



Lav

- vekster med flere ansikter

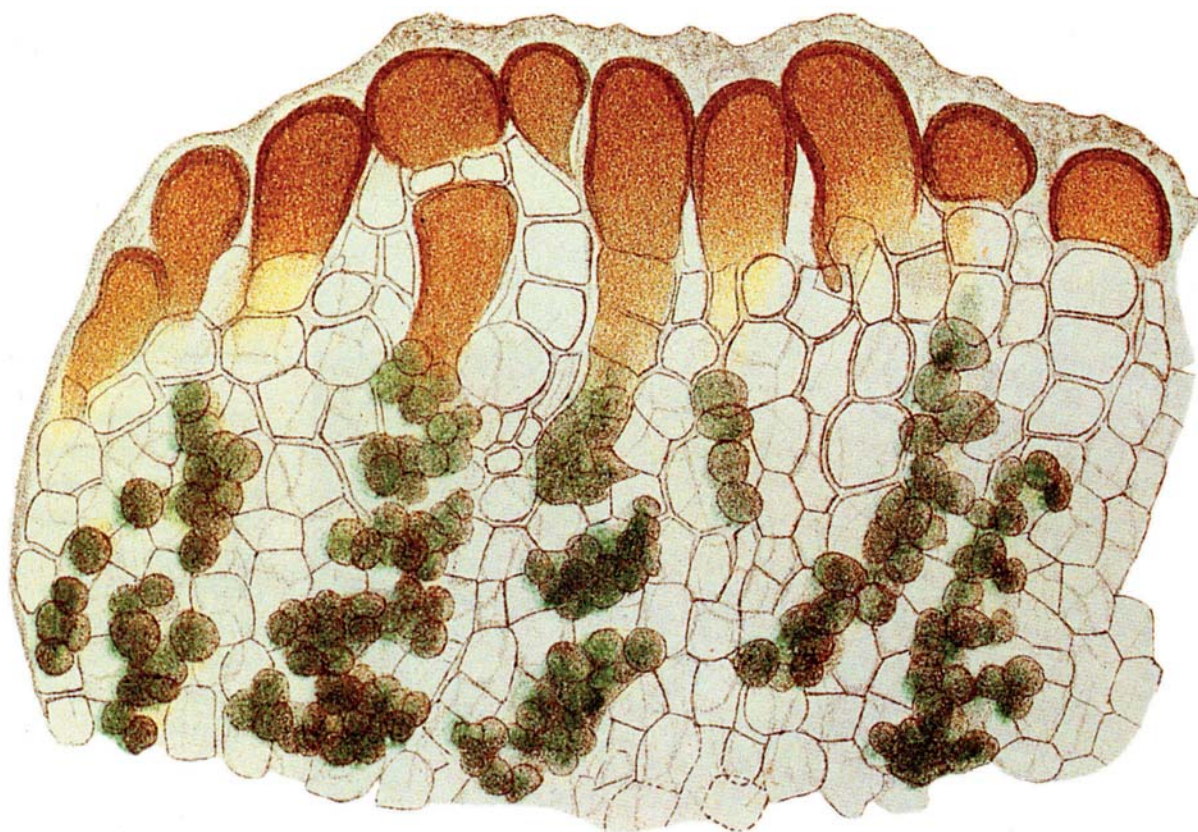
Per M. Jørgensen og Tor Tønsberg

Universitetsmuseet i Bergen har i dag en omfattende lavsamling på over 87 000 eksemplarer. Til tross for at lav er godt synlige elementer i vår natur, spesielt langs kysten og i fjellet, har de vært en lite undersøkt og forstått gruppe vekster.



■ Figur 1. Belegg i universitetsherbariet i Bergen av sotlav (*Umbilicaria havaasii*) som Havaas kalte *Gyrophora fuliginosa* da den ble delt ut som nr 237 i et av hans eksikkater (*Lichenes exsiccati norvegiae*) med egenhendig skrevne etiketter.





■ Figur 2. Schwendeners originale figur (1869) som viser snitt av en lav med to partnere.

Den første gang lav omtales skriftlig her i landet er riktignok allerede i 1316, men da i en forordning fra kong Håkon V som gjelder toll på eksport av fargelaven korkje (*Ochrolechia tartarea*).¹ Vitenskapelige undersøkelser starter først forsiktig omkring Linnés tid (1750-tallet), og en av hans elever, bergenseren Martin Vahl, som var professor i København² beskrev flere arter fra vår region, bl.a. den art som nå bærer hans navn, *Vahliella leucophaea* (Vahl) P.M.Jørg.

I Hordaland var det merkelig nok en bonde fra Granvin, Johan Havaas født 1864, som kom til å bli pioneren. Han var selvlært og ble knyttet til museet som stipendiat fra 1896 frem til sin død i 1956.³ Han

gjorde en formidabel innsats med å samle inn materiale fra hele landet, særlig fra Hordaland og Hardanger.⁴ Hans innsamlinger på nærmere 8000 eksemplarer danner grunnstammen i museets lavsamling som i dag har vokst til 87 000 eksemplarer. Han ga også ut to eksikkater⁵ (Fig.1) som ble sendt til utenlandske institusjoner. Dette gav museet berømmelse og mye eksotisk materiale i bytte. Havaas bidro sterkt i den floristiske fasen av lavforskningen. Forsøket på å skaffe seg en oversikt over hvilke arter som fantes i landet og hvor i landet de vokste, er en oppgave som ennå ikke er avsluttet. Vi finner stadig nye arter for landet. Ja, til og med nye for vitenskapen: for eksempel ble *Lepraria bergensis* som er en art i mellav-slekten⁶

beskrevet fra Bergen by der det har vandret botanikere i nærmere 400 år!

Mens lavforskere ved Universitetet i Bergen fortsatt jobber med floristikk er vi også opptatt av å forstå lavene som biologisk gruppe. Selv om kunnskapen om det biologiske har økt betraktelig i senere tid, så er det fremdeles mye vi ikke vet. Et stort framskritt i forståelsen av fenomenet lav kom allerede på 1860-tallet, omtrent da Havaas ble født, da den sveitsiske forskeren Simon Schwendener (1829 –1919) fremsatte en tese om lav som en dobbeltorganisme. I følge Schwendener bestod lav av en alge og en sopp-partner, i dag kalt fotobiont og mykobiont.⁷ (Fig. 2). Dette var så revolusjonerende at det førte til

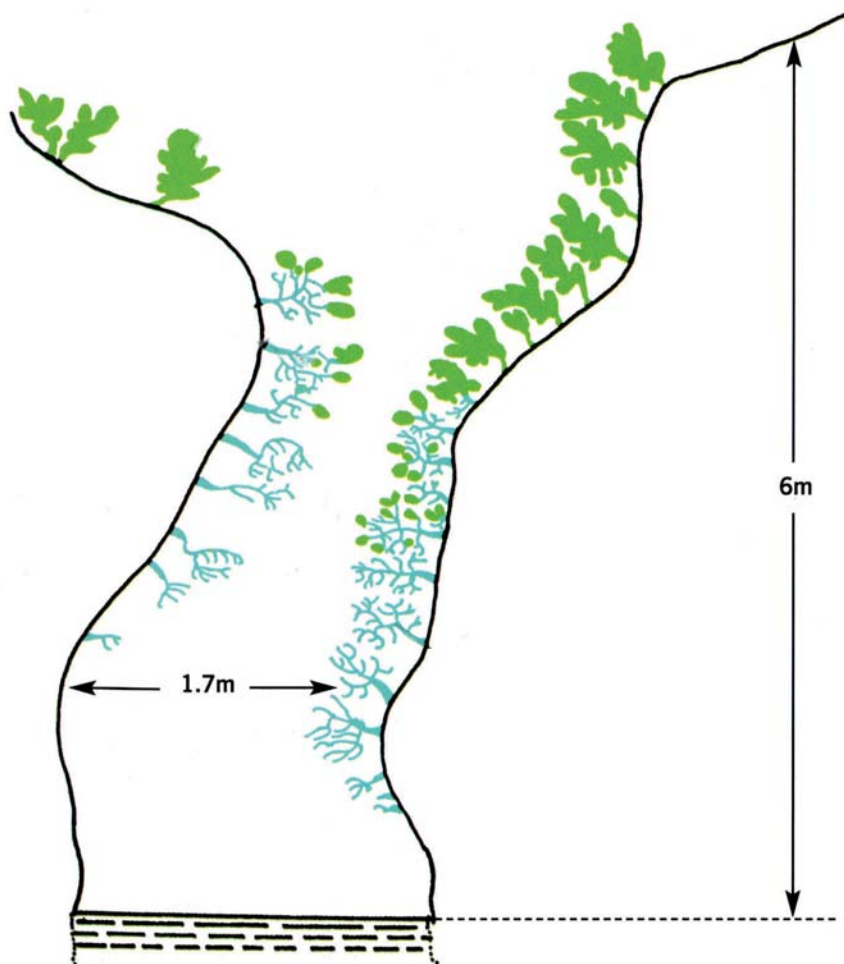


■ Figur 3. Vanlig knøllav (*Placopsis gelida*) med de karakteristiske rødlige vortene (cefalodier) som inneholder cyanobakterier. Foto: Island, Snaefellnessysla, Einar Timdal 2005.

en heftig diskusjon, og mange av datidens ledende lavforskere godtok ikke denne konklusjonen. I deres øyne var lav en egen plantegruppe. Denne oppfatningen holdt enkelte forskere fast på til langt innpå 1900-tallet. I dag klassifiseres lavene etter karakterer hos soppkomponenten og føres til soppriket (Fungi.) Den interne klassifikasjonen blant lavene er for tiden under betydelig revisjon basert på resultatene fra molekylærbiologiske studier.

Schwendener mente at mykobionten er en parasitt som lever av det algen produserer. Han hadde grunnleggende rett i sine observasjoner, men tolkningen må nyanteres noe. Noen har ment at lav er en symbiose mellom de involverte partene, men undersøkelser har vist at dette ikke stemmer. Det passer

Figur 4. Figuren fra James & Henssen som viser *Sticta filix* og dens variasjoner i en trang kløft på New Zealand.



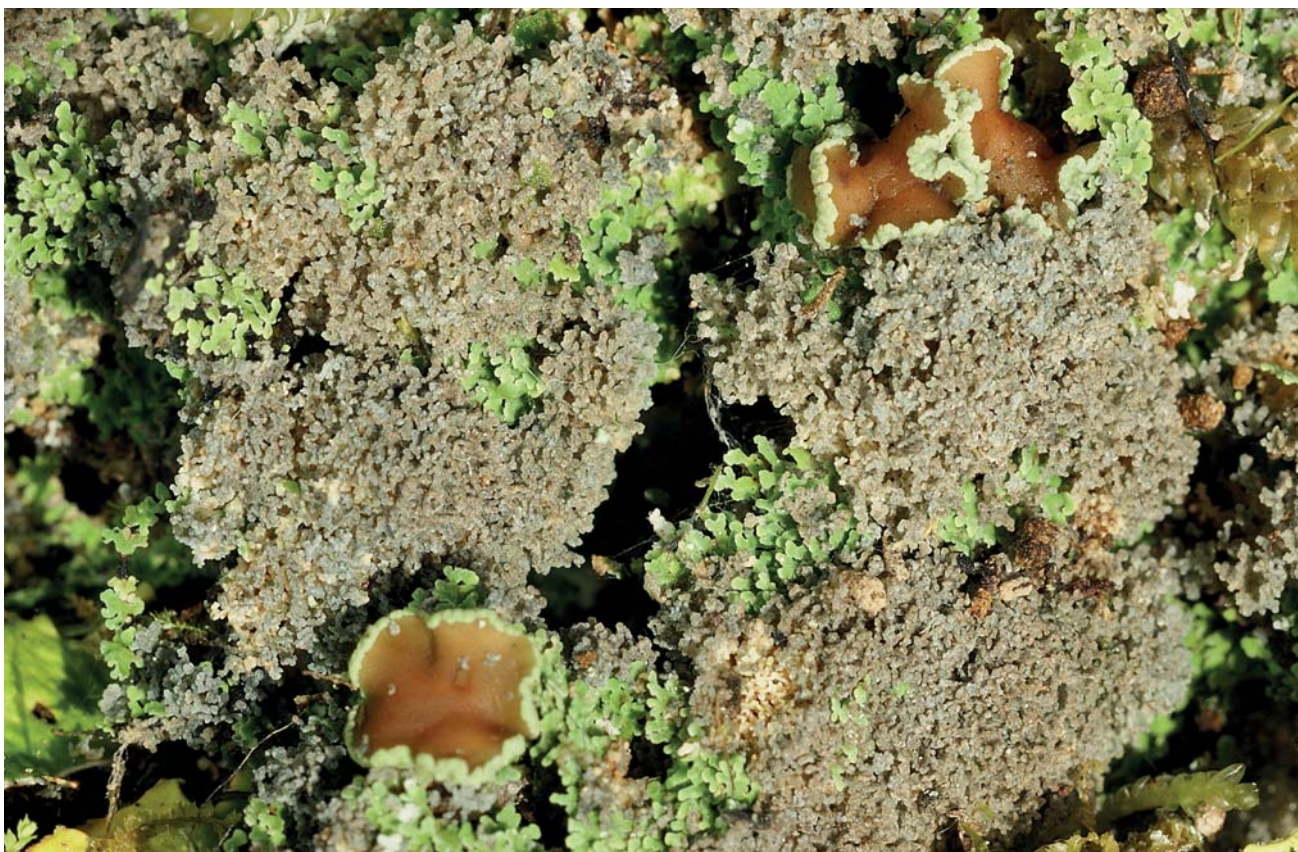
bedre å si at soppen holder algen som en slags slave, men siden den er avhengig av sin fotosyntetiserende partner, er det avgjørende at algen har gode leveforhold. Under en doktordisputas på vårt institutt karakteriserte en PhD-student algens rolle som 'that of a housewife'. Bedre kan det neppe sies?

Lavmiljøet ved Universitetsmuseet i Bergen har også forsket på forholdet mellom mykobionten og fotobionten. Nedenfor skal vi se nærmere på noen interessante forhold som kan oppstå når laven har flere fotobionter.

Flerpartnerstrategi

Det viser seg at det kan være mer enn to partner involvert i disse kom-





■ Figur 5. *Psoroma geminatum* med blågrønne puter (cefalodier) blant de grønne lobene som har apothecier. Foto: New Zealand, Allison Knight 2010.

pliserte organismene. Faktisk kan lavene sees på som selvstendige økosystemer. Hos en del arter finner man blågrønne bakterier i stedet for alger, og hos andre arter fins både grønne alger og blågrønne bakterier. De blågrønne bidrar til nitrogenhusholdningen siden de er i stand til å fange inn nitrogen (kvelstoff) direkte fra luften. Dette er viktig for lav som vokser i nitrogenfattige miljøer.

Cefalodier er kolonier av blågrønne bakterier hos lav som har grønne alger som hovedkomponent. De kan sitte utvendig på laven og f.eks. se ut som knoller eller flate avgrensede partier i en annen farge (Fig. 3: cefalodier hos vanlig knøllav, *Placopsis gelida*) eller de

kan være innvendige.

I sin klassiske studie av laven *Sticta filix* (porelav på norsk) påviste James & Henssen at delen med blågrønne alger under visse forhold kan bli dominerende og faktisk leve et eget, helt separat liv.⁸ På et sted ved innsjøen Te Anau på New Zealand ble det oppdaget at på skyggefulle partier nede i en kløft fantes bare den buskformete typen med blågrønne bakterier, mens på de tørrere og mer lysåpne kantene av kløften fantes den bladformete typen med grønnalger. I mellomsonen hadde de blågrønne buskene mer eller mindre velutviklede grønne utvekster av den bladformete typen (Fig. 4). Man hadde kjent disse ulike typene tidligere, men hadde ikke

forstått sammenhengen mellom dem. Til tross for den store morfologiske forskjellen, representerer de samme art siden de har samme mykobiont. Den frittlevende, buskete typen med blågrønne bakterier hadde vært ført til en egen slekt, *Dendriscoaulon*.

På New Zealand er det flere arter som har dobbeltgjengere med annen samboer, f.eks. den arten som er kalt *Psoroma geminatum* (Fig. 5).⁹ Artsepitetet betyr "tvilling" på grunn av at den opptrer i to former med forskjellige partnere. Det ser ut til at den begynner med blågrønne tuster som så fanger opp grønne alger og utvikler de grønne skjellene som etter hvert dominerer utseendet.





■ Figur 6. En ubeskrevet art i den ubeskrevne tropiske slekten *Gibbosporina*. De mørke partiene er cefalodier som holder på å frigjøre seg. Foto: Grand Etang på øya Réunion i Det indiske hav, A. Elvebakk 2011.

I et samarbeid mellom Per M. Jørgensen og Arve Elvebakk, Universitetet i Tromsø, om den såkalte *Psoroma sphinctrinum* i Stillehavets regionen, er det blitt påvist at materialet tilhører en egen slekt som vil bli beskrevet som *Gibbosporina*. Her har flere arter svært store og ”sprelske” blågrønne fotobionter (Fig. 6) som faktisk frigjør seg fra den grønne fotobionten og opptrer på egenhånd med fruktlegemer (apothecier). To nye arter, en fra Réunion og en fra Borneo, vil få navn som henspiller på at de forekommer i to utgaver (morfortyper).

Morfotyper i Norge

Dette fenomenet er også kjent i Europa og i Norge. Hos sølvnever

(*Lobaria amplissima*) i familien Lobariaceae opptrer den grønne morfotypen som en stor bladrossett, og den blågrønne morfotypen som dvergbusker på overflaten (Fig. 7). Begge morfotyper kan forekomme frittlevende på bark og på stein. Tidligere skjønnte man ikke sammenhengen mellom den typiske sølvneveren og de frittlevende dvergbuskene. Sistnevnte er blitt beskrevet som egen art i slekten *Dendroscocaulon* som *D. umhausense* (jf. omtalen av *Sticta filix* ovenfor). Denne blågrønne morfotypen er ikke noe annet enn en vokseform av sølvnever.

På 1960-tallet ble det oppdaget en annen art i denne lavfamilien i Norge som da var kjent som *Sticta*

dufourii (skjellporelav). Den var kjent langs vestkysten av Europa.¹⁰ Det var en art med bare blågrønne bakterier, men etter hvert fant en også denne med grønne små lobes¹¹ på kantene (Fig. 8). Disse indikerer at det også finnes en grønn utgave av arten. Den er beskrevet som *Sticta canariensis* og er kjent fra f. eks. Kanariøyene og de vestligste av de britiske øyene. Den fritt voksende grønne formen er ikke kjent hos oss, så her får valget av samboer også en plantegeografisk dimensjon. Den blågrønne morfotypen utbreder seg lenger mot nord, noe som er tydelig i nordvest Europa der den grønne typen er mest utbredt i det sydvestlige Irland. Den blågrønne dominerer i det nordligere Skottland, samt





■ Figur 7. Sølvnever (*Lobaria amplissima*) med buskformete cefalodier som inneholder blågrønne bakterier. Foto: Hordaland, Etne, Einar Timdal 2004.



■ Figur 8. Skjellporelav (*Sticta canariensis*) med grønne smålober på den blågrønne morfotypen. Foto: Austevoll, Litla Kalsøy, T. Tønsberg 1984.

i Norge; iblant med tydelige grønne smålober (Fig. 8).

Kystgrønnever (*Peltigera britannica*) er en vanlig art i kyststrøk i Norge. Hos denne arten er cefalodiene skjellformete og siden de faller lett av, fungerer de som spredningsenheter. Hos kystgrønnever er den blågrønne morfotypen nokså vanlig. Som regel opptrer den med større eller mindre lober av den grønne morfotypen (Fig. 9). Den blågrønne morfotypen kan også opptre alene (altså uten grønne lober). Og selv om slike individer slett ikke minner om den grønne morfotypen dreier det seg om samme art med det samme navnet, altså *P. britannica* (kystgrønnever). Langt mer sjelden

er den blågrønne morfotypen hos storvreng (*Nephroma arcticum*) – en vanlig art i Norge bortsett fra på Vestlandet. For denne arten kjenner vi kun noen få innsamlinger av den blågrønne morfotypen (Fig. 10).

For samtlige arter nevnt ovenfor er det andre morfologiske forskjeller mellom morfotypene enn det som skyldes fargen fra fotobionten. Særlig stor er som nevnt denne forskjellen hos sølvnever (bladformet kontra buskformet), men også der begge morfotypene er bladformet, som hos skjellporelav, kystgrønnever og storvreng, er det forskjeller. For eksempel har de blågrønne morfotypene et nettverk av hvite linjer (Figur 10). Disse mangler hos

den grønne morfotypen (Fig. 9, 10). I tillegg til morfologiske forskjeller kan det også være kjemiske forskjeller. Særlig interesserte kan finne mer om dette hos Tønsberg & Holtan-Hartwig (1983) og Tønsberg & Goward (2001); der er det også omtale av flere morfotype-dannende arter enn de vi har tatt med her.

Ulikt utseende, men av samme art

Det kunne tidligere være vanskelig å være lavforsker når så ulikt utseende eksemplarer faktisk tilhører samme art, dvs. har samme soppkomponent, men ulik fotobiont. Særlig vanskelig har dette vært innen familien Lobariaceae og Pannariaceae.



■ Figur 9. Kystgrønnever (*Peltigera britannica*), med grønne smålober på den blågrønne morfotypen. Foto: Trondheim, Byneset, Høgstein, T. Tønsberg 1980.

Per Magnus Jørgensen har arbeidet mest med den siste der slekten *Psoroma* har vist seg å by på store utfordringer. Her i landet har den vanligste arten, skjellfiltlav (*Psoroma hypnorum*) blågrønne cefalodier blant de grønne skjellene. Fargeforskjellene er best synlige når laven er våt. Det er en gang blitt funnet et uvanlig eksemplar som bare inneholdt blågrønne bakterier.¹² Dette vokste på en bjørkestubbe med dårlig tilgang på nitrogen, og ikke på mose på marken.

Med dagens molekylærbiologiske metoder har man heldigvis fått et verktøy som sammen med de klassiske, morfologiske metodene gjør det lettere å håndtere pro-

blemer som kan oppstå når en og samme art opptrer i helt forskjellige utgaver.

Å finne rett navn

Hvordan setter vi navn på laven? Ettersom man klassifiserer lav etter soppen så kan samme sopp ikke ha forskjellige navn slik reglene nå er. Man må kalle begge de to svært ulike morfotypene hos f. eks. *Lobaria amplissima* og *Sticta canariensis* for, nettopp, *L. amplissima* og *S. canariensis*. Vi jobber fremdeles med å finne en god måte å henvise til morfotyper på.



■ Figur 10. Storvrenge (*Nephroma arcticum*), med grønn og blågrønn morfotype, sistnevnte med grønne smålober. Foto: Grong, Gartland, T. Tønsberg 1984.





Takk

Vi er svært glad for at vi har fått anledning til å illustrere dette arbeidet med gode bilder tatt av våre kolleger Arve Elvebakk (Univ. i Tromsø), Allison Knight (Dunedin) og Einar Timdal (Univ. i Oslo). Beate Helle (Univ. i Bergen) har gjort bildene klare for trykking. Takk til samtlige!

Litteratur

- Holien, H. & Jørgensen, P.M. 2000. A blue-green morph of *Psoroma hypnorum*. *Graphis Scripta* 11: 49–52.
- James, P.W. & Henssen, A. 1976. The morphological and taxonomic significance of cephalodia. I: D. H. Brown, D. L. Hawksworth & R. H. Bailey (eds.), *Lichenology: Progress and Problems*. Academic Press, London, pp. 27–77.
- Jørgensen, P.M. 1970. *Sticta dufourii* discovered in Norway. *Nova Hedwigia* 18: 331–340.
- Jørgensen, P.M. 1991. Difficulties in lichen nomenclature. *Mycotaxon* 40: 497–501.
- Jørgensen, P.M. 1999. Martin Vahl, Norges første botanikkprofessor. *Blyttia* 57: 53–60.
- Jørgensen, P.M. 2006. Johan Havaas – eit femtiårsminne. *Bergen Museums Årbok* 2005: 31–37.
- Jørgensen, P.M. 2007. History of lichenology in Norway up to 1973. *Bibliotheca Lichenologica* 95: 41–61.
- Jørgensen, P.M. & Wedin, M. 1999. On *Psoroma* species from the Southern Hemisphere with cephalodia producing vegetative dispersal units. *Lichenologist* 31:

- 341–347.
- Schwendener, S. 1869. *Die Algentyphen der Flechtengonidien*. Schultze, Basel.
- Tønsberg, T. 2002. Notes on non-corticolous *Lepraria* s. lat. in Norway. *Graphis Scripta* 13: 45–51.
- Tønsberg, T. 2005. Havaas som lichenolog i nasjonal og internasjonal sammenheng. I: Johan Havaas, fjellbonde og vitskapsmann (S.I. Kjerland & H.S. Haugse (red.)): 64–72. *Havaas-samlinga*.
- Tønsberg, T. & Goward, T. 2001. *Sticta oroborealis* sp. nov., and other Pacific North American lichens forming dendrisocauloid cyanotypes. *Bryologist* 104: 12–23.
- Tønsberg, T. & Holtan-Hartwig, J. 1983. Phycotype pairs in *Nephroma*, *Peltigera* and *Lobaria* in Norway. *Nordic Journal of Botany* 3: 681–688.

Noter

- 1 Jørgensen 2007
- 2 Jørgensen 1999
- 3 Jørgensen 2006
- 4 Tønsberg 2005 jf Fig. 1
- 5 Eksikkater er identiske sett av herbarier der de enkelte eksemplarene, her lav, er nummererte; jf Fig. 2
- 6 Tønsberg 2002
- 7 Schwendener 1869
- 8 James & Henssen 1976
- 9 Jørgensen & Wedin 1999
- 10 Jørgensen 1970
- 11 Lobe er et innskåret avsnitt av en bladlav
- 12 Holien & Jørgensen 2000

