



Høgskulen
på Vestlandet

BACHELOROPPGAVE

Vekst og reproduksjon hos blåbær, *Vaccinium myrtillus*, i forhold til klimaendringer

Growth and reproduction in bilberries, *Vaccinium myrtillus*, in relation to climate change

119

Landskapsplanlegging med landskapsarkitektur
Fakultet for ingeniør og naturfag/Institutt for miljø- og
naturvitenskap

03.06.2019

Jeg bekrefter at arbeidet er selvstendig utarbeidet, og at referanser/kildehenvisninger til alle

kilder som er brukt i arbeidet er oppgitt, jf. Forskrift om studium og eksamen ved Høgskulen på Vestlandet, § 10.



Vekst og reproduksjon hos blåbær,
Vaccinium myrtillus, i forhold til
klimaendringer

Sammendrag

Studier langs høydegradienter er ideelle for å studere planters responser på regionale og lokale miljøfaktorer og på klimaendringene. Blåbær er en nøkkelart i den boreale sonen i Eurasia og en viktig matkilde for en rekke arter. En nedgang i vekst og reproduksjon vil derfor ha store konsekvenser for økosystemene de lever i.

Vekst og reproduksjonstrekk hos blåbær ble studert ved 10 høyder langs en høydegradient fra 200 til 876 meter over havet, i en blåbærfuruskog i Sogndal kommune. Rametstørrelse, bærproduksjon og andel modne frø ble studert i forhold til høydegradienten (moh.) og de lokale økologiske forholdene varmeindeks, lys, glødetap, pH og jordfuktighet, samt hvordan de varierte mellom 2017 og 2018. I tillegg ble bærproduksjon og andel modne frø analysert i forhold til de to viktigste vegetasjonsgradientene i studieområdet; GNMDS-akse 1 og GNMDS-akse 2.

Blåbærrametene var større i 2018 sammenlignet med 2017, mens det var langt færre bær i 2018. Rametene hadde gunstigere vekstvilkår der det var tørrere, mer skygge og høyere organisk innhold i jorda. I tillegg var både vekstvilkår og bærproduksjon størst ved mellomhøyder. Bærproduksjonen var også høyest i de mer skyggefulle delene av skogen. Andelen modne frø hadde svært ulikt forløp langs høydegradienten i 2017 og 2018. Hvor andelen avtok med høyden i 2017, økte den, i 2018, opp mot rundt 450 meter over havet før den avtok med økt høyde. Både bærproduksjonen og andel modne frø var generelt størst i de lavtliggende, tørre og skyggefulle blokkene langs GNMDS-akse 1, men for 2018 var det ulikt forløp og andelen moden frø økte mot de høytliggende, fuktigere og mer lysåpne blokkene. I tillegg var det større andel modne frø der det var varmere og jorda var mer næringsrik, med høyere pH og lite organisk innhold i jorda (GNMDS-akse 2), men disse trendene var mer fremtredende i 2017 enn i 2018.

Ettersom rametstørrelse og bærproduksjon var størst ved mellomhøyder og andel modne frø fikk en lignende trend langs høydegradienten i 2018, kan man tenke seg at disse plantetrekkene vil finnes lengre opp i høyden ved de pågående klimaendringene, da de trolig vil oppsøke kjøligere klima. Det varme og tørre klimaet i 2018 hadde en negativ effekt på bærproduksjonen, mens den hadde en tilsynelatende positiv effekt på andel modne frø, ettersom andelen økte lengre opp langs høydegradienten enn året før.

Abstract

Studies across elevation gradients are ideal for studying plants responses on regional and local environmental factors and climate change. Bilberry is a key stone specie in the boreal zone in Eurasia and is an important food source for many species. A decline in growth and reproduction will therefore have big consequences for the ecosystems they inhabit.

Growth and reproductive traits in bilberries were studied at 10 elevations along an elevation gradient from 200 to 876 meter above sea level, in a bilberry-pine forest in Sogndal county. Ramet size, berry production and the proportion of mature seeds was studied in relation to the elevation gradient and the local ecological conditions heat index, light, the organic content in soil, pH and soil moisture, and how they varied between the years 2017 and 2018. In addition, berry production and proportion of mature seeds were analyzed in relation to the two main vegetation gradients in the study area; GNMDS-axis 1 and GNMDS-axis 2.

The bilberry ramets were larger in 2018 compared to those in 2017, while there were far fewer berries in 2018. The ramets had more favorable growth conditions where it was drier, more shade and higher organic content in the soil. In addition, both growth conditions and berry production were greatest at intermediate height. The berry production was also highest in the shadier parts of the forest. The proportion of mature seeds had a very different course along the elevation gradient in 2017 compared to 2018. Where the proportion declined with increasing elevation in 2017, it, in 2018, increased up to around 450 meters above sea level before it declined with increased elevation. Both berry production and proportion of mature seed were generally highest in low, dry and shady block along the GNMDS-axis 1, but for 2018 there was a different course and the proportion of mature seeds increased against the higher, more humid and more light exposed blocks. In addition, proportion of mature seeds were larger where it was warmer and the soil was more nutritious, with higher pH and low organic content in the soil (GNMDS-axis 2), but these trends was more prominent in 2017 than in 2018.

Since the ramet size and the berry production was greatest at intermediate altitudes and the proportion of mature seeds got a similar trend along the elevation gradient I 2018, one can assume that these plant features will be found at higher altitudes with climate change, since they are likely to seek cooler climates. The heatwave of the summer of 2018, had an negative effect on berry production, but had a somewhat positive effect on the proportion of mature seeds, as they had a higher proportion on higher altitudes then the previous year.

Forord

Dette er en avsluttende bacheloroppgave i Landskapsplanlegging med landskapsarkitektur ved Høgskulen på Vestlandet, og teller 20 studiepoeng. Mitt ønske om å fordype meg mer i økologi og statistikk, samt feltarbeid motiverte meg til å velge den oppgaven. Jeg hadde nydelige solskinnsdager i felt og fine, tidsoppslukende dager i lab. Statistikken har vært krevende, men også lærerikt og gøy.

Jeg vil derfor gi en stor takk til Knut Rydgren og Joachim P. Töpper som har hjulpet meg med de statistiske analysene, jeg hadde aldri klart det uten deres hjelp. Jeg vil også takke veilederne mine Inger Auestad og, igjen, Knut Rydgren for all veiledning og for sjappe og utfyllende svar om jeg har lurt på noe.

I tillegg vil jeg rette en stor takk til Rannveig Berge, Ingrid Avdem og Oline Lima, som har gjort mye av forarbeidet og som har latt meg bruke deres data og resultat i min oppgave. Jeg vil også gi en takk til Jan Sulavik og Aurora Jordahl, som har satt av tid til å hjelpe meg komme i gang med frøtellingen.

Illustrasjoner er laget av forfatter om ikke annet er oppgitt.

Sogndal, 03.06.2019

Innhold

Innledning.....	7
Material og metode.....	10
Studieområde.....	10
Klima.....	10
Berggrunn og løsmasser.....	13
Vegetasjon.....	13
Arten.....	14
Datainnsamling.....	15
Plassering av prøveflatene.....	15
Registrering av blåbærvegetasjon.....	16
Økologiske målinger.....	19
Statistisk analyse.....	20
Resultat.....	22
Rametstørrelse.....	22
Bærproduksjon.....	25
Andel modne frø.....	28
Diskusjon.....	31
Rametstørrelse.....	31
Bærproduksjon.....	32
Andel modne frø.....	32
Kilder.....	34

Innledning

Jordens klimasystem endrer seg raskere enn noensinne og naturen er mye mer sårbar i dag enn tidligere (IPCC, 2014). Med et økt behov for areal og ressurser har mennesket redusert leveområdene til arter verden over (IPBES, 2018). Dette, sammen med forurensning, invaderende arter og menneskeskapte klimaendringer, har ført til en nedgang i det biologiske mangfoldet (IPBES, 2018; Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019). Det har derfor blitt viktigere å studere responsen til nøkkelartene under klimaendringene, ettersom de har en viktig funksjon for økosystemene de lever i (Bond, 1994; Power et al., 1996).

Siden førindustriell tid har menneskelig aktivitet forårsaket omtrent 1 °C global oppvarming. FN sitt klimapanel, IPCC, legger fram i sin rapport at hvis denne trenden fortsetter vil det ha store konsekvenser for både mennesker og natur (Allen et al., 2018). Den globale overflatetemperaturen forventes å øke utover det 21. århundre ved alle vurderte utslippsscenarioer. Varmebølger vil forekomme oftere og vare lengre, og ekstremnedbørhendelser vil bli mer intense og hyppigere i mange regioner. Havoppvarmingen og havforsuringen vil fortsette, og det gjennomsnittlige havnivået vil stige (IPCC, 2014). I Norge vil nedbøren generelt øke, og det er forventet flere ekstremnedbørhendelser. I tillegg kan det også forventes at Sør-Norge vil oppleve hyppigere og mer alvorlige tørkesommerer i framtiden, ettersom middelsnedbøren om sommeren i Norge beregnes å endre seg lite (Skaland et al., 2019).

Den geografiske fordelingen av enhver art er avhengig av dens miljøtoleranse, spredningsbegrensning og biologiske interaksjoner med andre arter (Moen, 1998; Peterson et al., 2011). For terrestriske plantearter er det særlig de klimatiske faktorene og de forskjellige jordbunnsfaktorene som er viktige. Disse miljøfaktorene virker inn på det enkelte individs vekst, forplantning og øvrige livsprosesser. I tillegg til de abiotiske miljøfaktorene er planter også påvirket av andre arter gjennom blant annet konkurranse, beitepåvirkning og menneskelig aktivitet (Moen, 1998).

Når endringene skjer så raskt som i dag, blir det vanskeligere for enkelte planter å tilpasse seg (Corlett & Westcott, 2013). For å unngå utryddelse, ved endringer i klima, må arter enten flytte på seg eller tilpasse seg (Aitken et al., 2008; Berg et al., 2010; Graae et al., 2018). For at en art skal kunne tilpasse seg ved klimaendringene må den ha en bred klimatisk toleranse eller kunne endre sin nisje (Graae, 2018). Arter med mer generelle klimakrav vil ha større

toleranse for klimaendringen enn arter med mer spesifikke klimakrav (Thuiller et al., 2005). For at en art skal kunne forflytte seg må de kunne spre seg til områder med tilsvarende klima, men også i takt med klimaendringene (Hannah, 2015). Som en respons til klimaendringene trekker artene seg nå nordover eller opp i høyden (Chen et al, 2011; Parmesan & Yohe, 2003). Dette fører til mer artsrike fjelltopper (Steinbauer et al., 2018), men også et mindre habitat for de artene som lever der i dag, ettersom de ikke kan spre seg lengre opp i høyden (Colwell et al., 2008; Gottfried et al., 2012). For de mest alpine artene vil dette ha størst konsekvens, ettersom de ikke har noen sted å flykte.

Med dagens klimaendringer er det blitt større behov for studier som ser på effektene av endringene (Graae et al., 2012). For å forstå årsakene til endringene i vegetasjonsmønstrene trengs det en bred kunnskap om vegetasjonens respons på variasjon langs miljøgradienter og regionale forskjeller i klima (Økland, 1996). Observasjonsstudier gjennom flere år og studier langs klimagradienter er to av flere tilnærminger brukt for studier av økosystem og arters respons på klimaendringene (Rustad, 2008). Høydegradient er en klimagradient ettersom temperatur, nedbør og lysinnstråling endrer seg langs høyden (Moen, 1998; Pato & Obeso, 2012b). Ved å bruke høydegradient i økologiske studier kan man derfor studere hvordan arter oppfører seg ved ulikt klima og forutsi arters respons på klimaendringene i den virkelige verden, uten å nytte studier over flere år (Rustad, 2008).

På grunn av sin vide utbredelse er blåbær (*Vaccinium myrtillus*) en viktig nøkkelart i den boreale sonen, i Eurasia (Moen, 1998; Ritchie, 1956). Det er derfor viktig å kartlegge hvordan arten responderer med de pågående klimaendringene. Hele planten (stengel, blader og bær) fungerer som en viktig matkilde for en rekke dyr og insekter (Hegland, Rydgren & Seldal, 2005; Hertel et al., 2017; Pato & Obeso, 2013; Selås, 2001), i tillegg fungerer planten som gjemmeded for enkelte insekter og fugler (Baines, 1996).

Blåbær formerer seg både seksuelt og gjennom klonal vekst (Flower-Ellis, 1971; Ritchie, 1956). Arten nytter oftest klonal vekst (Albert et al., 2003), men for genetiske variasjon nytter den seg også av seksuell formering; hvor den om våren lager blomster, med neker i, som tiltrekker seg pollinatorer (Jacquemart, 1993; Ritchie, 1956). Bærproduksjonen har vist å være sterkt korrelert med pollinator-aktivitet, hvor det er høyere reprodutiv suksess der det er større pollinator-nettverk (Boulanger-Lapointe, et al., 2017). Blåbær er derfor avhengig av samspillet med pollinatorene (Frøborg, 1996). Bærproduksjonen reduseres ved lave

temperaturer og nedbør under blomstring og pollinering, tørke eller mye nedbør under modning av bærene og høye temperaturer under utvikling av blomsterknoppene (Selås, 2000; Jacquemart, 1997). Lokalt er jordfuktighet og skygge gunstig for veksten av blåbær (Nielsen, Totland & Ohlson, 2007; Storch, 1993), mens høy pH i jorda reduserer veksten (Pato & Obeso, 2012b).

Dette studiet har blitt gjort langs en klimagradiant og gjennom observasjon mellom to ulike år. Målet med denne oppgaven er å finne ut hvordan klimaendringene vil påvirke vekst og reproduksjon hos blåbær, og finne ut hvordan en tørkeperiode vil påvirker reproduksjonen hos planten. For å belyse disse to spørsmålene har det blitt kartlagt ulike vekst- og reproduksjonstrekk hos blåbær, over to år, langs en høydegradient mellom 200 og 876 meter over havet, i en blåbærfuruskog. I tillegg har det blitt tatt med målinger av lokale økologiske faktorer.

Material og metode

Studieområde

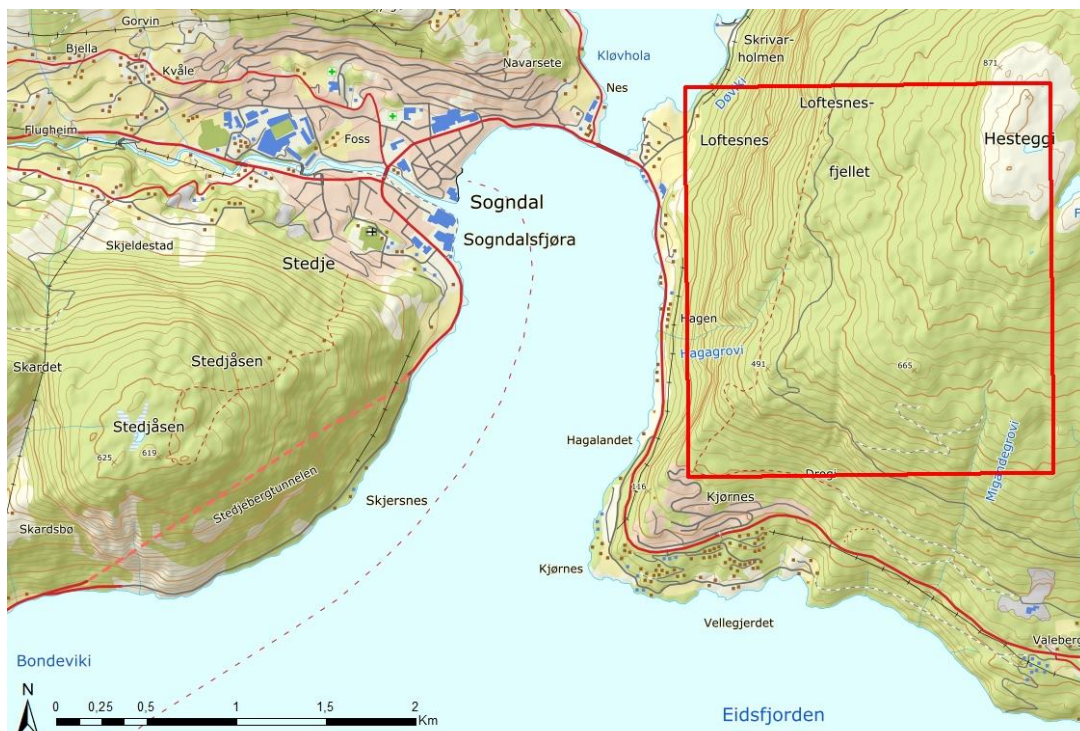
Studieområdet ligger øst for Sogndalsfjøra, i Sogndal kommune (Figur 1 & 2). Området strekker seg fra 199 til 876 moh. langs den sør til sørøstlige ryggen av fjellet Hesteggi, på 907 moh. (Figur 2). I 2017 ble det gjennomført to studier langs samme felt. Den ene er mastergradsavhandlingen til Rannveig Berge (2018) og den andre er bacheloroppgaven til Ingrid Avdem og Oline Lima (2018).

Klima

Området er i svakt oseanisk vegetasjonsseksjon og strekker seg fra sørboreal vegetasjonssone til overgangen mellom nordboreal og lavalpin sone. Boreal sone har typisk varme somre, kalde vintre med langvarig snødekke og kort vekstsesong (Moen, 1998). Nærmeste temperaturmålede værstation



Figur 1: Studieområdet ligger i Sogndal kommune, Sogn og Fjordane fylkeskommune.



Figur 2: Studieområdet ligger innenfor den røde firkanten mellom boligfeltet ved Kjørnes og opp langs fjellet Hesteggi på 907 moh.

var på Haukåsen ved Sogndal Lufthavn (497 moh.), og nærmeste målestasjon for nedbør var på Selseng (421 moh.) i Sogndalsdalen, ca. 17 km vest for studieområdet.

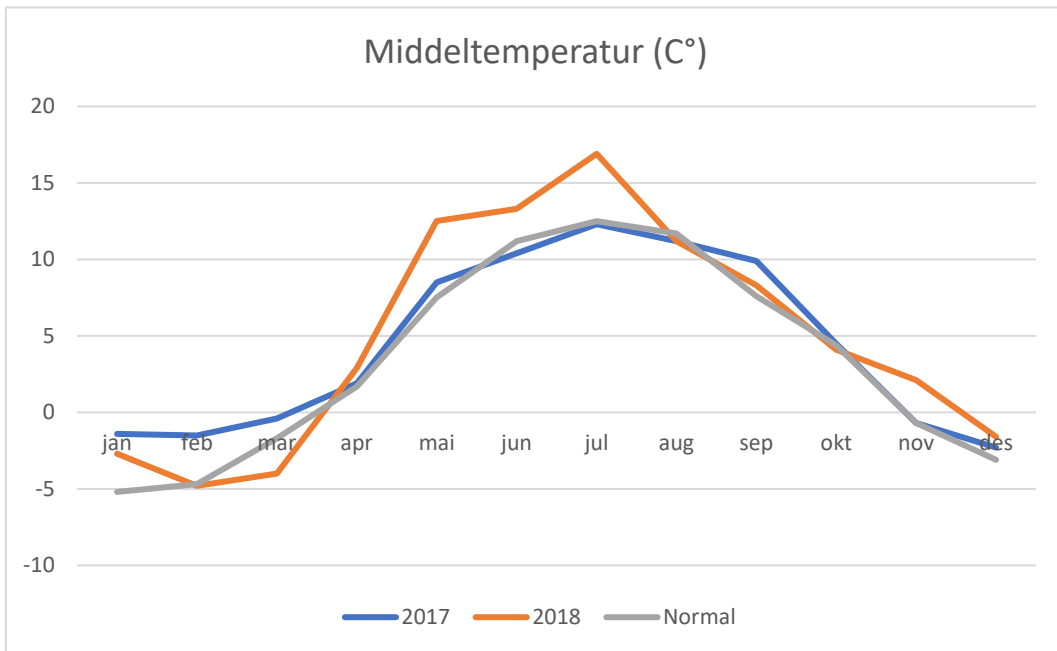
Årsmiddeltemperaturen for 2018 var 0,4 °C høyere enn i 2017 og 1,4 °C høyere enn normalperioden 1961-1990 (Figur 3). For månedene mai-august lå middeltemperaturen for 2018 på 13,5 °C, med et avvik på 2,8 °C over normalen (Tabell 1). I 2017 var middeltemperaturen, for de samme månedene, omtrent lik normalperioden, med et avvik på -0,1 °C under normalen (Tabell 1; Figur 3). For de samme månedene var mai den kaldeste måneden for både 2017 og normalperioden, mens august var den kaldeste måneden i 2018 (Tabell 1). Den varmeste måneden var juli i 2018, med en middeltemperatur på 16,9 °C (Tabell 1; Figur 3) (Meteorologisk institutt, 2019).

Både 2017 og 2018 hadde mer årsnedbør enn 1961-1990-normalen, henholdsvis 119 % og 106,5 % av normalen (Figur 4) (119 % av normalen er det samme som 19 % mer enn normalen, som er på 100%). Perioden fra mai til juli 2018 var svært nedbørsfattig med 78,5 % av normalen, mens den var 124 % av normalen for samme periode i 2017 (Tabell 1). August 2018 var den mest nedbørsrike sommermåneden med 237,6 mm nedbør, som vil si 206,6 % av normalen for denne måneden (Tabell 1; Figur 4). For månedene mai-august var mai (47,2 % av normalen) og juli (54,6 % av normalen) 2018 de tørreste månedene (Tabell 1; Figur 4) (Meteorologisk institutt, 2019).

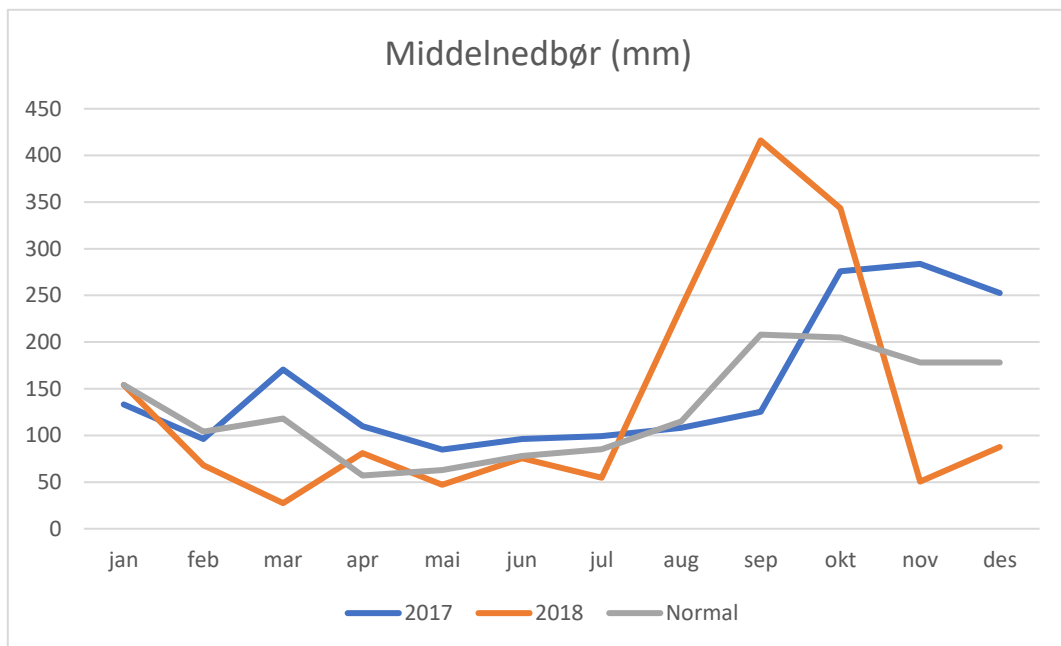
Middeltemperaturen og middelnedbøren vil variere noe opp langs studieområdet, ettersom temperaturer minker og nedbørsmengden øker med høyden (Moen, 1998).

Tabell 1: Middelmånedsverdier for sommermånedene i 2017, 2018 og normalperioden 1961-1990 fra Sogndal Lufthavn (temperatur) og Selseng (nedbør). Temperaturverdier er oppgitt i °C og nedbørsverdier er oppgitt i mm. (Meteorologisk institutt, 2019).

År	Mai	Juni	Juli	August
Middeltemperatur (°C)				
2017	8,5	10,4	12,3	11,2
2018	12,5	13,3	16,9	11,2
Normal	7,5	11,2	12,5	11,7
Middelnedbør (mm)				
2017	84,8	96,3	99,2	108,3
2018	47,2	75,4	54,6	237,6
Normal	63	78	85	115



Figur 3: Middelmånedstemperatur for 2017, 2018 og normalperioden 1961-1990, fra Sogndal Lufthavn (Meteorologiske institutt, 2019).



Figur 4: Middelmånedsnedbør for 2017, 2018 og normalperioden 1961-1990, fra Selseng (Meteorologiske institutt, 2019).

Berggrunn og løsmasser

Berggrunnen i studieområdet var kalkfattig og bestod for det meste av gneis og anortositt (NGU, 2019a), som er relativt harde og grovkornede bergarter. Dette gjør at de ikke forvitrer så lett og er næringsfattige (Moen, 1998). Med unntak av enkelte steder var berggrunnen for det meste dekket av løsmasser som besto av et tynt dekke av morenemateriale (NGU, 2019b). Morenejord inneholder ofte en blanding av grove og fine partikler. Ettersom mye av løsmaterialet er transportert korte strekninger har den ofte en sammensetning som er preget av underliggende berggrunn. Andelen finmateriale, som gir gode vekstvilkår for plantene, er derfor avhengig bergartene den er sammensatt av. Jordsmonnet er podsoljord som er en jordtype med lav pH (Moen, 1998). I studiet til Avdem og Lima (2018) hadde alle rutene i studieområdet relativt sur jord med pH-verdier som varierte fra 3,6 til 4,9.

Vegetasjon

Vegetasjonen i studieområdet er karakterisert som tørr furuskog, dominert av lyng med et velutviklet mosedekke. I tresjiktet dominerte furu (*Pinus sylvestris*), med enkelte innslag av plantet gran (*Picea abies*), hengebjørk (*Betula pendula*), dunbjørk (*Betula pubescens*), rogn (*Sorbus aucuparia*) og osp (*Populus tremula*) (Avdem & Lima, 2018; Berge, 2018). Skoggrensen ligger på om lag 900 meter over havet. Det ble plantet rundt 10-12 dekar gran og furu rundt studieområdet i 1991, 1993 og 1996. Med unntak av vedhogst til eget bruk, har det ikke vært aktiv skogdrift i området siden 1980-tallet (Berge, 2018; Avdem & Lima, 2018).

I studiet til Avdem og Lima (2018) ble det registrert 63 ulike arter i studieområdet fordelt på 27 karplanter, 17 bladmoser, 7 levermoser og 12 lav. I feltsjiktet var det lyngartene tyttebær (*Vaccinium vitis-idaea*), blåbær (*Vaccinium myrtillus*), krekling (*Empetrum nigrum*) og røsslyng (*Calluna vulgaris*) som hadde høyest forekomst. Andre karplanter som hadde høy forekomst var smyle (*Avenella flexuosa*) og engmarimjelle (*Melampyrum pratense*). Furumose (*Pleurozium schreberi*) og etasjemose (*Hylocomium splendens*) dominerte bunnsjiktet. Av lavartene var det lys reinlav (*Cladonia arbuscula* agg.) som dominerte (Avdem & Lima, 2018).

Avdem og Lima (2018) brukte GNMDS (global non-metric multidimensional scaling) for å forklare vegetasjonsvariasjonen i studieområdet. GNMDS-akse 1 (den viktigste vegetasjonsgradienten) var sterkt relatert til en høydegradient (moh.). Hvor lavtliggende, tørre blokker dominert av skyggetålende arter skiltes seg fra høytliggende, fuktigere blokker

dominert av lyselskende arter. GNMDS-akse 2 (den nest viktigste vegetasjonsgradienten) var relatert til en næringsgradient, som skilte de næringsfattige blokkene med lav pH og mye organisk innhold i jorda, fra de mer næringsrike blokker med høyere pH og lite organisk innhold i jorda (Avdem & Lima, 2018). GNMDS-akse 1 og -akse 2 ble brukt som variabler i de statistiske analysene mine, sammen med bærproduksjon og andel modne frø (se resultat).

Arten

Blåbær (*Vaccinium myrtillus*) er en langlevd dvergbusk i lyngfamilien (Flower-Ellis, 1971), og trives på sur og næringsfattig jord (Coudun & Gegout, 2007). I Norge vokser arten fra havnivå og opp til 1700 moh. i Jotunheimen (Lid & Lid, 2007). Arten er opprett og ofte i store bestander og har et rhizom, som er en horisontal underjordisk stengel (Flower-Ellis, 1971; Ritchie, 1956). Planten blir vanligvis mellom 10-60 cm høy, avhengig av hvor den vokser (Ritchie, 1956). Greinene er snaue, kantede og grønne gjennom hele året. Bladene er fint tannete, grønne under og faller av om høsten. Blomstene er rosa, klokkeformede og vokser på ett år gamle skudd enkeltvis eller noen ganger i par. Bærene er mørkeblå og iblant svartglinsende, med fiolett saft (Flower-Ellis, 1971; Mossberg & Stenberg, 2016; Ritchie, 1956). Utviklingen av rotsystemet skjer om våren og høsten, og rhizomveksten og forgreiningen er kraftigst i denne perioden (Ritchie, 1956).

Blåbær kan formere seg både seksuelt og gjennom klonal vekst (Flower-Ellis, 1971; Ritchie, 1956). Den sist nevnte er den mest nytta formeringsmetoden (Albert et al., 2003; Flower-Ellis, 1971; Ritchie, 1956).

Ved seksuell reproduksjon blir det dannet blomster om våren (Jacquemart & Thompson, 1996; Ritchie, 1956). Det er to blomstringsperioder hver sesong, en om våren og en tidlig om sommeren (Ritchie, 1956). Blomstene produserer nektar og blir besøkt av en rekke pollinatorer, hvor humledronningen er den viktigste pollinatoren (Jacquemart, 1993). Etter pollinering, 2-4 uker, kommer frøsetting og bærproduksjon (Ritchie, 1956). Frøene blir spredd med dyr og fugler som spiser bærene, som gir planten en god spredningsevne (Nathan et al., 2008). Det er likevel sjeldent at blåbær spirer fra frøstadiet (Eriksson & Fröberg, 1996; Ritchie, 1956).

Arten sprer seg vegetativt ved de horisontale rhizomene som oppstår lateralt fra hovedrhizomet. Deres omfattende horisontale vekst og sympodial forgreining gir en rask spredning

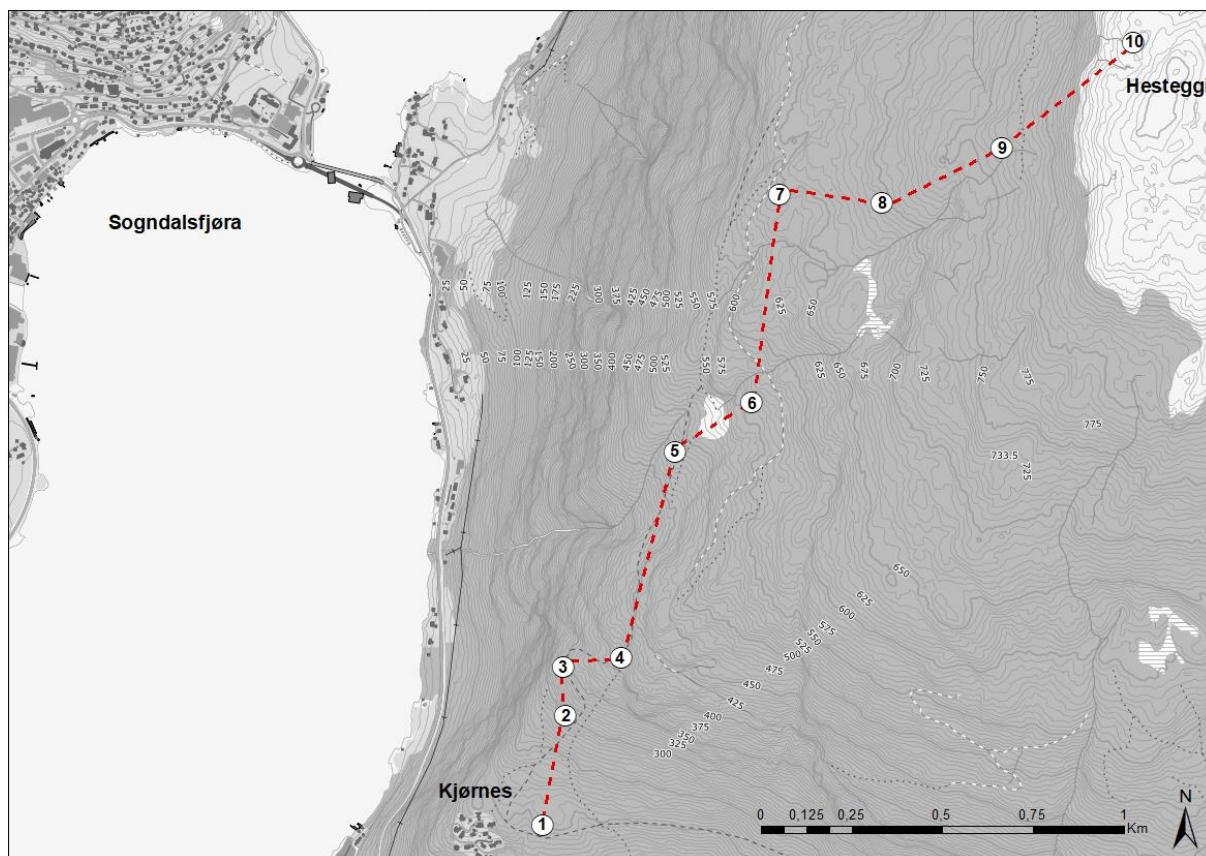
(Ritchie, 1956). Ved klonal vekst kommer det opp nye stammer fra disse rhizomene. De oppreiste stammene som kommer opp over bakken blir kalt rameter (Tolvanen & Laine, 1997). Ettersom blåbær ofte benytter seg av klonal vekst og vokser tett sammen i tuer, er det vanskelig å skille mellom genetiske individer. Rameter er derfor ofte brukt som studieenhet, og er et fysiologisk uavhengig individ i en kloning (Tolvanen & Laine, 1997). Ramet ble derfor brukt som studieenhet i denne studien (se figur 7).

Datainnsamling

Plassering av prøveflatene

Data samlet inn til studiet ble gjort somrene 2017 og 2018. Jeg brukte samme metode for innsamling av data i 2018 som Rannveig Berge brukte året før til masteroppgaven sin (Berge, 2018).

I 2017 ble det lagt ut 10 blokker på 5 x 10 meter langs en høydegradient fra 199 til 876 meter over havet (Figur 5). Blokkene ble subjektivt plassert for å dekke variasjonen knyttet til treinnflytelsegradienten, som gir variasjon i lys- og fuktighetsforholdene i en skog. Alle blokkene var lagt ut slik at de hadde en sør til sørvestlig eksposisjon (Avdem & Lima, 2018; Berge, 2018). De ble målt inn ved dGPS (Differential Global Positioning System), som gir posisjonsnøyaktighet på noen meter (Kystverket, 2019). I hver blokk ble det tilfeldig plassert 5 ruter på 0,5 x 0,5 meter. For å redusere sannsynlighet for klonal forbindelse mellom rutene (Albert et al., 2003), og for å dekke den økologiske variasjonen i blokken ble det satt som kriterium at det skulle være minimum 1 meter avstand mellom rutene. Dersom det var et tre eller stor trestamme i ruten, ble en ny rute tilfeldig valgt ut (Avdem & Lima, 2018; Berge, 2018). I tillegg ble det satt som krav i 2017 (Avdem & Lima, 2018; Berge, 2018) at minimum en rute per blokk måtte inneholde en eller flere rameter med blomster eller bær. Dersom ingen av rutene i blokken inneholdt reproduktive rameter, ble en ny rute valgt ut tilfeldig. Av de 50 rutene som ble lagt ut langs høydegradienten, innfridde 46 av rutene de gitte kravene for reproduktive blåbærrameter i 2017, og 40 av rutene i 2018 (Berge, 2018). Alle rutenes posisjon ble også registrert med RTK (Real Time Kinematic)-utstyr som mottar korreksjonsdata i sanntid fra permanente geodetiske stasjoner, og som har posisjonsnøyaktighet på noen få cm (Kartverket, 2019). Blokkene og rutene ble markert med underjordiske metallrør for permanent markering og overjordiske økologipinner (Avdem & Lima, 2018; Berge, 2018).

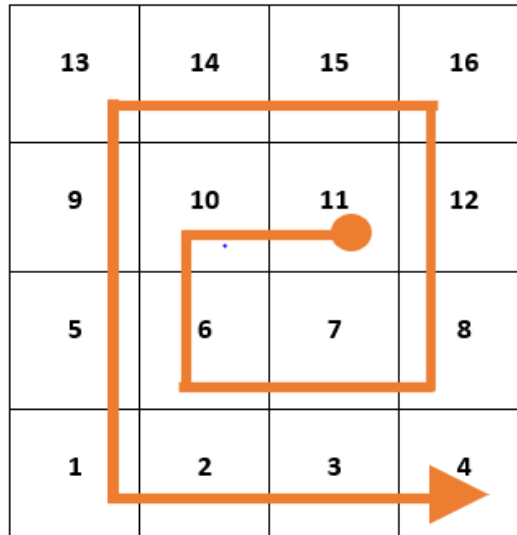


Figur 5: Blokkene er plassert i en blåbærfuruskog mellom 199 og 876 moh. I hver blokk er det plassert 5 ruter. Blokkene er nummerert i stigende rekkefølge.

Registrering av blåbæervegetasjon

Alle rametene i 2018 ble undersøkt mellom starten av juli til midten av august. Med unntak av at jeg registrerte innsamlede bær per rute og ikke per ramet innenfor ruten, bruke jeg samme framgangsmåte for datainnsamling som i 2017 (Berge, 2018).

Dataene ble samlet inn fra de samme rutene som ble lagt ut i 2017 av Berge (2018) og Avdem og Lima (2018). Jeg målte alle rametene som var registrert i 2017, og tilførte, om mulig, flere rameter om det var færre enn 8 rameter med bær i ruten. Ved innsamling av data ble det brukt en analyseramme for å dele hver rute inn i 16 småruter. Hver smårute ble nummerert radvis fra nedre venstre rute (Figur 6). Berge (2018) valgte ut rametene ved å starte i smårute 11 og fulgte mønsteret vist i figur 6 og endte opp i smårute 4.

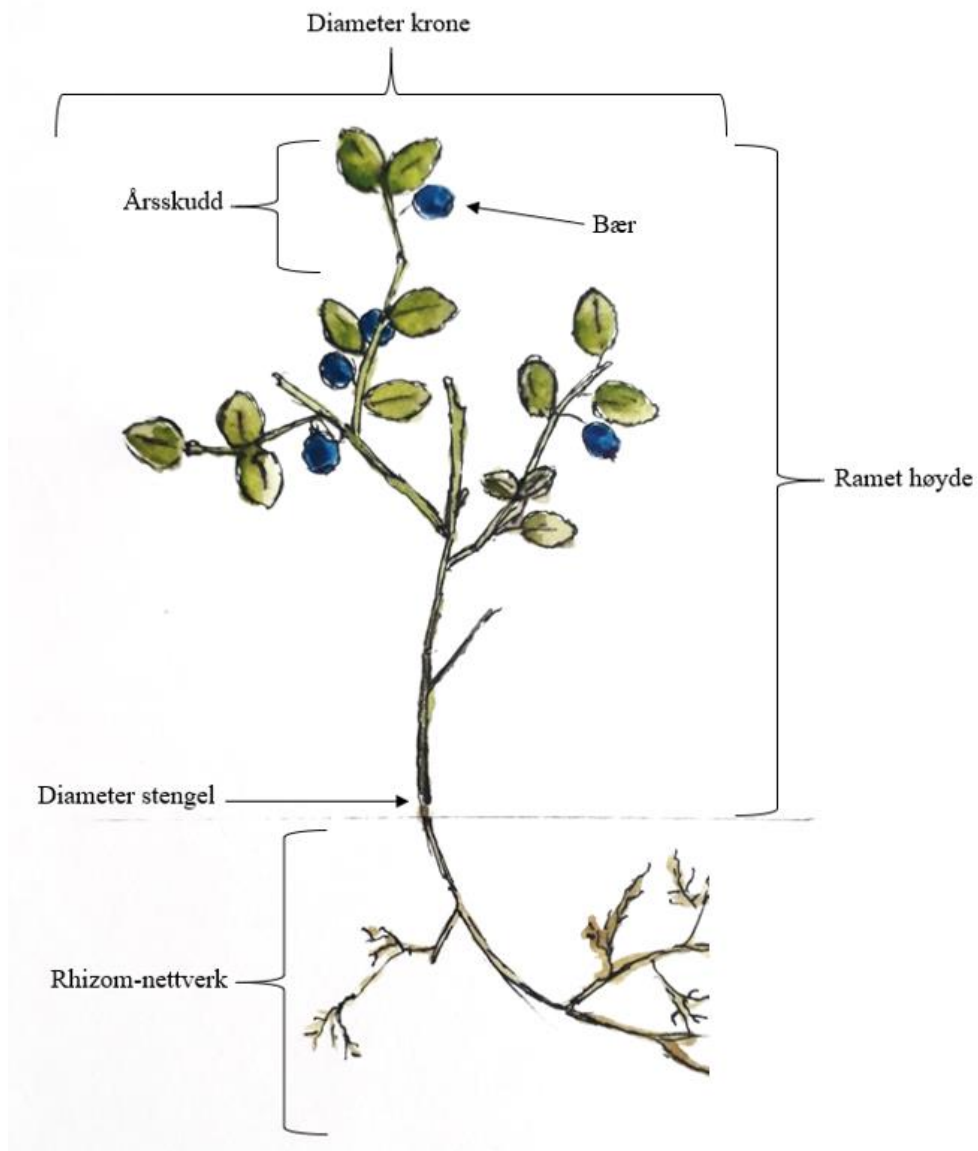


Figur 6: Illustrasjon av analyserammen brukt i felt. Tallene representerer smårutene og den oransje pilen viser framgangsmåten for valg av rammer.

Alle rametene som ble tatt med i 2017 ble markert med fargede plastringer og tegnet inn på et kart. Jeg målte de samme rametene i 2018 og markerte de tilførte rametene på samme vis. Femten av de rametene som ble markert i 2017 ble enten ikke funnet eller var knekt av.

Jeg målte hver enkelt ramet likt som i 2017 (Berge, 2018). Høyden ble målt i millimeter fra mosematten til det høyeste punktet på rameten (den ble holdt oppreist). Diameteren på kronen ble målt i centimeter ved å holde linjalen vannrett langs den bredeste delen av kronen. Diameteren på stengelen ble målt nærmest mulig mosematten med et digital skyvelære. Antallet årsskudd (grønne skudd, inkludert de uten blader) og antall bær ble også målt for hver ramet (Figur 7). I tillegg ble alle bærene i ruten telt. Hvis jeg fant rameter i ruten som tydelig hadde hatt bær, men som var bort, ble de og telt med. Deretter ble antall bær skalert opp fra rutestørrelse (0,25m²) til 1m², for å gi et mål på bærproduksjonen per kvadratmeter. For å beregne størrelse av rametene, ble det brukt en tørrvektformel (Hegland et al., 2010) som ga tørrvekten (DM; drymass) til rametene ut fra høyden (H), antallet årsskudd (AS) og diameter på stengel (DS, mm) ($R^2 = 0,944$; $P < 0,001$):

$$\log_2(DM) = 1,41700 \times \log_2(H) + 0,97104 \times \log_2(AS + 1) - 7,52070$$



Figur 7: Illustrasjon av ramet med underjordisk stengel (Rhizom). Verdiene fra ramet høyde, årskudd, diameter krone og stengel, samt bær ble brukt i denne studien.

Førti av 50 ruter hadde bær i 2018. Alle bærene fra samme rute ble samlet i en pose. Videre ble bærene tørket i et tørkeskap ved 70°C i 36 timer. Når alle bærene var tørre, ble de veid hver for seg. Gjennomsnittbæret for hver rute ble valgt ut til frøtelling, for å kunne si noe om fruktbarheten til bærene i de forskjellige rutene. I de rutene hvor det var et partall av bær ble det tyngste bæret valgt.

Ved hjelp av en lupe og transparent millimeterpapir ble frøene i hvert bær telt og kategorisert. For at et frø skulle kvalifiseres som modent måtte det være over 1 mm, men også oppblåst. De frøene som ikke oppnådde disse kriteriene ble kategorisert som aborterte

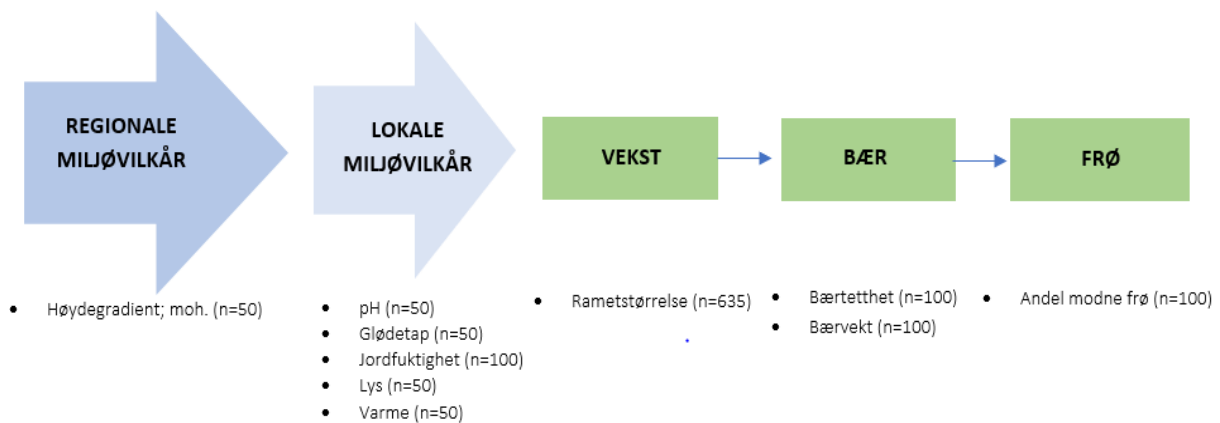
(umodne) (Pato & Obeso, 2012a). Etersom jeg ville finne ut hvor reproduktive rametene i ruten var og at det totale antallet frø varierte mellom bærene, ble det brukt andel modne frø i de statistiske analysene og ikke antall modne frø. I tillegg byttet jeg om på verdiene for aborterte og modne frø i datasettet til Rannveig Berge (2018), ettersom verdiene ikke stemte overens med blant annet min data, Ritchie (1956) og data fra et studie på Haukåsen (i samme kommune) samme år (Gillespie & Hegland pers. medd.).

Økologiske målinger

De økologiske målingene ble gjort sommeren 2017 (Avdem & Lima, 2018). Bare jordfuktighetsmålingene ble gjort igjen i 2018. Varmeindeksen ble regnet ut basert på målingene av helningsgrad og eksposisjonsverdier (Parker, 1988). Rutenes helning ble målt med klinometerkompass, mens eksposisjonen ble målt med 360-graders kompass. Variasjonsbredden for varmeindeksen hadde -1 til 1. For ruter med helning $<3^\circ$, ble varmeindeksverdien satt til lik 0. Lysinstråling ble målt med et densiometer med 24 småruter, hvor 0 tilsier «full skygge» og 24 «helt lysåpent». For hver rute ble det gjort fire målinger. Gjennomsnittet fra disse målingene ble brukt i de statistiske analysene. Jordfuktigheten for hver rute ble målt med en TRIME-jordfuktighetsmåler, i %. Det ble gjort fire målinger per rute, hvor det ble regnet ut en median-verdi og en minimum-verdi for hver rute. Jordfuktighet ble målt to ganger, første gang i 2017 og andre gang, av meg, i 2018. I 2017 var apparatet med en feiltagelse stilt inn på mineral jord istedenfor organisk jord. Glødetap (jordens organiske innhold) og pH ble analysert etter Krogstad (1992). For mer detaljert beskrivelse av innhenting av de økologiske variablene se Avdam og Lima (2018).

Statistisk analyse

Dataene for de statistiske analysene ble analysert på regional og lokal skala, samt finere skal for rametene. De regionale miljøforholdene påvirker de lokale økologiske forholdene, som igjen påvirker veksten og reproduksjonen hos blåbær (Figur 8). Høydegradienten og de lokale økologiske forholdene ble registrert på rutenivå, mens data på blåbærrametene ble registrert på rute-, ramet-, bær- og frønivå. I de statistiske analysene var rametstørrelse, bærtetthet per m² og andel modne frø responsvariabler. Høydegradienten (moh.) og de lokale økologiske variablene ble brukt som forklaringsvariabler (Figur 8). I tillegg testet jeg ordinasjonsaksene fra GNMDS ordinasjonen (både første og andre aksene) opp mot bærproduksjon og andel modne frø. GNMDS-akse1 er den viktigste vegetasjonsgradienten og GNMDS-akse2 er den nest viktigste vegetasjonsgradienten.



Figur 8: Sammenheng mellom regionale og lokale økologiske forhold (blå piler) og hvordan de påvirker veksten og bær- og frøproduksjonen til blåbær (grønne bokser). Under vises de innsamlede dataene på hvert nivå med antall observasjoner i parentes. Dataene omfatter både det som ble målt og samlet inn i 2017 og 2018.

Analysene ble gjort med utgangspunkt i analysemetodene til Rannveig (2018). For å utføre de statistiske analysene brukte jeg programmet R, versjon 3.5.3 (R Development Core Team, 2019). Ettersom det var en hierarkisk struktur (blokk, rute og ramet) i datagrunnlaget brukte jeg miksa effekt modeller for å ta hensyn til at observasjonene ikke var uavhengige (Crawley, 2013). Jeg brukte lmer for normalfordelt feil, og glmer for Poisson og binomiske feil, hentet fra biblioteket lme4 (Bates et al., 2015).

Relasjonen mellom forklaringsvariablene og rametstørrelse ble analysert med lmer funksjonen. For å ta hensyn til den hierarkiske strukturen i dataene, brukte jeg «random»-effekter, for å ta hensyn til romlig pseudoreplikasjon. Jeg tok også hensyn til den tidsmessige pseudoreplikasjonen ved å ha med en variabel med «fixed»-faktor som korrigerer for gjentatte

målinger på samme ramet, ettersom de fleste rametene ble målt i både 2017 og 2018. For høydegradienten brukte jeg en polynomisk funksjon (andregard) for å ta hensyn til den unimodale relasjonen mellom høydegradienten og rametstørrelsen.

Jeg brukte glmer funksjonen med Poisson feil for analysene med bærproduksjon (m^2) som responsvariabel. Jeg tok hensyn til den romlige psedoreplikasjonen ved å ha med blokk og rute som «random»-faktorer, og jeg tok hensyn til den tidsmessige psedoreplikasjonen ved å ha med en ekstra variabel med «fixed»-faktor som korrigerer for gjentatte målinger på samme rute. Overdispersjonen tok jeg hensyn til ved å legge til en unik kode for hver rute i «random»-leddet. Det var en unimodal relasjon mellom høydegradienten og bærproduksjonen, derfor brukte jeg en polynomisk funksjon for høydegradienten i denne analysen òg.

Jeg brukte glmer funksjonen med binomisk feil for analysene med andel modne frø som responsvariabel. For å få andel modne frø, med binomisk feil, måtte jeg gi nummeret av aborterte frø og modne frø i en to-vektor responsvariabel med funksjonen «cbind» (Crawley, 2013). Jeg tok hensyn til den romlige psedoreplikasjonen ved å ha med blokk og rute som «random»-faktorer, og jeg tok hensyn til den tidsmessige psedoreplikasjonen ved å ha med en ekstra variabel med «fixed»-faktor som korrigerer for gjentatte målinger på samme rute. Overdispersjonen tok jeg hensyn til ved å legge til en unik kode for hver rute i «random»-leddet. Jeg brukte en polynomisk funksjon for å ta hensyn til den unimodale relasjonen mellom høydegradienten og andel modne frø.

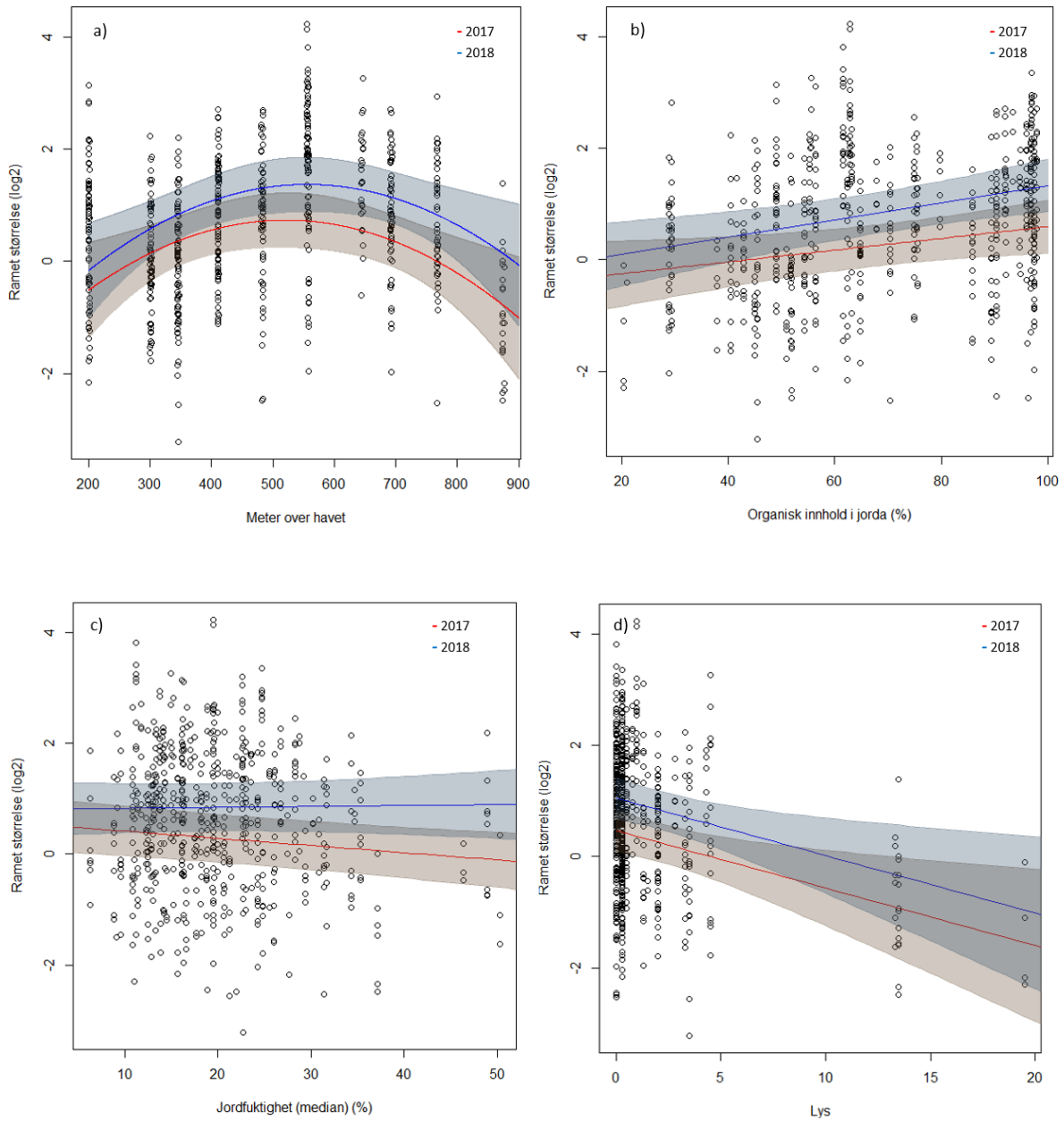
Resultat

Rametstørrelse

Rametene var betydelig større i 2018 enn i 2017 (Figur 9a, b, c & d; Tabell 2). Størrelsen på rametene økte opp mot 500 til 600 meter over havet, og avtok deretter med økende høyde ($p=0,025$; figur 9a), men trenden langs høydegradienten var noe ulik for 2017 og 2018 ($p < 0,001$; figur 9a; tabell 2).

Rametstørrelsen økte med økt glødetap (Figur 9b; tabell 2), som vil si at de rutene med høyere organisk innhold i jorda hadde større rameter ($p=0,005$). I motsetning til 2017 ser det ut til at rametstørrelsen i 2018 ikke ble, noe særlig, påvirket av variabelen jordfuktighet, ettersom den hadde en relativt horisontal linje langs jordfuktigheten (Figur 9c; tabell 2), men størrelsen hadde en signifikant sammenheng med variabelen ($p=0,005$; tabell 2). Det vil si at rametene var større i de tørrere rutene i 2017, mens for 2018 hadde ikke jordfuktighet så mye å si for størrelsen. Økt lysinstråling hadde en negativ påvirkning på størrelsen av rametene ($p=0,012$; figur 9d; tabell 2), som vil si at det var gunstigere vekstvilkår for rametene i de mer skyggelagte rutene.

Det var ingen signifikant sammenheng mellom rametstørrelse og variablene varmeindeks eller pH.



Figur 9: Variasjon i rametstørrelse (log₂) langs de signifikante variablene (a) meter over havet, (b) organisk innhold i jorda (glødetap), (c) jordfuktighet og (d) lys, mellom 2017 (rød linje) og 2018 (blå linje). Prikkene fremstiller rametene for begge år (n= 635). «Bufferne» er konfidensintervaller på 95 %.

Tabell 2: Resultater for de valgte modellene som forklarer sammenhengen mellom rametstørrelse og de testede variablene (n=635). Intercept viser verdiene når forklaringsverdiene er 0 i modellen. Verdiene fra estimat, SD og t-verdier indikerer hvordan de varierer fra intercept. Signifikante p-verdier er uthevet.

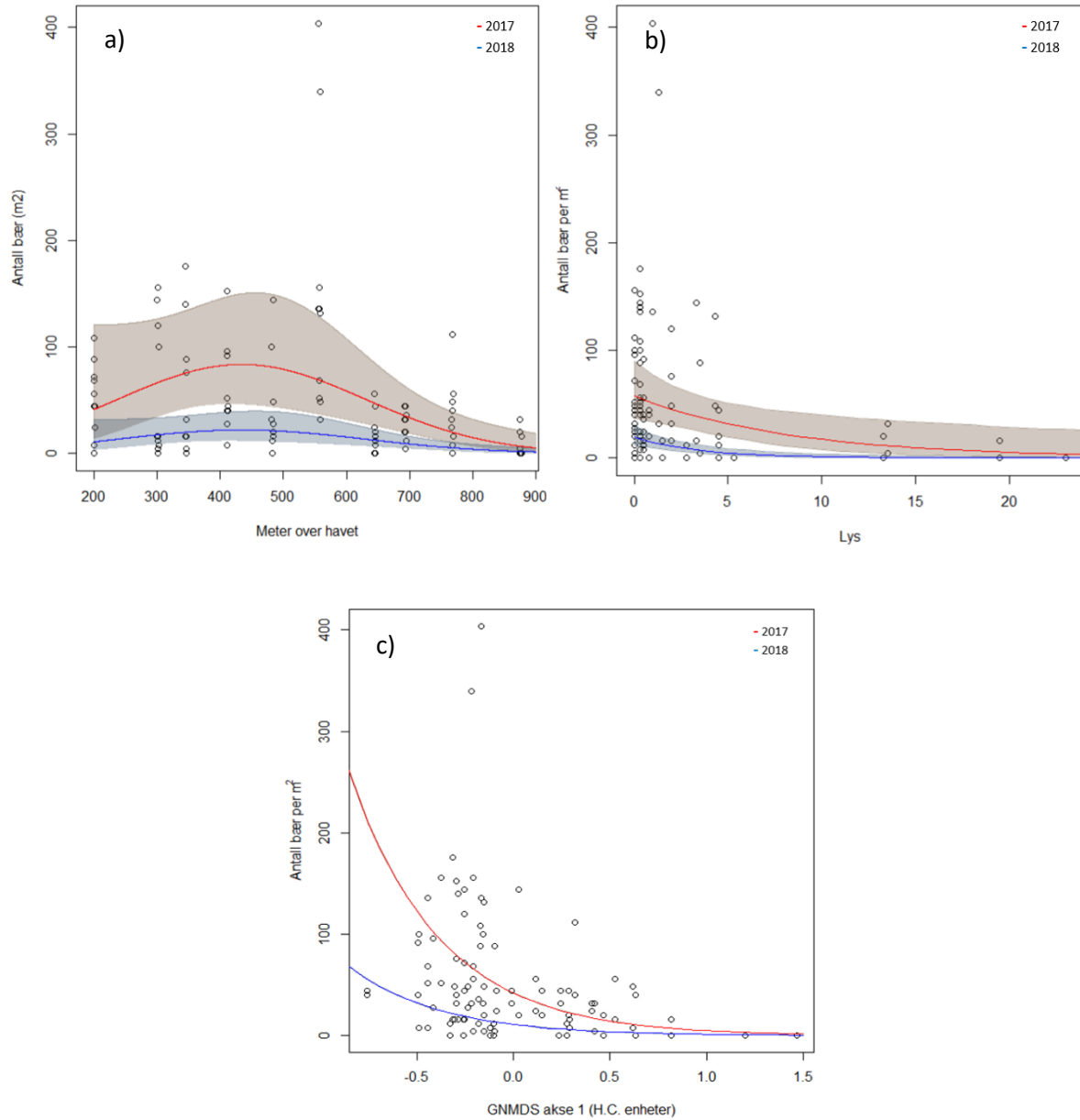
Variabel	Fixed effect	Estimat	SD	Df	t-verdi	p-verdi
Moh.	Intercept	0,71	0,24	6,85		
	År	0,58	0,04	278,82	14,47	<0,001
	Moh.	0,21	0,18	6,92	1,16	0,285
	Moh. ²	-0,41	0,15	7,53	-2,79	0,025
	År: Moh.	0,16	0,04	274,74	3,93	<0,001
Varmeindeks	Intercept	0,28	0,26	14,21		
	År	0,58	0,04	281,58	14,09	<0,001
	Varmeindeks	-0,10	0,50	36,20	-0,20	0,842
Lys	Intercept	0,47	0,19	9,32		
	År	0,58	0,04	281,54	14,07	<0,001
	lys	-0,10	0,04	22,27	-2,75	0,012
pH	Intercept	2,51	1,72	46,66		
	År	2,75	0,67	273,39	4,13	<0,001
	pH	-0,55	0,41	46,18	-1,33	0,190
	År: pH	-0,52	0,16	273,09	-3,26	0,001
Jordfuktighet	Intercept	0,55	0,24	12,58		
	År	0,27	0,13	286,97	1,98	0,048
	Jordfuktighet	-0,01	<0,01	307,09	-2,83	0,005
	År: Jordfuktighet	0,01	0,01	291,84	2,16	0,031
Glødetap	Intercept	-0,46	0,39	36,35		
	År	0,26	0,13	279,72	1,92	0,055
	Glødetap	0,01	<0,01	46,27	2,17	0,035
	År: Glødetap	<0,01	<0,01	280,84	2,60	0,010

Bærproduksjon

Det var langt færre bær per m² i 2018 sammenlignet med 2017 (Figur 10a, b & c; tabell 3). Antallet bær økte opp mot omtrent 400 til 500 meter over havet, og avtok deretter med økt høyde, begge årene (Figur 10a; tabell 3).

Bærproduksjonen avtok med økt lystilgang begge årene ($p = 0,011$; Figur 10b; tabell 3), som vil si at bærproduksjonen var størst i de mer skyggelagte rutene. I 2018 var rametene mer «kravstore» til skygge, i forhold til bærproduksjon, enn året før (Figur 10b; tabell 3). Bærproduksjonen avtok langs den viktigste vegetasjonsgradienten, uttrykt som GNMDS-akse 1, begge årene ($p < 0,001$; figur 10c; tabell 3), som vil si at bærproduksjonen var størst i de lavtliggende, tørre rutene med lite lysinnstråling.

Det var ingen signifikant sammenheng mellom bærproduksjon og variablene varmeindeks, pH, jordfuktighet, glødetap eller den nest viktigste vegetasjonsgradienten (uttrykt som GNMDS-akse 2).



Figur 10: Sammenhengen mellom bærproduksjon per m² og de signifikante variablene (a) meter over havet, (b) lys og (c) vegetasjonsvariasjonen, uttrykt som GNMDS-akse 1, mellom 2017 (rød linje) og 2018 (blå linje). Prikkene fremstiller rutene for begge år (n= 100). GNMDS-akse 1 er skalert til H.C. (half-change) enheter. «Bufferne» er konfidensintervaller på 95 %. Fikk ikke til å plote konfidensintervall for GNMDS-akse 1.

Tabell 3: Resultater for de valgte modellene som forklarer sammenhengen mellom bærproduksjonen og de testede variablene (n=100). Intercept viser verdiene når forklaringsverdiene er 0 i modellen. Verdiene fra estimat, SD og z-verdier indikerer hvordan de varierer fra intercept. Signifikante p-verdier er uthevet.

Variabel	Fixed effect	Estimat	SD	z-verdi	p-verdi
Moh.	Intercept	4,31	0,32		
	År	-1,34	0,16	-8,29	<0,001
	Moh.	-0,51	0,22	-2,35	0,019
	Moh. ²	-0,56	0,23	-2,40	0,016
Varmeindeks	Intercept	3,51	0,39		
	År	-1,34	0,16	-8,32	<0,001
	Varmeindeks	0,98	0,94	1,04	0,299
Lys	Intercept	4,05	0,23		
	År	-1,10	0,16	-6,53	<0,001
	Lys	-0,12	0,05	-2,53	0,011
	År: Lys	-0,16	0,06	-2,81	0,005
pH	Intercept	8,79	2,92		
	År	-1,34	0,16	-8,31	<0,001
	pH	-1,22	0,70	-1,73	0,083
Jordfuktighet	Intercept	3,93	0,49		
	År	-1,38	0,19	-7,43	<0,001
	Jordfuktighet	-0,01	0,02	-0,46	0,649
Glødetap	Intercept	3,13	0,67		
	År	-1,34	0,16	-8,31	<0,001
	Glødetap	0,01	0,01	0,06	0,289
GNMDS-akse 1	Intercept	3,74	0,00		
	År	-1,34	0,00	-565,40	<0,001
	GNMDS-akse 1	-2,14	0,00	-904,50	<0,001
GNMDS-akse 2	Intercept	3,76	0,31		
	År	-1,38	0,16	-8,32	<0,001
	GNMDS-akse 2	-1,05	0,73	-1,44	0,149

Andel modne frø

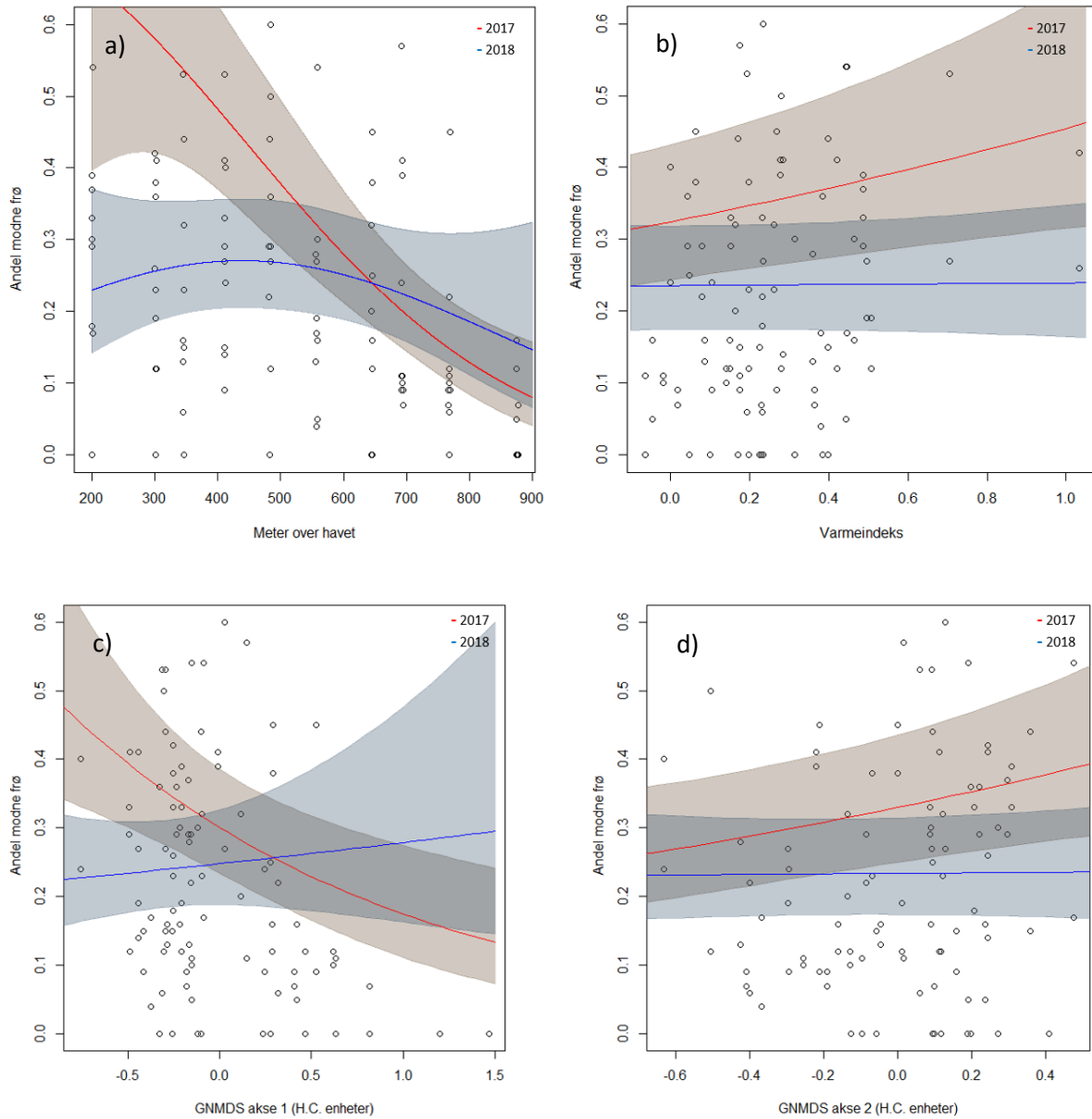
Andelen modne frø hadde svært ulikt forløp langs høydegradienten i 2017 og 2018 ($p=0,005$; figur 11a; tabell 4). For 2017 gikk andelen modne frø ned med økt høyde, mens i 2018 økte andelen, litt, opp mot omtrent 450 meter over havet og avtok deretter gradvis med økt høyde (Figur 11a).

Det var en positiv sammenheng mellom varmeindeks og andel modne frø ($p=0,004$), som vil si at varmere ruter produserte høyere andel modne frø (tabell 4). Men for 2018 så det ikke ut til at andelen modne frø ble, i like stor grad som i 2017, påvirket av variabelen, da den hadde en relativt horisontal linje langs varmeindeksen (Figur 11b; tabell 4).

Selv om det var en signifikant nedgang i andel modne frø langs GNMDS-akse 1 ($p=0,001$; tabell 4), var det svært ulikt forløp mellom andelen modne frø og GNMDS-akse 1 i 2017 og 2018 ($p=0,003$; figur 11c; tabell 4). Hvor andelen modne frø i 2017 var høyest i de lavtliggende, tørre, skyggefulle rutene (til venstre av GNMDS-akse 1; figur 11c), økte andelen i 2018 mot de høytliggende, fuktige og mer lysåpne rutene (til høyre av GNMDS-akse 1; figur 11c).

Andelen modne frø økte langs GNMDS-akse 2 ($p=0,006$), som vil si at andelen modne frø var større der jorda var mer næringsrik, med høyere pH og lite organisk innhold i jorda (tabell 4). Men for 2018 så det ikke ut til at andelen modne frø ble, i like stor grad som i 2017, påvirket av næringsgradienten GNMDS-akse 2 (Figur 11d; tabell 4).

Det var ingen signifikant sammenheng mellom andel modne frø og variablene lys, pH, jordfuktighet eller glødetap.



Figur 11: Sammenhengen mellom andel modne frø og de signifikante variablene (a) meter over havet, (b) varmeindeks (c) GNMDS-akse 1 (den viktigste vegetasjonsgradienten) og (d) GNMDS-akse 2 (den nest viktigste vegetasjonsgradienten), mellom 2017 (rød linje) og 2018 (blå linje). Prikkene fremstiller rutene for begge år ($n=100$). GNMDS-akse 1 og 2 er skalert til H.C. (half-change) enheter. «Bufferne» er konfidensintervaller på 95 %.

Variabel	Fixed effect	Estimat	SD	z-verdi	p-verdi
Moh.	Intercept	-1,05	0,14		
	År	-0,28	0,16	-1,73	0,084
	Moh.	-0,60	0,12	-5,07	<0,001
	Moh. ²	-0,12	0,10	-1,26	0,208
	År: Moh.	0,49	0,18	2,74	0,005
Varmeindeks	Intercept	-1,13	0,15		
	År	-0,32	0,16	-1,96	0,050
	Varmeindeks	0,34	0,12	2,89	0,004
	År: Varmeindeks	-0,32	0,16	-2,06	0,040
Lys	Intercept	-1,15	0,14		
	År	-0,36	0,17	-2,11	0,035
	Lys	-0,29	0,16	-1,83	0,068
pH	Intercept	-1,11	0,15		
	År	-0,33	0,17	-1,93	0,535
	pH	0,15	0,11	1,44	0,151
Jordfuktighet	Intercept	-1,09	0,15		
	År	-0,42	0,19	-2,27	0,023
	Jordfuktighet	-0,15	0,12	-1,26	0,208
Glødetap	Intercept	-1,14	0,16		
	År	-0,34	0,17	-2,00	0,046
	Glødetap	0,10	0,12	0,88	0,377
GNMDS- akse 1	Intercept	-1,20	0,13		
	År	-0,19	0,17	-1,13	0,258
	GNMDS- akse 1	-0,54	0,16	-3,25	0,001
	År: GNMDS- akse 1	0,66	0,22	2,94	0,003
GNMDS- akse 2	Intercept	-1,11	0,14		
	År	-0,34	0,17	-2,08	0,038
	GNMDS- akse 2	0,33	0,12	2,77	0,006
	År: GNMDS- akse 2	-0,32	0,16	-2,00	0,046

Diskusjon

Hensikten med denne studien var for å kartlegge blåbærenes respons på klimaendringene og hvordan en tørkeperiode, slik som var i 2018, vil påvirke plantens vekst og reproduksjon. Jeg har studert blåbærs respons på klimaendringer ved å analysere blåbærrametenes vekst og reproduksjon langs en høydegradient og de lokale økologiske forholdene varmeindeks, lys, glødetap, pH og jordfuktighet, samt hvordan årene 2017 og 2018 varierer fra hverandre, for å se hvordan en tørkesommer ville påvirke rametstørrelse, bærproduksjon og andel modne frø. I tillegg ble bærproduksjon og andel modne frø analysert i forhold til de to viktigste vegetasjonsgradientene i studieområdet (GNMDS-akse 1 og GNMDS-akse 2).

Blåbærrametene var større i 2018 sammenlignet med 2017, mens det var langt færre bær i 2018. Både vekstvilkår og bærproduksjon var størst ved mellomhøyder og i skyggefulle deler av skog, som kan tyde til at arten trives best i litt kjøligere klima. Andelen modne frø hadde svært ulikt forløp mellom årene langs høydegradienten og GNMDS-akse 1 (sterkt korrelert med moh.), som kan tyde til at det varme og tørre klimaet, sommeren 2018 ga, førte til at frøproduksjonen fikk bedre suksess lengre opp med høyden. GNMDS-akse 1 var også en viktig forklaringsvariabel for bærproduksjon.

Rametstørrelse

Rametene hadde gunstigere vekstvilkår der det var tørrere, mer skygge og høyere organisk innhold i jorda. I tillegg økte størrelsen på rametene mot 500 til 600 meter over havet, og avtok deretter med økende høyde. Med unntak av lys hadde alle disse variablene ulikt forløp mellom 2017 og 2018.

Jeg kunne ikke finne noen signifikant sammenheng mellom rametstørrelse og pH, selv om det er funnet, at høy pH i jorda, reduserer veksten (Pato & Obeso, 2012b). Derimot var rametstørrelsen størst der det var økt organisk innhold i jorda. Avdem og Lima (2018) fant, blant de lokale økologiske variabelen, at en av de sterkeste korrelasjonene var mellom pH og jordas organiske innhold, dette tyder til at de rutene med mer organisk innhold i jorda hadde lavere pH. Dermed er det en viss sammenheng mellom rametstørrelse og pH. I tillegg fant de at det var fuktigere, surere og mindre gunstige varmekorhold høyere opp i studieområdet (Avdem & Lima, 2018). Som forklarer hvorfor rametstørrelsen avtar videre opp med høyden.

Bærproduksjon

Det var langt færre bær i 2018 i forhold til 2017. Bærproduksjon var størst ved mellomhøyder og i skyggefulle deler av skog. I 2018 var bærproduksjonen mer sensitiv til lys enn i 2017. Og trenden langs høydegradienten var ikke like fremtredende som året før, ettersom det var langt færre bær. Bærproduksjonen avtok langs den viktigste vegetasjonsgradienten, uttrykt som GNMDS-akse 1, begge årene, som vil si at bærproduksjonen var størst i de lavtliggende, tørre rutene med lite lysinnstråling.

Årsaken til at bærproduksjonen var langt mindre i 2018 enn i 2017 var nok på grunn av den varme og tørre sommeren i 2018. Bærproduksjonen har blitt vist å reduseres ved tørke under modning av bærene (Selås, 2000; Jacquemart, 1997).

Andel modne frø

Andelen modne frø var svært ulik mellom årene langs høydegradienten, hvor andelen i motsetning til i 2017 var lavere i de lavtliggende rutene og større i de høytliggende rutene i 2018. Det sammen med at andelen modne frø økte med de varmere rutene, kan det tydes at det varme og tørre klimaet, sommeren 2018, ga gunstige forhold for produksjon av modne frø lengre opp i høyden. I tillegg gikk andelen modne frø fra å ha høyest produksjon i de lavtliggende, tørre og skyggefulle blokkene langs GNMDS-akse 1, mot de mer høytliggende, fuktigere og mer lysåpne blokkene langs vegetasjonsgradienten. Andelen modne frø økte i 2017 langs GNMDS-akse 2, som vil si at andelen modne frø var størst der jorda var mer næringsrik, med høyere pH og lite organisk innhold i jorden. Det var også en signifikant forskjell mellom andel modne frø og GNMDS-akse 2, som indikerer at andelen moden frø var størst i de rutene der jorden var mer næringsrik, med høyere pH og lite organisk innhold i jorden.

Pato og Obeso (2012a) fant ingen sammenheng mellom andel frø og høyde over havet, men dette kan være på grunn av forskjell i klima, da deres studie tar plass i Spania. Selv om andelen modne frø minker ved økt høyde i 2017, trolig på grunn av at klimaet blir kjøligere og vekstsesongen kortere med økt høyde (Pato & Obeso, 2012a), var andel modne frø størst rundt 450 meter over havet i 2018. Selv om jeg ikke har studert pollinatorer i denne studien er det mulig de kan ha spilt en viktig rolle i trenden til andel modne frø i 2018 (Boulangier-Lapointe, et

al., 2017), ettersom det var varmere temperaturer lengre opp i høyden dette året (Blois et al., 2013; Meteorologisk institutt, 2019). Resultatene for andel modne frø i mastergradsavhandlingen til Rannveig Berge (2018), var naturlig veldig forskjellig fra dette studie, ettersom jeg byttet om verdiene for modne og aborterte frø i datasettet hennes før jeg brukte det i analysene mine. Dette ble gjort fordi hun hadde gjennomgående uvanlig høy andel aborterte frø i forhold til modne frø (Ritchie, 1956; Hegland & Gillespie pers. medd.).

Kilder

- Aitken, S. N., Yeaman, S., Holliday, J. A., Wang, T. & Curtis-McLane, S. (2008). Adaption, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications*, 1, 95-111. Doi: 10.1111/j.1752-4571.2007.00013.x
- Albert, T., Raspé, O. & Jacquemart, A.-L. (2003) Clonal Structure in *Vaccinium myrtillus* L. Revealed by RAPD and AFLP Markers. *International Journal of Plant Sciences*, 164(4), 649-655. doi: 10.1086/375373
- Allen, M.R., Dube, O. P., Solecki, W., Aragón-Durand, F., Cramer, W., Humphreys, S., ... Zickfeld, K. (2018). Framing and Context. In: *Global Warming of 1.5°C An IPCC Special Report on the impacts of global warming of 1.5°C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways, in the context of strengthening the global response to the threat of climate change, sustainable development, and efforts to eradicate poverty..* | V. Masson-Delmotte, P. Zhai, H.-O. Pörtner, D. Roberts, J. Skea, P.R. Shukla, ... T. Waterfield (red). Hentet fra https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/sites/2/2019/02/SR15_Chapter1_Low_Res.pdf
- Avdem, I. H. & Lima, O. (2018). *En vegetasjonsøkologisk studie av blåbærfuruskog langs en høydegradient i Indre Sogn, Vest-Norge* (Bachelorgradsoppgave). Høgskulen på Vestlandet, Sogndal.
- Baines, D. (1996). The implications of grazing and predator management on the habitats and breeding success of black grouse *Tetrao tetrix*, *Journal of Applied Ecology*, 33, 54-62. doi:10.2307/2405015.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. & Walker, S. (2015) Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of statistical Software*, 67, 1-48.
- Blois, J. L. et al. (2013) Space can substitute for time in predicting climate-change effects on biodiversity, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110, 9374-9379. doi:10.1073/pnas.1220228110.
- Bond, W. J. (1994) Keystone Species, i Schulze, E.-D. og Mooney, H. A. (red.) *Biodiversity and Ecosystem Function*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, s. 237-253.
- Boulanger-Lapointe, N. et al. (2017) Climate and herbivore influence on *Vaccinium myrtillus* over the last 40 years in northwest Lapland, Finland, *Ecosphere* 8(1), 1-11. doi:10.1002/ecs2.1654.

- Berg, M. P., Kiers, E. T., Driessen, G., Heijden, M. V. D., Kooi, B. W., Kuenen, F., ... Ellers, J. (2010). Adapt or disperse: understanding species persistence in a changing world. *Global Change Biology*, 16, 587-598. Doi: 10.1111/j.1365-2486.2009.02014.x
- Berge, R. (2018). *Variasjonar i vekst og reproduksjon hos blåbær (Vaccinium myrtillus) i forhold til klima og lokal økologisk forhold* (Mastergradsavhandling). Høgskulen på Vestlandet, Sogndal.
- Chen, I-C., Hill, J. K., Ohlemüller, R., Roy, D. B. & Thomas, C. D. (2011). Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming. *Science*, 333(6045), 1024-1026. Doi: 10.1126/science.1206432
- Colwell, R. K., Brehm, G., Cardelús, C. L., Gilman, A. C. & Longino, J. T. (2008). Global Warming, Elevational Range Shifts, and Lowland Biotic Attrition in the Wet Tropics. *Science*, 322(5899), 258-261. Doi: 10.1126/science.1162547
- Coudun, C. og Gegout, J. C. (2007) Quantitative prediction of the distribution and abundance of *Vaccinium myrtillus* with climatic and edaphic factors, *Journal of Vegetation Science*, 18, 517-524. doi:10.1111/j.1654-1103.2007.tb02566.x
- Corlett, R. K. & Westcott, D. A. (2013). Will plant movements keep up with climate change?. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(8), 482-488. Doi: 10.1016/j.tree.2013.04.003
- Crawley, M. J. (2013). *The R Book* (2. utg.) Chichester: John Wiley & Sons
- Eriksson, O. og Fröborg, H. (1996). "Windows of opportunity" for recruitment in long-lived clonal plants: experimental studies of seedling establishment in *Vaccinium* shrubs, *Canadian Journal of Botany*, 74, 1369-1374. doi:10.1139/b96-166.
- Flower-Ellis, J. (1971). *Age structure and dynamics in stands of bilberry (Vaccinium myrtillus L.)*. Stockholm: Department of forest ecology and forest soils.
- Fröborg, H. (1996) Pollination and seed production in five boreal species of *Vaccinium* and *Andromeda (Ericaceae)*, *Canadian Journal of Botany*, 74, 1363-1368. doi:10.1139/b96-165.
- Gottfried, M., Pauli, H., Futschik, A., Akhalkatsi, M., Barancok, P., Alonso, J. L. B., ... Grabherr, G. (2012). Continent-wide response of mountain vegetation to climate change. *Nature Climate Change*, 2, 111-115. Doi: 10.1038/nclimate1329

- Graae, B. J., Frenne, P. D., Kolb, A., Brunet, J., Chabrierie, O., ... Milbau, A. (2012) On the use of weather data in ecological studies along altitudinal and latitudinal gradients, *Oikos*, 121, 3-19. doi:10.1111/j.1600-0706.2011.19694.x
- Graae, B. J., Vandvik, V., Armbruster, W. S., Eiserhardt, W. L., Svenning, J-C., Hylander, K., ... Lenoir, J. (2018). Stay or go – how topographic complexity influences alpine plant population and community responses to climate change. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, 30, 41-50. Doi: 10.1016/j.ppees.2017.09.008
- Hannah, L. (2015). *Climate Change Biology*. London: Academic Press.
- Hegland, S. J., Jongejans, E. og Rydgren, K. (2010) Investigating the interaction between ungulate grazing and resource effects on *Vaccinium myrtillus* populations with integral projection models, *Oecologia*, 163, 695-706. doi:10.1007/s00442-010-1616-2
- Hegland, S. J., Rydgren, K. og Seldal, T. (2005) The response of *Vaccinium myrtillus* to variations in grazing intensity in a Scandinavian pine forest on the island of Svanøy, *Canadian Journal of Botany*, 83, 1638-1644. doi:10.1139/b05-132
- Hertel, A. G. et al. (2017) Berry production drives bottom-up effects on body mass and reproductive success in an omnivore, *Oikos*, 127, 197-207. doi:10.1111/oik.04515
- IPBES. (2018). *The IPBES regional assessment report on biodiversity and ecosystem services for Europe and Central Asia*. M. Rounsevell, M. Fischer, A. T-M. Rando & A. Mader (red.). Bonn, Tyskland: IPBES.
- IPCC. (2014). *Climate Change 2014: Synthesis Report*. (Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change). I R.K. Pachauri and L.A. Meyer (red.). Geneva, Sveits: IPCC.
- Jacquemart, A.-L. (1993). Floral visitors of *Vaccinium* species in the High Ardennes, Belgium, *Flora*, 188, 263-273. doi:10.1016/S0367-2530(17)32276-4
- Jacquemart, A.-L. (1997) Pollen limitation in three sympatric species of *Vaccinium* (*Ericaceae*) in the Upper Ardennes, Belgium, *Plant Systematics and Evolution*, 207, 159-172. doi:10.1007/bf00984387

- Jacquemart, A.-L. og Thompson, J. D. (1996). Floral and pollination biology of three sympatric *Vaccinium* (*Ericaceae*) species in the Upper Ardennes, Belgium, *Canadian Journal of Botany*, 74, 210-221. doi:10.1139/b96-025
- Kartverket. (2019, 12. februar). CPOS. Hentet fra <https://www.kartverket.no/Posisjonstjenester/CPOS/>
- Krogstad, T. (1992). Metoder for jordanalyser. (Rapport 6/92). Norges Landbrukshøgskole, Ås
- Kystverket. (2019, 23. april). Radionavigasjon (DGPS). Hentet fra <https://www.kystverket.no/Maritime-tjenester/Meldings--og-informasjonstjenester/Radionavigasjon-DGPS/>
- Levin, S.A. (1992). The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, 73, 1943-1967.
- Lid, J. og Lid, D. T. (2007). *Norsk flora*. Oslo: Det Norske Samlaget.
- Meteorologisk institutt. (2019). eKlima. Hentet fra http://sharki.oslo.dnmi.no/portal/page?_pageid=73,39035,73_39049&_dad=portal&_schema=PORTAL&6009_BATCHORDER_3197941
- Moen, A. (1998). *Nasjonalatlas for Norge: Vegetasjon*. Hønefoss: Statens kartverk.
- Mossberg, B. & Stenberg, L. (2016). *Gyldendals store nordiske flora*. Oslo: Gyldendal Norsk Forlag.
- Nathan, R., Schurr, I. M., Spiegel, O., Steinitz, O., Trakhtenbrot, A. & Tsoar, A. (2008). Mechanisms of long-distance seed dispersal, *Trends in Ecology & Evolution*, 23, 638-647. doi:10.1016/j.tree.2008.08.003
- Norges geologiske undersøkelse (2019a). Berggrunn, hentet fra <http://geo.ngu.no/kart/berggrunn/>
- Norges geologiske undersøkelse (2019b). Løsmassekart, hentet fra <http://geo.ngu.no/kart/losmasse/>
- Pato, J. og Obeso, J. R. (2012a) Fruit mass variability in *Vaccinium myrtillus* as a response to altitude, simulated herbivory and nutrient availability, *Basic and Applied Ecology*, 13, s. 338-346. doi:10.1016/j.baae.2012.05.003
- Pato, J. og Obeso, J. R. (2012b) Growth and reproductive performance in bilberry (*Vaccinium myrtillus*) along an elevation gradient, *Ecoscience*, 19, 59-68. doi:10.2980/19-1-3407

- Pato, J. og Obeso, J. R. (2013) Simulated ungulate herbivory affects differently two herbivorous arthropod guilds in bilberry, *Arthropod-Plant Interactions*, 7, 555-565. doi:10.1007/s11829-013-9269-9
- Parker, K. C (1988). Environmental relationships and vegetation associates of columnar cacti in the northern Sonoran Desert. *Vegetatio*, 78, 123
- Parmesan, C. & Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, (421), 37-42. Doi: 10.1038/nature01286
- Nielsen, A., Totland, Ø. og Ohlson, M. (2007) The effect of forest management operations on population performance of *Vaccinium myrtillus* on a landscape-scale, *Basic and Applied Ecology*, 8, 231-241. doi: 10.1016/j.baae.2006.05.009
- Power, M. E. et al. (1996) Challenges in the quest for keystones, *Bioscience*, 46, s. 609-620. doi:10.2307/1312990
- Peterson, A. T., Soberón, J., Pearson, R. G., Anderson, R. P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M. & Araújo, M. B. (2011). *Ecological Niches and Geographic Distributions*. New Jersey: Princeton University Press.
- Ritchie, J. C. (1956) Biological flora of the British Isles. *Vaccinium myrtillus* L. *Journal of Ecology*, 44, 291-299.
- R Development Core Team. (2019). *R: a language and environmental for statistical computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. Hentet fra <https://cran.r-project.org/bin/windows/base/>
- Rustad, L. E. (2008). The response of terrestrial ecosystems to global climate change: Towards an integrated approach, *Science of The Total Environment*, 404, 222-235. doi:10.1016/j.scitotenv.2008.04.050
- Sánchez-Bayo, F. & Wyckhuys, K. A. G. (2019). Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biological Conservation*, 232, 8-27. Doi: 10.1016/j.biocon.2019.01.020
- Selås, V. (2000) Seed production of a masting dwarf shrub, *Vaccinium myrtillus*, in relation to previous reproduction and weather, *Canadian Journal of Botany* 78(4), 423-429. doi:10.1139/b00-017.

- Selås, V. (2001) Autumn population size of capercaillie *Tetrao urogallus* in relation to bilberry *Vaccinium myrtillus* production and weather: an analysis of Norwegian game reports, *Wildlife Biology*, 7, 17-25. doi:10.2981/wlb.2001.005.
- Skaland, R. G., Colleuille, H., Andersen, A. S. H., Mamen, J., Grinde L., Tajet, H. T. T, ... Hygen, H. O. (2019). *Tørkesommeren 2018* (MET rapport 14/2019). Hentet fra <file:///C:/Users/160500/Downloads/T%C3%B8rkesommeren%202018.pdf>
- Steinbauer, M. J., Grytnes, J-A., Jurasinski, G., Kulonen, A., Lenoir, J., Pauli, H., ... Wipf, S. (2018). Accelerated increase in plant species richness in mountain summits linked to climate warming. *Nature*, 556, 231-234. Doi:10.1038/s41586-018-0005-6
- Storch, I. (1993) Habitat selection by capercaillie in summer and autumn: Is bilberry important?, *Oecologia*, 95, 257-265. doi:10.1007/BF00323498
- Thuiller, W., Lavorel, S. & Araújo, M. B. (2005). Niche properties and geographical extent as predictors of species sensitivity to climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 14, 347-357. Doi: 10.1111/j.1466-822X.2005.00162.x
- Tolvanen, A. og Laine, K. (1997). Effects of reproduction and artificial herbivory on vegetative growth and resource levels in deciduous and evergreen dwarf shrubs, *Canadian Journal of Botany*, 75, 656-666. doi: 10.1139/b97-073
- Økland, T. (1996). Vegetation-environment relationships of boreal spruce forests in ten monitoring reference areas in Norway. *Sommerfeltia*, 22, 1-349.