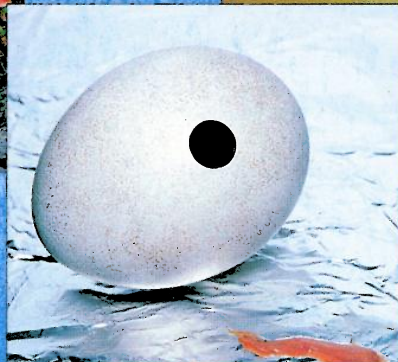


# NINAs strategiske instituttprogrammer 1991-95

Landskapsøkologi  
Sluttrapport



## NINA Temahefte 7



NINA • NIKU

Norsk institutt for naturforskning

NINAs strategiske instituttprogrammer  
1991-95

Landskapsøkologi  
Sluttrapport

NINA Temahefte 7

NINAs strategiske instituttprogrammer 1991-95:  
Landskapsøkologi. Sluttrapport. - NINA Temahefte 7: 1-64.

Trondheim, desember 1997

ISSN 0804-421X  
ISBN 82-426-0826-1

Forvaltningsområde:  
Arealforvaltning  
Area management

Rettighetshaver ©:  
NINA•NIKU Stiftelsen for naturforskning  
og kulturminneforskning

Publikasjonen kan siteres fritt med kildeangivelse

Redaksjon:  
Lars Erikstad  
Bror Jonsson  
NINA•NIKU

Design, layout og redigering:  
Eva Marie Schjetne  
Tegnekontoret NINA•NIKU

Sats: NINA•NIKU  
Repro: Trondheim Repro AS  
Trykk: Strindheim Trykkeri AL

Opplag: 500

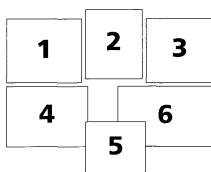
Trykt på miljøpapir

Kontaktadresse:  
NINA•NIKU  
Tungasletta 2  
7005 Trondheim  
Tel: 73 58 05 00  
Fax 73 91 54 33

Foto:  
Side 7: Wenche Dramstad  
9: Ann Norderhaug  
11: Egil Bendiksen  
19: Gary Fry  
20: Grethe Horn  
22: Grethe Horn  
23: Kjetil Bevanger  
32: Reidar Andersen  
37: Fjellanger Widerøe as  
43: Lars Erikstad  
50: Jo Inge Fjellstad

Omslag

1: Peter Kirkby  
2: Tycho Anker-Nilssen  
3: Oddvar Hanssen  
4: Arnfinn Langeland  
5: Torgeir Nygård  
6: Gary Fry



Sitat på omslagets bakside:  
Vers tre i Ivar Aasens "Dei gamle fjell i syningom".

## NINAs strategiske instituttprogrammer 1991-95

I perioden 1991-95 har NINA gjennomført seks instituttprogrammer. Programmene, som har bestått av langsiktig og målrettet forskning, framkom gjennom en dialog mellom NINA og Nasjonal komité for miljøvernforskning (NMF) under Norges allmennvitenskapelige forskningsråd (NAVF). Som strategiske programmer har programmene vært grunnleggende for opprettholdelse og videreutvikling av fagkompetanse i NINA rettet mot miljøforvaltningen. Hensikten har vært å styrke instituttets fagkompetanse innen områder der NINA tradisjonelt har vært sterke, og å utvikle kompetanse innen nye områder der forvaltningen trenger naturforskning. Dette har vært gjort både gjennom kompetanseoppbygging av egne forskere og ingeniører og rekruttering av nye medarbeidere, der dette har vært nødvendig og/eller ønskelig. I programmene har man lagt vekt på å publisere resultatene i internasjonale fora etter hvert som de har fremkommet, så vel som å gjøre dem kjente i relevante, nasjonale sammenhenger. På denne måten har programmene vært vesentlige for å sikre instituttets stilling i markedet spesielt, og styrke vår nasjonale kompetanse innen miljøforskning generelt.

De seks programmene har omhandlet innsjøers produktivitet, bevaring av genressurser, forurensningsøkologi, store rovdyrs økologi, landskapsøkologi og kystøkologi. I tillegg har instituttet hatt et sjuende program om fritidsbruk av natur, som er avsluttet tidligere. I en rekke på seks rapporter gir vi herved en samlet fremstilling av hovedresultatene så langt. Forskning er imidlertid en langsiktig, intellektuell prosess. Selv om feltarbeid og analyser nå i hovedsak er avsluttet, venter vi at nye publikasjoner fortsatt vil komme, basert på de studier som her er utført. Fordi kunnskaps- og kompetanseoppbygging er en kontinuerlig prosess, skal man ikke se på disse sluttrapportene som endelige, selv om de markerer en nyttig avrunding av arbeidet så langt.

Programmene har vært viktige i NINAs nasjonale og internasjonale forskingssamarbeid, og forskere fra mange institusjoner og flere land har deltatt. Den økonomiske støtten har også vært flersidig. Mange av delprosjektene har fått ekstern økonomisk støtte, f.eks. fra forskningsråd, EU og/eller forvaltning, i tillegg til den støtten som har vært bevilget over programmene. Dette har økt omfanget av prosjektene, og gitt dem nyttig kvalitetssikring underveis, f.eks. ved søknads- og framdriftsvaluering. I tillegg har dette vært med på å sikre relevansen for samfunnet av den forskningen som har vært utført, både i nasjonalt og europeisk perspektiv. Denne flersidigheten ved finansieringen har vært vesentlig for å gi prosjektene det volumet som har vært nødvendig for gjennomføring av moderne miljøforskningsprogrammer i stor skala. Vi mener dette er en god modell som videreføres i de nye instituttprogrammene NINA nå har startet.

Det er vårt håp og tro at forvaltning og samfunn vil finne sluttrapportene nyttige og interessante. Ønsker man å gå dypere inn i enkeltresultatene, er det ved slutten av hver rapport et appendiks der referanser til de separate studiene er gitt. Dette er ment som inngangsport til videre fordykning i f.eks. metodikk, forsøksbetingelser eller statistiske analyser. Enkeltarbeidene gir også et bedre bilde av omfanget av arbeidet som ligger bak denne oppsummeringen, og sikkerheten i de konklusjonene som er trukket. Vi mener at dette kan være til god støtte ved bruken av rapportene.

Det er med glede vi gir denne oppsummeringen av de enkelte programmene, og retter en stor takk til alle som har bidratt til å gjøre dem vellykkede.

Eivin Røskaft  
direktør

# Referat

NINAs strategiske instituttprogrammer 1991-95: Landskapsøkologi. Sluttrapport. - NINA Temahefte 7: 1-64.

Mye av vår forvaltning og bruk av naturen er arealbasert, der inngrep knyttet til utbygninger og jord- og skogbruk har ført til nye romlige mønstre i landskapet og til endringer i områdenes kvaliteter. Slike endringer påvirker energistrømmer og stofftransport mellom de forskjellige delene av landskapet. Menneskets forhold til og opplevelse av landskapet er også avhengig av landskapets utforming. Landskapsøkologiske tilnæringer er derfor viktige for en økologisk basert forvaltning av norsk natur. Dette krever gode kunnskaper om hvordan habitatkvalitet, arealfordeling og utforming av landskapselementer påvirker landskapsbildet og artene. Dette forutsetter god landskapsøkologisk forståelse og gode kunnskaper om de aktuelle endringsprosessene.

Målet for instituttprogrammet har vært å framskaffe bedre kunnskaper om landskapets struktur og de endringsprosesser denne strukturen gjennomgår, samt hvordan landskapets struktur påvirker forekomst og spredning av planter og dyr. Hensikten har vært å bedre grunnlaget for arealforvaltning og arealbasert artsforvaltning. Forskningsprogrammet har fokusert på betydningen av marginalhabitater og restbiotoper, bl.a. med vekt på effekter av biotopfragmentering, betydningen av landskapsstrukturen for spredning og bestandsdynamikk hos dyr og planter, samt beskrivelse og modellering av romlige mønstre og prosesser. Disse problemstillingene har vært studert i flere prosjekter i forskjellige landskapstyper og med ulike organismegrupper.

I Norge utgjør boreale skoger viktige og karakteristiske biotoper med stor biologisk produksjon og mange ulike arter. Artsmangfoldet i boreale skoger består særlig av et stort antall arter av lavere planter (moser, lav og sopp) og av en rekke invertebrater fra mange ulike taksonomiske grupper. Det er særlig utviklingen av intensiv skogsdrift de siste 50 årene som utgjør den viktigste trusselen mot dette artsmangfoldet. Både skogsdriftens påvirkning på skogbestandenes egenskaper, f.eks. mengde og kvalitet av død ved, og på skoglandskapet utforming, spesielt mengde og fordeling av gammelskog, kan ha betydning for mange arter. Artsmangfoldet av karplanter, moser, lav og sopp i boreal skog er avhengig av ulike egenskaper i de enkelte skogbestand; områdenes næringsrikhet og bestandsklima og voksestedenes egenskaper (spesielt stokkenes råtegrad) har stor betydning for artsantallet og fordelingen av enkeltarter. Betydningen av egenskaper i det omgivende landskapet, spesielt fragmentering av gammelskog, var vanskelig å få skikkelig belyst i denne undersøkelsen, men ser ut til ha betydning for enkelte arter.

For mindre enn hundre år siden var seminaturlige slåtteeenger og beitemarker fortsatt vanlige i hele Europa. Antall og areal har imidlertid avtatt meget raskt, særlig de siste tiårene. Av norske slåtteeenger gjenstår det i dag bare spredte rester. Mange plante- og insektarter er knyttet til slike enger, og de har stor betydning for vårt biologiske mangfold. Det er derfor viktig både å ta vare på dem og å skjytte dem på en tilnærmet tradisjonell måte for å opprettholde deres artsmangfold. Fragmentering og isolering av de gjenværende slåtteeengene kan imidlertid gjøre det vanskelig å

opprettholde dem. De ulike planteartene vil, avhengig av sin livsstrategi, kunne få større eller mindre problemer med å overleve i små, isolerte populasjoner. Populasjonsundersøkelser av tre plantearter i slåtteeenger tyder på at grisøre og søstermariland kan ha problemer i små, isolerte populasjoner. Det er derfor viktig å bruke landskapsøkologisk kunnskap ved vern av gamle slåtteeenger og andre gamle kulturmarker. Den beste vernestrategien vil sannsynligvis være å verne helhetlige kulturlandskap med «gammeldags» struktur og mange små intakte slåtteeenger og andre seminaturlige kulturmarker.

Landskapsøkologisk tenkemåte er i liten utstrekning utviklet i forhold til pattedyr. Med utgangspunkt i landskapsøkologisk tilnæringsmåte og metapopulasjonsteori er to grevlingpopulasjoner studert i Sør-Trøndelag. Grevlingen viste en klar preferanse for bestemte biotoper ved valg av leveområde og hiplasser. I barskog levde grevlingene i små sosiale grupper av blandet kjønn og alder som forsvarte et felles leveområde, hvor fordelingen av rike meitemark-områder kunne forklare mye av variasjonen i territorienes størrelse. Dette var ikke tilfellet i det bynære Trondheimsområdet der høy dødelighet som følge av biltrafikk, trolig gav en ustabil sosial og romlig organisering av grevlingpopulasjonen. I byområdet fulgte grevlingene i stor grad faste transportveier langs seminaturlige kantsoner som f.eks. Nidelva. For øvrig synes ikke fragmenteringen av egnet grevlinghabitat å være kommet så langt i Trondheimsområdet at det representerer vesentlige spredningshinder for grevling. Tilgjengeligheten av egnede hiplasser er imidlertid begrenset.

Rådyr er blant de største pattedyrene i Norge som særlig er tilknyttet kulturlandskapet. Selv om rådyr kan bruke åpne områder som åker og eng til næringssøk, er det spesielt skogteiger, kantsoner og andre restbiotoper i jordbrukslandskapet som gir rådyr gode muligheter for skjul og for å finne næring. Når jordbrukslandskapet endrer seg, kan vi forvente at også rådyras bruk av landskapet vil endre seg. I denne undersøkelsen har vi vist at ulike elementer i kulturlandskapet påvirker rådyras sosiale organisering, deres valg av leveområder, predasjonsraten på kalvene og dyras stedbundethet. Landskapets fysiske utforming påvirker derfor i stor grad rådyras bestandsdynamikk. Gjennom raske tilpasninger av atferd kan imidlertid rådyra holde beiteeffektiviteten oppe og minimere predasjonsrisikoen under skiftende miljøforhold i ulike områder og til forskjellige årstider.

Vann er den faktor som etter istiden har hatt størst betydning for landskapets utforming. Vegetasjonen langs vann og vassdrag er ofte artsrik og spesiell, og slike overgangssoner mellom land og vann er viktige biotoper for mange dyrearter. På grunn av stabile fuktighetsforhold er produksjonen av organisk materiale stor. Mengde og kvalitet av dødt organisk materiale fra land som tilføres vannet, kan ha stor betydning for produksjonen i vann. Betydningen av ulike typer dødt løv for artssammensetning og mengde av bunndyr og krepsdyr i litoralsonen ble studert i innhegninger i en oligotrof innsjø. Tetthet av bunndyr økte etter tilsetting av dødt løv og mest for gammelt oreløv. Tettheten av krepsdyr var høyest for nytt oreløv. Endringer i artssammensetning varierte betydelig mellom ulike tilsetninger og viste ikke klare resultater. En velutviklet og variert kantvegetasjon langs næringsfattige vann med svakt utviklet vannvegetasjon har stor betydning som næringsgrunnlag for bunndyr.

Det er en økende bruk av naturverdidata i samfunnet samtidig som behandlingen av slike data blir mer og mer automatisk. Dette fører til en økt fare for systematiske feil knyttet til uklar bruk av kriterier for naturverdi. Vurdering av naturverdi vil alltid ha et element av subjektivitet ved seg. Kriteriesettene bør derfor i størst mulig grad være internt uavhengige og etterprøvbare. For en videre forståelse av aksepterte verdikriterier er det viktig å bedre rutineene for klassifikasjon og regionalisering. Innen geofagene er det særlig viktig å forbedre regionaliseringen av norske landformer og landskapstyper. Med utgangspunkt i geomorfometrisk analyse av den eksisterende høydedatabasen over Norge og tolkning av enkle avledete geomorfologiske parametre, er det påvist at denne høydedatabasen gir et godt utgangspunkt for en fornyet regionalisering. En slik landskapsmodellering vil videre være nyttig som datatilgang i ulike andre faganalyser knyttet til vegetasjon og dyreliv og som et sentralt element i tverrfaglige landskapsanalyser i ulike skalaer.

Det intensivt drevne jordbrukslandskapet har også et biologisk mangfold, i hovedsak knyttet til restarealer, for eksempel åkerholmer og kantsoner. Det er imidlertid en sterk grad av samtidig interaksjon mellom produksjonsarealer og restarealer. Et eksempel er spredning av nytte- og skadeinsekter fra restarealer til åkerarealer. Generelt er restarealene sentrale for å bevare et høyt mangfold av blomsterplanter, fugl og ulike grupper av insekter i jordbrukslandskapet. Det viktigste for dyr ser ut til å være restarealenes habitatkvalitet, både i form av ulike planter som næringsressurser, egnet habitatstruktur for skjul og reir/bol-plass eller gunstig mikroklima (varmt og solrikt). For en del arter har også landskapsstrukturen stor betydning. Kantsonenes utforming har mye å si for hvordan de virker som habitat og spredningskorridorer for dyr i jordbrukslandskapet. Fragmentering av restarealer kan føre til redusert arts mangfold og forekomst for noen arter. Varigheten av isolasjon kan være svært viktig; restarealer som har vært isolert lenge, hadde i mindre grad forekomster av enkelte sommerfuglarter enn restarealer som nylig var isolert. Enkle tiltak for habitatforbedring kan bidra mye til å øke arts mangfoldet. Dessuten er det viktig å ta vare på restarealer av god kvalitet som allerede finnes, og å bidra til spredningsmuligheter for artene i slike restarealer.

Emneord: landskap - geofag - botanikk - zoologi - ferskvann - terreng - landskapsstruktur - fragmentering - populasjonsdynamikk - atferd - arealbruk.

Lars Erikstad & Bror Jonsson, Norsk institutt for naturforskning, Dronningens gt 13, Postboks 736 Sentrum, N-0105 Oslo.

## Abstract

NINAs strategiske instituttprogrammer 1991-95: Landskapsøkologi. Sluttrapport. - NINA Temahefte 7: 1-64.

Much of our management and use of nature is area or site based. Landscape changes and habitat disturbances caused by urban and industrial development as well as agriculture and forestry have resulted in new landscape patterns and changes in site quality. Such changes influence energy flows and material transport between landscape elements. Man's perception and use of landscapes is also dependent on their spatial structure. A landscape ecological approach is therefore important for an ecologically-based management of Norwegian nature. This requires good knowledge of how habitat quality and distribution and shape of landscape elements influence population processes and landscape perception. A good understanding of temporal and spatial landscape ecological processes will then be necessary.

The aim of the institute programme has been to acquire a better understanding of how landscape structure and change affect the distribution and abundance of plants and animals. This knowledge is needed to improve the basis of landscape planning and site-based management. The research programme has focused on the role of marginal habitats and remnant biotopes with emphasis on the effects of habitat fragmentation and the importance of landscape structure for species dispersal and population dynamics in plants and animals. Quantification and modelling of spatial patterns and processes have been important tools in these investigations. These topics have been studied in several projects including different landscape types and with a focus on various organisms.

In Norway boreal forests represent important and characteristic biotopes with a high biological production and many different species. Biodiversity in boreal forests includes in particular a large number of species of lower plants (mosses, lichens, fungi) and a range of invertebrates from many different taxonomic groups. Especially the development of intensive forestry during the past 50 years represents a major threat to this species diversity. Effects of forestry on forest stand structure, e.g. amount and quality of dead wood, as well as on forest landscape structure, especially the amount and distribution of patches of old forest, have significance for many species. The species diversity of flowering plants, mosses, lichens and fungi were related to different forest stand characteristics; nutrient state and micro climate of the stands and properties of the substrate (particularly level of decay in dead logs) had great importance for both species number and distribution. The significance of properties of the wider forest landscape, particularly the fragmentation of old forest stands, was harder to assess properly in this study, but this appears to be important for some species.

Less than 100 years ago hay meadows and pastures were common throughout Europe. The number and total area of these habitats have drastically declined during recent decades. In Norway, traditional hay meadows are reduced to a few widely spread remnants. Many plant and insect species are tied to such meadows, and they have great importance for our biodiversity. Hence, it is

important to protect remaining meadows and to manage them in a traditional fashion to maintain their associated species. Fragmentation and isolation of remaining hay meadows can result in conservation problems in the long term. Dependent on their life-history strategies, plant species associated with hay meadows may have greater or lesser problems in surviving in small isolated populations. Investigation of three species indicates that this may be the case for *Hypochoeris maculata* and *Dactylorhiza sambucina*. Hence, landscape ecological knowledge should be used for the conservation of old hay meadows and other traditional cultural landscapes. The best conservation strategy will be to protect complete cultural landscapes with their traditional structure complete with many small intact hay meadows and other semi-natural biotopes.

Landscape ecological approaches have rarely been employed in studies of mammals. Taking a landscape ecological approach and drawing on metapopulation theory, two badger populations in Sør-Trøndelag county were studied. The badgers demonstrated a clear preference for selected biotopes for their home range and breeding sites. In conifer forests, badgers lived in small, social groups of mixed sex and age which defended a common home range. The distribution of areas rich in earthworms explained much of the variation in territory size. This pattern was different in the sub-urban area of Trondheim where high traffic mortality apparently led to an unstable social and spatial organisation of the badger population. Badgers tended to follow regular routes along seminatural linear biotopes in the urban area, e.g. along the river Nidelva. Generally, fragmentation of seminatural biotopes does not seem to have progressed so far in the Trondheim area that this constitutes a serious dispersal barrier for badgers. The availability of suitable denning sites is limited, however.

Roe deer are amongst the largest mammals in Norway associated with the cultural landscape. Although roe deer can use open areas such as crop fields and meadows for foraging, it is small woodlots, field margins and other remnant biotopes in the agricultural landscape that provide them with shelter and food. As landscapes change we can expect roe deer's use of the landscape to change as well. In this study we have shown that various elements in the agricultural landscape affect social organization, choice of home range, and site fidelity of roe deer, as well as the predation rate on calves. Hence, the physical structure of the landscape significantly influences the population dynamics of roe deer. Through rapid adjustments of its behaviour, roe deer may still maintain their feeding efficiency and minimize predation risk under variable environmental conditions in different sites and seasons.

Water is the factor of greatest significance for landscape development since the last ice age. Vegetation along waterways is often species-rich and special. The ecotone between water and land is an important habitat for many species. The production of organic material is high in this zone due to its elevated and stable humidity. The amount and quality of dead organic material flowing from the terrestrial to the aquatic environment may be important for the productivity in surface waters. The significance of amount and quality of dead leaves for the species assemblages and density of benthic fauna and crustaceans were studied in enclosure experiments in the littoral zone of an oligotrophic lake. The density of benthic fauna increased after addition of dead leaves, most for

old alder leaves. The density of crustaceans was highest for fresh alder leaves. Changes in species assemblages varied considerably among treatments and showed no clear pattern. A well-developed and varied vegetation along oligotrophic lakes with sparse water vegetation provides an important energy source for benthic fauna.

There is an increasing use of nature conservation data in society whilst the analysis of such data becomes more and more automated. This leads to an increased risk of incorporating systematic errors linked to unclear use of criteria for nature conservation values. Evaluation of nature conservation value always has an element of subjectivity. Criteria should therefore be independent and reproducible. To achieve a wider understanding of accepted evaluation criteria it is important to improve the routines for classification and regionalization. Within the geosciences it is especially important to improve the regionalization of Norwegian landforms and landscape types. Based on geomorphometric analysis of the existing elevational database for Norway, and interpretation of some simple derived geomorphological parameters, it is apparent that this database provides a good starting point for a new regionalization. Such landscape modelling will also be useful for the analysis of data on the distribution of vegetation and wildlife, thus providing the basis for an integrated landscape analysis at different scales.

Intensively managed agricultural landscapes also contribute to local and regional biodiversity, mainly tied to remnant biotopes such as field margins and patches of semi-natural vegetation. There is nevertheless a high degree of interaction between cropland and remnants, e.g., the dispersal of beneficial as well as harmful insects from field margins to crop fields. In general, remnant biotopes are essential for the maintenance of a high diversity of flowering plants, birds and insects on farmland. The habitat quality of the remnants, in the form of various plants for food, suitable habitat structure for nests as well as a beneficial micro climate, appears to be most important for animals. Landscape structure is also significant for some species. The vegetation of field margins is important for their function as habitats and dispersal corridors for animals in the agricultural landscape. Fragmentation of remnant biotopes may result in reduced species diversity and lower abundance for some species. The duration of isolation can be very important; remnant biotopes which have been isolated for a long period had lower incidence of some butterfly species than remnants which were isolated recently. Simple measures to improve habitat quality of remnant biotopes may have a significant beneficial effect on biodiversity. In addition, it is important to preserve remnant biotopes which already exist and to provide dispersal possibilities to them.

Key words: landscape - geoscience - botany - zoology - freshwater - topography - landscape structure - fragmentation - population dynamics - behaviour - land use.

## Forord

Etableringen av første generasjon av NINAs strategiske instituttprogrammer i 1991 skjedde etter initiativ fra Forskningsrådet og representerte en ny måte å organisere NINAs egeninitierte forskning på. Tidsfristen for å etablere disse programmene var forholdsvis kort, og programutviklingen falt i stor grad sammen med eller etter etablering av flere av prosjektene som ble tatt inn i programmene. Programmenes mål fungerte som en ramme for eksisterende prosjekter med visse fellestrekk.

Landskapsøkologiprogrammet (jf publikasjonen NINAs instituttprogrammer for perioden 1991-1995) har fokusert på problemstillinger knyttet til arealforvaltning i jordbruk, skogbruk og annen arealdisponering, både med fokus på endringer i landskapsmønstre og disse endringenes konsekvenser for dyr og planter. Faglig har programmet vært bygget opp rundt temaene: betydningen av fragmentering av restbiotoper, landskapsstrukturens betydning for spredning og populasjonsdynamikk hos dyr og planter, og modellering av mønstre og prosesser.

Landskapsøkologiprogrammet skulle opprinnelig inneholde 10 prosjekter, men ett av de foreslåtte prosjektene (sommerfugler i kulturlandskapet) har ikke latt seg finansiere. En del av dets problemstillinger er imidlertid dekket i et annet større, EU-finansiert prosjekt (Landeconet: landskapsøkologisk nettverk) som er tatt inn i programmet. Et nytt prosjekt om romlige aspekter hos jordbunnsorganismer på Svalbard (under Forskningsrådets Terrøksprogram) ble tatt inn halvveis i programperioden.

Flere av prosjektene har endret en del på sitt planlagte innhold, dels som følge av endring i faglige prioriteringer eller pga av metodiske problemer. Vanskeligheter med tilstrekkelig ekstern finansiering har for enkelte ført til revisjon av prosjektplaner. I noen grad har disse faglige endringene ført til at noe mindre vekt er lagt på rent landskapsøkologiske problemstillinger og sterkere fokus er rettet mot tradisjonell habitat- og populasjonsøkologi.

Av de 11 prosjektene i programmet har de fleste gått i regi av NINAs avd. for landskapsøkologi. To store prosjekter har imidlertid foregått ved NINAs avd. for terrestrisk økologi. Prosjektene har vært ledet av 8 forskjellige prosjektledere. Fem dr.gradsstudenter har vært tilknyttet programmets prosjekter, vesentlig med finansiering fra andre kilder; hittil har to av disse disputert.

Samtlige prosjekter, med unntak av jordbunnsøkologiprojektet på Svalbard, avgir sin sluttrapport her. Avslutning av jordbunnsøkologiprojektet har blitt utsatt. Fire av prosjektene med fokus på landskapsøkologiske problemstillinger knyttet til intensivt drevet jordbrukslandskap, har tematisk store fellestrekk og rapporteres under ett.

I programperioden 1991-95 var Erik Framstad koordinator fram til midten av 1993, mens Gary Fry har vært koordinator i siste halvdel av perioden.

Oslo, oktober 1997

Erik Framstad & Gary Fry  
Programkoordinatører





# Innhold

<b>Referat</b> .....	4	5.4 Rødrev og rådyr i kulturlandskapet.....	35
<b>Abstract</b> .....	5	5.5 Rågeitenes valg av leveområder i et kulturlandskap.....	36
<b>Forord</b> .....	7	5.6 Konklusjon.....	36
<b>1 Instituttprogrammet</b> .....	9	<b>6 Kantvegetasjon og litoralfauna: et innhegningsforsøk i Maridalsvannet</b> .....	37
<b>2 Planter i boreal skog - effekter av økologi og skogsdrift på arts mangfoldet</b> .....	11	6.1 Innledning.....	37
2.1 Innledning.....	11	6.2 Materiale og metoder.....	38
2.2 Artsfordeling og mangfold.....	12	6.3 Resultater.....	39
2.2.1 Artsantall og miljøvariabler.....	12	6.3.1 Bunndyr.....	39
2.2.2 Artenes fordeling og økologiske struktur.....	15	6.3.2 Krepser.....	40
2.3 Diskusjon.....	16	6.4 Diskusjon.....	41
2.3.1 Arts mangfoldets fordeling.....	16	6.5 Konklusjon.....	42
2.3.2 Arts mangfold og økologiske faktorer.....	17		
2.4 Konklusjon.....	18	<b>7 Geografisk landskapsanalyse</b> .....	43
<b>3 Biotopfragmenteringens betydning for norske slåtteeengers artssammensetning og dynamikk</b> .....	19	7.1 Innledning.....	43
3.1 Innledning.....	19	7.2 Naturverdi.....	44
3.2 Undersøkellesområde.....	20	7.3 Klassifisering og regionalisering.....	45
3.3 Polleneringsbiologi hos tre slåtteeengarter.....	20	7.4 Terrenganalyse.....	46
3.4 Genetisk variasjon og overlevelse i fragmenterte plantepopulasjoner.....	21	7.5 Grunnlag for flerfaglige analyser.....	48
3.5 Empiriske studier av isolerte plantepopulasjoner med ulik størrelse.....	21	7.6 Konklusjon.....	48
3.6 Er søstermarthånd en truet art i Norge?.....	22	<b>8 Biologisk mangfold på jordbruksmark - landskaps-økologiske perspektiver</b> .....	50
3.7 Landskapsøkologisk kunnskap er viktig.....	22	8.1 Introduksjon.....	50
<b>4 Økologi og populasjonsbiologi hos grevling; en landskapsøkologisk tilnærming</b> .....	23	8.2 Målsettinger.....	51
4.1 Innledning.....	23	8.2.1 Betydningen av spredningskorridorer for naturforvaltning og landbruk.....	51
4.2 Materiale og metode.....	25	8.2.2 Landeconet: landskapsøkologisk nettverk.....	51
4.3 Resultater.....	27	8.2.3 Kantvegetasjon.....	52
4.3.1 Næring.....	27	8.3 Metoder.....	52
4.3.2 Aktivitetsområder.....	27	8.4 Resultater.....	52
4.3.3 Habitatpreferanser.....	27	8.4.1 Restarealer, hva er det?.....	52
4.3.4 Hibruk.....	28	8.4.2 Kornåkrene, naturens fiender?.....	52
4.4 Diskusjon.....	29	8.4.3 Viktige økologiske funksjoner.....	53
4.4.1 Næring.....	29	8.4.4 Fuglehabitat.....	53
4.4.2 Aktivitetsområder.....	29	8.4.5 Habitat for planter i jordbruksområder: Åkerholmer og kanter.....	53
4.4.3 Habitatpreferanser.....	30	8.4.6 Insekthabitat.....	54
4.4.4 Hibruk.....	30	8.4.7 Lineære habitater, korridorer, barrierer eller både og?.....	56
4.4.5 Sosialt system.....	31	8.4.8 Oppsummering av resultatene.....	56
4.5 Landskapsøkologiske perspektiver.....	31	8.5 Diskusjon.....	57
<b>5 Rådyr i kulturlandskapet</b> .....	32	8.5.1 Landskapsøkologiens betydning for det biologiske mangfoldet og jordbruket.....	57
5.1 Innledning.....	32	8.5.2 Restaurering og nyskaping av habitat.....	58
5.2 Hva betyr landskapsendringer innenfor rådyrets leveområder?.....	33	8.6 Konklusjon.....	58
5.3 Hvordan kulturlandskapet påvirker rågeitenes sosiale organisering.....	34	<b>9 Litteratur</b> .....	59
		Vedlegg: Publikasjoner fra programmet.....	63

## 1

## Instituttprogrammet

Svært mye av vår forvaltning av naturen er arealbasert. Inngrep knyttet til utbygninger, jordbruk og skogbruk har ført til nye romlige mønstre og endringer i områdenes kvaliteter. Slike landskapsendringer påvirker utformingen av selve landskapet og de planter og dyr som er knyttet til det. Endringene påvirker energistrømmer og stofftransport mellom de forskjellige delene av landskapet.

Menneskets oppfatning, opplevelsesverdier og egen funksjonsnytte er også avhengig av landskapets utforming.

Landskaps-økologiske tilnærminger er viktige for en økologisk basert forvaltning av norsk natur.

Behovet for en økologisk fundert, bærekraftig forvaltning av våre arealer er nedfelt i flere offentlige utredninger (f.eks.

St.meld. nr 46 (1988-89) om Miljø og utvikling, NOU

1989:10 om Flersidig skogbruk, NOU 1991:2 om Norsk landbrukspolitikk, Nordisk minister-

råd 1992 om Kulturlandskap og jordbruk, Md T-863). Behov for bedre kunnskaper om slike forvaltningsproblemer har ført til etablering av ulike forskningsprogrammer i regi av Norges forskningsråd, på bl.a. skog, kulturlandskap og bruk av utmark.

Vår forvaltning av jordbruks- og skogbruksarealene har i betydelig grad ført til arealreduksjon og fragmentering av verdifulle biotoper av betydning for ville dyr og planter og for det generelle landskapsbildet. Moderne bestandsskogbruk har ført til en omfordeling av ulike suksjonsstadier og til en arealreduksjon og økende isolering av gjenværende naturskogrester. Samtidig er innholdet av «naturskogskvaliteter» i det øvrige skoglandskapet redusert. En endring av arealfordelingen med fragmentering av naturskog kan ha store effekter både på arter knyttet til arealtype som går tilbake og på de som øker. Negative effekter kan være knyttet til reduksjon av habitatkvalitet på det totale skogarealet, til arealreduksjon av naturskogrester eller til at restene med naturskog blir mer og mer isolert fra hverandre.

Det moderne, markedstilpassete jordbruket har ført til mer intensiv drift på produktive jordbruksarealer i lavlandet, mens



marginalt jordbruksareal tas ut av drift, både i lavlandet og spesielt i tungdrevne og klimatiske ugunstige områder i fjellet og i nordlige deler av landet. I lavlandet er de intensivt drevne dyrkingsarealene økt på bekostning av beitearealer og naturlige restbiotoper. Dette har ført til arealreduksjon og økende isolering av biotoper av stor verdi for ville dyr og planter. Ved bortfall av aktiv jordbruksdrift vil gjengroing skape tilsvarende problemer. Under marginal jordbruksdrift har arealer ofte høy verdi som leveområder for en rekke spesielle ville arter. Når disse gradvis gror igjen til skog får de gjerne en vanlig flora og fauna. De gjenværende restene av slikt marginalt habitat blir i regelen gradvis mer isolert.

Endringsprosessene i jordbruk og skogbruk fører til en omstrukturering av landskapet. Ulike arealtype, kantsoner og restbiotoper endres i mengde og kvalitet, og deres geografiske

relasjoner endres ved at innbyrdes avstander og forbindelseslinjer forandres. Generelt kan slike effekter av vår endrede arealbruk klassifiseres som:

- endringer i lokal habitatkvalitet, enten ved gradvise endringer eller ved total omgjøring fra en arealbrukstype til en annen
- endringer i den totale mengden av en gitt habitattype
- endringer i det romlige mønstret av landskapselementer:
  - forflytning av enhetenes romlige plassering,
  - endringer i størrelsen på enhetene,
  - endringer i den romlige utformingen (infrastrukturen) av landskapselementene.

En tilfredsstillende forvaltning av selve landskapet og artene der, avhenger i stor grad av god forståelse av hvordan habitatkvalitet, arealfordeling og utforming av landskapselementer påvirker landskapsbildet og artene. En hensiktsmessig forvaltning og skjøtsel av landskapet og dets arter forutsetter landskapsøkologisk forståelse og gode kunnskaper om endringsprosesser i landskapet.

Overordnede mål for instituttprogrammet har vært å framskaffe bedre kunnskaper om

- landskapets romlige struktur og de endringsprosesser denne strukturen gjennomgår. Dette inkluderer kvalitative og kvantitative beskrivelser av landskapsmønstre og modellering av romlige mønstre og prosesser
- hvordan landskapets struktur påvirker forekomsten av planter og dyr, deres spredning og antallsmessige forekomst.

Hensikten har vært å bedre grunnlaget for arealforvaltning og arealbasert artsforvaltning.

Forskningsprogrammet har fokusert på følgende temaer:

- betydningen av marginalhabitater og restbiotoper, bl.a. med vekt på effekter av biotopfragmentering
- betydningen av landskapsstrukturen for spredning og bestandsdynamikk hos dyr og planter
- beskrivelse og modellering av romlige mønstre og prosesser, særlig innrettet mot forståelse av hvordan dette virker når landskapet betraktes ut fra forskjellig geografisk skala.

Flere av programmets prosjekter belyser landskapsstrukturens betydning for planter og dyr i jordbrukslandskapet. Dette gjelder

både problemstillinger knyttet til fragmentering av restbiotoper og betydningen av jordbrukslandskapet infrastruktur av kantsoner og restbiotoper for arters forekomst og spredning. Både planter i rester av slåtteenger i landskap under gjengroing og insekter i restbiotoper i intensivt drevet jordbrukslandskap, er studert for å belyse effektene av biotopoppdeling. Betydningen av landskapsstrukturen for forekomst, spredning og i en viss grad arters antallsmessige suksess er studert for utvalgte fugler, insekter og rådyr i jordbrukslandskap og for grevling i et bynært landskap. Karplanter, moser, lav og sopp i boreal skog er studert for å klarlegge betydningen av lokale økologiske og skogbruksmessige faktorer i forhold til landskapsstrukturen. Ulike beskrivelser av romlige mønstre er hovedsakelig studert for landskapsmønstre og strukturer på noe mindre geografisk skala. Slike problemstillinger er imidlertid også berørt på finere landskapskala i prosjektene på insekter i intensivt drevet jordbrukslandskap.

Samlet belyser programmet i særlig grad landskapsstrukturens betydning for ulike organismer knyttet til jordbrukslandskapet. Også for boreal skog bidrar programmet med ny kunnskap om viktige faktorer for bevaring av planter. Metodene som er utviklet for å beskrive landskapsmønstre kan brukes til å analysere og presentere komplekse landskapsmønstre i en forvaltningsammenheng.

## 2

# Planter i boreal skog - effekter av økologi og skogsdrift på artsmangfoldet

Erik Framstad, Egil Bendiksen, Kjell Ivar Flatberg, Arne Frisvoll, Håkon Holien, Klaus Høiland, Tommy Prestø og Dag Svalastog

*I Norge utgjør boreale skoger viktige og karakteristiske biotoper med stor biologisk produksjon og mange ulike arter. I forbindelse med Rio-konvensjonen har det blitt økt internasjonalt fokus på bevaring og bærekraftig bruk av biologisk mangfold og på truslene mot dette mangfoldet. I de boreale skogene i Norge består artsmangfoldet særlig av et stort antall arter av lavere planter (moser, lav og sopp) og av en rekke invertebrater fra mange ulike taksonomiske grupper. I våre boreale skoger er det særlig utviklingen av intensiv skogsdrift de siste 50 årene som utgjør den viktigste trusselen mot dette artsmangfoldet. Både skogsdriftens påvirkning på skogbestandenes egenskaper, f.eks. mengde og kvalitet av død ved, og på skoglandskapets utforming, spesielt mengde og fordeling av gammelskog, kan ha betydning for mange arter. Vi mangler imidlertid fremdeles tilfredsstillende kunnskaper om konsekvensene av slik påvirkning for å ta vare på artsmangfoldet i skog. Her skal vi se nærmere på hvordan artsmangfoldet av karplanter, moser, lav og sopp henger sammen med ulike egenskaper i de enkelte skogbestand og i det omgivende landskapet, egenskaper som er forment både av naturgitte forhold og av skogsdrift.*

## 2.1 Innledning

Den boreale barskogen i nordlige områder dekker store arealer og inneholder karakteristiske arter, samfunn og økosystemer som varierer over de ulike delene av barskogsbeltet (Persson 1980). Forskjellige ressurser i boreale skoger har i lang tid vært utnyttet av mennesker. I løpet av de siste 500 årene har omfanget av skogsdrift for utnyttelse av tømmerressursene økt betydelig. Særlig de siste 50 årene har bestandsskogbruket ført til mer intensiv drift med konsekvenser for hele landskapsbildet. Omfanget og intensiteten i skogsdriften kan medføre store konsekvenser for artsmangfoldet i skogen.

De boreale skogene i Fennoskandia har fremdeles bevart et mer naturnært preg enn skog i andre deler av Europa. Likevel er også disse skogene blitt hardere utnyttet ved bruk av moderne driftsmetoder over store arealer. Moderne bestandsskogbruk er identifisert som en viktig trussel mot flere sider ved artsmangfoldet i boreale skoger i Fennoskandia. Dette gjelder spesielt for invertebrater, moser, lav, sopp og en del karakteristiske og/eller artsrike økosystemer (se f.eks., Ingelög 1984, Rassi & Väisänen 1987, Hansson 1992, Bendiksen 1994, Berg et al. 1994).



Effektene av bestandsskogbruket virker hovedsakelig gjennom ulike kultiveringstiltak ved etablering og tynning av skog, ved snauhogst av hele bestand og ved drastisk nedkorting av den naturlige omløpstiden ved sluttavvirkning. Denne driftsformen reduserer mengden av gammelskog. Den fører til endringer i mikroklimaet i skogen og til reduksjon av viktige habitatkarakteristika som død ved, gamle, store trær, og variasjonen i bestandsstrukturen. Etter som den nåværende driftsmodellen anvendes over store områder, blir landskapseffekter som fragmentering av gammelskog stadig viktigere.

Disse effektene av moderne skogsdrift kan grupperes som:

- endringer i lokale miljøforhold, som forekomsten av egnet substrat og mikroklima i det enkelte skogbestand
- endringer i gradienter mellom gammelskogsrester og deres omgivelser, som kanteffekter og arealeffekter
- forandringer i landskapsstrukturen og den romlige fordelingen av ulike skogbestand

For å belyse slike problemstillinger har NINA i samarbeid med Vitenskapsmuseet ved Norges Teknisk-Naturvitenskapelige Universitet studert planters fordeling i boreal skog. Arbeidet er finansiert av NINA, Norges forskningsråd og Norges Teknisk-Naturvitenskapelige Universitet. I dette prosjektet har vi undersøkt hvordan lokale miljøforhold knyttet til det enkelte skogbestand, egenskaper knyttet til skogsdrift, og tilstanden på omgivende areal henger sammen med fordeling, forekomst og arts mangfold for karplanter, moser, lav og sopp i boreal barskog. Undersøkelsen er basert på analyse av mønstre i arters forekomst i et antall lokale, avgrensete skogteiger (kalt analyseområder) i et relativt oseanisk (Urvatnet) og et mer kontinentalt (Hirkjølen) preget område.

Her skal vi spesielt vise hvordan det totale arts mangfoldet for karplanter, moser, lav og sopp varierer i boreal skog. Vekten er lagt på å studere hovedmønsteret for forekomsten til de ulike artsgruppene, med spesielt fokus på arts mangfoldet. Detaljerte analyser av betydningen av økologiske faktorer på substrat- og områdenivå for fordelingen av artene i de ulike gruppene er publisert i Høiland & Bendiksen (in press), Bendiksen & Høiland (in press), Frisvoll (in press), Frisvoll & Prestø (1996), Prestø (in prep. a,b), Holien (1996, in press) og Framstad et al. (1995).

## 2.2 Artsfordeling og mangfold

Forekomsten av karplanter, moser, lav og utvalgte sopparter i boreal barskog i forhold til lokale miljøforhold, skogbrukeffekter og landskapsstruktur ble studert i 116 (Urvatnet) og 38 (Hirkjølen) utvalgte skogteiger (analyseområder). Urvatnet ligger i Sør-Trøndelag, i mellomboreal sone, 100-430 m o.h., med suboseanisk klima. Hirkjølen ligger i Hedmark/Oppland, i nordboreal sone, 615-890 m o.h., med kontinentalt klima. De ulike analyseområdene ved Urvatnet varierte noe i høyde over havet, skogstruktur og arealdekning. De fleste analyseområdene var i blåbær- eller småbregneskog, men noen var også i rikere skogtyper. Analyseområdene på Hirkjølen var i mindre variert, eldre, lavere, mer glissen og fattigere skog enn ved Urvatnet. Data fra Urvatnet og Hirkjølen ble analysert hver for seg. Planteartene ble registrert innen standard enheter (karplanter og moser i terreng- et i 10x10m-ruter, moser og sopp på 5 utvalgte råtestokker, lav

på 4 utvalgte grantrær). Arter av karplanter, moser og lav ble også registrert i hele analyseområdet. Studieområdene og metodene som er anvendt, er nærmere beskrevet av Framstad et al. (1995).

Artsantallene pr analyseområde for karplanter og moser er basert på totale artsantall fra hele analyseområdet. For lav og sopp er derimot artantallet pr analyseområde kun basert på detaljerte registreringer på henholdsvis levende gran og liggende døde stokker av gran. Artsregistreringer for hele analyseområdet, som for karplanter og moser, gir et riktigere bilde av arts mangfoldet i hvert analyseområde, men vil være forholdsvis subjektive og avhenge av innsatsen i hvert område. Kvantitative registreringer i ruter og på stokker gir sammenlignbare artsantall for de ulike analyseområdene, men disse tallene vil bare omfatte en del av alle artene som forekommer i hvert analyseområde.

Vi har ikke kvantifisert den relative innsatsen i hvert analyseområde, men antar at den er sammenlignbar pr arealenhet og i forhold til habitatkompleksiteten. Innsatsen bør gi omtrent samme sannsynlighet for å oppdage en gitt art i de ulike områdene. Områdene er av svært ulik størrelse (fra 0,12 til vel 9 ha), og artsantallet øker vanligvis med arealet som undersøkes (Krebs 1993). I dette materialet viser imidlertid analyseområdenes areal ingen signifikante sammenhenger med antall registrerte arter for de ulike taksonomiske gruppene. I det følgende benytter vi derfor de registrerte artsantallene for hvert analyseområde.

### 2.2.1 Artsantall og miljøvariabler

Det ble i alt registrert 247 arter av karplanter, 285 arter av moser, 134 arter av lav på grantrær og 140 arter av sopp på råtestokker av gran i de 116 undersøkte analyseområdene ved Urvatnet (jf **tabell 2.1**). På Hirkjølen var de tilsvarende tallene i de 38 analyseområdene 167, 167, 89 og 115 arter (**tabell 2.1**). Det var signifikant færre arter pr analyseområde for karplanter (hhv 50 og 60) og ulike mosegrupper (hhv 50 og 70 for moser totalt) på Hirkjølen enn ved Urvatnet. Det var derimot signifikant flere arter pr område for sopp (hhv 15 og 11) på Hirkjølen enn ved Urvatnet. For lav var det ingen forskjell i antall arter pr analyseområde (44 i begge områdene). Artenes fordeling mellom analyseområder ved Urvatnet var skjev (**figur 2.1**). Et flertall av artene i alle grupper ble bare funnet i inntil 1/5 av analyseområdene (52 % for lav, 62-68 % for karplanter og ulike mosegrupper, 91 % for sopp). Den meget skjeve fordelingen for sopp indikerer at de fleste artene forekom svært sjelden i materialet. Det var stor grad av samvariasjon i antall arter mellom ulike mosegrupper både ved Urvatnet og på Hirkjølen (**tabell 2.1**) og forholdsvis stort samsvar mellom moser og karplanter ved Urvatnet. For de ulike gruppene var det ellers få signifikante korrelasjoner mellom artsantallene fra de forskjellige analyseområdene.

Hvis vi skal kunne forstå hvordan arts mangfoldet varierer med økologiske forhold, må vi forsøke å knytte variasjon i arts mangfold til økologiske forhold på stedet og i det omgivende landskapet. Basert på registreringer av ulike grupper av plantearter og forskjellige miljøvariabler i de 116 analyseområdene ved Urvatnet og de 38 analyseområdene på Hirkjølen har vi analysert slike sammenhenger.

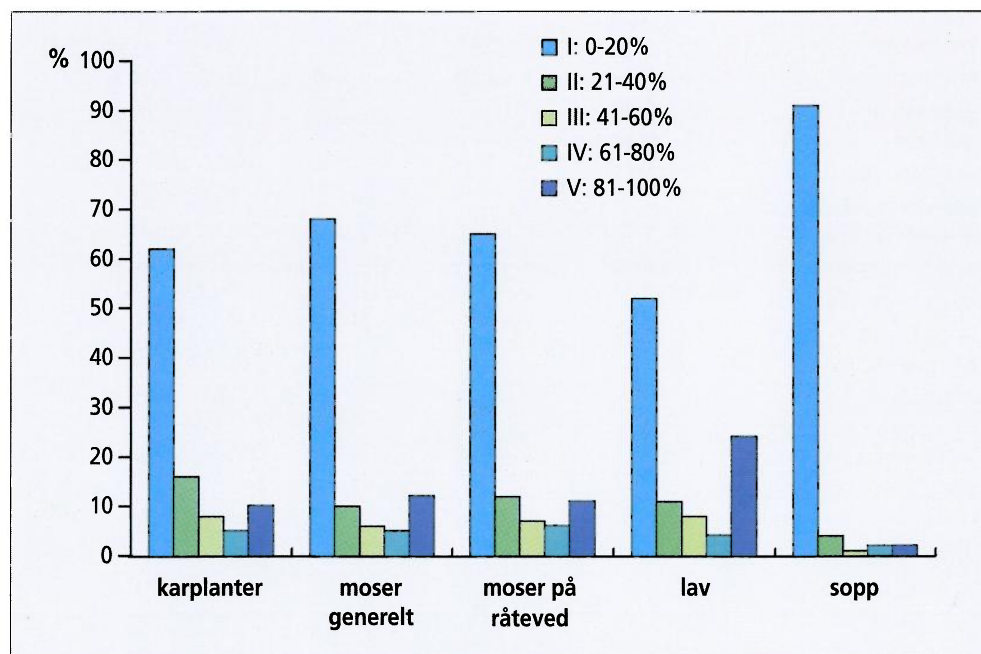
**Tabell 2.1.** Totalt artsantall registrert i Urvatnet og Hirkjølen og samvariasjon i artsantall pr analyseområde for de ulike taksonomiske gruppene (Pearson korrelasjonskoeffisienter,  $p < 0,05$ ). Korrelasjonskoeffisientene er basert på alle tilgjengelige undersøkte analyseområder. For karplanter og moser (generelt og på råteved) er totale artsantall pr analyseområde brukt, mens artsantall for lav og sopp er basert på hhv analyserte grantrær og råtestokker. - Total species recorded at Urvatnet and Hirkjølen and correlation between number of species per plot for different taxonomic groups (Pearson correlation coefficient,  $p < 0.05$ ). Correlation coefficients are based on all available studied plots. For vascular plants and bryophytes the total number of species per sample is used. For lichens and fungi the number of species per spruce tree or dead log is used.

<b>Urvatn</b>							
	karplanter	bladmoser	levermoser	alle moser	alle moser på råteved	lav	sopp
antall arter totalt	247	189	96	285	187	134	140
karplanter	1,00						
bladmoser	0,51	1,00					
levermoser	0,41	0,72	1,00				
alle moser	0,51	0,96	0,88	1,00			
alle moser på råteved	0,30	0,60	0,73	0,69	1,00		
lav						1,00	
sopp							1,00

<b>Hirkjølen</b>							
	karplanter	bladmoser	levermoser	alle moser	alle moser på råteved	lav	sopp
antall arter totalt	167	116	51	167	107	89	115
karplanter	1,00						
bladmoser		1,00					
levermoser		0,67	1,00				
alle moser		0,95	0,87	1,00			
alle moser på råteved		0,58	0,64	0,66	1,00		
lav						1,00	
sopp		-0,54		-0,47			1,00

**Figur 2.1**  
Frekvensfordeling (%) av registrerte arter i analyseområder i Urvatn-området, fordelt på konstansklasser for ulike taksonomiske grupper. - Frequency (%) of recorded plants in the study area classified by constancy classes for different taxonomic groups.



## Karplanter

Artsmangfoldet for karplanter er høyest i lite hogstpåvirket, moden, litt åpen skog. For Urvatnet ser vi dette av positive korrelasjoner med variabler som generelt indikerer gunstige mikrohabitat eller mikroklima, forekomst av moden skog, og mengde av moden skog i omgivende områder (**tabell 2.2**). Negative korrelasjoner for antall stubber og gran pr ha og for mengde av omgivende areal i hogstklasse 1-3 reflekterer det samme forholdet. For Hirkjølen var det få klare sammenhenger, med unntak av signifikant korrelasjon med målt lengde av bekker ( $r = 0,48$ ,  $p < 0,01$ ). Ellers var det en positiv sammenheng for grunnflatesummen av døde bartrær ( $r = 0,32$ ) og en negativ sammenheng for antall bjørk pr ha ( $r = -0,40$ ).

Ved Urvatnet var det signifikante forskjeller mellom antall karplanter i de ulike vegetasjons- og habitattypene (**figur 2.2**) og for de ulike hogstklassene (**figur 2.3**). Som ventet hadde blåbærskog lavest artsantall, mens lågurtskog og storbregne/høgstaudeskog

hadde høyest. For de ulike hogstklassene var antall karplanter lavest i hogstklasse 3 og ellers forholdsvis likt for kategoriene av moden skog (hogstklasse 4-5). Høye artsantall for et fåtall områder med lavproduktiv skog (tresatt impediment) i bergskrenter og bekkeløfter skyldes at disse byr på rike og varierte mikrohabitat, hovedsakelig i Urvatnet naturreservat. Analyseområdene på Hirkjølen besto stort sett av hogstmoden blåbærskog. Det var ingen signifikant forskjell i antall karplantearter mellom de ulike hogstklassene. Tendensen for ulike vegetasjonstyper var imidlertid som ventet, med flest arter i rike typer.

## Moser

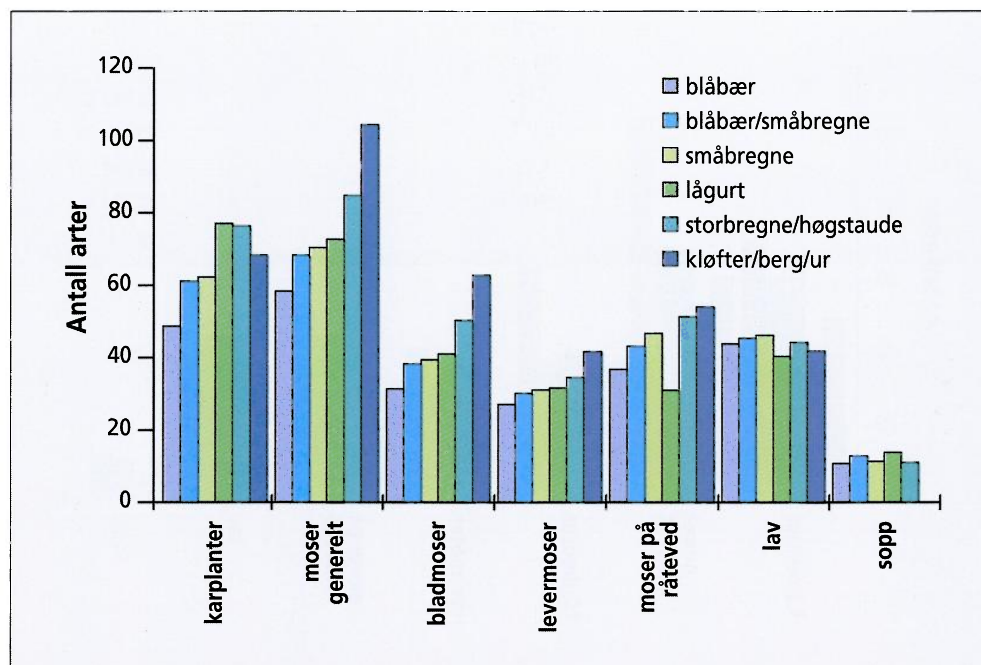
Det var mange signifikante korrelasjoner mellom artsantall av ulike grupper av moser og miljøvariabler, særlig for levermoser og moser på råteved (**tabell 2.2**). Artsmangfoldet økte med terrengets hellingsgrad, bekkelengde, kløftlengde/areal, areal med berg, antall råtestokker av bartrær og areal med vann og vassdrag i omgivelsene. Det avtok med graden av soleksponering. Arts-

**Tabell 2.2.** Samvariasjon mellom artsantall pr analyseområde for ulike taksonomiske grupper og miljøvariabler i Urvatnet (Pearson korrelasjonskoeffisienter,  $p < 0,01$ ). For karplanter og moser (generelt og på råteved) er totalt artantall pr analyseområde brukt, mens artsantall for lav og sopp er basert på hhv analyserte grantrær og råtestokker. - Correlation between number of species per site and environmental variables for different taxonomic groups at Urvatnet (Pearson correlation coefficient,  $p < 0.01$ ). For vascular plants and bryophytes the total number of species per sample is used. For lichens and fungi the number of species per spruce tree or dead log is used.

	karplanter	bladmoser	levermoser	alle moser	alle moser på råteved	lav	sopp
høyde over havet	0,28		0,41	0,29			
soleksponering			-0,24		-0,32		
helling		0,52	0,51	0,55	0,39		
bekkelengde	0,31				0,31		
kløft lengde/areal			0,25				
areal med berg		0,46	0,32	0,44			
bestandsalder			0,28				
bestands-dbh	0,30	0,30	0,32	0,33	0,44	0,28	
bestandshøyde	0,28		0,34	0,24	0,39		
ant. bartrelæger			0,24		0,29		
ant. stubber	-0,34	-0,47	-0,37	-0,47			
kronedekning		-0,33		-0,30			
ant. gran/ha	-0,33	-0,38	-0,29	-0,37	-0,25		
gran høyde	0,28				0,33		
gran dbh	0,30				0,33		
ant. bjørk/ha					-0,26		
ant. andre lauvtrær/ha							
omgivende areal i hogstklasse 4+5	0,26		0,41	0,29	0,35		
omgivende areal i hogstklasse 3	-0,40						-0,29
omgivende areal i hogstklasse 1+2		-0,28	-0,39	-0,34	-0,39		
omgivende areal på middels bonitet	-0,31	-0,38		-0,32			
omgivende areal på lav bonitet	0,31						
omgivende areal av vann og elver/bekker		0,35	0,30	0,35			

**Figur 2.2**

Gjennomsnittlige artsantall for ulike artsgrupper i undersøkte analyseområder i Urvatnet studieområde, fordelt på vegetasjons/habitattyper og ordnet etter økende næringsrikhet. - Mean number of species for different species groups in the study plots in the Urvatnet study area classified by vegetation/habitat type and in order of increasing nutrient status.



mangfoldet økte også med høyde og diameter for skogbestandet, mengden av hogstklasse 4-5 i omgivelsene, og avtok med antall stubber, kronedekke, antall grantrær/ha, areal med hogstklasse 1-2 i omgivelsene. Som for karplanter var det positiv sammenheng mellom antall mosearter og høyde over havet, mens antall bladmoser var negativt relatert til areal på middels bonitet i omgivelsene. Begge faktorer er trolig koblet til omfanget av tidligere hogst. For Hirkjølen var sammenhengene mellom antall mosearter og miljøvariabler lignende, men ikke så utpreget som for Urvatnet (Framstad et al. 1995).

Ved Urvatnet økte artsantallet for moser med økende næringstilgang for de forskjellige vegetasjons/habitattypene (**figur 2.2**). Blåbærskogen hadde færrest arter, mens høgstaude/storbregneskogen hadde et høyt antall arter. Artsantallet var høyest i kløfter, berg og urer. For ulike hogstklasser (**figur 2.3**) var det flest arter i områder med tilsvarende mikrohabitater (klassifisert som tresatt impediment). Artsantallene varierte lite mellom de ulike kategoriene av moden skog (hogstklasse 4 og 5). Utvalget av undersøkte analyseområder på Hirkjølen ga ikke grunnlag for å belyse variasjonen i artsmangfoldet av moser for de ulike vegetasjonstypene og hogstklassene.

### Lav

For lav var det kun én signifikant korrelasjon mellom artsantall og de undersøkte miljøvariablene ved Urvatnet (gjennomsnittlig bestandsdiameter) (**tabell 2.2**). Det var positive korrelasjoner mellom artsantallet for lav og høyde over havet, lengde av bekker, diameter av gran, høyde av furu og mengde av hogstklasse 4-5 i omgivelsene ( $r = 0,22 - 0,27$ ). Det er således en svak sammenheng mellom artsmangfoldet for lav og moden skog med store trær. For materialet fra Hirkjølen var det andre miljøvariabler som var korrelert med artsantallet for lav (antall stubber,  $r = -0,42$ ; antall furu/ha,  $r = 0,40$ ; antall døde bartrær/ha,  $r = 0,40$ ). Dette reflekterer dels egenskaper ved lite hogstpåvirket skog.

Fordelingen av antall lavararter på områder i ulike vegetasjons- og habitattyper (**figur 2.2**) og hogstklasser (**figur 2.3**) ved Urvatnet

var nesten like. Merk for øvrig at lav ikke kunne registreres på standard måte for hogstklassene 2 og 3 og er derfor ikke tatt med for disse klassene. For Hirkjølen var det heller ingen signifikante forskjeller i artsantallet for lav i ulike vegetasjons- og habitattyper eller hogstklasser.

### Sopp

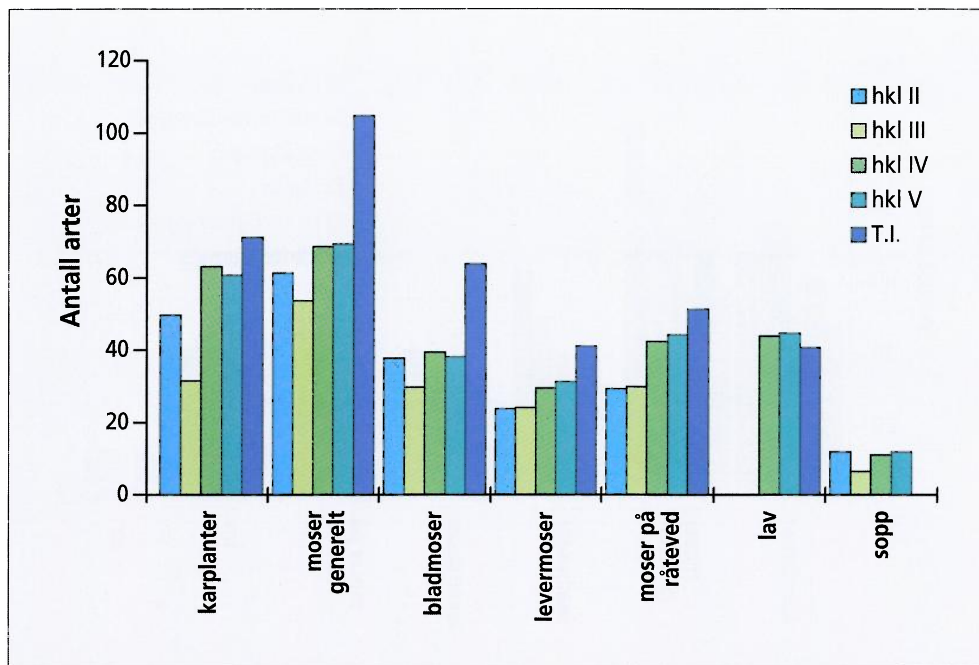
Mønsteret for sopp ligner det for lav. Det var bare svake sammenhenger mellom registrert artsantall og de undersøkte miljøvariablene i analyseområdene ved Urvatnet (**tabell 2.2**). Det er en signifikant negativ korrelasjon mellom artsantallet og mengden skog i hogstklasse 3 i omgivende områder. Det var videre positive korrelasjoner mellom antall sopparter og høyde over havet, kløftlengde/areal, bestandsalder og -diameter og granhøyde ( $r = 0,22 - 0,25$ ). Dette er sammenhenger som vi også fant for flere av de andre gruppene, og som dels indikerer en sammenheng mellom artsantallet for sopp og storvokst, moden skog. For Hirkjølen var korrelasjonsmønsteret annerledes, med negative korrelasjoner for areal av blokker og antall blokker (hhv  $r = -0,44$ ,  $r = -0,48$ ) og for vegetasjonsdekning mot vest ( $r = -0,55$ ), og positiv korrelasjon for antall furu/ha ( $r = 0,47$ ). Antall sopparter pr analyseområde for ulike vegetasjons/habitattyper og hogstklasser viser ingen signifikante forskjeller for verken Urvatnet (**figur 2.2** og **2.3**) eller Hirkjølen.

### 2.2.2 Artenes fordeling og økologisk struktur

Ovenfor har vi vist hvordan antall arter av karplanter, moser, lav og sopp varierer i analyseområdene. Artsmangfoldet består av en rekke enkeltarter som varierer mye i livshistorie, spredningsøkologi og habitatkrav. De ulike artene vil i stor grad svare forskjellig på endringer i økologiske og skoglige forhold, også slike som skyldes driften av skogen.

Et mer presist uttrykk for artenes respons på miljøforholdene kan beskrives ved ordinasjonsanalyser. Slike analyser er gjort i stor detalj for de ulike taksonomiske gruppene i dette materialet og er





**Figur 2.3**

Gjennomsnittlige artsantall for ulike artsgrupper i undersøkte analyseområder i Urvatnet studieområde, fordelt på hogstklasser (hkl). Hogstklassene er stort sett ordnet etter økende hogstmodenhet, med unntak for tresatt impediment (T.I.) som er uproduktiv skog med antatt lite hogstinngrep. - Mean number of species for different species groups in the study plots in the Urvatnet study area classified by growth classes (hkl). Growth classes are arranged mainly by maturity towards harvesting except in the case of T.I. which is rocky ground with sparse trees with little history of forestry.

rapportert annet sted (se referanser i innledningen). Samtlige av ordinasjonsanalysene her er basert på Detrended Correspondence Analysis (DCA) (ter Braak 1986, Jongman et al. 1987, Økland 1990).

Resultatene av ordinasjonsanalysene viser i hovedsak at miljøfaktorer som har betydning for det totale artsmangfoldet i hver gruppe (karplanter, moser, lav og sopp) også er viktig for hvordan artene fordeler seg. Fordelingen av karplanter og moser generelt er nær knyttet til miljøvariabler for områdenes næringsrikhet og mikroklima, men her har råtestokkenes egenskaper (råtegrad, størrelse) også stor betydning. Sopp på råtestokker ser ut til å fordele seg nesten utelukkende ut fra stokkenes egenskaper. Analysene for lav er vanskeligere å tolke, men artsfordelingen reflekterer i noen grad egenskaper som indikerer noe om skogens modenhet.

## 2.3 Diskusjon

### 2.3.1 Artsmangfoldets fordeling

Arter forekomst i ulike områder skyldes en kombinasjon av artenes antallsmessige forekomst og spredningsøkologiske egenskaper, deres habitatkrav, områdenes miljøtilstand (ved ulike tidspunkter), egenskaper ved landskapet omkring samt tilfeldig variasjon.

Karplanter og moser har alle nokså likartete fordelinger mellom analyseområdene ved Urvatnet (**figur 2.1, tabell 2.1**). Dette tyder på at minst 2/3 av disse artene er forholdsvis uvanlige i området fordi de bare finnes i relativt få analyseområder. Alternativt kan artene være vanskelige å finne med vår metodikk, men dette er mindre sannsynlig siden vi har søkt spesielt i hvert analyseområde for å registrere alle relevante karplanter og mosearter. Videre synes alle disse gruppene å ha ganske like fordelingsegenskaper. Sammenfallende fordelingsmønstre for disse gruppene kan derfor skyldes at de har nokså lik variasjon i spredningsøkologi og habitatkrav.

Sopp er registrert på de samme substrattypene som moser på råteved. Imidlertid viste soppene et helt annet fordelingsmønster (jf **figur 2.1, tabell 2.1**), der hele 96 % av artene bare forekommer på inntil 20 % av råtestokkene, mens det tilsvarende tallet for moser på råteved var 84 %. Gjennomsnittlig antall sopparter pr analyseområde var betydelig lavere enn for moser på råteved (42,7 og 11,3 arter for hhv moser på råteved og sopp ved Urvatnet). Høiland & Bendiksen (in press) har vist at antall sopparter på nedbrutte stokker kan variere mye fra stakk til stakk. Soppene registrert i dette materialet, har derfor enten en annen spredningsøkologi enn de øvrige gruppene eller så gir soppenes variable utvikling av fruktlegemer inntrykk av en slik avvikende fordeling. Vedboende sopp har generelt en variert spredningsøkologi, fra lokal spredning med rhizomorfstrenger til langveis vindspredning av sporer. Spredning til nye egnede substrater for artene i dette materialet kan være betinget av enten spredning over lengre distanser, korte perioder med mulighet for etablering eller stor grad av tilfeldighet i forekomst eller utvikling av fruktlegemer.

Lav på grantrær representerer en gruppe arter som er registrert på en spesiell måte i forhold til de andre taksonomiske gruppene. Antall arter i detaljregistreringene ved Urvatnet er sammenlignbare for lav (122), sopp (140) og moser på råteved (152), men lavene viser andre fordelingsmønstre enn de øvrige gruppene. En større andel av artene er representert i flere av analyseområdene (**figur 2.1**) og samtidig er det et jevnere antall arter pr analyseområde. Siden lavene er registrert på en annen måte enn de øvrige artsgruppene, kan vi ikke skille mellom forklaringer basert på ulike registreringsmetoder og på forskjeller i artsgruppens spredningsøkologi. Imidlertid kan det være at et relativt enhetlig substrat som store grantrær gir et avgrenset, men relativt høyt antall av mulige arter. Disse artene kan ha en spesiell, felles spredningsøkologi som gir en jevn artsfordeling. Alternativt kan det spesielle habitatet på gran være så stabilt og forutsigbart at artssamfunn og artsantall blir ganske likt. Ifølge Holien (in press) har greiner av grantrær omtrent dobbelt så mange arter pr tre (21,8) som stammer (10,1) og stammebasis (11,9), men både greiner og stammebasis har omtrent det samme artsantallet. Det er med andre ord

artene på greiner og stammer som reflekterer denne stabiliteten, mens arter på stammebasis varierer i større grad mellom forskjellige trær og områder. Arter på stammebasis ser derfor ut til å ha visse fellestrekk med arter knyttet til skogbunnen, der variasjon i mikrohabitatet har større betydning for artenes forekomst.

### 2.3.2 Artsmangfold og økologiske faktorer

#### Karplanter og moser

Selv om det er noen forskjeller mellom karplanter og moser, viser hovedmønsteret at høyt artsomangfold er knyttet til næringsrike vegetasjonstyper, typer med variert mikrohabitat og moden, storvokst skog (jf **tabell 2.1**, **figur 2.2** og **2.3**). For de ulike gruppene av moser er det i tillegg klare sammenhenger mellom artsomangfoldet og en del variabler som mengde berg, bekkelengde, kløftlengde, antall råtestokker av bartrær. Et par variabler som indikerer hogstpåvirkning eller ungskog (antall stubber, antall gran og til dels antall bjørk pr ha), er negativt relatert til artsomangfoldet av karplanter og moser. Også arealbruken i omgivelsene til analyseområdene kan ha betydning for artsomangfoldet av karplanter og moser, i det mengde skog i eldre hogstklasser er positivt korrelert, mens mengde flater og ungskog er negativt korrelert til dette. For moser ser det ut til å være positiv sammenheng mellom artsomangfoldet og mengden av vann og vassdrag i omgivelsene. Fordelingen av de enkelte artene av karplanter og moser i forhold til de undersøkte miljøvariablene bekrefter i store trekk mønsteret som er beskrevet over. For moser på råteved er imidlertid råtestokkenes egenskaper viktigere enn skogbestandets som strukturerende faktor for artene (Frisvoll in press, Frisvoll & Prestø 1996).

De viktigste faktorene for artsrikhet og strukturering av karplanter og moser er vegetasjons-/habitattype og forekomsten av ulike typer av mikrohabitat. Dette er i realiteten deler av én kompleksgradient av næringsrikhet, topografi, fuktighet og jordsmonn (jf Økland & Eilertsen 1993). De rikeste områdene med best fuktighetsforhold og tilgang på gunstige mikrohabitat finnes vanligvis i tilknytning til og ved foten av brattlier, der vegetasjonstypene høgstaude- eller storbregneskog oftest forekommer i Urvatn-området. Slike biotoper gir gode levevilkår for mange moser, spesielt mange truede og sårbare arter, levermoser og ekte råtevedmoser (jf f.eks. Berg et al. 1994, Laaka 1992, Lesica et al. 1991, Söderström 1981, 1983, 1988). I kontinentale områder er det særlig gammel og urørt skog som byr på tilfredsstillende fuktig mikroklima og substrattilgang for moser, og dermed gir leveforhold for mange arter som ellers ville ha problemer med å overleve (Andersson & Hytteborn 1991, Berg et al. 1994, Gustafsson & Hallingbäck 1988, Laaka 1992, Söderström 1983, 1988). I mer oseaniske områder ser det ut til at det fuktige klimaet gjør de fuktighetskrevene artene noe mindre følsomme for moderate endringer i skogbestandets struktur. De viktigste forskjellene i fordelinger av karplanter og moser mellom det suboseaniske området ved Urvatnet og det kontinentale på Hirkjølen skyldes trolig slike grunnleggende klimatiske forskjeller.

Ut fra artsantallenes fordeling på hogstklasser (jf **figur 2.3**) synes hogstpåvirkning å ha mindre betydning for det totale artsantall. Det er imidlertid bare 5 analyseområder for hver av hogstklassene 2 og 3 og "tresatt impediment", slik at det er vanskelig å påvise statistisk konsistente forskjeller i artstallene. **Figur 2.3** viser at det

er flere karplantearter og bladmoser i hogstklasse 2 enn 3. Dette har dels sammenheng med at åpne områder med ny ungskog har en del pionerarter som ikke forekommer i tettere produksjonsskog. Dessuten vil en del arter fra moden skog greie å overleve første fase av et nytt omløp (inn i hogstklasse 2), mens de har problemer med å greie seg lenge nok til å nå hogstklasse 3. De vil ikke kunne overleve lenge nok på tidligere snauflater til skogen igjen blir mer gunstig for slike arter (hogstklasse 4-5). Slike mønstre finnes imidlertid ikke for de totale artstallene til levermoser eller moser på råteved som har klart lavere artsantall for både hogstklasse 2 og 3 enn for mer moden skog. For levermosene skyldes dette at disse er særlig følsomme for uttørking og at de i liten grad har arter som kan fungere som pionerer på lysåpne og tørkeutsatte flater. Dette kan bidra til å forklare at det totale artsantallet av moser på råteved i hogstklasse 2 er på samme nivå som for hogstklasse 3.

Naturgitte forhold som næringsrikhet/vegetasjonstype og varierte mikrohabitat er de viktigste faktorene som påvirker artsomangfoldet av karplanter og moser. Skogen må imidlertid også være noenlunde velutviklet og lite berørt, for det er tydelig at moden skog både har generelt høyere artsomangfold og flere truede/sårbare arter. Disse faktorene har altså ikke bare betydning for det totale artsantallet, men også for hvilke arter som forekommer hvor. Siden mengden av moden skog i omgivelsene rundt analyseområdet også ser ut til å ha betydning for artsomangfoldet, kan artenes overlevelse i et større område med moden skog være betinget av enten større lokale populasjoner eller lettere spredning innenfor slike større, sammenhengende skogbestand. I det minste for noen arter kan spredningsmuligheter over lengre distanser være begrensende (jf f.eks. Söderström 1987). Fragmentering i form av redusert totalareal av gammelskog i et lokalt område kan m.a.o. være negativt for artsomangfoldet av moser.

#### Lav og sopp

For lav og sopp er det bare påvist noen få signifikante korrelasjoner mellom artsomangfold og miljøvariabler (jf **tabell 2.2**). Antall lavararter ser særlig ut til å ha sammenheng med trestørrelsen (men ikke direkte med vårt mål for bestandsalder). Større trær er vanligvis også eldre trær, og lav vil dermed ha lengre tid til å etablere seg på store trær. Gammel skog med lang kontinuitet gir arter med dårlig spredningsevne mulighet for å etablere seg (Esseen et al. 1981), og dette resulterer i et større artsomangfold (Hyvärinen et al. 1992, Lesica et al. 1991). Dessuten vil eldre trær vokse saktere enn unge trær og dermed ha mer stabil bark som begunstiger utvikling av lavfloraen på trær (Eversman et al. 1987). Fjerning av store trær i et lokalt område, vil derfor ha negativ effekt på artsomangfoldet av lav. Mange undersøkelser har påvist at mangfold og sammensetning av lavsamfunn på trær varierer betydelig med vertstreslag, barkens struktur og kjemiske egenskaper (Barkman 1958). En annen viktig faktor for strukturen av lavartene er vegetasjons/habitattype. Denne faktoren representerer en gradient av næringsforhold, fuktighetsforhold og topografi. Høy luftfuktighet har stor betydning for det totale artsomangfoldet og for mange lavararter på trær (jf Ahlner 1948, Eversman 1982, Halonen et al. 1991). Dette er også åpenbart i vårt materiale som inneholder mange oseaniske og fuktighetskrevene arter (Holien in press).

Antall sopparter er negativt korrelert med mengden av omgivende areal i hogstklasse 3 og positivt korrelert med variabler som in-

dikerer moden skog eller forekomst av bestemte mikrohabiter. Dette tyder på at færre arter kan overleve i et område preget av tidligere bestandsskogbruk, f.eks. ved at både de enkelte populasjonene blir mindre, ved reduksjon i tilgangen på egnet substrat og ved reduserte spredningsmuligheter. Dette samsvarer med at artsantallet av sopp i ulike hogstklasser også er minst for hogstklasse 3 (jf **figur 2.3**). En av årsakene er at substrat som f.eks. stubber, råtnende stammer o.l. fremdeles kan finnes i hogstklasse 2, men forsvinner senere. I tillegg kan skog av hogstklasse 2 ha fått inn nye arter knyttet til åpne områder som forsvinner når skogen vokser til igjen (f.eks. vanlig frynesopp *Thelephora terrestris*). Indikasjoner på at reduserte spredningsmuligheter kan være en begrensende faktor for sopp, kommer dels fra eksperimenter på enkeltarter som viser svært begrenset spredning av sporer bortefor de nærmeste få meter (Kallio 1970). Derfor tyder en klumpvis fordeling av ca 15 arter i vårt materiale på at egnet habitat uten disse artene kan skyldes begrensede spredningsmuligheter (Høiland & Bendiksen in press).

Fordelingen av artene av sopp er i enda større grad enn for moser på råteved dominert av egenskaper ved råtestokkene (råtegrad og størrelse) (Høiland & Bendiksen in press). Store og godt nedbrutte stokker har generelt størst artsmangfold siden de tillater etablering og utvikling av arter fra et bredt utvalg av spesialister på ulike vedtyper og nedbrytingsgrader (jf f.eks. Bader et al. 1995, Renvall 1995). Unge stokker koloniseres fra et fåtall spesialister på ferskt virke. Bare i mindre grad kommer bestandsvariabler inn, men da indikerer disse en gradient fra moden skog til yngre skog, noe som i liten grad var tilfelle for moser på råteved (som i større grad var knyttet til områdenes naturgitte egenskaper). Betydningen av råtestokkene og deres egenskaper for fordelingen av sopparterne understreker viktigheten av tilgangen på denne typen substrat for overlevelsen av mange sårbare sopparter knyttet til gammel skog. Ved at kontinuiteten i tilgang på død ved blir brutt gjennom et bestandsløp etter snauhogst, vil derfor mange arter knyttet til gammel skog forsvinne fra slike skogområder. For øvrig er mange sopparter robuste overfor moderate forskjeller i miljøtilstanden på bestandsnivå, f.eks. mellom ulike vegetasjonstyper, mens de derimot kan være svært følsomme for miljøvariabler på mikroskala (Høiland & Bendiksen in press).

Mens de øvrige plantegrupper generelt ser ut til å ha høyere artsantall i oseaniske områder, ser artsmangfoldet for sopp på råteved generelt ut til å øke mot kontinentale strøk. Dette er konsistent med det mønsteret vi har sett for områdene ved Urvatnet og på Hirkjølen. Sopp er riktignok avhengig av god tilgang på fuktighet, men kan i stor grad basere seg på fuktigheten i veden. I kontinentale strøk går nedbrytningen av råteved langsommere enn i oseaniske områder. Dette gir mulighet for lengre suksesjoner og flere spesialiserte livsmuligheter og dermed større artsmangfold. Dessuten vil mosearter ikke så raskt dekke råtestokker i tørrere, kontinentale strøk. Typisk nok manglet kjuker og en del andre langsomtvoksende arter ved Urvatnet, arter som i liten grad er konkurransedyktige på substrat som nedbrytes raskt (Ryvarden 1993).

## 2.4 Konklusjon

Moderne bestandsskogbruk vil kunne påvirke lokale miljøforhold for planter i skog ved bl.a. å endre mikroklimaet i skogbestandet

og redusere tilgangen på egnet substrat. Vi har sett ovenfor at moser og sopp som vokser på dødved har klare krav til forekomsten av egnet substrat, i det både artsrikhet og sammensetningen av artssamfunnet er avhengig av størrelse og nedbrytingsgrad av råtestokker. Tilsvarende er det en klar sammenheng mellom egenskaper ved de enkelte vertstrærne og forekomsten av lav. Store og gamle trær er gunstige for lav. For moser og lav er også et fuktig og stabilt bestandsklima viktig for artsmangfoldet og for forekomsten av truete og sårbare arter. Ganske særlig er truete og sårbare levermoser på råteved avhengige av fuktig og stabilt mikroklima (Frisvoll & Blom 1992). For sopp er det påvist at truete og sårbare arter er avhengige av stabilitet i bestandsklima og ikke minst tilgang på egnet substrat (Bendiksen et al. 1996). Snauhogst eller hard plukkhogst av et bestand vil generelt ødelegge stabiliteten i mikroklimaet og drastisk redusere tilgangen på viktige typer substrat. Slik hogst vil følgelig være svært skadelig for artsmangfoldet av moser, lav og sopp generelt og for forekomsten av truete og sårbare arter spesielt. I vårt materiale er det en rekke positive sammenhenger mellom artsrikhet og miljøvariabler for moden, lite berørt skog som bygger opp under dette.

Ovenfor har vi også sett at det for karplanter, lav og moser er en nær sammenheng mellom artsmangfold (inkl. forekomst av truete og sårbare arter) og generell rikhet av vegetasjonen, samt for forekomsten av spesielle mikrohabiter som bergvegger, stein, bekker og råtestokker. Disse faktorene henger sammen med næringsrikhet, fuktig mikroklima og et rikt utvalg av ulike mikrohabiter. Slike områder vil fungere som nøkkelbiotoper for mange truete og sårbare arter og vil ha høyt artsmangfold.

Bestandsskogbruket vil kunne fragmentere områder med sammenhengende gammel skog og dermed gjøre det vanskelig for en del arter å spre seg til nye egnede lokaliteter (jf Harris 1984). Verken i analysen av vårt materiale eller i litteraturen for øvrig er det klart vist at slik fragmentering er et problem for plantearter i boreal skog i Norge. Imidlertid har vi indisier på at begrenset spredningsevne hos enkelte arter kan føre til problemer når det gjelder å kolonisere nye egnede skogbestand. Lappkjukas (*Amylocystis lapponica*) tilknytning til gammel kontinuitetsskog bærer f.eks. preg av isolasjonseffekter der nærspredning er viktig og fjernspredning synes svært vanskelig (Bendiksen et al. 1996). Oppstyking av isolerte forekomster av slike arter kan derfor være svært uheldig. Sammenhengen mellom artsmangfold og moden skog i de nærmeste omgivelsene i vår undersøkelse tyder på at oppstyking og arealreduksjon av eldre skog kan være uheldig.

Kontinuitet i tilgangen på ulike typer substrat og stabilitet i mikroklima ser ut til å være de viktigste kravene til skogbruket for å opprettholde artsmangfoldet av planter knyttet til boreal skog under naturlig dynamikk. Slik kontinuitetsskog må særlig omfatte eksisterende forekomster av truete og sårbare arter og bør for øvrig være konsentrert om rike skogtyper av størst betydning for artsmangfoldet. For å sikre en mest mulig naturlig dynamikk i substrattilgang og for å gi best mulig levevilkår for arter med begrensede spredningsmuligheter, bør en tilstrebe et skogbruk som bevarer kronedekket og naturlig dynamikk i nyskaping og nedbryting av død ved over størst mulig skogområder.

# 3 Biotopfragmenteringens betydning for norske slåtteengers artssammensetning og dynamikk

Ann Norderhaug

*For mindre enn hundre år siden var seminaturlige slåtteenger og beitemarker fortsatt vanlige i hele Europa. Antall og areal har imidlertid avtatt meget raskt særlig de siste tiårene. Av norske slåtteenger gjenstår det i dag bare spredte rester. Disse har stor betydning for vårt biologiske mangfold. Det er derfor viktig både å verne dem og å skjytte dem på en tilnærmet tradisjonell måte for å opprettholde deres artsinnhold.*

*Fragmenteringen og isoleringen av de gjenværende slåtteengene kan imidlertid gjøre det vanskelig å opprettholde dem på sikt. De ulike planteartene vil, avhengig av sin livsstrategi, kunne få større eller mindre problemer med å overleve i små, isolerte populasjoner. Det er derfor viktig å bruke landskapsøkologisk kunnskap ved vern av gamle slåtteenger og andre gamle kulturmarker. Denne undersøkelsen viser at den beste vernestrategien sannsynligvis vil være å verne helhetlige kulturlandskap med «gammeldags» struktur og mange små intakte slåtteenger og andre seminaturlige kulturmarker.*

## 3.1 Innledning

Det opprinnelige naturlandskapet inneholder få åpne, urterike og grasdominerte plantesamfunn. Slåtteengene, som vi ofte oppfatter som naturlige innslag i landskapet, er stort sett skapt og opprettholdt av mennesker. I store deler av Norden var de, i hvert fall fra jernalderen til begynnelsen av 1900-tallet, det bærende elementet i gårdens produksjon. Den norske jordbruksdriften har imidlertid i løpet av det siste århundredet, og særlig etter den siste verdenskrigen, gjennomgått store forandringer som følge av økte krav til effektivitet og lønnsomhet i landbruket. Dette har i sin tur ført til store landskapsendringer, en utvikling som skjer raskt, og som går i samme retning over det meste av Vest-Europa.

Prosjektene "Urterike slåtteenger i Norge" (Norderhaug 1988) og "Nasjonal registrering av verdifulle kulturlandskap" (Direktoratet for naturforvaltning 1994) har vist at flere kulturbetingete økosystemer nå er i ferd med å forsvinne. Til de mest truede kulturmarkstypene hører de urterike slåtteengene. Slåtteengprosjektet



bekreftet at antall og areal av gjenværende slåtteeenger avtar meget raskt, og at de etter hvert blir liggende som isolerte resthabitater i et betydelig forandret landskap. Dette kan føre til forandringer både i slåtteeengenes arts sammensetning og dynamikk, noe som i sin tur kan påvirke muligheten for å opprettholde disse restengene på sikt. Erfaringene fra vernede og godt skjøttede slåtteeenger i England tyder også på at det finnes en risiko for en relativt rask arts utarming av engenes plantesamfunn. Vern og skjøtsel er med andre ord kanskje ikke tilstrekkelig for å opprettholde disse habitatene over tid. Ut fra dette er biotopfragmenteringens effekter et sentralt spørsmål når det gjelder norske slåtteeengers framtid.

Dette prosjektet er gjennomført med stipendiatmidler fra Norges forskningsråd og NINAs landskapsøkologiske program for å studere betydningen av biotopfragmenteringen for norske slåtteeengers arts sammensetning og dynamikk. Det har vært et ønske å trekke konklusjoner om slåtteeengenes framtid med hensyn til dagens landskapsutvikling; og eventuelle effekter av biotopfragmenteringen for å kunne utvikle en velfundert verneplanstrategi for gjenværende norske slåtteeenger.

### 3.2 Undersøkellesområde

Undersøkellesområdet (Hjartdal/Svartdal) ligger på grensen mellom kommunene Hjartdal og Seljord i indre Telemark. Det består hovedsakelig av to dalganger, Svartdal og Ambjørndalen og strekker seg fra boreo-nemoral til subalpin region. Gårdene er plassert fra dalbunnen på ca 300 m o.h. og oppover lisdene til ca. 700 m o.h., mens setrene ligger på 600-900 m o.h. Geologisk tilhører området Seljord-gruppen og er relativt variert. Dalgangene karakteriseres av morene- og elveavsetninger.

En jordbrukskultur har sannsynligvis eksistert her i flere tusen år, og fra 800 e.Kr. finnes det mye arkeologisk materiale. Flere av

gårdene har en lang historisk kontinuitet og består av mange bygninger, noen helt fra middelalderen. Mesteparten av området har vært brukt til beite, slått, lauing og oppdyrking. Noen av gårdene drives fortsatt tradisjonelt, men driften er flere steder intensivert. Den største forandringen i landskapet under de siste årtiene forårsakes imidlertid av nedlegging av gårder og opphør av bruk, noe som fører til at landskapet gror igjen (**figur 3.1**). Likevel har Hjartdal-Svartdalområdet fortsatt en "gammeldags" landskapsstruktur som er representativ for denne delen av landet. De mange kulturminnene og forekomsten av en rekke seminaturlige vegetasjonstyper, gjør undersøkelsesområdet til et meget verneverdig kulturlandskap. Det er derfor registrert og prioritert i sammenheng med den nasjonale registreringen av verdifullt kulturlandskap (Direktoratet for naturforvaltning 1994).

### 3.3 Pollineringsbiologi hos tre slåtteeengarter

Forklaringsmodeller vedrørende biotopfragmentering, og vernestrategier som har blitt utarbeidet på grunnlag av dem, har for det meste blitt testet og diskutert med hensyn til pattedyr og fugler. Planter skiller seg fra dyr bl.a. gjennom en større fenotypisk plastisitet ("økologisk tilpassningsevne"), selvbefruktning og vegetativ formering. Planter kan ha en overlevelsestrategi som er tilpasset et liv i små og isolerte populasjoner, men også for plantearter kan en slik isolering føre til redusert vitalitet og overlevelse. Konsekvensen for de enkelte planteartene vil imidlertid variere avhengig av deres livshistorie.

Det finnes store forskjeller blant planter med hensyn til overlevelsesstrategier og formering. Disse påvirker på forskjellig måte plantepopulasjonenes dynamikk, genetiske variasjon og vitalitet. Det er gnutvekslingen innen og mellom populasjonene som bestemmer deres struktur og genetiske diversitet. Hos planter påvirkes dette av pollen- og frøspredning, og en eventuell vegetativ



**Figur 3.1**

Når den ekstensive bruken av landskapet opphører, lukker skogen seg rundt innmarka. - When extensive use of landscapes ceases, forest develops to surround the cultivated fields.

formering. Biotopfragmenteringsprosjektet ble derfor innledet med en pollineringsstudie av tre karakteristiske engarter med ulike livshistorier, blåfjær (*Polygala vulgaris*), griseøre (*Hypochoeris maculata*) og søstermarihand (*Dactylorhiza sambucina*) (Norderhaug 1995a).

Pollineringsforsøket viste at alle tre artene favoriserte krysspollinerte frø. De satte imidlertid også frø etter selvpollinering, blåfjær til og med i utstrakt grad uten pollineringshjelp. Griseøre og søstermarihand er derimot avhengig av pollinatorer dvs. insektbesøk for frøsetting.

### 3.4 Genetisk variasjon og overlevelse i fragmenterte plantepopulasjoner

Små populasjoner er mer utsatte for utryddelse på grunn av ulike genetiske, demografiske og økologiske faktorer enn store populasjoner. For planter synes ofte de økologiske og demografiske faktorene å være en større trussel enn de genetiske. Genetisk drift og innavl kan imidlertid på sikt også utgjøre en trussel, kanskje spesielt for arter som tidligere har hatt vid utbredelse. I tillegg kan tap av genetisk variasjon føre til dårligere muligheter for tilpassning til forandringer i miljøet, og dermed gjøre populasjoner mer utsatte for økologiske og demografiske faktorer.

Kunnskapen om de tre artenes pollineringsbiologi, bestøvningsbiologi, og genetisk variasjon, gir grunnlag for å anta at blåfjær vil ha stor genetisk variasjon mellom, men liten innen ulike populasjoner. For søstermarihand vil situasjonen sannsynligvis være omvendt, mens den for griseøre muligens vil være en mellomting: middels variasjon mellom og lav innen populasjonene.

Det er trolig blåfjær som er den av de tre artene som er best tilpasset en fragmenteringsprosess og en eksistens i små populasjoner. Arten klarer seg bra uten pollinatorer dvs. bestøvningshjelp, og er sannsynligvis lite følsom for innavlsproblemer. Tap av genetisk variasjon kan imidlertid gjøre blåfjærpopulasjonene mer utsatte ved miljøforandringer.

Arter som først og fremst er baserte på krysspollinering vil være mer følsomme for innavl. I tillegg vil både isolering, populasjonsstørrelse, -tetthet og -utforming kunne påvirke den måten insekter oppfører seg på som pollinatorer. Pollineringsundersøkelsen gir grunnlag for å anta at både griseøre og søstermarihand kan få problemer hvis de forekommer i små isolerte populasjoner. Både innavl og færre besøk av pollinatorer kan være grunnen til dette. Særlig utsatt vil sannsynligvis søstermarihand være fordi den er mer spesialisert når det gjelder pollinerende insekter enn griseøre.

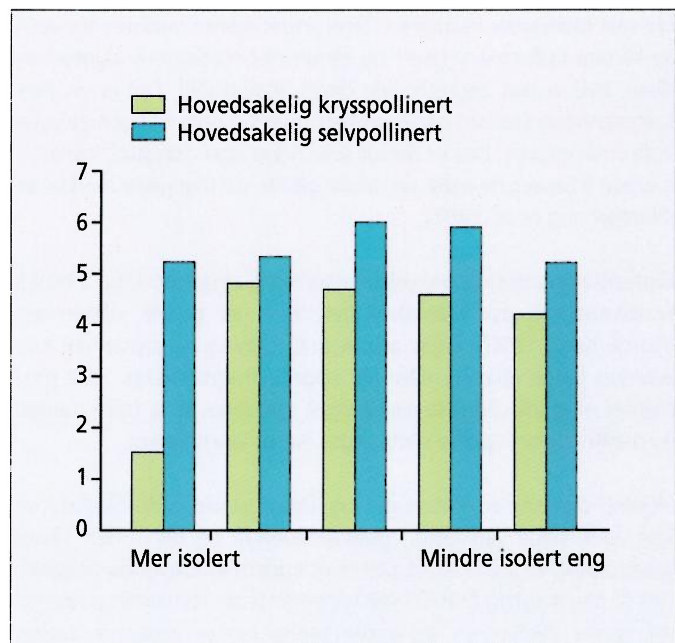
Ulike arter vil, avhengige av sin overlevelsesstrategi, bli isolerte ved forskjellig avstander til de nærmeste populasjonene. Blåfjær som er selvpollinerende og som spres med maur, kan bli isolert på relativt korte avstander. Griseøre og søstermarihand derimot, som i større grad er avhengige av kryssbestøvning og som spres med vinden, vil lettere kunne opprettholde kontakt mellom populasjonene. Derfor kan de sannsynligvis lettere kolonisere en eng på nytt hvis tørke eller sykdom slår ut en populasjon. De små po-

populasjonene fungerer på den måten som deler av en større helhet (metapopulasjon). Dette gir dem større stabilitet (Norderhaug 1995b).

### 3.5 Empiriske studier av isolerte plantepopulasjoner med ulik størrelse

Biotopfragmenteringsprosjektet omfatter også en undersøkelse av blåfjær-, griseøre- og søstermarihandpopulasjoner i fem engar av ulik isoleringsgrad og størrelse (Norderhaug & Molau, in press). Individuer av de tre artene ble merket og fulgt gjennom fem år. Overlevelse av individene, sesongstilvekst, blomstring og frøsetning ble registrert og sammenlignet mellom arter, mellom populasjoner og mellom år.

I denne undersøkelsen viste både tilvekst, blomstring og overlevelse artsspesifikke mønstre. Griseøre og søstermarihand er planter med lang levealder. Blåfjær har et kortere livsløp og er derfor avhengig av god frøsetning og en raskere nyetablering enn de andre. Variasjoner i værforhold fra år til år påvirket blomstring og frøsetning hos de tre artene, men på forskjellig måte avhengig av den enkelte arts fenologi dvs. blomstringstidspunkt. Undersøkelsen viste at også isolering av små populasjoner av både søstermarihand og griseøre kan føre til dårligere frøsetning (**figur 3.2**).



**Figur 3.2**

Frøsetningen hos blåfjær og søstermarihand varierer lite mellom ulike populasjoner. Unntak er en liten og relativt isolert populasjon av søstermarihand som hadde signifikant lavere frukt- og frøvekt. - Seed set in *Dactylorhiza sambucina* and *Polygala vulgaris* varies little between populations. The exception was a small, isolated population of *Dactylorhiza sambucina* which had significantly lower fruit and seed weight.

### 3.6 Er søstermarihand en truet art i Norge?

En analyse av forskjellige typer engvegetasjon i undersøkelsesområdet viser at noen arter er vanlig forekommende i alle typer lysåpen grasmark (Norderhaug m.fl. in prep.). Andre arter har en utbredelse mer begrenset til gamle slåtteenger. Søstermarihand (**figur 3.3**) er en slik art. Den har sine nordvestligste utpostforekomster i Telemark, Buskerud og Vest-Agder, noen steder på berghyller og knauser, men først og fremst i gamle slåtteenger, som ofte ikke er i bruk lenger. Dette betyr at de fleste og i tillegg største forekomstene av søstermarihand på sikt trues av gjengroing. Hvis dagens landskapsutvikling fortsetter vil derfor søstermarihand etter hvert bare forekomme i små populasjoner på lokaliteter som berghyller og knauser. Spørsmålet er om arten er tilpasset en eksistens i slike isolerte, små populasjoner. Resultaten fra undersøkelsen i Telemark tyder ikke på det. Sannsynligvis er derfor søstermarihand en truet art i Norge (Norderhaug et al. 1997). Det er trolig at dette også gjelder andre arter med lignende livshistorie. Når deres viktigste biotoper er borte er det for seint å gripe inn, fordi de gamle kulturmarkstypene ofte er meget vanskelig å gjenskape (Ihse & Norderhaug, 1995). Forebyggende tiltak vil derfor være nødvendig dvs. å utforme en biotopvernstrategi for kulturlandskapet (se også Emanuelsson & Johansson, 1987, 1989).

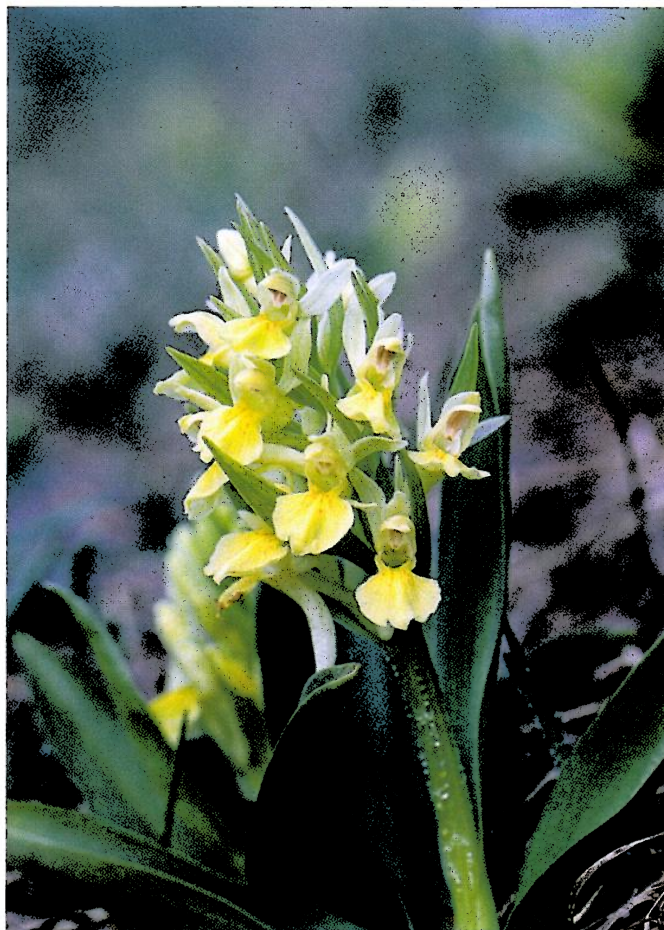
### 3.7 Landskapsøkologisk kunnskap er viktig

Undersøkelsene i Telemark viser de gamle slåttengenes betydning for vårt biologiske mangfold. Den understreker behovet for vern av viktige kulturmarkstyper og tilnærmet tradisjonell skjøtsel av disse, hvis vi skal opprettholde deres artsinnhold. Det er en nær sammenheng mellom gamle driftsformer og utformingen av ulike kulturmarkstyper. Det er derfor ikke noen god "skjøtselsløsning" å prøve å bevare de mest verdifulle gamle slåtteengene med beite (Norderhaug et al. 1997).

Biotopfragmenteringsprosjektet viser også at det er viktig å bruke landskapsøkologisk kunnskap ved vern av gamle slåtteenger (Norderhaug 1996). Både artssammensetning og dynamikk kan påvirkes på en uheldig måte når engene fragmenteres. Slike problemer er imidlertid ofte vanskelig å oppdage, bl.a. fordi mange av plantartene i gamle slåtteenger har et langt livsløp.

Skjøtsel og vern av slåtteenger og andre gamle kulturmarkstyper kan være både vanskelig, arbeidskrevende og dyrt, men såkalt gjenskaping av slike naturtyper er et enda mer krevende prosjekt. Det er derfor viktig å utvikle en gjennomtenkt forvaltningsstrategi for gamle slåtteenger og andre seminaturlige vegetasjonstyper mens vi fortsatt har mulighet til dette. Uten en slik strategi risikerer vi at mange verdifulle enger går tapt de nærmeste årene, og at vi sitter igjen med tilfeldige små fragmenter som det på sikt kan bli vanskelig å opprettholde.

I det nasjonale registreringsarbeidet av verdifulle kulturlandskap (Direktoratet for naturforvaltning 1994) ble det understreket at de mest verdifulle kulturlandskapene er de store, helhetlige landskapene som rommer både natur- og kulturverdier. Biotopfragmenteringsprosjektet gir grunn til å anta at en gjennomtenkt



**Figur 3.3**

*Søstermarihand, en truet art i Norge? - Dactylorhiza sambucina, a threatened species in Norway?*

forvaltning som verner slike helhetlige kulturlandskaper som undersøkelsesområdet i Svartdal-Hjartdal for framtiden vil være en riktig strategi også med hensyn til slåtteenger. Mange små slåtteenger i et slikt sammenhengende område med «gammeldags» struktur vil sannsynligvis være lettere å opprettholde enn en stor eng i et totalt forandret landskap. Betingelsen er imidlertid en helhetlig landskaps- og økosystemforvaltning som tar hensyn til småbiotopene.

## 4

## Økologi og populasjonsbiologi hos grevling: en landskapsøkologisk tilnærming

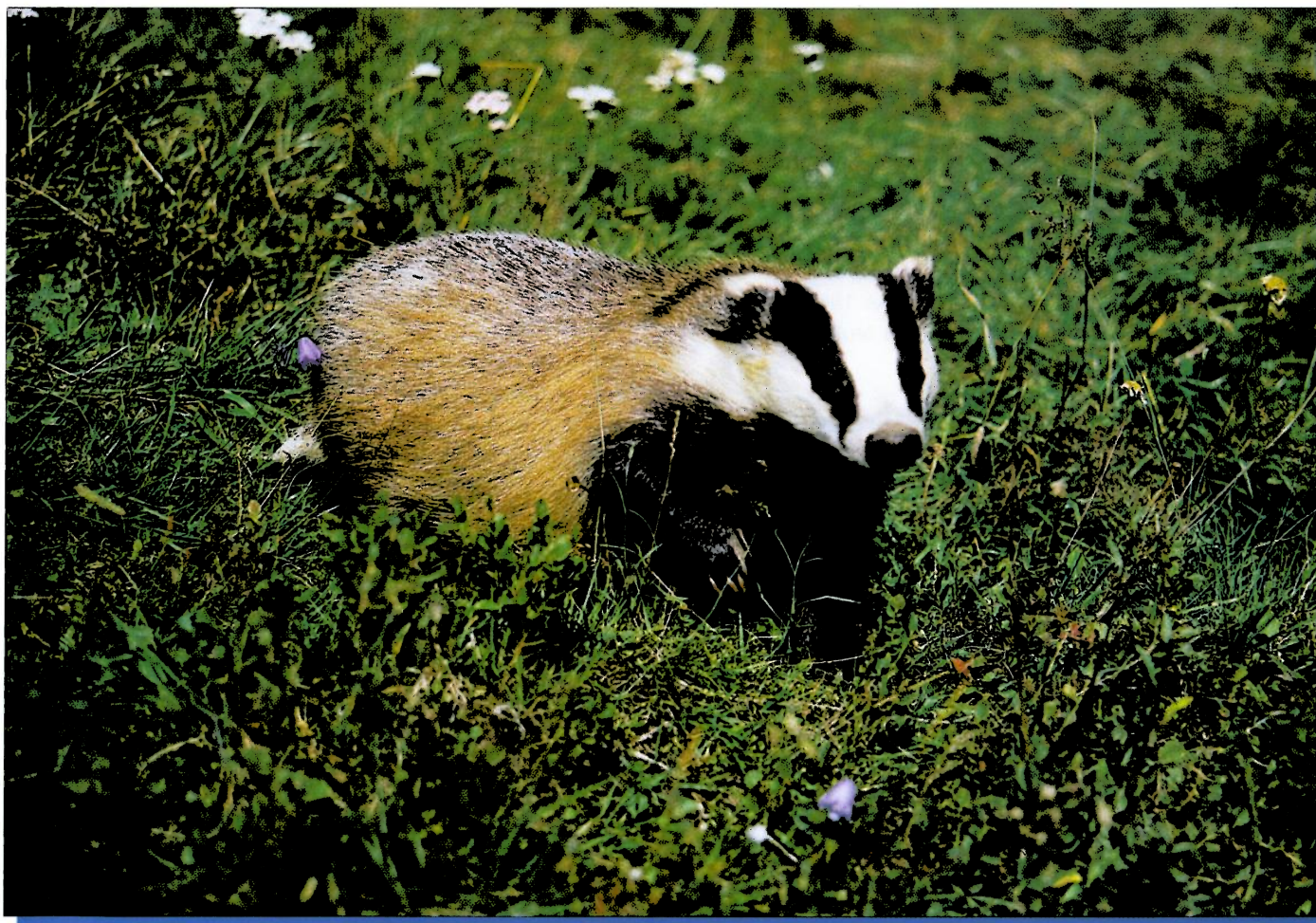
Kjetil Bevanger og Henrik Brøseth

*Landskapsøkologisk filosofi og tenkemåte er i stor utstrekning utviklet i forhold til andre organismer enn pattedyr. Det finnes relativt få eksempler på at pattedyr, og da spesielt rovpattedyr, har stått sentralt i prosjekter med landskapsøkologisk vinkling. I dette kapitlet diskuterer vi relevansen av landskapsøkologisk tilnæringsmåte og nytten av metapopulasjonsteori i studien av to grevlingpopulasjoner i Sør-Trøndelag; i hhv Trondheims bynære områder og et barskogsområde. I begge de to studerte populasjonene viste grevlingen en klar preferanse for bestemte biotoper ved valg av leveområde og hiplasser. I barskogsområdet levde grevlingene i små sosiale grupper av blandet kjønn og alder som forsvarte et felles leveområde, hvor fordelingen av rike meitemarkområder kunne forklare mye av variasjonen i territorienes størrelse. Dette var ikke tilfellet i det bynære Trondheims-området hvor høy dødelighet som følge av biltrafikk trolig ga en ustabil sosial og romlig organisering av grevlingpopulasjonen.*

### 4.1 Innledning

Grevlingen viser stor variasjon i både romlig og sosial organisering innenfor det vide utbredelsesområdet den har i Palearktis. Aktivitetsområdene varierer i størrelse, fra under 50 hektar i høytetthetspopulasjoner, til over 500 hektar ved lave tettheter, og blir forsvart som territorier i større eller mindre grad (Kruuk 1978a, Cresswell & Harris 1988, Woodroffe & Macdonald 1993). I høytetthetspopulasjoner bestemmes grensen mellom territorier ved slåsskamper og markeres med ekskrementlatriner («grevlingdasser»). Opptråkkede stier som markerer territoriegrensener kan sees med det blotte øye (Kruuk 1989).

Grevlingen kan danne stabile sosiale grupper, som varierer i størrelse fra 3-30 individer. Disse gruppene dannes hovedsakelig ved at avkommet forblir i fødeterritoriet, trolig på grunn av økologiske begrensninger på unge individers spredningsmuligheter (da Silva et al. 1994). Sosiale grupper består av individer fra begge kjønn med varierende alder som deler territorium og felles hi (da





Silva et al. 1993), noe som er relativt uvanlig blant rovdyr (Bekoff et al. 1984, Gittleman 1989). Fordeler som grevling kan ha ved gruppeliv er styrket territorieforsvar (Kruuk 1978a), energibesparelse ved å overvintre sammen (Roper 1992b) og hjelp til oppfostering av avkom (Woodroffe 1993). Ved lave tettheter er imidlertid grevlingens organiseringsmønster mer likt det generelle innen mårfamilien; territoriale par eller egne territorier. Ved Grimsö i Sverige, og i de sørlige deler av Spania, lever de i territoriale par (E. Lindström pers. medd., Rodríguez et al. 1996), mens de i sentrale deler av Italia lever i interseksuelle territorier som forsvarer mot alle, uansett kjønn (Pigozzi 1987).

Evolusjonære forklaringer på den romlige og sosiale organiseringen hos grevling har vært knyttet til næringsressursenes fordeling (Macdonald 1983b, Kruuk & Macdonald 1985, Woodroffe & Macdonald 1992, 1993) og tilgjengeligheten på hi (Doncaster & Woodroffe 1993).

Grevlingen blir ofte beskrevet som en generalist med opportunistisk furasjering (Shepherdson et al. 1990, Roper 1994). Et bredt spekter av næringsemner er påvist som grevlingføde, og undersøkelser har vist at ulike næringsemner kan dominere grevlingens diett, f.eks. frukt og insekter (Italia; Pigozzi 1991), hvete (England; Shepherdson et al. 1990) og frukt (Spania; Rodriguez & Delibes 1992). Men de aller fleste undersøkelser fra England, Skottland og Nord-Europa har vist at grevlingen spiser store mengder meitemark, og da spesielt mye av den store meitemarken *Lumbricus terrestris*, som den finner i avgrensede flekker («patcher») innenfor territoriet (Skoog 1970, Kruuk 1978b, Kruuk & Parish 1981, Neal 1988, Lindström 1989).

Grevlingen tilbringer mer enn halvparten av livet i hi, og viser mange anatomiske og fysiologiske tilpasninger for et liv under jorden (Long & Killingley 1983). Grevlinghi kan variere mye i størrelse og kompleksitet. Hiene graves ut i områder som har en gunstig sammensetning når det gjelder geologi, hellning og vegetasjon (Thornton 1988, Neal & Roper 1991). Undersøkelser har vist at et territorium som okkuperes av en sosial gruppe vanligvis inneholder omkring et halvt dusin ulike hi, men det er funnet over ti i enkelte territorier (Neal & Roper 1991, Roper 1992a). Bruken av ulike hi i territoriet varierer, noen er ofte i bruk mens andre bare brukes av og til (Kruuk 1989).

Grevling har i Norge vært uprioritert i forskningssammenheng. Bortsett fra Hysing-Dahl's (1954) og Wiig's (1986) kranieundersøkelser, og Mehl's (1972) parasitt-studier, finnes ingen publiserte forskningsresultater.

Arten er trolig det norske rovpattedyr som har endret sin utbredelse mest i dette århundre (Bevanger & Lindström 1995). Fra å være typisk sørnorsk og «varmekjær» før krigen, har den i løpet av de siste 40 årene ekspandert nordover og opptrer nå relativt regelmessig nord til Mo i Rana. Også i det tradisjonelle utbredelsesområdet i Sør-Norge er populasjonsvekst registrert (Bevanger 1985, 1990, 1993). I Midt-Norge er grevling følgelig å betrakte som et nytt faunaelement (Bevanger 1978), og populasjonen her representerer en av verdens nordligste reproduserende bestander. I 1970-årene inntok grevling sentrumsområdene i Trondheim, hvor de fant egnede overvintringssteder og permanente leveområder. I følge Trondheim viltneimnd, skjedde ikke denne

utviklingen uten problemer. Folk som møtte grevling i garasjer og kjellere ble skremt og følte seg angrepet samtidig som grønnsak-hager og plener ble «endevendt». «Bygrevling» har vært, og er, et vanlig fenomen i Sør-Norge.

Landskapsøkologisk filosofi og tenkemåte, metodisk såvel som problemløsningsmessig, er i stor utstrekning utviklet i forhold til andre organismer enn pattedyr (se f.eks. Angelstam 1992). Det finnes relativt få eksempler på at pattedyr har stått sentralt i prosjekter med landskapsøkologisk vinkling. Ikke minst i forhold til store rovpattedyr synes landskapsøkologisk tilnærming å by på problemer. På grunn av store variasjoner mellom pattedyr-arters krav til leveområdenes størrelse, habitatkrav i forhold til næring og reproduksjon, sosial organisering osv, er det grunn til å anta at sentrale elementer innen landskapsøkologien, slik den fremstår i dag, har begrenset relevans for mange pattedyrarter. Det er imidlertid også faktorer som taler for at grevling kan benyttes som landskapsøkologisk forskningsobjekt, bl a er dyrene lette å fange og utstyre med radiosender. Ut fra skaleringsbetraktninger er bruk av grevling nyttig ettersom arten bruker landskapet på en måte vi selv har forutsetninger for å forstå, grevling har spesifikke habitatkrav ved siden av at den er i stand til å utnytte mange habitattyper, samt at spredningen av næringsressurser kan påvirke dens romlige fordeling (Kruuk & Parish 1982). En eventuell fragmentering av habitatet, som gir større avstand mellom ressursene, vil kunne medføre større arealkrav hos dyrene. Grevlingforskning kan derfor bidra til økt forståelse av effekter ved fragmentering og betydningen av restbiotoper og landskapsstruktur for artens spredning og populasjonsdynamikk. På grunn av artens økologi og krav til leveområdets størrelse, egner den seg også for utvikling og bruk av GIS (geografiske informasjonssystemer), som verktøy ved komparative analyser av ulike områder og for identifisering av økologiske nøkkelfaktorer.

Økt tilgjengelighet av geografisk informasjon på digital form (f.eks. kart, fly- og satellitt-bilder), gir analysemuligheter for romlige og geografiske forhold som tidligere var tilnærmet uoverkommelige på grunn av høye kostnader og stort tidsforbruk (Haines-Young et al. 1993). Ved analyser av fragmentering, hvor polygonene i digitale kart kan definere avgrensede arealer i habitatet, er bruksmulighetene av GIS store (Haslett 1990). Analyser av romlige og geografiske data fra digitale kilder, i kombinasjon med biologiske data, vil i fremtiden trolig bli et enda viktigere verktøy enn i dag. GIS er godt egnet for å karakterisere landskapsmosaikken og sammenholde ulike terrengvariabler med økologiske variabler hos grevling i Trondheimsområdet - fra byens sentrum, sørover langs Nidelva mot Bratsberg og videre inn i barskogsområdene i Mostadmark.

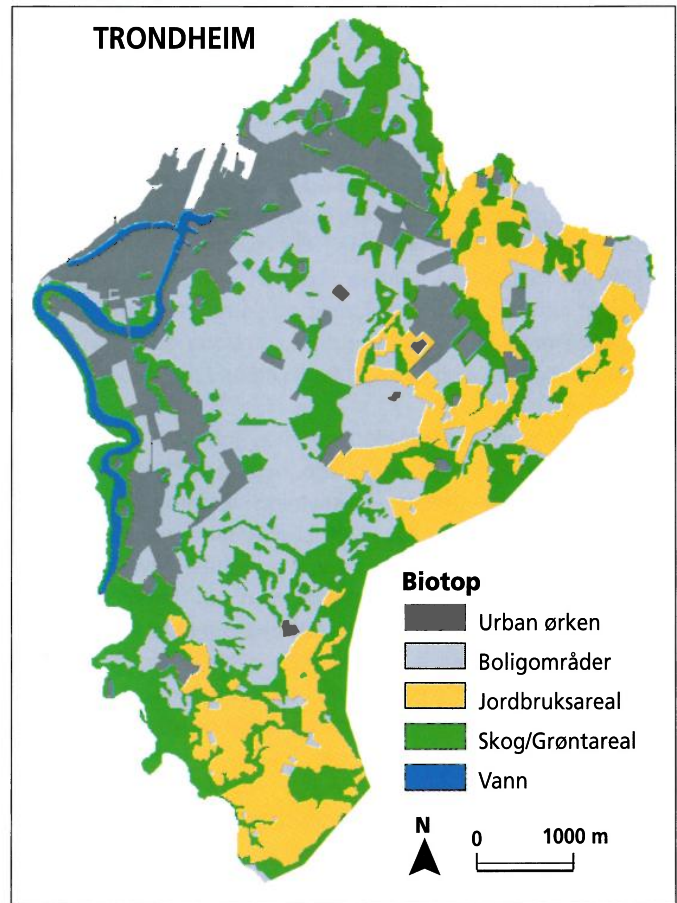
Et av landskapsøkologiens mål er å studere effekter av landskapsendringer på dyrs forekomst og overlevelse, og formulere regler for utforming og forvaltning av større områder. De sentrale landskapsøkologiske perspektivene i grevlingprosjektet berører aspekter av såvel metodisk og akademisk interesse, som utfordringer i forhold til bærekraftig artsforvaltning. Den konkrete, praktiske vinklingen er knyttet til spørsmål omkring hvilke endringer og inngrep som kan tolereres i en grevlingbiotop før det får følger for dyrenes eksistensmulighet. Det innebærer at det først må gis svar på hvilke habitatelementer og biotoper som gir livsgrunnlag for

grevling. Et viktig poeng er følgelig å identifisere hvilke nøkkel-faktorer innen grevlingenes habitater som kan bidra til «å styre» dyrenes opptreden, og om denne blir påvirket av landskapselementenes romlige fordeling og topografi. Valg av hiplass og fordeling av hi innen leveområdet, størrelse av leveområde, habitat- og næringspreferanser, mortalitetsfaktorer og demografiske data, var blant de mange aspekter som måtte belyses.

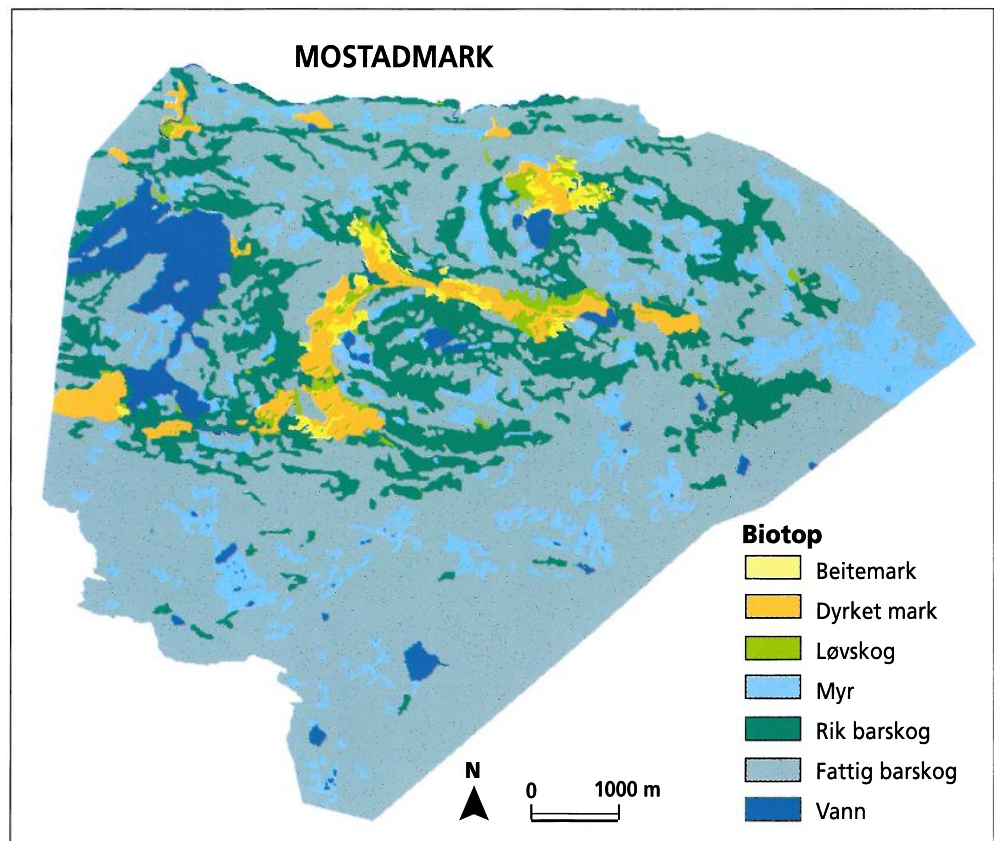
Prosjektets hovedmålsettinger har i første rekke vært knyttet til grevlingens økologi og populasjonsdynamikk, hvor analyser i Trondheims byområder, via forstedene, til barskogsområdene i Mostadmark, har utgjort en vesentlig del. Grevlingens bruk av habitatet og hiressurser har vært sentrale parametre ved sammenligninger mellom de ulike områdene, etter som begge parametre vil være påvirket av den endringen som skjer i landskapsmosaikken fra de urbane områdene og ut i de boreale barskogsområdene. En rekke andre problemstillinger har imidlertid også vært forsøkt belyst, bl a i forhold til utbredelseshistorie, bestandsstatus og konfliktskaping (Bevanger et al. 1996).

## 4.2 Materiale og metode

Avstanden mellom de to studieområdene er 20 km. Likevel er det betydelige forskjeller i klima og habitat (**figur 4.1** og **4.2**). Mostadmark preges mer av innlandsklima, og har senere vår enn Trondheim, som ligger nært sjøen. Trondheim studieområde utgjør 39.2 km<sup>2</sup> av Trondheim kommune i Sør-Trøndelag, og ligger 0-100 m o.h., mens Mostadmark studieområde utgjør 60 km<sup>2</sup> av Malvik kommune i Sør-Trøndelag. Terrenget i Mostadmark er småkupert og ligger hovedsakelig 200-500 m o.h., men går opp til over tregrensen i øst (Vennafjellet).



**Figur 4.1**  
Biotopsammensetning av studieområdet i Trondheim (39.2 km<sup>2</sup>).  
- Habitat composition of the study area in Trondheim (39.2 km<sup>2</sup>).



**Figur 4.2**  
Biotopsammensetning av studieområdet i Malvik (60 km<sup>2</sup>) (Mostadmark).  
- Habitat composition of the study area in Malvik (60 km<sup>2</sup>) (Mostadmark).

Trondheim studieområde kan grovt deles i tre sektorer eller habitatkategorier - kjerne, midtre del og periferi (Gilbert 1989, Bevanger 1992). Bykjernen kjennetegnes av et «teknologisk landskap» - et ikke-biologisk miljø der kunstige elementer okkuperer store arealer. Med avtagende arealpress ut fra bykjernen, dominerer «hagelandskapet». I dette hagelandskapet, som også danner overgangssonen mot perifere (suburbane) arealer, finnes kulturmark og mer urørte naturtyper, dvs. av mer naturlig karakter («økologisk landskap»). Mindre skogholt samt enkelte parker, danner et nettverk av grønne lunger og korridorer inn til de tettbebygde områder. Særlig gunstige korridorer finner en i områdene langs Nidelva og langs strandlinjen omkring Ladehalvøya.

Mostadmark studieområde domineres av intensivt drevet gran-skog, mens løvskog (bjørk, rogn, osp, hegg og gråor) finnes i avgrensede områder, særlig i tilknytning til jordbruksområder. Sentralt i studieområdet ligger jordbruksarealer som benyttes til kjøtt- og melkeproduksjon. De fleste produsenter driver med storfe, men det finnes også besetninger med sau. Dyrkede arealer brukes til gressproduksjon (silo) og slåttetidspunkt er stor sett medio juli og ultimo august for henholdsvis første- og andreslåt. Sau og ungdyr av storfe går fritt på utmarksbeite fra månedsskifte mai/juni til ut i september. Innmarksbeite brukes av storfe fra slutten av juni til september/oktober.

Med bakgrunn i økonomisk kartverk (Målestokk 1:5000) ble studieområdene inndelt i ulike biotoper (**tabell 4.1** og **4.2**). Grevlingene ble fanget levende i feller, de aller fleste i tilknytning til hi (Bevanger 1990). De ble fraktet til veterinær hvor en radiosender ble operert inn (implantert) (se Fowler & Racey 1988 for detaljert metodebeskrivelse). Etter operasjonen ble dyrene gitt en antibiotikasprøyte og fraktet tilbake til fangststedet hvor de ble sluppet fri. Dyrene ble først forlatt etter at de hadde tatt seg inn i hiet ved egen hjelp. På grunn av grevlingens anatomi (tykk nakke i forhold til største hodeomkrets) må utvendige radiosendere festes med remmer som går rundt dyret og bak framføttene. Faren for at dette kunne medføre at dyrene ble hengende fast, samt de gode erfaringene med implanterte sendere etter hvert som prosjektet gikk sin gang, gjorde at implanteringsteknikken ble foretrukket. Fra et metodisk synspunkt var den største ulempen at

rekkevidden av radiosignalene var relativt liten. I en del tilfeller krevde det derfor betydelig leteinnsats å lokalisere dyrene.

I Trondheim ble 15 grevlinger (10 hunner og 5 hanner) fanget og utstyrt med radiosendere. Fem av disse er utelatt fra aktivitetsområde- og biotoputnyttelsesanalyse pga manglende eller utilstrekkelig datagrunnlag: en hann forsvant etter tre dager, mens en hunn ble ihjelkjørt etter åtte dager. En annen hunn ble funnet død i et hi etter ca en måned, trolig pga skader etter påkjørsel av bil. En hunn ble bare avlest for kroppstemperatur, mens en partiell-albino hunn var utenfor studieområdet. Datagrunnlaget for aktivitetsområde- og biotoputnyttelsesanalyser består derfor av 10 dyr (6 hunner og 4 hanner).

I Mostadmark ble 11 grevlinger fanget og utstyrt med radiosendere (6 hunner og 5 hanner). To av grevlinghunnene døde i løpet av studieperioden slik at det foreligger en begrenset datamengde på disse. En ung hunn ble funnet sterkt skadet og avmagret under en steinhelle etter at den ikke hadde vært i aktivitet på over ett døgn. Dyret ble tatt med til veterinær og avlivet på grunn av store skader og betennelse i hode og halsregionen. Skadene skyldtes trolig slåssing med artsfrender. En gammel hunn ble funnet død utenfor et hi, uten at noen dødsårsak kunne påvises.

Grevlingene ble lokalisert ved bruk av et mobilt og et bærbart peilesystem i kombinasjon. Ved hjelp av disse var det mulig med raske søk over store avstander. Studieområdene har et godt utbygd veisystem, som ga mulighet for full dekning av hele området ved mobil avsøking. Nøyaktig posisjon til dyrene ble funnet ved krysspelling (Trondheim 93.3 %, Mostadmark 89.8 %) eller synsobservasjoner (hhv 6.7 % og 10.2 %). Registrering av hiplasser benyttet av grevling ble foretatt fra prosjektets start, gjennom meldinger fra publikum, sporing på snøen om våren og ved dagpeilinger av dyr med radiosender.

For å få et representativt bilde av næringsvalget ble ekskrementer samlet inn fra grevlingdasser. Ekskrementanalysen ble utført etter samme prinsipp som beskrevet av Kruuk og Parish (1981). Tilgjengeligheten av meitemark i ulike biotoper ble estimert ved bruk av formalinekstraksjon (Raw 1959, Satchell 1967).

**Tabell 4.1.** Biotopinndeling av et urbant-suburbant område (Trondheim) i Midt-Norge, med biotopenes karaktertrekk. - The proportions of different biotopes in the urban/suburban study area (Trondheim) in mid-Norway.

Biotop	% areal	
Urban ørken	17.1	Store og tette huskomplekser, havneområder, veier, industriområder o.l. med svært få grøntarealer
Villabebyggelse	36.3	Dominert av eneboliger med hage, dvs en stor andel plenområder og en del trær, men ikke skog
Skog/grøntarealer	26.7	Store ubebygde områder av to hovedkategorier: - Parker, kirkegårder, o.l. - Skog, dominert av rik løvskog
Jordbruksområder	17.5	Vesentlig åkerland, men også noe beitemark
Vann	2.3	Nidelva

**Tabell 4.2.** Biotopinndeling av et borealt barskogsområde (Mostadmark) i Midt-Norge, med biotopenes karaktertrekk. - The proportions of different biotopes in the boreal conifer forest study area (Mostadmark) mid-Norway.

Biotop	% areal	
Dyrket mark	3.6	Slåtteeeng, grasdekt, intensivt drevet kulturmark, monokultur (areal som er dyrket til vanlig pløyedebde; kan nyttes til åkervekster/eng og fornyes ved pløying).
Beitemark	1.0	Grasbevekst, tidligere intensivt drevet slåtteeeng, høstes bare ved beiting av storfe og sau, ikke monokultur (>50% av arealet dekt av grasarter).
Løvsskog	1.3	Løvtrær er dominerende treslag, rikt feltsjikt, næringskrevende høgstauder og urter, god fuktighet (<50% av arealet er dekt av bartrær).
Rik barskog	17.2	Barskogdominert skogsmark, innslag av bregner, næringskrevende urter og høgstauder (gran, >50% av arealet dekt av barskog).
Fattig barskog	62.2	Barskogdominert skogsmark (gran og furu) samt impediment, grunt jordsmonn, blåbærlyng vanlig. Lite bregner, næringskrevende urter og høgstauder.
Myr	10.1	Areal med minst 30 cm tykt torvlag som på overflaten har preg av myr, lite tre- og feltsjikt.
Vann	4.5	Åpent vann.
Annet	0.1	Tettbebyggelse (boligområder).

## 4.3 Resultater

### 4.3.1 Næring

I Mostadmark var grevlingens diett dominert av meitemark både vår og høst (**tabell 4.3**). Det var ingen forskjell mellom de to årstidene i hvor ofte meitemark ble spist, men meitemark utgjorde en større del av dietten om våren. Bær utgjorde en ubetydelig del av den inntatte næringen om høsten. Flere av de små næringsemnene (f.eks. tovinger- og billelarver, biller og årevinger) ble spist forholdsvis ofte, men utgjorde en liten andel av den totale dietten. Diettanalyse ble ikke foretatt i Trondheim, men bedømt ut fra konsistens og farge på ekskrementer (Skoog 1970), utgjorde meitemark en viktig del av dietten også i de urbane-suburbane områdene.

Det var store forskjeller i mengde meitemark mellom ulike biotoper, både i Trondheim og Mostadmark (**tabell 4.4 og 4.5**). I begge områdene ble de klart største mengdene meitemark funnet i løvskogsarealer, som også var de som inneholdt det største antallet av den store meitemarken *L. terrestris*. I det urbane-suburbane området ble det i tillegg funnet en god del meitemark i plenarealer, mens i barskog var beitearealer brukt av storfe og sau forholdsvis rike på meitemark. Mer enn dobbelt så store mengder potensiell grevlingnæring ble påvist under og like ved kuruken, sammenlignet med prøver tatt tilfeldig innenfor beitearealer (Bevanger et al. 1996). Noe som gjør at grevlingen til en viss grad kan forutsette hvor den kan finne store mengder næring i denne biotopen.

### 4.3.2 Aktivitetsområder

I begge de undersøkte områdene var det stor variasjon i størrelsen på aktivitetsområdene hos grevling (Bevanger et al. 1996). I Trondheim hadde unge grevlinger større aktivitetsområder enn voksne om våren (hhv 1467 og 227 hektar), mens i Mostadmark hadde hanner større områder enn hunner på denne årstiden (hhv 915 og 201 hektar). Om høsten var aktivitetsområdene mindre varierende i størrelse, både mellom kjønn og aldersgrupper, i begge områdene. Det var da ingen forskjell i aktivitetsområdenes

størrelse mellom Trondheim og Mostadmark (hhv 299 og 302 hektar). I Trondheim var det en generell trend at aktivitetsområdene hos grevling avtok i størrelse fra vår til høst, mens i Mostadmark var denne endringen kjønnsbestemt. I barskogsområdet hadde hanner en reduksjon i aktivitetsområde om høsten, mens hunner hadde en økning.

### 4.3.3 Habitatpreferanser

Aktivitetsområdene var ikke tilfeldig etablert innenfor de to studiemrådene. Større deler av aktivitetsområdene, enn det som kunne forventes ved en tilfeldig etablering, bestod av biotoper med god tilgjengelighet av meitemark. Også innenfor aktivitetsområdene viste grevlingene preferanse for bestemte biotoper. I Trondheim ble «skog/grøntarealer» brukt mer enn de andre biotopene uavhengig av årstid, mens i Mostadmark var det en en-

**Tabell 4.3.** Betydning av ulike næringsemner i grevlingens diett. Bygger på analyse av 35 vår- og 30 høstekscrementer samlet i et borealt barskogsområde (Mostadmark) i Malvik kommune. - The relative importance of different food items in badger diet. Based on the analysis of 35 spring and 30 autumn badger droppings collected in a boreal conifer forest (Mostadmark) in Malvik municipality.

Næringsemne	Vekt-% om våren	Vekt-% om høsten
Meitemark	75.69	53.89
Frosk	4.46	25.04
Smågnagere	7.68	5.72
Fugler	3.40	3.02
Biller	2.43	1.44
Insekter	1.54	3.69
Snegler	0.31	0.27
Bær	0.03	3.56
Husholdningsavfall	4.31	3.22
Ubestemt	0.15	0.15

dring i utnyttelsen av ulike biotoper mellom vår og høst. Om våren ble «løvskog» brukt mer enn de andre biotopene i dette området, mens om høsten ble i tillegg jordbruksarealer mye brukt. Denne endringen i utnyttelse var sterkest for biotopen «beite», som fra å være lite brukt om våren, ble mye brukt om høsten.

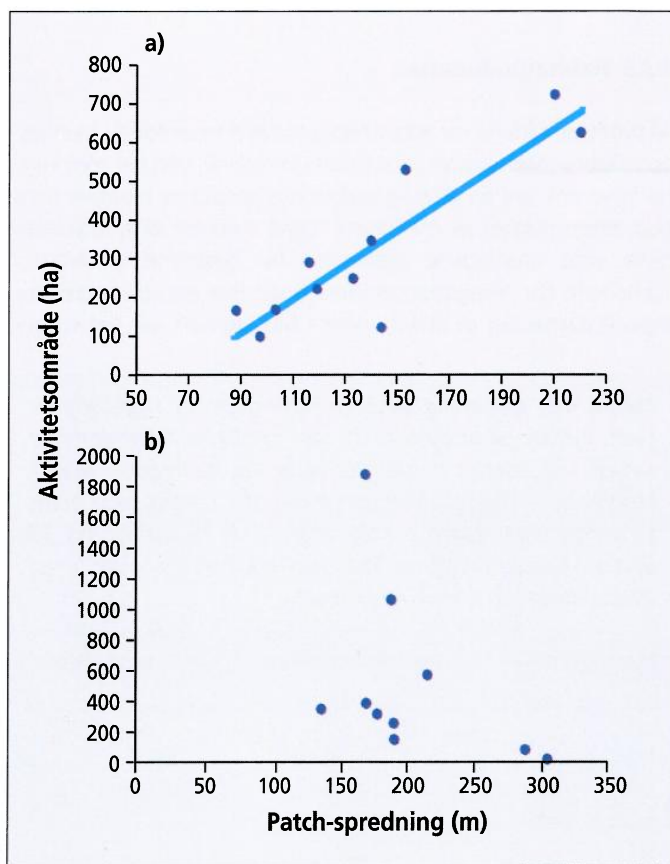
I det boreale barskogsområdet, Mostadmark, kunne fordelingen av avgrensede arealer med løvskog innenfor aktivitetsområdet forklare mye av variasjonen i aktivitetsområdenes størrelse. Dette var ikke tilfellet for skog/grøntareal i det urbane-suburbane området Trondheim (figur 4.3).

#### 4.3.4 Hibruk

I Trondheim ble det funnet 52 hi (1.33 hi pr km<sup>2</sup>) med tegn til grevlingaktivitet. Av disse var 21 % naturlige hi, 77 % var i tilknytning til byggverk og ett var av ukjent type. Naturlige hi var hovedsakelig plassert i skog og grøntarealer der grevlingen kunne finne skjul. I Mostadmark ble det funnet 53 hi (0.88 hi pr km<sup>2</sup>) med tegn til grevlingaktivitet, av disse var 83 % naturlige hi og 17 % var i tilknytning til byggverk. Ved etablering av naturlige hi i Mostadmark viste grevlingen preferanse for rik barskog og unngikk åpne områder. Naturlige hi var små, som oftest var det bare 1-3 hiåpninger. Det høyeste antallet innganger som ble funnet var seks. Grevlingdasser ble funnet ved ni av ti hi, som oftest mindre enn 5

m fra den nærmeste inngangen. Ingen naturlige hi ble funnet på flatmark, de aller fleste var anlagt i middels bratte skråninger og da oftest i den øvre tredjedelen av skråningen. En majoritet av hiene var lagt i skråninger som lå vendt mot S-SV (figur 4.4).

I Trondheim ble 49 (1.25 hi pr km<sup>2</sup>) av de registrerte hiene brukt av radiomerkede grevlinger i løpet av undersøkelsesperioden, mens i Mostadmark ble 48 (0.8 hi pr km<sup>2</sup>) av de registrerte hiene brukt av radiomerkede grevlinger. Grevlinger i barskogsområdet brukte i større utstrekning naturlige hi enn hi i tilknytning til byggverk (hhv 40 og 8), sammenlignet med grevlinger i Trondheim (hhv 11 og 37). Radiomerkede grevlinger brukte i snitt ca ni ulike hi i løpet av året. I Mostadmark brukte grevlinger 42 % av hiene innenfor gruppeterritoriet, og ble funnet i samme hi som andre radiomerkede grevlinger i ca én av tre dager. Det var ingen forskjell i antall ulike hi som unge og voksne grevlinger i Trondheim brukte, men bruken varierte gjennom året. Flest hi ble brukt i sommermånedene, mens det om vinteren ble brukt ett hi (figur 4.5). Det var stor sesongmessig variasjon i stabiliteten i hibruk. I perioden november-februar ble dyrene hovedsakelig funnet i det samme hiet som dagen før, mens de om våren og sommeren var langt mer ustabile i hibruken. Dette hyppige skifte av hi toppet seg i juli, hvoretter stabiliteten igjen økte etter hvert som vinteren nærmet seg. I perioden juli-september var voksne grevlinger mer stabile i hibruken enn unge grevlinger.



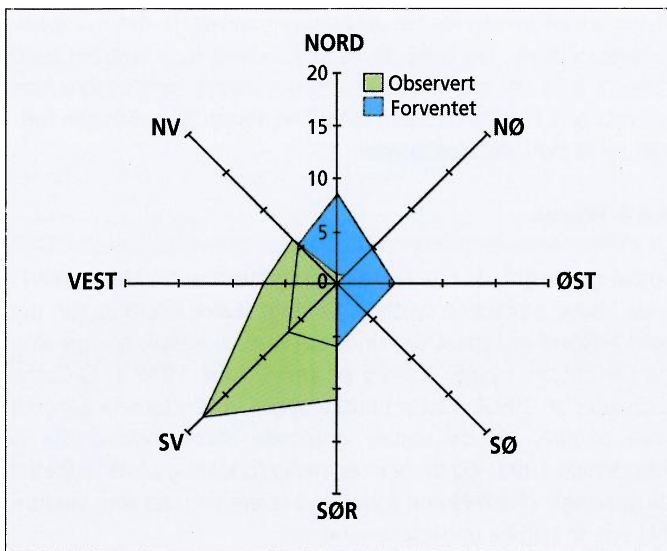
**Figur 4.3**  
Sammenheng mellom størrelsen på aktivitetsområder og spredningen av meitemark-patcher hos grevling i a) Mostadmark og b) Trondheim. - Relationship between the home range size and dispersion of earthworm patches at (a) Mostadmark, and (b) Trondheim.

**Tabell 4.4.** Mengde meitemark i ulike biotoper, funnet ved formalinekstraksjon, i et urbant-suburbant område i Trondheim kommune. - Amount of earthworms in different habitats sampled by formalin extraction in an urban/suburban area in Trondheim municipality.

Biotop	Meitemarkbiomasse g/m <sup>2</sup> ± SE	<i>L. terrestris</i> ant./m <sup>2</sup> ± SE	n
Skog	198.9 ± 9.3	35.6 ± 6.3	20
Park og plen	80.6 ± 13.0	17.6 ± 4.1	20
Jordbruksarealer	50.6 ± 11.7	6.0 ± 1.8	20

**Tabell 4.5.** Mengde meitemark i ulike biotoper, funnet ved formalinekstraksjon, i et borealt barskogsområde (Mostadmark) i Malvik kommune. - Amount of earthworms in different habitats sampled by formalin extraction in a boreal conifer forest (Mostadmark) in Malvik municipality.

Biotop	Meitemarkbiomasse g/m <sup>2</sup> ± SE	<i>L. terrestris</i> ant./m <sup>2</sup> ± SE	n
Løvskog	153.0 ± 12.3	19.2 ± 3.9	20
Beite	58.7 ± 5.0	2.6 ± 1.2	20
Rik barskog	31.0 ± 3.7	1.2 ± 0.6	20
Dyrket mark	11.4 ± 3.3	0.2 ± 0.2	20
Fattig barskog	0	0	20
Myr	0	0	20



**Figur 4.4**

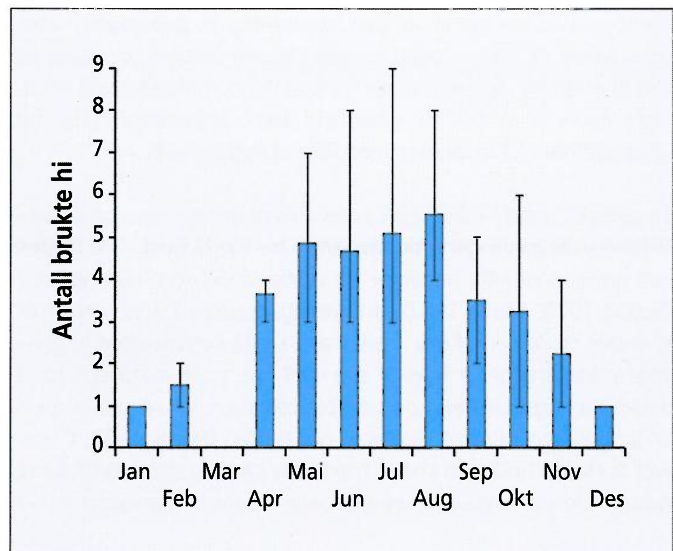
Eksposisjon av 44 naturlige grevlinghi i et borealt barskogsområde (Mostadmark), sammenlignet med hva som kan forventes ut fra en tilfeldig plassering av hi i det samme området. Gruppert ut fra sektorer på 45°. - Facing direction of 44 natural badger setts in a boreal conifer forest area (Mostadmark) in relation to what could be expected from a random distribution of setts in the same area. Data grouped by 45° sectors.

## 4.4 Diskusjon

### 4.4.1 Næring

Meitemark var det dominerende næringsemnet i grevlingens diett. Om våren utgjorde meitemark så mye som 3/4 av den inntatte næringen, mens ingen andre næringsemner oversteg 10 %. Om høsten var meitemarkandelen sunket noe, men den var fortsatt over 50 %. Større meitemarkandel om våren kan skyldes et stort proteinbehov for å erstatte forbrukte ressurser gjennom vinteren (Lindström 1989). Sammenlignet med tidligere diettstudier hos grevling utgjorde meitemark like stor andel av vårdietten som den kan gjøre i høytetthetspopulasjoner i både England og Skottland (Kruuk & Parish 1981, Neal 1988, Kruuk 1989), men i forhold til en undersøkelse gjort i et borealt barskogsområde i Sverige (Grimsö) lå andel meitemark noe høyere (ca 50 % meitemark, E. Lindström pers. medd.). Dette kan skyldes at det undersøkte området i Sverige var fattigere og hadde dårligere tilgjengelighet av meitemark.

Et forventet skifte til større betydning av bær i dietten om høsten ble ikke funnet. Frekvensen av bær i de undersøkte prøvene var 20 %, og utgjorde i underkant av 4 % av den totale dietten om høsten. Dette er mindre enn det som er funnet i tidligere undersøkelser i Sverige, hvor det ble registrert bær i 50-90 % av høstprøvene (Skoog 1970, E. Lindström pers. medd.). Årsaken til det store avviket i frekvens av bær sammenlignet med andre barskogsundersøkelser, kan være at tilgjengeligheten på bær må overstige et visst terskelnivå før grevlingen begynner å utnytte dette næringsemnet. En annen forklaring kan være at grevling ikke trenger å utnytte bær som næringsressurs hvis den finner tilstrekkelig med meitemark som inneholder en stor andel fett (Macdonald 1983a) som kan brukes til å bygge opp fettreserver før vinteren.



**Figur 4.5**

Antall ulike hi en grevling i Trondheim bruker gjennom året. ⊥ = laveste antall brukte hi, ⊤ = høyeste antall brukte hi. - Number of different setts a badger in Trondheim used during the year. ⊥ = lowest total setts used, ⊤ = highest total setts used.

### 4.4.2 Aktivitetsområder

Grevlingene i Midt-Norge brukte større aktivitetsområder enn hva som tidligere er påvist (Woodroffe & Macdonald 1993), men det var stor variasjon innenfor begge studieområdene. I Mostadmark kunne spredningen av løvskog forklare mye av den observerte variasjonen i aktivitetsområdenes størrelse, men dette var ikke tilfelle i Trondheim. En mulig forklaring på dette kan være at det i Trondheim er et ustabil romlig- og sosialt system hos grevling pga høy dødelighet som følge av biltrafikk (Bevanger et al. 1996).

Om våren hadde hannene større aktivitetsområder enn hunnene i Mostadmark. Denne kjønnsforskjellen kan skyldes seksuell aktivitet, hvor hannene brukte store områder på leiting etter mottagelige hunner som de kunne pare seg med (Ahnlund 1980), eller foretok parings-ekskursjoner utenfor territoriet (Evans et al. 1989, Christian 1994). Økt seksuell aktivitet hos hannene om våren er tidligere påvist i England (Roper et al. 1993). Det samme kan være tilfelle i Trøndelag. Dette indikeres av overvekten av hanner blant voksne, ihjelkjørte grevlinger om våren (Bevanger et al. 1996).

Aktivitetsområdene for grevling om våren i Trondheim var større for unge enn gamle individer, mens det ikke var noen forskjell om høsten. Dette kan skyldes at våren er den tiden på året da unge individer forlater området hvor de ble født for å etablere seg i et eget område. Spredning bort fra oppvekstområdet vil være mer sannsynlig i lavtetthetspopulasjoner med ustabil sosial struktur enn i populasjoner med stabil, sosial struktur, hvor det er få ledige områder hvor unge individer kan etablere seg (Christian 1994). Det faktum at de fleste tidligere undersøkelser på romlig og sosial organisering hos grevling har vært gjort i stabile høytetthetspopulasjoner på De britiske øyene, kan forklare at det eksisterer så få observasjoner av spredningsatferd hos grevlinger (da Silva et al.

1994), og at mange er av den oppfatning at grevlingen i liten grad søker ut fra sin egen sosiale gruppe (Neal & Cheeseman 1991). Forskjell i sosial struktur mellom de to studieområdene kan være årsak til at det ble observert større aktivitetsområder for unge individer i Trondheim, men ikke i Mostadmark.

En generell trend i Trondheim synes å være at størrelsen på de områdene som grevlingene brukte avtok fra vår til høst. Om høsten kan grevling utnytte hagebær og nedfallsfrukt som næringskilde (Skoog 1970, Harris 1982), en næringsressurs som vil være mer klumpvis fordelt enn f.eks. meitemark. Dette kan medføre at grevlingen ikke trenger å bevege seg over like store avstander for å dekke næringsbehovet, noe som ble observert for en urban grevlingpopulasjon i Bristol, England, om høsten (Harris 1982, Cresswell & Harris 1988). En annen forklaring på redusert arealbruk om høsten kan være redusert seksuell aktivitet hos begge kjønn.

#### 4.4.3 Habitatpreferanser

Biotsammensetningen i aktivitetsområdene var forskjellig fra studieområdene, noe som viser at disse områdene ikke var tilfeldig anlagt. Rike meitemarkbiotoper ble innlemmet i aktivitetsområdene i større grad enn andre biotoper ut fra deres tilgjengelighet i begge studieområdene. Fattige meitemarkbiotoper ble tatt minst hensyn til ved opprettelse av et aktivitetsområde. Dette viser at grevling skiller mellom biotoper når den hevder et aktivitetsområde; noen biotoper er viktigere å få med i det området som forsvares enn andre, og dette er de rike meitemarkbiotopene. Det var ingen kjønnsforskjeller i bruken av de ulike biotopene innenfor aktivitetsområdet, men i Mostadmark var det en tydelig endring i biotopbruken mellom vår og høst.

Både i Trondheim og Mostadmark var bruken av biotopene innenfor aktivitetsområdet forskjellig fra tilfeldig bruk. I begge studieområdene ble den biotopen som inneholdt størst meitemarkmengde mer utnyttet enn de andre biotopene, bortsett fra i Mostadmark om høsten. Her ble beitemark, som var lite brukt om våren, den mest brukte biotopen om høsten. Denne biotopen var den eneste som fikk endret betydning fra vår til høst. Dette kan skyldes at beitemark om høsten inneholder mye husdyrgjødsel som gir økt mengde, god tilgjengelighet og stor forutsigbarhet av næring, noe resultatene fra meitemarkprøvene under kuruker indikerte. Husdyrskrementene vil fungere som «veiviser» for hvor næring kan finnes, noe som reduserer søketiden betydelig og derved øker den energetiske gevinsten. At næringen i tillegg er lett tilgjengelig i økte mengder forsterker lønnsomheten ved å utnytte denne ressursen. Høyt innhold av tovinge- og billelarver er med å øke den positive effekten av husdyrskrementer. I tillegg er gresset på beitemark kort om høsten, fordi gjenveksten er seinere og beitetrykket større. Kortere gress, helst under 5 cm, medfører at det blir lettere for grevlingen å finne meitemark som er utenfor tunnellene sine (Kruuk et al. 1979). Begge disse faktorene gir gunstige forholdsforhold for grevling; den finner lett meitemark like under kuruken og/eller i det korte gresset. Høsten er fuktigere enn våren, og dette gjør at meitemark blir mer tilgjengelig på åpne områder, som f.eks. beitemark, hvor den ellers er tørkeutsatt. I tillegg kan større mengde alternativ næring gi beitemark en større næringsmessig verdi for grevling om høsten. Alle disse faktorene kan bidra til å gjøre beitemark til en meget attraktiv biotop for grevling om høsten.

Betydningen av rike meitemarkbiotoper uansett årstid, slik resultatene indikerer, ble også påvist ved Grimsö (E. Lindström pers. medd.), hvor det ble funnet at selv om fattige barskogsområder ble mer brukt om høsten enn om våren, foretrakk grevlingen fortsatt meitemarkrike biotoper.

#### 4.4.4 Hibruk

Antall grevlinghi var noe høyere i Trondheim enn i Mostadmark, men begge områdene syntes å ha langt lavere tetthet enn det som tidligere er funnet ved undersøkelser av hibruk hos grevling på De britiske øyene: 3.7-6.5 pr km<sup>2</sup> (Kruuk 1978 a, O'Corry-Crowe et al. 1993). På De britiske øyene er territoriene generelt mye mindre, og de sosiale gruppene større (Woodroffe & Macdonald 1993), og dette er en mulig forklaring på at tettheten av grevlinghi i Midt-Norge ligger mye lavere enn det som ble funnet i de to britiske undersøkelsene.

Noe uventet var funn av et stort antall hi i forbindelse med bygninger og byggverk, spesielt i Trondheim, et fenomen lite beskrevet i litteraturen tidligere. Andre studier har vist at grevling har visse krav til bl a jordtype, hellning og skjul når de anlegger hi (jf Thornton 1988, Neal & Roper 1991). Mangel på steder som oppfyller spesifikke krav til hi plass kan være en forklaring på hvorfor grevlinger brukte så mange kunstige hi. En annen forklaring på bruk av kunstige hi kan være at det er enklere å utnytte de mulighetene som finnes under en bygning, som i utgangspunktet gir et visst vern, enn å grave ut et nytt hi.

De naturlige hiene var ikke tilfeldig anlagt. Preferanse for biotoper med godt skjul og unngåelse av åpne biotoper tyder på at grevling foretrekker hi plasser som gir skjulmuligheter omkring selve hiet. Selv om grevlingen ikke har så mange naturlige fiender i dag, kan effekten av et tidligere seleksjonstrykk fra predatorer ha medført preferanse for skjul som fortsatt gir utslag på valg av hi plass. Grevlingunger leker, og voksne grevlinger bruker tid til sosiale aktiviteter i området omkring hiet, før de drar ut på næringssøk om kvelden (se Kruuk 1989). Ved et hi uten skjul vil sjansen for å bli oppdaget av en predator, eller bli forstyrret av f.eks. mennesker, være mye større enn ved et hi som ligger godt skjult. Preferanse for hi plasser som var vendt mot sør eller sør-vest kan skyldes at snøen smelter tidligere på disse stedene enn på de mer nordvendte skråningene. Dette øker tilgjengeligheten til hi og næring om våren. Betydningen av tidlig snøavsmelting ved hietablering underbygges av resultatene fra Mostadmark der den rike barskogen ble foretrukket ved hietablering. Dette var den biotopen som først ble snøfri i studieområdet det året undersøkelsen ble gjennomført.

De naturlige hiene i Midt-Norge var små sammenlignet med det som er beskrevet fra England. Der er det funnet hi med opp til 200 åpninger og over 100 m i lengderetningen (Roper et al. 1991, Roper 1993). Størrelsen på et grevlinghi kan være et resultat av hvor lenge hiet har vært i bruk, og enkelte steder i England kan hi ha gått i arv i over hundre år (Neal & Roper 1991). I Trondheim og Mostadmark har grevlingen vært etablert i omkring 20 år (Bevanger 1985, pers. obs.), og denne relativt sett korte perioden kan forklare hvorfor grevlinghiene i disse områdene er forholdsvis små. En annen forklaring kan ligge i at jordsmonnet generelt er lite egnet til å grave i, og at det vanskelig lar

seg gjøre å konstruere hi av den størrelse og kompleksitet som f.eks. finnes i Nederland og på De britiske øyene.

Hibruken i Trondheim og Mostadmark synes å avvike en god del fra det som er beskrevet tidligere. Fenomenet med et kontinuerlig brukt «hovedhi» ble ikke påvist, og grevlingene brukte flere ulike hi enn tidligere undersøkelser indikerer. Gjennom året ble det funnet klare forskjeller i antall hi som ble brukt og hvor ofte grevlinger skifter hi. Fra mai og utover sommeren brukte grevlingene mange hi, og de skiftet hi ofte. De eneste observasjonene som avvok fra dette mønstret var to voksne hunner i Mostadmark, som fra de ble merket om våren og frem til medio juni, kun brukte ett hi. Begge to var trolig diegivende, og dette forklarer sannsynligvis hvorfor deres hibruk avvok fra de andre. Så snart ungene var store nok til å følge mødrene begynte de som de andre grevlingene, å bruke mange hi kombinert med hyppige hi-skifter.

#### 4.4.5 Sosialt system

Det sosiale systemet i Mostadmark ser ut til å være små sosiale grupper av blandet kjønn og alder som forsvare et felles område, hvor fordelingen av områder som er rike på meitemark kan forklare en stor del av variasjonen i territorienes størrelse (Brøseth et al. 1997). I Trondheim syntes det å være et langt mer variabelt system, med alt fra solitære individer, til én hann som overlappet flere hunner. Det ble ikke funnet sosiale grupper i Trondheim. En forklaring på denne forskjellen kan være at det i Mostadmark er økologiske begrensninger på spredningen bort fra oppvekstområdet (da Silva et al. 1994), hvilket ikke er tilfellet i Trondheim. Høy dødelighet, som skyldes biltrafikk i Trondheim (Bevanger et al. 1996), kan være tilstrekkelig til å danne et ustabilisert sosialt system som ikke har begrensninger på spredning og selvstendig reproduksjon, noe som vil motvirke gruppedannelse. Ved høy dødelighet oppstår ofte ledige områder, hvor unge individer kan etablere seg og reproducere. Det medfører at unge individer søker bort fra det territoriet der de ble født, og dannelse av sosiale grupper uteblir selv om ressurstilgangen er stor nok til at grupper kan dannes (Woodroffe & Macdonald 1993).

## 4.5 Landskapsøkologiske perspektiver

De to undersøkelsesområdene (Trondheim og Mostadmark) er vesensforskjellige fra hverandre. Trondheimsområdet er svært mosaikkpreget, og grovt sett et kulturlandskap med gradienter fra urbane områder til jordbruksområder og skogsområder. Det har i tillegg mange kantsoner, korridorer og rester etter naturlig vegetasjon. Mostadmarkområdet er langt mer homogent og betydelig mindre oppstykket. Graden av isolasjon mellom de ulike områdene i Mostadmark er følgelig mindre enn i Trondheim. Sammenlignes fragmenteringsgraden, og isolasjonsgraden mellom de enkelte habitatøyene i Trondheim, med store byer på Kontinentet eller jordbruksområder i Nederland og andre intensivt drevne jordbruksarealer, er heller ikke Trondheimsområdet dramatisk fragmentert eller isolert.

Det er foretatt få kritiske analyser av betydningen av korridorer på artsnivå for pattedyr. I Trondheim er arealene langs Nidelva en av

de viktigste korridorene for at større pattedyr skal kunne bevege seg inn mot, eller ut fra byen. Peiling av radiomerket grevling viste bl a at kantsonen ned mot Nidelva representerte viktige nærings- og hihabitater. Det ble også registrert at dyr i utkanten av undersøkelsesområdet (Bratsberg) vandret inn til bykjernen og etablerte seg der, dvs. en avstand på ca 6 km. Dess mindre en subpopulasjon i et område er, dess viktigere er det at det er spredning av dyr mellom områdene, for å kunne opprettholde en metapopulasjon. Relativt små endringer i mortalitetsraten hos voksne dyr endrer også metapopulasjonens overlevelse kraftig (Opdam 1990). Etablering av kunstige passasjer under de mest trafikkerte veiene, vil utvilsomt øke overlevelsen hos grevling i Trondheim. I løpet av prosjektperioden ble det lokalisert flere «hot spots» for påkjørsler. Grevling synes å være relativt konservativ med hensyn til valg og bruk av stier mellom næringsområder eller andre tilholdssteder, og det er derfor mulig å kartlegge hvor de fleste ulykkespunktene er.

Metapopulasjonsteori er forsøkt benyttet på grevlingpopulasjoner (Opdam 1990, Lankester et al. 1991). Det må imidlertid stilles spørsmål ved hvor relevant dette er for grevlingpopulasjoner i Midt-Norge, eller andre steder innen artens norske utbredelsesområde. Habitatøyer i Norge er relativt sett lite isolert sammenlignet med f.eks. sentraleuropeiske forhold. Dessuten synes de grevlingpopulasjonene som er undersøkt å ha mange særtrekk, sammenlignet med populasjonene i Storbritannia, som mye av dagens kunnskap er basert på. Dette gjelder særlig aktivitetområdenes størrelse, men også hibruk og sosialt system, så langt dette var mulig å identifisere. De demografiske dataene viser en spesiell populasjonsstruktur, særlig i de urbane områdene (Bevanger et al. 1996). At grevling dessuten, i større utstrekning enn tidligere antatt, kan ha et betydelig spredningspotensiale, er demonstrert gjennom de endringer i artens forekomst som er registrert i løpet av de siste 50 år (Bevanger & Lindström 1995). Det vil si at det synes å foreligge få barrierer som berører spredningsmulighetene for grevling hos oss. En annen komplikasjon er at unge grevlingpopulasjoner kan tenkes å vise spesielle mønstre i forhold til sosiale strukturer, hibruk og aktivitetsområder enn veletablerte populasjoner.

For å kunne benytte metapopulasjonsteori og estimere overlevelse av metapopulasjoner og modellere langsiktige endringer i grevlingpopulasjonen i Trondheim, er det nødvendig å ha kontroll på reproduksjon, dødelighet og spredning av et større antall dyr og familiegrupper over et lengre tidsrom, dvs. ha mulighet til å følge lokal utryddelse av subpopulasjoner og rekolonisering av tomme områder. Så langt synes imidlertid urbaniseringsgraden og mosaikk- og barrierebelastningen, å være under det nivå som grevling kan tolerere. Men det synes å være et klart begrenset tilbud av egnede hiplasser og oppholdssteder for grevling i den indre bykjernen, og i de områdene som er «frisert» og mest «homogenisert» av blokkbebyggelse og plenarealer. Flere av de sentrale tilholdsstedene for grevling i Trondheim er i løpet av de siste 5-6 årene blitt ødelagt. De optimale grevlinghiene i bykjernen ligger i tilknytning til ubebodde hus med krypkjellere, lokalisert slik at det er korridorer ut mot næringsområder. I tillegg til slike «gratishi» vil avfall og antropogen betinget næringstilgang måtte antas å øke overlevelsen hos de urbane dyrene, og til en viss grad kompensere for økt dødelighet som følge av trafikkdødelighet.



## 5

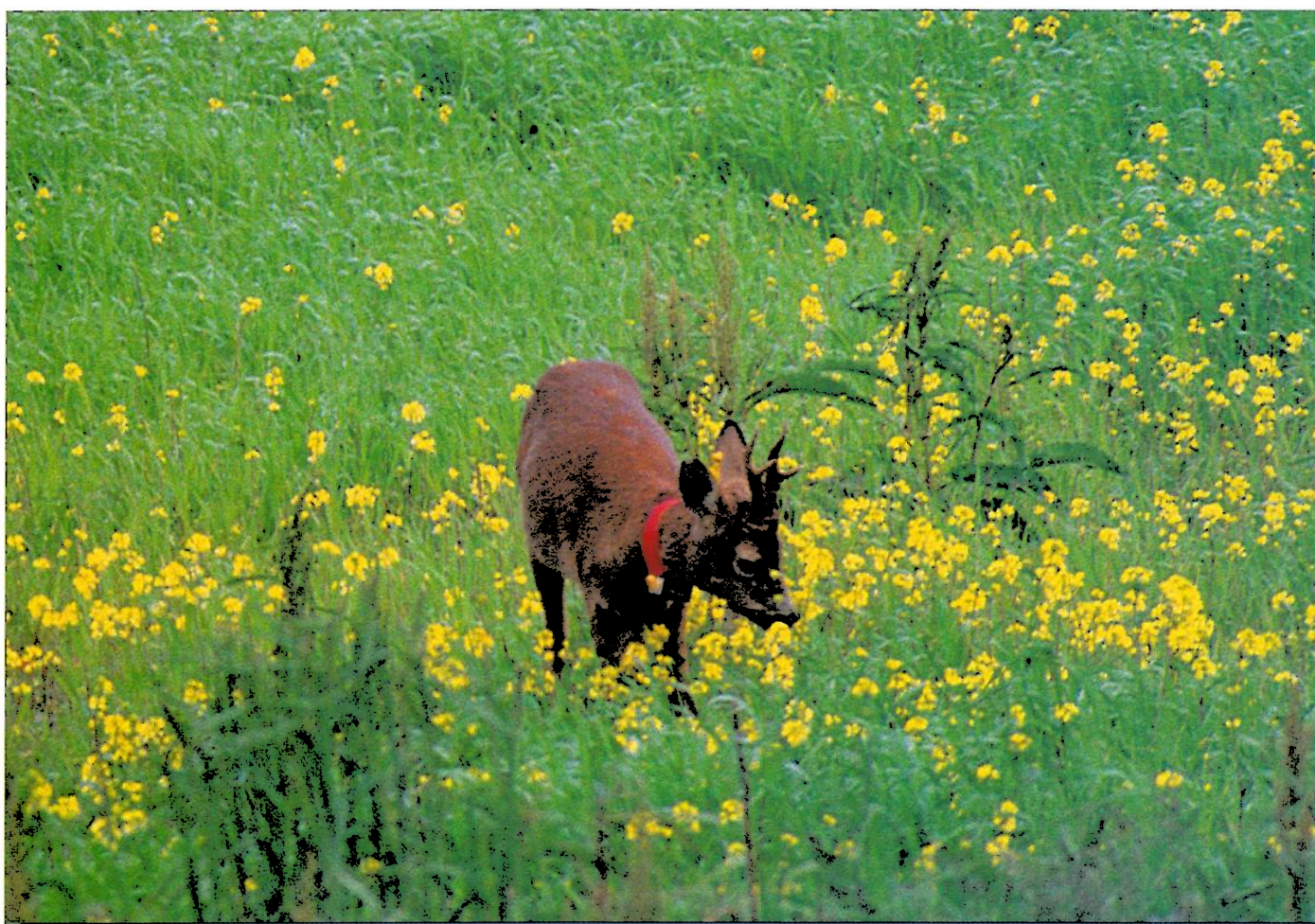
## Rådyr i kulturlandskapet

Reidar Andersen

*Rådyr er blant de største pattedyrene i Norge som særlig er tilknyttet kulturlandskapet. Arten har betydning både som opplevelsesverdi, som jaktbart vilt og som skadegjører på avlinger. Selv om rådyr kan bruke åpne områder som åker og eng til næringssøk, er det spesielt skogteiger, kantsoner og andre restbiotoper i jordbrukslandskapet som gir rådyr gode muligheter for skjul og for å finne næring. Når jordbrukslandskapet endrer seg som følge av forandringer i jordbrukspolitikken, kan vi derfor forvente at også rådyras bruk av landskapet vil endre seg. Nøyaktig hvordan landskapsstrukturen påvirker rådyras valg og bruk av leveområder er imidlertid ikke så godt kjent. Dermed vet vi heller ikke hva slags effekter dette kan ha på rådyras reproduksjonssuksess, overlevelse og bestandsutvikling i området. Å få økt kunnskap om slike problemstillinger er viktig både for å forstå populasjonsøkologien hos ulike hjortedyr bedre og ikke minst som et grunnlag for forvaltningen av en viktig art i norsk natur.*

## 5.1 Innledning

Blant de to pattedyrarter vi først og fremst forbinder med det norske kulturlandskapet, er rådyr og rødrev særlig viktige (Andersen et al 1995). I et variert og mosaikkpreget kulturlandskap vil rådyret ha god tilgang på skjulbiotoper i «skogsøyene» vi ofte finner omringet av åker og eng. Samtidig gir denne type landskap god tilgang på kantsoner hvor dyrene kan finne høykvalitetsfôr sommer og høst. Hvis snøforholdene tillater det, benyttes gjerne åpne områder som åker og eng om vinteren. Denne sesongmessige endring i bruk av kulturlandskapet gir seg også utslag i endret sosial organisering blandt dyrene. Mens dyrene fra sen vår til sen høst finnes spredt enkeltvis og i familiegrupper, dannes det om vinteren større, stabile grupper av dyr for å redusere predasjonsrisikoen. Rådyret har alltid vært et viktig byttedyr for både rødrev, gaupe og ulv. Innen sitt utbredelsesområde fra Middelhavet i sør til Pasvik i nord finnes rådyr i et variert spekter av kulturlandskapstyper, og innenfor hver av disse må dyrene utvikle anti-predatorstrategier tilpasset en varierende habitatstruktur.



Her skal vi se på fire forhold som er av betydning for å forstå hvordan rådyret påvirkes av landskapets struktur. For et rådyr vil det være av stor betydning å ha kjennskap til sitt leveområde slik at skjulbiotoper og fluktveier kan bli benyttet best mulig. Vi skulle dermed forvente en stor grad av stedegenhet når det gjelder bruk av leveområder. Først skal vi derfor se på hvordan fysiske endringer i kulturlandskapet påvirker dyrenes valg av leveområde. Deretter skal vi se hvordan bruken av åpne områder i kulturlandskapet påvirker dyrenes sosiale organisering, og hvorvidt de ulike kategoriene dyr har den samme utnyttelse av områdene. Videre skal vi gå inn på hvordan interaksjonene mellom rådyr og rødrev er sommerstid, og hvordan landskapets struktur påvirker predasjonsraten av rådyrkalv. Til slutt vil vi se på hvordan den samme landskapsstrukturen påvirker størrelsen og bruken av rådyrgeitas sommerområde.

## 5.2 Hva betyr landskapsendringer innenfor rådyrets leveområder?

Innenfor intensivt utnyttede kulturlandskaper er det ofte begrenset tilgang på skjulbiotoper, og de små øyer av skog vi finner, er et viktig landskapselement for rådyrene. Hittil har ingen studier vist hvordan dyrene blir påvirket av permanente endringer i leveområdene som følge av skogsdrift. Mens de kort- og langsiktige effektene skogsdrift har på områdeutnyttelse til elg, wapiti og hvit-hale hjort er godt undersøkt i N-Amerika, mangler tilsvarende undersøkelser stort sett for europeisk hjortevilt. I tillegg er de fleste studiene gjort i store, sammenhengende skogsområder, og bare et fåtall er utført under europeiske forhold hvor vi ofte finner fragmenterte skogsområder i et kulturlandskap.

Fragmentering av skogen i mindre, isolerte bestand, har vist seg å påvirke en rekke skogslevende dyr, men slik isolering er ikke noe stort problem for store, mobile dyr som rådyret. Tverimot, er store åpne områder ofte viktige beiteområder for rådyr. Problemet er derfor ikke relatert til næringssituasjonen, men til tilgangen av skjul, som rådyret er svært avhengig av. Vi skulle derfor anta at forstyrrelser og habitatendringer som medfører reduksjon av skjulmuligheter vil påvirke rådyrets bruk av slike områder.

### Når skjulet forsvinner

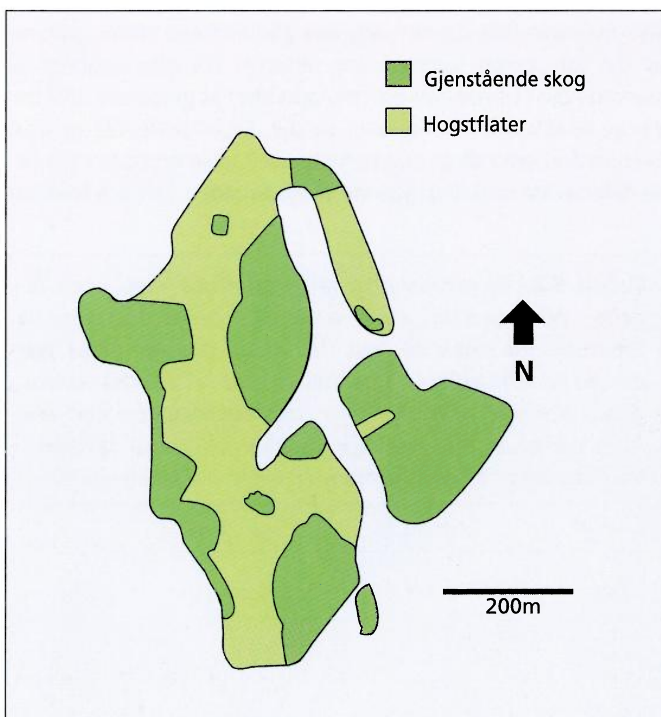
Innenfor et 24 ha stort skogs- og åkerområde på Storfosna, ble store deler av skogen stormskadet i januar 1992, og hele området ble ryddet i 1993 (Linnell & Andersen 1996a). Dette ga oss en mulighet til å se på de kortsiktige effektene av forstyrrelser og habitatendringer på en gruppe radiomerkede rådyr innen området, som hovedsakelig besto av furu, endel bjørk og noen bestand av rogn. Under oppryddingen i 1993, ble 8 ha skog fjernet, dette utgjorde 50 % av det opprinnelige skogsareal (**figur 5.1**).

Til tross for at det ikke er noen sosiale barrierer som hindrer dyrene i å utnytte områdene om vinteren, samt at det var tilgang på tilsvarende habitater i nærliggende områder, registrerte vi bare små endringer i habitatbruk, områdestørrelse og forflytninger som følge av forstyrrelser og skogavvirkingen (**tabell 5.1**). Kun en familieguppe forlot området under hogsten. Denne returnerte straks hogsten var avsluttet. Dyrene som sto igjen i skogen under hogsten, utnyttet de gjenværende skogsområder som skjul, men

reduerte bruken av de åpne områdene på dagtid. Etter at hogsten var avsluttet var det ingen endring i områdebruk sammenlignet med før hogsten startet, og lokalisering av flere aktivitetssentre utenfor skogsområdet etter hogsten må ses i sammenheng med en generelt større bruk av åkerområdene utover våren.

Tidligere studier har vist at rådyr har korte fluktavstander og returnerer raskt tilbake til sitt normale leveområde etter å ha blitt forstyrret. Når det gjelder reaksjonene på menneskelige forstyrrelser innenfor områdene til hjort og wapiti er det ikke funnet reaksjoner på stor hogstaktivitet, mens andre studier viser at mødre med kalv forlot sine sommerområder i forbindelse med bergverksaktivitet. I Danmark er det funnet at hjort som ble forstyrret flyktet i gjennomsnitt 3.5 km unna, for så å vende tilbake i løpet av 2-3 dager. Tidligere undersøkelser på elg har vist at denne arten er lite påvirket av habitatendringer innenfor sine sommerområder, og at tradisjonelle trekkruiter opprettholdes til tross for at disse har mistet sin adaptive verdi. Reinen er derimot mer påvirket av slike endringer. Men generelt synes hjortevilt å tolerere store endringer innenfor sine leveområder før disse forlattes, noe som indikerer at det er av stor verdi å være stedstro til sine områder.

Mens de kortsiktige effektene av skogshogst var minimale i dette studiet, kan vi kun spekulere på de mer langsiktige effekter, men tidligere studier av wapiti har på lang sikt bare vist små, negative effekter av skogshogst, muligens fordi slike områder vil produsere godt beite etter kort tid. For vårt studieområde forventet vi de samme effektene; hogstflatene ville på kort sikt gi godt beite, og den gjenværende skogen ville gi tilstrekkelige skjulmuligheter til at det fortsatt ble opprettholdt en høy tetthet av rådyr, til tross for en halvering av skogsarealet innenfor dyrenes leveområder.



**Figur 5.1.**  
Forandringer innen studieområdet som følge av skogrydding. -  
Changes in the study area as a result of forest clearance.

**Tabell 5.1.** Rådyrets bruk av skogsområder i perioden juli 1992 til april 1993 før, under og etter at 50% av tilgjengelig skog innenfor opprinnelig leveområde til 4 familiegrupper og 3 individer var fjernet. Forskjeller mellom de ulike perioder er beregnet ved 1-veis ANOVA. - Roe deer use of forest area in the period July 1992 to April 1993, before, during and after removal of 50% of the available forest within the home range of 4 family groups and 3 individuals. Difference between the different periods was calculated with one-way ANOVA.

	Før	Under	Etter	F	df	P
Skogsareal innenfor leveområdet (ha)	9.8±1.5	7.4±2.5	9.1±1.1	0.47	2	0.64
Prosentvis andel av skog innen leveområdet	50.6±10.5	58.9±15.5	41.5±10.4	0.51	2	0.61
Prosentvis andel av lokaliseringer i skog	65.5±7.8	53.5±13.9	45.3±11.2	0.90	2	0.43

### 5.3 Hvordan kulturlandskapet påvirker rågeitenes sosiale organisering

Den sesongmessige variasjon i tilgang og fordeling av føde innenfor et kulturlandskap nødvendiggjør atferdsmessige og sosiale tilpasninger. Den mest synlige endring hos de fleste arter er en økt gruppestørrelse om vinteren, og oppsplitting i grupper bestående av bare ett kjønn. I kulturlandskapet på Storfosna viste rådyrene betydelige variasjoner i gruppestørrelse og sosial atferd fra vinter til sommer (**tabell 5.2**). Det samme er også registrert i andre rådyrbestander, og mest markert er dette for rådyr i åpne landskapsområder, hvor det dannes store grupper om vinteren (Linnell & Andersen 1996b).

#### Vinterklanene på Storfosna

Ikke overraskende dannet rådyrene på Storfosna større grupper av dyr som beitet sammen om vinteren. Fra observasjoner av merkede dyr i bestanden ble det raskt klart at gruppene ikke besto av tilfeldige kombinasjoner av dyr. Eksempelvis ble et stort åkerområde sentralt på øya benyttet av 3 ulike grupper fra 3 ulike deler av de omkringliggende skogsområder. Selv om leveom-

rådet overlappet noe mellom gruppene, ble aldri et medlem av gruppen observert sammen med dyr fra de andre gruppene. Mens det var stor overlapping i leveområder for de enkelte medlemmene i en gruppe, var overlappingen i leveområde mellom gruppene liten.

Hver gruppe besto av minst 2 eldre geiter, flere åringer og kalver og opptil 2 eldre bukker. Disse bukkene var nesten alltid observert sammen med andre medlemmer av gruppen, og bare observert enslige i 8% av tilfellene. Assosiasjonen mellom søskenkalver og mellom geit og kalv var stor (henholdsvis 86.4% og 76.4%), og geitene ble også ofte observert sammen med sine kalver fra året før (19% av observasjonene).

Medlemsskap i en gruppe medførte ikke at dyrene var sammen hele tiden, det medførte snarere at antall individer gruppedlemmene hadde kontakt med var begrenset. Bortsett fra en sterk assosiasjon mellom geitene og deres kalver, var det kun få assosiasjoner som var over 50%. Dette viser at gruppestørrelsen varerte raskt. For å forstå årsaken til denne gruppedannelsen, undersøkte vi hvorvidt det var fordeler for dyrene å opptre i grupper om vinteren.

#### Er det energetiske fordeler med gruppedannelse?

Gruppestørrelsene kan variere fra time til time, og ved å betrakte hvordan dyrene justerer sin atferd i forhold til gruppestørrelsen, kan vi illustrere fordelene med gruppedannelse.

I 1993 studerte vi tidsbudsjettene til individer i grupper av ulik størrelse, mens dyrene beitet på åpne åkerområder. Vi skilte mellom 4 typer atferd; årvåkenhet, gang, matsøk og beiting. Det var en raskt økning i beiteeffektivitet med økende gruppestørrelse, noe som skyldes en markert nedgang i årvåkenhet (**figur 5.2**). Nedgangen i årvåkenhet var imidlertid ikke proporsjonal med økningen i gruppestørrelse, noe som medfører at gruppen som helhet brukte mere tid på årvåkenhet enn enslige dyr. Store grupper favoriserer derfor individene på minst to måter; (i) beiteeffektiviteten øker, (ii) sjansen for å bli tatt av rovdyr avtar pga en større årvåkenhet for gruppen som helhet, samt at et individs sannsynlighet for å bli tatt av rovdyr generelt avtar med økende gruppestørrelse. Tilsvarende effekter av gruppestørrelse er også funnet for andre klauvdyr. Ulempene i form av økt beitekonkurranse, antas å være minimale i slike store, homogene åkerområder.

**Tabell 5.2.** Gjennomsnittlig gruppestørrelse med eldre rågeiter, og prosentvis andel av enslige geiter observert på Storfosna fra vinter til høst. N= antall grupper sett. Hver måned er delt i tidlig (< 15.ende) og sent (>15.ende). - Mean group size with older roe deer does observed on Storfosna from winter to autumn. N = number of groups observed. Each month is divided into early (< 15th) and late (> 15th).

Måned	Gruppest.	% Enslige	N
Mars	3.3 ± 1.5	9.7	155
	3.5 ± 1.6	5.2	58
April	3.4 ± 2.5	11.6	69
	2.9 ± 1.5	16.6	223
Mai	2.3 ± 1.3	29.3	116
	1.7 ± 1.0	59.2	91
Juni	1.2 ± 0.5	87.3	65
	1.1 ± 0.3	92.8	97
Juli	1.2 ± 0.5	78.5	223

Gruppestørrelsen påvirket imidlertid ikke alle individer på samme måte. Eldre geiter som beitet sammen med sine kalver hadde høyere årvåkenhetsnivå (og dermed redusert beiteeffektivitet) enn eldre bukker, kalver og geiter uten kalv. Bare åringene hadde den samme grad av årvåkenhet som geiter med kalv. Kalveførende geiters større årvåkenhet kan derfor ses på som en form for forlenget omsorgsperiode.

#### Adaptive betydning av årstidsvariasjoner i rådyrenes sosiale system

Om vinteren er behovet for å øke beiteeffektiviteten og samtidig redusere predasjonsrisikoen, forenelig med beiting i større grupper. Spesielt viktig er gruppedannelsen i områder hvor det finnes avgrensede områder med godt beite, som f.eks. på åkrene. Den samme type argumentasjon benyttes for å forklare rovdyrgruppedannelser. Størrelsen og homogeniteten av åkrene reduserer beitekonkurransen, noe som ikke er tilfelle i skogsområder hvor mindre og mer spredte områder med føde forekommer. I slike områder er det da heller ikke sett dannelse av større grupper om vinteren. Å beite sammen med kjente individer må vi anta også reduserer aggresjonen individene i mellom.

## 5.4 Rødrev og rådyr i kulturlandskapet

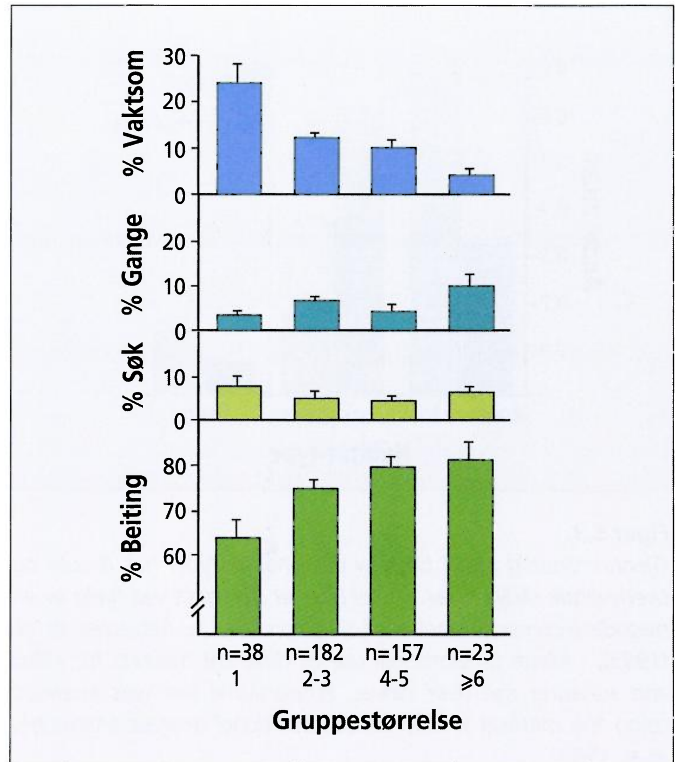
Kunnskaper om dødelighets-mønstre er viktig for studier av bestandsdynamikk, atferd og livshistorie. Den yngste aldersklassen, kalvene, er av spesiell interesse siden de representerer potensielle rekrutter til en bestand. Rødreven er en generalist-predator som i hovedsak spiser smågnagere i de nordiske boreale skoger, men senere studier har vist at rødreven også kan inkludere rådyrkalver som en viktig komponent i sin diett. Generelt må generalist-predatorer ha en viss tetthet av alternative byttedyr i forhold til det primære bytte før de endrer predasjon til et annet byttedyr. Dette kan medføre at rødreven kan opptre som en temporær spesialist på rådyrkalver ved en viss tetthet av kalver.

Mange faktorer kan påvirke en rådyrkalv's sårbarhet for predasjon, bl.a. dyrenes bruk av de ulike landskapselementer. Verdien av rådyrets strategi for skul (sørge for å ha avstand mellom de trykkende kalvene og geita) avhenger av morens evne til ikke å avsløre kalvens posisjon, men samtidig være nær nok til å være i stand til å jage vekk en predator som nærmer seg. I samsvar med dette fant vi (se neste avsnitt) at voksne rådyr hanner foretrakk skog (dvs et tett habitat), og at størrelsen på leveområdet var positivt korrelert med grad av åpenhet i leveområdet, noe som kan antyde at hunnene holder lenger avstand til sine kalver i åpne habitater i forhold til tette habitater. På denne bakgrunn skulle vi forvente større overlevelse hos kalver som bruker tette habitater enn hos kalver som bruker åpne habitater.

Gjennom studieperioden døde 22 (50%) av 44 kalver. Predasjon fra rødrev var ansvarlig for at 21 kalver døde - den siste druknet. Med andre ord, rødrev drepte 48% av de radiomerkede kalvene. Som forventet var kalvene relativt trygge for predasjon i deres første leveuke, og 91% overlevde denne perioden. Den gjennomsnittlige alder til de drepte kalvene var  $19,7 \pm 2,8$  dager (range: 1-45).

#### Effekter av habitattype på kalvenes overlevelse

Gjennom studieperioden ble habitattype brukt av kalver bestemt

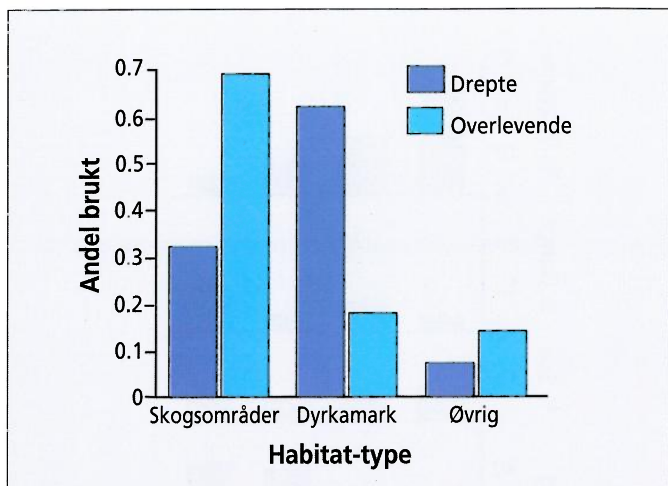


**Figur 5.2.**

Sammenheng mellom gruppestørrelse og vaktksomhet, gange, søk og beiting for rådyr som beiter i åpne områder om vinteren. - Relationship between group size and vigilance, movement and grazing for roe deer that graze in open areas in winter.

i 772 tilfeller (383 hos hanner og 389 hos hunner) (Aanes & Andersen, 1996). Habitatkategoriene som ble brukt i analysen var (1) skog, (2) dyrka mark og (3) annet (dvs. alle andre habitat-typer). Drepte kalver brukte mer dyrka mark og mindre skog enn overlevende kalver (**figur 5.3**). Få studier er tilgjengelig når det gjelder en beskrivelse av betydningen av skjul for kalver som gjemmer seg, men skjul-atferd er generelt beskrevet å være en strategi for å unngå predasjon i tett bevokste habitater. Grunnen til dette kan være at det er vanskelig for en predator å finne en godt gjemt kalv som ligger i et tett habitat. I åpent lende derimot, vil kalvene være synlig på lengre avstand hvis de f.eks. bytter liggeplass.

I tillegg vil mora også være mer synlig i et åpent habitat, og det er sannsynlig at rødreven kan bruke mora som referanse for hvor den kan lete etter en kalv. Det er vist at voksne rådyrgeiter foretrekker skog hvor siktbarheten er lav (se neste avsnitt), noe som indikerer at habitatbruk delvis er bestemt av behov for skjul. Det kan synes lite tilpasningsdyktig av noen mødre å plassere sine avkom i et habitat hvor sannsynligheten for at de tas av predator er signifikant større enn i et annet habitat. Det kan være to årsaker til at dette tross alt skjer. Først, det er ikke sikkert at predasjon fra rødrev på rådyrkalver har skjedd lenge nok på Jøa til at den naturlige seleksjonen har eliminert de lite tilpasningsdyktige individene. En kanskje mer sannsynlig årsak kan være at det er andre faktorer ved dette habitatet som veier opp for tapet til predasjon. Dette kan være effekter som tilgang på ressurser i kantsoner, som gjør at livstids reproduktiv suksess til disse hunner blir større enn det et slikt kortvarig studie kan avsløre.



**Figur 5.3.**

Gjennomsnittlig andel bruk av ulike habitattyper hos drepte og overlevende rådyrkalver. Andel bruk er beregnet ved hjelp av en metode («compositional analysis») foreslått av Aebischer et al. (1993). - Mean proportional use of different habitats for killed and surviving roe deer calves. Proportional use was analysed using the method known as compositional analysis (Aebischer et al. 1993).

## 5.5 Rågeitenes valg av leveområder i et kulturlandskap

Tidligere studier av rådyr konkluderer med at størrelsen på rådyrenes leveområder er bestemt av mengden mat tilstede om sommeren, og at denne dermed bestemmer bestandens sosiale bæreevne. En hypotese er at dyrene benytter et minimumsområde med en viss produktivitet, som inneholder nok energiresurser. Variasjoner i leveområde, kan dermed skyldes både ulike energikrav, f.eks. mellom geiter med og uten kalv, og ulikheter i habitatets produktivitet.

Andre mekanismer kan også påvirke størrelsen på leveområdet. Vi har vist (se avsnittet over) at i kulturlandskapet kan rødreven lete systematisk etter rådyrkalver, og medføre opptil 50% dødelighet på denne aldersgruppen. For at det skal være en god strategi å gjemme sine kalver må i) rågeita søke å minimalisere informasjonen om hvor kalvene er gjemt ved å holde seg så langt bort fra den som mulig, og ii) samtidig være nær nok til å jage vekke en eventuell predator. Siden begge disse forhold vil avhenge av synbarheten i terrenget, vil avstanden til kalven(e) og dermed størrelsen på leveområdet kunne avhenge av synbarheten innen leveområdet.

Habitatets heterogenitet kan også være viktig for rådyrets valg av leveområde. De fleste studier har sett på effekten av heterogeniteten ved å se på bruken av kantvegetasjonen. Her vil vi vurdere hvordan denne påvirker størrelsen av hele leveområdet.

### Variasjon i størrelse av leveområder

Det var en klar sammenheng mellom fødetilgang og størrelsen på geitenes leveområder (Tufto et al. 1996). Men f.eks. en doubling av fødetilgangen førte ikke til en halvering av leveområdet, noe som indikerer at geitene bare delvis justerer sine leveområ-

der i forhold til beitetilgangen. Synbarheten hadde stor innvirkning på størrelsen av leveområdene; en doubling av synbarheten medførte en firedobling av størrelsen på leveområdet. Det var i tillegg interaksjon mellom fødetilgang og synbarhet. Dette medførte at vi ikke kan se bort fra at begge disse faktorer påvirker størrelsen av geitas leveområde.

Geiter med kalver hadde signifikant større leveområder enn geiter uten kalver. Antall kalver i kullet hadde imidlertid ingen innvirkning på størrelsen av leveområdet. De tyngste geitene hadde mindre leveområder enn lette, noe som antyder at tyngre geiter (i god kondisjon) er bedre istand til å forsvare sine leveområder og føderessurser (selv om vi kun én gang har sett aggressiv atferd mellom geiter om sommeren), enn geiter i dårligere kondisjon. Med økende tetthet registrerte vi en økende overlapping i geitenes leveområder, noe som medførte at vi ikke fikk en reduksjon, men snarere enn økning i leveområdestørrelse med økende tetthet av dyr.

### Variasjon i leveområdestørrelse og habitatseleksjon

Rådyrgeitene så bare i mindre grad ut til å justere sine leveområder som følge av avtagende fødetilgang. Dette kan imidlertid skyldes at vår estimering av fødetilgang er utilstrekkelig. Plantenes kjemiske innhold og næringsverdi varierer i løpet av sommeren, og en selektiv beiter som rådyret kan derfor oppleve at fordelingen og tilgangen på føde varierer i løpet av sommeren. Våre estimater av beite kan derfor kun være korrelert med det faktiske beitetilbud dyrene har.

På samme tid er størrelsen sterkt påvirket av synbarheten i leveområdet, noe som støtter vår hypotese om at geita vil ha en viss distanse til kalven. Faktisk økte leveområdestørrelsen kvadratisk med synbarheten. Dette betyr at diameteren på et leveområde er proporsjonal med den gjennomsnittlige distanse en kan ha fri sikt fra et tilfeldig punkt innen leveområdet. Hvis det også er viktig for geita å kunne se en predator som nærmer seg kalven, vil avstanden til kalven også være proporsjonal til den gjennomsnittlige avstand med fri sikt innen leveområdet.

Som antatt benyttet geitene mye tid i kantsonene, mens vi ikke var istand til å registrere noen effekt av selve habitatets heterogenitet, muligens fordi variasjonen i heterogeniteten var for liten. Ikke bare hadde vi ventet en reduksjon i leveområdestørrelse med økende grad av heterogenitet, vi hadde også ventet at rågeitene valgte sine leveområder på en måte som inkluderte flest mulig habitattyper. Det finnes imidlertid ikke metoder som kan teste hvorvidt heterogeniteten innenfor et leveområde er høyere enn hva som skulle ventes ved tilfeldig valg av leveområde.

## 5.6 Konklusjon

Vi har vist at ulike elementer i kulturlandskapet i stor grad påvirker rådyrets sosiale organisering, valg av leveområder, predasjonsrate på kalver og dyrenes stedstrohet. Det er derfor klart at landskapets fysiske utforming i tillegg til dets produktivitet, påvirker de enkelte rådyrbestanders bestandsdynamikk. Ulike områder og forskjellige årstider krever en variasjon av strategier for overlevelse, og rådyret har evnen til raskt å tilpasse sin atferd til endrede miljøforhold, slik at beiteeffektiviteten økes og predasjonsrisikoen reduseres.

## 6

# Kantvegetasjon og litoralfauna: et innhegningsforsøk i Maridalsvannet

Gunnar Halvorsen, Svein-Erik Sloreid og Bjørn Walseng

*Vann er den faktor som etter istiden har hatt størst betydning for landskapets utforming. Innsjøer, bekker og elver gir landskapet liv og estetiske kvaliteter som kan gi oss rike opplevelser. Vegetasjonen langs vann og vassdrag er ofte artsrik og spesiell, og slike overgangssoner mellom land og vann er viktige biotoper for mange dyrearter. På grunn av stabile fuktighetsforhold er produksjonen av organisk materiale stor, og dødt organisk materiale fra land som tilføres vannet kan ha stor betydning for produksjonen i vannet.*

*I eksperimentet som beskrives ønsket vi å undersøke hvilken effekt tilført materiale i form av løv hadde som næringsgrunnlag for bunndyr og krepsdyr i litoralsonen i en innsjø. Det ble etablert innhegninger der forskjellig løvtyper ble tilsatt og utviklingen i faunaen ble fulgt i en periode på to måneder. Eksperimentet ble utført i Maridalsvannet i Oslo*

## 6.1 Innledning

Vi vil her presentere hvordan kantvegetasjonen i jordbrukslandskapet påvirker de ferskvannsbiologiske prosessene, med hovedvekt på bunndyr og plankton (nærmere beskrivelse finnes i Sloreid et al. 1995).

Kantvegetasjonen langs elver og innsjøer spiller en viktig rolle for vannsystemene:

- den avskjerner innsjøen fra direkte tilførsel av næringsalter og andre stoffer fra dyrket mark (filtereffekt),
- den hindrer / reduserer erosjonen i strandsonen,
- den gir innsjøen organisk materiale gjennom løvfall,
- den gir skyggeeffekter som igjen påvirker planteproduksjonen,
- den gir skygge / skjul for en rekke dyrearter. I vann har dette betydning for fisk, og fiskens næringsdyr.



Foto: Fjellanger Widerøe AIS

I innsjøen regulerer litoralvegetasjonen tilførselen av næringsstoffer fra strandsonen til pelagialsonen.

Tilført materiale er en viktig energikilde (>10 %) i oligotrofe innsjøer, mens det andelsmessig har mindre betydning for produksjonen i eutrofe innsjøer (Mathews & Kowalszewski 1969, Fisher & Likens 1973, Larsson & Tangen 1975, Pieczynska 1993). Betydningen av tilført materiale ser også ut til å være størst i innsjøer med lite utviklet vannvegetasjon i litoralsonen. Spesielt i rennende vann utgjør det tilførte materialet en viktig energikilde, og i mindre vassdrag kan det utgjøre nesten hele energiomsetningen. I et terskelbasseng i Eksingedalselva i Ekse utgjorde tilført organisk materiale ca 75 % av den totale energiomsetning (Bækken et al. 1979).

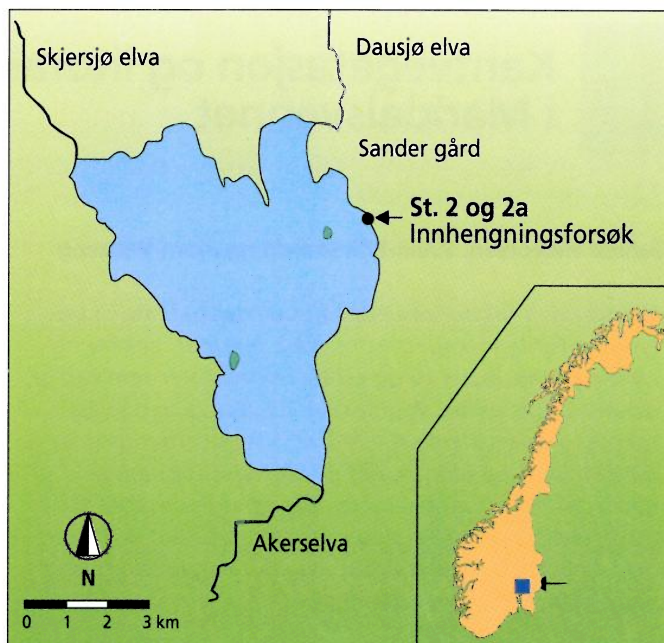
Hovedkilden til det tilførte materialet er kantvegetasjonen langs vannsystemene, og tilførselen er derfor sesongbetont. I polske innsjøer ble ca 70 % tilført i perioden september-november (Pieczynska 1986). I tillegg er snøsmeltingsperioden om våren viktig (Larsson & Tangen 1975).

Bladfall fra kantvegetasjonen konsentreres gjerne i strandkanten eller i de grunne områdene langs land (Pieczynska 1993), og lengre ut enn 15 meter fra land blir det normalt ikke "fanget" lufttilført materiale. Det er stor variasjon i betydningen av tilført materiale innen og mellom innsjøer, og tilført materiale kan være viktige for den romlige fordelingen av habitater i litoralsonen (Pieczynska 1986). Mengden materiale som tilføres strandsonen i en innsjø er estimert til mellom 220 - 525 g/m<sup>2</sup>/år (tørrvekt) (Pieczynska et al. 1984). Den årlige tilførselen av materiale til innsjøsystemene i den tempererte sone er ca 500 g C pr meter strandlinje (Szczepanski 1965, Gasith & Hasler 1976).

Kantvegetasjonen er ofte heterogen og det tilførte materialet er derfor en blanding fra ulike vegetasjonstyper. Indre bølger og horisontale og vertikale strømmer gir en omfattende omrøring i strandsonen og eventuelle forskjeller mellom ulike kantvegetasjonstyper blir lett utvisket. Selv små variasjoner i bunnsedimentets fysiske og kjemiske karakter og forekomst av vannvegetasjon vil påvirke litoralfaunaens artssammensetning og struktur. Undersøkelser av kantvegetasjonens betydning for litoralfaunaen er derfor vanskelig å gjennomføre i felt, og problemstillingen er her belyst gjennom et innhegningsforsøk under mer kontrollerte betingelser (Sloreid et al. 1995). Innhegningsforsøk for studier av økologiske problemstillinger i akvatisk miljø er kjent tilbake til 50-tallet og har i de seinere år blitt vanlig å bruke til studier av økologiske prosesser.

Innhegningsforsøket ble utført i den nordøstlige delen av Maridalsvannet i Oslo kommune (**figur 6.1**). Maridalsvannet er oligotroft og svakt humøst (Løvstad & Wold 1993). Det ligger 149 m o.h., med overflateareal 3,7 km<sup>2</sup>, største dyp 45 m, gjennomsnittsdyp 18 m. Teoretisk oppholdstid for vannet er 0,3 år. Det er omgitt av granskog, blandingsskog og dyrket mark. Inntaksvannet til vannverket på Oset hadde i perioden 1976 - 1993 i gjennomsnitt pH 6,2 - 6,6, totalt nitrogen 0,33 - 0,47 mg N/l og totalt fosfor 0,003 - 0,007 mg P/l (OVA 1994).

Området for innhegningsforsøket lå noe eksponert for vind fra vest. Det hadde et tilnærmet homogent bunnsstrat med jevn,



**Figur 6.1**

Kart over Maridalsvannet med plassering av innsamlingsstasjonene og lokaliseringen av innhegningene. - Map of Maridalsvannet showing sample points and location of experimental enclosures.

ensartet sandbunn. På enkelte, beskyttede steder var det stor ansamling av tilført materiale vesentlig i form av løv fra or, bjørk og selje som også var de dominerende treslagene i kantskogen langs land. Beltet med vegetasjon langs land mot dyrket mark var mer enn 10 m bredt. Skogstypen som utgjorde kantvegetasjonen på stedet er karakterisert som vanlig og varmekjær hagemarkskog.

## 6.2 Materiale og metoder

I løpet av eksperimentperioden i 1993 ble materialet innsamlet på følgende datoer, 26/7 ved etablering av innhegningene, 27/8 og 30/9 ved avslutningen av forsøket. I tillegg foreligger det materiale fra 19. mai samme år. Ved hver innsamlingsrunde ble det tatt bunndyr- og krepsdyrprøver fra innhegningene og fra en stasjon på ca 1,5 m dyp (st. 2) og en stasjon på ca 1,0 m dyp i et område med naturlig stor ansamling av tilført materiale (st. 2a).

Åtte sylindere av klar PVC med diameter 1,0 m og høyde 1,6 m ble satt ut 26. juli. To og to av innhegningene fikk tilsatt det samme materialet, henholdsvis 450 g tørket fjorårgammelt oreløv (O), 500 g tørket nytt bjørkeløv (B) og 450 g tørket nytt oreløv (N), mens to innhegninger ble brukt som kontroll uten tilsetning (K). De ulike løvtypene inneholdt ca 94 % organisk materiale og det var ingen signifikant forskjell mellom dem. Alle løvtypene ble finfordelt før tilsetning.

Dataene er analysert ved hjelp av DCA (detrendend correspondence analysis) med dataprogrammet CANOCO, versjon 2.1 (Jongman et al. 1987, ter Braak 1987). Denne analysemetoden

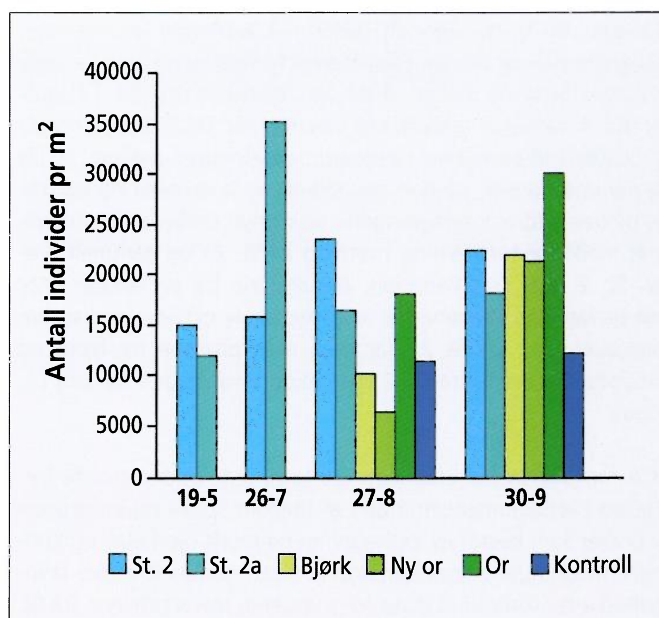
søker å finne de viktigste forskjellene med hensyn til artssammensetningen mellom ulike stasjoner, og å redusere denne multivariate variasjonen til et fåtall uavhengige varianskomponenter («ordinasjonsaksler»). Disse ordinasjonsaksene kan tolkes som de viktigste økologiske kompleksgradientene i materialet. Analysen gir både et bilde av hvor stor likhet/forskjell det er mellom de ulike stasjonene og hvor stor forskjell det er i de ulike artenes fordeling mellom stasjonene.

## 6.3 Resultater

### 6.3.1 Bunndyr

Forskjellene i tettheten av bunndyr utenfor og innenfor innhegningene i august sammenlignet med tettheten måneden før var ikke signifikante (**figur 6.2**). Tettheten endret seg lite utenfor innhegningene og i kontrollinnhegningene i den neste perioden fram til forsøkets avslutning i slutten av september. I innhegningene tilsatt løv økte tettheten noe i samme periode, og relativt sett mest i innhegningene tilsatt nytt orelov. Økningen i innhegningene tilsatt nytt orelov var signifikant sammenlignet med referanseområdet utenfor innhegningene (St. 2), men ikke i forhold til kontrollinnhegningene. I forhold til kontrollinnhegningene var det bare økningen i bunndyrtettheten i innhegningene tilsatt gammelt orelov som var signifikant. Blant dyregruppene var det bare den økte tettheten av fåbørstemark i august og september ved tilsetning av gammelt orelov som økte signifikant.

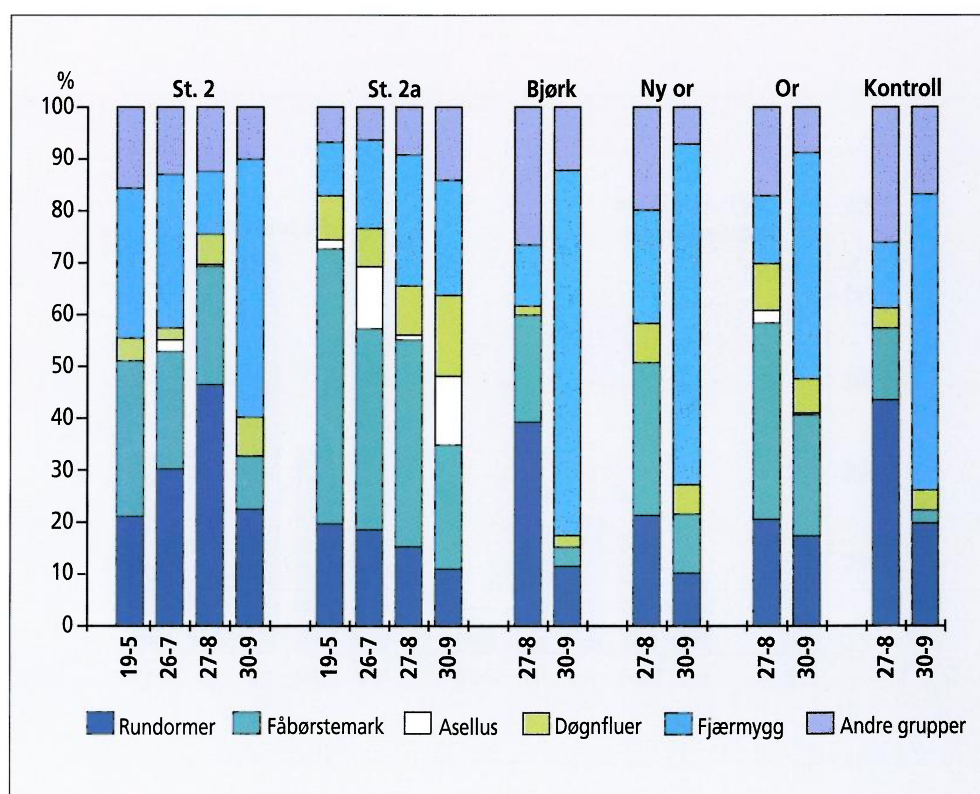
I alle innhegninger tilsatt løv og i området utenfor innhegningene (St. 2) var det en nedgang i andelen av rundormer, fåbørstemark og muslinger fra august til september, mens andelen fjærmygg økte i det samme tidsrommet (**figur 6.3**). Hos fjærmygg var det en markert økning i tettheten, mens endringene hos de



**Figur 6.2**

Total bunndyrtetthet (ind.  $m^2$ ) i innhegningene og ved de to stasjonene utenfor innhegningene ved de fire innsamlingsdatoene i 1993. - Total density of benthic fauna (inds./ $m^2$ ) in enclosures and at the 2 sampling stations outside the enclosures for the 4 sampling dates in 1993.

øvrige gruppene var mindre markert. Også på St. 2a var nedgangen i andelen av fåbørstemark og rundormer markert, mens endringene hos fjærmygg var liten. Her var også *Asellus aquaticus* (gråsgugg) vanlig. Tettheten på St. 2a var spesielt stor i juli, og skyldes vesentlig stor tetthet av rundormer, fåbørstemark og



**Figur 6.3**

Prosentvis fordeling av de forskjellige bunndyrgrupper i innhegningene og ved de to stasjonene utenfor innhegningene ved de fire innsamlingsdatoene i 1993. - Percentage of the different benthic groups in the enclosures and at the 2 stations outside the enclosures for the 4 sampling dates in 1993.



gråsugg. DCA-ordinasjonen basert på tettheten av bunndyrgruppene viste at det var relativt små forskjeller mellom de ulike innhegningene og mellom disse og stasjonene utenfor. I august var det lik variasjon mellom stasjonene, men DCA-analysen viser en tendens til forskjeller i artssammensetningen mellom St. 2a og gammelt orelov på den ene siden, og kontrollen og bjørkeløv på den andre. Innhegningene tilsatt nytt orelov er intermedieære, med noe forskyvning i retning av St. 2a og gammelt orelov. St. 2 viser stor variasjon. Resultatene fra september viste noe tilsvarende. Prøvene fra tilsetningen av nytt orelov var mer forskjøvet vekk fra St 2a sammen med prøvene fra bjørk og kontrollen. Prøvene fra St. 2 viste mindre variasjon i forhold til i august.

DCA for fåbørstemarkfaunaen (26 taxa) viste at den største forskjellen i artssammensetningen er mellom St. 2a og en gruppe av prøver som består av innhegningene tilsatt bjørkeløv og kontrollinnhegningene. Innhegningene tilsatt gammelt orelov lå intermedieært i forhold til disse to gruppene, mens prøvene fra St. 2 og innhegningene tilsatt nytt orelov hadde større spredning. Av artene var artene *T. ignotus*, tubificider med hår, *Limnodrilus* sp. og *Nais variabilis* / *communis* særlig tallrike på St. 2a, som også hadde størst artsrikdom. *P. blanci* dominerte i prøvene med tilsetning av bjørkeløv og i kontrollen. *Stylodrilus heringianus* forekom sparsomt i de fleste stasjonene, men manglet så og si helt på St. 2a.

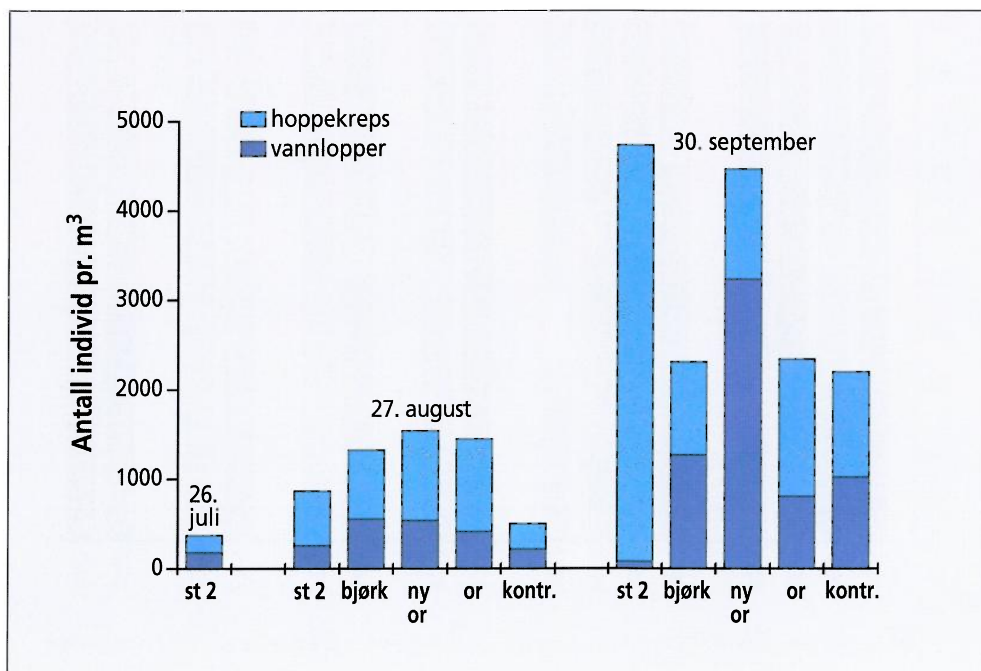
### 6.3.2 Krepssdyr

Det var store forskjeller i artssammensetningen av krepssdyr innenfor og utenfor innhegningene. På utsiden ble det funnet kun 12 arter mens det på innsiden ble påvist 32 arter (23 arter vannlopper og 9 arter hoppekreps). Det var små forskjeller mellom de ulike innhegningene.

Tettheten av vannlopper var lav utenfor innhegningene, og det ble aldri funnet mer enn 500 ind./m<sup>3</sup> (figur 6.4). Tettheten av hoppekreps varierte derimot mer; fra ca 200 ind./m<sup>3</sup> i juli økte den til ca 4500 ind./m<sup>3</sup> i oktober. En måned etter etableringen av innhegningene hadde tettheten økt både innenfor og utenfor innhegningene. Størst tetthet hadde innhegningene tilsatt løv, og økningene var signifikante både i forhold til kontrollinnhegningene og i forhold til området utenfor. Tetthetene fortsatte å øke både innenfor og utenfor innhegningene fra august til september, men økningen var bare signifikant i kontrollinnhegningene.

Andelen vannlopper og hoppekreps var like stor ved starten av forsøket, men andelen hoppekreps økte ganske raskt utenfor innhegningene. Endringene var små på innsiden. Innhegningene tilsatt nytt orelov hadde den største andelen av vannlopper. Krepssdyrsamfunnet utenfor innhegningene var dominert av planktoniske arter, mens litorale arter utgjorde en betydelig andel innenfor. Størst andel litorale arter (40 %) hadde innhegningene tilsatt bjørk, men forskjellene mellom de ulike innhegningene var ikke signifikante.

DCA-analysen med basis i krepssdyrfaunaen viste i august antydning til forskjeller mellom kontrollstasjonen og innhegninger med ulike tilsetninger og stasjonene utenfor innhegningene. I september var forskjellene noe større, men fortsatt var det vanskelig å se tendenser til gruppering og korrelasjoner i materialet. Den første (viktigste) ordinasjonsaksen viste at skrapeprøvene fra innsiden av innhegningsveggene utgjør et ytterpunkt i artssammensetningen. Her dominerer litorale krepssdyr markant. Det andre ytterpunktet utgjøres av prøvene tatt på utsiden av innhegningene, med mange planktoniske arter. Den andre (nest-viktigste) ordinasjonsaksen skiller innhegningene tilsatt nytt orelov fra de øvrige prøvene på grunnlag av enkelte arter som bare forekommer i prøvene med nytt orelov.



**Figur 6.4**

Tetthet av vannlopper og hoppekreps i innhegningene sammenlignet med stasjon 2. - Density of cladocerans and copepods in the enclosures compared with sampling station 2.

## 6.4 Diskusjon

Kantskogen påvirker innsjøene på flere måter

- den påvirker lysregimet i strandsonen,
- store mengder organisk materiale tilføres innsjøene i form av blader og annet strøfall, som dels fungerer som næring og dels som substrat for bakterier og sopp. Disse nedbrytningsorganismene er viktige næringskilder for bunndyrene. Viktige næringssalter frigis ved nedbrytning. Dette går via primærproduzentene inn i bunndyrenes og planktonets næringskjeder. Det dannes også et påvekstsamfunn som i seg selv representerer en viktig næringskilde for bunndyrene.
- den virker som en buffer for avrenningen av næringssalter (nitrat og fosfater).

Mengde løv tilsatt innhegningene var i størrelsesorden 400 - 500 g/m<sup>2</sup>, som er i overensstemmelse med de tall som er gitt i litteraturen over tilførte mengder under naturlige forhold (Gasith & Hasler 1976). Det var ingen signifikante forskjeller mellom løvtypene med hensyn til innhold av organisk materiale, men de vil være forskjellige med hensyn til innhold av næringssalter.

Nedbrytningen av tilført materiale kan deles i tre faser:

- den første fasen består av en lekkasje av oppløselige stoffer. Dette skjer raskt, ofte i løpet av få timer (Petersen & Cummins 1974, Short et al. 1980),
- den andre fasen omfatter en kolonisering og nedbrytning av mikroorganismer og sopp. Dette skjer vesentlig langsommere og Petersen & Cummins (1974) fant at kun 7 % av det opprinnelige materialet ble nedbrutt i løpet av 30 dager,
- den tredje fasen omfatter en gradvis kolonisering av invertebrater. I løpet av en periode på 90 dager vil mikrober og dyr nedbryte ytterligere ca. 50 % av materialet (Petersen & Cummins 1974).

Av det tilsatte materialet vil sannsynligvis det nye løvet være utsatt for en umiddelbar lekkasje, mens mesteparten av lekkasjen fra det fjorårsgamle løvet skjedde allerede foregående høst og vinter. Bunndyrene utnytter i liten grad det tilførte materialet direkte som energikilde og er derfor avhengige av at det koloniseres og nedbrytes av mikroorganismer og sopp. Spesielt sopp er viktige i denne sammenheng (Anderson & Sedell 1979, Arsyffi & Suberkropp 1984).

Forskjellige typer løv har forskjellig nedbrytningshastighet. Orlever i symbiose med nitrogenfikserende bakterier og trenger i mindre grad enn bjørk å rasjonere bruken av nitrogen. Ved løvfall om høsten vil bjørka trekke tilbake nitrogenet fra bladene, mens orfeller bladene uten å ta vare på nitrogenet. Løv fra treslag med høyt nitrogeninnhold brytes raskere ned enn løv med lavt innhold (Kaushik & Hynes 1971, Webster & Benfield 1986). Or er således regnet for å være høy-kvalitetsløv som næring for bunndyr (Anderson & Sedell 1979) og bedre enn løv fra bjørk. Det er stor likhet mellom nedbrytningsmekanismer på land og i vann, og jordboende sopp som koloniserer løv på land er også viktige i vann (Kaushik & Hynes 1971, Anderson & Sedell 1979).

Fra ferskvann er det få opplysninger om nedbrytningshastigheter og energiinnhold i bjørkeblader, men Hågvar & Kjøndal (1981) fant en reduksjon på 13 % av tørrvekten den første vinteren, mens reduksjonen etter tre år var 37 %.

Multivariate numeriske metoder har vært lite brukt i bunndyrundersøkelser (Norris & Georges 1993). DCA-analysen basert på dyregrupper viste at prøvene grupperte seg langs en akse som gjenspeiler gruppens generelle respons på forskjellig næringsstatus i substratet. Det er særlig forekomsten av *Asellus aquaticus* og døgnfluer som gir en slik fordeling av prøvene. *A. aquaticus* lever av sopp som koloniserer dødt plantemateriale og vil av den grunn foretrekke områder med ansamling av dødt plantemateriale (Rossi & Fano 1979). Det samme gjelder døgnfluene som inneholder mange detritusspisende arter. I Maridalsvannet er ca 75 % av døgnflueartene i strandsonen detritusspisere (Brabrand & Saltveit 1983). Ordinasjonen viser forøvrig at dyregrupper er et for grovt mål i slike analyser og at det er stor grad av overlapping i de enkelte grupperes tyngdepunkt.

I ordinasjonen basert på fåbørstemarkfaunaen uttrykker også den første aksene en gradient fra oligotrofi mot eutrofi, med arter som er tolerante overfor organisk påvirkning og oksygenvinn på den ene siden, og mer oligotrofe arter på den andre. Forekomsten av *T. ignotus*, Tubificider med hårseta (etter utseende *T. tubifex*) og *Limnodrilus* sp. er bl a bestemmende for St. 2a's plassering i den eutrofe deler av gradienten. Disse artene fins ofte i eutrofe lokaliteter og er tolerante overfor oksygenvinn (Milbrink 1983, Bremnes & Sloreid 1994). I august var i tillegg *Nais communis* / *variabilis* vanlig her. Dette er arter som ofte forekommer i store tettheter ved organisk belastning (Bremnes & Sloreid 1994).

Fåbørstemarkarten *Piguetiella blanci* var sammen med enkelte andre arter knyttet til den næringsfattige delen av prøvene. *P. blanci* er spesielt dominerende i innhegningene tilsatt bjørk og den opptrer meget fåtallig i det alloktone området (St. 2a). I Norge er den spesielt knyttet til innsjøer med sandbunn og lite vegetasjon (Bremnes & Sloreid 1994, Sloreid 1994) og den er ikke funnet i eutrofe lokaliteter med oksygenvinn. Det samme gjelder til dels *Uncinina uncinata*, som ble funnet i august. Det kan også nevnes at *Stylodrilus heringianus* regnes som indikatorart på oligotrofe forhold (Milbrink 1983). De øvrige artene av fåbørstemark har mindre spesifikke miljøkrav (Bremnes & Sloreid 1994).

Ca 25% av variansen mellom de ulike prøvene representeres av den første aksene, som vi har tolket som en trofigradient. Ytterligere ca. 10% kan forklares ut fra den andre aksene. Ut fra kunnskapen om de forskjellige artenes økologi er det vanskelig å peke på mulige årsaker til fordelingen langs denne og de øvrige variasjonsaksene. Resultatene viser at artsdata har større anvendelighet og finere oppløselighet enn data basert på dyregrupper.

I august og september var det signifikante forskjeller i tettheten av fåbørstemark mellom kontrollen og tilsetningen av gammelt oreløv, mens forskjellene for de øvrige dyregrupper ikke var signifikante. Årsakene til forskjellene mellom de ulike tilsetningene har sammenheng med ulik kvalitet på det tilsatte løvet. Oreløvet

som har ligget ute vinteren igjennom, har allerede etablert en mikroflora av sopp og bakterier og er umiddelbart tilgjengelig som næring for bunndyrene. Det friske oreløvet har ikke en slik etablert flora og det vil ta en viss tid før den etableres og nedbrytningen starter. De inneholder muligens også inhiberende stoffer som hemmer etableringen av sopp og bakterier. Forskjellen mellom gammelt bjørkeløv og gammelt oreløv kan skyldes dårligere utviklet mikroflora og en lavere nedbrytningshastighet hos bjørkeløvet som derved gir et noe dårligere næringsgrunnlag for bunndyrene.

Krepsdyrsamfunnene innenfor og utenfor innhegningene var artsmessig svært forskjellige. Samfunnene innefor innhegninger hadde derimot stor innbyrdes likhet. Tilsetning av løv ga i alle innhegningene en økning i krepsdyrtettheten og aller størst i innhegningene tilsatt nytt oreløv. Forskjellene var imidlertid ikke signifikante. Det var liten forskjell i dominansforholdene mellom de enkelte innhegningene, men med størst forskjell mellom innhegningene tilsatt nytt oreløv og utsiden av innhegningene. Endringene i innhegningene tilsatt nytt oreløv har muligens sammenheng med større lekkasje av næringssalter fra nytt enn fra gammelt løv, som igjen gir økt primærproduksjon i vannet.

Krepsdyrfaunaen i innhegningene var karakterisert ved stor andel litorale former. Dette skyldes:

- stor algebegroing på innsiden av innhegningene,
- direkte kontakt med bunnssubstratet,
- små innhegninger gir store flater i forhold til volum og faunaen knyttet til algebelegget på innsiden av innhegningene får derfor stor betydning,
- litorale former utgjorde en forholdsvis høy andel allerede ved forsøkets start,
- fiskepredasjon mangler.

## 6.5 Konklusjon

Kontrollinnhegningene hadde ved avslutningen av eksperimentet lavest bunndyrtetthet. Tilsetning av blader har en positiv effekt på bunndyrfaunaen, selv om kun tilsetningen av gammelt oreløv ga signifikante forskjeller i forhold til kontrollen. Endringene i artssammensetning og samfunnsutvikling ved de forskjellige typer av løvtilsetninger gir ikke klare resultater. Kun økningen i tettheten av fåbørstemark etter tilsetning av gammelt oreløv var signifikant.

Området med stor akkumulasjon av tilført materiale hadde stort innslag av døgnfluer og spesielt gråsugg. Dette viser at detritus-spisende arter har fordel av denne type substrat, sannsynligvis både på grunn av øket næringstilgang og ved økte skjulmuligheter på en ellers relativt eksponert sandbunn.

DCA-ordinasjonen der fåbørstemarkfaunaen er benyttet, viser at den viktigste endringen i artssammensetningen følger en næringsgradient. Det var signifikant økning i tettheten av krepsdyr i alle innhegningene tilsatt løv etter at forsøket hadde vart en måned. Ved avslutningen av forsøket, etter ytterligere en måned, hadde krepsdyrtettheten i kontrollen økt til samme nivå som i innhegningene tilsatt nytt bjørkeløv og gammelt oreløv, mens tettheten

var høyere i innhegningene tilsatt nytt oreløv. Forskjellene var ikke signifikante.

Tilført materiale har stor betydning for bunndyrsammensetning og -tetthet i næringsfattige vann med lite utviklet vannvegetasjon og eksponert sand- og steinsubstrat. I mer næringsrike vann vil den autoktone produksjonen ha større betydning. En velutviklet kantvegetasjon i strandsonen av næringsfattige vann vil være en viktig næringskilde for bunndyrene. Or har stor næringsverdi og er lett tilgjengelig som næringskilde for bunndyr. Andre treslag har langsommere nedbrytning. En variert kantvegetasjon gir et mer variert næringstilbud og dermed større artsdiversitet, enn mer homogen kantvegetasjon.

## 7

# Geofaglig landskapsanalyse

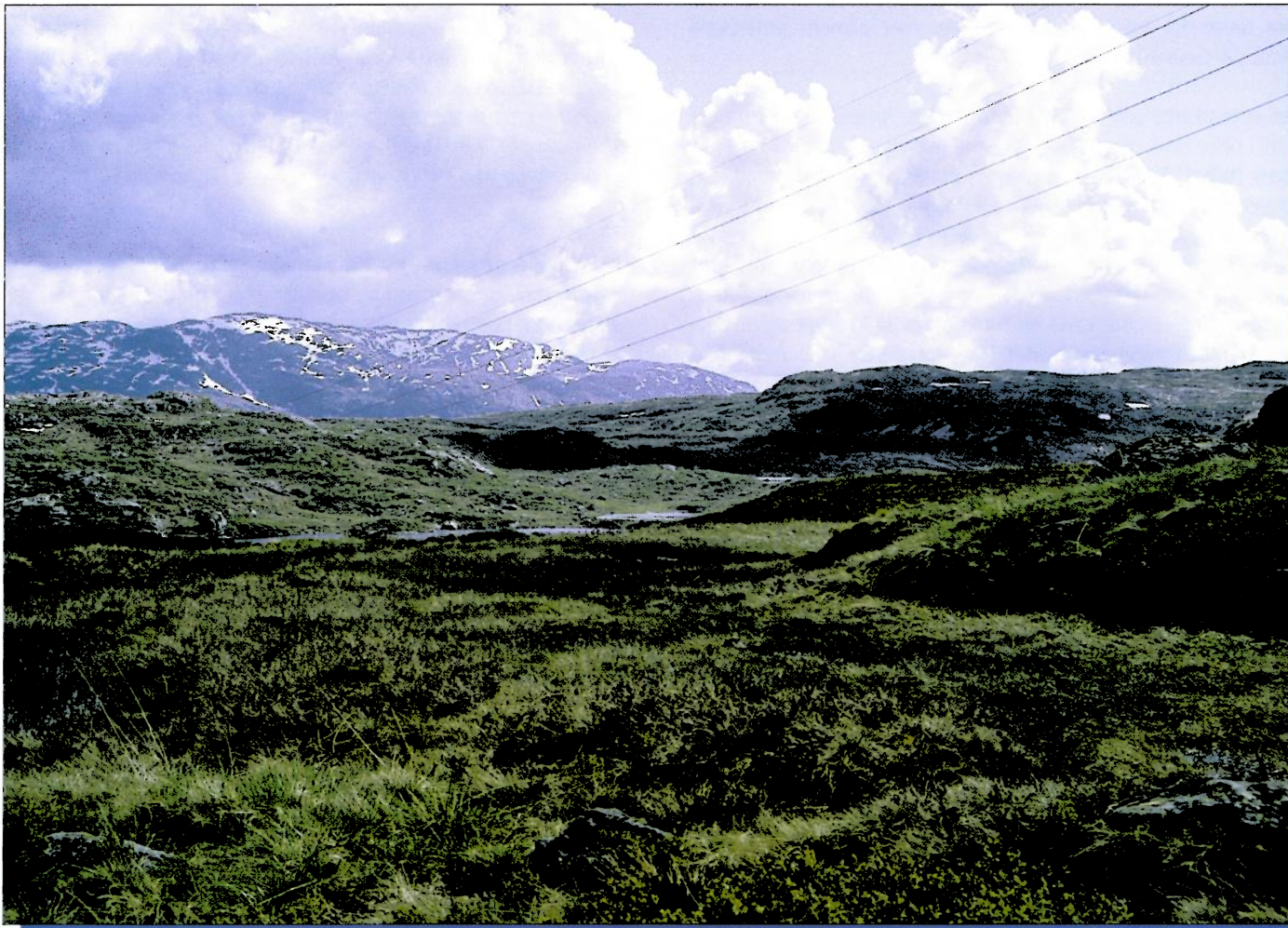
Lars Erikstad

*Det er en økende bruk av naturverdidata i samfunnet samtidig som behandlingen av slike data blir mer og mer automatisk. Dette fører til en økt fare for systematiske feil knyttet til uklar bruk av kriterier for naturverdi. Vurdering av naturverdi vil alltid ha et element av subjektivitet ved seg. Kriteriesettene bør derfor i størst mulig grad være internt uavhengige og etterprøvbare. For en videre forståelse av aksepterte verdikriterier er det viktig å bedre rutineene for klassifikasjon og regionalisering. Innen geofagene er det særlig viktig å forbedre regionaliseringen av norske landformer og landskaps typer. Prosjektet har tatt utgangspunkt i den eksisterende høydedatabasen over Norge og påvist at denne er et godt utgangspunkt for en fornyet regionalisering. En slik landskapsmodellering vil videre være nyttig som datatilgang i ulike andre faganalyser knyttet til vegetasjon og dyreliv og som et sentralt element i tverrfaglige landskapsanalyser i ulike skalaer.*

## 7.1 Innledning

Naturforvaltningen har et økende behov for best mulig analyser og kunnskap om den natur som skal forvaltes. Forholdet mellom grunnkunnskaper og verdisetting, sårbarhet og konflikt er viktige elementer i denne sammenheng. GIS og databaseutvikling gir i dag mulighet for automatiserte, nesten uendelige sammenstillinger og synteser. Disse er imidlertid i større grad enn manuelle metoder utsatt for systematiske feil som har sin årsak i at datasett ikke umiddelbart er sammenlignbare, og fordi de ofte representerer en objektiv kalkulasjon av subjektive data. Det finnes derfor et klart behov for standardisering av verdikriterier og analysemetoder.

Prosjektets mål har vært å finne sammenheng mellom grunnleggende, aksepterte kriterier for naturverdi, samt å se hvilke lokale og regionale egenskaper som styrer den praktiske bruken av disse kriteriene og på dette grunnlag forbedre metodene for geofaglig landskapsanalyse.



I det målsettingen er flerfaglig (omfatter geofag generelt), løses oppgaven dels ved å studere generelle geofaglige problemstillinger, dels ved å teste disse på utvalgte deler innen geofagene, fortrinnsvis innen kvartærgeologi.

## 7.2 Naturverdi

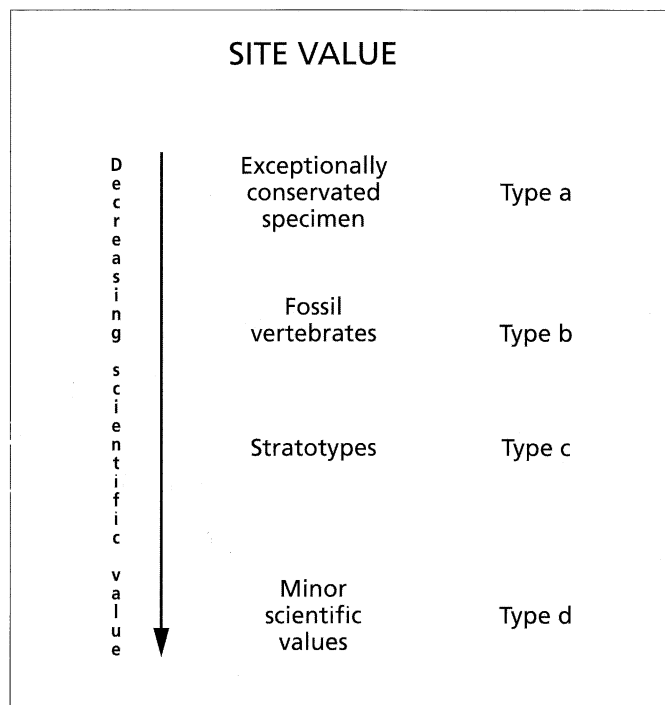
Forholdet mellom klassisk naturvern og generell naturforvaltning markerer i prinsippet en skalaforskjell der verdiskalaen (prinsipielt), eventuelt praktisk strategi, avgjør hvilket lowerk som anvendes. De grunnleggende problemstillingene knyttet til naturverdi, sårbarhet og konflikt er like, om enn i noe varierende styrkegrad. Det er med andre ord en avsporing å definere kunstige fagskiller mellom det såkalte klassiske naturvernet og den generelle naturforvaltning (inngrepssaker, fagmyndighetenes selvstendige miljøansvar, miljøvern i kommunene, planlegging m.v.).

Den faglige ballasten knyttet til verdisetting og utvalg av verdifulle områder har lang tradisjon innen det klassiske naturvern og dernest innen vassdragsforvaltningen. Det er derfor rimelig at erfaringene herfra danner utgangspunktet for en analyse av hva geofaglig naturverdi er, og hvordan den skal bestemmes. Det er ikke kommet til noen entydig enighet om faste kriterier for bestemmelse av geologisk verdi, verken nasjonalt eller internasjonalt. Et eksempel fra Belgia viser hvilket stadium en er kommet til i dette arbeidet i mange land (**figur 7.1**). Kriteriesettet er et praktisk tilpasset kriteriesett uttenkt for en bestemt hensikt innen en begrenset del av geofagene, som passer for et lite land. Det er ikke testet for intern konsistens eller mer allment potensiale (Jacobs & Geys 1991).

Det er markerte ulikheter mellom utvalgte kriteriesett for naturverdi i ulike land, men det er allikevel et begrenset antall kriterier i bruk (**tabell 7.1**). Disse er gjerne knyttet til hva vi generelt kan uttrykke som allment aksepterte verdier innen naturforvaltningen. Et av hovedproblemene er at de færreste systemene har indre uavhengighet mellom kriteriene, noe som i utgangspunktet skaper fare for systematiske feil ved digital behandling. Vitenskapelig verdi vil ofte være en funksjon av sjeldenhet og diversitet, eventuelt representativitet. Det gir derfor ikke mening å summere opp antall kryss eller verdipoeng i slike kriteriesett og la disse representere en totalverdi. Eneste mulighet til å behandle denne type kriteriesett, er gjennom en subjektiv totalvurdering basert på faglig skjønn.

Det er allmenn enighet om at en verddivurdering alltid vil inneholde et subjektivt element, som nok må aksepteres i all verddivurdering (Bjørklund 1987). Vitenskapens krav til reproduserbarhet kan ikke uten videre anvendes uten modifikasjoner tilpasset disse datænes natur. Målsettingen må være at verdikriteriene ved anvendelse fungerer slik at vurderingen helst blir den samme ved gjentak. Hvis den endres må eventuelle avvik defineres, isoleres og forstås. Dermed blir prosessen konsistent og mulig å håndtere for forvaltningen.

I dette prosjektet er det foreslått å dele kriteriesettet opp i to ulike hoveddeler, som hver for seg har indre uavhengighet. Dette er kalt primære og sekundære kriterier (**tabell 7.2**). De primære kriteriene er ment å uttrykke grunnleggende egenskaper ved områ-



**Figur 7.1**

*Typisk eksempel på vurderings og verdikriterier for et avgrenset fagfelt og område (Jacobs & Geys 1992). Legg merke til at kriteriene glir i hverandre samtidig som kriteriesettet på ingen måte er konsistent hvis det vurderes i en større sammenheng. Eksempelet illustrerer behovet for en grundig gjennomgang av verdikriterier på overordnet nivå. - Typical example of evaluation and evaluation criteria for a defined subject and area (Jacobs & Geys 1992). Notice that the criteria overlap whilst at the same time the criteria set is inconsistent if viewed in a wider context. The example illustrates the need for a thorough review of evaluation criteria at the highest level.*

dene, mens de sekundære kriteriene uttrykker deres bruksverdi innen forskning, undervisning og i allmenn sammenheng. I tillegg er det åpnet opp for et mer subjektivt uttrykk for områdets egenverdi. Dette er nærmere beskrevet i Erikstad (1993, 1994) og vil ikke bli videre kommentert her.

Det er et spørsmål om disse primære og sekundære kriteriene virkelig er indre uavhengige. Antagelig er dette nærmest et uoppnåelig mål, så lenge vi har akseptert at det alltid vil ligge et subjektivt element i bruken av dem. Men hva uttrykker de så og hva styrer egentlig bruken av dem? Hvis vi konsentrerer oss om primærkriteriene kan vi ta utgangspunkt i sjeldenhet og representativitet. Disse to er tilsynelatende motstridende. På den annen side vil vi ved utvalg av sjeldne objekter at også disse skal være representative for den spesialitet de uttrykker. Forskjellen består i at den populasjon av områder vi kan sammenligne med, er svært liten. På denne måten ser vi at sjeldenhetskriteriet egentlig er et spesialtilfelle av representativitet når populasjonen går mot 1.

Diversitetskriteriet er vanskeligere å vurdere på denne måten. Det trengs mer tid til å se på dette kriteriet i geofaglig sammenheng både skalamessig og innholdsmessig. En slik analyse bør gjøres både ut fra en ren geofaglig vurdering og i sammenheng med be-

grevet biodiversitet, som har økende betydning i internasjonal naturforvaltning.

De øvrige primærkriteriene kan som sjeldenhetskriteriet brytes ned til spesialtilfeller av kriteriet representativitet. Det er dermed en helt annen prosess som styrer kriteriebruken, nemlig definisjonen og avgrensingen av den populasjonen av områder som vi sammenligner med. Her er vi ved en svært viktig erkjennelse, som også illustrerer hvor lett det er å la subjektiviteten ta overhånd i verdibeskrivelsen.

### 7.3 Klassifisering og regionalisering

De to viktigste prosessene som tas i bruk for å avgrense denne populasjonen til en håndterbar størrelse er klassifisering og regionalisering. Klassifiseringen går helt fra normale, grove faginn- delinger (geologi, botanikk, zoologi m.v.) via strategiske naturtypeinndelinger (våtmark, myr, edelløvsog m.v.), til detaljerte fagrelevante inndelinger som israndavsetninger fra Yngre Dryas, Tapes-strandvoller o.l. Dette er et nødvendig verktøy for praktisk områdeevaluering som dermed må tillegges stor vekt ved diskusjon av kriterier og analyse.

Det samme gjelder regionalisering. Den er med på å avgrense området det sammenlignes med og er derfor et faglig verktøy, som er helt sentralt i denne sammenheng. Best kjent i naturforvaltningssammenheng er den naturgeografiske regioninndeling i Norden (Nordisk Ministerråd 1984). Senere er det også utarbeidet et system av såkalte landskapsregioner (NIJOS 1993) som har likheter med de naturgeografiske regionene, men også klare forskjeller. Slike ulikheter kan ha stor betydning for utvalg av verneområder med sterk bruk av representativitetskriteriet. Et faglig problem er svak skalabevisthet og tildels manglende relevans når regionaliseringen brukes utenfor sitt forklaringsområde.

I geofaglig sammenheng er det rimelig å ta utgangspunkt i regioner basert på berggrunn og kvartærgeologi, hvor primærdata er rimelig godt tilgjengelig i målestokker fra 1:250 000 og mindre. I geomorfologisk sammenheng er kartlegging og regional forståelse noe mer problematisk selv om landsdekkende kart og tidligere regionalisering finnes. Sentralt står Rudberg (1968) med inndeling i geomorfologiske regioner i Norden basert på en kombinasjon av relieffbeskrivelse (relativt relieff, det vil si høydevariasjonen innen et gitt område) og faglig tilleggsbeskrivelse. På denne måten innde- ler han landet i landskapstyper som slette (med ulikt relativt relieff), fjell, forfjell m.v. Her oppstår det problem at landskap som

**Tabell 7.1** Ulike vurderingskriterier brukt i ulike sammenhenger fra England (1), Nederland (2) Norge (3,7,8 og 9) og Sverige (4, 5 og 6). For fullstendige referanser se Erikstad 1991. - Different evaluation criteria used in different contexts in England (1), The Netherlands(2), Norway (3,7,8, 9) and Sweden (4,5, 6). For full details see Erikstad (1991).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Størrelse	x								
Mangfold/ variasjon	x	x	x						
Überørthet	x		x			x			
Sjeldenhhet	x	x	x	x	x	x			x
Sårbarhet	x		x			x			
Representativitet	x	x	x		x			x	
Historisk dokumentasjon	x		x						
Del av større enhet	x		x						
Potensiell verdi	x								
Egenverdi	x								
Utforming		x	x	x	x	x	x	x	
Vitenskapelig betydning		x	x	x			x		x
Pedagogisk betydning		x	x			x	x		x
Prosesser nå			x						
Referense			x						
Klassisk lokalitet			x						
Nøkkelområde			x						
Mangesidighet					x	x			
Betydning for tolkning					x	x	x	x	
Sammenhengende system								x	
Kronologi								x	
Truethet									x
Kvalitet/ skjønnhet									x

kan være helt like blir karakterisert forskjellig avhengig av for eksempel høyde over havet. Dette ser vi også i det norske nasjonalatlasets kart over landformer (Klemsdal & Sjulsen 1992). Der er rolige fjellformer skilt fra åsterreng. Det kan argumenteres for at høyde over havet er en sentral parameter som forsvaret en slik inndeling. På den annen side er det rimelig at samme terrengtype kan gjenta seg i ulike høydenivåer, noe som bør kunne fanges opp i en regionalisering. Videre ser man en klar gradient fra nord til sør som viser at en her har vurdert ut fra klimaforhold eller snarere i forhold til skoggrensene. Vegetasjonen er nok viktig i en total landskapsvurdering, men er neppe direkte relevant i geomorfologisk kartlegging.

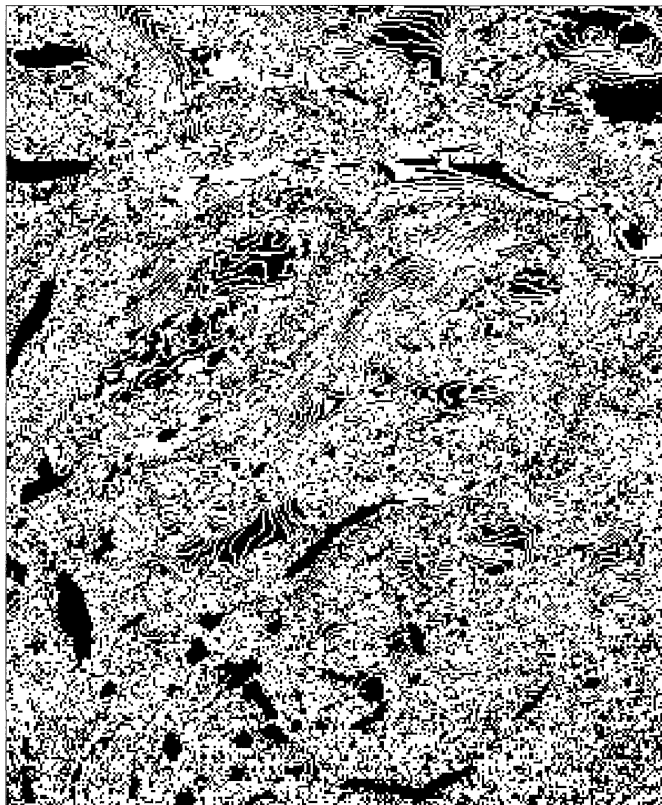
## 7.4 Terrenganalyse

Fordi regionaliseringen er viktig i analysen og landformene/geomorfologien er en primæregenskap i landskapsanalyse, er dette punktet oppfattet som sentralt i prosjektet. Det er tatt utgangspunkt i Rudbergs prinsipp om relativt relieff kombinert med en morfogenetisk klassifisering. Det er videre lagt avgjørende vekt på at begge klassifikasjonsmåter skal være likeverdige arealdekende slik at regionaliseringen gjenspeiler begge i kombinasjon uavhengig av hvor man befinner seg. Dette arbeidet er for stort til å kunne fullføres innen rammen av dette prosjektet, men det er tatt sikte på å utvikle og teste noen parametre og prinsipper som kan danne grunnlag for videre arbeid.

Den norske høydedatabasen er brukt som datagrunnlag. Denne har en oppløsning på 100 meter og er opprinnelig etablert etter et geografisk rutenett, men er senere transformert til et UTM rutenett. Algoritmen baserer seg på koteinformasjon i tillegg til faste punkter på kartet med høydeinformasjon (fjelltopper, trig. punkter, vann mv). I prinsippet skulle høydeangivelsene representere en jevn interpolering mellom kotehøydene, justert for ekstra høydeinformasjon fra de topografiske kartene. Nøyaktigheten i databasen er testet av Håkon Danevad (1992). Han fant at feilen i databasen lå innenfor etablerte internasjonale krav. Standardavviket er oppgitt til 7 meter. Feilene øker i bratt terreng, og kan i uheldige tilfeller komme opp i 19 meter.

Interpolasjonsteknikken fører til en viss grad til systematiske feil som er gjenkjennbare i ulike avledete matriser. En grunnleggende, systematisk feil er at interpolasjonsalgoritmen ser ut til å ha gitt matrisepunktene høyde lik nærmeste kotehøyde, når matrisepunktet har ligget i en viss avstand fra koten. Dette fører til en klar overrepresentasjon av kotehøyder, men neppe stor feil i tallverdi (**figur 7.2**). Det er også påvist ulikheter i feilkildene innen databasen, uten at disse feilene ser ut til å ha spesiell stor tallverdi. Feilene synes med andre ord ikke å være alvorlige, og bør derfor ikke hindre bruk av høydedatabasen i ulike sammenhenger (Erikstad 1995).

Høydedatabasen kan gi utgangspunkt for generering av en rekke parametre for terrenganalyse (Evans 1990). Fagfeltet kalles gjerne geomorfometri og har fått sitt gjennombrudd med moderne datamaskinteknologi, som gjør det mulig å analysere store datamengder. I prosjektet er det arbeidet med standard geomorfometriske parametre (høyde, fall, fallendring, orientering, orienteringsendring) samt parametre som tradisjonelt har vært brukt til



**Figur 7.2**

Statistisk skjevhet i grunndata for den norske nasjonale høydedatabasen. Tallene er sortert slik at alle høydetall som er delelig på 20 (koteintervall) er gitt hvitt farge, øvrige tall er gitt svart farge. Det er en markert overvekt av hvitt (nær 2/3 av alle punktene), noe som viser interpoleringsalgoritmens tendens til å tilordne et punkt til koteverdier. Det er bare i enkelte svært jevne skråninger at de opprinnelige kotene blir reproduisert. Dette viser systematiske skjevheter i grunndataene. Kartutsnittet er fra Nord Ottadal rundt Grotli. Kartutsnittet er ordnet etter UTM rutenett og er 30 x 40 km i størrelse. - Statistical error in the base data for the Norwegian height database. Numbers are sorted such that all heights that are divisible by 20 (contour interval) are shown as white, other number are shown black. There is a marked bias of white (ca. 2/3 of total points), which shows the interpolation algorithm's tendency to allocate points to their nearest contour value. It is only at very even slopes where the true contours are reproduced. This demonstrates a systematic error. The map section is 30x40 km from North Ottadal near Grotli and follows the UTM map co-ordinate system.

landskapsklassifisering, som "relativt relieff" og høyde/relieff forhold (ER-ratio).

Relativt relieff er definert som variasjonsbredden i høydetall innen et gitt område, mens ER er definert som forskjellen mellom høyeste punkt i et gitt område og middelverdien i samme område delt på det relative relieffet.

$$ER = \frac{H_{\max} - H_{\text{middel}}}{H_{\max} - H_{\min}}$$

Dette uttrykket er ekvivalent med det som i hydrologien kalles det hypsografiske integral (Pike & Wilson 1971).

**Tabell 7.2.** Vurderingskriterier slik de er brukt av Erikstad (1991). - Evaluation criteria as used by Erikstad (1991).

	Arealvurdering	Prosess
<b>PRIMÆRKITERIER</b>		
Sjeldenhet	x	x
Representativitet	x	x
Mangfold	x	x
Funksjon (del av systemet)	x	x
Uberørthet	(x)	x
<b>SEKUNDÆRKITERIER</b>		
Forskningspotensiale	x	x
Klassisk lokalitet	x	x
Nøkkelområde for vit. forståelse	x	x
Naturhistorisk dokumentasjon	x	x
Instruktiv lokalitet	x	x
Tilgjengelighet	x	x
Urørt natur	x	x
Viktig landskapselement	x	x
Del i flerfaglig sammenheng	x	x
<b>EGENVERDI</b>		

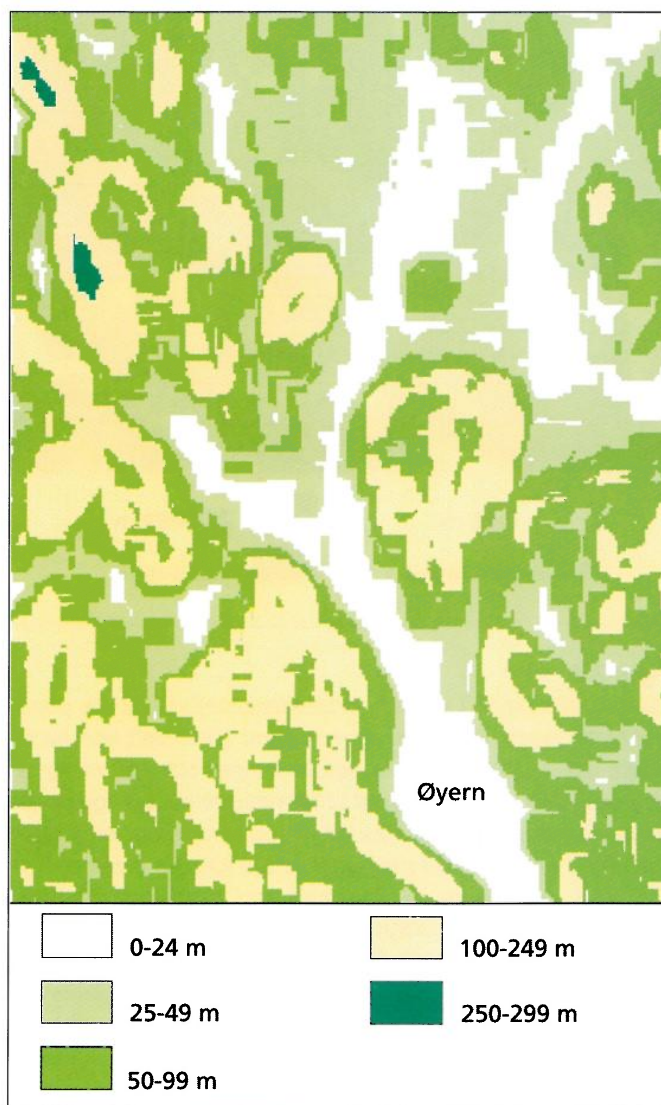
Det er ikke foretatt en grundig analyse av likhetene og ulikhetene mellom disse to parametrene enda, men innledende tester antyder at de har relativt ulikt budskap. Begge parametrene er skalaavhengige. Rudberg som brukte relativt relieff som grunnlag for sin landskapsklassifisering, la en subjektiv utsynsvurdering til grunn. Med dagens datamaskin-teknikker er dette ikke lenger tilfredstillende. Det vil si at en må ta standpunkt til eksisterende skalaproblemer før selve analysen. Utgangsmatrisen gir høydetall for hver 100 meter. De fleste eksemplene som er vist her er verdier regnet ut for løpende kvadratkilometersruter, en skala som er praktisk tilpasset datagrunnlaget og trolig godt tilpasset kartlegging i målestokker 1:50 000 og antagelig opp til 1:250 000.

For kartlegging i mindre målestokker bør parameterbehandlingen også skaleres. En mulighet vil være å redusere matrisen til å gi datapunkt for hver km og så behandle disse tallene på tilsvarende måte. Denne prosedyren er lettregnet, men detaljtapet i datasettet blir stort.

En annen mulighet er å regne verdien for relativt relieff for 10 km<sup>2</sup> ruter i stedet for 1km<sup>2</sup> ruter. Denne prosedyren er mer tungregnet. Også her mistes deler av datagrunnlaget som det vil være av interesse å beholde selv i regionale undersøkelser i liten skala. Ved for eksempel utregning av relativt relieff i et typisk todelt landskap som et vestlandsk fjordlandskap vil fordelingen forsvinne, fordi rutestørrelsen hele tiden vil inkludere dalbunner og fjordområder såvel som fjelltopper.

En tredje mulighet vil være å ta utgangspunkt i kvadratkilometersruter, men å skalere disse resultatene ved hjelp av ulike regneteknikker slik at de tilpasses den aktuelle overordnede skala. Det er ikke gått videre med dette innenfor rammen av dette prosjektet.

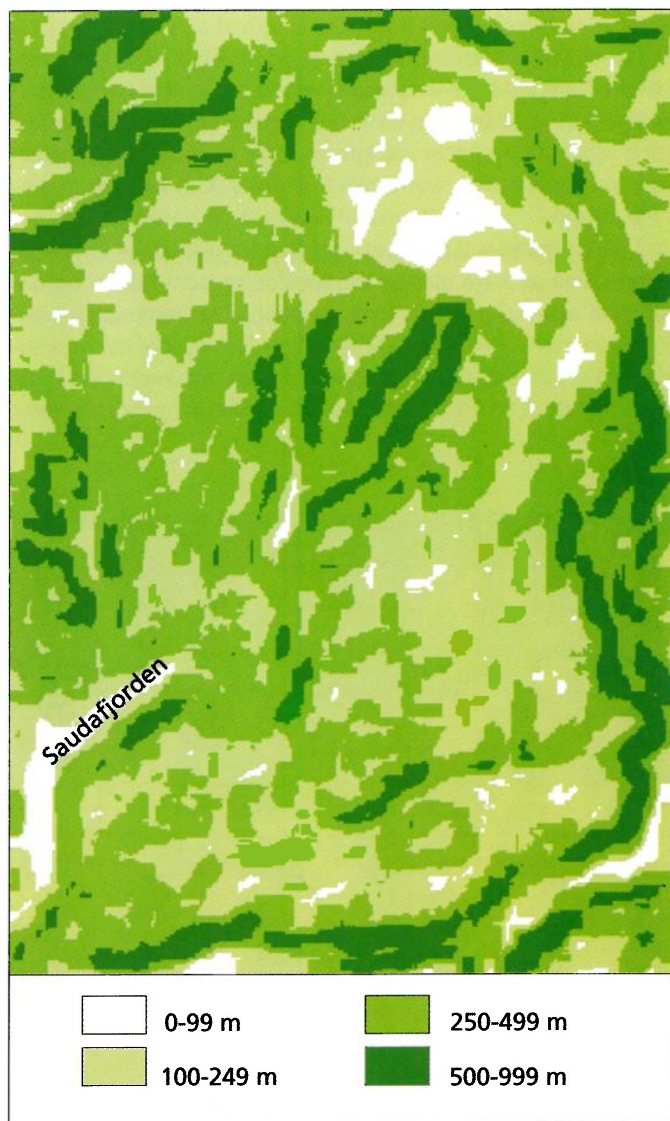
Parameteren relativt relieff har den fordel at den er enkel, lett å regne ut, har begrenset usikkerhet og er lett å overskue i terrenget. Tidligere stilte vi spørsmål om forholdet mellom paleiske fjellformer og åslandskap samt fjell, forfjell og undulerende terreng. Gjennom tester av utvalgte områder er dette forsøkt analysert med parametren relativt relieff. **Figur 7.3** og **7.4** viser et område i Sauda og et på Romerike analysert på denne måten, basert på kvadratkilometersruter. Sett bort fra ulikhetene knyttet til intensiteten av klare glasiale erosjonsformer som fjorder og daler, viser eksemplet at rent terrengmessig er fjellterrenget og lavlandsterrenget ganske likt. Dette er i og for seg ikke overraskende. Det er allment akseptert at den glasiale nedskjæringen i vest har etterlatt et todelt landskap hvor fjellområdene representerer



**Figur 7.3**

Relativt relieff målt i løpende kvadratkilometersruter for områder nord for Øyern i Akershus fylke. Typiske verdier for det relative relieff er 100-250 moh i åsområdene. Kartutsnittet er 25 x 33 km stort og orientert etter UTM rutenett. - Relative relief measured as the running mean of km<sup>2</sup> for the area north of Øyern in Akershus county. Typical values for relative relief are 100-250m a.s.l. The area is 25x33 km and follows the UTM map co-ordinate system.





**Figur 7.4**

Relativt relieff målt i løpende kvadratkilometersruter for områder rundt Sauda i Rogaland og Hordaland fylker. Sett bort fra de bratte dal- og fjordsidene er typiske verdier 100-250 m og til dels også 250 - 500 m knyttet til de viktigste dal og fjordområdene. Kartutsnittet er på 30 x 42 km og er orientert etter UTM-rutenett. - Relative relief measured as the running mean of km<sup>2</sup> for areas near Sauda in Rogaland and Hordaland counties. Apart from the steep valleys and fjords, typical values are 100-250 m, and less often 250-500 m related to the most important valleys and fjords. The map section is 30x42 km and follows the UTM co-ordinate system.

den paleiske (gamle) overflaten gjennomskåret av unge (kvartære) storformer (Gjessing 1967). At det paleiske landskapet i vest skulle ligne på det tilsvarende i øst er ikke urimelig, men har ikke gjennomslag i geomorfologiske regionaliseringer og kartlegginger på landsbasis. Analyseres disse områdene mhp 10 km<sup>2</sup> ruter oppstår imidlertid store forskjeller knyttet til at den klare todeling i landskapet ikke separeres (se ovenfor).

Et problem som oppstår når dataene utnyttes gjennom kompliserte formler for å generere nye parametre, er usikkerhet knyttet til datakvaliteten. Usikkerheten økes dramatisk og det er ganske klart at den norske høydedatabasen neppe har god nok kvalitet for detaljstudier av denne type parametre. Det er imidlertid mulig at endel av disse parametrene allikevel lar seg nytte i regional klassifisering, selv på dette usikkerhetsnivået.

Det er gjort tester med parametrene "skråningsintensitet" og "skråningsendringsintensitet" i løpende kvadratkilometersruter. Skråning er første deriverte sett i vertikalaksen. "Skråningsintensiteten" er et utjevnet mål på brattheten av terrenget. Andre deriverte målt på denne måten sier noe om hvordan skråningsforholdene endrer seg. Denne kalles "skråningsendring" (profile curvature). Den oppgis normalt med fortegn og betegnes som konkavitet (negative størrelser) og konveksitet (positive størrelser). I dette prosjektet har jeg valgt å konsentrere meg om en forenklet variant av denne parameteren uten fortegn. Denne beregnes som skråning av skråning og er velegnet for å beregne intensiteten av parameteren.

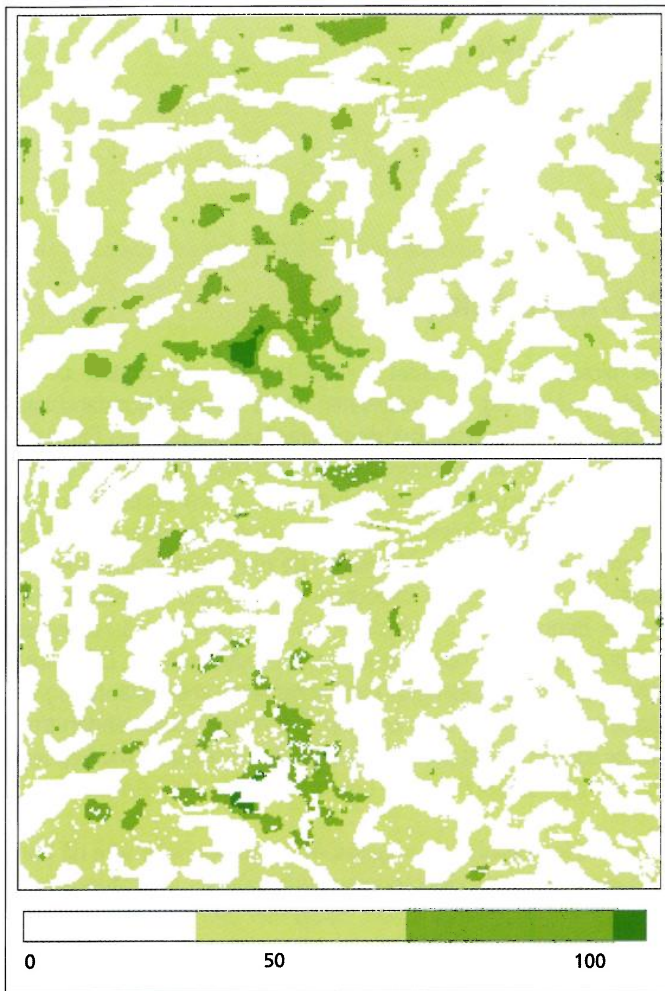
Tilsvarende kan skråningsforholdene analyseres i planet (det vil si ut fra orienteringen av landskapssegmentene). Den andre deriverte i denne sammenheng er "orienteringsendring" (Plan curvature) og forteller om kontrastene i orienteringen av de ulike landskapselementene. Målt som intensitet kan dette brukes som indikator på undulerende terreng (figur 7.5). Parameteren må imidlertid kalibreres for datausikkerhet i svært flate områder samt utmasking av utsagnskraft i svært bratte områder.

## 7.5 Grunnlag for flerfaglige analyser

Selv de enkle parametrene som er testet her vil gi vesentlig bidrag til en bedre landskapskartlegging og regionalisering i Norge og være av betydning såvel for geofagene som i andre relevante landskapsøkologiske sammenhenger. Endel av spesialparametrene har videre et potensiale for spesialiserte økologiske anvendelser. Det er påvist at såvel høyde over havet som avstand til kysten og orientering av terreng er viltbiologisk relevante parametre (Langvatn & Albon 1986, Albon & Langvatn 1992). Parametre som indikerer variasjonen i lokaltopografi samt parametre som sier noe om fordelingen av arealer i ulike høydelag også vil kunne være interessante (Nellemann & Fry 1995). Som eksempel på det første kan nevnes andre deriverte av høydedataenes retningskomponent (det vil si orienteringsendringen). Regnes denne ut som løpende gjennomsnittsverdier for kvadratkilometersruter uttrykker den gjennomsnittlig orienteringsendring innen disse rutene. Høye verdier indikerer stor grad av lokaltopografisk variasjon (f.eks. raviner, oppsprukne gneissbergarter), som diskutert tidligere.

## 7.6 Konklusjon

Økende grad av generell bruk av naturverdidata i forvaltningen vil sammen med økt bruk av automatiske datahåndteringsmetoder føre til økte krav til entydige kriterier og prosedyrer for bestemmelse av naturverdi. Det er viktig at de kriteriesettene som anvendes er etterprøvbare og internt uavhengige. De fleste allment ak-



**Figur 7.5**

Strækendringsindeks i løpende kvadratkilometersruter sentralt på Sognefjellet i Sogn og Fjordane og Oppland fylker. Høyintensitetsområdet i sørlig del (øverste kart) er utslag av usikkerhet i primærdataene i flate partier. Områdene rundt med moderate verdier er feltkontrollert, disse representerer reelle landskapsforskjeller. Kartet under viser samme utsnitt, men her er områder med høydeforskjeller under 10 m maskert ut med hvitt. - Plan curvature (absolute values) in running km<sup>2</sup> squares (Sognefjellet, Sogn & Fjordane and Oppdal counties - South Norway). An area in the southern part of the upper map has high values due to uncertainties in the primary data and low relief. In the same area, where the relief is moderate, field checks show that the values represent real differences in the landscape (higher roughness). The map below shows the same, but here areas with relief less than 10 m are masked white.

septerte kriterier er avledet av grunnkriteriet representativitet og avgrenset av ulike klassifikasjons- og regionssystemer. For en videre forståelse av verdisystemene, er det viktig å bedre rutinene for klassifikasjon og regionalisering.

I geofaglig sammenheng er det et særlig behov for å fornye vår regionforståelse av norske landformer og å bringe regionaliseringen mer i takt med faktiske og målbare terrengparametre, samt aksepterte teorier om landskapsdannelse. En slik fornyelse må inbefatte en frigjøring fra begrepet fjell, forfjell og ås som i for stor grad reflekterer høyden over havet, eller enda verre vegetasjons- og klimagrenser. Prosjektet har vist at et konstruktivt utgangspunkt er en geomorfometrisk analyse av eksisterende høydedata, med mulighet for forbedringer etter hvert som datakvaliteten forbedres. I første omgang bør det tas utgangspunkt i en enkel geomorfometrisk grunnparameter, for eksempel relativt relieff. Målt i skalanivå kvadratkilometersruter vil denne parameteren være egnet for analyser på skalanivå 1:50 000 til 1:250 000. Avhengig av datakvaliteten kan nyttig tilleggsinformasjon genereres ved analyse av mer avanserte geomorfometrisk parameter som skråning, orientering og særlig kurvatur. Den generelle geomorfometriske analysen bør suppleres med generell geomorfologisk tolkning og klassifikasjon for å danne et helhetlig og tilfredstillende system for geomorfologisk regionalisering. Et slikt fornyet geomorfologisk regionaliseringssystem vil være nyttig såvel i ren faglig analyse som for datatilgang i ulike andre faganalyser (vegetasjon, dyreliv, naturtyper mv) og som en sentral grunnparameter i bedre landskapsanalyser i ulike skalanivåer.

## 8

## Biologisk mangfold på jordbruksmark - landskapsøkologiske perspektiver

Gary Fry & Wenche Dramstad

*Også produksjonslandskapet har et biologisk mangfold. I det intensivt drevne jordbrukslandskapet er dette mangfoldet i hovedsak knyttet til restarealer, for eksempel åkerholmer og kantsoner. Det vil imidlertid være en sterk grad av tosidig interaksjon mellom produksjonsarealer og restarealer. Et eksempel kan være spredning av nytte- og skadeinsekter fra restarealer til åkerarealer. Undersøkelsene som beskrives her har sett nærmere på flere slike interaksjoner. Generelt sett synes restarealene å være sentrale for både fugl og ulike grupper av insekter. En generell konklusjon er videre at habitatenes kvalitet er viktig, sammen med landskapets romlige struktur. Blant annet er teigform og avstander i forhold til restarealer og kantsoner vist å ha stor betydning.*



### 8.1 Introduksjon

Det biologiske mangfoldet er ikke utelukkende knyttet til villmarksområder og naturreservater. Også i produksjonslandskap, hvor jordbruk og skogbruk dominerer landskapsbildet, finnes en vesentlig del av vårt biologiske mangfold. I mange områder skaper jord- og skogbruksdrift viktige habitater, og en rekke sjeldne og sårbare arter er tilpasset en eksistens i ulike kulturmarkstyper, for eksempel beitemark og slåtteeng. I de mer intensivt dyrkede områdene er imidlertid det biologiske mangfoldets utbredelse i hovedsak begrenset til restarealene, på den dyrkede marken er det matproduksjon og monokulturer som er målsetningen. Disse arealene er derfor lite gjestmilde overfor de fleste andre plante- og dyrearter. Selv om det bare er drøyt 3% av det totale landarealet i Norge som er dyrket mark, finnes det lokale områder med egnede forhold og intensiv drift hvor opp til 70% kan være dyrket.

Ansvar for jordbrukets negative miljøeffekter hviler ikke på bonden alene. Hvordan det moderne jordbruket ser ut og fungerer er blant annet en følge av at vårt stadig mer urbane samfunn krever rimelige jordbruksprodukter, oftest uten tanke på produksjonenes miljøproblemer og biologiske mangfold. Bøndene er under et sterkt press for å øke sin produksjon og inntjening, og dette skal de oppnå ved bedret effektivitet. Dette effektivitetskravet har blant annet resultert i støtte til fjerning av grøfter og bekker, med tilhørende naturlig vegetasjon. Samtidig møter bøndene nå krav om at jordbrukslandskapet også skal være tilgjengelig og egnet for rekreasjon og inneholde et rikt plante- og dyreliv.

En konsekvens av stor betydning for plante- og dyrelivet er at jordbruksdriften reduserer og isolerer tilgjengelige habitater. Små isolerte rester, i form av for eksempel åkerholmer, vei- og grøftkanter, er ofte det eneste gjenværende nesten naturlige habitatet i intensivt drevne jordbruksområder. På selve produksjonsarealene finner vi bare forenklete og forstyrrede økosystemer, med et redusert naturlig mangfold. Få ville planter og dyr kan tilpasse seg, eller blir tolerert, på dagens intensivt drevne jordbruksmark. Og tendensen innen jordbruket har vært mot større driftsenheter, større sammenhengende åkre, færre driftshindre i form av kanter og andre restarealer, og økt bruk av kjemiske midler. Dette har ført til en ytterligere forenkling av økosystemene med tilhørende negative konsekvenser for det lokale plante- og dyrelivet i forhold til tidligere jordbrukslandskap der driften var mindre intensiv. Mange plante- og dyrearter som fremdeles finnes i dagens intensive jordbrukslandskap er antagelig rester fra tidligere tiders driftsformer.

Prosjektene i denne seksjonen hadde som målsetning å undersøke forekomst av habitater i jordbrukslandskap, med spesielt fokus på muligheter til å øke kvaliteten av jordbruksmark for plante- og dyrelivet, eventuelt restaurere restarealer. Både resultater fra nyere forskning samt erfaringer fra forvaltningstiltak understreker betyd-

ningen av restarealer for ivaretagelsen av et biologisk mangfold i jordbruksområder. Arealer som ikke dyrkes, ofte randhabitat som åkerkanter, skog- og veikanter, kan fungere som levested for en rekke arter. I tillegg kan disse arealene fungere som spredningskorridorer, eller som selektive filtre, noe som gir dem stor betydning for fordelingen av arter i jordbrukslandskapet. På bakgrunn av Norges uttalte støtte til bærekraftig ressursbruk og utnyttelse av det biologiske mangfoldet, og bevegelse i retning av et mer miljøvennlig jordbruk, er dette en målsetning som kommer på riktig tidspunkt. Naturverninnsatsen bør ikke utelukkende fokusere på vernede områder, ettersom disse kun utgjør ca 3% av landarealet på verdensbasis og 6,38% av Norges landareal (Direktoratet for naturforvaltning 1995). En innsats utelukkende konsentrert om slike områder vil ikke fange opp biodiversiteten i den mye større andelen av landskapet som utnyttes til jordbruk, skogbruk og bosetning. Hva som foregår i landskapet som helhet er forøvrig også viktige faktorer for utbredelse og forekomst av arter både lokalt og nasjonalt.

To ulike temaer innen jordbruksøkosystemer er undersøkt i disse prosjektene;

- betydningen av mark som ikke er dyrket (restarealer som åkerkanter, gjerdestriper, veikanter, grøfter og skogflekker) for plante- og dyrelivet og
- deres betydning for forflytningen dvs. funksjon som korridorer og/eller barrierer.

I alle tilfeller ble det fokusert på betydningen av restarealer for arter som det er knyttet bevaringsinteresser til, eller arter som er spesielt interessante på grunn av sine interaksjoner med jordbruket. Med rett skjøtsel av restarealene kan vi ta vare på mange arter som viser tilbakegang, inkludert et bredt spekter av arter (mange invertebrater) som vanligvis får lite oppmerksomhet i naturverndebatten, men som dominerer både hva gjelder biomasse og diversitet av organismer.

Undersøkelsene konkluderer med forslag til tiltak som kan gjennomføres for å bidra til å fremme eller ivareta det naturlige plante- og dyrelivet innen jordbruksøkosystemer. I tillegg foreslås tiltak som kan gjøre det mulig for jordbruket å drive mer bærekraftig. Hvis slike tiltak for plante- og dyrelivet også kan øke folks positive landskapsopplevelse, muligheter for friluftsliv og rekreasjon, kontroll med jorderosjon og forurensing med næringsstoffer er dette naturligvis en stor fordel. Og sist, men ikke minst, skal tiltakene realiseres, må alt dette knyttes opp mot økonomien i jordbruket.

Betydningen av restarealers kvalitet og kvantitet og deres grad av sammenhengende nettverksstruktur i landskapet, skjøtsel og hvordan arter forflyttet seg i landskapet samt deres eventuelle interaksjoner med de dyrkede vekstene ble derfor gitt prioritet.

## 8.2 Målsetninger

### 8.2.1 Betydningen av spredningskorridorer for naturforvaltning og landbruk

Prosjektet hadde til hensikt å belyse den økologiske betydningen av habitatkvalitet og landskapsmønstre av vegetasjonskorridorer i jordbrukslandskapet. Modellorganismer ble valgt for å represen-

tere viktige artsgrupper for både naturvern og jordbruk. Tre insektgrupper ble valgt; sommerfugl, humler og løpebiller. Alle disse tre gruppene har arter med betydning fra et naturvernsynspunkt og med økonomisk verdi fra et landbruksynspunkt. Planter ble også registrert ved undersøkelsene fordi de representerer viktige næringsressurser for mange arter og fordi vegetasjonen har stor betydning for uformingen av landskapselementene. I tillegg ble fugler i jordbrukslandskap studert med utgangspunkt i deres betydning som indikatorer på miljøkvalitet.

Prosjektets målsetninger var å:

- klarlegge korridorers betydning for å sikre levedyktige populasjoner i jordbrukslandskapet (ved bruk av insekter som modellorganismer),
- klarlegge i hvilken grad insekters mobilitet og spredningsevne har betydning for individers såvel som populasjoners overlevelse,
- bruke informasjonen beskrevet ovenfor for å modellere arters respons på endringer i jordbrukslandskapet,
- bruke disse resultatene som et bidrag til produksjonen av økologiske retningslinjer for landskapsplanlegging.

Prosjektets finansiering var delt mellom NFR (kulturlandskapsprogrammet) og NINA.

### 8.2.2 Landeconet: landskapsøkologiske nettverk

LANDECONET hadde som mål å utvikle retningslinjer og verktøy for hvordan man best kan utvikle det økologiske nettverket i jordbrukslandskap, basert på empirisk kunnskap og landskapsøkologiske modeller.

Prosjektets målsetninger ble definert som å:

- forklare og illustrere problemet med habitatfragmentering i jordbrukslandskap ved å teste metapopulasjonsteori for ulike grupper av arter, i ulike deler av deres utbredelsesområde,
- øke kunnskapsnivået knyttet til effektene av habitatfragmentering for ulike organismegrupper. LANDECONET ønsket å knytte graden av fragmentering av enkelte økosystemer til bevaring av populasjoner. Resultatene vil fungere som et verktøy for forvaltningen, ved at de kan uttrykkes som sannsynlighet for forekomst eller sannsynlighet for overlevelse av utvalgte arter som en funksjon av landskapsmønster,
- foreslå retningslinjer og standarder for bevaring av biologisk mangfold til bruk i arealplanlegging. Retningslinjene vil omfatte minimums arealkrav for økosystemer om biologisk mangfold skal sikres, minimum gjennomsnittsavstander mellom flekker av habitat samt minimumsstørrelse på nettverket som skal til om fragmenterte populasjoner skal overleve,
- utvikle instrumenter for at landskapsøkologisk kunnskap skal kunne brukes i arealplanleggingen. Dette medfører en utvikling av GIS-baserte metapopulasjonsmodeller og statistiske modeller som kan knytte arters forekomst og overlevelse over tid til (endringer i) landskapsmønster,
- illustrere, ved bruk av konkrete eksempler på vanlige jordbruksområder i ulike deler av Europa, hvordan disse metodene leder til forutsigelser med hensyn på innvirkningen av landskapsendringer og restaurering på det biologiske mangfoldet,
- bidra til fremskaffelsen av en liste over indikatorarter som kan brukes for å oppdage når fragmentering av habitater skaper problemer for plante- og dyrearter.

Prosjektet valgte planter, sommerfugl og fugl til de empiriske studiene, ut fra disse gruppens ulike mobilitet og derved respons på habitatfragmentering. Prosjektets finansiering var delt mellom EU og NINA.

### 8.2.3 Kantvegetasjon

Dette var et lite informasjonsprosjekt som hadde som mål å finne fram til enkle prinsipper for skjøtsel av kantvegetasjon i Norge. Prosjektet tillot oss å ta større hensyn til lokale variasjoner og skjøtelsfaktorer i våre undersøkelser. Prosjektet ble i utgangspunktet støttet av DN, men senere også av et EU-prosjekt ved navn «The Field Margin Network» som finansierte møter og resultatutveksling mellom forskere i hele Europa. Den endelige målsettingen vil være å beskrive de økologiske fordelene ved å ha kantvegetasjon i landskapet og å produsere et sett generelle prinsipper for skjøtsel av de ulike typer kantvegetasjon som finnes i Europa.

## 8.3 Metoder

Selv om prosjektene ble drevet atskilt og benyttet ulike metoder og feltområder, hadde de mange fellestrekk i tilnærmingen. Alle bygget på studier av dyrs atferd og utbredelsesmønstre i felt samt mer detaljerte og kontrollerte småskala-eksperimenter. I første omgang ble variasjoner knyttet til bevegelsesmønstre og atferd til enkelt-individer studert, som respons på variasjoner i kvalitet og kvantitet og romlig fordeling av deres ressurser i form av næring, hekkeplasser, områder for vinterhvile og bolplasser. Senere utnyttet prosjektene denne informasjonen til å konstruere og teste datamodeller for insekters bevegelsesmønstre som fokuserte på følgene av at landskapsmønsteret ble endret (restarealenes posisjoner i tillegg til åkrenes form og størrelse). Prosjektet fokuserte spesielt på hvordan utnyttelse av ressurser på landskapsnivå og utveksling av individer mellom (sub-) populasjoner kunne fungere som indikatorer på sannsynligheten for at de skulle kunne overleve på lang sikt.

Kontakt med andre prosjekter både i Norge og i det videre «Field Margin» forskningsmiljøet, sikret ivaretagelsen av jordbruksperspektivet i prosjektet. Som eksempel har humlers bevegelsesmønstre blitt knyttet til deres potensiale som pollinatorer av nye vekster, sommerfuglers bevegelse har blitt relatert til atferden til typiske skadedyr, og løpebillers forflytning mellom og innen åkre er blitt analysert for å kunne forutsi hvilken kombinasjon av åkerstørrelse og -form som utnytter deres biokontroll-potensiale maksimalt.

Studieområdene lå i jordbruksområder i Ås, Frogn, Ski og Vestby kommuner i Akershus, Hjartdal og Svartdal i Telemark, Ørsta kommune i Møre og Romsdal samt i Hallingdal, Buskerud. De intensive kornproduksjonsområdene i Akershus finnes på svakt kupert arealer dominert av leir- og morenejord. Jordbruket er blitt sterkt intensivert i løpet av de senere tiår i disse distriktene og bønder som konsentrerer seg om kornproduksjon og husdyrhold er relativt sjeldne. På tross av intensiveringstiltakene innen jordbruket finnes det fremdeles restarealer spredt rundt i landskapet, oftest fordi de enten er lite lønnsomme å fjerne eller fordi de markerer eiendomsgrenser. Restarealene kan blant annet være åker-

holmer (med varierende dekning av trær, lavere vegetasjon og fjell i dagen), små skogholt, åkerkanter, bekke- og grøftekanter, skog- og veikanter. Avstanden mellom restarealer er sjelden mer enn noen hundre meter. I jordbruksområder med mer ekstensiv drift som i de øvrige undersøkelsesområdene, er de flate dalbunnene ofte intensivt nytt til fôrdrinking mens de brattere dalsidene brukes til beite og høyslått. I disse områdene som i mange andre, pågår en gjengroing av enger som ikke lenger brukes, og tredekningen øker.

## 8.4 Resultater

### 8.4.1 Restarealer - hva er det?

En av de mest utbredte og viktige restarealtypene er åkerkanter. Dette kan være smale striper, ofte bare 1 - 2 meter brede som for eksempel hekker, steingjerder og gressbanker. Opprinnelig ble mange av disse anlagt for å holde husdyrene ute fra den dyrkede marka, eller for å markere eiendomsgrenser. I tillegg kommer arealene mellom åkrene og veier, bekker og grøfter og skog. I Norge er, i motsetning til det meste av Nord-Europa, en stor andel av åkerkantene grenser mot skog. Disse kantene erstatter mange av funksjonene til hekkene som er så utbredt i England, Frankrike og Tyskland (Fry 1994).

Vårt studieområde i Akershus ligger ca 25 km sør for Oslo. Selv om denne typen korn dyrkingsområder gir inntrykk av å være en blanding av åpen åker og skog, viser nærmere ettersyn at det finnes et variert og rikholdig utvalg av restarealer med tilhørende dyre- og planteliv. Vi har registrert nesten 1000 restareal-biotoper i vårt studieområde, og de inkluderer alt fra svært små flekker med gressvegetasjon rundt elektrisitetsmaster til skogområder på flere dekar (**tabell 8.1**).

Både antall og kvalitet på restarealene er blitt redusert raskt siden 1950-årene, en prosess som fremdeles pågår (**figur 8.1**). Endringer i jordbruksproduksjonen, økte bruksstørrelser, sammenslåing av arealer og større maskiner er alle forhold som har ført til større teiger. Et resultat av disse endringene er en omfattende reduksjon i forekomst av lineære restarealer. Disse består ofte av flere elementer: et tre- og busksjikt og høy og lav urtevegetasjon. Inneholder åkerkanter et gjerde, en voll eller en grøft, bidrar den til enda større og mer sammenhengende mikrohabitat-diversitet. Dette øker deres verdi for plante- og dyrelivet ytterligere (Dennis & Fry 1991).

### 8.4.2 Kornåkrene - naturens fiender?

Kornåkre er et ugjestmildt habitat for de fleste dyre- og plantearter. Forstyrrelsesregimet med både pløying, såing, sprøyting og høsting representerer en for stor belastning. Ugressene greier seg fordi de er tilpasset ekstreme forhold. Av andre arter overlever de fleste bare fordi de kan søke tilflukt i restarealene. Derfra kan de periodevis kolonisere åkerhabitater når forholdene ligger til rette for det. Kunnskap om betydningen av restarealene for det biologiske mangfoldet vil ha sentral betydning for restaurering av jordbrukslandskap eller miljøvennlige dyrkingsprogram (Fry & Main 1993) (**figur 8.2**).

**Tabell 8.1.** Forskjellige habitater i et 25km<sup>2</sup> stort jordbruksområde. - Number of different habitats on farmland in a 25km<sup>2</sup> area.

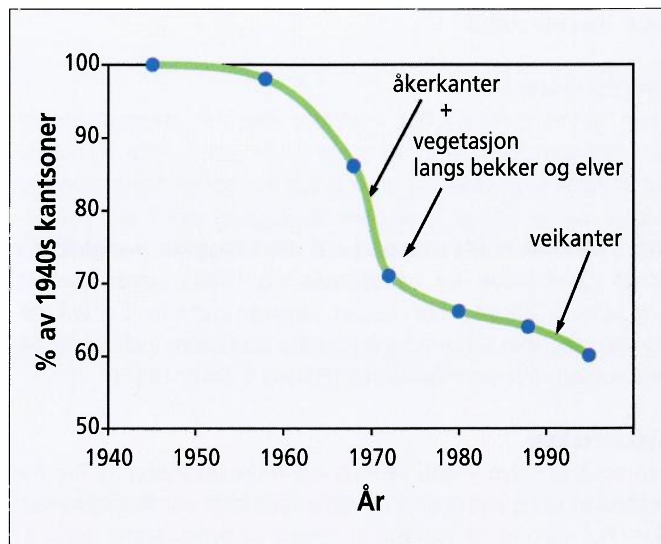
Klasse	Type	Antall
Åkerholme		230
Skogkant		221
	hard	3
	myk <1m	48
	myk >1m	129
	Diffus kant	41
Gressbanke		109
	lineære	88
	flekker	21
Veikanter		193
	fast dekke	50
	sand	111
	sand + midtstripe	22
	overgrodd driftsveg	9
Hogstfelt		8
Andre		13
Grassmark		25
	eng	3
	beite	15
	igjengrodd eng	7
Bebygd areal		48

### 8.4.3 Viktige økologiske funksjoner

Tendensen i retning av økte teigstørrelser for effektiv kornproduksjon er ikke i samsvar med ønsket om et bærekraftig jordbruk. Åkerkanter og andre restarealer er grunnlaget for en rekke viktige økologiske funksjoner knyttet til transport av næringsstoffer og forflytning av arter gjennom landskapet (Fry 1994). Undersøkelser i Norge har pekt på deres betydning med hensyn på å redusere jorderosjon, gi beskyttelse mot vind og forhindre jord og forurensende stoffer i å nå vassdragene. Restarealene, med de plantesamfunn som finnes der, bidrar dessuten positivt til rekreasjon og landskapets estetikk. I tillegg kan restarealene være med på å skape interesse for natur. Dette er spesielt viktig i bynære områder. Miljøverndepartementet har foreslått den totale lengden av kantvegetasjon pr arealenhet som en mulig indikator på miljøkvalitet i jordbrukslandskap, men våre prosjekter viser at kvaliteten på disse habitatene er av avgjørende betydning for de undersøkte artene (figur 8.3). Dette innebærer at kvantitet alene ikke er en god nok indikasjon på miljøkvalitet (Fry 1996).

### 8.4.4 Fuglehabitat

Små skogholt og kanter eller hekker med trær er viktige habitater for hekkende og trekkende fuglearter. Selv små restarealer er viktige for næringsøk i den kritiske perioden når ungene utvikles. Frukt og bær er også viktig om høsten og vinteren når tilgangen til annen næring er begrenset. Restarealer sørger videre for en variert habitatstruktur i form av busker, trær, tilgang til skjul, m.m., som en rekke ulike fuglearter krever for å hekke. Jo større restarealene er, jo flere fugler finnes det der, men selv små area-



**Figur 8.1**

Tap av kantsoner i Akershus siden 1940. I mer intensivt drevne jordbruksområder er tapet opptil 70% eller mer. Åkerkanter og vegetasjon langs bekker er spesielt sårbare. - Loss of edge habitats in Akershus county since 1940. In the more intensively managed agricultural areas, losses are 70% or more. Field boundaries and streamside vegetation are especially vulnerable.

ler bidrar til en vesentlig økning i fuglenes muligheter i kornåkerlandskapet (Borch & Ystad 1991). Det hekker flere fugl pr hektar i små enn i store skogområder, ettersom kanter er spesielt gunstige soner for næringsøk. Derfor gir selv en begrenset innsats for å øke restarealer i jordbruksområder gode resultater (figur 8.4).

Avstander mellom skogholt er viktig. Arbeider i Nederland har vist at graden av isolasjon av skogholt kan ha stor betydning for om arter forsvinner lokalt og regionalt. I Norge, hvor landskapet totalt har mer skog, er det imidlertid ikke funnet tilsvarende effekter av isolasjon. For en mobil gruppe som fugler, må antagelig landskapet ha mindre enn 10-20% skogdekning før isolasjon blir en økologisk viktig faktor (Andren 1994).

### 8.4.5 Habitat for planter i jordbruksområder: Åkerholmer og kanter

Ca. 90% av alle plantearter som finnes i intensivt drevne jordbrukslandskap, finnes på restarealene. Små rester av næringsfattige tørrbakker eller våte områder er ofte det eneste som er igjen av det som engang var omfattende arealer med enger og våtmarker. I tillegg til effektene av endringer i arealbruk, er plantesamfunnene i jordbruksområder også blitt dramatisk redusert som følge av omfattende bruk av sprøytemidler og nitrogen gjødsling. Av de arealer som er minst påvirket i negativ retning er skogkantene. Her er busker som nypetorn vanlige. I tillegg har skogkantene ofte et stabilt samfunn av høye, flerårige urter, som er attraktive kilder til pollen og nektar for en rekke insekter som sommerfugler og humler (Corbet 1995).

## 8.4.6 Insekthabitat

### Hvorfor insekter?

Innen naturforvaltning har insektene fått lite oppmerksomhet sammenlignet med f.eks. fugl og de større pattedyrene. Insektene bidrar imidlertid i vesentlig grad til det biologiske mangfoldet og utfører mange viktige økologiske funksjoner som f.eks. pollinering. I henhold til DN's rapport om det biologiske mangfoldet i Norge (Direktoratet for naturforvaltning 1994), utgjør insekter over 60% av alle arter her i landet. I mange andre land er enkelte insekter, slik som sommerfugler, vanlig brukt som indikatorer på jordbruksområdenes miljøkvalitet (Pollard & Yates 1993).

### Nytteinsekter

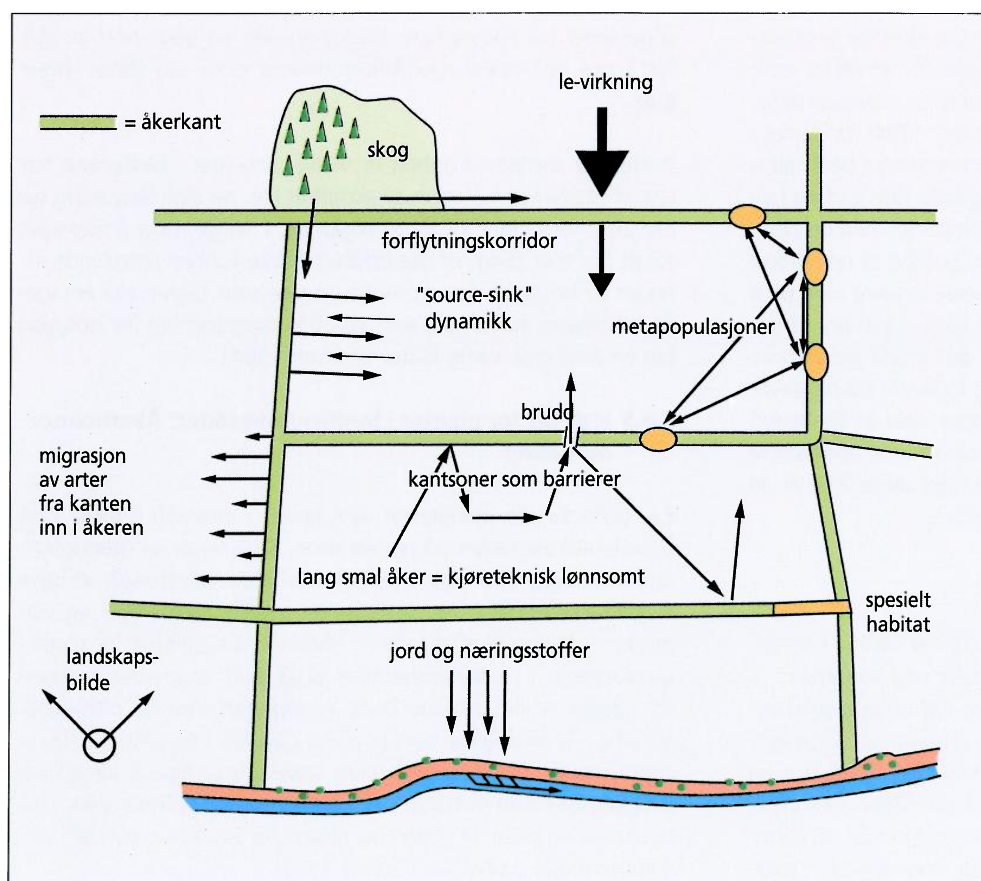
Den positive betydningen insekter og andre invertebrater har for jordbruket i intensivt drevne områder reduseres når åkerstørrelsen økes. For noen av de viktigste gruppene av nytteinsekter (løpebiller og blomsterfluer), viste våre undersøkelser at de ikke beveger seg langt bort fra kantsonene og inn i åkeren tidlig på sommeren, når de kan ha størst betydning for å redusere forekomsten av bladlus på korn (Wratten & Powell 1991) (**figur 8.5**). Av dette følger blant annet at åkre som skal dra maksimal nytte av spredning av nytteinsekter, bør være lange og smale. Våre resultater viser at nytteinsektenes bidrag til å begrense forekomsten av bladlus synker raskt når avstanden fra restarealene øker til 30-50 m (Dennis 1991, Dennis et al. 1994). At teigene bør være lange og smale støttes dessuten av analyser av teigform fra et jordbruksteknisk perspektiv (bl.a. kjøremønster) (Sky 1992). Undersøkelser utført ved JORDFORSK av hvordan jordtap til vann og vassdrag kan reduseres har forøvrig også kommet til at lange og smale åkre er det beste.

### Hva må nytteinsektene ha i jordbrukslandskapet?

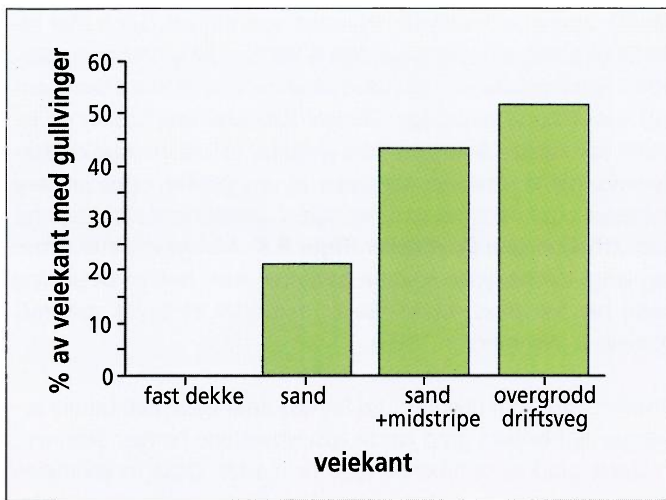
Restarealer, inkludert åkerholmer og kantvegetasjon, er viktige som overvintringssted for mange nytteinsekter. I jordprøver tatt fra enkle gressbanker mellom åkre om vinteren, fantes det flere hundre individer av de viktigste nytteinsekter pr kvadratmeter. Fra disse gjemmedstedene ble de overvåket mens de flyttet seg utover i åkrene på forsommeren. I hvilken grad disse rovinsektene kan holde bestanden av skadeinsekter i sjakk avhenger av flere faktorer; egen overlevelse gjennom vinteren, tidspunkt for når de viser seg igjen om våren, evne til å spre seg i åkeren og finne skadeinsektene og hvor mange skadeinsekter de kan drepe. Utnytter vi disse insektenes potensiale ved å unngå tidlig bruk av insektmidler, sørge for gode overvintringshabitater og holde åkrene smale, kan vi bedre den naturlige kontrollen av bladlusangrep på korn.

### Redusert bruk av sprøytemidler

Eksperimenter med bruk av fortynnede sprøytemidler viste at den mest økonomiske løsningen lå mellom 10 og 25% av det som ble anbefalt. Selv om de fortynnede sprøytemidlene var mindre effektive i å drepe bladlus, ødela de ikke populasjoner av løpebiller, edderkopper og andre viktige predatorer som var fullt i stand til å begrense nivået av skadedyrangrep slik at skadevirkningene holdt seg på et lavt nivå. I kontrast til dette viste forsøk med bruk av anbefalt konsentrasjon at dette medførte nye oppblomstringer av skadedyr og dermed større avlingstap (Dennis et al. 1993). Det er viktig å unngå bruk av sprøytemidler i kantvegetasjonen hvis man ønsker å unngå å skade nytteinsektene. Selv om insektmidler er de mest skadelige, finnes det også en del ugress- og soppmidler som i betydelig grad kan redusere bestandene av predatorer direkte eller indirekte.



**Figur 8.2**  
Åkerkantenes landskapsfunksjoner.  
- The landscape functions of field margins.



**Figur 8.3**  
Dagsommerfugl (gullvinger) og type av veikanter. - The occurrence of the scarce copper (*Lycaena virgaureae*) in different types of roadside verges.

### Sommerfugler vil ha det hett!

Ulike typer kanthabitater, i tillegg til åkerholmer, er nøkkelen til sommerfuglers overlevelsesmuligheter på åkermark. På de minst naturlige og mest næringsrike arealene, hvor planter som nesle (*Urtica dioica*) og mjørdurt (*Filipendula ulmaria*) dominerer, er det de vanlige sommerfuglartene som trives. På de mer naturlige og næringsfattige lokalitetene, med en rikere tørrbakkevegetasjon, finner vi et større mangfold sommerfuglarter, inkludert noen arter som er mer typiske i landskap hvor eldre driftsformer fremdeles dominerer. De rikeste forekomstene av sommerfugler fantes langs sydvendte kanter der det også vokste et variert tilbud av blomsterarter. Vide, solrike skogkanter hadde spesielt mange sommerfugler. Den generelle trenden var at de mindre mobile og mer kravstore artene ble funnet der de stabile, flerårige plante-samfunnene dominerte, mens de mobile generalistene var vanligere på de mer forstyrrede stedene.

Undersøkelsen viser at selv små endringer i landskapsstrukturen kan ha betydning for sommerfuglenes forflytning. Gullvinge

(*Lycaena virgaureae*) for eksempel, er en engart som bare sjelden forekommer i åkerlandskapet. For denne sommerfuglen kan landskapselementer som lebelter og skogplantefelt representere signifikante hindre for forflytningen (figur 8.6) (Fry & Robson 1994).

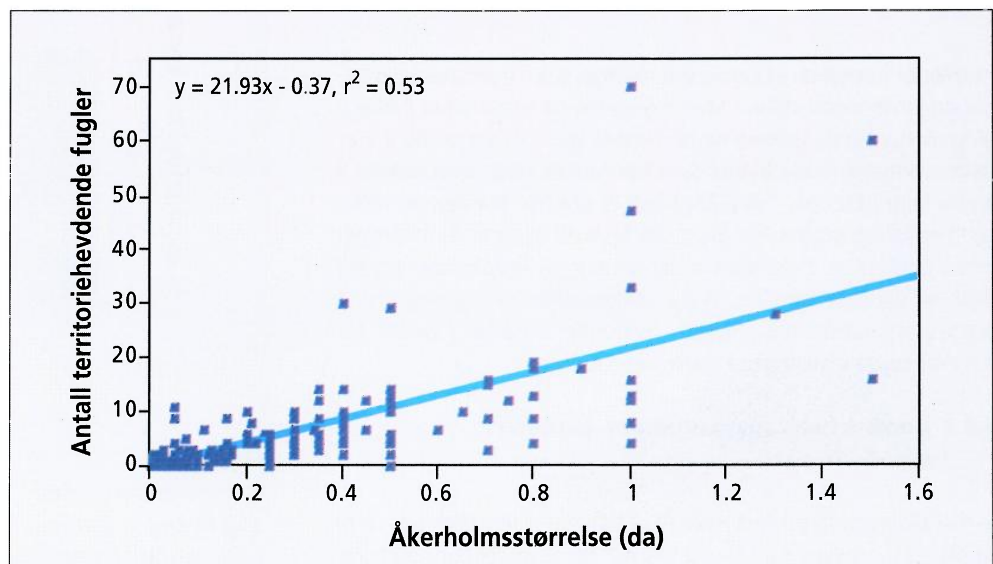
### Hva får humlene til å surre?

Humler er en gruppe insekter som er et både fargerikt og fasinende element i våre nære omgivelser. I tillegg er humlene ansvarlige for en helt sentral økologisk funksjon; de er særdeles dyktige bestøvere. Deres betydning for avlinger av rødkløverfrø er velkjent, og humlene er dyktige bestøvere også av flere andre dyrkede vekster. Humler har utvilsomt like stor betydning for bestøvningen av mange ville planter, men her er kunnskapene langt mer begrenset. Det man vet er imidlertid at humler ikke uten videre kan erstattes av f.eks. tambier.

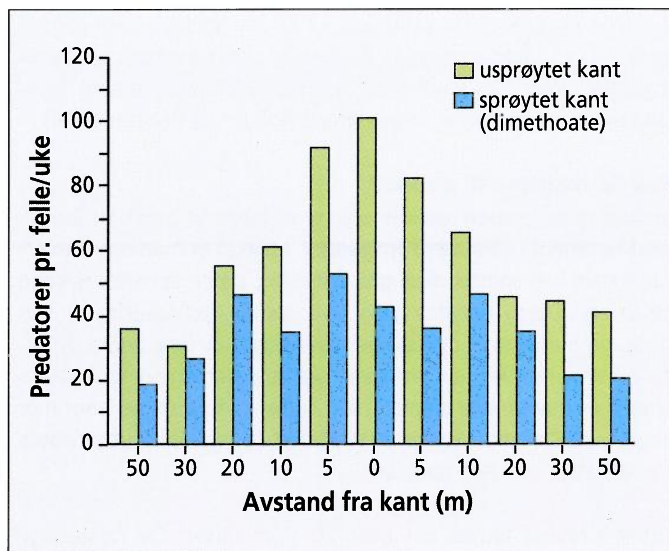
Totalt i Norge finnes det over 20 humlearter. De forskjellige humleartene er tilpasset en rekke ulike habitater, fra høyfjell til kyst, og bare noen finner seg til rette i intensivt drevne jordbrukslandskap. Alle de forventede artene ble funnet i studieområdet vårt, men de ulike artene forekom med ulik tetthet i de undersøkte habitatene. Vi undersøkte forekomst av humler i alle de vanlige typene av restbiotoper i et slikt landskap; langs skogkanter, bekkekanter, veikanter og på ulike typer åkerholmer. Ikke overraskende var det sammenheng mellom forekomsten av blomsterressurser og forekomst av humler. Det var likevel ikke så enkelt som at flest blomster nødvendigvis førte til flest humler. Humlene viste at de foretrekker enkelte blomster fremfor andre, og det var tendenser til preferanse for enkelte habitatyper fremfor andre. Humlene foretrakk generelt flerårige plantearter fremfor ettårige, og åkerholmkanter fremfor granskogkanter (Dramstad & Fry 1995) (figur 8.7).

Humlene er avhengige av å ha tilgang til et kontinuerlig tilbud av nektar- og pollenproduserende planter fra vår til høst. I tillegg må humlene ha et egnet sted hvor de kan plassere bolet. Alle undersøkelser tyder på at dette må være et sted hvor det er lite eller ingen forstyrrelse. I en dansk undersøkelse viste det seg at hverken åker, skog, eller beitemark var foretrukne områder for bolplassering. Det var derimot steingjerder, voller langsmed grøfter og bekker og skogkanter (Skovgaard 1943).

**Figure 8.4**  
Sammenheng mellom åkerholmers størrelse og antall territoriehevden- de fugler. - Relationship between the size of small habitat islands and number of territorial birds.







**Figur 8.5**

*Spredning av invertebratpredatorer fra kantsoner ut i åkre. - Dispersal of invertebrate predators from field margins into arable fields.*

Humler som er ute og samler næring må transportere denne tilbake til bolet, noe som skiller dem fra øvrige insekter vi har undersøkt. Det har vært vanlig å anta at humlene konsentrerte sitt næringsøk om områder så nær bolet som mulig for å redusere sine transportkostnader. Vi ønsket å studere humlenes forflytningsmønstre mellom bol og næringsressurser, og merket derfor humler fra kjente bol. Til vår store overraskelse fant vi at merkede humler sjelden samlet næring nær sitt eget bol, selv ikke når vi sørget for en lokal overflod av næring ved å så flere hundre kvadratmeter med honningurt (*Phacelia tanacetifolia*). Blomstene ble besøkt svært flittig av andre humler, men lite av humler fra våre bol. Disse dro for det meste ut av studieområdet for å samle næring. Flyttet vi derimot bolene vekk fra vår blomstrende åker, begynte de å bruke den i større omfang. Vi vet ikke hva denne gåtefulle oppførselen skyldes. Men det er åpenbart at dette funnet er viktig for forståelsen av de bestøvningstjenester som humler utfører i det intensivt drevne jordbrukslandskapet, først og fremst fordi pollentransport kan finne sted over større avstander enn tidligere antatt.

Humler er fremdeles et vanlig syn i Norge, selv i habitater som hager og jordbrukslandskap. Men mangelen på systematisk kartlegging av humlenes utbredelse og tetthet gjør det vanskelig å vurdere eventuelle forandringer som har funnet sted i bestandene. I andre land i Europa, f.eks. England, er enkelte humlearter redusert i antall og utbredelse. En mulig årsak til dette er forandringer innen jordbruket, med blant annet fjerning av restbiotoper og økt bruk av plantevernmidler. Dette understreker betydningen av å starte systematiske registreringer av humler også her i landet, for å kunne følge utviklingen i tiden som kommer.

#### 8.4.7 Lineære habitater; korridorer, barrierer eller både og?

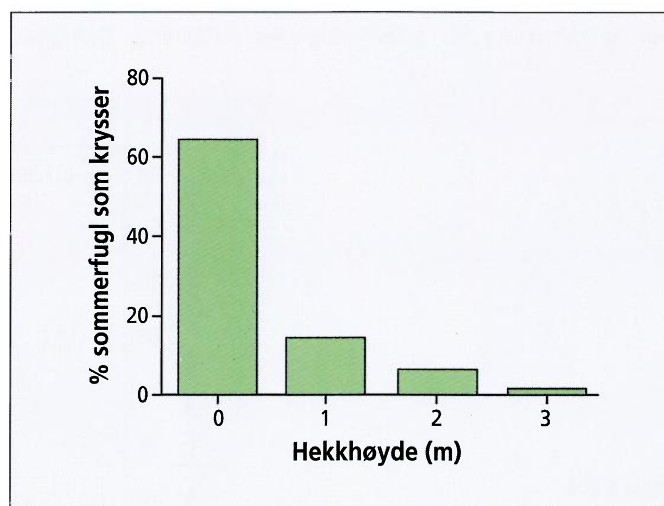
Det er uklart hvordan forflytningskorridorer i landskapet bør være utformet for å virke best mulig, og når de fungerer som barrierer

eller får andre uønskede konsekvenser som økt predasjon eller fører til sykdomspredning (Saunders & Hobbs 1991). Vi har imidlertid en rekke resultater som peker på at dette er et svært sammensatt spørsmål. Samtidig som lineære habitater som hekker og lebelter har vist seg å fungere som barrierer for sommerfuglers forflytning, har vi resultater som viser at selv ganske enkle lineære habitater også fremmer sommerfuglers spredning mellom isolerte habitatflekker som åkerholmer (figur 8.8). Mange insekter flytter seg langs denne typen lineære habitater, men hvilken betydning dette har for deres overlevelse er fremdeles et åpent spørsmål (Kareiva & Wennergren 1995).

Antallet arter som til enhver tid finnes i de lineære habitatene avhenger av i hvilken grad landskapselementene henger sammen; jo større grad av sammenheng jo flere arter. Også forekomsten av knutepunkter er av betydning. Naturligvis er det flere knutepunkter der hvor graden av sammenheng er stor. Ser vi nærmere på knutepunktene, viser de seg å være mindre forstyrret, ha et mer stabilt mikroklima og være mindre påvirket av sprøytemidler enn resten av de lineære habitatene. Videre forteller antallet knutepunkter om forekomsten av alternative spredningsveier gjennom landskapet på tilsvarende måte som et velutviklet veinett vil ha mange veikryss og et stort antall mulige veier fra et sted til et annet.

#### 8.4.8 Oppsummering av resultatene

Våre resultater peker på at faktorer knyttet til habitatkvalitet er de mest sentrale når det gjelder dyrs fordeling og forekomst i jordbrukslandskapet. Dette kan være faktorer som forekomst av planter med rik nektarproduksjon og forekomst av næringsplanter for larver. Tilsvarende viste forekomst av varme, sydvendte voller seg å ha en positiv effekt på spredningen av sommerfugler. Det er mulig at norske jordbrukslandskap fremdeles inneholder så riklig variasjon og egnete habitater at vi kan unngå de mer alvorlige, negative effektene som isolasjon av habitater kan føre til. Det er dessuten lovende at vi har muligheten til å kunne øke artsrikdommen i jordbrukslandskapet ved å forbedre kvalite-



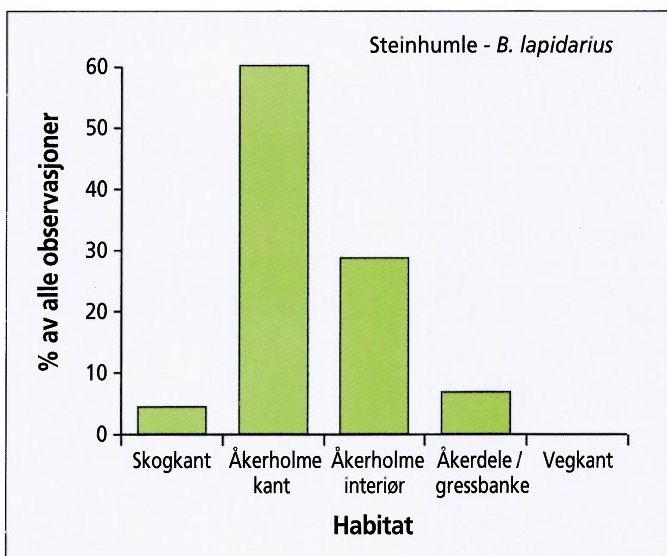
**Figur 8.6**

*Barriereeffekt av hekker i forhold til spredning av sommerfugl fra eng til eng. - Barrier effect to butterflies of different field margins separating meadows.*

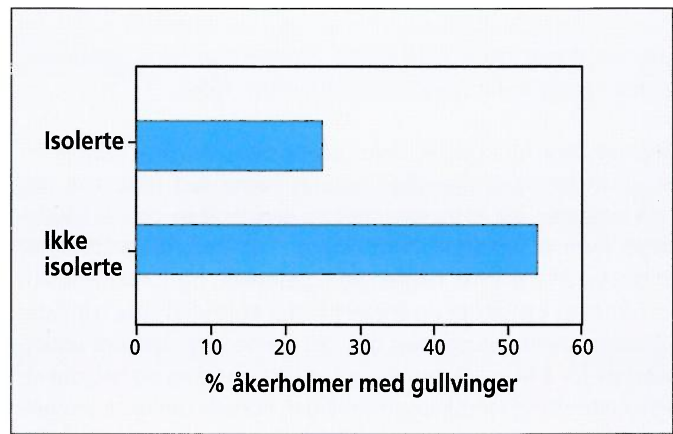
ten på restarealene. Dette er naturligvis betraktelig enklere enn de store landskapsmanipulasjonene som ellers ville vært nødvendige, og støtter troen på at relativt enkle habitatforbedringstiltak kan bidra til å øke artsmangfoldet i de intensivt utnyttede jordbruksområdene. Vår forståelse av og kunnskap om mange landskapsøkologiske prosesser er imidlertid fremdeles mangelfull, og på dette stadiet bør vi derfor ikke ta noen sjanser, spesielt siden mange effekter av fragmentasjon er prosesser som kan virke over lang tid. Dette kan medføre at gjenværende populasjoner overlever mange år og tiår (eller enda lenger for enkelte plantearter) uten at det foregår reproduksjon og at de virkelige effektene av isolasjon derved kamufleres. Ved studier av flyfotografier fra 1948 fant vi at tidligere tiders landskapsmønstre hadde mye å si for dagens utbredelse av sommerfugl. De åkerholmene som var isolert allerede i 1948 hadde f.eks. langt færre gullvinger i 1996, enn de som ble isolert senere. Dette understreker at negative effekter av isolasjon er prosesser som må sees i langt tidsperspektiv.

Resultatene demonstrerer en klar sammenheng mellom kvalitet av restarealer og biodiversitet (Fry 1996). Restarealers betydning som korridorer er også avhengig av kvalitet. Prosjektene fant enkelte klare effekter av fragmentering på artsmangfold og forekomst av arter i jordbruksområder. Videre viste landskapsmønstre seg å ha stor betydning for spredning av arter og deres atferd.

Det synes også klart at humlers næringssøk kan foregå på en langt større romlig skala enn hva som tidligere har vært vanlig å anta og beskrevet i litteraturen. Dette er av stor betydning både for bestøvning av dyrkede vekster, for plantepopulasjoner på isolerte restarealer, og for spredning av gener fra genmodifisert plantemateriale. For løpebiller med betydning for kontroll av bladlus på korn, viste undersøkelser at ved å gjøre åkrene lange og smale kan man tilfredsstille både løpebillene og jordbruksmaskinene. Ved å ha lange og smale åkre kan man sikre at et tilstrekkelig antall løpebiller trenger inn i åkeren på et gunstig tidspunkt med tanke på løpebillenes mulighet for å redusere veksten i populasjonene av bladlus.



**Figur 8.7**  
Et eksempel på humleartsfordeling i et kornåkerdominert jordbrukslandskap. - An example of bumblebee distribution in an arable farming landscape.



**Figure 8.8**  
Spredning ved korridorer. - Dispersal mediated by artificial corridor.

For planlegging knyttet til bevaring av biodiversitet og for jordbrukets mulighet til å utnytte nytteinsekter, er modellering sentralt. En viktig grunn til dette er ønsket om å overføre resultatene til en rekke ulike situasjoner og studere betydningen av ulike landskapsendringer over lang tid.

## 8.5 Diskusjon

### 8.5.1 Landskapsøkologiens betydning for det biologiske mangfoldet og jordbruket

Landskapsøkologien kan bidra med innsikt som kan være til hjelp for vår forståelse av dynamikken i plante- og dyrelivet i landskap som domineres av menneskelig påvirkning. Et grunnleggende paradigme innen landskapsøkologien er at den romlig fordelingen av landskapselementer har betydning for plante- og dyrepopulasjoners fordeling og overlevelse. Forskere er generelt enige om at jo mindre fragmentert et habitat er, og jo kortere det er til andre, lignende habitater, desto større er sjansene for at de arter som har tilhold der skal overleve.

Landskapsøkologien har utvidet skalaen for økologiske studier, fra studier av enkelte habitat-elementer til studier der dynamikken i systemer av sammensatte elementer i komplekse landskap er med. Alle landskap kan sees på som sammensatt av tre ulike elementer i samspill, matriks, flekker og korridorer (lineære elementer) (Forman 1995, Forman & Godron 1986). Energi, arter og ulike materialer beveger seg kontinuerlig mellom dem. Av spesiell betydning for studier av jordbrukslandskapet, er anerkjennelsen av den konstante og ofte dominerende påvirkning det omliggende matriks har på restarealene og lineære elementer i dette landskapet. Påvirkningene kan være i form av gjødsel eller sprøytemidler, pløying og drenering, såvel som interaksjoner med avlingenes økologi. Ved å gjøre matriks (åkrene) mer egnet som habitat for planter og dyr, øker vi samtidig verdien av restarealene i jordbrukslandskapet. Påvirkningene utenfra varierer med åkerens natur. Hvis det er stor kontrast mellom et habitat og det omliggende matriks, vil et mye større areal være nødvendig for å opprettholde flekkens verdi for plante- og dyrelivet. En skogkledd åkerholme omgitt av kornåkre vil, for eksempel, måtte være mye større om

den skal beholde skogsarter enn om den var omgitt av et mindre intensivt drevet jordbrukslandskap bestående av beite, kantsoner, våtmarker og andre skogområder (Harrison 1994).

Retningslinjer for skjøtsel basert på landskapsøkologi tilsier at et regionalt biologisk mangfold ivaretas bedre ved store enn ved små habitater, når avstanden mellom dem er liten, og når habitatenes form er kompakt, ikke avlang. I et jordbrukslandskap er imidlertid ikke matriks fullstendig ugjestmildt, og forbindelseslinjer i form av kantsoner og lineære biotoper knytter ofte habitater sammen. Denne situasjonen gjør det nødvendig med nye undersøkelser for å belyse dynamikken i et slikt landskap og betydningen av alternative landskapsutforminger. For selv om disse prosjektene har besvart noen av spørsmålene knyttet til struktur og funksjon, har de også åpnet for en rekke nye.

### 8.5.2 Restaurering og nyskaping av habitater

Målsetningen med å «restaurere» jordbruksmark, er å øke arealenes potensiale for å opprettholde jordbruksproduksjonen samtidig som fremtiden til et rikt biologisk mangfold sikres. Dette kan være oppnåelig ved å legge forholdene tilrette for at et bredere spekter av areal typer med tilhørende plante- og dyresamfunn og økologiske funksjoner kan eksistere på jordbruksarealene. Det er imidlertid mange vanskeligheter forbundet med å skulle skape

nye semi-naturlige samfunn på jordbruksmark. Vanskelighetene har en rekke årsaker, både økonomiske, sosiale og økologiske. De fleste jordbruksarealer er så dyptgripende endret i forhold til de naturtypene som opprinnelige var der, at vi ikke lenger kan si hvordan de ville ha utviklet seg uten menneskelig påvirkning. Allikevel vil det, selv på de mest intensivt dyrkede arealene, åpne seg stadig flere muligheter for økologer til å påvirke utviklingen. Et vidt spekter av tilskudd og økonomiske virkemidler vil bli tatt i bruk for å sikre både landskapsmessige og biologiske verdier i jordbruksområdene. Det er derfor særdeles viktig å samle kunnskap slik at en i denne sammenheng kan tilby hjelp og veiledning til gårdbrukere og forvaltning (se f.eks. **tabell 8.2**).

## 8.6 Konklusjon

Jordbruk er ikke nødvendigvis skadelig for det naturlige plante- og dyrelivet. Tvert i mot er det mange arter som trives i tilknytning til moderat dyrkingsintensitet hvis det bare reserveres tilstrekkelig plass for dem. I dagens intensivt drevne jordbruksområder er habitater i form av åkerholmer, gjerdekanter, steingjerder, grøfter, vei- og åkerkanter sentrale for det biologiske mangfoldet. Samtidig er habitatkvalitet sentralt. For å sikre en fortsatt eksistens av mange arter i dette jordbrukslandskapet må vi derfor fokusere både kvantitet og kvalitet av habitatene.

**Tabell 8.2.** Landskapsøkologisk kunnskap knyttet til praktiske råd i jordbruket. - Landscape ecological guidelines for increasing biodiversity on farmland.

- Ta godt vare på de beste restarealene - selv om landskapets utforming er viktig vil ikke det å konstruere nye elementer eller knytte eksisterende sammen være en erstatning for høy kvalitet på de restarealer som finnes.
- Restarealer kan bidra til håndtering av miljøproblemer som forurensning, erosjon, og tap av landskapsverdier .
- Nytenkning med hensyn på teigenes størrelse og form, siden lange smale teiger synes best for plante- og dyrelivet, naturlig kontroll av skadedyr, forurensning og avdrift av sprøytemidler.
- Plasser åkerkanter på tvers av hellingsretningen. (Dette vil gi høyere jordvoller med tiden, og skape et bedre habitat samtidig som overflate-avrenningen reduseres.)
- Å skjytte restarealene for å maksimere det biologiske mangfoldet vil si å;
  - unngå sprøytemidler
  - opprettholde stabile plantesamfunn av flereårige arter
  - unngå gjødsling/tilførsel av næringsstoffer da dette gir fordeler til de mer konkurransesterke planteartene og reduserer restarealenes naturverdi.
- Knytt habitater sammen for å øke plante- og dyrearters spredningsmuligheter i jordbruksområder.
- Skap myke kanter mellom åker og skog, åkerholmer etc. Myke kanter er viktige habitat, skarpe kanter er mørkere, kaldere og mindre verdifulle.
- Vedlikehold åpne bekker og dreneringsgrøfter og ikke pløye helt ut på kantene.
- Beskytte flerårige plantesamfunn ettersom de er de mest verdifulle for insektene, de hindrer etablering og spredning av ugress arter, samtidig som de er ekstra utsatt for avdrift av plantevernmidler og pløying av kanthabitat.
- Å forbedre matrikset - mindre intensive driftsmetoder på åkerarealene vil være gunstig både for arter som lever i åkrene og for dem som lever på restarealene.

## 9 Litteratur

- Ahlner, S. 1948. Utbredningstyper bland nordiska barrträds-lavar. - Acta Phytogeographica Suecica 22: 1-257.
- Ahnlund, H. 1980. Sexual maturity and breeding season of the badger, *Meles meles* in Sweden. - J. Zool., Lond. 190: 77-95.
- Albon, S.D. & Langvatn, R. 1992. Olant phenology and the benefits of migration in a temperate ungulate. - Oikos 65: 502-513.
- Andersen, R., Linnell, J. & Aanes, R. 1995. Rådyr i kulturlandskapet. Sluttrapport. NINA Fagrapport 10:1-80.
- Anderson, N.H. & Sedell, J.R. 1979. Detritus processing by macroinvertebrates in stream ecosystems. - Ann. Rev. Entomol. 24: 351-377.
- Andersson, L.I. & Hytteborn, H. 1991. Bryophytes and decaying wood - a comparison between managed and natural forest. - Holarctic Ecology 14: 121-130.
- Andren, H. 1994. Effect of habitat fragmentation on birds and animals with different proportions of suitable habitat: a review. - Oikos. 71: 355-366.
- Angelstam, P. 1992. Conservation of communities - the importance of edges, surroundings and landscape mosaic structure. - S. 9-70 i: Hansson, L. (red.). Ecological principles of nature conservation. Elsevier Applied Science, London, New York.
- Arsyffi, T.L. & Suberkropp, K. 1984. Leaf processing capabilities of aquatic hyphomycetes: interspecific differences and influence on shredder feeding preferences. - Oikos 42: 144-154.
- Bader, P., Jansson, S. & Jonsson, B.G. 1995. Wood-inhabiting fungi and substrate decline in selectively logged boreal spruce forest. - Biological Conservation (in press).
- Barkman, J.J. 1958. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. - van Gorcum, Assen. 623 pp.
- Bekoff, M., Daniels, T.J. & Gittleman, J.L. 1984. Life history patterns and the comparative social ecology of carnivores. - Ann. Rev. Ecol. Syst. 15: 191-232.
- Bendiksen, E. & Høiland, K. in press. Vedboende sopp i Hirkjølenområdet (Ringebu og Storelvdal). - NISK publ.
- Bendiksen, E. 1994. Fennoscandian forestry and its effects on the fungus flora, especially with regard to threatened species. - Agarica 13: 61-86
- Bendiksen, E., Høiland, K., Brandrud, T.E. & Jordal, J.B. 1996. Truete og sårbare sopparter i Norge: En kommentert rødliste. - NINA Fagrapport (in press).
- Berg, Å., Ehnström, B., Gustafsson, L., Hallingbäck, T., Jonsell, M. & Weslien, J. 1994. Threatened plant, animal, and fungus species in Swedish forests: distribution and habitat associations. - Conservation Biology 8: 718-731.
- Bevanger, K. & Lindström, E. 1995. Distributional history of the European badger *Meles meles* in Scandinavia during the 20th century. - Ann. Zool. Fennici. 32: 5-9.
- Bevanger, K. 1978. Grevlingen - et forholdsvis «nytt» innslag i den norske fauna. - Fortids kultur, samtids natur: 28.
- Bevanger, K. 1985. Utvikling av grevlingbestanden og utbredelse i Norge. - Fauna 38: 120-131.
- Bevanger, K. 1990. Grevling som konfliktfaktor i et urbant miljø. - NINA Forskningsrapport 11: 1-22.
- Bevanger, K. 1992. Vilt i bymiljø. - NINA Utredning 30: 1-42.
- Bevanger, K. 1993. Grevlingens status i Norge 1992. - NINA Oppdragsmelding 197: 1-26.
- Bevanger, K., Brøseth, H., Johansen, B.S., Knutsen, B., Olsen, K.V. & Aarvak, T. 1996. Økologi og populasjonsbiologi hos europeisk grevling *Meles meles* L. i en urban-rural gradient i Sør-Trøndelag. - NINA Fagrapport 23: 1-48.
- Bjørklund, G. 1987. Geovetenskaplig naturvurdering i internasjonell perspektiv. - UNGI Rapport 67: 1-66.
- Borch, H. & Ystad, G.R. 1991. Åkerøyer som fuglehabitat i kulturlandskapet Upublisert cand. agric. Thesis, Norges landbrukshøgskole, Inst. for biologi og naturforvaltning.
- Brabrand, Å. & Saltveit, S.J. 1983. Biologiske undersøkelser av Maridalsvannet, Oslo kommune. - Rapp. Lab. Ferskv. Økol. Innlandsfiske, Oslo 61: 1-51.
- Bremnes, T. & Sloreid, S.E. 1994. Fåbørstemark i ferskvann. Utbredelse i Sør-Norge. - NINA Utredning 56: 1-42.
- Bækken, T., Fjellheim, A., Larsen, R. & Otto, C. 1979. Inn- og utførsel av organisk materiale til terskelbassenget ved Ekse, Eksingedalen. - Informasjon fra Terskelprosjektet, nr. 10, NVE-Vassdragsdirektoratet 38.
- Christian, S.F. 1994. Dispersal and other inter-group movements in badgers, *Meles meles*. - Z. Säugetierkunde 59: 218-223.
- Corbet, S.A. 1995. Insects, plants and succession: advantages of longer-term set-aside. - Agriculture, Ecosystems & Environment. 53: 201-217.
- Cresswell, W.J. & Harris, S. 1988. Foraging behaviour and home-range utilization in a suburban badger (*Meles meles*) population. - Mammal Rev. 18: 37-49.
- da Silva, J., Macdonald, D.W. & Evans, P.G.H. 1994. Net cost of group living in a solitary forager, the Eurasian badger (*Meles meles*). - Behav. Ecol. 5: 151-158.
- da Silva, J., Woodroffe, R. & Macdonald, D.W. 1993. Habitat, food availability and group territoriality in the European badger, *Meles meles*. - Oecologia. 95: 558-564.
- Danevad, H. 1992. Nøyaktighetsundersøkelse av Statens Kartverks landsdekkende digitale terrengmodell. - Hovedoppgave ved Inst. for Landmåling, NLH.
- Dennis, P. 1991. The temporal and spatial distribution of arthropod predators of the aphids *Rhopalosiphum padi* (W.) and *Sitobion avenae* (F.) in cereals next to field-margin habitats. - Norwegian Journal of Agricultural Sciences. 5: 79-88.
- Dennis, P., Fry, G. & Thomas, M. 1993. The effects of reduced doses of pesticide on aphids and their natural enemies. - Norwegian Journal of Agricultural Sciences. 7: 311-325.
- Dennis, P., Thomas, M.B. & Sotherton, N.W. 1994. Structural features of field boundaries which influence the overwintering densities of beneficial arthropod predators. - Journal of Applied Ecology. 31: 361-370.
- Dennis, P.D. & Fry, G.L.A. 1991. Field-margins: can they enhance natural enemy populations and general arthropod diversity on farmland? - I Paoletti, M.G. & Pimental, D., red. Biotic diversity in agro-ecosystems., Elsevier, Amsterdam. s.95-115
- Direktoratet for naturforvaltning (1992) Biologisk mangfold i Norge; En landstudie. DN-rapport 1992-5a. Trondheim.pp 101.
- Direktoratet for naturforvaltning (1995) Naturvernområder i Norge 1911-1994. DN-rapport 1995-3. Direktoratet for naturforvaltning, Trondheim.pp 178.
- Direktoratet for naturforvaltning 1994. Nasjonal registrering av verdifulle kulturlandskap, del 4. Sluttrapport fra det sentrale utvalget. Mer enn bare landskap! Vurdering og virkemiddel. Tilråding.
- Doncaster, C.P. & Woodroffe, R. 1993. Den site can determine shape and size of badger territories: implications for group-living. - Oikos. 66: 88-93.
- Dramstad, W.E. & Fry, G.L.A. 1995. Foraging activity of bumblebees (*Bombus*) in relation to flower resources on arable land. - Agriculture, Ecosystems and Environment. 53: 123-135.
- Emanuelsson, U. & Johansson, C.E. (red.) 1987. Biotopvern i Norden: Biotoper i det nordiska kulturlandskapet. - Nordisk Ministerråd Miljørapport 1987: 6.
- Emanuelsson, U. & Johansson, C.E. (red.) 1989. Biotopvern i Norden: Rekommendationer för kulturlandskapet. - Nordisk Ministerråd 1989:5.
- Erikstad, L. 1991. Østfold. Kvartærgeologisk verneverdige områder. - NINA Utredning 26: 1-61.
- Erikstad, L. 1993. Kvartærgeologis verneverdige områder i Norge. - Evaluering av et landsomfattende registreringsmateriale. NINA Utredning 57: 1-49.

- Erikstad, L. 1994. Quaternary geology conservation in Norway, inventory program, criteria and results. *Mém. Soc. géol. France* 165: 213-215.
- Erikstad, L. 1995. Bruk av den norske høydedatabasen i generell geomorfometrisk analyse. Norsk Geologisk Forenings Vintermøte 1995. Abstract i GEONYTT nr.4 1994.
- Esseen, P.-A., Ericson, L., Lindström, H. & Zackrisson, O. 1981. Occurrence and ecology of *Usnea longissima* in central Sweden. - *Lichenologist* 13: 177-190.
- Evans, I. S. 1990. General geomorphometry. I Goudie, A. (red). *Geomorphological Techniques*. Unwin Hyman, London: 44-56.
- Evans, P.G.H., Macdonald, D.W. & Cheeseman, C.L. 1989. Social structure of the Eurasian badger (*Meles meles*): genetic evidence. - *J. Zool., Lond.* 218: 587-595.
- Eversman, S. 1982. Epiphytic lichens of a ponderosa pine forest in southeastern Montana. - *Bryologist* 85: 204-213.
- Eversman, S., Johnson, C. & Gustafson, D. 1987. Vertical distribution of epiphytic lichens on three tree species in Yellowstone National Park. - *Bryologist* 90: 212-216.
- Fisher, S.G. & Likens, G.E. 1973. Energy flow in Bear Brook, New Hampshire: An integrative approach to stream ecosystem metabolism. *Ecol. Monogr.* 43: 421-439.
- Forman, R.T.T. & Godron, M. 1986. *Landscape Ecology*. - John Wiley & Sons, New York.
- Forman, R.T.T. 1995. *Land Mosaics: The ecology of landscapes and regions*. - CUP, Cambridge.
- Fowler, P.A. & Racey, P.A. 1988. Overwintering strategies of the badger, *Meles meles*, at 57°N. - *J. Zool., Lond.* 214: 635-651.
- Framstad, E., Bendiksen, E., Flatberg, K.I., Frisvoll, A., Holien, H., Høiland, K., Prestø, T. & Svalastog, D. 1995. Planter i boreal skog - effekter av lokale økologiske faktorer, skogsdrift og omgivelser på arts mangfoldet. Rapport XXIV fra forskningsprogrammet «Skogøkologi og flersidig skogbruk». - *Aktuelt fra Skogforsk* 16-95: 1-32.
- Frisvoll, A.A. & Blom, H.H. 1992. Trua moser i Norge med Svalbard; raud liste. - NINA Utredning 42: 1-55.
- Frisvoll, A.A. & Prestø, T. 1996. Spruce forest bryophytes in central Norway and their relationship to environmental factors including modern forestry. - *Ecography* (in press).
- Frisvoll, A.A. in press. Bryophytes of 110 spruce forest stands in Central Norway. - *Lindbergia*
- Fry, G.L. 1996. A landscape perspective of biodiversity. - I Simpson, I. & Dennis, P., red. *The Spatial Dynamics of Biodiversity*, IALE (UK), Stirling. s.(in press)
- Fry, G.L.A. & Main, A.R. 1993. Restoring seemingly natural communities on agricultural land. - I Saunders, D.A., Hobbs, R.J. & Ehrlich, P.R., red. *Nature Conservation 3: Reconstruction of Fragmented Ecosystems*, Surrey Beatty and Sons, Australia. s.225-241
- Fry, G.L.A. & Robson, W.J. 1994. The effects of field margins on butterfly movement. - I Boatman, N., red. *Field Margins: Integrating Agriculture and Conservation*, BCPC Publications, Warwick, England. s.111-116
- Fry, G.L.A. 1994. The role of field margins in the landscape. - *Field Margins: Integrating Agriculture and Conservation*, Warwick, England.
- Gasith, A. & Hasler, a.d. 1976. Airborne litterfall as a source of organic matter in lakes. - *Limnol. Oceanogr.* 21: 253-258.
- Gilbert, O.L. 1989. *The ecology of urban habitats*. - Chapman and Hall, London.
- Gittleman, J.L. 1989. Carnivore group living: comparative trends. - S. 183-207 i: Gittleman, J.L. (red.). *Carnivore behavior, ecology and evolution*. Cornell University Press, New York.
- Gjessing, J. 1967. Norway's Paleic Surface. *Norsk. geogr. Tidsskr.* 21: 69-132.
- Gustafsson, L. & Hallingbäck, T. 1988. Bryophyte flora and vegetation of managed and virgin coniferous forest in south-west Sweden. - *Biological Conservation* 44: 283-300.
- Haines-Young, R., Green, D.R. & Cousins, S.H. 1993. *Landscape ecology and geographic information systems*. - Taylor & Francis, London.
- Halonen, P., Hyvärinen, M. & Kauppi, M. 1991. The epiphytic lichen flora on conifers in relation to climate in the Finnish middle boreal subzone. - *Lichenologist* 23: 61-72.
- Hansson, L. (red.) 1992. *Ecological principles of nature conservation*. - Elsevier, London. 436 pp.
- Harris, L.D. 1984. *The fragmented forest. Island biogeographic theory and the preservation of biotic diversity*. - University of Chicago Press, Chicago. 211 pp.
- Harris, S. 1982. Activity patterns and habitat utilization of badgers (*Meles meles*) in suburban Bristol: a radio tracking study. - *Symp. Zool. Soc. Lond.* 49: 301-323.
- Harrison, S. 1994. Metapopulations and conservation. - I Edwards, P.J., May, R.M. & Webb, N.R., red. *Large-Scale Ecology and Conservation Biology*, Blackwell Scientific, Oxford. s.111-128
- Haslett, J.R. 1990. Geographic Information Systems: a new approach to habitat definition and the study of distributions. - *TREE*. 5: 214-218.
- Holien, H. in press. The lichen flora on *Picea abies* in suboceanic spruce forest in central Norway with emphasis on the relationship to stand and site factors. - *Nordic Journal of Botany*.
- Holien, H. 1996. Influence of site and stand factors on the distribution of crustose lichens of the Caliciales in a suboceanic spruce forest area in central Norway. - *Lichenologist* 28: 315-330.
- Holien, H. 1996. Studies of lichens in spruce forest of Central Norway. Diversity, old growth species and the relationship to site and stand parameters. - *Dr.scient. avhandl., Botanisk inst., NTNU*.
- Hysing-Dahl, C. 1954. Den norske grevling. - *Univ. Bergen Årb.* 1954: 1-55.
- Hyvärinen, M., Halonen, P. & Kauppi, M. 1992. Influence of stand age and structure on the epiphytic lichen vegetation in the middle-boreal forest of Finland. - *Lichenologist* 24: 165-180.
- Høiland, K. & Bendiksen, E. in press. Biodiversity, ecological trends and effects of modern forestry regarding lignicolous fungi in a coniferous forest in Sør-Trøndelag, Central Norway. - *Nordic Journal of Botany*.
- Hågvær, S. & Kjøndal, B.R. 1981. Decomposition of birch leaves: dry weight loss, chemical changes, and effects of artificial acid rain. - *Pedobiologia* 22: 232-245.
- Ihse, M. & Norderhaug, A. 1995. Biological Values of the Nordic Cultural Landscape: different perspectives. - *International Journal of Heritage Studies* 1: 156-170.
- Ingelög, T. 1984. *Floravård i skogsbruket, del 1 - Allmän del*. - Skogsstyrelsen, Jönköping. 154 pp.
- Jacobs, P. & Geys, J. F. 1992. Theory and Practice of Earth Science Conservation in Belgium. I Erikstad, L. (red) *Earth Science Conservation in Europe. Proceedings from the Third Meeting of the European Working Group of Earth Science Conservation*. NINA Utredning 41: 23-31.
- Jongman, R.H.G., ter Braak, C.J.F. & van Tongeren, O.F.R. (red) 1987. *Data analysis in community and landscape ecology*. - Pudoc, Wageningen. 299 pp.
- Kallio, T. 1970. Aerial distribution of the root-rot fungus *Fomes annosum* (Fr.) Cooke in Finland. - *Acta Forestalia Fennica* 107: 1-55.
- Kareiva, P. & Wennergren, U. 1995. Connecting landscape patterns to ecosystem and population processes. - *Nature*. 373: 299-302.
- Kaushik, N.K. & Hynes, H.B.N. 1971. The fate of dead leaves that fall into streams. - *Arch. Hydrobiol.* 68: 465-515.
- Klemsdal, T. & Sjulsen, O.E. 1992. *Landformer, 1:1 000 000. Nasjonalatlas for Norge, Kartblad 2.1.2, Statens Kartverk*.
- Krebs, C.J. 1993. *Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance*. - Harper & Row, New York. 801 pp.
- Kruuk, H. & Macdonald, D.W. 1985. Group territories of carnivores: empires and enclaves. - S. 521-536 i: Sibly, R.M. & Smith, R.H. (red.). *Behavioural ecology: ecological consequences of adaptive behaviour*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Kruuk, H. & Parish, T. 1981. Feeding specialization of the European badger *Meles meles* in Scotland, UK. - *J. Anim. Ecol.* 50: 773-788.

- Kruuk, H. & Parish, T. 1982. Factors affecting population density, group size and territory size of the European badger, *Meles meles*. - J. Zool., Lond. 196: 31-39.
- Kruuk, H. 1978a. Spatial organization and territorial behaviour of the European badger, *Meles meles*. - J. Zool., Lond. 184: 1-19.
- Kruuk, H. 1978b. Foraging and spatial organisation of the European badger, *Meles meles* L. - Behav. Ecol. Sociobiol. 4: 75-89.
- Kruuk, H. 1989. The social badger. - Oxford University Press, Oxford.
- Kruuk, H., Parish, T. & Brown, C.A.J. 1979. The use of pasture by the European badger (*Meles meles*). - J. Appl. Ecol. 16: 453-459.
- Langvatn, R. & Albon, S.D. 1986. Geographic clines in body weight of Norwegian red deer: a novel explanation of Bergmann's rule? Holarct. Ecol. 9: 285-293.
- Lankester, K., Apeldorn, R. van, Meelis, E. & Verboom, J. 1991. Management perspectives for populations of the Eurasian badger (*Meles meles*) in a fragmented landscape. - J. Appl. Ecol. 28: 561-573.
- Larsson, P. & Tangen, K. 1975. The input and significance of particulate terrestrial organic carbon in a subalpine freshwater ecosystem. - I Wielgolaski, F.E. (red.): Ecological studies. Analysis and synthesis, vol 16. Fennoscandian Tundra Ecosystems, part 1: 351-359.
- Lesica, P., McCune, B., Cooper, S.V. & Hong, W.S. 1991. Differences in lichen and bryophyte communities between old-growth and managed second-growth forests in the Swan Valley, Montana. - Canadian Journal of Botany 69: 1745-1755.
- Lindström, E. 1989. The role of medium-sized carnivores in the Nordic boreal forest. - Finnish Game Res. 46: 53-63.
- Linnell, J. & Andersen, R. 1996b. Vigilance and foraging behaviour in roe deer during winter; group size effects and maternal care. (sendt for publisering).
- Linnell, J.D.C. & Andersen, R. 1996a. Site tenacity in roe deer: Short-term effects of logging. Wildl. Bull. Soc. (in press.).
- Long, C.A. & Killingley, C.A. 1983. The badgers of the world. - Charles C. Thomas, Illinois.
- Løvstad, Ø. & Wold, T. 1993. Eutrofiering - planteplankton i innsjøer 1980-1992. Oslo kommune. Oslo vann- og avløpsverk, seksjon for miljølitsyn. 30 s.
- Laaka, S. 1992. The threatened epixylic bryophytes in old primeval forests in Finland. - Biological Conservation 59: 151-154.
- Macdonald, D.W. 1983a. Predation on earthworms by terrestrial vertebrates. - S. 393-414 i: Satchell, J.E. (red.). Earthworm ecology. Chapman and Hall, London.
- Macdonald, D.W. 1983b. The ecology of carnivore social behaviour. - Nature, Lond. 301: 379-384.
- Mathews, C. & Kowalczewski, A. 1969. The disappearance of leaf litter and its contribution to production in the River Thames. J. Ecol. 57: 543-552.
- Mehl, R. 1972. Ektoparasitter på grevling i Norge. - Fauna 25: 265-274.
- Milbrink, G. 1983. An improved environmental index based on the relative abundance of oligochaete species. - Hydrobiol. 102: 89-97.
- Neal, E. 1988. The stomach contents of badgers, *Meles meles*. - J. Zool., Lond. 215: 367-369.
- Neal, E.G. & Cheeseman, C.L. 1991. Badger. - S. 415-423 i: Corbet, G.B. & Harris, S. (red.). The handbook of British mammals. Blackwell, Oxford.
- Neal, E.G. & Roper, T.J. 1991. The environmental impact of badgers (*Meles meles*) and their setts. - Symp. zool. Soc. Lond. 63: 89-106.
- Nellemann, C. & Fry, G. 1995. Quantitative Analysis of Terrain Ruggedness in Reindeer Winter Grounds. Arctic. Vol 48: 172-176
- NIJOS 1993. Landskapsregioner i Norge, Landskapsbeskrivelser, Foreløpig utgave. - Upubl. rapport: 51s.
- Norderhaug, A., Pedersen, O. & Ihse, M. In prep. Biotope patterns and the abundance of meadow plant species in a Norwegian rural landscape.
- Norderhaug, A. & Molau, U. In press. Performance of three meadow plant species in fragmented habitats.
- Norderhaug, A., Bakkevik, B. & Skogen, A. 1997. Søstermarihand, en truet art i Norge? - Blyttia 55: 73-86.
- Norderhaug, A. 1988. Urterike slåtteeenger i Norge, rapport fra forprosjektet. - Økoforsk utredning 1988:3.
- Norderhaug, A. 1995a. Mating systems of three meadow plant species. - Nord. J. Bot. 15:243-250.
- Norderhaug, A. 1995b. Conservation of hay meadow vegetation: A challenge for landscape ecologists. - I: Skov, F., Komdeur, J., Fry, G. and Knudsen, J. (red.). Proceedings of the Second CONNECT Workshop on Landscape Ecology, 1993, NERI Technical Report 131
- Norderhaug, A. 1996. Hay meadows: Biodiversity and conservation. - Thesis, University of Göteborg.
- Norris, R.H. & Georges, A. 1993. Analysis and interpretation of benthic macroinvertebrate surveys. - I Rosenberg, D.M. & Resh, V.H., red. Freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates, Chapman & Hall, New York. s. 234-286
- Nordisk Ministerråd. 1984. Naturgeografisk regioninndeling av Norden. - NORD: 1-289.
- O'Corry-Crowe, G., Eves, J. & Hayden, T.J. 1993. Sett distribution, territory size and population density of badgers (*Meles meles* L.) in east Offaly. - S. 35-56 i: Hayden, T.J. (red.). The badger. Royal Irish Academy, Dublin.
- Opdam, P. 1990. Understanding the ecology of populations in fragmented landscapes. - S. 373-380 i: Myrberget, S. (red.). Trans. 19th IUGB Congress, vol. 2. Trondheim.
- OVA, 1994. Rapport om drikkevannet i Oslo år 1993. Oslo vann- og avløpsverk, seksjon for miljølitsyn. 24 s.
- Persson, T. (red) 1980. Structure and function of northern coniferous forests - an ecosystem study. - Ecological Bulletins 32: 1-609.
- Petersen, R.C. & Cummins, K.W. 1974. Leaf processing in a woodland stream. - Freshwat. Biol. 4: 343-368.
- Pieczynska, E. 1986. Sources and fate of detritus in the shore zone of lakes. - Aquat. Bot. 25: 153-166.
- Pieczynska, E. 1993. Detritus and nutrient dynamics in the shore zone of lakes: a review. - Hydrobiologia 251: 49-58.
- Pieczynska, E., Balcerzak, D., Kolodziejczyk, A., Olszewski, Z. & Rybak, J.I. 1984. Detritus in the littoral of several Masurian lakes (sources and fates) - Ecol. pol. 32: 387-440.
- Pigozzi, G. 1987. Behavioural ecology of the European badger (*Meles meles* L.): diet, food availability and use of space in Maremma Natural Park, Central Italy. - Ph.D. thesis, Univ. Aberdeen, Scotland.
- Pigozzi, G. 1991. The diet of the European badger in a Mediterranean coastal area. - Acta theriol. 36: 293-306.
- Pike, R. J. & Wilson, S. E. 1971. Elevation-relief ratio, hypsometric integral and geomorphic area-altitude analysis. Geol. Soc. Am. Bull. 82: 1072-1083.
- Pollard, E. & Yates, T. 1993. Monitoring Butterflies for Ecology and Conservation. - Chapman and Hall, London.
- Prestø, T. in prep.a. Bryophytes on decaying logs in Central Norway - the influence of forest management on species richness and endangered species. - (manuskript for innsending til Journal of Bryology).
- Prestø, T. in prep.b. Log decay and log size preferences of epixylic bryophytes in central and southeastern Norway. - (manuskript for innsending til Lindbergia).
- Rassi, P. & Väisänen, R. 1987. Threatened animals and plants in Finland. - Miljöministeriet, Helsinki. 82 pp.
- Raw, F. 1959. Estimating earthworm populations by using formalin. - Nature, Lond. 184: 1661-1662.
- Renvall, P. 1995. Community structure and dynamics of wood-rotting Basidiomycetes on decomposing conifer trunks in northern Finland. - Karstenia 35: 1-51.
- Rodriguez, A. & Delibes, M. 1992. Food habits of badgers (*Meles meles*) in an arid habitat. - J. Zool., Lond. 227: 347-350.

- Rodríguez, A., Martín, R. & Delibes, M. 1996. Space use and activity in a mediterranean population of badgers *Meles meles*. - Acta theriol. 41: 59-72.
- Roper, T.J. 1992a. Badger *Meles meles* setts - architecture, internal environment and function. - Mammal Rev. 22: 43-53.
- Roper, T.J. 1992b. The structure and function of badger setts. - J. Zool., Lond. 227: 691-694.
- Roper, T.J. 1993. Badger setts as a limiting resource. - S. 24-34 i: Hayden, T.J. (red.). The badger. Royal Irish Academy, Dublin.
- Roper, T.J. 1994. The European badger *Meles meles*: food specialist or generalist? - J. Zool., Lond. 234: 437-452.
- Roper, T.J., Conrad, L., Butler, J., Christian, S.E., Ostler, J. & Schmid, T.K. 1993. Territorial marking with faeces in badgers (*Meles meles*): a comparison of boundary and hinterland latrine use. - Behaviour 127: 289-307.
- Roper, T.J., Tait, A.I., Fee, D. & Christian, S.F. 1991. Internal structure and contents of three badger (*Meles meles*) setts. - J. Zool., Lond. 225: 115-124.
- Rossi, L. & Fano, A.E. 1979. Role of fungi in the trophic niche of the congeneric detritivorous *Asellus aquaticus* and *A. coxalis* (*Isopoda*). - Oikos 32: 380-385.
- Rudberg 1968. Geology and morphology. I Sømme, A. 1968. Geography of Norden. J.W. Cappelen forlag. Oslo: 31-47.
- Ryvarden, L. 1993. Nordlig aniskjuka (*Haploporus odorus*) og lappkjuka (*Amylocystis lapponica*), to taiga-arter i Norge. - Blyttia 51: 145-149.
- Satchell, J.E. 1967. Lumbricidae. - S. 259-322 i: Burgess, A. & Raw, F. (red.). Soil biology. Academic Press, London.
- Saunders, D.A. & Hobbs, R.J. 1991. The role of corridors in conservation: what do we know and where do we go? - I Saunders, D.A. & Hobbs, R.J., red. Nature Conservation 2: The Role of Corridors, Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, Australia. s.2-16
- Shepherdson, D.J., Roper, T.J. & Lüps, P. 1990. Diet, food availability and foraging behavior of badgers (*Meles meles* L.) in southern England. - Z. Säugetierk. 55: 81-93.
- Short, R.A., Canton, S.P. & Ward, J.V. 1980. Detrital processing and associated macroinvertebrates in a Colorado mountain stream. - Ecology 61: 727-732.
- Skoog, P. 1970. The food of the Swedish badger, *Meles meles* L. - Viltrevy 7: 1-120.
- Skovgaard, O. S., 1943, Humlebiernes bopladser og overvintringsteder. Tidsskrift for Planteavl, 47: s. 285-305.
- Sky, P.K. (1992). Betydning av utforming og teigstørrelse for jordbruksdrift, miljø og kulturlandskap. Rapport - Tilskudd til spesielle tiltak: de generelle areal- og kulturlandskapstiltakene, Statens fagteneste for landbruket.
- Sloreid, S.-E. 1994. Oligochaete response to changes in water flow in the Dokka delta, lake Randsfjorden (Norway), caused by hydroelectric power development. - Hydrobiologia 278: 243-249.
- Sloreid, S.-E., Walseng, B. & Halvorsen, G. 1995. Betydningen av alloktion tilførsel fra kantvegetasjonen for bunndyr og krepsdyr i innsjøers litoralsone. Et innhegningsforsøk i Maridalsvannet i Oslo. - NINA Fagrapport 11: 1-30.
- Szczepanski, A. 1965. Deciduous leaves as a source of organic matter in lakes. - Bull. Acad. Pol. Sci. Cl. 2 13: 215-217.
- Söderström, L. 1981. Distribution of bryophytes in spruce forests on hillslopes in central Sweden. - Wahlenbergia 7: 141-153.
- Söderström, L. 1983. Hotade och sällsynta mossarter i norrländska gran-skogar. - Svensk Botanisk Tidsskrift 77: 4-12.
- 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 bryophytes and lichen species in an old natural and managed forest stand in northeast Sweden. - Biological Conservation 45: 169-178.
- ter Braak, C.J.F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigen-vector technique for multivariate direct gradient analysis. - Ecology 67: 1167-1179.
- ter Braak, C.J.F. 1987. CANOCO - a FORTRAN program for canonical community ordination by [partial] [detrended] [canonical] correspondence analysis, principle components analysis and redundancy analysis (version 2.1). - TNO Institute of Applied Computer Science, Statistics Department, Wageningen, Report 89 ITI A 11: 1-95.
- Thornton, P.S. 1988. Density and distribution of badgers in south-west England-a predictive model. - Mammal Rev. 18: 11-23.
- Tufto, J., Andersen, R. & Linnell, J. 1996. Habitat use and ecological correlates of home range size in a small cervid. J. Anim. Ecol. 65: 715-724.
- Webster, J.R. & Benfield, E.F. 1986. Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. - Ann. Rev. Ecol. Syst. 17: 567-594.
- Wiig, O. 1986. Sexual dimorphism in the skull of minks, *Mustela vison*, badgers, *Meles meles* and otters, *Lutra lutra* - Zoological Journal of the Linnean Society, 87: 163-179.
- Woodroffe, R. & Macdonald, D.W. 1992. Badger clans: demographic groups in an antisocial species. - J. Zool., Lond. 227: 696-698.
- Woodroffe, R. & Macdonald, D.W. 1993. Badger sociality - models of spatial grouping. - Symp. zool. Soc. Lond. 65: 145-169.
- Woodroffe, R. 1993. Alloparental behaviour in the European badger. - Anim. Behav. 46: 413-415.
- Wratten, S.D. & Powell, W. 1991. Cereal aphids and their natural enemies. - I Firbank, L.G., Carter, N., Darbyshire, J.F. & Potts, G.R., red. The Ecology of Temperate Cereal Fields, Blackwell Scientific Publications, Oxford. s.233-257
- Økland, R.H. & Eilertsen, O. 1993. Vegetation-environment relationships of boreal coniferous forests in the Solhomfjell area, Gjerstad, SE Norway. - Sommerfeltia 10: 1-254.
- Økland, R.H. 1990. Vegetation ecology: theory, methods and applications with reference to Fennoscandia. - Sommerfeltia Suppl. 1: 1-233.
- Aanes, R. & Andersen, R. 1996. The effects of red fox predation on roe deer fawns; the effects of birth synchrony, age, sex and habitat use. Can. J. Zool. 74: 1857-1865.

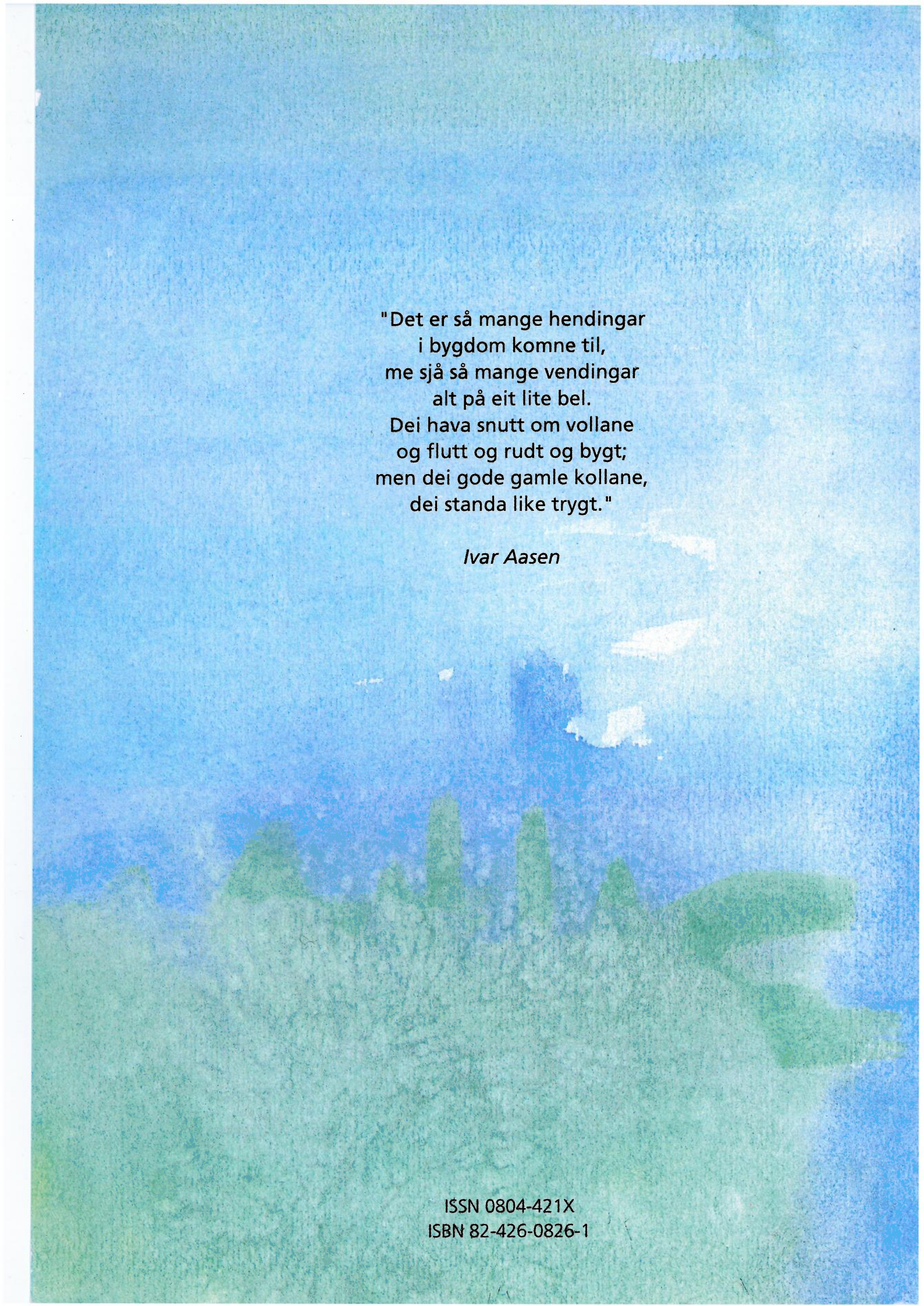
# Vedlegg 1

## Publikasjoner fra programmet;

- Andersen, R., Linnell, J. Aanes, R. 1995. Rådyr i kulturlandskapet. Slutt-rapport. NINA Fagrapport 10:1-80.
- Bendiksen, E. & Høiland, K. in press. Vedboende sopp i Hirkjølenområdet (Ringebu og Storelvdal). - Aktuelt fra Skogforsk.
- Bevanger, E. 1994. Fennoscandian forestry and its effects on the fungus flora, especially with regard to threatened species. - *Agarica* 13: 61-86.
- Bendiksen, E. 1994. Sopp og lav - indikatororganismer for gammelskog med stort artsmangfold. - *Blyttia* 52: 159-166.
- Bevanger, K. & Lindström, E. 1994. Distributional history of the European badger (*Meles meles*) during the 20th century in Scandinavia. - p. 13 in: II North European Symp. on the ecology of small and medium-sized carnivores.- Abstract.
- Bevanger, K. & Lindström, E. 1995. Distributional history of the European badger (*Meles meles*) during the 20th century in Scandinavia. - *Ann. Zool. Fennici* 32: 5-9.
- Bevanger, K. 1989. En krevende nabo. - *Norsk Hagetidend* 105 (9): 473-475.
- Bevanger, K. 1989. Grevling. Vilt i bymiljø. - DN rapport 4: 37-40.
- Bevanger, K. 1990. Grevling som konfliktfaktor i et urbant miljø. - NINA Forskningsrapport 11: 1-23.
- Bevanger, K. 1990. Grevlingen. - S. 178-191 i Semb-Johansson, A. & Frislid, R. (red.). Norges Dyr. Bd. 1. Pattedyr. Cappelen, Oslo.
- Bevanger, K. 1991. «Vi har en grevling i hagen ...» . - NINA Fakta-ark 3.
- Bevanger, K. 1993. Grevlingen har utvidet sitt utbredelsesområde. - NINA faktaark 13.
- Bevanger, K. 1993. Grevlingens status i Norge 1992. - NINA Oppdragsmelding 197: 1-26.
- Bevanger, K., Brøseth, H., (in press). Body temperature changes in wild-living badgers (*Meles meles*) through the winter. - *Wildlife Biology*.
- Bevanger, K., Brøseth, H., Johansen, B. S., Knutsen, B., Olsen, K. V. & Aarvak, T. 1996. Økologi og populasjonsbiologi hos europeisk grevling *Meles meles* L. i en urban-rural gradient i Sør-Trøndelag. - NINA Fagrapport 23: 1-48.
- Blackburn, N. & G. L. Fry (1995) Modelling reaction-diffusion processes with systems dynamics at the landscape level. In F. Skov, J. Komdeur, G. Fry, & J. Knudsen (Ed.), Proceedings of the 2nd CONNECT Workshop on Landscape Ecology: Principles and Tools for the Study of Landscape Ecology - Potentials and Limitations, (pp. In press). Kalø, Denmark: Danish National Environmental Research Institute.
- Brøseth, H. 1995. Biotoputnyttelse og hibruk hos grevling (*Meles meles* L.) i en boreal barskog i Midt-Norge; betydning av meitemarkforekomst. Hovedfagsoppgave, Univ. i Tr.heim, Zool. inst. Unpubl.
- Brøseth, H., Bevanger, K. & Knutsen, B. 1997. Function of multiple badger *Meles meles* setts: distribution and utilisation. - *Wildlife Biology* 3: 89-96.
- Brøseth, H., Knutsen, B. & Bevanger, K. 1997. Spatial organization and habitat utilization of badgers *Meles meles*: effects of food patch dispersion in the boreal forest of central Norway. - *Z. Säugetierkunde*. 62: 12-22.
- Dennis, P. D.; G. L. A. Fry (1991) Field-margins: can they enhance natural enemy populations and general arthropod diversity on farmland? In M. G. Paoletti & D. Pimental (Ed.), Biotic Diversity in Agro-Ecosystems (pp. 95-115). Amsterdam: Elsevier.
- Dennis, P.; G. Fry & M. Thomas (1993) The effects of reduced doses of pesticide on aphids and their natural enemies. *Norwegian Journal of Agricultural Sciences* 7, 311-325.
- Dramstad, W. E. & G. L. A. Fry (1995) Foraging activity of bumblebees (*Bombus*) in relation to flower resources on arable land. *Agriculture Ecosystems and Environment*, 53, 123-135.
- Erikstad, L. & Sollid, J.L. 1990. Memurubreene, Jotunheimen Glacial-geomorfologi 1:6500. - Norsk institutt for naturforskning, Avdeling for naturgeografi, Universitetet i Oslo.
- Erikstad, L. 1992. Recent changes in the landscape of the marine clays, Østfold, southeast Norway. - *Norsk geogr. Tidsskr.* 46: 19-28.
- Erikstad, L. 1992. Geofaglige undersøkelser i Sauda-området. - NINA Utredning 38: 1-38.
- Erikstad, L. 1994. Quaternary geology conservation in Norway, inventory program, criteria and results. *Mém. Soc. géol. France* 165: 213-215.
- Erikstad, L. 1995. Bruk av den norske høydedatabasen i generell geomorfometrisk analyse. Norsk Geologisk Forenings Vintermøte 1995. Abstract i GEONYTT nr.4 1994.
- Frampton, G.; T. Cilgi; G. L. A. Fry & S. D. Wratten (1994) Effects of grassy banks on the dispersal of some carabid species (*Coleoptera: carabidae*) on farmland. , In press.
- Framstad, E., Bendiksen, E., Flatberg, K.I., Frisvoll, A., Holien, H., Høiland, K., Prestø, T. & Svalastog, D. 1992. Effektene av fragmentering og kvalitetsendring i barskog på kryptogamer. - i Solbraa, K. & Grønvold, S., red., Skogøkologi og flersidig skogbruk III. Del A. Truete og sårbare arter. Rapport fra Skogforsk 13/92: 4-15.
- Framstad, E., Bendiksen, E., Flatberg, K.I., Frisvoll, A., Holien, H., Høiland, K., Prestø, T. & Svalastog, D. 1995. Planter i boreal skog - effekter av lokale økologiske faktorer, skogsdrift og omgivelser på artsmangfoldet. Rapport XXIV fra forskningsprogrammet «Skogøkologi og flersidig skogbruk». - Aktuelt fra Skogforsk 16-95: 1-32.
- Frisvoll, A.A. & Prestø, T. 1997. Spruce forest bryophytes in central Norway and their relationship to environmental factors including modern forestry. - *Ecography* 20: 3-18.
- Frisvoll, A.A. in press. Bryophytes of spruce forest stands in Central Norway. - *Lindbergia*
- Fry, G. & H. Borch (1994). Hensynet til biologisk mangfold i en fremtidig bærekraftige jordbruksproduksjon (Rapport fra Forskerkonferansen No. Norges Forskningsråd.
- Fry, G. & Sarlov-Herlin, I. 1996. The ecological and amenity values of wo-odland edges. - *Landscape and Urban Planning*. (in press).
- Fry, G. (1991) Conservation in agricultural ecosystems. In I. F. Spellerberg, F. B. Goldsmith, & M. G. Morris (Ed.), The Scientific Management of Temperate Communities for Nature Conservation. British Ecological Symposium Volume 31 (pp. 415-443). London: Blackwell.
- Fry, G. (1992). Holistic Research (Faginfo No. 22, 1991). SFLL, Ås.
- Fry, G. (1994) Quantifying landscape connectivity and insect movement on farmland. In J. Dover (Ed.), Proceedings of the 3rd International Association of Landscape Ecology UK Conference: Fragmentation in Agricultural Landscapes, Preston: IALA (UK).
- Fry, G. (1995) Integrating culture and ecology in cultural landscape studies; theoretical and practical considerations. Paper presented at the NIKU seminar serie om kulturlandskapet, Oslo, oktober 1995.
- Fry, G. L. & I. Sarlov-Herlin (1995) Landscape design: how do we incorporate ecological, cultural and aesthetic values in landscape assessment and design principles? In G. H. Griffiths (Ed.), Landscape Ecology: Theory and Application; International Association of Landscape Ecology (UK), (pp. 51-55). Reading, UK.
- Fry, G. L. (1992) Småbiotopernes økologiske betydning. In I. P. Agger (Ed.), *Naturen på Landet* (pp. 95-115). Copenhagen: Miljøministeriet.
- Fry, G. L. (1995) The landscape ecology of insect movement on agricultural land. In D. Glen, M. P. Greaves, & H. Anderson (Ed.), *Ecology and Integrated Farming Systems* (pp. 177-202). London: John Wiley.



- Fry, G. L. (1995) The use of insects in the landscape ecological studies. In F. Skov, J. Komdeur, G. Fry, & J. Knudsen (Ed.), *Proceedings of the 2nd CONNECT Workshop on Landscape Ecology: Principles and Tools for the Study of Landscape Ecology - Potentials and Limitations*, (pp. In press). Kalø, Denmark: Danish National Environmental Research Institute.
- Fry, G. L. A. & A. R. Main (1993) Restoring seemingly natural communities on agricultural land. In D. A. Saunders, R. J. Hobbs, & P. R. Ehrlich (Ed.), *Nature Conservation 3: Reconstruction of Fragmented Ecosystems* (pp. 225-241). Chipping Norton: Surrey Beatty and Sons.
- Fry, G. L. A. & W. J. Robson (1994) The effects of field margins on butterfly movement. In N. Boatman (Ed.), *Field Margins: Integrating Agriculture and Conservation* (pp. 111-116). Warwick, England: BCPC Publications.
- Fry, G. L. A. (1994) The role of field margins in the landscape. In N. Boatman (Ed.), *Field Margins: Integrating Agriculture and Conservation*, Monograph no. 58 (pp. 31-40). Warwick, England: British Crop Protection Council.
- Fry, G. L. A. (1995) Landscape Ecological Principles and Sustainable Agriculture. In R. G. McKinlay & D. Atkinson (Ed.), *Integrated Crop Protection: Towards Sustainability?* (pp. 247-254). BCPC Symposium Proceedings No 63. Farnham, UK.
- Fry, G.L. 1996. A landscape perspective of biodiversity. - i P. Dennis (red) *The Spatial Dynamics of Biodiversity*, IALE (UK) Stirling. (in press)
- Holien, H. & Hilmo, O. 1991. Contributions to the lichen flora of Norway, primarily from the central and northern counties. - *Gunneria* 65: 1-38.
- Holien, H. & Prestø, T. 1995. Kartlegging av nøkkelbiotoper for trua og sårbare lav og moser i kystgranskog langs Arnvikvassdraget, Åfjord kommune, Sør-Trøndelag. - Univ. i Trondheim, Vitenskapsmuseet, Rapp. Bot. Ser. 1995, 2: 1-32.
- Holien, H. & Triebel, D. 1996. *Spirographa vinosa*, a new odontotremoid fungus on *Ochrolechia* and *Pertusaria*. - *Lichenologist* 28: 307-313.
- Holien, H. 1992. *Bryoria glabra* new to Europe. - *Graphis Scripta* 3: 138-139.
- Holien, H. 1992. Some lichen species new to Norway and Sweden. - *Graphis Scripta* 4: 69-72.
- Holien, H. 1994. Additions to the Norwegian flora of lichens and lichenicolous fungi. - *Graphis Scripta* 6: 39-43.
- Holien, H. 1996. (dr.grad - jeg har den, men finner den ikke nå)
- Holien, H. 1996. Influence of site and stand factors on the distribution of crustose lichens of the Caliciales in a suboceanic spruce forest area in central Norway. - *Lichenologist* 28: 315-330.
- Holien, H. in press. The lichen flora on *Picea abies* in suboceanic spruce forest in central Norway with emphasis on the relationship to stand and site factors. - *Nordic Journal of Botany*
- Høiland, K. 1993. *Cortinarius sylvae-norvegicae* sp.nov. - a new species in *Cortinarius* subgenus *Dermocybe*. - *Mycotaxon* 48: 85-89.
- Ihse, M. & Norderhaug, A. 1995. Biological Values of the Nordic Cultural Landscape: different perspectives. - *International Journal of Heritage Studies* 1: 156-170.
- Knutsen, B. 1994. Størrelse på aktivitetsområde i relasjon til næringstilgang hos europeisk grevling (*Meles meles* L.) i en boreal barskog i Midt-Norge. Hovedfagsoppgave, Univ. i Tr.heim, Zool. inst. Upubl.
- Knutsen, B., Brøseth, H. & Bevinger, K. 1994. Home-range size, set and biotope preference in relation to food availability of European badger (*Meles meles*) in boreal forest habitats in central Norway. - p. 28 in: II North European Symp. on the ecology of small and medium-sized carnivores. Abstract.
- Linnell, J. og Andersen, R. 1996. Vigilance and foraging behaviour in roe deer during winter; group size effects and maternal care. (submitted).
- Linnell, J.D.C. og Andersen, R. 1996. Site tenacity in roe deer: Short-term effects of logging. *Wildl. Bull. Soc.* (in press.).
- Norderhaug, A. & Molau, U. In press. Performance of three meadow plant species in fragmented habitats.
- Norderhaug, A., Bakkevik, B. & Skogen, A. 1997. Søstermariland, en truet art i Norge? - *Blyttia* 55: 73-86.
- Norderhaug, A. 1988. Urterike slåtteenger i Norge, rapport fra forprosjektet. - Økoforsk utredning 1988:3.
- Norderhaug, A. 1995a. Mating systems of three meadow plant species. - *Nord. J. Bot.* 15:243-250.
- Norderhaug, A. 1995b. Conservation of hay meadow vegetation: A challenge for landscape ecologists. - I: Skov, F., Komdeur, J., Fry, G. and Knudsen, J. (red.). *Proceedings of the Second CONNECT Workshop on Landscape Ecology, 1993*, NERI Technical Report 131
- Prestø, T. 1994. Bryophytes on decaying wood in the Urvatnet area, central Norway, with reviews of population, landscape, and conservation biology. - Upubl. cand. scient. oppgave, Vitenskapsmuseet, Univ. i Trondheim, 129 s + vedlegg.
- Prestø, T. 1994. Moser i kystbarskog. - I Fylkesmannen i Sør-Trøndelag (red.) *Kystgranskogen i Midt-Norge*. Referat fra konferanse i Namsos, 2-3 juni 1994, Fylkesmannen i Sør-Trøndelag. s 26-38.
- Prestø, T. 1995. Moser i skog, systematikk og økologi. - Univ. i Trondheim, Vitenskapsmuseet, Botanisk Notat 1995 4: 1-101. (ny utgave i: Univ. i Trondheim, Vitenskapsmuseet, Botanisk Notat 1995 7: 1-101).
- Prestø, T. 1996. Lav og moser i boreal regnskog. - *Aktuelt fra skogforsk* 3-96: 14-19.
- Prestø, T. 1996. Monitoring of bryophytes in boreal rain forests - effects of forestry. - In: Söderström, L. & Prestø, T. (eds.). *Proceedings from the Nordic Bryological Meeting, Trondheim 15-16 Dec 1995*. NTNU Vitensk. mus. Rapp. Bot. Ser. 1996. (in press).
- Prestø, T. 1996. Moser på død ved i Hirkjølen-området. - *Aktuelt fra skogforsk* x-96. (in press).
- Prestø, T. 1996. Moser som signalarter for verdifull skog. - Høgskolen i Nord-Trøndelag, Arbeidsnotat nr. 18: 1-51. Steinkjer 1996.
- Prestø, T., Bendiksen, E., Frisvoll, A.A., Holien, H. & Høiland, K. 1991. Et litteraturstudium for prosjektet - "Effektene av fragmentering og kvalitetsendring i barskog på kryptogamer". - Botanisk avd., Vitenskapsmuseet, utenom serie. 46 s.
- Skov, F.; J. Komdeur; G. Fry & Knudsen, J. (Ed.), (1995) *Principles and Tools for the Study of Landscape Ecology - Potentials and Limitations*. Danish National Environmental Research Institute.
- Sloreid, S.-E., Walseng, B. & Halvorsen, G. 1995. Betydningen av alloktion tilførsel fra kantvegetasjonen for bunndyr og krepsdyr i innsjøers litoralsone. Et innhegningsforsøk i Maridalsvannet i Oslo. - NINA Fagrapport 11: 1-30.
- Strøm Johansen, B. & Bevinger, K. 1994. Effects of biotope fragmentation on home-range sizes and nightly movements of European badgers (*Meles meles*) along an urban-rural gradient. - p. 53 in: II North European Symp. on the ecology of small and medium-sized carnivores. Abstract.
- Strøm Johansen, B. & Bevinger, K. 1994. Seasonal variation in diet, biotope preference, home-range size and nightly movements of European badgers (*Meles meles*) in central Norway. - p. 54 in: II North European Symp. on the ecology of small and medium-sized carnivores. Abstract.
- Tufto, J. Andersen, R., Linnell, J. 1996. Ecological correlates of female roe deer home-range size. *J. Anim. Ecol.* (in press.).
- Wratten, S. D.; S. Wormell; J. Mauromooto & G. L. Fry (1995) Hedgerow permeability to carabid beetles. *Agricultural Ecosystems and Environment*, 52, 141-148.
- Aanes, R. og Andersen, R. 1996. Red fox predation on roe deer fawns; the effects of birth synchrony, age, sex and habitat use. *Can. J. Zool.* (in press.).



"Det er så mange hendingar  
i bygdom komne til,  
me sjå så mange vendingar  
alt på eit lite bel.  
Dei hava snutt om vollane  
og flutt og rudt og bygt;  
men dei gode gamle kollane,  
dei standa like trygt."

*Ivar Aasen*