UPPSALA UNIVERSITET

Aspens (*Populus tremula*) roll för biodiversitet av epifytiska lavar i boreala ekosystem

Linda Petersson

Independent Project in Biology
Självständigt arbete i biologi, 15 hp, vårterminen 2013
Institutionen för biologisk grundutbildning, Uppsala universitet

Aspens (*Populus tremula*) roll för biodiversitet av epifytiska lavar i boreala ekosystem

Linda Petersson

Självständigt arbete i biologi 2013

Sammandrag

Skogar med en hög andel lövträd och döda träd är de mest artrika i boreala ekosystem. Hit hör skogar med inslag av asp (*Populus tremula*). Aspen är en tidig successionsart och beroende av regelbundna störningar för föryngring. Under 1900-talet har aspen minskat i skogslandskapet av framförallt tre anledningar: den har bekämpats av skogsbruket, en effektivare brandbekämpning har lett till en förändrad störningsregim i skogen och ett hårt betestryck från den stora älgpopulationen försvårar uppväxten av unga träd. Aspen är mycket viktig för biodiversiteten i boreala ekosystem, den har det största antalet värdspecifika arter knutna till sig av alla boreala trädslag. Framförallt den epifytiska lavfloran är beroende av asp eftersom den bildar ett unikt mikroklimat vilket delvis beror på barken som har ett högt pH-värde, hög vattenhållande förmåga och en stor mängd tillgänglig näring. Detta gör att den epifytiska lavfloran på asp skiljer sig signifikant från de övriga boreala träden. För att bevara denna unika lavflora krävs aktiva åtgärder i skogslandskapet som gynnar aspföryngring samt bevarar de gamla aspbestånden. Syftet med detta arbete är att svara på varför det svenska aspbeståndet har förändrats till antal, sammansättning och utbredning under 1900-talet samt att diskutera hur detta har påverkat och kommer att påverka lavfloran beroende av asp.

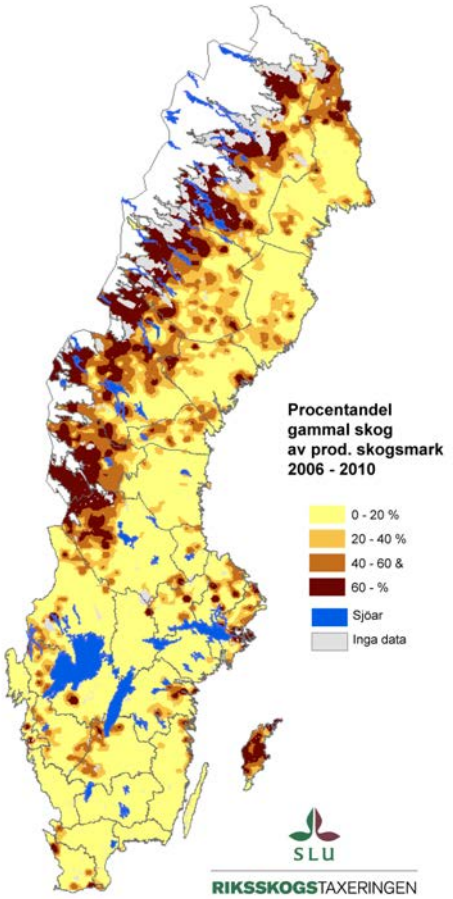
Inledning

Tidiga och mellanliggande successionsskogar med en hög andel lövfällande och döda träd är bland de artrikaste habitaten i boreala ekosystem, troligen på grund av den stora variationen av trädarter och deras struktur (Essen *et al*. 1997). De flesta lövträd i boreala skogar är tidiga successionsarter som är beroende av regelbundna störningar, så även aspen (*Populus tremula*). En förändrad störningsregim är tillsammans med fragmentering och förstörelse av naturliga habitat de absolut största hoten mot biodiversitet i de boreala skogarna idag (Essen *et al*. 1997). I dagens boreala skogar har störningarna övergått från naturliga störningar, som bränder och vindfällningar, till mänskligt orsakade störningar (Axelsson *et al*. 2002). Stora delar av landskapet används till skogsbruk vilket har minskat andelen gammelskog kraftigt i Sverige (figur 1) (Riksskogstaxeringen). Detta har en negativ effekt på arter beroende av gammal skog, både på antalet arter och deras utbredning i skogslandskapet (Berg *et al*. 1994 och Jonsell *et al*. 1998).

Aspen är ett av de viktigaste träden för biodiversitet i boreala skogar. Ädellövträden som spelar en mycket stor roll för biodiversiteten i södra Sverige återfinns inte norr om Dalälven, utan där tar aspen över deras roll (Delin 2004). Den har inte bara ett stort antal arter knutna till sig utan flera av dem är värdspecifika, de återfinns alltså enbart på asp. Framförallt för diversiteten av epifytiska lavar spelar aspen en viktig roll i de boreala ekosystemen. Aspen har bland annat ett högre pH-värde i barken än andra boreala trädslag vilket skapar ett unikt mikroklimat (Kuusinen 1996). Detta gör bland annat att lavfloran skiljer sig signifikant mellan asp och de övriga boreala träden (Kuusinen 1994a & Kuusinen 1994b).

Under stora delar av 1900-talet har asp ansetts vara ett skräpträd utan värde som enbart försvårar tillväxten av de ekonomiskt viktiga barrträden. Detta tillsammans med att aspen är mellanvärd för knäckesjuka (*Melampsora pinitorqua*), en parasitsvamp som angriper tallar, har lett till att asp bekämpats hårt både på kemisk och mekanisk väg (Almgren 1990). Idag är gamla aspar en bristvara i skogen (Wikars & Hedenås 2010) och aspföryngring försvåras av den förändrade störningsregimen som den effektiva brandbekämpningen orsakar och ett mycket hårt betestryck från älg (*Alces alces*) (Edenius *et al*. 2011). Frågan är hur detta kan komma att påverka de arter som är beroende av asp i framtiden.

Detta arbete kommer att fokusera på vilken roll aspen spelar för biodiversitet av epifytiska lavar i boreala ekosystem. Syftet med arbetet är att svara på hur det svenska aspbeståndet har förändrats till antal, sammansättning och utbredning under 1900-talet och varför, samt att diskutera hur detta har påverkat och kommer att påverka lavfloran beroende av asp.



Figur 1: Procentandelen gammal skog i produktiv skogsmark 2006-2010. Definition av gammal skog: >140 år i Norrland, Dalarnas, Värmlands och Örebro län. >120 år i Göta- och Svealand med undantag för Dalarnas, Värmlands och Örebro län.

Asp (*Populus tremula*)

Aspen är den enda representanten för populussläktet i Sverige och återfinns i hela landet. Som tidigare nämnt är den en pionjärart som framförallt förekommer i tidiga successionsstadier men åldrade träd förekommer även spridda i gammelskog. Aspen är en dioik trädart som kan reproducera sig både sexuellt och asexuellt (Suvanto & Latva-Karjanmaa 2005). Det är dock relativt ovanligt med sexuell förökning hos asp då fröna är känsliga och förstörs inom ett par veckor efter att de hamnat på marken om de inte hålls konstant fuktiga (Almgren 1990). Fröproduktionen är mycket hög men är beroende av relativt höga temperaturer (Latva-Karjanmaa *et al.* 2006) vilket gör att frön inte produceras varje år i norra Sverige utan enbart efter ovanligt varma somrar (Wikars & Hedenås 2010). Även fröplantorna är känsliga och kräver mycket fukt och ljus vilket resulterar i en låg överlevnadsfrekvens (Latva-Karjanmaa *et al.* 2003).

Aspen reproducerar sig asexuellt genom rotskott vilket ger upphov till genetiskt identiska individer (Suvanto & Latva-Karjanmaa 2005). Detta sker efter olika typer av störningar, exempelvis vindfällning eller avverkningar men framförallt efter bränder (Wikars & Hedenås 2010). Skottbildningen stimuleras av den ökade temperaturen och även av den ökade mängden solljus som når marken (Almgren 1990). Det är generellt svårt att mäta hur gammal en asp är eftersom äldre aspar nästan alltid är innanmurkna (Wikars &Hedenås 2010). I en finsk studie var aspstammarna i genomsnitt 150 år gamla (Latva-Karjanmaa *et al.* 2006) men det finns exempel på aspar daterade till 250 års ålder (Delin 2004). Detta är dock endast åldern på själva stammen, rotsystemet kan vara mycket äldre än så. Teoretiskt

sett skulle aspkloner i Skandinavien kunna härstamma från slutet av senaste istiden, de skulle då vara mer än 10 000 år gamla (Suvanto & Latva-Karjanmaa 2005). Aspen bildar vanligtvis inte större sammanhängande bestånd utan på grund av sin vegetativa reproduktionsstrategi får aspen ett mycket karakteristisk spridningsmönster. Träden förekommer ofta samlade i klungor spridda i skogar dominerande av andra trädslag (Almgren 1990). Just på grund av att rotsystemet kan bli mycket långlivat kan aspen förekomma med lång kontinuitet på en plats, vilket har stor betydelse för arter beroende av ständig tillgång till asp (Hedenås 2002).

Aspen som habitat

Aspen skapar ett av de viktigaste mikrohabitaten för många arter i den barrträdsdominerande boreala skogen och ett stort antal organismer är beroende av den som habitat eller substrat (Essen *et al.* 1997). Aspen utvecklar grovkornighet och stamhåligheter mycket tidigare än andra boreala träd, dessa gammelträdkvalitéer skapas efter endast 100 till 150 år. Många äldre aspar har även tjocka döende och döda grenar i toppen vilket skapar viktiga dödvedsmiljöer redan i det levande trädet (Wikars & Hedenås 2010). Ett flertal vedinsekter som i södra Sverige lever av ek, bok och lind lever i norra Sverige istället av grova aspar (Bernes 2011). Aspen kallas ibland för norra Sveriges ädellövträd just för att den fyller samma funktion i norra Sverige som ädellöven gör i söder (Delin 2004). Enbart i Sverige lever bland annat 312 svampar, 15 mossor (Almgren 1990), omkring 350 skalbaggar (Bernes 2011) och 110 lavar på asp (Hallingbäck 1995). Av lavarna återfinns 82 arter enbart på asp (Almgren 1990). Flera av dessa arter är hotade och finns med på den svenska rödlistan (Gärdenfors 2010). Kuusinen (1996) visade i en undersökning att flera vanliga boreala trädarter som sälg (*Salix caprea*), gran (*Picea abies*) och tall (*Pinus sylvestris*) har fler epifytiska lav- och mossarter knutna till sig än vad aspen har, men inget annat träd har så många värdspecifika arter. Detta gör aspen till ett av de viktigaste träden när det gäller att bevara biodiversitet i boreala skogar.

Lavar knutna till asp

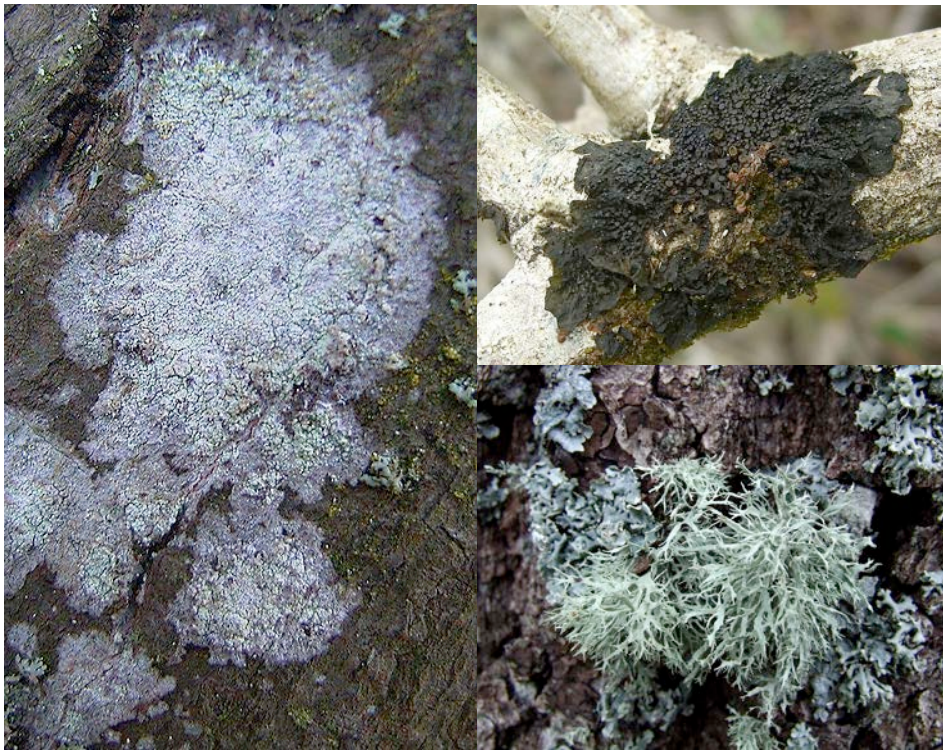
Morfologi

Lavar är en av de mest välkända symbioserna i världen och de uppvisar en mycket stor variation både i färg och storlek. De består utav två komponenter, en heterotrof mykobiont vilket är en svamp, samt en autotrof fotobiont som är antingen en grönalg eller en cyanobakterie (Palmqvist 2000). När fotobionten utgörs av en cyanobakterie får svampen inte bara en fotosyntetiserande partner utan en som även fixerar kväve (Nash 2008). Den lavbildande svampen verkar vara art- eller i alla fall släktespecifik i valet av fotobiont (Paulsrud *et al.* 2001 och Honegger 2008a). Grönalger är vanligast som fotobiont, ungefär 90 % av alla lavar har en grönalgsart som primär fotobiont. Ett fåtal lavar har två fotobionter, vanligtvis är då grönalgen primär och cyanobakterien sekundär (Friedl & Büdel 2008).

Svampar är heterotrofa organismer och har utvecklat flera olika strategier för att försäkra sig om en organisk kolkälla (Honegger 2008b). Att bilda lav är en sådan strategi och en relativt vanlig sådan, ungefär 20 % av alla svampar bildar lavar. De flesta av dessa svampar kan existera utan sin fotobiont men det är mycket ovanligt att finna dem ensamma i naturen (Honegger 2008b). Flera av grönalgerna och cyanobakterierna påträffas däremot regelbundet utan sin svamppartner (Friedl & Büdel 2008). Detta antyder att svampen är mer beroende av symbiosen än vad grönalgen/cyanobakterien är. Svampen erbjuder sin fotobiont ett mer effektivt vattenupptag samt skydd mot för starkt solljus. Lavar är mycket

framgångsrika organismer och återfinns i nästan alla ekosystem från polerna till tropikerna (Seaward 2008). Detta hade inte varit möjligt för de enskilda organismerna, utan denna stora utbredning är beroende av symbiosen.

Fotobionten och mykobionten bildar tillsammans thallus, själva lavkroppen, en enkel struktur som saknar specialiserade vävnader, exempelvis blad och stam som är typiska för högre växter (Honegger 1993). Laven består till största del av svampens hyfer som omger fotobiontcellerna. I komplexa arter har hyferna utvecklats till mycket specialiserade anatomiska och morfologiska strukturer (Honegger 1993). Lavar delas in i tre morfologiska huvudgrupper beroende på deras växtstrategi och utseende (figur 2) (Büdel & Scheidegger 2008). Skorplavar sitter mycket hårt fästa vid sitt substrat och kan inte tas loss utan att förstöras. Bladlavar har platta bladliknande strukturer och sitter endast delvis fast vid substratet. Busklavar står alltid ut från substratet och thallus är hårlikt, trådigt eller buskigt (Büdel & Scheidegger 2008). Oberoende av morfologin är fotobiontcellerna alltid placerade nära ytan för att i största möjliga mån maximera ljusupptaget (Honegger 1993).



Figur 2: Till vänster: blemlav (*Phlyctis argena*), en skorplav. Uppe till höger: läderlappslav (*Collema nigrescens*), en bladlav. Nere till höger: slånlav (*Evernia prunastri*), en busklav. Foto: Wikimedia Commons 2009, Jason Hollinger 2007 & Tomas Čekanavičius 2007.

Lavar är så kallade poikilohydriska organismer, vilket innebär att de inte kan hålla vattennivån i thallus konstant utan den varierar passivt med den omgivande miljön (Green *et al.* 2008). Detta gör dem mycket beroende av vattentillgången i den miljö de lever i. De har dock blivit mycket effektiva på att utnyttja de vattentillgångar som finns, exempelvis regn, dagg och dimma. Tack vare ett lågt osmotiskt värde i thallus kan de vid låga temperaturer och hög luftfuktighet även extrahera fukt direkt från luften (Green *et al.* 2008). Lavar är enbart metaboliskt aktiva när thallus är fuktig, tillväxt kan alltså inte ske utan fukt, men trots en lång period av torka aktiveras metabolismen nästan omedelbart efter att fukten återvänt (Lange *et al.* 1986). Förutom vattentillgången påverkar även ljusintensiteten och kvävetillgången lavens tillväxt (Palmqvist & Sundberg 2000, Sundberg *et al.* 2001).

Spridning
Lavar har flera olika spridningsmekanismer, både sexuella och asexuella (Büdel & Scheidegger 2008). Båda parterna kan spridas oberoende av varandra. Vanligtvis är dock fotobiontens reproduktionsmekanism undertryckt när den ingått symbiosen, tillskillnad från svampen vars spridningsmöjligheter oftast inte påverkas. Ett problem lavar ställs inför om parterna sprids var för sig är att återigen hitta en passande partner på en annan plats och återetablera symbiosen. Detta problem kan undvikas genom att svampen och grönalgen/cyanobakterien sprids tillsammans vilket kan ske på två sätt. Antingen genom vegetativ spridning då en bit av thallus bryts loss och etablerar sig på en ny plats eller genom diasporer. Det finns flera olika diasporer men de vanligaste är isidia, små utväxter från thallusytan som kan brytas loss, och soredia, fotobiontceller omgivna av hyfer (Büdel & Scheidegger 2008). Diasporerna sprids passivt med vind, vatten eller i pälsen på djur (Bailey 1976).

Aspen som habitat för lavar
Aspen har, som tidigare nämnts, den mest unika lavfloran av alla boreala träd (Kuusinen 1996). Kuusinen (1994b) fann att skorplavar samt cyanobakterielavar dominerar lavfloran och att antalet habitatspecialister är mycket högt på just asp. De dominerade arterna på asp, *Biatora carneoalbida*, *B. epixanthoides* och *Bacidia subincompta*, saknades nästan helt på de övriga skogsträden i Kuusinens (1994b) studie och flera bladlavar som var mycket vanliga på de övriga lövträden återfanns knappt alls på asp.

Det finns ett flertal faktorer som förklarar den unika lavfloran. Den första är att aspens bark har ett högre pH-värde än de andra vanliga boreala träden. Aspens bark har pH 5 eller något högre jämfört med exempelvis gran och tall som båda har bark med pH under 4 (Kuusinen 1996). Detta kräver en viss grad av anpassning hos de arter som lever på asp och förklarar varför vanliga arter med låg tolerans mot högre pH-värden inte förekommer på asp (Kussinen 1994b). Aspen har även en mycket tjock basal bark som förmodligen har högre vattenkapacitet än de andra vanliga boreala trädslagen (Kuusinen 1996). Detta är av mycket stor vikt eftersom lavar inte själva kan styra vattenmängden i thallus och deras tillväxt är beroende av fukt (Lange et al. 1986). Framförallt cyanobakterielavar kan gynnas av de höga nivåerna av fukt (Kuusinen 1994b). Även näringsinnehållet i barken påverkar lavfloran. På aspens bark finns en stor mängd näring tillgänglig vilket kan tänkas gynna lavarna (Kuusinen 1996). Dessa faktorer gör aspens bark till ett unikt mikrohabitat i boreala skogar. Även faktorer kopplade till beståndsålder kan påverka lavflorans sammansättning, exempelvis trädkronornas täthet och struktur samt mikroklimat (Hedenås 2002). Detta påverkar bland annat ljusintensiteten vilket kan få stor betydelse för lavfloran.

Efterhand som trädet åldras blir det högre, får större omkrets samt en förändrad barkstruktur vilket har stor betydelse för trädets lavflora (Hyvärinen *et al.* 1992). Generellt föredrar lavar grov bark eftersom detta ger dem mer yta att växa på samt bättre fäste (Hyvärinen *et al.* 1992). Unga aspar har slät bark och är därför inte lika viktiga för lavfloran, det är först när trädet blir äldre och utvecklar gammelträdkvalitéer som en stor del av lavarna etablerar sig (Wikars & Hedenås 2010). Aspen utvecklar redan vid ganska ung ålder, omkring 80 år, den hos laven eftertraktade grova barken och blir på så sätt snabbt ett viktigt substrat för lavfloran. Generellt tar det längre tid för snabbväxande aspar att utveckla grov bark och av den anledningen har asparna i södra Sverige inte samma unika lavflora som i norra och mellersta Sverige (Wikars & Hedenås 2010).

Var aspbeståndet befinner sig i successionen har stor betydelse för lavflorans sammansättning (Hedenås & Ericson 2000). Vanligtvis återfinns fler aspspecialister på sena successionsbestånd och cyanolavar återfinns i stort sett enbart i äldre bestånd. Arter anpassade till sena successionsbestånd är generellt anpassade till ett skuggigt och fuktigt habitat medan arter anpassade till tidiga successionsbestånd är anpassade att klara av högre ljusintensitet och nästan alltid har grönalger som fotobionter (Hedenås & Ericsson 2000).

Lavar som indikatorarter

Lavar har ofta höga och specifika krav på sin omgivning vilket gör dem till bra indikatorarter. Indikatorarter har använts i tillämpad naturvård i lite över 20 år för att identifiera nyckelbiotoper, miljöer som har särskilt höga naturvärden och där det kan förväntas förekomma rödlistade arter (Nitare 2000). En bra indikatorart ska vara lätt att hitta och gå att identifiera under hela året. Den ska även vara starkt knuten till sin miljö och tillräckligt vanlig för att finnas när rätt miljöförhållanden uppstår (Karström 1993). Kombinationer av olika indikatorarter med olika krav, den frekvens de förekommer med samt deras val av substrat kan ge en bra bild över hur skyddsvärt ett område är (Nitare 2000).

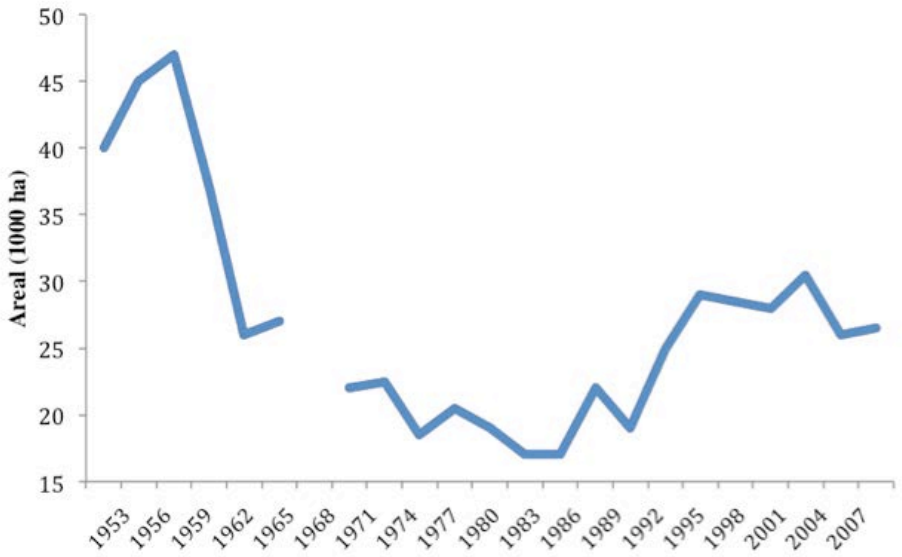
Tillsammans med svampar är lavar bra indikatorarter för just skogar eftersom en stor del av de hotade lav- och svamparterna är knutna till skog (Karström 1993). De är känsliga för olika miljöförändringar, exempelvis luftföroreningar, försurning, övergödning samt förändrat mikroklimat till följd av skogsbruk, och många arter är även känsliga för uttorkning (Hallingbäck 1991). Flera arter kan användas som indikatorer på kontinuitetsskogar, hög och jämn luftfuktighet samt en konstant närvaro av gamla lövträd (Nitare 2000).

Två exempel på vanliga indikatorarter som enbart återfinns på asp är stiftgelélav (*Collema furfuraceum*) och korallblylav (*Parmeliella triptophylla*) (Hedenås & Ericson 2000). Stiftgelélaven tillhör gruppen rynkiga gelélavar vilka alla är sällsynta och fungerar som några av våra främsta indikatorarter på ljusa kontinuitetsskogar med ett stort inslag av asp och med en hög luftfuktighet (figur 3) (Nitare 2000). Korallblylaven är en mycket bra indikatorart i hela landet. Den indikerar kontinuitetsskogar med höga naturvärden och ett oavbrutet inslag av gamla lövträd, framförallt asp, och återföljs nästan alltid av rödlistade arter (Nitare 2000).

Figur 3: Indikatorarten stiftgelélav (*Collema furfuraceum*). Foto: Ed Uebel 2007.

Orsaker till aspbeståndets förändringar under 1900-talet

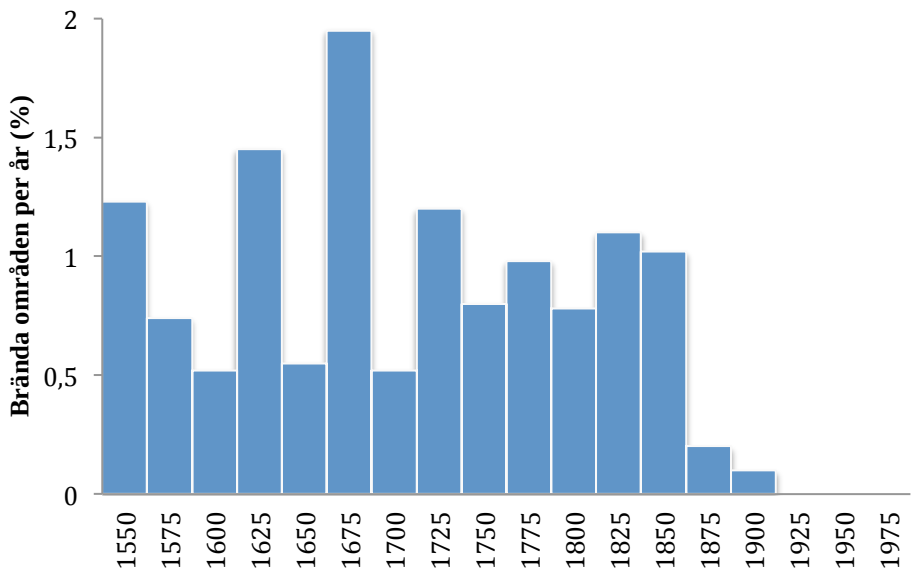
Aspbeståndet i Sverige har under 1900-talet genomgått ett flertal kraftiga förändringar (Edenius *et al.* 2011). Framförallt efter 1950-talet har andelen gammal asp i den Svenska skogen gått tillbaka kraftigt (figur 4) (Wikars & Hedenås 2010). Flera faktorer har samverkat men förändringarna i aspbeståndet beror framförallt på tre saker: bättre brandkontroll vilket försämrar aspens spridningsmöjligheter, skogsbrukets bekämpning av lövträd samt ett intensivare betestryck från den ökande älgpopulationen (*Alces alces*) vilket försvårar uppkomsten av unga träd (Edenius *et al.* 2011).



Figur 4: Förändringen av arealen asprik skog äldre än 80 år i Norrland från 1955 till 2005. Definition av asprik skog: Vid medelhöjd ≥7 m utgörs minst 3/10 delar av grundytan av aspar. Vid medelhöjd <7 m utgörs minst 3/10 av antalet huvudstammar av aspar. (Omgjord utifrån Wikars & Hedenås 2010 med data från riksskogstaxeringen)

Effektivare brandkontroll

Intensiteten, frekvensen och antalet skogsbränder har förändrats i Sverige sedan industrialiseringen (Niklasson & Granström 2000). Innan 1650 var antalet bränder och deras storlek relativt konstant. Därefter ökade antalet bränder gradvis på grund av ökad mänsklig aktivitet men de minskade i storlek och intensitet. Trots detta täckte bränderna en större sammanlagd area än tidigare. Detta mönster fortsatte fram till 1870, därefter skedde en dramatisk minskning i antalet bränder (figur 5). Brandbekämpningen är idag mycket effektiv och det är sällan en brand hinner sprida sig mer än ett par hektar innan den släcks (Niklasson & Granström 2000). När bränderna minskar förändras störningsregimen i skogen kraftigt vilket medför ett förändrat successionsmönster och ett mer homogent trädbestånd (Linder *et al.* 1997).

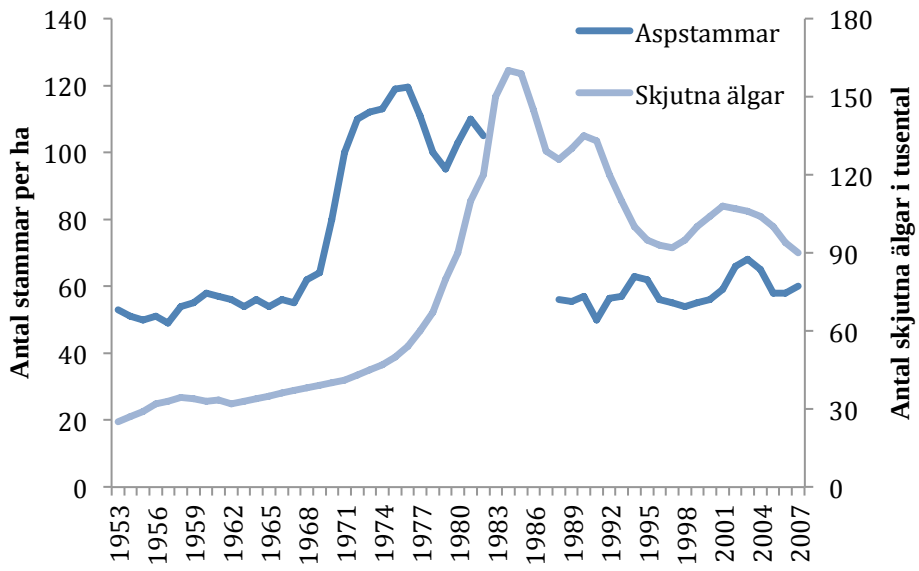


Figur 5: Andel brända områden uttryckt i procent per år längs Vindelälven i norra Sverige under 25-års perioder mellan 1550-1975. (Omgjord utifrån Zackrisson 1977).

Aspen hade bättre förutsättningar för föryngring innan den effektiva brandkontrollen infördes (Schimmel & Granström 1996). Den sexuella spridningen gynnas av intensiva bränder vilka förstör fröbanken och på så sätt gynnar tidiga successionsarter, så som asp (Schimmel & Granström 1996). En amerikansk studie av Turner *et al.* (2003) över fröetableringen av amerikansk asp (*Populus tremuloides*) i Yellowstone nationalpark efter stora bränder 1988 visade att fröplantorna framförallt växte upp i de områden där branden varit som mest intensiv. Även mindre intensiva bränder gynnar aspens föryngring, framförallt den vegetativa föryngringen med rotskott (Finnish Forest Research Institute 2012). Den svartbrända jorden blir varmare än normalt och askan tillför mycket näring, detta tillsammans med att konkurrerande växtlighet bränts bort främjar rotskotten (Wikars & Hedenås 2010). Vid brand i en asprik skog är det vanligt med en viss trädöverlevnad på grund av att förnan och vegetationen är fuktigare än i en barrdominerad skog (Lee *et al.* 1997). Detta kan i sin tur ge upphov till två- eller flerskiktade skogar med äldre aspar strödda bland de yngre som uppkommit efter den senaste branden (Shepperd *et al.* 2006). Vanligast är dock att äldre och yngre aspgrupper står om vart annat, detta mosaikmönster skapas genom att brändernas intensitet varierat över korta avstånd (Wikars & Hedenås 2010).

Ökat betestryck

Betestrycket på unga aspar i boreala skogar utgörs huvudsakligen av älg men även rådjur (*Capreolus capreolus*) och hare (*Lepus* sp.) betar av asp (Näslund 1986). Älgen föredrar aspen framför andra boreala trädslag (Jalkanen 2001). I takt med att trakthyggesbruket blev den dominerande skogsbruksformen ökade tillgängligheten till ungskog vilket utgör en bra födokälla för älg och resulterade i en kraftig populationsökning (Eklund & Hamilton 2001). Denna populationsökning nådde sin topp under 1980-talet (figur 6) (Viltövervakning Svenska Jägareförbundet). Uppskattningsvis påverkades 66 % av alla aspar av betning under denna period och 85 % av dessa betesskador tros ha berott just på älg (Näslund 1986).



Figur 6: Antal aspstammar per hektar med 1-99 mm diameter samt antal skjutna älgar i Sverige. Data saknas mellan 1983-1987 då asp inkluderades i gruppen ”övriga lövträd” (Omgjord utifrån Edenius *et al.* 2008 med data från viltövervakning Svenska Jägareförbundet och Rikskogstaxeringen 1953 - 2007).

Idag finns ungefär hälften så många små aspar per älg som det fanns i början av 1950-talet (figur 6) och de stora hovdjurspopulationerna utgör fortfarande ett problem (Eklund & Hamilton 2001). Älgens betning påverkar inte stora aspar, förmodligen på grund av att deras grenar och lövverk befinner sig utom räckhåll, men eftersom betningen inriktas mot skotten hos unga träd får den en stor inverkan (McInnes 1992). Älgen kan döda ett träd eller hämma dess tillväxt vilket kan leda till ett mindre antal stora träd i nästa generation och att sammansättningen av skogen förändras (Gill 1992). Angelstam *et al.* (2000) visade i en jämförande studie mellan Sverige, Finland och Ryssland att asp i de undersökta svenska bestånden har endast 4 % chans att nå mogen ålder. Detta skiljer sig signifikant från de finska och ryska bestånden där älgpopulationerna är mindre och chansen att asp når mogen ålder är 18 % respektive 100 %.

Skogsbruk

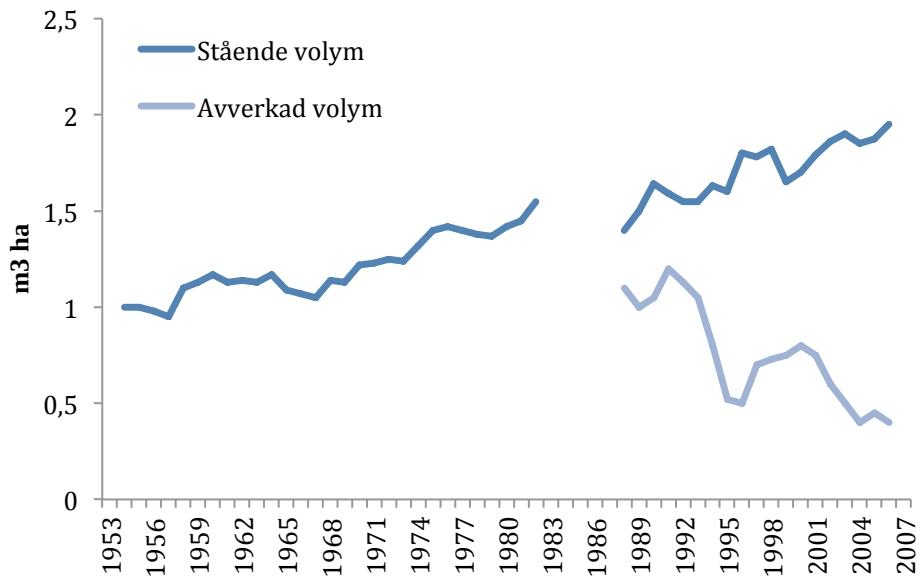
Fram till 1940-talet dominerade blädningsskogsbruk i Sverige (Bäckström 1984). Denna metod efterliknar hur en skog utan omfattande regelbundna yttre störningar ser ut. Istället för slutavverkningar gallras skogen med jämna mellanrum och enbart utvalda träd fälls. (Skogsstyrelsen 1995). Efterhand avvek man dock från grundtanken att inte avverka mer än tillväxten vilket resulterade i allt för hårda huggningar, så kallade dimensionsavverkningar, och mycket glesa skogar (Skogsstyrelsen 1995). Aspen gynnades troligen av dessa hårda huggningar eftersom de dominerande tallarna avverkades (Wikars & Hedenås 2010). Blädningsskogsbruket övergavs till förmån för trakthyggesbruk efter 1940-talet (Bäckström 1984) och detta är fortfarande den dominerande skogsbruksformen idag (Wikars & Hedenås 2010). Denna metod kan delas in i slutavverkning, föryngring, röjning och gallring (Skogsstyrelsen 1995). Slutavverkningen gynnar aspens vegetativa föryngring och resulterade i en ökning av aspföryngring från 1950-talet (figur 6) (Edenius *et al.* 2011).

Den ökade föryngringen av lövträd resulterade i att skogsbruket började använda allt aggressivare metoder för att bli av med de unga lövträden eftersom de konkurrerade med uppväxten av den planterade barrskogen (Bäckström 1984). Både mekanisk röjning och

kemisk bekämpning användes för att få bukt med ”lövskogsproblemet”. Från mitten av 1950-talet ökade snabbt användningen av herbicider i skogsbruket (Bäckström 1984). Uppskattningsvis sprejades minst 30 000 ha ungskog med bredspektrumherbicider varje år mellan 1968 och 1986 (Eklund & Hamilton 2001). Denna effektiva bekämpning resulterade i att endast ett fåtal av de unga asparna överlevde och i slutet av 1970-talet minskade även antalet föryngringar av asp kraftigt (figur 6) (Edenius *et al.* 2011). Detta har resulterat i att det idag är brist på medelålders asp i stora delar av Norrland och Svealand (Wikars & Hedenås 2010).

En anledning till att just aspen blev hårt ansatt är att den är mellanvärd till parasitsvampen knäckesjuka (*Melampsora pinitorqua*) som angriper unga tallar (Almgren 1990). På grund av detta uppsöktes enskilda aspar i många områden och ringmärktes eller fickades, en kemisk bekämpningsmetod som riktar sig mot enskilda träd (Wikars & Hedenås 2010). Detta tillsammans med mekanisk gallring minskade även mängden rotskott vid kalhuggning (Bäckström 1984). På ett flertal platser var syftet att lokalt utrota aspen (Wikars & Hedenås 2010). Till följd av bland annat detta har arealen gammal asp minskat sedan 1950-talet fram till 1995 (figur 4) (Wikars & Hedenås 2010).

År 1983 ändrades skogsvårdslagen (1983:427) och spridning av bekämpningsmedel avsedda för bekämpning av lövsly förbjöds. Riksdagen beslutade 1993 att skogsvårdslagen (1993:553) skulle ha två jämställda huvudmål, ett miljömål och ett produktionsmål. I och med detta blev alltså bevarandet av biologisk mångfald och ett uthålligt skogsbruk lika viktigt som att säkerställa en effektiv produktion (Skogsstyrelsen 1995). Detta har bland annat medfört att asp oftare sparas på hyggen vid slutavverkning i naturvårdssyfte (Skogsstyrelsen 2000) och att andelen gammal asp har ökat något sedan 1995 (figur 4) (Wikars & Hedenås 2010). Idag är föryngringen av asp tillbaka på samma nivåer som på 1950-talet (figur 6) och avverkningen av asp har minskat med 70 % de senaste 20 åren (figur 7) (Edenius *et al*. 2008). Framförallt den minskade avverkningen är en tydligt bidragande faktor till att det totala virkesförrådet av asp ökat stadigt de senaste åren (figur 7) (Edenius *et al*. 2008). Aspregenerationen sker idag framförallt i övergiven jordbruksmark, exempelvis betesmark, ängsmark och nedlagd åkermark, vilket för med sig att små aspar framförallt återfinns i jordbrukslandskapet och inte längre i skogen (Enoksson *et al*. 1995). Detta tyder på att miljön omkring asparna håller på att förändras (Wikars & Hedenås 2011) vilket kan få svåra följder för de lavarter som lever på asp.



Figur 7: Det totala virkesförrådet av asp från 1953-2007 samt avverkningen av asp från 1988-2007. Data saknas mellan 1983-1987 då asp inkluderades i gruppen ”övriga lövträd”. (Omgjord utifrån Edenuis *et al*. 2008 med data från Rikskogstaxeringen 1953-2007).

Diskussion

Vikten av gamla aspbestånd och kontinuerlig aspföryngring

Den effektiva bekämpningen av lövskog som skedde under stora delar av mitten på 1900-talet har lett till att det idag saknas medelålders asp i stora delar av Norrland och Svealand (Wikars & Hedenås 2010). Detta innebär att inom 30 år kommer gammal asp vara en bristvara i stora delar av Sverige vilket i sin tur kan få långtgående effekter på lavfloran beroende av gammal asp (Hedenås & Ericsson 2000). För att bevara en artrik lavflora krävs både gamla och unga aspbestånd. De gamla kan då fungera som källpopulationer varifrån arter anpassade till sena successionsbestånd kan sprida sig till yngre bestånd i närheten i takt med att dessa åldras. Det är även mycket viktigt att yngre bestånd kontinuerligt skapas för att den unika lavfloran associerad med asp i skogslandskap ska kunna fortleva (Hedenås & Ericsson 2000). Detta sker idag inte i lika stor utsträckning som det skulle behövas i skogsmark på grund av den effektiva brandbekämpningen och stora älgpopulationen. Naturvårdsbränningar skulle vara ett sätt att gynna både den sexuella och vegetativa föryngringen utav asp (Wikars & Hedenås 2010). Framförallt det certifierade skogsbruket utför hygges- och naturvårdsbränningar på 1000 – 3000 ha varje år. Målet är att årligen bränna 5 % av slutavverkningsarealen på torr och frisk mark vilket motsvarar 4000 ha (Wikars & Hedenås 2000). En bra början för aspens föryngring skulle vara att detta mål uppnåddes. Ytterligare ett sätt att gynna aspföryngring är att minska älgpopulationen då det skulle förbättra unga aspars chans att nå mogen ålder (Angelstam *et al*. 2000). Detta kan antingen göras genom ökad jakt eller genom att låta populationer av naturliga predatorer, i Sverige varg, växa sig större. Detta är dock en mycket kontroversiell fråga.

Betydelsen av kvarlämnade aspar på hyggen för lavfloran

Sedan riksdagen bestämde sig för en skogspolitik med ett jämställt miljö- och produktionsmål har aspar sparats i allt större utsträckning på hyggen vid slutavverkning (Skogsstyrelsen 2000). Detta har gjort att förekomsten av gammal asp ökat något, men frågan är hur mikroklimatet omkring dessa aspar förändras vid friställning och om det påverkar lavfloran. Vid avverkning utsätts de friställda träden för högre ljusinstrålning,

vindstyrka samt avdunstning (Hedenås 2000). Alla dessa faktorer har stor påverkan på de lavar som växer på trädet. Hedenås och Hedström (2007) visade att lavar reagerar olika på exponering beroende på dess morfologi och fotobiont. I deras studie var bladlavar med cyanobakterier som fotobionter vanligare på hyggen, men återfanns framförallt på norra sidan av aspstammarna. Skorplavar med grönalger som fotobiont fanns i större utsträckning i skogen, när de återfanns på hyggen växte även de på norrsidan av aspstammarna. Skorplavar har mindre utvecklad lavbål än bladlavar och kan därför vara sämre anpassade att leva exponerade eftersom de på grund av detta blir känsligare för uttorkning (Hedenås & Hedström 2007). Huruvida en lav klarar av exponering efter slutavverkning kan bero på om den innan huggningen växte på trädstammens norra eller södra sida då detta påverkar framförallt mängden solstrålning laven utsätts för (Hazell & Gustafsson 1999). Hedenås & Ericsson (2003) utförde en selektiv gallringsstudie och noterade att få individer dog på grund av friställningen oavsett art, men att alla fick en minskad tillväxt. Detta var väntat då vattentillgång och ljusintensitet är de två faktorer som har störst påverkan på lavars tillväxt (Palmqvist & Sundberg 2000, Sundberg *et al.* 2001). Det är dock mycket svårt att med säkerhet säga hur en lavart kommer reagera på friställning. Ett flertal studier har utförts och de får ofta motstridiga resultat (e.g. Renhorn *et al*. 1997, Hazell & Gustafsson 1999 och Gauslaa & Solhaug 2000). Med största sannolikhet beror detta på att olika lavarter reagerar olika beroende på vilken skogsbruksmetod som används samt vart i landet laven växer (Hedenås & Ericsson 2003).

Det känns ändå säkert att påstå att åtminstone vissa lavarter gynnas av att gamla aspar sparas på hyggen. Vissa arter skulle gynnas i större utsträckning om grupper av aspar sparades istället för enstaka träd eftersom förändringen av mikroklimatet då skulle bli mindre drastisk (Hazell & Gustafsson 1999). Att spara asp på hyggen skulle kunna vara ett sätt att för vissa arter säkerställa en källpopulation som sedan kan sprida sig vidare till nya bestånd. Det är dock viktigt att gamla aspar inne i skogen också sparas då inte alla arter klarar av en friställning.

Kan aspföryngring i jordbrukslandskap kompensera för den minskade aspföryngringen i skogsmark?

Aspföryngring sker idag framförallt i jordbrukslandskapet istället för i skogen. År 2007 fanns det tio gånger fler små aspar i kantzonen mot åker- och betesmark än vad det fanns inne i skogen och denna trend håller i sig (Edenius *et al*. 2008). Hedenås och Ericson (2004) jämförde lavfloran på asp i skogslandskap och jordbrukslandskap och fann att det var en signifikant skillnad mellan dem. Cyanobakterielavar var vanligare både i artantal och frekvens inuti skogen, medan lavar med grönalger, framförallt *Xanthorion* spp. förekom mer frekvent i jordbrukslandskapet. Cyanobakterielavar är starkt kopplade till beståndsålder och återfinns vanligen tidigast på 40-åriga aspar (Hedenås & Ericsson 2002). Beståndsålder anges ofta som den absolut viktigaste faktorn för epifytiska lavar, men den kan inte förklara skillnaden i lavflora mellan habitaten. Istället måste skillnaden bero på habitatkvalité och de fysiska och kemiska faktorer som påverkas av den (Hedenås & Ericsson 2004).

De fysiska faktorerna som förändras med habitatet är ljusintensitet, fuktighet samt temperatur (Hedenås & Ericson 2002). Cyanobakterielavar är känsliga för uttorkning och stark strålning. I den städsegröna barrskogen får de ett konstant skydd mot för hög strålning och kalla temperaturer vilket minskar risken för uttorkning. Framförallt vintertid kan de förändrade förhållande som skapas när träden tappar löven orsaka stora problem. Lavar med grönalger som fotobionter är däremot tåligare och klarar sig bättre vid hög strålning och låga temperaturer (Hedenås & Ericson 2002).

Även de kemiska faktorerna har stor betydelse, till dessa hör barkens pH samt den tillgängliga näringen (Hedenås & Ericsson 2004). Det finns troligen en större mängd näringsrikt damm i jordbrukslandskapet (Andersen & Hovmand 1999) vilket gynnar lavar med grönalger som får en ökad fotosyntes vid kväverika förhållanden (Palmqvist 2000). Cyanobakterielavarna är kvävefixerare och har därmed en fördel i näringsfattiga miljöer, som barrskog, vilken de förlorar i jordbrukslandskapet (Palmqvist 2000). Barkens pH påverkas troligen även den av omgivningen. Närhet till gran kan med största sannolikhet sänka pH-värdet och minska katjoninnehållet i aspens bark (Gauslaa 1995). Näringsämnen transporteras från rötterna upp till barken och i sura jordar, som i barrskog, sänks antagligen barkens pH på detta sätt (Gustafsson & Eriksson 1995). Barkens pH har en mycket stor betydelse för förekomsten av *Xanthorion*-arter då dessa är rikbarkslavar, det vill säga de kräver bark med högre pH-värden.

Det finns alltså flera skillnader i mikroklimatet omkring asp i skogslandskap och i jordbruksmark vilket leder till två mycket skilda lavfloror. Detta leder till slutsatsen att aspföryngringen i jordbrukslandskapet inte kan fungera som en ersättning för den minskande aspföryngringen i skogen om målet är att bevara den epifytiska lavfloran kopplad till asp. En eventuell lösning på de platser där aspföryngring enbart sker i jordbruksmark skulle vara att även gynna en viss granetablering där (Hedenås & Ericsson 2004). Detta skulle kunna skapa de kemiska förutsättningarna som lavfloran kräver.

Slutsats

Den epifytiska lavfloran på asp är unik i boreala skogar och i dagsläget är den minskade aspföryngringen i skogen samt den kommande bristen på gammal asp stora hot mot dess fortlevnad. Aktiva åtgärder måste tas för att bevara den. Framförallt krävs förändrade skogsbruksmetoder med mer hänsyn till både de gamla och nya aspbestånden. Det är dock viktigt att komma ihåg att olika lavarter kan reagera olika på liknande åtgärder beroende på vart i landet de växer. Det är också viktigt att inte bara ta hänsyn till beståndsålder vid bevarandet av aspbestånd utan även till habitat och geografisk plats för att gynna ett maximalt antal lavarter.

Tack

Jag skulle vilja tacka min handledare Åsa Kruys som väglett mig genom hela skrivprocessen och kommit med många goda råd. Jag vill även tacka mina medstudenter Frida Karlsson och Johannes Pohl för den givande återkopplingen full med tips och idéer. Miriam Rubin förtjänar också ett stort tack för att hon varit ett härligt skrivsällskap med många goda råd. Även Eva och Benny Petersson har varit en stor hjälp som tagit sig tid att läsa igenom arbetet upprepade gånger och diskuterat upplägg och innehåll med mig. Slutligen vill jag även tacka Max Jensen för alla gånger han läste arbetet och kom med nya förslag.

Referenser

Almgren G. 1990. Lövskog. Björk, asp och al i skogsbruk och naturvård. Skogsstyrelsen. Jönköping.

Andersen H & Hovmand M. 1999. Review of dry deposition measurements of ammonia and nitric acids to forests. Forest Ecology and Management **114**: 5-18.

Angelstam P, Wikberg P-E, Danilov P, Faber W, Nygrén K. 2000. Effects of moose density on timber quality and biodiversity restoration in Sweden, Finland, and Russian Karelia. Alces **36**: 133-145.

Axelsson A, Östlund L & Hellberg E. 2002. Changes in mixed deciduous forests of boreal Sweden 1866–1999 based on interpretation of historical records. Landscape Ecology **17**: 403-418.
Bailey RH. 1976. Ecological aspects od dispersal and establishment in lichens. I: Brown DH, Hawksworth DL & Bailey RH (red.). Lichenology: Progress and Problems, ss. 215-247. Academic Press Inc., London.
Berg A, 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.
Bernes C. 2011. Biologisk mångfald i Sverige. Naturvårdsverket. Stockholm.
Büdel B & Scheidegger C. 2008. Thallus morphology and anatomy. I: Nash T (red.). Lichen Biology, ss. 40-68. Cambridge University Press, Cambridge.
Bäckström P-O. 1984. Ungskogsröjning och lövbehandling. Sveriges skogsvårdsförbunds tidskrift **3-4**: 5-14.
Delin A. 2004. Asp – rik värld i ensam värd. Fauna och flora **4**: 2-11.
Edenius L & Ericsson G. 2007. Aspen demographics in relation to spatial context and ungulate browsing: Implications for conservation and forest management. Biological conservation **135**: 293-301.
Edenius L, Ericsson G, Kempe G, Bergström R & Danell K. 2011. The effects of changing land use and browsing on aspen abundance and regeneration: a 50-year perspective from Sweden. Journal of Applied Ecology **48**: 301–309.
Edenius L, Kempe G, Bergström R, Danell K & Ericsson G. 2008. Föryngring av asp i Sveriges skogar 1953–2007. Fakta Skog **14**. Sveriges lantbruksuniversitet.
Eklund H & Hamilton G. 2001. Skogspolitisk historia. Skogsstyrelsen. Jönköping.
Enoksson B, Angelstam P & Larsson K. 1995. Deciduous forest and resident birds: the problem of fragmentation within a coniferous forest landscape. Landscape Ecology: **10**: 267-275.
Esseen, PA. 1983. Ecology of lichens in boreal coniferous forest with reference to spatial and temporal patterns. Avhandling. Umeå Universitet, Umeå.
Essen PA, Ehnström B, Ericson L och Sjöberg K. 1997. Boreal Forest. Ecological Bulletins **46**: 16-47.
Finnish Forest Research Institute. 2012. Finnish statistical yearbook of forestry. Vammala: Finnish Forest Research Institute.
Friedl T & Büdel B. 2008. Photobionts. I: Nash T (red.). Lichen Biology, ss. 9-26. Cambridge University Press, Cambridge.
Gauslaa Y. 1995. The Lobarion, an epiphytic community of acient forests threathened by acid rain. The Lichenologist **27**: 59-76.
Gauslaa Y & Solhaug K. 2000. High-light-intensity damage to the foliose lichen *Lobaria pulmonaria* within natural forest: the applicability of chlorophyll fluorescence methods. The Lichenologist **32**: 271-289.
Gill R. 1992. A review of damage by mammals in north temperate forests: 3. Impact on trees and forests. Forestry 65: 363-388.
Green T, Nash T & Lange O. 2008. Physiological ecology of carbon dioxide exchange. I: Nash T (red.). Lichen Biology, ss. 69-93. Cambridge University Press, Cambridge.
Gustafsson L & Eriksson I. 1995. Factors of importance for the epiphytic vegetation of aspen *Populus tremula* with special emphasis on bark chemistry and soil chemistry. Journal of Applied Ecology **32**: 412-424.
Gärdenfors U. 2010. Rödlistade arter i Sverige 2010 – The 2010 red list of Swedish species. ArtDatabanken, Sveriges lantbruksuniversitet. Uppsala.
Hallingbäck T. 1991. Luftföroreningar och gödsling – ett hot mot blågröna alger och

lavar med blågröna alger. Svensk botanisk tidskrift **85**: 87-104.
Hallingbäck T. 1995. Ekologisk katalog över lavar. ArtDatabanken, Sveriges lantbruksuniversitet. Uppsala.
Hazell P & Gustafsson L. 1999. Retention of trees at final harvest - evaluation of a conservation technique using epiphytic bryophyte and lichen transplants. Biological Conservation **90**: 133-142.
Hedenås H. 2002. Epiphytic lichens on *Populus tremula*: Implications for conservation. Avhandling. Umeå Universitet, Umeå.
Hedenås H & Ericson L. 2000. Epiphytic macrolichens as conservation indicators: successional sequence in *Populus tremula* stands. Biological conservation **93**: 43-53.
Hedenås H & Ericson L. 2002. The importance of habitat quality for conservation of epiphytic macrolichens in *Populus tremula* stands: forest vs. agriculture stands. I: Epiphytic lichens on *Populus tremula*: Implications for conservation. Avhandling. Umeå Universitet, Umeå.
Hedenås H & Ericsson L. 2003. Responses of epipfytic lichens on *Populus tremula* in a selective cutting experiment. Ecological Applications **13**: 1124-1134.
Hedenås H & Ericsson L. 2004. Aspen lichens in agricultural and forest landscapes: the importance of habitat quality. Ecography **27**: 521-531.
Hedenås H & Hedström P. 2007. Conservation of epiphytic lichens: Significance of remnant aspen (*Populus tremula*) trees in clear-cuts. Biological Conservation **135**: 388-395.
Honegger R. 1993. Developmental biology of lichens. New Phytologist **125**: 659-677.
Honegger R. 2008a. Morphogenesis. I: Nash T (red.). Lichen Biology, ss. 69-93. Cambridge University Press, Cambridge.
Honegger R. 2008b. Mycobionts. I: Nash T (red.). Lichen Biology, ss. 27-39. Cambridge University Press, Cambridge.
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.
Jalkanen A. 2001. The probability of moose damage at the stand level in southern Finland. Silvia Fennica 35: 159-168.
Jonsell M, Weslien J & Ehnström B. 1998. Substrate requirements of red-listed saproxylic invertebrates in Sweden. Biodiversity and Conservation **7**: 749-764.
Karström M. 1993. Indikatorarter som biologisk inventeringsmetod. I: Olsson A (red.). Indikatorarter för identifiering av naturskogar i Norrbotten, ss. 19-96. Naturvårdsverket, Solna.
Kuusinen M. 1994a. Epiphytic lichen diversity on *Salix caprea* in old-growth southern and middle boreal forests of Finland. Annales Botanici Fennici 31: 77-92.
Kuusinen M. 1994b. Epiphytic lichen flora and diversity on *Populus tremula* in old-growth and managed forests of southern and middle boreal Finland. Annales Botanici Fennici **31**: 245-260.
Kuusinen M. 1996. Epiphyte flora and diversity on basal trunks of six old-growth forest tree species in southern and middle boreal Finland. Lichenologist **28**: 443-46.
Lag om ändring i skogsvårdslagen (1979:429). (1983). Stockholm. (SFS 1983:427)
Lag om ändring i skogsvårdslagen (1979:429). (1993). Stockholm. (SFS 1993:553)
Lange OL, Kilian E & Ziegler H. 1986. Water vapor uptake and photosynthesis oh lichens: Performance differences in species with green and blue-green algae as phycobionts. Oecologia **71**: 104-110.

Latva-Karjanmaa T, Suvanto L, & Leinonen K. 2006. Sexual reproduction of European aspen (*Populus tremula* L.) at prescribed burned site: The effects of moisture conditions. New Forest **31**: 545-558.

Latva-Karjanmaa T, Suvanto L, Leinonen K & Rita H. 2003. Emergence and survival of *Populus tremula* seedlings under varying moisture conditions. Canadian Journal of Forest Research **33**: 2081-2088.

Lee P, Crites S, Nietfeld M, Van Nguyen H & Stelfox J. Characteristics and origins of deadwood material in aspen-dominated boreal forest. Ecological Applications: **7**: 691-701.

Linder P, Elfving B, Zackrisson O. 1997. Stand structure and successional trends in virgin boreal reserves in Sweden. Forest Ecology and Management **98**: 17-33.

McInnes P, Naiman R, Pastor J & Cohen Y. 1992. Effects of moose browsing on vegetation and litter of the boreal forest, Isle Royale, Michigan, USA. Ecological Society of America **73**: 2059-2075.

Nash T. 2008. Nitrogen, its metabolism and potential contribution to ecosystems. I: Nash T (red.). Lichen Biology, ss. 216-233. Cambridge University Press, Cambridge.

Niklasson M & Granström A. 2000. Numbers and sizes of fire – long-term spatially explicit fire history in a Swedish boreal landscape. Ecology **81**: 1484-1499.

Nitare J. 2000. Signalarter – Indikatorarter på skyddsvärd skog – Flora över kryptogamer. Skogsstyrelsens förlag, Jönköping.

Näslund B-Å. 1986. Simulering av skador och avgång i ungskog och deras betydelse för beståndsutvecklingen. Institutionen för skogsskötsel. Sveriges lantbruksuniversitet. Umeå.

Palmqvist K. 2000. Carbon economy in lichens. New Phytologist **148**: 11-36.

Palmqvist K & Sundberg B. 2000. Light use efficiency of dry matter gain in five macro-lichens: relative impact of microclimate conditions and species-specific traits. Plant, Cell and Environment **23**: 1-14.

Paulsrud P, Rikkinen J & Lindblad P. 2001. Field investigations on cyanobacterial specificity in *Peltigera aphthosa*. New Phytologist **152**: 117-123.

Renhorn K-E, Esseen P-A, Palmqvist K & Sundberg B. 1997. Growth and vitality of epiphytic lichens. I. Responses to microclimate along a forest edge-interior gradient. Oecologica **109**: 1-9.

Schimmel J & Granström A. 1996. Fire severity and vegetation response in the boreal Swedish forest. Ecology **77**: 1436-1450.

Seaward MRD. 2008. Environmental role of lichens. I: Nash T (red.). Lichen Biology, ss. 274-298. Cambridge University Press, Cambridge.

Shepperd W, Rogers P, Burton D & Bartos D. 2006. Ecology, biodiversity, management, and restoration of aspen in the Sierra Nevada. United States Department of Agriculture. Forest service. Rocky Mountain Research Station.

Skogsstyrelsen. 1995. Aktionsplan för biologisk mångfald och uthålligt skogsbruk. Skogsstyrelsen. Jönköping.

Skogsstyrelsen. 2000. Aktionsplan för biologisk mångfald och uthålligt skogsbruk Jönköping – Kronoberg. Skogsstyrelsen.

Sundberg B, Näsholm T & Palmqvist K. 2001. The effect of nitrogen on growth and key thallus components in the two tripartite lichens, *Nephroma arcticum* and *Peltigera aphthosa*. Plant, Cell and Environment **24**: 517-527.

Suvanto L & Latva-Karjanmaa T. 2005. Clone identification and clonal structure of the European aspen (*Populus tremula*). Molecular Ecology **14**: 2851-2860.

Turner M, Romme W, Reed R & Tuskan G. 2003. Post-fire aspen seedling recruitment across the Yellowstone (USA) Landscape. Landscape Ecology **18:** 127–140.

Wikars L-O & Hedenås H. 2010. Åtgärdsprogram för hotade arter på asp i Norrland 2010-2014. Naturvårdsverket.
Zackrisson O. 1977. Influence of forest fires on the north Swedish boreal forest. Oikos **29**: 22-32.