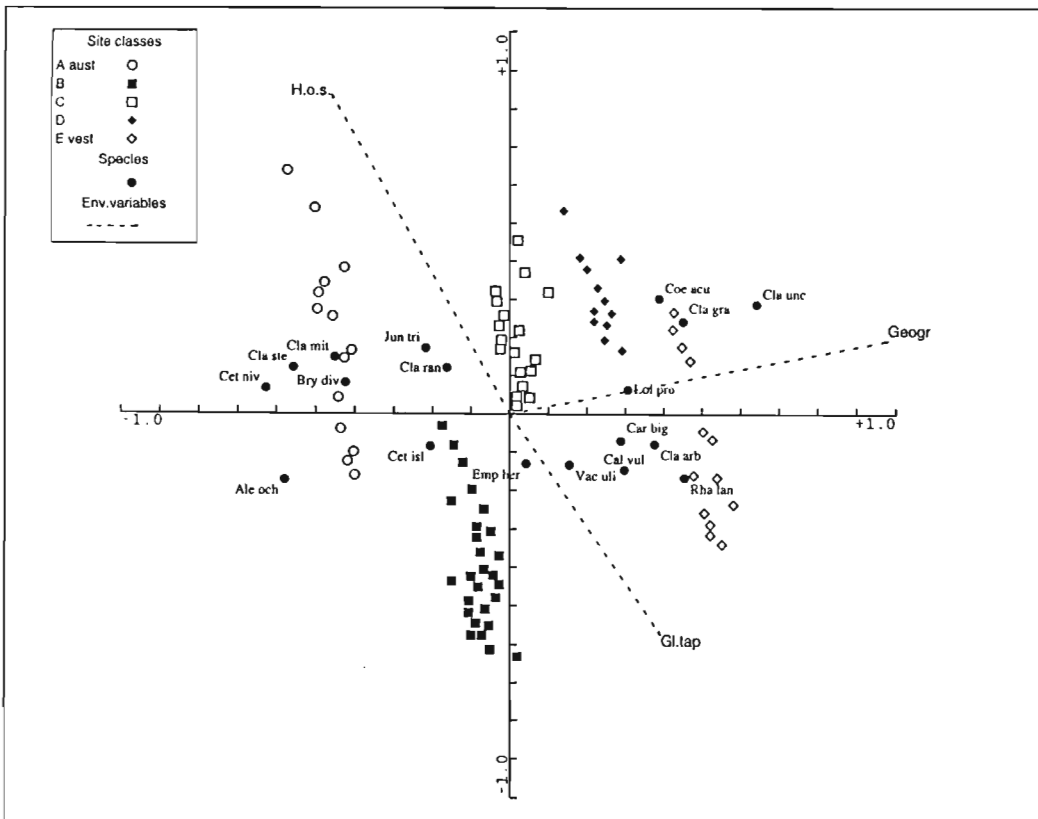
Tabell 2. Resultat frå DCA, PCA og RDA-ordinasjon for dei fire første aksane. E.v. = eigenverdi, % = kumulativ variansprosent av artsdataene, SD = lengda på gradientane målt i standardavvik, r = artar/miljø korrelasjon.

Aksar		1	2	3	4
DCA	E.v.	0,174	0,099	0,064	0,053
	%	14,7	23,2	28,6	33,1
	SD	2,174	1,505	1,495	1,459
PCA	E.v.	0,181	0,146	0,096	0,087
	%	18,1	32,7	42,3	51,0
RDA (11 milj.var.)	E.v.	0,138	0,47	0,032	0,019
	%	13,8	18,4	21,6	23,6
	r	0,885	0,636	0,673	0,513
RDA (4 milj.var.)	E.v.	0,132	0,032	0,026	0,008
	%	13,2	16,5	19,1	19,9
	r	0,870	0,532	0,596	0,380
RDA (3 milj.var.)	E.v.	0,130	0,027	0,016	-
	%	13,0	15,6	17,2	-
	r	0,865	0,630	0,379	-

tap korrelerar best med 2. aksene. På figuren er både rutene, artane og dei tre viktigaste miljøvariablane vist. Dei fem delområda er godt skilde i ordinasjonsdiagrammet. Når dei er det, er dette først og fremst med tanke på dekninga av artane. Dei fleste artane er gjennomgåande, dvs dei finst i alle fem delområda (med unntak av *Festuca ovina*



Figur 2. PCA ordinasjonsdiagram av artene med hensyn på akse1 og akse 2.



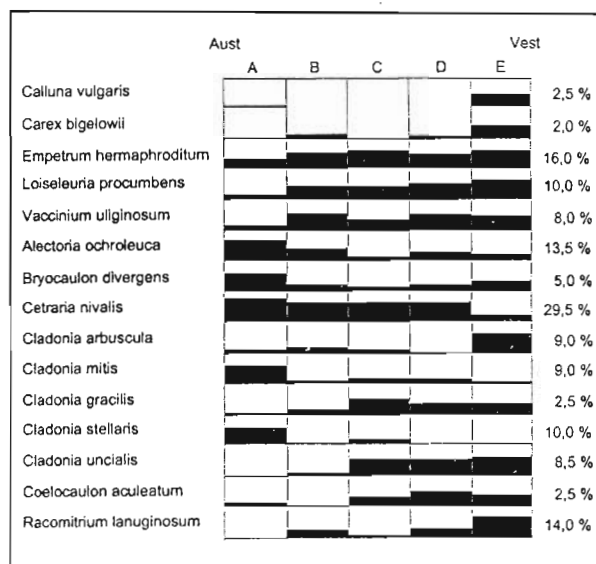
Figur 3. Korrelasjonsbiplott basert på RDA-ordinasjon av dataene. Miljøvariablene er vist som stipplerte piler; H.o.s. = høyde over skoggrensa, Geogr. = geografi, Gl.tap = glødetap.

som berre finst i aust). Ein ser også her at det skil seg ut ei «vestleg» gruppe av artar og ei «austleg» gruppe. Ei samanfating av dekningsprosenten for dei viktigaste artane er vist på figur 4, der A er det austlegaste området og E det vestlegaste området (sjå kart figur 1). Prosenten utfor kvar art viser gjen-nomsnittleg dekningsprosent for det delom-råde med høgast dekning av denne arten, dvs. det delområde med høgast dekning har den høgaste søyla.

Av figur 4 ser ein at *Cladonia stellaris*, *Cetraria nivalis*, *Bryocaulon divergens* og *Alectoria ochroleuca* har høgast dekning i aust, medan *Cladonia uncialis*, *C. gracilis*, *C. arbuscula* og *Racomitrium lanuginosum* har høgast dekning i vest. Dei andre søylene er såleis rekna ut ifrå denne. Figuren viser at både *Empetrum hermaphroditum* og *Vaccinium uliginosum* stort sett er gjennomgåande artar med omlag same dekning i alle delområda. *Carex bigelowii*, *Calluna vulgaris* og *Loiseleuria procumbens* ser og ut til å ha større dekning i vest. Eit generelt trekk er også at mengda av karplanter aukar i vest. Det same gjeld óg for mosane.

Førebels konklusjon

Resultata so langt tyder på at det er ei gradvis endring i vegetasjonen når ein går frå aust til vest i gradienten, vel å merka i den kvantitative skilnaden mellom områda. Størst skilnad er det naturlegvis mellom det austlegaste og det vestlegaste området. Den kvalitative skilnaden er heller liten, dvs. dei aller fleste artane finst både i aust og i vest (med unntak av *Festuca ovina*). Rutene vert splitta rimeleg bra opp av 1. aksens, utan særleg overlapp mellom delområda. Her må ein likevel ta omsyn til den påverknaden miljøvariablar har i høve til fordelinga av rutaene og særleg den sterke geografivariabelen («constrained ordination»). Dette viser at det er 1. aksens som forklarar variasjonen i datasettet best. *Cladonia arbuscula* ser ut til å overta etter *C. mitis*, når ein går frå aust til vest i gradienten. Taksonomien til dei to artane er likevel ikkje så enkel (Ruoss 1987). Det viste seg svært



Figur 4. Relativ dekningsprosent for nokre av artane i dei ulike delområda. Tala utanfor kvar art viser gjennomsnittleg dekning for delområde med høgast dekning. *Calluna vulgaris* har såleis høgast dekning i område E med ei gjennomsnittleg dekning på 2,5 %.

vanskelg å skilja desse to i felt. Det vart difor teke med prøver frå alle rutene for å testa PD-reaksjon. Etter dette enda ein opp med ei «*C. arbuscula*-gruppe», ei «*C. mitis*-gruppe» og ei samlegruppe med både PD+ og PD-reaksjon.

Vindlavartane ser ut til å avta mot vest. Moseandelen og mengda av karplantar aukar i vest medan lavandelen går ned. *Cladonia uncialis* overtek som den dominerande laven medan *Racomitrium lanuginosum* ofte er den dominerande kryptogamen i dei vestlegaste områda. I aust er *Cetraria nivalis* dominerande og denne held seg i områda B, C, og D medan den fell sterkt i område E (figur 4). Den viktigaste miljøvariabelen er geografi (best korrelert med 1. aksens). Høgde over skoggrensa og glødetap er også funne statistisk signifikant (p -verdi $< 0,01$). Berre glødetap vart funne statistisk signifikant av jordvariablane.

Den geografiske variabelen er nok ein samansett variabel der mange faktorar spelar inn. Den sterkaste faktoren her er truleg klima. Få fullstendige klimastasjonar og problemet med å overføra nedbørs- og tem-

peraturmålingar frå desse til mine om-råder i fjellet, gjer det vanskeleg å «splitta opp» denne variabelen. Det hadde difor vore interessant å få målt desse faktorane meir nøyaktigt. Nedbør og temperatur er også viktig når det gjeld snø og istilhøva på rabbane i fjellet om vinteren.

Litteratur

- ter Braak, C.J.F. 1990a. CANOCO - a FORTRAN program for CANOnical COmunity ordination by [partial] [detrended] [canonical] correspondence analysis, and redundancy analysis, version 3.10. - Microcomputer Power, Ithaca, New York. 95 s.
- ter Braak, C.J.F. 1990b. Update notes: CANOCO version 3.10. - Agricultural Mathematics Group, Wageningen. 35 s. (Unpubl.)
- Førland, E.J. 1979. Nedbørens høydeavhengighet. - Klima 2: 3-24.
- Haapasaari, M. 1988. The oligotrophic heath vegetation of northern Fennoscandia and its zonation. - Acta Botanica Fennica 135: 1-219.
- Oke, T. R. 1987. Boundary layers climates. - Methuen & Co, New York. 430 s.
- Ruoss, E. 1987. Species differentiation in a group of reindeer lichens (*Cladonia* subg. *Cladina*). - Bibl. Lichenol. 25: 197-206.

Artsrikdom i forhold til biomasse. Et kort resymé av noen foreløpige resultater

John-Arvid Grytnes

Referat

Grytnes, J.-A. 1997. Artsrikdom i forhold til biomasse. Et kort resymé av noen foreløpige resultater. - NTNU, Vitensk.mus. Rapp. bot. Ser. 1997-1: 126-128.

Artsrikdom for karplanter, moser og lav er brukt som responsvariabler i regresjonsanalyser med biomasse i tillegg til dekning av felt- og bunnsjikt som predikatorvariabler i ni forskjellige områder på Hardangervidda. Dekning av feltsjiktet viste seg å være den beste predikator av de tre for karplanters artsrikdom, mens dekningen av bunnsjiktet forklarte best variasjonen i diversitetet for moser og lav.

John-Arvid Grytnes, Universitetet i Bergen, Botanisk Institutt, Allégt. 41, 5007 Bergen

Abstract

Grytnes, J.-A. 1997. Species richness as predictor of biomass. A short summary of preliminary results. - NTNU, Vitensk.mus. Rapp. bot. Ser. 1997-1: 126-128.

Species richness for vascular plants, bryophytes, and lichens is used as response variables in regression analyses with biomass, cover of the field and bottom layer as explanatory variables in nine different areas on the Hardangervidda. Cover of the field layer was the best predictor for the vascular plant species richness, whereas cover of the bottom layer was the best explanator for the variation in species richness for bryophytes and lichens.

John-Arvid Grytnes, University of Bergen, Department of Botany, Allégt. 41, N-5007 Bergen, Norway

I mitt hovedfag undersøker jeg variasjonen i artsrikdom i forskjellige plantesamfunn på Hardangervidda. I lengre tid har økologer vært interessert i den observerte variasjonen i artsrikdom (Hutchinson 1959, Huston 1994, Palmer 1994), og dette er studert i mange forskjellige samfunn. I mange studier er det blitt vist et unimodalt forhold mellom artsantall og biomasse, og mange teorier prøver å forklare reduksjonen i artsantall ved høy biomasse. Grime (1979) sier at nedgangen i antall arter ved høy potensiell produksjon skyldes at sterkere konkurrenter som har høyt produksjonspotensiale konkurrerer ut svakere arter. Høy biomasse indikerer sterk konkurranse slik at flere arter dukker under. Mitt hovedfagsprosjekt stiller spørsmålet om dette mønsteret fremkommer også i alpine samfunn hvor produksjonen er relativt lav.

Artsrikdom for karplanter, moser og lav ble analysert på ni forskjellige steder sommeren 1994 på den vestlige delen av Hardangervidda. Lokalitetene er kort beskrevet i tabell

1. På hver lokalitet ble et 8 x 6 m stort plot lagt ut, heretter kalt makroplot, og i hvert makroplot ble det lagt ut 107 20 x 20 cm ruter (heretter kalt mikroplot) på en systematisk måte, hvor antall arter for karplanter, moser og lav ble talt opp. Vegetasjonen i mikroplotene ble klippet og biomassen ble tørket og veid. Dette sammen med den estimerte dekningen av både felt- og bunnsjiktet utgjorde de tre variablene som ble brukt til å forklare variasjonen i artsrikdom mellom mikroplotene innenfor hvert makroplot.

Regresjonsanalyse ble utført for å teste eventuelle sammenhenger mellom artsrikhet (responsvariabel) og biomasse (forklaringsvariabel). Til dette ble Generalized Linear Models (McCullagh & Nelder 1989) brukt med en Poisson error-fordeling og en logartmisk link-funksjon.

«Forward selection» ble brukt for å finne den optimale forklaringsmodellen for hver tak-

Tabell 1. Oversikt over makroplotene.

Makroplot	Sted	m o.h.	Kort beskrivelse	Dominerende planter
I	Haukelisæter	1090	Tidlig leside, mye lyng	Empetrum hermaphroditum Loiseleuria procumbens Vaccinium uliginosum
II	Haukelisæter	1040	Tidlig leside, mye lyng	Vaccinium myrtillus Deschampsia flexuosa Empetrum hermaphroditum
III	Bjoreidalen	1160	Bekkeside, mye urter	Nardus stricta Bartsia alpina Ranunculus acris Carex bigelowii
IV	Valldalen	1050	Halvgras-sump	Trichophorum cespitosum Carex flava Molinea caerulea
V	Finse	1440	Dryas-rabb	Dryas octopetala Silene acaulis Carex bigelowii Saussurea alpina
VI	Finse	1280	Bekkeside, mye gras	Anthoxanthum odoratum Deschampsia flexuosa Bistorta vivipara
VII	Finse	1200	Fetene, under vann mye av sommeren	Eriophorum angustifolium Eriophorum scheuchzeri Salix lapponum
VIII	Finse	1230	Snøleie	Salix herbacea Carex nigra
IX	Finse	1210	Bekkeside, mye gras	Deschampsia flexuosa Agrostis capillaris Leontodon autumnalis

songruppe i hvert makroplot. Hver forklaringsvariabel ble testet opp til og med tredje ordens polynom.

Resultatene viser at dekingen av feltsjiktet er den beste forklaringsvariabelen for variasjonen av artsrikdom hos karplanter, mens dekingen av bunnsjiktet er den eneste variabel for antall mosearter, og den beste til å forklare antall lavararter (tabell 2).

I seks av ni makroplot ble det funnet signifikante relasjoner mellom artsrikdom hos karplanter og feltsjiktet (da er makroplot VII ikke regnet som signifikant), og i fire av disse seks er forholdet unimodalt (tabell 2). I de artsfattige makroplotene I og VIII var det et positivt lineært forhold mellom feltsjiktet og antall karplanter. Disse to makroplotene representerer ytterpunktene i rabb/snøleie-gradienten i mitt datasett, hvor VIII er et litt

tidlig fremsmeltet snøleie og I er en noe sent fremsmeltet rabb. I disse to plotene opplever plantene det Grime (1979) vil kalle stress, og produksjonen av biomasse er aldri god nok til at konkurranse vil bli en viktig faktor i disse samfunnene (Grime 1979).

I makroplot III er ingen av de tre forklaringsvariablene signifikante, mens i IV er deking av bunnsjiktet den eneste signifikante variabelen. Dette henger sannsynligvis sammen med et sauetrakk som går gjennom den ene delen av makroplot IV, som gav lavere deking av bunnsjiktet og et lavere antall karplanter.

I de makroplotene hvor noe av variasjonen i artsrikdommen hos moser kunne forklares, er alltid deking av bunnsjiktet den eneste variabelen i den endelige modellen. Dette forhold var signifikant for makroplot III, VI,

Tabell 2. De endelige modellene for hver taksongruppe i hvert makroplot. DF = dekingen av feltsjiktet. DB = dekingen av bunnsjiktet. BIOM = tørrveiet biomasse. n.s = ikke signifikant. Tallene i parentes refererer til hvor mange polynomer som ble brukt til den aktuelle variabelen.

		Biomasse variabler	% forkl
Karplanter	I	DF+DB+DF/DB	0,15
	II	DF(2)	0,26
	III	n.s	
	IV	DB	0,08
	V	BIOM+DF(2)	0,13
	VI	DF(2)	0,12
	VII	DF(2)	0,06
	VIII	DF+BIOM(2)	0,15
	IX	DB(3)+BIOM(3)	0,16
Moser	I	n.s	
	II	n.s	
	III	DB(3)	0,30
	IV	n.s	
	V	n.s	
	VI	DB	0,10
	VII	n.s	
	VIII	DB(3)	0,28
	IX	DB(3)	0,23
Lav	I	DF+DB(3)+DF/DB	0,20
	II	DB(2)	0,04
	III	DB(3)	0,07
	V	DB(2)	0,15
	VI	DB	0,12
	VIII	DF(2)	0,08

VIII og IX, som alle viser en stigende tendens i antall moserarter med økende deking av bunnsjiktet (tabell 2). I tre av de fire makroplotene er tredjeordenspolynomet for bunnsjiktet signifikant, men uten at det rører ved den generelle trenden. Det er derfor

ingenting i mitt datasett som kan understøtte at Grime's hypoteser om konkurranse og nedgang i artsantall gjelder for moser. Tre av makroplotene hadde for få lav til at noen regresjoner kunne gjennomføres (IV, VII og IX), men i de seks gjenværende makroplot viste dekingen av bunnsjiktet seg å være den beste forklaringsvariabelen for antall lavarter. I fem av makroplotene er bunnsjiktets deking med i den endelige modellen, men det er vanskelig å se noe enhetlig mønster mellom makroplotene.

Takk til Einar Heegaard for gjennomlesing og kommentarer og til min veileder John Birks for å være akkurat det.

Litteratur

- Grime, J.P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. - Wiley & Sons. New York.
- Huston, M.A. 1994. Biological diversity. The coexistence of species on changing landscapes. - Cambridge University Press, Cambridge.
- Hutchinson, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia; or why are there so many kinds of animals. - *American Naturalist* 93: 145-159.
- McCullagh, P. & Nelder, J.A. 1989. Generalized linear models. 2nd ed. - Chapman & Hall, London.
- Palmer, M.W. 1994. Variation in species richness: towards a unification of hypothesis. - *Folia Geobot. Phytotax.* 29: 511-530.

Overordnet struktur i nordnorsk havstrandvegetasjon

Reidar Elven

Referat

Elven, R. 1997. Overordnet struktur i nordnorsk havstrandvegetasjon. - NTNU Vitensk.mus. Rapp. bot. Ser. 1997-1: 129-152.

I løpet av årene 1976-95 ble nordnorsk havstrandvegetasjon undersøkt ved at det bl.a. ble tatt ca 7500 vegetasjonsanalyser i ca 2350 bestander fordelt på 1096 lokaliteter i de tre nordnorske fylkene. Datamaterialet er brukt til en subjektiv inndeling i 106 vegetasjonstyper bygd på dominerende og karakteriserende arter. Fellesdata for de 97 typene som er tilstrekkelig dokumentert med ruter og karakterisert er beregnet som midlere prosentdekning. Arter som bare forekommer i 1-3 ruter eller bestander per type (avhengig av antall ruter/bestander i typen) er utelatt. Overordnet struktur i vegetasjonen, bygd på likhet/ulikhet i artssammensetningen, er analysert ved ordinasjon (DCA) og klassifikasjon (UPGMA) på to datasett: ett med binære data (nærvær/fravær) og ett med semi-kvantitative data der produktet av bestandsfrekvens og midlere bestandsdekning er standardisert til en skala fra 1 til 10 for hver vegetasjonstype.

Klassifikasjonen på semi-kvantitative data grupperer vegetasjonstypene på seks hovedgrupper og noen få avvikere. Gruppene går dels på tvers av tidligere, økologisk baserte grupperinger: 1 brakkvass-undervassenger, hyppig oversvømte brakkvass-forstrender og våte pøltyper i brakkvassenger; 2 saline forstrender, nedre saltenger og en type av øvre salteng; 3 strandmyr, brakkvassenger og de fleste øvre saltenger; 4 ustabile tangvoller, tangforstrender og primære sanddyner; 5 mer stabile tangvoller og noen ustabile sanddyner; og 6 etablerte sanddyner og dynetrau. En avviker, *Zostera*-vegetasjon, er trolig representant for en marin vegetasjonsgruppe som ellers ikke dekkes av våre undersøkelser. Klassifikasjonen på binære data viser samme hovedstruktur, men med noen avvik som bl.a. at nordlige øvre saltenger med innslag av subarktiske arter til dels grupperes sammen med saline forstrender og nedre saltenger i gruppe 2. I ordinasjonene fordeles hovedgruppene stort sett i distinkte klynger.

Inndelingene, både i klassifikasjon og ordinasjon, antyder at de viktigste styrende faktorene for den floristiske strukturen er hyppighet i neddykking, salinitet, hydrologi (drenering), substratstabilitet, næringstilførsel (tang), og i noe mindre grad substrattypen. Dette avviker fra gjengse økologiske og plantesosiologiske inndelinger av nordnorsk strandvegetasjon som i stor utstrekning primært vektlegger substrattypen og geografiske forskjeller.

Reidar Elven, Universitetet i Oslo, Botanisk hage og museum, Trondheimsv. 23B, 0562 Oslo

Abstract

Elven, R. 1997. Main structure in North Norwegian seashore vegetation. - NTNU Vitensk.mus. Rapp. bot. Ser. 1997-1: 129-152.

During the years 1976-95 investigations of seashore vegetation were undertaken, comprising e.g. analysis of ca 7500 plots in ca 2350 stands within 1096 localities scattered in the three N Norwegian provinces. The material was used for a subjective separation into 106 vegetation types based on dominating and characterizing species. Common data for the 97 types which are sufficiently documented by plots and characterized are computed as mean percentage cover. Species only found in 1-3 plots or stands per type (dependent upon the number of plots/stands analysed for the type) are omitted. Main structure in the vegetation, based on similarity/dissimilarity in species content, is analysed by DCA ordination and UPGMA classification of two data sets: one with binary data (presence/absence) and one with semi-quantitative data where the products of stand frequency and mean stand coverage are standardized to a range from 1 to 10 within each vegetation type.

The classification based on semi-quantitative data divides the vegetation types upon six main groups and a few outliers. The groups partly deviate from previous, ecologically based groupings: 1 brackish submerged meadows, frequently submerged brackish foreshores, and pools within brackish marshes; 2 saline foreshores, lower salt marshes and a single type of upper salt marsh; 3 shore mires, brackish marshes and most upper salt marshes; 4 unstable driftwalls, drift foreshores, and primary sand dunes; 5 more stabilized driftwalls and some less stable sand dunes; and 6 stabilized sand dunes and dune slacks. One outlier, the *Zostera* type, probably represents a marine vegetation group otherwise not treated in our investigations. The classification based on binary data has the same main structure, but with some differences, e.g. a merging of northern upper salt marshes with subarctic species together with saline foreshores and lower salt marshes in group 2. In the ordinations the main groups from the classification mostly form distinct clusters.

The groupings, in both classification and ordination, suggest that the main factors governing the floristic structure are frequency of inundation, salinity, hydrology (drainage), substrate stability, nutrient influx (drift), and to a lesser degree types of substrate. This differs from the traditional ecological and phytosociological classifications of N Norwegian seashore vegetation which especially emphasize substrate types and geography.

Reidar Elven, University of Oslo, Botanical Garden & Museum, Trondheimsv. 23B, N-0562 Oslo, Norway

Innledning

Havstrandvegetasjon som behandlet her omfatter vegetasjon dominert eller karakterisert av karplanter og jordboende moser og lav. Av praktiske årsaker er alge-vegetasjon og lav/mosevegetasjon på fast berg (strandberg) holdt utafør. Den økologiske rammen er strand i litt vid betydning: arealer som tørregges og neddykkes mer eller mindre regelmessig, og terrestriske arealer som påvirkes så sterkt av saltsprøyt, tangpåleiring eller sanddrift at de får en artssammensetning forskjellig fra andre terrestriske arealer.

I løpet av perioden 1976-95 er et nett av strandlokaliteter i de tre nordnorske fylkene blitt besøkt, karakterisert botanisk og terrengmessig, og vegetasjonen er til dels blitt analysert. Arbeidet ble utført i mange sammenhenger, i hovedsak som forvaltningsrelaterte undersøkelser for de tre fylkene (Finnmark 1978-81, Troms 1981-82, Nordland 1983-87), men dels også som hovedfagsarbeider og som "egenforskning". Totalt deltok ti personer i analysearbeidet: Torbjørn Alm (Nordland), Kari Merete Andersen (Finnmark), Hanne Edvardsen (Nordland og Troms), Reidar Elven (alle fylker), Målfrid Fjelland (alle fylker), Knut Fredriksen (Nordland og Finnmark), Renate Huber (Nordland), Viktor Johansen (alle fylker), Gro Lerengen (Nordland) og Andy Sortland (Nordland).

Det regionale forvaltningsaspektet gjorde at undersøkelse av mange lokaliteter, så jamt spredt som mulig, var en hovedprioritet framfor intensiv undersøkelse av enkeltlokaliteter. Det har ført til bredde framfor dybde-forståelse av den enkelte lokalitet eller den enkelte strandtype. Materialet burde imidlertid kunne gi et grunnlag for analyse av hovedstrukturene i nordnorsk strandvege-

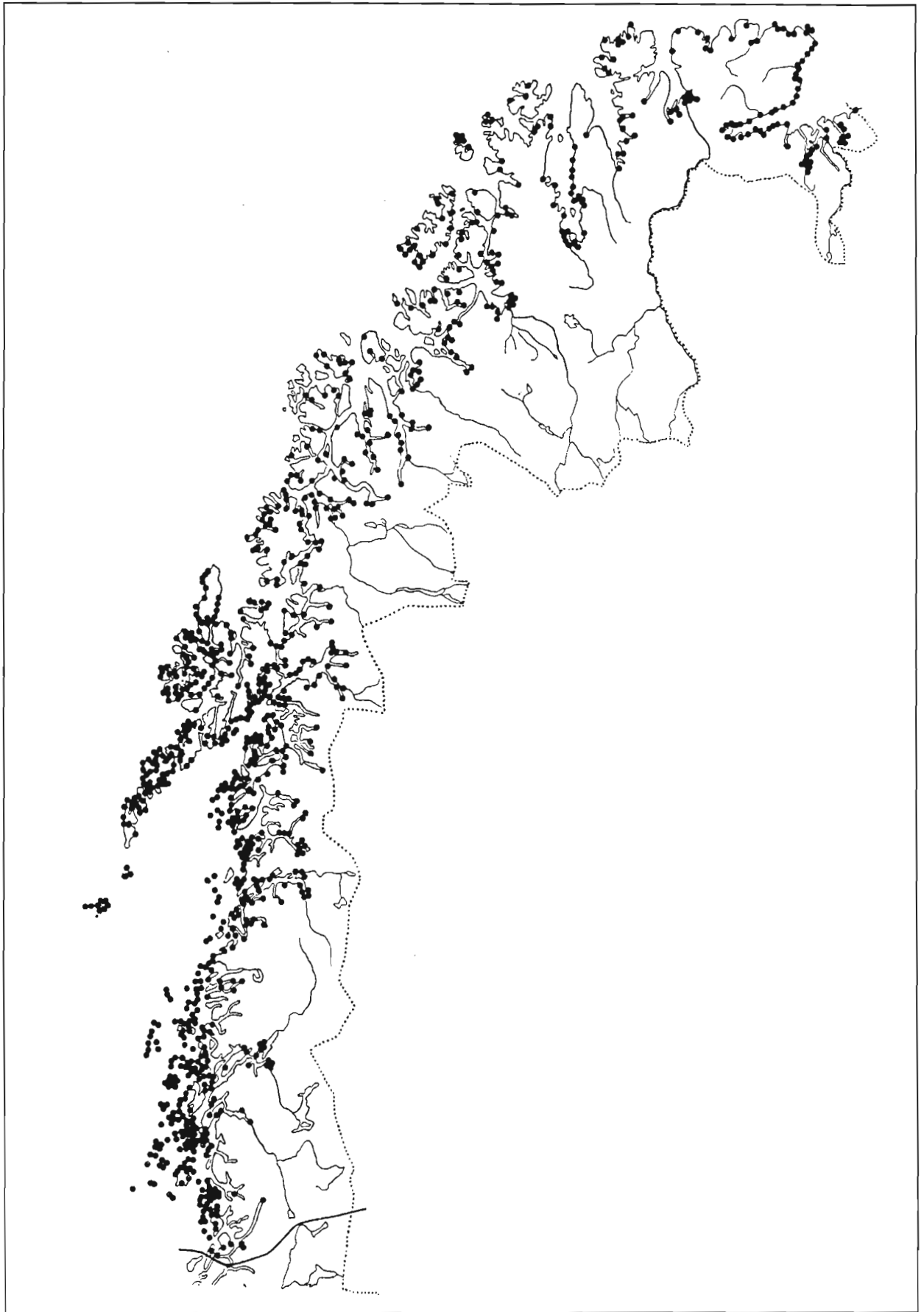
tasjon. Hovedmålet med denne artikkelen er: (1) å gi en oversikt over slike strukturer, bygd på likhet/ulikhet i artssammensetning, (2) å relatere disse til den habitatbaserte inndelingen som ble anvendt i det forvaltningsrettete arbeidet, og (3) å vurdere den relative betydningen av habitat-økologiske og stor-geografiske gradienter.

Materiale og metoder

Totalt omfattet undersøkelsen 1096 lokaliteter, fordelt med 684 i Nordland, 197 i Troms og 215 i Finnmark (figur 1). Alle lokaliteter ble karakterisert økologisk, og vegetasjonstyper (heretter kalt 'typer'), deres relative mengde på lokaliteten, deres plasseringer i habitater og deres innbyrdes sammenhenger (soneringer) ble angitt.

I alt ble 106 typer skilt ut på basis av dominerende og karakteriserende arter og gruppert i habitatklasser (tabell 1). Det er fellesdata for 97 av disse subjektivt utskilte typene som er grunnlaget for analysen nedfor. Resten av typene er enten dekt ved for få analyser eller er for svakt karakterisert. Totalt omfatter materialet ca 7700 analyse-ruter (1 m²) fordelt på ca 2400 bestander, dvs. i snitt litt over tre ruter pr bestand. Av disse er ca 7500 ruter og ca 2350 bestander anvendt her. Dekning for artene er for hver rute estimert i prosent. Gjennomsnittlig dekning er beregnet for hver bestand. Antall bestander og ruter varierer sterkt mellom typene, avhengig av deres hyppighet i regionen, fra tre bestander og ti ruter for *Eleocharis parvula*-forstrand (én kjent lokalitet i landsdelen) til 118 bestander og 349 ruter for vanlig *Puccinellia maritima*-strandeng.

Rutematerialet inneholder totalt 666 arter (karplanter, moser, lav, noen makroalger).



Figur 1. Undersøkte havstrandlokaliteter i Nord-Norge 1976-95.

Tabell 1. Oversikt over subjektivt utskilte vegetasjonstyper på havstrender i Nord-Norge, gruppert på hovedtyper av habitater. Kodene er de samme som er brukt i diagrammer over klassifikasjoner (figur 2-3) og ordinasjoner (figur 4-5). Koden 'X' angir at det foreligger for lite materiale av typen eller at den vurderes å være for dårlig karakterisert til at den kan inkluderes i analysene.

Koder	Navn	Bestander	Ruter
SUBM	Neddykket vegetasjon		
	Saline - brakke typer		
01 SUBM-Zom	<i>Zostera marina</i> type	9	32
02 SUBM-Rup	<i>Ruppia maritima</i> type	24	68
03 SUBM-Zan	<i>Zannichellia palustris</i> type	2	7
04 SUBM-Pof	<i>Potamogeton filiformis</i> type	27	86
	Svakt brakke typer		
X	<i>Potamogeton pectinatus</i> type	1	3
05 SUBM-MyP	<i>Myriophyllum-Potamogeton</i> type	5	12
X	<i>Hippuris vulgaris</i> type	2	3
X	<i>Catabrosa aquatica</i> type	2	5
06 SUBM-Cha	<i>Chara</i> type	4	10
SFOR	Salin forstrand-vegetasjon		
07 SFOR-Sae	<i>Salicornia europaea</i> type	40	119
08 SFOR-Sap	<i>Salicornia dolichostachya pojarkovae</i> type	4	17
09 SFOR-Glx	<i>Glaux maritima</i> type	28	62
10 SFOR-GPI	<i>Glaux maritima-Plantago maritima</i> type	8	31
11 SFOR-Plm	<i>Plantago maritima</i> type	28	94
12 SFOR-Ast	<i>Aster tripolium</i> type	20	64
13 SFOR-Sua	<i>Suaeda maritima</i> type	12	36
14 SFOR-Spm	<i>Spergularia maritima angustata</i> type	1	5
15 SFOR-Sps	<i>Spergularia salina</i> type	15	41
LMAR	Nedre salteng-vegetasjon		
16 LMAR-Pma	<i>Puccinellia maritima</i> type	118	349
17 LMAR-PmG	<i>P. m.-Glaux maritima</i> type	21	52
18 LMAR-PmP	<i>P. m.-Plantago maritima</i> type	41	130
X	<i>P. m.-Suaeda maritima</i> type	3	10
X	<i>P. m.-Armeria maritima</i> type	2	5
X	<i>P. m.-Atriplex prostrata</i> type	1	2
19 LMAR-Pph	<i>Puccinellia phryganodes</i> type	44	154
X	<i>P. p.-Plantago maritima</i> type	2	10
20 LMAR-Csu	<i>Carex subspathacea</i> type	81	233
21 LMAR-CsS	<i>C. s.-Stellaria humifusa</i> type	42	140
22 LMAR-CsG	<i>C. s.-Glaux</i> type	16	36
X	<i>C. s.-Glaux-Plantago maritima</i> type	4	12
UMAR	Øvre salteng-vegetasjon		
23 UMAR-Jge	<i>Juncus gerardi</i> type	54	165
24 UMAR-JGP	<i>J. g.-Glaux-Plantago maritima</i> type	22	55
25 UMAR-Fru	<i>Festuca rubra</i> type	22	58
26 UMAR-FJA	<i>F. r.-Juncus gerardi-Agrostis stol.</i> type	18	61
27 UMAR-FJL	<i>F. r.-Juncus gerardi-Lotus</i> type	10	31
28 UMAR-FAL	<i>F. r.-Armeria-Lotus</i> type	24	61
29 UMAR-FCm	<i>F. r.-Carex maritima</i> type	21	66
30 UMAR-FCg	<i>F. r.-Carex glareosa</i> type	106	307

31 UMAR-Cgl	<i>Carex glareosa</i> type	7	20
32 UMAR-PPn	<i>F. r.-Primula nutans</i> type	8	27
33 UMAR-PPf	<i>F. r.-Puccinellia finmarchica</i> type	7	32
GRSH	Stabilisert gresstrand-vegetasjon		
34 GRSH-Pca	<i>Puccinellia capillaris</i> type	88	294
35 GRSH-PcS	<i>P. c.-Sagina maritima</i> type	13	22
BFOR	Brakk forstrand-vegetasjon		
	Typer på fint substrat		
36 BFOR-Epa	<i>Eleocharis parvula</i> type	3	10
X	<i>Eleocharis acicularis</i> type	1	3
37 BFOR-Tri	<i>Triglochin</i> type	35	111
38 BFOR-LiC	<i>Limosella-Callitriche palustris</i> type	15	57
39 BFOR-Jun	<i>Juncus bufonius / ranarius</i> type	13	32
40 BFOR-Agr	<i>Agrostis stolonifera</i> type	8	24
	Typer på grovt substrat		
41 BFOR-Con	<i>Cochlearia officinalis norvegica</i> type	23	96
42 BFOR-Hon	<i>Honkenya</i> brakk forstrandtype	8	26
BMAR	Brakkeng-vegetasjon		
	Sluttede typer		
43 BMAR-Eun	<i>Eleocharis uniglumis</i> type	94	280
X	<i>Eleocharis mamillata austriaca</i> type	1	4
44 BMAR-Bly	<i>Blysmus rufus</i> type	38	92
45 BMAR-Equ	<i>Eleocharis quinqueflora</i> type	11	30
X	<i>Carex serotina pulchella</i> type	1	3
46 BMAR-Cpa	<i>Carex paleacea</i> type	15	47
47 BMAR-Csa	<i>Carex salina</i> type	73	236
48 BMAR-Cmx	Mixed <i>Carex</i> type	32	111
X	<i>Schoenoplectus lacustris</i> type	1	5
49 BMAR-Cal	<i>Calamagrostis stricta</i> brakkeng type	13	34
X	<i>Juncus arcticus balticus</i> brakkeng type	3	4
	Brakkpøl-typer		
50 BMAR-Cmz	<i>Carex mackenziei</i> type	82	243
51 BMAR-Hte	<i>Hippuris tetraphylla</i> type	10	33
X	<i>Hippuris x lanceolata</i> type	2	10
SHOR-MIR	Strandmyr-vegetasjon		
52 SHOR-MIR	Strandmyr-type	51	166
DFOR	Driftforstrand-vegetasjon		
53 DFOR-Cak	<i>Cakile maritima</i> type	48	208
54 DFOR-Hon	<i>Honkenya</i> drift foreshore type	9	46
55 DFOR-Pol	<i>Polygonum raii norvegicum</i> type	22	99
56 DFOR-Mer	<i>Mertensia maritima</i> type	42	165
ADRW	Ettårig driftvoll-vegetasjon		
57 ADRW-Apr	<i>Atriplex prostrata</i> type	82	300
58 ADRW-Ali	<i>Atriplex littoralis</i> type	16	55
59 ADRW-Alp	<i>Atriplex longipes praecox</i> type	38	87
60 ADRW-Ala	<i>Atriplex lapponica</i> type	6	37

61 ADRW-Uur	<i>Urtica urens</i> type	6	23
62 ADRW-CSR	<i>Stellaria-Ranunculus</i> type	22	64
PDRW	Flerårig driftvoll-vegetasjon		
	Toårig til kortlevd flerårig urtetype		
63 PDRW-Pan	<i>Potentilla anserina</i> type	40	116
64 PDRW-StM	<i>Stellaria crassifolia-Matricaria</i> type	23	79
65 PDRW-GaG	<i>Galium aparine-Galeopsis</i> type	37	98
	Flerårig høyurt-type		
66 PDRW-VRL	<i>Valeriana-Rumex-Ligusticum</i> type	40	123
67 PDRW-Fil	<i>Filipendula ulmaria</i> driftvoll type	14	29
X	<i>Rumex crispus-Sonchus arvensis</i> type	10	24
X	<i>Isatis tinctoria</i> driftwall type	7	19
X	<i>Urtica dioica</i> type	3	5
	Flerårig type av høge gras		
68 PDRW-Ley	<i>Leymus arenarius</i> driftvoll type	47	163
69 PDRW-Arh	<i>Arrhenatherum elatius</i> driftvoll type	23	61
70 PDRW-Ely	<i>Elymus repens</i> type	30	85
71 PDRW-Pha	<i>Phalaris arundinacea</i> type	7	15
72 PDRW-Alo	<i>Alopecurus arundinaceus</i> type	8	29
FDUN	Fordyne-vegetasjon		
73 FDUN-Hon	<i>Honkenya</i> fordynetype	11	47
PDUN	Primærtype-vegetasjon		
74 PDUN-Ley	<i>Leymus arenarius</i> primary dynetype	38	155
75 PDUN-LeL	<i>Leymus-Lathyrus japonicus</i> type	6	25
MDUN	Stabilisert dyne-vegetasjon		
76 MDUN-IMy	<i>Isatis tinctoria-Myosotis arvensis</i> dynetype	12	43
77 MDUN-Arr	<i>Arrhenatherum elatius</i> dynetype	7	31
78 MDUN-AP3	<i>Avenula pubescens-Pimpinella saxifraga</i> type, moden f.	37	153
79 MDUN-AP2	<i>Avenula-Pimpinella</i> type, umoden facies	12	41
80 MDUN-AP1	<i>Avenula-Pimpinella</i> type, initialfacies	18	73
81 MDUN-Feb	<i>Festuca rubra-Bistorta vivipara</i> type	9	34
82 MDUN-FiG	<i>Filipendula ulmaria-Geranium sylvaticum</i> type	7	26
83 MDUN-DiO	<i>Dianthus superbus-Oxytropis sordida</i> type	11	47
84 MDUN-DE2	<i>Dryas octopetala-Empetrum</i> type. moden facies	37	141
85 MDUN-DE1	<i>Dryas octopetala-Empetrum</i> type, umoden facies	12	50
EDUN	Erodert dynevegetasjon		
86 EDUN-Cma	<i>Carex maritima</i> erodert dynetype	17	65
X	<i>Saxifraga oppositifolia</i> type	1	3
DSL A	Dynetrau-vegetasjon		
87 DSL A-Jba	<i>Juncus arcticus balticus</i> dynetrau type	15	45
X	<i>Juncus arcticus arcticus</i> type	4	18

Før materialet skal kunne håndteres av tilgjengelige programmer, og for å redusere "støy" innen den enkelte type, er antallet blitt redusert ved at arter som bare forekommer i 1-3 ruter eller bestander (avhengig av antall ruter/bestander) er utelatt for hver type. Antall arter som gjenstår blir da 396. Bortsett fra dette er lågfrekvente arter ikke blitt nedveid. Innen et materiale som dette er nettopp de generelt lågfrekvente artene (dvs de som er begrenset til én eller få typer) de mest karakteriserende og informative.

Analysene er kjørt på to datasett, ett med binære data (bare nærvær/fravær innen den enkelte type), og ett med (semi-)kvantitative data. Mengdemålet i disse er beregnet på følgende vis: (1) Som primært kvantitativt mål for artene er produktet av bestand-frekvens og midlere bestandsdekning beregnet innen hver type. Dette gir et mål som varierer sterkt fra type til type, avhengig både av fordelingen mellom dominanter og underordnede arter og av antall bestander. (2) For å redusere og standardisere rekkeviddene er største og minste verdi funnet for hver type, og dataene er eksponert typevis slik at lågste verdi blir 1 og maksimal mengde innen typen 10 (dvs en rekkevidde på 10).

Dataene er innskrevet, transformert og eksponert innen BDP (Biological Data Program, versjon 1.10, Pedersen 1988). Eksportfiler fra BDP er brukt i ordinasjon og klassifikasjon.

Ordinasjon er utført med DCA innen CANOCO (ter Braak 1987) med standardoppsjoner (segment-detrending, ingen nedveiling av arter eller typer). Fordi at enkelte av vegetasjonstypene både er svært artsfattige, svært ulike all annen strandvegetasjon, og svært ulike innbyrdes med få felles arter, så dominerer disse totalt strukturen i en samlet ordinasjon. Typene 1-6 (undervassenger, se tabell 1), 36-38 og 51 (hyppig neddykkete forstrender og pøler) og 8 og 14 (svært artsfattige, avvikende saline forstrender) er derfor utelatt fra ordinasjonene. CA-ordi-

nasjon (i CANOCO) ble også utført, men den ga en praktfull bue-effekt og er utelatt her.

Klassifikasjon er utført som en UPGMA-klassifikasjon (agglomerativ, sentroid-basert) i NTSYS-pc (Rohlf 1994). Type/type- og art/art-matriser er beregnet med Bray/Curtis-indeks som ulikhetsmål. Sterkt avvikende typer påvirker ikke vesentlig strukturen i klassifikasjonen, så alle typer er inkludert her.

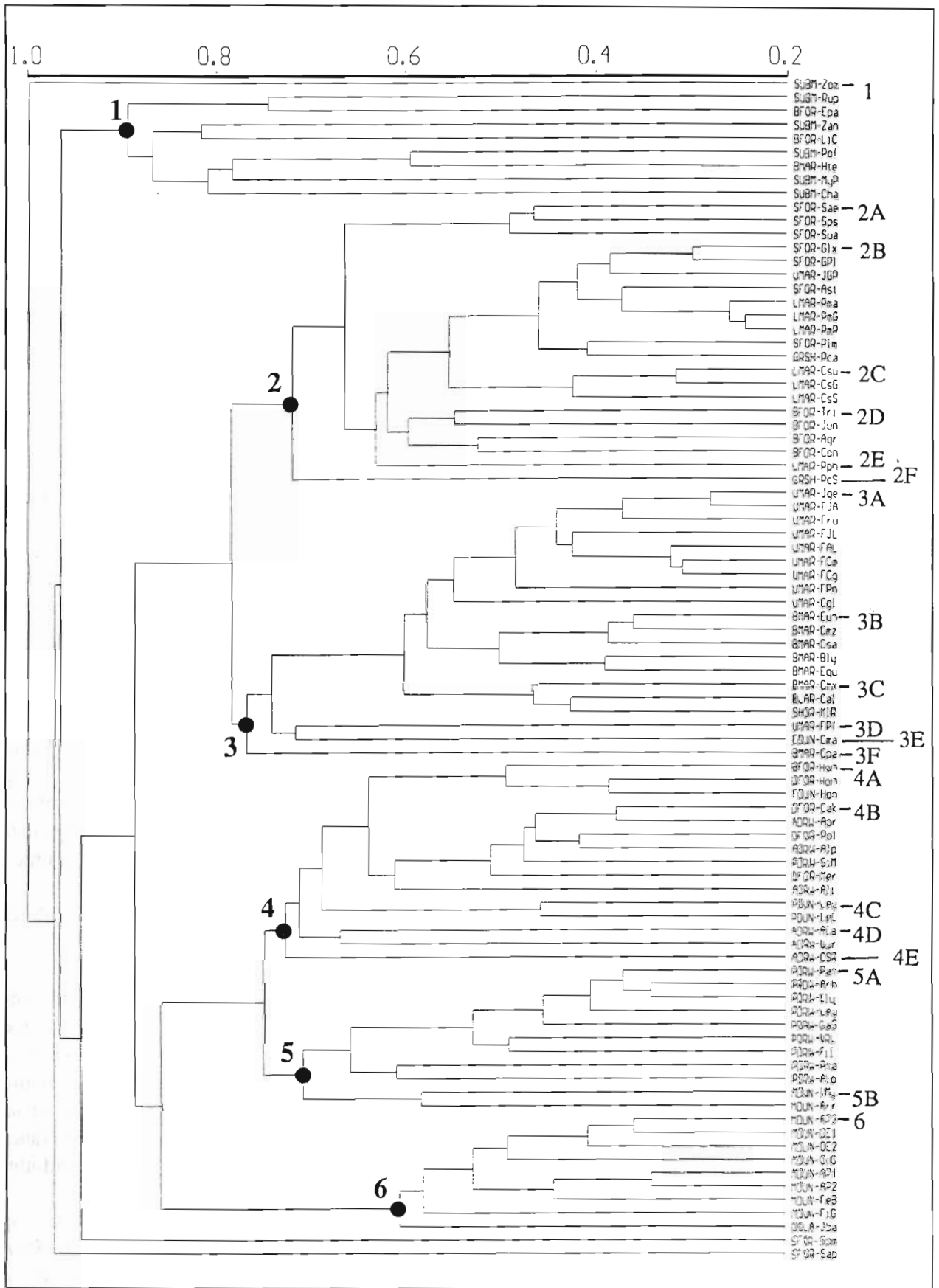
Resultater

Klassifikasjon

Kvantitative data. Klassifikasjon av typene på kvantitative (eksponerte) data gir seks distinkt avgrensede vegetasjonsgrupper og tre enkelttyper som slutter seg til klassifikasjonen på de øverste ulikhetsnivåene (figur 2, tabell 2A). Vegetasjonsgruppene skisseres her i forhold til habitattyper.

Vegetasjonsgruppe 1 omfatter brakkvass-"undervassengene", de hyppigst neddykkete brakke forstrendene (*Eleocharis parvula*- og *Limosella-Callitriche*-typene) og det våteste pølsamfunnet fra brakkvassenger (*Hippuris tetraphylla*-typen). Typene slutter seg sammen på svært høge ulikhetsnivåer, men er likevel mer lik hverandre innbyrdes enn de likner resten av materialet.

Vegetasjonsgruppe 2 omfatter de saline forstrendene med unntak for to avvikere (se nedafør), de tørrere brakke forstrendene med unntak for en *Honkenya*-type, de nedre saltengene, og en øvre salteng-type (*Juncus gerardi-Glaux-Plantago*-typen). Gruppen deles på seks undergrupper (A-F). A omfatter saline forstrender dominert av ettårige arter (*Salicornia europaea*, *Spergularia salina* og *Suaeda*). B omfatter *Puccinellia maritima*-saltengene, saline forstrender dominert av to- og flerårige arter (*Aster tripolium*, *Glaux*, *Plantago maritima*), *Juncus gerardi-Glaux-Plantago*-typen av øvre salteng og vanlig



Figur 2. UPGMA-klassifikasjon av typer av nordnorsk havstrandvegetasjon, kvantitative (eksponerte) data. Bray/Curtis ulikhet. Koder til typene er gitt i tabell 1. De seks hovedgruppene og undergrupper er avmerket og satt opp i tabell 2A.

Tabell 2. UPGMA-klassifikasjon av **A** kvantitative (eksponerte) data og **B** kvalitative (binære) data (B). Hoved- og undergruppering av vegetasjonstyper.

A Kvantitativ		B Kvalitativ	
Hovedgruppe 1		Hovedgruppe 1	
SUBM-Rup	<i>Ruppia</i> t.	SUBM-Rup	<i>Ruppia</i> t.
BFOR-Epa	<i>Eleocharis parvula</i> t.	BFOR-Epa	<i>Eleocharis parvula</i> t.
SUBM-Zan	<i>Zannichellia</i> t.	SUBM-Zan	<i>Zannichellia</i> t.
BFOR-LiC	<i>Limosella-Callitriche</i> t.	SUBM-Pof	<i>Potamogeton filiformis</i> t.
SUBM-Pof	<i>Potamogeton filiformis</i> t.	BMAR-Hte	<i>Hippuris tetraphylla</i> t.
BMAR-Hte	<i>Hippuris tetraphylla</i> t.	BFOR-LiC	<i>Limosella-Callitriche</i> t.
SUBM-MyP	<i>Myriophyllum-Potamogeton</i> t.	SUBM-MyP	<i>Myriophyllum-Potamogeton</i> t.
SUBM-Cha	<i>Chara</i> t.	SUBM-Cha	<i>Chara</i> t.
Hovedgruppe 2		Hovedgruppe 2	
Undergruppe A		Undergruppe A	
SFOR-Sae	<i>Salicornia europaea</i> t.	SFOR-Sae	<i>Salicornia europaea</i> t.
SFOR-Sps	<i>Spergularia salina</i> t.	BFOR-Jun	<i>Juncus b ranarius</i> t.
SFOR-Sua	<i>Suaeda</i> t.	Undergruppe B	
Undergruppe B		SFOR-Glx	<i>Glaux</i> t.
SFOR-Glx	<i>Glaux</i> t.	LMAR-Pma	<i>Puccinellia maritima</i> t.
SFOR-GPI	<i>Glaux-Plantago maritima</i> t.	LMAR-PmG	<i>Puccinellia maritima-Glaux</i> t.
UMAR-JGP	<i>Juncus gerardi-Glaux-Plantago</i> t.	LMAR-PmP	<i>Puccinellia maritima-Plantago</i> t.
SFOR-Ast	<i>Aster tripolium</i> t.	LMAR-Csu	<i>Carex subspathacea</i> t.
LMAR-Pma	<i>Puccinellia maritima</i> t.	SFOR-GPI	<i>Glaux-Plantago maritima</i> t.
LMAR-PmG	<i>Puccinellia maritima-Glaux</i> t.	SFOR-Plm	<i>Plantago maritima</i> t.
LMAR-PmP	<i>Puccinellia maritima-Plantago</i> t.	GRSH-Pca	<i>Puccinellia capillaris</i> t.
SFOR-Plm	<i>Plantago maritima</i> t.	LMAR-CsG	<i>Carex subspathacea-Glaux</i> t.
GRSH-Pca	<i>Puccinellia capillaris</i> t.	UMAR-JGP	<i>Juncus gerardi-Glaux-Plantago</i> t.
Undergruppe C		SFOR-Sps	<i>Spergularia salina</i> t.
LMAR-Csu	<i>Carex subspathacea</i> t.	Undergruppe C	
LMAR-CsG	<i>Carex subspathacea-Glaux</i> t.	SFOR-Ast	<i>Aster tripolium</i> t.
LMAR-CsS	<i>Carex subsp.-Stellaria humifusa</i> t.	SFOR-Sua	<i>Suaeda</i> t.
Undergruppe D		GRSH-PcS	<i>Puccinellia cap.-Sagina maritima</i> t.
BFOR-Tri	<i>Triglochin</i> t.	Undergruppe D	
BFOR-Jun	<i>Juncus b ranarius</i> t.	LMAR-Pph	<i>Puccinellia phryganodes</i> t.
BFOR-Agr	<i>Agrostis stolonifera</i> t.	BFOR-Con	<i>Cochlearia o norvegica</i> t.
BFOR-Con	<i>Cochlearia o norvegica</i> t.	BFOR-Tri	<i>Triglochin</i> t.
Undergruppe E		BFOR-Agr	<i>Agrostis stolonifera</i> t.
LMAR-Pph	<i>Puccinellia phryganodes</i> t.	Undergruppe E	
Undergruppe F		LMAR-CsS	<i>Carex subsp.-Stellaria humifusa</i> t.
GRSH-PcS	<i>Puccinellia cap.-Sagina maritima</i> t.	UMAR-Cgl	<i>Carex glareosa</i> t.
Hovedgruppe 3		UMAR-FPf	<i>Festuca-Puccinellia finmarchica</i> t.
Undergruppe A		Undergruppe F	
UMAR-Jge	<i>Juncus gerardi</i> t.	BFOR-Hon	<i>Honkenya brakk forstrandt</i> .
UMAR-FJA	<i>Festuca-juncus-Agrostis</i> t.	Hovedgruppe 3	
UMAR-Fru	<i>Festuca rubra</i> t.	Undergruppe A	
UMAR-FJL	<i>Festuca-juncus-Lotus</i> t.	UMAR-Jge	<i>Juncus gerardi</i> t.
UMAR-FAL	<i>Festuca-Armeria-Lotus</i> t.	UMAR-FJA	<i>Festuca-juncus-Agrostis</i> t.
UMAR-FCm	<i>Festuca-Carex maritima</i> t.	UMAR-Fru	<i>Festuca rubra</i> t.
UMAR-FCg	<i>Festuca-Carex glareosa</i> t.	UMAR-FAL	<i>Festuca-Armeria-Lotus</i> t.
UMAR-FPn	<i>Festuca-Primula nutans</i> t.	UMAR-FCm	<i>Festuca-Carex maritima</i> t.
UMAR-Cgl	<i>Festuca-Carex glareosa</i> t.	UMAR-FCg	<i>Festuca-Carex glareosa</i> t.
Undergruppe B		UMAR-FJL	<i>Festuca-juncus-Lotus</i> t.
BMAR-Eun	<i>Eleocharis uniglumis</i> t.	Undergruppe B	

Undergruppe B

- BMAR-Eun *Eleocharis uniglumis* t.
 BMAR-Cmz *Carex mackenziei* t.
 BMAR-Csa *Carex salina* t.
 BMAR-Bly *Blysmus rufus* t.
 BMAR-Equ *Eleocharis quinqueflora* t.

Undergruppe C

- BMAR-Cmx *Blandet Carex* t.
 BMAR-Cal *Calamagrostis stricta* brakkengt.
 SHOR-MIR Strandmyrt.

Undergruppe D

- UMAR-FPf *Festuca-Puccinellia finmarchica* t.

Undergruppe E

- EDUN-Cma *Carex maritima* erodert dynet.

Undergruppe F

- BMAR-Cpa *Carex paleacea* t.

- BMAR-Cmz *Carex mackenziei* t.

- BMAR-Csa *Carex salina* t.

- BMAR-Bly *Blysmus rufus* t.

- BMAR-Equ *Eleocharis quinqueflora* t.

Undergruppe C

- BMAR-Cmx *Mixed Carex* t.

- BMAR-Cal *Calamagrostis stricta* brakkengt.

- SHOR-MIR Strandmyrt.

Undergruppe D

- UMAR-FPn *Festuca-Primula nutans* t.

Undergruppe E

- BMAR-Cpa *Carex paleacea* t.

Hovedgruppe 4**Undergruppe A**

- BFOR-Hon *Honkenya* brakk forstrandt.
 DFOR-Hon *Honkenya* driftforstrandt.
 FDUN-Hon *Honkenya* fordynet.

Undergruppe B

- DFOR-Cak *Cakile* t.
 ADRW-Apr *Atriplex prostrata* t.
 DFOR-Pol *Polygonum r norvegicum* t.
 ADRW-Alp *Atriplex l praecox* t.
 PDRW-StM *Stellaria crassifolia-Matricaria* t.
 DFOR-Mer *Mertensia* t.
 ADRW-Ali *Atriplex littoralis* t.

Undergruppe C

- PDUN-Ley *Leymus primærdynet*.
 PDUN-LeL *Leymus-Lathyrus japonicus* dynet.

Undergruppe D

- ADRW-Ala *Atriplex lapponica* t.
 ADRW-Uur *Urtica urens* t.

Undergruppe E

- ADRW-CSR *Catabrosa-Stellaria-Ranunculus* t.

Hovedgruppe 4**Undergruppe A**

- DFOR-Cak *Cakile* t.
 DFOR-Hon *Honkenya* driftforstrandt.
 ADRW-Alp *Atriplex l praecox* t.

- DFOR-Pol *Polygonum r norvegicum* t.

- DFOR-Mer *Mertensia* t.

- ADRW-Apr *Atriplex prostrata* t.

- PDRW-StM *Stellaria crassifolia-Matricaria* t.

Undergruppe B

- ADRW-Ala *Atriplex lapponica* t.

- ADRW-Uur *Urtica urens* t.

Undergruppe C

- ADRW-Ali *Atriplex littoralis* t.

Undergruppe D

- ADRW-CSR *Catabrosa-Stellaria-Ranunculus* t.

Undergruppe E

- FDUN-Hon *Honkenya* fordyne t.
 PDUN-Ley *Leymus primærdynet*.

Hovedgruppe 5**Undergruppe A**

- PDRW-Pan *Potentilla anserina* t.
 PDRW-Arr *Arrhenatherum* driftvollt.
 PDRW-Ely *Elymus repens* t.
 PDRW-Ley *Leymus* driftvollt.
 PDRW-GaG *Galium-Galeopsis* t.
 PDRW-VRL *Valeriana-Rumex-Ligusticum* t.
 PDRW-Fil *Filipendula* driftvollt.
 PDRW-Pha *Phalaris arundinacea* t.
 PDRW-Alo *Alopecurus arundinaceus* t.

Undergruppe B

- MDUN-IMy *Isatis-Myosotis arvensis* t.
 MDUN-Arr *Arrhenatherum* dynet.

Hovedgruppe 6

- MDUN-AP3 *Avenula-Pimpinella* t., moden
 MDUN-DE1 *Dryas-Empetrum* t., umoden
 MDUN-DE2 *Dryas-Empetrum* t., moden
 MDUN-DiO *Dianthus superbus-Oxytropis* t.
 MDUN-AP1 *Avenula-Pimpinella* t., initialer

Hovedgruppe 5**Undergruppe A**

- PDRW-Pan *Potentilla anserina* t.
 PDRW-GaG *Galium-Galeopsis* t.
 PDRW-Arr *Arrhenatherum* driftvollt.
 PDRW-Ely *Elymus repens* t.
 PDRW-Ley *Leymus* driftvollt.
 PDRW-VRL *Valeriana-Rumex-Ligusticum* t.
 PDRW-Fil *Filipendula* driftvollt.
 PDRW-Pha *Phalaris arundinacea* t.
 PDRW-Alo *Alopecurus arundinaceus* t.

Undergruppe B

- PDUN-LeL *Leymus-Lathyrus japonicus* dynet.

Hovedgruppe 6**Undergruppe A**

- MDUN-IMy *Isatis-Myosotis arvensis* t.
 MDUN-Arr *Arrhenatherum* dynet.

Undergruppe B

- MDUN-AP3 *Avenula-Pimpinella* t., moden

MDUN-AP2 *Avenula-Pimpinella* t., umoden
 MDUN-FeB *Festuca rubra-Bistorta* t.
 MDUN-FiG *Filipendula-Geranium* t.
 DSLA-Jba *Juncus a balticus* dynetraut.

MDUN-DE1 *Dryas-Empetrum* t., umoden
 MDUN-FeB *Festuca rubra-Bistorta* t.
 MDUN-DE2 *Dryas-Empetrum* t., moden
 MDUN-DiO *Dianthus superbus-Oxytropis* t.
 MDUN-FiG *Filipendula-Geranium* t.
 MDUN-AP1 *Avenula-Pimpinella* t., initialer
 MDUN-AP2 *Avenula-Pimpinella* t., umoden
 DSLA-Jba *Juncus a balticus* dynetraut.

Undergruppe C

EDUN-Cma *Carex maritima* erodert dynet.

Isolerte typer

SUBM-Zom *Zostera marina* t.
 SFOR-Spm *Spergularia maritima* t.
 SFOR-Sap *Salicornia d pojarkovae* t.

Isolerte typer

SUBM-Zom *Zostera marina* t.
 SFOR-Spm *Spergularia maritima* t.
 SFOR-Sap *Salicornia d pojarkovae* t.

Puccinellia capillaris-grusstrand. C omfatter de tre *Carex subspathacea*-typene av nedre salteng. D omfatter de tørrere brakke forstrendene. E omfatter bare den arktisk-subarktiske *Puccinellia phryganodes*-typen av nedre salteng. Og F omfatter bare en sterkt avvikende *Puccinellia capillaris-Sagina maritima*-type av grusstrand på forvitrete strandberg.

Vegetasjonsgruppe 3 omfatter praktisk talt alle brakkvassenger (inkludert strandmyr) og øvre salteng og dessuten eroderte *Carex maritima*-dyner. Gruppen deles på 6 undergrupper. A omfatter øvre saltenger av vanlig *Juncus gerardi*-type, alle *Festuca rubra*-typene og de to *Carex glareosa*-typene. De mest avvikende typene i undergruppen er de nordlige, subarktiske *Carex glareosa*- og *Festuca-Primula nutans*-typene. B omfatter brakkvassengene som domineres av enkeltarter, dvs de som forekommer på relativt låge nivåer på stranda. C slutter seg til B og omfatter de mer artsrike, øvre brakkvassengene av blandet *Carex*-type, *Calamagrostis stricta*-type og dessuten strandmyr. Undergruppene D-F omfatter avvikende enkelttyper: *Festuca-Puccinellia "finmarctica"*-typen som er en overgang mellom øvre strandeng og sanddyne, *Carex maritima*-typen av erodert sanddyne, og litt overraskende, *Carex paleacea*-typen av brakkvasseng. Årsaken til dennes relativt isolerte plassering er trolig både at *Carex paleacea* er så dominerende at de fleste bestander er

praktisk talt uten andre arter, og at det ofte er et visst innslag av tang-indikatorer i typen, noe som mangler i andre typer av brakkvasseng.

Vegetasjonsgruppe 4 omfatter noe ustabile typer holdt sammen av et felles element av tangindikatorer. Gruppen deles på 5 undergrupper. A omfatter de tre *Honkenya*-dominerte typene, på brakke forstrender, tang-forstrender og fordyner. B omfatter resten av tang-forstrendene (*Cakile*-, *Mertensia*- og *Polygonum raii norvegicum*-typene), storparten av *Atriplex*-tangvollene, og den mest ustabile av de to/ flerårige tangvollene (*Stellaria crassifolia-Matricaria*-typen). C omfatter de primære sanddynene (*Leymus*-typene). D omfatter de to mest nordlige ettårige tangvollene (*Atriplex lapponica*- og *Urtica urens*-typene). E omfatter bare den mest isolerte typen i vegetasjonsgruppen: ferskvasspåvirket *Catabrosa-Stellaria-Ranunculus*-tangvoll.

Vegetasjonsgruppe 5 omfatter resten av de to/ flerårige tangvollene og de to mest ustabile, tangpåvirkete etablerte sanddyne-typene. Undergruppe A omfatter alle to/ flerårige tangvoller unntatt *Stellaria crassifolia-Matricaria*-typen nevnt ovafor. Undergruppe B omfatter to Helgelands-typer av etablerte sanddyner: *Isatis-Myosotis arvensis*- og *Arrhenatherum*-typene.

Vegetasjonsgruppe 6 omfatter resten av de

etablerte sanddynene og dessuten dynetrau som den mest avvikende typen i vegetasjonsgruppen. Det er en svak deling blant de etablerte dynene mellom (a) de mest sluttete *Avenula-Pimpinella*-, *Dianthus superbus-Oxytropis*- og *Dryas-Empetrum*-typene, (b) initialer til de samme typene pluss den mindre etablerte *Festuca rubra-Bistorta*-typen, og (c) en høgstaude-type preget av *Filipendula* og *Geranium*.

De tre typene som er isolert fra hele resten av systemet er *Zostera marina*-typen og to saline forstrender som nesten bare består av individer av enkeltartene *Salicornia dolichostachya pojarkovae* og *Spergularia maritima angustata*. I tillegg er disse to siste typene belagt med svært få bestander og ruter.

Artsklassifikasjonen presenteres ikke som figur, av plasshensyn (396 arter) og fordi hoveddelen av strukturen bestemmes av at de etablerte sanddynene er så overveldende artsrike sammenliknet med de andre strandhabitatene. *Dryas-Empetrum*-typen alene inneholder f.eks. ca 33 % av det totale artsutvalget.

Binære data. Klassifikasjon av typene på kvalitative (binære) data gir i hovedsak samme struktur som på kvantitative data (figur 3, tabell 2B), men med enkelte detaljforskjeller. Disse forskjellene sier noe om stedene i systemet der en vurdering ut fra dominansforhold gir forskjellig resultat fra en vurdering ut fra samlet artssammensetning. Delingen er fortsatt på seks vegetasjonsgrupper og de samme tre isolerte enkelttypene.

Gruppe 1 omfatter de samme typene som i den kvantitative klassifikasjonen.

Gruppe 2 omfatter også stort sett de samme typene, men med tre tillegg. *Honkenya*-typen av brakk forstrand flyttes hit fra gruppe 4, og de to nordlige øvre strandengene, *Carex glareosa*- og *Festuca-Primula nutans*-typene, flyttes hit fra gruppe 3 og føres sammen med

den nordlige *Carex subspathacea-Stellaria humifusa*-typen av nedre strandeng til en undergruppe sammenholdt av subarktiske arter. Ellers skjer det store omskiftninger mellom undergruppene, til dels til et mer geografisk enn økologisk mønster.

Gruppe 3 har i hovedsak samme sammensetning, bortsett fra flyttingene nevnt ovafor og at erodert *Carex maritima*-dyne blir flyttet over til sanddyne-gruppen (gruppe 6, se nedafor). Oppdelingen i undergrupper er også hovedsakelig den samme.

Gruppe 4 har i hovedsak samme sammensetning, bortsett fra at brakk forstrand *Honkenya*-type mangler (flyttet til gruppe 2) og at fjordbotn-primærdynene (*Leymus-Lathyrus japonicus*-typen) flyttes til å bli den mest avvikende typen i gruppe 5. Det skjer en viss omflytting innen undergruppene, særlig slik at de *Honkenya*-dominerte typene splittes på hver sine økologiske grupper og at de sørlige *Atriplex littoralis*-tangvollene skilles ut som en egen undergruppe.

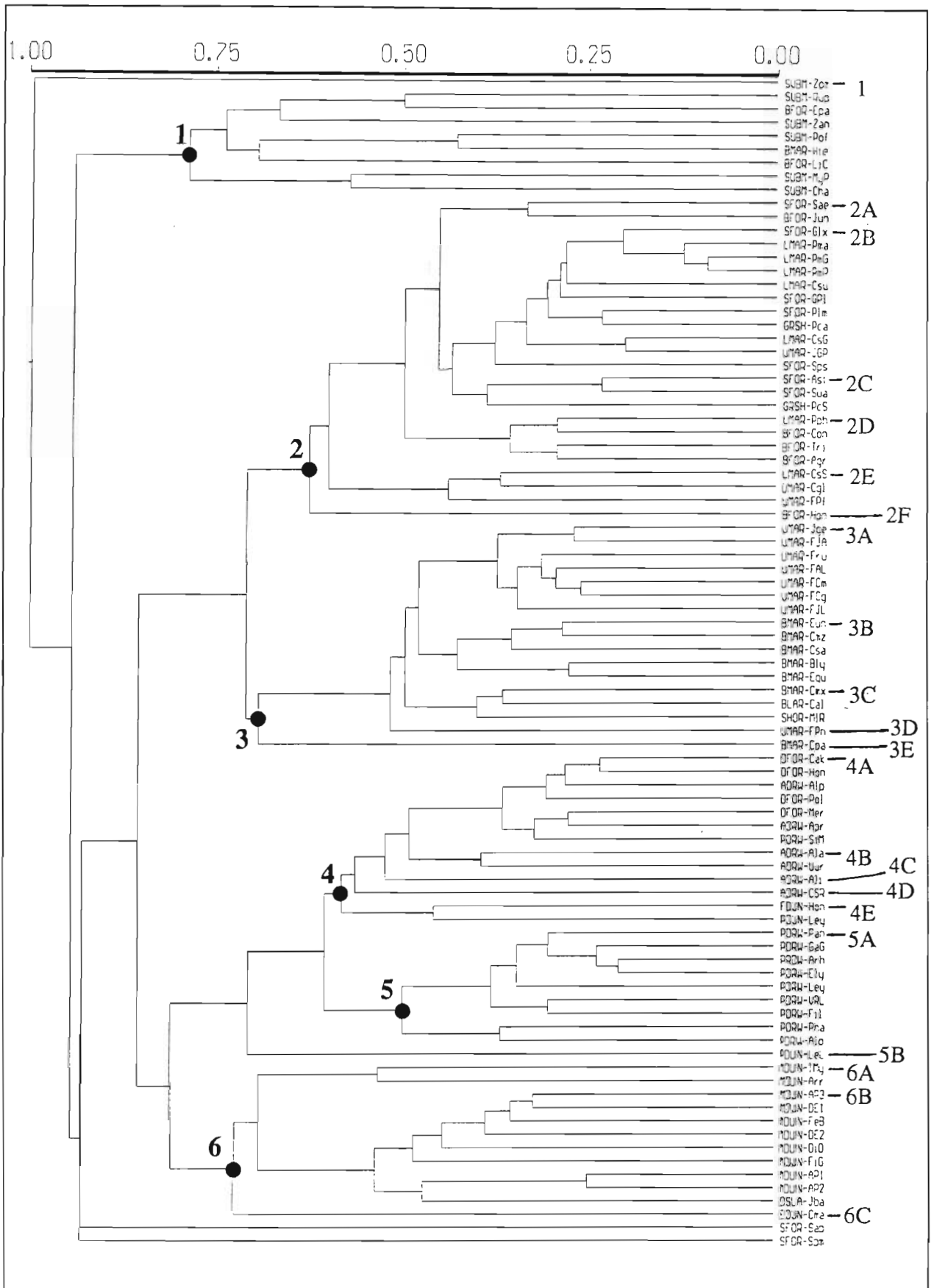
Gruppe 5 skiller seg fra den kvantitative analysen ved at *Leymus-Lathyrus*-typen av primærdyne er flyttet hit fra gruppe 4 (se ovafor), og de ustabile Helgelandsdynene (*Isatis-Myosotis*- og *Arrhenatherum*-typene) er flyttet over til gruppe 6.

Gruppe 6 inneholder de samme typene, men i tillegg kommer Helgelands-dynene og de eroderte *Carex maritima* dynene som nokså distinkte undergrupper. I kvalitativ klassifikasjon blir dermed alle ± etablerte sanddyne-samfunn samlet.

Artsgruppene blir i hovedsak lik de man får ut i kvantitativ klassifikasjon og repeteres ikke.

Ordinasjon

Kvantitative data. Fordelingen av typene langs de to første DCA-aksene er vist i figur



Figur 3. UPGMA-klassifikasjon av typer av nordnorsk havstrandvegetasjon, kvalitative (binære) data. Bray/Curtis ulikhet. Koder til typene er gitt i tabell 1. De seks hovedgruppene og undergrupper er avmerket og satt opp i tabell 2B.

4. Her er også vegetasjonsgruppene fra UPGMA-klassifikasjonen avmerket. Egenverdiene for de fire første aksene er henholdsvis 0,71, 0,40, 0,32 og 0,24, og gradientlengdene er henholdsvis 6,2, 4,3, 3,1 og 2,7 SD-enheter. Teknisk sett skulle dermed trolig alle fire akser være tolkbare. Førsteaksen spenner ut en gradient fra saline forstrender og nedre saltenger (UPGMA-gruppe 2) til etablerte dyner (gruppe 6), med øvre saltenger og brakkvassenger (gruppe 3) og tang-forstrender/-tangvoller (gruppene 4-5) i en mellomposisjon. Andreaksen spenner ut en gradient i de midtre delene av førsteaksen, fra brakkvassenger (med strandmyr som et ytterpunkt) til ettårige tangvoller (gruppe 4, med de subarktiske *Atriplex lapponica*- og *Urtica urens*-typene som ytterpunkt), og der flerårige tangvoller (gruppe 5) blir liggende mellom ettårige tangvoller og etablerte dyner. Primærdyner plasseres i samme område som flerårige tangvoller i ordinasjonen men føres sammen med ettårige tangvoller i klassifikasjonen. Flere av undergruppene i klassifikasjonen kommer også fram som distinkte grupper i ordinasjonen. Tredjeaksen og fjerdeaksen (ikke illustrert) sprer bare ut variasjonen innen henholdsvis vegetasjonsgruppene 3 og 4 og vegetasjonsgruppene 5 og 6.

Binære data. Fordelingen av typene langs de to første DCA-aksene er vist i figur 5. Vegetasjonsgruppene fra UPGMA-klassifikasjonen er avmerket. Egenverdiene for de fire første aksene er henholdsvis 0,68, 0,37, 0,22 og 0,15, og gradientlengdene er henholdsvis 5,6, 4,2, 2,9 og 2,3 SD-enheter. I prinsippet er dermed trolig ihvertfall de tre første aksene tolkbare og verdiene er omtrent de samme som for kvantitative data. Strukturen er prinsipielt den samme som i ordinasjon av kvantitative data, langs alle fire aksene.

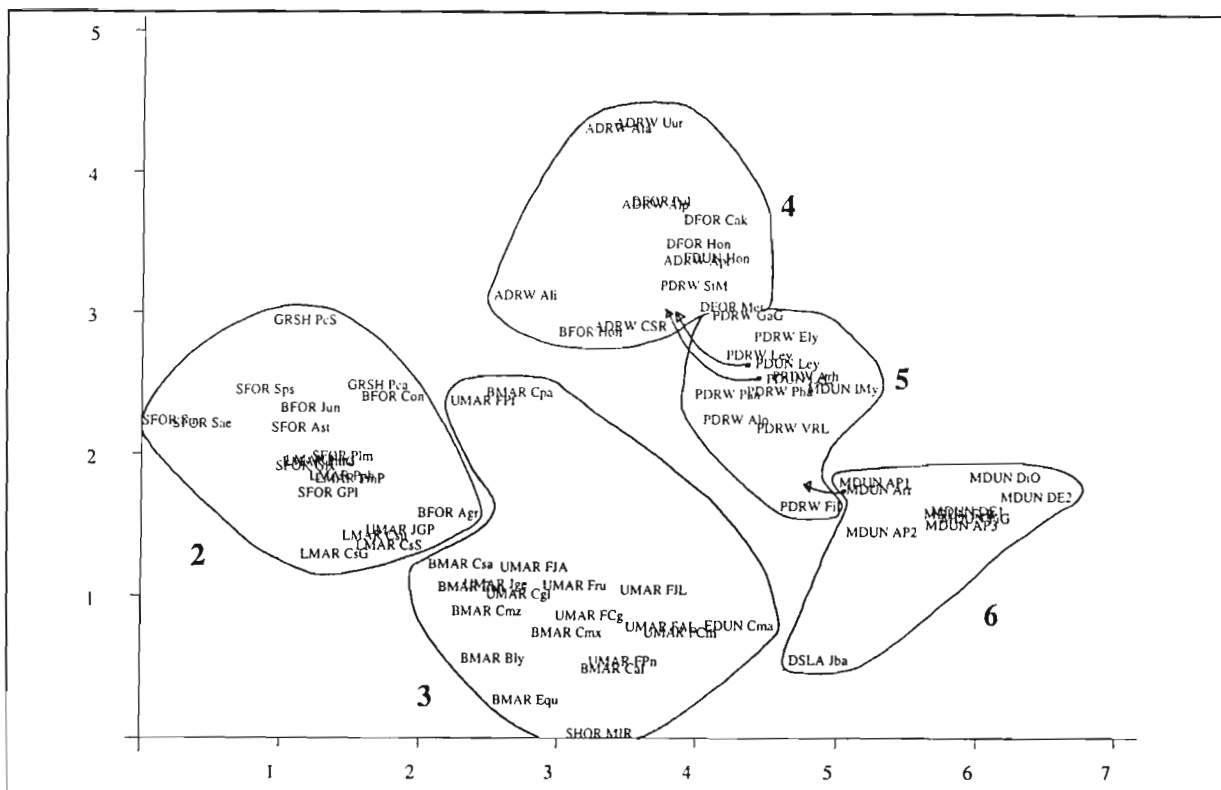
Diskusjon og konklusjoner

Struktur

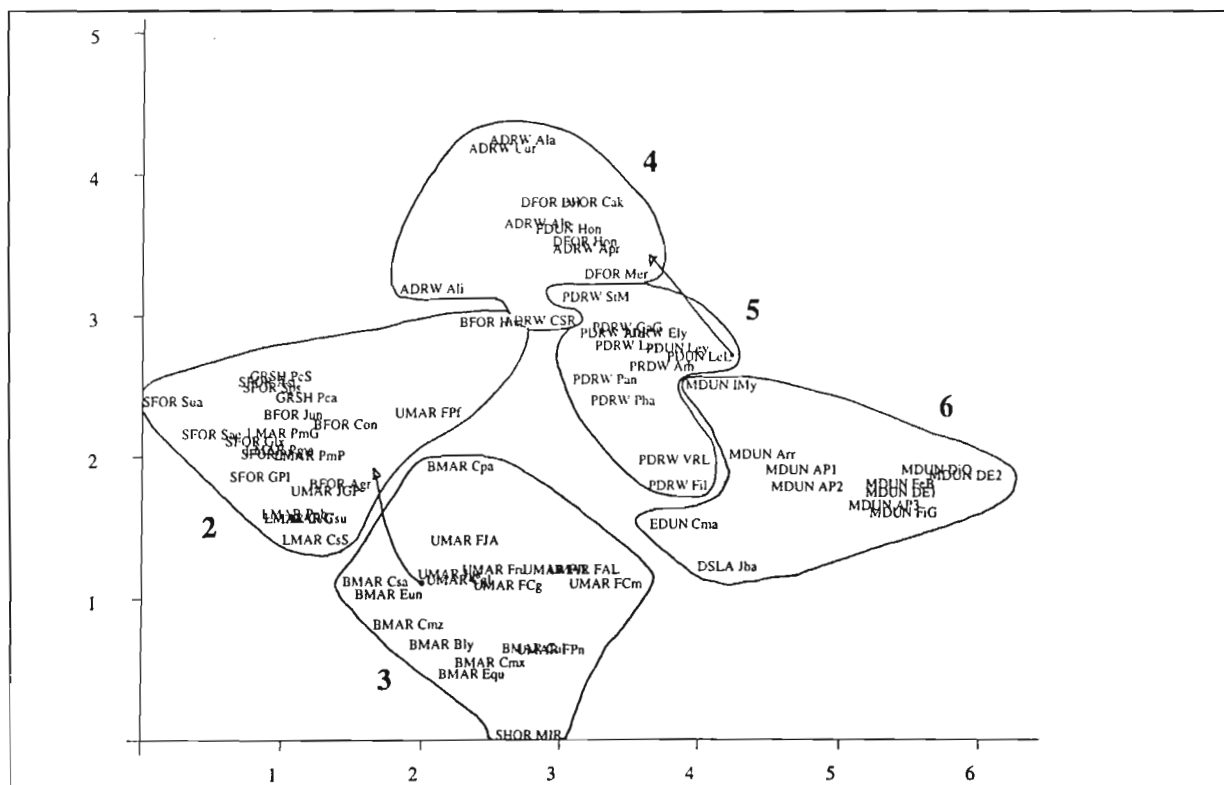
Under undersøkelsene av nordnorsk strand for forvaltningsformål ble det primært anvendt en habitatbasert inndeling (Elven & Johansen 1983, Fjelland et al. 1983, Elven et al. 1988a-d). Innen hver habitatgruppe ble så typer skilt ut på floristisk grunnlag. Resultatene fra klassifikasjonene og (i litt mindre grad) ordinasjonene antyder at en inndeling på rent floristisk grunnlag mest naturlig kan tolkes som seks overordnede vegetasjonsgrupper. Inndelingen blir i hovedsak den samme enten man bruker kvalitative eller kvantitative kriterier (data). Denne inndelingen går på tvers av den habitatbaserte inndelingen på flere punkter. Avvikene sier noe om hvilke økologiske og eventuelt geografiske faktorer som er de vesentlige for arts-sammensetningen i vegetasjonen. De viktigste avvikene er:

(1) *Zostera marina*-typen, inkludert i habitatgruppen undervassenger, utgjør en helt egen gruppe i begge klassifikasjonene og lar seg metodisk ikke ordinere sammen med annen nordnorsk strandvegetasjon. Dette indikerer at den reelt er en marin vegetasjonstype og ikke en littoral.

(2) Habitatgruppen brakkvass-forstrender deles på to vegetasjonsgrupper. Den nedre, våte delen slutter seg sammen med habitatgruppen undervassenger og med *Hippuris tetraphylla*-typen fra habitatgruppen brakkvassenger til vegetasjonsgruppe 1, dvs en felles enhet for permanent eller svært hyppig neddykket brakkvassvegetasjon. Den øvre, relativt tørre delen slutter seg med ett unntak til vegetasjonsgruppe 2. Dette indikerer et floristisk og trolig også et økologisk hovedskille på brakkvass-strender mellom permanent/hyppig og mindre hyppig neddykket vegetasjon. Habitatgruppen er dermed floristisk sett kunstig (og kanskje unødvendig).



Figur 4. DCA-ordinasjon av typer av nordnorsk havstrandvegetasjon, kvantitative (eksponerte) data. Plott av spredning langs de to første aksene. Koder til typene er gitt i tabell 1. Fem hovedgrupper (2-6) fra UPGMA-klassifikasjon av samme data er avgrenset i diagrammet. Ustabile typer er angitt med piler.



Figur 5. DCA-ordinasjon av typer av nordnorsk havstrandvegetasjon, kvalitative (binære) data. Plott av spredning langs de to første aksene. Koder til typene er gitt i tabell 1. Fem hovedgrupper (2-6) fra UPGMA-klassifikasjon av samme data er avgrenset i diagrammet. Ustabile typer er angitt med piler.

(3) Habitatgruppene saline forstrender og nedre saltenger blir slått sammen i vegetasjonsgruppe 2. Saline forstrender og nedre saltenger blander seg også i undergruppene i vegetasjonsgruppe 2 og i ordinasjonene. Årsaken er sikkert at de fleste dominantene på saline forstrender (*Glaux* og *Plantago maritima*, i noe mindre grad *Suaeda* og *Spergularia salina*) også forekommer regelmessig som kodominanter eller underordnede innslag i nedre saltenger. Dette indikerer at skillene, mellom habitattypene og mellom de enkelte vegetasjonstypene, mest bygger på dominansforskjeller og i liten grad på kvalitative forskjeller. Til samme vegetasjonsgruppe slutter seg også habitatgruppen grusstrender (*Puccinellia capillaris*-typene) og de tørrere brakkvass-forstrendene, av samme årsaker.

(4) En type av øvre salteng, *Juncus gerardi-Glaux-Plantago maritima*-typen plasseres konsekvent sammen med nedre saltenger i vegetasjonsgruppe 2 i begge klassifikasjoner og begge ordinasjoner. Til tross for kodominans av en art som ellers er knyttet til øvre saltenger (*Juncus*), så hører denne typen opplagt på generelt floristisk grunnlag sammen med de nedre saltengene og er blitt "feilklassifisert" i den habitat-baserte grupperingen. Den synes også ligge på samme nivå i strandsoneringen som de nedre saltengene, dvs nedre geolittoral.

(5) Habitatgruppene øvre saltenger og brakkvassenger (nedre og øvre) blir slått sammen i vegetasjonsgruppe 3, men med oppdeling på to undergrupper. Årsaken er trolig et felles element av mindre salttolerante arter. Det innebærer at saline og brakke vegetasjonstyper på samme nivå på stranda (nedre strandeng-nivå, dvs nedre geolittoral) lander i ulike vegetasjonsgrupper og at den bestemende faktoren for den floristiske sammensetningen her er låg salinitet framfor hvor hyppig de neddykkes.

(6) De ustabile tang-påvirkete habitatgruppene samles i vegetasjonsgruppe 4 uav-

hengig av underliggende substrat. Dette gjelder tang-forstrender, ettårige tangvoller og fordyner, den minst stabile typen av flerårige tangvoller (*Stellaria crassifolia-Matricaria*-typen) og delvis også primærdyner. Vegetasjonstypene forekommer på svært ulike steder på strendene, men holdes sammen av et sterkt element av arter som både favoriseres av tangrester (næringskrevende) og som enten er kortlevde eller resistente mot forstyrrelser. Sammenhengen gjelder både i kvalitativ og kvantitativ klassifikasjon og i de parallelle ordinasjonene. Tang-forstrender og tangvoller blander seg også i undergruppene i klassifikasjonene mens fordyner og primærdyner delvis utgjør særskilt(e) undergruppe(r).

Enkelte vegetasjonstyper er "ustabile". Enten skifter deres gruppetilhørighet mellom de to klassifiseringene eller fra klassifikasjon til ordinasjon (eller begge delene). De viktigste tilfellene er følgende:

Carex glareosa- og *Festuca-Puccinellia finmarchica*-typene av øvre salteng føres til hver sin undergruppe av vegetasjonsgruppe 3 i kvantitativ klassifikasjon mens de grupperes sammen med *Carex subspathacea-Stellaria humifusa*-typen av nedre salteng i en egen undergruppe av vegetasjonsgruppe 2 i kvalitativ klassifikasjon. Posisjonene i ordinasjonene er også tvetydige. Årsaken er at typene har ulik tilhørighet kvantitativt, i dominanter, men har et sterkt felles kvalitativt element av de subarktisk utbredte assosierte artene.

Honkenya-typen av brakkvass-forstrand klassifiseres kvantitativt sammen med andre *Honkenya*-typer i vegetasjonsgruppe 4 pga dominansen, kvalitativt i vegetasjonsgruppe 2 som egen undergruppe i tilslutning til andre brakke forstrender pga assosierte arter. Posisjonen er mer eller mindre intermediær i begge ordinasjonene.

Carex maritima-typen av erodert dyne klassifiseres kvantitativt sammen med øvre

saltenger og brakkvassenger i hovedgruppe 3 pga sam-dominans av *Carex maritima*, kvalitativt som distinkt undergruppe i hovedgruppe 6, etablerte sanddyner, pga assosierte arter.

De mest sjønære sanddynene fordeler seg nokså ulikt i ulike behandlinger. De har det til felles at de domineres av én av to arter (*Honkenya peploides* og *Leymus arenarius*), at de er ustabile, og at de alltid har et visst, ofte sterkt, innslag av tang-indikatorer. I kvantitativ klassifikasjon faller alle inn i vegetasjongruppe 4. *Honkenya*-fordyne grupperes som nevnt sammen med andre *Honkenya*-dominerte typer i en egen undergruppe pga dominansen, mens de to primærdyne-typene, ytterkystens *Leymus*-type og fjordbotnenes *Leymus-Lathyrus japonicus*-type, danner en annen undergruppe. I kvalitativ klassifikasjon samles kystens *Honkenya*-fordyne og *Leymus*-primærdyne som egen undergruppe i vegetasjonsgruppe 4, dvs sammen med andre vegetasjonstyper med kortlevde, forstyrrelsestolerante tangindikatorer, mens fjordenes *Leymus-Lathyrus*-type danner sin egen undergruppe i vegetasjonsgruppe 5, dvs sammen med mer stabile tangvolltyper. Dette skyldes sikkert de mindre dynamiske forholdene på fjordenes låge sanddyner.

To relativt ustabile typer av etablerte dyner er typiske for deler av Helgelandskysten, *Isatis-Myosotis arvensis*- og *Arrhenatherum*-typene. Disse plasseres i kvantitativ klassifikasjon som egen undergruppe sammen med flerårige tangvoller i vegetasjonsgruppe 5, i kvalitativ klassifikasjon som egen undergruppe sammen med andre etablerte dyner i vegetasjonsgruppe 6. Årsaken er opplagt at dominantene er felles med flerårige tangvoller, de mer underordnede felles med etablerte sanddyner. Posisjonene er også intermedieære i ordinasjonene.

Resultatene, spesielt fra klassifikasjonene, indikerer dermed at det på floristisk grunnlag kan skilles ut seks, og bare seks, komplekser av vegetasjonstyper på nordnorske strender. I

t tillegg kommer *Zostera*-typen som representant for et eget, alge-karakterisert marint kompleks som ellers ikke er analysert av oss.

Kompleks 1. Alle brakkvass-undervassenger og \pm neddykkete brakkvass-forstrender, dessuten *Hippuris tetraphylla*-typen av pøl i brakkvasseng (8 typer).

Kompleks 2. Alle saline forstrender, øvre brakke forstrender, grusstrender og nedre saltenger, dessuten *Juncus-Glaux-Plantago*-typen av øvre salteng (24 typer).

Kompleks 3. Øvre saltenger, nedre og øvre brakkvassenger og strandmyr (19 typer).

Kompleks 4. Alle tanginfluerte forstrender, ustabile driftvoller, fordyner og primærdyner, dessuten *Stellaria-Matricaria*-typen av mer stabil tangvoll (14 typer).

Kompleks 5. Stabile, \pm flerårige driftvoller (9 typer).

Kompleks 6. Alle etablerte sanddyner, eroderte dyner og dynetrau (12 typer).

I denne inndelingen er de "ustabile" typene hovedsakelig fordelt etter hvor deres generelle floristiske affinitet er, uten sterk vektlegging av dominantene.

Hvert av disse kompleksene har sitt eget relativt store sett av karakteriserende arter som bare i liten grad overlapper med de andre (tabell 3). De utgjør dermed trolig også gode plantesosiologiske enheter av overordnet rang.

Styrende økologiske faktorer

Flere komplekse økologiske faktorer synes styre den floristisk baserte inndelingen. De viktigste er: neddykking (hyppighet), salinitet, hydrologi (drenering), substratstabilitet, næringstilførsel (tang) og substrattype. Av disse synes substrattypen, bortsett fra tang og bortsett fra substratets virkning på stabi-

Tabell 3. Utvalgte karakteriserende arter for vegetasjonskompleksene i nordnorsk havstrandvegetasjon skilt ut ved UPGMA-klassifikasjoner. Kompleksene er: 0 *Zostera marina* marint samfunn; 1 brakke undervassenger og hyppig neddykkete brakke forstrender; 2 saline forstrender, tørrere brakke forstrender og nedre saltenger; 3 brakkvassenger og øvre saltenger; 4 ustabile driftinfluerte forstrender og tangvoller og fremre uetablerte sanddyner; 5 mer stabile tangvoller; og 6 etablerte sanddyner. Mengde er angitt som sum av "importance values".

Kompleksnr	0	1	2	3	4	5	6
Antall typer	1	8	23	19	15	9	12
Kompleks 0							
<i>Zostera marina</i>	10	-	-	-	-	-	-
<i>Fucus vesiculosus</i>	4	-	-	-	-	-	-
<i>Phaeophyceae</i> indet.	2	1	-	-	-	-	-
<i>Ascophyllum nodosum</i>	1	-	-	-	-	-	-
<i>Chorda filum</i>	1	-	-	-	-	-	-
<i>Fucus serratus</i>	1	-	-	-	-	-	-
Kompleks 1							
<i>Potamogeton filiformis</i>	-	31	-	-	-	-	-
<i>Ruppia maritima</i>	-	13	-	-	-	-	-
<i>Chara</i> spp.	-	12	-	-	-	-	-
<i>Hippuris tetraphylla</i>	-	11	-	2	-	-	-
<i>Limosella aquatica</i>	-	11	-	-	-	-	-
<i>Myriophyllum alterniflorum</i>	-	11	-	-	-	-	-
<i>Callitriche palustris</i>	-	10	-	-	-	-	-
<i>Eleocharis parvula</i>	-	10	-	-	-	-	-
<i>Zannichellia palustris</i>	-	10	-	-	-	-	-
<i>Potamogeton alpinus</i>	-	8	-	-	-	-	-
<i>Eleocharis acicularis</i>	-	6	-	-	-	-	-
<i>Ranunculus reptans</i>	-	5	-	-	-	-	-
<i>Hippuris vulgaris</i>	-	4	-	1	2	-	-
<i>Sparganium emersum</i>	-	4	-	-	-	-	-
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	-	3	-	-	-	-	-
<i>Chara baltica</i>	-	2	-	-	-	-	-
<i>Crassula aquatica</i>	-	1	-	-	-	-	-
Kompleks 2							
<i>Puccinellia maritima</i>	-	-	88	12	3	-	-
<i>Glaux maritima</i>	-	-	85	32	3	2	-
<i>Puccinellia capillaris</i>	-	3	70	6	18	-	-
<i>Spergularia salina</i>	-	-	34	1	1	-	-
<i>Aster tripolium</i>	-	-	30	2	2	-	-
<i>Salicornia europaea</i>	-	-	27	-	-	-	-
<i>Puccinellia phryganodes</i>	-	1	25	6	-	-	-
<i>Juncus bufonius ranarius</i>	-	6	18	3	-	-	-
<i>Cochlearia officinalis norvegica</i>	-	2	16	4	2	-	-
<i>Sagina maritima</i>	-	-	16	-	-	-	-
<i>Suaeda maritima</i>	-	-	13	-	-	-	-
<i>Salicornia dolichostachya pojark.</i>	-	-	11	-	-	-	-
<i>Spergularia maritima angustata</i>	-	-	10	-	-	-	-
<i>Phaeophyceae fucoids</i>	-	-	8	-	-	-	-
<i>Pelvetia canaliculata</i>	1	-	6	-	-	-	-
Kompleks 2 og 3							
<i>Plantago maritima</i>	-	-	92	47	9	1	15
<i>Carex subspathacea</i>	-	-	58	29	-	-	-
<i>Triglochin maritima</i>	-	31	38	40	-	-	-
<i>Triglochin palustre</i>	-	10	35	25	6	-	-

<i>Stellaria humifusa</i>	-	-	17	20	1	-	-
<i>Armeria maritima</i>	-	-	15	15	-	-	1
<i>Bryum marratii</i>	-	-	3	3	-	-	-
<i>Agrostis stolonifera</i>	-	10	49	86	14	6	11
<i>Juncus gerardi</i>	-	-	28	57	4	2	5

Kompleks 3

<i>Campylium polygamum</i>	-	-	10	95	-	2	-
<i>Carex glareosa</i>	-	2	3	54	-	-	-
<i>Carex salina</i>	-	-	6	49	1	-	-
<i>Bryum salinum</i>	-	2	18	49	-	-	1
<i>Eleocharis uniglumis</i>	-	13	14	46	-	-	-
<i>Carex mackenziei</i>	-	5	3	40	-	-	-
<i>Blysmus rufus</i>	-	-	4	33	-	-	-
<i>Calliergonella cuspidata</i>	-	-	-	27	3	1	8
<i>Drepanocladus revolvens</i>	-	-	-	26	-	-	-
<i>Poa pratensis subcaerulea</i>	-	-	-	25	1	11	19
<i>Eleocharis quinqueflora</i>	-	-	-	22	-	-	-
<i>Potentilla anserina egedii</i>	-	-	3	21	2	-	-
<i>Carex nigra juncella</i>	-	-	-	20	-	5	3
<i>Sagina nodosa</i>	-	-	-	20	-	-	3
<i>Montia fontana</i>	-	1	1	19	3	-	-
<i>Gentianella detonsa</i>	-	-	-	19	-	-	-
<i>Carex rariflora</i>	-	-	-	17	-	-	-
<i>Carex paleacea</i>	-	-	2	14	-	-	-
<i>Potentilla palustris</i>	-	-	-	14	-	1	2
<i>Eriophorum angustifolium</i>	-	-	-	14	-	-	-
<i>Campylium stellatum</i>	-	-	-	12	-	-	3
<i>Carex halophila</i>	-	-	-	12	-	-	-
<i>Drepanocladus exannulatus</i>	-	2	-	11	3	-	-
<i>Puccinellia finmarchica</i>	-	-	-	10	-	-	-
<i>Pedicularis palustris</i>	-	-	-	9	-	-	-
<i>Drepanocladus aduncus</i>	-	-	-	9	-	-	-
<i>Carex serotina pulchella</i>	-	-	-	8	-	-	3
<i>Equisetum palustre</i>	-	-	-	8	-	-	-
<i>Lychnis flos-cuculi</i>	-	-	-	8	-	1	-
<i>Primula nutans</i>	-	-	-	7	-	-	-
<i>Equisetum fluviatile</i>	-	1	-	6	-	-	-
<i>Bryum pseudotriquetrum</i>	-	-	-	5	-	-	1
<i>Cephaloziella rubella</i>	-	-	-	5	-	-	-
<i>Aulacomnium palustre</i>	-	-	-	4	-	-	-
<i>Calliergon stramineum</i>	-	-	-	4	-	-	-
<i>Paludella squarrosa</i>	-	-	-	4	-	-	-
<i>Carex vacillans</i>	-	-	-	3	-	-	-
<i>Scapania irrigua</i>	-	-	-	3	-	-	-
<i>Scapania paludicola</i>	-	-	-	2	-	-	-

Kompleks 3 og 5

<i>Calamagrostis stricta</i>	-	-	-	49	3	17	5
------------------------------	---	---	---	----	---	----	---

Kompleks 3 og 6

<i>Drepanocladus uncinatus</i>	-	-	-	66	4	2	38
<i>Parnassia palustris</i>	-	-	-	31	-	-	17
<i>Euphrasia frigida</i>	-	-	-	25	4	9	22
<i>Carex maritima</i>	-	-	-	25	-	-	20
<i>Rhinanthus minor</i>	-	-	-	23	2	8	20
<i>Empetrum nigrum hermaphroditum</i>	-	-	-	13	2	-	19
<i>Trifolium repens</i>	-	-	-	11	-	5	14
<i>Distichium inclinatum</i>	-	-	-	5	-	-	7

<i>Rhytidadelphus squarrosus</i>	-	-	-	53	-	7	78
<i>Lotus corniculatus</i>	-	-	-	28	2	7	44
<i>Bistorta vivipara</i>	-	-	-	17	1	2	35

Kompleks 4

<i>Honkenya peploides</i>	-	-	2	5	60	8	8
<i>Atriplex prostrata</i>	-	-	20	6	46	24	-
<i>Atriplex longipes praecox</i>	-	-	4	-	34	2	-
<i>Matricaria maritima</i>	-	-	-	-	33	18	3
<i>Polygonum raii norvegicum</i>	-	-	1	1	30	5	1
<i>Cakile maritima arctica</i>	-	-	-	-	22	2	3
<i>Mertensia maritima</i>	-	-	-	-	21	2	-
<i>Atriplex lapponica</i>	-	-	-	-	13	-	-
<i>Atriplex littoralis</i>	-	-	2	-	12	2	-
<i>Lathyrus japonicus</i>	-	-	-	-	12	-	3
<i>Catabrosa aquatica</i>	-	1	-	-	11	-	-
<i>Urtica urens</i>	-	-	-	-	10	-	-
<i>Cakile maritima maritima</i>	-	-	-	-	9	-	1
<i>Ranunculus sceleratus</i>	-	-	-	-	3	-	-
<i>Ranunculus hyperboreus</i>	-	-	-	-	2	-	-

Kompleks 4 og 5

<i>Stellaria media</i>	-	-	1	1	38	33	4
------------------------	---	---	---	---	----	----	---

Kompleks 4 og 6

<i>Leymus arenarius</i>	-	-	1	1	48	25	48
-------------------------	---	---	---	---	----	----	----

Kompleks 5

<i>Galeopsis bifida</i>	-	-	-	-	10	33	5
<i>Elymus repens</i>	-	-	-	-	16	31	6
<i>Valeriana sambucifolia</i>	-	-	-	4	3	28	6
<i>Galeopsis tetrahit</i>	-	-	-	2	16	27	-
<i>Galium aparine</i>	-	-	-	-	9	25	2
<i>Rumex longifolius</i>	-	-	-	-	12	23	-
<i>Angelica archangelica</i>	-	-	-	-	3	19	-
<i>Ligusticum scoticum</i>	-	-	-	11	8	19	1
<i>Anthriscus sylvestris</i>	-	-	-	-	2	17	7
<i>Ranunculus repens</i>	-	-	-	2	2	16	3
<i>Rumex crispus</i>	-	-	-	-	8	12	-
<i>Poa trivialis</i>	-	-	-	-	1	11	-
<i>Alopecurus arundinaceus</i>	-	-	-	-	-	10	-
<i>Phalaris arundinacea</i>	-	-	-	-	-	10	-
<i>Poa pratensis pratensis</i>	-	-	-	-	-	9	1
<i>Sonchus arvensis</i>	-	-	-	1	4	9	-
<i>Conioselinum tataricum</i>	-	-	-	-	-	3	-

Kompleks 5 og 6

<i>Arrhenatherum elatius</i>	-	-	-	-	5	30	17
<i>Filipendula ulmaria</i>	-	-	-	9	-	23	14
<i>Vicia cracca</i>	-	-	-	12	3	22	37
<i>Ranunculus acris</i>	-	-	-	5	-	12	20
<i>Carum carvi</i>	-	-	-	-	-	9	8
<i>Myosotis arvensis</i>	-	-	-	-	-	6	8
<i>Urtica dioica dioica</i>	-	-	-	-	2	6	4
<i>Isatis tinctoria</i>	-	-	-	-	-	5	5
<i>Descurainia sophia</i>	-	-	-	-	-	2	2

Kompleks 6

<i>Hylocomium splendens</i>	-	-	-	2	-	-	51
<i>Achillea millefolium</i>	-	-	-	2	4	5	41

<i>Ditrichum flexicaule</i>	-	-	-	1	-	-	32
<i>Campanula rotundifolia</i>	-	-	-	1	-	1	30
<i>Silene acaulis</i>	-	-	-	-	-	-	23
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	-	-	-	-	-	-	22
<i>Thalictrum alpinum</i>	-	-	-	-	-	-	22
<i>Geranium sylvaticum</i>	-	-	-	-	-	1	21
<i>Bryum capillare</i>	-	-	-	8	1	-	21
<i>Tortula ruraliformis</i>	-	-	-	-	-	-	21
<i>Racomitrium ericoides</i>	-	-	-	-	-	-	20
<i>Pimpinella saxifraga</i>	-	-	-	-	-	-	19
<i>Homalothecium lutescens</i>	-	-	-	-	-	-	19
<i>Gentianella aurea</i>	-	-	-	2	-	-	18
<i>Saussurea alpina</i>	-	-	-	-	-	-	18
<i>Solidago virgaurea</i>	-	-	-	-	-	-	18
<i>Dryas octopetala</i>	-	-	-	-	-	-	17
<i>Thuidium abietinum</i>	-	-	-	-	-	-	17
<i>Alchemilla</i> spp.	-	-	-	-	-	-	16
<i>Festuca ovina</i>	-	-	-	-	2	-	15
<i>Juniperus communis</i>	-	-	-	-	-	-	15
<i>Rubus saxatilis</i>	-	-	-	-	-	-	15
<i>Galium boreale</i>	-	-	-	-	-	-	14
<i>Juncus arcticus balticus</i>	-	-	-	2	-	-	14
<i>Pleurozium schreberi</i>	-	-	-	-	-	-	14
<i>Avenula pubescens</i>	-	-	-	-	-	-	13
<i>Draba incana</i>	-	-	-	-	-	-	13
<i>Didymodon fallax</i>	-	-	-	-	1	-	13
<i>Poa alpina</i>	-	-	-	-	-	-	12
<i>Sedum acre</i>	-	-	-	1	7	-	12
<i>Botrychium lunaria</i>	-	-	-	-	-	-	11
<i>Polemonium caeruleum</i>	-	-	-	-	-	-	11
<i>Salix hastata</i>	-	-	-	-	-	-	11
<i>Taraxacum</i> spp.	-	-	-	1	4	4	11
<i>Brachythecium albicans</i>	-	-	-	-	-	-	11
<i>Brachythecium reflexum</i>	-	-	-	1	-	-	11
<i>Geum rivale</i>	-	-	-	-	-	-	10
<i>Hieracium</i> spp.	-	-	-	1	-	-	10
<i>Ptilidium ciliare</i>	-	-	-	-	-	-	10
<i>Astragalus alpinus</i> coll.	-	-	-	-	-	-	9
<i>Viola biflora</i>	-	-	-	-	-	-	9
<i>Rhytidium rugosum</i>	-	-	-	-	-	-	9
<i>Antennaria dioica</i>	-	-	-	-	-	-	8
<i>Arctostaphylos alpinus</i>	-	-	-	-	-	-	8
<i>Lathyrus pratensis</i>	-	-	-	-	-	2	8
<i>Potentilla crantzii</i>	-	-	-	-	-	-	8
<i>Selaginella selaginoides</i>	-	-	-	1	-	-	8
<i>Ceratodon purpureus</i>	-	-	-	-	-	-	8
<i>Carex capillaris</i>	-	-	-	-	-	-	7
<i>Cerastium alpinum</i> coll.	-	-	-	-	-	-	7
<i>Saxifraga aizoides</i>	-	-	-	-	-	-	7
<i>Trollius europaeus</i>	-	-	-	-	-	-	7
<i>Cinclidium stygium</i>	-	-	-	2	-	-	7
<i>Cetraria ericetorum</i>	-	-	-	-	-	-	7
<i>Cetraria nivalis</i>	-	-	-	-	-	-	7
<i>Peltigera canina</i>	-	-	-	-	-	-	7
<i>Peltigera rufescens</i>	-	-	-	-	-	-	7
<i>Erigeron borealis</i>	-	-	-	-	-	-	6
<i>Vaccinium uliginosum</i>	-	-	-	-	-	-	6
<i>Timmia austriaca</i>	-	-	-	-	-	-	6
<i>Cornicularia aculeata</i>	-	-	-	-	2	-	6
<i>Allium sch. sibiricum</i>	-	-	-	-	-	1	5

<i>Pyrola rotundifolia norvegica</i>	-	-	-	-	-	-	5
<i>Catoscopium nigratum</i>	-	-	-	-	-	-	5
<i>Climacium dendroides</i>	-	-	-	-	-	-	5
<i>Encalypta rhamnoides</i>	-	-	-	-	-	-	5
<i>Meesia uliginosa</i>	-	-	-	-	-	-	5
<i>Coeloglossum viride</i>	-	-	-	-	-	-	4
<i>Fumaria officinalis</i>	-	-	-	-	-	-	4
<i>Knautia arvensis</i>	-	-	-	-	-	-	4
<i>Oxytropis campestris sordida</i>	-	-	-	-	-	-	4
<i>Plantago lanceolata</i>	-	-	-	-	-	-	4
<i>Salix reticulata</i>	-	-	-	-	-	-	4
<i>Saxifraga oppositifolia</i>	-	-	-	-	-	-	4
<i>Tortella tortuosa</i>	-	-	-	-	-	-	4
<i>Barbilophozia hatcheri</i>	-	-	-	-	-	-	4
<i>Cetraria islandica</i>	-	-	-	-	-	-	4
<i>Dianthus superbus</i>	-	-	-	-	1	-	3
<i>Hypnum bambergi</i>	-	-	-	-	-	-	3
<i>Myurella julacea</i>	-	-	-	-	-	-	3
<i>Thuidium philibertii</i>	-	-	-	-	-	-	3
<i>Cladonia gracilis</i>	-	-	-	-	-	-	3
<i>Epipactis atrorubens</i>	-	-	-	-	-	-	2
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	-	-	-	-	-	-	2
<i>Scapania aequiloba</i>	-	-	-	-	-	-	2
<i>Cetraria delisei</i>	-	-	-	-	-	-	2
<i>Collema tenax</i>	-	-	-	-	-	-	2
<i>Leptogium lichenoides</i>	-	-	-	-	-	-	2
<i>Ochrolechia frigida</i>	-	-	-	-	-	-	2

Videre utbredte taks

<i>Cochlearia officinalis officinalis</i>	-	-	13	9	10	7	3
<i>Festuca rubra</i>	-	-	44	128	57	37	92
<i>Galium palustre</i>	-	-	-	14	2	7	-
<i>Epilobium palustre</i>	-	1	-	11	4	4	4
<i>Stellaria crassifolia</i>	-	1	3	25	41	23	1
<i>Potentilla anserina anserina</i>	-	-	1	35	26	47	22
<i>Equisetum arvense</i>	-	-	-	10	4	10	16
<i>Cerastium fontanum vulgare</i>	-	-	-	10	7	6	16
<i>Rumex acetosa acetosa</i>	-	-	-	8	8	21	12
<i>Leontodon autumnalis</i>	-	-	-	6	1	3	17

liteten, å være den minst vesentlige faktoren.

Noen statistisk analyse av betydningen av de enkelte faktorene er ikke utført, og for flere av faktorene er den også svært vanskelig å utføre fordi faktoren er vanskelig å kvantifisere (spesielt ustabilitet, men også salinitet og hydrologi). De avgjørende faktorene for hvert kompleks synes likevel å være:

Kompleks 1. (a) Neddykking: svært hyppig til permanent. (b) Salinitet: brakkvatn til nesten ferskvatn.

Kompleks 2. (a) Salinitet: middels til meget høg. (b) Neddykking: hyppig. (c) Stabilitet: middels til låg, særlig pga bølgeslag og iserosjon.

Kompleks 3. (a) Salinitet: låg. (b) Neddykking: sjelden eller hyppig, men da i brakt vatn. (c) Stabilitet: høg. Hydrologi betyr mest for inndelingen i undergrupper, fra forholdsvis tørr i øvre saltenger via fuktig til stedvis stagnerende i brakkvassenger.

Kompleks 4. (a) Næring: høg pga tang. (b) Stabilitet: låg. Den innbyrdes betydningen av

næring (tang) og stabilitet veksler mellom undergruppene. Hydrologi har avgjørende betydning for en undergruppe.

Kompleks 5. (a) Næring: høg pga tang. (b) Stabilitet: relativt høg.

Kompleks 6. (a) Substrat: sand. (b) Stabilitet: nokså høg. (c) Hydrologi: jamt tørr.

Geografiske gradienter

Strendene i Nord-Norge utgjør et meget stort geografisk spenn, både fra sør til nordaust og fra ytterkyst til fjordbotner. Det kunne derfor være å vente at geografiske variasjoner i artsutvalg virket sterkt inn på en floristisk basert inndeling. Dette slår bare til i liten grad og vesentlig som årsak til enkelte undergrupper i kvalitativ klassifikasjon. Noen eksempler er:

Undergruppe 2C omfatter sørlige ytterkysttyper: *Aster tripolium*-forstrand, *Suaeda*-forstrand og *Puccinellia capillaris*-*Sagina maritima*-grusstrand.

Undergruppe 2E omfatter nordaustlige fjordstrandenger med subarktisk preg: *Carex subspathacea*-*Stellaria humifusa*-, ren *Carex glareosa*- og *Festuca-Puccinellia finmarctica*-typer.

Undergruppe 4E omfatter nordaustlige ustabile tangvoller som særlig er knyttet til Varanger-området: *Atriplex lapponica*- og *Urtica urens*-typer.

Undergruppe 6A omfatter de ± etablerte Helgelandsdynene, men disse har også en økologisk forklaring.

Heller ikke i ordinasjonene kommer de geografiske gradientene fram som avgjørende for større deler av strukturen. Årsaken er trolig at mange av vegetasjonstypene utgjør geografiske vikarer der en stor del av artsutvalget likevel er felles slik at de blir klassifisert sammen i vegetasjonsgrupper og undergrupper.

I de aller fleste plantesosiologiske oversikter skiller de nordligste strandengene, sanddynene og til dels tangvollene i Norge ut i egne arktisk-subarktiske overordnede enheter (se bl.a. Beeftink 1977, Dijkema 1984). Våre resultater antyder kanskje at dette er noe forhastet.

Metoder

Til grunn for materialet ligger en rekke subjektive valg før man ender opp med de 'typer' som her er analysert videre. Lokalteter er i svært mange tilfeller valgt ut fra forvaltningshensyn (store, varierte lokaliteter er oftest prioritert framfor små, enkle). Det er foretatt en subjektiv oppdeling av vegetasjonsdekket i bestander, oftest på grunnlag av visuelle endringer i dominansforhold og/eller i habitatbetingelser. Valg av sted for analyseflater og av antall har også skjedd rent subjektivt, antallet ofte ut fra tidsbegrensninger. I tillegg kommer ulikheter forårsaket av at svært mange personer har foretatt analyseringen, kanskje med noe ulikt syn på avgrensing av typer. I neste fase er analysene satt sammen subjektivt i tabeller og sortert etter floristisk likhet og dominansforhold inntil de 'typer' som er anvendt her kom fram.

Det kan derfor spørres om det som klassifiseres og ordineres her er reelle vegetasjonsenheter eller om det er utført en 'objektiv, automatisk' analyse av forfatterens subjektive oppfatninger av nordnorsk strandvegetasjon. Begge deler er trolig riktig. Men den 'automatiske' analysen vil kunne påvise bestemte feil som er blitt gjort i den subjektive konstruksjonen av typene. (1) Hvis typene ikke representerer reelle ulikheter i artssammensetning, men mer eller mindre tilfeldige sammensetninger av enkelte analyseruter og bestander, så vil de ikke kunne klassifiseres (ved UPGMA) i distinkte grupper. Klassifikasjonen i seks klare vegetasjonsgrupper og til dels i undergrupper antyder at en reell vegetasjonsstruktur ligger til grunn. (2) Hvis de utskilte typene er dårlig skilt fra hverandre, enten kvalitativt eller

kvantitativt, så ville de grupperes sammen på låge ulikhetsnivåer i en eller begge UPGMA-klassifikasjonene. I den kvalitative klassifikasjonen (figur 3) gjelder dette bare undertypene av *Puccinellia maritima*-salteng. Ellers har alle typene en innbyrdes ulikhet på 20-25 % eller mer. I den kvantitative klassifikasjonen gjelder dette undertypene av *Glaux*- og *Plantago maritima*-forstrender, av *Puccinellia maritima*-salteng, to av undertypene av *Carex subspatheacea*-salteng og enkelte av undertypene av *Juncus gerardi*- og *Festuca rubra*-salteng. Ellers er alle typer ulike på nivå 30-35 % eller mer. De subjektivt utskilte typene synes dermed representere reelle vegetasjonstyper så langt materialet strekker seg.

Ordinasjon som metode har klare begrensninger når det gjelder å handtere et materiale med en struktur som det foreliggende. De mest problematiske trekkene ved materialet er: (a) Det store spennet, noe som gjør at et større antall enkelttyper og grupper av typer er totalt ulike hverandre. Det er prinsipielt umulig å fordele meningsfylt mer enn 10 innbyrdes meget ulike enheter i et 2-, 3- eller 4-aksesystem. Dette fører bl.a. til at alle de mest avvikende typene/gruppene må fjernes før DCA (eller CA) overhode kan fungere på materialet. (b) De store forskjellene i artsrikdom, fra de ytterst artsfattige undervassengene og våte forstrendene til i norsk sammenheng uvanlig artsrike etablerte dyner. Bestander med 50-70 arter, og med over 30 arter pr m², er ikke uvanlige. Dette påvirker også relasjonene mellom typer/grupper; de artsrike enhetene får nødvendigvis flere innbyrdes relasjoner enn de artsfattige og kan lettere ordineres.

Klassifikasjon som anvendt her, dvs. agglomerativ (som grupperer fra "bunnen") og sentroid-basert (som beregner middelverdier for de klynger som dannes og nyberegner matriser), fungerer vesentlig

bedre enn ordinasjon og gir en meningsfylt struktur uansett spenn og forskjeller i artsrikdom. I realiteten gir også hierarkisk klassifikasjon (som deler fra "toppen") et sammenliknbart og i prinsippet likt mønster på det foreliggende materialet. TWINSpan er kjørt på materialet, men presenteres ikke her.

Referanser

- Beefink, W.G. 1977. The coastal salt marshes of western and northern Europe: An ecological and phytosociological approach. - s. 109-155 i Chapman, V.J. (red.) Wet coastal ecosystems. Elsevier, Amsterdam.
- ter Braak, C.J.F. 1987. CANOCO - a FORTRAN program for canonical community ordination by [partial] [detrended] [canonical] correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis (version 2.1). - TNO Inst. Appl. Comp. Sci., Wageningen.
- Dijkema, K.S. (red.) 1984. Salt marshes in Europe. - European Committee for the Conservation of Nature and Natural Resources, Strasbourg.
- Elven, R. & Johansen, V. 1983. Havstrand i Finnmark. Flora, vegetasjon og botaniske verneverdier. - Miljøverndep. Rapp. T-541: 1-357.
- Elven, R. et al. 1988a-d. Botaniske verdier på havstrender i Nordland. A-D. - Økoforsk Rapp. 1988-2A-D.
- Fjelland, M., Elven, R. & Johansen, V. 1983. Botaniske verneverdier på havstrand i Troms. - Miljøverndep. Rapp. T-551: 1-291.
- Pedersen, O. 1988. Biological Data Program/PC. Version 1.01. Brukerveiledning. - Vege DataConsult, Oslo.
- Rohlf, F.J. 1994. NTSYS-pc. Numerical taxonomy and multivariate analysis System, Version 1.80. - Exeter Software, Setauket NY.

Evaluering av satellitt-tolkning av arealklassifikasjon (CORINE)

Olav Balle

Referat

Balle, O. 1997. Evaluering av satellitt-tolkning av arealklassifikasjon (CORINE). - NTNU, Vitensk.mus. Rapp. bot. Ser. 1997-1: 153-163.

En kartlegging basert på CORINE (EUR 12585) og satellittbilder ble gjennomført av Statens kartverk i 1994/95 over deler av Romerike. Kartleggingen ble evaluert av Norsk institutt for jord- og skogkartlegging i 1995/96 gjennom en utvalgsmetode. 2033 flater på 5 daa hver ble kontrollert ved hjelp av kart (økonomisk kartverk), flybilder og feltbefaringer. Statistisk behandling av kontrollflateklassifikasjon og satellitt-basert klassifisering viser at andelen korrekt klassifiserte flater avtar med økende arealtypedifferensiering; ved nivå 1: 90 %, nivå 2: 77 %, nivå 3: 68 %, nivå 4: 67 %. Vi finner at skoginndelingen på nivå 3 (barskog, lauvskog og blandingskog) ikke fungerer, siden kontrollen viser for store avvik (25-75 %). For den videre inndelingen til nivå 4 viser kontrollen at for flere arealtyper er satellittklassifisering etter CORINE bortimot meningsløs siden typene ikke lar seg identifisere. Evalueringen viser også at arealtyper som utgjør små arealer systematisk blir undervurdert og oversett til fordel for arealtyper som dekker store arealer. Konklusjonen er at skal satellittbilder brukes for kartlegging etter CORINE, må klassifikasjonssystemet omarbeides.

Olav Balle, NIJOS, Boks 115, 1430 Ås

Abstract

Balle, O, 1997. Evaluation of satellite information for interpretation for area classification (CORINE). - NTNU, Vitensk.mus. Rapp. bot. Ser. 1997-1: 153-163.

A mapping based on CORINE (EUR 12585) and satellite images was performed by The Norwegian Mapping Authority 1994/95 covering parts of the Romerike area in south-east Norway. The mapping was evaluated by the Norwegian Institute of Land Inventory 1995/96 through a statistical selection method. In all 2033 plots, each covering 5 daa, were checked using maps of the «Economic Series», areal photographs and field observations. Statistical processing showed that the proportion of correctly classified plots decreased with increase in the number of area type classes used, at level 1: 90 %, level 2: 77 %, level 3: 68 % and level 4: 67 %. (See European Commission 1995 for level descriptions.) We found that the forest classification at level 3 (coniferous forests, deciduous forests and mixed forests) was not working, since the evaluation showed too much deviation (25-75 %). Further CORINE classification down to level 4 is considered meaningless because many of the CORINE types can not be recognized with satellite interpretation. The evaluation also shows that area types consisting of small areas are systematically underestimated in favour of area types covering large areas. As a conclusion, the evaluation shows that if satellite images are to be used for CORINE classification and mapping, the classification system has to be revised.

Olav Balle, NIJOS, P.O.Box 115, N-1430 Ås, Norway

Innledning

CORINE - programmet (CORINE = Coordination of information on the environment) innen EU har bl.a. som oppgave «å sammenstille informasjon om miljøstatus med hensyn på bestemte emner som er prioritert blant alle EU-statene». Fra EU's side er det utarbeidd tekniske retningslinjer for dette arbeidet, samlet i en bok (European Commission 1994). Det er her lagt grunnlaget for et hierarkisk klassifikasjonssystem delt inn i flere nivåer, hvorav de tre øverste er presentert i boken (se vedlegg). For å gi et lite

inntrykk av presisjonen på denne registrering, kan jeg opplyse om at det i de tekniske retningslinjene anbefales at 250 daa (= ¼ km²) er minsteareal for kartlegging på nivå 3.

Svenskene har grepet fatt i denne inndelingen og forsøkt å videreutvikle den for nordiske forhold. Blant annet er det gjort forsøk på en inndeling ut over nivå 3 for gruppene skog og myr (Rymdbolaget 1994). Dette arbeidet er videre forsøkt brukt i Norge gjennom to prosjekter gjennomført av

Statens kartverk, Miljøenheten: Hardangervidda (Jansen 1995b) og Romerike (Jansen 1995a). Romerikekartleggingen er lagt ut som kart M 1 : 50 000 med et minsteareal på 50 daa. Oversikt over klassifikasjonssystemet for Romerikekartleggingen er vist i vedlegg 2. Det er resultatet av evalueringen av dette prosjektet som legges fram her.

Metode

Ved en evaluering av kartfestede arealdata er det flere faktorer som spiller inn. Vi har lagt vekt på å få et mål for «godheten» av klassifikasjonen og ikke nødvendigvis arealavgrensingen. Et vel så viktig krav har vært at evalueringen skulle gjennomføres på en slik måte at den eventuelt skulle kunne gjentas og da med tilnærmet likt resultat. Det ble derfor utarbeidd et opplegg som innbefattet reklasifikasjon av et visst antall flater innenfor det kartlagte området.

Kontrollflatestørrelse. Størrelsen på arealet rundt kontrollpunktene, som en legger til grunn for registrering av kontrollklassen, har betydning for resultatet og kan alltid diskuteres. Kravet om at kontrollen skal kunne gjentas og etterprøves, fører til at dette arealet må defineres, og at det er en figur med fast form og størrelse. Velges små figurarealer, vil dette føre til at kontrollen fanger opp variasjoner som CORINE bevisst søker å utelate (støy). For store figurer fører til at uregelmessigheter i CORINE-kartet glettes ut og at utglattingen registreres som feil. En simulering av 412 tilfeldige kontrollpunkter med varierende figurstørrelse fra 25 m² til 1 km² viste at flater på 5 daa ga relativt liten generaliseringsfeil (ca. 3 % hvis CORINE-kartet er feilfritt) (Strand 1996 s. 28). Dersom det ble valgt kontrollflater like store som minstearealet under satellitt-tolkningen (50 daa), vil vi glette ut detaljer i CORINE-klassifikasjonen og tendere mot en overestimering av prosentandelen riktig klassifiserte arealer. Går vi til den motsatte ytterlighet og velger svært små flater, vil vi fange opp «støy» som CORINE-klassifikasjonen vil prøve å generalisere bort, og vi

vil undersøke naturlig variasjon innenfor klassene.

Utvelgelse av testflater. Det ble etablert 2033 kontrollpunkter gjennom et stratifisert tilfeldig utvalg. Dette ble gjort ved at en først etablerte et heldekkende nettverk av punkter i et forband på 250 x 250 meter i NGO-nettet. Dette ga 30 777 punkter i hele kontrollområdet som følgelig var *kandidater* for nærmere undersøkelse. Hvert punkt ble karakterisert ved registrert CORINE klasse. Punktene ble gruppert i strata etter disse to egenskapene.

Andelen av totalarealet som var klassifisert til hvert stratum ble beregnet fra CORINE-kartet. Deretter ble det trukket et tilfeldig utvalg punkter fra kandidatpunktene slik at hvert stratum ble representert med et punkt-antall tilnærmet lik det relative arealet i stratomet (avrundet oppover ved fraksjoner). Utvalget ble gjort slik at ingen punkter kunne velges mer enn én gang. Angivelse av registrert CORINE klasse og satellittopptak ble fjernet før lista over kontrollpunkter ble levert kontrollinventøren. Det ble satt opp instruks for hans videre arbeid (Balle 1996, vedl. 2).

Gjennomføringen av arbeidet

Kontrollpunktene ble markert på kartplater av økonomisk kartverk (ØK) og det ble slått en sirkel på 5 daa (radius ca. 40 meter) rundt hvert punkt. Den i areal dominerende CORINE klassen (nivå 3/4) innenfor sirkelen ble registrert som kontrollklasse for punktet. Fem dekar utgjør omlag 10 % av minste figurstørrelse i CORINE-kartet.

Nannestad og Ullensaker. Digitalt Markslag foreligger for disse kommunene og koordinatlisten inneholdt derfor opplysninger om fordeling av markslag innenfor 5 daa sirkelen. Markslagsopplysningene er åjourført pr. jan. 1991, men dette gjelder i første rekke opplysninger om grensen dyrket mark/skog og om nedbygde arealer.

CORINE-klassen ble bestemt ved hjelp av ØK og flyfotooppgaven NLF 11135 opptatt 29.5.1991 i målestokk 1 : 15 000. Vi kan anse at denne fotooppgaven er tilnærmet identisk i tid med satellittopptaket for disse kommunene. Ett punkt måtte oppsøkes i felt for sikker klassifisering.

Hurdal og Eidsvoll. Her er Digitalt Markslag ikke ferdig, og listene over koordinatene inneholdt derfor ingen markslagsopplysninger. Markslagsopplysningene ble derfor hentet direkte fra ØK, og disse ble videre kontrollert/ev. modifisert ut fra tolkning i flyfoto.

Det ble benyttet to flyfotooppgaver (NLF 11369 og 11566) for disse to kommunene. Begge disse oppgavene er fotografert i 1993, h.h.v. 27.5.1993 og 28.6.1993 og er i M 1 : 30 000. I tillegg er det supplert med oppgave NLF 11831 for områdene øst for Vorma. Dette var IR-bilder fotografert 24.6.1995 i M 1 : 15 000. Satellittopptaket er gjort i 1994 for kommunene Eidsvoll og Hurdal. Den "feilen" som kan oppstå, er at hogst gjort i vintersesongen 1993/94 ikke kommer med på flyfotoene fra 1993. Vi anser likevel denne feilen for å være av mindre betydning for evalueringen av resultatet. IR-bildene på oppgave NLF 11831 viser tydelig hvilke områder som nylig er hogd, noe som eliminerer feilklassifiseringen i kontrollen mot CORINE-kartet.

I Eidsvoll er 12 punkter oppsøkt i felt pga manglende flyfotodekning, og ett punkt for sikker klassifisering.

Resultater

Kontroll av klasseinndelingen. I vedlegg 3 tabell A.1 er gjengitt resultatene av statistisk behandling av sammenligningen mellom klassifisering av kontrollpunktene og CORINE-kartet på nivå 1 til 4.

I vedlegg 3 tabell A2 viser resultatene av av den samme sammenligningen, men her er de

punkter som er antatt er åpenbart feil på nivå 1 tatt bort.

Dersom vi går ut fra at tolking i satellittbilder kan være en egnet framgangsmåte for klassifisering etter CORINE i det hele tatt, vil det være nærliggende å gå ut fra at den klassifiseringen på nivå 1 som er gjort i Romerike-prosjektet, ihvertfall er korrekt. Det betyr at ca. **10 % av kontrollflatene som er klassifisert annerledes på nivå 1**, kan være gjort så pga forskjell i målestokk (utglating). Kontrollarealet dekker 5 daa, mens minstearealet ved satellittkartleggingen er 50 daa. Dette vil uvegerlig føre til at småareal registreres ved kontrollen, men utelates under kartleggingen. Om det i tillegg også er andre årsaker til feil, så som geometriske feil (at CORINE-kartet ikke er i geometrisk samsvar med kartkoordinatsystemet) kan så være. Kontrollen gir ikke muligheter for etterprøving av slike feil.

Nivå 3

Vedlegg 4 tabell A.9 gir resultatene av den statistiske behandlingen av materialet for nivå 3 dersom nivå 1 er riktig.

Vedlegg 3, tabell A.1 og A.2 forteller oss at 68 % av CORINE-flatene var riktig klassifisert på nivå 3. Dersom man ser bort fra de flatene hvor det var uoverenstemmelse på nivå 1, blir prosenten riktig klassifisert på nivå 3, hele 75 %.

Klassen 1.1.2 (Åpen by/tettstedstruktur) kommer i CORINE ut på 60%-nivå, sammenlignet med kontrollen. **Klassen 1.1.1 (Tett by/tettstedsstruktur)** kan være oversett i kontrollen. I hvertfall virker forskjellen mellom disse klassene uklar selv ved gjennomgang av CORINE-spesifikasjonene i Jansen (1995b Vedlegg 1), og bør kanskje presiseres nærmere.

Klasse 1.2.1 (Industri og handelenheter) har et samsvar mellom kontroll og CORINE på 30%, og de fleste feilklassifiseringer kan

skyldes utglattingsfeil. Når det gjelder **klassen 1.2.2 (Veg/jernbanenett med tilknyttede områder)** som har en "treff" på 11 %, må årsaken her være vurderingsfeil i satellittbildet. **Å måle avstander i satellittbildet kan føre galt av sted.**

Klasse 1.2.4 (Flyplass) har kontrollen bare to flater, og i henhold til den engelske definisjonen kunne flere punkter blitt ført hit, i og med at at jordbruksareal langs rullebanen skulle vært med som 1.2.4. Kontrollflatenes lille areal og instruks for arealklassifisering gjør at siden hele prøvearealet ligger innenfor markslaget dyrket mark, blir det ført hit. Her må man anta at CORINE-kartet nok har bedre samsvar med definisjonen.

Klasse 1.3.1 (Massetak/dagbrudd) har truffet godt i satellitt-tolkningen (ca. 70 %), mens den flaten som CORINE har ført til **klasse 1.3.2 (Deponier)** egentlig er hogstflate.

Klasse 1.3.3 (Byggeplasser) har sannsynligvis vært for små til å bli tatt ut under tolkingen.

Klasse 1.4.1 (Urbane grøntområder) er bare registrert under kontrollen. Dette kan skyldes utglattingen, men sannsynligvis har i hvertfall en flate blitt mistolket til 2.1.1 (Dyrka mark).

Klasse 1.4.2 (Idretts og rekreasjonsområder) er nok underrepresentert i CORINE i forhold til de faktiske forhold. **Dette kan skyldes at disse arealene vanligvis er for små til å komme ut.**

Klasse 2.1.1 (Dyrka mark) har CORINE truffet med nesten 70 % av flatene. Dessverre har også klassene **2.3.1 (Beiteområder)**, **2.4.2 (Mosaikk av jordbruksareal)** og **2.4.3 (Mosaikk av jordbruksareal m/ naturlig vegetasjon)** for en stor del havnet i klasse 2.1.1.

Klasse 2.3.1. er ikke registrert i CORINE, og **dette kan ikke skyldes at arealene er for små.** (Se ovenfor.) De samme kommentarene/forklaringene kan også gjelde for klassene 2.4.2 og 2.4.3.

Klasse 3.1.1 (Lauvskog) har en treffprosent på 33 %. Mange av CORINEs lauvskogsflater er i kontrollen ført til barskog (28 %), mens 36% av kontrollens lauvskogsflater har CORINE ført til blandingsskog. **Dette kan tyde på at det kan være skyggeeffekter i bildet, noe som gjør at refleksjonen i IR-båndene blir for liten i forhold til mengden lauv i bestandet.**

Klasse 3.1.2 (Barskog) treffer med 75 %, men over 10 % av kontrollens 3.1.2 har CORINE tatt for å være klasse **3.1.3 (Blandingsskog)**. Dessuten er ca. 10 % av flatene blitt ført til **klasse 3.2.4 (Overgangsstadene i skog/buskmare)**. Dette kan tyde på at bildetolkeren har vært noe usikker under arbeidet. **Resultatet for klasse 3.1.3 viser at det er vanskelig å skille denne klassen fra ren barskog (3.1.2), i og med at nesten 9 % av CORINEs klasse 3.1.3 er ført hit.**

Klasse 3.2.4 (Overgangsstadene i skog/buskmare) viser et komplekst bilde. Ca. 50 % av 3.2.4-flatene er utelatt iflg. kontrollen og til gjengjeld er ca. 35 % av CORINE's 3.2.4-flater uriktig blitt ført hit. Disse forholdene kan nok til en viss grad forklares som glattningseffekt p.g.a. arealstørrelse, **men vi må ikke se bort fra at noe av årsakene kan skyldes problemene med å avgjøre i satellittbildet om trehøyden er over eller under 3 m.**

Klasse 3.3.2 (Lyngmark) er registrert i kontrollen med ett punkt. Dette materialet er for lite til å gi noen sikker konklusjon på årsaken, men glattningseffekten er en nærliggende forklaring.

Klasse 3.3.3 (Områder med sparsom vegetasjon) er bare registrert i CORINE-

kartet (5 flater). Kontrollen har registrert flesteparten av disse flatene som barskog. **Årsaken til dette kan være at oppløsningen i bildet ikke gir grunnlag til å ta ut glissen skog som er en følge av f.eks. frøtrestillinger/plukkhogst.**

Klasse 4.1.1 (Limnogene våtmarker) kommer ikke godt ut i kontrollen (ikke noe samsvar). **Dette kan skyldes arealene som virkelig hører til i denne denne klassen er for små til å bli tatt ut i CORINE.** Det kan også være ekstremt vanskelig å tolke ut disse arealene i bildene i og med at det er IR-båndene som gir informasjon om disse disse arealene. Og uten kartkontroll kan andre areal typer bli ført hit.

Klasse 4.1.2 (Myr) har 23 % samsvar med kontrollen, og om vi ser bort fra flere flater hvor feiltolkningen kan skyldes utglatting er samsvaret kanskje så høyt som 50 %. **En viss usikkerhet i bedømmelsen av tresetting kan spores, siden fem av CORINE's myrflater er av kontrollen klassifisert som skog.**

Klasse 5.1.1 (Elver) har over 80 % treff av CORINE. De feilklassifiseringer som er registrert, kan forklares som utglattingsfeil. Det samme gjelder også for **klasse 5.1.2 (Sjøer/vann).**

Nivå 4

Klassene på nivå 4 er utviklet i Norden. Det er bare skog (klasse 3) og myr (klasse 4.1.2) i Romerike-kartleggingen som kommer ned på nivå 4. Det er derfor bare innen disse klassene resultatet blir diskutert.

Ser vi på tabell A.1 i vedlegg 1, finner vi at ca. 67 % av flatene er korrekt klassifisert på nivå 4. Tar vi ut de flatene som er feilklassifisert på nivå 1, blir andelen riktig klassifiserte flater større (ca. 74 %) (tabell A.2). Det må også presiseres at mange flater som ikke er klassifisert til nivå 3, også er med i grunnlagsummene. Dette utglatter

forskjellene som måtte være til stede mellom nivå 3 og nivå 4.

Tabell A.10 i vedlegg 4 viser at det er et stort sprik mellom CORINE og kontroll for klassene **barskog på myr (3.1.2.2)**, **blandingsskog på myr (3.1.3.2)** og **lauvskog på myr (3.1.1.2)**. Årsakene til dette kan være flere, men **hovedgrunnen er med all sannsynlighet at det kan være svært vanskelig å identifisere disse klassene under bilde-tolkningen.** Kontrollen har f.eks. 37 flater som er klassifisert som barskog på myr, CORINE har 2, hvorav en sammenfaller med kontrollen. Noe av dette avviket kan skyldes glattingseffekt, men ikke alt. For lauvskog og blandingsskog på myr er det svært få flater, slik at materialet er usikkert.

Ca. 30 % av flatene av **klasse 3.1.1.1 (Lauvskog ikke på myr)** har CORINE registrert på nivå 4. Ellers har dette tidligere vært kommentert under diskusjonen på 3. nivå.

Klasse 3.1.1.2 (Lauvskog på myr) er bare registrert under kontrollen med to flater, og kan, på grunn av sin kompleksitet og lite materiale, ikke fortelle stort.

Klasse 3.1.2.1 (Barskog ikke på myr) har mange flater, og utover sammenblandingen på nivå 3 mellom 3.1.2 og 3.1.3, ser vi at kontrollen viser visse problemer med å skille mellom 3.1.2.1 og **3.1.2.2 (Barskog på myr)** i og med at av kontrollens 37 flater plassert i 3.1.2.2, har CORINE satt 21 i 3.1.2.1 **Årsaken til dette kan være at det rett og slett ikke lar seg gjøre å skille 3.1.2.2 fra 3.1.2.1 i satellittbildet.**

Klasse 3.1.3.1 (Blandingsskog ikke på myr) er, som nevnt under nivå 3, på 19 av 52 kontrollflater ført til 3.1.1 og 3.1.2 av CORINE. Mulige årsaker er kommentert foran. Svært få av CORINE's flater (tre) har kontrollen ført til 3.1.3.2 (Blandingsskog på myr) og enda færre har CORINE funnet (én). Utglattingsfeil?

Klasse 3.2.4.2 (Hogstflate) er tidligere kommentert under diskusjonen på nivå 3.

Klasse 4.1.2.1 (Risrik myr) har ikke angitt fått noen prosentdekning for å skille denne typen fra **risfattig myr (4.1.2.2)**. Sistnevnte kunne kanskje vært betegnet som grasmyr i steden for. Kontrollen har tre flater av 4.1.2.1, CORINE har også tre. Ingen av flatene er felles. Avviket er så stort at det må skyldes utglating, i og med at en sammenblanding mot **4.1.2.3 (Torvdekt myr)** bare har skjedd på en flate.

Klasse 4.1.2.2 (Risfattig myr) har bare en av 28 kontrollflater felles med CORINE, som fant fem flater. Årsaken kan i mange tilfelle tilskrives utglating, men fire flater har CORINE tatt ut som hogstflater. Flere av myrene som kontrollflatene havnet på, er så store at de burde ha kommet ut i CORINE dersom det var mulig å skille dem ut fra resten av arealklassene.

Klasse 4.1.2.3 (Torvdekt myr) har få flater i kontrollen. Samsvaret mellom kontroll og CORINE er også her svakt, men det er få flater (fire i kontroll og seks i CORINE). Likevel burde det vært et større samsvar enn en flate.

Konklusjon

Resultatet av kontrollen av Romerike-prosjektet viser at det er mulig å bruke satellittbilder for kartlegging av Land Cover

innen visse grenser. Dersom vi forlanger at samsvaret mellom kontroll og kartet må være 70 %, lar vi i så fall de resterende 30 % avskrives som feil som skyldes målestokkforskjeller. Ut fra resultatene av kontrollarbeidet er sannsynligvis dette en for stor feilprosent som i så fall skal tilskrives målestokkforskjeller. Forutsetningene for en mer vellykket klassifisering er sannsynligvis at klassifiseringssystemet må endres noe ut fra det som er angitt i EUR 12585.

Litteratur

- Balle, O. (red.) 1996. Evaluering av satellittbasert arealklassifisering på Romerike. - NIJOS Rapp. 8/96. 56 s.
- European Commission 1994. EUR 12585 - CORINE land cover project. Technical guide. - Luxembourg. 136 s.
- Jansen, I.J. 1995 a. Satellittdata til miljøovervåking Hardangervidda. - Statens kartverk, Miljøenheten, Prosjektrapport. 66 s. + 4 vedlegg.
- Jansen, I.J. 1995 b. Satellittdata til miljøovervåking Romerike. - Statens kartverk, Miljøenheten, Prosjektrapport. 55 s. + 3 vedlegg.
- Rymdbolaget 1994. CORINE landtåkning - ett pilotprosjekt i Sverige. - 101 s. + 9 vedlegg og kart.
- Strand, G.H. 1996. CORINE: Hva er sann klassifisering? - Vedlegg 1 i Balle, O. (red.) Evaluering av satellittbasert arealklassifisering på Romerike. - NIJOS Rapp. 8/96.

Vedlegg 1

CORINE land cover

Nivå 1	Nivå 2	Nivå 3
1 Anlagte flater	1.1 By/tettstedsstruktur 1.2 Industri, handels- og transportenheter 1.3 Gruveområder, deponier og byggeplasser 1.4 Anlagte, bevokste områder	1.1.1 Tett by/tettstedstruktur 1.1.2 Åpen by/tettstedstruktur 1.2.1 Industri og handelenheter 1.2.2 Veg/jernbanenett med tilknyttede områder (min. bredde 100 m) 1.2.3 Havneområder 1.2.4 Flyplass 1.3.1 Massetak/dagbrudd 1.3.2 Deponier 1.3.3 Byggeplasser 1.4.1 Urbane grøntområder 1.4.2 Idretts- og rekreasjonsområder
2 Jordbruksareal	2.1 Dyrka mark 2.2 Permanenter avlinger 2.3 Beitemark 2.4 Heterogene jordbruksarealer	2.1.1 Dyrka mark (ikke permanent vannet) + (åkerliknende beite) 2.1.2 Dyrka mark (permanent vann) 2.1.3 Rismarker 2.2.1 Vingårder/-marker 2.2.2 Fukt- og bærhager 2.2.3 Olivenlunder 2.3.1 Beiteområder 2.4.1 Mosaikk av ettårige og flerårige jordbruksvekster 2.4.2 Mosaikk av jordbruksarealer 2.4.3 Mosaikk av jordbruksarealer med naturlig vegetasjon 2.4.4 Jordbruks- og skogbruksarealer i blanding
3 Skog og semi-naturlig mark	3.1 Skog 3.2 Busk/urteprega vegetasjon, over gangsstadier i skog 3.3 Åpen mark med ingen/sparsom vegetasjon	3.1.1 Lauvskog 3.1.2 Barskog 3.1.3 Blandingsskog: barskog/lauvskog (bar eller lauv ikke over 70% dekning) 3.2.1 Naturlige grasenger 3.2.2 Lyngmark 3.2.3 Krattsamfunn 3.2.4 Overgangsstadier i skog/buskmark 3.3.1 Strender, dyner og sandsletter 3.3.2 Fjell i dagen 3.3.3 Områder med sparsom vegetasjon 3.3.4 Brente områder 3.3.5 Isbreer og evig snø
4 Åpne våtmarker	4.1 Ferskvannsvåtmark (sumper langs elver og sjøer) 4.2 Salt/brakkvannsvåt marker	4.1.1 Limnogene våtmarker 4.1.2 Myr 4.2.1 Saline våtmarker 4.2.2 Saltsjøer 4.2.3 Fjæremarker
5 Vann	5.1 Innlandsvann 5.2 Saltvann	5.1.1 Elver (bredde over 75 m) 5.1.2 Sjøer/vann 5.2.1 Laguner 5.2.2 Elveosser/fjorder 5.2.3 Åpent hav

Vedlegg 2

CORINE land cover - klasser brukt på Romerike av Statens kartverk, Miljøetaten

	Nivå 1	Nivå 2	Nivå 3	Nivå 4	Nivå 5	Nivå 6
1	Anlagte flater	1.1 By/tettstedsstruktur 1.2 Industri, handels- og transportenheter	1.1.1 Tett by/tettstedsstruktur 1.1.2 Åpen by/tettstedsstruktur 1.2.1 Industri og handelsenheter 1.2.2 Veg/fermbaneneitt med tilknyttede områder (min. bredde 100 m)			
2	Jordbruksareal	1.3 Gruveområder, deponier og byggeplasser 1.4 Anlagte, bevakste områder 2.1 Dyrka mark 2.3 Beiteområder 2.4 Heterogene jordbruksarealer	1.2.4 Flyplass 1.3.1 Massetak/dagbruidd 1.3.2 Deponier 1.3.3 Byggeplasser 1.4.1 Urbane grønntområder 1.4.2 Idretts- og rekreasjonsområder 2.1.1 Dyrka mark (ikke permanent vannet) + (åkerliknende beite) 2.3.1 Beiteområder 2.4.2 Mosaikk av jordbruksarealer 2.4.3 Mosaikk av jordbruksarealer med naturlig vegetasjon			
3	Skog og semi-naturlig mark	3.1 Skog	3.1.1 Lauvskog 3.1.2 Barskog		3.1.1.1 Eldre lauvskog 3.1.1.1.1 Eldre lauvskog 3.1.1.1.2 Yngre lauvskog 3.1.2.1.1 Tett eldre barskog (over 60% dekning) 3.1.2.1.2 Glissen eldre barskog	3.1.2.1.2.1 Glissen eldre grandminert barskog 3.1.2.1.2.2 Glissen eldre furudominert
	barskog		3.1.3 Blandingskog barskog/lauvskog (bar eller lauv ikke over 70% dekning) 3.2.2 Lyngmark 3.2.4 Overgangsstadie i skog/busmark	3.1.2.1.3 Yngre barskog 3.1.3.1.1 Eldre blandingskog (over 10-15 m) 3.1.3.2 Blandingskog på myr 3.2.4.1 Lauvkraft (under 3 m, over 30 % dekning) 3.2.4.2 Hogstflate	3.1.2.1.3.1 Yngre furudominert barskog	
4	Åpne våtmarker	3.3 Åpen mark med ingen/sparssom vegetasjon 4.1 Ferskvannsvåtmark	3.3.2 Fjell i dagen 3.3.3 Områder med sparsom vegetasjon 4.1.1 Limogene våtmarker (sumper langs elver og sjøer) 4.1.2 Myr		3.2.4.2.1 Åpne (under 0.5 m, < 30% dekning) 3.2.4.2.2 Igjenvoksende (0.5-3 m, > 30% dekning)	3.2.4.2.2.1 Igjenvoksende furudominert hogstflate
5	Vann	5.1 Innlandsvann	5.1.1 Elver (bredde over 75 m) 5.1.2 Sjøer/vann			

Vedlegg 3

Prosent korrekt klassifisert

Tabell A.1. Antall kontrollpunkter (av totalt 2033) som er riktig klassifisert i CORINE i henhold til kontrollklassifikasjonen (med 95 % konfidensintervall på estimatet av andel korrekt klassifisert).

Nivå	Punkter	Riktig %	95 % konfidensintervall	
			Fra %	Til %
1	1849	90,9	89,7	92,2
2	1561	76,8	75,0	78,6
3	1388	68,3	66,3	70,3
4	1361	66,9	64,9	69,0

Tabell A.1 viser prosent av kontrollpunktene som er riktig klassifisert på hvert av de fire første CORINE nivåene. Fordi kontrollmetoden benytter kontrollflater med fast form er forventningen ved korrekt klassifikasjon omlag 97 % (altså under 100 %). Klassifikasjonen er i stor grad korrekt (over 90 %) på CORINE-nivå 1, men andelen går vesentlig ned på de følgende nivåene. Endringen fra nivå 3 til nivå 4 er liten. Dette skyldes at en rekke arealklasser ikke er differensiert på nivå 4. For 612 kontrollpunkter (30,1 % av materialet) er klassifikasjonen den samme på nivå 4 som på nivå 3. Det tilføres da ingen ny informasjon når en går fra nivå 3 til nivå 4.

Tabell A.2. Prosent (av totalt 1849 kontrollpunkter som er riktig klassifisert på nivå 1) som er riktig klassifisert på nivå 2 til 4.

Nivå	Antall punkter	Riktig %
2	1561	84,4
3	1388	75,1
4	1361	73,6

Tabell A.2 tar hensyn til at feilklassifikasjon på CORINE-nivå 1 i mange tilfeller kan forklares ved at CORINE normalt skal se bort ifra områder under 50 da mens kontrollfeltene er på 5 da. Dette misforholdet var nødvendig i lys av mangelen på en klar instruks for CORINE-klassifisering, fordi en ønsket å implementere veldefinerte, objektive kontrollrutiner som tillater gjentak. Tabell A.2 har som forutsetning at CORINE-klassifikasjonen på nivå 1 er korrekt, og viser "prosent korrekt klassifisert" på de lavere nivåene under denne forutsetningen.

Vedlegg 4

CORINE Nivå 3 når Nivå 1 er riktig. 1849 kontrollpunkter var korrekt klassifisert på nivå 1. Av disse 1849 punktene er 75,1 % også korrekt klassifisert på nivå 3.

Tabell A.9. Forvirringsmatrise for CORINE-nivå 3 når nivå 1 er korrekt klassifisert. Statistisk signifikante nettoavvik er markert med *.

CORINE klasse	Kontrollklasse										
	112	121	122	124	131	133	141	142	211	231	242
111	1										
112	27	3					2	1			
121		3									
122		1	1								
124				1		1					
131					2						
132											
142						1		1			
211									274	20	4
243									2		
311											
312											
313											
322											
324											
333											
411											
412											
511											
512											
Sum	28	7	1	1	2	2	2	2	276	20	4
%	1,5	0,4	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	14,9	1,1	0,2

CORINE klasse	Kontrollklasse										Sum
	243	311	312	313	324	332	411	412	511	512	
111											1
112											33
121											3
122											2
124											2
131											2
132											0
142											2
211	24										322
243	2										4
311		12	16	11	6						45
312		3	735	11	95	1					845
313		16	110	23	42						191
322					1						1
324		1	80		159						240
333			4		1						5
411								2			2
412								8			8
511									10	1	11
512										130	130
Sum	26	32	945	45	304	1	1	10	10	131	1849
%	1,4	1,7	51,1	2,4	16,4	0,1	0,1	0,5	0,5	7,1	100,0

CORINE klasse	Nettoavvik		Bruttoavvik		Prosentandel likt klassifisert
	Sum	%	%	%	
111	1	0,1	-	-	0,0
112	33	1,8	0,34	0,25	18,2
121	3	0,2	0,20	-0,20*	100,0
122	2	0,1	0,05	0,05	50,0
124	2	0,1	0,05	0,05	50,0
131	2	0,1	0,00	0,00	100,0
132	0	0,0	-	-	-
142	2	0,1	0,10	0,00	50,0
211	322	17,4	2,46	2,26*	85,1
243	4	0,2	1,28	-1,08*	50,0
311	45	2,4	2,61	0,64	26,7
312	845	45,7	15,74	-4,92*	87,0
313	191	10,3	9,35	7,18*	12,0
322	1	0,1	-	-	0,0
324	240	13,0	11,12	-3,15*	66,2
333	5	0,3	-	-	0,0
411	2	0,1	-	-	0,0
412	8	0,4	0,10	-0,10	100,0
511	11	0,6	0,05	0,05	90,9
512	130	7,0	0,05	-0,05	100,0
Sum	1849	100,0			75,1
%		100,0			

CORINE nivå 4 i skog når nivå 1 er korrekt klassifisert

Tabell A.10. Forvirringsmatrise for CORINE-nivå 4 i skog når nivå 1 er korrekt klassifisert, Statistisk signifikante nettoavvik er markert med *, ¹ omfatter 3112 "Lauvskog på myr", 3132 "Blandingskog på myr" og 3320 "Fjell i dagen".

CORINE klasse	Kontrollklasse						Sum	%
	3111	3121	3122	3131	3242	Andre ¹		
3111	12	16		10	6	1	45	3,4
3121	3	713	21	9	95	3	844	63,6
3122			1				1	0,1
3131	15	104	6	23	42	1	191	14,4
3220					1		1	0,1
3242		75	15		159	1	240	18,1
3330		4			1		5	0,4
Sum	30	912	33	42	304	6	1327	100,0
%	2,3	68,7	2,5	3,2	22,9	0,5	100,0	

CORINE klasse	Sum		Bruttoavvik		Nettoavvik		Prosentandel likt klassifisert
	Sum	%	%	%	%		
3111	45	3,4	3,8	1,1*		26,7	
3121	844	63,6	24,9	-5,1*		84,5	
3122	1	0,1	2,4	-2,4*		100,0	
3131	191	14,4	14,1	11,2*		12,0	
3220	1	0,1	-	-		0,0	
3242	240	18,1	17,0	-4,8*		66,2	
3330	5	0,4	-	-		0,0	
Sum	1327	100,0				68,4	
%		100,0					

Vegetasjonstypar i Ivar Aasen sitt landskapsrom. Om Ivar Aasen som botanikar og om karplantane i plantesamlinga hans

Odd Veвле

Referat

Veвле, O. 1997. Vegetasjonstypar i Ivar Aasen sitt landskapsrom. Om Ivar Aasen som botanikar og om karplantane i plantesamlinga hans. - NTNU Vitensk. mus. Rapp. bot. Ser. 1997-1: 164-172.

Ivar Aasen sin innsats som botanikar - og karplantane i samlinga frå 1830-åra, frå Ørskog til Skodje, Møre og Romsdal - blir kommenterte på grunnlag av seinare revisjonar av herbariet (Lid 1940).

Karplantane omfattar totalt 406 nummer. Etter revisjonane omfattar den 385 arter: 325 er «rett» bestemt av Aasen og 60 arter er ubestemte, slektsbestemte eller artene har fått status som art seinare. Samlinga utgjer eit historisk dokument om 1) utrydding av arter ved at den inneheld arter som no manglar eller er svært sjeldne i norske kulturlandskap: klinte, kornblomst, gullkrage, rugfaks og kvitsennep; og 2) innvandring og spreiding av arter ved at den manglar ei rekkje arter som har breidd seg i det siste hundreåret, t.d. vårpengeurt, platanlønn og tunbalderbrå.

Plantelista er sortert med omsyn til artene sine sosiologisk faktortal. Artsblokkene stemmer til dels godt med artslistar frå «Enheter for vegetasjons-kartlegging» (Fremstad & Elven 1987). Arter frå kulturlandskapet dominerer i antal: 107 frå kultureng, beite og tørre bakkar.

Odd Veвле, Høgskolen i Telemark, 3800 Bø

Abstract

Veвле, O. 1997. Vegetation in Ivar Aasen's landscape. Ivar Aasen as a botanist and the vascular plants in his herbarium. - NTNU Vitensk. mus. Rapp. bot. Ser. 1997-1: 164-172.

Ivar Aasen (1813-96) is mainly being celebrated for his description and development of the Norwegian language «nynorsk». He also contributed in the 1830s to the botanical exploration of Norway. A herbarium of 385 species (406 voucher specimens) of vascular plants was collected in Ørskog and Skodje, Møre og Romsdal county, west Norway. This paper is based on the later revisions of his collection (Lid 1940).

The herbarium constitutes a historical documentation in two aspects; firstly Aasen found species which have later become extinct or very rare in the cultural landscape of Norway: *Agrostemma githago*, *Centaurea cyanus*, *Chrysanthemum segetum* etc.; secondly he did not find neophytes such as *Thlaspi alpestre*, *Chamomilla suaveolens* and *Acer pseudoplatanus* which have been commonly spreading during the last century.

The list of species has been sorted according to the species' floristical-sociological affinity (Ellenberg's indicator values). The groupings of species correspond well to the list of species in the national system for vegetation mapping (Fremstad & Elven 1987). The sorted list shows that Aasen collected mainly in the cultural landscape and reveals a number of its vegetation types.

Odd Veвле, Telemark College, N-3800 Bø, Norway

Innleiing

I 1996 markerer vi det er 100 år sidan Ivar Aasen avslutta livsverket sitt. Han er vel mest kjend for innsamling av ord og grammatikk i norske dialektar - og utvikling av det nynorske skriftmålet. Det er mindre kjent at han som ung lærar på Solnør i Skodje også granska plantelivet og bygde opp ei stor og fin plantesamling.

Denne artikkelen er basert på konservator Johannes Lid sin artikkel om Aasen-plantesamlinga (Lid 1940). Lid var konservator ved Botanisk museum på Tøyen, Universitetet i Oslo. Innlegget handlar såleis om:

«Herbarium af vildt voxende Planter, som ere fundne i Skodje og Ørskougs Sogne paa Søndmør, i Aarene 1837, 38 og 39; samlet og ordnet af Ivar Ivarson Aasen. Denne Plante-

samling er, saavidt muligt, ordnet efter Systemet i den tredje Udgave af Hornemanns oekonomiske Plantelære, og ved enhver Art er tilføjet dens Løbenummer i Samlingen.» (Aasen 1839 i Lid 1940 : 59).

Ivar Aasen var huslærer hjå kaptein Ludvig Daae på Solnør i Skodje. I åra 1837-39 utførte han ei grundig granskning av floraen i bygdene Ørskog og Skodje i Møre og Romsdal. Innsamlinga, bestemminga og systematiseringa av herbariet har kome i skuggen av dei andre innsamlingane som var grunnlaget for utviklinga av det nynorske skriftmålet; og diktinga hans.

Omfang

Karplantane er nummererte frå 1 til 397. (Herbariet omfattar også mosar og lav frå nummer 398 til 509.) På fem lause ark uten nummer, og på somme (fire) av arka er det planter som har vist seg å vera av to arter. Dei lause unummererte arka er:

- «Efter 52. Formodentlig en *Bromus*».
Deinboll det. *B. mollis*. Lodnefaks.
- «Efter 213. *Ranunculus auricomus*».
Nyresoleie.
- «Efter 240. *Thlaspi arvense*». Vårpengeurt.
- etter 248. *Arabis thaliana*. Vårskrinneblom.
- «Efter 278. *Hieracium*». Omang det. *H.*
sp. sect. *Foliosa*. Bladsvæve.

At somme ark har to arter går dels fram av Aasen sin tekst, dels er det oppdaga ved seinare revisjonar:

- 8a *Circa alpina* Trollurt og 8b *Circa alp.*
Major: Mellomtrollurt (Aasen);
- 322 *Sparganium natans*: Flotgras og Småpiggnopp (Lid manuskript);
- 355 *Betula alba*: Vanleg bjørk og Hengebjørk; (Blytt / Lid revisjon)
- 388 *Aspidium filix mas*: Ormetelg og Junkerbregne (Blytt revisjon).

Etter Lid (1940) si gjennomgåing av karplantane blir omfanget: 397 nummererte ark

+ 5 lause ark + 4 ark med to arter. På somme ark er det teke med «Afart af Foregaaende», som viser seg å vera dubletter. Ei rekkje plantar er ubestemte eller bestemt til slekt. Etter Lid sin revisjon er talet på arter 385.

Plantebestemming og Taxonomi

Ivar Aasen var sjølvvlærd med svært lite hjelpemiddel til bestemming. Dette viser ei imponerende evne til å finna, sortera og bestemma arter. Det går fram av innleiinga at han har nytta Strøm sin «Søndmørs beskrivelse» med skildring av plantelivet på Sunnmøre (Strøm 1762); og etter 1838: Hornemann si bok «Dansk oekonomisk plantelære». Iføljje «Lista yver Ivar Aasenboksamlingi» (Anonym 1946) hadde han også den islandske floraen «Islenzk grasafrædi» (Hjaltalin 1830). Det er grunn til å tru at han også nytta andre bøker frå boksamlingar i Ørsta og Volda.

Plantesamlinga har blitt revidert fleire gonger: Prost P.V. Deinboll såg gjennom samlinga i Molde i 1840. Professor Mathias Numsen Blytt har gjort ein omfattande revisjon og bestemt mange lav og mosar ein gong mellom 1847 og 1862 (Holmboe 1940). Konservator Lid reviderte på nytt og fekk prenta ei fullstendig liste over heile samlinga (Lid 1940). Eg har ikkje sett samlinga, og byggjer på Lid sin revisjon og eitt handskrive ark (Lid 1940 og Lid manuskript, Engeset pers. medd.).

Etter Lid sin revisjon omfatta samlinga 385 arter karplantar. Av desse var 325 rett artbestemte. Dei andre er ubestemte, slektbestemte eller feilbestemte. Samlinga inneheld 32 ulike grasarter, 24 starr og 14 siv / frytle. Desse gruppene utgjør særleg vanskelege grupper for amatørar og viser at Aasen har hatt eit godt syn for likskap og forskjellar. Innsamling og skildring av planter som vik av frå det han venta stadfester granskaren si evne til kritisk analyse:

Om eit stort gras på nr. 27, ein *Arundo* seier

Aasen «Den ligner som man vil see, den foregaaende, men er meget større» (Aasen i Lid 1940: 61). Forskjell i storleik var ikkje nok. Denne er også bergrørkvein, som nr. 26. (Deinboll det.)

Om 129 «Markfrytle, *Luzula campestris*» seier Aasen «Efter nogle forfattere er denne en egen, fra *L. campestris* forskjellig art». Blytt stadfesta *L. campestris* var. multiflora som no er eigen art engfrytle.

Om den ubestemte 99: «Pletter paa Stilken har jeg ikke seet hos denne Plante» (Aasen i Lid 1940: 64). Deinboll let seg likevel freista til å foreslå giftkjeks (*Conium maculatum*), men Blytt har retta det til spansk kjærvel (*Myrrhis odorata*).

Aasen har som ein av dei første her i landet hatt auge for og kunnskap om at «Vanleg marikåpe» omfattar fleire vel skilde arter (nr. 68 og 69).

Det synes som Aasen har hatt særlege vanskar med somme av gruppene, I innleiinga til pil og vier ved nr. 359 innrømmer han «Ved denne Slegt har jeg fundet saa megen Vanskelighed, at jeg blot har opstillet dem, som jeg antog for Arter» (Aasen i Lid 1940: 74). Dei fleste er berre gitt slektsnamn. Området hadde truleg fleire arter *Salix* enn dei som er innsamla.

Som ventande er hadde Aasen også problem med ein del av variasjonen i starrslekta (slåttestarr- og gulstarr-gruppene). Truleg gjeld det same for deler av korsbloms-terfamilien. I desse gruppene har Aasen ubestemte, dublettar og slektbestemte plantar som seinare er reviderte.

Fleire av dei artane Aasen ikkje klarte å bestemma, og grupper som han hadde vanskar med, kunne han beintfram ikkje bestemma fordi vitskapen «var ikkje komen så langt». Grupper har blitt reviderte og fleire arter har blitt beskrivne seinare. I 1830-åra var det ikkje mogleg for han å kjenna:

Vanleg vendelrot (*Variana sambucifolia*) frå

lækjevendelrot (*V. officinalis*); den vart godkjent i Blytts flora 1848;

Sprikjevasshår (*Callitriche cophocarpa*). Den er beskriven/skilt frå småvasshår (*C. palustris*) av Sendtner i 1854;

Småtranebær (*Oxycoccus microcarpum*) frå tranebær (*O. palustris*). Gruppa vart revidert i 1860-åra.

Sætergråurt (*Gnaphalium norvegicum*) frå skoggråurt (*G. sylvaticum*). Gunnerus sin gamle art *G. norvegicum* vart godkjend som art seinare.

Herbariet og Aasen si bestemming er såleis eit historisk dokument og gir bilete frå taxonomen si utvikling.

Diversitet

I lys av 1830-åra sin taxonomi, og begrensa hjelpemiddel for ein sjølvvært botanikar er 385 eit høg tal. Tenkjer vi oss ein «skarpskodd» botanikar i Aasens bygder - med dagens kunnskap - ville han/ho kanskje ha funne fleire. Truleg ville talet kunna overstiga 400 eller jamvel 500?.

Funn og bestemming av ganske små og sjeldne arter, til dømes orkideane småtveblad (*Listera cordata*), knerot (*Goodyera repens*), myggblom (*Hammarbya paludosa*), kvitkurle (*Leucorchis albida*) og korallrot (*Coralorhiza trifida*) viser at observasjonsevna har vore høg.

Utbreiingstypar. Floraelement

Mange av artane er ålment utbreidde i så å seie heile landet: lusegras, skogsnelle, furu, engsoleie, tepperot osv.

Det er eit tydeleg innslag av arter med oseanisk utbreiing. Dei såkalla suboseaniske fins i breitt belte langs kysten frå Østfold til Nordland. Døme på slike suboseaniske arter er:

bjønnekam (*Blechnum spicant*)

pors (*Myrica gale*)

klökkelyng (*Erica tetralix*)

rome (*Narthecium ossifragum*)
knegrass (*Sieglingia decumbens*)

Dei eu-oseaniske som fins i fjordstrok mellom Kristiansand og Kristiansund er godt representerte:

fagerperikum (*Hypericum pulchrum*)
kusymre (*Primula vulgaris*)
heistarr (*Carex binervis*)
storfrytle (*Luzula sylvatica*)

Varmekjære arter med sørleg utbreiing er og representerte:

myske (*Galium odoratum*)
ramslauk (*Allium ursinum*)
vivendel (*Lonicera periclymenum*)

Arter med austleg/kontinental tendens er det lite av:

dvergbjørk (*Betula nana*)
turt (*Mulgedium alpinum*)

Det fins fleire døme på arter med oseanisk og sørleg utbreiing. Men i dette innlegget blir ikkje lagt vekt på vidare sortering av dei plantegeografiske elementa. Dei nemnde døma viser at Aasen-samlinga er representativ for plantelivet i mange vestlandsbygder. Og den var i si tid eit viktig bidrag til kunnskap om floraen på Sunnmøre som lenge var lite kjend. Dei som Aasen meinte var nye i høve til Strøm (1762) sine registreringar er merka i tabellane med *.

Historisk plantegeografi. Chronologi

I tillit til at Aasen sitt herbarium gir eit representativt bilete av floraen i Ørskog og Skodje for 160 år sidan, skal eg knyta nokre merknader til dei endringane vi kan sjå og bedømme i ettertid. Vi ser da bort frå taksonomien si utvikling og bestemmingsbøker til rådvelde. I vår tid er det sannsynleg at i desse bygdene ville Aasen ha funne ei rekkje arter som no er vanlege, dei er nemnde i tabell 1.

Tabell 1. Planter som manglar i Aasen-samlinga og som no er vanlege i denne landsdelen.

Art	Første kjende funn, dels etter Holmboe (1900)
Vårpengeurt (<i>Thlaspi alpestre</i>)	1876 Kristiania
Tunbalderbrå (<i>Chamomilla suaveolens</i>)	1862 Kristiania
Vinterkarse (<i>Barbarea vulgaris</i>)	få funn på Vestlandet før 1870
Åkergråurt (<i>Gnaphalium uliginosum</i>)	?
Platanlønn (<i>Acer pseudoplatanus</i>)	Utbreidd på Vestlandet etter 1860
Hestehov (<i>Tussilago farfara</i>)	1 funn av Aasen

No kjenner vi til at utbreiing av arter har endra seg. Dei nemnde artane som mangla hjå Aasen har seinare breidd seg og har blitt vanlege. Dei fleste av dei seks er innførte av - eller er favoriserte av menneskelege aktivitetar: åkerbruk, slått, tråkk og ferdsel. Andre arter har gått tilbake, eller er praktisk talt utrydda i vår flora. Aasen-samlinga inneheld:

klinte (*Agrostemma githago*)
kornblomst (*Centaurea cyanus*)
gullkrage (*Chrysanthemum segetum*)
rugfaks (*Bromus secalinus*)
kvitsennep (*Sinapis alba*).

Desse er døme på åkerugras som før fanns som fargeflekkar i åkrar (mest kornåkrar). Dei har kome til landet med innført korn og har blitt sjeldne etter at frøreinsinga vart betre og bruk av ugras-middel vart vanleg. Dei er varmekrevande og hadde fordel av haustsåing som var meir vanleg før. Tida synes vera inne for å ta vare på ein del av «ugrasa» med å ha dei i kornåkrar til dømes inntil bygdetun og andre museum. Fleire av dei har tunge frø som er lett «å skilja frå kveite».

Økologi. Vegetasjonstypar

På etikettane er det ofte tilvising til kvar han har funne planten og om den er sjelden eller vanleg. Døme er:

59 Raudknapp: «I dette distrikt meget

- sjelden»;
 46 Geitsvingel: «I stor mængde paa tage og bjergkløfter»;
 22 Fjelltimotei: «Findes kun i fjeldeg-nene»;
 97 Kvanne: «Sjelden heromkring. Findes blot i de høieste fjelde»;
 133 Vanleg høymol: «Mangesteds i agre og ved husene»;
 137 Sivblom: «I myre og dybe sumpe».

Men det er etter måten lite opplysningar om veksestaden og miljøet. Korleis var vegetasjonen og dei økologisk tilhøva der han samla desse artane? Kva for vegetasjonstypar samla han i ? Eg kjenner ikkje til om Aasen har dagboknotat om vegetasjonen der han samla planter. I denne artikkelen ønskjer eg å bruka plantelista over herbariet til å finna ut om vegetasjonstypar kan gjenkjennast.

For å få innsyn i natur- og kulturlandskapet som Aasen samla i, er gjort visse sorteringar av plantelista. Først vart artane i Aasen-samlinga (etter Lids revisjon 1940) kryssa av på ei EDB-kryssliste med Ellenbergs økologiske faktortal (Ellenberg 1979, Vevle 1985, 1988). Rekkjefølje for artane og namn er som i Lids flora (Lid 1985). Namn på plantar som mangla i Aasenherbariet vart sletta. Lista inneheld lokale sunnmørske namn og eventuelle merknader om revisjon av Aasen si plantebestemming. Første delen av denne lista er vist i tabell 2.

Deretter vart EDB-krysslista sortert maskinelt på PC etter dei såkalla sosiologiske faktortala i kolonne G.KOVU, som er utvikla for norske forhold etter mønster frå Ellenbergs «Zeigerwerte der Gefässpflanzen» (Ellenberg 1979, Vevle 1985a). Dei sosiologiske faktortalla viser til kva for vegetasjonstype artane er karakteristiske for eller vanlege i. Sjå tabell 3 og forklaring nedanfor. Denne sorteringa er gjort for å finna ut om «Gir plantelista sortert etter sosiologiske faktortal grunnlag for å klassifisera vegetasjonstypar der Aasen samla plantane?, vegetasjonstypar som er «Enheter for vege-

tasjons-kartlegging i Norge» (EVK etter Fremstad & Elven 1987)? Dei sosiologiske faktortalla i kolonne G.KOVU viser til desimalkodning i eit hierarkisk plantesosiologisk system. Einingane i systemet er:

Kode	Nivå	Siffer	Døme
G	Klassegruppe	9	Skog
K	Klasse	9.3	Barskogsamfunn
O	Orden	9.31	Furuskogsamfunn
V	Forbund ("Verband")	9.311	Nordlege furuskogsamfunn
U	Underforbund	9.3112	Nordlege furuskogsamfunn på fastmark

I dette innlegget vil det føra for langt å nemna alle dei sosiologiske einingane som artane i Aasen-herbariet er karakteristisk for. Prinsipp, metode og inndeling er gjort greie for i Vevle 1985b.

Mange vil lett forestilla seg veksestaden der Aasen samla til dømes saltsiv (*Juncus gerardii*), rustsivaks (*Blysmus rufus*), eller kystbergknapp (*Sedum anglicum*). Desse artane er gjerne "trufaste", dvs. dei opptrer under nokså bestemte miljøforhold: dei to første på strandenger i flomålet, den siste på tørre knausar. Men det er og slik at dei fleste artane kan veksa i fleire vegetasjonstypar. Dei opptrer ofte i vegetasjon der dei "ikkje høyrer heime" etter plantesosiologisk oppfatning.

Tabell 4 viser talet på arter i dei ulike plantesosiologiske hovedgruppene frå ferskvass-arter (gr. 1) til skogararter (gr. 9). Tabellen viser ei klar overvekt av planter frå kulturlandskapet: Kulturenger (gr. 7.4) 73 arter, eittårige åkerugras (gr. 4.2) 25, andre ugras (gr. 4.3) 25, beitemark (gr. 7.5) 19; tilsaman 142.

Naturtypane i landskapet kjem til syne i oversikten i tabell 4. For å få svar på om EDB-sorteringa gir grunnlag for å bestemma vegetasjonstypar er det i tabell 3 påført kode for vegetasjonstype (EVK). I den nedre del av tabellen er ei rekkje arter som indikerer

G1 Fattig fukteng og G3 Rik fukteng. På same måten kan ein i andre deler av tabellen kjenna N1 Fattig-kjelde, J4 Ombrotrof mjukmatte/lausbotnmyr osv. Også i andre deler av den sorterte lista (som ikkje er med her) kan ein finna ei rekkje slike blokker av diagnostisk viktige arter "som trengst" for å kjenna att vegetasjonstypar som er EVK. Å skilja mellom "typane" på neste lågare nivå i systemet over EVK, og å nemna alle artane og dei vegetasjonstypane som er representerte med ulike antall arter fell utanfor det som får plass i denne artikkelen.

Samanlikninga - mellom blokker av arter i den sorterte krysslista - og lister for EVK - kan no bedømmas som ei logisk ringslutning fordi EVK er baserte på plantesosologisk

definerte einingar. Metoden gir i alle høve eit meir oversiktleg bilete av vegetasjonsforhold og artssamansetning i ulike biotopar enn ei taxonomisk ordna artliste.

Arbeidet med å samanlikna dei sorterte plantesosologiske blokkene med listene frå EVK er vanskeleg fordi 1) mange arter er nemnde i fleire EVK; 2) EVK-listene har mange «gode følge-arter» som knapt kan reknas som karakteristiske; 3) EVK-listene manglar arter som i plantesosologien blir rekna som karakteristiske. I ei ny utgåve av EVK kan ein såleis ha nytte av å ha sortert heile Norges flora med omsyn til sosiologisk «tilhørighet» etter ei plantesosologisk inndeling av norsk vegetasjon.

Tabell 2. Utdrag frå EDB-kryssliste over karplantane i Aasen-herbariet. Rekkjefølje og namn etter Lids flora (1985); L T K: økologiske faktortal for lys, temperatur, kontinentalitet (etter Ellenberg 1979); G.KOVU: sosiologiske faktortal (etter Vevele 1985a); *: arter som Aasen rekna nye for Sunnmøre dvs. ikkje nemnde av Strøm (1762); x: innsamla av Ivar Aasen i 1830-åra; korrigering (corr.) og bestemming (det.) av plantane: D = Deinboll, MNBl = M.N.Blytt, JL = Johannes Lid, Om. = Omang; S: lokalnamm som er innsamla av Aasen. Etter "=" står det latinske namnet som Aasen bruka og som er synonym til det som er brukt til venstre i denne lista.

	L	T	K	G.KOVU		
Kråkefotfamilien						
Huperzia selago (Lycopodium s.)	4	3	3	9.32	lusegras	. x D. corr. L. annotinum
Lycopodium annotinum	3	4	3	9.32	strikråkefot	. x D. corr. L. selago.
Lycopodium clavatum		4	3	7.51	mjuk kråkefot	. x S. kraakefot
Diphasium alpinum	8	2	3	6.411	fjelljamne	. x D. corr. L. Complanatum
Dvergjamnefamilien						
Selaginella selaginoides	7	1	3	2.22	dvergjamne	. x
Snellefamilien						
Equisetum arvense	6				åkersnelle	. x MNBl det. Equisetum sp.
Equisetum fluviatile	8	4		1.81	elvesnelle	. x MNBl det.
Equisetum sylvaticum	3	4			skogsnelle	. x MNBl det. Equisetum sp.
Hestesprengfamilien						
Cryptogramma crispa	8	2	3	5.41	hestespreng	. x = Pteris c.
Einstapefamilien						
Pteridium aquilinum	6	5	3	7.52	einstape	. x = Pteris a., S: einstap-blom, einestabb
Hengjevengfamilien						
Thelypteris phegopteris (dryopt)	2	4	3	9.3212	hengjeveng	. x D det. Aspidium sp. (390)
Småburknefamilien						
Asplenium septentrionale	8	4	5	5.32	olavsskjegg	* x
Asplenium trichomanes	5	3	5	5.3	svartburkne	. x
Burknefamilien						
Athyrium distentifolium (a.alp.)	5	2	3	8.4112	fjellburkne	.
Athyrium filix-femina	4	3	9.3212		skogburkne	. x MNBl det. aspidium sp. (389)
Cystopteris fragilis	5	3	5.3		skjærløk	. x MNBl det.
Woodsia ilvensis	7	1	5	5.3	lodnebregne	* x = Polypodium i.
Matteuccia struthiopteris	5	5	4	9.421	strutsevang	.
Telgfamilien						
Polystichum braunii	3	4	2	9.42	junkerbregne	. x MNBl det. Aspidium f-m (388b)
Polystichum lonchitis	6	2	3	5.42	taggbregne	.
Dryopteris dilatata	4	3	9.3212		geittelg	.
Dryopteris filix-mas	3	3	9.42		ormetelg	. x = Aspidium f-m. (388a)
Gymnocarpium dryopteris	3	3	5	9.3212	fugletelg	. x S: fugleblom
Bjønnekamfamilien						
Blechnum spicant	3	3	2	9.3212	bjønnekam	. x S: bjønnekamb
Sisselrotfamilien						
Polypodium vulgare	5	3	5.32		sisselrot	. x S: søterot
Barlindfamilien						
Taxus baccata	4	6	2	9.422	barlind	. x S: barlind
Furufamilien						
Pinus sylvestris	7	7	9.3		furu	. x S: fure, furre
Sypressfamilien						
Juniperus communis	8		8.31		einer	. x S: eine
Pilefamilien						
Salix herbacea	7	2	3	6.1	musøyre	. x S: fjellmoe, kjørr
Salix reticulata	8	3		6.12	rukkevier	* x
Salix myrsinites				2.232	myrtevier	.

Salix glauca		8.41	sølvvier	. x MNB1 det Salix sp. (363, 365, 366)
Salix lapponum		8.41	lappvier	.
Salix hastata	7 3 7	8.411	bleikvier	. x JL det. S. myrsinities
Salix nigricans (s.myrsinifol.)	7 4 6	9.2	svartvier	. x JL det. Salix sp.(368, 369)
Salix phylicifolia		8.41	grønvier	.
Salix caprea	7 3	8.32	selje	. x S: selje
Salix aurita	7 3	9.211	øyrevier	. x MBN1 det. S. cinerea, S: vije
Salix repens	8 5	7.52	krypvier	.
Salix fragilis	5 5 3	9.11	skjørpil	. x S: piil
Salix pentandra		7 9.212	istervier	.
Salix nigricans x phylicifolia			vier-hybrid	. x JL det.
Populus tremula	6 5 5	8.32	osp	. x S: osp, esp
Porsfamilien				
Myrica gale	8 5 2	9.211	pors	. x S: pors
Bjørkefamilien				
Betula nana	8 2 6	2.31	dvergbjørk	. x S: bjørkepors, kjørr
Betula pendula (B.verrucosa)	7	9.4	hengjebjørk	. x MBN1 corr., S: bjørk (355b og c)
Betula pubescens	7	9.32	vanleg bjørk	. x MBN1 corr., S: bjørk (355)
Alnus glutinosa	5 5 3	9.2	svartor	. x S: svart-aare, oldenaare
Alnus incana	6 4 5	9.42	gråor	. x S: grå-aare, kvitaare
Hasselfamilien				
Corylus avellana	6 5 3	8.3	hassel	. x S: hatl, halsj
Almefamilien				
Ulmus glabra (U. scabra)	4 5 3	9.422	alm	. x som u. campestris
Neslefamilien				
Urtica dioica		4.3	stornesle	. x S: brennenøt
Urtica urens	7 6	4.2	smånesle	. x
Syrefamilien				
Oxyria digyna	8 1	5.41	fjellsyre	. x = rheum digynum
Rumex acetosa	8	7.4	matsyre	. x S: suregras, syre
Rumex acetosella	8 5 3	7.23	småsyre	. x S: suregras
Rumex crispus	7 5 3	7.421	krushøymole	.
Rumex longifolius (R.domest.)		4.3	høymole	. x JL det. r. crispus, s: høymole
Rumex obtusifolius	7 5 3	4.3	byhøymole	* x JL det. r. acutus
Polygonum amphibium	7	1.412	vass-slirekne	. x
Polygonum aviculare	7	4.111	tungras	. x
Polygonum convolvulus(bilderd.)	7	4.2	vindeslirekne	. x
Polygonum hydropiper	7 5	1.711	vasspepar	. x S: pepargras
Polygonum persicaria	6 5 3	4.211	vanleg hønsegras	. x S: hønsegras
Polygonum viviparum	7 2	6.312	harerug	. x S: manna, mannagras, perlegras
Meldefamilien				
Chenopodium album		4.211	meldestokk	. x S: frøstokk, melde
Atriplex patula		4.2	svinemelde	. x
Portulakkfamilien				
Montia fontana	8 4 2	2.11	kjeldeurt	. x

Tabell 3. Utdrag frå sortert planteliste. EDB-sortert etter sifferkode for sosiologisk faktortal (sjå forklaring i teksten) med påførte kodar (storbokstav og tal) for EVK som arten er karakteristisk for (Etter Fremstad & Elven 1987): N1 Fattigkjelde, N2 Rikkjelde, J4 Ombrotrof mjukmatte/lausbotnmyr, G1 Kalkfattig fukteng, G3 Rik fukteng.

Planter i kjelder og på myr	G.KOVU EVK-kode			
Stellaria alsine (s. uliginosa)	5 4 3	2.11	N1 bekkestjerneblom	* x
Montia fontana	8 4 2	2.11	N1 kjeldeurt	. x
Saxifraga stellaris	8 2 2	2.111	N1 stjernesildre	. x
Saxifraga aizoides	8 3	2.112	N2 gulsildre	. x
Eriophorum angustifolium	8	2.2	duskull	. x = E. polystachion, S: myrlopp
Rhynchospora fusca	8 2	2.211	brunmyrak	* x = Schoenus f.
Carex limosa	9 3	2.211	J4 dystarr	* x
Rhynchospora alba	8 3	2.211	J4 kvitmyrak	. x = Schoenus a.
Hammarbya paludosa		2.211	myggblom	* x
Scheuchzeria palustris	9 5 5	2.211	J4 sivblom	* x
Carex lasiocarpa	9 4	2.212	trådstarr	. x = C. filiformis
Scirpus cespitosus germanicus	8 5 2	2.22	bjønnskjegg	. x S: vindskjegg, bostegras
Carex maritima gunn.	9 1	2.22	bogestarr	. x = C. incurva
Planter i kulturpåvirka eng				
Thalictrum flavum	7 5	7.43	G3 gul frøstjerne	. x
Succisa pratensis	7 5 3	7.431	G1 blåknapp	. x = Scabiosa s., S: blaakoll
Molinia caerulea	7 3	7.431	G1 blåtopp	. x = Melica caerulea
Lychnis flos-cuculi	7 5 3	7.431	hanekam	. x S: raudesoleie, silkjeviss
Juncus conglomeratus	8 5 3	7.431	G1 knappsiv	. x S: søv, veikjesøv
Juncus effusus	8 5 3	7.431	G1 lyssiv	* x
Cirsium palustre	7 5 3	7.431	G1 myrtistel	. x = Carduus p., S: myrtistel, tistel
Angelica sylvestris	7 5	7.431	G3 sløke	. x S: jool, geite-jool
Juncus filiformis	7 4 5	7.431	G1 trådsiv	. x
Myosotis caespitosa (M.laxa caes.)	7 5	7.432	dikeminneblom	. x MBN1 Corr. M. palustris
Cirsium helenioides (C.heteroph.)	7 4 5	7.432	kvitbladtistel	. x = Carduus heterophyllum, S: kviteblad,
Filipendula ulmaria	7	7.432	G3 mjødurt	. x = Spiraea ulmaria, S: mjurt, mjødurt
Caltha palustris	7	7.432	G3 soleihov	. x S: todesoleie, engjasoleie, hovsoleie,
Phalaris arundinacea	7	7.432	G3 strandøyrr	. x S: rørr, røirgras
Valeriana sambucifolia	7 5	7.432	G3 vendelrot	. x MBN1 corr. V. officinalis, S: Vendelrot
Geranium rivale	6 5	7.44	G3 enghumleblom	. x nr. 204 og 205

Tabell 4. Oversyn over tal på arter i ulike naturtyper/vegetasjonstyper ifølge sosiologisk sortert lista.

Artgruppe/vegetasjonstype	Antal	Sos.kode	Kode	"Enheter for vegetasjonskartl."
Ferskvassarter (gr. 1)				
I og ved ferskvatn	24	1.1-1.8	O, P	Vasskant- og Vassvegetasjon
Arter i kjelder og myr (gr. 2.1-2.3)				
I kjelder, myr og fukthei	44	2.1-2.3	J-N	Myr- og kjeldevegetasjon
Havstrandarter (gr. 3)				
På og ved havstrand	15	3.1-3.9	U-X	Havstrandvegetasjon
Ugras-arter (gr. 4.1-4.3)				
Eittårige tråksamfunn	3	4.1	I	(ikke oppdelt)
Eittårige ugras i åkrar	25	4.2	I	(ikke oppdelt)
Andre ugras, vegkant, åker, eng	25	4.3	I	(ikke oppdelt)
Bergsprekk-/mineraljordarter (gr. 5)				
Bergsprekk, ustabil mineraljord	12	5.3-5.4	F p.p.	Kant/knaus/berg/rasmarkveg.
Fjellplanter (gr. 6)				
Fjellplanter i snøleie og rabbar	10	6.1-6.2	T og R	Snøleie- og Rabbevegetasjon
Fjellplanter på kalkrike stader	8	6.3	R3-4	Reinrose-rabber
I Lyng- og grashei på fjellet	5	6.4	S	Lesidevegetasjon
Tørrbakke-og engplanter i låglandet (gr. 7)				
Grus og tørre stader i låglandet	15	7.2-7.3	F3,G2,G5p.p.	Bergknaus, og tørrenger
Kulturpåvirka enger	73	7.4	G p.p.	Kulturbetinget engvegetasj.
Beitemark	19	7.5	G2 p.p.	Kalkfattig tørreng
Hogstflate-/skogkant-arter m.fl. (gr.8)				
Hogstflate/skogkant/kratt				
alpine høgstaude-samfunn	34	8.1-8.4	F4-5	Kantsamf., C2a Høgstaude-samf.
Skogarter (gr. 9)				
Kratt og skog på våte stader	8	9.1-9.2	E p.p.	Sumpkratt-og sumpskog-veg.
Næringsfattig skog	24	9.3	A-B	Lav/mose-/lyngskogvegetasjon
Middels - til næringsrik skog	41	9.4	C-E	Storbregne/høgstaude/Edellauvskog
Sum	385			

Konklusjonar

Aasenherbariet frå 1830-åra er så omfattande at det har vore eit viktig bidrag til kunnskap om floraen i eit etter måten lite undersøkt område i Norge. Samlinga er representativ for mange vestlandsbygder. Den er eit tidsbilete som kastar lys over utviklinga av taksonomi og bestemmingsbøker. Arter som fanst og som mangla den gongen illustrerer innvandring og utrydding av arter i kulturlandskapet.

Ved maskinell sortering av krysslista med omsyn til plantesosiologiske faktortal oppstår mange blokker av arter som stemmer godt med listene for «Enheter for vegetasjonskartlegging» (EVK). Artsblokkene er grunnlag for å nemna vegetasjonstypar (EVK) som fanst i Ivar Aasen sitt landskap.

Sortering av floralista til plantesosiologiske blokker er funne egna til å få fram kva for vegetasjonstypar som fanst. Ved hjelp av Ellenbergs sosiologiske faktortal blir det uttrykt samanhengar mellom det hierarkisk plantesosiologiske systemet og det meir "pragmatiske" anvendte systemet for vegetasjonskartlegging.

Litteratur

- Anonym 1946. Lista yver Ivar Aasen-boksamlingi. - Volda.
- Blytt, M.N. 1847. Norsk flora. Indeholdende beskrivelser over de i Kongeriget Norge fundne vildtvoxende phanerogame blanter, ordnede efter det Linneiske system. Til ligemed angivelse af planters geografiske forhold, deres egenskaber og anvendelse. - Christiania 160 s.
- Ellenberg, H. 1979. Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. - Scripta Geobotanica 9: 1-122.
- Fremstad, E. & Elven, R. (red.) 1987. Enheter for vegetasjonskartlegging i Norge. - Økoforsk Uredn. 1987-1.
- Hjaltalin, O.J. 1830. Islenzk grasafædi. - København.
- Holmboe, J. 1900. Nogle ugræsplanters indvandring i Norge. - Nyt Mag. Naturv. 38: 9-261.
- Holmboe, J. 1940. Ivar Aasens plante-samling. - Aftenposten, Oslo.
- Hornemann, J.W. 1838. Dansk oeconomic plantelære. - København.
- Lid, J. 1940. Ivar Aasens herbarium. - Nytt Mag. Naturv. 81: 57-80.
- Lid, J. 1985. Norsk svensk finsk flora. - Oslo. 837 s.
- Strøm, H. 1762. Physisk og oeconomic

- beskrivelse over fogderiet Søndmør beliggende i Bergens stift. - Sorøe.
- Vevle, O. 1985a. Økologiske faktortal for norske karplanter. 2. reviderte utgåva. - Telemark distriktshøgskole Skrifter 101: 1-35.
- Vevle, O. 1985b. Norwegian vegetation types. Mapping codes according to socio-logical progression. - Telemark distrikts-høgskole Skrifter 105: 1-39.
- Vevle, O. 1988. EDB-kryssliste for karplanter i naturreservat. - Telemark distriktshøgskole Skrifter 127: 1-20.

FAGMØTE I VEGETASJONSØKOLOGI PÅ KONGSVOLL 25-26 MARS 1996
Program

Mandag 25 mars

Formiddag Ankomst, innkvartering

13.15 Lunsj

14.00-16.00 Velkomstord

Tema «Populasjonsbiologi I»

- Arvid Odland: Reprodutive strategier hos klondannende arter
- Bård Solberg: Populasjonsbiologisk undersøkelse av bleikmyr-
klegg i Grødalen
- E. Gunilla A. Olsson: Bevaringsbiologi hos en truet grasmarksart,
Pseudorchis albida, i Skandinavia
- Jorun Nyléhn: Reproductiv suksess hos fjelløyentrøst i forhold
til temperatur og grad av forstyrrelse

16.00 Kaffe

16.15-18.15 Tema «Populasjonsbiologi II»

- Hanne H. Grundt: Variasjon i morfologi og habitatvalg hos fjell-
arve, *Cerastium alpinum*
- Heidi Solstad: Habitatvalg og demografi hos fjellvalmue, *Papaver
radicatum*
- Torstein Engelskjøn: International tundra experiment (ITEX) og
medvirkningen til Tromsø botaniske hage

Tema «Plantesamling»

- Odd Vevle: Ivar Aasen sin plantesamling
- Oddvar Pedersen: Kan vi snart begynne å bruke våre herbariedata-
registre til noe fornuftig?

18.30 Middag

20.30-21.20 Visning av videoen «Arktisk tundra i framtidens klimaat». Innledning
ved Torstein Engelskjøn

Tirsdag 26 mars

08.00

Frokost

08.45-10.45 Tema «Vegetasjonskartlegging»

- Olav Balle: Evaluering av satellitt-tolkning av arealklassifisering (CORINE)

Tema «Arealbruk s.lat. I»

- Bolette Bele: Det historiske perspektivet som redskap for bevaring av biologisk mangfold, eksempel frå det norske seterlandskapet
- Vigdis Vandvik: Populasjonsbiologiske studier på trær som koloniserer oseanisk lynghei
- Bodil Wilmann: Effekter av brenning og kutting på dvergbjørkhei. Et seksårsforsøk på Dovre

10.30 - 10.45 Kaffe

10.45-12.30 Tema «Arealbruk s.lat. II»

- Ingvald Røsberg: Effekter av kalking og vitalitetsgjødsling på skog
- Odd Eilertsen: Effekter av kalking på skog
- Odd Stabbetorp: Effekter av bjørkeinnblanding i granplantefelt

12.30

Lunsj

13.30-16.00 Tema «Vegetasjonsøkologi, ymse»

- Ole Reidar Vetaas: Likheter mellom floristiske mikro- og meso-gradienter i et morenelandskap
- Idar Reistad: Vegetasjonsgradienter i ekstremrabba frå kust til innland ved Sognefjorden
- John-Arvid Grytnes: Artsrikdom i forhold til biomasseproduksjon og heterogenitet på Hardangervidda
- Brith N. Lunde: Vegetasjonsutvikling i svartorsumpskog etter opphør av beite
- Reidar Elven: Hovedstruktur i nord-norsk havstrandvegetasjon

16.15

Avslutningsmåltid, avreise

FAGMØTE I VEGETASJONSØKOLOGI PÅ KONGSVOLL 25-26 MARS 1996

Deltakerliste

- Egil Ingvar Aune, NTNU, Vitenskapsmuseet, Botanisk avdeling, 7004 Trondheim
Olav Balle, NIJOS, Boks 115, 1430 Ås
Bolette Bele, NTNU, Botanisk Institutt, 7034 Trondheim
Odd Eilertsen, NINA-NIKU, Dronningensgt. 13, Boks 736 Sentrum, 0105 Oslo
Reidar Elven, Universitetet i Oslo, Botanisk hage og museum, Trondheimsv. 23B, 0562 Oslo
Torstein Engelskjøn, Universitetet i Tromsø, Tromsø museum, Institutt for museumsvirksomhet, Lars Thøringsvei 10, 9006 Tromsø
Eli Fremstad, NTNU, Vitenskapsmuseet, Botanisk avdeling, 7004 Trondheim
Hanne Hegre, Universitetet i Oslo, Botanisk hage og museum, Trondheimsv. 23B, 0562 Oslo
Håkan Hytteborn, NTNU, Botanisk Institutt, 7034 Trondheim
John-Arvid Grytnes, Universitetet i Bergen, Botanisk institutt, Allégt. 41, 5007 Bergen
Hans Petter Kristoffersen, NIJOS, Boks 115, 1430 Ås
Brith N. Lunde, Universitetet i Bergen, Botanisk institutt, Allégt. 41, 5007 Bergen
Sverre Løkken, Universitetet i Oslo, Botanisk hage og museum, Trondheimsv. 23B, 0562 Oslo
Inger Elisabeth Måren, Universitetet i Bergen, Botanisk institutt, Allégt. 41, 5007 Bergen
Jorun Nyléhn, Universitetet i Oslo, Biologisk institutt, Avdeling for botanikk og plantefysiologi, Pb. 1045 Blindern, 0316 Oslo
Arvid Odland, Høgskolen i Telemark, 3800 Bø
E. Gunilla A. Olsson, NTNU, Botanisk institutt, 7034 Trondheim
Oddvar Pedersen, Universitetet i Oslo, Botanisk hage og museum, Trondheimsv. 23B, 0562 Oslo
Lars-Gunnar Reinhammar, Uppsala universitet, Institutionen för systematisk botanik, Villavägen 6, S-752 36 Uppsala
Idar Reistad, Universitetet i Bergen, Botanisk institutt, Allégt. 41, 5007 Bergen
Ingvald Røsberg, NISK, Høgskolevn. 12, 1432 Ås
Arnfinn Skogen, Universitetet i Bergen, Botanisk institutt, Allégt. 41, 5007 Bergen
Bård Solberg, Fylkesmannen i Nord-Trøndelag, Strandvn. 38, 7700 Steinkjer
Heidi Solstad, Universitetet i Oslo, Botanisk hage og museum, Trondheimsv. 23B, 0562 Oslo
Odd Stabbetorp, NINA-NIKU, Dronningensgt. 13, Boks 736 Sentrum, 0105 Oslo
Ketil Stoknes, Universitetet i Bergen, Botanisk institutt, Allégt. 41, 5007 Bergen
Odd Vevle, Høgskolen i Telemark, 3800 Bø
Vigdis Vandvik, Universitetet i Bergen, Botanisk institutt, Allégt. 41, 5007 Bergen
Ole Reidar Vetaas, Universitetet i Bergen, Botanisk institutt, Allégt. 41, 5007 Bergen
Erik Utne Vie, Universitetet i Bergen, Botanisk institutt, Allégt. 41, 5007 Bergen
Bodil Wilmann, NINA-NIKU, Tungasletta 2, 7005 Trondheim

K. NORSKE VIDENSK. SELSK. MUS. RAPP. BOT. SER. 1974-86
 UNIV. TRONDHEIM VITENSK. MUS. RAPP. BOT. SER. 1987-1995
 NTNU VITENSK. MUS. RAPP. BOT. SER. 1996-

- 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. utgått
 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 befarings i Åbjøravassdraget 1972. 20 s. utgått
 7 Baadsvik, K. Verneverdig strandbergvegetasjon langs Trondheimsfjorden - foreløpig rapport. 19 s. kr 20,-
 8 Flatberg, K. I. & B. Sæther. Botanisk verneverdige områder i Trondheimsregionen. 51 s. utgått
- 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. 127 s. kr 40,-
 4 Hafsten, U. & T. Solem. Naturhistoriske undersøkelser i Forradalsområdet - et suboceanisk, høytliggende myrområde 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. 100 s., 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. Holtén. 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 Vefnsavassdraget, 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 Bjøllådalen 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 Verdal og Levanger, Nord-Trøndelag, med vegetasjonskart. 94 s., 1 pl. kr 60,-
 7 Frisvoll, A. A. Undersøkelser av mosefloraen i Tromsdalen i Verdal 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 60,-
- 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 edellauvskoger 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 registreringar og vurderingar. 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 60,-
- 1979 1 Moen, B. F. Flora og vegetasjon i området Borrsåsen-Barøya-Kattangen. 71 s., 1 pl. kr 40,-
- 2 Gjærevoll, O. Oversikt over flora og vegetasjon i Oppdal kommune, Sør-Trøndelag. 44 s. kr 20,-
- 3 Torbergesen, 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 vegetasjonkart. 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 60,-
- 7 Holten, J. I. Botaniske undersøkelser i øvre Sunndalen, Grødalen, 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 60,-
- 5 Baadsvik, K., T. Klokk & O. I. Rønning (red.). Fagmøte i vegetasjonsøkologi på Kongsvoll, 16. - 18.3 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 60,-
- 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. 49 s. kr 20,-
- 2 Sæther, B. Flora og vegetasjon i Nesåas nedbørfelt, Nord-Trøndelag. Botaniske undersøkelser i 10-årsverna vassdrag. Delrapport 3. 39 s. kr 20,-
- 3 Moen, A. & L. Kjolvik. 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, Møre og Romsdal, Oppland og Sør-Trøndelag. Botaniske undersøkelser i 10-årsverna vassdrag. Delrapport 4. 127 s. kr 40,-
- 7 Moen, A. & A. Pedersen. Myrundersøkelser i Agder-fylkene 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 Skjækras nedbørfelt, Nord-Trøndelag. Botaniske undersøkelser i 10-årsverna vassdrag. Delrapport 5. 67 s. kr 20,-

- 10 Wold, L. E. Flora og vegetasjon i Toås 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. og B. Sæther. Flora og vegetasjon i Sørlivassdraget, Nord-Trøndelag. Botaniske undersøkelser i 10-årsverna vassdrag. Delrapport 7. 95 s. kr 40,-
- 2 Nettelblatt, 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. Jakobsen. 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. 130 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 edellauvskogslokalitetar 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. 37 s., 1 pl. kr 60,-
- 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 Granmo, A. Rike løvskoger på Ofotfjordens nordside. 46 s. kr 20,-
- 3 Andersen, K. M. Flora og vegetasjon i indre Visten, Vevelstad, Nordland. 53 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. 86 s. 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. 25 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 20,-
- 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 Storglomfjordutbygginga, Meløy, Nordland. 35 s. kr 20,-
 2 Bretten, S. & A. Krovoll (red.). Fagmøte i vegetasjonsøkologi på Kongsvold 1990 og 1991. 168 s. kr 40,-
- 1992 1 Bretten, S. & A. Krovoll (red.). Fagmøte i vegetasjonsøkologi på Kongsvold 1992. 100 s. kr 40,-
- 1993 1 Arnesen, T., A. Moen & D.-I. Øien. Sølendet naturreservat. Oversyn over aktiviteteten i 1992 og sammendrag for DN-prosjektet "Sølendet". 62 s. kr 40,-
 2 Krovoll, A. & A. Moen (red.). Fagmøte i vegetasjonsøkologi på Kongsvoll 1993. 76 s. kr 40,-
- 1994 1 Moen, A. & R. Binns (eds.). Regional variation and conservation of mire ecosystems. Summary of papers. 61 s. kr 40,-
 2 Moen, A. & S. Singsaas. Excursion guide for the 6th IMCG field symposium in Norway 1994. 159 s. kr 100,-
 3 Flatberg, K. I. Norwegian Sphagna. A field colour guide. 42 s. 54 pl. utgått
 4 Aune, E. I. & A. Moen. (red.). Fagmøte i vegetasjonsøkologi på Kongsvoll 1994. 50 s. kr 40,-
 5 Arnesen, T. Vegetasjonsendringer i tilknytning til tråkk og tilrettelegging av natursti i Sølendet naturreservat. 49 s. kr 40,-
- 1995 1 Singsaas, S. Botaniske undersøkelser for konesjonssøknad i forbindelse med planer om overføring av Nesåa, Nord-Trøndelag. 56 s. kr 40,-
 2 Holien, H. & T. Prestø. Kartlegging av nøkkelbiotoper for trua og sårbare lav og moser i kystgranskog langs Arnevik-vassdraget, Åfjord kommune, Sør-Trøndelag. 32 s. kr 20,-
 3 Aune, E. I. & A. Krovoll (red.). Fagmøte i vegetasjonsøkologi på Kongsvoll 1995. 81 s. kr 40,-
 4 Singsaas, S. Botaniske undersøkelser med skisse til skjøtselsplan for Garbergmyra naturreservat, Meldal, Sør-Trøndelag. 31 s. kr 20,-
 5 Prestø, T. & H. Holien. Floraundersøkelser i Øggdalen, Holtålen kommune, Sør-Trøndelag - grenser for framtidig landskapsvernområde og konsekvenser for skogsdrift. 24 s. kr 20,-
 6 Mathiassen, G. & A. Granmo. The 11th Nordic mycological Congress in Skibotn, North Norway 1992. 77 s. kr 100,-
 7 Holien, H. & T. Prestø. Inventering av lav- og mosefloraen ved Henfallet, Tydal kommune, Sør-Trøndelag. 26 s. kr 20,-
 8 Holien, H. & S. Sivertsen. Botaniske registreringer i Storbekken, Lierne kommune, Nord-Trøndelag. 24 s. kr 20,-
- 1996 1 Sagmo Solli, I.M., Flatberg, K.I., Söderström, L., Bakken, S. & Pedersen, B. Blanksigd og luftforurensninger - fertilitetsstudier. 14 s. kr 20,-
 2 Prestø, T. & Holien, H. Botaniske undersøkelser i Lybekkdalen, Røyrvik kommune, Nord-Trøndelag. 44 s. kr 40,-
 3 Elven, R., Fremstad, E., Hegre, H., Nilsen, L. & Solstad, H. Botaniske verdier i Dovrefjellområdet. 151 s. kr 40,-
 4 Söderström, L. & Prestø, T. State of Nordic bryology today and tomorrow. Abstracts and shorter communications from a meeting in Trondheim December 1995. 51 s. kr 40,-
- 1997 1 Fremstad, E. (red.). Fagmøte i vegetasjonsøkologi på Kongsvoll 1996. 175 s. kr 40,-



ISBN 82-7126-522-9
ISSN 0802-2992