



Långsiktiga trender för epifytiska lavar i en trädklädd betesmark på Gotland

Fanny Olsson

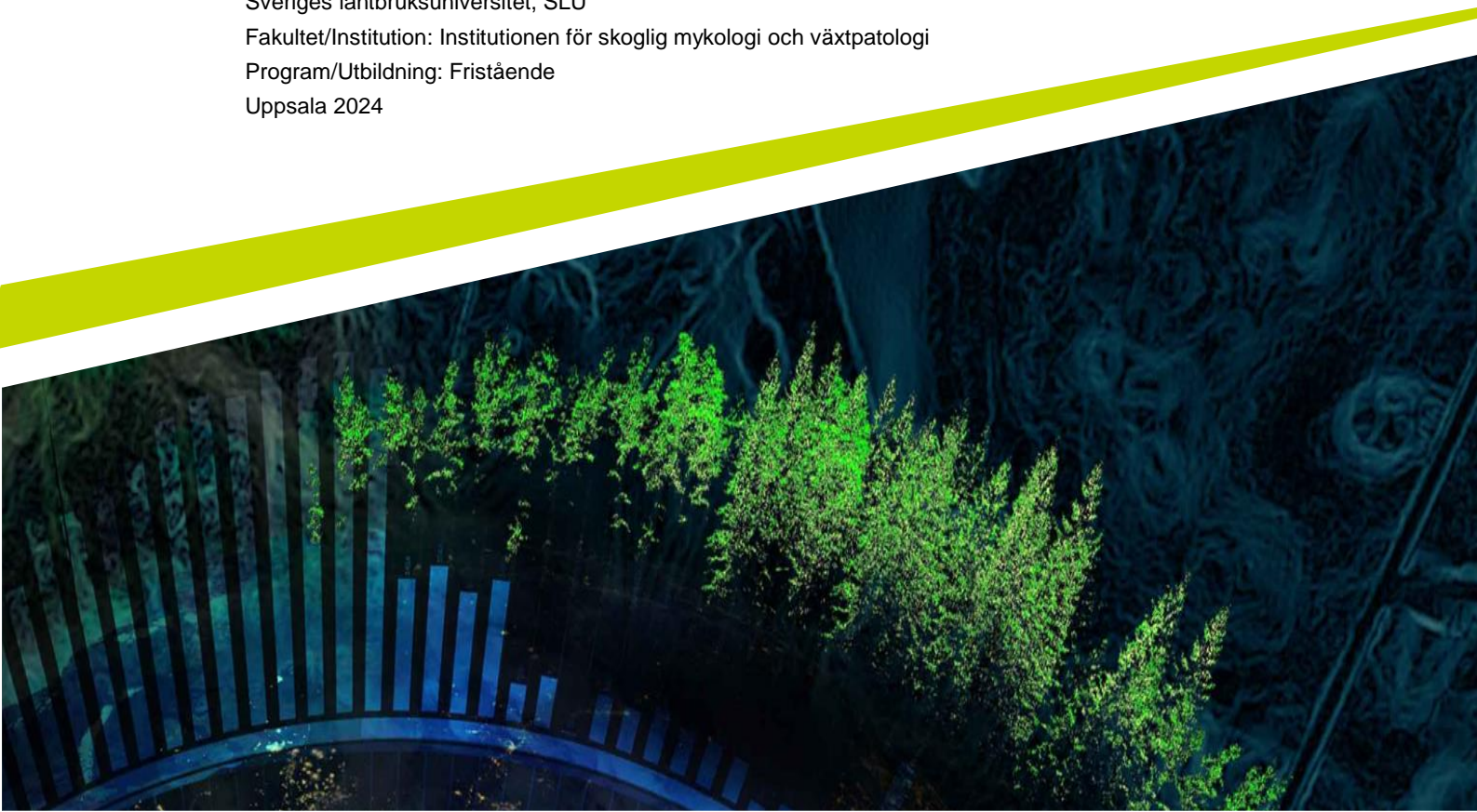
Examensarbete/Självständigt arbete • 15 hp

Sveriges lantbruksuniversitet, SLU

Fakultet/Institution: Institutionen för skoglig mykologi och växtpatologi

Program/Utbildning: Fristående

Uppsala 2024



Långsiktiga trender för epifytiska lavar i en trädklädd betesmark på Gotland

Long-term trends for epiphytic lichens in a wooded meadow on Gotland

Fanny Olsson

Handledare: Mari Jönsson, Sveriges Lantbruksuniversitet, Artdatabanken
Bitr. handledare: Göran Thor, Sveriges Lantbruksuniversitet, Institution för Ekologi
Examinator: Anders Dahlberg, Sveriges Lantbruksuniversitet, Institutionen för skoglig mykologi och växtpatologi

Omfattning: 15 hp
Nivå och fördjupning: Grundnivå, G2E
Kurstitel: Självständigt arbete i Biologi
Kurskod: EX0894
Program/utbildning: Fristående
Kursansvarig inst.: Institutionen för Vatten och Miljö
Utgivningsort: Uppsala
Utgivningsår: 2024
Upphovsrätt: Alla bilder används med upphovspersonens tillstånd.

Nyckelord: Artrikedom, almsjuka, akskottssjuka, hävdad gräsmark, biologiskmångfald, igenväxning, bladlav, busklav, skorplav, ädellöv, änge

Sveriges lantbruksuniversitet

Fakultet: Naturresurser och jordbruk

Institution: Institutionen för skoglig mykologi och växtpatologi

Sammanfattning

Under våren 2024 utfördes en inventering av 20 utvalda epifytiska lavararter i en trädklädd betesmark på mellersta Gotland. Studieområdet är 5,3 ha stort och har en lång kontinuitet av gamla ädellövträd. Syftet var (1) att genomföra en inventering av 20 utvalda epifytiska lavar på 52 träd av varierande trädslag och karaktär och jämföra den med tidigare likvärdiga inventeringar som gjorts på lokalen 1989 och 2015, (2) att få en förståelse för olika trädslags värde som habitat och hur deras omkrets påverkar deras värde som habitat, (3) att få en förståelse för varför eventuella förändringar bland dessa epifytiska lavar har skett. Metoden följde den för de två tidigare inventeringarna där enbart förekomst/icke-förekomst av en art noterades på varje träd. Totalt 16 av de 20 utvalda arterna återfanns vid inventeringen. Analys med generaliserade linjära modeller för enskilda arters förekomst respektive artrikedom på träden i relation till år, trädets omkrets och trädslag genomfördes. Dessa analyser visar att majoriteten av de studerade arterna har minskat inom studieområdet, att artrikedomen var högre på ask *Fraxinus excelsior*, och lundalm *Ulmus minor*, jämfört med ek *Quercus robur* och att artrikedomen ökade med trädets omkrets. Spridningsstrategi kunde inte kopplas till minskningen; dock indikerar den beskrivande statistiken att arter med främst sexuell spridning minskade mer än arter med främst asexuell spridning mellan 1989 års inventering och 2015. Den beskrivande statistiken indikerar också att arter som är kända för att främst vara associerade med alm, och tidigare främst funnits på lundalm i studieområdet, nu verkar vara mer frekventa på ek och ask.

Nyckelord: Artrikedom, almsjuka, akskottssjuka, hävdad gräsmark, biologiskmångfald, igenväxning, bladlav, busklav, skorplav, ädellöv, änge

Abstract

In spring 2024, an inventory of 20 selected epiphytic lichen species was carried out in a wooded meadow in central Gotland. The study area is 5.3 ha in size and has a long continuity of old broadleaf trees. The aim was (1) to conducting an inventory of 20 epiphytic lichens on 52 trees of varying species and character along a transect line and compare it with previous equivalent inventories made on the site in 1989 and 2015 (2) to gain an understanding of the habitat value of different tree species and how their circumference affects their habitat value (3) to gain an understanding of why possible changes among the epiphytic lichens have occurred. The methodology followed that of the two previous inventories where only presence/non-presence of a species was recorded on each tree. A total 16 of the 20 selected species were found during the inventory. Analyses with generalised linear models for the occurrence and richness of individual species on the trees in relation to year, tree circumference and tree species were carried out. These analyses show that the majority of the studied species have declined in the study area, that species richness was higher on ash *Fraxinus excelsior* and elm *Ulmus minor*, compared to oak *Quercus robur*, and that species richness increased with tree girth. Dispersal strategy could not be linked to the decline, but the descriptive statistics indicate that species with mainly sexual dispersal declined more than species with mainly asexual dispersal between the 1989 inventory and 2015. The descriptive statistics also indicate that species known to

be mainly associated with elm, and previously mainly found on elm in the study area, now seem to be more frequent on oak and ash.

Keywords: Species richness, Dutch elm disease, ash dieback, semi-natural grassland, biodiversity, overgrowth, foliose lichens, fruticose lichens, crustose lichens, broad leaf trees

Innehållsförteckning

Tabellförteckning	7
1. Inledning	9
1.1 Vad är en lav?	9
1.1.1 Mykobionterna	10
1.1.2 Fotobionterna.....	10
1.2 Lavsymbiosens biologi, fysiologi och ekologi	11
1.2.1 Morfologi	11
1.2.2 Vatten, näring och ekosystemet.....	11
1.2.3 Spridning.....	12
1.3 Förändringar, störningar och stressfaktorer	13
1.3.1 Habitatet.....	13
1.3.2 Ljus och temperatur	13
1.3.3 Luftföroreningar.....	14
1.4 Lavar i miljöövervakningssyfte och de funktionella egenskaperna.....	14
1.5 Rödlistade arter och de gamla grova lövträden.....	15
1.5.1 Ek 16	
1.5.2 Alm.....	16
1.5.3 Ask.....	17
1.5.4 Alm och ask på Gotland.....	17
1.6 Hotet mot trädklädda betesmarker och ängar med lång trädkontinuitet	18
1.7 Gotlands miljö, klimat och kultur kring naturtypen	19
1.8 Syfte.....	21
1.9 Frågeställningar	21
2. Metod	23
2.1 Studieområdet.....	23
2.2 Inventerade arter under våren 2024.....	25
2.3 Lavinventeringen.....	25
2.4 Dataanalys	29
2.4.1 Beskrivande statistik	29
2.4.2 Analys av enskilda lavarters förekomst på träden.....	29
2.4.3 Analys av artrikedomen lavar på träden.....	30
3. Resultat.....	31

3.1	Den beskrivande statistiken	31
3.2	Analys av enskilda arter och artrikedom	35
4.	Diskussion.....	38
4.1	Artsammansättningen har förändrats	38
4.2	Igenväxningens påverkan	39
4.3	Vad säger förändringarna i artsammansättning?	39
4.4	Trädslagets betydelse	40
4.5	Omkretsens betydelse	41
4.6	Spridningsstrategier, eutrofering och luftföroreningar	42
4.7	Metoddiskussion	42
	4.7.1 Inläsning och informationsinsamling	42
	4.7.2 Inventering	43
	4.7.3 Databearbetning	43
5.	Slutsatser.....	44
	Referenser	45
	Tack	55

Tabellförteckning

Tabell 1 Fokuserter med status på den Svenska rödlistan, några av deras funktionella egenskaper där behov/känslighet av/för ljus, vatten och eutrofering är beskrivet utefter en skala från 1 till 5 där 1 är mycket känslig/litet behov och 5 är okänslig/ stort behov. I tabellen finns också habitat- och substratpreferenser. Informationen är sammanställd från Hultengren et al. (1991), Nimis (2024) SLU Artdatabanken (u.å.) och Association française de Lichénologie (u.å.) om ingenting annat anges.....	27
Tabell 2 Antalet totala förekomster vid de tre inventeringstillfällena, antalet arter som hittades och antalet träd som var med vid inventeringarna. Dessutom visas artrikedomen per träd, samt medelvärde för omkretsen i cm på de inventerade träden.....	31
Tabell 3 Procent (%) av de 52 inventerade träden på vilka lavarerna förekom vid de tre inventeringstillfällena. De 12 arter som ingick i regressionsanalysen är markerade i grått.....	32
Tabell 4 Procent (%) av förekomsten av de lavararter som är signifikant associerade med <i>Ulmus</i> (Thor et al. 2010), fördelat på de tre träslagerna lundalm <i>Ulmus minor</i> , ask <i>Fraxinus excelsior</i> och ek <i>Quercus robur</i> under de tre inventeringsåren 1989, 2015 och 2024. Trogenhetsvärdet är taget från Thor et al. (2010) där ett värde över 20 indikerar en "betydelsefull" trogenhet till <i>Ulmus</i>	32
Tabell 5 Medelomkrets i cm, medel artrikedomen utifrån de utvalda lavarerna på de tre olika trädslagen lundalm <i>Ulmus minor</i> , ask <i>Fraxinus excelsior</i> , och ek <i>Quercus robur</i> . Längst ner i tabellen syns förändringarna i fördelning av förekomsterna över de olika trädslagen.....	34
Tabell 6 Förändringarna i förekomst för arter som oftast återfinns i välbelysta habitat (Välbelysta) och förändringarna i förekomst hos de arter med en bredare habitatpreferens när det kommer till ljustillgång (Skuggiga och välbelysta). ...	34
Tabell 7 Förändringar i förekomst av arter som är känsliga för eutrofering och arter som är mer toleranta.....	34
Tabell 8 Förändringar i förekomst av arter som är känsliga för luftföroreningar och arter som är mer toleranta.....	35

1. Inledning

1.1 Vad är en lav?

Att definiera vad en lav är har visat sig vara svårt och att utreda gruppens taxonomi är ännu svårare. En lav består av flera olika organismer som tillsammans beter sig som om de vore en ensam organism som både funktionellt och morfologiskt liknar en växt (Sanders 2001). Genom lavstudiernas historia har beskrivningen av laven som en symbios mellan en heterotrof svamp som oftast tillhör ascomyceterna, en mykobiont, och en autotrof grönalg och/eller cyanobakterie, en fotobiont, godtagits av de flesta (Lücking et al. 2021). Den här definitionen är dock problematisk på många sätt, bland annat för att den även inkluderar svamp- och algsymbioser som inte bildar en lav och dessutom utelämnar den några av lavens viktiga symbionter (Spribille et al. 2016; Krespach et al. 2020). Dessutom var de flesta överens om att det bara ingick en mykobiont i lavsymbiosen men 2016 visade Spribille et al. att det, åtminstone i en familj, finns ytterligare en mykobiont i lavbålens övre skikt, en jästsvamp som tillhör basidiomyceterna. Det kan också vara så att det ingår flera grönalger i en och samma bål, som i *Ramalina farinacea* (del Campo et al. 2013), medan det i andra arter kan ingå både en grönalg och en cyanobakterie (Nelsen et al. 2020). Dessutom kan det hända att en lav byter ut sin fotobiont mot en annan art (Ertz et al. 2018). För att göra det än mer komplext ingår också flera olika bakterier i laven som bland annat tros hjälpa till med metaboliska produkter, lavens uppbyggnad och med att fästa laven till dess substrat (Goodenough 2020; Spribille et al. 2022).

Lavens vetenskapliga namn bestäms numer av ascomyceten och hittills accepteras den breda definitionen av en lav som en mutualistisk symbios (Lücking et al. 2021). Mutualism definieras här som ett system som inkluderar två eller flera parter där varje part bidrar med något som ökar hela systemets överlevnad och välmående (Bronstein 2009). Det finns dock stöd för att det är svamparna som utnyttjar eller till och med odlar fotobionterna precis som bönder odlar olika grödor (Sanders 2001; Lücking et al. 2009; Lücking et al. 2021). Hur partnerselektionen, eller då val av gröda, går till är fortfarande oklart men det verkar vara ekologiska

förhållanden och tillgängligheten som styr och kan tvinga fram det symbiotiska förhållandet (del Campo et al. 2013; Hom & Murray 2014; Ellis et al. 2021).

En mer precis definition läggs fram av Lücking et al. (2021) där en lav beskrivs som:

”En stabil självförsörjande association av en svamp eller svamplik organism, den primära mykobionten, och en morfologisk odifferentierad encellig eller fintrådig alg och/eller cyanobakterie, den primära (och sekundära) fotobionten, tillsammans med element av ett obligat associerat mikrobiom av svamp och bakterier. Fenotypen av mykobionten i sitt lavtillstånd fungerar typiskt som ett växthus runt fotobionten. Egenskaperna hos symbiosen visar därför mekaniskt, fysiologiskt och evolutionärt upp analogier med jordbruk.”

Den här symbiosen är ett långsamväxande system som kan bli upp till 9000 år gammalt om det får växa ostört, de dominerar ca 12 % av jordens terrestra ekosystem och går att hitta från de tropiska skogarna till de mest extrema av jordens biotoper (Goodenough 2020).

1.1.1 Mykobionterna

Ascomycota är det största och mest mångsidiga fylumet i svampriket med omkring 110 000 beskrivna arter och återfinns världen över, även i de mest extrema miljöerna (Wijayawardene et al. 2021). Wijayawardene et al. (2021) skriver att det bland annat finns arter som anpassat sig till höga salthalter, miljöer nästan helt utan ljus, näringsfattiga miljöer, miljöer med extrema pH-värden och miljöer med extrema temperaturer. De fortsätter att skriva att över 19 000 arter inom Ascomycota har en lavbildande förmåga och tillsammans utgör de majoriteten av alla lavar. De är uppdelade i nästan 1 000 olika släkten som sträcker sig över 115 olika familjer i 39 olika klasser och en del av dessa släkten inkluderar både lavbildande arter och arter med annan biologi (Divakar et al. 2015; Lücking et al. 2017). Antalet accepterade lavararter år 2017 var 19 387 st., där endast 172 arter var lavar med en dominant mykobiont från Basidiomycota (Lücking et al. 2017).

1.1.2 Fotobionterna

Det finns många studier som visar att lavens respons på biotiska och abiotiska faktorer och därmed lavens överlevnadsförmåga, till viss del kan förklaras av dess fotobiont (Honegger 1993; Máguas et al. 1995; Hauck 2010; Johansson et al. 2012a; Matos et al. 2015; Ertz et al. 2018; Phinney et al. 2019). Lavarnas olika fotobionter har dock visat sig svåra att studera då de ofta är encelliga strukturer med för det mesta okänd sexuell reproduktionsförmåga (Sanders & Masumoto 2021).

Vilka typer av fotobionter som ingår i laven spelar också en stor roll för lavens reaktion på förändringar i till exempel hydrologi (Pardow et al. 2010; Phinney et al. 2019). Vi kan bland annat se att lavar med trentepohlioida fotobionter föredrar varma och skyddade klimat medan de med trebouxioida fotobionter inte är lika

nischade (Phinney et al. 2019), något som skulle kunna vara en förklaring till att lavar med trentepohlioida fotobionter är mer hotade än andra lavar (Manzitto-Tripp et al. 2022).

Lavens alla olika fotobionter utgör en parafyletisk grupp av organismer som till och med sträcker sig över olika riken då grönalgerna tillhör eukaryoterna och cyanobakterierna tillhör prokaryoterna (Leliaert et al. 2012; Hillis et al. 2020). Tillsammans utgör de en enorm grupp med komplexa släktskap som i många fall är mycket avlägsna (Sanders & Masumoto 2021), vilket gör att det fortfarande är lite av ett mysterium hur så vitt skilda arter och släkten alla lyckats utveckla förmågan att ingå i en lavsymbios.

1.2 Lavsymbiosens biologi, fysiologi och ekologi

1.2.1 Morfologi

Lavar har en extremt variabel morfologi och kan variera från en mm stora till hela tio meter långa (Asplund & Wardle 2017) men kan delas upp i tre huvudgrupper baserat på morfologin: skorplavar, bladlavar och busklavar. Skorplavarna växer tätt emot och ibland in i sina substrat, vissa har en näst intill osynlig bål medan andra har en större biomassa. Bladlavar liknar till utseendet, som namnet antyder blad och sitter hårt till löst fast i substratet. Busklavarna har en tredimensionell struktur som sticker ut eller hänger från underlaget och de liknar ofta en buske eller ett träd i miniatyr med många olika förgreningsmönster.

1.2.2 Vatten, näring och ekosystemet

En stor fysiologisk skillnad mellan lavar och andra biotrofiska svampar, utgörs av att i de flesta fall kan den fotoautotrofiska partnern till de icke-lavbildande biotrofiska svamparna reglera sin hydrologi medan majoriteten av lavar är poikilohydriska (Honegger 1993). Laven förlorar vatten när den torkar ut och sedan läcker de ut en stor mängd av sina lösta ämnen när de åter igen blir uppblötta (Dudley & Lechowicz 1987). De kan torka ihop nästan helt och gå in i ett slags viloläge för att sedan åter hämta sig snabbt när vatten blir tillgängligt igen. De lösta ämnena, näringsämnena, tar lavarna upp direkt från luften och vattnet som kommer i kontakt med dem och de ca 10 % som är associerade med cyanobakterier kan dessutom fixera kväve (Asplund & Wardle 2017).

Genom jonutbyte kan lavarna också absorbera metaller (Kuldeep et al. 2015). Vissa av de sekundära metaboliterna lavarna kan producera, lavsubstanserna, har en förmåga att hindra upptaget av vissa metaller, vilket många andra arter utan den sekundära metaboliten lätt absorberar i giftiga mängder (Hauck et al. 2009).

Genom att lavarna absorberar näringsämnen från luften och regnvatten bidrar de till den biokemiska cykeln då dessa näringsämnen till stor del hade läckt ut i grundvatten och hav om de inte hade tagits upp av lavarna (Kuldeep et al. 2015). Andra lavar bidrar genom ekosystemtjänster som att förhindra erosion genom att bilda stora mattor som håller kvar jord och sand (Chamizo et al. 2009). Dessutom kan lavarna utgöra skydd och/eller mat för en mängd olika ryggradslösa djur (Pettersson et al. 1995; Asplund et al. 2010).

För ekosystemet som lavarna lever i kan de alltså betraktas som ekosystemingenjörer (Jones et al. 1997) då de inte bara förhindrar erosion och är en viktig del i näringscykeln utan också bidrar till jordbildning. De är bland de tidigaste kolonisatörerna på nybildade landmassor där de vittrar sönder sten som sedan kan bilda jord där näringsämnen tillgängliggörs för andra organismer (Jie & Blume 2002; Asplund & Wardle 2017; Begon & Townsend 2021).

1.2.3 Spridning

Majoriteten av de dominerande lavbildande svamparna förökar sig sexuellt genom att producera och släppa iväg sporer som sprids med vinden, med hjälp av regndroppar eller via ryggradslösa djur (Ahmadjian 1993). Sporererna måste sedan hitta lämpliga symbionter att på nytt bilda en lav med (Ahmadjian 1993; Honegger 1993; Nash 2008). Lavar kan också sprida sig asexuellt på flera olika sätt t.ex. med s.k. soredier och isidier. De här spridningsenheterna är uppbyggda av flera av lavens symbionter och kan därför börja bilda en ny lavbål så fort de landat på ett lämpligt substrat (Ahmadjian 1993; Honegger 1993).

För att lavarna ska kunna sprida sig krävs det att deras utbredning inte är allt för fragmenterad eftersom en fragmenterad utbredning minskar chanserna för att arten ska kunna åter- eller nykolonisera lämpliga lokaler (Johansson et al. 2012b; Sandström et al. 2015). Kärlväxternas spridningsförmåga och -strategi är starkt kopplat till storleken på deras frön. Pionjärerna har små frön som kan sprida sig längre sträckor och gror snabbt vilket gör dem till utmärkta kolonisatörer eftersom de också ofta har breda nischer, de är så kallade generalister (Begon & Townsend 2021). I Begon & Townsend (2021) kan vi läsa vidare att sekundärarterna däremot har större och tyngre frön, eller spridningsenheter, som inte sprids lika snabbt eller långt och ofta har en smalare nisch. De här sambanden återfinns också bland lavarna och deras spridningsenheter, dock är deras spridning starkt begränsad av tillgången på koloniserbara ytor (Tibell 1994; Hanski 1999; Snäll et al. 2003; Johansson et al. 2012b). Så för en lyckad spridning ska det finnas en ledig yta på den delen av trädstammen med ett för arten gynnsamt mikroklimat, tillräckligt nära spridningskällan att arten kan ta sig hela sträckan dit.

1.3 Förändringar, störningar och stressfaktorer

Hot som habitatens fragmentering och överexploatering, luftföroreningar och klimatförändringar påverkar den biologiska mångfalden över hela jorden och så är även fallet bland lavarna (Kuldeep et al. 2015).

1.3.1 Habitatet

Största hotet mot rödlistade arter, över alla organismgrupper inklusive lavarna, i jordbrukslandskapet är med stor marginal igenväxning, följt av igenplantering och intensifiering av jordbruk (Sandström et al. 2015). Ett stort problem för såväl lavar som andra organismer, är också den näringsbelastning industrierna, jordbruket och andra källor till förbränning av fossila bränslen för med sig (Sandström et al. 2015; Begon & Townsend 2021). När det flyttar in fler och fler kvävegynnade lavararter och växter i de tidigare mer näringsfattiga habitaterna, som förvisso enligt vissa studier kan höja ett områdes artrikedom (Pinho et al. 2012), blir de mer känsliga arterna också tvungna att konkurrera om utrymme. Samtidigt kan de försvagas av de förhöjda kvävenivåerna, förändringarna i luftfuktighet och ljusexponering och har svårare att sprida sig (Löbel et al. 2006; Pisani et al. 2007; Hauck 2010; Johansson et al. 2012a; b; Pakeman et al. 2022; Choudhary & Nayak 2023). En konsekvens av detta blir att även insekter och fåglar påverkas negativt (Sandström et al. 2015), vilket då kan påverka de epifytiska lavarnas spridningsförmåga ytterligare (Ahmadjian 1993).

1.3.2 Ljus, vatten och temperatur

Vissa arter påverkas negativt av förhöjda temperaturer och vissa påverkas negativt av skuggning (Pisani et al. 2007; Kuldeep et al. 2015; Meyer et al. 2023). Men Löbel et al. (2006) visar på att de epifytiska lavarna artrikedomen påverkas positivt av solexponering. När en öppen eller delvis öppen naturtyp börjar växa igen förändras klimatet i området. Ju tätare det blir desto högre blir luftfuktigheten, temperaturen sjunker när området blir mer skuggigt och dessutom minskar vindexponeringen (Renhorn et al. 1996). Trots att lavarna är poikilohydriska och därmed väl anpassade för fluktuationer i vattentillgång, så bör de vara känsliga för sådana här långvariga förändringar i vattentillgång. Lavarnas vattenbehov och vattenhållande förmåga är starkt kopplat till både artens morfologi och typ av fotobiont (Pardow et al. 2010; Phinney et al. 2019). En hög vattenhållande förmåga är kopplat till en tjockare bål, dessa lavars främsta vattenkälla är dagg medan de med tunnare bål fräst tar vatten direkt ur luften (Gauslaa 2014). Tillsammans är det här troligen anledningarna till att de epifytiska lavarnas artrikedom sjunker när ängar och betesmarker växer igen (Leppik & Jüriado 2008; Jönsson et al. 2011).

1.3.3 Luftföroreningar

Eftersom lavar saknar förmåga att filtrera och begränsa sitt upptag av näringsämnen som mineraler och metaller (Hyvärinen & Crittenden 1998; Hauck 2010) är de mer känsliga för luftförorenande ämnen än kärlväxterna (Nash & Gries 1991; Weldon & Grandin 2021). Trots att halterna av luftburet svavel och en del former av kväve har gått ned de senaste decennierna (McDuffie et al. 2020) har de lavararter som är känsliga för dessa ämnen svårt att återhämta sig (Weldon & Grandin 2021). Weldon och Grandin (2021) menar att det troligen är en följd av att artpoolerna har utarmats i hela regioner och att dessa lavar många gånger har en begränsad spridningsförmåga. Det är dessutom inte bara lavbålen som kan påverkas negativt av föroreningarna, även sporens grobarhet påverkas negativt vilket gör att lavar får svårare att sprida sig och etablera sig (Ahmadjian 1993).

Det är inte alla lavar som är känsliga för höga halter luftförorenande ämnen, vissa arter gynnas av höga kvävenivåer medan andra inte verkar påverkas nämnvärt av till exempel olika sulfater (Hauck et al. 2008; Hauck 2010).

1.4 Lavar i miljöövervakningssyfte och de funktionella egenskaperna

Det finns många olika egenskaper hos lavar som kan vara värda att studera i miljöövervakningssyfte och i dagsläget fokuseras det mer och mer på deras funktionella egenskaper (Violle et al. 2007; Pinho et al. 2012; Benítez et al. 2018; Wan & Ellis 2019; Ellis et al. 2021). Dessa kan definieras som morfologiska, fysiologiska och fenologiska egenskaper vilka direkt eller indirekt påverkar organismens reproduktion, etableringsförmåga, tillväxt och överlevnad (Violle et al. 2007). De här egenskaperna inkluderar bland annat bålens morfologi och anatomi som till exempel är kopplat till vattenupptag och vattenförlust (Büdel & Scheidegger 2008). De inkluderar även typ av fotobiont som bland annat kan relateras till ljus, temperatur och vattenbehov för fotosyntes och cellandning (Matos et al. 2015; Phinney et al. 2019; Meyer et al. 2023). Även artens reproduktionsstrategi som påverkar spridningsförmåga och etablering räknas till de funktionella egenskaperna (Pinho et al. 2012).

Lavarnas funktionella egenskaper gör att de lämpar sig väl som bioindikatorer över miljöförändringar i både tid och rum (Nash & Gries 1991; van Herk et al. 2002; Hauck et al. 2008; Pardow et al. 2010; Pinho et al. 2011, 2012; Kuldeep et al. 2015; Matos et al. 2015; Benítez et al. 2018; Ellis et al. 2021; Choudhary & Nayak 2023). Men det kan vara en utmaning att försöka avgöra hur relevanta olika egenskaper och reaktioner kan vara i relation till observerade trender eftersom en egenskap eller reaktion kan variera som svar på flera olika faktorer. Till exempel kan växtformen ha att göra med lavens vattenupptagningsförmåga (Wan & Ellis

2019) men den kan också bero på succession och konkurrens (John 1992). van Herk et al. (2002) visar att ett epifytiskt lavsamhälle som verkar vara påverkat av luftföroreningar kan vara mer beroende av förändringar i barkens pH än de förorenande ämnena i sig. Det finns också motstridiga resultat för hur väl känsliga arter återhämtar sig efter att luftföroreningar har gått ner där till exempel Kuldeep et al. (2015) visar på god återhämtning medan Weldon & Grandin (2021) visar på en sämre återhämtning. Därför är det viktigt att se till de individuella variationerna inom en art när vi försöker att förklara ett lavsamhälles respons på förändringar både i mikroklimat och makroklimatet.

1.5 Rödlistade arter och de gamla grova lövträden

Eftersom de epifytiska lavarna lever på trädstammar och (för de flesta) så är alla andra habitat olämpliga, kan trädstammarna ses som öar eller ”patches” av tillgängliga habitat. I metapopulationsteorin så antas populationsstorleken öka i takt med att dessa ”patches” ökar i storlek, vilket i sin tur skulle kunna leda till en lägre risk för att en art ska dö ut från ett område (Hanski 1999). För lavarnas del skulle detta samband kunna förklaras med att det helt enkelt finns en större träffyta för deras spridningsenheter. Större omkrets, högre ålder och träslag är kopplat till en större artrikedom bland lavarna (Johansson et al. 2007; Thor et al. 2010). Att de större träden ofta är värd för många arter kan, förutom själva arealen, bero på att de faktiskt funnits tillgängliga under en längre tid, då träd med större omkrets och där med större yta kan antas vara äldre än smalare träd. Lavarna har då haft längre tid på sig att spridas till dessa träd och sen etablera sig där (Snäll et al. 2003). För att lavarna ska kunna spridas behövs dessutom konnektiviteten, det behövs flera träd med lämplig bark, solexponering etc. inom rimliga avstånd (Snäll et al. 2003).

Det är inte bara tillgängligheten och storleken på träden som har betydelse. Löbel et al. (2006) visar att jämte trädens brösthöjdsdiameter är det barkens pH som spelar störst roll för den epifytiska artrikedomen, där lavarnas artrikedom påverkas negativt av bark med lågt pH. Barkens pH-värde är bland annat kopplat till vilken art trädet tillhör (Kricke 2002). Stammens ljusexponering har även den en stor betydelse om än inte lika stor som pH och omkrets (Löbel et al. 2006).

Det är många som har visat på att de grova solbelysta lövträden, främst ek *Quercus robur*, alm *Ulmus* sp. och ask *Fraxinus excelsior*, är särskilt viktiga för många rödlistade organismer, inklusive lavarna (Gustafsson et al. 1992; Leppik & Jürriado 2008; Thor et al. 2010; Sandström et al. 2015). Men det är alltså troligt att det är mer än bara ålder, storlek och träslag som har en inverkan för de mer ovanliga arterna (Snäll et al. 2003; Löbel et al. 2006; Petersen et al. 2017).

1.5.1 Ek

I Europa utgör ek en viktig värdart för många artgrupper (Niklasson & Nilsson 2005). Ekarter erbjuder många olika mikroklimat och de kan bli mycket gamla och grova, det här är troliga anledningar till att de är en mycket viktig värdart för en mängd arter från många olika organismgrupper (Sundberg et al. 2019). För nära 900 arter är ek en viktig värd, av dessa är nästan 300 rödlistade och fler än 350 arter är specialiserade på ek (Sundberg et al. 2019).

1.5.2 Alm

I Sverige finns tre olika arter av alm, skogsalm *Ulmus glabra*, lundalm *U. minor* och vresalm *U. laevis*, alla tre är sydliga ädellövträd som växer på näringsrika jordar (Sundberg et al. 2019). Till almarna är 258 arter starkt kopplade, av dessa är 134 rödlistade (Artdatabanken 2020) och ytterligare nära 700 arter antingen nyttjar alm eller har arten som värd (Sundberg et al. 2019). Av dessa arter är det 38 olika lavar som främst växer på alm eftersom den har en så gynnsam barkkemi med högt pH (Sundberg et al. 2019).

Arter som är knutna till alm riskerar att minska när träden dör av almsjukan (Sandström et al. 2015). När vi tittar på ökningen som sker av rödlistning av arter kopplade till alm, blir detta samutdöende uppenbart (Jönsson & Thor 2012; Sundberg et al. 2019; Artdatabanken 2020). Jacobs et al. (2004) skriver att svampen *Ophiostoma novo-ulmi* som tillsammans med dess släkting *O. ulmi* orsakar almsjukan, har dödat miljarder av almar under de senaste 100 åren sedan sjukdomen först kom till Europa, vilket uppgår till ca 95 % av hela Europas bestånd (Stenlid 2020).

Försök att hejda sjukdomens spridning har gjorts på flera platser i världen bland annat i Malmö (Menkis et al. 2015; Sandström et al. 2015; Santini & Faccoli 2015). Där har de tagit ned och bränt angripna träd men det har visat sig vara svårt eller omöjligt att hejda spridningen (Sandström et al. 2015). Det har tagits fram resistent almsorter men det är fortfarande oklart om de kan ersätta våra inhemska almar (Domínguez et al. 2022). De sorter som Domínguez et al. (2022) skriver om är inte olika arter av *Ulmus* utan resistent genotyper av *U. minor* vilket är viktigt då trots att två trädslag tillhör samma släkt betyder det inte nödvändigtvis att de ena trädets följetarter kommer trivas hos det andra trädet. Till exempel gjordes en studie på den inhemska *Quercus robur* som inte är sjukdomsdrabbad men potentiellt sett står inför andra problem med utdöende och samutdöenden, kopplade till klimatförändringarna (Gustafsson et al. 2023). Studien visade att den för Sverige icke-inhemska *Q. rubra* inte hyser en liknande mångfald av epifytiska lavar och mossor som *Q. robur*, när arterna får växa under liknade förhållanden i Sverige. Liknande studier med *Castanea* sp. har också visat att en annan art inom släktet inte kommer kunna ersätta en utdöende släkting som värdträd (González-Montelongo & Pérez-Vargas 2021). I båda dessa studier läggs det fram att det kan vara värdefullt

att införa de nya trädslagen ändå eftersom de kan hysa andra arter än de inhemska träden och på så sätt kan den biologiska mångfalden ändå ökas. Att införa en helt ny art kan dock föra med sig en rad andra problem, därför är det mer lämpligt att ta fram resistent genotyper av de inhemska arterna eller hitta ett annat inhemskt trädslag som kan ersätta de utdöende värdträden.

1.5.3 Ask

Även ask är ett mycket viktigt värdträd för många arter. Det finns drygt 200 arter, varav 94 är rödlistade som är starkt kopplade till ask, dessutom finns det ytterligare 350 arter som använder sig av asken på ett eller annat sätt (Sundberg et al. 2019).

Askskottssjukan orsakas av svampen *Hymenoscyphus pseudoalbidus*, den kom till Europa i början av 1990-talet och sprider sig nu genom hela askens utbredningsområde (Gross et al. 2014). Sjukdomen som spridit sig i Sverige sedan början av 2000-talet har en mer osäker effekt än almsjukan eftersom askskottssjukan i jämförelse inte har lika snabbt sjukdomsförlopp (Sandström et al. 2015). Angreppen kan också variera i styrka mellan olika år och dessutom finns det en viss resistens hos askarna och en del verkar kunna återhämta sig efter ett angrepp (Sandström et al. 2015).

Sedan askskottssjukan kom till Sverige har asken minskat i antal så pass mycket att den 2010 blev inkluderade på den svenska rödlistan med statusen VU – Sårbar (Gärdenfors 2010). 2015 fick asken den mer allvarliga klassningen EN – Starkt hotad (Artdatabanken 2015) eftersom tillståndet hade försämrats och i dagsläget är den fortfarande klassad som EN (Artdatabanken 2020).

Askskottssjukan hotar inte bara trädet den har infekterat utan som för almen och dess följetarter kan också askskottssjukan orsaka kaskadeffekter på hela ekosystem (Jönsson & Thor 2012).

1.5.4 Alm och ask på Gotland

Enligt Skogsstyrelsen (2019) utgör ask och alm (främst lundalm) nästan 70 % av Gotlands äldre trädbestånd vilket utgör en signifikant andel av hela Sveriges population av arterna. Gotland huserar 17 % av landets gamla almar och 24 % av landets gamla askar (Skogsstyrelsen 2019). Dessutom är det troligen så att Gotlands almar utgör den sista kvarvarande hållbara populationen av alm i hela Europa (Menkis et al. 2015; Skogsstyrelsen 2019). Eftersom en så stor del av Gotlands äldre lövträdsbestånd består av dessa två arter, hotas även de naturtyperna som till stor del utgörs av dessa lövträd, naturtyper som trädklädda betesmarker, lövängar och ängar. Det här är naturtyper som redan är hotade och därför finns med i EU:s habitatdirektiv som Natura 2000-områden och är därför värdefulla biotoper att bevara (Westling et al. 2020).

2005 noterades almsjukan på Gotland för första gången (Menkis et al. 2015) och som ett svar på det startades ett saneringsprogram 2006 som pågår än idag (Stenlid 2020). Dessutom startades det omfattande projektet Life Elmias som pågick mellan 2013 och 2018 och gjorde stora insatser för att begränsa almsjukans spridning på Gotland (Skogsstyrelsen 2019). Projekten har inte lyckats utplåna sjukdomen på ön men det finns klara indikationer om att sjukdomen var under kontroll när Life Elmias avslutades 2018 (Skogsstyrelsen 2019). Från 2006 fram till 2020 har 63 000 av Gotlands ca 2,24 miljon almar avverkats som en del i att hindra sjukdomsspridningen (Stenlid 2020). Stenlids (2020) beräkningar visar på att om saneringsarbetet upphör kommer almar med en diameter över 10 cm vara infekterade eller döda inom 15 år. De klenare träden som då blir kvar kommer troligen också snabbt bli angripna och fungerar dessutom inte som habitat för de värdefulla arterna kopplade till gamla grova almar (Gustafsson et al. 1992; Leppik & Jüriado 2008; Thor et al. 2010; Sandström et al. 2015; Sundberg et al. 2019; Stenlid 2020). Stenlid (2020) skriver vidare att om bekämpningsåtgärderna fortsätter på samma sätt som idag kommer Gotland på långsikt (räknat fram till år 2100) ha kvar en livskraftig population av almar som åtminstone är hälften så grova som dagens almar.

Askskottssjukan upptäcktes på Gotland först 2003 och liksom i resten av sjukdomens utbredningsområde säger de mest pessimistiska uppskattningarna att dödligheten ligger på 71 %, medan de mer optimistiska beräkningarna ligger på 34 % (Jönsson & Thor 2012). Spridningen i Gotlands ängen och trädklädda betesmarker kan dock påverkas av områdets skötsel, där det tyvärr är så att områden med traditionell slätter har en högre sjukdomsfrekvens än områden som enbart betas eller inte längre sköts alls (Jönsson & Thor 2012).

1.6 Hotet mot trädklädda betesmarker och ängar med lång trädkontinuitet

Trädklädda betesmarker och ängar började skapas av människan under järnåldern i Sverige då klimatet blev kallare och människorna behövde skörda och förvara foder till boskapsdjuren att ha under vintern (Ekstam et al. 1988). Den här naturtypen eller åtminstone snarlika naturtyper är dock mycket äldre än så och lär ha funnits i Europa för mer än 10 000 år sedan (Gustavsson 2007). Då skapades den här typen av natur av stora herbivorer men när människan utplånade dessa (Bulte et al. 2006) minskade också gräsmarkerna vilket betyder att de här naturtypernas öde är och har varit beroende av människan i många tusen år (Gustavsson 2007).

De här gräsmarkerna som inte får någon av människan tillsatt gödning och som har en kontinuerlig hävd av slätter och/eller bete utgör habitat för en mängd arter

som inte återfinns i andra naturtyper (Dahlström et al. 2006). Fram till 1800-talet fanns det fortfarande relativt stora areal av den här typen av öppna till halvöppna seminaturliga gräsmarker i Sverige (Dahlström et al. 2006; Gustavsson 2007; Sandström et al. 2015). Under 1800-talet fick vi nya lagar, industrialiseringen påbörjades och nya grödor, handelsgödsel och bekämpningsmedel infördes, vilket påbörjade den drastiska tillbakagången av de här naturtyperna (Dahlström et al. 2006; Gustavsson 2007; Sandström et al. 2015). Den här utvecklingen pågår fortfarande och som exempel skriver Nordberg (2013) att under en tioårsperiod, fram till 2013, så förlorade 18 % av värdefulla gräsmarkerna i deras studie, sina höga naturvärden.

Det är framförallt igenväxningen som hotar den biologiska mångfalden i de trädklädda betesmarkerna och ängarna (Sandström et al. 2015). Som tidigare nämnts så påverkas lavsamhället negativt av denna igenväxning (Leppik & Jüriado 2008; Jönsson et al. 2011; Sandström et al. 2015). Jönsson et al. (2011) visar att artrikedomen bland epifytiska lavar ökar med ett områdes storlek och att kontinuerlig skötsel och historisk krontäckning har en inverkan på de epifytiska lavpopulationernas artsammansättning.

I dagsläget spelar politiken också en avgörande roll för dessa naturtyper och deras biodiversitet. Sandström et al. (2015) skriver förvisso att införande av ersättning för skötsel av ängs- och betesmarker förmodligen har bromsat förlusten av dessa naturtyper. Men de skriver också att strikta definitioner av naturtyper, borttagning av ersättningar och mindre strikta lagar som har skyddat småbiotoper och landskapselement har gjort att de här värdefulla naturtyperna nu kan komma att försvinna i ännu snabbare takt.

1.7 Gotlands miljö, klimat och kultur kring naturtypen

År 1986 ska det ha funnits mer än 4000 ha trädklädda betesmarker och igenväxande ängar på Gotland (Johansson 2000). Enligt ängs- och betesmarksinventeringen som utförts av Jordbruksverket ska det idag finnas runt 1 100 ha trädklädda betesmarker av ängskaraktär, ängar och lövängar på Gotland, vilket är ca 5,3 % av hela Sveriges areal av naturtyperna (Jordbruksverket u.å.b). Med tanke på att Gotlands landmassa bara utgör 0,7 % av Sveriges landmassa innebär det att ön är betydligt ängsrikare än övriga landet. De gotländska trädklädda betesmarkerna och ängarna hyser en värdefull lavflora, där de lavrikaste trädslagen är ask (särskilt hamlad), ek och lundalm (Johansson 1998).

Det finns flera förklaringar till att det finns så mycket bevarad äng på Gotland. Ericson et al. (1976) skriver att en förklaring har varit den rika tillgången på god sommarbetesmark som finns på ön i kombination med svårigheterna med vinterfodringen och den dåliga tillgången på hö. Dessutom är förutsättningar för ängsbruk aningen annorlunda på Gotland än i övriga Sverige då klimatet är torrare

samtidigt som de höga kalkhalterna i marken gör att gräset växer bättre om bara fukten finns (Croneborg 2023). En annan förklaring är att det har funnits en mycket lång tradition och kultur kopplat till ängsmarkerna. I en artikel av Nils Lithberg från 1934 kan vi läsa om kyrkoherden Erik Jovinius som redan år 1667 skrev om de vackra och värdefulla Gotländska ängarna. Dock började det redan under 1700-talet bli tal om dåligt skötta ängar på ön (Croneborg 2023). I Lithbergs artikel beklagar han sig också över att det snart inte fanns några ängar kvar, trots att vetenskapsmän och botaniker var överens om att dessa naturtyper var ytterst värdefulla. Han beskriver att slåttern och ”klappningen” (hamlingen) var sommarens höjdpunkt för alla sockenbor och att ängen var av största betydelse för hela bygden. Lithberg (1934) menar också att ängens anor på Gotland sträcker sig mycket långre tillbaka i tiden än Jovinus beskrivning från 1600-talet, då Lithberg menar att varje större hus från den äldre järnåldern ska ha legat i en löväng. Något som även tas upp av andra författare som menar att de trädbärande gotländska betesmarkerna och ängarna bör ha en minst 1500 årig lång trädkontinuitet (Johansson et al. 2006).

1800-talets skiftesreformer och industrialisering påverkade även Gotland. Under den perioden utfördes också omfattande utdikningar som gav mycket ny åkermark, vilket då innebar att ängarna inte behövde plöjas upp på samma sätt som de gjordes i övriga landet (Croneborg 2023). Dessa utdikningar kan vara ytterligare en anledning till att Gotland hade kvar relativt mycket ängsmark i slutet av 1800-talet. Lithberg (1934) beskriver dock hur de ängar som inte ännu blivit uppodlade eller växt igen istället hade fått övergå till en intensiv betesmark som resulterat i svåra trampsador och övergödning. Han fortsätter sedan att beskriva hur de ädla blommorna som bl. a. orkidéerna bara gick att hitta på ett fåtal mycket artrika fredade plättar runt om på ön.

Det finns också en tradition på Gotland kring att bevara ängarna som startade redan i början av 1900-talet med Gotlands fornvänner och 1910-talets prästgårdsreglering (Lithberg 1934) som fick ytterligare hjälp i bevarandearbetet av Gotlands ängskommitté som bildades 1944 (Croneborg 2023). Lithberg (1934) nämner dock också svårigheterna i bevarandearbetet och vikten av naturskyddet. Redan då var en bristande insikt om ”ängens innersta väsen”, mödan med fagning och slåtter och svårigheterna i att upprätthålla en effektiv kontroll av ängarna stora problem för bevarandet av ängsmarkerna (Lithberg 1934).

Den långa traditionen av ängsskötsel har lett till att Gotlands ängar och trädklädda betesmarker av ängskaraktär hyser en anmärkningsvärt hög mångfald och rikedom av så väl växter som lavar (Ekstam et al. 1988; Thor 1998; Andersson 2002). Johansson (2000) skriver att ca 60 % av öns ovanliga och rödlistade epifytiska lavar uppskattas finnas i just dessa naturtyper. Det är dock troligt att dessa lavsamhällen förändras relativt snabbt efter att skötseln uteblir och området börjar växa igen (Jönsson et al. 2011). När nästan 25 % av alla Sveriges rödlistade lavar finns i de gotländska trädklädda betes-, lövängs- och ängsmarkerna (Johansson et

al. 2006) har föreningar som Gotlands ängskommitté tillsammans med enskilda privat personer och Gotlands länsstyrelse ett stort ansvar för hela Sveriges biologiska mångfald.

Trots de gotländska trädbärande markernas och ängenas höga naturvärden och betydelse för bevarandet av epifytiska lavar i ett (inter)nationellt perspektiv, samt hotade tillstånd till följd av igenväxning och trädskjukdomar, så saknas idag en långsiktig uppföljning av lavfloran på Gotland. Det saknas också forskning om lavpopulationernas långsiktiga utveckling i de Gotländska ängena, i relation till skötsel, igenväxning, luftföroreningar och trädskjukdomar.

1.8 Syfte

I mitt kandidatarbete har jag haft möjligheten att följa upp ett urval av epifytiska lavar på ett 50-tal träd i ett gotländskt änge med hjälp av två tidigare inventeringar, enligt en standardiserad inventeringsmetod. Det ger mig möjlighet:

- Att genomföra en inventering av 20 utvalda epifytiska lavar på ett 50-tal träd av varierande trädslag och karaktär och jämföra den med tidigare likvärdiga inventeringar som gjorts på lokalen 1989 och 2015.
- Att få en förståelse för olika trädslags värde som habitat och hur deras omkrets påverkar deras värde som habitat.
- Att få en förståelse för varför eventuella förändringar bland dessa epifytiska lavar har skett.

1.9 Frågeställningar

- Hur ser de långsiktiga (1989-2015-2024) respektive kortsiktiga (2015-2024) trenderna för sannolikhet för förekomst ut för de utvalda lavarna i den trädklädda betesmarken, fördelat över olika trädslag och omkrets?
- Hur har de enskilda fokuserarnas procentandelar förändrats i hela studieområdet samt per trädslag över lång (1989-2015-2024) respektive kort tid (2015-2024)?
- Hur ser fördelningen av de arter som är kända för att främst vara associerade med de svenska almarterna ut mellan de olika trädslagen i studieområdet och hur har den fördelningen förändrats på lång (1989-2015-2024) respektive kort sikt (2015-2024)?
- Kan den observerade metapopulationsdynamiken relateras till de förändringar som har skett gällande luftföroreningar, igenväxning och

trädsjukdomar i betesmarken eller kan den relateras till arternas egna inneboende egenskaper gällande spridningsstrategi, ljusbehov, känslighet/tålighet för luftföroreningar och eutrofering ?

2. Metod

2.1 Studieområdet

Fältstudien utfördes i den trädklädda betesmarken och lövängsresten Ekegärdet i Lilla Atlings (57.476896°N, 18.363605°E), på mellersta Gotland under slutet av april och början av maj månad 2024. Regionens medelnederbörd per år är ca 510 mm; medeltemperatur per månad sträcker sig från -0,3 i februari till +17,8°C i juli med medeltemperatur för hela året på +7,8°C (Svenska Meteorologiska och Hydrologiska Institut, Norrköping, Sverige, Dataserier med normalvärden 1991-2020, <http://www.smhi.se>).

I en inventering av ängs- och lövmarker 1976 fick Ekegärdet en klassning på klass II i en tregradig skala över ”vetenskapliga naturvärden” och beskrivs som:

”Relativt stort ängsområde som övergått till betesmark. Området har dock fortfarande en viss ängskaraktär. Träd och buskar står glest samlade i stora dungar och vastar (rad av träd eller buskar) eller i smärre grupper. Mellan dessa dungar, vastar och grupper ligger några större slätter och ett antal smågläntor. Trädskiktet domineras av ek och bitvis är även lundalm mycket vanligt. Björk växer glest utspridd över området men är speciellt vanlig i de södra delarna. I övrigt finns ask, inslag av apel och någon enstaka tall samt hassel. Askarna bär spår av klappning (hamling). Bitvis runt området löper en lövvast med hassel, ask, ek och lundalm. Några bryor (en vattensamling som grävts som vattenhål åt betesdjuren) och vätar (grund naturlig vattensamling som ofta torkar upp under sommaren) finns. Rekommenderar: fortsatt öppethållande genom måttligt bete kombinerat med successiva röjningar av uppväxande sly och tynne (samlingsnamn för snårig buskvegetation bestående av buskar med tornar och taggar).” Fick en klassning på klass II i en tregradig skala över ”vetenskapliga naturvärden” (Ericson et al. 1976).

Detta ängsområde som övergått till betesmark är 5,3 ha stort och togs 1998 upp som nyckelbiotop av Jordbruksverket främst pga. områdets många tidigare hamlade askar med tillhörande kryptogamflora (Jordbruksverket u.å.a). Då beskrivs det på ett liknande sätt som 1976 med ett tillägg om att flertalet signalarter hittats under bedömningen vilket indikerar en lång ädellövskontinuitet och att det finns en artrik lavflora i området (Skogsstyrelsen 2012).

Idag är det dominerade trädslagen lundalm och ek, endast ett fåtal askar finns kvar och de flesta av dem är sjuka och/eller döende som en följd av askskottssjukan.

Även almsjukan finns i studieområdet och upp emot ett tiotal träd har tagits ner och förts bort från området. Även många av områdets björkar har dött av, troligen av ålder, därför finns bara ett fåtal yngre björkar kvar, dessutom finns endast en tall kvar i området. Däremot finns det gott om hassel, till stor del yngre buketter, i hela området. Därtill finns också en del hagtorn, slån och ros i buskskiktet, tillsammans med utbredda uppslag av alm-, björk- och hasselsly.

Studieområdet omges på tre sidor av åker och kantas av en grusväg och ett mindre liknade område längs med den sydöstra sidan. Ungefär 150 meter från sydöstsidan går också den vältrafikerade riksväg 142.

Utifrån de fornlämningar som finns i studieområdet (Riksantikvarieämbetet 2018) tillsammans med de gamla hamlingsspåren, de grova träden och berättelser från lokalbefolkningen är det troligt att denna trädklädda betesmark och lövängsrest är av liknande ålder som Gotlands övriga ängar och ängsrester.

Flygfoton från 1960-talet visar att krontäckningen i ängset var ungefär den samma som den är i dagsläget (figur 1). Men vid en inventering som gjordes 1989 ska krontäckningen ha legat på 55 %, vid återinventeringen 2015 hade den stigit till ca 80 % (Jönsson et al. 2011; Thor et al. 2015). Ericson et al. (1976) noterade att det hade gjorts omfattande röjningsåtgärder något år innan inventeringen och det är ju möjligt att så även var fallet vid inventeringen 1989. Troligt är ändå att studieområdet har en lång kontinuitet av grova ädellövträd och att det åtminstone under de senaste 50 åren har haft en varierande krontäckning som lutar åt ett mer täckande och beskuggande krontak.



Figur 1 Till vänster: ett flygfoto över ängset i Atlingbo från 1955-1967. Till höger: flygfoto över samma änge från 2018-2020. TerraTec & Lantmäteriet (2024)

Inventeringen från 1989 är en del i flertalet studier och visade bland annat att det fanns en hög mångfald av epifytiska lavar i betesmarken, många av dessa lavar finns nu med på rödlistan (Thor et al. 2010; Jönsson et al. 2011; Jönsson & Thor 2012). Data från återinventeringen 2015 har hittills inte analyserats eller publicerats.

Betesmarken och de kringliggande åkrarna fick nya ägare i mitten av 1990-talet och de berättar att de inom några år skiftade betesdjuren i hagen från att ha varit främst nötdjur och får till att främst vara häst. Dessa djur skiljer sig kraftigt i betesstrategier, där hästen inte betar lika kraftigt (Höök Patriksson 1998). De nuvarande ägarna berättar även att det åtminstone under 1970- och '80- talet ofta röjdes i betesmarken inför ett större midsommarfirande men att firandet sedan dess har upphört. Vidare framgår det att det inte utförs några kontinuerliga röjningsarbeten, slåtter eller fagning i studieområdet.

De nuvarande ägarna berättar också att under de under sent 1990-tal eller början av 2000-talet övergick från att gödsla de kringliggande åkrarna med konstgödsel i pelletsform till att gödsla med flytande grisködsel och urin. I övrigt brukas åkrarna med likvärdig intensitet och att användning av insekticider, pesticider och fungicider följt de normer och lagar som funnits genom åren.

2.2 Inventerade arter under våren 2024

Det här arbetet fokuserar på 20 utvalda arter inom sex släkten som jag har sammanställt i tabell 1. Arterna är valda för att de är upptagna i två omfattande inventeringar som utförts med samma metod och delvis samma inventerare från Sveriges lantbruksuniversitet (SLU) 1989 och 2015. Vidare är arterna till stor del möjliga att relativt lätt identifiera i fält och de är kända för att vara påverkade av igenväxning. Dessutom finns representanter av de tre stora morfologiska grupperna (skorp-, blad- och busklavar) och samtliga arter växer på levande träd och buskar. Utöver detta så skiljer sig arterna från varandra på flera sätt som kan påverka deras överlevnadschanser i en föränderlig miljö. Fokusarterna inkluderar *Gyalecta flotowii* och *G. truncigena* som slogs ihop till ett aggregat och ses därför som en och samma art i återstoden av detta arbete, eftersom de inte går att skilja åt utan mikroskopering. Antalet fokusarter beskrivs därför som totalt 19 i antal i resten av arbetet.

2.3 Lavininventeringen

Min inventering gjordes med samma metod som de tidigare inventeringarna, 1989 och 2015 (Jönsson et al. 2011; Jönsson & Thor 2012; Thor et al. 2015). Den metoden är utformad för att inkludera ett slumpmässigt prov av träd på ett

standardiserat sätt. Metoden gör det dessutom möjligt att återinventera ett studieområde med samma metodik men inte nödvändigtvis med exakt samma enskilda träd, för att på ett enkelt sätt kunna följa upp de inventerade områdena.

I betesmaken mätte jag upp den längsta möjliga linjen till 380 m, linjen delades sedan med 30 för att få fram 30 jämt fördelade punkter i betesmarken. De ca 13 meterna som det skulle vara mellan vardera av punkterna stegades upp ute i fält under inventeringen. Linjetransekten bestämdes med hjälp av kompass, med start från det nordligaste hörnet. Vid vardera av de 30 punkterna undersöktes det närmaste trädet. Ett träd definierades som en levande vedartad kärleväxt med en omkrets på 30 cm eller mer 150 cm ovanför marken. För varje undersökt träd längs linjen registrerade jag trädart, omkretsen 150 cm ovanför marken (mätt med ett mätband med en noggrannhet på 1 cm), avstånd till transektens punkt (stegat med en noggrannhet på 1 m). Dessutom noterades alla lavararter från en lista med utvalda arter (se tabell 1) som fanns på stammen och grenarna upp till 2 m ovan marken. För artbestämning användes handlupp, flera artdatabaser (Nimis 2024; SLU Artdatabanken u.å.; Association française de Lichénologie u.å.) och fälthandbok (Moberg & Holmåsén 1982). Jag registrerade endast om arten hittades på ett inventerat träd eller om den inte hittades (förekomst = 1; icke-förekomst = 0). Obestämbara lavar (för små eller i dåligt skick) uteslöts. Inget träd inventeras mer än en gång och om samma träd råkade vara det närmaste från två eller flera punkter, inventerades det närmaste granträdet. Dessutom inventerades vid varannan transektpunkt dessutom den närmaste asken *Fraxinus excelsior* och eken *Quercus robur*. Om det närmaste trädet från punkten inte var en ask eller en ek innebar det att tre träd undersöktes på denna punkt. På så sätt undersöktes minst 15 askar och 15 ekar i studieområdet. Inventering utfördes under totalt fyra dagar, där i genomsnitt ca 30 minuter spenderades på varje träd. Markytan, stenar, buskar och trädens övre delar inventerades inte för lavar. Eftersom inventeringen dessutom enbart inkluderade 20 arter kan detta inte ses som en representation av det totala antalet lavar i studieområdet.

Tabell 1 Fokusarter med status på den Svenska rödlistan, några av deras funktionella egenskaper där behov/känslighet av/för ljus, vatten och eutrofering är beskrivet utefter en skala från 1 till 5 där 1 är mycket känslig/litet behov och 5 är okänslig/ stort behov. I tabellen finns också habitat- och substratpreferenser. Informationen är sammanställd från Hultengren et al. (1991), Nimis (2024) SLU Artdatabanken (u.å.) och Association française de Lichénologie (u.å.) om ingenting annat anges.

Art	Status i Sverige	Växtform	Fotobiont	Främsta spridning	Ljus	Vatten	Eutrofering	Luftföroreningar	Habitat	Substrat
<i>Gyalecta flotowii/truncigena</i>	VU	Skorplav	Trentepohloid	Sexuell, sporer	3	3	1	Föroreningskänslig	Solitära träd, lövängar	Gamla, grova, gärna hamlad <i>Fraxinus excelsior</i> , även andra gamla ädellöv
<i>Gyalecta ulmi</i>	VU	Skorplav	Trentepohloid	Sexuell, sporer	3	3 – 4	1	Föroreningskänslig (Hauck et al. 2008; Nitare 2023)	Solitära träd, lövängar	Gamla, grova, gärna hamlad <i>Fraxinus excelsior</i> , även andra gamla ädellöv
<i>Phaeophyscia endophoenicea</i>	LC	Bladlav smala lober	Trebouxiod	Soredia	3	3	2 – 3	Ingen info	Ädellövskog, parker	Bark av lövträd
<i>Phaeophyscia nigricans</i>	LC	Bladlav smala lober	Trebouxiod	Isidia	4 – 5	2 – 3	4	Stoftgynnad, relativt förorentingstålig	Alléer, parker	Bark av gamla lövträd, även sten, murbruk, betong
<i>Phaeophyscia orbicularis</i>	LC	Bladlav smala lober	Trebouxia impressa (Nash 2008)	Soredia	3 – 5	2 – 3	4 – 5	Stoftgynnad, föroreningstålig (Choudhary & Nayak 2023)	Alléer, parker	Bark av gamla lövträd, även sten, murbruk, betong
<i>Physcia adscendens</i>	LC	Bladlav smala lober	Trebouxia impressa (Nash 2008)	Soredia	2 – 5	2 – 3	3 – 5	Relativt förorentingstålig	Ädellövskogar, alléer, lövängar	Bark av lövträd, sällan på sten
<i>Physcia aipolia</i>	LC	Bladlav smala lober	Trebouxia impressa (Helms et al. 2001)	Sexuell, sporer	4 – 5	3	3 – 4	Föroreningskänslig (Lodha 2013)	Skogar, jordbrukslandskap	Bark av lövträd, sällan på sten, murbruk, betong
<i>Physcia dubia</i>	LC	Bladlav smala lober	Trebouxiod	Soredia	4 – 5	2	4 – 5	Föroreningstålig, stoftgynnad	Bergbranter, skog, jordbrukslandskap	Sten, sällan på bark av gamla lövträd
<i>Physcia stellaris</i>	LC	Bladlav smala lober	Trebouxia impressa (Ahmadjian 1993)	Sexuell, sporer	4 – 5	3	2 – 4	Föroreningskänslig	Triviallövskog, solitära träd, buskmark	Bark av lövträd

<i>Physcia tenella</i>	LC	Bladlav smala lober	Trebouxia impressa (Helms et al. 2001)	Soredia	4 – 5	2 – 3	3 – 4	Relativt förorentingstålig, Föroreningstålig (Hauck et al. 2008)	Lövskog, alléer, parker	Bark av lövträd
<i>Physconia distorta</i>	LC	Bladlav smala lober	Trebouxioid	Sexuell, sporer	4 – 5	2 – 3	3 – 4	Föroreningstålig, stoftgynnad, Relativt känslig (Lodha 2013)	Lövskog, alléer, parker	Bark av lövträd
<i>Physconia enteroxantha</i>	LC	Bladlav smala lober	Trebouxia (Hauck 2010)	Soredia	4 – 5	3	3 – 4	Relativt förorentingstålig, stoftgynnad	Lövskog, alléer, parker	Bark av lövträd
<i>Physconia grisea</i>	LC	Bladlav smala lober	Trebouxia (Hauck 2010)	Soredia	3 – 5	2 – 3	3 – 5	Föroreningstålig (Hauck et al. 2008), stoftgynnad	Alléer, parker	Bark av ädellövträd
<i>Physconia perisidiosa</i>	LC	Bladlav smala lober	Trebouxia impressa (Helms et al. 2001)	Soredia	3 – 4	3 – 4	2 – 3	Relativt förorentingstålig, stoftgynnad	Alléer, parker	Bark av gamla ädellövträd
<i>Ramalina farinacea</i>	LC	Busklav med en fästpunkt	Trebouxia TR1 & TR9 (del Campo et al. 2013)	Soredia	3 – 5	4 – 5	1 – 2	Relativt föroreningskänslig, stoftgynnad	Alléer, parker, lövängar, lövskog	Bark av lövträd
<i>Ramalina fastigiata</i>	LC	Busklav med en fästpunkt	Trebouxia sp. (Máguas et al. 1995)	Sexuell, sporer	3 – 5	3 – 4	1 – 3	Relativt föroreningskänslig, stoftgynnad	Alléer, lövängar, ädellövskog, hagmark	Bark av ädellövträd
<i>Ramalina fraxinea</i>	LC	Busklav med en fästpunkt	Trebouxia decolorans och T. jamesii (Catalá et al. 2016)	Sexuell, sporer	4 – 5	3 – 4	2 – 3	Föroreningskänslig, stoftgynnad	Alléer, parker, lövängar, hagmark	Bark av ädellövträd
<i>Ramalina pollinaria</i>	LC	Busklav med en fästpunkt	Trebouxia sp. (Míguez et al. 2017)	Soredia	3 – 5	3 – 4	2 – 4	Relativt föroreningskänslig	Ädellövskog, alléer, lövängar, hagmark, bergbranter	Bark av främst gammal Quercus
<i>Sclerophora pallida</i>	VU	Skorplav	Trentepohloid	Sexuell, sporer	2 – 3	4 – 5	1	Stoftgynnad	Solitära grova ädellövträd, hagmarker, lövängar, alléer	Bark av främst gammal Fraxinus

2.4 Dataanalys

Enbart ek, lundalm och ask ingick i regressionsanalyserna kring trädslagspreferenser, då data för de andra trädslagen var för liten för att kunna ge några för den här studien intressanta resultat. Dessutom visar Thor et al. (2010) att det är just dessa tre trädslag som hyser högs mångfald av lavararter på Gotland.

2.4.1 Beskrivande statistik

Resultaten sammanställdes med Microsoft Excel som beskrivande data i både tabell- och diagramform baserat på alla inventerade träd respektive år. Medelomkrets räknades som summan av omkretsarna på alla träd som inventerades det året dividerat med antalet träd som inventerades det året. Ett snitt för antalet arter (artrikedomen) räknades ut genom att dividera antalet förekomster med antalet inventerade träd det året. En jämförelse görs också för de arter som är signifikant associerade med *Ulmus* sp. med ett trogenhetsvärde enligt Thor et al. (2010) för att se vilket trädslag de främst förekom på vid de tre olika inventeringstillfällena. Ett trogenhetsvärde över 20 indikerar en ”betydelsefull” trogenhet till *Ulmus* sp. Även jämförelser mellan arter som har stort respektive litet ljusbehov, har hög respektive låg tolerans för eutrofering samt hög respektive låg tolerans för luftföroreningar gjordes, uppdelningen av arterna gjordes utifrån informationen samlad i tabell 1.

2.4.2 Analys av enskilda lavararters förekomst på träden

För att undersöka om enskilda lavararters förekomst har minskat på inventerade träd inom studieområdet och för att undersöka betydelsen av värdträdets art och omkrets för artens förekomst, genomförde jag tillsammans med min handledare generaliserade linjära modeller (GLM) i statistikprogrammet R version 4.3.3 (R Core Team 2024). Analyserna utfördes med binomial fördelning för kategoriska responsdata (0 = ej påträffad/ej förekommande och 1 = påträffad/förekommande per träd). Vi analyserade de 12 arter som hade minst 18 förekomster. Sju arter analyserades inte individuellt då dessa hade färre än 10 förekomster vardera. För varje enskild art analyserades förekomsten per träd i relation till de förklarande variablerna inventeringsår (1989, 2015 och 2024), trädslag där vi bara tittade på ask, ek och lundalm samt trädets omkrets i cm. År 1989 valdes som referensår för att testa om sannolikheten för de enskilda arternas förekomst hade förändrat något sedan den första inventeringen. Ek valdes som referensträdslag för att undersöka sannolikheten för att arterna förekom på de rödlistade och sjukdomsdrabbade trädslagen ask och lundalm (Artdatabanken 2020) i relation till ek som inte har varit sjukdomsdrabbad.

2.4.3 Analys av artrikedomen lavar på träden

För att undersöka om artrikedomen, både totalt för alla 19 arter och för de 8 sexuellt spridda och 11 asexuellt spridda arterna, har förändrats på träden inom studieområdet och för att undersöka betydelsen av värdträdets art och omkrets för artrikedomen, genomförde jag tillsammans med min handledare generaliserade linjära modeller (GLM). I det här fallet använde vi GLM med Poisson-fördelning, för att passa vårt artrikedomsdata som visade en snedfördelning med en högre frekvens av nollor och lågt antal arter. Dock visade två av modellerna (total artrikedom och asexuell artrikedom) sig vara "overdispersed", då variationen i data var större än förväntat enligt den förmodade sannolikhetsfördelningen för Poisson. För dessa två modeller använde vi istället GLM med negativ binomialfördelning. Samma förklarande miljövariabler som för enskilda lavars förekomst användes: år, trädslag och omkrets.

3. Resultat

3.1 Den beskrivande statistiken

Vid inventeringen 2024 hittades totalt 125 förekomster av 16 av de totalt 19 utvalda lavararterna (tabell 2), baserat på alla trädslag. Den genomsnittliga förekomsten, eller medel artrikedom, per träd har sjunkit från 1989 till 2015 med 36,4 % och mellan 2015 och 2024 har artrikedomen sjunkit med ytterligare 10,8 %. Medelomkretsen på de inventerade träden sjönk med dryga 10 cm mellan 1989 och 2015 men ökade därefter med 30 cm (tabell 2).

Tabell 2 Antalet totala förekomster vid de tre inventeringstillfällena, antalet arter som hittades och antalet träd som var med vid inventeringarna. Dessutom visas artrikedomen per träd, samt medelvärde för omkretsen i cm på de inventerade träden.

	1989	2015	2024
Totalt antal förekomster	241	148	125
Totalt arter	15	17	16
Antal träd	57	55	52
Medel artrikedom/träd	4,2	2,7	2,4
Genomsnittsomkrets	146	135	165

Gyalecta ulmi var den vanligaste arten vid inventeringen 2024 och återfanns på nästan hälften av alla inventerade träd (tabell 3), den hade två förekomster på lundalm, tio förekomster på ask och 13 förekomster på ek (tabell 4). Både 1989 och 2015 var den vanligaste arten *Physcia tenella* och återfanns på 67 % respektive 55 % av de inventerade träden, 2024 fanns arten på 25 % av de inventerade träden (tabell 3). Varken *Physcia stellaris*, *Physconia grisea* eller *Sclerophora pallida* återfanns vid den senaste inventeringen. *P. stellaris* fanns på 7 % av träden 1989 men återfanns inte 2015. Både *P. grisea* och *S. pallida* hittades på ett fåtal träd under inventeringen 2015. *Phaeophyscia orbicularis* verkar ha minskat i förekomst från 37 % 1989 till 17 % 2024. Vid årets inventering observerades arten främst på ask med sex förekomster, jämfört med en förekomst på lundalm och ingen på ek (tabell 4). För *Physconia perisidiosa* verkar ek utgöra ett mer gynnsamt habitat, då den hade tre förekomster på ek jämfört med två på ask och ingen på lundalm. I

tabell 3 representeras även de 12 arterna (gråmarkerade) som totalt sett hade fler än 18 förekomster och därmed inkluderades i regressionsanalyserna.

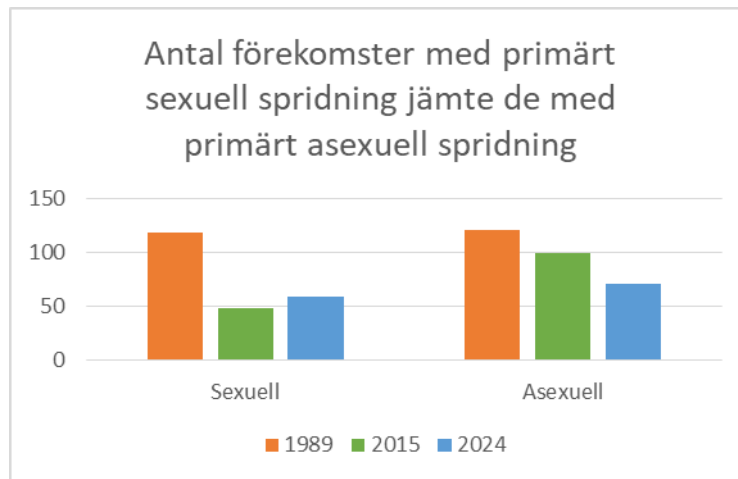
Tabell 3 Procent (%) av de 52 inventerade träden på vilka lavarerna förekom vid de tre inventeringstillfällena. De 12 arter som ingick i regressionsanalysen är markerade i grått.

Snittförekomst/träd	1989	2015	2024
<i>Gyalecta flotowii/truncigena</i>	30	20	8
<i>Gyalecta ulmi</i>	30	11	48
<i>Phaeophyscia endophoenicea</i>	0	13	4
<i>Phaeophyscia nigricans</i>	0	2	2
<i>Phaeophyscia orbicularis</i>	37	16	17
<i>Physcia adscendens</i>	26	25	21
<i>Physcia aipolia</i>	19	7	8
<i>Physcia dubia</i>	4	0	6
<i>Physcia stellaris</i>	7	0	0
<i>Physcia tenella</i>	67	55	25
<i>Physconia distorta</i>	46	16	21
<i>Physconia enteroxantha</i>	9	16	15
<i>Physconia grisea</i>	0	2	0
<i>Physconia perisidiosa</i>	37	20	13
<i>Ramalina farinacea</i>	32	25	29
<i>Ramalina fastigiata</i>	47	20	13
<i>Ramalina fraxinea</i>	30	5	15
<i>Ramalina pollinaria</i>	2	7	4
<i>Sclerophora pallida</i>	0	7	0

Tabell 4 Procent (%) av förekomsten av de lavararter som är signifikant associerade med *Ulmus* (Thor et al. 2010), fördelat på de tre träslagerna lundalm *Ulmus minor*, ask *Fraxinus excelsior* och ek *Quercus robur* under de tre inventeringsåren 1989, 2015 och 2024. Trogenhetsvärdet är taget från Thor et al. (2010) där ett värde över 20 indikerar en "betydelsefull" trogenhet till *Ulmus*.

Art	Trogenhet	1989			2015			2024		
		Alm	Ask	Ek	Alm	Ask	Ek	Alm	Ask	Ek
<i>Phaeophyscia endophoenicea</i>	6,2	0	0	0	4	7	0	0	0	2
<i>Gyalecta flotowii/truncigena</i>	7,3	7	23	0	7	13	0	0	6	2
<i>Physcia aipolia</i>	12,5	11	5	2	2	4	2	2	6	0
<i>Physconia enteroxantha</i>	13	7	2	0	2	11	2	2	6	6
<i>Ramalina fraxinea</i>	20,2	11	5	12	4	0	2	2	4	8
<i>Gyalecta ulmi</i>	21,6	12	18	0	2	9	0	4	19	25
<i>Ramalina fastigiata</i>	27,6	21	5	19	4	7	7	0	2	8
<i>Physconia perisidiosa</i>	30,9	16	18	4	4	9	4	0	4	6
<i>Physcia adscendens</i>	32,9	12	12	2	5	11	4	4	6	8
<i>Physcia tenella</i>	40,1	26	21	16	16	20	7	2	13	8
<i>Physconia distorta</i>	42,8	21	11	12	5	7	2	6	6	6
<i>Phaeophyscia orbicularis</i>	47,8	16	19	2	5	7	2	2	12	0

Mellan 1989 och 2015 har antalet förekomster av främst sexuellt spridda arter (tabell 1) minskat med 60 % medan förekomster av främst asexuellt spridda arter har minskat med 17 % (figur 2 och figur 3). Från 2015 till 2024 ökade till synes antalet förekomster av arter med främst sexuell spridning med 23 % medan förekomster med främst asexuell spridning ser ut att ha minskat med ytterligare 29 % (figur 2), vilket innebär att över hela tidsperioden har de två grupperna minskat ungefär lika mycket (figur 2, figur 3).



Figur 2 Antalet förekomster av arter med främst sexuell spridning de tre inventeringsåren uppställt bredvid antalet förekomster av arter med främst asexuell spridning (isidia, soredia) de tre inventeringsåren.

Antalet lundalmar som var med i inventeringen har minskat med 19 % sedan 1989, trots att det var fler lundalmar som inventerades 2024 än 2015. Antalet askar förblev oförändrat, liksom antalet ekar. Askarnas genomsnittliga omkrets ökade mest med en total ökning 22 % sedan 1989, medan ekarna inte ökade lika mycket och lundalmarna ökade minst med 4 %. Ekarna var markant grövre än både askarna och lundalmarna (tabell 5).

Artrikedomen på lundalmarna minskade med totalt 83 % under hela tidsperioden medan artrikedomen på ask minskade med 37,8 %. Artrikedomen på ek har under de senaste nio åren mer än fördubblats vilket innebär att de totalt sett minskade 1,9 %. I tabell 5 går det också att utläsa att ask överlag har varit värd för flest arter (i genomsnitt över alla år 4,29), medan lundalm i genomsnitt varit värd för 3,57 arter och ek 2,14 arter. Lundalm var det trädslag som hade flest arter vid inventeringen 1989.

Det totala antalet förekomster i hela studieområdet var 241 år 1989, av dessa fanns 102 på lundalmar. År 2015 var det totala antalet förekomster 148, av dessa hittades 39 på lundalmar. Följaktligen hade den relativa förekomsten på lundalmarna minskat med 57 % mellan 1989 och 2015, över hela tidsperioden var

minskningen 74 % (tabell 5). Antalet totala förekomster på ask över hela tidsperioden ökade med 20 % och på ek ökade det med 89 %.

Tabell 5 Medelomkrets i cm, medel artrikedomen utifrån de utvalda lavarterna på de tre olika trädslagen lundalm *Ulmus minor*, ask *Fraxinus excelsior*, och ek *Quercus robur*. Längst ner i tabellen syns förändringarna i fördelning av förekomsterna över de olika trädslagen.

	<i>Ulmus minor</i>			<i>Fraxinus excelsior</i>			<i>Quercus robur</i>		
	1989	2015	2024	1989	2015	2024	1989	2015	2024
Snitt omkrets	142,00	152,25	147,62	129,13	115,82	157,47	186,89	180,67	208,00
Medel artrikedom/träd	6,4	3,3	1,1	5,5	4,0	3,4	2,6	1,2	2,6
Av totalt antal förekomster på alla trädslag	1989-2015	2015-2024	1989-2024	1989-2015	2015-2024	1989-2024	1989-2015	2015-2024	1989-2024
	- 38 %	- 57 %	- 74 %	35 %	- 11 %	20 %	- 28 %	164 %	89 %

De inventerade arterna delades upp utefter deras ljusbehov enligt tabell 1. Under hela tidsperioden gick förekomsten för de arter som oftast återfinns i välbelysta habitat ner med 56 %, medan de arter med en bredare habitatpreferens när det kommer till ljustillgången inte minskade lika mycket (tabell 6).

Tabell 6 Förändringarna i förekomst för arter som oftast återfinns i välbelysta habitat (Välbelysta) och förändringarna i förekomst hos de arter med en bredare habitatpreferens när det kommer till ljustillgång (Skuggiga och välbelysta).

Välbelysta			Skuggiga och välbelysta		
1989-2015	2015-2024	1989-2024	1989-2015	2015-2024	1989-2024
- 46 %	- 18 %	- 56 %	- 34 %	- 3 %	- 35 %

Även en uppdelning av arter utefter känslighet för eutrofering gjordes utifrån tabell 1. Det gick inte att se någon större skillnad av förekomst mellan arter som är känsliga för eutrofering och arter som är mer toleranta eller gynnade av eutrofering över hela tidsperioden (tabell 7). De som är känsliga minskade kraftigt fram till 2015 men ser sedan ut att ha ökat något medan de som är mer toleranta minskade både mellan 1989 – 2015 och mellan 2015 – 2024.

Tabell 7 Förändringar i förekomst av arter som är känsliga för eutrofering och arter som är mer toleranta.

Känsliga för eutrofering			Toleranta/gynnade av eutrofering		
1989-2015	2015-2024	1989-2024	1989-2015	2015-2024	1989-2024
- 43 %	4 %	- 41 %	- 35 %	- 22 %	- 49 %

Till sist gjordes också en uppdelning utefter känslighet för luftföroreningar där de som är känsliga till relativt känsliga placerades i en grupp (Känsliga för luftföroreningar) och de som är tåliga till relativt tåliga grupperades tillsammans (Tåliga för luftföroreningar), utefter informationen i tabell 1.

Tabell 8 Förändringar i förekomst av arter som är känsliga för luftföroreningar och arter som är mer toleranta.

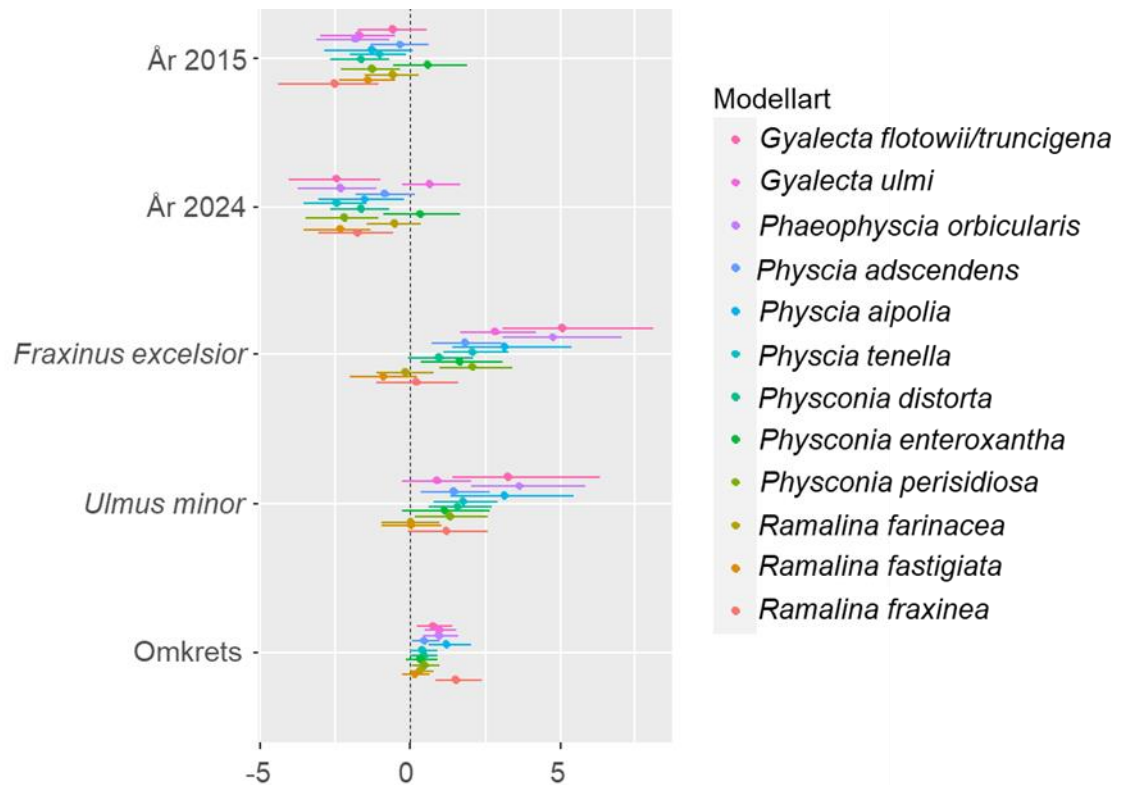
Känsliga för luftföroreningar			Tåliga för luftföroreningar		
1989-2015	2015-2024	1989-2024	1989-2015	2015-2024	1989-2024
- 51 %	30 %	- 36 %	- 32 %	- 21 %	- 46 %

De arter som är mer känsliga för luftföroreningar verkar ha minskat aningen mindre än de som är mer toleranta (tabell 8). De som är känsliga ser ut att ha minskat mycket fram till 2015 men ser sedan ut att ha ökat igen de senaste nio åren, medan de som är mer toleranta minskade både mellan 1989 – 2015 och mellan 2015 – 2024.

3.2 Analys av enskilda arter och artrikedom

Regressionsanalyserna visade att åtta av de 12 lavararterna som kunde analyseras hade minskat i förekomst på träden sedan den första inventeringen 1989 (figur 3). *Physconia enteroxantha* och *Ramalina farinacea* var tydligt oförändrade i förekomst över tid och för *Physcia adscendens* fanns endast en tendens till att minska över tid. Precis som den beskrivande statistiken också indikerar (tabell 3) så minskade *Gyalecta ulmi* 2015 för att sedan öka i sannolikhet för förekomst igen 2024. Merparten av arterna var mer sannolika att förekomma på ask och lundalm jämfört med ek, med undantag för *Ramalina*-arterna. *Ramalina fraxinea* tenderade till att mer sannolikt förekomma på lundalm jämfört med ek. Förekomsten av de flesta arter ökade med trädets omkrets.

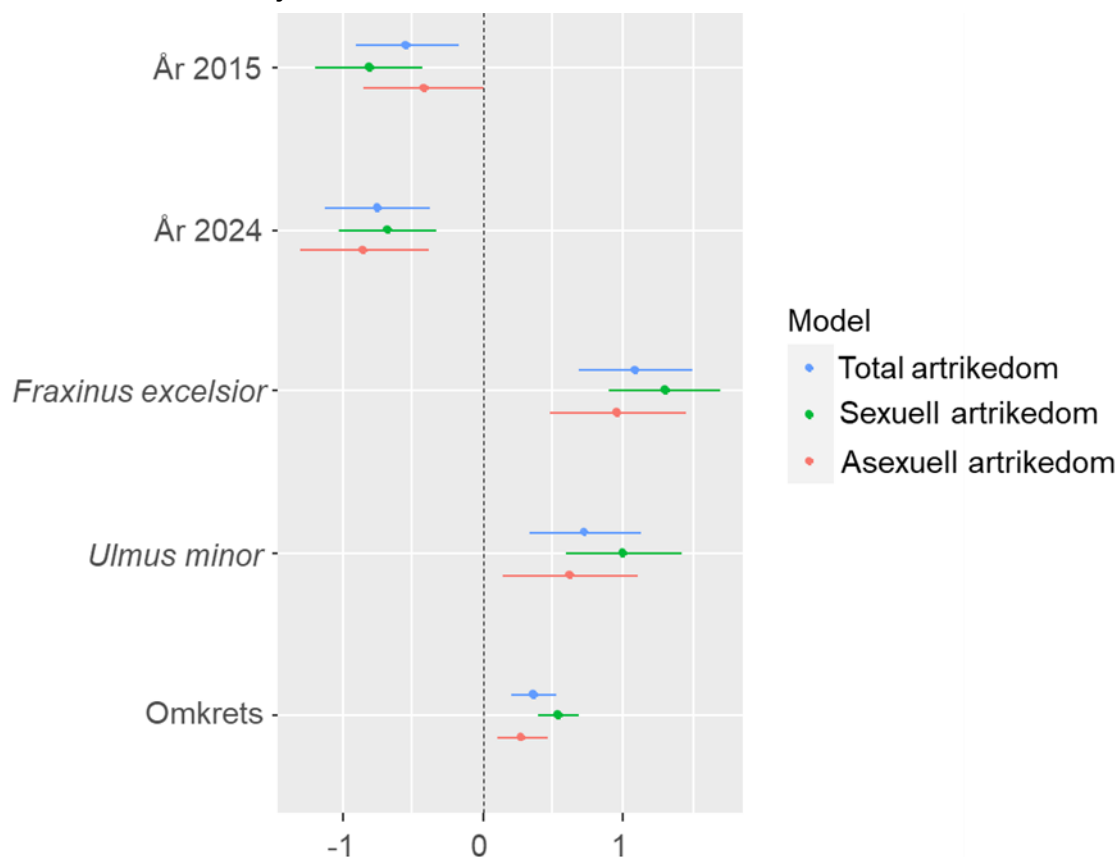
Förekomst år 2015 och år 2024 av 12 lavararter i jämförelse med år 1989, förekomst på ask och lundalm i jämförelse med ek samt förekomst i relation till trädets omkrets



Figur 3 Utfallet för de generaliserade linjära modellerna för förekomsten av 12 lavararter illustrerat som effektstorlekar. Figuren presenterar effektstorlekar i form av koefficienter representerade som punkter, med felstaplar som visar 95 % konfidensintervall. Signifikans kan utläsas genom att se om konfidensintervallen korsar nollinjen - de intervall som inte gör det är signifikanta. En negativ effektstorlek indikerar en lägre sannolikhet för förekomst av en enskild art under åren 2015 och 2024 jämfört med 1989. En positiv effektstorlek antyder en ökad sannolikhet för förekomst av en enskild art på trädslagen ask och lundalm jämfört med ek. Vidare indikerar en positiv effektstorlek för omkrets att sannolikheten för artens förekomst ökar med trädets omkrets

Analyserna för artrikedom visade att den totalt minskade signifikant över tid (figur 4). Både de sexuellt som asexuellt spridda arter hade också minskat signifikant och analyserna visar att artrikedomen var mycket högre på ask och lundalm jämfört med ek, samt ökade med trädets omkrets (figur 4).

Artrikedom totalt för alla fokuserarter, arter med främst sexuell och främst asexuell spridningsstrategi år 2015 och år 2024 i jämförelse med 1989, på ask och lundalm i jämförelse med ek och i relation till trädets omkrets



Figur 4 Utfallet för de generaliserade linjära modellerna för artrikedomen av lavar illustrerat som effektstorlekar. Figuren presenterar effektstorlekar i form av koefficienter representerade som punkter, med felstaplar som visar 95 % konfidensintervall. Signifikans kan utläsas genom att se om konfidensintervallen korsar nollinjen - de intervall som inte gör det är signifikanta. En negativ effektstorlek indikerar en lägre artrikedom på träden under åren 2015 och 2024 jämfört med 1989. En positiv effektstorlek antyder en högre artrikedom på trädsorterna ask och lundalm jämfört med ek. Vidare indikerar en positiv effektstorlek för omkrets att artrikedomen ökar med trädets omkrets.

4. Diskussion

Den här studien visar att majoriteten av de studerade arterna har minskat inom studieområdet, att artrikedomen var högre på ask och lundalm jämfört med ek och att artrikedomen ökade med trädets omkrets. Spridningsstrategi kunde inte kopplas till minskningen. Dock indikerar den beskrivande statistiken att arter med främst sexuell spridning sjönk mer än arter med främst asexuell spridning mellan 1989 års inventering och 2015. Den beskrivande statistiken indikerar också att det är arter som främst växer solexponerat som har minskat mest sedan den första inventeringen. Däremot fanns ingen indikation på att näringsgynnade arter skulle ha klart sig bättre i studieområdet; dock verkar arter som är känsliga för luftföroreningar ha ökat markant mellan 2015 och 2024. Den beskrivande statistiken verkar också visa att det skett en skiftning av föredraget substrat för de arter som är kända för att främst vara associerade med alm, då de nu verkar vara mer frekventa på framförallt ek men också ask.

4.1 Artsammansättningen har förändrats

Artsammansättningen har förändrats i studieområdet och det skulle kunna bero på igenväxning, då det visat sig vara en starkt påverkande faktor för de epifytiska lavarna (Leppik & Jüriado 2008; Jönsson et al. 2011; Sandström et al. 2015). Fram till 2015 hade två arter försvunnit (*Physcia dubia* och *P. stellaris*) samtidigt som fyra nya arter hittades vid den inventeringen (*Phaeophyscia endophoenicea*, *P. nigricans*, *Physconia grisea* och *Sclerophora pallida*) (tabell 3). Vid inventeringen 2024 återhittades varken *P. grisea* eller *S. pallida*, däremot återfanns *P. dubia*. Det går inte att se något direkt samband mellan dessa arter, deras funktionella egenskaper eller ekologi med de antagna förändringarna rörande ljusställning och studieområdets hydrologi. Inte heller kan denna studie visa på något samband mellan dessa arter och deras förhållande till luftförorenande ämnen eller deras preferenser kring värdträd. Däremot skulle en analys av de större dataseten från 1989 och 2015, tillsammans med en ny inventering av samtliga epifytiska lavar i studieområdet, eventuellt kunna visa på någon korrelation med funktionella egenskaper och/eller arternas preferenser gällande habitat och substrat.

4.2 Igenväxningens påverkan

För alla inventerade arter så hade både skuggtåliga och skuggkänsliga arter minskat. De som är skuggtåliga eller har en mer generell preferens när det kommer till ljus minskade dock ytterst lite mellan 2015 och 2024, inte heller minskade de lika kraftigt under den längre perioden (tabell 6). Detta resultat skulle dock kunna påverkas av det stora antalet *Gyalecta ulmi* som hittades under inventeringen 2024, ett resultat som inte är helt säkert, mer om detta i avsnittet 4.7.2. Det verkar ändå troligt att både mikroklimaten på trädstammarna och hela studieområdets klimat har blivit mer homogent när det kommer till ljustillgång och fuktighetsnivåer (Renhorn et al. 1996). Eftersom betetrycket och skötseln i området har gått ner de senaste decennierna är det troligt att det mer homogena klimatet i området skulle kunna förklara förändringarna i artsammansättningen (Leppik & Jüriado 2008; Jönsson et al. 2011; Sandström et al. 2015).

Eftersom ljusnivåerna påverkar fotobionternas fotosyntes och därmed hela lavens livskvalitet (Nash 2008; Phinney et al. 2019) skulle intressanta fortsatta studier kunna vara att titta på om skillnaderna i artsammansättning bland de epifytiska lavarna i studieområdet skulle kunna vara relaterat till de olika arternas fotobionter och deras relation till olika miljöfaktorer så som ljustillgång. Eftersom de valda arterna för denna studie inte lämpar sig att delas upp i olika fotobiontgrupper har inte denna studie kunnat ge några ledtrådar om hur art av fotobiont kan påverka de enskilda lavarternas utveckling i området.

Även luftfuktigheten lär ha förändrats i studieområdet då vegetationen blivit tätare (Renhorn et al. 1996). Det är troligt att det finns fler lavar med tunna bålur och sämre vattenhållande förmåga i habitat med högre luftfuktighet (Gauslaa 2014). En studie av lavarnas bältjocklek skulle därför kunna bidra till en bättre förståelse av mekanismerna bakom förändringarna i artsammansättningen. Detta innebär att undersöka om förändringar i krontäckning (luftfuktighet) i studieområdet kan relateras till förändringar i medelbältjockleken hos arterna i artsamhället. Dock lämpar sig inte heller denna typ av studie för de valda arterna i detta arbete, utan bör tillämpas för hela artsamhällen.

4.3 Vad säger förändringarna i artsammansättning?

Bara *Physconia enteroxantha* och *Ramalina farinacea* var tydligt oförändrade i förekomst enligt regressionsanalysen (figur 3), dessutom såg *Physcia adscendens* ut att nästintill vara oförändrad. Dessvärre går det inte att se några samband mellan dessa arters egenskaper utifrån informationen i detta arbete (tabell 1). Om vi dessutom inkluderar de två arterna som såg ut att ha ökat mellan 2015 och 2024, *Gyalecta ulmi* och *Physconia distorta*, blir det ännu mindre samband mellan arterna. Även här skulle en mer omfattande analys behöva göras för att utröna om

det kan finnas några samband mellan de arter som är oförändrade eller har ökat i studieområdet.

G. ulmi var vanligaste arten 2024 och den hade de flesta av sina förekomster på ek, ett resultat som är aningen uppseendeväckande och till viss del kan bero på en del felaktigt bedömda exemplar. Utifrån denna inventering hade arten två förekomster på lundalm, tio förekomster på ask och 13 förekomster på ek. Arten är vanligen överrepresenterad på *Ulmus* med en hög trogenhet till trädslaget (Thor et al. 2010). Även *Phaeophyscia orbicularis*, *Physconia distorta*, *Physconia perisidiosa*, *Physcia tenella*, *Ramalina fastigiata* och *R. fraxinea* har visat sig vara signifikant associerad med alm, de flesta med en ännu högre trogenhet än *G. ulmi* (Thor et al. 2010). I inventering från 2024 hade alla dessa arter fler förekomster på ask än lundalm, bortsett från *P. distorta* som hittades på lika många askar som lundalmar (tabell 4). Bortsett från *P. distorta* och *P. orbicularis* hade de almassocierade arterna även fler förekomster på ek än lundalm. Det ser alltså ut som att flertalet arter som är signifikant associerade med alm har "flyttat" till antingen ask eller ek. Det totala antalet förekomster på ek hade ökat mycket kraftigt de senaste nio åren medan förekomst på både ask och alm hade minskat, vilket stärker min hypotes om att lavarna har emigrerat från främst alm men även ask. Eftersom almarna i hela Europa håller på att dö ut skulle det här helt klart behöva studeras vidare. Trots att *Q. rubra* inte verkar kunna vara värd för samma arter som *Q. robur* (Gustafsson et al. 2023), så kanske *Q. robur* kan ta över som värdträd för arterna kopplade till *Ulmus minor*?

Andra hotade organismer (främst växter och insekter) som hör hemma i jordbrukslandskapet och i gräsmarkerna, har lyckats hitta ersättande habitat i antropogena miljöer som till exempel i villaträdgårdar, de röjda områdena runt flygplatser och kraftledningsgator och längs med vägkanterna (Sandström et al. 2015). Om inte ekarna i de trädklädda gräsmarkerna skulle visa sig kunna vara värd för alla almarnas arter eller om igenväxningen blir allt för stor behöver de epifytiska lavarna hitta lämpliga ersättningsområden. Sådana områden skulle kunna vara stadens parker, kyrkogårdar och alléer som ofta har en lång trädkontinuitet av grova och solbelysta träd. Dock finns problem som luftföroreningar och förhöjda nivåer av näringsämnen i de urbana miljöerna (McDuffie et al. 2020) vilket gör dem till olämpliga habitat till många av de rödlistade arterna.

4.4 Trädslagets betydelse

Artrikedomen var mycket högre på ask och lundalm jämfört med ek enligt regressionsanalysen. Högsta artantalen 1989 och 2024 fanns på ask medan det 2015 var högst på lundalm. Under alla åren har det varit betydligt färre arter på ekarna i studieområdet. Dessutom visar analyserna att merparten av arterna var mer sannolika att förekomma på ask och lundalm jämfört med ek, vilket stämmer väl

överens med tidigare studier (Thor et al. 2010). Dock visade Leppik och Jüriado (2008) att askar i Estland var värd för färre lavararter än askar i Sverige, något som de tror var ett resultat av att det fanns färre hamlade, grova och gamla askar i de estländska trädklädda ängarna. Askskottssjukan har gått hårt åt Sveriges askbestånd, vilket också var uppenbart i studieområdet. Även om lavar kan visa på förändringar relativt snabbt, som klimatförändringar och förhöjda halter av luftförorenande ämnen (Nash & Gries 1991; Aptroot & van Herk 2007; Kuldeep et al. 2015) eller på döende värdträd, så kan de också ha en försenad reaktion på förändringar i deras habitat (Ranius et al. 2008). Det blir en så kallad utdöendeskuld (Tilman et al. 1994), möjligen som en följd av lavarnas långa liv (Goodenough 2020). Därför skulle det kunna vara troligt att askarna på Gotland och i Sverige snart inte kommer vara värd för lika många lavararter, en uppföljningsinventering om ytterligare tio år kanske skulle kunna stärka den hypotesen.

4.5 Omkretsens betydelse

Artrikedom hade ett positivt samband med en ökande omkrets på träden. Det här är ett samband som visats flera gånger tidigare (Johansson et al. 2007; Leppik & Jüriado 2008; Jönsson et al. 2011). Dock menar Johansson et al. (2007) att påverkan av omkretsen på träden kan vara svår att skilja från påverkan av trädets andra egenskaper. Deras studie indikerar också att funktionella egenskaper som sporstorlek och bältjocklek hos lavarna har betydelse för vilka arter som hittas på de grövre träden. De påpekar dock att studier kring lavarnas ekologi fortfarande knappt har börjat. Därför skulle det kunna vara spännande att analysera de två tidigare inventeringarna i Ekegårdet utifrån de här två egenskaperna för att se om de korrelerar med omkretsen på träden.

Thor et al. (2010) hittade endast svaga samband mellan omkrets och artrikedom, anledning till det skulle kunna vara att upphörande av skötsel reducerar artrikedomen mer på stora träd än på små (Jönsson et al. 2011). Det är troligen ett resultat av att fler rödlistade och specialiserade arter oftare förekommer på grova träd än vad de gör på klenare träd (Thor 1998). Jönsson et al. (2011) lägger fram en hypotes om att egenskaperna hos de rödlistade och mer specialiserade arterna på de grövre träden gör dem mer känsliga för den ökande krontäckningsgraden i igenväxande ängar och betesmarker. Även här skulle en uppföljningsinventering i Ekegårdet tillsammans med de andra områdena på Gotlands som inventerade 1989 och 2015 om ytterligare kanske tio år kunna stärka Jönssons et al. (2011) hypotes om igenväxningens påverkan på arter associerade med grövre träd.

4.6 Spridningsstrategier, eutrofering och luftföroreningar

Arter med främst sexuell spridning minskade kraftigt fram till 2015, följt av en viss ökning fram till 2024. Dock minskade både de främst sexuellt spridda arterna och de främst asexuellt spridda arterna ungefär lika mycket under hela tidsperioden. Lavararter som har en främst sexuell spridning är mer hotade än andra arter (Manzitto-Tripp et al. 2022). Dessutom har de arter som främst sprids asexuellt lättare att aggregeras, vilket skulle kunna göra att de har en fördel när det gäller att sprida sig inom deras närområde (Löbel et al. 2006). En möjlig förklaring till varför arter med sexuell spridning minskade mer än de andra fram till 2015 kan vara att de är mer optimerade för att sprida sig över längre sträckor. På grund av den täta vegetationen så flyger troligen deras sporer inte lika långt, vilket begränsar deras chanser att etablera sig till spridningskällans direkta närhet. Eftersom arter med asexuell spridning har lättare att aggregera sig i närheten av deras spridningskälla, kan detta resultera i en brist på lämpliga etableringsytor för sporspridda arter i det relativt begränsade området som utgör Ekegården.

De arter som är känsliga för luftföroreningar ökade mycket (30 %) mellan 2015 och 2024 och minskade totalt sett 10 % mindre än de som är tåliga för luftföroreningar. Det här indikerar att luften har blivit renare kring studieområdet. Troligen förbättrades luften redan under slutet av 1990-talet (McDuffie et al. 2020) men det kan ta tid för de känsliga lavarna att återhämta sig (Weldon & Grandin 2021). Att de känsliga arterna nu tillsynes håller på att återhämta sig kan tyda på att de ändå har ett relativt livskraftigt bestånd på Gotland som de tidigare luftföroreningarna inte lyckades utarma (Weldon & Grandin 2021). Det i sin tur skulle kunna indikera att det runt omkring Ekegården finns så pass många likartade habitat att arterna har möjlighet att spridas mellan de trädklädda gräsmarkerna. Det här behöver förstås utredas mer ingående men indikationen är ändå god.

4.7 Metoddiskussion

4.7.1 Inläsning och informationsinsamling

En stor del av detta arbete har gått ut på inläsning och sammanfattning av information kring lavar. En del av denna information är baserad på forskning som gjorts innan de upptäcker som Spribille et al. publicerade 2016 och bör därför granskas mer kritiskt. Jag har dock försökt begränsa referenser från äldre studier och enbart använt mig av sådana när jag antingen inte hittat modernare studier eller där den informationen jag refererat till inte borde ha påverkats av Spribilles et al. (2016) resultat. Men på grund av begränsad tid och resurser kan det ändå finnas någon referens i detta arbete som är utdaterad.

4.7.2 Inventering

Något som är värt att ta i beaktning i en sådan här studie är att den här typen av inventeringar lätt kan inkludera en del fel, vissa exemplar av lavar kan missas medan andra felbestäms. von Hirschheydt (2024) gör en mycket bra sammanfattning av teorierna kring falsk negativ, falsk positiv och ”imperfect detections” av lavar. Till exempel skulle det låga antalen av *Gyalecta flotowii/truncigena* under 2024 års inventering med lätthet kunna bero på att arten helt enkelt missats. Dels sitter den ofta gömd inne i barksprickor och dessutom är dess apothecia sällan större än 0,4 mm och har en ganska oansenlig färg (Nimis 2024), denna typ av falsk negativ är den vanligaste typen av fel vid inventering av lavar (von Hirschheydt 2024). Det stora antalet av *G. ulmi* skulle kunna vara ett resultat av falska positiv då arten kan vara mycket lik arter i *Lecanora subfusca*-gruppen. Speciellt det höga antalet fynd på ek kan vara felbedömda med tanke på att arten till mer än 80 % förekommer på ask och alm (SLU Artdatabanken u.å.). Att min inventering kan innehålla en del fel är inte ovanligt och trots de möjligen felbestämda *G. ulmi*, håller analyserna som gjorts i detta arbete. Dessutom så kan de indikationerna som statistiken visar på användas som argument för vidare studier.

4.7.3 Databearbetning

Statistiken i detta arbete är baserad på en liten del av alla epifytiska lavar som troligen finns i studieområdet. Regressionsanalyserna användes för att försöka spegla hela områdets population av de utvalda arterna för detta arbete och resultaten därifrån har en relativt hög sannolikhet under förutsättningar att dataunderlaget är korrekt. Dock kan det inte på något sätt anses spegla läget för dessa arter på hela Gotland, då detta stickprov endast kommer från ett enskilt område på ön. Den beskrivande statistiken kan inte anses spegla hela studieområdets population av de utvalda arterna då dessa resultat kan vara missvisade av flera olika anledningar. Dels kan det underliggande datasetet innehålla felaktigheter som redan diskuterats i stycket ovan. Dels kan också slumpen spela in vilket inte har tagits i beaktning i den beskrivande statistiken. Dessutom har jag i den beskrivande statistiken bara presenterat medelmått för olika grupper av data utan att redovisa spridningsmått eller fördelningen för dataseten, vilket skulle kunnat ge läsaren en bättre lägesbild för studieområdet. Dock kan den beskrivande statistiken ge indikationer på hur situationen i studieområdet ser ut och ligga till grund för mer omfattande studier. Dessutom öppnar den beskrivande statistiken upp för intressanta diskussioner vilket gör den värd att ha med i detta arbete.

5. Slutsatser

Detta arbete visar att förekomsten av majoriteten av de utvalda arterna i Ekegården har minskat, troligen som följd av igenväxning och trädsjukdomar. Dessutom visade jag att artrikedomen var högre på sjukdomsdrabbade ask *Fraxinus excelsior* och lundalm *Ulmus minor*, jämfört med ek *Quercus robur*, samt ökade med trädens omkrets. Vidare studier behövs för att utreda anledningarna till minskningarna mer ingående för ett större antal trädklädda gräsmarker. Jag föreslår därför att det utförs en ny inventering av samtliga av de gräsmarker som inventerade 1989 och 2015 för att:

1. kunna se om förändringar i artsammansättning och/eller minskning av artrikedomen i hela artsamhällen kan förklaras av korrelationer mellan arternas funktionella egenskaper och förändringar i miljövariabler.
 - a. Minskar andelen lavar med tjockare bål i igenväxande gräsmarker?
 - b. Minskar andelen ljusgynnande arter i igenväxande gräsmarker?
 - c. Ökar andelen luftföroreningskänsliga arter i Gotlands gräsmarker?
 - d. Kan förändringarna i artsammansättning relateras till olika arter av fotobionter bland de epifytiska lavarna?
2. kunna se om förändringar i artsammansättning och/eller minskning av artrikedomen i hela artsamhällen kan förklaras av arternas preferenser gällande habitat och substrat.
 - a. Ökar almassocierade arter på andra trädslag medan de minskar på alm?
 - b. Minskar artrikedomen på askarna i de sjukdomsdrabbade gräsmarkerna?
 - c. Minskar artrikedomen på grövre träd i gräsmarker som växer igen?
 - d. Finns det några funktionella egenskaper så som sporstorlek och bältjocklek som korrelerar med arter som är associerade med grövre träd?

Referenser

- Ahmadjian, V. (1993). *The Lichen Symbiosis*. John Wiley & Sons.
- Andersson, L. (2002). Traktanalys – kartor över rikedomen av känsliga och sällsynta skogsarter. *Svensk Botanisk Tidskrift*, 96, 313–322.
- Aptroot, A. & van Herk, C.M. (2007). Further evidence of the effects of global warming on lichens, particularly those with Trentepohlia phycobionts. *Environmental Pollution*, 146, 293–298. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2006.03.018>
- Artdatabanken (2015). *Rödlistade arter i Sverige 2015*. SLU Artdatabanken.
- Artdatabanken (2020). *Rödlistade arter i Sverige 2020*. SLU Artdatabanken.
- Asplund, J., Larsson, P., Vatne, S. & Gauslaa, Y. (2010). Gastropod grazing shapes the vertical distribution of epiphytic lichens in forest canopies. *Journal of Ecology*, 98, 218–225. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01584.x>
- Asplund, J. & Wardle, D.A. (2017). How lichens impact on terrestrial community and ecosystem properties. *Biological Reviews*, 92, 1720–1738. <https://doi.org/10.1111/brv.12305>
- Association française de Lichénologie (u.å.). *AFL*. <https://www.afl-lichenologie.fr/> [2024-04-28]
- Begon, M. & Townsend, C.R. (2021). *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. 5. uppl. John Wiley & Sons.
- Benítez, A., Aragón, G., González, Y. & Prieto, M. (2018). Functional traits of epiphytic lichens in response to forest disturbance and as predictors of total richness and diversity. *Ecological Indicators*, 86, 18–26. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.12.021>
- Bronstein, J.L. (2009). The Evolution of Facilitation and Mutualism. *Journal of Ecology*, 97, 1160–1170.
- Bulte, E., Horan, R.D. & Shogren, J.F. (2006). Megafauna extinction: A paleoeconomic theory of human overkill in the pleistocene. *Journal of Economic Behavior & Organization*, 59, 297–323. <https://doi.org/10.1016/j.jebo.2005.04.010>
- Büdel, B. & Scheidegger, C. (2008). Thallus morphology and anatomy. I: Nash, I., Thomas H. (red.) *Lichen Biology*. 2. uppl. Cambridge University Press. 40–68. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511790478.005>
- del Campo, E.M., Catalá, S., Gimeno, J., del Hoyo, A., Martínez-Alberola, F., Casano, L.M., Grube, M. & Barreno, E. (2013). The genetic structure of the cosmopolitan three-partner lichen *Ramalina farinacea* evidences the concerted diversification of symbionts. *FEMS microbiology ecology*, 83, 310–323. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2012.01474.x>

- Catalá, S., del Campo, E.M., Barreno, E., García-Breijo, F.J., Reig-Armiñana, J. & Casano, L.M. (2016). Coordinated ultrastructural and phylogenomic analyses shed light on the hidden phycobiont diversity of *Trebouxia* microalgae in *Ramalina fraxinea*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 94, 765–777. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.10.021>
- Chamizo, S., Canton, Y., Afana, A., Lazaro, R., Domingo, F. & Sole-Benet, A. (2009). How development and disturbance of biological soil crust do affect runoff and erosion in drylands? I: Romero Diaz, A., Belmonte Serrato, F., Alonso Sarria, F., Lopez Bermudez, F. (eds.) *Advances in Studies on Desertification*. September 16-18, Murica, Spain. 203-206. <https://www.osti.gov/etdeweb/biblio/21285320> [2024-04-17]
- Choudhary, R. & Nayak, B. (2023). Lichen as A Bio- Monitoring and Bio- Indicators Agents for Climate Change and Air Pollution. I: Sharma, K. & Chelak, E. P. (red.) *Future Prospects for Environment Sustainability*. Elite Publishing House. 56–64.
- Croneborg, H. (2023). *Handbok för gotländska ängshävdare*. Gotländska Ängskommittén. <https://www.hembygd.se/gotland/ny-sida-6> [2024-04-27]
- Dahlström, A., Cousins, S.A.O. & Eriksson, O. (2006). The History (1620-2003) of Land Use, People and Livestock, and the Relationship to Present Plant Species Diversity in a Rural Landscape in Sweden. *Environment and History*, 12, 191–212.
- Divakar, P.K., Crespo, A., Wedin, M., Leavitt, S.D., Hawksworth, D.L., Myllys, L., McCune, B., Randlane, T., Bjerke, J.W., Ohmura, Y., Schmitt, I., Boluda, C.G., Alors, D., Roca-Valiente, B., Del-Prado, R., Ruibal, C., Buaruang, K., Núñez-Zapata, J., Amo de Paz, G., Rico, V.J., Molina, M.C., Elix, J.A., Esslinger, T.L., Tronstad, I.K.K., Lindgren, H., Ertz, D., Gueidan, C., Saag, L., Mark, K., Singh, G., Dal Grande, F., Parnmen, S., Beck, A., Benatti, M.N., Blanchon, D., Candan, M., Clerc, P., Goward, T., Grube, M., Hodkinson, B.P., Hur, J.-S., Kantvilas, G., Kirika, P.M., Lendemer, J., Mattsson, J.-E., Messuti, M.I., Miadlikowska, J., Nelsen, M., Ohlson, J.I., Pérez-Ortega, S., Saag, A., Sipman, H.J.M., Sohrabi, M., Thell, A., Thor, G., Truong, C., Yahr, R., Upreti, D.K., Cubas, P. & Lumbsch, H.T. (2015). Evolution of complex symbiotic relationships in a morphologically derived family of lichen-forming fungi. *New Phytologist*, 208, 1217–1226. <https://doi.org/10.1111/nph.13553>
- Domínguez, J., Macaya-Sanz, D., Gil, L. & Martín, J.A. (2022). Excelling the progenitors: Breeding for resistance to Dutch elm disease from moderately resistant and susceptible native stock. *Forest Ecology and Management*, 511, 120113. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120113>
- Dudley, S.A. & Lechowicz, M.J. (1987). Losses of Polyol through Leaching in Subarctic Lichens. *Plant Physiology*, 83, 813–815.
- Ekstam, U., Aronsson, M., Forshed, N. & Sjöbeck, M. (1988). *Ängar : om naturliga slåttermarker i odlingslandskapet*. LT.
- Ellis, C.J., Asplund, J., Benesperi, R., Branquinho, C., Di Nuzzo, L., Hurtado, P., Martínez, I., Matos, P., Nascimbene, J., Pinho, P., Prieto, M., Rocha, B.,

- Rodríguez-Arribas, C., Thüs, H. & Giordani, P. (2021). Functional Traits in Lichen Ecology: A Review of Challenge and Opportunity. *Microorganisms*, 9, 766. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9040766>
- Ericson, M., Ohlsson, E.W. & Hjelm, L. (1976). *Inventering av änges- och lövmarker. Länsstyrelsen i Gotland*. <https://www.lansstyrelsen.se/gotland/om-oss/vara-tjanster/publikationer/1976/inventering-av-anges--och-lovmarker.html> [2024-04-27]
- Ertz, D., Guzow-Krzemińska, B., Thor, G., Łubek, A. & Kukwa, M. (2018). Photobiont switching causes changes in the reproduction strategy and phenotypic dimorphism in the Arthoniomycetes. *Scientific Reports*, 8, 4952. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-23219-3>
- Gauslaa, Y. (2014). Rain, dew, and humid air as drivers of morphology, function and spatial distribution in epiphytic lichens. *Lichenologist*, 46, 1–16. <https://doi.org/10.1017/S0024282913000753>
- González-Montelongo, C. & Pérez-Vargas, I. (2021). Is an invasive alien tree able to sustain a similar lichen diversity as the native forest? The case of the sweet chestnut (*Castanea sativa* Mill.) and the laurel forest in Macaronesia. *Forest Ecology and Management*, 488, 119009. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119009>
- Goodenough, U. (2020). Introduction to the lichen ultrastructure series. *Algal Research*, 51, 102026. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2020.102026>
- Gross, A., Holdenrieder, O., Pautasso, M., Queloz, V. & Sieber, T.N. (2014). *Hymenoscyphus pseudoalbidus*, the causal agent of European ash dieback. *Molecular Plant Pathology*, 15, 5–21. <https://doi.org/10.1111/mpp.12073>
- Gustafsson, L., Fiskesjö, A., Ingelög, T., Pettersson, B. & Thor, G. (1992). Factors of Importance to Some Lichen Species of Deciduous Broad-Leaved Woods in Southern Sweden. *Lichenologist*, 24, 255–266. <https://doi.org/10.1017/S0024282992000367>
- Gustafsson, L., Franzén, M., Sunde, J. & Johansson, V. (2023). The non-native *Quercus rubra* does not substitute the native *Quercus robur* and *Q. petraea* as substrate for epiphytic lichens and bryophytes. *Forest Ecology and Management*, 549, 121482. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121482>
- Gustavsson, E. (2007). *Grassland Plant Diversity in Relation to Historical and Current Land Use*. Diss. Sveriges Lantbruksuniversitet. <https://res.slu.se/id/publ/15179>
- Gärdenfors, U. (2010). *Rödlistade arter i Sverige 2010 - The 2010 Red List of Swedish Species*. Artdatabanken, SLU, Uppsala. <https://www.nationalredlist.org/publication/rodlistade-arter-i-sverige-2010> [2024-04-28]
- Hanski, I. (1999). *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198540663.001.0001>
- Hauck, M. (2010). Ammonium and nitrate tolerance in lichens. *Environmental Pollution*, 158, 1127–1133. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2009.12.036>

- Hauck, M., Jürgens, S.-R., Brinkmann, M. & Herminghaus, S. (2008). Surface Hydrophobicity Causes SO₂ Tolerance in Lichens. *Annals of Botany*, 101, 531–539. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm306>
- Hauck, M., Willenbruch, K. & Leuschner, C. (2009). Lichen Substances Prevent Lichens from Nutrient Deficiency. *Journal of Chemical Ecology*, 35, 71–73. <https://doi.org/10.1007/s10886-008-9584-2>
- Helms, G., Friedl, T., Rambold, G. & Mayrhofer, H. (2001). Identification of photobionts from the lichen family Physciaceae using algal-specific ITS rDNA sequencing. *Lichenologist*, 33, 73–86. <https://doi.org/10.1006/lich.2000.0298>
- van Herk, C.M., Aptroot, A. & van Dobben, H.F. (2002). Long-term monitoring in the Netherlands suggests that lichens respond to global warming. *Lichenologist*, 34, 141–154. <https://doi.org/10.1006/lich.2002.0378>
- Hillis, D.M., Heller, H.C., Hacker, S.D., Hall, D. & Sadava, D. (2020). *Life: The Science of Biology*. 12. uppl. W.H.Freeman & Co Ltd.
- von Hirschheydt, G. (2024). *Occupancy vs. detection: Estimating changes in epiphytic lichen communities over 20 years*. Diss. Universität Bern. <https://boristheses.unibe.ch/4822/> [2024-04-05]
- Hom, E.F.Y. & Murray, A.W. (2014). Niche engineering demonstrates a latent capacity for fungal-algal mutualism. *Science*, 345, 94–98. <https://doi.org/10.1126/science.1253320>
- Honegger, R. (1993). Developmental biology of lichens. *New Phytologist*, 125, 659–677. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1993.tb03916.x>
- Hyvärinen, M. & Crittenden, P.D. (1998). Relationships between atmospheric nitrogen inputs and the vertical nitrogen and phosphorus concentration gradients in the lichen *Cladonia portentosa*. *New Phytologist*, 140, 519–530. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1998.00292.x>
- Höök Patriksson, K. (red.) (1998). *Skötselhandbok för gårdens natur- och kulturvården*. Statens jordbruksverk.
- Jacobs, K., Wingfield, M.J. & Gibbs, J.N. (2004). Pathology: Vascular Wilt Diseases. I: Burley, J. (red.) *Encyclopedia of Forest Sciences*. Elsevier. 766–772. <https://doi.org/10.1016/B0-12-145160-7/00065-X>
- Jie, C. & Blume, H.-P. (2002). Rock-weathering by lichens in Antarctic: patterns and mechanisms. *Journal of Geographical Sciences (Acta Geographica Sinica)*, 12, 387–396. <https://doi.org/10.1007/BF02844595>
- Johansson, O., Palmqvist, K. & Olofsson, J. (2012a). Nitrogen deposition drives lichen community changes through differential species responses. *Global Change Biology*, 18, 2626–2635. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02723.x>
- Johansson, P. (1998). *Svampar och epifytiska lavar i gotländska lövmarker*. (1998:5). Livsmiljöenheten, Länsstyrelsen i Gotlands län. <https://www.lansstyrelsen.se/gotland/om-oss/vara-tjanster/publikationer/1998/svampar-och-epifytiska-lavar-i-gotlandska-lovmarker.html> [2024-04-28]

- Johansson, P. (2000). *Gotlands lövmarker*. (2000:3). Livsmiljöenheten, Länsstyrelsen i Gotlands län. <https://www.lansstyrelsen.se/gotland/om-oss/vara-tjanster/publikationer/2000/gotlands-lovmarker.html> [2024-04-27]
- Johansson, P., Croneborg, H. & Lönnell, N. (2006). Hotad mångfald i Gotlands lövängar och lövängsrester. *Svensk Botanisk Tidskrift*, 100, 176–194.
- Johansson, P., Rydin, H. & Thor, G. (2007). Tree age relationships with epiphytic lichen diversity and lichen life-history traits in southern Sweden. *Ecoscience*, 14, 81–91. [https://doi.org/10.2980/1195-6860\(2007\)14\[81:TARWEL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2980/1195-6860(2007)14[81:TARWEL]2.0.CO;2)
- Johansson, V., Ranius, T. & Snäll, T. (2012b). Epiphyte metapopulation dynamics are explained by species traits, connectivity, and patch dynamics. *Ecology*, 93, 235–241.
- John, E. (1992). Distribution patterns and interthalline interactions of epiphytic foliose lichens. *Canadian Journal of Botany*, 70, 818–823. <https://doi.org/10.1139/b92-104>
- Jones, C.G., Lawton, J.H. & Shachak, M. (1997). Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology*, 78, 1946–1957.
- Jordbruksverket (u.å.a). *Objektrapport: 6C2-300 Lilla Atlings, Atlingbo*. TUVÅ. <https://etjanst.sjv.se/tuvaut/objektrapport/6C2-300> [2024-04-04]
- Jordbruksverket (u.å.b). *Tuva*. Statens jordbruksverk. www.jordbruksverket.se/TUVA [2024-04-27]
- Jönsson, M.T. & Thor, G. (2012). Estimating Coextinction Risks from Epidemic Tree Death: Affiliate Lichen Communities among Diseased Host Tree Populations of *Fraxinus excelsior*. *PLoS ONE*, 7, e45701. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0045701>
- Jönsson, M.T., Thor, G. & Johansson, P. (2011). Environmental and historical effects on lichen diversity in managed and unmanaged wooded meadows. *Applied Vegetation Science*, 14, 120–131. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2010.01096.x>
- Krespach, M.K.C., García-Altare, M., Flak, M., Schoeler H., Scherlach, K., Netzker, T., Schmalzl, A., Mattern, D.J., Schroeckh, V., Komor, A., Mittag, M., Hertweck, C. & Brakhage, A.A. (2020). Lichen-like association of *Chlamydomonas reinhardtii* and *Aspergillus nidulans* protects algal cells from bacteria. *The ISME journal*, 14, 2794–2805. <https://doi.org/10.1038/s41396-020-0731-2>
- Kricke, R. (2002). Measuring bark pH. I: Monitoring with Lichens—Monitoring Lichens. Springer Netherlands. 333–336. [https://doi.org/10.1639/0007-2745\(2002\)105\[0501:\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1639/0007-2745(2002)105[0501:]2.0.CO;2)
- Kuldeep, S., Prodyut, B. & Bhavan, M. (2015). Lichen as a Bio-Indicator Tool for Assessment of Climate and Air Pollution Vulnerability: Review. *International Research Journal of Environment Sciences*, 4, 107-117. <https://www.isca.in/IJENS/Archive/v4/i12/14.ISCA-IRJEVS-2015-217.php> [2024-04-21]
- Leliaert, F., Smith, D.R., Moreau, H., Herron, M.D., Verbruggen, H., Delwiche, C.F. & De Clerck, O. (2012). Phylogeny and Molecular Evolution of the Green Algae.

- Critical Reviews in Plant Sciences*, 31, 1–46.
<https://doi.org/10.1080/07352689.2011.615705>
- Leppik, E. & Jüriado, I. (2008). Factors important for epiphytic lichen communities in wooded meadows of Estonia. *Folia Cryptogamica Estonia*, 44, 75–87.
- Lithberg, N. (1934). Gotlandsängen. *Sveriges Natur, Sveriges Naturskyddsförenings Årsskrift*, 1934, 92–102.
- Lodha, A. (2013). Evaluation of various Lichen species for monitoring pollution. *Current Botany*, 4, 63–66.
- Lücking, R., Hodkinson, B.P. & Leavitt, S.D. (2017). The 2016 classification of lichenized fungi in the Ascomycota and Basidiomycota – Approaching one thousand genera. *Bryologist*, 119, 361–416. <https://doi.org/10.1639/0007-2745-119.4.361>
- Lücking, R., Lawrey, J.D., Sikaroodi, M., Gillevet, P.M., Chaves, J.L., Sipman, H.J.M. & Bungartz, F. (2009). Do lichens domesticate photobionts like farmers domesticate crops? Evidence from a previously unrecognized lineage of filamentous cyanobacteria. *American Journal of Botany*, 96, 1409–1418. <https://doi.org/10.3732/ajb.0800258>
- Lücking, R., Leavitt, S.D. & Hawksworth, D.L. (2021). Species in lichen-forming fungi: balancing between conceptual and practical considerations, and between phenotype and phylogenomics. *Fungal Diversity*, 109, 99–154. <https://doi.org/10.1007/s13225-021-00477-7>
- Löbel, S., Snäll, T. & Rydin, H. (2006). Species richness patterns and metapopulation processes - Evidence from epiphyte communities in boreo-nemoral forests. *Ecography*, 29, 169–182. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0906-7590.04348.x>
- Máguas, C., Griffiths, H. & Broadmeadow, M.S.J. (1995). Gas exchange and carbon isotope discrimination in lichens: Evidence for interactions between CO₂ - concentrating mechanisms and diffusion limitation. *Planta*, 196, 95–102.
- Manzitto-Tripp, E.A., Lendemer, J.C. & McCain, C.M. (2022). Most lichens are rare, and degree of rarity is mediated by lichen traits and biotic partners. *Diversity and Distributions*, 28, 1810–1819.
- Matos, P., Pinho, P., Aragón, G., Martínez, I., Nunes, A., Soares, A.M.V.M. & Branquinho, C. (2015). Lichen traits responding to aridity. *Journal of Ecology*, 103, 451–458.
- McDuffie, E.E., Smith, S.J., O'Rourke, P., Tibrewal, K., Venkataraman, C., Marais, E.A., Zheng, B., Crippa, M., Brauer, M. & Martin, R.V. (2020). A global anthropogenic emission inventory of atmospheric pollutants from sector- and fuel-specific sources (1970–2017): an application of the Community Emissions Data System (CEDS). *Earth System Science Data*, 12, 3413–3442. <https://doi.org/10.5194/essd-12-3413-2020>
- Menkis, A., Östbrant, I.-L., Wågström, K. & Vasaitis, R. (2015). Dutch elm disease on the island of Gotland: monitoring disease vector and combat measures. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 31, 1–13. <https://doi.org/10.1080/02827581.2015.1076888>

- Meyer, A.R., Valentin, M., Liulevicius, L., McDonald, T.R., Nelsen, M.P., Pengra, J., Smith, R.J. & Stanton, D. (2023). Climate warming causes photobiont degradation and carbon starvation in a boreal climate sentinel lichen. *American Journal of Botany*, 110, e16114. <https://doi.org/10.1002/ajb2.16114>
- Míguez, F., Schiefelbein, U., Karsten, U., García-Plazaola, J.I. & Gustavs, L. (2017). Unraveling the Photoprotective Response of Lichenized and Free-Living Green Algae (Trebouxiophyceae, Chlorophyta) to Photochilling Stress. *Frontiers in Plant Science*, 8, 1144. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01144>
- Moberg, R. & Holmåsen, I. (1982). *Lavar, en fälthandbok*. 3. uppl. Interpublishing AB.
- Nash, I., Thomas H. (red.) (2008). *Lichen Biology*. 2. uppl. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511790478>
- Nash, T.H. & Gries, C. (1991). Lichens as Indicators of Air Pollution. I: Gries, C., Lipfert, F.W., Lippmann, M., & Nash, T.H. (red.) *Air Pollution*. Springer. 1–29. https://doi.org/10.1007/978-3-540-47343-5_1
- Nelsen, M., Lüicking, R., Boyce, C., Lumbsch, T. & Ree, R. (2020). The macroevolutionary dynamics of symbiotic and phenotypic diversification in lichens. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117, 21495-21504. <https://doi.org/10.1073/pnas.2001913117>
- Niklasson, M. & Nilsson, S. (2005). *Skogsdynamik och arters bevarande*. Studentlitteratur. <https://res.slu.se/id/publ/7891> [2024-04-16]
- Nimis, P.L. (2024). *ITALIC - The Information System on Italian Lichens*. University of Trieste, Dept. of Biology. <https://italic.units.it/index.php?procedure=base&t=61&c=62> [2024-04-28]
- Nitare, J. (2023). *Skyddsvärd skog*. 3. uppl. Skogsstyrelsen.
- Nordberg, A. (2013). *Utvärdering av ängs- och betesmarksinventeringen och databasen TUVÅ*. (2013:32). Jordbruksverket, Jönköping.
- Pakeman, R.J., O'Brien, D., Genney, D. & Brooker, R.W. (2022). Identifying drivers of change in bryophyte and lichen species occupancy in Scotland. *Ecological Indicators*, 139, 108889. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.108889>
- Pardow, A., Hartard, B. & Lakatos, M. (2010). Morphological, photosynthetic and water relations traits underpin the contrasting success of two tropical lichen groups at the interior and edge of forest fragments. *AoB PLANTS*, 2010, plq004. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plq004>
- Petersen, K., Calabria, L.M., Miller, J.E.D., Brown-Clay, J., Hynson, L., Steen, T., Johnston, K., Ulbrich, A., Chandler, E., Miller, M. & Villella, J. (2017). Substrate age influences species richness and community composition of calicioid lichens and fungi on wooden buildings. *Bryologist*, 120, 19–24
- Pettersson, R.B., Ball, J.P., Renhorn, K.-E., Esseen, P.-A. & Sjöberg, K. (1995). Invertebrate communities in boreal forest canopies as influenced by forestry and lichens with implications for passerine birds. *Biological Conservation*, 74, 57–63. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(95\)00015-V](https://doi.org/10.1016/0006-3207(95)00015-V)
- Phinney, N.H., Solhaug, K.A. & Gauslaa, Y. (2019). Photobiont-dependent humidity threshold for chlorolichen photosystem II activation. *Planta*, 250, 2023–2031. <https://doi.org/10.1007/s00425-019-03282-4>

- Pinho, P., Bergamini, A., Carvalho, P., Branquinho, C., Stofer, S., Scheidegger, C. & Máguas, C. (2012). Lichen functional groups as ecological indicators of the effects of land-use in Mediterranean ecosystems. *Ecological Indicators*, 15, 36–42. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.09.022>
- Pinho, P., Dias, T., Cruz, C., Tang, Y.S., Sutton, M.A., Martins-Loução, M.-A., Máguas, C. & Branquinho, C. (2011). Using lichen functional diversity to assess the effects of atmospheric ammonia in Mediterranean woodlands. *Journal of Applied Ecology*, 48, 1107–1116.
- Pisani, T., Paoli, L., Gaggi, C., Pirintsos, S. & Loppi, S. (2007). Effects of high temperature on epiphytic lichens: Issues for consideration in a changing climate scenario. *Plant Biosystems*, 141, 164–169. <https://doi.org/10.1080/11263500701401356>
- R Core Team (2024). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Ranius, T., Eliasson, P. & Johansson, P. (2008). Large-scale occurrence patterns of red-listed lichens and fungi on old oaks are influenced both by current and historical habitat density. *Biodiversity and Conservation*, 17, 2371–2381. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9387-3>
- Renhorn, K.-E., Esseen, P.-A., Palmqvist, K. & Sundberg, B. (1996). Growth and vitality of epiphytic lichens. *Oecologia*, 109, 1–9. <https://doi.org/10.1007/s004420050051>
- Riksantikvarieämbetet (2018). *L1977:6555 Hägnad, Fornlämning*. Fornsök. <https://app.raa.se/open/fornsok/lamning/f7fc2fb4-fcf0-4d38-a871-a8bfdde1693> [2024-03-30]
- Sanders, W.B. (2001). Lichens: The Interface between Mycology and Plant Morphology: Whereas most other fungi live as an absorptive mycelium inside their food substrate, the lichen fungi construct a plant-like body within which photosynthetic algal symbionts are cultivated. *BioScience*, 51, 1025–1035. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[1025:LTIBMA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[1025:LTIBMA]2.0.CO;2)
- Sanders, W.B. & Masumoto, H. (2021). Lichen algae: the photosynthetic partners in lichen symbioses. *Lichenologist*, 53, 347–393. <https://doi.org/10.1017/S0024282921000335>
- Sandström, J., Bjelke, U., Sundberg, S., Carlberg, T., Ahrné, K., Aronsson, M., Berglund, H., Dahlberg, A., Eide, W., Gärdenfors, U., Halling, C., Hallingbäck, T., Jacobson, A., Larsson, A., Ljungberg, H., Lönnell, N., Mo, K., Naeslund, M., Svensson, M., Thor, G., Tjernberg, M., Tranvik, L. & Von Wachenfeldt, E. (2015). *Tillstånd och trender för arter och deras livsmiljöer – rödlistade arter i Sverige 2015*. Artdatabanken Rapporterar, (17). <https://res.slu.se/id/publ/67065> [2024-04-08]
- Santini, A. & Faccoli, M. (2015). Dutch elm disease and elm bark beetles: a century of association. *iForest - Biogeosciences and Forestry*, 8, 126–134. <https://doi.org/10.3832/ifor1231-008>
- Skogsstyrelsen (2012). *Nyckelbiotop N9276-1998* [Ej Publicerat].

- Skogsstyrelsen (2019). *After-LIFE Conservation Plan Life ELMIAS*.
<https://webgate.ec.europa.eu/life/publicWebsite/project/LIFE12-NAT-SE-001139/saving-wooded-natura-2000-habitats-from-invasive-alien-fungi-species-on-the-island-of-gotland-sweden> [2024-04-28]
- SLU Artdatabanken (u.å.). *Artfakta*, SLU Artdatabanken. <https://artfakta.se/> [2024-04-28]
- Snäll, T., Ribeiro, P.J. & Rydin, H. (2003). Spatial Occurrence and Colonisations in Patch-Tracking Metapopulations: Local Conditions versus Dispersal. *Oikos*, 103 (3), 566–578.
- Spribille, T., Resl, P., Stanton, D.E. & Tagirdzhanova, G. (2022). Evolutionary biology of lichen symbioses. *New Phytologist*, 234, 1566–1582.
<https://doi.org/10.1111/nph.18048>
- Spribille, T., Tuovinen, V., Resl, P., Vanderpool, D., Wolinski, H., Aime, M.C., Schneider, K., Stabenheiner, E., Toome-Heller, M., Thor, G., Mayrhofer, H., Johannesson, H. & McCutcheon, J.P. (2016). Basidiomycete yeasts in the cortex of ascomycete macrolichens. *Science*, 353, 488–492.
<https://doi.org/10.1126/science.aaf8287>
- Stenlid, J. (2020). *Almpopulationens framtid på Gotland*. Länsstyrelsen i Gotlands län.
<https://www.lansstyrelsen.se/gotland/om-oss/vara-tjanster/publikationer/2020/almopulationens-framtid-pa-gotland.html> [2024-05-05]
- Sundberg, S., Carlberg, T., Sandström, J. & Thor, G. (2019). *Värdväxterns betydelse för andra organismer – med fokus på vedartade värdväxter*. (22). Artdatabanken SLU. <https://www.Artdatabanken.se/publikationer/vardvaxters-betydelse-for-andra-organismer-med-fokus-pa-vedartade-vardvaxter/> [2024-04-28]
- TerraTec & Lantmäteriet (u.å) *Lilla Atlings. SWEREF99 TM (nord, öst) 6375466, 701670*. Flygfoto [Kartografiskt material]. <https://kartor.eniro.se/> [2024-04-02]
- Thor, G. (1998). Red-listed lichens in Sweden: habitats, threats, protection, and indicator value in boreal coniferous forests. *Biodiversity and Conservation*, 7, 59–72.
<https://doi.org/10.1023/A:1008807729048>
- Thor, G., Johansson, P. & Jönsson, M.T. (2010). Lichen diversity and red-listed lichen species relationships with tree species and diameter in wooded meadows. *Biodiversity and Conservation*, 19, 2307–2328. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9843-8>
- Thor, G., Thor, S. & Knutsson, T. (2015). *Inventeringsblankett Lilla Atlings 45:4* [Ej Publicerat]. Sveriges Lantbrukuniversitet.
- Tibell, L.B. (1994). Distribution patterns and dispersal strategies of Caliciales. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 116, 159–202. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1994.tb00429.x>
- Tilman, D., May, R., Lehman, C. & Nowak, M. (1994). Habitat Destruction and the Extinction Debt. *Nature*, 371, 65–66. <https://doi.org/10.1038/371065a0>
- Violle, C., Navas, M., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882–892.
<https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>

- Wan, S. & Ellis, C. (2019). Are lichen growth form categories supported by continuous functional traits: Water-holding capacity and specific thallus mass? *Edinburgh Journal of Botany*, 77, 1–12. <https://doi.org/10.1017/S0960428619000209>
- Weldon, J. & Grandin, U. (2021). Weak recovery of epiphytic lichen communities in Sweden over 20 years of rapid air pollution decline. *Lichenologist*, 53, 203–213. <https://doi.org/10.1017/S0024282921000037>
- Westling, A., Toräng, P., Jaconson, A., Haldin, M. & Naeslund, M. (red.) (2020). *Sveriges arter och naturtyper i EU:s art- och habitatdirektiv: resultat från rapportering 2019 till EU av bevarandestatus 2013–2018*. Naturvårdsverket.
- Wijayawardene, N.N., Hyde, K.D. & Dai, D.-Q. (2021). Outline of Ascomycota. I: Zaragoza, Ó. & Casadevall, A. (red.) *Encyclopedia of Mycology*. Elsevier. 246–254. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-819990-9.00064-0>

Tack

Stort tack till Eje Hafdell, Emeli Olsson, Emma Olsson och Linda Wintland som hjälpt mig med stöd och motivation!

Publicering och arkivering

Godkända självständiga arbeten (examensarbeten) vid SLU publiceras elektroniskt. Som student äger du upphovsrätten till ditt arbete och behöver godkänna publiceringen. Om du kryssar i **JA**, så kommer fulltexten (pdf-filen) och metadata bli synliga och sökbara på internet. Om du kryssar i **NEJ**, kommer endast metadata och sammanfattning bli synliga och sökbara. Även om du inte publicerar fulltexten kommer den arkiveras digitalt. Om fler än en person har skrivit arbetet gäller krysset för samtliga författare. Du hittar en länk till SLU:s publiceringsavtal på den här sidan:

- <https://libanswers.slu.se/sv/faq/228316>.

JA, jag/vi ger härmed min/vår tillåtelse till att föreliggande arbete publiceras enligt SLU:s avtal om överlåtelse av rätt att publicera verk.

NEJ, jag/vi ger inte min/vår tillåtelse att publicera fulltexten av föreliggande arbete. Arbetet laddas dock upp för arkivering och metadata och sammanfattning blir synliga och sökbara.