

ARBETSRAPPORT 1116–2022

Nyttan av naturhänsyn för marksvampar

Resultat fem år efter avverkning

Line Djupström, Anders Dahlberg, Björn Lindahl



Drönbild över ett delområde i Effaråsen. Infälld bild på gaffelgrenad mykorrhiza på rot.
Foto: L. Nylander och L. Djupström

Innehållsförteckning

Förord	3
Sammanfattning	4
Summary	6
Bakgrund och kunskapsläge	9
Samliv mellan träd och mykorrhizasvampar.....	9
Hög artrikedom av mykorrhizasvampar	9
Mykorrhizasvamparna försvinner vid avverkning.....	10
Många tallberoende mykorrhizasvampar är rödlistade.....	10
Nya insikter om tallskogens marksvampar från DNA-studier.....	10
Långlivade mycel.....	11
Med levande träd finns det mykorrhizasvampar.....	12
Syfte	14
Fältförsök - Effaråsen	14
Metod	17
Provtagning.....	17
Beräkningar.....	17
Fruktkroppsinventering 2021	17
Resultat	18
Mykorrhizabildande svamparter i Effaråsen.....	18
Rödlistade- och signalarter	24
Diskussion	27
Närhet till hänsynsträd avgörande för mykorrhizasvampar	27
Rödlistade mykorrhizasvampar överlever vid hänsynsträd	29
Artsammansättningen påverkas av hänsynsnivån.....	30
Vilken hänsynsnivå är optimal?	31
Litteraturlista	33



Uppsala Science Park, 751 83 Uppsala
skogforsk@skogforsk.se
skogforsk.se

Kvalitetsgranskning (Intern peer review) har genomförts 19 april 2022 av Erik Ling, Programchef. Därefter har Magnus Thor, Forskningschef, granskat och godkänt publikationen för publicering den 13 maj 2022.

Redaktör: Anna Franck, anna@annafranck.se

©Skogforsk 2022 ISSN 1404-305X

Förord

Arbetsrapporten baseras på resultat från projektet ”Effaråsen – vilken nytta gör naturhänsyn för marksvampar?”. Projektet var ett uppdrag finansierat av Sveaskog. Syftet var att analysera och sammanställa resultatet av provtagningar från år 2013 och 2017 och analysera vilken effekt naturhänsyn har på marksvampar och marksvampsamhället i gammal tallskog, fem år efter avverkning.

Projektet är ett av flera delprojekt som finns inom projektet ”Effaråsen – att bruka och bevara i gammal tallskog” som finns presenterat i *Arbetsrapport 2009–2019*.

Särskilt stort tack till Dan Broström som med kort varsel kunde ta sig an inventering av fruktkroppar på samtliga lokaler under hösten 2021.

Uppsala, mars 2022

Line Djupström, Anders Dahlberg och Björn Lindahl

Sammanfattning

Vardagshänsyn är ett viktigt verktyg inom skogsbruket som kan hjälpa många arter att överleva hyggesfasen. Det gäller inte minst den artrika gruppen mykorrhizasvampar med omkring 2000 arter i Sverige, som för sin energiförsörjning är beroende av att leva i symbios med levande träd. Trakthygge resulterar oundvikligen i att merparten av mykorrhizasvamparna dör ut lokalt och behöver återetableras när ny skog växer upp. Knappt 200 av Sveriges mykorrhizasvampar är rödlistade på grund av att de huvudsakligen förekommer i äldre skog eller är ovanliga på grund av speciella miljökrav. Många mykorrhizabildande svamparter, inklusive de rödlistade, har svårt att återetablera sig och missgynnas av trakthyggesbruk. Samtidigt är mykorrhizasvamparnas mycel långlivade och kan leva vidare under många decennier och förmodligen betydligt längre, om det kontinuerligt finns träd på platsen. Enstaka, eller grupper av, hänsynsträd är ett sätt att möjliggöra för rödlistade- och andra mykorrhizasvampar att överleva hyggesfasen och finnas med i det uppväxande beståndet. Senare tids forskning pekar också på att hyggesfasens markeutrofiering selekterar för andra mykorrhizasvampar än de som normalt dominerar i äldre skog. Till exempel verkar vissa skinnsvampar, med sämre förmåga att mobilisera näring från markens organiska material, gynnas på bekostnad av främst spindelskivlingar, som är särskilt effektiva på att frigöra organiskt bundna näringsämnen under fattiga förhållanden.

Syftet med studien var att undersöka betydelsen av att lämna olika många hänsynsträd vid avverkning i äldre tallskog för överlevnaden av mykorrhizasvampar, med eller utan kompletterande naturvårdsbränning. Det är en naturvårdsfråga av stor praktisk betydelse, och det är viktigt att kvantifiera vilken effekt olika nivåer och utförande av naturhänsyn kan ha för mängden och artsammansättningen av mykorrhizasvampar på kort och lång sikt, särskilt för naturvårdsintressanta arter.

Studien utfördes på Effaråsen, ett storskaligt långtidsexperiment som finns tre mil väster om Mora. Här finns hela skogsbestånd som bränts och/eller avverkats, där den totala nivån av naturhänsyn varierar i en gradient av skötselmetoder som sträcker sig från en allmänt praktiserad nivå till en hög nivå av naturhänsyn. Designen för hänsynen omfattar både lämnade levande träd och skapad död ved, men endast de levande träden, det vill säga intakta träd och katade träd, är av intresse för denna studie.

I undersökningen har vi samlat in markprover från varje provyta längs transekter. Den första provtagningen ägde rum 2012 innan avverkning med olika nivåer av naturhänsyn och naturvårdsbränningar genomfördes. Fem år senare, 2017, gjordes en uppföljande undersökning. Markprovernas innehåll av specifika DNA-markörer sekvenserades, identifierades och analyserades med fokus på mykorrhizasvampar. Vi undersökte artsammansättningen, andelen mykorrhizasvamp i det totala svampsamhället samt artantalet i förhållande till avståndet till närmaste träd. Vi lät också utföra en kompletterande studie av fruktkroppsförekomster under hösten 2021, för att bättre kunna undersöka tesen att mycel av rödlistade mykorrhizasvampar och signalarter kan överleva i närheten av hänsynsträd precis som vanligare mykorrhizasvamparter.

I markprovsundersökningen identifierades 141 olika arter av mykorrhizasvampar varav fyra rödlistade. Resultaten visar ett starkt samband mellan förekomst av mykorrhiza och närhet till träd. Parallellt med att genomsnittsavståndet till träden på ytorna ökade från i genomsnitt tre meter på kontrolltytor utan avverkning till 14 meter vid tre procent naturhänsyn minskade successivt andelen mykorrhizasvamp i förhållande till det totala svampsamhället i marken från 11 procent till 2–4 procent och artantalet av

mykorrhizasvampar halverades. Samtidigt förändrades artsammansättningen; förekomster av spindelskivlingar och sandsopp minskade successivt med avtagande hänsyn, medan en speciell skinnsvampsart (*Piloderma sphaerosporum*, saknar svenskt namn), som sedan tidigare är känd för att dominera svampsamhällen i ungskogar som genomgått en hyggesfas, var mindre påverkad.

Överlevnad och förekomst av mykorrhizasvampar efter avverkning är direkt kopplad till mängden rötter i marken och den rumsliga fördelningen av levande rotsystem. Fler kvarlämnade hänsynsträd ledde till högre överlevnad. Naturvårdsbränning i kombination med avverkning gav den största förändringen, det vill säga hade störst påverkan på mykorrhizasvamparnas förekomst, artrikedom och artsammansättning. Den främsta anledningen var hög dödlighet hos kvarlämnade träd på grund av den relativt intensiva bränningen. Inventeringen av fruktkroppar kunde påvisa förekomster av ytterligare fem rödlistade svampar och en signalart vid hänsynsträd och längs kanterna till angränsande trädbärande bestånd eller lämnad kantzon mot vatten.

Mykorrhizasamhället med den största naturhänsynen (NS-behandlingen), som motsvarade 50 procent lämnade levande hänsynsträd (inklusive katade träd), skilje sig inte tydligt åt från det på kontrolltytor utan avverkning. Här var förekomsten av de dominerande mykorrhizasvamparna mer eller mindre intakt. Det är dessa dominerande arter som svarar för merparten av mykorrhizasvamparnas funktionalitet och driver processer i marken. Vid lägre täthet av kvarlämnade hänsynsträd minskar de flesta arternas förekomst successivt med tydligast negativ inverkan på sandsopp och spindelskivlingar, som tros spela en viktig roll för trädens näringsupptag från organiska förråd i måren. En mindre tydlig effekt sågs på skinnsvampar, som tros ha lägre förmåga att mobilisera organiskt bunden näring.

Det är oklart vilken betydelse denna förskjutning i dominerande arter kan ha över tid för mykorrhizasvamparnas funktion. Det är också oklart i vilken omfattning återetablering av olika arter sker i brukad skog och om artsammansättningen hinner närma sig den som kännetecknar äldre skogar under en omloppstid. Tidigare undersökningar har visat att tydliga förändringar i svampdiversitet kvarstår minst 50 år efter avverkning av tallskog. Högre nivåer av hänsynsträd är ett sätt att minska effekterna av avverkning på diversiteten av mykorrhizasvampar och troligen också snabba på återgången till ett artrikare samhälle med bevarad funktionalitet.

Förmodligen kan de allra flesta rödlistade arter och signalarter av mykorrhizasvampar överleva en avverkning med hjälp av hänsynsträd. Utmaningen är att placera hänsynsträden där naturvårdsintressanta svampar växer. Deras förekomster är oftast inte kända när en skog avverkas och om dom finns i beståndet är deras utbredning väldigt lokal, som regel bara med någon eller några få kvadratmeter stora mycel.

Vi bedömer att nyttan blir större för både naturvårdsintressanta och funktionellt mer betydelsefulla arter om hänsynsträd sprids över hygget snarare än att de aggregeras på något sätt eller ställs i grupper. På så sätt bör sannolikheten att hänsynsträdens rotsystem överlappar med mycel från ovanligare arter öka samtidigt som funktionellt viktiga arter, som spindelskivlingar, effektivare kan fortleva och spridas i det uppväxande beståndet.

Fler hänsynsträd resulterar otvetydigt i att en större del av det gamla beståndets mykorrhizasvampar kommer att överleva en avverkning och fortleva in i det uppväxande beståndet. Undersökningens fortsättning syftar till att kvantifiera effekterna av olika nivåer av hänsyn som underlag för att bättre kunna göra välgrundade avvägningar mellan produktionsintressen och olika naturvårdsintressen.

Summary

Everyday consideration (i.e. retention forestry) is an important tool in forestry that can help many species survive the felling phase. This applies not least to the species-rich group of ectomycorrhizal fungi with around 2000 species in Sweden, which for their energy supply depend on symbiosis with living trees. Felling therefore inevitably results in that the majority of mycorrhizal fungi become extinct locally and have to re-establish in the planted forest. Just under 200 of Sweden's mycorrhizal fungi are red-listed because they mainly occur in older forests or are unusual and with special environmental requirements. They have difficulties with re-establishment and are disadvantaged by clear-cutting. At the same time, the mycelia of mycorrhizal fungi are long-lived and can persist for many decades and probably much longer, provided a continuity of trees on the site. Individual, or groups of, living retention trees are a way to enable red-listed and other mycorrhizal fungi to survive the felling phase and be included in the new community. Recent research also indicates that soil eutrophication following the felling phase selects for other mycorrhizal fungi than those that normally dominate in older forests. For example, some corticoid fungi, with poor ability to mobilize soil nutrients from organic material, seem to benefit at the expense of mainly web caps (*Cortinarius*), which are particularly effective at releasing organically bound nutrients under poor conditions.

The purpose of the study was to investigate the importance of leaving different number of retention trees when felling in older pine forests, to promote survival of mycorrhizal fungi, with or without supplementary prescribed burning. This is a nature conservation issue of great practical importance, and it is important to quantify what effect different levels and performance of retention can have on the quantity and species composition of ectomycorrhizal fungi in general both in the short and long term, especially for species of special interest in nature conservation.

The study was conducted within a site called Effaråsen, a large-scale long-term experiment located 30 km west of Mora. The site includes entire forest stands that have been burned and / or felled, where the total level of retention varies with a gradient of management methods that extend from a generally practiced level to a high level of environmental considerations. The retention design includes both green tree retention and the creation of dead wood. In this study only the living trees were of interest.

In the survey, we collected soil samples along transects from each sample area. We sampled in 2012, before felling with different levels of retention and prescribed burning was implemented. Five years later, in 2017, we conducted a follow-up survey. Fungal DNA-markers in soil samples were mass-sequenced, identified, and analyzed with a focus on mycorrhizal fungi. We examined the species composition, the proportion of mycorrhizal fungi in the total fungal community and the number of species in relation to the distance to the nearest tree. We also included a supplementary study of occurrences of fungal fruiting bodies, which was carried out in the autumn of 2021. This was done to better investigate the hypothesis that mycelium of red-listed mycorrhizal fungi and other species of nature conservation interest may survive in the vicinity of retention trees, just like more common species of mycorrhizal fungi.

In the soil sample survey, we identified 141 different species of mycorrhizal fungi, of which four are red-listed. There was a clear correlation between the occurrence of mycorrhiza and distance to retention trees. In parallel with that the average distance to retention trees increased from an average of 3 meters on the control surfaces to 14 meters

at the lowest retention level, the proportion of mycorrhizal fungi gradually decreased from 11 percent to 2 - 4 percent in relation to the total fungal community in the soil and the number of mycorrhizal fungal species halved. At the same time, the species composition changed; occurrences of web caps and the velvet bolete (*Suillus variegatus*) gradually decreased with decreasing level of retention, while a special corticoid fungus (*Piloderma sphaerosporum*), which is already known to dominate fungal communities in young forests that have undergone a felling phase, was less affected.

The survival and occurrence of mycorrhizal fungi after felling is directly linked to the amount of roots in the soil and the spatial distribution of living root systems. More green tree retention resulted in higher survival. Prescribed burning in combination with felling gave the biggest change, i.e. had the greatest impact on the occurrence, species richness and species composition of the mycorrhizal fungi. The main reason was high mortality of trees due to the relatively intense burning. The inventory of fruiting bodies was able to detect the presence of five additional red-listed fungi and one other species of nature conservation interest at retention trees and along the edges adjacent to other tree-bearing stands or riparian forest buffer zones.

The mycorrhizal community in the felling with the highest level of retention (the NS treatment), which corresponded to 50 percent left retention trees (including girdled trees), did not differ clearly from the undisturbed control forest areas. Here, the presence of the predominant mycorrhizal fungi was more or less intact. It is these dominant species that are responsible for most of the functionality of mycorrhizal fungi and drive essential processes in the soil. With lower density of retention trees, the occurrence of most species gradually decreased, with the clearest negative impact on velvet bolete and web caps, which are believed to play an important role in tree uptake of nutrients from organic matter in the mor layer, and less clear effect on corticoid fungi, which are believed to have lower ability to mobilize organically bound nutrients.

It is unclear what significance this shift in dominant species may have over time for the functioning of mycorrhizal fungi. It is also unclear to what extent re-establishment of different species takes place in managed forest and whether the species composition has time to approach the composition that characterizes older forests during a rotation period. Previous studies have shown that major changes in fungal diversity persist at least 50 years after felling of pine forests. Higher levels of retention trees are a way to reduce the effects of felling on the diversity of mycorrhizal fungi and probably also speed up the return to a more species-rich community with preserved functionality.

Probably the vast majority of red-listed and other mycorrhizal fungi of nature conservation interest can survive a felling with the help of retention trees. The challenge is to select retention trees where the interesting and care demanding fungal species grow. Their occurrences are usually not known when a forest is felled and if they are found in the stand, their distribution is very local, usually only with a few square meters of mycelium.

We assess that the benefit will be greater, for both care demanding species and the functionally more significant and more common species, if retention trees are spread over the felling area rather than being aggregated in groups. In this way, the probability that root systems of the retention trees overlap with mycelia of more unusual species should increase, while functionally important species, such as web caps, can more effectively survive and spread in the growing forest stand.

More retention trees unequivocally result in that a larger part of the mycorrhizal fungi surviving felling and persist in the new growing stand. The continuation of the study aims

to quantify the effects of different levels of consideration as a basis for more well informed decisions about trade-offs between production interests and different environmental considerations.



Övre bilden: Avverkning med låg nivå hänsyn, ETO3. Undre bilden: Ett av de brända områdena, ETVB.

Foto: L. Djupström september 2017

Bakgrund och kunskapsläge

I Sverige och stora delar av Europa pågår en diskussion om alternativa skogsbruksmetoder som rör hyggesfritt skogsbruk och selektiv avverkning och hur dessa alternativ påverkar ekonomi, produktion och biologisk mångfald (Gustafsson m.fl. 2021). Naturhänsyn i samband med slutavverkning har utvecklats under de senaste 30 åren och många studier har gjorts för att utvärdera effekterna, men det finns fortfarande kunskapsluckor kring lämpliga nivåer, rumslig fördelning och långtidseffekter på biologisk mångfald (t.ex. Gustafsson m.fl. 2016).

Många skogslevande arter påverkas negativt av avverkning då en stor del av träden tas bort (t.ex. Weide m.fl. 2020). Mykorrhizasvampar är nödvändiga för att marken ska kunna producera ny skog och svamparna är beroende av levande träd. Att spara levande träd efter avverkning skapar förutsättningar för svampsamhället att överleva hyggesfasen, men det saknas kunskap kring i vilken mån effekterna av avverkning på svampsamhället varierar med andelen sparade träd. Kunskapen om hur naturvårdsanpassad skogsskötsel kan bidra till att klara naturvärden kopplade till marksvampar är särskilt intressant i de störningspräglade tallskogarna, där mykorrhizasvampar är en artrik och naturvårdsintressant organismgrupp.

Samliv mellan träd och mykorrhizasvampar

Tall lever som andra skogsträd i symbios med mykorrhizasvampar. Det är ett nära samarbete som inte syns eller är direkt uppenbart, men som innebär att i princip alla tallars finrötter är om- och genomvuxna av svamparnas hyfer. Hyferna som växer ut i marken från finrötterna bildar omfattande mycel som har 100 till 1000 gånger större kontaktyta med marken, jämfört med rötterna själva. Mykorrhizamycelet utgör därmed rötternas funktionella markkontakt. Det är dessa hyfer som mobiliserar, tar upp och tillgodoser merparten av trädens behov av näring och vatten. I utbyte erhåller mykorrhizasvamparna energi i form av sockerarter som motsvarar omkring 20 procent av trädens fotosyntesproduktion. Det kan förefalla vara en hög kostnad, men samarbetet kring energi och näring är kostnadseffektivt och en evolutionär framgångssaga för både träd och svamp. Symbiosen var en förutsättning för växternas och svamparnas utveckling och erövring av land. Träd och mykorrhizasvampar är helt beroende av varandra för sina existenser och förekommer inte var för sig i naturen.

Hög artrikedom av mykorrhizasvampar

Diversiteten av träd i Sverige är låg med stor dominans av tall och gran. Tall och gran svarar tillsammans för 80 procent av trädbiomassan i svenska skogar. Inkluderas björk ökar andelen till över 90 procent. I jämförelse är marksvamparnas artrikedom ett par tiopotenser högre. Det finns minst 6000 storsvampar, det vill säga svampar som bildar synliga fruktkroppar (> 1 mm), i Sverige. De allra flesta är knutna till skogsmiljöer. Denna undersökning är begränsad till svampar som bildar ektomykorrhiza- den typ av mykorrhiza de flesta träd i Sverige har. Antalet ektomykorrhizasvamparter i Sverige är minst 2000- de allra flesta storsvampar. Vissa av dessa bildar mykorrhiza med både löv- och barrträd, andra med endast barr- eller lövträd, och några är specialiserade på specifika trädslag. En bedömning baserad på Artdatabankens uppgifter om 1100 klassificerade mykorrhizasvampar, pekar på att i storleksordningen 40 procent av arterna

kan bilda mykorrhiza med tall och att tio procent bildar mykorrhiza med enbart tall (Ekologisk katalog 1998, Dahlberg m.fl. 2001).

Mykorrhizasvamparna försvinner vid avverkning

Avverkning påverkar mykorrhizasvampar direkt genom att trädens transport av socker till rötterna upphör. Under några månader kan svamparna överleva på de avverkade trädens rötter men tynar sedan bort. Det är bara mykorrhizamycel som växer på lämnade träd, yngre plantor eller på andra växter som bildar mykorrhiza, till exempel pyrolaarter, viden och mjölon, som lever kvar efter en säsong. Det är här detta arbete och frågeställningen om betydelsen av hänsynsträd kommer in.

Mykorrhizasvampar i boreal skog förefaller ha sporer med kort livslängd, och det förekommer därför knappast någon sporbank, motsvarande kärlväxternas fröbank, även om kunskapsunderlaget är magert. En av de få studierna som finns rapporterar att några arter har en sporbank i boreal skog (Alaska), främst sporsäckssvampar och till en mindre del vissa skinnsvampar, släktingar till sandsopp och vårtöra (Glassman 2015).

Bedömningen är därför att mykorrhizasvampar i stort sett försvinner efter avverkning och främst återetableras från på nytt inspridda sporer. Svamparnas fruktkroppar producerar stora mängder sporer som potentiellt kan spridas mycket långt, framför allt med vinden. Det var därför länge en tes att svampar inte är spridningsbegränsade, utan att olika arters svampsporer kommer att kunna etablera sig överallt där det finns lämpliga förutsättningar. Senare tids forskning visar dock att så inte är fallet. Spridningen av svampsporer är starkt begränsad; mer än 95 procent av sporererna faller ner inom några meter från där de producerades (Norros m.fl. 2012, Horton 2017). Potentiellt kan visserligen sporer spridas mycket långt, men den effektiva spridningen, där sporer lyckas etablera sig, är kortväga, som regel inom 100 meter. Därför är det främst arter som bildar fruktkroppar och sporer i skogar som ligger i direkt anslutning till en avverkning som kommer att spridas in med vind eller djur och eventuellt kunna etablera sig (Peay & Bruns 2014). Dessutom gynnas arter som är bättre anpassade till de miljöförhållanden som råder efter avverkning, medan arter som trivs bäst i äldre skogar missgynnas.

Många tallberoende mykorrhizasvampar är rödlistade

De direkta effekterna av avverkningen tillsammans med svårigheterna för ovanligare arter att återetableras är de främsta orsakerna till att flera av tallens mykorrhizasvampar är rödlistade. Det är arter som främst växer i äldre primärskogar och sällan påträffas i sekundärskogar som återplanterats efter avverkning.

I Sverige är 851 storsvampar rödlistade. Av dessa är 341 mykorrhizasvampar varav 153 växer i barrskog och 62 är associerade med tall (SLU Artdatabanken 2020, Artfakta 2022). 17 tallassocierade arter, bland annat tallgråticka (*Boletopsis grisea*) och spadskinn (*Stereopsis vitellina*) är globalt rödlistade (IUCN 2021). I sandtallskogar utgör ofta rödlistade marksvampar merparten av områdets naturvärden (Brandrud & Bendiksen 2014, Nitare 2019).

Nya insikter om tallskogens marksvampar från DNA-studier

Marksvamparnas fruktkroppar bildas på sensommar och höst och deras förekomst är starkt väderberoende och varierar mellan år. Fruktkropparna utgör bara en liten och tillfällig del av svamparna. Många mykorrhizasvampar förbises också eftersom de har små och föga iögonfallande- eller helt saknar, fruktkroppar. Det är i marken som

svamparnas dominerade växtform - mycelet - växer och är aktivt under hela den frostfria perioden av året.

I äldre tallbestånd påträffas ofta 100-talet arter av mykorrhizasvampar om man inventerar fruktkroppar under några år, men DNA-baserade svampundersökningar, som kan detektera och identifiera i princip alla mycel i markprover med hjälp av alltmer omfattande databaser över svampars DNA-koder, visar på en större artrikedom. Detta gäller såväl storsvampar som bildar fruktkroppar som arter som saknar eller har mikroskopiska fruktkroppar. I tallskog visar DNA-undersökningar att ungefär 2/3 av de ektomykorrhizabildande svamparterna är storsvampar medan 1/3 har obetydliga och svårседda fruktkroppar eller saknar dem helt.

De stora fördelarna med att undersöka svamp med hjälp av DNA i marken är att (1) alla förekommande svampar kan detekteras och identifieras, (2) man kan kvantifiera hur frekvent olika arters mycel förekommer i marken, vilket säger något om arternas funktionella betydelse, (3) undersökningar kan göras året runt oberoende av svampsäsong, samt att (4) det för många frågeställningar räcker med att göra en enda provtagning. Markbaserade DNA-undersökningar fungerar utmärkt för att undersöka vanligare arter – de som är funktionellt mest betydelsefulla i mykorrhizasamhället. Metoden fungerar dock sämre för ovanliga arter, eftersom man med markprover av nödvändighet bara kan analysera en bråkdel av markytan i en skog, varför sannolikheten att detektera arter med enstaka eller få mycel är låg.

Ett exempel på en välundersökt skog är en 24 hektar stor äldre tallskog i Ätnarova utanför Gällivare som dokumenterades på detta sätt. I genomsnitt detekterades 10 (0–20) arter mykorrhizasvampar per 10 cm² mårprov, och sammanlagt påträffades 149 arter från 280 utspridda prover, trots att den sammanlagda undersökta markytan var knappt 0,2 m² (Sterkenburg m.fl. 2019). Femton arter svarade för 76 procent av förekomsterna medan 68 arter bara fanns i ett prov vardera.

I en pågående undersökning av svensk skogsmark i Markinventeringens regi, där svampar i markprover identifieras med DNA, har hittills över 12 000 arter marksvampar av alla livsformer detekterats från drygt 1800 skogar. De allra flesta är dessutom ovanliga och påträffas bara sällsynt. Omkring 20 procent av arterna påvisas i mer än en procent av skogarna.

Hur många och vilka arter det finns i en skog påverkas, förutom av skogstyp och beståndets storlek, också av förekomsten av andra trädslag, trädens ålder och andra miljömässiga förutsättningar liksom beståndets och det omgivande landskapets historik.

Långlivade mycel

Storleken och utbredningen av mycel, svampindivider, varierar mellan olika arter. Enskilda mycel av ektomykorrhizasvampar är i storleksordningen från någon till några meter, men kan ibland vara upp till något tiotal meter (Douhan m.fl. 2011). Mycelen har ett klonalt levnadssätt och är förmodligen ofta fragmenterade till att bestå av flera frilevande delar som varierar över tiden i antal och storlek. Tillsammans bildar mykorrhizasvamparnas mycel i skogsmark ett tredimensionellt och föränderligt lapptäcke som består av många olika arter och mycelindivider av varierande storlek. På senare tid har ofta dessa svampsamhällen beskrivits som ett samverkande nätverk (Simard 2021, Selosse m.fl. 2006), men bilden är missvisande då det råder hård konkurrens mellan olika svamparter och individer i marken (Smith m.fl. 2018). Olika mycel är fysiskt åtskilda och distinkta och interagerar antagonistiskt för att maximera sin utbredning och tillgänglighet till resurser (Lindahl m.fl. 2001). För de flesta mykorrhizasvampar är det en omöjlighet

att frilägga och observera den fysiska utbredningen av mycelindivider. Ett av få undantag är dropptaggsvamp, *Hydnellum ferrugineum*, som har ett välutvecklat och väl synligt tjockt vitt mycel under mossor och lavar som kan breda ut sig och vara heltäckande över upp till 20 kvadratmeter i äldre tallskog (Hintikka & Näykki 1967). Det faktum att enstaka svampindivider kan breda ut sitt mycel över relativt stora ytor och dominera en plats under flera decennier, innebär att enstaka svamparter kan ha avgörande lokal betydelse för nedbrytning och omsättning av näringsämnen i marken (Lindahl m.fl. 2021).

Även om enskilda hyfer och delar av mycel är kortlivade är svampindivider långlivade och kan bli mycket gamla. Tyvärr finns det inget sätt att mäta åldern på svampindivider, men indirekta beräkningar baserade på storleken av svampmycel, vilken hastighet mycel breder ut sig och tidsserier där man följer mycel med albinofruktkroppar (Dahlberg & Mueller 2011) tyder på att mykorrhizamycel potentiellt kan bli lika gamla som träd, kanske ännu äldre, bara det kontinuerligt finns levande trädrötter i marken.

Med levande träd finns det mykorrhizasvampar

Rötterna hos levande träd är alltid fullt associerade med mycel av mykorrhizasvampar. Att lämna hänsynsträd är därför ett sätt att få mykorrhizasvampar att överleva avverkning och leva vidare under hyggesfasen, i och med att träden fungerar som "livbåtar" för svamparna (Amaranthus & Perry 1987, Luoma m.fl. 2006, Rosenvald & Löhmus 2008). Flera undersökningar visar också att sammansättningen av mykorrhizasvampar kring enskilda- och grupper av hänsynsträd eller längs skogskanter är densamma som i näraliggande äldre skog (t.ex. Cline m.fl. 2005, Varenius m.fl. 2017). En indikation på att överlevande mycel kan växa och spridas är att självetabletrade, frösådda och planterade plantor koloniserar av samma uppsättning arter av mykorrhizasvampar som finns på rötterna hos näraliggande äldre träd (Jonsson m.fl. 1999, Cline, Ammirati & Edmonds 2005, Heinonsalo, Koskiahde & Sen 2007).

Mykorrhizasvampars förekomst i marken är knuten till trädens rötter och sträcker sig så långt rötter från hänsynsträd och skogskanterna når ut på avverkade områden. Successivt minskar artantalet och diversiteten av svamparna med avståndet från träden och minskande mängd rötter (Sterkenburg m.fl. 2019). På upp till tio meters avstånd kan det bildas fruktkroppar. Vid detta avstånd är dock diversiteten av mycelen i marken starkt reducerad. Beroende på trädslag och miljöförhållanden har man påvisat mycel från mykorrhizasvampar upp till 25 meter från fristående träd (t.ex. Cline m.fl. 2005, Luoma m.fl. 2006). Avverkning har också indirekta och mer långsiktiga effekter på mykorrhizasamhällets artsammansättning och funktion, förmodligen kopplat till ökad näringstillgänglighet i marken (Kyaschenko m.fl. 2017, Hasby 2022).

Skogsavverkning innebär en i det närmaste total påverkan, nedgång och förändring av diversiteten av mykorrhizasvampar. Mykorrhizasvampar återetableras och finns hela tiden i det uppväxande beståndet, men artsammansättningen är länge starkt förändrad. De få studier som finns rapporterar att det tar 50–90 år efter avverkning innan artrikedom och diversitet av mykorrhizasvampar börjar närmar sig vad som kännetecknar äldre skog (Wallander m.fl. 2010, Spake m.fl. 2015, Kyaschenko m.fl. 2017, Varenius m.fl. 2017, Lindblad m.fl. 2021).

Förhållandet mellan omfattning av en avverkning (andel avverkade träd) och den kvantitativa påverkan på förekomsten av mykorrhizasvampar verkar vara mer eller mindre linjär 1:1 (Luoma m.fl. 2006, Sterkenburg m.fl. 2019). Samtidigt kan den kvalitativa påverkan på artrikedom och artsammansättning vara mindre, eftersom det finns en stor rumslig variation i olika svampars förekomst i marken (Sterkenburg m.fl.

2019). Ökat kvävetillgänglighet efter avverkning kan också leda till systematiska förändringar i artsammansättning. Artsammansättningen av mykorrhizasvampar påverkas nämligen tydligt av markens bördighet – och olika svamparter och släkten dominerar i näringsrika skogar jämfört med näringsfattiga och sura hedskogar (Sterkenburg m.fl. 2015). Ökad kvävetillgänglighet efter skogsgödsling (Jørgensen m.fl. 2022) eller kvävenedfall (van der Linde m.fl. 2018) leder till långtgående förändringar i svampsamhället. I tillägg till de direkta negativa effekterna av avverkning på trädens transport av socker till mykorrhizasvamparna, är det troligt att ökad näringstillgänglighet i marken (eutrofiering) under hygges- och ungskogsfasen påverkar konkurrensförhållanden mellan olika svamparter och leder till långsiktiga förändringar i artsammansättning (Kyaschenko m.fl. 2017).

Hyggesfria metoder är ett sätt att bibehålla mångfalden av äldre skogars mykorrhizasamhälle eftersom de innebär en hög grad av trädkontinuitet (Rosenthal & Löhmus 2008). Kvarlämnade träd kan också minska avverkningens effekter på näringsförhållanden och pH i marken, och därmed reducera indirekta effekter på marksvampar. Trakthyggesbruk är i nuläget det helt dominerande skötselsystemet för skog i Sverige och frågan för denna rapport är därför att undersöka i vilken grad mykorrhizasvampar, och i synnerhet naturvårdsintressanta arter, kan gynnas av olika nivåer och utformning av naturhänsyn i form av hänsynsträd.

Syfte

Syftet med studien var att ta reda på i vilken grad olika typer och nivåer av naturvårdsanpassad skogsskötsel kan gynna naturvärden kopplade till mykorrhizasvampar ur ett långsiktigt bestånds- och landskapsperspektiv efter fem år.

Fältförsök - Effaråsen

Effaråsen ligger tre mil utanför Mora i Dalarnas län och är ett långtidsförsök som etablerades 2011 av Skogforsk i samarbete med dåvarande markägaren Bergvik Skog och Skogsstyrelsen. Effaråsen finns inom ett större område med biologiskt värdefulla skogar, en så kallad tallvärdetrakt. Marktypen är blockig morän och ståndorden är mestadels torr ristyp med inslag av ljung, kråkbär, lingon och blåbär. Trädens ålder är mellan 100-150 år och bestånden har med något undantag, gallrats och även gödslats år 1992 och en del även år 2000. Skogen är starkt präglad av historiskt täta och intensiva skogsbränder och det finns många spår av brand i den gamla döda veden- och i de levande träden.

Försöket består av totalt 140 ha gammal tallskog fördelad på 24 bestånd (Figur 1). I 15 bestånd är avverkningar utförda där den totala nivån sparade träd varierar mellan cirka 3 och 50 procent. På så vis representerar bestånden en gradient av skötselmetoder som sträcker sig från en allmänt praktiserad nivå till en högre nivå av miljöhänsyn. I ytterligare tre bestånd har olika typer av åtgärder utförts för att efterlikna en naturlig störning (se nedan) men inget virke har tagits ut. Dessa bestånd har beteckningen NS (Naturvårdande skötsel). Här finns också tre bestånd som bränts, tre bestånd som bränts efter 50 procent uttag av virke och tre orörda bestånd som utgör kontrolltytor.

Avverkningen utfördes vintern 2012/2013. Tre bestånd i södra området brändes maj-juni 2013 och tre bestånd i norra området brändes augusti 2013.

Hänsynsnivåerna utgår från beståndets ursprungliga stamantal och varje hänsynsnivå upprepades för tre bestånd. För områden med 30 procent hänsyn har ca 70 procent avverkats och 30 procent lämnats som hänsyn. Hänsynen består av fyra olika åtgärder och utgör lika stora andelar:

1. Lämnade orörda träd i grupp eller som enskilda naturvärdesträd.
2. Kapade träd till högstubbar.
3. Katade träd dvs. träd med delvis avskalad bark.
4. Stamläggning av träd till lågor.

Behandlingen NS innebär således att inget virkesuttag har gjorts utan att den totala volymen träd har fördelats på åtgärd 1-4 och att 50 procent av träden står kvar.

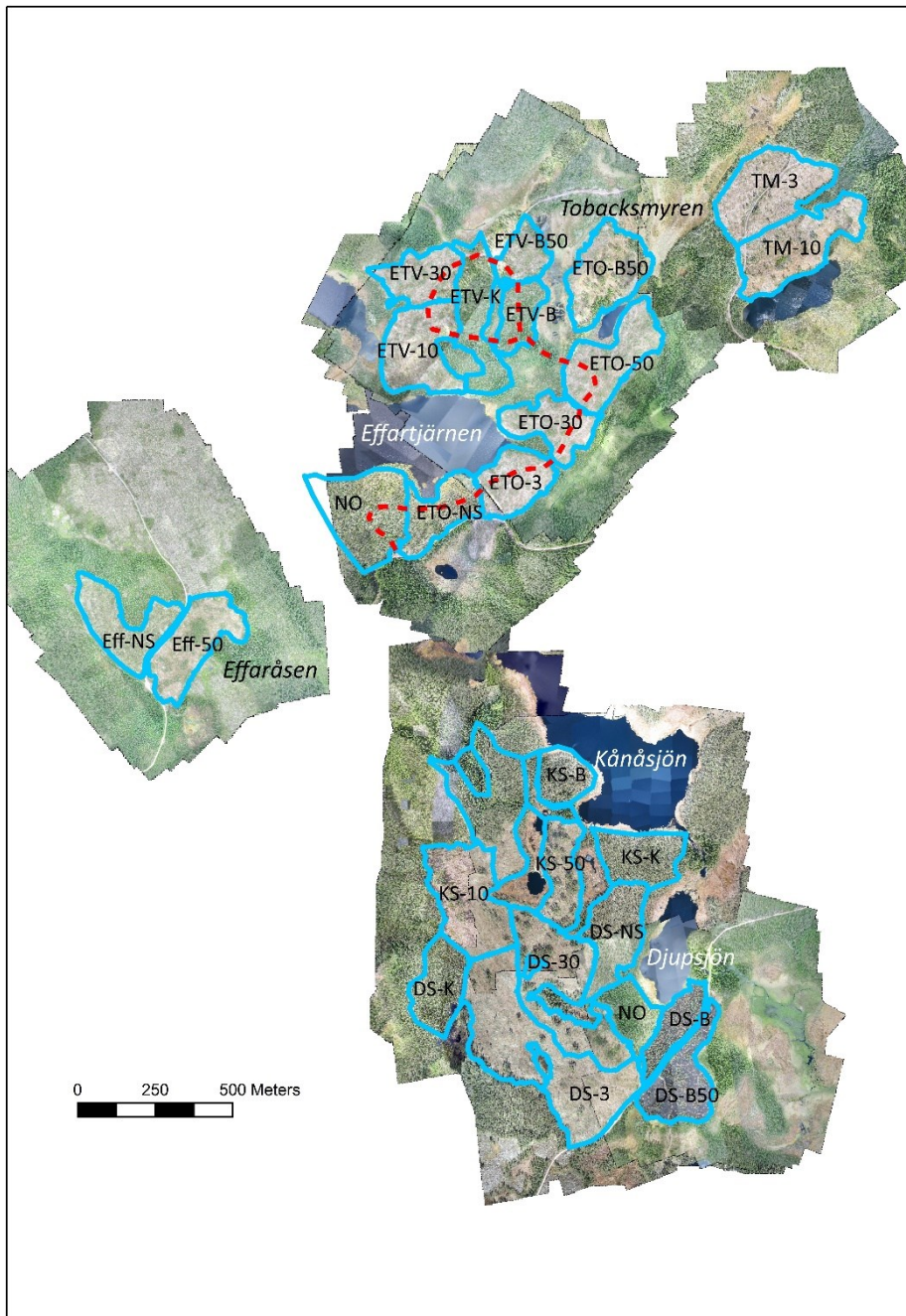
Träd som utgör hänsyn har före avverkning alternativt åtgärd valts ut utifrån rådande kriterier för generell hänsyn som tillämpas i skogsbruksplanering. Det innebär att naturvärdesträd samt utvecklingsträd har markerats ibland som enskilda träd och ibland ingående i trädgrupper där också andra värden finns att bevara såsom värdefull gammal död ved. Andelen lämnade levande hänsynsträd för de olika åtgärderna varierar mellan 1,5 och 100 procent (Tabell 1).

Tabell 1. En översikt över hur stor andel levande träd som lämnats vid de olika hänsynsnivåerna. Naturhänsynen bestod till 50 procent av död ved och 50 procent av levande träd. De levande träden utgjordes till hälften av katade träd och till hälften av intakta träd.

ÅTGÄRD	LÄMNANDE LEVANDE TRÄD
3 % naturhänsyn	1,5 %
10 % naturhänsyn	5 %
30 % naturhänsyn	15 %
50 % naturhänsyn	25 %
Naturhänsyn (NS)	50 %
Kontroll	100 %



Drönbild över ETO-50 i Effaråsen med ca 50 procent sparnivå, dvs. ca 25 procent levande träd kvar efter avverkning. Foto: Lars Nylander



Figur 1. Flygbild över försökets 140 ha och 24 bestånd. Bestånds-ID indikerar avdelningens position i landskapet, t.ex. är KS en förkortning av Kånåsjön och behandling anges som NS = naturvård skötsel, B = bränning, K = kontroll och 3–50 anger hänsynsnivå. Den röda streckade linjen är en demonstrationsslinga (<https://www.skogskunskap.se/effarasen>).

Metod

Provtagning

Som referens samlades markprover in före avverkning (maj–september 2012) från 11 av de 24 bestånden samt från alla områdena vid en återinventering september 2017 (4,5 år efter avverkning). Ett av områdena (DS-3) är så stort att det delades upp i två delområden, vilket ökade antalet ytor till 25. I centrum av varje område följde vi en 90 m lång transekt och tog markprov med tio m mellanrum, alltså totalt tio prover från varje område. Gröna växtdelar och mineraljord avlägsnades så att proven enbart omfattade det organiska mårskiktet. Vid varje provpunkt mättes avståndet till närmsta hänsynsträd. Utöver markprover gjordes en fruktkroppsinventering under september 2021, då det såg ut att bli en bra svampsäsong.

DNA för sekvensering av svampsamhället extraherades från 50 mg frystorkat och noggrant homogeniserat mårskiktmaterial. Genetiska markörer (ITS2-regionen i det ribosom-kodande operonet) PCR-amplifierades enligt ett standardprotokoll (Clemmensen m.fl. 2016) och sekvenserades på Sequel-plattformen (Pacific Biosciences) vid SciLifeLab NGI (Uppsala). Metodiken är optimerad för att ge en så korrekt avspiegling av svampsamhällets sammansättning som möjligt (Castaño m.fl. 2020). Sekvensdata analyserades i datasystemet SCATA (<http://scata.mykopat.slu.se>). Efter kvalitetsfiltrering samlades liknande sekvenser i grupper med en upplösning (> 99 procent likhet till närmaste sekvens) som motsvarar artnivå. En databas över ITS-markörer från svampar (UNITE) användes för identifiering till släkte och art (Köljalg m.fl. 2013). Ektomykorrhizabildande svamparter urskildes för vidare statistiska analyser.

Beräkningar

För varje provyta beräknades det genomsnittliga avståndet mellan provpunkterna och närmaste hänsynsträd. Mängden DNA från mykorrhizasvampar i marken beräknades som en andel av det totala svampsamhället och presenterades per provyta som ett medelvärde av tio provpunkter. Antalet detekterade mykorrhizabildande svamparter summerades per provyta. Förekomstfrekvensen av mykorrhizasvampar på varje provyta beräknades för varje enskild art som andelen av de tio provpunkterna där arten detekterades.

Mykorrhizasvampsamhället analyserades med ordination (NMDS av Bray-Curtis-distanser baserade på förekomstfrekvenser i provytorna). Analyser med ordination görs för att visuellt och statistiskt jämföra artsamhället mellan behandlingarna och i relation till miljövariabler; i detta fall avstånd till närmaste träd/trädgrupp. Analyserna utfördes med eller utan brända provytor. Ordinationsaxlarna jämfördes med genomsnittligt träдавstånd och förekomstfrekvenser av de vanligast förekommande svamparterna med linjär regression (endast arter som detekterades i mer än hälften av provytorna analyserades).

Fruktkroppsinventering 2021

Fruktkroppsinventeringen utfördes av en lokal expert (Dan Broström) med ett riktat sök efter signalarter och rödlistade arter i de 24 delområdena. För varje fynd av en signalart eller rödlistad art noterades med koordinater i vilket delområde det hittats, hotklass och antal förekomster. För övriga artfynd upprättades en lista med artnamn och antal fynd.

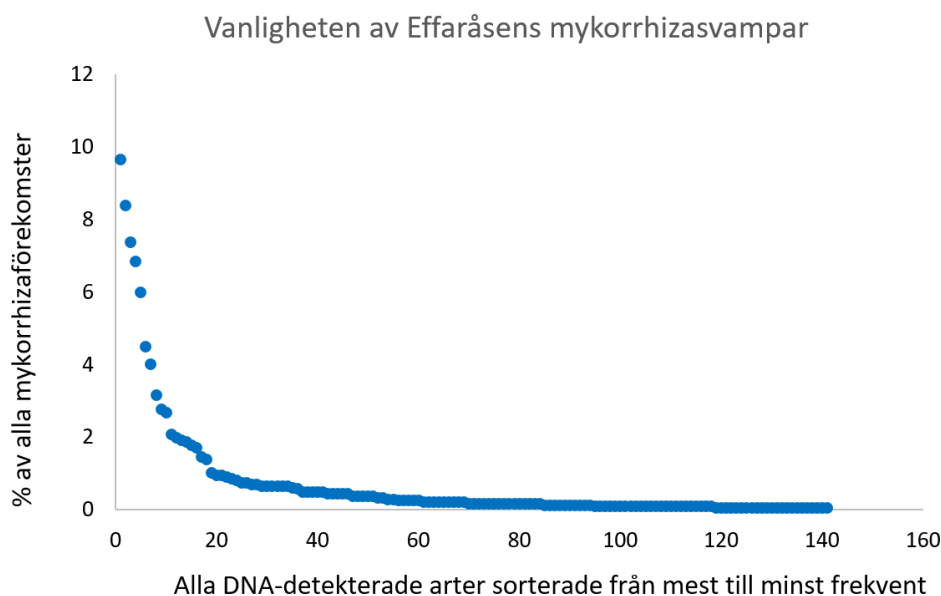
En del har inte gått att säkert bestämma utan har då angetts med till exempel *Cortinarius* sp. respektive *Russula* sp. Tyvärr blev nederbörden låg under september, varför det blev en mindre gynnsam svampsäsong än förväntat.

Resultat

Mykorrhizabildande svamparter i Effaråsen

Mykorrhizabildande svamparter svarade för i genomsnitt 11 procent av det totala antalet DNA-sekvenser från svampsamhället före avverkningarna 2012 och 1–13 procent, beroende på behandling, 2017. Totalt identifierades 141 mykorrhizabildande svamparter i markproverna, varav fyra är rödlistade. Fruktkroppsinventeringen 2021 resulterade i observationer av fem rödlistade arter och en signalart, alla andra än de som påträffades i markproverna. De artrikaste mykorrhizasvampgrupperna på Effaråsen utgjordes av spindelskivlingar (*Cortinarius*) 53 arter, arter besläktade med filtskinn (*Phellodon*, *Pseudotomentella*, *Thelephora*, *Tomentella* och *Pseudotomentella*) 17 arter, skinnsvampar (*Amphinema*, *Piloderma*, *Tylospora*) 14 arter samt kremlor och riskor (*Russula* och *Lactarius*) 10 arter (Bilaga 1).

De fem mest frekventa arterna var en skinnsvamp utan svenskt namn, *Piloderma sphaerosporum* (förekom i 55 procent av proverna), rödskivig spindling, *Cortinarius semisanguineus* (53 procent), jordgryn, *Cenococcum geophilum* (42 procent), sandsopp, *Suillus variegatus* (42 procent) och gycklarspindling, *C. biformis* (35 procent) (Tabell 2). Dessa fem arter svarade för 38 procent av alla fynd (Figur 2).



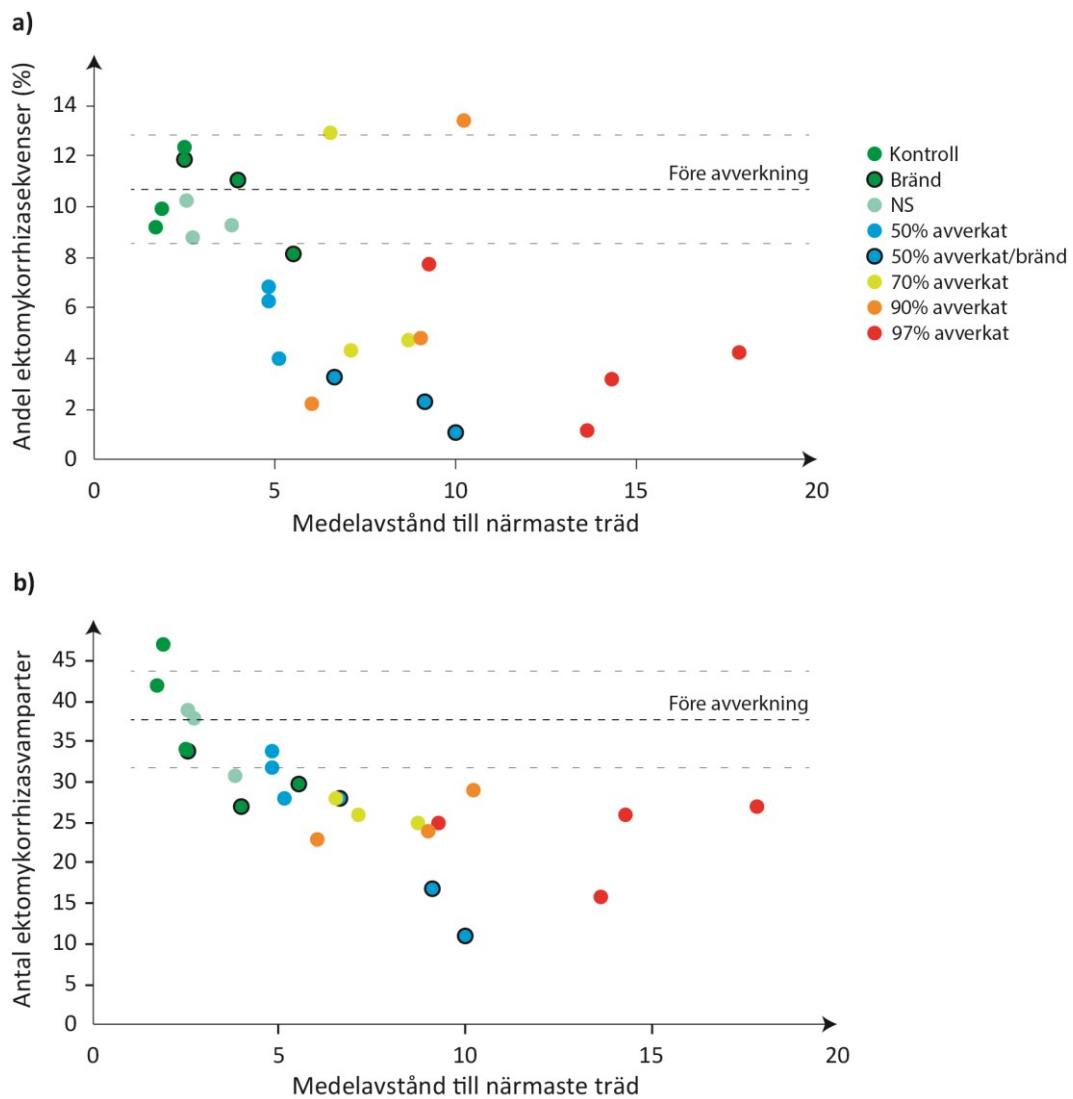
Figur 2. Vanligheten av de 141 arterna mykorrhizasvampar som påträffats i markprover på Effaråsen visualiserade i ett rank-abundansdiagram där arter listas i fallande ordning utifrån i hur många markprover de detekterats.

Förekomsten av mykorrhizasvampmycel i marken, uppskattat som andelen DNA-sekvenser från mykorrhizasvamparter i förhållande till det totala svampsamhället, samvarierade med medelavståndet till kvarlämnade levande träd (Figur 3a). Kontrollytorna, NS-ytorna och de brända ytorna som inte avverkats hade liknande andel mykorrhizasvamp som före avverkningen 2012. Med lägre andel hänsynsträd (ökat medelavstånd till närmaste hänsynsträd) minskade andelen mykorrhizasvampar från 11 procent före avverkning och i kontrollytorna till 2–4 procent när medelavståndet till närmsta hänsynsträd var mer än tio meter. Två av områdena avvek från mönstret med en hög andel mykorrhizasvamp trots en lägre grad av naturhänsyn.

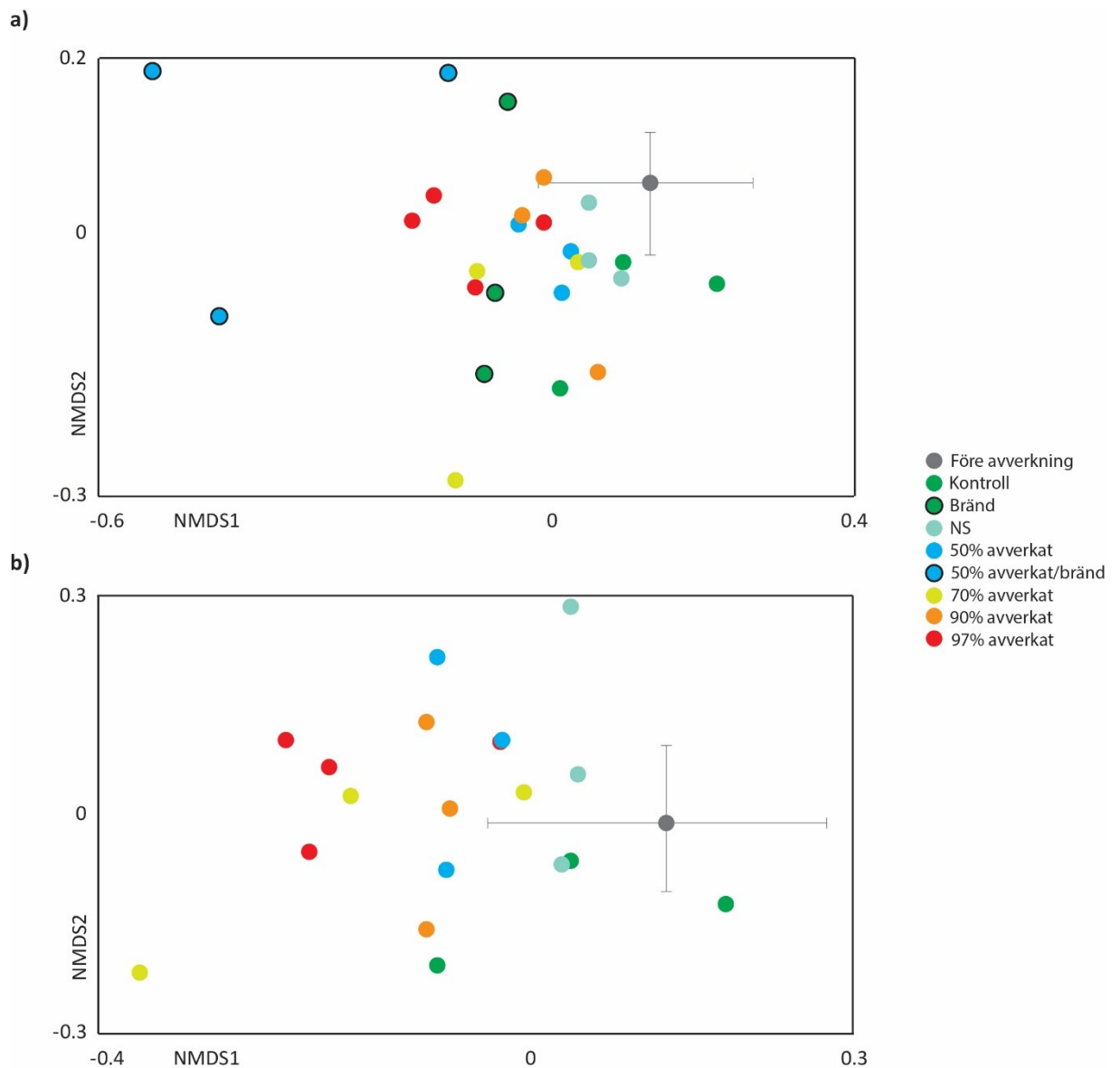
Antalet detekterade arter mykorrhizasvampar minskade tydligt när avståndet till närmaste hänsynsträd ökade (Figur 2b). Kontroll- och NS-ytorna hade liknande artantal 2017 som skogarna hade 2012; mellan 30 och 45 arter baserat på tio markprover. På behandlingarna med lägre naturhänsyn minskade antalet arter till 10–30.

Som förväntat överensstämde artsamhället av mykorrhizasvampar i kontrollytorna (2017) i stora drag med det som fanns före avverkningen, även om det varierade mellan olika ytor (Figur 3b). Med den högsta nivån av naturhänsyn (NS), där 50 procent av träden lämnats som hänsynsträd, varav hälften är katade träd, liknade mykorrhizasamhället det i kontrollytorna. Lägre grad av naturhänsyn resulterade i tydligt avvikande artsammansättning. Den största påverkan gav kombinationen av avverkning och brand, då många träd dog av branden. Vi har valt att redovisa resultaten både med och utan brandbehandlingarna (Figur 4, Tabell 2 och 3).

För ytorna som inte bränts ökade förekomsten av åtta frekvent förekommande arter signifikant med ökad naturhänsyn (Tabell 1), varav sex var olika spindelskivlingar (*Cortinarius*). Som ett exempel förkom gycklarspindelskivling (*C. biformis*) i 73 procent av jordproverna insamlade innan avverkning och i 50 procent av proverna från kontroll- och NS-ytor 2017 men endast i 26 procent av proverna från avverkade ytor med 3–10 procent naturhänsyn. Motsvarande frekvenser för artgruppen spetspindelskivlingar (*C. acutus* s.l.) var 26 procent före avverkning och 29 procent i kontroll- och NS-ytorna men endast sju procent i ytorna med 3–10 procent naturhänsyn. Den i genomsnitt mest frekventa arten – en skinnsvamp utan svenskt namn (*Piloderma sphaerosporum*) – påverkades inte signifikant av mängden hänsynsträd och förekom i 57 procent av jordproverna före avverkning, i 64 procent av proverna i kontroll- och NS-ytorna samt i 54 procent av ytorna med 3–10 procent naturhänsyn. Detta mönster förstärktes när även ytorna som naturvårdsbränts inkluderats. Här var 11 frekvent förekommande arter signifikant positivt korrelerade till naturhänsyn, medan en art, vårtöra, var marginellt negativt korrelerad (ej signifikant) (Tabell 2).



Figur 3 (a) Andelen DNA-sekvenser från mykorrhizabildande svamparter i relation till det totala svampsamhället i marken och (b) antalet detekterade mykorrhizasvamparter per provyta i mårskiktet från provtytor med olika nivåer av naturhänsyn vid avverkning med eller utan bränning. Streckade linjer representerar medelvärde före avverkning med 95 procent konfidensintervall.



Figur 4. Ordination (NMDS av Bray-Curtisdistanser baserad på förekomstfrekvenser) av samhällssammansättningen av ektomykorrhizasvampar i mårskiktet från provytor med olika nivåer av lämnade hänsynsträd vid avverkning med eller utan bränning. (a) NMDS1 är signifikant positivt korrelerad med naturhänsyn (medelavstånd till närmaste träd; $p = 0.009$) medan NMDS2 inte är det ($p = 0.2$). (b) Utan brända provytor; NMDS1 är signifikant positivt korrelerad med naturhänsyn (medelavstånd till närmaste träd; $p = 0.009$) medan NMDS2 inte är det ($p = 0.4$). Samhället i ytor före avverkning 2012 visas i grått som ett medelvärde med spridning. Artsamband med NMDS1 ges i Tabell 2 och 3.

Tabell 2. De mest frekvent förekommande arterna av mykorrhizasvampar. F- och P-värden anger signifikans av linjära regressioner mellan förekomstfrekvens och naturhänsyn (NMDS1; N = 25). Alla samband med NMDS1 var positiva (dvs. en positiv effekt av naturhänsyn på förekomstfrekvens) utom för vårtöra (*), som var marginellt negativt korrelerad med NMDS1 (dvs. en negativ effekt av naturhänsyn). Medelfrekvens (\pm standardfel) anger andelen provpunkter som arten detekterats i (genomsnitt av områdena).

ART	MEDELFREKVENNS	F-VÄRDE	P-VÄRDE
Vårtöra, <i>Thelephora terrestris</i> *	9 \pm 2 %	3.3	0.11
Spindelskivling utan svenskt namn, <i>Cortinarius coleoptera</i>	14 \pm 3 %	0.7	0.4
Storkremla, <i>Russula paludosa</i>	22 \pm 3 %	1.6	0.2
Skinnsvamp utan svenskt namn, <i>Piloderma sphaerosporum</i>	55 \pm 4 %	1.8	0.2
Kvartsspindelskivling, <i>Cortinarius quarciticus</i>	10 \pm 2 %	2.0	0.2
Liten tårfränskivling, <i>Hebeloma velutipes</i>	10 \pm 2 %	2.1	0.2
Pepparriska, <i>Lactarius rufus</i>	16 \pm 2 %	3.7	0.1
Spetsspindelskivlingar, <i>Cortinarius acutus</i> s.l.	8 \pm 2 %	5.3	0.05
Tegelkremla, <i>Russula decolorans</i>	28 \pm 3 %	5.8	0.05
Grön myrspindelskivling, <i>Cortinarius scaurus</i>	8 \pm 2 %	6.5	0.04
Umbraspindelskivling, <i>Cortinarius brunneus</i>	14 \pm 3 %	9.3	0.01
Gräddpindelskivling, <i>Cortinarius leucophanes</i>	10 \pm 2 %	9.8	0.01
Rödskiving kanelspindelskivling, <i>Cortinarius semisanguineus</i>	53 \pm 3 %	12.4	0.006
Jordgryn, <i>Cenococcum geophilum</i>	42 \pm 3 %	13.8	0.005
Rödbandad spindelskivling, <i>Cortinarius armillatus</i>	23 \pm 3 %	20.5	0.0009
Gycklarspindelskivling, <i>Cortinarius biformis</i>	35 \pm 4 %	22.8	0.0007
Sandsopp, <i>Suillus variegatus</i>	41 \pm 3 %	24.6	0.0007

Tabell 3. De mest frekvent förekommande arterna av mykorrhizasvampar i ej brända provvytor. F- och P-värden anger signifikans av linjära regressioner mellan förekomstfrekvens och naturhänsyn (NMDS1; N=25). Alla samband med NMDS1 var positiva (dvs. en positiv effekt av naturhänsyn på förekomstfrekvens) utom för *Cortinarius coleoptera* och vårtöra (*), som var marginellt negativt korrelerade (ej signifikant) med NMDS1. Medelfrekvens (\pm standardfel) anger andelen provpunkter som arten detekterats i (genomsnitt av områdena).

ART	MEDELFREKVENNS	F-VÄRDE	P-VÄRDE
Spindelskivling utan svenskt namn, <i>Cortinarius coleoptera</i> *	15 \pm 3 %	0.6*	0.6
Vårtöra, <i>Thelephora terrestris</i> *	8 \pm 2 %	0.1*	0.8
Storkremla, <i>Russula paludosa</i>	21 \pm 3 %	0.1	0.8
Tegelkremla, <i>Russula decolorans</i>	31 \pm 4 %	0.3	0.6
Liten tårfränkskivling, <i>Hebeloma velutipes</i>	11 \pm 3 %	0.6	0.6
Kvartsspindelskivling, <i>Cortinarius quarcticus</i>	12 \pm 3 %	0.8	0.5
Pepparriska, <i>Lactarius rufus</i>	14 \pm 2 %	2.5	0.2
Skinnsvamp utan svenskt namn, <i>Piloderma sphaerosporum</i>	54 \pm 5 %	2.8	0.2
Grön myrspindelskivling, <i>Cortinarius scaurus</i>	10 \pm 2 %	2.9	0.2
Gräddpindelskivling, <i>Cortinarius leucophanes</i>	12 \pm 2 %	3.6	0.2
Umbraspindelskivling, <i>Cortinarius brunneus</i>	16 \pm 3 %	5.7	0.06
Rödskivling kanelspindelskivling, <i>Cortinarius semisanguineus</i>	60 \pm 3 %	6.3	0.06
Jordgryn, <i>Cenococcum geophilum</i>	45 \pm 4 %	6.7	0.06
Rimskivling, <i>Cortinarius caperatus</i>	8 \pm 2 %	9.7	0.02
Rödbandad spindelskivling, <i>Cortinarius armillatus</i>	27 \pm 3 %	11.2	0.02
Gycklarspindelskivling, <i>Cortinarius biformis</i>	41 \pm 4 %	14.1	0.01
Spetsspindelskivlingar, <i>Cortinarius acutus</i> s.l.	9 \pm 2 %	15.9	0.009
Sandsopp, <i>Suillus variegatus</i>	45 \pm 3 %	24.1	0.002

Rödlistade- och signalarter

Fyra rödlistade arter påträffades i DNA-undersökningen: spadskinn (*Stereopsis vitellina*, VU), talloljeskinn (*Sistotrema citriforme*, VU), torvhjorttryffel (*Elaphomyces leveillei*, NT) samt svart taggsvamp (*Phellodon niger*, NT) (Tabell 4).

Fruktkroppsinventeringen påträffade fem rödlistade svamparter (talltaggsvamp, *Cortinarius pinophilus*, blå taggsvamp, tallriska och motaggsvamp) och en signalart (dropptaggsvamp) med 17 respektive 19 förekomster (Figur 5 och Tabell 4). Ingen av arterna påvisades i den DNA-baserade inventeringen. Samtliga sex arter är strikt knutna till tall och de rödlistade arterna är klassade som nära hotade (NT). Alla fynd gjordes i nära anslutning till träd och i de flesta fall nära försöksområdenas kanter. Detta beror förmodligen på att ytorna ofta har högre centrala partier med torrare markförhållanden och sina lägsta och fuktigare delar belägna längs kanterna.

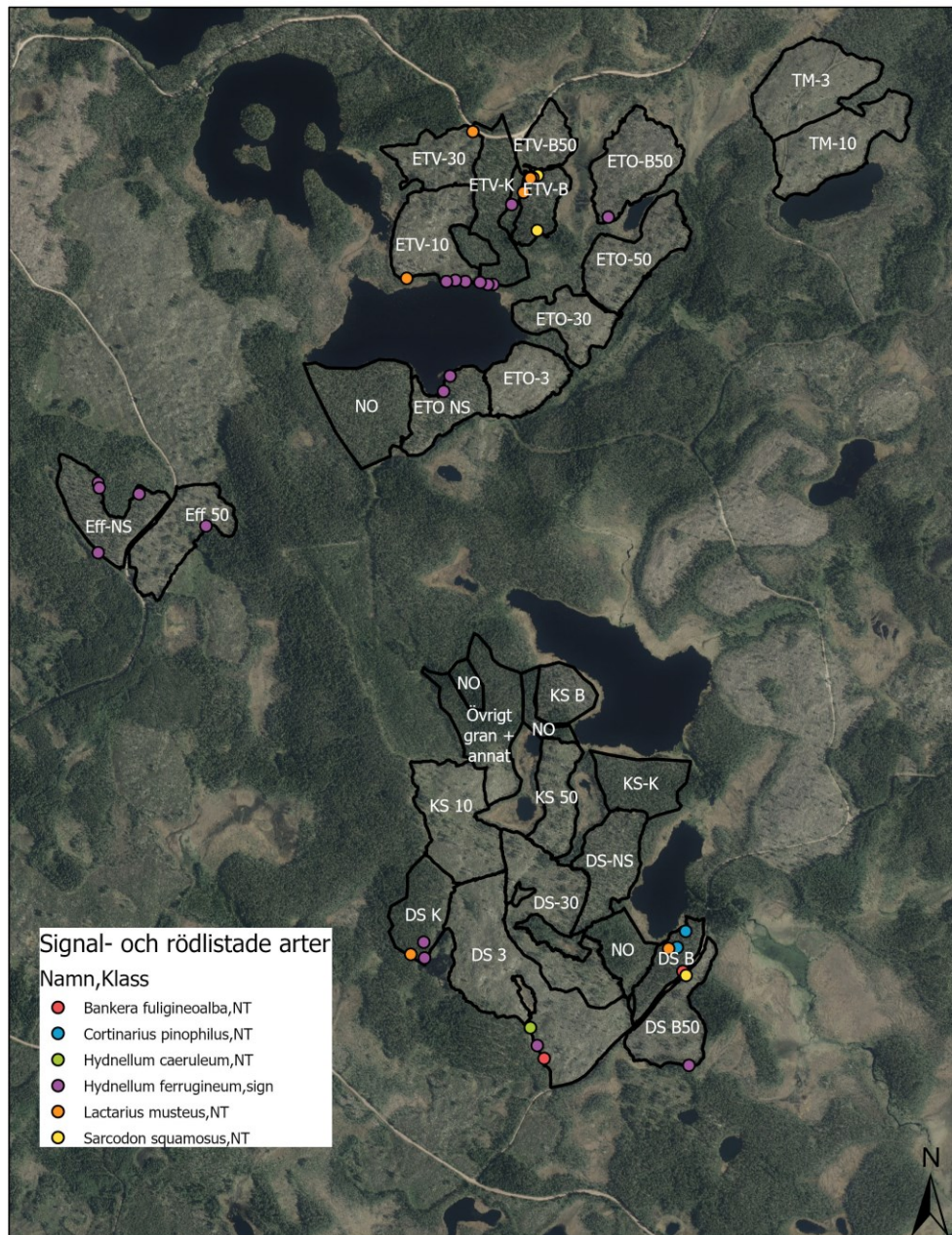
Av fruktkroppsförekomsterna registrerades 17 på ytorna med 3–50 procent hänsynsnivå. Nio av dessa låg vid hänsynsträd medan åtta låg vid kanterna och var associerade till trädrötter från angränsande bestånd. Övriga fruktkroppsförekomster (19) påträffades på kontrollytorna eller NS-ytorna, varav fyra växte på ytor som bränts där träden överlevt.

Dessutom antecknades ytterligare 48 arter mykorrhizasvampar, varav 24 som inte detekterats i DNA-undersökningen (Bilaga 2).



Rödskivig kanelspindelskivling (*Cortinarius semisanguineus*) var den vanligaste mykorrhizasvampen som registrerades i markproverna på Effaråsen.

Foto: Michael Krikorev.



Figur 5. Förekomsten av fruktkroppar av de fem rödlistade arterna (Tabell 5) och signalarten dropptaggsvamp (*Hydnellum ferrugineum*) som påträffades vid inventeringen under september 2021 på de olika provytorna på Effaråsen. Alla fynden gjordes i nära anslutning till träd och i de flesta fall vid provytornas kanter. För förklaring av provytornas olika nivåer av lämnade hänsynsträd med och utan bränning, se Figur 1.

Tabell 4. Rödlistade arter som påträffades med hjälp av DNA-sekvenseringen för inventeringsåren 2012 och 2017, antalet prover där DNA påträffades samt i vilken lokal fyndet gjordes.

RÖDLISTADE ARTER FYND MED DNA	LOKAL
Spadskinn, VU <i>Stereopsis vitellina</i> (4 prover, 2012)	Eff-NS och KS-10
Talloljeskinn, VU <i>Sistotrema citrifforme</i> (2 prover, 2017)	Eff-NS och DS-3
Torvhjorttryffel, NT <i>Elaphomyces leveillei</i> (2 prov, 2017)	DS-NS och KS-B
Svart taggsvamp, NT <i>Phellodon niger</i> (1 prov, 2017)	ETV-30

Tabell 5. Antal fruktkroppsörekomster av de fem rödlistade arterna och signalarten som påträffades vid inventeringen september 2021 med olika nivåer av lämnade hänsynsträd med eller utan bränning. Summerat för alla provytorna anges också antalet förekomster som låg vid kant mot angränsande trädbärande bestånd, vid hänsynsträd inne på avverkade ytor samt på ytor som inte avverkats (se Figur 5).

Art	Kontroll	Bränd	NS	50% hänsynsnivå	50% hänsynsnivå /bränd	30% hänsynsnivå	10% hänsynsnivå	3% hänsynsnivå	Vid kant mot trädbärande bestånd	Vid hänsynsträd på hänsynsytor	Kontroll eller NS
Rödlistade:											
Talltaggsvamp NT <i>Bankera fuligineoalba</i>		1	1					1	2		1
<i>Cortinarius pinophilus</i> NT spindelskivling utan svenskt namn		2	1						1		2
Blå taggsvamp NT <i>Hydnellum caeruleum</i>								1	1		
Tallrisk NT <i>Lactarius musteus</i>	2	3				1	1		1	1	5
Mottaggsvamp NT <i>Sarcodon squamosus</i>		2			1					1	2
Signalart:											
Dropptaggsvamp <i>Hydnellum ferrugineum</i>	3		6	1	2		6	1	3	7	9
							Summa:		8	9	19

Diskussion

Mykorrhizasvampar och träd är beroende av varandra. När skog avverkas och trädens transport av socker till rötterna upphör, försvinner också förutsättningarna för mykorrhizasvamparnas aktivitet (t.ex. Jones m.fl. 2003). Produktionen av fruktkroppar från mykorrhizasvampar upphör omedelbart efter avverkning (Högberg m.fl. 2001). Under en kortare tid kan svamparnas mycel fortleva på de avverkade trädens rötter men tynar successivt bort och dör efter några månader (t.ex. Alexander m.fl. 1981). Trakthygget är en tillfällig katastrof för mykorrhizasvampar som i stort sett försvinner och i huvudsak behöver återetablera sig när skogen växer upp på nytt. I begränsad omfattning kan mycel fortleva på rötterna av kvarlämnade små trädplantor. Mer betydelsefull är den mykorrhiza som växer på rötterna av de träd som lämnas som hänsynsträd vid avverkningen (Varenius m.fl. 2017) och på träd längs avverkningsytans kanter som vetter mot trädbärande bestånd (Cline m.fl. 2005).

Syftet med denna studie på Effaråsen var att kvantifiera hur naturvårdshänsyn vid avverkning påverkar mykorrhizasvamparnas överlevnad, betydelsen av mängden lämnade hänsynsträd samt vad en kombination med bränning innebär. Här redovisar vi ektomykorrhizasamhällets status i försöket med olika nivåer av naturhänsyn i tallskog på Effaråsen knappt fem år efter avverkning.

Närhet till hänsynsträd avgörande för mykorrhizasvampar

Studien visar ett starkt samband mellan förekomst av mykorrhizasvamp och närhet till hänsynsträd. När medelavståndet till närmaste hänsynsträd är kort, inom ett par meter, skiljer sig inte samhället av mykorrhizasvampar från det som finns i de näraliggande äldre kontrollområdena. Detta tyder på att svamparna kan fortleva med mer eller mindre intakt mångfald i åtminstone fem år efter en avverkning, om en stor andel av träden lämnas kvar (dvs. hyggesfritt). Mängden mykorrhizasvampmycel i marken minskar när medelavståndet till närmaste hänsynsträd överstiger fem m, vilket framgår av figur 3a och 3b. Två av områdena avvek från mönstret, vilket kan bero på att det låga antalet markprover per område medger viss slumpmässighet i resultatet. Till exempel kan levande rötter från ett fåtal hänsynsträd ha råkat hamna i närheten av några av provpunkterna.

Parallellt med ökad mängd mykorrhizamycel i marken bevaras också ett större antal mykorrhizasvamparter med utökad naturhänsyn. I våra tio analyserade markproppar per område ökade antalet arter från 10–25 när medelavståndet till närmsta hänsynsträd var över tio meter till 35–45 arter med tre meter till närmsta hänsynsträd. Med den högsta nivån av naturhänsyn, NS-behandlingen, var både mängden mykorrhizamycel och artantalet i samma storleksordning som i kontrollskogarna och överensstämmer dessutom med värdena som uppmättes 2012 innan bestånden avverkades (Figur 3). Ändå hade 50 procent av träden i NS-behandlingen kapats och lämnats som död ved och hälften av de levande träden katats, vilket tyder på att mykorrhizasamhället kan klara viss avverkning utan signifikanta effekter.

Resultaten från Effaråsen stämmer i stort sett överens med en liknande studie i äldre tallskog i Ätnarova nära Gällivare (Sterkenburg m.fl. 2019). I denna, mer nordliga, studie avtog mängden mykorrhizamycel (andelen mykorrhizasekvenser) och artantalet mer markant vid låga nivåer av naturhänsyn (nästan inget DNA från mykorrhizasvampar kunde påvisas på kalhyggen utan lämnade träd), och också vid låga uttagsnivåer (40

procent av träden avverkade) såg vi en tydlig, negativ effekt på mykorrhizamängd och artrikedom. Dessa skillnader mellan studierna kan bero på att den något längre tiden mellan avverkning och provtagning (4,5 år på Effaråsen mot tre år i Ätnarova) kan ha medgett viss tillväxt av mykorrhizasvampar på småplantor. Återhämtning av mykorrhizasymbiosen går troligen också snabbare i mer sydliga klimatzoner, och på Tönnersjöheden (Halland) fann man avsevärd myceltillväxt 5–10 år efter avverkning, med ett maximum i mycelproduktion i 10–20 år gammal ungskog, även om artrikedomen var låg och mykorrhizasamhället tydligt förändrat jämfört med äldre skogar (Wallander m.fl. 2010).

Det finns mykorrhizasvampar så långt rötterna från en tall växer ut, och mängden rötter samt hur mycket assimilat som translokteras på olika avstånd avgör den lokala mängden och aktiviteten av mykorrhizamycel. På större avstånd från ett hänsynsträd blir det glesare mellan rötterna och därmed också sämre förutsättningar för mykorrhizasvampar. Den största mängden finrötter och därmed bästa förutsättningarna för mykorrhizasvampar finns på 3–6 meters avstånd. Även om en del rötter når längre, beräknas i storleksordningen 90 procent av en talls mykorrhizarotspetsar finnas i marken innanför trädkronan, i genomsnitt inom sex meter från stammen (Saari m.fl. 2005). På sandiga marker kan enstaka rötter av större tallar nå 15–20 meter (Laikakari 1917, Saari m.fl. 2005). På steniga marker når rötterna kortare liksom när träd står tätt och konkurrerar med varandra.

Flera andra undersökningar där förekomsten av mykorrhiza på hyggen på olika avstånd från skogskant eller hänsynsträd har undersökts visar liknande resultat som från Effaråsen. I Douglasgran och lärskog rapporterar Harvey m.fl. (1980) att mykorrhizamängden minskade efter 1,5 m och helt försvann 7,6 m in på en avverkad yta. Hos contortatall minskade antalet finrötter och mykorrhizarotspetsar markant från fem meters avstånd från skogskanten (Parsons m.fl. 1994, Luoma m.fl. 2004). Hos Douglasgran förändrades mykorrhizadiversiteten markant efter 5–6 meters avstånd från hänsynsträd och artantalet minskade med 50 procent på 8–25 meters avstånd (Cline m.fl. 2005, Luoma m.fl. 2006). Hagerman m.fl. (1999) fann att mykorrhizadiversiteten hos vitgran var intakt två meter från hyggeskant, men avsevärt lägre på 16 meters avstånd. Varenius m.fl. (2017) visade att mykorrhizasamhället en meter från hänsynsträd av tall liknade det i näraliggande äldre skog, och att sammansättningen kring hänsynsträd skiljde sig markant från områden i tallungskog utan hänsynsträd. På motsvarande sätt är förekomsten av mykorrhizasvamparnas fruktkroppar beroende av träd och trädrötter. En undersökning av tallhyggen fann att fruktkropparna bara fanns längs kanter med träd och att de upphörde 5–6 meter ut på de avverkade ytorna (Göttlich m.fl. 2008).

Mykorrhizasamhället kopplat till hänsynsträd verkar i stort sett bestå av samma svampar som före beståndet avverkades, och hänsynsträd verkar vara ett fungerande sätt att få mycel att överleva och växa med in i det nya beståndet. Även om det saknas uppföljningar av hur olika arters mycel klarar att överleva på enskilda hänsynsträd, bidrar rimligen träden till långsiktig överlevnad och lokal spridning för de flesta mykorrhizasvampar. Mykorrhiza på nya trädplantor etableras främst med mycel från svampar som redan växer på större näraliggande träd (Jones m.fl. 2003, Cline m.fl. 2005).

Vi tolkar våra och andras resultat som att varje hänsynsträd kommer att ha ett välutvecklat samhälle av mykorrhizasvampar som fortlever från det tidigare beståndet omkring fem meter ut från träden, det vill säga över en yta på knappt 100 m². Det finns ingenting som tyder på att överlevnaden av mykorrhizasvampar skulle skilja sig åt mellan hänsynsträd som sparats vid olika nivåer av hänsyn.

Även om förekomsterna av mykorrhiza var låga med ett längre medelavstånd än 10 meter mellan hänsynsträden, var det förhållandevis höga antalet mykorrhizasvamparter något oväntat efter den relativt korta tid som gått sedan avverkning och i jämförelse med andra studier, bland annat Sterkenburg m.fl. (2019). En möjlig förklaring kan vara kombinationen av hög lokal variation i diversiteten av mykorrhizasvampar i marken, det vill säga få arter i varje markprov men stor skillnad mellan olika markprover (låg alfa-diversitet men hög beta-diversitet) och att tillräckligt många enskilda rötter nått 10–20 meter och möjliggjort för svamparna att växa. Mönstret med hög beta-diversitet har uppmärksammats för marksvampar i bland annat äldre tallskog i Ätnarova utanför Gällivare (Sterkenburg m.fl. 2019). Generellt kännetecknas mykorrhizasamhällen av att det är förhållandevis få arter som är frekventa och dominanta medan de allra flesta arterna är ovanliga. Vi kan heller inte utesluta att vissa arter detekterats enbart från sporer i markproverna eller att DNA från perioden före avverkningen bevarats i marken (Carini m. fl. 2020).

Rödlistade mykorrhizasvampar överlever vid hänsynsträd

Resultaten bekräftar att rödlistade arter och signalarter av mykorrhizasvampar kan överleva hyggesfasen med hjälp av hänsynsträd. Visserligen detekterade markundersökningen med DNA bara ett fåtal fynd av rödlistade svampar; fyra arter i en till fyra prover bland de totalt 368 undersökta markproverna, men med den kompletterande fruktkroppsundersökningen upptäcktes ytterligare fem rödlistade arter samt en signalart med sammanlagt 36 förekomster av fruktkroppar.

Studien tyder på att samhället av mykorrhizasvampar fortlever utan att artsammansättningen påverkas nämnvärt vid höga nivåer av naturhänsyn (NS), och vi bedömer att detta också gäller för många, kanske de allra flesta, naturvårdsintressanta arter. Samtidigt är det uppenbart att miljöförhållandena förändras när skog avverkas, att djur och växter påverkas och att de olika arter av mykorrhizasvampar som överlever på hänsynsträd kan påverkas olika. Vi fann också att fem vanliga arter, sandsopp och fyra spindelskivlingar, gynnades särskilt av större naturhänsyn i förhållande till andra mykorrhizasvampar, medan två arter, bland annat vårtöra, gynnades marginellt av avverkning. Detta pekar på att naturvårdsintressanta arter kan ha olika förutsättningar att fortleva med hänsynsträd beroende på graden av hyggespåverkan, till exempel om träd står enskilt eller i grupp. Spindelskivlingar är särskilt beroende av en riklig sockerförsörjning från sina värdträd jämfört med andra mykorrhizasvampar (Jørgensen 2021). De kan därmed förväntas vara särskilt känsliga för avverkningar och andra störningar (Kvaschenko m.fl. 2017), men också särskilt gynnade av naturhänsyn (Varenius m.fl. 2017). Samtidigt har lågintensiva bränder med varierande markpåverkan och en betydande trädöverlevnad varit den naturligt dominerande störningsregimen i boreal tallskog i Europa, och många tallberoende rödlistade mykorrhizasvampar bedöms vara brandgynnade och selekterade att klara olika störningar. Oavsett vilken betydelse olika störnings- eller hänsynsnivåer har, är grundförutsättningen för att mykorrhizasvamparna överhuvudtaget ska kunna överleva och fortleva på hygget efter avverkning att det lämnas hänsynsträd.

Våra resultat belyser svårigheten med att undersöka naturvårdsintressanta mykorrhizasvampar med DNA-analyser av markprover, eftersom de oftast är ovanliga och att det är en låg sannolikhet att kunna detektera deras något till några kvadratmeter stora mycel. Det är betydligt mer effektivt att söka efter naturvårdsintressanta arters fruktkroppar, då i princip alla fruktifierande svampförekomster kan inventeras över stora

områden. Det fodrar dock att kunniga inventerare är på platsen vid rätt tidsperiod, eftersom det kan gå flera höstar utan bra fruktkropps bildning.

Det finns en intressant DNA-baserad uppföljande undersökning i Oregon som gjordes där man hade koordinater för platsen där en naturvårdsintressant skräling, *Phaeocollybia attenuata*, hade vuxit före skogen avverkades (Gordon & Norman 2014). *Phaeocollybia* är troligen en mykorrhizasvamp. Man återvände efter 12 år, och kunde med hjälp av 100 markprover visa att arten fanns i marken på samma plats. Förmodligen är det samma mycel, även om studien bara kunde identifiera svampen på artnivå. På platsen växte yngre buskar och träd som fungerat som hänsynsträd. I övrigt saknas det direkta uppföljningar av i vilken utsträckning enskilda svampmycel kan överleva på hänsynsträd. Fruktkroppar av några rödlistade arter, bland annat goliatmusseron och violgubbe, har hittats vid grupper av äldre hänsynsträd där de i övrigt saknades i de uppväxande yngre bestånden (Risberg m.fl. 2004).

Tyvär utvecklade sig svampsäsongen 2021 mindre gynnsamt på grund av begränsad nederbörd i september. Fruktkropps inventeringen visade ändå, med 36 förekomster av rödlistade svamparter och en signalart på betydelsen av hänsynsträd. Sjutton av förekomsterna gjordes på avverkade ytor med olika nivåer av hänsyn. I de nio fall där fruktkroppar uppträdde inne på provytorna var det alltid vid hänsynsträd. De resterande åtta förekomsterna låg längs kanterna mot trädbärande bestånd.

Artsammansättningen påverkas av hänsynsnivån

Studien visar att sammansättningen av mykorrhizasvampar gradvis förändras med minskad naturhänsyn och är markant förändrad vid 3 procent nivå. Genomsnittavståndet från ett markprov till ett träd i kontrollskogarna och NS-behandlingarna ökade från omkring tre meter till mer än 15 m vid tre procent hänsynsnivå (97 procent avverkning).

Den övergripande samhällssammansättningen som visas i ordinationerna avspeglar de vanliga och dominerande arterna. Förändringarna beror främst på att åtta frekventa arter, varav sex spindelskivlingar, ökade i förekomst med fler hänsynsträd, medan skinnsvampen *P. sphaerosporum* visserligen också påverkades negativt av avverkning, men inte i samma utsträckning som andra arter, och dess förekomst berodde inte på mängden hänsynsträd till lika stor grad som andra mykorrhizasvampar.

Denna förskjutning där spindelskivlingar som dominerar mykorrhizasamhället i äldre skog ersätts av olika arter skinnsvampar efter avverkning och under flera decennier har visats i flera undersökningar (Wallander m.fl. 2010, Kyaschenko m.fl. 2017, Lindahl m.fl. 2021). En trolig förklaring är att många skinnsvampar är mindre krävande när det gäller sockerförsörjning från träden och trivs bra under de lite mer näringsrika förhållanden som ofta uppstår efter avverkningsstörningar (Jørgensen m.fl. 2021). Sådana förändringar i artsammansättning kan på sikt få konsekvenser för mykorrhizasamhällets funktionella egenskaper, eftersom spindelskivlingar har större förmåga att mobilisera organiskt bunden näring än skinnsvampar. Det är de mest frekventa arterna som är de funktionellt mest betydelsefulla och som utför merparten av mykorrhizasvamparnas processer i marken. Det är oklart i vilken omfattning återetablering av olika arter sker i brukad skog och om artsammansättningen hinner närma sig den som kännetecknar äldre skogar under en omloppstid. Att skinnsvampar gynnas och dominerar under ungskogsförhållanden leder förmodligen till att återetablering av spindelskivlingar försvåras och fördröjs, då skinnsvamparna konkurrerar med spindelskivlingarna om utrymme och resurser i marken samt om tillgång till trädens rötter. Tidigare undersökningar har visat att förändringarna i svampdiversitet när det gäller dominerande

arter är stora minst 50 år efter avverkning av tallskog (Kyaschenko m.fl. 2017, Varenius m.fl. 2017, Lindahl m.fl. 2021). Större täthet av permanent kvarlämnande av hänsynsträd är ett sätt att minska effekterna av avverkning och snabba på återgången till ett artrikare samhälle med bevarad funktionalitet.

Naturvårdsbränningarna påverkade påtagligt sammansättningen av mykorrhizasvampar. Detta syns tydligt i NMDS-figuren där 50 procent avverkat i kombination med brand resulterade i låg aktivitet/artrikedom av mykorrhizasvampar och en starkt avvikande artsammansättning, beroende på en kombination av avverkning, brandorsakad tr added och förändrad markkemi (bland annat ökat pH-värde på grund av basisk aska efter brand). Även på ytorna där naturvårdsbränning skedde utan avverkning påverkades artsammansättningen påtagligt, troligen främst av att träd dog (Izquierdo m.fl. 2021).

Vilken hänsynsnivå är optimal?

Vår kunskap ger ännu inte något heltäckande svar på de praktiskt angelägna frågorna kring hur mycket trädhänsyn som behöver lämnas för att göra en rimlig avvägning mellan naturvård och produktionsintressen. Det är delvis en politisk fråga som beror på naturvårdsmål samt avvägningen mellan behovet av naturhänsyn på produktiv skogsmark och naturvårdsnyttan av skyddade områden och annan skogsmark. Men det behövs också en kvantifiering av vilka effekter olika nivåer av trädhänsyn har på mykorrhizasvampar såväl som på annan biologisk mångfald, både lokalt och på landskapsnivå samt på olika marktyper och i olika klimatzoner. Långsiktiga samband mellan mykorrhizasvamparnas samhällssammansättning och deras funktion i marken, till exempel för att upprätthålla god markbördighet, är också viktiga att beakta.

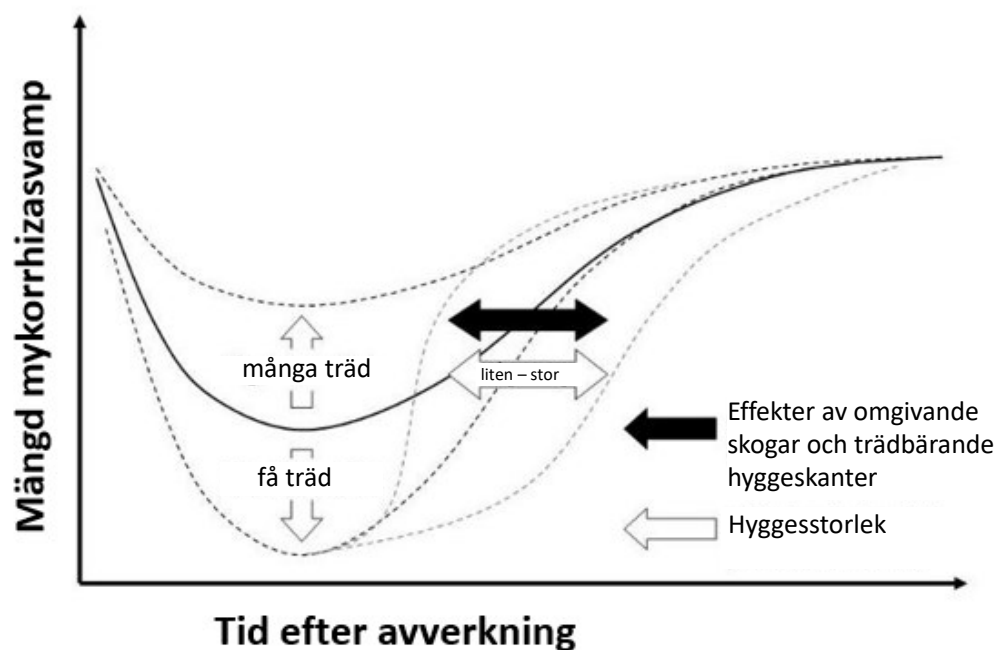
Vår studie visar tydligt att trädhänsyn fungerar som ett naturvårdsverktyg för att möjliggöra för mykorrhizasvampar att överleva. Överlevnaden i form av mängd, antal arter och sannolikheten för rödlistade arter att finnas kvar ökar med fler och spatialt utspridda hänsynsträd. Dessutom bidrar hänsynsträd till att den funktionellt viktiga gruppen spindelskivlingar fortlever och effektivare kan spridas i det uppväxande beståndet. Om dessa svampar minskar i skogslandskapet ser vi en risk att det på lång sikt leder till minskad markbördighet och nedsatt produktionskapacitet (Lindahl m.fl. 2021).

Vår studie visar att mångfalden bibehålls mer eller mindre intakt när avståndet till närmsta hänsynsträd inte överstiger fem meter. I ett nästa steg planerar vi för att ta fram praktiskt användbara funktioner för att beräkna och kartmässigt visualisera överlevnaden av mykorrhiza med olika nivåer av trädhänsyn med beaktande av träd bärande hyggeskanter och hyggesstorlekar. Dessutom behövs en analys av hur sannolikheten att bevara rödlistade arter påverkas av hänsynsnivå och hänsynsträdens rumsliga fördelning.

Avverkningseffekter på mykorrhizasvampar beror dock inte bara på i vilken utsträckning mycel överlever på hänsynsträd, utan också på i vilken utsträckning störningen påverkar markkemiska faktorer (eutrofiering, ökat pH etc.) och förändrar konkurrensförhållanden mellan olika svamparter.

En annan viktig aspekt är att bättre försöka analysera och kvantifiera i vilken grad och i vilket tidsperspektiv mykorrhizasvampar som kännetecknar äldre tallskogar återetableras efter avverkning för att bättre kunna värdera betydelsen av trädhänsyn i ett trädåldersperspektiv. I en sådan analys bör olika landskapskontext med varierande andel produktionsskog och ålder på skog beaktas. Syftet med en sådan analys skulle vara att skatta vilken betydelse hänsynsträd / hyggesfritt kan ha över tid och på landskapsnivå, för att värdera nyttan med olika hänsynsnivåer för såväl naturvårdsintressanta som funktionellt viktiga mykorrhizasvamparter.

Som avslutning visar vi en principiell figur som illustrerar hur mykorrhizaöverlevnad och återetablering efter avverkning på beståndsnivå påverkas av nivån av trädhänsyn, om hygget har trädbärande kanter och omgivande skogar samt avverkningens storlek (Figur 6).



Figur 6. En konceptuell bild som illustrerar påverkan och utvecklingen av mykorrhizasvampar efter avverkning. Axeln med mykorrhizasvampar kan läsas som påverkan på en enskild art, gruppen rödlistade svampar / en funktionell grupp som spindelskivlingar eller för hela samhället mykorrhizasvampar. Betydelsen av påverkan av olika nivåer av hänsynsträd, trädbärande hyggeskanter och omgivande skogar samt hyggesstorlek för återkoloniseringen av mykorrhizasvampar visas.

Litteraturlista

- Brandrud T-E & Bendiksen E, 2014. Fungi of sandy pine forests in Norway, and a comparison of this threatened element elsewhere in Europe(-Asia). *Agarica* 35:67-87.
- Carini P, Delgado-Baquerizo M, Hinckley ELS, Holland-Moritz H, Brewer TE, Rue G, Vanderburgh C, McKnight D, Fierer N. 2020. Effects of spatial variability and relic DNA removal on the detection of temporal dynamics in soil microbial communities. *mBio* 11: e02776-19.
- Cline, E. T., Ammirati, J. F., & Edmonds, R. L. 2005. Does proximity to mature trees influence ectomycorrhizal fungus communities of Douglas-fir seedlings? *New Phytologist*, 166, 993-1009. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01387.x>
- Dahlberg A. 2011. Kontinuitetsskogar och hyggesfritt skogsbruk – slutrapport för delprojekt naturvärden. Skogsstyrelsen. Rapport 7.
- Djupström L & Weslien J 2019. Effaråsen – att bruka och bevara i gammal tallskog Långliggande forskningsförsök. Del 1 2012-2018. Arbetsrapport 1009-2019. Skogforsk.
- Eide, W. m.fl. (red.) 2020. Tillstånd och trender för arter och deras livsmiljöer – rödlistade arter i Sverige 2020. SLU Artdatabanken rapporterar 24. SLU Artdatabanken, Uppsala.
- Fedrowitz, K., Koricheva, J., Baker, S. C., Lindenmayer, D. B., Palik, B., Rosenvald, R., ... Gustafsson, L. (2014). Can retention forestry help conserve biodiversity? A meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, 51,1669-1679. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12289>
- Glassman SI, Peay KG, Talbot JM, Smith DP, Chung JA, Taylor JW, Vilgalys R, Bruns TD. 2015. A continental view of pine-associated ectomycorrhizal fungal spore banks: a quiescent functional guild with a strong biogeographic pattern. *New Phytol.* 205(4):1619–1631. doi:<https://doi.org/10.1111/nph.13240>.
- Gordon, M., & van Norman, K. 2014. Molecular monitoring of protected fungi: Mycelium persistence in soil after timber harvest. *Fungal Ecology*, 9, 34–42. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2014.01.006>
- Gustafsson, L., Kouki, J., & Sverdrup-Thygeson, A. 2010. Tree retention as a conservation measure in clear-cut forests of northern Europe: A review of ecological consequences. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 25, 295-308. <https://doi.org/10.1080/02827581.2010.497495>
- Gustafsson L, Weslien J, Hanertz M & Aldentun Y. 2016. Naturhänsyn vid avverkning – en syntes av forskning från Norden och Baltikum. Rapport från forskningsprogrammet Smart Hänsyn.
- Gustafsson et al 2021. Research on retention forestry. *Ecological Proc.* 9:3.
- Göttlicher SG, Taylor AFS, Grip H, Betson NR, Valinger E, Högberg MN & Högberg P. 2008. The lateral spread of tree root systems in boreal forests: Estimates based on ¹⁵N uptake and distribution of sporocarps of ectomycorrhizal fungi. *Forest Ecology and Management* 255: 75-81.

- Harvey AE, Jurgensen MF & Larsen. 1980. Clearcut harvesting and ectomycorrhizae: survival of activity on residual roots and influence on a bordering stand in western Montana. *Can J For Res* 10: 300-303.
- Hasby, F. 2022. *Impacts of clear-cutting on soil fungal communities and their activities in boreal forests - A metatranscriptomic approach*. Doctoral thesis. Sveriges lantbruksuniversitet, Acta Universitatis Agriculturae Sueciae, 2022:11.
- Hintikka, V. & Näykki, O. 1967. Notes on the effects of the fungus *Hydnellum ferrugineum* (Fr.) Karst. on forest soil and vegetation. *Communicationes Instituti Forestales Fenniae* 62. 23 p
- IUCN 2021. The IUCN Red List of Threatened Species, version 2021-3 (<https://www.iucnredlist.org/>).
- Pérez Izquierdo, L., Clemmensen, K.E, Strengbom, J., Granath, G., Wardle, D., Nilsson Hegethorn, M.C., Lindahl, B.D. 2021. Crown-fire severity is more important than ground-fire severity in determining soil fungal community development in the boreal forest. *Journal of Ecology* 109: 504–518.
- Jones, M. D., Durall, D. M., & Cairney, J. W. G. 2003. Ectomycorrhizal fungal communities in young forest stands regenerating after clearcut logging. *New Phytologist*, 157, 399-422. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00698.x>
- Jones, M. D., Twieg BD, Durall, D. M & Berch SM. 2008. Location relative to a retention patch affects the ECM fungal community more than patch size in the first season after timber harvesting on Vancouver Island, British Columbia. *Forest Ecology and Management*. 255: 1342-1252. doi:10.1016/j.foreco.2007.10.042
- Jørgensen, K 2021. *Comparing effects of endogenous and anthropogenic nitrogen supply on ectomycorrhizal fungi*. Doctoral Thesis Sveriges lantbruksuniversitet., Acta Universitatis Agriculturae Sueciae 2021:69
- Jørgensen, K., Granath, G., Strengbom, J., Lindahl, B.D. 2022. Links between boreal forest management, soil fungal communities and belowground carbon sequestration. *Functional Ecology*, 10.1111/1365-2435.13985.
- Kyaschenko, K., Clemmensen, K. E., Hagenbo, A., Karlton, E., & Lindahl, B. D. 2017. Shift in fungal communities and associated enzyme activities along an age gradient of managed *Pinus sylvestris* stands. *The ISME Journal*, 11, 863-874. <https://doi.org/10.1038/ismej.2016.184>
- Lindahl, B., Finlay, R. 2001. Svamparnas krig - konkurrens mellan svampar om näring i marken. *FaktaSkog* 5.
- Lindahl, B.D., Kyaschenko, J., Varenus, K., Clemmensen, K.E., Dahlberg, A., Karlton, E., Stendahl, J. 2021. A group of ectomycorrhizal fungi restricts organic matter accumulation in boreal forest. *Ecology Letters* 24: 1341-1351.
- Lindahl, B., Stenlid, J., Finlay, R. 2001. Effects of resource availability on mycelial interactions and ³²P-transfer between a saprotrophic and an ectomycorrhizal fungus in soil microcosms. *FEMS Microbiology Ecology* 38, 43-52.
- Luoma, D. L., Eberhart, J. L., Molina, R., & Amaranthus, M. P. 2004. Response of ectomycorrhizal fungus sporocarp production to varying levels and patterns of green-tree retention. *Forest Ecology and Management*, 202, 337-354. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.07.041>
- Nitare J. 2019. Skyddsvärd skog. Skogsstyrelsen.

- Norros, V, Penttila, R, Suominen, M, & Ovaskainen, O. 2012. Dispersal may limit the occurrence of specialist wood decay fungi already at small spatial scales. *Oikos* 121:961-974.
- Parsons, W.F.J., Miller, S.L., Knight, D.H. 1994. Root-gap dynamics in a lodgepole pine forest: ectomycorrhizal and nonmycorrhizal fine root activity after experimental gap formation. *Can. J. Forest Res.* 24, 1531–1538.
- Peay KG & Bruns TD. 2014. Spore dispersal of basidiomycete fungi at the landscape scale is driven by stochastic and deterministic processes and generates variability in plant-fungal interactions. *New Phytologist* 204:180-191
- Pérez-Izquierdo L., . Clemmensen, K.E., Strengbom, J., Granath, G., Wardle, D.A., Nilsson, M-C., Lindahl, B.D. 2021. Crown-fire severity is more important than ground-fire severity in determining soil fungal community development in the boreal forest. *Journal of Ecology*. 109:504-518.
- Rosenvald R, Löhmus A. 2008. For what, when, and where is green-tree retention better than clear-cutting? A review of the biodiversity aspects. *For Ecol Manage* 2008; 255:1-15.
- Smith GR, Steidinger BS, Bruns TD, Peay KG 2018 Competition-colonization tradeoffs structure fungal diversity. *ISME Journal* 12: 1758–1767
- Sterkenburg, E., Bahr, A., Brandström-Durling, M., Clemmensen, K.E., Lindahl, B.D. 2015. Changes in fungal communities along a boreal forest soil fertility gradient. *New Phytologist* 207: 1145–1158.
- Saari SK, Campbell D, Russell J, Alexander IJ & Anderson IC. 2005. Pine Microsatellite Markers Allow Roots and Ectomycorrhizas to Be Linked to Individual Tree. *New Phytologist*. 165: 295-304.
- Selosse MA, Richard F, HE XH, Simard S. 2006. Mycorrhizal networks; des liaisons dangereuses. *Trends in Ecology and Evolution* 21:621-628.
- Simard S 2021. *Finding the Mother Tree*. Penguin Books Ltd.
- Skogforsk 2022. <https://www.skogforsk.se/kunskap/projekt/foryngring-av-gammal-tallskog-som-brukats-med-alternativa-skotselmetoder/>
- SLU Artdatabanken. 2020. Rödlistade arter i Sverige 2020. SLU, Uppsala
- Sterkenburg E, Clemmensen KE, Lindahl BD, Dahlberg A. 2019. The significance of retention trees for survival of ectomycorrhizal fungi in clear-cut Scots pine forests. *Journal of Applied Ecology*, <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13363>
- van der Linde, S., Suz, L.M., Orme, C.D.L., Cox, F., Andreae, H., Asi, E., ... Bidartondo, M.I. 2018. Environment and host as large-scale controls of ectomycorrhizal fungi. *Nature*, 558 (7709), 243–248.
- Varenius, K., Lindahl, B. D., & Dahlberg, A. 2017. Retention of seed trees fails to lifeboat ectomycorrhizal fungal diversity in harvested Scots pine forests. *FEMS Microbial Ecology*, 93, 1-11.
- Wallander, H., Johansson, U., Sterkenburg, E., Durling, M. B., & Lindahl, B. D. 2010. Production of ectomycorrhizal mycelium peaks during canopy closure in Norway spruce

forests. *New Phytologist*, 187, 1124–1134. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03324.x>

Bilagor

Bilaga 1. Identifierade mykorrhizasvampar (141) i markprover på Effaråsen 2012–2017. Antal förekomster anger i hur många markprover varje art detekterats. xx=tryffel.

Art	storsvamp med fruktkropp	rödlistad	Antal förekomster	Art	storsvamp med fruktkropp	rödlistad	Antal förekomster
Amanita porphyria	x		4	Hyaloscypha finlandica 1			1
Amanita virosa	x		1	Hyaloscypha finlandica 2			7
Amphinema byssoides			3	Hyaloscypha finlandica 3			5
Atheliaceae			6	Hyaloscypha finlandica 4			4
Boletus pinophilus	x		4	Hyaloscypha finlandica 5			1
Cenococcum geophilum (coll.) 1			1	Hyaloscypha finlandica 6			2
Cenococcum geophilum (coll.) 2			148	Hyaloscypha finlandica 7			2
Cenococcum geophilum (coll.) 3			4	Hyaloscypha finlandica 8			12
Chroogomphus aff. rutilus	x		6	Hygrophorus hypothejus	x		2
Clavulina sp 1			1	Inocybe aff. impexa	x		2
Clavulina sp 2			2	Inocybe aff. subcarpta	x		3
Clavulina/Sistotrema sp 1			12	Inocybe lanuginosa	x		1
Clavulina/Sistotrema sp 2			3	Inocybe leptophylla	x		6
Cortinarius	x		3	Inocybe pseudoteratargus	x		2
Cortinarius acutus	x		16	Inocybe subcarpta	x		16
Cortinarius aff. acutus 1	x		36	Laccaria laccata (coll.)	x		9
Cortinarius aff. acutus 2	x		5	Lactarius helvus	x		2
Cortinarius aff. acutus3	x		11	Lactarius rufus	x		66
Cortinarius aff. acutus 4	x		3	Lactarius vietus	x		7
Cortinarius aff. badiovinaceus	x		23	Leccinum aff. holopus	x		11
Cortinarius aff. laetus?	x		1	Leccinum varicolor	x		2
Cortinarius aff. mucifluus 1	x		2	Leccinum versipelle	x		9
Cortinarius aff. mucifluus 2	x		1	Leccinum versipelle	x		2
Cortinarius aff. obtusus 1	x		1	Paxillus involutus	x		21
Cortinarius aff. obtusus 2	x		11	Phellodon	x		2
Cortinarius aff. obtusus 3	x		2	Phellodon melaleucus	x		4
Cortinarius angelesianus	x		5	Phellodon niger	x	NT	2
Cortinarius armeniacus	x		25	Phellodon tomentosus	x		1
Cortinarius armillatus	x		111	Piloderma bicolor			15
Cortinarius balteatus	x		1	Piloderma byssinum			5
Cortinarius biformis 1	x		169	Piloderma olivaceum			18
Cortinarius biformis 2	x		1	Piloderma olivaceum			6
Cortinarius bivelis	x		4	Piloderma sphaerosporum			207
Cortinarius brunneifolius	x		1	Pseudotomentella humicola			3
Cortinarius brunneus	x		51	Pseudotomentella tristis			4
Cortinarius caesiobrunneus	x		2	Rhizopogon evadens	xx		12
Cortinarius camphoratus	x		12	Russula aquosa	x		4
Cortinarius caperatus	x		34	Russula decolorans	x		99
Cortinarius casimiri	x		1	Russula emetica (coll.)	x		3
Cortinarius cinnamomeus (coll.)	x		16	Russula emetica (coll.) - atrorubens	x		8
Cortinarius clarobrunneus	x		17	Russula paludosa	x		78
Cortinarius coleoptera	x		68	Russula rhodopus	x		4
Cortinarius diasemospermus	x		4	Russula vinosa	x		9
Cortinarius dolabratus/dolabratoidea	x		1	Sistotrema citrifforme		VU	1
Cortinarius flexipes var. fiabellus	x		2	Sistotrema/Hydnum			3
Cortinarius floccopus	x		1	Stereopsis vitellina		VU	4
Cortinarius fulvescens	x		4	Suillus bovinus	x		9
Cortinarius gentilis	x		3	Suillus luteus	x		4
Cortinarius illuminis	x		2	Suillus variegatus	x		182
Cortinarius largus	x		5	Thelephora aff. atra	x		8
Cortinarius leucophanes	x		42	Thelephora terrestris 1	x		2
Cortinarius malachius	x		4	Thelephora terrestris 2	x		47
Cortinarius mucosus/alpinus/fennoscandicus	x		11	Thelephora terrestris 3	x		2
Cortinarius neofurvolaeus	x		11	Tomentella lapida 1			1
Cortinarius ochrophyllus	x		5	Tomentella lapida 2			2
Cortinarius pholideus	x		17	Tomentella stuposa (coll.)			3
Cortinarius quarcticus 1	x		44	Tomentellopsis			16
Cortinarius quarcticus 2	x		5	Tomentellopsis			1
Cortinarius scaurus	x		46	Tomentellopsis echinospora			2
Cortinarius semisanguineus (coll.) 1	x		238	Tomentellopsis submollis			9
Cortinarius semisanguineus (coll.) 2	x		6	Tricholoma aestuans	x		2
Cortinarius suberi	x		20	Tylophilus felleus	x		1
Cortinarius testaceofolius	x		16	Tylospora 1			18
Cortinarius traganus	x		16	Tylospora 2			2
Cortinarius traganus	x		2	Tylospora 3			23
Cortinarius vibratilis	x		1	Tylospora asterophora			5
Elaphomyces asperulus	xx		22	Tylospora fibrillosa 1			12
Elaphomyces leveillei	xx	NT	2	Tylospora fibrillosa 2			5
Elaphomyces muricatus	xx		1	Tylospora fibrillosa 3			14
Hebeloma cylindrosporum	x		1	Xerocomus ferrugineus	x		4
Hebeloma velutipes (coll.)	x		49				

Bilaga 2. Lista över noterade storsvampar under fruktkroppsinventeringen av rödlistade och signalarter av mykorrhizasvampar i september 2021.

Art	Förekomst i antal delområden	Detekterad i markinventeringen
Amanita porphyria	4	x
Boletus edulis	8	
Cantharellus cibarius	1	
Chroogomphus rutilus	2	x
Cortinarius armeniacus	5	x
Cortinarius armillatus	9	x
Cortinarius bataillei	1	
Cortinarius brunneus	3	x
Cortinarius caperatus	20	x
Cortinarius clarobrunneus	1	x
Cortinarius collinitus	7	
Cortinarius croceus	8	
Cortinarius detonsus	1	
Cortinarius gentilis	2	
Cortinarius leucophanes	2	x
Cortinarius mucosus	6	x
Cortinarius pholideus	1	x
Cortinarius semisanguineus	12	x
Cortinarius sp.	9	
Cortinarius stillatitius	1	
Cortinarius traganus	10	x
Cortinarius vibratilis	1	
Craterellus tubaeformis	1	
Gomphidius roseus	2	
Laccaria bicolor	1	
Laccaria proxima	13	
Lactarius fuscus	11	
Lactarius helvus	23	x
Lactarius rufus	24	x
Lactarius torminosus	2	
Lactarius trivialis	4	
Lactarius vietus	1	x
Leccinum scabrum	4	
Leccinum versipelle	1	x
Leccinum vulpinum	6	
Phellodon tomentosus	4	x
Russula decolorans	15	x
Russula paludosa	22	x
Russula sp.	9	
Suillus bovinus	19	x
Suillus luteus	1	x
Suillus variegatus	20	x
Tricholoma aestuans	4	x
Tricholoma albobrunneum	6	
Tricholoma portentosum	1	
Tricholoma robustum	2	
Tylopilus felleus	1	x
Xerocomus subtomentosus	6	