

1/03

**Aktuelt**

fra skogforskningen

**Skoglevende organismers spredningsevne  
- en litteraturgjennomgang***Jørund Rolstad og Ivar Gjerde*

## Aktuelt fra skogforskningen

- ✓ **Aktuelt fra skogforskningen** inneholder fagartikler som kan ha vært publisert tidligere som foredrag eller vitenskapelige artikler. Det kan også være et litteraturstudium eller annet popularisert fagstoff.
- ✓ Målgruppen er norske eller nordiske brukere.
- ✓ All tekst skrives på norsk.

**Aktuelt fra skogforskningen** utgis av Norsk institutt for skogforskning (SKOGFORSK), i et samarbeid med Institutt for skogfag, NLH.

Tilrettelegging av manus for trykking, ajourhold av abonnenter, innkreving av abonnementsavgift, distribusjon av heftene og lagerhold skjer på SKOGFORSK.

Bestilling av abonnement og enkelt-eksemplar av seriene skjer til SKOGFORSK.

Et redaksjonsråd lager retningslinjer for og følger opp seriene.

Redaktør for serien er:  
Avdelingssjef Bjørn R. Langerud,  
SKOGFORSK

En forfatterinstruks er tatt inn på siste omslagsside.

Layout og sats: Karin Westereng

ISBN 82-8083-018-9  
ISSN 0803-284X

Norsk institutt for skogforskning  
(SKOGFORSK)  
Høgskoleveien 12,  
1432 Ås

Tlf.: 64 94 90 00  
Fax: 64 94 29 80  
e-post: [skogforsk@skogforsk.no](mailto:skogforsk@skogforsk.no)  
Internett: <http://www.skogforsk.no>

Forsiden: Fertil lungenever *Lobaria pulmonaria* med apotesier og soredier

Foto: Jørund Rolstad©

# **Skoglevende organismers spredningsevne - en litteraturgjennomgang**

*Jørund Rolstad og Ivar Gjerde*



## Forord

Norsk skogbruk skal drives på en slik måte at biotoper for truede og sårbare arter blir ivaretatt. Skal dette gjennomføres i praksis trengs kunnskaper om artenes økologi og miljøkrav. For å kunne forutsi effektene av hogst og skogbehandling står artenes spredningsøkologi helt sentralt. I 2002 fikk Skogeierforbundet støtte fra Skogtiltaksfondet og Norges Forskningsråd til å starte et forprosjekt omkring temaet spredning av arter i skog. Rapporten inngår som en del av dette brukerstyrte prosjektet "*Skoglevende organismers tålegrenser og evne til spredning og etablering*". Arbeidet er gjort i regi av forskergruppen i MiS-prosjektet ved Skogforsk på oppdrag fra Skogeierforbundet.

I denne rapporten har vi holdt temaet tålegrenser utenfor og konsentrert oss om spredning og etablering. Spredningsøkologi er et stort fagområde og vi har ikke hatt til hensikt å presentere en fullstendig litteraturoversikt. Et internett-søk på "dispersal" ga 17425 referanser, og selv et avgrenset søk på "long-distance dispersal" resulterte i 1500 referanser. Vi har derfor avgrenset stoffmengden ved å fokusere på biologisk mangfold og truede arter i skog. Problemstillinger omkring spredning av fremmede arter, planmessig (f.eks. fremmede treslag) eller utilsiktet (f.eks. skadedyr og patogener i importtømmer) er i all hovedsak utelatt. Vi har etter beste evne forsøkt å plukke ut studier vi mener er relevante, og som forhåpentligvis vil kunne gi nyttig informasjon til norsk skogbruk og andre forskere som ønsker å studere temaet nærmere.

I de fleste tilfeller har det vært uproblematisk å referere resultatene fra forskere, studenter og kollegaer. Det er imidlertid alltid en risiko for at den annenhåndsinformasjonen vi presenterer kan inneholde feil og feiltolkninger. Dette kan skyldes at de opprinnelige forsøkene var mangelfulle, at forskeren har kommunisert resultatene på en uklar måte, eller at vi har misforstått eller feiltolket forskeren. Hans Blom, Stefan Ekman, Torstein Kvamme og Bjørn Økland har lest igjennom deler av rapporten og kommet med nyttige kommentarer og innspill. Wibecke Nordstrøm har gått igjennom rapporten i sin helhet til slutt. Takk til alle.

Hensikten med rapporten er å gi en relativt kortfattet oversikt over temaet spredningsøkologi, og om mulig identifisere skoglevende arter, artsgrupper eller organismegrupper som synes å være i en utsatt posisjon pga. dårlig spredningsevne. Teksten er skrevet med tanke på at skogbrukere og skogforvaltere skal kunne tilegne seg kunnskapen uten å måtte gå veien om originalpublikasjoner. Vi har imidlertid også hatt i bakhodet at en slik oversikt kan være til nytte for oss selv og andre forskere som arbeider med, eller har planer om å starte forskning på spredning. Vi har derfor synliggjort originalreferansene i teksten og brukt litt plass på å gå igjennom ulike problemstillinger og forskningsmetoder som synes relevant for framtidig forskning.

Rapporten er således ikke en "kokebok" for miljøvennlig skogbruk, dertil er kunnskapsgrunnlaget i dag for fragmentarisk, upresist og for lite konkret. Det er imidlertid vårt håp at rapporten skal kunne bidra og stimulere til at framtidig kunnskap blir mer håndfast, slik at bruk og vern av norsk skog kan baseres på fakta og ikke på tro og overtro.

Ås og Bergen, 1. mars 2003

*Jørund Rolstad og Ivar Gjerde*

## Sammendrag

ROLSTAD, J. & GJERDE, I. 2003. Skoglevende organismers spredningsevne - en litteraturgjennomgang.  
- *Aktuelt fra Skogforskningen 1/03; 1-39.*

Formålet med rapporten er å gi en innføring i fagområdet spredningsøkologi og gi en oversikt over skoglevende arters spredningsevne. Fokus er satt på truede arter og bevaring av biologisk mangfold i skog. Det er også gitt en oversikt over problemstillinger som er aktuelle for videre forskning.

Spredningsevne er en grunnleggende og livsviktig egenskap hos biologiske organismer. Spredning kan defineres som *mellom-generasjonsforflytning*, dvs. den forflytning som skjer av individer fra en generasjon til den neste. I skogbrukssammenheng dreier det seg om i hvilken grad arter greier å omfordele seg i terrenget når deres livsmiljø fjernes for en kortere eller lengre periode. Spredning kan deles inn i to faser: (1) den fysiske forflytningen av spredningsenheter fra opprinnelig til ny lokalitet, og (2) etableringen av spredningsenheten på den nye lokaliteten (realisert spredning).

Det pågår for tiden en landsomfattende kartlegging av viktige biotoper for truede og sårbare arter i skogbruksplanleggingen (MiS-prosjektet). Kunnskap om arters spredningsevne er viktig med tanke på hvordan disse biotopene skal forvaltes i tiden framover. Hvis mange arter har dårlig spredningsevne bør kanskje biotopene fredes. Har artene derimot god spredningsevne kan biotopene inngå i en mer fleksibel forvaltning der nydannete biotoper kan erstatte gamle. Det vurderes idag om vern av skog skal utvides til 4-5% av produktivt skogareal. I den forbindelse knytter det seg stor usikkerhet til vurderingene som er gjort i forhold til truede og sårbare arters langsiktige overlevelse. Kunnskaper om arters spredningsevne vil være avgjørende for å kunne si noe om behovet for vern av skog i biologisk mangfold-sammenheng.

Litteraturgjennomgangen viser at arter med dårlig spredningsevne og/eller dårlig etableringsevne først og fremst synes å forekomme i følgende organismegrupper og skogsmiljøer:

- Frøplanter i edelløvskog og andre rike vegetasjonstyper. En rekke arter i denne gruppen sprer seg kun over korte avstander og artene bør i stor grad bevares der de er eller i tilstøtende områder.
- Biller knyttet til død ved og hule trær, først og fremst i rike løvskoger. Flere arter i denne gruppen sprer seg normalt over korte distanser. Viktige tiltak her vil være å gjenskape nytt substrat i nærheten av kjente forekomster.
- Epifyttisk lav: Det er to hovedgrupper som skiller seg ut, hengelaver (f.eks. huldrestry, mjuktjafs og trådrag) som hovedsakelig vokser på gamle bartrær, og lungenever-samfunnet som vokser på løvtrær i boreal barskog, temperert løvskog og både på bar og løv i kystområder. Enkelte arter har dårlig spredningsevne, mens andre arter har dårlig etableringsevne. Vern av kjerneområder og lukkede hogstformer er viktige tiltak for denne gruppen.
- Moser i fuktige miljøer: Her finnes det noe fakta, men i hovedsak er det indikasjoner, på at en del arter sprer seg dårlig. Årsaken til dårlig spredningsevne synes å være at noen arter kun sprer seg vegetativt.

Følgende problemstillinger er aktuelle i videre forskning:

- (1) Realiserte etableringsmønstre for arter i skog, sett i forhold til avstander i tid og rom som er relevante for norske skoglandskap.
- (2) Dokumentasjon av reelle avstander mellom aktuelle skogsmiljøer.
- (3) Eksperimentell forskning på sammenhengen mellom tetthet av spredningsenheter som et miljø eller substrat mottar og tetthet av etablerte individer.
- (4) Eksperimentelle studier av kritiske faktorer ved etablering.
- (5) Studier av adferdsbetinget langdistansespredning.
- (6) Studier av tidsrom mellom ankomst og reproduksjon.
- (7) "Case studies" av arter med biologiske begrensninger i spredningsevne.
- (8) Empiriske studier av genetiske effekter av begrenset spredning (tap av genetisk mangfold).
- (9) Genetiske studier av slektskap og spredningsveier for sjeldne arter.
- (10) Utvikling av metoder med sterkere kobling mellom genetikk og økologi.
- (11) Utvikling av teoretiske modeller basert på ny kunnskap om spredning og etablering.
- (12) Flerarts-perpektiv i vurdering av effekter av spredningsavstander.

Jørund Rolstad, Norsk institutt for skogforskning, Høgskoleveien 12, 1432 Ås (jorund.rolstad@skogforsk.no)  
Ivar Gjerde, Norsk institutt for skogforskning, Fanaflaten 4, 5244 Fana (ivar.gjerde@skogforsk.no)

## Abstract

ROLSTAD, J. & GJERDE, I. 2003. Dispersal capacity of forest-living species: a review. - *Research News from Norwegian Forest Research Institute, 1/03: 1-39*

The report gives a general introduction to dispersal ecology and reviews the dispersal capacity of forest-living species in Norway, with emphasis on threatened species and conservation of biological diversity. A summary of proposed subjects for future research is listed at the end.

Dispersal is a fundamental and vital character of all living organisms, defined here as *intergenerational movement*, i.e. the redistribution of individuals from one generation to another. With regard to forestry, the issue is how sensitive species cope with logging and management, and whether they succeed in colonizing new emerging habitats within the spatiotemporal scale in question. Two phases of dispersal is outlined: (1) the actual movement of propagules from a source to a new destination (actual dispersal), and (2) the recruitment, establishment, and early development of a new individual from its propagule at the new site (realized dispersal).

At present, important habitats for threatened species are being surveyed nationwide to be included in forest management plans (the MiS-project). Knowledge about dispersal capacity of threatened species is crucial for deciding how these habitats should be managed or preserved in the future. If many species are dispersal-limited, habitats may be set-aside as reserves. However, if dispersal is sufficient, new emerging habitats may replace old ones in a dynamic management system. Recently, a national forest protection plan has been evaluated by a scientific team in Norway, concluding that the areas to be protected by law should be increased from today's 1% to 4-5% in the near future. It is however pinpointed that the assessment of the need for protected forest to sustain biological diversity is not scientifically well founded. Knowledge about dispersal capacity of threatened species is needed to provide for better-founded protection plans.

A literature review reveals that dispersal-limited species, or species with poor colonizing ability, mostly are found in the following species groups and habitats:

- Vascular plants in temperate deciduous forests: Many species belonging to this group is limited by poor dispersal capacity, and they should be preserved at the original growing site or managed for in closely neighboring habitats.
- Saproxylic beetles, and beetles living in hollow trees in rich deciduous forests: Several species belonging to this group seems to be dispersal-limited. Important measures would be to create new habitats and substrates in the vicinity of already known localities.
- Epiphytic lichens: Two groups stand out as possible dispersal- and/or establishment-limited; boreal forest pendulous lichens (e.g., *Usnea longissima*, *Evernia divaricata*, and *Ramalina thrausta*), and the *Lobarion* community, consisting of foliose lichens growing on deciduous trees in boreal and temperate forests, and on spruce trees in coastal spruce forests on rich soils. Protection of core areas and use of selective logging appear to be necessary measures at present.
- Bryophytes in moist forests: There are indications that some species in this group have poor dispersal capacity, primarily due to exclusive vegetative dispersal modes.

The following topics are considered important in future research programs:

- (1) Assessment of realized patterns of dispersal in relation to actual spatiotemporal scales in Norwegian forest landscapes.
- (2) Measuring present-day real distances between important habitats for threatened species.
- (3) Experimental research documenting the relationship between densities of dispersing propagules versus successful colonists.
- (4) Experimental studies of possible factors limiting successful establishment and early development.
- (5) Studies of behavior-dependent long-distance dispersal.
- (6) Studies of time lags between arrival of propagules and subsequent reproduction.
- (7) Case studies of dispersal-limited species.
- (8) Empirical studies of genetic effects of dispersal-limitation (loss of genetic diversity).
- (9) Genetic studies of kinship and dispersal routes in rare species.
- (10) Develop better methods to provide for stronger links between genetics and ecology.
- (11) Develop theoretical models incorporating new findings on dispersal and colonization.
- (12) Provide for multi-species perspectives when assessing the consequences of different dispersal capacity.

Jørund Rolstad, Norwegian Forest Research Institute, Høgskoleveien 12, N-1432 Ås, Norway (jorund.rolstad@skogforsk.no)  
Ivar Gjerde, Norwegian Forest Research Institute, Fanaflaten 4, N-5244 Fana, Norway (ivar.gjerde@skogforsk.no)

## Innhold

1	Innledning .....	6
2	Hva forstår vi med spredning? .....	6
3	Hvordan måle spredning? .....	8
3.1	Direkte målinger .....	8
3.2	Komparative studier av etableringsmønstre .....	9
3.3	Genetiske studier av spredningshistorie .....	10
3.4	Eksperimentell test av habitatkvalitet .....	10
3.5	Dokumentasjon av sekundære spredningsmåter .....	10
4	Gjennomgang av skoglevende organismegrupper .....	11
4.1	Encellede dyr og mikroorganismer .....	11
4.2	Snegler og andre laverestående dyr .....	11
4.3	Insekter, edderkoppdyr og andre leddyr .....	12
4.4	Virveldyr .....	15
4.5	Landlevende alger .....	15
4.6	Kryptogamer (sopp, lav og moser) .....	15
4.7	Karplanter (karsporeplanter og frøplanter) .....	24
5	Spredningsøkologi og forvaltning av skog .....	26
6	Aktuell forskning .....	28
7	Referanser .....	30

## 1 Innledning

*Dispersal is one of the most important, yet least understood, features of ecology, population biology, and evolution.*

John A. Wiens, 2001

Evnen til å spre seg er en grunnleggende egenskap hos biologiske organismer. Fordi all natur forandrer seg i tid og rom har naturen også frambrakt et utall mekanismer for spredning, alt fra små edderkoppdyr som spinner sin egen fallskjerm og lar seg blåse interkontinentalt med vinden (såkalt "ballooning"), til frø og sporer som "haiker" med dyr og fugler. I dag kjenner vi relativt godt til *hvordan* de fleste skoglevende organismer sprer seg (vinger, sporer, frø, vegetativt, osv.). Vi har imidlertid dårlig kunnskap om hvor langt de kan spre seg, hvor lang tid det tar før de er etablert i et nytt skogbestand, og om hvilke biologiske mekanismer det er som hindrer eller begrenser en vellykket nyetablering (Gustafsson 1999, Nordén & Appelqvist 2001, Rolstad m.fl. 2002).

Det pågår for tiden en omfattende kartlegging av viktige biotoper for truede og sårbare arter i Norge i regi av prosjektet Miljøregistrering i skog (Gjerde & Baumann 2002), og i løpet av noen år vil tusenvis av slike biotoper være lagt inn i skogbruksplaner landet over. Kunnskap om artenes spredningsevne er viktig med tanke på hvordan disse biotopene skal forvaltes; bør de fredes permanent, eller kan de inngå i en mer fleksibel forvaltning der nydannede biotoper kan erstatte gamle biotoper som kanskje har stor verdi for skogeieren? Første fase i barskogvernet er på det nærmeste avsluttet, og behovet for ytterligere vern ble nylig utredet av NINA og Skogforsk på oppdrag fra Miljøvern- og Landbruksdepartementet (Framstad m.fl. 2002). Utredningen munnet ut i et forslag om å øke arealet med fredet skog fra dagens ca 1% opp til 4-5% for å få underrepresenterte skogtyper opp på samme arealandel som de som er best representert i reservatene i dag. Utredningen peker imidlertid på at det knytter seg stor usikkerhet til vurderingene som er gjort i forhold til truede og sjeldne arters langsiktige overlevelse. Studier av spredningsøkologi vil f.eks. kunne avdekke i hvilken grad skogreservater er isolert fra hverandre med mellomliggende spredningsbarrierer, og i hvilken grad viktige biotoper i bruks-skogen, slik de kartlegges i skogbruksplanleggingen idag, kan fungere som "stepping stones" for arter med dårlig spredningsevne.

Spredning er et av de mest studerte fenomener i biologien, men likevel er det påfallende hvor lite vi vet når det gjelder effekter av dagens skogbruk. Dette skyldes for en stor del vanskeligheter med å skille spredningsbegrensning fra andre begrensende faktorer, slik som konkurranse fra andre arter, predasjon, eller utilstrekkelige vekstforhold. Det kan også være vanskelig å dokumentere langdistansespredning, hendelser som kan være helt avgjørende for en arts overlevelsessevne på lang sikt.

Målsetning med rapporten er å gi:

- En innføring i fagområdet spredningsøkologi, og hvordan dette anvendes i forskning omkring truede arter og bevaring av biologisk mangfold i skog.
- En kortfattet oversikt over skoglevende arters spredningsøkologi og spredningsevne under norske forhold, og om mulig identifisere arter, artsgrupper eller organismegrupper som synes å være i en utsatt posisjon pga. dårlig spredningsevne.
- En vurdering av aktuelle problemstillinger som bør prioriteres i den videre forskningen, for å imøtekomme utfordringene som skogbruket vil bli stilt overfor i tiden framover.

## 2 Hva forstår vi med spredning?

Spredning betyr å spre seg utover (eng.: spread out), men i biologisk sammenheng har ordet en mer spesifikk betydning (eng.: dispersal). Arrangørene av et nylig avholdt symposium om spredningsøkologi ba deltagerne om å bruke en felles definisjon: *mellom-generasjonsforflytning* (Bullock m.fl. 2002). Med dette forstår vi altså den forflytningen som skjer av individer fra en generasjon til den neste. Økologer som jobber med fugl og pattedyr har definert spredning som "the permanent movement an individual makes from its birth site to the place where it reproduces or would have reproduced if it had survived and found a mate" (Howard 1960, Greenwood & Harvey 1982).

Begrepet spredning brukes både med hensyn på individer og populasjoner. På individ-nivå er spredning et fenomen knyttet til enkelte stadier i livssyklusen til en organisme. Vi snakker da om spredning som en egenskap eller karakter i artens livshistorie (eng.: life-history trait) (Johnson 1969). De fleste planter sprer seg i frø- eller spore-stadium, mens mange dyr og fugler kan spre seg både som unge (natal dispersal) og voksne (breeding dispersal). Dyreøkologer er opptatt av hvilke økologiske, fysiologiske og adferdsmessige faktorer det er som får et individ til å spre seg vekk fra sitt opprinnelige tilholdssted. På populasjons-nivå dreier spredning seg om den romlige omfordelingen av individer fra en generasjon til den neste. I og med at omfordelingen foregår fra en generasjon til den neste vil også spredning ha en viktig betydning i populasjonsgenetisk sammenheng. Det kan f.eks. tenkes at de individene som sprer seg langt er genetisk forskjellige fra de som sprer seg kort. Vi forstår derfor at begrepet spredning kan brukes i mange sammenhenger avhengig av om det er planter eller dyr, individer eller populasjoner vi snakker om. Graden av spredning kan ha en bakenforliggende evolusjonær forklaring, dvs. hvorfor noen organismer sprer seg langt mens andre sprer seg kort. Spredning kan også ha en direkte fysiologisk-anatomisk eller adferdsmessig forklaring, dvs. hvordan organismene sprer seg. Til slutt kan spredning ha en populasjonsdynamisk og -



genetisk effekt, dvs. hvilke konsekvenser spredning har på en populasjons utbredelse og genetiske sammenheng under gitte miljøbetingelser.

I denne rapporten er vi i første rekke interessert i de populasjonsdynamiske konsekvensene av artenes spredningsevne, dvs. i hvilken grad skoglevende organismer evner å omfordele seg i terrenget når skogbruket fjerner deres livsmiljø. For sopp, planter og laverestående dyr dreier det seg som oftest om en ny generasjon individer kan spre seg og etablere livskraftige populasjoner i et nytt egnet område. For dyr og fugler, og enkelte insekter, kan det imidlertid også dreie seg om en omfordeling innen samme generasjon (breeding dispersal), dvs. at de voksne individene forflytter seg og finner et nytt egnet tilholdssted. Vi vil bare i liten grad gå inn på de adferdsmessige årsakene til spredning. De genetiske effektene av spredning kommer vi noe inn på i forbindelse med hvilke metoder vi kan bruke for å måle spredning, og da særlig langdistansespredning.

Noen planter og dyr kan gå i dvale (eng.: dormancy, hibernation, diapause) når miljøforholdene blir ugunstige, for så våkne opp til liv når forholdene bedres. For planter brukes begrepene frø- eller diasporebanker, og to kjente eksempler er bråte- og brannstorkenebb (*Geranium bohemicum* og *G. lanuginosum*) som kan spire på brannflater etter å ha ligget som "frøbank" i jorda i mange tiår (Granström 1991). Denne strategien kan på sett og vis betraktes som "spredning i tid" i motsetning til "spredning i rom", og den er mest utpreget i forstyrrelsespregete miljøer, f.eks. brann og rotvelter, som mer eller mindre regelmessig kommer tilbake på samme lokalitet (Granström 1982, Hansson m.fl. 1992, Söderström & Jonsson 1992). Sett fra en annen synsvinkel kan vi imidlertid også betrakte dvaletilstanden ut fra tålegrenser, dvs. at organismen responderer på en forringelse av miljøet og "venter" på stedet til miljøforholdene bedres. Vi tar dette opp i oversikten over aktuell forskning, men kommer ellers ikke til å behandle temaet nærmere i denne rapporten.

Spredning er en viktig del av en organismes populasjonsdynamikk. I så måte kan det være hensiktsmessig å dele spredningen inn i to faser. Den første fasen er hvor langt, raskt og sikkert frø, sporer eller avkom (spredningsenheter) forflytter seg fra avgang til ankomst (dette er den egentlige spredningen). Den andre fasen er hvor effektivt det nylig ankomne frøet eller avkommet etablerer seg i et egnet miljø. Begge fasene er bestemmende for sluttresultatet, det vi kan kalle *realisert spredning*. I et miljø som forandrer seg ville det ideelle være å produsere mange konkurransesterke frø eller avkom som potensielt kan forflytte seg langt. Som oftest er det imidlertid en avveining som gir seg utslag i at en organisme må velge å produsere få konkurransesterke avkom med kort rekkevidde, eller mange konkurransesvake som sprer seg langt (Howe & Westley 1997). Hvilken kombinasjon som er mest hensiktsmessig avhenger av de miljøforholdene organismen har levd under i fortiden, dvs. det miljø-

regimet som har formet organismens spredningsøkologi. I denne sammenheng vil vi til en viss grad komme inn på evolusjonære og historiske forhold. Generelt kan det sies at arter som har levd under lang tids stabile miljøforhold kan forventes å ha dårligere utviklet spredningsevne enn arter som har levd i stadig omskiftende miljø (Southwood 1977, 1988, Fahrig 1990, Söderström & Herben 1997). Det er populært å bruke uttrykk som "hit-and-run" og "stay-and-endure" for å billedliggjøre slike spredningsstrategier.

Den siste istiden kan sees på som et stort økologisk eksperiment der alle (eller så godt som alle) levende organismer ble utryddet, for så å måtte rekolonisere landområdene etter hvert som isen trakk seg tilbake. For en del trær og planter kjenner man i grove trekk innvandringshistorien, og på bakgrunn av tilbaketragte avstander kan spredningshastigheten beregnes. Denne historiske dokumentasjonen viser at mange trær og blomsterplanter må ha spredd seg med en hastighet på 300-2000 m pr. år, noe som står i sterk kontrast til maksimum målte frøspredningsavstander på noen 10-talls meter, eller i ekstreme tilfeller bare noen få meter (Huntley 1988, Wilkinson 1997, 1998, Cain m.fl. 1998, 2000). Forklaringen på dette paradokset er at mange arter har flere måter å spre seg på. Vindspredde frø kan f.eks. virvles opp i høyere luftlag og dermed dra svært langt av gårde. Tilsvarende kan frø bringes med fugl eller pattedyr langt utover den maksimalavstanden de ville oppnådd uten aktiv hjelp (Heinken m.fl. 2001, Heinken & Raudnitschka 2002). Slike sjeldne hendelser av lange forflytninger er svært vanskelig å dokumentere direkte, og de har gjerne et helt annet forløp enn den primære kortdistanseforflytningen (Cain m.fl. 1998, Nathan m.fl. 2002). Kortdistansespredning er ofte passiv og kalles primærspredning, mens langdistansespredning i mange tilfeller involverer en aktiv prosess og kalles sekundærspredning (se neste kapittel).

Mange arter synes å være oppdelt i lokale populasjoner mer eller mindre isolert fra hverandre av ulike former for spredningsbarrierer. Slike "populasjoner av populasjoner" betegnes metapopulasjoner, og det har vært en populær betraktningmåte særlig for teoretiske modeller av sjeldne arters populasjonsdynamikk (Lande 1988, Hanski & Gilpin 1991, Hanski 1997, 1999). Bestandsskogbrukets oppdeling av skoglandskapet i avgrensede skogbestand har medført at enkelte skogsmiljøer, f.eks. gamle sumpskog, kan betraktes som isolerte "øyer" i et "hav" av annen skog (fragmentering), der arter dør ut og rekoloniserer "øyene". Spredte stokker med død ved kan betraktes på samme måte (Söderström & Jonsson 1992). I praksis har det imidlertid vist seg vanskelig å dokumentere eksistensen av slik metapopulasjonsdynamikk (Harrison 1991), og et av hovedproblemene er mangel på realistiske estimater på langdistansespredning (Hansson 1991a, Altwegg m.fl. 2000).

Alle arter har en grense for hvor raskt og langt de kan spre seg. Grunnen til at det ikke er hakkespetter i Australia og på New Zealand er ikke fordi det ikke

finnes trær å hakke i, men rett og slett at de ikke har greid å fly så langt (Winkler m.fl. 1995). Et originalt eksperiment i så måte ble utført på kragejerpe (*Bonasa umbellus*) i Nord-Amerika (Palmer 1962). Seks jerper ble fanget inn og kjørt ut i båt og sluppet fri for å se hvor langt de kunne fly. Den mest utholdende jerpa fløy 450 m før den falt i vannet. Kragejerpa er vidt utbredt på fastlandet, men alle øyer som ligger lengre enn 500 m fra land er tomme for jerper.

I denne rapporten er vi i første rekke opptatt av å vurdere i hvilken grad skoglevende organismer kan spre seg eller forflytte seg i norske skoglandskap i forhold til dagens driftsmetoder. I de fleste tilfeller vil det da være aktuelt med et tid-rom-perspektiv på 80-150 år (jfr. omløpstid) og 100 m opp til noen kilometer (jfr. landskapsmosaikken). Begrepene *kontinuitet* og *fragmentering* blir ofte brukt i denne sammenheng (Rolstad 1991, Rolstad m.fl. 1991, Gauslaa & Ohlson 1997). Kontinuitet betyr ubrutt sammenheng og henspeiler på at et miljø eller en biotop har vært kontinuerlig til stede over en gitt tidsperiode. Fragmentering betyr at et miljø splittes opp i mindre enheter på romlig skala. Disse begrepene er tett knyttet til hverandre når det gjelder spredning (Rolstad m.fl. 2002). For arter som sprer seg er både den tidsmessige og romlige skalaen viktig. Jo lengre tid en art har til rådighet, desto lengre vil den kunne spre seg, og jo flere spredningsenheter vil falle ned på et gitt areal. Overført til praktisk skogbruk vil dette si at store flater og kort omløpstid er mest ugunstig for spredning, og at lengre omløpstid i prinsippet vil kunne oppveie for større hogstflater.

De fleste arter har en begrenset utbredelse. Hvorvidt dette skyldes dårlig spredningsevne kan ofte være vanskelig å avgjøre. Ugunstig miljø, manglende substrat, utilstrekkelig med mat eller næring, predasjon, og ikke minst konkurranse, er andre faktorer som kan begrense en arts utbredelse. I neste kapittel skal vi se nærmere på hvilke metodiske tilnæringer vi kan bruke for å si noe om en arts spredningsevne er god eller dårlig.

### 3 Hvordan måle spredning?

Som vist i forrige kapittel kan spredning defineres som en organismes reise fra fødested til stedet hvor nytt avkom produseres. Med "organisme" menes da alt fra sporer, soredier, fragmenter, egg og larver til ferdig utviklede individer, alt etter hvilke stadier av en organisme som foretar forflytningen. Med en slik definisjon omfatter spredning selve forflytningen av biologisk materiale fra et sted til et annet, men forutsetter også en vellykket etablering på nytt sted. Spredningsprosessen kan således deles i to faser: (1) selve forflytningen og (2) etableringen i et i utgangspunktet egnet miljø. Når spredning hos organismer skal måles kan dette være en nyttig inndeling å ta utgangspunkt i. Dette fordi det i mange tilfeller bare er en av fasene som undersøkes, men ikke minst fordi det

kan hjelpe oss med å forstå hvilken fase som eventuelt er den kritiske for spredning hos ulike arter. Dette kan igjen være viktig i forvaltningen av arter, fordi egnete forvaltningstiltak vil avhenge av hvilken fase som er mest kritisk.

Formålene med å studere spredning hos arter kan være flere. I forbindelse med bevaring av arter i skogbrukslandskapet er gjerne det viktigste å si noe om i hvilken grad artene klarer å spre seg til egnede levesteder over gitte avstander i tid og rom, slik at levedyktige populasjoner kan opprettholdes. En forutsetning for dette er at spredningsavstanden ikke er for lang, eller at tiden til rådighet for spredning ikke er for kort. I et dynamisk skoglandskap med vekslende skogbestand vil en ellers kunne risikere at spredningsbegrensede arters populasjoner reduseres for hver tregenerasjon. Generelt er det tre måter å måle spredning på:

- Direkte målinger av forflytninger
- Komparative studier av etableringsmønstre
- Genetiske studier av spredningshistorie

Det første punktet kalles gjerne direkte målinger av spredning, mens de to siste ofte benevnes indirekte målinger. Vi skal også komme inn på et par andre typer studier med høy relevans for forståelsen av spredningsprosessene:

- Eksperimentell test av habitatkvalitet
- Dokumentasjon av sekundære spredningsmåter

#### 3.1 Direkte målinger

Denne typen studier tar for seg selve forflytningskomponenten i spredningsprosessen. For studier av spredning hos dyr benyttes gjerne individmerking (ringmerking, fargemerking, klipping, isotopmerking, radiomerking, etc.). Samme prinsipp kan for øvrig benyttes ved bruk av genetiske markører. Merking gjør det mulig å regne ut avstander og tid mellom merkested og funnsted for bestemte individer. Slike data kan ha forskjellig grad av kvalitet, og det kan skilles mellom (a) mortalitets-data, som er funn av enkelte merkede dyr etter de er døde, (b) gjenfangs-data, som er spredte observersjoner av merkede individer i live, (c) sikre data, som er basert på å følge individer f.eks. med radio-sendere (Hedin & Ranius 2002), og (d) kombinerte data, som benytter en kombinasjon av flere metoder (Bennetts m.fl. 2001). For skogsarter har merking av individer særlig vært brukt for pattedyr og fugl, men tradisjonelle fangst-gjenfangst-data (a og b ovenfor) er også samlet for en rekke andre dyregrupper (Osborne m.fl. 2002). Merking har også vært brukt i studier av frøspredning (Cain m.fl. 2000). Et problem med individmerking er at jo sikrere data som framskaffes (f.eks. radiomerking), desto mer kostnads-krevende er det å framskaffe et tilstrekkelig stort materiale til å si noe om de individene som drar lengst. Anvendes data med lavere kvalitet (fangst-gjenfangst)

vil et større materiale kunne framskaffes, men ulike feilkilder vil kunne gjøre det vanskeligere å tolke dataene og konstruere pålitelige spredningskurver (sammenheng mellom avstand og andel av spredningsenheter som har spredt seg til denne avstanden).

Den andre tilnærmingen til direkte målinger av spredning er samling av materiale som faller ned i forskjellig avstand fra spredningskilden. Dette gjøres ved å sette opp "feller" eller på andre måter telle opp spredningsenheter på punkter eller prøveflater (f.eks. Armstrong 1994, Greene & Calogeropoulos 2002). Dette vil gi data for å beregne en spredningskurve, som viser hvor stor del av spredningsenhetene som faller ned med økende avstand fra spredningskilden. Dette er særlig benyttet i spredningsstudier av frø, sporer og soredier hos karplanter, sopp og lav. For studier på sopp anvendes gjerne et agar-medium som fanger opp sporer, og hvor artene man studerer kan dyrkes fram i laboratoriet hvis sporer er til stede i materialet (Adams m.fl. 1984). En annen teknikk er å samle spredningsenhetene fra snøoverflate, noe som gjør innsamling enklere for arter som har spredning på denne tiden av året (Walser m.fl. 2001).

Samling kan gi svært gode estimater av frekvensfordeling over spredningsavstander nær kjent spredningskilde. Slike studier har vist at de aller fleste frø og sporer faller ned få meter fra spredningskilden. Dette kan imidlertid ikke uten videre tolkes som at de aktuelle artene har spredningsproblemer, slik det enkelte ganger har blitt gjort (f.eks. Penttilä m.fl. 1999). En slik spredningskurve vil være det forventede resultatet for arter med passiv spredning, uansett spredningsevne. En svakhet med metoden er at det i praksis sjelden lar seg gjøre å samle tilstrekkelig materiale for de viktigste avstandssegmentene, nemlig de litt lengre avstandene. På lengre avstander blir det også usikkert hvor spredningsenhetene kommer fra, hvis ikke metoden kombineres med genetiske undersøkelser.

### 3.2 Komparative studier av etableringsmønstre

Denne typen studier skiller ikke mellom de to fasene av spredningsprosessen (forflytning og etablering), men ser direkte på resultatet i form av forekomst av organismer i forhold til avstander i tid og/eller rom. Komparative studier av etableringsmønstre kan videre deles i økoton-studier, sammenligning mellom skogbestand av ulik alder, og koloniserings-studier.

*Økoton-studier:* I disse undersøkelsene studeres forekomst av arter i overgangen mellom skogbestand. Et vanlig oppsett er å se på hvor mye det finnes av de aktuelle artene i ungskog i forskjellig avstand fra kanten av eldre skog (viktigste kildeområde) (Matlack 1994, Renhorn m.fl. 1997, Brunet & von Oheimb 1998, Dettki m.fl. 2000). Metoden kan gi informasjon om hvor langt inn i ungskogbestandene effekten av nærhet til eldre skog gjør seg gjeldende, og hvordan dette varierer med ulik alder av ungskog. For å kunne skille effektene av spredningsavstand fra miljø-effekter i

kantsonen kan metoden kombineres med eksperimentell test av habitatkvalitet (se nedenfor) (Sillett m.fl. 2000a, Hilmo & Såstad 2001).

*Sammenligning mellom skogbestand av ulik alder:* Denne typen studier gir ikke informasjon om spredningsavstander, men vil kunne si noe om hvor lang tid det tar for arter å etablere seg i skogbestand i landskap med en karakteristisk romlig fordeling av miljøet. Det er gjennomført mange studier av denne typen, f.eks. Söderström (1988), Duffy & Meier (1992), Esseen m.fl. (1996), Kuusinen (1996), Peck & McCune (1997), Sverdrup-Thygeson & Midtgaard (1998), Sillett & Goslin (1999), Rukke 2000, Thunes m.fl. (2000), Gu m.fl. (2001), Jacquemyn m.fl. (2001) og Rolstad (2002). Et vanlig problem med slike komparative studier er at det kan være vanskelig å skille tiden det tar for spredning og etablering av en art, fra tiden det tar å utvikle egnet miljø. Arten kan ikke etablere seg før miljøet er til stede, og for mange arter utvikles egnet miljø etter hvert som skogen blir eldre (Nordén & Appelqvist 2001, Rolstad m.fl. 2002). Som med økoton-studiene vil eksperimentelle tester av miljøkvalitet kunne bote på disse problemene. Et mer spesielt problem er at bestand forynget på hogstflater i Norden generelt ikke er gamle nok ennå til at det lar seg gjøre å undersøke etableringsmønstre av arter i gammel skog av denne typen. Sammenligninger har hittil derfor i all hovedsak blitt gjort mellom yngre planteskog og eldre, tidligere plukkhogd skog.

*Koloniserings-studier:* Denne typen studier kartlegger etablering av arter i forhold til kjent avstand til nærmeste potensielle spredningskilde. Tidsrommet for spredning er kjent. Den mest kjente undersøkelsen av kolonisering av arter er materialet fra øyen Krakatau i Sunda-stredet (ca 40 km fra Java og Sumatra) der alt liv ble utslettet ved et eksplosivt vulkanutbrudd i 1883. I de påfølgende drøye 100 år har etablering av arter blitt registrert (Whittaker m.fl. 1989, Whittaker & Jones 1994, Thornton 1996, Whittaker m.fl. 1997). En sammenligning med regional arts-pool og registreringer i sammenlignbare mengder av naturtyper i kildeområder gir informasjon om ulike arters spredningsevne i tid og rom. Koloniserings-studier kan i prinsippet gjennomføres på alle skalaer, men fellesnevneren er et *tabula rasa* utgangspunkt, m.a.o. at man med sikkerhet vet at alle arter som er etablert har vandret inn etter et gitt tidspunkt. Denne typen undersøkelser er altså basert på en form for naturlige eksperimenter. Studieområdene kan være ekte øyer omgitt av vann (f.eks. Simberloff & Wilson 1970, Rydin & Borgegard 1991) eller habitat-øyer (Grashof-Bokdam & Geertsema 1998, Verheyen & Hermy 2001, Honnay m.fl. 2002a, b). En eksperimentell variant er å konstruere en habitat-øy og se hvilke arter som etablerer seg og hvor lang tid det tar (f.eks. Hallenberg & Küffer 2001). I likhet med andre komparative studier vil det også i koloniserings-studier kunne være et problem å vite om miljøkvaliteten er tilfredsstillende, og igjen vil

en supplerings med eksperimentell test av miljøkvalitet være til hjelp.

### 3.3 Genetiske studier av spredningshistorie

Det er i de siste tiårene utviklet avanserte genetiske metoder for å fastslå slektskap mellom individer. Slike teknikker har åpnet mulighetene for å studere arters spredningshistorie ut fra romlig fordeling av genetiske karakterer i dag. Nye gener oppstår ved mutasjoner, som deretter innblandes i populasjonene ved formering og spredning. Spredningsevne og forekomst av barrierer vil således være avgjørende for hvordan genetiske egenskaper fordeler seg geografisk hos en art. Under bestemte forutsetninger (f.eks. at de studerte genene er selektivt nøytrale i forhold til spredningsprosesser), vil graden av ulikheter i genetisk sammensetning kunne gi informasjon om spredningsevne. Videre vil slektskapsforhold og spredningsveier kunne avdekkes.

Genetiske metoder for å studere spredningshistorie kan deles i metoder som har som mål å peke på den mest sannsynlige spredningskilden, og metoder som tar utgangspunkt i genetisk differensiering og struktur (Cain m.fl. 2000). I den første varianten finner vi såkalte *assignment methods* som undersøker slektskapet for individer i forhold til ulike delpopulasjoner, inkludert den delpopulasjonen individene er hentet fra. På denne måten kan man finne ut den mest sannsynlige opprinnelsen for en emigrant, og spredningsgrad mellom delpopulasjoner kan beregnes (Rousset 2001). Metoden egner seg spesielt for lokale spredningsprosesser hvor spredning bare har skjedd de siste generasjoner, men forutsetter en relativt høy frekvens av mutasjoner i de genene som studeres (såkalte mikrosatellitter synes å være best egnet).

I studier av spredning basert på genetisk struktur har det vært vanlig å benytte estimatoren  $F_{ST}$  (eller beslektete størrelser) som regner ut graden av likhet mellom gener innen delpopulasjoner i forhold til graden av likhet mellom delpopulasjoner. Disse størrelsene benyttes videre til å regne ut spredning av individer mellom delpopulasjoner. Det synes imidlertid å være bred enighet i dag om at disse modellene har klare svakheter og at resultatene er vanskelige å tolke (Bossart & Prowell 1998, Whitlock & McCauley 1999, Cain m.fl. 2000, Rousset 2001, Raybould m.fl. 2002, Williamson 2002). Problemene skyldes delvis forutsetninger i modellen som viser seg ofte å ikke holde stikk, og delvis at  $F_{ST}$ -baserte mål på spredning har begrensede forutsetninger for å si noe om populasjonshistorikken. Det arbeides med å forbedre analysemodellene, og både sannsynlighets-baserte metoder (Tufto m.fl. 1996, Bahlo & Griffiths 2000) og metoder som kombinerer genetisk slektskap og demografiske data synes å gi lovende resultater (Cain m.fl. 2000). Fordelen med genetiske studier med lengre tidsperspektiv er at effekter av spredning er akkumulert over et lengre tidsrom, slik at de er mer følsomme for sjeldnere hendelser i form av langdistanse-spredning

[f.eks. Raybould m.fl. (2002), men se også Rousset (2001)]. Samtidig vil det lange tidsperspektivet være en svakhet da variasjon i økologiske forhold og populasjonsparametre kan skape problemer i tolkningen av resultatene i relasjon til dagens forhold.

Utviklingen innen genetiske teknikker har vært så omfattende og rask at det teoretiske fundamentet for bruken av disse metodene i f.eks. spredningsstudier ikke har kunnet holde tritt med utviklingen (Bossart & Prowell 1998, Cain m.fl. 2000). Det er derfor en vanlig oppfatning i fagmiljøene at potensialet ved bruk av genetisk informasjon i studier av spredning er stort, men at vi pr. i dag er i en relativt tidlig fase av å utnytte dette.

### 3.4 Eksperimentell test av habitatkvalitet

Et vanlig problem ved indirekte studier av spredning er at det kan være vanskelig å avgjøre hvorfor en art ikke finnes på et gitt areal. Dette kan skyldes at arten ikke har klart å forflytte seg dit, eller det kan skyldes at arten har nådd fram, men ikke klarer etablere seg på grunn av ugunstige miljøbetingelser. En eksperimentell flytting av arten til lokaliteten kan gi svar på om miljøforholdene er tilfredsstillende for vekst og formering. Hvis etablering, vekst og formering er like god som i områder hvor arten finnes, indikerer dette at arten ikke har rukket å spre seg til det aktuelle arealet. Slike eksperimenter er foretatt ved såing av spredningsenheter (frø, soredier, etc.), utsetting av frøplanter, og transplantering av fragmenter eller individer (Primack & Miao 1992, Sillett & McCune 1998, Hazell & Gustafsson 1999, Ehrlén & Eriksson 2000, Sillett m.fl. 2000a, b, Hilmo & Såstad 2001, Hilmo & Ott 2002). Styrken til slike eksperimenter økes ved lange forsøksrekker, og det ideelle ville være å undersøke eventuell videre spredning av arten i bestanden fra eksperimentelt etablerte ”brohoder”. Metoden er velegnet som et supplement til andre typer studier.

### 3.5 Dokumentasjon av sekundære spredningsmåter

En av de største utfordringene i studier av spredning er å framskaffe tilstrekkelig data på langdistanse-spredning av arter (Cain m.fl. 1998, Williamson 2002). I mange tilfeller skjer spredning ved to vidt forskjellige prosesser: en primærspredning som vanligvis viser en sterkt fallende kurve med økende avstand fra kilden (som f.eks. når frø frigjøres fra planter og faller til bakken), og en sekundærspredning der organismen føres lengre avgårde med dyr, fugl, vind, vann, eller menneskelig virksomhet. Gradene av kolonisering av nordlige områder etter istiden kan f.eks. bare forklares med omfattende langdistansespredning (Cain m.fl. 1998). I skog er sekundærspredning gjennom landskapet utvilsomt av stor betydning for spredning og etablering av arter. Dokumentasjon som viser hvilke slike faktorer som virker inn, hvor hyppig de forekommer og hvor lange avstander det er snakk om,

vil øke forståelsen av langdistansespredning. En teknikk går ut på å undersøke individer av dyr (eller deres avføring) for å klarlegge i hvilken grad de er bærere av spredningsenheter for andre organismer. Således er det i en rekke studier påvist at soppsporer transporteres av insekter (Malloch & Blackwell 1992), at fragmenter av moser transporteres i pelsen på pattedyr (Heinken m.fl. 2001), og at snegl kan feste seg på fugl og pattedyr (Davies 1987) og insekter (f.eks. Baur & Bengtsson 1987).

## 4 Gjennomgang av skoglevende organismegrupper

### 4.1 Encellede dyr og mikroorganismer

Mikroorganismer i skog omfatter et ukjent antall arter av virus, bakteriofager, bakterier, cyanobakterier, protozoer (encellede dyr), og noen primitive sopper (sopp behandles i eget underkapittel). Det er en vanlig oppfatning at frittlevende mikroorganismer er så små at de nærmest kan spre seg globalt enten passivt med vinden eller aktivt med ulike vektorer (Gilbert 1980). Undersøkelser tyder imidlertid på at størrelsen også spiller en rolle her. Når mikroorganismenes størrelse sammenholdes med utbredelse er de små artene mer vidt utbredt enn de store (Wilkinson 2001). For encellede dyr, som amøber, har arter som er mindre enn 100-150  $\mu\text{m}$  (1  $\mu\text{m}$  = 0.001 mm) en kosmopolitisk utbredelse. I en sammenligning av forekomst av amøber på Arktis og Antarktis fant Wilkinson (2001) at arter som var mindre enn 135  $\mu\text{m}$  fantes utbredt på begge polene, mens arter opp mot 230  $\mu\text{m}$  kun fantes på en av dem. I likhet med mange andre mikroorganismer mangler cyanobakterier (blågrønnalger) kjønnet forering. Arter i slektene Nostoc og Scytalina lever i symbiose med sopp og danner lav, hvor de forsyner soppen med nitrogen (se eget underkapittel om lav). I skogbrukssammenheng er det liten grunn til å tro at encellede dyr og mikroorganismer skulle være begrenset av dårlig spredningsevne.

### 4.2 Snegler og andre laverestående dyr

De fleste bløtdyr (rekke Mollusca) er marine og akvatiske, og det er først og fremst landlevende lungesnegl (Gastropoda: Pulmonata) som kan tenkes å bli påvirket av skogbruk. Lungesnegler er tvekjønnete (hermafroditter), og visse arter kan befrukte seg selv (partegonese) (Baur & Bengtsson 1987). Vanligvis legges egg i små klumper, men hos noen arter klekkes eggene i egglederen og de føder dermed levende unger. Hos noen arter er eggene beskyttet av et kalkskall. Mange arter er knyttet til edelløvskog og kalkrike biotoper der de bl.a. lever av alger og lav. Andre arter er skadedyr på frukt og grønnsaker eller de lever av dødt organisk materiale. Snegler er kjent for å bevege seg sakte, og målinger av forflytningsavstander bekrefter dette. *Cepea nemoralis* forflyttet seg 1-2 m på tørre dager og 3-5 m på fuktige, regnfulle dager. Hvis

vi antar at de er aktive 150 dager, hvorav 50 dager med regn, tilsvarer dette 300 m tilbakelagt distanse i løpet av et år. Fordi sneglene ikke beveger seg rettlinjert vil avstanden i luftlinje være mindre enn 100 m i året (Baur 1986). For *Cepea hortensis* er det målt årlige forflytninger på opptil 86 m (Day & Dowdeswell 1968).

Det er usikkert om disse oppgitte forflytningsavstandene dreier seg om reell spredning. G. H. Baker og medarbeidere studerte årlige forflytningsmønstre hos den landlevende sneglen *Theba pisana* i Australia (Baker 1988, Baker & Vogelzang 1988). Arten er opprinnelig et syd-europeisk skadedyr på frukt og grønnsaker, men den er blitt overført til Australia av mennesker. Forskerne fant at *T. pisana* hadde klart definerte sesongforflytninger på 50-70 m fra skyggefulle biotoper om sommeren til mer åpne beitemarker om vinteren. Andre forskere har flyttet *Helix pomatia* opptil 150 m fra fangststedet, hvorpå sneglene vandret tilbake i løpet av noen måneder med en daglig forflytningslengde på 5 m (Edelstam & Palmer 1950). Det kan derfor se ut til at snegl kan forflytte seg opptil 100 m i året mellom sesongbiotoper. Hansson (1991b) har imidlertid dokumentert reell spredning hos en populasjon av *H. pomatia* i Sverige. I løpet av 2-3 år hadde en stor andel av populasjonen, i første rekke unge snegler, spredd seg til to avgrensede biotoper 500 m unna den opprinnelige biotopen.

Snegl har tydeligvis en begrenset kapasitet til aktiv spredning, men snegl sprer seg i stor grad passivt over lange avstander, bl.a. som en følge av menneskelig aktivitet (von Proschwitz 1985). Det er også kjent at snegl kan spre seg langt ved å sitte festet på fugl og pattedyr (Davies 1987). Små arter er også registrert spredd med vind, og til og med på insekter (Rees 1965, Dundee m.fl. 1967, Baur & Bengtsson 1987). Det ser derfor ut til at også snegl har mekanismer for langdistansespredning, noe som stemmer overens med at snegl har kolonisert nydannete øyer relativt raskt (Baur & Bengtsson 1987). Et slående eksempel er funnet av den europeiske arten iberiasnegl (*Arion lusitanicus*) på Falklandsøyene i 1986 (von Proschwitz & Winge 1994). Det er også en påfallende forutsigbarhet i artssammensetningen av snegl i ulike skogtyper (Waldén 1998, Solhøy m.fl. 2002), noe som tyder på tilstrekkelig spredningsevne eller toleranse for hogstingrep.

Leddormer (rekke Annelida) omfatter mangelbørstemark, fäbørstemark og igler. De fleste av disse er vannlevende men fäbørstemark (klasse Oligochaeta) lever i jord; mest kjent er meitemark (Lumbricidae). Meitemark har i likhet med snegl dårlig evne til aktiv spredning, de er tvekjønnete og mange er selvbefruktende. Årlige forflytningsavstander dreier seg maksimalt om noen titalls meter (Hoogerkamp m.fl. 1983, Lee 1985, Curry & Boyle 1987, Marinissen & van den Bosch 1992). Som for snegl regner man imidlertid med at meitemark og andre oligochaeter kan spre seg passivt særlig med fugl og dyr (Terhivuo 1988, Terhivuo & Saura 1997). Fordi de fleste artene

lever nede i jorda er det grunn til å tro at de er relativt tolerante for hogstpåvirkning.

Rundormer (rekke Nematoda) er en artsrik gruppe av små parasittiske organismer. De fleste rundt 200 skoglevende artene parasitterer på planters røtter, stengel og blad. Fordi mange rundormer, eller nematoder, er skadedyr i jordbruket er det gjort mange studier i sammenheng med biologisk bekjempelse. Det er kjent at mange arter spres med vertsorganismer, f.eks. meitemark eller biller (Shapiro m.fl. 1993, Lacey m.fl. 1995), som igjen kan spres med dyr eller fugler. Det er lite kunnskap om forekomst og økologi i biologisk mangfold-sammenheng, men vi kjenner ikke til at spredningsevnen til nematoder skulle være begrenset for arter i skog.

De fleste flatormer (rekke Platyhelminthes) er parasitter eller frittlevende i vann. Blant flimmerormene (klasse Turbellaria) finnes noen få arter som lever i jord, bl.a. landplanarien *Ryncodemus terrestris* som er rødlistet i Sverige (Ehnström & Waldén 1986). Det er ikke kjent i hvilken grad disse organismene er begrenset av dårlig spredningsevne.

Bjørnedyr (rekke Tardigrada) er en annen lite kjent organismegruppe (100-150 arter) som lever i vannfilmen på fuktige lav eller moser. De er små (<1 mm) og svært tilpasningsdyktige i den forstand at de kan gå i en dvaletilstand når miljøet tørker. Det finnes eksempler på at bjørnedyr har overlevd 100 år i dvaletilstand på herbarieeksemplarer av lav og mose. Bjørnedyr sprer seg med vinden og er ofte funnet i luftplankton sammen med edderkopper, midd og insekter (Bertolani m.fl. 1990, Miller & Heatwole 1996). Det er derfor liten grunn til å tro at gruppen er spredningsbegrenset i skogbrukssammenheng (Gundersen & Rolstad 1998).

#### 4.3 Insekter, edderkoppdyr og andre leddy

Insekter (klasse Insecta) og edderkoppdyr (klasse Arachnida) tilhører den store dyregruppen leddy (rekke Arthropoda) som også omfatter krepsdyr, tusenbein og skolopendre. Insektene er de eneste virvelløse dyrene som har vinger, men det betyr ikke at alle har utviklet vinger. Hos mange arter fins det langvingete, kortvingete og vingeløse individer, en egenskap som i stor grad er arvelig betinget (Dingle 1986, Roff 1994b). Et fellestrekk for leddyene er at de i større eller mindre grad har et svært motstandsdyktig ytre kitinisert skall, noe som bl.a. beskytter mot uttørring og andre ytre påvirkninger. Mange av leddyene har også klart avgrensete utviklingsstadier i sin livshistorie, f.eks. egg, larver, pupper og voksne (imago). Men det er enorm variasjon, og hos noen generasjonsvekslende grupper, f.eks. bladlusenes sommergenerasjoner, fødes levende unger. Hovedregelen er imidlertid at spredningen skjer i voksent stadium, og det er også i dette stadiet at de fleste har vinger.

De fleste arter i Nord-Europa, og den skandinaviske halvøya spesielt, har en vid geografisk utbredelse. Man regner f.eks. ikke med at vi har noen endemiske arter på den skandinaviske halvøya, dvs. arter med en isolert historisk-evolusjonær bakgrunn avgrenset kun til denne delen av verden. Dette forklares med at våre nordlige områder har vært nediset, slik at alle (eller de aller fleste) artene har måttet kolonisere områdene etter den siste istiden. Sammenlignet med andre deler av verden er derfor den norske faunaen artsfattig, og de artene som fins her anses generelt å ha en relativt god spredningsevne (Hansson m.fl. 1992).

Generelt kan det også slås fast at arter som lever i miljøer som har kort varighet må ha god spredningsevne for å kunne flytte seg til nye miljøer. Dette er vist for barkbiller, snutebiller og barkteger som bl.a. lever på døende trær og brent virke (Nilssen 1984, Solbreck 1980, Wikars 1997). Det motsatte, at arter som lever i stabile miljøer skulle ha dårlig spredningsevne, er ikke like opplagt. Grunnen til dette er at det er mange andre faktorer som evolusjonært kan ha formet spredningsøkologien, som f.eks. predasjonsrisiko, konkurranse, og innavlsdepresjon. Det er imidlertid mye som tyder på at langvarig isolasjon kan medføre at lokale populasjoner over tid kan miste mye av sin spredningsevne (Dempster m.fl. 1976, Dempster 1991, Roff 1994a).

Gruppen leddy, og insekter spesielt, er en svært artsrik gruppe som viser en forbløffende stor variasjon i spredningsmekanismer. Det vil føre for langt å gå igjennom alle undergruppene. Vi skal derfor gi et kort innblikk i noen karaktertrekk når det gjelder spredning for noen sentrale undergrupper og se på noen eksempler i mer detalj. Hvis ikke annet er oppgitt har vi hentet opplysningene fra oversiktsarbeidene til Southwood (1962), Johnson (1969), Hansson m.fl. (1992), Dingle (1996), og Denno m.fl. (2001).

Mosskorpioner eller pseudoskorpioner (Pseudoscorpionida) er en egen orden av små (2-3 mm) edderkoppdyr som lever i skogbunnen, i hule trær og i død ved. Mange mosskorpioner er relativt sjeldne, og fordi de ikke har vinger har man lurt på om de kan være begrenset av dårlig spredningsevne. Mosskorpioner har imidlertid en klo (derav det svenske navnet klokrypare) som de kan holde seg fast med når de "haiker" med flygende insekter som tovinger og biller. Thomas Ranius og medarbeidere (Ranius & Douwes 2000, Ranius & Wilander 2000) har studert de to rødlistede artene *Larca lata* og *Allochernes wideri* i hule eiker i Syd-Sverige, hvor *L. lata* er sjeldnere og mer spesialisert enn *A. wideri*. Den genetiske forskjellen mellom populasjoner i forskjellige hule trær var liten hos *L. lata*, hvilket antyder at arten har god spredningsevne. Det var noe større genetiske forskjeller mellom lokale populasjoner av *A. wideri*, men forskerne konkluderer likevel med at det sannsynligvis er en betydelig spredning mellom hule trær innen et skogbestand for begge artene, dvs. over avstander på noen hundre meter.

Edderkoppene (Araneida) er kjent for å foreta luftseilaser ("ballooning"). Dette foregår ved at edderkoppene klatrer opp i vegetasjonen og sprøyter ut silkestråder for så å la seg blåse avgårde med vinden. På denne måten kan de spre seg over svært lange avstander. Ikke alle edderkopper sprer seg på denne måten, og det er vist at luftseilende arter (aeronauter) generelt lever i mer temporære miljøer enn de artene som ikke seiler med vinden. Mange edderkopper og midd (Acari) lever blant lav og moser i trekroner, og det er grunn til å tro at de dermed kan spre seg på lav- og mosefragmenter med vinden eller ved hjelp av dyr og fugler. John Spence og medarbeidere (Buddle m.fl. 2000, Spence 2001) studerte rekoloniseringen av edderkopper etter flatehogst i Canada ved å sammenligne edderkoppfaunaen i ungskog av forskjellig alder (kronosekvens). Mange arter etablerte seg allerede året etter hogst, og etter 30 år syntes alle artene å ha rekolonisert den yngre skogen.

Bladlus (Hemiptera; Homoptera) og trips (Thysanoptera) er plantesugende insekter som generelt har relativt dårlig utviklet flygeevne. Ofte finner vi en karakteristisk generasjonsveksling mellom vingeløse og vingede former. Mange av artene er imidlertid så små (1-3 mm) at de lett lar seg blåse med vinden. Teger (eng.: bugs) (Hemiptera; Heteroptera) hører til samme insektorden som bladlus, men de er større og har et mer variert kosthold. Noen arter er plantesugere, mens andre lever som rovdyr på andre insekter. Mange arter lever under barken på død ved der de bl.a. kan leve av soppmycel. Mest kjent er kanskje barktegene i slekten *Aradus*, som omfatter mange rødlistede arter som lever under barken på brente trær. Tegene anses for å være relativt gode flygere, og forflytninger på flere kilometer er observert. Det er imidlertid viktig å være klar over at det ofte kan gå flere år før slike langdistanseforflytninger inntreffer (Sillén-Tullberg & Solbreck 1990, Solbreck & Sillén-Tullberg 1990, Solbreck 1991).

Sommerfugler (Lepidoptera) er blant de beste flygerne i insektverdenen, og det er også her vi finner klassiske eksempler på trekkende (regulært migrerende) arter, på samme måte som hos fugler (f.eks. monarksommerfuglen *Danaus plexippus* i Nord-Amerika; Urquhart 1960). Likevel finnes det sommerfugler der hunnene har mistet flygeevnen, og der larvene sprer seg ved "ballooning" gjennom lufta (Barbosa m.fl. 1989). Det er også blant sommerfuglene vi har de mest klassiske eksemplene på at populasjoner er oppdelt i avgrensede delpopulasjoner knyttet sammen ved spredning; såkalte metapopulasjoner (Harrison m.fl. 1988, Harrison 1989, Hanski m.fl. 1994, 1995, Neve m.fl. 1996, Saccheri m.fl. 1998). Spredningsavstandene er imidlertid så store, ofte flere kilometer, at det er liten grunn til å regne med at dette skal være en viktig begrensende faktor for skogslevende arter i Skandinavia (Edenhamn m.fl. 1999).

Tovinger (Diptera) er en stor orden av insekter som bl.a. omfatter fluer og mygg. Mange av artene i denne

gruppen lever i død ved, både stående og liggende, og de har derfor vært i søkelyset når gjelder mulige effekter av skogbruk. Selv om mange tovingearter synes å kunne spre seg langt (Johnson 1969, s. 384), er spredningsevnen fortsatt ukjent for majoriteten av artene i denne artsrike gruppen (anslagsvis 6000 arter i Norge). Overfamilien soppmygg (Sciarioidea) er nylig vurdert for rødlisten der mer enn 50 arter ble tatt inn som hensynskrevende og lite kjente arter (DN 1999). Det er foreløpig ukjent om soppmyggene er begrenset av substrat (lokal tilgjengelighet på sopp), lokalmiljø (skyggefulle skogbestand), eller av dårlig spredningsevne (Økland 1994, 1996).

Årevinger (Hymenoptera) er vår største insektorden med et antatt artsantall på 7-8000 arter bare i Norge. Ordenen omfatter bl.a. maur, humler, bier, veps, treveps, bladveps og parasittveps. Noen arter har vingeløse former, men disse formene deltar normalt ikke i reproduksjon og spredning (f.eks. arbeiderne hos maur). Det kan nevnes at Punttila (1996) fant en overhyppighet av den monogyne (en dronning) maurarten *Formica lugubris* i ungskog mens den polygyne (flere dronninger) arten *F. aquilonia*, som har store kolonier med satellitt-kolonier, kun fantes i eldre skog. Punttila forklarte dette mønsteret med at *F. aquilonia* normalt sprer seg langsomt ved nydannelser av satellittkolonier i utkanten av de gamle koloniene, mens *F. lugubris* er mer tilbøyelig til å fly langt og spre seg ved å parasittere *F. fusca*-kolonier i ungskog. Generelt anses imidlertid årevingene å ha gode flyegegenskaper, og selv om mange av artene er rødlistet, er det lite som tyder på at gruppen er spesielt sårbar for skogbruk (DN 1999).

Biller (Coleoptera) er den siste store insektordenen vi skal omtale. Sammen med sommerfugler er biller blant de best kjente gruppene, men fordi artsmangfoldet er høyt (trolig nærmere 4000 arter i Norge) er det likevel mange ukjente arter og artsgrupper. På grunn av den kompakte kroppen og de relativt små vingene antas mange biller å være middelmådige flygere. Dessuten fins det flere vingeløse arter, og selv for mange vingede arter er det svært sjelden man har sett at de flyr (Teichert 1999, Nilsson m.fl. 2000). Det har derfor vært diskutert om mange arter i gruppene hjortebiller (Lucanidae), smellere (Elateridae), skarabider (Scarabaeidae), barkflatbiller (Pythidae) og kjukebiller (i familiene Staphylinidae, Trogossitidae, Tenebrionidae, Nitidulidae og Ciidae) kan være spredningsbegrenset over relativt korte avstander på noen hundre meter (Ahnlund & Lindhe 1992, Nilsson & Baranowski 1993, 1994, 1995, Ahnlund 1995, 1997, Nilsson m.fl. 1995, 2000, Siitonen & Saaristo 2000, Ranius & Hedin 2001).

Flere studier har vært inne på at mange biller synes å være eksklusivt knyttet til gamle urskogspregete miljøer, såkalte "ancient woodlands", i England og i Mellom-Europa (f.eks. Terell-Nield 1990, Assmann 1999). Fenomenet synes å være mest utpreget i gamle tempererte løvskoger (f.eks. Nilsson & Baranowski 1994, Nilsson m.fl. 1995, 2000), men det fins også

eksempler fra barskogsområder (Niemelä m.fl. 1993, Siitonen & Saaristo 2000). Klumpvis fordeling av biller i forhold til død ved har også vært brukt som indirekte bevis på at de har dårlig spredningsevne (Schiegg 2000a, b), selv om data på spredning mangler. Klumpvis fordeling av artene kan også forklares ut fra andre faktorer, f.eks. lukt fra sopper eller kjemiske stoffer som billene skiller ut selv (feromoner) for å tiltrekke seg andre artsfeller (Jonsell & Nordlander 1995, Jonsson m.fl. 1997, Jonsell m.fl. 1999).

Vi skal til slutt se litt mer i detalj på et par studier av biller der man har mistanke om at de aktuelle artene har dårlig spredningsevne. Thomas Ranius og medarbeidere (Ranius 2000, 2001, Ranius & Hedin 2001) studerte eremitten (*Osmoderma eremita*) over 5 år i syd-svenske hule eiketrær. For å se på populasjonsdynamikk og spredningsavstander brukte de fangst-gjenfangst teknikker. Totalt ble 839 individer gjenfanget 901 ganger, hvorav 892 (99%) gjenfangster ble gjort i de samme fangsttrærne, mens bare 9 (1%) gjenfangster ble gjort i andre trær i ulik avstand fra de opprinnelige fangsttrærne. Avstanden fra fangsttre til gjenfangsttre varierte fra 30-190 m, og forskerne mente det var liten grunn til å tro at individer hadde spredt seg lengre enn 200 m. Antall biller i de hule eikene varierte fra 1-101, med en gjennomsnittlig populasjonsstørrelse på 11 individer pr. tre og en gjennomsnittlig spredningsrate på 15% pr. år. Forskerne tolket resultatene dithen at de forflytningene de observerte var kortdistanseforflytninger som ikke fungerte som langdistansespredning på landskapsnivå. De antok videre at langdistansespredning sannsynligvis skjer så sjeldent at de ikke greide å fange det opp.

Flere studier har vist at soppspisende, kjukelevende biller (kjukebiller) synes å opptre mer klumpvis fordelt enn hva fordelingen av død ved og kjuker skulle tilsi (Sverdrup-Thygeson & Midtgaard 1998, Kehler & Bondrup-Nielsen 1999, Rukke 2000, Thunes m.fl. 2000, Starzomski & Bondrup-Nielsen 2002). En klumpvis fordeling kan skyldes flere forhold, f.eks. på grunn av at individer skiller ut feromoner, men det har vært spekulert i om disse billene er begrenset av dårlig spredningsevne. Mange av kjukebillene er vanlig utbredt i tilsvarende vanlige kjukearter, men noen arter er sjeldne og derfor rødlistet (Jonsson 2002). Kjukebillene har vinger, men for mange arter er det svært sjelden å finne flygende individer (Teichert 1999). Kjukebiller har nylig vært gjenstand for flere detaljerte studier, og vi skal se litt nærmere på noen av resultatene.

Starzomski & Bondrup-Nielsen (2002) gjennomførte et feltforsøk med den kanadiske kjukebillen, *Bolitotherus cornutus*, som er en slektning til den norske *Bolitophagus reticulatus*. *B. cornutus* lever bl.a. på knuskkjuke (*Fomes fomentarius*) hvor eggene legges om sommeren. Larvene borer seg inn i kjukene, mens de voksne individene livnærer seg av sporer på undersiden av fruktlegemet. Både voksne og unge individer overvinterer inne i fruktlegemet. *B. cornutus* har flygevinger, men arten er ikke observert flygende i felt. Forskerne ønsket derfor å se i hvilken utstrekning

arten forflyttet seg, og hvorvidt spredning fant sted. De satte opp et forsøksopplegg i felt med 90 avsgde bjørkestokker med knuskkjuke i 10 x 10 m rutenett. Deretter samlet de inn 360 individer av *B. cornutus* som de så satte ut i forsøkskjukene i puljer av 60 individer fra juni til august-september. Billene ble individuelt merket med farger på dekkvingene for å kunne kjenne dem igjen i felt. Foruten å følge billene direkte i felt ble følgende metoder brukt for å se om billene brukte vinger for å forflytte seg. (1) Forskerne limte sammen dekkvingene på en gruppe og sammenlignet forflytningsavstander med en gruppe som kunne fly. (2) De hang opp endel av stakkene med kjuker 1 m over bakken, slik at billen måtte fly hvis de skulle kolonisere dem. (3) Til slutt satte de opp endel vindusfeller mellom stakkene for å fange opp eventuelt flygende biller.

Ingen kjukebiller ble sett eller funnet flygende i løpet av de 3-4 månedene forsøket varte. Det var heller ingen forskjell i forflytningsmønster mellom biller med sammenlimte dekkvinger og de med funksjonelle vinger. Dette mente forskerne var en sterk indikasjon på at billene ikke brukte vingene til å forflytte seg. Gjennomsnittlig forflytningsavstand for de ulike gruppene av biller som ble satt ut varierte fra 5 til 15 m i løpet av sommeren. Bare 5 individer forflyttet seg lengre enn 50 m. All forflytning foregikk til fots. Det var imidlertid en vanlig foreteelse at billene forflyttet seg fra kjuke til kjuke, som var spredt med 10 m mellomrom. Det er kjent at *B. cornutus* kan fly, trolig over flere hundre meter (Teichert 1999). Spørsmålet er hvor ofte det skjer, og hvilke faktorer det er som utløser en slik langdistanseforflytning.

Den norske kjukebillen *Bolitophagus reticulatus* er vist å ha en klumpvis fordeling i forhold til egnet substrat som hovedsakelig er knuskkjuke på bjørk. Det har derfor vært spekulert i om denne arten kan være begrenset av dårlig spredningsevne (Rukke & Midtgaard 1998, Sverdrup-Thygeson & Midtgaard 1998, Rukke 2000). I Sverige har Mattias Jonsson (2002) nylig gjort interessante forsøk med de to kjukebillene *B. reticulatus* og *Oplocephala haemorrhoidalis* for å teste artenes spredningsevne. *Bolitophagus reticulatus* er en vanlig art, mens *O. haemorrhoidalis* står i den svenske rødlisten som hensynskrevende. Jonsson testet billenes villighet til å fly i feltforsøk (take-off experiments), og han testet flygeevnen i kontrollerte laboratorieforsøk (flight-mill experiments). I take-off forsøket ble billene plassert i petriskåler 1.5 m over bakken på en åpen hogstflate. Til sammen 19 *B. reticulatus* og 18 *O. haemorrhoidalis* ble testet i perioder på 20 min. Syv individer av *B. reticulatus* fløy avgårde og 5 gjorde fluktforsøk, mens ingen individer av *O. haemorrhoidalis* gjorde forsøk på å fly. I flight-mill forsøket ble 46 individer av *B. reticulatus* og 41 individer av *O. haemorrhoidalis* testet. En større andel av *B. reticulatus* ble observert flygende (74%) enn *O. haemorrhoidalis* (39%), men *O. haemorrhoidalis* fløy lengre distanser (median 12 km) enn *B. reticulatus* (6.7 km). Maksimal fluktdistanse ble



beregnet å være 125 km. Forsøkene viste at billene var mest villige til å fly ved høye temperaturer (23-28 °C), og de virket også mer villige til å fly dersom de var "sulteforet" før forsøket startet (Jonsson 2002).

Forsøkene til Jonsson (2002) viste at begge kjukebillene hadde meget gode flygeeener, men i take-off forsøket var det likevel ingen av de 18 *O. haemorrhoidalis* individene som tok til vingene. Det kunne også virke som om sult var en direkte stimulus som utløste fluktadferd. Til sammen viser disse forsøkene med kjukebiller at arter med klumpvis fordeling og tilsynelatende uvillighet til å fly, likevel har svært god evne til langdistansespredning.

Det er svært vanskelig å generalisere når det gjelder spredningsevnen til insekter, edderkoppdyr og andre leddyr. Mange store insektgrupper har sannsynligvis god spredningsevne (Lindroth m.fl. 1973), f.eks. sommerfugler og årevinger. Andre tilsynelatende spredningssvake grupper, f.eks. vedlevende biller, har en ganske vid geografisk utbredelse, noe som tilsier at disse artene må ha klart å spre seg langt (jfr. Jonsson 2002). Spørsmålet er imidlertid om langdistansespredningen skjer hyppig nok i forhold til dagens omløpstider og avstand mellom egnete miljøer. Det er også et åpent spørsmål hvilke faktorer (adferd, tetthet, miljø) det er som utløser langdistansespredning. Det er også mange grupper som er svært dårlig undersøkt med tanke på spredningsevne, f.eks. blant edderkoppdyr og tovinger.

#### 4.4 Virveldyr

De fleste fugler (Aves) har god spredningsevne, og det er liten grunn til å anta at skogbruk slik det drives i Norge dag er et problem for spredningen av sjeldne arter. Som eksempler på spredningsevne hos fugl kan vi nevne at spettmeiser (*Sitta europaea*) i Nederland spredte seg i gjennomsnitt 1-2 km fra oppvekststedet. Maksimal observert spredningsavstand var 9.5 km (Matthysen & Schmidt 1987, Matthysen m.fl. 1995, Matthysen 1999). Kjøttmeiser (*Parus major*) i England hadde en gjennomsnittlig spredningsavstand på 0.5-1 km, med maksimal forflytning på 3.5 km (Greenwood m.fl. 1979). Gulspurver (*Melospiza melodia*) i Canada hadde maksimum spredningsavstand på 5.5 km (Smith m.fl. 1996).

I Sverige har Johan Åberg og medarbeidere studert forekomst av jerper (*Bonasa bonasia*) i små skogsholmer i jordbrukslandskap (Åberg m.fl. 1995, 2000). De fant at jerper var fraværende i skogsholmer som lå isolert mer enn 100 m fra sammenhengende skog. I skoglandskap fantes imidlertid jerpe i løvdominerte skogbestand som var isolert opptil 2 km avstand fra nærmeste nabobestand med løv. Jerpas "uvilje" mot å krysse åpent landskap synes derfor å være adferdsbetinget. Skogshøns er likevel relativt dårlige flygere, og for den nord-amerikanske kragejerpe (*Bonasa umbellus*) synes avstander på 4-500 m å være det maksimale den kan fly i ett strekk (Palmer 1962). I Sverige har Jansson & Angelstam (1999) funnet at

løvbestand som ligger isolert mer enn 750 m, ikke synes å bli brukt av stjertmeis (*Aegithalos caudatus*).

Pattedyr (Mammalia) er også mobile organismer, og spredning synes heller ikke her å være et problem i norske skoglandskap. Det er blant spissmusene vi finner de korteste spredningsavstandene på 1-5 km (Tegelström & Hansson 1987, Peltonen & Hanski 1991). Krypdyrene (Reptilia) har dårligere spredningsevne, men selv her dreier det seg om avstander på 4-500 m og opp til en kilometer målt hos firfisle (*Lacerta agilis*) (Olsson m.fl. 1996) og hoggorm (*Vipera berus*) (Viitanen 1967).

Amfibier (Amphibia) er for det meste knyttet til akvatiske miljøer. Edenhamn m.fl. (1999) refererer flere studier av frosk, padder og salamandre som viser at disse kan spre seg opp til 1 km på land. Dette forutsetter imidlertid at miljøene er fuktige nok slik at de vandrende dyrene ikke tørker inn. I en detaljert studie av den rødlistede damfrosken *Rana lessonae* i Sverige er det vist at hogstflater omkring de bebodde dammene kan forhindre spredning og dermed øke sannsynligheten for lokal utdøing (Sjögren-Gulve 1994, 1998a, b, Sjögren-Gulve & Ray 1996). Det samme antas å gjelde for norske populasjoner (Dolmen 1996). Sammenholdt med andre populasjonsregulerende faktorer, som forurensning og predasjon fra fisk, er det imidlertid grunn til å tro at begrensninger i spredningen er et lite problem under norske forhold.

#### 4.5 Landlevende alger

De fleste alger lever i vann, men noen få lever på land (luftalger). De tilhører grønnalgene (Chlorophyta), og kan vokse på barken på trær. Rød snø er hvilesporer av en liten grønnalge. Sporeveggen skiller ut et kraftig rødt fargestoff. Andre grønnalger fins i jordvannet, og som et slimete belegg på trestammer og steiner. Mange alger har ukjønnnet formering ved at celleinnholdet deler seg opp i flere deler som omgir seg med en ny cellevegg (en form for sporedannelse). Andre grønnalger har generasjonsveksling mellom en haploid gametofytt og en diploid sporofytt. Noen grønnalger (f.eks. arter i slekten *Trebouxia*) lever i symbiose med sopp og danner lav. Forekomst og økologi er lite kjent og det er vanskelig å si noe om spredningsøkologi i skogbrukssammenheng.

#### 4.6 Kryptogamer

Kryptogami betyr "skjult bryllup", noe som henspiller på at sammensmeltingen av hannlige og hunnlige kjønnsceller foregår på en uanselig måte sammenlignet med blomstringen hos frøplanter. Kryptogamer blir brukt som en samlebetegnelse på moser, sopp, lav og karsporeplanter, dvs. organismer som sprer seg med sporer. Benevnelsen er ikke en taksonomisk kategori og den inkluderer organismer både fra planteriket (moser, karsporeplanter, og alger i lav) og soppriket (sopp og soppkomponenten i lav). Taksonomisk hører dessuten karsporeplantene inn under karplanter

(Vasculares) og vil bli omtalt under disse. I sprednings-økologisk sammenheng er imidlertid begrepet praktisk, fordi kryptogamer sprer seg med sporer mens frøplanter (fanerogamer) sprer seg med frø. Sporer er oftest ikke større enn 1-30  $\mu\text{m}$  og de produseres gjerne i store mengder (ofte flere millioner pr. individ). Frø er derimot store (>200  $\mu\text{m}$ ) og produseres normalt i begrensede mengder (noen frøplanter har bare ett frø). I utgangspunktet kan vi derfor slå fast at kryptogamene som gruppe har et vesentlig større spredningspotensiale enn frøplantene.

Kryptogamene har en karakteristisk generasjonsveksling mellom en kjønnsplante (gametofytt) med enkelt (haploid) kromosomsett og en sporeplante (sporozytt) med dobbelt (diploid) kromosomsett. Hos frøplanter er kjønnsplante-stadiet redusert til selve blomsten. Grunnen til at vi tar opp dette her er at generasjonsvekslingen har betydning i sprednings-sammenheng. Dersom kjønnen formering skal kunne forekomme holder det ikke at en spore sprer seg, da denne vil utvikle seg til en hann- eller hunnplante. Riktignok kan mange kryptogamer spre seg vegetativt med andre former for *diasporer* (fellesnavn for spredningsenheter), og mange tvekjønnete arter kan befrukte seg selv. Skal den genetiske sammensetningen endres må det imidlertid skje en kjønnen formering mellom to forskjellige planter; en hann- og en hunnplante.

#### 4.6.1 Sopp

Sopp er et samlenavn for flercellede heterotrofe organismer med utvendig fordøyelse og som formerer seg ved sporer. At de er heterotrofe betyr at de ikke selv kan produsere næring, men må skaffe denne på andre måter. Dette kan foregå ved symbiose, som f.eks. i lav, der soppen får næring fra en alge (se neste kapittel), eller i form av mycorrhiza (sopprot) der den får næring fra en karplante. Sopp kan også få næring ved å bryte ned død ved eller annet organisk materiale (saprotrofisme), eller den kan livnære seg som parasitt på levende planter og dyr.

De mest kjente soppgruppene er basidiomyceter (stilksporesopper) og ascomyceter (sekksporesopper). Basidiomyceter har en enkel livssyklus ved at to haploide sporer spirer til hvert sitt enkjernemycel som seinere kan smelte sammen til en felles hyfetråd som så danner diploid parkjernemycel. Parkjernemycelet er dikaryotisk, dvs. at cellekjernene ikke smelter sammen før basidiet dannes med diploide celler. Disse deler seg raskt opp i 4 haploide cellekjerner som vandrer inn i hver sin spore i enden av basidiet. Basidiene dannes i fruktlegemene, som vanligvis er de eneste synlige delene av soppen. Sporene slippes ut av fruktlegemene og spres med vind, vann og andre organismer. Hos ascomyceter dannes kjønnsorganer i form av anteridier og ascogonier. Cellekjerner vandrer fra anteridier til ascogonier, og etter sammensmelting og oppdeling dannes 8 haploide sporer inne i et ascus. Spredningen

foregår ved at sporene skytes ut gjennom toppen av ascus.

Mange basidiomyceter er flerårige (f.eks. kjuker på trær), mens de fleste ascomyceter er ett-årige (ascomyceter som inngår i lav er imidlertid flerårige). Det finnes en rekke andre grupper av sopp som er mindre kjent og mindre artsrike, f.eks. algesopper (chytridiomyceter) og koplingsopper (zygomyceter) som inngår i mycorrhiza, men i praksis deler vi gjerne soppene inn i storsopper (makrosopper) og mikrosopper, alt etter hvorvidt vi kan se soppen med det blotte øyet. Til nå er det registrert over 7000 arter sopp i Norge, hvorav 763 arter (hovedsakelig storsopper) står oppført i 1998-rødlista (DN 1999).

Det er ikke selve soppen vi ser med det blotte øyet, men derimot fruktlegemet. Selve soppen, eller soppmycelet, befinner seg som oftest nede i jorda eller inne i råtnende stokker. Dersom mycelet er tett sammenvevd kan vi ofte se det som et sammenfiltret gråaktig teppe når vi f.eks. bryter i stykker en råttne stokk eller river opp råhumus. Produksjon av fruktlegeme og sporer er energikrevende for soppen, og det kan derfor gå mange år mellom hver gang en sopp produserer fruktlegeme. Mange sopper har en "hit-and-run"-strategi ved at de raskt produserer et kortlivet fruktlegeme (f.eks. hattsoppene) som faller sammen så fort sporene er spredd. Andre sopper har en "stay-and-endure"- eller bare "stayer"-strategi og utvikler flerårige, hardføre fruktlegemer (f.eks. kjuker). Dette krever imidlertid også mye energi, og derfor kan mange sopper være til stede med mycel uten at de produserer fruktlegemer. Dette gjør det vanskelig når vi skal vurdere hvorvidt en sopp er til stede eller ikke. For å være sikker på dette må man derfor dyrke fram mycelet under kontrollerte forhold (f.eks. i agarskåler) og sammenligne med kjente prøver man har fra før. Dette er en møysommelig prosess som vanskeliggjør spredningsstudier av sopp i felt.

Sopp er kanskje en av de best studerte organisme-grupper når det gjelder spredning; det er skrevet hele bøker om spredning av sopp sporer (f.eks. Ingold 1971). En av grunnene til dette er at mange sopper er store skadegjørere, og man har gjennom spredningsstudier forsøkt å forstå hvordan man kan begrense skade-omfanget. Her skal vi imidlertid betrakte spredning fra en motsatt synsvinkel, og se i hvilken grad truede og sjeldne arter av sopp kan være begrenset av dårlig spredningsevne. I skogbrukssammenheng er det først og fremst råtesopper (særlig barksopper og kjuker) og mycorrhiza-sopper som har vært i søkelyset.

Vednedbrytende sopper har vært trukket fram fordi det ofte fins lite død ved, særlig av store dimensjoner, i velpleide skoger (Bredesen m.fl. 1997). Stenlid & Gustafsson (2001) har tatt opp spørsmålet om hvorvidt sjeldne ved-nedbrytende sopper kan være truet av manglende evne til å spre seg. Mange vednedbrytere produserer enorme mengder sporer. Flatkjuken (*Ganoderma applanatum*) er f.eks. funnet å produsere 30 milliarder ( $3 \cdot 10^{10}$ ) sporer pr. fruktlegeme i løpet av en dag (Ingold 1971), og for rotkjuken (*Heterobasidion*

*annosum*) ble det samlet opp 720.000 sporer pr. dm<sup>2</sup> på en dag 1 m fra et fruktlegeme (Kallio 1970). Sporene er også små hos de fleste vednedbrytere; mange er ikke større enn 3-10 µm. I en svensk spredningsstudie av barksoppen rynkeskinn (*Phlebia centrifuga*) er det anslått at ca. 400 sporer faller ned pr. m<sup>2</sup> i løpet av et døgn i en avstand av 100 m fra kilden (Nordén & Larsson 2000). Selv på 1 km avstand regnet man med at flere ti-talls sporer falt ned pr. m<sup>2</sup>. Forsøket ble utført ved å fange sporer i små (9 cm) petriskåler som stod oppe i 24 timer i avstander på 1, 10, 100, 500 og 1000 m fra spredningskilden. I et annet sporefangst-forsøk ble petriskåler satt ut i 24 timer på taket av Botanisk Institutt ved Universitetet i Göteborg (Hallenberg & Küffer 2001). I dette forsøket ble det bl.a. fanget opp sporer av taigaskinn (*Laurilia sulcata*), hvis nærmeste kjente lokalitet befant seg 400 km nord for Göteborg. De fanget også opp andre arter med nærmeste kjente forekomster i 800-1000 km avstand, bl.a. den svenske rødlistearten mjølkeskinn (*Scytinostroma galactinum*) som kun var kjent fra tre andre lokaliteter i Sverige.

Vi har tidligere vært inne på at fordelingen av spredningsenheter avtar logaritmisk i økende avstand fra kilden. I følge Hallenberg & Küffer (2001) gjelder dette bare når man er i rimelig nærhet av kilden, altså kortdistansespredning. For små sporer som spres gjennom luften vil små turbulenser dele sporeskyen opp i mindre "pakker" som vil kunne spres over store avstander på en uforutsigbar måte (Hirst m.fl. 1967). Rustsopp-sporer er f.eks. funnet å kunne spre seg på denne måten i luft fra Australia til New Zealand, en avstand på 2000 km (Close m.fl. 1978, Latch 1980). På samme måten er levedyktige sporer av rotkjuken fanget opp på øyer 50-500 km fra nærmeste kildeområde med barskog (Kallio 1970).

Utover en viss avstand vil man ikke lenger kunne skille spredningen fra en bestemt kilde fra den generelle bakgrunnsspredningen. I Sverige har en gruppe forskere og studenter målt bakgrunnsspredning (dvs. langdistansespredning) hos flere vanlige og sjeldne sopparter (Edman m.fl. 2002a, b). Målingene ble gjort i petriskåler og med standardiserte stammeskiver i en avstand på minst 2 km fra nærmeste potensielle spredningskilde. For rosenkjuke i Nord-Sverige, hvor arten er relativt vanlig forekommende i gammelskog, ble det målt et nedfall på 111 sporer pr. m<sup>2</sup> i løpet av 24 timer, sammenlignet med <1 spore pr. m<sup>2</sup> i Syd-Sverige hvor arten er sjelden. For rynkeskinn var tallene 27 sporer pr. m<sup>2</sup> i Nord-Sverige mot <1 i syd. Disse resultatene viser at spredningen synes å være god innenfor noen km avstand, men at artene kan være spredningsbegrenset på regionalt nivå, dvs. over noen 100-talls km.

Malloch & Blackwell (1992) lister opp en lang rekke eksempler der midd og insekter fungerer som aktive vektorer for soppsporer, enten ved at soppsporene fester seg på insektene eller at de går upåvirket gjennom fordøyelsessystemet. På Oppkuven, i Nordmarka, fanget Thunes m.fl. (2000) 36 arter av kjukebiller i fruktlegemer av rødrandkjuke (*Fomitopsis*

*pinicola*). I Dividalen i Troms fanget Olberg & Andersen (1999) tilsammen 178 billearter (7617 individer) i feller som var plassert på bjørkestammer med knuskkjuke (*Fomes fomentarius*). Soppmygg (Mycetophilidae) og barkbiller (Scolytidae) er andre insektgrupper som trolig spiller en viktig rolle i spredningen av soppsporer (Petty & Shaw 1986, Økland & Hågvar 1994, Økland 1995, Jonsell & Nordlander 1995, Jonsson m.fl. 1997). I hvilken grad spredning ved hjelp av insekter er mer effektiv enn vindspredning er ikke kjent, men det kan være grunn til å påpeke at det er en betydelig "trafikk" av potensielle spore-spredere. I Nordmarka ble det klekket ut 12373 individer av kjukebiller fra 299 rødrandkjuker (Thunes m.fl. 2000). I Finland ble det klekket ut 2297 individer av insekter (1913 biller, 289 tovinger, 93 årevinger og 2 plantesugere) fra 388 fruktlegemer av lappkjuke (*Amylocystis lapponica*), og 533 individer (107 biller, 156 tovinger, 239 sommerfugler og 31 årevinger) fra 412 fruktlegemer av rosenkjuke (*Fomitopsis rosea*) (Komonen 2001, Komonen m.fl. 2001).

Denne gjennomgangen viser at vednedbrytende sopp ser ut til å ha til dels svært god spredningsevne innenfor de avstandene, 100-1000 m, vi ser for oss at eventuelt skulle hindre spredning i skogbrukssammenheng (Hallenberg 1995). Hvis dette stemmer burde da også soppene ha en spredt utbredelse over disse avstandene. Edman & Jonsson (2001) undersøkte den romlige fordelingen av død ved og 16 sopparter innenfor et 60 da stort område i Nord-Sverige. Etter at den romlige fordelingen av død ved var korrigert for var det tre arter som viste en svak antydning til klumpvis fordeling; vedmusling (*Gloeophyllum sepiarium*), oliven tømmeropp (*Coniophora olivacea*) og gul barksopp (*Vesiculomyces citrinus*). Disse artene er vanlig forekommende både i yngre og eldre skog. De 13 andre artene, bl.a. rødlisteartene rosenkjuke, granrustkjuke (*Phellinus ferrugineofuscus*) og svartsonekjuke (*P. nigrolimitatus*), var tilfeldig spredt fordelt på egnete stokker. Oliven tømmeropp er kjent for å kunne spre seg med mycelstrenger fra stokk til stokk, hvilket kan forklare en viss klumpvis fordeling på liten skala. Ut fra den generelle mangelen på klumpvis fordeling blant de fleste artene, konkluderer Edman & Jonsson (2001) med at de fleste vednedbrytende sopper trolig har god spredningsevne over avstander på noen 100 m. En tilsvarende studie på Oppkuven i Nordmarka viste antydning til klumpvis fordeling for de to vanlige artene rødrandkjuke og rekkekjuke (*Antrodia serialis*), mens rødlistede arter som lappkjuke (*Amylocystis lapponica*), rosenkjuke, granrustkjuke, svartsonekjuke, rynkeskinn og duftskinn (*Cystostereum murrari*) var tilfeldig fordelt (Rolstad 2002). I en annen studie i Nord-Sverige, der man sammenholdt artsinventaret av kjuker og barksopper på død ved på skogsholmer med ulik isoleringsgrad i store myrområder, kunne man heller ikke finne tegn på at soppene var begrenset av dårlig spredningsevne (Berglund & Jonsson 2001).

De ovennevnte studiene av realiserte spredningsmønstre understøtter de tidligere refererte sporefangststudiene i at vedlevende sopp har god spredningsevne. Et par studier antyder imidlertid en spredningsbegrensning på større skala. Sverdrup-Thygeson & Lindenmayer (2003) studerte svartsonekjuka og duftskinn på død-ved stokker i Hurdal. Når de sammenholdt forekomst av soppene i forhold til andelen gammelskog i 500 m radius omkring fant de at svartsonekjukan var hyppigere forekommende der det var mye gammelskog i omgivelsene. En mulig forklaring på dette resultatet kan være at spredningen av sporer fra svartsonekjuka kan regulere tettheten av arten på denne skalaen. For duftskinn ble det ikke funnet noen forskjeller som kunne tilskrives arealer av gammelskog i omgivelsene. I en populasjonsgenetisk studie av rosenkjuke, der graden av heterozygoti (et mål på genetisk ulikhet) ble sammenlignet mellom forskjellige regioner i Sverige, Finland og Russland, fant svenske forskere ut at en syd-svensk populasjon hadde lavere grad av heterozygoti enn i andre nordlige og østlige populasjoner (Högberg & Stenlid 1999). I overensstemmelse med dette ble det også funnet en høyere grad av infertile fruktlegemer av rosenkjuke i Syd-Sverige sammenlignet med Nord-Sverige og Russland (Högberg m.fl. 1998). Resultatene kan forklares med at populasjonen i Syd-Sverige har vært isolert over lengre tid, og at den dermed kunne ha vært utsatt for genetisk drift med påfølgende tap av genetisk variasjon. Dette kan være årsaken til at en så stor andel av fruktlegemene i Syd-Sverige ikke inneholdt spiredyktige sporer.

En annen gruppe sopp som har vært en del i søkelystet er mycorrhiza-sopp. De deles i to hovedgrupper avhengig av om hyfene trenger inn i planterøttene (endomycorrhiza) eller om de ligger som en kappe rundt røttene (ektomycorrhiza). Ektomycorrhiza (EM) kan dannes av flere tusen arter av stilkespore- og sekkesporesopper, mens endomycorrhiza (vesikulær-arbuskulær mycorrhiza; VAM) kun dannes av noen hundretalls sopper i familien Endogonaceae blant koplingsoppene. De fleste EM soppene produserer fruktlegemer over bakken og antas å ha god spredningsevne (Perry m.fl. 1987). Mange av disse er vanlige matsopper som vokser i skog og hage. Noen EM sopper og de fleste VAM sopper produserer derimot fruktlegemer under bakken. De er derfor helt avhengige av meitemark, insekter eller smågnagere for spredning av sporene (MacMahon & Warner 1984, Warner m.fl. 1987, Friese & Allen 1993, Johnson 1996). Mange smågnagere spiser fruktlegemene, og sporene beholder spireevnen gjennom tarmkanalen og kan dermed spire på nye steder (Maser m.fl. 1978, Blaschke & Baumler 1989, Cazares & Trappe 1994). Noen undersøkelser peker på at særlig VAM soppene kan være begrenset av dårlig spredningsevne (f.eks. Kovacic m.fl. 1984), dels fordi de har underjordiske fruktlegemer, men også fordi de har mye større sporer enn EM soppene. Andre studier tyder derimot på at rekolonisering etter forstyrrelser går relativt raskt

(f.eks. Franklin m.fl. 1985, Allen & MacMahon 1988, Allen m.fl. 1992). Temaet er høyst aktuelt også med hensyn på skogproduksjon og er inngående diskutert i flere oversiktsartikler og bøker (f.eks. Perry m.fl. 1987, 1989, 1990, Allen 1996, Vogt m.fl. 1997, Wilkinson 1998)

#### 4.6.2 Lav

Lav er en sammensatt organisme av sopp (mycobiont) og grønnalge og/eller cyanobakterie (fotobiont). Oftest er soppen den synlige delen vi ser, og det er den som brukes til å klassifisere "lav-arter". Samme alge inngår ofte i mange forskjellige lav. Algen og/eller cyanobakterien lever inne i soppen eller i avgrensede partier i overflaten, og den forsyner soppen med karbohydrater ved fotosyntese. De lavene som består av alle tre organismegruppene, sopp, grønnalge og cyanobakterie, har som oftest cyanobakterien i egne organer kalt cephalodier. Lav grupperes gjerne sammen med karsporeplanter, moser, sopp og en del alger under fellesbetegnelsen *kryptogamer*, dvs. organismer som reproducerer kjønnnet med sporer.

Lavens formering og produksjon av spredningsenheter utviser stor variasjon, og mange av mekanismene er fremdeles dårlig kjent. Vi skal her bare kort oppsummere visse hovedtrekk, og henviser til Bailey (1976), Hale (1983), og Hansson m.fl. (1992) for mer detaljer. Hos de fleste lav kan soppkomponenten formere seg kjønnnet og produsere sporer. Sporene er oftest svært små, bare noen få mikrometer hos de minste, men variasjonen er stor; hos enkelte tropiske lav er det målt sporestørrelser opptil 500 µm (1/2 mm). For de fleste norske skoglevende lav er sporestørrelsen 5-30 µm. Det vanligste er at sporene produseres i egne organer, apothecier, som ofte kan sees som små 0.5-2 mm skålformete utvekster på lavens overflate. Apotheciene har ofte en helt annen farge enn laven ellers, som f.eks. de orange apotheciene hos den grønne lungeneveren (*Lobaria pulmonaria*). Lav som formerer seg kjønnnet sier vi er fertile. Hos mange lav kan soppkomponenten også produsere sporer ukjønnnet (conidier) i egne organer kalt pycnidier.

Det er viktig å merke seg at det kun er soppkomponenten som sprer seg gjennom denne sporeproduksjonen. Sporene er derfor avhengig av at de treffer den rette algen for å kunne utvikle et nytt lavindivid. Det fins lite kunnskaper om hvordan denne prosessen egentlig foregår, men man antar som en mulighet at soppmycelet fra en spore kan "stjele" algen fra en allerede etablert lav (Appelqvist & Nordén 1998). Man har f.eks. spekulert i om dette kan være tilfellet med trønderlav (*Erioderma pedicellatum*), som kun sprer seg med soppsporer, og hvor fotobionten, en cyanobakterie i *Scytonema*-slekten, trolig er sjelden (Jørgensen 1990, Holien m.fl. 1995). Fotobionten i lavene, dvs. grønnalgen og/eller cyanobakterien, kan være frittlevende, f.eks. på barken eller kvistene til trær. Grønnalgene har både kjønnnet og ukjønnnet

formering, mens cyanobakterien mangler kjønned formering og sprer seg med fragmenter eller sporer.

Hos noen lav, f.eks. huldrestry (*Usnea longissima*) og mjuktjafs (*Evernia divaricata*), er det ikke kjent at de formerer seg kjønned i Norge i dag. Fertile individer er imidlertid funnet bl.a. i Nord-Amerika (Keon 2002, Tønsberg 2002). Lav kan imidlertid også spre seg vegetativt med ulike former for diasporer. De vanligste diasporene er soredier og isidier. Dette er små celleklumper eller utvekster på lavthallus som inneholder både sopp- og lavkomponenten. Når disse blåser eller brekker av kan de vokse ut til en ny lav selv om algen ikke fins på den nye lokaliteten. Sorediene er vanligvis en god del større enn sporene (30-150 µm), men noen kan være relativt små (10-30 µm). Isidiene er ofte større enn sorediene, og de er gjerne formet som små sylindriske utvekster. Utviklingen av et nytt lavindivid fra en soredie eller isidie er en relativt omstendelig prosess som kan ta flere år (Zoller m.fl. 2000, Hilmo & Ott 2002). I tillegg til spesielt utviklede spredningsorganer kan større fragmenter av selve laven slites eller brette av, og spre seg og vokse til et nytt lav-individ (Heinken 1999). Hos hengellav som huldrestry og mjuktjafs regner man med at dette er den dominerende formen for spredning.

Selv om vi i hovedtrekk kjenner lavenes reproduksjon og spredningsøkologi har vi dårlige kunnskaper om detaljene. Dette skyldes i stor grad at det har vært vanskelig å dyrke lav-soppene i kultur, i motsetning til andre sopper hvor kulturforsøk i laboratorier har lang tradisjon. Mye av kunnskapene omkring spredningsøkologien til lav stammer derfor fra observasjoner og forsøk i felt.

Generelt kan det sies at jo mindre spredningsenhetene er jo lettere sprer de seg. Det blir ofte antatt at sporer og soredier mindre enn 25 µm lett spres med vinden flere hundre meter. Likevel er det funnet større soredier og lavfragmenter i luftplankton i mye lengre avstander fra kjente forekomster (Pettersen 1940, Bailey 1966, Rudolph 1970). Spredning med sporer krever imidlertid at soppen finner en alge, og soredier og isidier er trolig svært utsatt for fysiske (regn, vind) og biologiske (konkurranse, predasjon) krefter i tiden før de har utviklet festeorganer. Selv om arten faktisk sprer seg over lengre avstander er det derfor ikke sikkert at lav med små diasporer etablerer seg raskt og sikkert i stor avstand fra opphavet.

Nylig er det gjort flere studier av lav der forskerne nettopp har fokusert på spredning som populasjonsregulerende faktor. Vi skal se litt i detalj på noen av disse studiene, dels fordi de gir et godt innblikk i hvordan slike forsøk gjennomføres, men også for å vise hvilke problemer man står overfor når man skal tolke resultatene fra slike forsøk.

Olga Hilmo og medarbeidere (Hilmo & Såstad 2001, Hilmo 2002, Hilmo & Holien 2002, Hilmo & Ott 2002) studerte skrubbenever (*Lobaria scrobiculata*), papirlav (*Platismatia glauca*) og skrukkelav (*P. norvegica*) i granskog i Melhus i Sør-Trøndelag. Skrubbenever og skrukkelav blir ansett å være såkalte

gammelskogarter, mens papirlav er relativt vanlig i yngre skog. Spørsmålet de stilte var hvorfor gammelskogartene er så sjeldne i ungsbogen. Skyldes det ugunstig miljø, uegnet substrat, eller dårlig spredningsevne? Alle tre artene sprer seg hovedsakelig vegetativt med soredier eller isidier. Forskerne startet to forsøk, ett utsåingsforsøk for å teste om artene var begrenset av dårlig spredningsevne, og ett transplantasjonsforsøk for å teste om artene var begrenset av substrat eller miljøforholdene i ungsbogen. Begge forsøkene var av eksperimentell art der henholdsvis diasporer (soredier og isidier) og større lavfragmenter ble sådd og transplantert til forsøkskvister i ungskog, med kontroller plassert både i ungskog og gammelskog.

Spredningsforsøket bestod i å drysse soredier på 1 cm<sup>2</sup>-felter på oppkappede 10 cm lange kvistsegmenter der all lav og mose var fjernet på forhånd. Disse kvistene med utsådde diasporer ble så plassert på 6 tilfeldige trær i et 11 da stort granplantefelt som var 30 år gammelt med trehøyder på 5-7 m. I tillegg til kvister med kunstig sådde soredier ble det også satt ut kvister uten soredier for kontroll. Like mange sådde og usådde kvister ble plassert på 6 tilfeldige trær i et 105 da stort gammelskogbestand ved siden av ungskogbestanden. En annen detalj som ble lagt inn i forsøket var at halvparten av kvistene som ble brukt var fra ungskog og halvparten fra gammelskog. Dette var for å se om kvist-kvaliteten hadde noen betydning for etablering av lavene. Forsøket ble fulgt over 4 år.

Det tok 1-3 måneder før sorediene utviklet festetråder til kvistene, og i løpet av denne perioden forvant 95% av sorediene fra de sådde kvistene. Tapet av soredier var det samme i ungskog og gammelskog. Noe overraskende var tapet av soredier vesentlig høyere på kvistene som stammet fra gammelskog sammenlignet med kvistene som stammet fra ungskog, uavhengig av kvistenes plassering i ung eller gammel skog. Dette trodde man kanskje kunne skyldes at ungskogkvistene hadde høyere resin-innhold og dermed var mer klebrige.

Det tok ca 2 år før sorediene begynte å utvikle seg til lav, og etter 4 år var etablerte lavthalli fremdeles mindre enn 1,5 mm. Dette viste hvor sakte lavene utviklet seg. Utviklingen gikk raskest for papirlav og skrukkelav, mens skrubbenever var tregest. Dekningsgraden av skrukkelav var da 63%, papirlav 35%, mens skrubbenever bare dekte noen få prosent. Det var imidlertid ingen forskjell i dekningsgrad mellom kvister som var hengt opp i ung og gammel skog.

Hva så med kontrollkvistene uten sådde soredier? Etter 4 år hadde skrukkelav og papirlav etablert seg på 29% av kontrollkvistene i gammelskog, mot 10% av kontrollkvistene i ungskog. Dekningsgraden var imidlertid mindre enn 1% begge steder. Det ble ikke funnet tegn til at skrubbenever hadde etablert seg på noen av kontrollkvistene.

Spredningsforsøket viste at etablering og tidlige vekstforhold for lavene var like god i ungsbogen som i gammelsbogen. Det faktum at skrukkelav og skrubbenever var fraværende i ungsbogen før forsøket startet,

ble av forskerne tolket som at lavene ikke hadde klart å etablere seg der før forsøket startet. Skrukkelav (og papirlav) hadde imidlertid også etablert seg på de usådde kontrollkvistene i ungsbogen, riktignok i svært små mengder. Disse måtte da høyst sannsynlig ha spredd seg fra gammelsbogen, hvis de da ikke hadde blåst dit fra de sådde kvistene. Forsøket ga ikke detaljerte opplysninger om hvor langt unna gammelsbogen forsøkskvistene i ungsbogen var plassert, men ut fra størrelsen på ungsbogbestanden skulle det dreie seg om 20-60 m. Andre forsøk har vist at soredier kan spre seg med vinden over slike avstander, men at tettheten av soredier avtar sterkt med økende avstand fra kilden. Forsøket viste at 95% av sorediene forvart fra forsøkskvistene de første månedene før de festet seg. Forsøkskvistene var også frie for andre konkurrerende lav og moser. Selv om noen soredier hadde spredd seg naturlig ut i ungsbogen, kan vi spekulere i om tettheten kan ha vært for lav til at de greide å etablere seg og vokse opp til lav i naturlig konkurranse med andre lav og moser. Kontrollkvistene i gammelsbogen hadde imidlertid også en svært lav dekningsgrad av lavene (<1%), selv om flere kvister var kolonisert i gammelsbogen enn i ungsbogen.

Vekstforsøket ble utført på samme måte som spredningsforsøket bortsett fra at hele lavthalli ble transplantert istedenfor diasporer (soredier og isidier). Det var de samme lavene som ble testet; skrubbenever, skrukkelav og papirlav. Av 120 transplanterte thalli var det bare 5 som gikk tapt i løpet av de 14 månedene forsøket pågikk. Alle tre lavartene overlevde i ungsbogen, og papirlaven vokste raskere i ungsbogen enn i gammelsbogen. Forskerne antok at dette trolig skyldtes større lystilgang i ungsbogen. Skrubbenever og skrukkelav viste ingen forskjell i vekst mellom ung og gammel skog. Vekstforsøket supplerte dermed spredningsforsøket ved å vise at lavene klarte seg bra når de først var etablert i ungsbogen.

I området i Trøndelag, hvor forsøkene til Hilmo og medarbeidere ble gjennomført, synes derfor miljøet i ungsbogen å tilfredsstillende lavenes vekstkrav. Den kritiske fasen ser ut til å være selve etableringen. Tapet av soredier var stort (>90%) selv om potensielle konkurrenter var fjernet fra kvistene før forsøket startet. Noe nyetablering av lav på de usådde kontrollkvistene tydet på at noen diasporer klarte å spre seg og etablere seg i ungsbogen ved egen hjelp i løpet av perioden forsøkene varte. Tettheten kan derimot ha vært så lav at de ikke klarte å etablere seg i naturlig konkurranse med andre epifyttiske lav og moser. Et ubesvart spørsmål er imidlertid hvorfor nyetableringen av lav på kontrollkvistene i gammelsbogen var så dårlig. Her fantes det jo naturlige populasjoner av lavene før forsøket startet, og tettheten av diasporer skulle derfor ha vært vesentlig større enn i ungsbogen. Selv om tre ganger så mange av kontrollkvistene hadde lav ved forsøkets slutt sammenlignet med ungsbogen, var dekningsgraden av lav på kvistene også her svært lav (<1%).

Steve Sillett, Bruce McCune og medarbeidere (Sillett & McCune 1998, Sillett m.fl. 2000a) utførte nesten eksakt de samme forsøkene i Cascade Range i Oregon på vestkysten av USA. Også her ble det gjort to forsøk; ett der de sådde små fragmenter av den amerikanske arten *Lobaria oregana* på 1-m lange avkappede kvister av Douglas-gran (*Pseudotsuga menziesii*). Disse ble hengt opp i gammelskog (450-500 år gammel og 60-85 m høy), ungskog (30-40 år og 20-30 m høy), og på nye hogstflater (her ble kvistene hengt opp på 1,5 m høye stativ). I det andre forsøket transplanterte de hele lavthalli av tre arter; *L. oregana*, lungenever (*Lobaria pulmonaria*), og den amerikanske kvistlav-arten *Hypogymnia inactiva*, for å se om artene kunne vokse i ungskog og på hogstflater. Lungenever sprer seg hovedsakelig med vegetative diasporer (soredier, isidier), mens *L. oregana* synes å spre seg ved små fragmenter. Hos begge artene er den primære fotobionten en grønnalge, men de har cyanobakterier i egne cephalodier. En sjelden gang sprer *Lobaria*-artene seg kjønnnet ved hjelp av sporer, mens *H. inactiva* kun spres med sporer. I begge forsøkene ble det brukt to kvist-typer; glattbark-kvist hentet fra 80-år gammel Douglas-granskog og rubark-kvist fra 200 år gammel skog. All lav og mose på kvistene ble fjernet, i tillegg til at kvistene ble sterilisert. Halvparten av kvistene var kontrollert uten utsådde og transplanterte lav. Kvistene ble kontrollert etter 15 måneder hvorpå forskerne målte antall levende thalli pr. dm<sup>2</sup> av kvistene.

I utsåingsforsøket ble det for kvister med utsådd *L. oregana* registrert høyest etablering (10 thalli pr. dm<sup>2</sup>) på hogstflate og i ungskog, og lavest i gammelsbogen (4.3 thalli pr. dm<sup>2</sup>). På kontrollkvistene var det motsatt, best etablering i gammelsbogen (0.4 thalli pr. dm<sup>2</sup>), mindre i ungsbogen (0.3 thalli pr. dm<sup>2</sup>), og minst på hogstflate (0.2 thalli pr. dm<sup>2</sup>). Forskjellene mellom kontrollkvistene var imidlertid ikke statistisk sikre. For alle skogtypene sett under ett var det en klart høyere etablering (27 ganger høyere) på kvister med utsådd *L. oregana* sammenlignet med usådde kontrollkvister. Det ble ikke angitt hvor langt fra gammelskog forsøkskvistene ble satt opp, men hogstflatene var 50-200 da store, hvilket skulle innebære maksimum-avstander på 100-250 m fra kant.

I vekstforsøket der alle tre lav-artene ble brukt, målte forskerne prosent vekst av lavthallus, i tillegg til at de målte en del andre karakterer som skader, misfarging o.l. Lungenever vokste like bra (10-15% vekstøkning) i gammelskog, ungskog og på hogstflate. *L. oregana* derimot vokste best i gammelskog (9%), noe mindre i ungskog (4%) og viste tap av biomasse (-10%) på hogstflate. Dobbeltså mange *L. oregana* thalli hadde skader (76%) på hogstflate, sammenlignet med ungskog og gammelskog (37-38%). Kvistlaven *H. inactiva* hadde tap av biomasse i alle miljøer (-15-22%).

Ut fra såingsforsøket konkluderte forskerne med at *L. oregana* hadde dårlig spredningsevne. Men det faktum at de tross alt fikk en del etablering også på kontrollkvistene, i likhet med studiene i Trøndelag,

viste at noen diasporer tross alt hadde klart å etablere nye individer ved egen hjelp. Ut fra forsøksresultatene kan vi derfor ikke utelukke at konkurranse med andre lav og moser kan være en medvirkende begrensende faktor for *L. oregana* (se senere; Scheidegger 1995, Scheidegger m.fl. 1995, Zoller m.fl. 2000). Vekstforsøket med transplanterte *L. oregana* viste at mange thalli fikk skader og døde på hogstflate, men at den hadde noe vekst i ungslogen. Lungeneveren vokste bra i alle miljøene. Forskerne kunne ikke forklare hvorfor kvistlaven *H. inactiva*, som er en vanlig art i ungslog, ikke vokste i noen av miljøene.

Forskergruppen i Oregon har også gjennomført flere komparative studier der de har sett på mengde lav i skogbestand med eller uten gjenstående gamle trær av Douglas-gran (Peck & McCune 1997, Sillett & Goslin 1999). Alderen på skogbestandene varierte fra 55-120 år og de hadde alle kommet opp etter skogbrann. De gjenstående gamle trærne var eldre enn 300 år. Metoden de brukte her var å samle inn strøfall av lav, noe som viser seg å gi et brukbart bilde av forekomst (McCune 1994). Forskerne så etter en rekke forskjellige lav-arter, og de delte dem inn i tre hovedgrupper; hengelav (bl.a. gubbeskjegg *Alectoria sarmentosa*, flere *Usnea*-arter, unntatt huldrestry, og flere *Bryoria*-arter), bladlav med cyanobakterier (bl.a. *L. oregana*, *Nephroma*-, *Pseudocyphellaria*- og *Sticta*-arter), og kvist- og bladlav med grønnalger (bl.a. *Hypogymnia*- og *Platismatia*-arter, og korallav *Sphaerophorus globosus*). Hengelavgruppen forekom bare på og i nærheten av de gjenstående gamle trærne. For gruppen bladlav med cyanobakterier fant forskerne svært lite strøfall, men det de fant var konsentrert i nærheten av gjenstående gamle trær. Kvistlav-gruppen viste liten tilknytning til gjenstående trær, bortsett fra korallav som viste samme mønster som hengelavene og cyanobakterie-lavene. Forskerne konkluderte også her med at mange av disse lavene trolig har dårlig spredningsevne. Hvis vi imidlertid skiller mellom selve spredningen og den påfølgende etableringen (realisert spredning), kan resultatene ovenfor, som vi har vært inne på tidligere, også til en viss grad kunne forklares ved at konkurranse med andre lav og moser hindrer lavene i å etablere seg.

Lungenever har vært utgangspunkt for flere andre studier i Europa (Gilbert 1991). I Sverige er det gjort to transplantasjonsforsøk (Hallingbäck 1990, Hazell & Gustafsson 1999). Her ble hele lavthalli festet på gjensatte osper på hogstflater. På sydsiden av stammene overlevde lungeneveren dårlig, men på nordsiden var overlevelse og vekst like god som på osper i gammelskog. I Sveits har en forskergruppe studert spredning og etablering av lav i flere år (Scheidegger 1995, Scheidegger m.fl. 1995). Det er særlig lungenever, som er en truet art i Mellom-Europa, arbeidet har konsentrert seg om. Forskerne har brukt flere metoder, bl.a. transplantasjon av diasporer og lavfragmenter og vekstforsøk. Direkte målinger av spredningsavstander for diasporer hos lav er vanskelige fordi diasporene er så like at man ikke kan skille artene

fra hverandre. Forskergruppen i Sveits har imidlertid utviklet en metode der man samler inn prøver av snø, i forskjellig avstand fra spredningskilden. Eventuelle diasporer av en lav-art blir så identifisert på laboratorium ved hjelp av ulike genetiske teknikker. Resultater fra feltforsøk med lungenever viste at mengden diasporer (soredier og isidiøse soredier, 30-600  $\mu\text{m}$ ) avtok med økende avstand, men at de ble fanget opp til 50 m fra kilden, som var den lengste avstanden det ble tatt prøver fra. Ut fra disse forsøkene mener forskerne at spredning av diasporer over korte avstander ikke er noe hinder for etablering av lav.

Studiene i Sveits har også vist, i likhet med studiene i Sverige og i Oregon, at mange lav vokser utmerket i nye miljøer når hele lavthallus blir transplantert. Problemene synes å være knyttet til lavenes utvikling fra diasporer. I forsøk der soredier og isidier er blitt utsådd forsvant også her mer enn 95% av diasporene de første 2 månedene. Dersom diasporene ble forsiktig plassert på preparert gasbind festet til stammen var overlevelsen noe høyere, men likevel forvant mer enn 90% i løpet av et halvt år. Tapene av diasporer skyldtes dels at de ble skylt bort med regnvann, dels at de ble spist av snegler, men kanskje mest pga. konkurranse fra andre lav og særlig moser (Scheidegger 1995, Scheidegger m.fl. 1995). Studiene i Sveits, som også inkluderte rund porelav (*Sticta fuliginosa*), filthinnelav (*Leptogium saturninum*), og skoddelav (*Menegazzia terebrata*), konkluderte med at vekst av transplanterte voksne thalli fungerer bra. Hovedproblemet var at diasporene utvikler festetråder svært seint, og at veksten ikke startet opp før etter 2-4 år (Zoller m.fl. 2000).

Armstrong (1987, 1990) målte spredningen av soredier fra vanlig kvistlav (*Hypogymnia physodes*) på et plommetre ved Seattle. Treet stod isolert, og forskeren mente at han i det alt vesentlige kunne skille sorediene fra andre lavararter som vokste på treet. Sorediene ble fanget opp på klebrige ark plassert i ulik avstand opp til 25 m fra treet. Resultatene viste en spredning av opptil 100 soredier pr.  $\text{m}^2$  pr. døgn i en avstand på 25 m. Dette resultatet ble målt under 10.3 m/s medvind. Ved lavere vindhastighet (3.6 m/s) var spredningen av soredier redusert til 10 pr.  $\text{m}^2$ .

I Nord-Sverige har Per-Anders Esseen, Holger Dettki og medarbeidere (Esseen m.fl. 1996, Dettki 1998, Dettki & Esseen 1998, Dettki m.fl. 2000) studert lav i forhold til skogbruk gjennom flere år, hovedsakelig gjennom komparative studier, men også ved direkte målinger av spredning av fragmenter i gradienter fra gammelskogkant utover i hogstflate og ungslog. I det ene forsøket så de hvor langt fragmenter av gubbeskjegg (*Alectoria sarmentosa*) og andre skjeggjav av *Bryoria*-slekten spredte seg fra en gammelskogkant ut på en hogstflate. Nedfalne fragmenter ble samlet opp i plasttrakter plassert opptil 300 m ute på flaten. Antall fragmenter samlet opp gjennom en periode på 2 måneder ble omregnet til antall fragmenter pr.  $\text{m}^2$  pr. dag. *Bryoria*-artene spredte seg godt, og det ble funnet opptil 6 fragmenter pr.  $\text{m}^2$  pr.

dag selv på en avstand av 300 m. Spredningskurven var negativt logaritmisk avtagende med over 200 fragmenter pr. m<sup>2</sup> pr. dag i gammelskogen. Gubbeskjegg spredte seg imidlertid svært dårlig; det ble bare funnet 9 fragmenter totalt gjennom hele perioden.

I en annen studie kartla de svenske forskerne mengde lav i plantefelt i ulik avstand, 10, 50 og 100 m, fra gammelskog. Plantefeltene var 35-80 år gamle og rene furubestand, mens gammelskogen var 120-300 år gammel og varierte fra ren granskog til ren furuskog (Dettki m.fl. 2000). I gammelskogen dominerte kvistlav (*Hypogymnia physodes*) og skjeggglav av slekten *Bryoria*. Gubbeskjegg var relativt vanlig i gammelskogen, mens stry-arter (*Usnea*) var sjeldne. I ungskogen dominerte kvistlav og *Bryoria*-arter. De fleste lav-arterne viste en klar nedgang i mengde fra gammelskog-kanten og utover i ungskogen. For kvistlav (*Hypogymnia* spp.), bjørkelav (*Cetraria sepincola*), gul stokklav (*Parmeliopsis ambigua*), bristlav (*Parmelia sulcata*) og gullroselav (*Vulpicida pinastri*) var nedgangen i mengde fra kant og utover i ungskogen statistisk sikker. Gubbeskjegg ble ikke funnet i ungskogen i det hele tatt, og bare ett eksemplar av en stry-art ble notert. Forskerne konkluderer med at det er liten grunn til å tro at nedgangen i lav utover i ungskogen skulle skyldes miljøgradienter i ungskogen, og de tolket resultatene som støtte for at lavene er begrenset av dårlig spredningsevne. Spesielt påpekes det at gubbeskjegg ser ut til å spre seg svært dårlig, i samsvar med de direkte målingene av spredningen av fragmenter i den første studien.

Sett under ett viser alle disse studiene ganske entydig at mange epifyttiske lav knyttet til gammelskog kan vokse bra i yngre skog, men at de har problemer med å etablere seg der. Forsøkene tyder på at flere av disse lavene fysiske klarer å spre seg opp til vel 100 m i forsøksperioden. På disse avstandene kan det imidlertid tenkes at tettheten av diasporer er så lav at naturlig frafall og konkurranse med andre arter hindrer en vellykket etablering å finne sted. For enkelte arter, f.eks. gubbeskjegg, huldrestry og mjuktjafs, kan det imidlertid se ut som om spredning med store fragmenter er den alt overveiende dominerende spredningsformen, noe som medfører en svært begrenset spredningsavstand.

Vi skal til slutt trekke fram en studie der forskerne nylig har forsøkt å rekonstruere spredningshistorien til ulvelav (*Letharia vulpina*) ved hjelp av genetiske analyseteknikker (Högberg m.fl. 2002). Slekten *Letharia* ble lenge antatt å bestå av et artspar bestående av ulvelav *L. vulpina* og den nord-amerikanske *L. columbiana*. Artene er svært like av utseende men skiller seg i reproduksjonsbiologi ved at *L. vulpina* sprer soppen og algen vegetativt med soredier, mens *L. columbiana* har store apothecier som sprer sopp sporer gjennom kjønnet rekombinasjon. Begge artene er utbredt på vestkysten av Nord-Amerika der de stedvis er svært vanlige, mens bare *L. vulpina* er funnet i Europa hvor den er rødlistet i store deler av utbredelsesområdet. Nyere genetiske studier har

imidlertid avdekket at artsparet kan ses på som minst 6 såkalte fylogenetiske arter med et felles opphav. Fire arter produserer hovedsakelig apothecier og sprer seg med sporer, mens 2 arter (*L. vulpina* og *L. lupina*) hovedsakelig sprer seg med soredier (Kroken & Taylor 2000, 2001a, b). Alle artene finnes i Nord-Amerika mens kun *L. vulpina* forekommer i Europa og Norge.

Forskerne samlet inn 47 individer av *L. vulpina* (7 individer fra to lokaliteter i California, 28 individer fra tre lokaliteter i Sverige, og 12 individer fra en lokalitet i Italia), hvorpå de kartla den genetiske variasjonen ved å se på DNA polymorfisme for 8 loci (steder på DNA molekylet der de respektive genene er lokalisert). Alle de 7 individene fra California var genetisk svært forskjellige for hele 7 av 8 loci. I sterk kontrast til dette var de 40 individene fra Europa nesten helt like, det var bare noen små forskjeller for 2 loci. Nesten alle de svenske individene var genetisk identiske til tross for til dels lange avstander mellom lokalitetene. Selv om *L. vulpina* hovedsakelig sprer seg med soredier, er arten funnet noen få ganger med apothecier, hvilket sannsynliggjør den store genetiske variasjonen i den amerikanske populasjonen (Kroken & Taylor 2001a, Högberg m.fl. 2002). Forskerne konkluderer imidlertid med at store deler av den europeiske populasjonen trolig består av identiske klonede individer. Den genetiske sammensetningen av algekomponenten *Trebouxia* sp. har en del likhetstrekk mellom de amerikanske og europeiske individene av *L. vulpina* (Kroken & Taylor 2000), hvilket forskerne tolker som en indikasjon på at de europeiske *L. vulpina*-populasjonene kan være et resultat av vegetativ langdistansespredning av soredier fra Nord-Amerika. Slik langdistansespredning er også brukt som forklaring på tilsvarende såkalte disjunkte utbredelsesomstre for mange andre lav, moser og karsporeplanter (van Zanten & Pocs 1981, Galloway 1992, 1996, Schneller m.fl. 1998). En tilsvarende virkelighetsbeskrivelse kan kanskje vise seg å stemme også for huldrestry, som kun sprer seg vegetativt i Europa og Norge, mens den forekommer med fertile apothecier flere steder i Nord-Amerika (Keon 2002, Tønsberg 2002). Hvis dette viser seg å være korrekt kan det være eksempel på genetisk "bottleneck", der arter innenfor sitt nåværende europeiske utbredelsesområde har mistet mye av sin opprinnelige nord-amerikanske genetiske variasjon. Genetiske studier av lungenever i Mellom-Europa antyder at lokale populasjoner kan ha mistet mye av sin genetiske variasjon på grunn av isolasjon, med derpåfølgende tap av fertilitet (Zoller m.fl. 1999).

Det fins en rekke studier i felt som viser at mange lav har en avgrenset eller klumpvis fordeling i terrenget, noe som kan forklares med at lavene har dårlig spredningsevne (f.eks. Rose 1976, Gilbert 1984, Kuusinen 1996, Gu m.fl. 2001). Problemet i de fleste av disse studiene er at man ikke kan utelukke at det er andre faktorer, f.eks. substrat, miljø eller konkurranse, som er dominerende eller medvirkende begrensende faktorer. De fleste av studiene som vi har sett på viser



at lavene vokser bra i ungskog når de først er etablert. Flere av studiene peker også i retning av at det ikke er selve spredningsavstanden som er problemet. I mange tilfeller synes det som om det er etableringen i et nytt miljø som er flaskehalsen, enten det skjer kjønnet ved sporer, eller vegetativt ved soredier eller isidier. Enkelte arter synes imidlertid å mangle både kjønnet og vegetativ formering (f.eks. mjuktjafs), og hos enkelte arter med kjønnet formering av soppen, kan det synes som om algekomponenten er svært sjelden (f.eks. trønderlav). Hvis så er tilfellet må artene spre seg med store fragmenter, som i de fleste tilfeller vil spre seg dårlig over avstander lengre enn noen trelengder, hvis de da ikke spres sekundært med insekter, fugl eller pattedyr.

#### 4.6.3 Moser

Moser (Bryophyta) deles inn i levermoser (klasse Hepaticae) og bladmoser (klasse Musci). De to viktigste gruppene av bladmoser er torvmoser (orden Sphagnales) og egentlige bladmoser (orden Bryales). Mosene mangler røtter, men har trådformete festeorganer som kalles rhizoider. Mosene mangler også et klart definert ledningsvev og tar derfor vanligvis næringen opp gjennom regnvannet. (Noen arter kan ta opp vann og næringssalter gjennom stengelen.) Bladmoser og de fleste levermoser er bygd opp av stengel og blad, mens noen levermoser består av mer eller mindre båndformete plantedeler (frons eller thalli). Bladenes form og størrelse brukes ofte til å skille artene fra hverandre. De fleste bladmoser har en tydelig bladnerve, mens dette mangler hos levermoser.

Moser har regelmessig generasjonsveksling mellom en kjønnsplante (gametofytt) med enkelt (haploid) kromosomsett og en sporeplante (sporofytt) med dobbelt (diploid) kromosomsett. Den grønne moseplanten med kjønnsorganer (hannlige antheridier og hunnlige arkegonier) utgjør kjønnsplanten. Antheridiene og arkegoniene kan enten dannes forskjellige steder eller samlet på samme plante (tvekjønnet eller sambu) eller hver for seg på forskjellige planter (særbu). For at befruktning skal finne sted må en vanndråpe eller vannfilm danne en forbindelse som spermatozoidene kan svømme i. Etter befruktning vokser sporeplanten opp fra kjønnsplanten gjerne som små, tynne, brune stilker med en kapsel (sporehus) på toppen. I sporehuset skjer reduksjonsdelingen (meiose) som resulterer i haploide sporer som sprer seg og spirer opp til nye kjønnsplanter. De fleste moser kan også spre seg vegetativt. Den enkleste form for vegetativ spredning skjer ved at deler av planten (f.eks. hele blad eller deler av et blad) løsner. Mange arter produserer også spesialisert vev som brytes løs fra morplanten. Disse kalles grokorn eller ynglekorn (gemma). Sporene hos moser er små, 8-25  $\mu\text{m}$  hos de fleste arter, og de spres lett med vinden. Grokornene er atskillig større, 30-300  $\mu\text{m}$ , og de er mer avhengig av andre måter å spre seg på.

Generasjonsveksling og kjønnsfordeling legger visse føringer på hvor effektivt en moseart kan spre seg. Tvekjønnete arter kan gjennomføre livssyklus ved å produsere sporeplanter via en bånd- eller plateformet forkim (protonema) på kjønnsplanten, som igjen stammer fra en enkelt spore. De produserer gjerne hyppig og store mengder sporeplanter, og har derfor (teoretisk i det minste) et bedre spredningspotensial enn arter som er særbu. Under slik selvbe-fruktning vil imidlertid den genetiske variasjonen forbli uendret. For særbu arter må både en hann- og en hunn-spore spire i nærheten av hverandre (trolig <50 cm) for at kjønnet formering skal kunne finne sted slik at det kan produseres sporeplanter og sporer. Av denne grunn kan særbu arter ha liten produksjon av sporeplanter (van Zanten 1978, van Zanten & Pocs 1981). Det fins også eksempler på arter som i Norden aldri er funnet med kjønnet formering, f.eks. sigdmose-arten *Dicranodontium denudatum* (Appelqvist & Nordén 1998).

Det er gjort flere undersøkelser der forskerne har sett på sporeproduksjon hos moser. Söderström & Jonsson (1989) gir en oversikt for en rekke europeiske moser der sporeproduksjonen varierer fra noen 10-talls millioner til godt over en milliard sporer pr.  $\text{m}^2$  innenfor mosekoloniene. Direkte målinger av spredningsavstander er imidlertid vanskelig å finne (Miles & Longton 1992). En av de få studiene som er gjort er gjennomført av Lars Söderström og Bengt Gunnar Jonsson i Sverige (Jonsson & Söderström 1988, Söderström & Jonsson 1989). Arten de studerte var barkfrynse (*Ptilidium pulcherrimum*), en liten levermose som er relativt vanlig forekommende på død ved i eldre skog. Arten er særbu og produserer store mengder sporer, i gjennomsnitt 27400 sporer pr. kapsel. Sammenlignet med andre moser er sporene relativt store, 25-27  $\mu\text{m}$ , og det er ikke kjent at arten sprer seg vegetativt med grokorn (gemma). I et forsøk på å beregne sporenes spredningsevne valgte forskerne ut en liten koloni med 58 sporehuskapsler. Deretter fjernet de alle sporehuskapsler fra nabokolonier i 15 m avstand omkring. Små glassplater innsatt med fett ble plassert i ulik avstand fra kolonien, opptil 10 m. Forsøket pågikk en uke. Innenfor 10 m radien (314  $\text{m}^2$ ) målte forskerne at det totalt falt ned 4,5 millioner sporer. Men beregninger viste at i høyden 1,5 millioner av disse kunne stamme fra de 58 sporehuskapslene i sentrum av området, dvs. at 3 millioner sporer hadde spredt seg inn fra kolonier utenfor 15 m radien. Ca halvparten av sporene fra den studerte kolonien falt ned nærmere enn 2.5 m, men likevel falt det ned mer enn 10.000 sporer pr.  $\text{m}^2$  i en avstand av 10 m. Ekstrapolerte verdier fra fordelingsfunksjonen viser at selv i en avstand av 1 km skulle det kunne falle ned 50-100 sporer pr.  $\text{m}^2$ .

Ut fra beregningene ovenfor skulle man tro at barkfrynse spesielt, og mange andre moser som sprer seg med små sporer, ikke skulle ha videre problemer med å spre seg over noen hundre meter i skog. I samsvar med dette fant Kuusinen & Penttinen (1999) at

sveipfellmose (*Neckera pennata*), som vokser epifyttisk på osp, ikke viste noen tegn til klumpvis fordeling innenfor et gammelskogbestand på 250 da. På større skala, innenfor et studieområde på 16 km<sup>2</sup>, var imidlertid arten svært klumpvis fordelt innenfor noen få skogbestand, uavhengig av fordelingen av osp innenfor de samme områdene. Sveipfellmose er rødlistet både i Norge, Sverige og Finland. For barkfrynse derimot, fant Söderström & Jonsson (1989) at den var klumpvis fordelt på den døde veden innenfor så små avstander som 15 m. I og med at barkfrynse hadde relativt god spredningsevne skulle dette derfor tyde på at konkurranse eller miljøforhold under etablering kan være en begrensende faktor, hvilket vi også har vært inne på når det gjelder sopp og lav. Laboratorieforsøk har vist at ferske sporer har nær 100% spireevne. Den kritiske fasen ser imidlertid ut til å være skuddannelsen under selve etableringen (Miles & Longton 1990, Hassel & Söderström 1999).

På samme måte som for lav, har forskere transplantert moser til ungskog og hogstflater for å se om artene kan vokse i miljøer der de i utgangspunktet ikke vokser naturlig. Hazell & Gustafsson (1999) transplanterte ryemose *Antitrichia curtipendula* til ospetrær som var satt igjen på flater etter sluttavvirkning i Sverige. Forskerne fant noe lavere overlevelse og vitalitet hos moser på hogstflate sammenlignet med kontroller på osp i gammelskog. Forskjellene var imidlertid små, og over 80% av mose-transplantene overlevde på de gjensatte ospetræne på hogstflate. På nordsidene av ospestammene var moseplantene mer vitale enn på de soleksponerte sydsidene. I Oregon transplanterte forskere ryemosen fra gammel Douglas-granskog til 40 år gammel ungskog og til hogstflater (Rosso m.fl. 2001). I tillegg til overlevelse ble vekst også studert her, og forskerne fant at ryemose hadde samme vekstøkning i ungskog som i gammelskog, men at den oftere hadde tørkeskader på hogstflater. Disse transplantasjonsforsøkene med moser viser derfor, i likhet med lav, at tilsynelatende gammelskogarter kan vokse bra i ungskog og delvis på gjensatte trær på flater, når de først har etablert seg der. Spørsmålet er imidlertid om det er selve spredningsavstanden eller etableringen som er begrensende faktor. Disse faktorene henger imidlertid sammen i den forstand at jo flere spredningsenheter som lander på et substrat, jo større sjanse er det for vellykket etablering. Det siste er diskutert i detalj i en teoretisk simuleringmodell av Herben m.fl. (1991). Vi mangler imidlertid gode feltforsøk som kvantifiserer dette i praksis.

Den romlige fordelingen av arter i forhold til tilgjengelig substrat vil kunne si noe om artenes koloniseringsevne (Hedenäs m.fl. 1989). Er en art klumpvis fordelt med store mellomliggende ubebodde områder er det mulig at arten ikke har klart å kolonisere områdene. Det kan imidlertid ofte være vanskelig å vurdere i hvilken grad arten ikke har klart å spre seg dit, eller om det er selve etableringen som er den kritiske faktoren. I mange tilfeller vil det kanskje være

snakk om at arten både sprer seg dårlig og har svak etableringsevne.

Söderström (1987, 1989) kartla vedlevende moser i 10 gammelskogområder i Nord-Sverige. Totalt fant han 18 arter som ble kategorisert etter regional og lokal sjeldenhet (core, urban, rural og satellitte arter). De artene som var vanlige både regionalt og lokalt hadde alle rik produksjon av både kjønnete og vegetative spredningsenheter, mens de artene som var sjeldne både regionalt og lokalt i stor grad manglet begge spredningsformer. De artene som var klumpvis fordelt med rike forekomster på få lokaliteter spredte seg kun vegetativt. Dette indikerer at vegetativ spredning er effektivt lokalt (10-100 m), mens sporeproduksjon er avgjørende for langdistansespredning (100 m - 10 km).

Til slutt kan det nevnes at det også for moser er kjent at fragmenter og diasporer kan fraktes med dyr over lengre avstander. I en tysk undersøkelse, der 25 skutte rådyr og 9 villsvin ble undersøkt, fant man 106 fragmenter av 12 mosearter (Heinken m.fl. 2001). Forskerne konkluderer med at spredning med dyr er avgjørende viktig for spredningen av arter som sjelden reproducerer hverken kjønnete eller vegetativt. Det er også kjent at snegler kan dra med seg diasporer og fragmenter, selv om avstandene her er mer beskjedne enn for pattedyr (Kimmerer & Young 1995).

Oppsummert kan vi si at moser som organisme-gruppe generelt har god spredningsevne. Mange moser er da også pionerarter som koloniserer blottlagt jord i rotvelter eller nylig nedfalne trestammer. Det er likevel klart at mange moser har en svært klumpvis fordeling i skogen, og at dette til en viss grad synes å henge sammen med reproduksjonsøkologien (Söderström 1989, Kimmerer 1994), dvs. hvor vidt de spres med sporer eller grokorn, eller i den grad man ikke kjenner til noen av spredningsformene.

## 4.7 Karplanter

### 4.7.1 Karsporeplanter

I norsk flora er karsporeplanter (Pteridophyta) representert ved bregner, sneller og kråkefotplanter. I tropiske skoger finnes også trelignende bregner som har likhetstrekk med utdødde arter som dominerte floraen særlig i Karbontiden. Karsporeplantenes livs-syklus har mange likhetstrekk med mosenes; de sprer seg med haploide sporer som vokser opp til en gametofytt (kjønnsplante) som produserer anteridier (hannlige) og arkegonier (hunnlige organer). Sædceller fra anteridiene befrukter eggcellene i arkegoniene og zygoten vokser opp til ny plante (sporeplante) som danner sporer. Sporene produseres inne i egne sporehus som hos en del arter har spesielle åpningsmekanismer som slynger sporene ut. Til forskjell fra mosene er karsporeplantenes gametofytt redusert til et uanselig forkim (prothallum), og den visner vanligvis kort tid etter at befruktning har funnet sted. Hos enkelte arter er imidlertid gametofytten langlivet og kan spre seg vegetativt ved grokorn (Dassler & Farrar 2001). Hos karsporeplanter er det sporofytten som utgjør den

synlige planten, og i likhet med frøplanter består de av klart definert rot, stengel og blad.

Den største artsrikdommen av karsporeplanter finnes i tropiske skoger med over 10000 arter, og med våre ca 70 arter må Norge anses som artsfattig for denne gruppen. Vi har lite kunnskaper om karsporeplanters spredningsøkologi under norske skoglige forhold. Generelt anses mange av artene å ha god spredningsevne (Given 1993, Parris 2001, Wolf m.fl. 2001). Dagens utbredelse av karsporeplanter i sydlige barskogsområder på New Zealand, som det kan være naturlig å sammenligne seg med, tyder på at artene ikke er spredningsbegrenset, men i stedet regulert av gradienter i temperatur, fuktighet og lokale miljøforhold (Brownsey 2001). Mange arter har imidlertid en ganske flekkvis og begrenset utbredelse i Norge, og hele 40% av de norske bregneartene står på rødlista. Fordi vi vet så lite om spredningsøkologien kan vi derfor ikke avgjøre om noen av disse kan være sjeldne på grunn av faktorer knyttet til spredning og etablering, eller om de tvert om er sjeldne på grunn av god spredningsevne (spredning til marginale områder).

#### 4.7.2 Frøplanter

Frøplanter (fanerogamer) danner blomster til den kjønnete formeringen, og det er diploide frø eller frukter som er spredningsenheten. Frøplanter deles i nakenfrøete (gymnospermer) og dekkfrøete (angiospermer). Til nakenfrøete hører bartrærne, mens løvtrærne og andre høyere planter hører til dekkfrøete. Hannblomster (pollen) og hunnblomster kan finnes på samme (sambu) eller på forskjellige (særbu) individer. Hos de dekkfrøete plantene er frøet eller frøene omgitt av ett eller flere fruktblad (derav navnet dekkfrøete). Frøhusets utforming har stor betydning for hvordan frøene spres. Kapsler (eks. selje, vier, røsslyng og erteblomster) er dannet av ett (belg) eller to (skulpe) fruktblad. Disse inneholder som regel mange frø som slippes ut av frøhuset når kapselen åpner seg. Nøtter (f.eks. bjørk og alm) har oftest ett frø, mens bær (f.eks. blåbær, banan, appelsin) er saftige frukter med mange frø. Steinfrukter har også saftige frukter, og de kan inneholde ett eller flere frø. Noen planter har aktiv frøspredning, eks. erteblomster, der frøene kastes av gårde (ballistiske frø). De fleste spres imidlertid passivt med vind, i vann, eller de får hjelp av dyr. Når frø spres med dyr kan det skje utvendig (epizoisk) eller innvendig (endozoisk). Enkelte frø er avhengig av å passere tarmkanalen for å fjerne fruktkjøttet som dermed muliggjør spiring (eks. rogn og hyll). Maur er en viktig spredningsvektor for mange frøplanter (myrmecochores), og slike frø har gjerne et næringsrikt vedheng (elaiosom) som mauren spiser.

Sammenlignet med kryptogamer produserer frøplanter få men store spredningsenheter. Generelt innebærer dette at frø sprer seg over kortere avstander, men at de har større sjanse for å etablere seg; dvs. lavere produksjon, men høyere overlevelse vis-a-vis sporer (Howe & Smallwood 1982). Det er gjort svært

mange studier av frøspredning hos høyere planter som alle viser en raskt avtagende kurve med en lang hale fra spredningspunktet. Hos furu, med relativt små frø (0,5-1,0 mm) og der frøene sitter høyt, regner man gjerne 2-3 tre lengder som effektiv spredningsavstand ved naturlig foryngelse. Utover 2-300 m er frøtettheten nede i noen få frø pr. m<sup>2</sup>. Frøfangster fra amerikanske skogstrær viser at frøtettheten avtar raskt opp mot 100-200 m fra frøkilden, men at det utover denne avstanden (300-1600 m) er en lav, men relativt konstant frøtetthet (Greene & Johnson 1995). Dette forklares med at det fins en bakgrunns-spredning av frø som fanges av luftturbulens og som senere avsettes mer eller mindre tilfeldig og uavhengig av frøkilden. Basert på empiriske modeller anslår Greene & Johnson (1995) at sannsynligheten for at et vanlig forekommende treslag skal etablere seg en km fra nærmeste frøkilde er ett tre pr. 50 år.

Spredningsevnen til små frøplanter som vokser på bakken er vesentlig dårligere enn hos skogstrær, dels fordi de produserer færre frø, men også fordi mange planter har store frø som slippes nær bakkenivå. Det er gjort mange undersøkelser i løvskog både i Europa og Nord-Amerika der forskere har beregnet årlig spredningshastighet basert på nyetableringer av planter i forhold til allerede kjente forekomster. I en løvskog i Belgia målte Bossuyt m.fl. (1999) den maksimale årlige spredningshastigheten til å være 0,6 m for hvitveis (*Anemone nemorosa*), 0,5 m for liljekonvall (*Convallaria majalis*) og 0,3 m for storkonvall (*Polygonatum multiflorum*). I en løvskog i Syd-Sverige målte Jörg Brunet og medarbeidere spredningshastigheten til å være 0,7 m for gulsymre (*Anemone ranunculoides*) og blåveis (*Hepatica nobilis*) (Brunet & von Oheimb 1998, Brunet m.fl. 2000). For trollbær, som har særlig store frø, var hastigheten bare 0,15 m pr. år (Eriksson 1994). Fra løvskog på østkysten av USA varierer årlig spredningshastighet fra noen få cm til 2,5 m for 50 planter listet opp av Matlack (1994).

Jörg Brunet og medarbeidere, som i en årrekke har studert spredningshastigheter og innvandring hos planter i gammel løvskog i Syd-Sverige, konkluderer med at svært mange frøplanter i disse miljøene er spredningsbegrenset i et tid-rom perspektiv på 100 år og 100 m (Brunet & von Oheimb 1998, Brunet m.fl. 2000). Ut fra linjetransekter i skog av ulik alder viste halvparten av de ca. 50 undersøkte artene at de ikke hadde etablert seg 50 m fra spredningskilde i eldre skog etter 70 år. Mange andre forskere i Europa og USA har kommet fram til samme konklusjon; at mange frøplanter ser ut til å ha problemer med å rekolonisere løvskog som har vært flatehogd innenfor rimelige tidsperioder (70-150 år) (Peterken & Game 1984, Duffy & Meier 1992, Primack & Miao 1992, Matlack 1994, Meier m.fl. 1995, Wulf 1997, Grashof-Bokdam & Geertsema 1998, Bossuyt m.fl. 1999, Hermy m.fl. 1999, Jacquemyn m.fl. 2001, Verheyen & Hermy 2001, Honney m.fl. 1998, 2002a, b, ).

Transplantasjons- og innsåingsforsøk understøtter konklusjonen om at mange høyere planter er

spredningsbegrenset (f.eks. Ehrlén & Eriksson 2000, Turnbull m.fl. 2000). Likeledes viser studier av romlig fordeling at mange planter har en svært klumpvis fordeling på 10-100-m skala (f.eks. Peterken & Game 1984, Svenning & Skov 2002).

Felles for alle disse studiene er at de er gjort i temperert løvskog. Ser vi bort fra skogstrær, er det ikke gjort noen studier av spredningsevnen til frøplanter i boreale barskoger. Det er også svært få boreale frøplanter på de nordiske rødlistene. Anders Delin (1992) lister imidlertid opp noen barskogsplanter som han forventer at kan være spredningsbegrenset. Flere av disse er helt eller delvis saprofytter, dvs. planter som mangler klorofyll og som tar sin organiske næring fra døde planter eller dyr; knerot (*Goodyera repens*), småtveblad (*Listera cordata*), huldreblom (*Epipogium aphyllum*). Andre planter som nevnes av Delin er olavsstake (*Moneses uniflora*), småmarimjelle (*Melampyrum sylvaticum*), stormarimjelle (*M. pratense*), knottblom (*Microstylis monophyllos*) og skogsøtgras (*Glyceria lithuanica*).

For mange treslag og endel andre frøplanter begynner vi etter hvert å få gode data på innvandringshistorien etter siste istid. Bruker vi disse opplysningene til å beregne årlige spredningshastigheter får vi for de fleste treslag avstander på 200-500 m pr. år. Enkelte treslag er oppe i 1-2 km pr. år (furu, alm og lønn) (Huntley & Birks 1983, Huntley 1988, Cain m.fl. 1998, Kullman 2002). Feltforsøk på amerikansk hasselurt (*Asarum canadense*) viser til en årlig maksimal spredningsavstand på 30-40 m ved at frøene spres med maur, hvilket er noe av det lengste som er målt for frøplanter i temperert løvskog. Empirisk kalibrerte spredningsmodeller tilsier at arten maksimalt kan ha spredd seg 10-11 km, mens den i virkeligheten har spredd seg mer enn 200 km i tidsrommet etter at isen trakk seg tilbake. Dette paradokset kan bare forklares ved at sjeldne hendelser av langdistansespredning må skje hyppigere enn hva spredningsmodellene tilsier (Cain m.fl. 1998, 2000). Tidsskalaen her dreier seg også om 10-16000 år, dvs. 100 ganger lengre enn omløpstiden i dagens skogbruk. På samme måte som for kryptogamer er det vanskelig å kvantifisere i hvilken grad spredning av frø med fugl og pattedyr bidrar til langdistansespredning (f.eks. Heinken & Raudnitschka 2002, Schaumann & Heinken 2002).

Oppsummert synes det å være liten tvil om at det fins en rekke frøplanter i temperert løvskog som har dårlig spredningsevne. For boreale barskogsmiljøer er det imidlertid i svært liten grad rapportert om frøplanter med dårlig spredningsevne. Denne forskjellen kan skyldes at boreale barskoger er mer dynamiske hva gjelder naturlige forstyrrelser som brann og stormfelling, som igjen skulle tilsi at frøplanter i barskogen har bedre spredningsevne enn tempererte løvskogsarter. En annen mulighet, som foreløpig ikke kan avskrives helt, er at boreale barskoger ved sin generelt artsfattige flora, har tiltrukket seg mindre oppmerksomhet fra forskere enn temperert løvskog.

## 5 Spredningsøkologi og forvaltning av skog

Spredning og etablering hos organismer er et omfattende fagfelt som spenner over vidtfavnende problemstillinger som populasjonsdynamikk, effekter av klimaendringer, invasjonarter, spredning av sykdommer og skadegjørende organismer, og evolusjon av nye arter. I denne rapporten har vi begrenset fokus til problemstillinger knyttet til bevaring av biologisk mangfold i skoglandskap. Denne avgrensningen vil vi også beholde i de to siste kapitlene. Aller først skal vi se litt på artenes spredningsøkologi i et evolusjonært og skogshistorisk perspektiv. Deretter oppsummerer vi informasjonen fra den foregående gjennomgangen av organismegruppene. Til slutt tar vi for oss aktuelle emner for videre forskning.

Et viktig utgangspunkt for å bevare biologisk mangfold er at alle dyr og planter har en evolusjonær bakgrunn. De livshistorie-egenskapene som artene innehar i dag reflekterer det miljøregime de har levd under i historisk tid. Dette poengteres av den engelske økologen T. R. E. Southwood i hans klassiske artikkel "*Habitat, the templet for ecological strategies*" (Southwood 1977). På enkelte isolerte øyer og fjelltopper finner vi i dag vingeløse insekter og fugler som ikke kan fly (Roff 1990, Wagner & Liebherr 1992). Disse har sannsynligvis utviklet seg fra opprinnelig flygedyktige arter, men de har mistet flygeevnen fordi egenskapen ikke ga noen gevinst i form av flere avkom. De genetiske variantene som fløy vekk døde, mens de som holdt seg på øya eller fjelltoppen reproduserte og fikk etterkommere som var genetisk programmert for litt dårligere flygeevne. Gjennom mange generasjoner forsvant etter hvert flygeevnen helt. Tidsaspektet her er imidlertid viktig. Utviklingen foregikk over tusener eller millioner av år. Hvis øya eller fjelltoppen skulle forsvinne i dag, vil disse artene gå en sikker død i møte.

Norge har vært nediset mange ganger i løpet av kvartærtiden. Artene som lever her nå har vandret inn etter at isen smeltet for siste gang for ca. 10.000 år siden. Skogbranner har hjemsokt våre nordlige skoger mer eller mindre hyppig i denne siste isfrie perioden. De artene som lever i skog som har kommet opp etter brann, har på samme vis vandret inn og kolonisert den oppvoksende skogen i ettertid. Urskog vil til enhver tid bli påvirket av naturlige forstyrrelser, alt fra enkeltrær som faller over ende til store skogbranner eller stormfelling som raserer hele landskap. Det er dette historiske forstyrrelsesregimet som har formet livshistorie-egenskapene til artene vi ser rundt oss i dag. De artene som ikke har vært genetisk fleksible nok til å tilpasse seg endringer i forstyrrelsesregimet har dødd ut.

I dag tilstreber vi å drive et skogbruk som bevarer flest mulig av de artene som har overlevd historien fram til nå. En måte å tilnærme seg dette på er å drive et skogbruk som ligger innenfor rammene av det historiske forstyrrelsesregimet. Problemet er at vi ikke vet hvor vide eller smale disse rammene har vært, men

vi kan forbedre kunnskapene gjennom skogshistorisk forskning. Et åpent spørsmål er i hvilken grad det historisk har eksistert skogsmiljøer som i så liten utstrekning har vært påvirket av storskala-forstyrrelser at de kan tenkes å huse arter med dårlig spredningsevne idag. Det er dette som menes når det noe upresist snakkes om arter som er avhengig av skog med "lang kontinuitet" (Bredesen m.fl. 1997, Lindblad 1998, Sverdrup-Thygeson & Lindenmayer 2003).

Kunnskaper om variasjonsmønsteret i det historiske forstyrrelsesregimet kan gi oss en pekepinn på hva vi kan forvente av arters spredningsevne. Hvis all skog i Norge har vært forstyrret ofte kan vi med rimelig grad av sikkerhet utlede at artene som lever her nå må ha livshistorie-egenskaper, f.eks. god spredningsevne, som gjør at de kan overleve forstyrrelser i tilsvarende størrelsesorden også i dag. Hvis det derimot skulle vise seg at mye av skogen historisk har vært lite påvirket av storskala-forstyrrelser, er det imidlertid ikke like opplagt at artene i dag har dårlig spredningsevne. For at det siste skal være tilfelle må de genetiske variantene med dårligere spredningsevne ha hatt en gevinst i form av flere avkom sammenlignet med de som har spredt seg langt (jfr. eksemplet over med isolerte øyer og fjelltopper). Det kan imidlertid være grunn til å påpeke at tidsrommet etter siste istid har vært relativt kort i evolusjonær sammenheng. Det er derfor lite sannsynlig at den spredningsevnen som artene nødvendigvis må ha vært i besittelse av for å nå frem til Norge, skulle ha gått tapt på et seinere tidspunkt. Det kan også tenkes at spredning mellom uforstyrrede skogsmiljøer har vært nødvendig for overlevelsen til disse artene.

Det vi kan lære av denne gjennomgangen er at historiske forstyrrelsesregimer kun vil være en konservativ rettesnor for hvordan vi skal drive skogen i dag for å sikre spredningen hos skoglevende arter. To eksempler kan illustrere dette. Sett at skogshistoriske studier kan fortelle oss at 20% av norsk skog brant i gjennomsnitt hvert 100. år. Betyr det at vi må brenne 0.2% av skogen hvert år for å sikre spredningen av branntilpassede arter? Nepe. Hvis artene som lever i brent skog har svært god spredningsevne, hvilket er tilfelle for noen undersøkte arter (Ehnström 1991, Wikars 1992, 1997), kan det tenkes at det holder å brenne 100 da hvert år. Dersom de samme studiene skulle vise at 10% av skogen aldri brant, betyr det da at vi bør frede resterende arealer som fremdeles er uberørt av storskala-forstyrrelser? Ikke nødvendigvis. Poenget er at skogshistoriske kunnskaper er et viktig hjelpemiddel for å forstå artenes tilpasninger til miljøet, dvs. innenfor hvilke rammer artenes livshistorie-egenskaper er utviklet. Hvis all skog i Norge har vært forstyrret ofte må artene som lever her i dag ha god spredningsevne; ellers hadde de ikke vært her. Hvis deler av skogen derimot ikke har vært forstyrret kan dette ha gitt grunnlag for arter med dårlig utviklet spredningsevne. Vil vi ha svar på i hvilken grad dette er tilfelle må vi skaffe oss kunnskaper om artenes spredningsøkologi direkte.

Løvskoger har i langt mindre grad enn barskoger vært hjemsoekt av storskala-forstyrrelser (Nilsson m.fl. 2001). I samsvar med dette finner vi flere eksempler på spredningsbegrensede arter i temperert løvskog enn i boreal barskog. Det er særlig blant frøplanter i edelløvskog og biller i død ved og hule trær at vi finner god dokumentasjon (f.eks. Nilsson & Baranowski 1994, Ranius & Hedin 2001, Honnay m.fl. 2002a). Det synes klart at mange arter i disse gruppene vil forsvinne på grunn av dårlig spredningsevne i intensivt flateskogbruk.

Spredningsprosessen kan ses på som en rekke sannsynligheter: (1) Sannsynligheten for at spredningsenheter skal dannes, (2) sannsynligheten for at spredningsenheter skal kunne spre seg utover en viss avstand, (3) sannsynligheten for at spredningsenheter skal treffe rett miljø eller substrat, og til sist (4) sannsynligheten for at den skal overleve blant predatorer og konkurrenter. Det realiserede spredningsmønsteret vil være et produkt av alle disse sannsynlighetene, og selv om det er punkt (2) som er selve spredningen, er det viktig å se det i sammenheng med de andre faktorene. For de alle fleste arter mangler vi den nødvendige kunnskapen for å se dette i sammenheng og utvikle helhetlige modeller for spredning og etablering. Litteraturen gir likevel noen holdepunkter på i hvilke organismegrupper vi med størst sannsynlighet kan forvente å finne innslag av arter med dårlig spredningsevne. Vi skal kort oppsummere noen hovedpunkter fra den tidligere gjennomgangen:

- Frøplanter i edelløvskog og andre rike vegetasjonstyper: Her finner vi en lang rekke eksempler på at arter har dårlig spredningsevne, og dermed ikke rekker å kolonisere skogbestand i løpet av omløpstiden dersom artene dør ut som følge av sluttavvirkning. Det er særlig forskning fra England og Mellom-Europa som har vist dette, men det fins også god dokumentasjon på dette fra østkysten av USA. Det er særlig skyggetålende arter som dør ut ved bruk av åpne hogstformer, og problemet er at frøene spres over korte avstander (punkt 2 over). I et tidsperspektiv tilsvarende en tregenerasjon må disse artene derfor søkes bevart der de er eller i tilstøtende områder.
- Biller knyttet til død ved og hule trær: Det er først og fremst i rike løvskoger vi finner eksempler på arter med dårlig spredningsevne. Eremitten (*Osmoderma eremita*) som lever i hule eiketrær er den best studerte arten (Ranius & Hedin 2001), men blant gruppen smellere (Elateridae) ser det også ut til å være flere arter med begrenset aksjonsradius. Den kritiske spredningsavstanden ser ut til å være noen hundre meter. Mange av disse artene har sin nordlige utbredelsesgrense i rike løvskoger på Sørlandet og rundt Oslofjorden, og problemet er en kombinasjon av dårlig spredningsevne og mangel på substrat (punkt 2 og 3 ovenfor). Viktige tiltak her vil være å gjenskape nytt substrat i nærheten av kjente forekomster. Det fins også indikasjoner på at

kjukebiller kan være spredningsbegrenset, men dette er mer usikkert fordi de samme artene ofte er svært vanlige og har en svært vid utbredelse.

- Epifyttisk lav: Her har det de siste årene kommet god dokumentasjon på arter med en svært klumpvis og begrenset fordeling, til tross for at det finnes større arealer med tilsynelatende egnet miljø. Det er to hovedgrupper som skiller seg ut, hengelaver (f.eks. huldrestry, mjuktjafs og trådrag) som hovedsakelig vokser på gamle bartrær, og lungenever-samfunnet som omfatter mange bladlaver med cyanobakterier som vokser på løvtrær i boreal barskog, temperert løvskog og både på bar og løv i kystområder. Forsøk har her vist at problemet dels ligger i relativt dårlig spredningsevne (noen arter sprer seg bare vegetativt), men at det største problemet kanskje ligger i en langvarig etableringsfase med generell høy dødelighet, i tillegg til at de kan være konkurransesvake i forhold til andre epifyttiske arter. Vern av kjerneområder og lukkede hogstformer er viktige tiltak for denne gruppen, men det er usikkert i hvilken grad disse tiltakene virker etter hensikten.
- Moser i fuktige miljøer: Her finnes det noe fakta, men i hovedsak er det indikasjoner, på at en del arter sprer seg dårlig. Årsaken til dårlig spredningsevne synes å være at noen arter kun sprer seg vegetativt, f.eks. ved hjelp av grokorn (gemma).

Vi kan også legge til at snegl, meitemark og amfibier er organismer som i utgangspunktet har dårlig spredningsevne. I tillegg er de utsatt for uttørking. Det er likevel mye som tyder på at disse gruppene har større toleranse for hogst og skogbehandling enn mange andre organismer, bl.a. ved at de aktivt kan oppsøke fuktige partier med vegetasjon som hindrer uttørking. På denne måten vil ikke den dårlige spredningsevnen være til hinder for langsiktig overlevelse vis-a-vis skogbruk.

Det er grunn til å understreke at artsmangfoldet er svært stort, ikke minst for gruppene sopp og leddyr (insekter og edderkoppdyr). Vedlevende sopp har imidlertid vært sterkt i søkelyset de siste årene, og det har vært gjort mange studier og forsøk som viser at arter man trodde var spredningsbegrenset ikke er det (f.eks. Nordén & Larsson 2000, Hallenberg & Küffer 2001). Selv om vi i dag ikke har studier som viser at sopparter er spredningsbegrenset sett i forhold de aktuelle avstandene i skogbrukslandskapet, kan det godt hende at slike arter fins. Det er f.eks. grunn til å påpeke at kunnskaper om soppers realiserte spredningsmønster er dårlig dokumentert fordi det kun er fruktlegemer vi observerer. Endomycorrhiza sopp er en annen gruppe som det er knyttet usikkerhet til hvorvidt de evner å etablere seg i yngre kulturskog etter flatehogst.

For insekter og edderkoppdyr er det svært vanskelig å generalisere. Selv om det fins noe dokumentasjon på spredningsbegrensede arter i temperert løvskog, er det store artsgrupper vi ikke kjenner økologien til i det hele tatt, særlig i boreal barskog. Kunnskapsmangelen skyldes dels det at det er så enormt mange arter, men også det faktum at mange arter er små, lever et skjult liv, og dermed er vanskelige å studere i felt.

Et generelt mønster som synes å gå igjen, særlig for gruppen vi har benevnt kryptogamer (sopp, lav, moser og karsporeplanter), er at selve spredningsevnen synes å være bedre enn tidligere antatt (punkt 2 over). Vellykket etablering i yngre oppvoksende skog (realisert spredning) synes imidlertid i stor grad å utbli (punkt 3 over). Hvis dette mønsteret viser seg å stemme gjennom videre forskning, kan det være grunn til å fokusere sterkere på tiltak som øker sjansene for etablering i yngre skog.

## 6 Aktuell forskning

I skogbruket er det behov for å øke kunnskapene om i hvilken grad utformingen av skoglandskapet og struktur i bestand bør ta hensyn til spredning av arter, og hvordan dette eventuelt kan gjøres i praksis. Fra et forvaltningssynspunkt er derfor detaljer om enkeltarters spredningsmåte og målte maksimumsavstander for spredning av mindre direkte relevans, sammenlignet med studier av realiserte spredningsmønstre i virkelige miljøer (Edenhamn m.fl. 1999). Likevel er det behov for en bedre grunnleggende forståelse av spredningsprosessene, for å kunne vurdere artenes spredning under ulike betingelser, og for å peke ut miljøer og arter som er spesielt utsatte og hvor tiltak bør prioriteres. Nedenfor følger en oversikt over noen overordnede problemstillinger som vi mener det er viktig å fokusere på i det videre arbeidet.

- (1) *Realiserte etableringsmønstre for arter i skog, sett i forhold til avstander i tid og rom som er relevante for norske skoglandskap.*

Der ny skog vokser opp vil arter som er avhengige av skogens strukturer og miljøforhold etter hvert spre seg inn. Hvor lang tid dette tar for den enkelte art vil være avhengig av hvor lang tid det tar å utvikle miljø som er egnet for arten, artens evne til å spre seg, hvor lange avstander som skal forseres, hvor vanlig arten er i omgivelsene, og av tilfeldigheter. Komparative studier av etableringsmønstre i ny skog, der man har god kontroll over miljøkvalitet og avstander i tid og rom, vil være svært verdifulle for å kunne si noe om skogsarters evne til spredning og etablering i et dynamisk skoglandskap med en karakteristisk landskapsmosaikk og omløpstid. Skogshistorisk dokumentasjon, enten gjennom kjent historikk fra gamle kart og arkiver eller gjennom dendroøkologiske rekonstruksjoner, er en forutsetning for å kunne gjennomføre slike studier. Videre bør realiserte etableringsmønstre ses i forhold til artenes livshistorie-

strategier (mengde og størrelse av spredningsenheter, kjønn og ukjønn forering m.m.).

(2) *Dokumentasjon av reelle avstander mellom aktuelle skogsmiljøer.*

En forutsetning for å kunne tolke resultater fra undersøkelser beskrevet i punkt 1 ovenfor er kunnskap om aktuelle miljøers virkelige fordeling i skoglandskap. Det er så langt gjort få undersøkelser som har målt fordelinger av ulike skogsmiljøer i tid og rom, og det er derfor behov for undersøkelser som kan avgrense de aktuelle miljøene på en praktisk og relevant måte, for så å dokumentere den romlig-temporære fordelingen av disse.

(3) *Ekspérimentell forskning på sammenhengen mellom tetthet av spredningsenheter som et miljø eller substrat mottar og tetthet av etablerte individer.*

Som vist i tidligere kapitler i rapporten er det gjort en rekke undersøkelser som dokumenterer tettheten av spredningsenheter pr. tidsenhet som et gitt areal mottar. På grunnlag av slike data kan man beregne spredningskurver, og anslå tilfang av spredningsenheter i ulike avstander fra kildeområder. Spørsmålet er imidlertid hva som er "lite" eller "mye" i en slik sammenheng. For å kunne svare på dette spørsmålet er det nødvendig å koble dette til sannsynlighet for etablering over et gitt tidsrom, m.a.o. å studere sammenhengen mellom tetthet av spredningsenheter og tetthet/overlevelse av etablerte individer. Slike studier må gjennomføres som eksperimenter.

(4) *Ekspérimentelle studier av kritiske faktorer ved etablering.*

For kryptogamer (lav, sopp og moser) er det flere eksempler som tyder på at arter kan ha relativt god evne til å spre seg over avstander, men at etablering vanskeliggjøres på grunn av økologiske faktorer som er lite forstått. Dette kan være biologiske faktorer som konkurranse eller predasjon, eller fysisk-kjemiske miljøfaktorer. Ved hjelp av kontrollerte eksperimentbetingelser vil det være mulig å få innsikt i hvilke begrensninger som gjør seg gjeldende og under hvilke forhold. I de tilfellene etableringsfasen er særlig begrensende for tilstedeværelse av en art vil ny kunnskap kunne fortelle hvilke betingelser som er gunstig for etablering, og dette vil kunne utnyttes i valg av tiltak i skogbruket.

(5) *Studier av adferdsbetinget spredning.*

Dyrs adferd kan noen ganger være dårlig tilpasset endrete miljøbetingelser, slik at adferd kan være begrensende for en tilstrekkelig spredning. I mange tilfeller vil imidlertid potensialet for spredning være til stede, men det vil utløses av bestemte stimuli. Studier

av hvilke faktorer som utløser spredningsadferd vil derfor være nyttig for å forstå hvordan slike arter kan bevares i et fragmentert habitat. Studier av spredningsadferd er kanskje mest aktuelt for insekter og edderkoppdyr.

(6) *Studier av tidsrom mellom ankomst og reproduksjon.*

Arter kan være til stede i et miljø eller substrat uten at det kan registreres på en enkel måte. Et godt eksempel er vedlevende sopp som kan ha etablert mycel på et mye tidligere tidspunkt enn når soppen fruktifiserer og blir synlig i form av fruktlegermer. Et annet eksempel er frø og sporer som er inaktive inntil miljøet blir egnet (frø- og sporebanker). I slike tilfeller trenger ikke artene å spre seg inn, de er allerede til stede, og vil vise sin tilstedeværelse når miljøet tillater det. I hvilken grad det forekommer ventetid mellom ankomst og utvikling/reproduksjon hos arter er viktig å få avklart, fordi artens tilstedeværelse i slike tilfeller er mer styrt av miljøforhold enn av spredningsbegrensninger.

(7) *"Case studies" av arter med biologiske begrensninger i spredningsevne.*

Noen arter har dokumentert dårlig spredningsevne. Et eksempel her er lavarten mjuktjafs som ikke er funnet med reproduksjonsorganer i Norge. Artens eksistens i Norge synes derfor å være avhengig av at biter av laven løsner og på en eller annen måte transporteres til andre trær raskere enn trær som allerede har laven hogges eller faller overende av naturlige årsaker. Tilsvarende finnes det flere moserarter i Norge hvor man ikke har funnet reproduksjonsorganer. Slike arter som her er nevnt er opplagt spredningsbegrensede og kandidater for individuelt tilpassede tiltak for å sikre langsiktig overlevelse. Å identifisere slike arter er viktig, men det er også viktig å forstå hvordan slike arter overhodet kan opprettholdes over tid, ved å studere artenes populasjonsdynamikk.

(8) *Empiriske studier av genetiske effekter av begrenset spredning (tap av genetisk mangfold).*

Spredning av en art mellom "habitat-øyer" kan tenkes å være tilstrekkelig til å opprettholde en metapopulasjon, men samtidig være for lav til at genetisk mangfold opprettholdes over tid. Det er kjent at høy frekvens av homozygoter (identiske genpar) kan gi nedsatt fertilitet og overlevelse hos arter. Undersøkelser som kan se på eventuelle effekter av isolasjon og spredningsavstander på genetisk mangfold vil kunne avklare i hvilken grad dette er et problem for arter i norske skoglandskap.

(9) *Genetiske studier av slektskap og spredningsveier for sjeldne arter.*

Vi mangler i stor grad kunnskap om sjeldne arter i skog. Dette gjelder også deres opprinnelse og slektskap med forekomster i andre land. En sjelden art kan være en restforekomst av en tidligere mer utbredt art (relikv forekomst), eller det kan være en nyere etablering. Genetiske studier av slike arter kan belyse artenes spredningshistorie. Hvis forekomst av arten er genetisk avvikende fra forekomster andre steder kan dette tyde på lengre tids isolasjon. Hvis forekomsten av arten er genetisk lik en forekomst et annet sted vil dette kunne indikere at isolasjonen er av nyere dato, og også sannsynliggjøre opprinnelse og spredningsvei. Utsettinger av nye fertile individer kan være et aktuelt tiltak for å revitalisere slike isolerte, genetisk utarmede restpopulasjoner.

(10) *Utvikling av molekylære metoder med sterkere kobling mellom genetik og økologi.*

Genetiske metoder har et betydelig potensial som verktøy i studier av organismers spredning, men det gjenstår en del arbeid før dette potensialet er fullt utnyttet. En nyere gjennomgang konkluderer med at et bedre samarbeid og utveksling av ideer mellom genetikere og økologer er sterkt ønskelig for å løse disse problemene (Williamson 2002).

(11) *Utvikling av teoretiske modeller basert på ny kunnskap om spredning og etablering.*

Spredningsprosessen kan som tidligere vist brytes ned i ulike delkomponenter. Disse komponentene (produksjon av spredningsenheter, forflytning, etablering, osv.) styres av ulike faktorer som i prinsippet kan studeres hver for seg. Den realiserte spredningen er imidlertid et produkt av de ulike komponentenes sannsynlighet. For å kunne utarbeide realistiske teoretiske modeller for spredning hos arter trengs gode kunnskaper om alle komponentene i prosessen.

(12) *Flerarts-perspektiv i vurdering av effekter av spredningsavstander.*

Ut fra metapopulasjons-modeller basert på enkeltarter vil kortere avstander mellom delpopulasjoner øke graden av spredning, og dermed mulighetene for rask nok rekolonisering av habitat-øyer hvor populasjonen midlertidig er slått ut (Hanski m.fl. 1995, Hanski & Ovaskainen 2000). Hubbell (2001) påpeker imidlertid et viktig aspekt når man beveger seg fra enkeltartsmodeller til modeller basert på hele spekteret av arter. Korte avstander mellom habitater vil ikke bare lette spredningen for de aktuelle artene man studerer, men også for andre konkurrerende arter. For konkurransesvake arter vil ikke nødvendigvis regelen "jo kortere spredningsavstand jo bedre" være gjeldende. Optimale spredningsavstander for overlevelse av enkeltarter vil således ikke bare være avhengig av de aktuelle artenes spredningsevne, men

også av konkurrerende arters spredningsevne. I videre arbeid med metapopulasjons-modeller bør således flerarts-perspektivet innarbeides.

## 7 Referanser

- Adams T.J.H., Williams E.N.D., Todd N.K. & Rayner A.D.M. (1984) A species specific method of analysis in populations of basidiospores. *Transactions of the British Mycological Society*, 82, 359-361
- Ahnlund H. (1995) Vad styr förekomsten av krävande vedskalbaggar – beståndskontinuitet eller substrattillgång? *Entomologisk Tidskrift*, 116, 25-26
- Ahnlund H. (1997) Skydd eller skötsel – replik angående betydelsen av kontinuitet och substrattillgång för krävande vedinsekter. *Entomologisk Tidskrift*, 118, 53-54
- Ahnlund H. & Lindhe A. (1992) Hotade vedinsekter i barskoglandskapet - några synspunkter utifrån studier av sörmländska brandfält, hållmarker och hyggen. *Entomologisk Tidskrift*, 113, 13-23
- Allen M.F. (1996) The ecology of arbuscular mycorrhizas: A look back into the 20th century and a peek into the 21st. *Mycological Research*, 100, 769-782
- Allen M.F., Crisafulli C., Friese C.F. & Jeakins S.L. (1992) Re-formation of mycorrhizal symbioses on Mount St Helens, 1980-1990: interactions of rodents and mycorrhizal fungi. *Mycological Research*, 96, 447-453
- Allen M.F. & MacMahon J.A. (1988) Direct VA mycorrhizal inoculation of colonizing plants by pocket gophers (*Thomomys talpoides*) on Mount St Helens. *Mycologia*, 80, 754-756
- Altwegg R., Ringsby T.H. & Sæther B.E. (2000) Phenotypic correlates and consequences of dispersal in a metapopulation of house sparrows *Passer domesticus*. *Journal of Animal Ecology*, 69, 762-770
- Appelqvist T. & Nordén B. (1998) Kontinuitet – et mångtydigt begrepp. *Svensk Botanisk Tidskrift*, 92, 23-36
- Armstrong R.A. (1987) Dispersal in a population of the lichen *Hypogymnia physodes*. *Environmental and Experimental Botany*, 27, 357-363
- Armstrong R.A. (1990) Dispersal, establishment and survival of soredia and fragments of the lichen, *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. *New Phytologist*, 114, 239-245
- Armstrong R.A. (1994) Dispersal of soredia from individual soralia of the lichen *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. in a simple wind tunnel. *Environmental and Experimental Botany*, 34, 39-45
- Assmann T. (1999) The ground beetle fauna of ancient and recent woodlands in the lowlands of north-west Germany (Coleoptera, Carabidae). *Biodiversity and Conservation*, 8, 1499-1517
- Bahlo M. & Griffiths R.C. (2000) Inference from gene trees in a subdivided population. *Theoretical Population Biology*, 57, 79-95



- Bailey R.H. (1966) Studies on the dispersal of lichen soredia. *Journal of the Linnean Society of Botany*, 59, 479-490
- Bailey R.H. (1976) Ecological aspects of dispersal and establishment in lichens. I: *Lichenology: progress and problems* (red. Brown DH, Hawksworth DL & Bailey RH), pp. 215-247. Academic Press, London, UK
- Baker G.H. (1988) Dispersal of *Theba pisana* (Mollusca: Helicidae). *Journal of Applied Ecology*, 25, 889-900
- Baker G.H. & Vogelzang B.K. (1988) Life history, population dynamics and polymorphism of *Theba pisana* (Mollusca: Helicidae) in Australia. *Journal of Applied Ecology*, 25, 867-887
- Barbosa P., Krischik V. & Lance D. (1989) Life-history traits of forest-inhabiting flightless Lepidoptera. *American Midland Naturalist*, 122, 262-274
- Baur B. (1986) Patterns of dispersion, density and dispersal in alpine populations of the land snail *Arianta arbustorum* (L.) (Helicidae). *Holarctic Ecology*, 9, 117-125
- Baur B. & Bengtsson J. (1987) Colonizing ability in land snails on Baltic uplift archipelagos. *Journal of Biogeography*, 14, 329-341
- Bennetts R.E., Nichols J.D., Lebreton J.-D., Pradel R., Hines J.E. & Kitchens W.M. (2001) Methods for estimating dispersal probabilities and related parameters using marked animals. I: *Dispersal* (red. Clobert J, Danchin E, Dhondt AA & Nichols JD), pp. 3-17. Oxford University Press, Oxford, UK
- Berglund H. & Jonsson B.G. (2001) Predictability of plant and fungal species richness of old-growth boreal forest islands. *Journal of Vegetation Science*, 12, 857-866
- Bertolani R., Rebecchi L. & Beccaccioli G. (1990) Dispersal of *Ramazottius* and other tardigrades in relation to type of reproduction. *Invertebrate Reproduction and Development*, 18, 153-158
- Blaschke H. & Baumler W. (1989) Mycophagy and spore dispersal by small mammals in Bavarian forests. *Forest Ecology and Management*, 26, 237-245
- Bossart J.L. & Prowell D.P. (1998) Genetic estimates of population structure and gene flow: limitations, lessons and new directions. *Trends in Ecology and Evolution*, 13, 202-206
- Bossuyt B., Hermy M. & Deckers J. (1999) Migration of herbaceous plant species across ancient-recent forest ecotones in central Belgium. *Journal of Ecology*, 87, 628-638
- Bredesen B., Haugan R., Aanderaa R., Lindblad I., Økland B. & Røsok Ø. (1997) Vedlevende sopp som indikatorarter på kontinuitet i østnorske granskoger. *Blyttia*, 54, 131-140
- Brownsey P.J. (2001) New Zealand's pteridophyte flora: plants of ancient lineage but recent arrival? *Brittonia*, 53, 284-303
- Brunet J. & von Oheimb G. (1998) Migration of vascular plants to secondary woodlands in southern Sweden. *Journal of Ecology*, 86, 429-438
- Brunet J., von Oheimb G. & Diekmann M. (2000) Factors influencing vegetation gradients across ancient-recent woodland borderlines in southern Sweden. *Journal of Vegetation Science*, 11, 515-524
- Buddle C.M., Spence J.R. & Langor D.W. (2000) Succession of boreal forest spider assemblages following wildfire and harvesting. *Ecography*, 23, 424-436
- Bullock J.M., Kenward R.E. & Hails R.S. (2002) *Dispersal ecology*. Blackwell, Oxford, UK
- Cain M.L., Damman H. & Muir A. (1998) Seed dispersal and the Holocene migration of woodland herbs. *Ecological Monographs*, 68, 325-347
- Cain M.L., Milligan B.G. & Strand A.E. (2000) Long-distance seed dispersal in plant populations. *American Journal of Botany*, 87, 1217-1227
- Cazares E. & Trappe J.M. (1994) Spore dispersal of ectomycorrhizal fungi on a glacier forefront by mammal mycophagy. *Mycologia*, 86, 507-510
- Close R.C., Moar N.T., Tomlinson A.I. & Lowe A.D. (1978) Aerial dispersal of biological material from Australia to New-Zealand. *International Journal of Biometeorology*, 22, 1-19
- Curry J.P. & Boyle K.E. (1987) Growth rates, establishment, and effects of herbage yield of introduced earthworms in grassland on reclaimed cutover peat. *Biology and Fertility of Soils*, 3, 95-98
- Dassler C.L. & Farrar D.R. (2001) Significance of gametophyte form in long-distance colonization by tropical, epiphytic ferns. *Brittonia*, 53, 352-369
- Davies S.M. (1987) *Arion flagellus* Collinge and *Arion lusitanicus* Mabille in the British Isles: a morphological, biological and taxonomic investigation. *Journal of Conchology*, 32, 339-354
- Day J.C.L. & Dowdeswell W.H. (1968) Natural selection in *Cepaea* on Portland Bill. *Heredity*, 23, 169-188
- Delin A. (1992) Kärlväxter i taigan i Hälsingland - deras anpassningar til kontinuitet eller störning. *Svensk Botanisk Tidskrift*, 86, 147-176
- Dempster J.P. (1991) Fragmentation, isolation and mobility of insect populations. I: *The conservation of insects and their habitats* (red. Collins NM & Thomas JA), pp. 143-153. Academic Press, London, UK
- Dempster J.P., King M.L. & Lakhani K.H. (1976) The status of the swallowtail butterfly in Britain. *Ecological Entomology*, 1, 71-84
- Denno R.F., Gratton C. & Langellotto G.A. (2001) Significance of habitat persistence and dimensionality in the evolution of insect migration strategies. I: *Insect movement: mechanisms and consequences* (red. Woivod IP, Reynolds DR & Thomas CD), pp. 235-259. CABI Publishing, Oxon, UK
- Dettki H. (1998) Dispersal of fragments of two pendulous lichen species. *Sauteria*, 9, 123-131
- Dettki H. & Esseen P.-A. (1998) Epiphytic macrolichens in managed and natural forest landscapes: a comparison at two spatial scales. *Ecography*, 21, 613-624
- Dettki H., Klintberg P. & Esseen P.-A. (2000) Are epiphytic lichens in young forests limited by local dispersal? *Écoscience*, 7, 317-325

- Dingle H. (1986) Evolution and genetics of insect migration. I: *Insect flight, dispersal and migration* (red. Danthanarayana W), pp. 11-26. Springer, Berlin, Germany
- Dingle H. (1996) *Migration: the biology of life on the move*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- DN (1999) Nasjonal rødliste for truede arter i Norge 1998. *DN-rapport 1999-3*. Direktoratet for naturforvaltning, Trondheim
- Dolmen D. (1996) Damfrosk, *Rana lessonae* Camerano, oppdaget i Norge. *Fauna*, 49, 178-180
- Duffy D.C. & Meier A.J. (1992) Do Appalachian herbaceous understories ever recover from clearcutting? *Conservation Biology*, 6, 196-201
- Dundee D.S., Phillips P.H. & Newsom J.D. (1967) Snails on migratory birds. *Nautilus*, 80, 89-91
- Edelstam C. & Palmer C. (1950) Homing behaviour in gastropodes. *Oikos*, 2, 259-270
- Edenhamn P., Ekendahl A., Lönn M. & Pamilo P. (1999) Spridningsförmåga hos svenska växter och djur. *Naturvårdsverkets rapport 4964*. Naturvårdsverket, Stockholm, Sverige
- Edman M., Gustafsson M., Stenlid J. & Ericson L. (2002a) Abundance and viability of fungal spores along a forestry gradient - response to habitat loss and isolation? I: *Distribution and dispersal of wood-decaying fungi occurring on Norway spruce logs* (Gustafsson MH). Ph.D. Thesis. Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, Sweden
- Edman M., Gustafsson M., Stenlid J., Jonsson B.G. & Ericson L. (2002b) Spore deposition of wood-decaying fungi - response to stand age, distance and region. I: *Distribution and dispersal of wood-decaying fungi occurring on Norway spruce logs* (Gustafsson MH). Ph.D. Thesis. Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, Sweden
- Edman M. & Jonsson B.G. (2001) Spatial pattern of downed logs and wood-decaying fungi in an old-growth *Picea abies* forest. *Journal of Vegetation Science*, 12, 609-620
- Ehnström B. (1991) Många insekter gynnas. *Svensk Botanisk Tidskrift*, nr. 4, 47-52
- Ehnström B. & Waldén H.W. (1986) *Faunavård i skogsbruket. Del 2 - Den lägre faunan*. Skogsstyrelsen, Jönköping, Sverige
- Ehrlén J. & Eriksson O. (2000) Dispersal limitation and patch occupancy in forest herbs. *Ecology*, 81, 1667-1674
- Eriksson O. (1994) Seedling recruitment in the perennial herb *Actaea spicata* L. *Flora (Jena)*, 189, 187-191
- Esseen P.-A., Renhorn K.-E. & Petersson R.-B. (1996) Epiphytic lichen biomass in managed and old-growth boreal forests: Effect of branch quality. *Ecological Applications*, 6, 228-238
- Fahrig L. (1990) Interactive effects of disturbance and dispersal on individual selection and population stability. *Comments on Theoretical Biology*, 1, 275-299
- Framstad E., Økland B., Bendiksen E., Bakkestuen V., Blom H. & Brandrud T.E. (2002) Evaluering av skogvernet i Norge. *NINA fagrapport 54*. NINA-NIKU og Skogforsk, Oslo
- Franklin J.F., MacMahon J.A. & Sedell J.R. (1985) Ecosystem responses to the eruption of Mount St. Helens. *National Geographical Research*, 1, 198-216
- Friese C.F. & Allen M.F. (1993) The interaction of harvester ants and vesicular arbuscular mycorrhizal fungi in a patchy semiarid environment - the effects of mound structure on fungal dispersion and establishment. *Functional Ecology*, 7, 13-20
- Galloway D.J. (1992) Biodiversity: a lichenological perspective. *Biodiversity and Conservation*, 1, 312-323
- Galloway D.J. (1996) Lichen biogeography. I: *Lichen biology* (red. Nash TH, III), pp. 199-216. Cambridge University Press, Cambridge, UK
- Gauslaa Y. & Ohlson M. (1997) Et historisk perspektiv på kontinuitet og forekomst av epifyttiske laver i norske skoger. *Blyttia*, 55, 15-27
- Gilbert D.G. (1980) Dispersal of yeasts and bacteria by *Drosophila* in a temperate forest. *Oecologia*, 46, 135-137
- Gilbert O.L. (1984) Some effects of disturbance on the lichens flora of oceanic hazel woodland. *Lichenologist*, 16, 21-30
- Gilbert O.L. (1991) A successful transplant operation involving *Lobaria amplissima*. *Lichenologist*, 23, 73-76
- Given D.R. (1993) Changing aspects of endemism and endangerment in Pteridophyta. *Journal of Biogeography*, 20, 293-302
- Gjerde I. & Baumann C. red. (2002) *Miljøregistrering i skog - biologisk mangfold. Hovedrapport*. Norsk Institutt for Skogforskning, Ås.
- Granström A. (1982) Seed bank in five boreal forest stands originating between 1810 and 1963. *Canadian Journal of Botany*, 60, 1815-21
- Granström A. (1991) Elden och dess följeväxter i södra Sverige. *Skog & Forskning*, nr. 4, 22-27
- Grashof-Bokdam C.J. & Geertsema W. (1998) The effect of isolation and history on colonization patterns of plant species in secondary woodland. *Journal of Biogeography*, 25, 837-846
- Greene D.F. & Calogeropoulos C. (2002) Measuring and modelling seed dispersal of terrestrial plants. I: *Dispersal Ecology* (red. Bullock JM, Kenward RE & Hails RS), pp. 3-23. Blackwell, Oxford, UK
- Greene D.F. & Johnson E.A. (1995) Long-distance wind dispersal of tree seeds. *Canadian Journal of Botany*, 73, 1036-1045
- Greenwood P.J. & Harvey P.H. (1982) The natal and breeding dispersal of birds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13, 1-21
- Greenwood P.J., Harvey P.H. & Perrins C.M. (1979) The role of dispersal in the great tit (*Parus major*): the causes, consequences and heritability of natal dispersal. *Journal of Animal Ecology*, 48, 123-142
- Gu W.-D., Kuusinen M., Konttinen T. & Hanski I. (2001) Spatial pattern in the occurrence of the lichen *Lobaria pulmonaria* in managed and virgin boreal forests. *Ecography*, 24, 139-150

- Gundersen V. & Rolstad J. (1998) Truete arter i skog. *Oppdragsrapport 6/98*. Skogforsk, Ås
- Gustafsson L. (1999) Tankarna bakom skogbrukets indikatorarter. *Svensk Botanisk Tidskrift*, 92, 273-281
- Hale M.E. (1983) *The biology of lichens*. 3rd edn. Edward Arnold, London, UK
- Hallenberg N. (1995) Dispersal abilities and distributional patterns in Aphylophorales, with emphasis on corticoid fungi. *Acta Universitatis Upsaliensis, Symbolae Botanicae Upsaliensis*, 30 (3), 95-100
- Hallenberg N. & Küffer N. (2001) Long-distance spore dispersal in wood-inhabiting Basidiomycetes. *Nordic Journal of Botany*, 21, 431-436
- Hallingbäck T. (1990) Transplanting *Lobaria pulmonaria* to new localities and a review on the transplanting of lichens. *Windahlia*, 18, 57-64
- Hanski I. (1997) Metapopulation dynamics: from concepts and observations to predictive models. I: *Metapopulation biology: ecology, genetics and evolution* (red. Hanski I & Gilpin ME), pp. 69-91. Academic Press, San Diego, CA, USA
- Hanski I. (1999) Habitat connectivity, habitat continuity, and metapopulations in dynamic landscapes. *Oikos*, 87, 209-219
- Hanski I. & Gilpin M.E. (1991) *Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain*. Academic Press, London, UK.
- Hanski I., Kuussaari M. & Nieminen M. (1994) Metapopulation structure and migration in the butterfly *Melitaea cinxia*. *Ecology*, 75, 747-762
- Hanski I. & Ovaskainen O. (2000) The metapopulation capacity of a fragmented landscape. *Nature*, 404, 755-758
- Hanski I., Pakkala T., Kuussaari M. & Lei G. (1995) Metapopulation persistence of an endangered butterfly in a fragmented landscape. *Oikos*, 72, 21-28
- Hansson L. (1991a) Dispersal and connectivity in metapopulations. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42, 89-103
- Hansson L. (1991b) Dispersal in the edible snail, *Helix pomatia* - a test case for present generalizations. *Acta Oecologica*, 12, 761-769
- Hansson L., Söderström L. & Solbreck C. (1992) The ecology of dispersal in relation to conservation. I: *Ecological principles of nature conservation. Applications in temperate and boreal environments* (red. Hansson L), pp. 162-200. Elsevier, London, UK
- Harrison S. (1989) Long distance dispersal and colonization in the bay checkerspot butterfly, *Euphydryas editha bayensis*. *Ecology*, 70, 1236-1243
- Harrison S. (1991) Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. I: *Metapopulation dynamics: empirical and theoretical investigations* (red. Gilpin M & Hanski I), pp. 73-88. Academic Press, London, UK
- Harrison S., Murphy D.D. & Ehrlich P.R. (1988) Distribution of the bay checkerspot butterfly, *Euphydryas editha bayensis*: evidence for a metapopulation model. *American Naturalist*, 132, 360-382
- Hassel K. & Söderström L. (1999) Spore germination in the laboratory and spore establishment in the field in *Pogonatum dentatum* (Brid.) Brid. *Lindbergia*, 24, 3-10
- Hazell P. & Gustafsson L. (1999) Retention of trees at final harvest – evaluation of a conservation technique using epiphytic bryophyte and lichen transplants. *Biological Conservation*, 90, 133-142
- Hedenäs L., Herben T., Rydin H. & Söderström L. (1989) Ecology of the invading moss species *Orthodontium lineare* in Sweden: Spatial distribution and population structure. *Holarctic Ecology*, 12, 163-172
- Hedin J. & Ranius T. (2002) Using radio telemetry to study dispersal of the beetle *Osmoderma eremita*, an inhabitant of tree hollows. *Computers and Electronics in Agriculture*, 35, 171-180
- Heinken T. (1999) Dispersal patterns of terricolous lichens by thallus fragments. *Lichenologist*, 31, 603-612
- Heinken T., Lees R., Raudnitschka D. & Runge S. (2001) Epizoochorous dispersal of bryophyte stem fragments by roe deer (*Capreolus capreolus*) and wild boar (*Sus scrofa*). *Journal of Bryology*, 23, 293-300
- Heinken T. & Raudnitschka D. (2002) Do wild ungulates contribute to the dispersal of vascular plants in central European forests by epizoochory? A case study in NE Germany. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 121, 179-194
- Herben T., Rydin H. & Söderström L. (1991) Spore establishment probability and the persistence of the fugitive invading moss, *Orthodontium lineare*: a spatial simulation model. *Oikos*, 60, 215-221
- Hermý M., Honnay O., Firbank L., Grashof-Bokdam C. & Lawesson J.E. (1999) An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. *Biological Conservation*, 91, 9-22
- Hilmo O. (2002) Growth and morphological response of old-forest lichens transplanted into a young and old *Picea abies* forest. *Ecography*, 25, 329-335
- Hilmo O. & Holien H. (2002) Epiphytic lichen response to the edge environment in a boreal *Picea abies* forest in central Norway. *Bryologist*, 105, 48-56
- Hilmo O. & Ott S. (2002) Juvenile development of the cyanolichen *Lobaria scrobiculata* and the green algal lichens *Platismatia glauca* and *Platismatia norvegica* in a boreal *Picea abies* forest. *Plant Biology*, 4, 273-280
- Hilmo O. & Sâstad S.M. (2001) Colonization of old-forest lichens in a young and an old boreal *Picea abies* forest: an experimental approach. *Biological Conservation*, 102, 251-259
- Hirst J.M., Stedman O.J. & Hurst G.W. (1967) Long-distance spore transport: vertical sections of spore clouds over sea. *Journal of General Microbiology*, 48, 357-377

- Holien H., Gaarder G. & Håpnes A. (1995) *Erioderma pedicellatum* still present, but highly endangered in Europa. *Graphis Scripta*, 7, 79-84
- Honnay O., Bossuyt B., Verheyen K., Butaye J., Jacquemyn H. & Hermy M. (2002a) Ecological perspectives for the restoration of plant communities in European temperate forests. *Biodiversity and Conservation*, 11, 213-242
- Honnay O., Verheyen K., Butaye J., Jacquemyn H., Bossuyt B. & Hermy M. (2002b) Possible effects of habitat fragmentation and climate change on the range of forest plant species. *Ecology Letters*, 5, 525-530
- Honnay O., Degroote B. & Hermy M. (1998) Ancient-forest plant species in western Belgium: a species list and possible ecological mechanisms. *Belgian Journal of Botany*, 130, 139-154
- Hoogerkamp M., Rogaar H. & Eijsackers H.J.P. (1983) Effects of earthworms on grassland on recently reclaimed polder soils in The Netherlands. I: *Erthworm ecology* (red. Satchell JE), pp. 85-105. Chapman and Hall, London, UK
- Howard W.E. (1960) Innate and environmental dispersal of individual vertebrates. *American Midland Naturalist*, 63, 152-161
- Howe H.F. & Smallwood J. (1982) Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13, 201-228
- Howe H.F. & Westley L.C. (1997) Ecology of pollination and seed dispersal. I: *Plant ecology* (red. Crawley MJ), pp. 262-283. Blackwell Science, London, UK
- Hubbell S.P. (2001) *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Huntley B. (1988) Glacial and Holocene vegetation history - Europe. I: *Vegetation history* (red. Huntley B & Webb T, III), pp. 341-383. Kluwer, Dordrecht, The Netherlands
- Huntley B. & Birks H.J.B. (1983) *An atlas of past and present pollen maps for Europe: 0-13000 years ago*. Cambridge University Press, Cambridge, UK
- Högberg N., Kroken S., Thor G. & Taylor J.W. (2002) Reproductive mode and genetic variation suggest a North American origin of European *Letharia vulpina*. *Molecular Ecology*, 11, 1191-1196
- Högberg N. & Stenlid J. (1999) Population genetics of *Fomitopsis rosea* - a wood-decay fungus of the old-growth European taiga. *Molecular Ecology*, 8, 703-710
- Högberg N., Stenlid J. & Angelstam P. (1998) Observations of low fertility for Swedish populations of *Fomitopsis rosea*. I: *Population biology of common and rare wood-decay fungi* (Högberg N), Ph.D. Thesis. Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, Sweden
- Ingold C.T. (1971) *Fungal spores. Their liberation and dispersal*. Clarendon Press, Oxford, UK.
- Jacquemyn H., Butaye J. & Hermy M. (2001) Forest plant species richness in small, fragmented mixed deciduous forest patches: the role of area, time and dispersal limitation. *Journal of Biogeography*, 28, 801-812
- Jansson G. & Angelstam P. (1999) Threshold levels of habitat composition for the presence of the long-tailed tit (*Aegithalos caudatus*) in a boreal landscape. *Landscape Ecology*, 14, 283-290
- Johnson C.G. (1969) *Migration and dispersal of insects by flight*. Methuen, London, UK
- Johnson C.N. (1996) Interactions between mammals and ectomycorrhizal fungi. *Trends in Ecology and Evolution*, 11, 503-507
- Jonsell M. & Nordlander G. (1995) Field attraction of Coleoptera to odours of the wood-decaying polypores *Fomitopsis pinicola* and *Fomes fomentarius*. *Annales Zoologici Fennici*, 32, 391-402
- Jonsell M., Nordlander G. & Jonsson M. (1999) Colonization patterns of insects breeding in wood-decaying fungi. *Journal of Insect Conservation*, 3, 145-161
- Jonsson B.G. & Söderström L. (1988) Growth and reproduction in the leafy hepatic *Ptilidium pulcherrimum* during a 4-year period. *Journal of Bryology*, 15, 315-325
- Jonsson M. (2002) *Dispersal ecology of insects inhabiting wood-decaying fungi*. Ph.D. Thesis. Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, Sweden
- Jonsson M., Nordlander G. & Jonsell M. (1997) Pheromones affecting flying beetles colonizing the polypores *Fomes fomentarius* and *Fomitopsis pinicola*. *Entomologica Fennica*, 8, 161-165
- Jørgensen P.M. (1990) Trønderlav (*Erioderma pedicellatum*) - Norges mest gåtefulle plante? *Blyttia*, 48, 119-123
- Kallio T. (1970) Aerial distribution of the root rot fungus *Fomes annosus* in Finland. *Acta Forestalia Fennica*, 107, 1-55
- Kehler D. & Bondrup-Nielsen S. (1999) Effects of isolation on the occurrence of a fungivorous forest beetle, *Bolitotherus cornutus*, at different spatial scales in fragmented and continuous forests. *Oikos*, 84, 35-43
- Keon D.B. (2002) Fertile *Usnea longissima* in the Oregon Coast Range. *Lichenologist*, 34, 13-17
- Kimmerer R.W. (1994) Ecological consequences of sexual versus asexual reproduction in *Dicranum flagellare* and *Tetraxis pellucida*. *Bryologist*, 97, 20-25
- Kimmerer R.W. & Young C.C. (1995) The role of slugs in dispersal of the asexual propagules of *Dicranum flagellare*. *Bryologist*, 98, 149-153
- Komonen A. (2001) Structure of insect communities inhabiting old-growth forest specialist bracket fungi. *Ecological Entomology*, 26, 63-75
- Komonen A., Siitonen J. & Mutanen M. (2001) Insects inhabiting two old-growth forest polypore species. *Entomologica Fennica*, 12, 3-14
- Kovacic D.A., St. John V.T. & Dyer M.I. (1984) Lack of vesicular-mycorrhizal inoculum in a ponderosa pine forest. *Ecology*, 65, 1755-1759
- Kroken S. & Taylor J.W. (2000) Phylogenetic species, reproductive mode, and specificity of the green alga *Trebouxia* forming lichens with the fungal genus *Letharia*. *Bryologist*, 103, 645-660

- Kroken S. & Taylor J.W. (2001a) A gene genealogical approach to recognize phylogenetic species boundaries in the lichenized fungus *Letharia*. *Mycologia*, 93, 38-53
- Kroken S. & Taylor J.W. (2001b) Outcrossing and recombination in the lichenized fungus *Letharia*. *Fungal Genetics and Biology*, 34, 83-92
- Kullman L. (2002) Boreal tree taxa in the central Scandes during the Late-Glacial: implications for Late-Quaternary forest history. *Journal of Biogeography*, 29, 1117-1124
- Kuusinen M. (1996) Cyanobacterial macrolichens on *Populus tremula* as indicators of forest continuity in Finland. *Biological Conservation*, 75, 43-49
- Kuusinen M. & Penttinen A. (1999) Spatial pattern of the threatened epiphytic bryophyte *Neckera pennata* at two scales in a fragmented boreal forest. *Ecography*, 22, 729-735
- Lacey L.A., Kaya H.K. & Bettencourt R. (1995) Dispersal of *Steinernema glaseri* (Nematoda: Steinernematidae) in adult Japanese beetles, *Popilla japonica* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Biocontrol Science and Technology*, 5, 121-130
- Lande R. (1988) Demographic models of the northern spotted owl (*Strix occidentalis caurina*). *Oecologia*, 75, 601-607
- Latch B.J. (1980) Weeping willow rust in New-Zealand. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 23, 535-538
- Lee K.E. (1985) *Earthworms: Their ecology and relationships with soils and land use*. Academic Press, Sidney, Australia.
- Lindblad I. (1998) Wood-inhabiting fungi on fallen logs of Norway spruce: relations to forest management and substrate quality. *Nordic Journal of Botany*, 18, 243-255
- Lindroth C.H., Andersson H., Böldvarsson H. & Richter S.H. (1973) Surtsey, Iceland. The development of a new fauna, 1963-1970. Terrestrial invertebrates. *Entomologica Scandinavica Supplement*, 5, 1-280
- MacMahon J.A. & Warner N.A. (1984) Dispersal of mycorrhizal fungi: processes and agents. I: *VA mycorrhizae and reclamation of arid and semiarid lands* (red. Williams S & Allen M), pp. 28-41. University of Wyoming Press, Laramie, WY, USA
- Malloch D. & Blackwell M. (1992) Dispersal of fungal diaspores. I: *The fungal community. Its organization and role in the ecosystem* (red. Carroll GC & Wicklow DT), pp. 147-172. Marcel Dekker, Inc., New York, NY, USA
- Marinissen J.C.Y. & van den Bosch F. (1992) Colonization of new habitats by earthworms. *Oecologia*, 91, 371-376
- Maser C., Trappe J.M. & Nussbaum R.A. (1978) Fungal-small mammal interrelationship with emphasis on Oregon coniferous forests. *Ecology*, 59, 799-809
- Matlack G.R. (1994) Plant species migration in a mixed-history forest landscape in eastern North America. *Ecology*, 75, 1491-1502
- Matthysen E. (1999) Nuthatches (*Sitta europaea*: Aves) in forest fragments: demography of a patchy population. *Oecologia*, 119, 501-509
- Matthysen E., Adriaensen F. & Dhondt A.A. (1995) Dispersal distances of nuthatches, *Sitta europaea*, in highly fragmented forest habitat. *Oikos*, 72, 375-381
- Matthysen E. & Schmidt K.H. (1987) Natal dispersal in the nuthatch. *Ornis Scandinavica*, 18, 313-316
- McCune B. (1994) Using epiphytic litter to estimate epiphyte biomass. *Bryologist*, 97, 396-401
- Meier A.J., Bratton S.P. & Duffy D.C. (1995) Possible ecological mechanisms for loss of vernal-herb diversity in logged eastern deciduous forests. *Ecological Applications*, 5, 935-946
- Miles C.J. & Longton R.E. (1990) The role of spores in reproduction in mosses. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 104, 149-173
- Miles C.J. & Longton R.E. (1992) Deposition of moss spores in relation to distance from parent gametophytes. *Journal of Bryology*, 17, 355-368
- Miller W.R. & Heatwole H. (1996) Tardigrades of the Australian Antarctic territories: The northern Prince Charles' Mountains, East Antarctica. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales*, 116, 245-260
- Nathan R., Katul G.G., Horn H.S., Thomas S.M., Oren R., Avissar R., Pacala S.W. & Levin S.A. (2002) Mechanisms of long-distance dispersal of seeds by wind. *Nature*, 418, 409-413
- Neve G., Barascud B., Hughes R., Aubert J., Descimon H., Lebrun P. & Baguette M. (1996) Dispersal, colonization power and metapopulation structure in the vulnerable butterfly *Proclissiana eunomia* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Journal of Applied Ecology*, 33, 14-22
- Niemelä J., Langor D. & Spence J.R. (1993) Effects of clear-cut harvesting on boreal ground-beetle assemblages (Coleoptera, Carabidae) in Western Canada. *Conservation Biology*, 7, 551-561
- Nilssen A.C. (1984) Long-range aerial dispersal of bark beetles and bark weevils (Coleoptera, Scolytidae and Curculionidae) in northern Finland. *Annales Entomologici Fennici*, 50, 37-42
- Nilsson S.G., Arup U., Baranowski R. & Ekman S. (1994) Trädbundna lavar och skalbaggar i ålderdomliga kulturlandskap. *Svensk Botanisk Tidskrift*, 88, 1-12
- Nilsson S.G., Arup U., Baranowski R. & Ekman S. (1995) Tree-dependent lichens and beetles as indicators in conservation forests. *Conservation Biology*, 9, 1208-1215
- Nilsson S.G. & Baranowski R. (1993) Skogshistorikens betydelse för artsammansättning av vedskalbaggar i urskogartad blandskog. *Entomologisk Tidskrift*, 114, 133-146
- Nilsson S.G. & Baranowski R. (1994) Indikatorer på jätteträdskontinuitet - svenske förekomster av knäppare som är beroende av grove, levande träd. *Entomologisk Tidskrift*, 115, 81-97
- Nilsson S.G. & Baranowski R. (1995) Naturvårdsstrategier, hänsynsregler i skogsbruket och försiktighetsprincipen. *Entomologisk Tidskrift*, 116, 26-29
- Nilsson S.G., Baranowski R., Ehnström B., Eriksson P., Hedin J. & Ljungberg H. (2000) Svartoxen, *Ceruchus chrysomelinus* (Coleoptera, Lucanidae),

- en forsvinnande urskogsrelikt? *Entomologisk Tidskrift*, 121, 137-146
- Nilsson S.G., Hedin J. & Niklasson M. (2001) Biodiversity and its assessment in boreal and nemoral forests. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 16 (suppl. 3), 10-26
- Nordén B. & Appelqvist T. (2001) Conceptual problems of Ecological Continuity and its bioindicators. *Biodiversity and Conservation*, 10, 779-791
- Nordén B. & Larsson K.H. (2000) Basidiospore dispersal in the old-growth forest fungus *Phlebia centrifuga* (Basidiomycetes). *Nordic Journal of Botany*, 20, 215-219
- Olberg S. & Andersen J. (1999) Field attraction of beetles (Coleoptera) to the polypores *Fomes fomentarius* and *Phellinus* spp (Fungi : Aphyllophorales) in northern Norway. *Entomologia Generalis*, 24, 217-236
- Olsson M., Gullberg A. & Tegelström H. (1996) Malformed offspring, sibling matings, and selection against inbreeding in the sand lizard (*Lacerta agilis*). *Journal of Evolutionary Biology*, 9, 229-242
- Osborne J.L., Loxdale H.D. & Woiwod I.P. (2002) Monitoring insect dispersal: methods and approaches. I: *Dispersal ecology* (red. Bullock JM, Kenward RE & Hails RS), pp. 24-49. Blackwell, Oxford, UK
- Palmer W.L. (1962) Ruffed grouse flight capability over water. *Journal of Wildlife Management*, 26, 338-339
- Parris B.S. (2001) Circum-Antarctic continental distribution patterns in pteridophyte species. *Brittonia*, 53, 270-283
- Peck J.E. & McCune B. (1997) Remnant trees and canopy lichen communities in western Oregon: A retrospective approach. *Ecological Applications*, 7, 1181-1187
- Peltonen A. & Hanski I. (1991) Patterns of island occupancy explained by colonization and extinction rates in shrews. *Ecology*, 72, 1698-1708
- Penttilä R., Siitonen P., Korhonen K., Kurkela T., Kannelsuo S., Rantakrans E. & Pesonen R. (1999) Dispersal of *Phlebia centrifuga*, a wood-rotting fungus specialized on old-growth forests. *Nordic Symposium on the Ecology of Coarse Woody Debris in Boreal Forests*. Abstracts, Umeå, Sweden
- Perry D.A., Amaranthus M.P., Borchers J.G., Borchers S.L. & Brainerd R.E. (1989) Bootstrapping in ecosystems. *BioScience*, 39, 230-237
- Perry D.A., Borchers J.G., Borchers S.L. & Amaranthus M.P. (1990) Species migrations and ecosystem stability during climate change: the belowground connection. *Conservation Biology*, 4, 266-274
- Perry D.A., Molina R. & Amaranthus M.P. (1987) Mycorrhizae, mycorrhizospheres, and reforestation: current knowledge and research needs. *Canadian Journal of Forest Research*, 17, 929-940
- Peterken G.F. & Game M. (1984) Historical factors affecting the number and distribution of vascular plant species in the woodlands of central Lincolnshire. *Journal of Ecology*, 72, 155-182
- Petterson B. (1940) Experimentelle undersøkelungen über die euanenochore verbreitung der sporenplanzen. *Acta Botanica Fennica*, 25, 1-103
- Petty T.M. & Shaw C.G. (1986) Isolation of *Fomitopsis pinicola* from in-flight bark beetles (Coleoptera, Scolytidae). *Canadian Journal of Botany*, 64, 1507-1509
- Primack R.B. & Miao S.L. (1992) Dispersal can limit local plant distribution. *Conservation Biology*, 6, 513-519
- Puntila P. (1996) Succession, forest fragmentation, and the distribution of wood ants. *Oikos*, 75, 291-298
- Ranius T. (2000) Minimum viable metapopulation size of a beetle, *Osmoderma eremita*, living in tree hollows. *Animal Conservation*, 3, 37-43
- Ranius T. (2001) Constancy and asynchrony of *Osmoderma eremita* populations in tree hollows. *Oecologia*, 126, 208-215
- Ranius T. & Douwes P. (2000) Genetic structure of two pseudoscorpion species decreasing due to woodland fragmentation. I: *Population biology and conservation of beetles and pseudoscorpions associated with hollow oaks* (Ranius T). Ph.D. Thesis. Lund University, Lund, Sweden
- Ranius T. & Hedin J. (2001) The dispersal rate of a beetle, *Osmoderma eremita*, living in tree hollows. *Oecologia*, 126, 363-370
- Ranius T. & Wilander P. (2000) Occurrence of *Larca lata* H. J. Hansen (Pseudoscorpionida: Garypidae) and *Allochernes wideri* C. L. Kock (Pseudoscorpionida: Chernetida) in tree hollows in relation to habitat quality and density. *Journal of Insect Conservation*, 4, 23-31
- Raybould A.F., Clarke R.T., Bond J.M., Welters R.E. & Gliddon C.J. (2002) Inferring patterns of dispersal from allele frequency data. I: *Dispersal ecology* (red. Bullock JM, Kenward RE & Hails RS), pp. 89-110. Blackwell, Oxford, UK
- Rees W.J. (1965) The arial dispersal of mollusca. *Proceedings of the Malacological Society London*, 36, 269-282
- Renhorn K.-E., Esseen P.-A., Palmqvist K. & Sundberg B. (1997) Growth and vitality of epiphytic lichens. I. Responses to microclimate along a forest edge-interior gradient. *Oecologia*, 109, 1-9
- Roff D.A. (1990) The evolution of flightlessness in insects. *Ecological Monographs*, 60, 389-421
- Roff D.A. (1994a) Habitat persistence and the evolution of wing dimorphism in insects. *American Naturalist*, 144, 772-798
- Roff D.A. (1994b) Why is there so much genetic variation for wing dimorphism. *Researches on Population Ecology*, 36, 145-150
- Rolstad J. (1991) Consequences of forest fragmentation for the dynamics of bird populations. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42, 149-163
- Rolstad, J. (2002) Vedlevende sopp på granstokker i boreal barskog: Har fordelingen av død ved i tid og rom noen betydning for artsrikhet og forekomst? I: Miljøregistrering i skog: Fagseminar om registrering og forvaltning av biologisk mangfold. Gardermoen 30. mai 2002. (red. Gjerde, I. & Baumann, C.), pp. 7-14. *Aktuelt fra skogforskningen* 8/2002. Skogforsk, Ås.

- Rolstad J., Gjerde I., Gundersen V.S. & Sætersdal M. (2002) Use of indicator species to assess forest continuity: a critique. *Conservation Biology*, 16, 253-257
- Rolstad J., Wegge P. & Gjerde I. (1991) Kumulativ effekt av habitat fragmentering: Hva har 12-års storfuglforskning på Varaldskogen lært oss? *Fauna*, 44, 90-104
- Rose F. (1976) Lichenological indicators of age and environmental continuity in woodlands. I: *Lichenology: Progress and problems* (red. Brown DH, Hawksworth DL & Bailey RH), pp. 279-307. Academic Press, London, UK
- Rosso A.L., Muir P.S. & Rambo T.R. (2001) Using transplants to measure accumulation rates of epiphytic bryophytes in forests of western Oregon. *Bryologist*, 104, 430-439
- Rousset F. (2001) Genetic approaches to the estimation of dispersal rates. I: *Dispersal* (red. Clobert J, Danchin E, Dhondt AA & Nichols JD). Oxford University Press, Oxford, UK
- Rudolph E.D. (1970) Local dissemination of plant propagules in Antarctica. I: *Antarctic ecology* (red. Holdgate MW), pp. 812-817. Academic Press, London, UK
- Rukke B.A. (2000) Effects of habitat fragmentation: increased isolation and reduced habitat size reduces the incidence of dead wood fungi beetles in a fragmented forest landscape. *Ecography*, 23, 492-502
- Rukke B.A. & Midtgaard F. (1998) The importance of scale and spatial variables for the fungivorous beetle *Bolitophagus reticulatus* (Coleoptera, Tenebrionidae) in a fragmented forest landscape. *Ecography*, 21, 561-572
- Rydin H. & Borgegard S.O. (1991) Plant characteristics over a century of primary succession on islands - lake Hjelmaren. *Ecology*, 72, 1089-1101
- Saccheri I., Kuussaari M., Kankare M., Vikman P., Fortelius W. & Hanski I. (1998) Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. *Nature*, 392, 491-494
- Schaumann F. & Heinken T. (2002) Endozoochorous seed dispersal by martens (*Martes foina*, *M. martes*) in two woodland habitats. *Flora*, 197, 370-378
- Scheidegger C. (1995) Early development of transplanted isidioid soredia of *Lobaria pulmonaria* in an endangered population. *Lichenologist*, 27, 361-374
- Scheidegger C., Frey B. & Zoller S. (1995) Transplantation of symbiotic propagules and thallus fragments: methods for the conservation of threatened epiphytic lichen populations. *Mitteilungen der Eidgenössischen Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft*, 70, 41-62
- Schiegg K. (2000a) Are there saproxylic beetle species characteristic of high dead wood connectivity? *Ecography*, 23, 579-587
- Schiegg K. (2000b) Effects of dead wood volume and connectivity on saproxylic insect species diversity. *Écoscience*, 7, 290-298
- Schneller J., Holderegger R., Gugerli F., Eichenberger K. & Lutz E. (1998) Patterns of genetic variation detected by RAPDs suggest a single origin with subsequent mutations and long-distance dispersal in the apomictic fern *Dryopteris remota* (Dryopteridaceae). *American Journal of Botany*, 85, 1038-1042
- Shapiro D.I., Berry E.C. & Lewis L.C. (1993) Interactions between nematodes and earthworms: enhanced dispersal of *Steinernema carpocapsae*. *Journal of Nematology*, 25, 189-192
- Siitonen J. & Saaristo L. (2000) Habitat requirements and conservation of *Pytho kolwensis*, a beetle species of old-growth boreal forest. *Biological Conservation*, 94, 211-220
- Sillén-Tullberg B. & Solbreck C. (1990) Population dynamics of a seed feeding bug, *Lygaeus equestris*. 2. Temporal dynamics. *Oikos*, 58, 210-218
- Sillett S.C. & Goslin M.N. (1999) Distribution of epiphytic macrolichens in relation to remnant trees in a multiple-age Douglas-fir forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 29, 1204-1215
- Sillett S.C. & McCune B. (1998) Survival and growth of cyanolichen transplants in Douglas-fir forest canopies. *Bryologist*, 101, 20-31
- Sillett S.C., McCune B., Peck J.E., Rambo T.R. & Ruchty A. (2000a) Dispersal limitations of epiphytic lichens result in species dependent on old-growth forests. *Ecological Applications*, 10, 789-799
- Sillett S.C., McCune B., Peck J.E. & Rambo T.R. (2000b) Four years of epiphyte colonization in Douglas-fir forest canopies. *Bryologist*, 103, 661-669
- Simberloff D.S. & Wilson E.O. (1970) Experimental zoogeography of islands. A two-year record of colonization. *Ecology*, 51, 934-937
- Sjögren Gulve P. (1994) Distribution and extinction patterns within a northern metapopulation of the pool frog, *Rana lessonae*. *Ecology*, 75, 1357-1367
- Sjögren-Gulve P. (1998a) Spatial movement patterns in frogs: Differences between three *Rana* species. *Écoscience*, 5, 148-155
- Sjögren-Gulve P. (1998b) Spatial movement patterns in frogs: Target-oriented dispersal in the pool frog, *Rana lessonae*. *Écoscience*, 5, 31-38
- Sjögren-Gulve P. & Ray C. (1996) Using logistic regression to model metapopulation dynamics: large-scale forestry extirpates the pool frog. I: *Metapopulations and wildlife conservation* (red. McCullough DR), pp. 111-137. Island Press, Washington, D.C., USA
- Smith J.N.M., Taitt M.J., Rogers C.M., Arcese P., Keller L.F., Cassidy A.L.E.V. & Hochachka W.M. (1996) A metapopulation approach to the population biology of the Song Sparrow *Melospiza melodia*. *Ibis*, 138, 120-128
- Solbreck C. (1980) Dispersal distances of migrating pine weevils, *Hylobius abietis*, Coleoptera: Curculionidae. *Entomological Experimental Applications*, 28, 123-131
- Solbreck C. (1991) Unusual weather and insect population dynamics: *Lygaeus equestris* during an extinction and recovery period. *Oikos*, 60, 343-350
- Solbreck C. & Sillén-Tullberg B. (1990) Population dynamics of a seed feeding bug, *Lygaeus equestris*.

1. Habitat patch structure and spatial dynamics. *Oikos*, 58, 199-209
- Solhøy T., Skartveit J., Johannessen L.E., Myrseth E.W., Sivertsen B. & Carter C. (2002) Hvor finnes det biologiske mangfoldet? Levesteder og miljø: Snegl. I: *Miljøregistrering i skog - biologisk mangfold. Hovedrapport.* (red. Gjerde I & Baumann C), pp. 67-74. Norsk institutt for skogforskning, Ås
- Southwood T.R.E. (1962) Migration of terrestrial arthropods in relation to habitat. *Biological Review of the Cambridge Philosophical Society*, 37, 171-214
- Southwood T.R.E. (1977) Habitat, the temple for ecological strategies. *Journal of Animal Ecology*, 46, 337-365
- Southwood T.R.E. (1988) Tactics, strategies and templets. *Oikos*, 52, 3-18
- Spence J.R. (2001) The new boreal forestry: adjusting timber management to accommodate biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution*, 16, 591-593
- Starzomski B.M. & Bondrup-Nielsen S. (2002) Analysis of movement and the consequence for metapopulation structure of the forked fungus beetle, *Bolitotherus cornutus* Panzer (Tenebrionidae). *Écoscience*, 9, 20-27
- Stenlid J. & Gustafsson M. (2001) Are rare wood decay fungi threatened by inability to spread? *Ecological Bulletins*, 49, 85-91
- Svenning J.C. & Skov F. (2002) Mesoscale distribution of understorey plants in temperate forest (Kalø, Denmark): the importance of environment and dispersal. *Plant Ecology*, 160, 169-185
- Sverdrup-Thygeson A. & Lindenmayer D.B. (2003) Ecological continuity and assumed indicator fungi in boreal forest: the importance of the landscape matrix. *Forest Ecology and Management*, 174, 353-363
- Sverdrup-Thygeson A. & Midtgaard F. (1998) Fungus-infected trees as islands in boreal forest: Spatial distribution of the fungivorous beetle *Bolitophagus reticulatus* (Coleoptera, Tenebrionidae). *Écoscience*, 5, 486-493
- Söderström L. (1987) Dispersal as a limiting factor for distribution among epixylic bryophytes. *Symposia Biologica Hungarica*, 35, 475-483
- Söderström L. (1988) The occurrence of epixylic bryophyte and lichen species in an old natural and a managed forest stand in northeast Sweden. *Biological Conservation*, 45, 169-178
- Söderström L. (1989) Regional distribution patterns of bryophyte species on spruce logs in northern Sweden. *Bryologist*, 92, 349-355
- Söderström L. & Herben T. (1997) Dynamics of bryophyte metapopulations. *Advances in Bryology*, 6, 89-97
- Söderström L. & Jonsson B.G. (1989) Spatial pattern and dispersal in the leafy hepatic *Ptilidium pulcherrimum*. *Journal of Bryology*, 15, 793-802
- Söderström L. & Jonsson B.G. (1992) Naturskogarnas fragmentering och mossor på temporära substrat. *Svensk Botanisk Tidskrift*, 86, 185-198
- Tegelström H. & Hansson L. (1987) Evidence of long distance dispersal in the common shrew (*Sorex araneus*). *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 52, 52-54
- Teichert S. (1999) First reported flight of *Bolitotherus cornutus* (Panzer) (Coleoptera: Tenebrionidae). *Coleopterists Bulletin*, 53, 293-295
- Terhivuo J. (1988) The Finnish Lumbricidae (Oligochaeta) fauna and its formation. *Annales Zoologici Fennici*, 25, 229-247
- Terhivuo J. & Saura A. (1997) Island biogeography of North European parthenogenetic Lumbricidae: I. Clone pool affinities and morphometric differentiation of Åland populations. *Ecography*, 20, 185-196
- Terrell-Nield C. (1990) Is it possible to age woodlands on the basis of their carabid beetle diversity? *Entomologist*, 109, 136-145
- Thornton I.W.B. (1996) *Krakatau: the destruction and reassembly of an island ecosystem.* Harvard University Press, Cambridge, MA, USA
- Thunes K.H., Midtgaard F. & Gjerde I. (2000) Diversity of coleoptera of the bracket fungus *Fomitopsis pinicola* in a Norwegian spruce forest. *Biodiversity and Conservation*, 9, 833-852
- Tufto J., Engen S. & Hindar K. (1996) Inferring patterns of migration from gene frequencies under equilibrium conditions. *Genetics*, 144, 1911-1921
- Turnbull L.A., Crawley M.J. & Rees M. (2000) Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. *Oikos*, 88, 225-238
- Tønsgberg T. (2002) Fertile *Usnea longissima* in Washington, U.S.A. *Evansia*, 19, 78-79
- Urquhart F.A. (1960) *The monarch butterfly.* University of Toronto Press, Toronto, Canada
- van Zanten B.O. (1978) Experimental studies on trans-oceanic long-range dispersal of moss spores in the southern hemisphere. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, 44, 455-482
- van Zanten B.O. & Pocs T. (1981) Distribution and dispersal of bryophytes. *Advances in Bryology*, 1, 479-562
- Verheyen K. & Hermy M. (2001) The relative importance of dispersal limitation of vascular plants in secondary forest succession in Muizen Forest, Belgium. *Journal of Ecology*, 89, 829-840
- Viitanen P. (1967) Hibernation and seasonal movements of the viper, *Vipera berus berus*, (L.) in southern Finland. *Annales Zoologici Fennici*, 4, 508-541
- Vogt K.A., Gordon J.C., Wargo J.P., Vogt D.J., Asbjornsen H., Palmiotto P.A., Clark H.J., O'Hara J.L., Keaton W.S., Patel-Weynand T., Witten E., Larson B., Tortoriello D., Perez J., Marsh A., Corbett M., Kaneda K., Meyerson F. & Smith D. (1997) *Ecosystems. Balancing science with management.* Springer, New York, USA.
- von Proschwitz T. (1985) Röda skogssnigeln, *Arion rufus* (L.), en mellaneuropeisk art i snabb spridning med människan i Sverige. *Fauna och Flora*, 80, 121-138
- von Proschwitz T. & Winge K. (1994) Iberiasnigeln - en art på spridning i Norge. *Fauna*, 47, 195-203



- Wagner D.L. & Liebherr J.K. (1992) Flightlessness in insects. *Trends in Ecology and Evolution*, 7, 216-220
- Waldén H.W. (1998) *Studier över skogbruksåtgärdernas inverkan på snäckfaunans diversitet*. Skogsstyrelsen, Jönköping, Sverige
- Walser J.-C., Zoller S., Büchler U. & Scheidegger C. (2001) Species-specific detection of *Lobaria pulmonaria* (lichenized ascomycete) diaspores in litter samples trapped in snow cover. *Molecular Ecology*, 10, 2129-2138
- Warner N.J., Allen M.F. & MacMahon J.A. (1987) Dispersal agents of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in a disturbed arid ecosystem. *Mycologia*, 79, 721-730
- Whitlock M.C. & McCauley D.E. (1999) Indirect measures of gene flow and migration:  $F_{ST} = 1/(4Nm + 1)$ . *Heredity*, 82, 117-125
- Whittaker R.J., Bush M.B. & Richards K. (1989) Plant recolonization and vegetation succession on the Krakatau islands, Indonesia. *Ecological Monographs*, 59, 59-123
- Whittaker R.J. & Jones S.H. (1994) Structure in rebuilding insular ecosystems - an empirically derived model. *Oikos*, 69, 524-530
- Whittaker R.J., Jones S.H. & Partomihardjo T. (1997) The rebuilding of an isolated rain forest assemblage: how disharmonic is the flora of Krakatau? *Biodiversity and Conservation*, 6, 1671-1696
- Wiens J.A. (2001) The landscape context of dispersal. I: *Dispersal* (red. Clobert J, Danchin E, Dhondt AA & Nichols JD), pp. 96-109. Oxford University Press, Oxford, UK
- Wikars L.-O. (1992) Skogsbränder og insekter. *Entomologisk Tidskrift*, 113, 1-11
- Wikars L.-O. (1997) *Effects of forest fire and the ecology of fire-adapted insects*. Ph.D. Thesis. Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, Sweden
- Wilkinson D.M. (1997) Plant colonization: Are wind dispersed seeds really dispersed by birds at larger spatial and temporal scales? *Journal of Biogeography*, 24, 61-65
- Wilkinson D.M. (1998) Mycorrhizal fungi and Quaternary plant migrations. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 7, 137-140
- Wilkinson D.M. (2001) What is the upper size limit for cosmopolitan distribution in free-living microorganisms? *Journal of Biogeography*, 28, 285-291
- Williamson M. (2002) Overview and synthesis: the tale of the tail. I: *Dispersal ecology* (red. Bullock JM, Kenward RE & Hails RS), pp. 431-443. Blackwell, Oxford
- Winkler H., Christie D.A. & Nurney D. (1995) *Woodpeckers. A guide to the woodpeckers of the world*. Houghton Mifflin, Boston, USA.
- Wolf P.G., Schneider H. & Ranker T.A. (2001) Geographic distributions of homosporous ferns: does dispersal obscure evidence of vicariance? *Journal of Biogeography*, 28, 263-270
- Wulf M. (1997) Plant species as indicators of ancient woodland in northwestern Germany. *Journal of Vegetation Science*, 8, 635-642
- Zoller S., Frey B. & Scheidegger C. (2000) Juvenile development and diaspore survival in the threatened epiphytic lichen species *Sticta fuliginosa*, *Leptogium saturninum* and *Menegazzia terebrata*: Conclusions for in situ conservation. *Plant Biology*, 2, 496-503
- Zoller S., Lutzoni F. & Scheidegger C. (1999) Genetic variation within and among populations of the threatened lichen *Lobaria pulmonaria* in Switzerland and implications for its conservation. *Molecular Ecology*, 8, 2049-2059
- Økland B. (1994) Mycetophilidae (Diptera), an insect group vulnerable to forestry practices - A comparison of clear-cut, managed and semi-natural spruce forests in southern Norway. *Biodiversity and Conservation*, 3, 68-85
- Økland B. (1995) Insect fauna compared between six polypore species in a southern Norwegian spruce forest. *Fauna norvegica, Ser. B.*, 42, 21-26
- Økland B. (1996) Unlogged forests: Important sites for preserving the diversity of mycetophilids (Diptera: Sciaroidea). *Biological Conservation*, 76, 297-310
- Økland B. & Hågvar S. (1994) The insect fauna associated with carpophores of the fungus *Fomitopsis pinicola* (Fr.) Karst. in a southern Norwegian spruce forest. *Fauna norvegica, Ser. B.*, 41, 29-42
- Åberg J., Jansson G., Swenson J.E. & Angelstam P. (1995) The effect of matrix on the occurrence of hazel grouse (*Bonasa bonasia*) in isolated habitat fragments. *Oecologia*, 103, 265-269
- Åberg J., Swenson J.E. & Andrén H. (2000) The dynamics of hazel grouse (*Bonasa bonasia* L.) occurrence in habitat fragments. *Canadian Journal of Zoology*, 78, 352-358

**Aktuelt fra skogforskningen**

Utkommet i 2002:

- 1-02 *Jørund Rolstad, Erik Framstad, Vegard Gundersen og Ken Olaf Storaunet*: Naturskog i Norge. Definisjoner, økologi og bruk i norsk skog- og miljøforvaltning.
- 2-02 *Bjørn Økland (red.)*: Insekter, sopp og karplanter innført til Norge ved tømmerimport fra Russland og Baltikum.
- 3-02 *Severin Woxholtt (red.)*: Kontaktkonferansen mellom skogbruket og skogforskningen i Buskerud og Vestfold, Krødsherad, 27. – 29. august 2002
- 4-02 *Kjell Andreassen, Nicholas Clarke, Ingvald Røsberg, Svein Solberg, Wenche Aas*: Intensive skogovervåkingsflater. Resultater fra 2001.
- 5-02 *Bjørn Langerud, Halvor Solheim og Dan Aamlid (red.)*: Perspektiver på skogens helse i fremtiden.
- 6-02 *Bernt-Håvard Øyen (red.)*: Modellering av skogproduksjon for økologisk og økonomisk forvaltning
- 7-02 *Kåre Hobbestad*: Framtidig virkestilgang.
- 8-02 *Ivar Gjerde og Camilla Baumann (red.)*: Miljøregistrering i skog: Fagseminar om registrering og forvaltning av biologisk mangfold, Gardermoen 30. mai 2002