



Rapport 111 | 2022 | 1891-8050| 978-82-7970-141-5

Skogens dynamikk, struktur og arts mangfold - bakgrunnskunnskap for en ny beskrivelse av skogbestandsdynamikk i NiN

Olav Skarpaas og Rune Halvorsen (red.)

Rapport utgitt av

Naturhistorisk museum
Postboks 1172 Blindern
0318 Oslo
www.nhm.uio.no

Forfattere

Odd Arne Brenn, Erik Framstad,
Ivar Gjerde, Geir Gaarder, Rune
Halvorsen (red), Eivind
Handegard, Fride Høistad Schei,
Rannveig Jacobsen, Robert
Lewis, Olav Skarpaas (red), Erik
Stange, Ken Olaf Storaunet,
Anne Sverdrup-
Thygeson, Magne Sætersdal,
Thijs Christiaan van Son

Tittel

Skogens dynamikk, struktur og
arts mangfold -
bakgrunnskunnskap for en ny
beskrivelse av skogbestands-
dynamikk i NiN

Sitering hele rapporten

Skarpaas, O og Halvorsen, R
(red.). 2022. Skogens dynamikk,
struktur og arts mangfold -
bakgrunnskunnskap for en ny
beskrivelse av skogbestands-
dynamikk i NiN. NHM Rapport
111, 1–148.

**Sitering av enkeltkapittel,
eksempelvis kapittel 6**

Halvorsen R, Brenn O A,
Framstad E, Gaarder G, Gjerde
I, Høistad Schei F, Skarpaas O,
Storaunet K O og Sverdrup-
Thygeson A 2022. Kap. 6.
Framlegg til revidert beskrivelse
av skogdynamikk i NiN, i
Skarpaas, O og Halvorsen, R
(red.) 2022. Skogens dynamikk,
struktur og arts mangfold -
bakgrunnskunnskap for en ny
beskrivelse av
skogbestandsdynamikk i NiN.
NHM Rapport 111, 1–148.

Foto

Furudominert skog i Aurland
(foto: Olav Skarpaas)

ISSN

1891-8050

ISBN

978-82-7970-141-5

Publiseringsform

Elektronisk (PDF)

Gradering

Åpen

Dato

13.12.2022

Prosjektleder

Rune Halvorsen og Olav
Skarpaas

Prosjektnummer

101 029 001

Oppdragsgiver

-

Oppdragsgivers ref

-

Skogens dynamikk, struktur og arts mangfold - bakgrunnskunnskap for en ny beskrivelse av skogbestandsdynamikk i NIN

Olav Skarpaas og Rune Halvorsen (red).

Kapitelforfattere: Odd Arne Brenn, Erik Framstad, Ivar Gjerde, Geir Gaarder, Rune Halvorsen, Eivind Handegard, Fride Høistad Schei, Rannveig Jacobsen, Robert Lewis, Olav Skarpaas, Erik Stange, Ken Olaf Storaunet, Anne Sverdrup-Thygeson, Magne Sætersdal, Thijs Christiaan van Son

Forord

Natur i Norge (NiN) er samfunnets felles verktøykasse for å beskrive natur på en sammenlignbar måte. Systemet skal gi fagmiljøer og institusjoner som jobber med natur et felles begrepsapparat og skal være et verktøy for å beskrive variasjonen i naturen på alle nivå. I stortingsmeldingen 'Natur for livet' (Meld. St. 14 (2015-2016)) slås det også fast at NiN skal utgjøre kjernen i offentlig naturkartlegging.

Bak NiN systemet ligger det et solid faggrunnlag som er bygget opp over tid av mange ulike fagmiljøer. For skog har det vært behov for å styrke kunnskapen om naturvariasjon i skogsmark – fra produksjonsskog til naturskog, med tanke på en forbedret representasjon av skogdynamikk i neste versjon av NiN (3.0).

Med det som bakteppe ble det etablert et prosjekt som ble ledet av Naturhistorisk museum (NHM) ved Universitetet i Oslo (UiO). Det ble satt sammen ei prosjektgruppe bestående av et bredt sammensatt fagmiljø innenfor området skog, og det ble etablert ei referansegruppe med representanter fra forvaltningen.

Prosjektet har vært finansiert av Miljødirektoratet og Landbruksdirektoratet. Artsdatabanken vil takke NHM for ledelse av prosjektet og alle deltakende fagpersoner for et solid faglig arbeid som har bidratt til å styrke NiN-systemet på området skog.

Trondheim november 2022

Bjarte Rambjør Heide
Direktør Artsdatabanken

Sammendrag

Denne rapporten presenterer resultater fra prosjektet 'Skogens suksesjonsstadier sin betydning for artsmangfoldet - Innhenting av bakgrunnskunnskap for ny beskrivelse av skogbestandsdynamikk i NiN' (heretter 'skogdynamikkprosjektet', eller bare 'prosjektet').

Målet med prosjektet er å legge et grunnlag for en revidert trinndeling av gradienten (eller gradientene) fra forstlig drevet skog til naturskog, basert på et omforent kunnskapsgrunnlag. Den nye trinninndelingen skal implementeres i neste versjon 3.0 av NiN og operasjonaliseres for praktisk kartlegging i oppdaterte versjoner av veileder for kartlegging basert på NiN.

Prosjektet har **fire delmål**:

- (a) Systematisere tilgjengelig informasjon om samvariasjonen mellom egenskaper som karakteriserer tresjiktet, fra skog sterkt preget av forstlig drift (plantasjepreget 'normalskog' i NiN 2) til skogsmark i naturtilstanden ('naturskog'); herunder ta rede på om variasjonen best beskrives med en eller flere variabler.
- (b) Systematisere samvariasjon mellom variab(e)len(e) i (a) og artssammensetningen.
- (c) Utvikle en bedre, kriteriebasert trinndeling av variabelen eller variablene relatert til skogbestandsdynamikk basert på (a) og (b), og legge til rette for implementering av den i neste versjon av NiN.
- (d) Navnsetting av trinndelingen i (c) som gir en så presis og bredt akseptert beskrivelse av variasjonen som mulig.

Den første fasen av prosjektet besto i kunnskapsutredninger, der nasjonale og internasjonale studier av sammenhenger mellom skogbruk og skogstruktur (delmål a, kapittel 2) og sammenhenger mellom arts-sammensetning og skogstruktur (delmål b, kapittel 3) ble gjennomgått. Deretter ble det foretatt detaljerte analyser for å undersøke de samme problemstillingene i utvalgte datasett fra Norge: data om skogstruktur fra Landsskogtakseringen (kapittel 4) og data om sammenhenger mellom skogstruktur og artssammensetning fra forskningsprosjektet 'Miljø-registreringer i Skog' (kapittel 5). Resultater fra kunnskapsutredningene og analysene ble brukt som grunnlag for anbefalinger om implementering i NiN (kapittel 6) inkludert beskrivelser av variabler og trinn- eller klassesdeling av disse (delmål c), samt diskusjon av implikasjoner for revisjonen av

typeinndelingen av natursystemer i NiN 3, med tilhørende navnsetting (delmål d).

Kunnskapsutredningen om skogstruktur (kapittel 2) har sett på hvordan skogstruktur (med vekt på død ved) varierer i en rekke studier av boreal barskog i Fennoskandia, spesielt med tanke på å karakterisere 'naturskogstilstanden', der menneskelig påvirkning har vært så lav eller skjedd for så lenge siden at de naturlige økologiske prosessene former skogen. Utredningen viser at det er stor variasjon mellom studiene når det gjelder hvilke direkte mål på skogstruktur som er brukt (totalt volum av levende trær, dødvedmengde, etc.), og stor variasjon i disse egenskapene mellom ulike vegetasjonssoner, bonitetstrinn og treslag, men også innad i hver av disse kategoriene. Noe av årsaken til dette er at den relativt grove inndelingen i vegetasjonssoner, bonitetstrinn og treslag favner mye variasjon i naturgrunnlaget. Et hovedfunn er at **forholdstallet mellom levende og døde trær** (altså relative verdier; andeler) synes å gi mer robuste mål på naturtilstanden enn absolutte mengdetall (m^3/ha) fordi variasjonen i andeler innad i hver vegetasjonssone-, bonitet- eller treslagskategori er mindre enn variasjonen i absolutte tall. Kunnskapsutredningen peker på klare mønstre basert på andeler: i eldre naturnær boreal barskog i Norge, der mye av skogstrukturen gjenspeiler det gamle dimensjons- og plukkhogstregimet, kan vi litt forenklet si at den døde veden vil utgjøre omtrent en tredel av all ved (levende + død) i skogen, men mer enn dette dersom det er kort tid siden en større forstyrrelse. Av den døde veden er ca. en tredel av volumet stående og resten liggende. En drøy tredel av all død ved er store dimensjoner (> 30 cm), og omtrent en tredel av all død ved er sterkt nedbrutt. Grandominert skog har en noe lavere andel stående og en noe høyere andel sterkt nedbrutt virke sammenlignet med furudominert skog.

Kunnskapsutredningen om artssammensetning og skogstruktur (kapittel 3) var krevende og ga mindre klare resultater enn utredningen om skogstruktur. Mange studier fokuserer på enkelte artsgrupper, og litteraturgrunnlaget er forskjellig for de ulike artsgruppene. Kunnskapsutredningen tok derfor for seg ulike artsgrupper hver for seg: biller, sopp og kryptogamer (moser og lav). Utredningen viser at mengde og egenskaper ved død ved påvirker artssammensetningen av alle artsgrupper, med påvist effekt i noe større andel av studier for sopp og kryptogamer enn for biller. **Død ved** har blitt målt på utallige måter i de publiserte studiene, og artsgruppene biller, sopp og kryptogamer ser ut til å respondere på ulike dødvedegenskaper. På grunn av stor variasjon i hva som faktisk er undersøkt, er det noe uklart hvilke dødvedegenskaper som gir størst utslag for artssammensetningen samlet sett. I tillegg til død ved identifiseres **andre egenskaper ved skogbestandet** (for eksempel mengde/kvalitet av levende trær og kronedekke) som viktige i noen av studiene som har sett på slike egenskaper. Dekningen i felt- og bunnsjikt er også av betydning, spesielt for moser og lav. For sopp, moser og lav rapporterer stor andel av studiene tydelige effekter av (mikro)topografi, (mikro)klima og ulike egenskaper ved det omgivende landskapet. Romlige aspekter (f.eks. konnektivitet) er imidlertid dårlig representert for alle artsgrupper i litteraturgrunnlaget. Dette er et resultat av at kunnskapsutredningens mandat var å fokusere på studier av artssammensetning; mens det finnes en lang rekke studier av landskapets betydning for f.eks. artsrikdom, har langt færre sett på sammenhenger mellom romlig fordeling og artssammensetning. Betydningen av **skogens alder** for artssammensetningen er det vanskelig å si noe bestemt om. For

både sopp og moser/lav dekker de fleste studiene bare gammel skog, mens studiene av biller er mer jevnt fordelt mellom studier som bare har tatt for seg gammel skog og studier som både inkluderer ung og gammel skog.

Analysene av skogstruktur (kapittel 4) tok utgangspunkt i kunnskapsutredningene og fokuserte på 25 strukturvariabler målt i Landsskogtakseringen med sikte på å identifisere en eller flere variabler som kan uttrykke 'naturskogsnerhet' og som er så uavhengig av lokal økologisk variasjon og treslagssammensetning som mulig. Det ble gjennomført et stort antall parallelle ordinasjoner (NMDS og PCA) for ulike deler av datasettet (totalt 6316 hele flater med komplette data). Det bemerkes at dagens tilstand og sammenhenger mellom treslag, produktivitet, skogens alder og dødvedmengde, som kommer til uttrykk i Landsskogtakseringens data, er påvirket av flere hundre år med skogbruksaktivitet, f.eks. ved at den mest produktive og lettest tilgjengelige skogen har vært drevet hardere enn den mindre tilgjengelige skogen. Ordinasjoner av hele datasettet viste et tydelig skille mellom flater med og uten død ved langs førsteaksen, og samvariasjon mellom bestandsalder (hogstklasse), produktivitet og treslag langs andreaksen, fra ung granskog med høy produktivitet til eldre furu- og lauvskog med lav produktivitet. Samvariasjon mellom bestandsalder, produktivitet og treslag går igjen når flater med og uten død ved analyseres separat. De separate ordinasjonsanalysene av deldatasettet med 3793 flater som inneholder død ved viser at gradientene i dødvedmengde, produktivitet og treslag sammenfaller, og at det identifiseres en gradient, uavhengig av denne, som uttrykker variasjon i sammensetningen av død ved, fra mye stående til mer liggende og mer nedbrutt ved av større dimensjoner. Gradienten i dødvedmengde trer spesielt tydelig fram når vi bare analyserer flater i eldre skog (hogstklasse 5, som kan inneholde både eldre mer eller mindre plukkhogd skog og eldre plantet granskog etter de tidligste flatehogstene). Når vi ser på grunnlagsdataene uten å filtrere dem gjennom en ordinasjonsanalyse, framtrer et tydelig mønster: De ulike komponentene av død ved varierer mellom dominerende treslag og boniteter, men for alle treslag varierer relative mengder død ved mindre mellom treslag, og særlig mellom ulike boniteter, enn absolutte mengder. Vår tolkning av disse resultatene er at de viktigste mønstrene i skogstrukturen er en **sukksesjonsgradient** relatert til bestandsalder, hvor hastigheten på suksesjonen påvirkes av produktivitet og dominerende treslag, og en **dødvedgradient** fra lite til mye død ved av ulike slag (stående, liggende) og av ulike dimensjoner og nedbrytningsgrad, som også varierer med produktivitet og (særlig) treslag. Variabelen all død ved som andel av all ved (dødvedandel) samvarierer tydelig med dødvedgradienten i alle analysene. Dødvedandel varierer dessuten mindre som funksjon av produktivitet (bonitet) og treslag enn absolutt mengde død ved. Resultatene støtter at **'naturskogsnerhet' kan måles med relativ mengde av død ved**, eventuelt i kombinasjon med modererende faktorer som treslag.

Analysene av sammenhenger mellom suksesjonsforløp, skogstruktur og artssammensetning (kapittel 5) hadde som utgangspunkt en arbeidshypotese om at artssammensetningens respons på suksesjonsforløp i stor grad kan forklares gjennom variasjon i strukturvariabler. Strukturvariabler knyttet til aldring av skog ble spesielt undersøkt. Datasettet besto av registreringer av enkeltarter innen fire grupper (karplanter, moser, makrolav og poresopp) og 42 miljøvariabler i 383 prøveflater på 2500 m²

(50×50 m) fordelt på tre MiS-studieområder med eldre barskog (Grong, Sigdal og Ringerike, med henholdsvis 614, 587 og 548 registrerte arter totalt). Ordinasjons- og korrelasjonsanalyser av strukturvariabler i MiS-datasettene viser **to hovedgradienter** som har sammenheng med henholdsvis (1) høy produktivitet versus høy alder og (2) mengder av dødved versus mengder av hogststubber. Dette peker i retning av at det vil være hensiktsmessig å behandle alder og dødved hver for seg med tanke på kartlegging av suksesjonsfaser i skogen. Ordinasjon av arts-sammensetningen viser at skogens produktivitet i stor grad reflekterer artssammensetningen for de undersøkte artsgruppene, delvis direkte gjennom hovedgradientene kalkinnhold og uttørkingsfare, men også indirekte gjennom treslagssammensetningen. Artssammensetningen av karplanter, epifytter og steinboende arter hadde samsvarende variasjonsmønstre mellom prøveflatene, mens dødvedarter viste et avvikende mønster. Det betyr at vi, med dagens skogbilde, ikke kan forvente at typeinndelingen i NiN, som er basert på artssammensetning hos bakkelevende arter, vil reflekteres like godt i artssammensetningen for dødvedarter. **En hovedkonklusjon i denne undersøkelsen er at potensielle indikatorer for suksesjonsforløp i skogen, knyttet til trealder og dødved, i stor grad opptrer uavhengig av hverandre.** Analysene viste at produksjonsevne og hogsthistorikk opptrer i ulike kombinasjoner som gir betydelig lokal variasjon i den strukturelle sammensetningen av skogen fra bestand til bestand.

For å etablere et grunnlag for **implementering av skogdynamikk i NiN (kapittel 6)**, sammenholdes resultatene fra kunnskapsutredningene i dette prosjektet med gjeldende versjon av NiN (2.3) og framlegg til ny versjon av NiN-systemet (versjon 3.0). Vi diskuterer hvilke variabler som er nødvendige og best egnet for å beskrive skogdynamikk, hvordan gradienter relatert til menneskelig påvirkning bør operasjonaliseres, og implikasjoner for typesystem, navnsetting og kartlegging. I samtlige av studiene i dette prosjektet trer dødvedegenskaper fram som viktige, både som representant for et sett med samvarierende skogstrukturegenskaper, og som prediktor for artssammensetning. Vi konkluderer med at **andeler av dødved** er spesielt godt egnet til å karakterisere skogdynamikk fordi de, til dels i motsetning til absolutte mengder av dødved (volum, antall), varierer med hogsttipåvirkning samtidig som de varierer mindre mellom produktivitetsklasser og treslag. På grunnlag av resultatene i kapittel 2 er det mulig å trekke grenser mellom skog med dødvedandeler over og innenfor det normale under (tilnærmet) naturlige betingelser, skog med noe mindre dødvedandeler, og skog (nær sagt) uten dødved. **Variasjon i dødved med ulike egenskaper** (stående/liggende, grovhet og nedbrytingsgrad) kan supplere total dødvedandel. For å få et klart bilde av skogdynamikken, er det i tillegg nødvendig å beskrive suksesjonstrinn og utgangspunktet for suksesjonen, dvs. **type av forstyrrelse**. Vi foreslår derfor at **skogdynamikk karakteriseres med et utvalg variabler som gir et mer nyansert bilde av dynamikk og 'naturnærhet' enn én skogdynamikkvariabel**. Dette gjør det også mulig å unngå de omstridte kategoriene 'normalskog' og 'naturskog'. I kapittel 6 sammenfatter vi kunnskapsgrunnlaget for å karakterisere grad av menneskelig påvirkning av skog, dvs. for å skille mellom lite, klart og sterkt endret tresatt mark. Det eksisterende kunnskapsgrunnlaget gir et brukbart utgangspunkt for operasjonalisering av grensene i NiN, men fortsatt mangler en god del kunnskap. Dette skyldes dels at noen relevante temaer ikke ble fanget opp av kunnskapsutredningene slik de ble avgrenset, men først og

fremst skyldes det reelle kunnskapsmangler. Spesielt gjelder dette langvarige effekter av hogst, gjentatt flatehogst, markberedning, treslags-skifte og landskapseffekter av hogst. Det er størst usikkerhet knyttet til resultatenes holdbarhet for ulike typer lauvskog og områder sør, vest og nord i landet.

Vi anbefaler følgende endringer i NiNs variabelsystem og typesystem – som svar på prosjektets delmål (a-d), og med forbehold som spesifisert nedenfor:

Variabelsystemet bør oppdateres med variabler for (1) dødvedandel, (2) dødvedvariasjon og (3) suksesjon på tresatt mark, som beskrevet i denne rapporten. Til sammen gir disse variablene et mer nyansert bilde av skogdynamikk og naturnærhet enn skogdynamikkvariabelen i NiN 2, som skiller 'naturskog' fra 'normalskog'. Vi understreker at det i tillegg til å kvantifisere dødvedandel og dødvedvariasjon kan være viktig å måle spesifikke egenskaper ved død ved separat dersom det er behov for å fange ulike kvaliteter av betydning for spesielle deler av arts mangfoldet. Variabler for stående og liggende død ved, dimensjoner og nedbrytingsgrad finnes i variabelsystemet i NiN, i tillegg til variabler for en lang rekke miljøforhold som litteraturen viser er av betydning for arts mangfold i skog. Vi anbefaler at disse brukes aktivt for å kartlegge egenskaper der det er relevant for kartleggingsformålet.

Typesystemet i NiN bør utvides med en hovedtype for klart endret skog, i tillegg til hovedtypene for lite endret ('naturnært system' i NiN2) og sterkt endret skog. Vi anbefaler at grensedragningen, dvs. fastsetting av spesifikke kriterier for tilordning til de ulike hovedtypene, gjøres i et utvidet fagforum.

Forbehold: For lauvskogene er kunnskapsmangelen stor, og usikkerheten derfor så stor at vi ikke har grunnlag for å avgjøre om forslaget til revidert typeinndeling og bruk av variabler også er egnet der. Denne usikkerheten bør vi forsøke å redusere før det reviderte systemet tas i utstrakt bruk, blant annet ved samkjørt utprøving og enhetlig implementering av kartleggingsmetodikk på tvers av sektorer.

Innhold

1	Innledning: Behovet for en konsistent og omforent beskrivelse av skogdynamikk	13
1.1	Bakgrunn	13
1.2	Skillet mellom normalskog og naturskog i NiN versjon 2	13
1.3	Premissene som typesystemene i NiN versjon 3 bygger på	14
1.4	Variabelsystemets rolle i NiN 3	16
1.5	Utfordringer med beskrivelse av skogdynamikk i NiN 3	17
1.6	Begrepene skog, skogsmark og tresatt areal i NiN og denne rapporten	19
1.7	Formål	19
1.8	Referanser	20
2	Naturskogsdynamikk, skogstruktur og død ved	21
2.1	Innledning	21
2.2	Materiale og metoder	23
2.3	Resultater og diskusjon	27
2.4	Variasjon i død ved og relative mål	35
2.5	Konklusjon – “tredeleer”	37
2.6	Referanser	38
3	Artssammensetning og skogstruktur – en litteraturstudie	42
3.1	Innledning	42
3.2	Litteratursammenstilling	43
3.3	Resultater	45
3.4	Konklusjon	53
3.5	Referanser	54
4	Samvariasjon mellom strukturvariabler i norsk skog – en analyse basert på Landsskogtakseringens data	58
4.1	Innledning	58
4.2	Metoder	59
4.3	Resultater og diskusjon	59

4.4	Konklusjon	67
4.5	Referanser	68
5	Analyser av suksesjonsforløp, skogstruktur og artssammensetning i eldre, tidligere selektivt hogd barskog	69
5.1	Innledning	69
5.2	Materiale og metoder	70
5.3	Resultater og diskusjon	72
5.4	Oppsummering og konklusjon	83
5.5	Referanser	84
6	Framlegg til revidert beskrivelse av skogdynamikk i NiN	85
6.1	Innledning	85
6.2	Kunnskapsstatus for sammenhenger mellom skogdynamikk og variasjon i artssammensetning	86
6.3	Forslag til implementering i variabelsystemet i NiN 3	93
6.4	Forslag til implementering i typesystemet i NiN 3	102
6.5	Navnsetting	110
6.6	Konsekvenser for kartlegging	110
6.7	Konklusjon og anbefaling	111
6.8	Referanser	112
7	Vedlegg	116
7.1	Vedlegg 1. Beskrivelse av skogbestandsdynamikk i NiN 2.2 (Artikkel 3, s512-514).	117
7.2	Vedlegg 2. Supplerende figurer med ordinasjonsresultater for skogstrukturvariabler i Landsskogstakseringen	122
7.3	Vedlegg 3. Oversikt over variabler i MiS-datasettet	133
7.4	Vedlegg 4. Ordinasjonsplot for artssammensetning i MiS-datasettet	134

1 Innledning: Behovet for en konsistent og omforent beskrivelse av skogdynamikk

Rune Halvorsen og Olav Skarpaas

1.1 Bakgrunn

God kunnskap om naturvariasjonen fra forstlig drevet skog til naturskog/urskog er en forutsetning for god forvaltning av skog (verdisetting for skogbruksformål, verneformål etc.).

Definisjoner og avgrensningskriterier for begreper som 'naturskog', 'urskog' og 'gammelskog' har vært gjenstand for utallige diskusjoner gjennom mange tiår (Rolstad et al. 2002), og det er fortsatt delte oppfatninger om disse. NiN versjon 2 opererer f.eks. med et relativt snevert definert naturskogsbegrep; «skogsmark med trebestand framkommet ved naturlig foryngelse av stedegent genmateriale, der menneskelig påvirkning har funnet sted i så liten utstrekning, for så lang tid tilbake, eller er utført på en slik måte, at skogsmarkssystemets naturlige struktur, sammensetning, og økologiske prosesser dominerer» (Halvorsen et al. 2019b). Operasjonaliseringen av denne definisjonen gjør at en del fleraldret, flersjiktet, naturlig forynget skog med betydelige mengder død ved blir plassert i samme kategori som ensjiktet, ensaldret tett plantet skog i hogst-klasse 4 eller 5. Dersom Landsskogtakseringens data legges til grunn, blir under 2 % av produktivt skogareal i Norge kategorisert som 'naturskog' etter en operasjonalisering av NiN-definisjonen. Det er derfor grunn til å anta at det er stor variasjon i artsmangfoldet i 'normalskog' i gjeldende NiN-versjon (2.3).

Dette illustrerer behovet for å sammenstille tilgjengelig kunnskap om variasjon relatert til temaet skogdynamikk, og å omsette omforent kunnskap i en bedre operasjonalisert beskrivelse av denne variasjonen i neste NiN-versjon.

1.2 Skillet mellom normalskog og naturskog i NiN versjon 2

I NiN versjon 2.3 (gjeldende NiN-versjon) er hovedgrepet for å beskrive skogdynamikk, å fordele skogarealet på 'naturskog' og 'normalskog', som er henholdsvis trinn 1 og trinn 0 av den binære 'tilstandsvariabelen' naturskogsdynamikk (7SD) (Halvorsen et al. 2019b, s. 512; Vedlegg 1). Merk her at begrepet 'tilstandsvariasjon' i tidligere NiN-versjoner (jf. Halvorsen et al. 2019a) ikke vil bli videreført i NiN 3. Innholdet i denne heterogene kategorien vil i stedet bli fordelt på flere kilder til naturvariasjon, først og fremst 'kortidsvariasjon'. Trinn 1 (naturskog) er definert på grunnlag av et kriteriesett som benytter variablene hogst-stubbeandel (7SB–HS), tresjiktstruktur (9TS) og tetthet av stående (4DG) og liggende død ved (4DL) og store trær (4TS). Kriteriesettet tar utgangspunkt i generelle økologiske vurderinger og benytter data fra Landsskogtakseringen som grunnlag for å fastsette grenseverdier for 'naturskogs nærhet', det vil si for å sette kriterier som skog må oppfylle for å karakteriseres som

naturskog. Kriteriene er imidlertid ikke basert på analyser av samvariasjon mellom de ulike nevnte tresjiktsegenskapene (og eventuelle andre egenskaper), eller analyser av samvariasjon mellom disse egenskapene og forekomsten av rødlistearter (eller andre deler av arts-sammensetningen). Landsskogtakseringens data forteller heller ikke hvilke grenseverdier som bør velges.

1.3 Premissene som typesystemene i NiN versjon 3 bygger på

Hvilke muligheter gir NiN 3 for en bedre kunnskapsbasert beskrivelse av variasjonen i skog langs gradienten fra 'normalskog' til 'naturskog'? Et godt svar på dette spørsmålet forutsetter klargjøring av premissene som NiN 3 skal bygge på. For NiN versjon 2 er disse beskrevet i 'systemkjernedokumentet' (Halvorsen et al. 2019). NiN vitenskapelige råd har imidlertid vedtatt at noen av disse skal endres fra og med NiN 3.0. Vi vil derfor starte med å klargjøre hovedpremissene for systematisering av variasjonen i skog i NiN 3.0, slik de foreligger ved tidspunktet for ferdigstilling av rapporten fra skogdynamikkprosjektet (Halvorsen, utkast til systemkjernedokument for NiN 3).

NiN skal være et etterprøvbart, sektornøytralt system for å beskrive naturvariasjon i Norge. Det skal være fullstendig, i betydningen at det skal inneholde de variablene som trengs for å kunne registrere alle observerbare egenskaper som det er uttrykt behov for å kunne beskrive, på en konsistent måte (se neste avsnitt om variabelsystemet). Videre skal NiN inneholde strengt kriteriebaserte typesystemer som systematiserer utvalgte deler av naturvariasjonen på grunnlag av prinsipper rotfestet i økologisk teori og danner grunnlag for praktisk naturkartlegging. Typesystemet for mark- og bunnsystemer på natursystemnivået systematiserer variasjonen langs lokale komplekse miljøvariabler (LKM) og den variasjonen i artssammensetning (arters forekomst og mengde) av planter, sopp og dyr som lever på og i marka som denne miljøvariasjonen gir opphav til. Med miljøvariasjon menes «variasjon i egenskaper som i større eller mindre grad omgir og/eller på annen måte påvirker organismenes forekomst og mengde; inkluderer (komplekse) miljøgradienter og (komplekse)

miljøfaktorer og egenskaper som verken viser klart gradvis eller klart klassesdelt variasjonsmønster». Med 'kompleks miljø-variabel' mener vi en variabel som består av flere enkeltmiljøvariabler som samvarierer i mer eller mindre sterk grad. Grunnen til at NiN legger så sterk vekt på komplekse variabler, er at organismene ikke responderer på enkeltmiljøvariabler, men på det totale miljøet som omgir dem. Dette er et nøkkelpunkt i det såkalte "gradientanalyseperspektivet" (Halvorsen 2012), som ligger til grunn for NiN (Halvorsen et al. 2020). Komplekse miljøvariabler, såvel LKM som er grunnlaget for typeinndeling av natur-systemer som komplekse korttidsmiljøvariabler (KKM) og regionale komplekse miljøvariabler (RKM), benyttes i NiN 3 for å uttrykke miljøvariasjon som gir opphav til variasjon i artssammensetning – på ulike skalaer i rom og tid. LKM uttrykker variasjon på relativt fin romlig skala (og som har en virkning som vedvarer over relativt lang tid). Typiske eksempler på dette er variabler som uttrykker jordkjemiske egenskaper og jordfuktighet. Med "relativt fin romlig skala" menes at det er observerbar variasjon over avstander under 1 km (ofte også under 100 m); med "relativt lang tid" menes en full tregenerasjon, dvs. 100(–200) år (se s. 103 for ytterligere forklaring). KKM adresserer variasjon på kortere tidsskalaer, RKM adresserer variasjon på grovere romlige skalaer.

At typesystemet skal være etterprøvbart og strengt kriteriebasert betyr ikke at det er "objektivt" eller "riktig", men at det finnes en kriteriebasert metode for å utlede typesystemet fra et sett av premisser, gitt at den kunnskapen som trengs for å vurdere kriteriene finnes. Den kriteriebaserte metoden innebærer blant annet at en LKM må forklare *betydelig* variasjon, det vil si utskifting av minst 50 % eller 75 % av arts-sammensetningen (avhengig av situasjonen), målt på en standardisert måte (Halvorsen et al. 2019), for å kunne gi opphav til en egen hovedtype. Videre må det være minst 25 % utskifting av artssammensetningen mellom typiske utforminger av to naturtypekandidater innenfor samme hovedtype for at de skal erkjennes som egne grunntyper.

Premissene som typesystemet for mark- og bunnsystemer i NiN 2 (og NiN 3) hviler på, kan oppsummeres i tre punkter: (i) valget av marksystemer som dominerende økosystemkomponent; (ii) valget av lokal kompleks miljøvariasjon, definert med et 100(–200) års

tidsperspektiv i terrestre marksystemer, som karakteriserende kilde til variasjon; og (iii) valget av middels grov romlig skala (1–)10–100(–1000) m som den skalaen som hovedsakelig adresseres. Disse premissene er resultatet av bevisste valg.

Valget av marksystemer (og bare marksystemer) som tema for typeinndeling av økosystemer (natursystemer) i NiN er resultat av en erkjennelse av at mange økosystemer, skog-økosystemet i særdeleshet, består av ulike “deløkosystemer” (økokomponenter) med forskjellig artssammensetning, som resultat av grunnleggende forskjellige livsmiljøer med egne sett av komplekse miljøvariabler, annen dynamikk og variasjon på andre skalaer i rom og tid. Økosystemkomponenter av epifytter responderer på egenskaper ved barksubstratet og mikroklimaet over bakken, mens dødved-komponenten responderer på vedegenskaper som treslag, nedbrytningsgrad og om veden er tørr eller fuktig. En annen økologisk hovedforskjell mellom disse økosystemkomponentene og marka er at mens marka under naturlige forhold kan ha stor grad av stabilitet i miljøforhold og artssammensetning gjennom århundrer, har de andre økosystemkomponentene en levetid på en tregenerasjon eller kortere. En hovedbegrunnelse for de valgene som ligger implisitt i NiNs prinsipper for typeinndeling av natursystemer, valget av mark- og bunnsystemer i særdeleshet, er at det ikke er mulig å fange opp all denne variasjonen i ett typesystem uten at det blir så komplisert at det vil være ubrukelig for ethvert praktisk formål. Skulle markegenskaper, egenskaper ved levende og død ved kombineres til et typesystem som fanger opp variasjonen i artssammensetning innenfor hele skog-økosystemet, ville dette typesystemet måtte inneholde mange ganger så mange typer som dagens NiN-system og det måtte inkludere variasjon på mye finere romlig skala og tidsskala. Marksystemene er nøkkelkomponenten i skog-økosystemet, med grunnleggende egenskaper som varierer på middels grove skalaer i rom og tid, tallfestet ovenfor.

Valget av marksystemet som tema for typeinndeling innebærer at miljøegenskapene og organismene som er knyttet til marka (det vil si karplanter inkludert trær, moser, lav, sopp, insekter og andre dyr som responderer på variasjon i miljøforholdene på og i marka) fanges opp, mens variasjonen i øvrige komponenter i

skogøkosystemet ikke fanges opp. Dette innebærer f.eks. at større, bevegelige dyr (fugl, pattedyr) ikke kommer i betraktning fordi de bruker større områder og derfor ikke direkte responderer på komplekse miljøvariabler på den skalaen inndelingen av mark- og bunnsystemer adresserer. Et unntak er reirplasser for fugl som kan knyttes direkte til spesielle miljøforhold. Mens insekter og andre jord- og marklevende dyr skal tas hensyn til, vil mikroorganismer og andre organismer som bare kan identifiseres ved genetiske metoder (*‘environmental meta-barcoding’*; f.eks. Taberlet et al. 2012) ikke bli tatt i betraktning i NiN 3. Begrunnelsen for dette er at kunnskapsgrunnlaget foreløpig er for spinkelt og ujevnt. Denne beslutningen vil imidlertid bli revurdert løpende i tråd med utviklingen innenfor dette fagfeltet.

Valgene av mark- og bunntypesystemer som tema for typeinndeling i NiN er tilpasset et av formålene med systemet, som er at NiN-typesystemet, i likhet med tidligere vegetasjonstypesystemer, skal fange opp hovedtrekkene i miljøvariasjon og artssammensetning på en romlig skala som er relevant for praktisk arealforvaltning og som er stabile på en tidsskala som gjør at typetilordningen, gitt at systemet ikke utsettes for stor ytre påvirkninger, er rimelig stabilt. Valget av én tregenerasjon, 100(–200) år, som nedre ramme for variasjon som skal hensyntas i typeinndelingen av landsystemer, er tatt på grunnlag av en vurdering av lengden på suksesjoner mot skogsmark i naturlig og menneskebetinget forstyrrelses- eller inngrepsutsatte systemer [i limniske og marine systemer, der alle prosesser går mye raskere, er rammen satt til (20–)25 år av samme grunn]. Valget av tidsskala for grensa mellom lokal variasjon og korttidsvariasjon er, som alle grenser trukket i en kontinuerlig variasjon, ikke uproblematisk. Mens trær kan gå fra spire til sterkt nedbrutt trevirke i løpet av mindre enn 100 år i flommarkskog og en del høyproduktive lauvskoger, kan enkelttrær i eikeskoger og furuskoger ha en livsløpslengde som overstiger 1000 år (Niemelä et al. 2002).

Valget av mark- og bunnsystemer som grunnlag for typesystemet i NiN innebærer ingen nedvurdering av de andre komponentenes betydning for artsmangfold eller økosystemfunksjon, og er ikke til hinder for kartlegging av dem. Som det framgår av neste avsnitt om variabelsystemets rolle i NiN 3, har variabelsystemet (minst) like høy prioritet i arbeidet med

NiN som typesystemet. Variabelsystemet skal inneholde alle variabler som er nødvendig for å kunne beskrive observerbare egenskaper ved enhver økosystemkomponent, og er tilrettelagt for praktisk kartlegging (egenskapskartlegging) uavhengig av og parallelt med typesystemet. Konsentrasjoner av død ved eller hule lauvtrær kan kartlegges istedenfor grunntyper av skogsmark dersom kartleggingsformålet tilsier det.

En viktig premiss for typeinndeling av natursystemer, som vil bli endret fra NiN 2 til NiN 3, er vektleggingen av ulike artsgrupper ved typeinndelingen. I NiN 2 er grunnregelen at ulike artsgrupper skal gis ulik vekt ved beregning av omfanget av variasjon i artssammensetning langs en kompleks miljøvariabel. For skogsmark er i praksis to artsgrupper relevante; karplanter/moser/lav og storsopp (basert på fruktlegemeobservasjoner). Disse vektlegges 2:1 (i prinsippet kan også en liten vekt, 10 %, gis til insekter etc., men dette har ikke hatt noen praktisk konsekvens på grunn av kunnskapsmangel). I NiN 3 skal dette endres slik at den av de to (tre) artsgruppene som gir opphav til størst variasjon i artssammensetning langs en kompleks miljøvariabel skal bestemme hvor mange såkalte hovedtypetilpassete klasser eller trinn variabelen skal deles inn i, i en gitt hovedtype, og dermed hvor mange grunntyper som skal skilles ut for miljøvariabelen. Videre er regelen at den regionen i Norge hvor variasjonen langs en miljøvariabel er størst, skal legges til grunn.

Den samme kriteriebaserte metoden for å konstruere et typesystem kan brukes til å konstruere typesystemer basert på andre forutsetninger. Resultatet ville blitt andre typesystemer, som ville vært like "riktige" som typesystemet som er implementert i NiN. Valgene som er gjort, og som stort sett har ligget fast siden NiN versjon 1, er resultatet av kompromisser mellom mange ulike hensyn.

Valgene som ligger til grunn for natursystemtypesystemene i NiN 3 er ikke uproblematisk, men har to viktige konsekvenser: (1) En kartlegging av natursystemtyper etter NiN viser den grunnleggende økologiske variasjonen i et landskap, som ligger fast over en lengre periode. *Typekartlegging* etter NiN vil derfor ha en tilsvarende lang holdbarhet. (2) Typesystemets kompleksitet blir håndterlig. Gjeldende versjon 2.3 av typesystemet for natursystemer, og som bare inkluderer variasjon relatert til *lokale*

komplekse miljøvariabler og altså verken tar hensyn til regional variasjon eller kortidsvariasjon, inneholder 8 hovedtypegrupper, 116 hovedtyper og 926 grunntyper. Skulle også de andre kildene til miljøvariasjon (KKM og RKM) og variasjonen i andre økosystemkomponenter vært inkludert, med samme kriterier for hvor stor variasjon hver grunntype skulle omfatte, ville antallet typer måtte mangedobles og sannsynligvis langt overskride 10 000. Et slikt typesystem ville vært ubrukelig for ethvert praktisk formål.

Et sentralt spørsmål for typeinndelingen i NiN 3 er dermed om, og i hvor stor grad, artssammensetningen i og nær marka i skog gjenspeiler endringer i strukturegenskaper som følge av, f.eks., én gangs flatehogst, gjentatt flatehogst, markberedning, treslagsskifte og gjødsling, etter ca. 100 år.

1.4 Variabelsystemets rolle i NiN 3

Et typesystem som er basert på et så begrenset utvalg av naturvariasjonen (LKM og artssammensetningen som reflekterer LKM) som natursystem-typeinndelingen i NiN, vil aldri kunne fylle alle behov for kartfestet naturinformasjon. Av den grunn er variabelsystemet, 'beskrivelsessystemet' i NiN 2, (minst) like viktig som typesystemet. I NiN 3 vil variabelsystemet få en enda mer sentral rolle ettersom det skal være fullstendig i den forstand at det skal inneholde alle basistrinn- og basisklassedelte LKM (gradienter deles i basistrinn; kategoriene som en miljøfaktor består av, betegnes basisklasser), også de som benyttes til typeinndeling, som selvstendige variabler. Det gir brukerne av systemet betydelig økt fleksibilitet fordi det åpner for direkte kartlegging av egenskaper på grunnlag av klasse- og trinndelte variabler som et alternativ, ikke bare som et supplement, til typekartlegging (egenskapskartlegging, jf. Bryn et al. 2020).

Det økte fokuset på variabelsystemet åpner for nye muligheter, men dersom disse skal resultere i bedre naturkartinformasjon stilles også større krav til kunnskapsgrunnlaget som ligger til grunn for å definere dem, og større stringens i implementeringen. Skogdynamikkprosjektets ambisjon er å utvikle et sett av variabler som gjør det mulig å beskrive den observerbare variasjonen i skogøkogsystemenes egenskaper,

korttidsvariasjonen inkludert, som fanger opp variasjonen i de miljøforholdene som er viktige for artssammensetningen også innenfor de andre økosystemkomponentene. NiN versjon 3 åpner for to parallelle måter å gjøre dette: (i) ved å definere komplekse miljøvariabler (for korttidsvariasjon, lokal miljøvariasjon eller regional miljøvariasjon) som tilrettelegges for klasse- eller trinninndeling på grunnlag av kunnskap om variasjonen i artssammensetning i en relevant artsgruppe; og (ii) ved å inkludere enkle miljøvariabler og variabler som uttrykker andre kilder til variasjon som det knytter seg interesse til, f.eks. forekomst og/eller mengde av dødvedenheter med ulike egenskaper.

NiN skal imidlertid ikke bare kunne brukes til å beskrive naturvariasjon som gir seg utslag i artssammensetningen, men også annen observerbar naturvariasjon som det av ulike grunner er behov for å kunne beskrive, f.eks. forekomst av menneskebetingete objekter som hensatte bilvrak, som påvirker et områdes egnethet for ulike typer bruk. Variabler som "bare" beskriver skogens fysiske struktur uten å kunne kobles til variasjon i artssammensetning, har derfor også en plass i NiN dersom de fyller et brukerbehov.

1.5 Utfordringer med beskrivelse av skogdynamikk i NiN 3

Tre helt sentrale spørsmål når det nå utarbeides en ny versjon 3.0 av NiN, er: (1) Lar variasjonen fra forstlig drevet 'normalskog' til 'naturskog' som er upåvirket av hogst ('urskog', jf. Rolstad et al. 2002) seg fange i en enkelt (kompleks) variabel, eller trengs flere (komplekse) variabler for å beskrive denne variasjonen? (2) Hvilke egenskaper varierer mellom skog som er mer eller mindre påvirket av tidligere hogst? (3) Kan hogst og/eller andre menneskepåvirkninger føre til så stor og så langvarig endring i artssammensetning på og i skogsmarka at det er grunnlag for å definere en eller flere hovedtyper for skog som har vært gjenstand for hogst, for spesielle hogstformer, eller andre typer påvirkninger?

Spørsmålet om hvordan hogstpåvirket og annen skog med preg av menneskers aktiviteter skal typeinndeles, må avgjøres på grunnlag av kriteriene for *lite endret* (naturnært) *natursystem*,

klart (moderat) *endret natursystem* og *sterkt endret natursystem* (Boks 1.1).

Begrepene *lite*, *klart* og *sterkt endret* (naturnært, moderat endret og sterkt endret i NiN 2) gir bare mening når de settes inn i en sammenheng. For eksempel skal 'klart endret' forstås som «helhetlig økosystem med artssammensetning som kombinerer vesentlig preg av menneskepåvirkning med betydelig variasjon langs naturgitte lokale miljøgradienter» (Halvorsen, R. utkast til systemkjernedokument for NiN 3). Kravet til vesentlig preg av menneskepåvirkning innebærer minst 50 % endring i artssammensetningen av planter og sopp knyttet til marka (eventuelt stasjonære smådyr i den grad vi har kunnskap om dem og de responderer på de samme lokale komplekse miljøvariablene) mellom typiske utforminger av økosystemet. Klart endrete og sterkt endrete systemer skiller seg definisjonsmessig på to hovedpunkter; (i) ved at variasjonen i artssammensetning i klart endrete systemer (i motsetning til i sterkt endrete systemer) har betydelig variasjon langs naturgitte lokale komplekse miljøgradienter; og (ii) graden av helhetlig økosystemfunksjon. Punkt (ii) er vanskeligere å evaluere, mens punkt (i) innebærer at klart endrete systemer fortsatt skal ha så sterkt preg av naturgitt miljøvariasjon at lokale komplekse miljøvariabler som uttrykker naturgitt variasjon, som for eksempel kalkinnhold og uttørkingsfare, skal gi opphav til grunntyper. I sterkt endrete systemer er preget av menneskepåvirkning så sterkt at naturgitt miljøvariasjon overstyres av menneskepåvirkning i en grad som gjør at det ikke er grunnlag for inndeling i grunntyper på grunnlag av naturgitt miljøvariasjon.

Menneskepåvirkning, f.eks. i form av hogst, kan sette et lite og kortvarig (forsiktig plukkhogst) eller et sterkt og langvarig avtrykk på skog-økosystemets egenskaper. Det kan derfor ved første øyekast være vanskelig å forstå hvordan denne gradienten i intensitet skal behandles, ikke minst hvordan slik variasjon skal fordeles på lokal miljøvariasjon og korttidsmiljøvariasjon. Det finnes ingen skarp grense her, men håndteringen av hevd i jordbruksmark i NiN 2 kan gi en viss pekepinn. Der skilles mellom hevd, «regelmessig menneskebetinget aktivitet som opprettholder spesifikke, hevdbetingete naturtyper gjennom forstyrrelse, eventuelt i kombinasjon med tiltak for å fremme landbruksproduksjon; aktiviteter og påvirkninger som inkluderes i hevdbegrepet er

slått, beiting og husdyrtråkk, brenning, jordbearbeiding, rydding, sprøyting, gjødsling, høsting av tresjiktet, såing og vanning» og 'bruk'. Mens 'hevdivintensitet' er en LKM som uttrykker det grunnleggende preget et areal har av de aktivitetene som nevnes i definisjonen, dvs. resultatet av aktivitet over lang tid (typisk mange tiår eller hundreår, eller svært drastiske forstyrrelser som pløying), er 'bruk' en KKM som uttrykker intensiteten i denne aktiviteten omkring observasjonstidspunktet. Mens variasjon i grunnleggende hevd legges til grunn for

typeinndelingen, brukes variabler til å beskrive aktuell bruk. Tilsvarende skal menneskebetingete påvirkninger i skog bare fanges opp i typesystemet når de har tilstrekkelig langvarig og gjennomgripende effekt på miljø og artsammensetning til at definisjonene av klart og sterkt endret system er oppfylt. All øvrig variasjon som er relatert til menneskepåvirkning skal kunne beskrives av korttidsvariabler i variabelsystemet. Selv om både hevd og gjentatt hogst representerer langvarig menneskebetingete forstyrrelse og derfor i prinsippet skal behandles

Boks 1.1. Kategorier av natursystemer med ulik grad av menneskelig påvirkning

Definisjoner i NiN 2

Naturlig system: økosystem der dominerende økosystemkomponent mangler, eller bare har svakt preg av, menneskebetingete forstyrrelse, men som ikke er betingete av menneskebetingete forstyrrelse; økosystemfunksjon (hvilke økologiske strukturerende prosesser som er viktige), økosystemstruktur (inkludert hvilke basale lokale komplekse miljøvariabler som bestemmer variasjonen i artssammensetning), og økosystemtjenester er ikke vesentlig endret som resultat av menneskebetingete forstyrrelse.

Semi-naturlig system: økosystem som forutsetter, og i så sterk grad er preget av, menneskebetingete forstyrrelse at økosystemfunksjon, økosystemstruktur og økosystemtjenester endres vesentlig, men uten at systemet blir gjennomgripende endret og uten at det slutter å være et helhetlig system.

Sterkt endret system: økosystem preget av høy menneskebetingete forstyrrelsesintensitet, oftest formet (skapt) av naturinngrep som har endret systemets struktur og/eller andre egenskaper så sterkt at resultatet blir økosystemer som ikke er helhetlige; næringskjede, diasporbank og biotiske relasjoner som mykorrhiza etc. mangler oftest.

[Predisering i AR1, s. 93: «Det er viktig å poengtere at det meste av det som etter definisjonen er 'naturlige systemer' i større eller mindre grad er preget av svak eller historisk menneskebetingete forstyrrelse (se f.eks. Bele & Norderhaug 2013).»]

Definisjoner i NiN 3

I NiN 3 blir det noen endringer og prediseringer i navnsetting og beskrivelser, men innholdet i de tre kategoriene er vesentlig det samme som i NiN 2:

Lite endret system: helhetlig økosystem med artssammensetning uten betydelig variasjon langs menneskebetingete lokale miljøvariabler

Klart endret system: helhetlig økosystem med artssammensetning som kombinerer vesentlig preg av menneskepåvirkning med betydelig variasjon langs naturgitte lokale miljøgradienter

Sterkt endret system: ikke-helhetlig økosystem med vesentlig preg av menneskepåvirkning, uten betydelig variasjon i artssammensetning langs naturgitte lokale miljøgradienter

[Definisjon av helhetlig økosystem: et økosystem er helhetlig når det har fullstendig næringskjede, diasporbank og/eller biotiske relasjoner som mykorrhiza, nedbrytere etc.]

på samme måte i NiN, er det i praksis en viktig forskjell: mens hevd har pågått i mange hundre, noen steder over tusen år, har den intensive måten skogbruk drives mange steder i dag en historie som går mindre enn 100 år tilbake i tid. Vi vil derfor presisere at det knytter seg svært stor usikkerhet til de langsiktige effektene av nye former for menneskepåvirkning, inkludert gjentatt flatehogst, og til konklusjonene om hvordan slik påvirkning foreslås beskrevet i NiN 3 med variabler og typer.

1.6 Begrepene skog, skogsmark og tresatt areal i NiN og denne rapporten

Mange ulike begreper benyttes om økosystemer som preges av trær, og for de fleste av disse finnes et utall ulike definisjoner (Halvorsen et al. 2019a). I NiN, og i denne rapporten, har begrepene 'skogsmark' og 'tresatt areal' helt spesifikke betydninger. Med 'skogsmark' menes «lite endret mark sterkt preget av langvarig innflytelse fra trær og som ved et gitt tidspunkt er tresatt eller som i nær fortid har vært og i nær framtid forventes igjen å være tresatt». Det innebærer at ei brannflate eller ei hogstflate fortsatt er skogsmark dersom det er grunn til å anta at den vil bli tresatt i nær framtid, og fjerning av tresjiktet ikke har medført så stor menneskepåvirkning at arealet må karakteriseres som klart endret mark. Med 'tresatt areal' menes «sammenhengende område med trær, der arealandelen innenfor kroneperiferien er større enn 10 % (motsatsen til tresatt areal er åpent areal)». En skogsmark kan mangle trær, mens et tresatt areal må ha trær som står med en viss tetthet (for definisjon av tre i NiN, se Halvorsen et al. 2019a). Kravet til tretetthet i definisjonen av 'tresatt areal' er det samme som i Landsskogtakseringens skogdefinisjon (Viken 2021). I NiN er ikke begrepet 'skog' koblet til noen spesifikk definisjon, men blir brukt som et generelt begrep for arealer preget av trær. 'Skog' kan derfor omfatte arealer som verken er skogsmark eller tresatt, som f.eks. seine gjengroingsstadier av semi-naturlige enger og andre klart endrete tresatte arealer. Skogsbegrepet brukes også om klart endrete arealer som nylig er avvirket, og som verken er skogsmark eller tresatt etter definisjonene.

1.7 Formål

Hovedmålet med prosjektet er å legge et grunnlag for å vurdere om, og eventuelt, hvordan gradienten (eller gradientene) fra forstlig drevet skog til naturskog skal trinndes, basert på et omforent kunnskapsgrunnlag. Arbeidet med denne problemstillingen og parallell utvikling av NiN-systemet mot versjon 3 har gjort det klart at det i tillegg er behov for en vurdering av endringer i typeinndelingen av skogsmark. Eventuelle forslag til endringer skal implementeres i versjon 3.0 av NiN og operasjonaliseres for praktisk kartlegging i oppdaterte versjoner av veiledere for kartlegging basert på NiN.

Hensikten med skogdynamikkprosjektet er å finne fram til parsimoniske løsninger – i to betydninger. For det første, at alle endringer som foreslås (fra NiN 2 til NiN 3), må være godt begrunnet; brukershensyn tilsier at systemet må være så stabilt som mulig, det vil si færrest mulig endringer. Dette er derfor nedfelt som et eget typeinndelingsprinsipp i NiN 3. For det andre, er det et mål i seg sjøl at løsningene som velges er så enkle som mulig. Det innebærer at konsekvensene av å inkludere i systemet ny kunnskap om sammenhenger mellom skogstruktur og artssammensetning må avveies mot muligheten for å operasjonalisere (tallfeste) relevante egenskaper og den ulempen eller gevinsten som økt kompleksitet eller forenkling vil medføre.

1.7.1 Delmål

- Systematisere tilgjengelig informasjon om samvariasjonen mellom egenskaper som karakteriserer tresjiktet, fra skog sterkt preget av forstlig drift (plantasjepreget 'normalskog' i NiN 2.3) til skogsmark i naturtilstanden ('naturskog'); herunder ta rede på om variasjonen bør beskrives som en eller flere komplekse gradienter.
- Systematisere samvariasjon mellom gradienten(e) i (a) og artssammensetningen.
- Utvikle en bedre, kriteriebasert trinndeling av gradienten eller gradientene relatert til skogbestandsdynamikk basert på (a) og (b), og legge til rette for implementering i neste versjon av NiN.
- Navnsetting av trinndelingen i (c) med størst mulig presisjon, med sikte på bredest mulig

konsensus om hvordan variasjonen i skog skal beskrives.

I denne rapporten presenterer vi resultater fra prosjektet, som til sammen svarer på prosjektets delmål og hovedmål: i kapittel 2 presenteres en sammenstilling av eksisterende litteratur innenfor temaet naturskog og skogstruktur (delmål a), mens kapittel 3 tar for seg litteratur om sammenhenger mellom artssammensetning og skogstruktur (delmål b). De to neste kapitlene presenterer detaljerte analyser for å undersøke de samme problemstillingene i utvalgte datasett

1.8 Referanser

- Bele, B. & Norderhaug, A. 2013. Traditional land use of the boreal forest landscape - examples from Lierne, Nord-Trøndelag County. Norsk geografisk tidsskrift - Norwegian Journal of Geography, 67: 12-23.
- Bryn, A., Bekkby, T., Dervo, B., Dolan, M. & Halvorsen, R. 2020. Hovedveileder for kartlegging av terrestrisk, limnisk og marin naturvariasjon etter NiN, utgave 1. Natur i Norge (NiN) Kartleggingsveil. 1: 1-103.
- Halvorsen, R. 2012. A gradient analytic perspective on distribution modelling. Sommerfeltia 35: 1–165.
- Halvorsen, R. upubl. manuskript.
- Halvorsen, R., Bryn, A., Bratli, A., Erikstad, L., Simensen, T., Lieungh, E. 2020. Towards a systematics of ecodiversity: The EcoSyst framework. Global Ecology and Biogeography. 00: 1-20.
- Halvorsen, R., Bryn, A. & Erikstad, L. 2019a [2016]. NiN systemkjerne – teori, prinsipper og inndelingskriterier. Versjon 2.2. Natur i Norge (NiN) Systemdokumentasjon 1 (version 2.2.0): 1-291.
- Halvorsen, R., medarbeidere & samarbeidspartnere 2019b [2016]. NiN – typeinndeling og beskrivelsessystem for natursystemnivået. Natur i Norge (NiN) Systemdokumentasjon 3 (Versjon 2.1.0): 1-525.
- Niemelä, T., Wallenius, T. & Kotiranta, H. 2002. The kelo tree, a vanishing substrate of specified wood-inhabiting fungi. Polish Botanical Journal 47: 91-101.
- Rolstad, J., Framstad, E., Gundersen, V. & Storaunet, K.O. 2002. Naturskog i Norge. Definisjoner, økologi og bruk i norsk skog- og miljøforvaltning. Aktuelt fra Skogforskningen 2002. 1: 1-53.
- Taberlet, P., Coissac, E., Pompanon, F., Brochmann, C. & Willerslev, E. 2012. Towards next-generation biodiversity assessment using DNA metabarcoding. Molecular Ecology 21: 2045-2050.
- Viken, K.O. 2021. Landsskogtakseringens feltinstruks 2021. NIBIO Bok 7(5). 245 s.

fra Norge: data om skogstruktur fra landsskogtakseringen (kapittel 4) og data om sammenhenger mellom skogstruktur og artssammensetning fra forskningsprosjektet 'Miljøregistreringer i Skog' (kapittel 5). Resultater fra litteraturgjennomgangene og analysene ble brukt som grunnlag for å vurdere endringer i beskrivelsessystemet og typesystemet i NiN (kapittel 6), basert på alternative beskrivelser av variabler/gradienter og trinndelinger (delmål c) med tilhørende navnsetting (delmål d).

2 Naturskogsdynamikk, skogstruktur og død ved

Ken Olaf Storaunet og Olav Skarpaas

2.1 Innledning

Skogbruk har påvirket skogene i Norge i lang tid. En setter ofte et skille ved ca år 1500 da vannsaga ble introdusert i Norge. Denne la grunnlaget for en omsetning og utførsel av trelastprodukter som langt overskred aktiviteten i tidligere tider, og perioden 1520-1620 ble av Tveite (1964) kalt for 'Den store ekspansjonen'. Der beskriver han hvordan trelastnæringen og -eksporten til Europa utviklet seg til å bli en norsk hovednæring. I denne perioden ble trelasten i hovedsak utskipet fra trelastbyene langs kysten av Sør- og Østlandet. Etter hvert ble også tømmerfløtinga satt i system slik at man nådde større deler av skogarealene. Med 'sagbruksprivilegiene' i 1688 ble antall eksportsager sterkt redusert da det var en bekymring over skogens tilbakegang eller "skogens ruin" (Fryjordet 1992). Trolig var det de aktuelle salgsdimensjonene av tømmeret det etter hvert ble mangel på. Med det stadig økende folketallet gjennom 1700- og 1800-tallet ble hogstpåvirkningen stadig mer omfattende. Dette kan illustreres ved hvordan kravet til dimensjoner for sagtømmer endret seg. På 1600-tallet var minstemålet ofte 17 tommer (45 cm) under bark, ved 4 meters høyde, mens tilsvarende tidlig på 1700-tallet var 15 tommer (40 cm). Et hundreår senere var dimensjonskravet ofte 12 tommer (31 cm), mens det mot slutten av 1800-tallet mange steder hadde gått ned til 8 tommers topp (21 cm) (Tveite 1964). Fra 1870-årene ble en rekke treforedlingsbedrifter etablert i Norge, og dermed ble også avsetning for de mindre dimensjonene mulig.

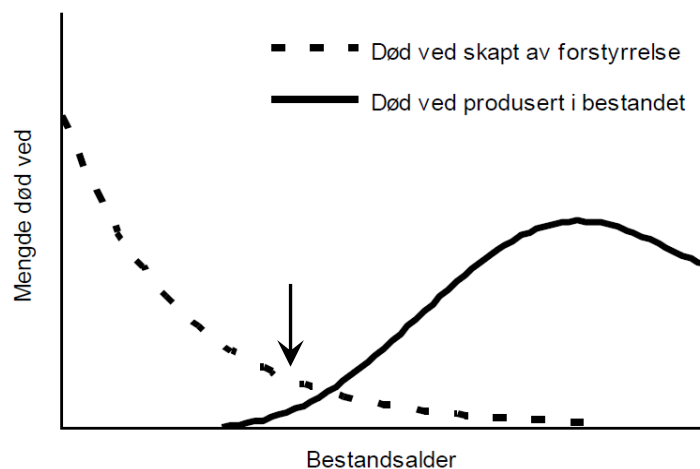
Dette førte til stadig mer uthogde og glisne skoger og til en voksende bekymring for skogens situasjon og om avvirkningen overskred tilveksten (Barth 1859, Krag 1891, Barth 1916). Denne bekymringen medførte en reaksjon der perioden gjennom store deler av 1800-tallet med kraftige dimensjonshogster ble avløst av en periode de første tiårene av 1900-tallet med plukkhogster og såkalte bestandsbevarende gjennomhogster (Opsahl 1945, Braaten & Opsahl 1953, Nygaard & Øyen 2020). Etter mye diskusjon mellom fremtredende fagfolk gjennom 1920- og 30-tallet ble det etter hvert enighet om at det var bestandsskogbruket det skulle satses på. Med skogvernloven i 1932 og rundskriv i 1936 ble skogoppsynet etablert, og det kom skogkulturavgift samt statstilskudd til kulturtiltak og planting (Braaten & Opsahl 1953, Fryjordet et al. 1962). På grunn av krigen var det først etter 1945 at skogkulturstatistikken viser en sterk økning i skogkulturtiltak og planting. Når hogstregimet endret seg etter krigen, har det bidratt til at kontrasten mellom den yngre kulturskogen og den eldre dimensjons- og plukkhogde skogen har blitt større. Det er dette motsetningsforholdet vi i dag står i når interessen for naturskogen er så stor. En beregning basert på Landsskogtakseringens data der bestandsalderen i prøveflatene benyttes som hovedkriterium for å estimere arealer med skog som er etablert før 1940, viser dermed til arealene som i stor grad skriver seg fra tiden før bestandsskogbruket ble etablert (Storaunet & Rolstad 2020). Det er flere grunner til at dette kan nyttes som et skilletidspunkt: 1) de formelle endringene som skjedde på 1930-tallet; 2)

skogkulturstatistikken viser en markant økning i skogkulturtiltak og planting umiddelbart etter krigen; og 3) bestandsaldersfordelingene i Landsskogtakseringens prøveflater viser en bimodal fordeling som har en bunn i aldersintervallet som starter ved dette tidspunktet (se Storaunet & Rolstad 2020: Figur 2, 3, 10, 11). I tillegg ble arealer som har registrert en eller annen form for tidligere behandling i prøveflatene fratrasket. Da kom de til at 30 % av produktivt skogareal kan betraktes som naturskog som skriver seg fra tiden før bestandsskogbruket. Andelen varierte mye mellom regioner og hovedbestandstreslag, med lavest andel på Østlandet og i den grandominerte skogen, samtidig som andelen generelt er lavere på bedre boniteter.

Rundt 1940 fantes det sannsynligvis stubber etter hogst omtrent overalt etter tidligere tiders dimensjons- og plukkhogster, slik at en med dagens naturskogsdefinisjon (både den generelle definisjonen i Rolstad et al. 2002, men også gjennom operasjonaliseringen i 7SD-N i NiN versjon 2.3) ville kommet til at det omtrent ikke var noe naturskog den gang. Det påpekes derfor at det er tiden som er gått siden krigen som gjør at vi i dag betrakter deler av denne skogen som naturskog (Storaunet & Rolstad 2020).

På hvilken måte skogbruk påvirker økosystemet er i prinsippet enkelt. Trærne hogges når de blir passe store eller gamle, dermed tar en vekk de trærne som etter hvert ville dødd og råtnet i skogen. Det blir altså færre store trær, gamle trær og død ved enn det ellers ville vært. Dette kan illustreres ved to enkle figurer som viser den generelle utviklingen av død ved i et naturskogsbestand (Figur 2.1) og aldersfordelingen i et teoretisk normalskogslandskap sammenlignet med naturskogslandskapet (Figur 2.2).

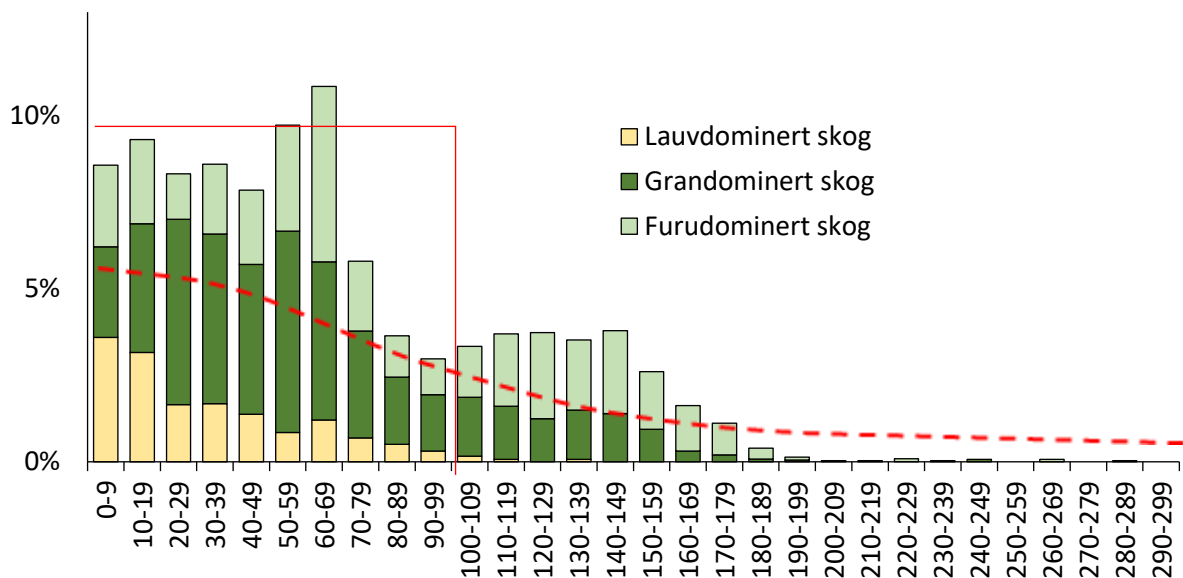
Figur 2.1. Generell utvikling over mengde dødt virke i skogbestand etter en forstyrrelse i form av skogbrann eller vindfelling (modifisert etter Sturtevant et al. 1997). Dersom skogen avvirknes ved pilens tidspunkt, vil mengden død ved være lav.



Flere oversiktsstudier de siste årene har vist at det hovedsakelig er tre typer naturlige forstyrrelser som "driver" det Fennoskandiske boreale skogøkosystemet: 1) ensaldret skogdynamikk, forårsaket av intensive skogbranner eller stormfelling der de aller fleste trærne dør ved forstyrrelsen, 2) kohort-dynamikk, der bare en andel av trærne dør, ofte etter mindre intensive skogbranner, 3) gruppe- eller enkelttre-dynamikk, der trærnes dødelighet skjer på betraktelig mindre skala (Kuuluvainen 2009, 2016, Kuuluvainen & Aakala 2011, Shorohova et al. 2009). Selv om vi har begrenset kunnskap om den arealmessige fordelingen av disse typene forstyrrelser i naturskogslandskapet under norske forhold, vil resultatet være en aldersfordeling som ligner på den stiplede røde linjen i Figur 2.2 (men avhengig av hvordan en måler alderen i en fleraldret skog).

Vi har valgt å fokusere på den boreale barskogen. Hovedgrunnen til dette er at det er for disse skogene det først og fremst finnes undersøkelser og data, samtidig som det er slike områder som i dag er mest påvirket av skogbruket. Andre viktige deler av skogarealene, som f.eks. bjørkeskogbeltet og områder dominert av varmekrevende lauvtrær er dermed ikke inkludert.

Med dette som bakgrunn har vi gått gjennom studier i vitenskapelige artikler for å beskrive skogstrukturen i naturskog i Fennoskandia, med hovedvekt på å kvantifisere omfanget av dødt virke.



Figur 2.2. Fordelingen av bestandsalder i Landsskogtakseringen 2016 for Østlandet (< 700 m o.h.), sammenlignet med et teoretisk normalskogslandskap med omløpstid på 100 år (rød firkant) og et eksempel på et naturskogs-landskap påvirket av gjentatte skogbranner, der det er tid siden siste forstyrrelse som danner grunnlag for aldersbestemmelsen (stiplet rød linje). (Fra Rolstad & Storaunet 2020.)

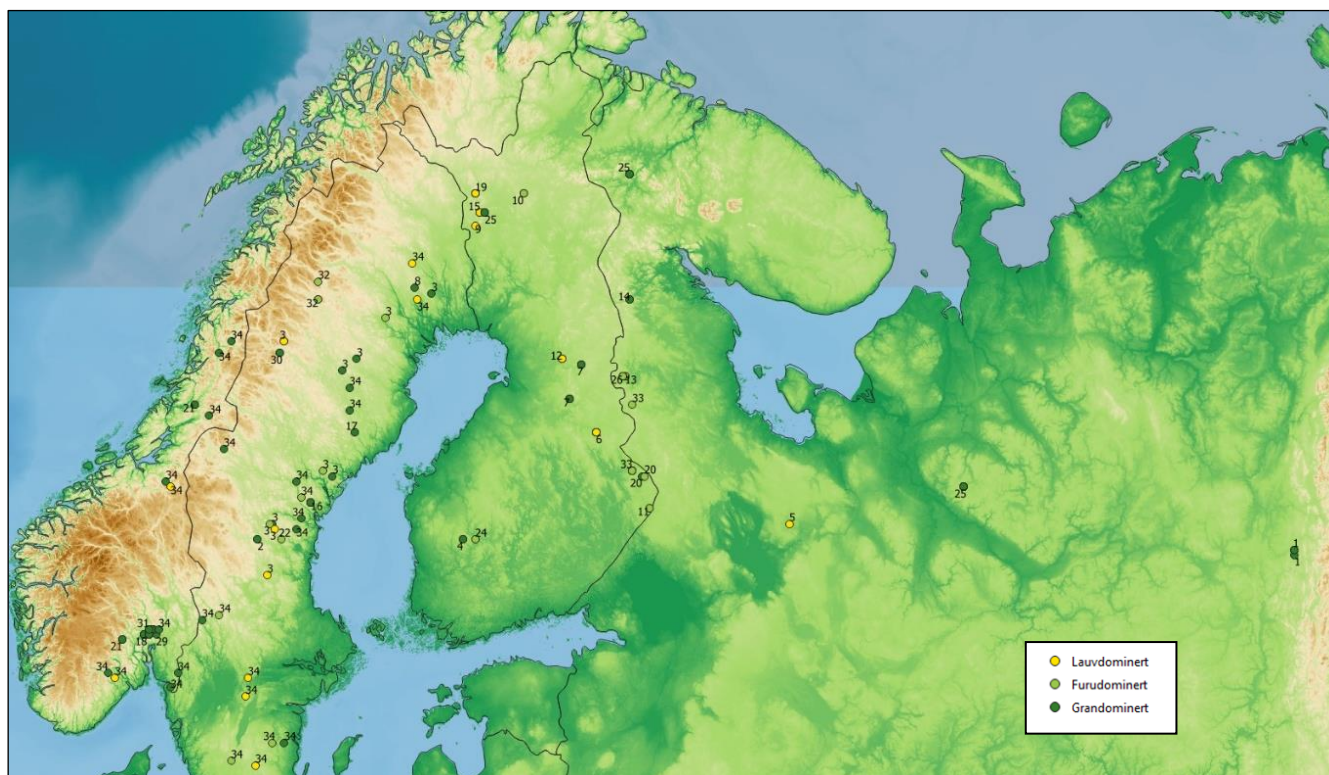
2.2 Materiale og metoder

Litteratursøket er gjort etter såkalt 'snowball'-metodikk: Det ble først identifisert noen kjente, relevante artikler som beskriver skogstruktur og dødvedmengde i naturskog i Fennoskandia (Siitonen 2001, Sippola et al. 2001, Rouvinen et al. 2002, Økland et al. 2003, Gibb et al. 2005, Fraver et al. 2008, Jönsson et al. 2009, Aakala 2010). Fra disse artiklene ble det gjort både bakover- og forover-søk i referansene, dvs. litteraturlista i artiklene ble gjennomgått, og artikler som senere har referert disse ble søkt etter gjennom Web-of-Science-databasen. Denne prosessen ble gjentatt etter hvert som nye studier/artikler ble valgt inn etter kriteriene nedenfor.

Som neste trinn, ble studier der tittel og/eller sammendrag var relevant valgt inn. Disse artiklene ble gjennomgått, og studier med kvantitativ informasjon om mengde død ved (type, dimensjon, nedbrytningsstadium), treslagssammensetning og mengde levende ved, produktivitet, skogens alder, og menneskelige påvirkning (i form av historisk hogstpåvirkning), og skogbrannhistorie (men ikke nødvendigvis alle disse) ble endelig valgt inn. Målet har således vært å sammenstille kvantitativ informasjon om

skogstrukturen og evt. historisk hogstpåvirkning i naturskog i Fennoskandia.

Data er ekstrahert fra tekst, tabeller og figurer i 34 studier (Tabell 2.1) med til sammen 174 studieområder (Figur 2.3), og det er hentet tilleggsinformasjon fra 18 andre studier (fra de samme studieområdene). En rekke studier ble gjennomgått, men forkastet, etter at det ble avklart at de mest relevante dataene ikke lot seg ekstrahere. Det er særlig manglende eller utilstrekkelig informasjon om mengde død ved som har ført til at studier ikke er inkludert. Variabler som har verdier for de fleste områdene er vegetasjonssone, hovedskogtype, bestands-treslag (inkl. treslagsfordeling gran, furu, lauv), menneskelig hogstpåvirkning (inkl. antall stubber etter hogst), skogbrannpåvirkning, bonitets-klasse, levende ved (m^3/ha), stående død ved (m^3/ha), liggende død ved (m^3/ha), og den døde vedens fordeling på tre dimensjonsklasser og på tre nedbrytningsklasser (Tabell 2.2). Studiene har benyttet ulike systemer for klassifisering av nedbrytning. Dette er forsøkt oversatt til en 3-delt skala; lite, middels og mye nedbrutt død ved, basert på beskrivelsene. I tilfeller der bare liggende død ved er fordelt på nedbrytningsklasser, er all stående død ved ført til klassen 'lite nedbrutt'.



Figur 2.3. Lokalisering av de 174 studieområdene. Nummereringen viser til studienummer i Tabell 2.1. (Bakgrunn: © OpenStreetMap-bidragsterne.)

Mengde levende og død ved er i mange tilfeller angitt både som antall og volum pr ha (i noen tilfeller m^2/ha som er omregnet til m^3/ha). Siden minstedimensjon som er registrert varierer mye (fra 0 til 10 cm DBH) vil treantall pr ha avhenge sterkt av dette. For volum pr ha utgjør de små dimensjonene lite, slik at i det etterfølgende er volum pr ha benyttet. I enkelte tilfeller er dimensjonsfordelingen (antall) av død ved omregnet til kubikkmasse ut fra middel-dimensjonen i diameterklassen, med treslags-spesifikke volumfunksjoner fra Norsk Skog-håndbok (Helgestad 1991). For 7 studier (31 områder) der minste registrerte dimensjon er 10 cm DBH, er gjennomsnittsstørrelsen av den døde veden 27 cm. Ett tre på 30 cm DBH har omtrent samme volum som 22 trær på 10 cm.

I tillegg kommer flere avledede variabler: total mengde død ved (DW-tot = stående død ved + liggende død ved), total mengde ved (TOT2 = levende ved + stående død ved + liggende død ved), andel død ved av levende (= [stående +

liggende] / levende), andel død ved av all ved (= [stående + liggende] / total mengde ved), og andel død ved + hogststubbene av all ved inkl. volumet av hogststubbene (Tabell 2.2).

Enkelte variabler mangler data for en del studieområder, f.eks. skogbrannpåvirkning ($n = 134$), bestandsalder ($n = 144$), maks alder ($n = 116$), diameterfordeling for død ved ($n = 82$), fordeling på nedbrytningsklasser for den døde veden ($n = 118$) (Tabell 2.2). I tillegg mangler data for mengde levende ved for 3 studier (7 studieområder), noe som reduserer n til 167 også for de ulike målene for andel død ved.

Bestandsalder er en variabel som har vært vanskelig å ekstrahere. Dette fordi metode for aldersestimering og dokumentasjon varierer mye mellom ulike undersøkelser, men også fordi det er store utfordringer med å estimere bestandsalderen i fleraldret skog.

Tabell 2.1. Nummer og litteraturreferanse til studiene.

Studie nr.	Referanse	Tilleggsinformasjon
1	Kuuluvainen et al. (1998)	Kuuluvainen et al. (2001)
2	Linder (1998)	
3	Linder et al. (1997)	
4	Siitonen et al. (2000)	Penttilä et al. (2004)
5	Siitonen et al. (2001)	
6	Siitonen & Saaristo (2000)	
7	Sippola et al. (2001)	
8	Jonsson (2000)	Kruys & Jonsson (1997)
9	Siitonen (1994)	
10	Sippola et al. (1998)	
11	Rouvinen & Kuuluvainen (2001)	
12	Sippola et al. (2004)	
13	Lampainen et al. (2004)	Karjalainen & Kuuluvainen (2002), Wallenius et al. (2004)
14	Lilja et al. (2006)	Wallenius et al. (2005)
15	Ylläsjärvi & Kuuluvainen (2009)	Ylläsjärvi et al. (2011)
16	Jönsson et al. (2009)	Jönsson et al. (2011)
17	Gibb et al. (2005)	
18	Økland et al. (2003)	
19	Ylisirniö et al. (2009)	
20	Rouvinen & Kouki (2002)	Lehtonen (1998)
21	Storaunet et al. (2005)	Ohlson & Tryterud (1999), Storaunet et al. (2013)
22	Ekbom et al. (2006)	
23	Jönsson & Jonsson (2007)	
24	Rouvinen et al. (2002)	Lilja & Kuuluvainen (2005)
25	Aakala (2010)	Aakala et al. (2009), Caron et al. (2009)
26	Karjalainen & Kuuluvainen (2002)	Kuuluvainen et al. (2002)
27	Kuuluvainen et al. (2014)	
28	Groven et al. (2006)	Ohlson & Tryterud (1999)
29	Nygaard et al. (2017)	
30	Fraver et al. (2008)	Essen (1995), Jönsson et al. (2007)
31	Groven et al. (2002)	
32	Josefsson et al. (2010)	
33	Uotila et al. (2001)	Uotila et al. (2002)
34	Nordén et al. (2018)	

Tabell 2.2. Liste over variabler.

Variabel	n	Beskrivelse/kommentar
Lokalisering	174	Land, region, lengde-/breddegrad
Arealtype	174	slik beskrevet i studie, e.g. reservat, gammelskog, naturskog, wilderness, woodland key habitat, etc.
Temperatur	169	Årlig. Hvis ikke oppgitt i studiet, hentet fra www.worldclim.org
Nedbør	169	Årlig. Hvis ikke oppgitt i studiet, hentet fra www.worldclim.org
Areal	174	Studieområde, størrelse, ha
Vegetasjonssone	174	Hvis ikke oppgitt, hentet fra Moen (1999)/Ahti et al. (1968)
Hovedskogtype	174	Ulike grupperinger (11, 5 eller 3 klasser) basert på treslagsfordeling
Produktivitet	174	3 klasser: høy, middels, lav
Sel.cut?	174	Hogstpåvirkning, 3 klasser: ikke hogstpåvirket/naturnært, få stubber, plukkhogd/sel. cut
Cut stumps	168	Antall/ha og omregnet til m ³ /ha
YrLastSel.cut	91	Evt. årstall for siste sel. cut
Fire	134	2 klasser: brannpåvirket eller 'no signs'
YrLastFire	43	Evt. årstall for siste brann
Hogstpåvirkning	174	Tolket fra andre variable, 3 klasser: old-growth, few stumps, sel.cut
Lev_gran%	174	Treslagsfordeling, basert på generell tekstlig beskrivelse eller oppgitt
Lev_furu%	174	
Lev_lauv%	174	
Bestandsalder	144	Tolket som midlere alder av de eldre trærne
Maks alder	116	Alder på eldste tre
Living_m3/ha	167	Mengde levende ved (stående volum), m ³ /ha. 3 studier mangler data (nr. 17, 22 og 23)
Snags_m3/ha	174	Mengde stående død ved, m ³ /ha
Snags/DW-tot_%	174	Andel stående død ved av all død ved
Logs_m3/ha	174	Mengde liggende død ved, m ³ /ha
DW-tot_m3/ha	174	Sum av stående og liggende død ved, m ³ /ha
<20cm_vol	82	All død ved (både stående og liggende) fordelt på 3 diameterklasser, m ³ /ha
20-30cm_vol	82	
>30cm_vol	82	
<20cm_%	82	All død ved (både stående og liggende) fordelt på 3 diameterklasser, % av all død ved
20-30cm_%	82	
>30cm_%	82	
DC1_Little	118	All død ved (både stående og liggende) fordelt på 3 nedbrytningsklasser, m ³ /ha
DC2_Medium	118	
DC3_Well	118	
DC1_%	118	All død ved (både stående og liggende) fordelt på 3 nedbrytningsklasser, % av all død ved
DC2_%	118	
DC3_%	118	
TOT2	167	= mengde død ved + mengde levende ved, m ³ /ha
TOT3	167	= mengde død ved + mengde levende ved + mengde avvirket ved, m ³ /ha
DW/living_%	167	Andel død ved av levende ved
DW/TOT2_%	167	Andel død ved av TOT2
DW/TOT3_%	167	Andel død ved av TOT3
DW+Stu/TOT3_%	167	Andel død ved og avvirket ved av TOT3

2.3 Resultater og diskusjon

De fleste studieområdene ligger i mellomboreal og nordboreal sone, samt på lav og middels bonitet (Figur 2.4a). Sør-boreal sone og høy-bonitetsområder er underrepresentert i studiene. Av treslagsfordeling er det klart flest områder i grandominert skog ($n = 103$), og færre i furudominert skog ($n = 26$), barblandingsskog ($n = 18$), blandingsskog med lauv ($n = 21$) og lauvdominert skog ($n = 6$). Disse er derfor redusert til 3 klasser; grandominert ($n = 115$), furudominert ($n = 36$) og lauvdominert skog ($n = 23$) (Figur 2.4b).

Hogstpåvirkning er gruppert i 'ikke hogst-påvirket/naturnær' ($n = 70$), 'få stubber' (< 75 stubber etter hogst pr ha) ($n = 27$) og 'plukkhogd/sel. cut' (> 100 stubber pr ha) ($n = 38$) (Figur 2.4c). I klassen 'få stubber' er det i gjennomsnitt 36 og 19 stubber pr ha i henholdsvis gran- og furuskog. Tilsvarende verdier i tidligere plukkhogd skog ('sel. cut') er 250 og 132 stubber pr ha. Den registrerte hogstpåvirkningen har i de fleste studiene skjedd på 1800-tallet eller fram til tidlig på 1900-tallet, men i noen få områder fram til ca. 1950. I enkelte analyser nedenfor er gruppene 'ikke hogstpåvirket/naturnær' og 'få stubber' slått sammen til 'naturnær'.

51 av studieområdene har angitt en eller annen form for skogbrannpåvirkning, hvorav 23, 23 og 5 i henholdsvis gran-, furu- og lauvdominert skog. I 32 av områdene er siste angitte brann etter år 1800 (Figur 2.4d).

Det er flest grandominerte områder i aldersklassene 100-250 år, mens det er flest furudominerte områder i klassene 200-300 år (Figur 2.4e). I 44 områder er det ikke angitt noen alder på skogen. Alder på fleraldret naturskog er vanskelig å sette som en enkelt verdi, og mange studier har angitt et variasjonsrom eller en gjennomsnittsverdi for de dominerende trærne. Enkelte studier viser aldersfordelinger av et utvalg av trærne. I mange områder vil også

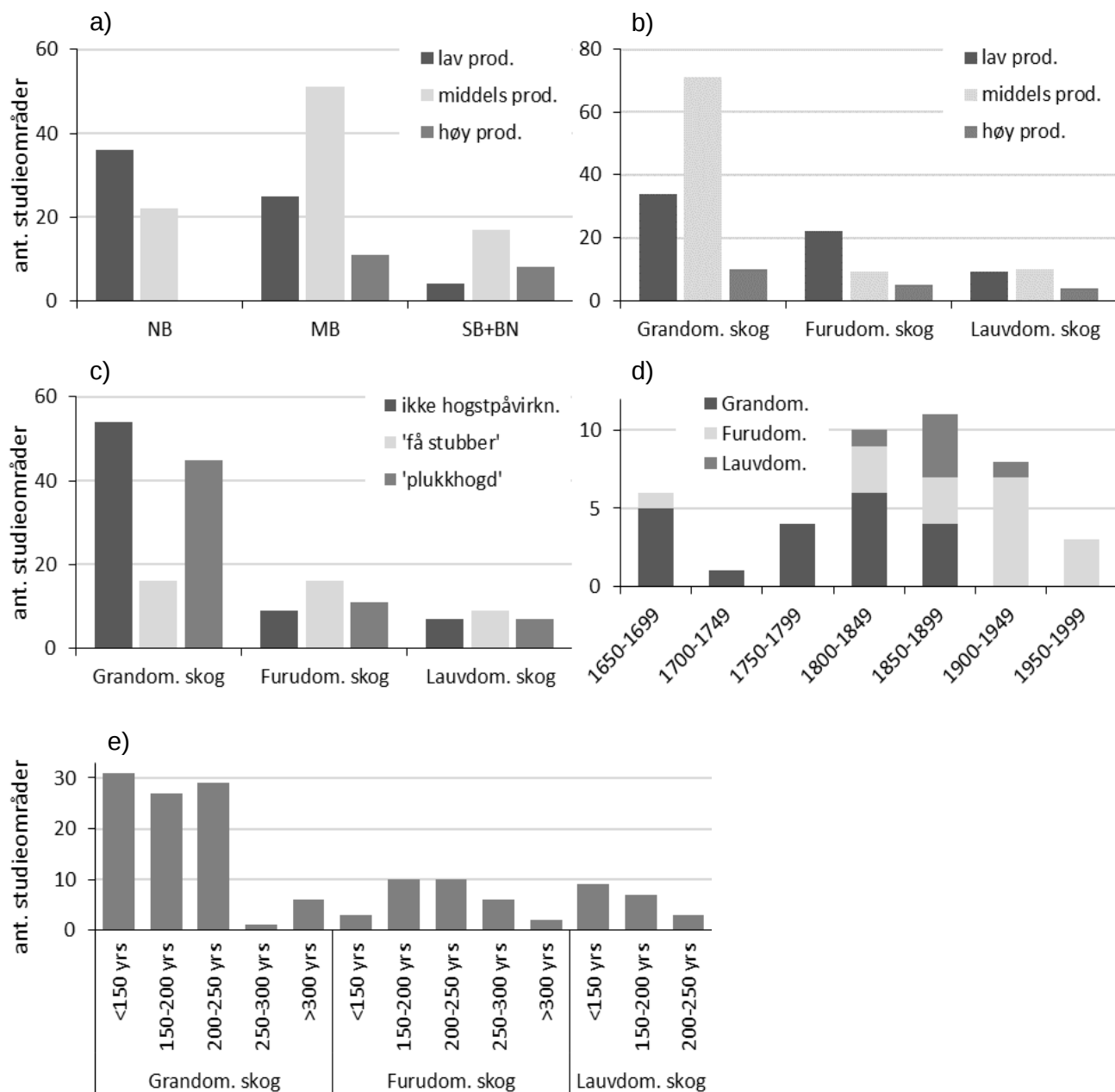
alderen på 'skogen' kunne være mye høyere enn alderen på de trærne som står der i dag.

2.3.1 Mengde levende trær

Mengde levende trær (stående volum, m^3/ha) rapportert i de enkelte studiene varierer mye, fra under $100 m^3/ha$ i lavproduktive områder i nordboreal sone, til over $350 m^3/ha$ i høyproduktive områder sør- og mellomboreal sone. Det er naturlig nok først og fremst produktiviteten som er bestemmende, og mengde levende ved øker relativt konsekvent med økende produktivitet, innen både hovedtreslag og vegetasjonssoner (Figur 2.5, Tabell 2.3) (merk at antall studieområder i hver gruppe i figuren varierer mye, og er 3 eller færre i 10 av gruppene).

Mengden levende ved varierer relativt lite med tidligere hogstaktivitet (ant. stubber pr ha eller omregnet til m^3/ha) innenfor bonitetsklassene (Figur 2.6, Tabell 2.3), selv om hogstaktiviteten har en noe sterkere effekt dersom aldersklasse og brannpåvirkning tas ut av modellen. Dette skyldes i hovedsak at det er lenge siden det er hogd, men også fordi hogstomfanget har vært moderat i mange av områdene.

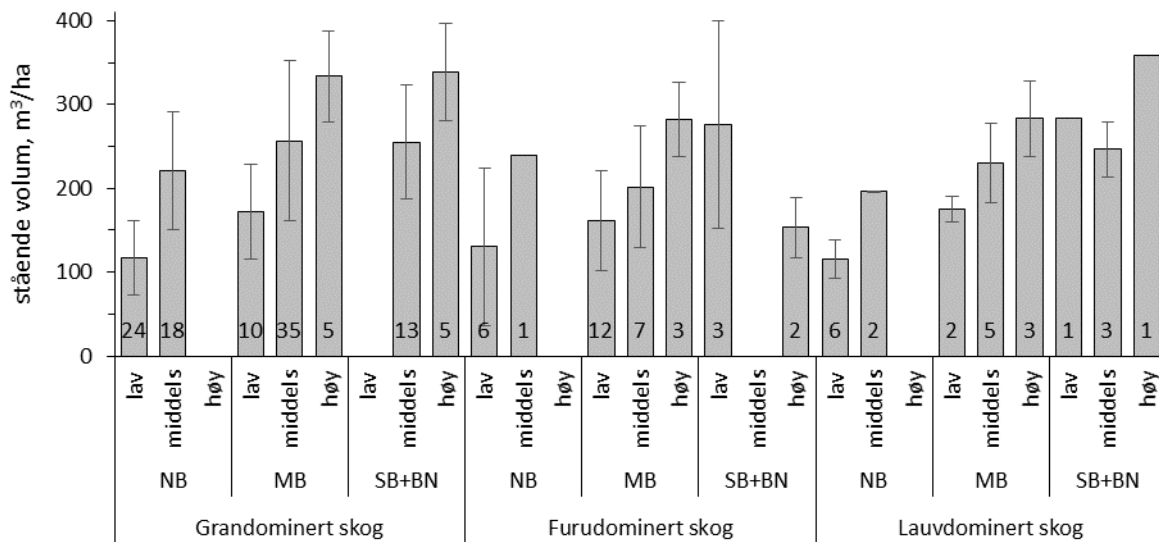
Områder med brannpåvirkning har noe høyere stående volum sammenlignet med de uten registrert brann både i gran- og furudominert skog, men forskjellen er større i furuskog. Dette er dels fordi områder uten brannpåvirkning er på lavere boniteter nær tregrensa (f.eks. Sippola et al. 1998, Ylisirniö et al. 2009). Kun fire furuskogsområder har brent etter 1900 (Rouvinen & Kuuluvainen 2001: brant i 1906, Lampainen et al. 2004: brant i 1968). Siden en viss andel av trærne dør ved en brann, ville forskjellen blitt mindre dersom det hadde vært flere områder som nylig hadde brent.



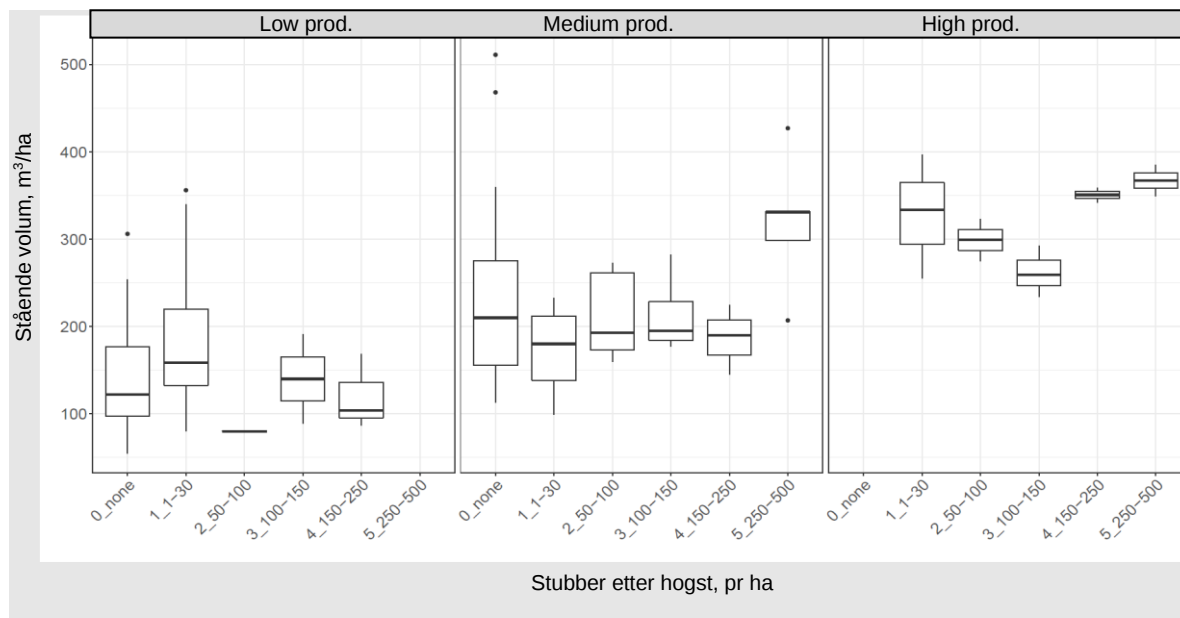
Figur 2.4. Antall studieområder fordelt på a) vegetasjonssone og bonitetsklasse ($n = 174$), b) hovedtreslag og bonitetsklasse ($n = 174$), c) hovedtreslag og hogstpåvirkning ($n = 174$), d) tid siden siste brann og hovedtreslag ($n = 43$), og e) hovedtreslag og aldersklasse ($n = 144$).

Tabell 2.3. Regresjonsmodell for sammenheng mellom levende ved (m^3/ha) og miljøvariabler (Imm med studieområder og vegetasjonssoner som 'random effects', og normaliserte kontinuerlige variabler).

Fixed effects:			
	Estimate	Std. Error	t value
(Intercept)	-0.56623	0.34174	-1.657
Prod.class2: medium	0.62766	0.16966	3.700
Prod.class3: high	1.67232	0.27206	6.147
MainTreeSpecies2: Pine	0.14289	0.26452	0.540
MainTreeSpecies2: Spruce	0.30544	0.23617	1.293
Fire: no signs	-0.13100	0.18500	-0.708
Stand_age	-0.03638	0.08929	-0.407
Cut_stumps_per_ha	0.08318	0.08339	0.997



Figur 2.5. Mengde levende ved (m^3/ha) med økende bonitet, for ulike vegetasjonssoner og hovedtreslag. NB: nordboreal sone, MB: mellomboreal sone, SB+BN: sørboreal og boreonemoral sone. (Verdien i søylene viser antall studieområder i hver gruppe.)

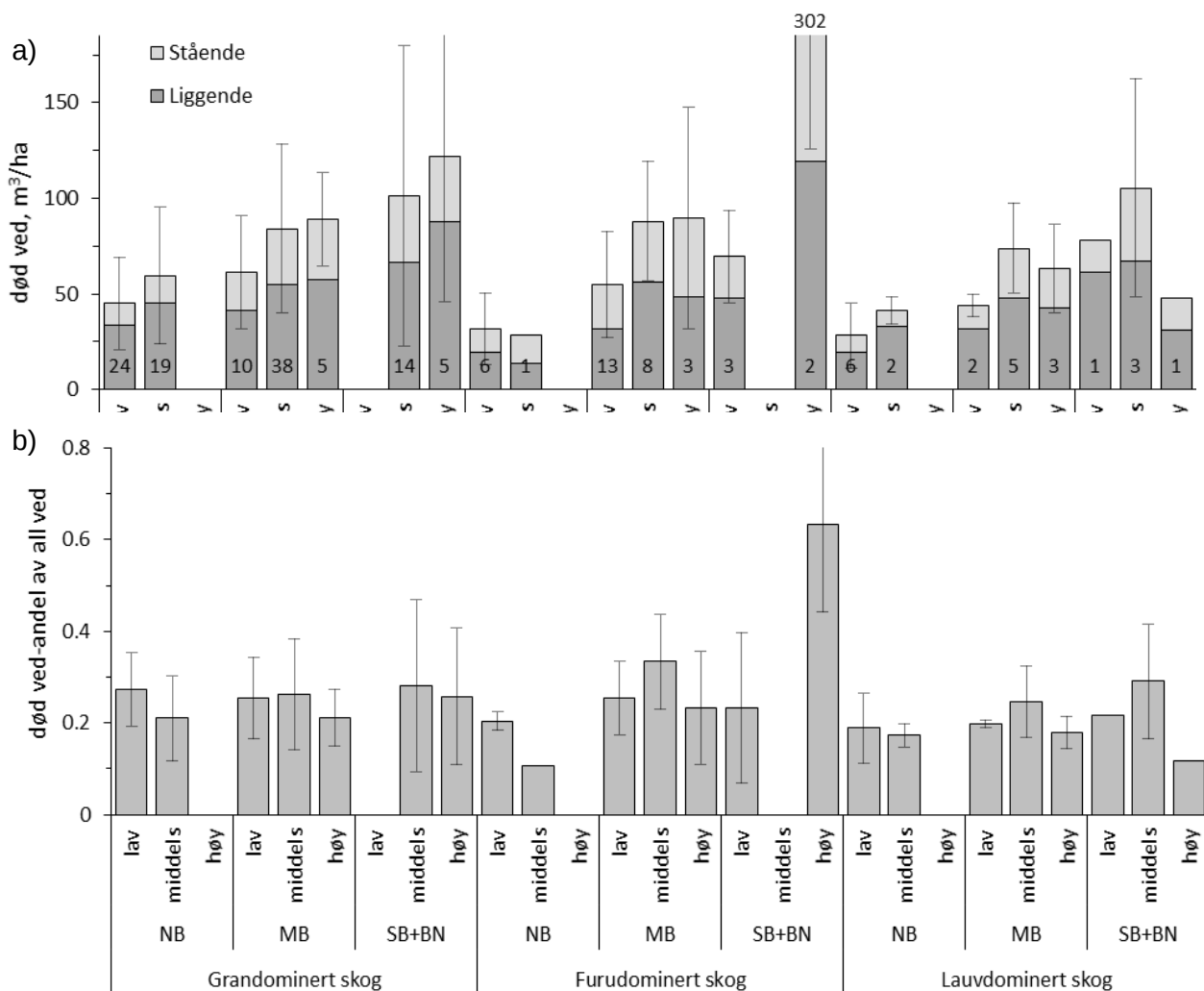


Figur 2.6. Mengde levende ved (m^3/ha) i forhold til antall stubber etter hogst (pr ha), i ulike bonitetsklasser.

2.3.2 Total mengde død ved

Mengde død ved (stående og liggende til sammen, m^3/ha) varierer mye mellom områdene, fra under 20 til langt over 100 m^3/ha . For den grandominerte skogen er mønsteret i forhold til vegetasjonssone og bonitet omtrent det samme som for den levende veden: økende med bonitet innen vegetasjonene (Figur 2.7a; Tabell 2.4). I furu- og lauvdominert skog er variasjonen større,

men her er det langt færre observasjoner innen mange av gruppene. Dødvedandelen av all ved (levende + døde trær) varierer langt mindre mellom gruppene sammenlignet med volumet (Figur 2.7b; Tabell 2.5). Ett av de to områdene i furudominert skog, i sørboreal + boreonemoral sone på høy bonitet, har nylig vært utsatt for et barkbilleutbrudd, og har derfor særs høy mengde død ved (Nordén et al. 2018).



Figur 2.7. Total mengde død ved (+/- 1 standardavvik), a) i volum (m³/ha) og b) som andel av all ved (levende + død ved), for ulike hovedtreslag, vegetasjonssoner (NB: nordboreal, MB: mellomboreal, SB+BN: sørboreal og boreonemoral) og bonitetsklasser. Verdien i søylene i a) viser antall studieområder i hver gruppe.

Tabell 2.4. Regresjonsmodell for sammenheng mellom total mengde død ved (m³/ha) og miljøvariabler (Imm med studieområder og vegetasjonssoner som 'random effects', og normaliserte kontinuerlige variabler).

Fixed effects:			
	Estimate	Std. Error	t value
(Intercept)	-0.63919	0.40112	-1.593
Prod.class2: medium	0.43754	0.14535	3.010
Prod.class3: high	0.67974	0.23216	2.928
MainTreeSpecies2: Pine	0.10634	0.22535	0.472
MainTreeSpecies2: Spruce	0.53317	0.20048	2.659
Fire: no signs	0.07590	0.15516	0.489
Stand_age	0.10847	0.07536	1.439
Cut_stumps_per_ha.	-0.29073	0.06958	-4.178

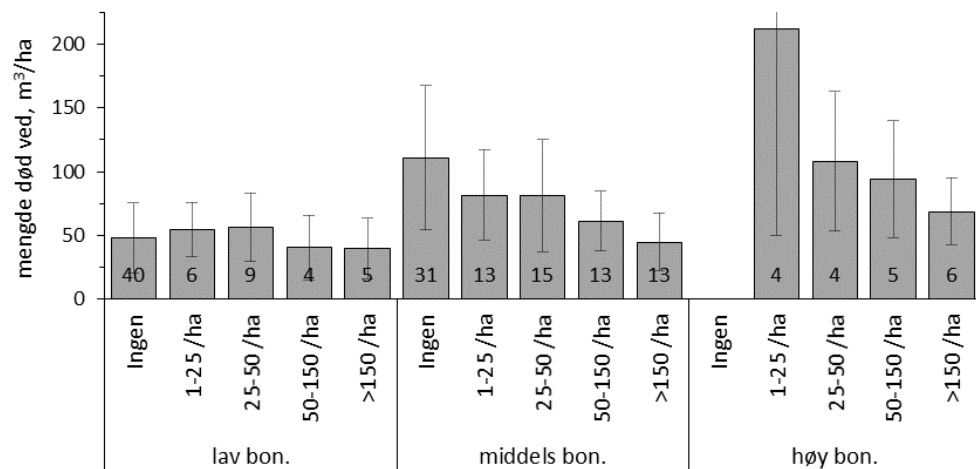
Økende hogstpåvirkning medfører redusert mengde død ved (Figur 2.8; Tabell 2.4). Dette er særlig tydelig for områder på middels og høy bonitet. Det er granskogen som dominerer i dette

mønsteret, fordi det er flest områder med grandominert skog som har hatt en viss grad av tidligere hogstpåvirkning.

I furuskog har områder uten brannpåvirkning lavere mengde død ved (26 m³/ha, n = 3) sammenlignet med brannpåvirkede områder (68 m³/ha, n = 25). Årsakene er trolig de samme som

nevnt ovenfor (for den levende veden); studieområdene uten brannpåvirkning ligger på lav bonitet nært tregrensa.

Figur 2.8. Total mengde død ved (m³/ha) i forhold til antall stubber etter hogst (pr ha), i ulike bonitetsklasser.



For andel død ved av all ved (levende + død ved) er det ingen tydelig sammenheng med produktivitet, men en klar negativ sammenheng med hogst og en antydning til positiv

sammenheng med bestandsalder, samt høyere volum-andeler død ved for granskog enn furu- og lauvdominert skog (Tabell 2.5).

Tabell 2.5. Regresjonsmodell for sammenheng mellom volum-andel død ved av all ved (levende + død ved) og miljøvariabler (Imm med studieområder og vegetasjonssoner som 'random effects', og normaliserte kontinuerlige variabler).

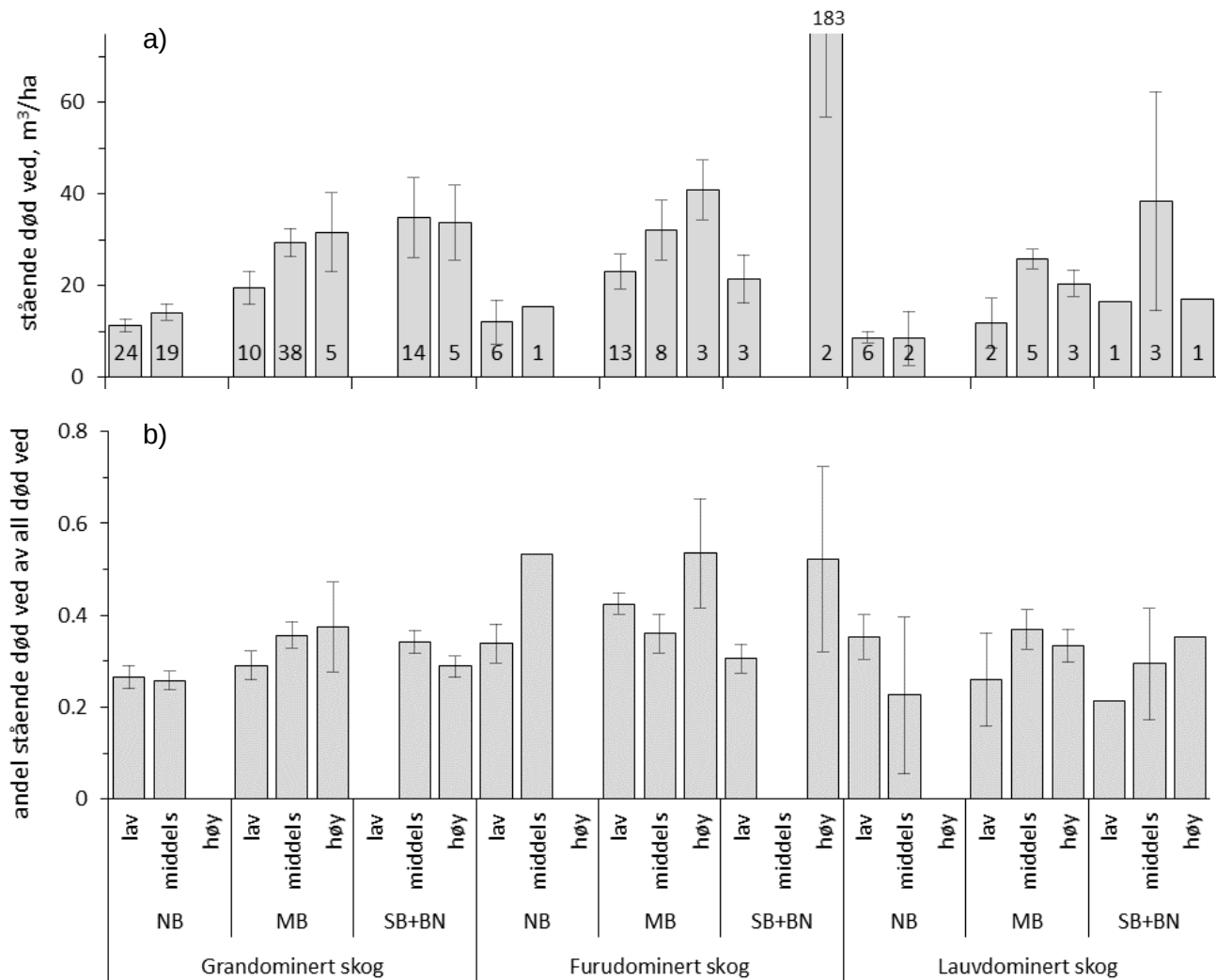
Fixed effects:			
	Estimate	Std. Error	t value
(Intercept)	-0.49737	0.30141	-1.650
Prod.class2: medium	0.23182	0.17944	1.292
Prod.class3: high	-0.01094	0.29695	-0.037
MainTreeSpecies2: Pine	0.16410	0.29008	0.566
MainTreeSpecies2: Spruce	0.56598	0.26102	2.168
Fire: no signs	-0.03401	0.19752	-0.172
Stand_age	0.17332	0.09772	1.774
Cut_stumps_per_ha	-0.28155	0.09045	-3.113

2.3.3 Ulike typer død ved: stående, dimensjoner og nedbrytningsgrad

Stående

Volumet av stående død ved opptrer stort sett på samme måte som total mengde død ved: økende med økende bonitetsklasse innenfor vegetasjonssonene (Figur 2.9a). Også andel stående av total mengde død ved er vesentlig mindre påvirket av bonitetsklassene (Figur 2.9b). Andelen ligger stort sett mellom 25 og 40%, men noe høyere i furudominert sammenlignet med grandominert skog. Dette kommer trolig av at

furua oftere dør stående enn grana, og at den også står i lengre tid før den faller overende (jfr. begrepet 'keloer'; Niemelä et al. 2002). Den høye andelen i høyproduktiv furuskog er påvirket av to områder som er historisk plukkhogd men som har lite spor etter dette i dag (i mellomboreal sone: Rouvinen et al. 2002), samt ett område som nylig har vært utsatt for et barkbilleutbrudd (i sørboreal og boreonemoral sone: Nordén et al. 2018).

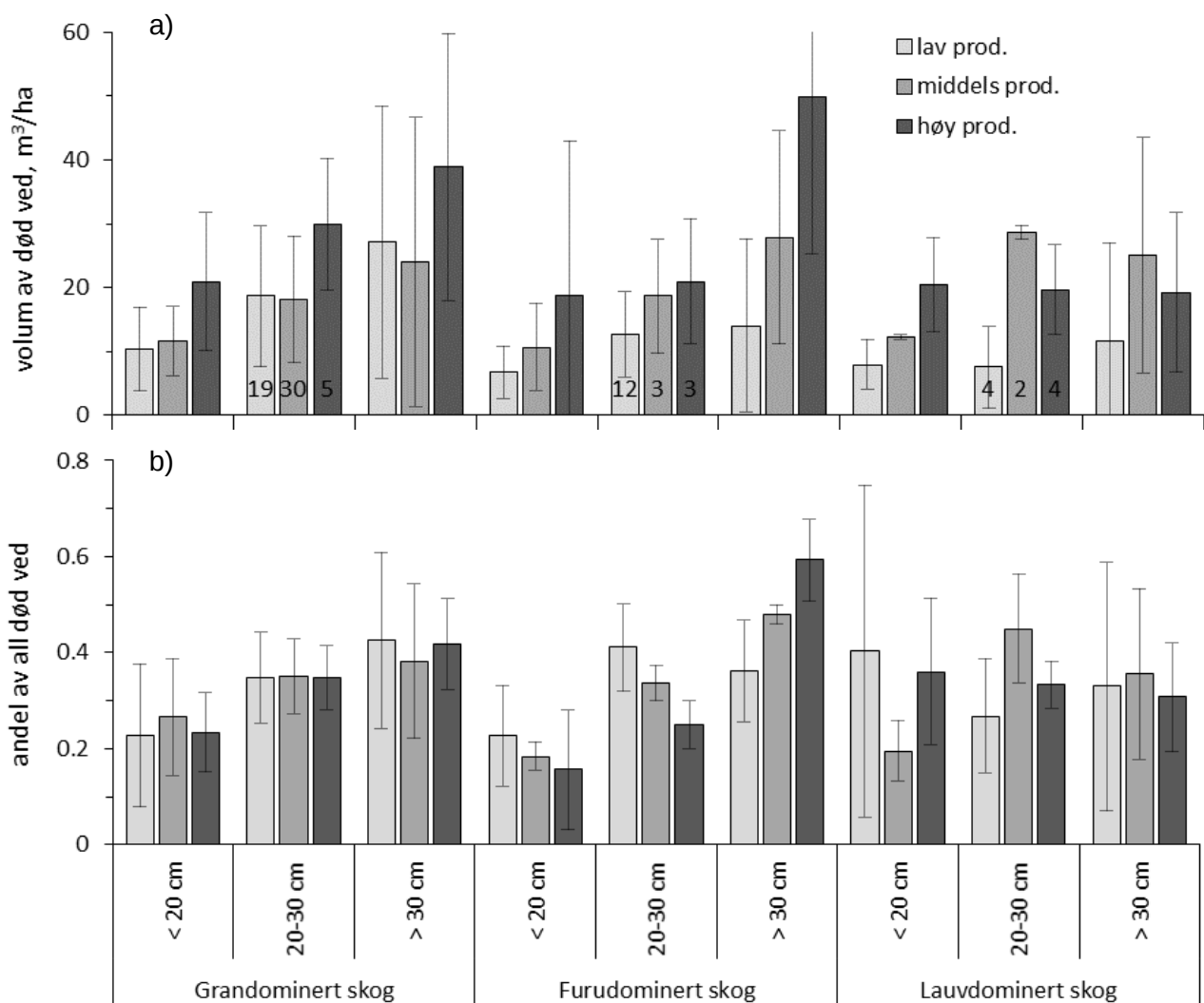


Figur 2.9. Total mengde stående død ved (+/- 1 standardavvik) i volum (m³/ha) (a), og som andel av all død ved (b), for ulike hovedtreslag og bonitetsklasser. Verdien i søylene i a) viser antall studieområder i hver gruppe.

Dimensjon

Dimensjonsfordelingen av den døde veden viser at det er størst volum i den største dimensjonsklassen i barskog, mens forholdet til dels er omvendt i lauvdominert skog (Figur 2.10a). Dette kommer trolig av at lauvtrærne i boreal skog ikke når de samme dimensjonene som bartrærne.

Målt som andeler av all død er variasjonen mellom ulike boniteter vesentlig mindre, særlig for grandominert skog (Figur 2.10b, Tabell 2.5). For furudominert skog på bedre boniteter er andelen med store dimensjoner høyere, noe som kan tyde på at en større andel av furua når slike dimensjoner i den naturnære eldre skogen.



Figur 2.10. Totalt død ved-volum (stående + liggende) (m³/ha) i tre dimensjonsklasser, for ulike bonitetsklasser og hovedtreslag (a), og tilsvarende for andel i de ulike dimensjonsklassene (b). Variasjonen viser +/- 1 standardavvik, mens tallene i søylene i a) viser antall studieområder i hver gruppe.

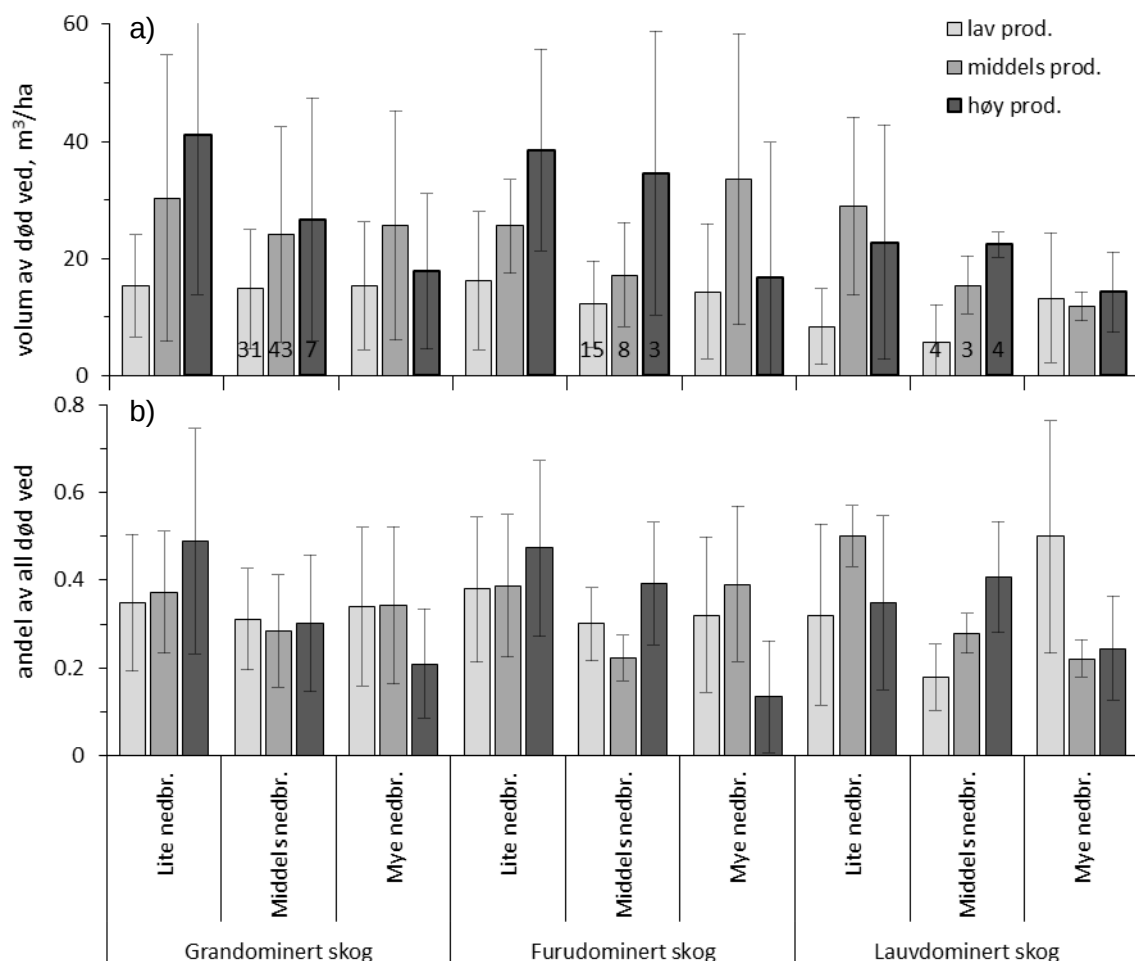
Nedbryting

For volumet av død ved som er lite eller middels nedbrutt er det en klar økende trend med økende produktivitetsklasse i alle hovedskogtypene. Mye nedbrutt virke er det mest av på midlere boniteter (Figur 2.11a). For andel av all død ved i de ulike nedbrytingsklassene jevner dette deg ut (Figur 2.11b), på samme måte som vi har sett ovenfor.

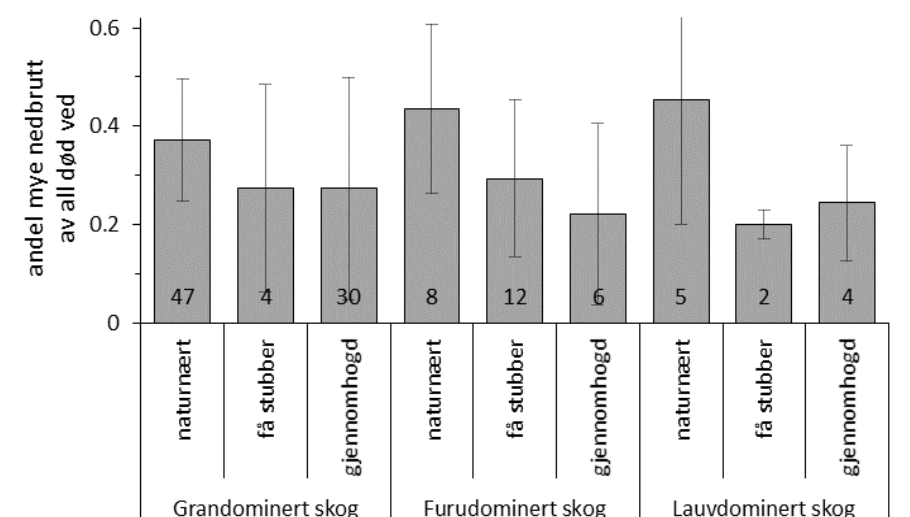
Andelen av mye nedbrutt virke er lavere i områder som er mer påvirket av tidligere hogstinggrep (Figur 2.12). Dette kan trolig tolkes som at hogstinggrepen har skjedd for såpass lenge siden at det er dannet relativt mye lite og middels nedbrutt død ved, mens effekten av

hogstinggrepen fremdeles henger igjen for mye nedbrutt virke. Merk at det er stor variasjon innad i gruppene, og at det er få områder i lausskog og i tidligere plukkhogd/gjennomhogd furuskog.

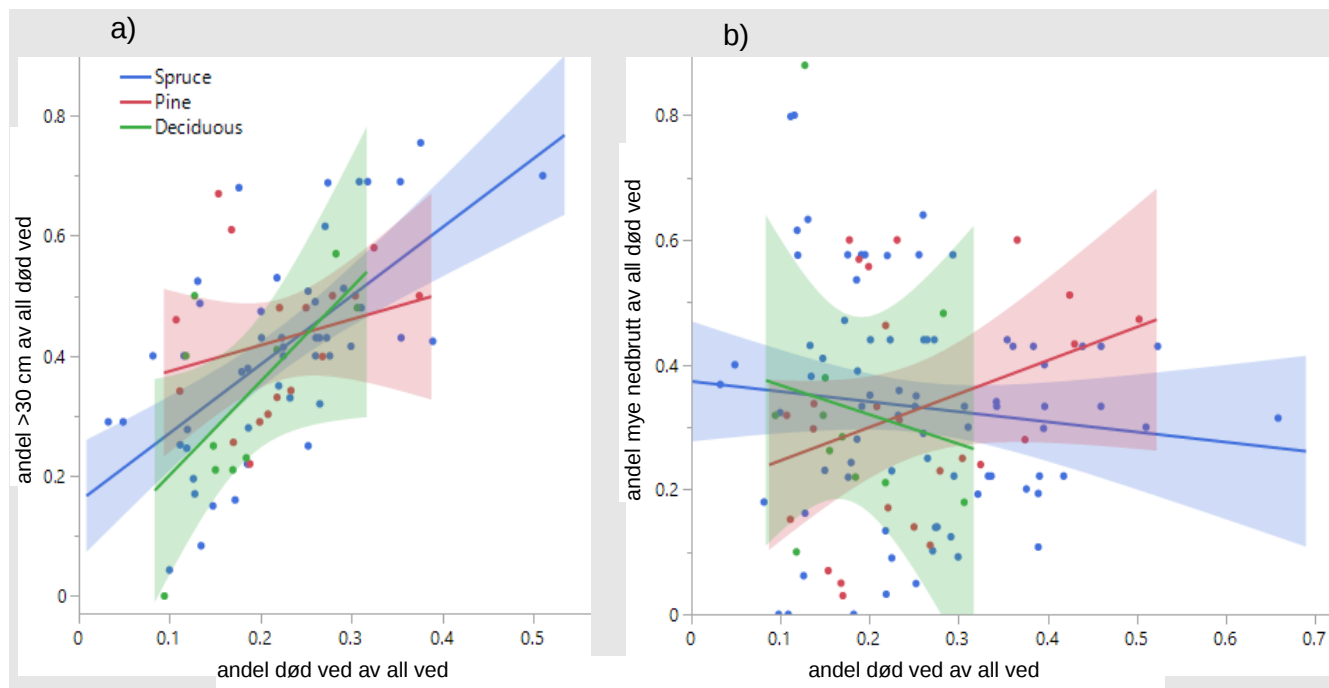
Det er en positiv sammenheng mellom total dødvedandel og andel av store dimensjoner (Figur 2.13a). Det betyr at hvis det generelt er mye død ved, så er det også mye av store dimensjoner. Vi finner imidlertid ikke en like klar sammenheng med andel mye nedbrutt virke (Figur 2.13b). Dette bekreftes også av korrelasjonsanalyser mellom enkeltvariabler (Figur 2.14).



Figur 2.11. Volum (m³/ha) av total mengde død ved (stående + liggende) fordelt på tre nedbrytningsklasser, for ulike bonitetsklasser og hovedtreslag (a), og tilsvarende for andel i de ulike nedbrytningsklassene (b). Variasjonen viser ± 1 standardavvik, mens tallene i søylene i a) viser antall studieområder i hver gruppe.



Figur 2.12. Andel mye nedbrutt dødt virke av all død ved, fordelt på ulike hovedtreslag og kategorier av historisk hogstpåvirkning. Variasjonen viser ± 1 standardavvik, mens tallene i søylene viser antall studieområder i hver gruppe.



Figur 2.13. Lineær regresjon mellom andel død ved av all ved, og andel død ved >30 cm av all død ved (a), og andel mye nedbrutt virke av all død ved (b), og delt i ulike hovedskogtyper (grandominert skog: blå; furudominert skog: rød; lauvdominert skog: grønn). Skyggelagt område angir 95 % CI for den tilpassede linjen.

2.4 Variasjon i død ved og relative mål

Som det fremgår av de fleste figurer og analyser, er det stor variasjon i dataene fra de ulike studiene, både mellom ulike grupper, men også innad i gruppene. Noe av årsaken til dette er de relativt grove klassene i vegetasjonssoner, bonitet og treslag som favner mye variasjon i naturgrunnlaget. Derfor kan ulike forholdstall mellom levende og døde trær være et bedre mål på naturtilstanden enn de faktiske målene i seg selv, slik også resultatene viser.

Variasjonskoeffisientene (standardavviket delt på gjennomsnittet, angir spredningen i dataene) for ulike grupper av treslag, bonitet og hogstpåvirkning bekrefter dette (Tabell 2.6). For eksempel er spredningen betraktelig lavere for variabelen 'død ved/all ved' sammenlignet både med volumverdiene av død ved og med variabelen 'død ved/levende ved'. Dette innebærer at det er mer presist å si at «mengden død ved utgjør 33 % av all ved» enn «mengden død ved utgjør 50 % av levende ved». Når en inkluderer estimert avvirket volum i form av hogststubber i det relative målet (siste kolonne i

Tabell 2.6) blir variasjonen enda lavere, særlig for kategorien 'plukkhogd' skog. (I dette siste målet er betraktningen at hogstpåvirkningen skjedde for så lenge siden at en kan anta at mye av de avvirkede trærne ville vært døde i dag.)

For gran- og furuskog varierer denne siste variabelen (der hogststubbene er inkludert) relativt lite med bonitet, og ligger på drøyt 30 %. Dette tilsvarer andelen 'død ved' i forhold til 'all ved' i kategorien 'naturnært' (som ikke har noen stubber etter hogst). I granskogen avtar andelen 'død ved / all ved' markant med økende hogstpåvirkning. I furu- og lauvskog kommer ikke dette fram på samme måte siden det er få områder i kategorien 'sel. cut' som også har færre stubber etter hogst (Tabell 2.6).

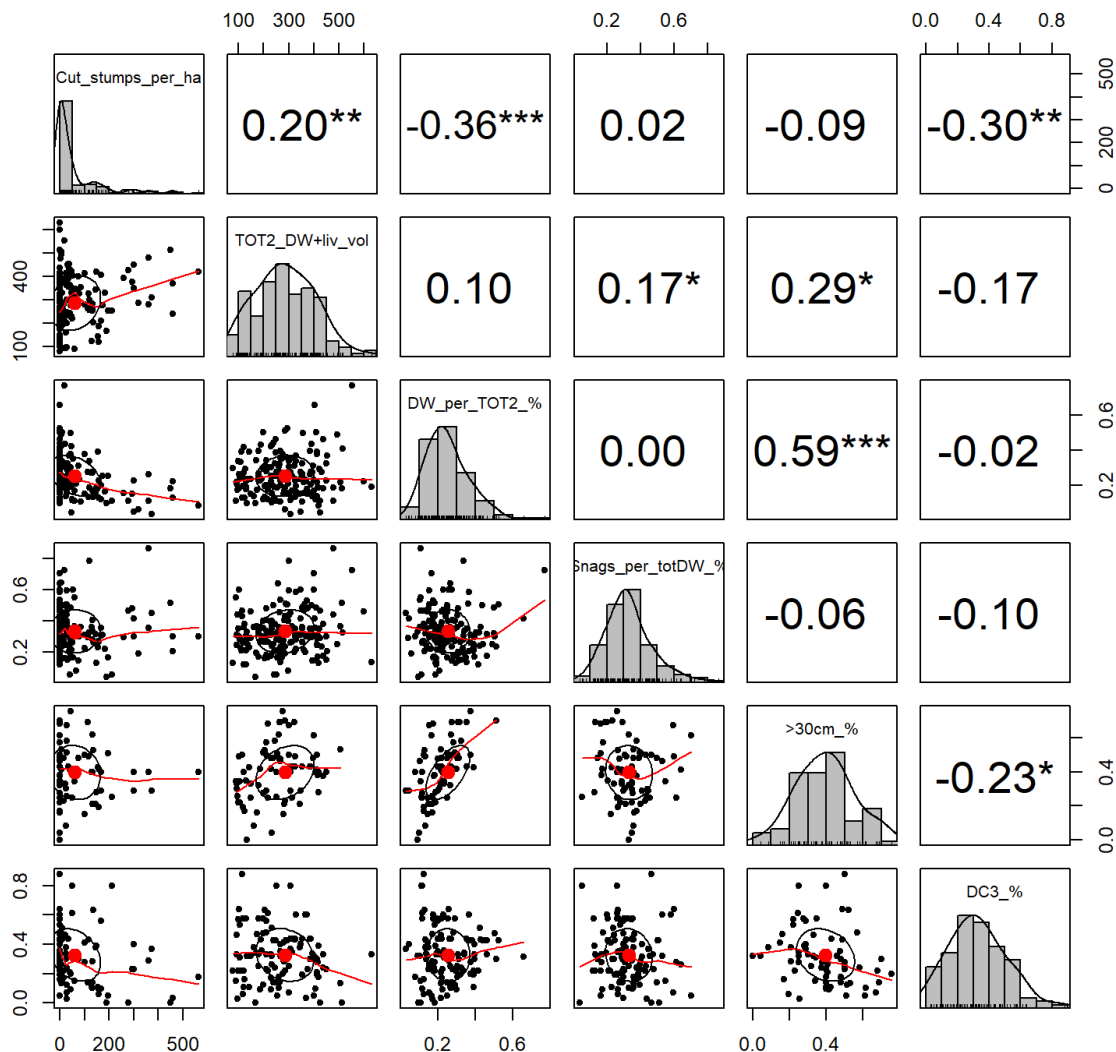
Relative mål på død ved (andeler) viser variasjonsmønstre som er interessante med tanke på valg av variabler til å måle "naturnærhet" (Figur 2.14). Mens total mengde ved (levende og død) er positivt korrelert med hogstpåvirkning (dvs. bonitetseffekt), ser vi at andel død ved

av all ved og andel sterkt nedbrutt virke avtar med mengde hogststubber. Det er også en sterk positiv sammenheng mellom andel død ved av all ved og andel død ved med grove dimensjoner (>30 cm) (jfr. Figur 2.13a): med andre ord har arealer med stor andel død ved også ofte en stor andel grov død ved (og motsatt). Både andelen stående død ved og andelen sterkt nedbrutt ved samvarierer med total mengde ved (henholdsvis positivt og negativt), og de varierer nokså

uavhengig av andelen død ved av all ved (Figur 2.14). Fordi andelen sterkt nedbrutt ved også er korrelert med hogst, gir andelen sterkt nedbrutt liggende død ved mest komplementær informasjon til total andel død ved. Dette innebærer at dersom en vil begrense antall variable for å måle naturskogsnerhet, kan en prioritere sterkt nedbrutt virke fremfor store dimensjoner og stående død ved.

Tabell 2.6. Variasjonskoeffisienten (standardavvik / gjennomsnitt) for ulike variable for levende og død ved, for **hovedtreslagene** i ulike **bonitetsklasser** (øverste del) og tre klasser av **hogstpåvirkning** (nederste del).

Hoved- treslag	Bonitets- klasse	n	Levende, m ³ /ha	Stående død ved, m ³ /ha	All død ved, m ³ /ha	Død ved / levende ved, andel	Død ved / all ved, andel	Død ved + stubber / all ved + stubber, andel
Gran- dominert skog	lav	34	41 %	67 %	54 %	41 %	31 %	32 %
	middels	66	34 %	82 %	62 %	81 %	52 %	36 %
	høy	10	16 %	54 %	53 %	71 %	47 %	23 %
	totalt	110	44 %	84 %	66 %	70 %	45 %	34 %
Furu- dominert skog	lav	21	53 %	65 %	52 %	50 %	35 %	32 %
	middels	8	33 %	57 %	37 %	59 %	41 %	40 %
	høy	5	34 %	121 %	87 %	124 %	65 %	60 %
	totalt	34	45 %	148 %	93 %	118 %	49 %	42 %
Lauv- dominert skog	lav	9	41 %	44 %	58 %	37 %	31 %	32 %
	middels	10	17 %	87 %	51 %	54 %	37 %	32 %
	høy	4	17 %	23 %	35 %	31 %	26 %	9 %
	totalt	23	36 %	89 %	59 %	52 %	37 %	31 %
Påvirkning								
Gran- dominert skog	naturnært	54	53 %	89 %	67 %	63 %	37 %	37 %
	få stubber	12	28 %	48 %	52 %	53 %	35 %	34 %
	plukkhogd	44	33 %	83 %	51 %	60 %	48 %	29 %
Furu- dominert skog	naturnært	9	41 %	74 %	55 %	41 %	32 %	32 %
	få stubber	15	50 %	171 %	112 %	136 %	58 %	51 %
	plukkhogd	10	45 %	72 %	76 %	64 %	44 %	21 %
Lauv- dominert skog	naturnært	7	29 %	36 %	55 %	46 %	38 %	38 %
	få stubber	9	21 %	76 %	51 %	52 %	35 %	30 %
	plukkhogd	7	20 %	56 %	28 %	25 %	21 %	8 %
Totalt		167	44 %	116 %	73 %	88 %	46 %	36 %



Figur 14. Korrelasjoner mellom utvalgte variabler i datasettet som beskriver hogstpåvirkning, totalt volum (levende + død ved), og for ulike andeler av den døde død veden (for definisjoner av variabler se Tabell 2.2).

2.5 Konklusjon – “tredeleer”

For boreal naturskog i Norge, der det meste av den eldre skogen skriver seg fra det gamle dimensjons- og plukkhogstregimet, kan vi litt forenklet si at den døde veden utgjør omtrent en tredel av all ved i skogen (levende + dødt), men mer enn dette dersom det er kort tid siden forstyrrelse. Historisk hogstpåvirkning har redusert mengden død ved, effektene av dette er mindre dersom det er lenge siden slik avvirkning skjedde. Av all den døde veden er ca. en tredel av volumet stående og resten liggende, en drøy tredel er store dimensjoner (> 30 cm), og omtrent en tredel er sterkt nedbrutt. Granskog har en noe lavere andel stående og en noe høyere andel

mye nedbrutt virke sammenlignet med furuskog. Dette er situasjonen i naturnær skog, der menneskelig påvirkning har vært så lav eller skjedd for så lenge siden at de naturlige økologiske prosessene i stor grad former skogen.

Med tanke på valg av variabler til å måle ‘naturnærhet’ er det verdt å legge merke til at både andel død ved av all ved og andel sterkt nedbrutt virke avtar med mengde hogststubber (mens levende ved og absolutte mengder dødved styres av produktivitet). Den sterke positive sammenhengen mellom andel død ved av all ved og andel død ved med grove

dimensjoner (>30 cm) tilsier at det kan være tilstrekkelig med en av disse variablene. Andel stående og andel sterkt nedbrutt død ved varierer imidlertid mer uavhengig, og begge kan derfor inkluderes som mål på naturnærhet i skogstruktur. Avslutningsvis gjør vi oppmerksom på at datagrunnlaget (studiene) først og fremst

inkluderer eldre utforminger av boreal barskog (gran og furu), mens lauvdominert skog er relativt sparsomt representert. Samtidig vil vi understreke at konklusjonene er basert på studier av skogstruktur alene; studier som inkluderer artssammensetning følger i de neste kapitlene.

2.6 Referanser

Artiklene gjengitt under, omfatter i hovedsak artiklene som er lagt til grunn i gjennomgangen over. Andre referanser er merket med *.

Aakala, T. 2010. Coarse woody debris in three late-successional *Picea abies* forests in Northern Europe: variability in quantities and models of decay class dynamics. *Forest Ecology and Management* 260: 770-779.

Aakala, T., Kuuluvainen, T., Wallenius, T. & Kauhanen, H. 2009. Contrasting patterns of tree mortality in late-successional *Picea abies* stands in two areas in northern Fennoscandia. *Journal of Vegetation Science* 20: 1016-1026.

*Ahti, T., Hämet-Ahti, L. & Jalas, J. 1968. Vegetation zones and their sections in northwestern Europe. *Annales Botanici Fennici* 5: 169-211.

*Barth, A. 1916. Norges skoger med stormskridt mot undergangen. *Tidsskrift for skogbruk* 24 (4):123-154.

*Barth, J.B. 1859. Om Skovforholdene i Gulbrandsdalen. Indberetning til Departementet for det Indre. Det Steenske Bogtrykkeri, Christiania. 43 s.

*Braaten, L. & Opsahl, W. 1953. Skogbrukets arbeidsgiverforening – Beretning 1928-1953. Richard Andvord trykkeri, Oslo. 255 s.

Caron, M.-N., Kneeshaw, D.D., De Grandpré, L., Kauhanen, H. & Kuuluvainen, T. 2009. Canopy gap characteristics and disturbance dynamics in old-growth *Picea abies* stands in northern Fennoscandia: Is the forest in quasi-equilibrium? *Annales Botanici Fennici* 46: 251–262.

Ekbom, B., Schroeder, L.M. & Larsson, S. 2006. Stand specific occurrence of coarse woody debris in a managed boreal forest landscape in central Sweden. *Forest Ecology and Management* 221: 2-12.

Essen, P.-A. 1994. Tree mortality patterns after experimental fragmentation of an old-growth conifer forest. *Biological Conservation* 68: 19-28.

Fraver, S., Jonsson, B.G., Jönsson, M. & Esseen, P.-A. 2008. Demographics and disturbance history of a boreal old-growth *Picea abies* forest. *Journal of Vegetation Science* 19: 789–798.

*Fryjordet, T. 1992. Skogadministrasjon i Norge gjennom tidene. Bind I. Skogforhold, skogbruk og skogadministrasjon fram til 1850. Landbruksdepartementet og Direktoratet for Statens Skoger, Oslo. 645 s.

*Fryjordet, T., Langsæter, A., Wisth, E., Sørhuus, K. & Skinnemoen, K. 1962. Skogadministrasjon i Norge gjennom tidene. Bind II. Tiden etter 1857. Landbruksdepartementet, Skogdirektoratet og Direktoratet for Statens skoger, Oslo. 710 s.

Gibb, H., Ball, J.P., Johansson, T., Atlegrim, O., Hjalten, J. & Danell, K. 2005. Effects of management on coarse woody debris volume and composition in boreal forests in northern Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research* 20: 213-222.

Groven, R., Rolstad, J. & Storaunet, K.O. 2006. Stand structures and dynamics of old-growth *Picea abies* forest in southeastern Norway. In: Groven, R. Historical variability in boreal forest – Dendroecological and structural studies of fire, stand, and logging history from southeastern and central Norway. Dr. scient thesis 2006-1, Dept. of Ecology and Natural Resource Management, Norwegian University of Life Sciences.

Groven, R., Rolstad, J., Storaunet, K.O. & Rolstad, E. 2002. Using forest stand reconstructions to assess the role of structural continuity for late-successional species. *Forest Ecology and Management* 164: 39-55.

*Helgestad, A. 1991. Norsk skoghåndbok 1992. Landbruksforlaget, Oslo. 320 s.

- Jonsson, B.G. 2000. Availability of coarse woody debris in a boreal old-growth *Picea abies* forest. *Journal of Vegetation Science* 11: 51-56.
- Josefsson, T., Olsson, J. & Östlund, L. 2010. Linking forest history and conservation efforts: Long-term impact of low-intensity timber harvest on forest structure and wood-inhabiting fungi in northern Sweden. *Biological Conservation* 143: 1803-1811.
- Jönsson, M., Fraver, S. & Jonsson, B.G. 2009. Forest history and the development of old-growth characteristics in fragmented boreal forests. *Journal of Vegetation Science* 20: 91-106.
- Jönsson, M.T. & Jonsson, B.G. 2007. Assessing coarse woody debris in Swedish woodland key habitats: Implications for conservation and management. *Forest Ecology and Management* 242: 363-373.
- Jönsson, M.T., Fraver, S. & Jonsson, B.G. 2011. Spatio-temporal variation of coarse woody debris input in woodland key habitats in central Sweden. *Silva Fennica* 45: 957-967.
- Jönsson, M.T., Fraver, S., Jonsson, B.G., Dynesius, M., Rydgård, M. & Esseen, P.-A. 2007. Eighteen years of tree mortality and structural change in an experimentally fragmented Norway spruce forest. *Forest Ecology and Management* 242: 306-313.
- Karjalainen, L. & Kuuluvainen, T. 2002. Amount and diversity of coarse woody debris within a boreal forest landscape dominated by *Pinus sylvestris* in Vienansalo wilderness, eastern Fennoscandia. *Silva Fennica* 36: 147-167.
- *Krag, I.A. 1891. Indberetning om Reiser, foretagne for at blive bekjendt med Skovforholde og Skovødelæggelse i forskjellige Landsdele. Grøndahl & Søns Bogtrykkeri, Kristiania. 18 s.
- Kruys, N. & Jonsson, B.G. 1997. Insular patterns of calicioid lichens in a boreal old-growth forest-wetland mosaic. *Ecography* 20: 605-613.
- *Kuuluvainen, T. 2009. Forest management and biodiversity conservation based on natural ecosystem dynamics in northern Europe: The complexity challenge. *Ambio* 38: 309-315.
- *Kuuluvainen, T. 2016. Conceptual models of forest dynamics in environmental education and management: keep it as simple as possible, but no simpler. *Forest Ecosystems* 3:18. DOI 10.1186/s40663-016-0075-6.
- *Kuuluvainen, T. & Aakala, T. 2011. Natural forest dynamics in boreal Fennoscandia: a review and classification. *Silva Fennica* 45: 823-841.
- Kuuluvainen, T., Wallenius, T.H., Kauhanen, H., Aakala, T., Mikkola, K., Demidova, N. & Ogibin, B. 2014. Episodic, patchy disturbances characterize an old-growth *Picea abies* dominated forest landscape in northeastern Europe. *Forest Ecology and Management* 320: 96-103.
- Kuuluvainen, T., Mäki, J., Karjalainen, L. & Lehtonen, H. 2002. Tree age distributions in old-growth forest sites in Vienansalo wilderness, eastern Fennoscandia. *Silva Fennica* 36: 169-184.
- Kuuluvainen, T., Syrjänen, K. & Kalliola, R. 1998. Structure of a pristine *Picea abies* forest in northeastern Europe. *Journal of Vegetation Science* 9: 563-574.
- Kuuluvainen, T., Syrjänen, K., & Kalliola, R. 2001. Logs in a pristine *Picea abies* forest: occurrence, decay stage distribution and spatial pattern. *Ecological Bulletins* 49: 105-113.
- Lampainen, J., Kuuluvainen, T., Wallenius, T., Karjalainen, L. & Vanha-Majamaa, I. 2004. Long-term forest structure and regeneration after wildfire in Russian Karelia. *Journal of Vegetation Science* 15: 245-256.
- Lehtonen, H. 1998. Fire history recorded on pine trunks and stumps: Influence of land use and fires on forest structure in North Karelia. *Scandinavian Journal of Forest Research* 13: 462-468.
- Lilja, S. & Kuuluvainen, T. 2005. Structure of old *Pinus sylvestris* dominated forest stands along a geographic and human impact gradient in mid-boreal Fennoscandia. *Silva Fennica* 39: 407-428.
- Lilja, S., Wallenius, T. & Kuuluvainen, T. 2006. Structure and development of old *Picea abies* forests in northern boreal Fennoscandia. *Ecoscience* 13: 181-192.
- Linder, P. 1998. Structural changes in two virgin boreal forest stands in central Sweden over 72 years. *Scandinavian Journal of Forest Research* 13: 451-461.
- Linder, P., Elfving, B. & Zackrisson, O. 1997. Stand structure and successional trends in virgin boreal forest reserves in Sweden. *Forest Ecology and Management* 98: 17-33.
- *Moen, A. 1999. Nasjonalatlas for Norge. Vegetasjon. Statens kartverk, Hønefoss. 200 s.

- *Niemelä et al. 2002: Niemelä, T., Wallenius, T. & Kotiranta, H. 2002. The kelo tree, a vanishing substrate of specified wood-inhabiting fungi. – Polish Botanical Journal 47: 91-101
- Nordén, J., Åström, J., Josefsson, T., Blumentrath, S., Ovaskainen, O., Sverdrup-Thygeson, A. & Nordén, B. 2018. At which spatial and temporal scales can fungi indicate habitat connectivity? Ecological Indicators 91: 138-148.
- Nygaard, P.H., Strand, L.T. & Stuanes, A.O. 2017. Gap formation and dynamics after long-term steady state in an old-growth *Picea abies* stand in Norway: Above- and belowground interactions. Ecology and Evolution 8: 462-476.
- *Nygaard, P.H. & Øyen, B.-H. 2020. Skogshistorisk tilbakeblikk med vekt på utviklingen av bestandsskogbruket i Norge. NIBIO Rapport 45/2020. 29 s.
- Ohlson, M. & Tryterud, E. 1999. Long-term spruce forest continuity - a challenge for a sustainable Scandinavian forestry. Forest Ecology and Management 124: 27-34.
- *Opsahl, W. 1945. Skogbruket i Norge. Skogeieren 32: 49-54.
- Penttilä, R., Siitonen, J. & Kuusinen, M. 2004. Polypore diversity in managed and old-growth boreal *Picea abies* forests in southern Finland. Biological Conservation: 117: 271-283.
- *Rolstad, J., Framstad, E., Gundersen, V. & Storaunet, K.O. 2002. Naturskog i Norge. Definisjoner, økologi og bruk i norsk skog- og miljøforvaltning. Aktuelt fra skogforskningen 1/02. 53 s.
- Rouvinen, S. & Kouki, J. 2002. Spatiotemporal availability of dead wood in protected old-growth forests: a case study from boreal forests in eastern Finland. Scandinavian Journal of Forest Research 17: 317-329.
- Rouvinen, S. & Kuuluvainen, T. 2001. Amount and spatial distribution of standing and downed dead trees in two areas of different fire history in a boreal Scots pine forest. Ecological Bulletins 49: 115-127.
- Rouvinen, S., Kuuluvainen, T., & Karjalainen, L. 2002. Coarse woody debris in old *Pinus sylvestris* dominated forests along a geographic and human impact gradient in boreal Fennoscandia. Canadian Journal of Forest Research 32: 2184-2200.
- *Shorohova, E., Kuuluvainen, T., Kangur, A. & Jogiste, K. 2009. Natural stand structures, disturbance regimes and successional dynamics in the Eurasian boreal forests: a review with special reference to Russian studies. Annals of Forest Science 66: 201.
- Siitonen, J. 1994. Decaying wood and saproxylic Coleoptera in two old spruce forests - a comparison based on two sampling methods. Annales Zoologici Fennici 31: 89-95.
- *Siitonen, J. 2001. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. Ecological Bulletins 49: 11-41.
- Siitonen, J. & Saaristo, L. 2000. Habitat requirements and conservation of *Pytho kolwensis*, a beetle species of old-growth boreal forest. Biological Conservation 94: 211-220.
- Siitonen, J., Martikainen, P., Punttila, P. & Rauh, J. 2000. Coarse woody debris and stand characteristics in mature managed and old-growth boreal mesic forests in southern Finland. Forest Ecology and Management 128: 211-225.
- Siitonen, J., Penttilä, R. & Kotiranta, H. 2001. Coarse woody debris, polypore fungi and saproxylic insects in an old-growth spruce forest in Vodlozero National Park, Russian Karelia. Ecological Bulletins 49: 231-242.
- Sippola, A.-L., Lehesvirta, T. & Renvall, P. 2001. Effects of selective logging on coarse woody debris and diversity of wood-decaying polypores in eastern Finland. Ecological Bulletins 49: 243-254.
- Sippola, A.-L., Siitonen, J. & Kallio, R. 1998. Amount and quality of coarse woody debris in natural and managed coniferous forests near the timberline in Finnish Lapland. Scandinavian Journal of Forest Research 13: 204-214.
- Sippola, A.-L., Similä, M., Mönkkönen, M. & Jokimäki, J. 2004. Diversity of polyporous fungi (Polyporaceae) in northern boreal forests: effects of forest site type and logging intensity. Scandinavian Journal of Forest Research 19: 152-163.
- *Storaunet, K.O. & Rolstad, J. 2020. Naturskog i Norge – En arealberegning basert på bestandsalder i Landsskogtakseringens takstomdrev fra 1990 til 2016. NIBIO Rapport 44/2020. 37 s.
- Storaunet, K.O., Rolstad, J., Gjerde, I. & Gundersen, V.S. 2005. Historical logging, productivity, and structural characteristics of boreal coniferous forests in Norway. Silva Fennica 39: 479.

- Storaunet, K.O., Rolstad, J., Toeneiet, M. & Blanck, Y. 2013. Strong anthropogenic signals in historic forest fire regime: a detailed spatiotemporal case study from south-central Norway. *Canadian Journal of Forest Research* 43: 836-845.
- *Sturtevant, B.R., Bissonette, J.A., Long, J.N. & Roberts, D.W. 1997. Coarse woody debris as a function of age, stand structure, and disturbance in boreal Newfoundland. *Ecological Applications* 7: 702-712.
- *Tveite, S. 1964. Skogbrukshistorie. *In*: Seip, H.K. (ed). *Skogbruksboka*. Bind 3: Skogøkonomi. Skogforlaget, Oslo. s. 17-75.
- Uotila, A., Kouki, J., Kontkanen, H. & Pulkkinen, P. 2002. Assessing the naturalness of boreal forests in eastern Fennoscandia. *Forest Ecology and Management* 161: 257-277.
- Uotila, A., Maltamo, M., Uuttera, J. & Isomäki, A. 2001. Stand structure in semi-natural and managed forests in eastern Finland and Russian Karelia. *Ecological Bulletins* 49: 149-158.
- Wallenius T.H., Kuuluvainen, T. & Vanha-Majamaa, I. 2004. Fire history in relation to site type and vegetation in Vienansalo wilderness in eastern Fennoscandia, Russia. *Canadian Journal of Forest Research* 34: 1400-1409.
- Wallenius, T.H., Pitkänen, A., Kuuluvainen, T., Pennanen, J. & Karttunen, H. 2005. Fire history and forest age distribution of an unmanaged *Picea abies* dominated landscape. *Canadian Journal of Forest Research* 35: 1540-1552.
- Ylisirniö, A.-L., Berglund, H., Aakala, T., Kuuluvainen, T., Kuparinen, A.M., Norokorpi, Y., Hallikainen, V., Mikkola, K. & Huhta, E. 2009. Spatial distribution of deadwood and the occurrence of five saproxylic fungi in old-growth timberline spruce forests in northern Finland. *Scandinavian Journal of Forest Research* 24: 527-540.
- Ylläsjärvi, I. & Kuuluvainen, T. 2009. How homogeneous is the boreal forest? Characteristics and variability of old-growth forest on a *Hylocomium-Myrtillus* site type in the Pallas-Yllästunturi National Park, northern Finland. *Annales Botanici Fennici* 46: 263-279.
- Ylläsjärvi, I., Berglund, H. & Kuuluvainen, T. 2011. Relationships between wood-inhabiting fungal species richness and habitat variables in old-growth forest stands in the Pallas-Yllästunturi National Park, northern boreal Finland. *Silva Fennica* 45: 995-1013.
- Økland, T., Rydgren, K., Økland, R.H., Storaunet, K.O. & Rolstad, J. 2003. Variation in environmental conditions, understorey species number, abundance and composition among natural and managed *Picea abies* forest stands. *Forest Ecology and Management* 177: 17-37.

3 Artssammensetning og skogstruktur – en litteraturstudie

Erik Framstad, Erik Stange og Rannveig Jacobsen

3.1 Innledning

Skogens stedegne artsmangfold er tilpasset de ulike habitatene og ressursene som oppstår som følge av naturlige forstyrrelser og etterfølgende suksesjon (Kuuluvainen 2009, Jonsson & Siitonen 2012). Slike naturlige forstyrrelser kan foregå på liten skala ved at enkelttrær eller små grupper av trær eldes, angripes av sykdom eller blåses ned og dør, eller på større skala ved skogbrann, større stormfelling eller insektangrep. Naturlige forstyrrelser og suksesjon varierer over skoglandskapet avhengig av lokalt terreng, jordsmonn og klima, og skaper karakteristiske mønster i fordelingen av treslag, aldersklasser og mengde og type av død ved. Et intensivt skogbruk har som mål å sikre en langsiktig maksimal høsting av trevirke av ønsket kvalitet. Dette medfører behov for en skogskjøtsel som endrer sammensetningen av treslag og aldersklasser, samt reduserer mengde og variasjon av død ved. For norsk skog innebærer dette at gran fremmes på bekostning av andre treslag, at forekomsten av de aller eldste og største trærne blir sterkt redusert, og at både total mengde og spesielt forekomsten av grov død ved også blir sterkt redusert. Slike endringer i skogens struktur må forventes å påvirke det stedegne artsmangfoldet i skogen, spesielt den delen av artsmangfoldet som er tilpasset gammel skog med gamle og store trær, samt større mengder av grov død ved i ulike nedbrytningsstadier. En gradient i skogbrukspåvirkning fra en naturskog helt formet av

naturgitte prosesser, til en intensivt skjøttet skogplantasje kan dermed forventes å reflektere tilsvarende gradienter i både skogstruktur og artssammensetning.

For å se om ulikheter i skogstruktur er reflektert i artssammensetningen for viktige artsgrupper i skog, har vi gått gjennom et utvalg av publiserte artikler som har studert mulig sammenheng mellom skogstruktur og artssammensetning. Vi har vektlagt artikler som dekker relevante skogtyper for Norge og som har sett på betydningen av død ved for ulike artsgrupper, i hovedsak biller, sopp, moser og lav. Se metodekapitlet for nærmere gjennomgang av utvalgskriteriene for artiklene.

Formålet med denne litteraturgjennomgangen er dels å avklare hvilke skogstrukturvariabler som har størst betydning for artssammensetningen av de aktuelle artsgruppene. Derneøst ønsker vi å belyse om resultatene i de utvalgte artiklene kan gjøre det mulig å beskrive graden av endring i artssammensetning ved ulike grader av påvirkning, slik dette er reflektert i variabler for skogstruktur. Formålet er følgelig ikke direkte innrettet mot å avklare for eksempel typeinndelingen i NiN. Da måtte søkekriterier og artikkelutvalget i større grad vært innrettet mot variabler og artsgrupper tilknyttet markas lokale miljøgradienter, særlig de som i liten grad er påvirket av skogens dynamikk. Markboende arter som er inkludert i utvalget, kan likevel ha en viss relevans dersom deres forekomst i noen grad reflekterer slike stabile lokale miljøgradienter. I

den grad artsutvalget viser klare sammenhenger med skogstrukturvariabler, vil resultatene ha stor relevans for NiNs variablersystem.

3.2 Litteratursammenstilling

Vi gjorde et litteratursøk for relevante fagfellevurderte artikler publisert i vitenskapelige tidsskrifter mellom 1987 og 2020 i Web-of-Science-søkeplattformen. Vi søkte etter artikler som enten fokuserte på eller inkluderte undersøkelse av artssammensetningen med bruk av en eller flere ordinasjons- eller gradientanalysemetoder: prinsipal komponent analyse (*principle component analysis*, eller PCA)¹, ikke-metrisk flerdimensjonal skalering (*non-metric multidimensional scaling*, eller NMDS), kanonisk korrespondanseanalyse (*canonical correspondence analysis*, eller CCA), og detrended korrespondanseanalyse (*detrended correspondence analysis*, eller DCA). Vi begrenset søket geografisk til skogstyper og klimasoner som er relevante for norske forhold, men områder både vest (Nord-Amerika) og øst (Fennoskandia og Øst-Europa) for Norge ble inkludert. Vi brukte søkeord som brukes til å beskrive aspekter ved død ved², og de taksonomiske grupperingene for arter som knyttes til død ved³.

Søket gav 995 artikler, og en vurdering av både tittel og sammendrag reduserte dette antallet til 402 artikler. Av disse er 52 artikler kategorisert å ha høy relevans. Det vil si studiene brukte flere skogstrukturvariabler til å forklare artssammensetning, eller artssammensetning ble sammenlignet for relevante skogstyper (for eksempel suksesjonsstadier eller ulike forvaltningskategorier) i kombinasjon med noen strukturvariabler. Vi fant 94 artikler med moderat relevans, hvor noen få variabler knyttet til skogstruktur ble brukt til å forklare artssammensetning, eller artssammensetning ble sammenlignet for relevante skogstyper, men uten bruk av strukturvariabler. Vi kategorisert 134

som lav relevans enten fordi studiene kun brukte variabler knyttet til substrat (og ikke skogstrukturvariabler) til å forklare artssammensetning, eller fordi beskrivelsene av metodene enten ga lite informasjon eller var vanskelig å tolke.

Vi leste i sin helhet de 52 artiklene som oppfylte alle våre utvalgskriterier. Fra hver artikkel hentet vi informasjon om hvilke skogstrukturattributter studiene inkluderte i analysene, og måleenhetene de brukte for variablene. Vi samlet inn informasjon om hvilke skogkategorier som ble inkludert (f.eks. forvaltning, bestandsalder og/eller etterfølgende stadium). Vi samlet også informasjon om hvilke organismer som ble studert og det totale antallet arter eller taksonomiske enheter identifisert; studiestedet, skogtypen og/eller dominerende treslag; antall lokaliteter; type og antall observasjonsenheter (f.eks. dødt treobjekt, plott/kvadrat eller felle); varigheten av studiet; og eventuelle miljøattributter brukt som prediktorvariabler (heretter 'miljøvariabler') for å forklare variasjon i artssammensetning. Vi registrerte hvilken analytisk tilnærming studiene brukte for å analysere artssammensetning, gradientlengder til ordinasjonsplotene (der det var relevant og gitt eller mulig å utlede), og forklaringsgrad av de to første aksene i ordinasjonen. Vi grupperte miljøvariablene i kategorier (tabell 3.1), og noterte hvilke miljøvariabler som viste signifikant sammenheng med artssammensetningen. Vi registrerte en kategori som signifikant dersom minst én av de undersøkte miljøvariablene innen kategorien viste signifikant sammenheng med artssammensetningen. De artiklene som vi har inkludert i vår gjennomgang, inkluderte studier fra både Nord-Europa, Sentral-Europa og Nord-Amerika (tabell 3.2). De fleste artiklene omhandler biller, med noen færre som har sett på sopp og moser/lav. Det er så få artikler som dekker andre invertebrater eller karplanter at vi ikke presenterer noen resultater for disse gruppene her. Tabellene 3.3, 3.4 og 3.5 viser fordelingen av artiklene på analysemetoder, skogstyper og skogtilstand.

¹ Også probabilistisk hovedkomponentanalyse (*probabilistic principal component analysis*, eller pPCA), prinsipal koordinatanalyse (*principal coordinates analysis*, eller PCoA), og redundansanalyse (RDA).

² (volume OR quantity OR diversity OR quality OR "decay stage" OR "degree of decomposition" OR

diameter OR exposure OR shade OR light OR fire OR wind OR "heart rot" OR "root rot" OR "top rot"))

³ (insect* OR invertebrate* OR arthropod* OR coleoptera* OR beetle* OR diptera* OR hymenoptera* OR heteroptera* OR lepidoptera* OR fung* OR mycolog* OR basidiomycete* OR ascomycete* OR plant* OR vegetation OR herb* OR forb* OR shrub* OR moss* OR lichen* OR bryophyte*)

Tabell 3.1. Gruppering av miljøvariabler som er studert i gjennomgåtte artikler. Grupperingene er brukt i presentasjonen av resultatene.

Kategori av miljøvariabler	Typen av variabler
Død ved mengde	Mengde målt som volum, antall objekter, andel av trebiomasse eller dekningsgrad, totalt eller for ulike kategorier av død ved, etter egenskaper som liggende/stående/ stubber, treslag, størrelsesklasser eller nedbrytingsgrad
Død ved kvalitet	Mangfold eller diversitet av død ved gitt som antall typer av eller annet diversitetsmål for død ved (liggende/stående/stubber, treslag, størrelsesklasser eller nedbrytingsgrad) eller gjennomsnittlig eller maksimal verdi for slike typer av død ved eller for andre egenskaper ved død ved
Levende trær mengde	Mengde målt som volum, antall objekter, andel av trebiomasse eller dekningsgrad, totalt eller for ulike kategorier av levende trær, totalt eller for ulike kategorier av trær, etter egenskaper som treslag, størrelses/aldersklasser eller andre egenskaper (f.eks. med forekomst av mikrohabitater)
Levende trær kvalitet	Mangfold eller diversitet av levende trær gitt som antall typer av eller annet diversitetsmål for levende trær (treslag, størrelses/aldersklasser, ulike mikrohabitater) eller gjennomsnittlig eller maksimal verdi for slike typer av levende trær eller for andre egenskaper ved levende trær
Jord/strø	Mengde av strø målt som volum, dybde eller dekningsgrad, dybde av jordsmonn, ulike fysiske eller kjemiske egenskaper ved jord/strø (f.eks. partikkelstørrelse, vanninnhold, pH, mengde av ulike kjemiske komponenter)
Marksjikt	Dekningsgrad av planter i felt/bunnsjikt, av ulike vegetasjonstyper eller funksjonelle grupper av planter, av bar jord, stein eller berg, eller antall arter i ulike funksjonelle eller taksonomiske plantegrupper
Kronedekke	Dekningsgrad av kronedekket, av ulike treslag i kronedekket, eller av åpninger i kronedekket, variasjon i åpninger i kronedekket
Arter	Arter/artsgrupper som opptrer sammen med artsgruppene av interesse
Annet	Brannpåvirkning og annen forstyrrelse (andel påvirket, intensitet, frekvens); lokal topografi eller mikroklima; regional topografi, arealdekke, avstand til andre arealtyper m.m.

Tabell 3.2. Oversikt over utvalgte artikler for ulike artsgrupper og regioner. Noen artikler dekker flere artsgrupper. Studier fra Canada er delt i øst og vest ved provinsen Saskatchewan.

Land	Biller	Andre invertebrater	Sopp	Moser, lav	Karplanter	Antall studier
Fennoskandia + Estland	9		7	3	2	18
Sentral-Europa	6	1	5	4	1	14
Canada, øst	3	3		2	2	10
Canada, vest	3			1		4
USA	1		1	2		4
Totalt	22	4	13	12	5	51

Tabell 3.3. Fordeling av utvalgte artikler på artsgrupper og ordinasjonsmetoder.

Metoder	Biller	Sopp	Moser, lav	Antall studier
PCA/pPCA/PCoA	3	2	1	6
DCA	5	3	1	8
NMDS	10	5	5	18
CCA/RDA/CAP	11	6	6	22

Tabell 3.4. Fordeling av utvalgte artikler på artsgrupper og skogtyper. Merk at noen artikler dekker flere artsgrupper og/eller skogtyper.

	Biller	Sopp	Moser, lav	Antall studier
Boreal/boreonemoral /montan				
Gran/edelgran	9	7	7	21
Furu	2		1	3
Boreale løvtrær	1			1
Edelløvtrær	2			2
Blandingsskog	5	2	1	8
Nemoral				
Bartrær	1			1
Bøk	4	3	2	8
Eik	2			2
Blandingsskog	3	1	1	5
Antall studier	22	13	12	44

Tabell 3.5 Fordeling av utvalgte artikler på artsgrupper, region og skogtilstand. Boreal region omfatter også boreonemoral skog og fjellskog utenfor boreal region. Gammelskog omfatter gammel naturskog, gammel/moden produksjonsskog og studier med begge kategorier. Merk at noen artikler dekker flere artsgrupper og/eller skog i ulike regioner.

	Biller		Sopp		Moser, lav		Antall studier	
	Boreal	Nemoral	Boreal	Nemoral	Boreal	Nemoral	Boreal	Nemoral
Gammelskog	5	5	5	3	7	2	15	9
Ungskog og gammelskog	11	1	4	1	1	1	16	3
Ungskog (< 60 år)	1				1		2	

3.3 Resultater

De 44 utvalgte artiklene for sammenhengen mellom miljøvariabler og artssammensetning hos biller, sopp, moser og lav omfatter 33 studier som dekker boreal skog (i vid forstand) og 12 studier som dekker nemoral skog. Vi har i denne sammenhengen gruppert både boreonemoral skog og fjellskog utenfor den boreale bioklimatiske regionen sammen med boreal skog. Disse studiene omfatter i hovedsak barskog eller blandingsskog, men et par av studiene for boreonemoral region og fjellskog omfatter løvskog (tabell 3.3). Nemoral skog omfatter i hovedsak edelløvskog eller blandingsskog med edelløvtrær og andre treslag, men kan også inkludere lavereliggende furuskog (tabell 3.3). De fleste studiene (23) dekker gammel skog, enten gammel naturskog, gammel eller moden produksjonsskog eller begge deler (tabell 3.4). Seksten studier dekker også kombinasjoner av yngre skog (< 60 år) og eldre skog, mens to studier omfatter bare yngre skog. Studiene på henholdsvis biller, sopp, moser og lav dekker ulike regioner, skogtyper og aldersgrupper av skog i ulik grad, noe som kan ha betydning for sammenhengen mellom gruppene artssammensetning og miljøvariabler, noe vi kommer tilbake til nedenfor.

3.3.1 Biller

Det er til sammen 22 studier som har sett på artssammensetning og miljøvariabler hos biller. Fire av disse studiene (Hammond et al. 2017, Härmäläinen et al. 2018a, Jacobs et al. 2007b, Kraut et al. 2016) gir ikke eksplisitte resultater for sammenhengen mellom artssammensetning og miljøvariabler og er derfor ikke tatt med videre. Av de gjenværende 18 studiene har alle sett på sammenheng mellom artssammensetning og en eller annen form for mengde av død ved, mens sju har vurdert ulike mål for kvalitet av død ved (figur 3.1). Tilsvarende har 16 studier undersøkt artssammensetning og mengde av levende trær og åtte studier kvaliteten av levende trær. Av

øvrige hovedgrupper av miljøvariabler har åtte studier sett på dekning av marktyper (vegetasjon, jord osv.), mens sju har studert sammenheng med kronedekket. Tre studier (alle fra boreal skog i Nord-Amerika) har imidlertid ikke angitt signifikante eller betydningsfulle sammenhenger (f.eks. ved å angi nivå på korrelasjonen). Om vi ser bort fra disse tre studiene, varierer andelen signifikante sammenhenger mellom artssammensetning og død ved og levende trær mellom 64 % og 75 % (figur 3.2). Med unntak for miljøvariabler knyttet til jord/strø, er andelen signifikante sammenhenger noe høyere (75%–86%) for de øvrige miljøvariablene.

Tretten av de 18 studiene dekker boreal eller boreonemoral skog eller fjellskog, de fleste med barskog, mens seks studier dekker nemoral skog, de fleste med edelløvskog. De aller fleste i førstnevnte gruppe av studier har undersøkt artssammensetning og mengde av død ved og levende trær, mens bare 23%–38% av disse studiene har undersøkt de andre gruppene av miljøvariabler (figur 3.3). Blant studiene som har angitt signifikans, er andelen signifikante sammenhenger 50%–70% for de fleste, men 3% for kvalitet av levende trær og 100 % for marksjikt. Blant de seks studiene i nemoral skog har alle undersøkt mengde av død ved og av levende trær, fem av dem også betydningen av kronedekket, og fire betydningen av kvalitet av levende trær. Andelen signifikante sammenhenger ligger gjennomgående høyere enn for studier av biller i boreal skog, men det er bare få studier som har undersøkt andre miljøvariabler enn kronedekke og mengdene av henholdsvis død ved og levende trær (figur 3.3).

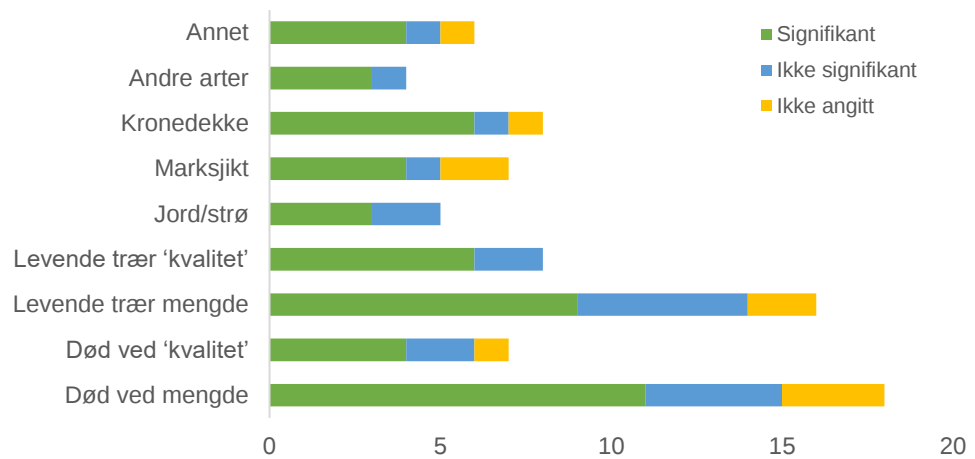
Ovenfor har vi diskutert resultatene for alle grupper av biller, men vedlevende arter, altså arter som lever i trevirke primært i døde trær, har trolig andre krav til habitatet enn arter med annet levevis. De ulike studiene dekker dels vedlevende arter, dels andre arter fanget i samme type feller som disse, og dels løpebiller og andre arter fanget med fallfeller. For å få et visst antall studier for hver artsgruppe har vi gruppert

resultater for henholdsvis vedlevende og andre billearter, dvs. henholdsvis 14 og 9 studier. Alle studier for begge artsgrupper har undersøkt artssammensetningens sammenheng med mengde av død ved, og rundt 90 % i begge grupper har også undersøkt mengde av levende trær. Mindre enn halvparten av studiene i begge grupper har undersøkt de fleste andre miljøvariablene, men 67 % av studiene av andre arter har sett på sammenheng med marksjiktet. Hvis vi ser bort fra de studiene som ikke har angitt om sammenhengen mellom artssammensetning og miljøvariabler er signifikant, er det tydelig at miljøvariabler knyttet til død ved og levende trær har større betydning for vedlevende arter enn for andre arter, med henholdsvis 64%–75% og 0%–50% signifikante sammenhenger (figur 3.4, 3.5). Imidlertid er det klart lavere andel av studiene for vedlevende (33%–80%) enn andre arter (67%–

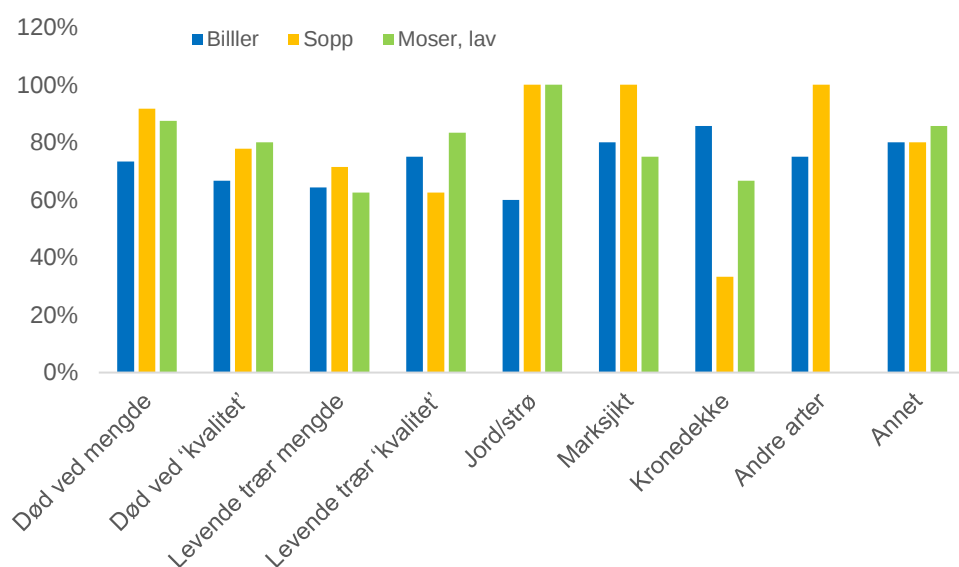
100%) som viser signifikant sammenheng mellom øvrige miljøvariabler og artssammensetning. For de fleste av disse andre miljøvariablene er det imidlertid få studier som har undersøkt slike sammenhenger.

Siden skogens struktur og flere andre miljøforhold i stor grad er påvirket av skogens alder og ulike påvirkninger, er det relevant å vurdere i hvilken grad sammenhengene mellom artssammensetning og ulike miljøvariabler kan knyttes til skogens alder eller grad av påvirkning. Vi har forsøkt å gruppere de ulike studiene ut fra hvilken skogtilstand de dekker, fra ungskog (< 60 år) til gammelskog (her oftest godt over 100 år) og evt. både ungskog og gammelskog. Merk at gammelskog kan omfatte både gammel naturskog og moden produksjonsskog.

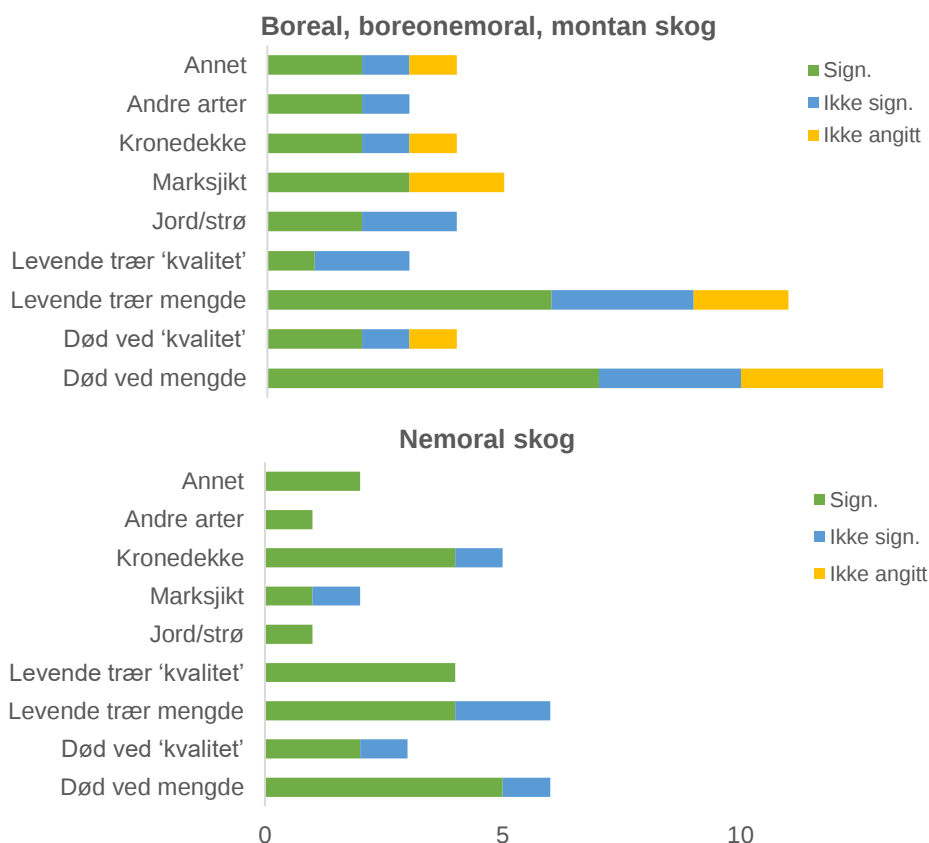
Figur 3.1 Antall artikler som har undersøkt sammenhengen mellom artssammensetning hos biller og ulike kategorier for miljøvariabler, og som eventuelt har funnet signifikante sammenhenger for minst én variabel innen den aktuelle kategorien. Artiklene omfatter alle billegrupper i både boreal og nemoral skog. Tre studier hadde ikke angitt om sammenhengene var signifikante eller om korrelasjoner var over et visst nivå (f.eks. 0,2).



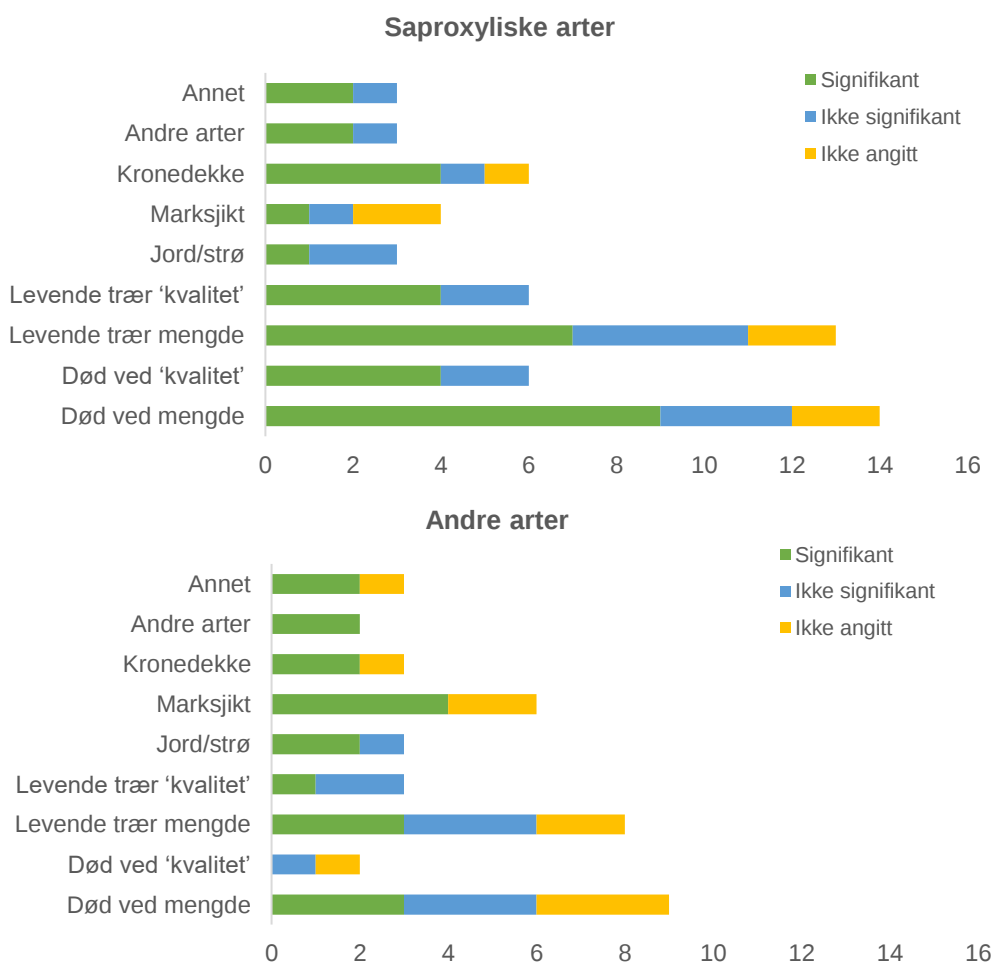
Figur 3.2 Andel av artikler som har påvist signifikant sammenheng mellom ulike grupper av miljøvariabler og artssammensetning hos henholdsvis biller, sopp og moser/lav, sett i forhold til antall artikler som har undersøkt de aktuelle miljøvariablene. For biller er tre artikler som ikke har angitt signifikans, utelatt fra tallgrunnlaget.



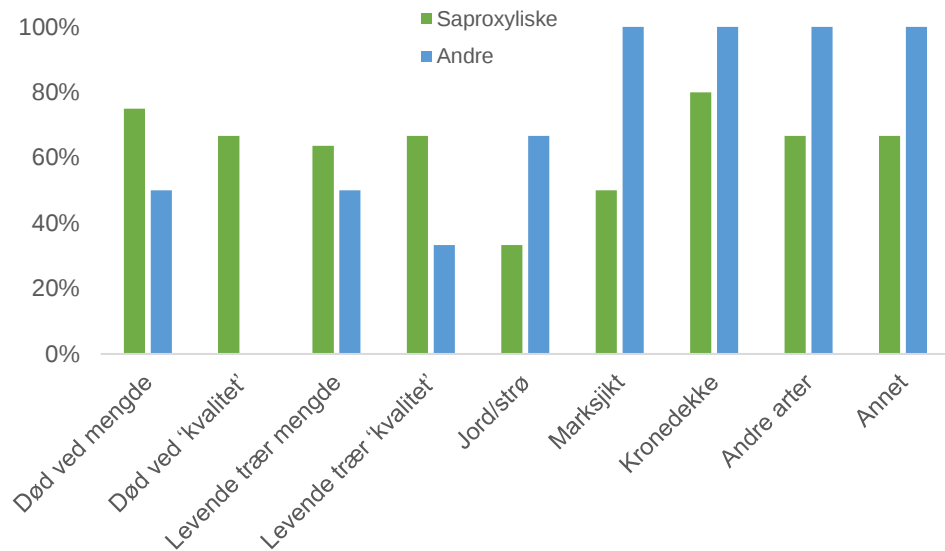
Figur 3.3 Antall artikler som har undersøkt sammenhengen mellom arts-sammensetning hos biller og ulike kategorier for miljøvariabler, og som eventuelt har funnet signifikante sammenhenger for minst én variabel innen den aktuelle kategorien. Artiklene omfatter alle billegrupper i henholdsvis boreal (inkl. boreonemoral skog og fjellskog) og nemoral skog. Tre studier hadde ikke angitt om sammenhengene var signifikante eller på annen måte betydningsfulle (f.eks. $R^2 > 0,2$).



Figur 3.4 Antall artikler som har undersøkt sammenhengen mellom ulike miljøvariabler og arts-sammensetning hos henholdsvis vedlevende biller og andre grupper av biller i alle skogtyper, og som eventuelt har funnet signifikante sammenhenger for minst én variabel innen den aktuelle kategorien. Tre studier (i boreal skog) hadde ikke angitt om sammenhengene var signifikante eller om korrelasjoner var over et visst nivå (f.eks. 0,2).



Figur 3.5 Andel av artikler som har påvist signifikant sammenheng mellom ulike grupper av miljøvariabler og arts-sammensetning hos henholdsvis vedlevende biller og andre billegrupper, sett i forhold til antall artikler som har undersøkt de aktuelle miljøvariablene. Merk at tre artikler er utelatt fra figuren siden de ikke har angitt signifikans.



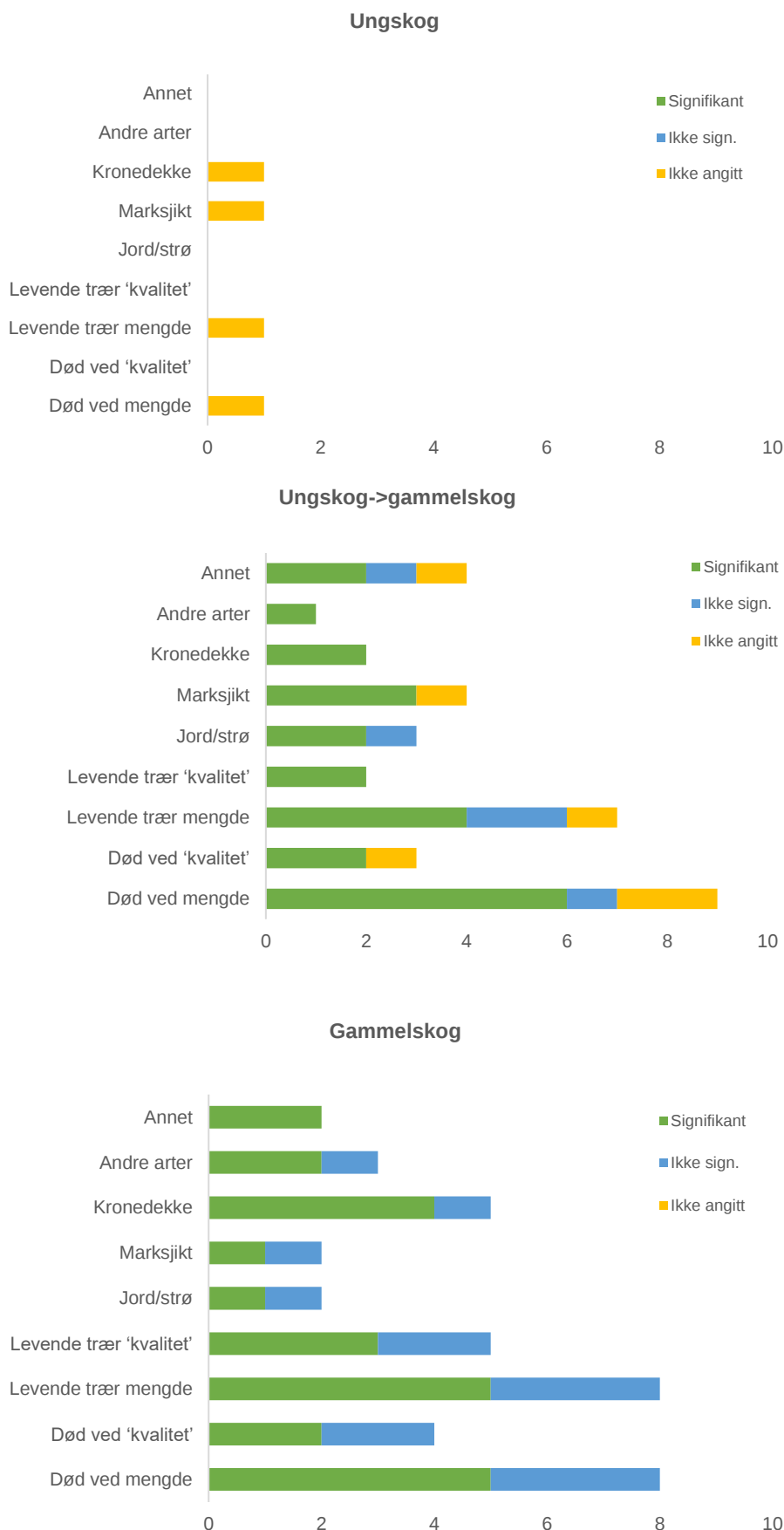
Bare én studie for biller dekker ungskog i vårt utvalg, mens det er åtte studier som bare dekker gammelskog, og ni som dekker både ungskog og gammelskog. Omtrent like mange studier fra boreal skog (inkl. boreonemoral og fjellskog) dekker gammelskog og både ungskog og gammelskog, mens studier fra nemoral skog nesten bare dekker gammelskog.

Dersom vi ser alle billegrupper for alle bioklimatiske regioner under ett, er det tydelig at studier som omfatter både ungskog og gammelskog, i større grad enn studier med bare gammelskog påviser statistisk signifikant sammenheng mellom artssammensetning og miljøvariabler (figur 3.6). Med et par unntak (for kronedekke og andre variabler) ligger andelen studier i gammelskog som viser signifikante sammenhenger, på 50%–67%, mens tilsvarende andel er 67%–100% for studier som omfatter både ungskog og gammelskog. Deler vi studiene videre opp etter dekning av henholdsvis vedlevende og andre arter, blir det så få studier i flere av gruppene at det er vanskelig å konkludere om noe generelt mønster. Tendensen for hver av artsgruppene synes imidlertid å være som for alle biller samlet, med noe større andel signifikante studier der disse dekker både ungskog og gammelskog enn bare gammelskog, samt at vedlevende arter i noe større grad enn andre arter viser signifikante sammenhenger for miljøvariabler knyttet til død ved og levende trær. At studiene som dekker både ungskog og gammelskog viser større grad av signifikante sammenhenger enn studiene som bare dekker gammelskog, skyldes trolig at det er større variasjon i verdiene for de fleste

miljøvariablene, og kanskje også for arts-sammensetningen, for studier som omfatter både ungskog og gammelskog, enn for de som bare omfatter gammelskog.

Vi kan få et inntrykk av i hvilken grad artssammensetningen varierer i de enkelte studiene ved å se på gradientlengden for ordinasjonsplottene der DCA eller NMDS er brukt. Det er imidlertid bare åtte studier der disse metodene er brukt, gradientlengder har vært angitt eller mulige å avlese fra ordinasjonsplott, og der studiene samtidig eksplisitt viser artssammensetningens sammenheng med miljøvariabler. Tre av de fire studiene som ikke eksplisitt hadde angitt sammenheng mellom artssammensetning og miljøvariabler, har imidlertid angitt gradientlengder for ordinasjoner basert på NMDS. De fleste studiene som har vist gradientlengder for DCA-plott, har forholdsvis korte gradientlengder (< 2), enten studiene er i gammelskog eller både ungskog og gammelskog (tabell 3.6). Unntaket er Müller et al. (2008) som fikk gradientlengder > 2 når de undersøkte effekten på vedlevende biller av ulike skogbehandlinger i bøkeskog med ulik alder. Studier som har vist gradientlengder basert på NMDS-plott, har i større grad lengder > 2 for studier som omfatter både ungskog og gammelskog, mens et studium i bare gammelskog tenderte mot kortere gradientlengder. Det er få studier fordelt på metoder og gammelskog versus ungskog/gammelskog, noe som gjør det vanskelig å konkludere om studier med både ungskog og gammelskog viser større variasjon i artssammensetningen enn studier som bare omfatter gammelskog.

Figur 3.6 Antall artikler som har undersøkt sammenhengen mellom ulike miljøvariabler og arts-sammensetning hos biller i ulike aldersklasser av skog, og som eventuelt har funnet signifikante sammenhenger for minst én variabel innen den aktuelle kategorien. Ungskog omfatter skog yngre enn ca. 60 år, der påvirkningen kan ha vært naturlig (brann, insekt-angrep) eller menneskeskapt (flatehogst). Gammelskog omfatter gammel naturskog (i hovedsak minst 100 år) og gammel produksjonsskog etter tidligere flatehogst eller tidligere eller pågående plukkhogst. Kategorien Ungskog->gammelskog omfatter studier som inkluderer både yngre og eldre skog. Figuren omfatter artikler for alle billegrupper i både boreal og nemoral skog. Tre studier (i boreal skog) hadde ikke angitt om sammenhengene var signifikante eller om korrelasjoner var over et visst nivå (f.eks. 0,2).



Tabell 3.6 Angitte eller tolkede gradientlengder for ordinasjoner av artssammensetning hos biller med DCA eller NMDS, fordelt på studienes dekning av gammelskog eller både ungskog og gammelskog. Tall i kursiv angir verdier for tre av de fire studiene som ikke eksplisitt har angitt sammenheng mellom artssammensetning og miljøvariabler (én av de fire har ikke angitt gradientlengde). – indikerer at verdi for akse 2 ikke er angitt.

	Vedlevende		Andre	
	Ungskog-> gammelskog	Gammelskog	Ungskog-> gammelskog	Gammelskog
DCA: Akse 1/akse 2	1,8/1,9	1,8/1,1 < 2,1/– 2,8-3,2/2,3-3,5 1,5/–	1,5/1,75	1,0/1,3
NMDS: Akse 1/akse 2	2,5-3,3/2,6-3,3 1,2-3,0/1,8-3,0 2,7/2,3	1,6-2,6/1,2-1,9	3,0/2,75 2,1/3,3	

3.3.2 Sopp

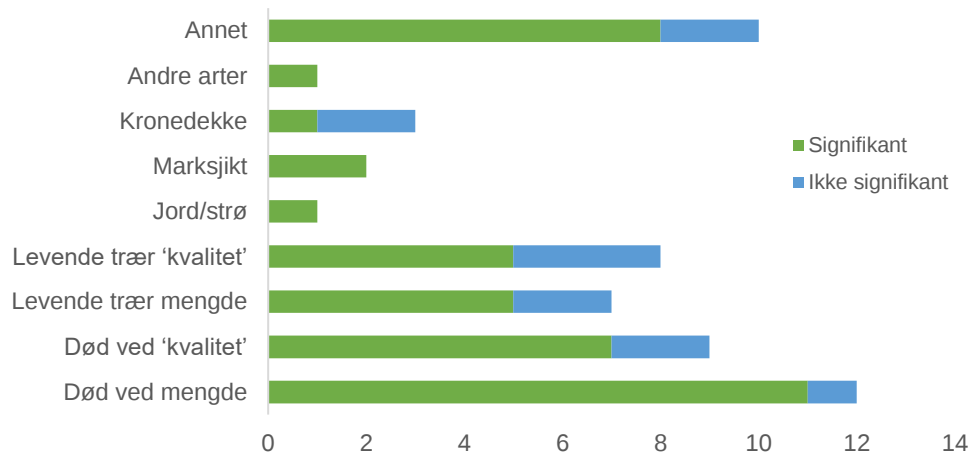
Det er i alt 13 artikler som har sett på sammenhengen mellom artssammensetning hos sopp og ulike miljøvariabler, ni i boreal skog og fire i nemoral skog (hvorav én fra USA). Bare én av disse artiklene dekker også andre funksjonelle grupper enn de som er knyttet til død ved. Tolv av artiklene har vurdert ulike mål for mengde av død ved, mens sju til ni har vurdert ulike mål for død ved "kvalitet" og mengde eller "kvalitet" av levende trær (figur 3.7). Det er bare få artikler som har vurdert miljøvariabler for jord/strø, marksjikt, kronedekke eller andre arter, men hele ti artikler har sett på ulike andre miljøvariabler, som ulike mål for mikroklima, topografi, konnektivitet eller grad av "naturlighet". En forholdsvis stor andel av studiene fant signifikant sammenheng mellom artssammensetning og de fleste av disse miljøvariabelgruppene (figur 3.2). Det er noe variasjon mellom studier i henholdsvis boreal og nemoral skog, både for dekning av ulike grupper av miljøvariabler og andelen som påviser signifikante sammenhenger (figur 3.8). Det er imidlertid så få studier at slike forskjeller neppe kan tilordnes noen økologisk årsak.

Som påpekt ovenfor for biller, kan vi forvente at studier som omfatter skog med ulike grader av påvirkning eller som omfatter flere aldersklasser, også har større variasjon i miljøvariabler og artssammensetning. Åtte av artiklene om artssammensetning hos sopp dekker gammelskog

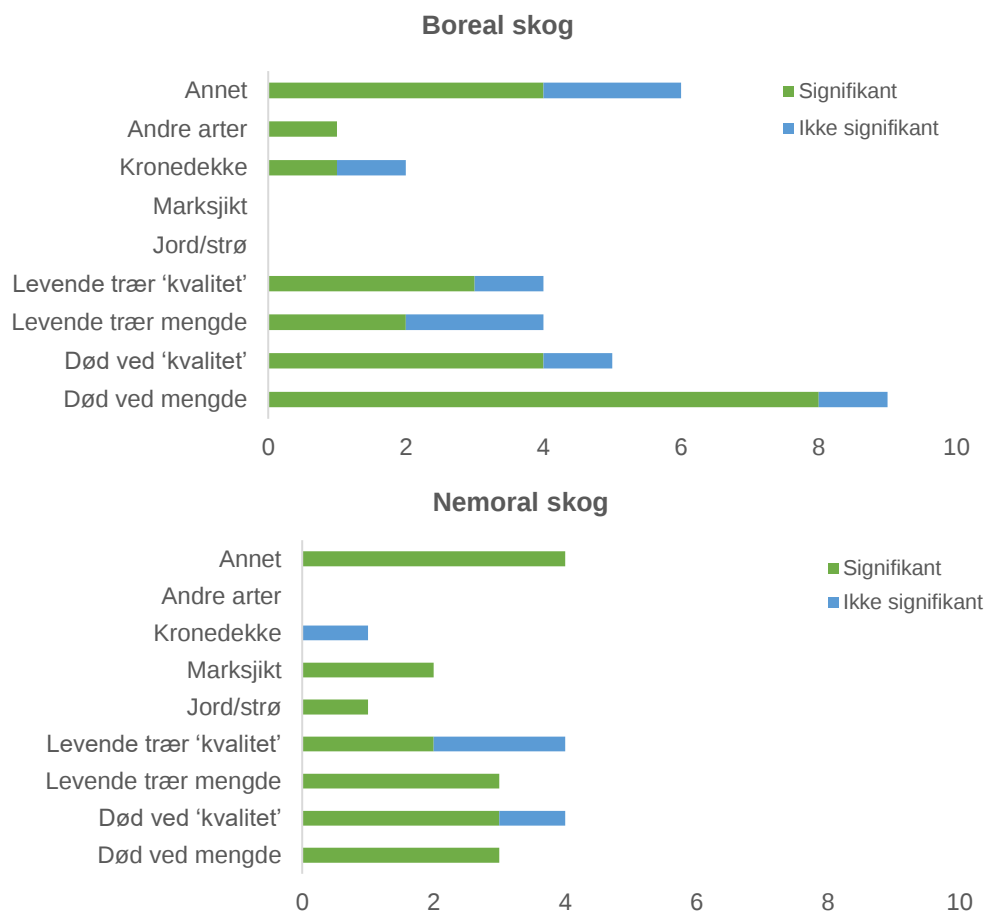
og fem studier både ung og gammel skog. Det er ingen studier av bare ungskog. Det er nesten like mange artikler for hver av disse aldersgruppene for boreal skog, men en overvekt av artikler om gammelskog for nemoral skog. Her ser vi imidlertid på boreal og nemoral skog samlet. Generelt synes det som studiene som omfatter både ungskog og gammelskog, i noe større grad påviser signifikante sammenhenger mellom artssammensetningen av sopp og miljøvariabler enn de som bare omfatter gammelskog (figur 3.9). Dette varierer imidlertid med de respektive gruppene av miljøvariabler. For død ved mengde viser f.eks. alle studier i gammelskog signifikant sammenheng, mens alle studier som dekker ungskog og gammelskog, viser signifikante sammenhenger for "kvalitet" av død ved eller levende trær (hvis de har undersøkt disse miljøvariablene). For de fleste gruppene av miljøvariabler er det imidlertid få studier som har dekket både ungskog og gammelskog.

Variasjonen i artssammensetning mellom studier med større variasjon i skogens alder burde vise seg ved større gradientlengder i ordinasjon av artsforekomster/mengde. Ordinasjonene basert på DCA, kan tyde på større variasjon i artssammensetning når både ungskog og gammelskog inngår, sammenlignet med bare gammelskog (tabell 3.7). For studier basert på NMDS, ser det ikke slik ut. Det er imidlertid bare seks studier som har vist slike gradientlengder for ordinasjoner basert på DCA eller NMDS.

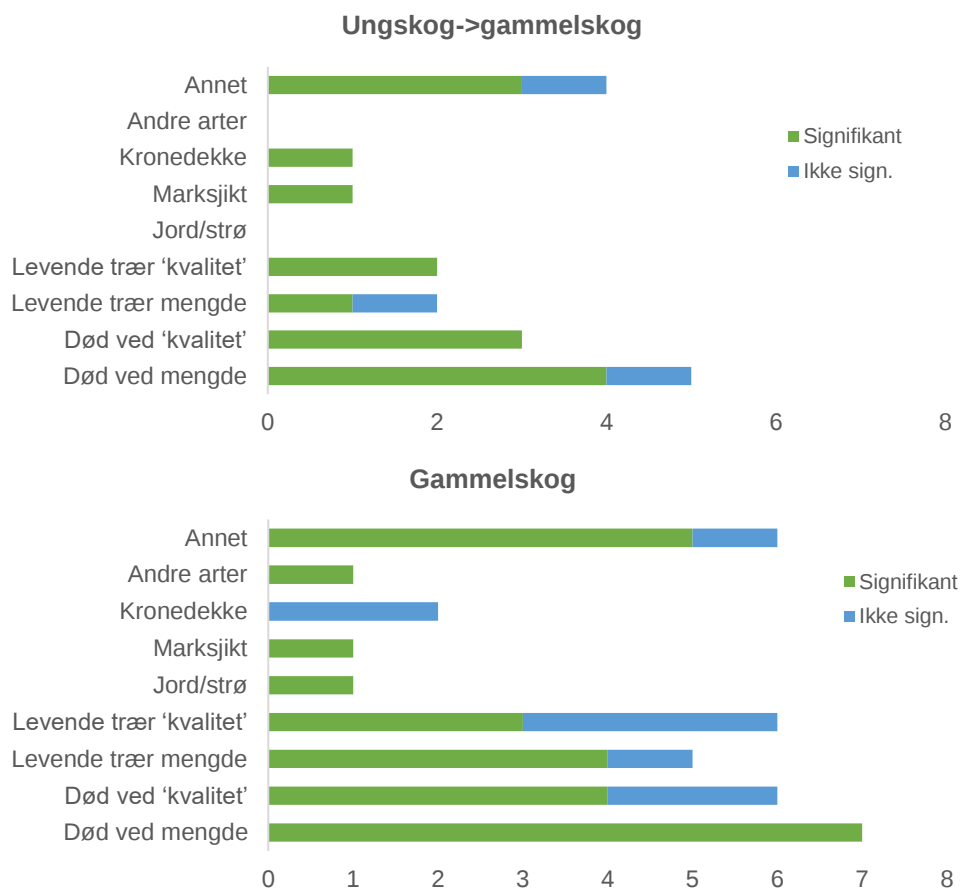
Figur 3.7 Antall artikler som har undersøkt sammenhengen mellom artssammensetning hos sopp og ulike miljøvariabler, og som ev. har funnet signifikante sammenhenger for minst én variabel innen den aktuelle kategorien. Kun én artikkel omfatter andre funksjonelle grupper enn vedlevende arter.



Figur 3.8 Antall artikler som har undersøkt sammenhengen mellom artssammensetning hos sopp og ulike kategorier for miljøvariabler, og som eventuelt har funnet signifikante sammenhenger for minst én variabel innen den aktuelle kategorien. Boreal skog inkluderer her også boreonemoral skog og fjellskog.



Figur 3.9 Antall artikler som har undersøkt sammenhengen mellom ulike miljøvariabler og artssammensetning hos sopp i ulike aldersklasser av skog, og som eventuelt har funnet signifikante sammenhenger for minst én variabel innen den aktuelle kategorien. Ungskog omfatter skog yngre enn ca. 60 år, men det var ingen studier med slik skog for sopp. Gammelskog omfatter gammel naturskog (i hovedsak minst 100 år) og gammel produksjonsskog etter tidligere flatehogst eller tidligere eller pågående plukkhogst. Ungskog->gammelskog omfatter studier som inkluderer både yngre og eldre skog. Artiklene omfatter både boreal og nemoral skog.



Tabell 3.7 Angitte eller tolkete gradientlengder for ordinasjoner av artssammensetning hos sopp med DCA eller NMDS, fordelt på studienes dekning av gammelskog eller både ungskog og gammelskog.

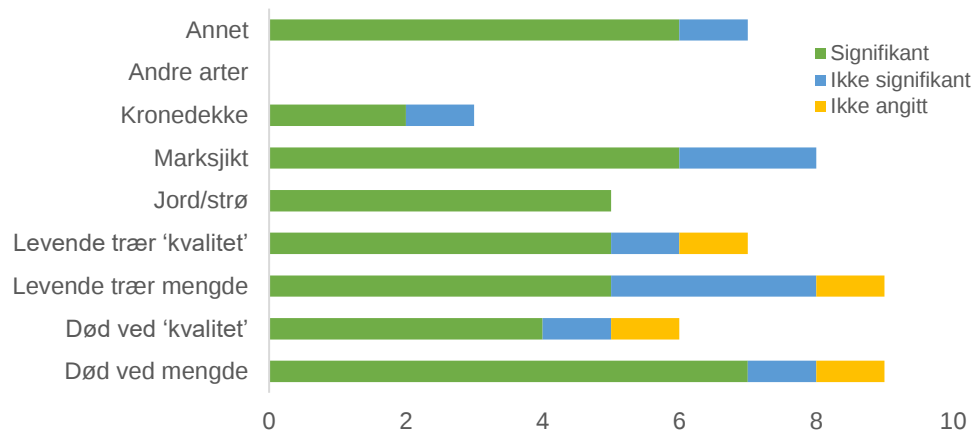
	Ungskog->gammelskog	Gammelskog
DCA: Akse 1/akse 2	3,0/2,0 3,98/3,64	< 2/-
NMDS: Akse 1/akse 2	2,0/2,0	2,5/2,0 1,0/1,0

3.3.3 Moser og lav

Det er til sammen 12 artikler som har undersøkt sammenhengen mellom artssammensetning for moser og lav og ulike miljøvariabler. Én av disse (Rheault et al. 2009) har imidlertid ikke eksplisitt angitt hvilke miljøvariabler som er knyttet til artssammensetningen. Av de øvrige 11 artiklene dekker sju moser, to lav og tre både lav og moser uten å skille mellom dem i resultatene. Åtte av studiene har foregått i boreal, boreonemoral, subboreal eller montan skog (herav fire i Nord-Amerika), mens tre har foregått i nemoral skog. De aller fleste (8) studiene har foregått i gammelskog, med bare én studie i ungskog og to i både ungskog og gammelskog. Siden det er så få artikler for ulike undergrupper, skiller vi ikke mellom artsgrupper, bioklimatiske regioner eller aldersgrupper i gjennomgangen under. Av de elleve studiene som har spesifisert miljøvariabler, har de fleste vurdert ulike mål for

mengde av død ved eller levende trær, eller for ulike egenskaper ved marksjiktet (figur 3.10). Ingen av disse studiene har vurdert betydningen av andre arter, og bare tre har vurdert kronedekke. En av studiene har ikke spesifisert om sammenhengen med artssammensetning er signifikant eller ikke. For de øvrige er andelen signifikante sammenhenger mellom 63 % og 100 % (figur 3.2), lavest for mengde av levende trær og kronedekke. Dette kan ha sammenheng med at både mose- og lavartene i disse studiene i liten grad er rene epifyttiske arter, men er knyttet til substrater på eller nær bakken og lavere deler av levende eller døde trestammer. Det er ikke mange nok studier som har brukt ordinasjonsmetodene DCA eller NMDS og har vist gradientlengder, til at det er mulig konkludere noe om graden av artsvariasjon for ulike studier.

Figur 3.10 Antall artikler som har undersøkt sammenhengen mellom artssammensetning hos moser og lav og ulike miljøvariabler, og som eventuelt har funnet signifikante sammenhenger for minst én variabel innen den aktuelle kategorien.



3.4 Konklusjon

Det endelige utvalget av artikler til denne vurderingen av sammenheng mellom artssammensetning og miljøvariabler i skog er ikke spesielt stort. Likevel er det stor variasjon i innholdet når det gjelder formålet med de enkelte undersøkelsene, hva slags miljøvariabler som er brukt, hvordan arter er registrert, hvilke analysemetoder som er brukt, og hvordan resultatene er presentert. Dette gjør det utfordrende å finne generelle mønstre i resultatene. Våre søkeord og vår vurdering av artiklenes relevans har også medført noen skjevheter i det endelige utvalget av artikler slik at noen artsgrupper og typer av miljøvariabler ikke er godt nok representert (jf. under).

Hvis vi i første omgang vurderer hvilke kategorier av miljøvariabler som synes å ha størst betydning for artssammensetningen, kan vi trekke noen konklusjoner (jf. bl.a. figur 3.2):

- De fleste studiene har undersøkt sammenhengen mellom artssammensetning og mengde død ved, hvilket er en naturlig konsekvens av våre utvalgsriterier. Andelen studier som finner signifikant sammenheng for mengde død ved varierer mellom 73 % for biller og 94 % for sopp (inkludert både vedlevende og ikke-vedlevende arter).
- Mange studier av biller og moser/lav (men i mindre grad sopp) har også undersøkt betydningen av mengde levende trær, men har i noe mindre grad (63%–71%) funnet signifikante sammenhenger her.
- Færre studier av biller og moser/lav, men noe flere for sopp, har undersøkt mål for kvalitet av død ved eller levende trær. Andel signifikante sammenhenger for død ved kvalitet (67%–80%) er noe lavere enn

for død ved mengde for alle artsgrupper. Også for levende trær andel signifikante sammenhenger lavere for kvalitet enn mengde når det gjelder sopp, men ikke for biller og moser/lav.

- For de øvrige miljøvariablene er det, med noen unntak, lavere andel av studiene som har undersøkt betydningen av disse for artssammensetning. Imidlertid er andelen signifikante sammenhenger ofte høyere enn for miljøvariabler knyttet til død ved eller levende trær.

Hvordan sammenhengene mellom artssammensetning og miljøvariablene viser seg, har sammenheng med de enkelte artsgruppene dominerende levevis. Vårt utvalg av artikler om biller omfatter f.eks. vedlevende arter knyttet til død ved, løpebiller som er bakkelevende predatorer, og andre flygende, ikke-vedlevende arter med ulikt levevis. Utvalget av artikler om sopp omfatter nesten bare arter knyttet til død ved, mens moser og lav i stor grad er knyttet til ulike substrater på bakken. Miljøvariabler for død ved, levende trær og egenskaper ved habitatet på bakken kan forventes å gi forskjellig utslag for disse artsgruppene. Forskjellene er likevel ikke spesielt store, hvilket kan ha sammenheng med at de enkelte studiene (også på samme artsgrupper) varierer mye i hvilke variabler de har undersøkt.

Våre søkekriterier har selvfølgelig påvirket hvilke artsgrupper og miljøvariabler som er representert i de utvalgte artiklene. Vektleggingen av død ved som utvalgsriterium har f.eks. trolig ført til en underrepresentasjon av artikler som i hovedsak har undersøkt betydningen av skogens aldersstruktur for artssammensetningen. Det kan også ha ført til at viktige artsgrupper som f.eks.

mykorrhizasopp knapt er representert i utvalget, siden forskere i liten grad synes å undersøke betydningen av død ved for slike arter. Slik sett vil det være viktige sammenhenger mellom artssammensetning og miljøvariabler som kunne belyst gradienten fra naturskog til kulturskog, som ikke er kommet med i vår gjennomgang. I artikkelutvalget har vi i utgangspunktet vektlagt studier fra Fennoskandia som mest relevante og dernest artikler fra andre boreale skogområder, både ut fra økologiske forskjeller og ulik skogbrukshistorie. Det reflekterer også resultatenes betydning, der de fra Fennoskandia

er mest relevante. Endelig er det et poeng at de fleste studiene har foregått i gammel skog, slik at resultatene fra yngre skog er mer usikre.

Selv om de utvalgte artiklene gir indikasjoner på hvilke miljøvariabler som har betydning for artssammensetningen i ulike artsgrupper, gir de i liten grad grunnlag for å konkludere noe om graden av artsutskifting langs gradienten fra naturskog til kulturskog. Til det er det for få artikler som har relevant sammenlignbar informasjon.

3.5 Referanser

Artiklene gjengitt under omfatter i hovedsak artiklene som er lagt til grunn i gjennomgangen her. Andre referanser er merket med *.

Abrego, N., C. Bassler, M. Christensen, & J. Heilmann-Clausen. 2015. Implications of reserve size and forest connectivity for the conservation of wood-inhabiting fungi in Europe. *Biological Conservation* 191:469-477.

Bässler, C., J. Müller, M. Svoboda, A. Lepsova, C. Hahn, H. Holzer, & V. Pouska. 2012. Diversity of wood-decaying fungi under different disturbance regimes-a case study from spruce mountain forests. *Biodiversity and Conservation* 21:33-49.

Botting, R. S., & A. L. Fredeen. 2006. Contrasting terrestrial lichen, liverwort, and moss diversity between old-growth and young second-growth forest on two soil textures in central British Columbia. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique* 84:120-132.

Boudreault, C., Y. Bergeron, S. Gauthier, & P. Drapeau. 2002. Bryophyte and lichen communities in mature to old-growth stands in eastern boreal forests of Canada. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 32:1080-1093.

Bouget, C., L. Larrieu, & A. Brin. 2014. Key features for saproxylic beetle diversity derived from rapid habitat assessment in temperate forests. *Ecological Indicators* 36:656-664.

Bouget, C., L. Larrieu, B. Nusillard, & G. Parmain. 2013. In search of the best local habitat drivers for saproxylic beetle diversity in temperate deciduous forests. *Biodiversity and Conservation* 22:2111-2130.

Bouget, C., G. Parmain, O. Gilg, T. Noblecourt, B. Nusillard, Y. Paillet, C. Pernot, L. Larrieu, & F. Gosselin. 2014. Does a set-aside conservation strategy help the restoration of old-growth forest attributes and recolonization by saproxylic beetles? *Animal Conservation* 17:342-353.

Franc, N., F. Götzmark, B. Økland, B. Nordén, & H. Paltto. 2007. Factors and scales potentially important for saproxylic beetles in temperate mixed oak forest. *Biological Conservation* 135:86-98.

Hammond, H. E. J., D. W. Langor, & J. R. Spence. 2017. Changes in saproxylic beetle (Insecta: Coleoptera) assemblages following wildfire and harvest in boreal *Populus* forests. *Forest Ecology and Management* 401:319-329.

Heilmann-Clausen, J., E. Aude, K. van Dort, M. Christensen, A. Piltaver, M. Veerkamp, R. Walley, I. Siller, T. Standovar, & P. Odor. 2014. Communities of wood-inhabiting bryophytes and fungi on dead beech logs in Europe - reflecting substrate quality or shaped by climate and forest conditions? *Journal of Biogeography* 41:2269-2282.

Hylander, K., & M. Dynesius. 2006. Causes of the large variation in bryophyte species richness and composition among boreal streamside forests. *Journal of Vegetation Science* 17:333-346.

Hämäläinen, A., J. Strengbom, & T. Ranius. 2018. Conservation value of low-productivity forests measured as the amount and diversity of dead wood and saproxylic beetles. *Ecological Applications* 28:1011-1019.

- Hämäläinen, K., T. Tahvanainen, & K. Junninen. 2018. Characteristics of boreal and hemiboreal herb-rich forests as habitats for polypore fungi. *Silva Fennica* 52:16.
- Jacobs, J. M., J. R. Spence, & D. W. Langor. 2007. Variable retention harvest of white spruce stands and saproxylic beetle assemblages. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 37:1631-1642.
- Jacobs, J. M., J. R. Spence, & D. W. Langor. 2007. Influence of boreal forest succession and dead wood qualities on saproxylic beetles. *Agricultural and Forest Entomology* 9:3-16
- Joelsson, K., J. Hjalten, & H. Gibb. 2018. Forest management strategy affects saproxylic beetle assemblages: A comparison of even and uneven-aged silviculture using direct and indirect sampling. *Plos One* 13:20.
- Johansson, T., H. Gibb, J. Hjalten, & M. Dynesius. 2017. Soil humidity, potential solar radiation and altitude affect boreal beetle assemblages in dead wood. *Biological Conservation* 209:107-118.
- Jokela, J., K. Juutilainen, L. Korpela, J. Kouki, S. Kuntsi, M. Koivula, & J. Siitonen. 2018. Cross-taxon congruence and relationships to stand characteristics of vascular plants, bryophytes, polyporous fungi and beetles in mature managed boreal forests. *Ecological Indicators* 85:137-145.
- Jonsson, B. G. 1997. Riparian bryophyte vegetation in the Cascade mountain range, Northwest USA: Patterns at different spatial scales. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique* 75:744-761.
- *Jonsson, B.G., & J. Siitonen. 2012. Natural forest dynamics. pp. 275-301 in Stokland, J.N., J. Siitonen, and B.G. Jonsson, (eds) *Biodiversity in dead wood*. Cambridge University Press.
- Kaufmann, S., M. Hauck, & C. Leuschner. 2018. Effects of natural forest dynamics on vascular plant, bryophyte, and lichen diversity in primeval *Fagus sylvatica* forests and comparison with production forests. *Journal of Ecology* 106:2421-2434.
- Kraut, A., J. Liira, & A. Lohmus. 2016. Beyond a minimum substrate supply: Sustaining saproxylic beetles in semi-natural forest management. *Forest Ecology and Management* 360:9-19.
- *Kuuluvainen, T. 2009. Forest management and biodiversity conservation based on natural ecosystem dynamics in Northern Europe: The complexity challenge. *Ambio* 38:309-315.
- Lachat, T., M. Chumak, V. Chumak, O. Jakoby, J. Müller, M. Tanadini, & B. Wermelinger. 2016. Influence of canopy gaps on saproxylic beetles in primeval beech forests: a case study from the Uholka-Shyrokyi Luh forest, Ukraine. *Insect Conservation and Diversity* 9:559-573.
- Lafleur, B., W. F. J. Parsons, R. L. Bradley, & A. Francoeur. 2006. Ground-nesting ant assemblages and their relationships to habitat factors along a chronosequence of postfire-regenerated lichen-spruce woodland. *Environmental Entomology* 35:1515-1524.
- Latty, E. F., S. M. Werner, D. J. Mladenoff, K. F. Raffa, & T. A. Sickley. 2006. Response of ground beetle (Carabidae) assemblages to logging history in northern hardwood-hemlock forests. *Forest Ecology and Management* 222:335-347.
- Legare, J. P., C. Hebert, & J. C. Ruel. 2011. Alternative Silvicultural Practices in Irregular Boreal Forests: Response of Beetle Assemblages. *Silva Fennica* 45:937-956.
- Lohmus, P., A. Lohmus, & A. Hämäläinen. 2018. Rapid legacy-dependent succession of lichen assemblages after forest fires: Insights from two boreal regions. *Journal of Vegetation Science* 29:200-212.
- Marialigeti, S., B. Nemeth, F. Tinya, & P. Odor. 2009. The effects of stand structure on ground-floor bryophyte assemblages in temperate mixed forests. *Biodiversity and Conservation* 18:2223-2241.
- Martikainen, P., J. Kouki, & O. Heikkala. 2006. The effects of green tree retention and subsequent prescribed burning on ground beetles (*Coleoptera: Carabidae*) in boreal pine-dominated forests. *Ecography* 29:659-670.
- Martikainen, P., J. Siitonen, P. Puntila, L. Kaila, & J. Rauh. 2000. Species richness of *Coleoptera* in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. *Biological Conservation* 94:199-209.
- Muller, J., H. Bussler, & T. Kneib. 2008. Saproxylic beetle assemblages related to silvicultural management intensity and stand structures in a beech forest in Southern Germany. *Journal of Insect Conservation* 12:107-124.

- Muller, J., H. Engel, & M. Blaschke. 2007. Assemblages of wood-inhabiting fungi related to silvicultural management intensity in beech forests in southern Germany. *European Journal of Forest Research* 126:513-527.
- Norvez, O., C. Hebert, & L. Belanger. 2013. Impact of salvage logging on stand structure and beetle diversity in boreal balsam fir forest, 20 years after a spruce budworm outbreak. *Forest Ecology and Management* 302:122-132.
- Olsson, J., B. G. Jonsson, J. Hjalten, & L. Ericson. 2011. Addition of coarse woody debris - The early fungal succession on *Picea abies* logs in managed forests and reserves. *Biological Conservation* 144:1100-1110.
- Park, A., & C. Carpenter. 2016. Understory species and functional diversity in a chronosequence of jack pine and red pine stands in the south-central boreal forest. *Botany* 94:16.
- Penttilä, R., J. Siitonen, & M. Kuusinen. 2004. Polypore diversity in managed and old-growth boreal *Picea abies* forests in southern Finland. *Biological Conservation* 117:271-283.
- Pouska, V., M. Svoboda, & A. Lepsova. 2010. The diversity of wood-decaying fungi in relation to changing site conditions in an old-growth mountain spruce forest, Central Europe. *European Journal of Forest Research* 129:219-231.
- Purchart, L., I. H. Tuf, V. Hula, & J. Suchomel. 2013. Arthropod assemblages in Norway spruce monocultures during a forest cycle - A multi-taxa approach. *Forest Ecology and Management* 306:42-51.
- Ramovs, B. V., & M. R. Roberts. 2003. Understory vegetation and environment responses to tillage, forest harvesting, and conifer plantation development. *Ecological Applications* 13:1682-1700.
- Rheault, H., L. Belanger, P. Grondin, R. Ouimet, C. Hebert, & C. Dussault. 2009. Stand composition and structure as indicators of epixylic diversity in old-growth boreal forests. *Ecoscience* 16:183-196.
- Rousseau, L., L. Venier, R. Fleming, P. Hazlett, D. Morris, & I. T. Handa. 2018. Long-term effects of biomass removal on soil mesofaunal communities in northeastern Ontario (Canada) jack pine (*Pinus banksiana*) stands. *Forest Ecology and Management* 421:72-83.
- Rousseau, L., L. Venier, P. Hazlett, R. Fleming, D. Morris, & I. T. Handa. 2018. Forest floor mesofauna communities respond to a gradient of biomass removal and soil disturbance in a boreal jack pine (*Pinus banksiana*) stand of northeastern Ontario (Canada). *Forest Ecology and Management* 407:155-165.
- Rubino, D. L., & B. C. McCarthy. 2003. Composition and ecology of macrofungal and myxomycete communities on oak woody debris in a mixed-oak forest of Ohio. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 33:2151-2163.
- Runnel, K., & A. Lohmus. 2017. Deadwood-rich managed forests provide insights into the old-forest association of wood-inhabiting fungi. *Fungal Ecology* 27:155-167.
- Raabe, S., J. Muller, M. Manthey, O. Durhammer, U. Teuber, A. Gottlein, B. Forster, R. Brandl, & C. Bassler. 2010. Drivers of bryophyte diversity allow implications for forest management with a focus on climate change. *Forest Ecology and Management* 260:1956-1964.
- Sætersdal, M., I. Gjerde, H. H. Blom, P. G. Ihlen, E. W. Myrseth, R. Pommeresche, J. Skartveit, T. Solhøy, & O. Aas. 2004. Vascular plants as a surrogate species group in complementary site selection for bryophytes, macrolichens, spiders, carabids, staphylinids, snails, and wood living polypore fungi in a northern forest. *Biological Conservation* 115:21-31.
- Saint-Germain, M., P. Drapeau, & C. Hebert. 2004. Comparison of *Coleoptera* assemblages from a recently burned and unburned black spruce forests of northeastern North America. *Biological Conservation* 118:583-592.
- Sippola, A. L., J. Siitonen, & P. Punttila. 2002. Beetle diversity in timberline forests: a comparison between old-growth and regeneration areas in Finnish Lapland. *Annales Zoologici Fennici* 39:69-86.
- Sroka, K., & O. D. Finch. 2006. Ground beetle diversity in ancient woodland remnants in north-western Germany (*Coleoptera*, *Carabidae*). *Journal of Insect Conservation* 10:335-350.
- Stehn, S. E., C. R. Webster, J. M. Glime, & M. A. Jenkins. 2010. Elevational gradients of bryophyte diversity, life forms, and community assemblage in the southern Appalachian Mountains. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 40:2164-2174.

- Ylisirniö, A. L., M. Monkkonen, V. Hallikainen, T. Ranta-Maunus, & J. Kouki. 2016. Woodland key habitats in preserving polypore diversity in boreal forests: Effects of patch size, stand structure and microclimate. *Forest Ecology and Management* 373:138-148.
- Ylisirniö, A. L., R. Penttilä, H. Berglund, V. Hallikainen, L. Isaeva, H. Kauhanen, M. Koivula, & K. Mikkola. 2012. Dead wood and polypore diversity in natural post-fire succession forests and managed stands - Lessons for biodiversity management in boreal forests. *Forest Ecology and Management* 286:16-27.

4 Samvariasjon mellom strukturvariabler i norsk skog – en analyse basert på Landsskogtakseringens data

Olav Skarpaas, Thijs Christiaan van Son, Rune Halvorsen og Ken Olaf Storaunet

4.1 Innledning

Skogens dynamikk og struktur er mangfoldig og kan i prinsippet beskrives på svært mange ulike vis. For å kunne fange variasjonen på en oversiktlig måte, er det ønskelig å finne fram til variabler som tar opp i seg mye av variasjonen. De foregående kunnskapsutredningene om skogstruktur og artssammensetning (kapitlene 2 og 3) peker på to sett med viktige variabler knyttet til variasjon i skogstruktur, og hensiktsmessige måter å operasjonalisere dem på.

For det første er det flere skogvariabler som framstår som godt egnet, både til å karakterisere naturskogstruktur og som prediktorer for variasjon i artssammensetning. Det gjelder blant annet ulike dødvedegenskaper, som har vært målt på ulike måter. Kunnskapsutredningen for skogstruktur (kap 2) gjennomgår studier fra eldre naturnær skog, og peker på at det kan være hensiktsmessig å benytte variabler som uttrykker relative verdier av død ved (andeler) til å karakterisere 'naturskogs-nærhet' fordi andeler er mindre påvirket av variasjon knyttet til produktivitet og treslag. Her undersøker vi dette videre.

For det andre peker kunnskapsutredningene på noen variabler som kan være viktige å registrere i tillegg til dødvedmengde. For eksempel er det ofte større andeler stående død ved i furuskog enn i granskog. Dette kan ha konsekvenser for artssammensetningen. Treslagssammensetning vil også påvirke artssammensetningen direkte fordi arter foretrekker ulike treslag som habitat. Noen arter foretrekker bestemte treslag, men kan også opptre på andre, mens mange andre arter er ganske strengt knyttet til bestemte treslag (Nitare 2019). Bestandsalder/tid siden forstyrrelse (brann, vindfelling) er en annen variabel som kan være aktuell å registrere.

I dette kapitlet fokuserer vi på strukturvariabler målt i Landsskogtakseringen (Viken 2021). Vi presenterer et sett med analyser av samvariasjonsmønstre mellom skogstrukturegenskaper med sikte på å identifisere en eller flere variabler som kan uttrykke 'naturskogs-nærhet' og som er så uavhengig av lokal økologisk variasjon og treslagssammensetning som mulig.

4.2 Metoder

4.2.1 Data

Data ble hentet fra Landsskogtakseringen. I dag gjennomføres takster i et arealrepresentativt prøveflatenettverk (3×3 km) med faste prøveflater på 250 m², der alle skogflater oppsøkes i felt i løpet av 5 år. Det registreres et stort antall variabler i Landsskogtakseringen. Med utgangspunkt i kunnskapsutredningene (kapitlene 2 og 3) valgte vi 25 variabler som uttrykker skogstruktur for videre analyse (Tabell 4.1). Om lag halvparten av strukturvariablene er dødvedvariabler, og med dette utvalget antar vi implisitt at variasjon i dødvedinnhold utgjør en betydelig del av strukturvariasjonen i skog. Fordi mange av strukturvariablene vi ville undersøke er dødvedvariabler, valgte vi å fokusere på totalt volum av all ved (levende, død og avvirket) som mål på produktivitet fremfor bonitet (H₄₀) i ordinasjonsanalysene. Det er en sterk, tilnærmet lineær sammenheng mellom volum av all ved og bonitet i datasettet (Figur 4.1).

Det må bemerkes at prøveflatene er små, noe som innebærer at gjennomsnitt (i ulike strata) bør beregnes på grunnlag av flest mulig prøveflater for å gi sikre estimater. Det er for eksempel svært få flater (mindre enn 2 %) hvor det er registrert både stor dimensjon og mye nedbrutt død ved (variabelen 'dw->30cm-nbr45-volprha'; Tabell 4.1), og for 3/4 av disse er det det samme døde treet som har stor dimensjon og er mye nedbrutt. Videre måles for eksempel liggende død ved i transekter i prøveflata, noe som innebærer at det kan forekomme død ved i flater der død ved ikke er registrert.

Analysene er basert på data fra perioden 2015 – 2019, men variabelen 'Avvirket siden 6. takst' er konstruert som kumulativ avvirkning gjennom alle takstomdrev siden 1994 – 98. Det fulle tilrettelagte datasettet hadde i alt 6316 observasjoner, og omfattet alle hele (ikke-delte) flater på 250 m² etter fjerning av ca. 100 flater med ufullstendige registreringer.

4.2.2 Analysemetoder

For å belyse samvariasjonen mellom skogstrukturvariabler, ble det gjennomført et stort antall ordinasjonsanalyser. Alle ordinasjonsmetoder kan gi opphav til artefakter som kan oppstå når dataene ikke passer den statistiske

modellen ordinasjonsmetoden er basert på. For å være sikrere på at ordinasjonsresultatet viser en reell underliggende struktur i det multivariate datasettet, benyttet vi såkalt parallell ordinasjon (van Son & Halvorsen 2014). Det vil si at to ulike ordinasjonsteknikker ble benyttet til analyse av det samme datasettet. Deretter undersøkte vi deres koherens og likhet ved å korrelere ordinasjonenes punktkonfigurasjon og akser med hverandre. Dersom resultatene av to ulike ordinasjonsmetoder på det samme datasettet er tilnærmet like, kan vi ha større tiltro til at vi har funnet den underliggende strukturen i datasettet.

Analysene ble utført med ordinasjonsmetodene (G)NMDS og PCA. I rapporten presenterer vi bare resultater for NMDS, ettersom resultatene mellom de to metodene samsvarte godt. Vi presenterer resultater for hele datasettet (6316 flater med komplette data), og for to deler av datasettet som har spesiell interesse for våre arbeidshypoteser: flater med død ved (3793 flater), og flater med eldre skog (hogstklasse 5; 3028 flater). Alle variablene ble zero-skewness transformert og deretter rangert mellom 0 og 1 (Økland et al. 2001). Referanser til metoder og spesifikasjon av parametre som antall startkonfigurasjoner etc. følger van Son & Halvorsen (2014).

I tillegg til ordinasjonsanalysene undersøkte vi de empiriske fordelingene av total og relativ mengde død ved i skog med ulik bonitet og ulike treslag, for hele datasettet og for hogstklasse 5.

4.3 Resultater og diskusjon

4.3.1 Hele datasettet

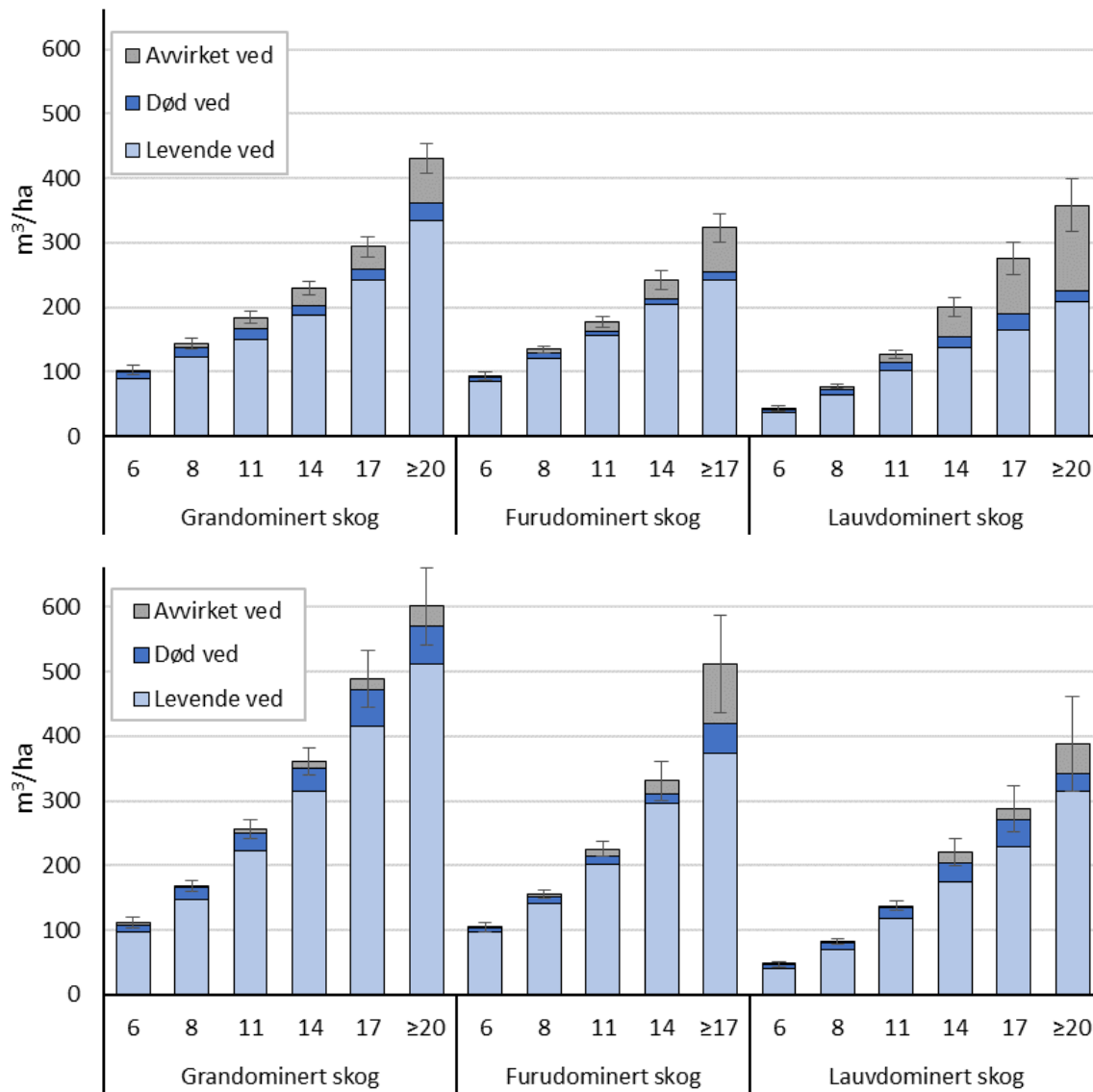
Ved analyse av hele datasettet, trer det fram et mønster med en tydelig splitt langs midten av akse 1 (Figur 4.2). Denne skyldes forskjell i skogstruktur mellom flater uten (registrert) død ved (punktskyen til venstre) og flater med død ved (punktskyen til høyre). Mange av dødvedvariablene er positivt korrelert med førsteaksen i ordinasjonen (Figur 4.3). Blant alle variablene har dødvedandel den sterkeste sammenhengen med akse 1 (Figur 4.4). Andreaksen uttrykker variasjon i produktivitet (målt som volum av all ved) og bestandsalder (hogstklasse). Disse variablene er henholdsvis positivt og negativt korrelert med andreaksen. Treslag varierer også systematisk langs denne

aksen, med grandominans ved høy produktivitet og ung alder, lauvdominans på lav produktivitet og høy alder, og furudominans ved midlere

produktivitet og alder (men med stor spredning; Figur 4.4).

Tabell 4.1. Variabler fra Landsskogtakseringen (Viken 2021) brukt i analysene i dette kapitlet.

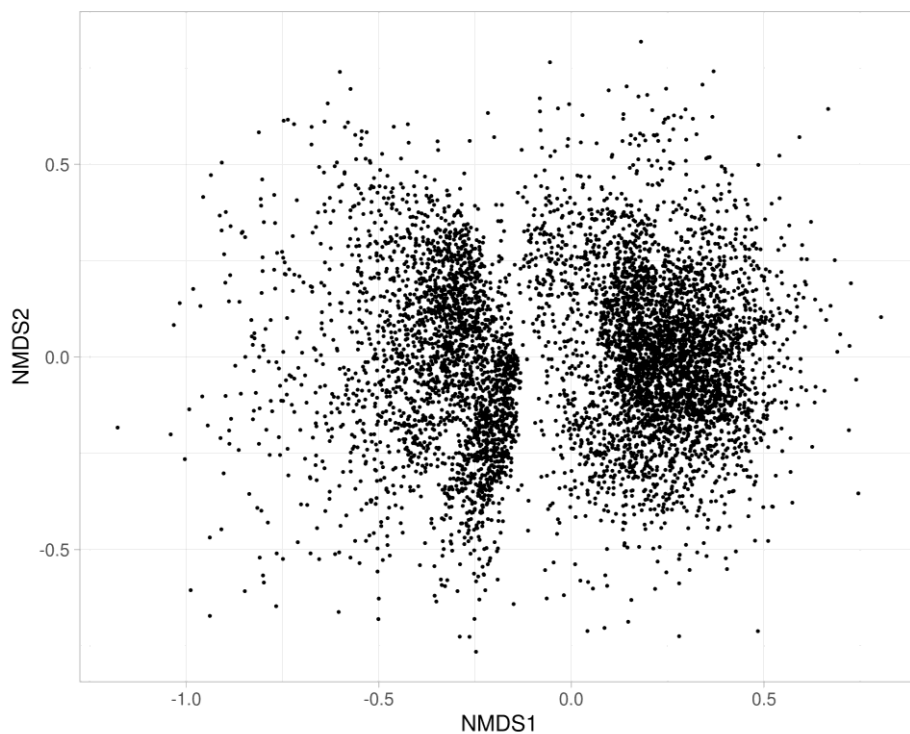
Variabel	Beskrivelse	Variabelnavn i analyse
Bestandsalder		BEST_ALDER
Hogstklasse	Utviklingstrinn 1 – 5	HKL_main
Grunnflate	Grunnflate som estimert fra de klavede levende trærne i flata.	m2prha_lev>10cm_KO
Bestandsform	Bestandsform/sjiktning: 1 Enetasjet, 2 Toetasjet, 3 Fleretasjet	BEST_FORM
Skadeomfang av bestandsskader	Samlet skadeomfang av bestandsskader, i %	BEST_SKADE_OMF
Volum levende trær, totalt	Volum m/ bark, m ³ /ha, levende trær, totalt	VMPRHA
Antall levende trær, totalt	Treantall pr ha, levende trær, totalt	TRPRHA
Antall levende trær, gran	Treantall pr ha, levende trær, gran	TRPRHAG
Antall levende trær, furu	Treantall pr ha, levende trær, furu	TRPRHAF
Antall levende trær, lauv	Treantall pr ha, levende trær, lauv	TRPRHAL
NDG10	Treantall pr ha, men: ant > 10 cm i hkl4+5, ant > 5 cm i hkl3, ant overstandere i hkl1+2	NDG10
Gjennomsnitt DBH	gjennomsnitt DBH, levende, > 5cm	snitt_DiamLev
Variasjonskoeffisient, diameter	variasjons-koeffisient basert på diameter-målene til de n trærne	VarCoeff_Diam
Variasjonskoeffisient, m ² /ha	variasjons-koeffisient basert på m ² /ha til de n trærne	VarCoeff_m2prha
Død-ved totalt	Død-ved totalt, m ³ /ha, > 10cm	dw-volprha-tot
Antall døde trær	Ant døde trær pr ha, > 10cm	dw-antprha-tot
Død-ved stående, volum	Død-ved stående, m ³ /ha, > 10cm	dw-volprha-staa
Død-ved stående, antall	Ant stående døde trær pr ha, > 10cm	dw-antprha-staa
Død-ved, volum	Død-ved-mengde > 30 cm, m ³ /ha	dw->30cm-volprha
Død-ved, middels til høy nedbrytning, volum	Død-ved-mengde i nedbrytninggrad 3, 4 og 5, m ³ /ha	dw-nedbr345-volprha
Død-ved, høy nedbrytning, volum	Død-ved-mengde i nedbr 4 og 5, m ³ /ha	dw-nedbr45-volprha
Død-ved, store trær, høy nedbrytning, volum	Død-ved > 30 cm og i nedbr 4 og 5, m ³ /ha	dw->30cm-nbr45-volprha
Avvirket siden 6. takst	Totalt avvirket volum i flata siden 6. takst, kumulativt gjennom takstene, m ³ /ha, data første gang i 7t	AvvirketSiden6taxt
All ved, volum	All ved i m ³ /ha: levende + dødt + avvirket	AllVed_m3prha
Død-ved, relativ mengde	Relativ mengde død ved	rel-dw



Figur 4.1. Sammenhengen mellom bonitet (H_{40}) og volumer av all ved (levende, død og avvirket) fordelt på treslag i hele datasettet (øverst; 6292 flater), og i hogstklasse 5 (nederst; 3028 flater), med 95 % konfidensintervall.

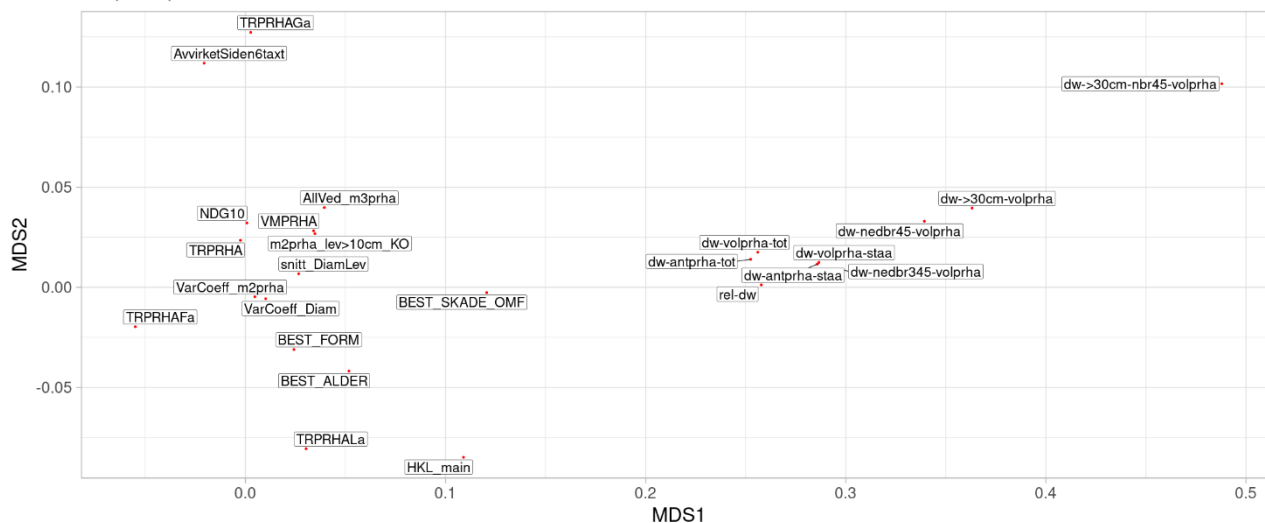
Figur 4.2a og b. Til høyre a) NMDS-ordinasjon av hele datasettet. Hvert punkt representerer en flate i Landsskogtakseringen. Under, b) Optima for de ulike miljøvariablene i NMDS-ordinasjonen basert på alle flater inkludert i analysen.

Hele: Sites



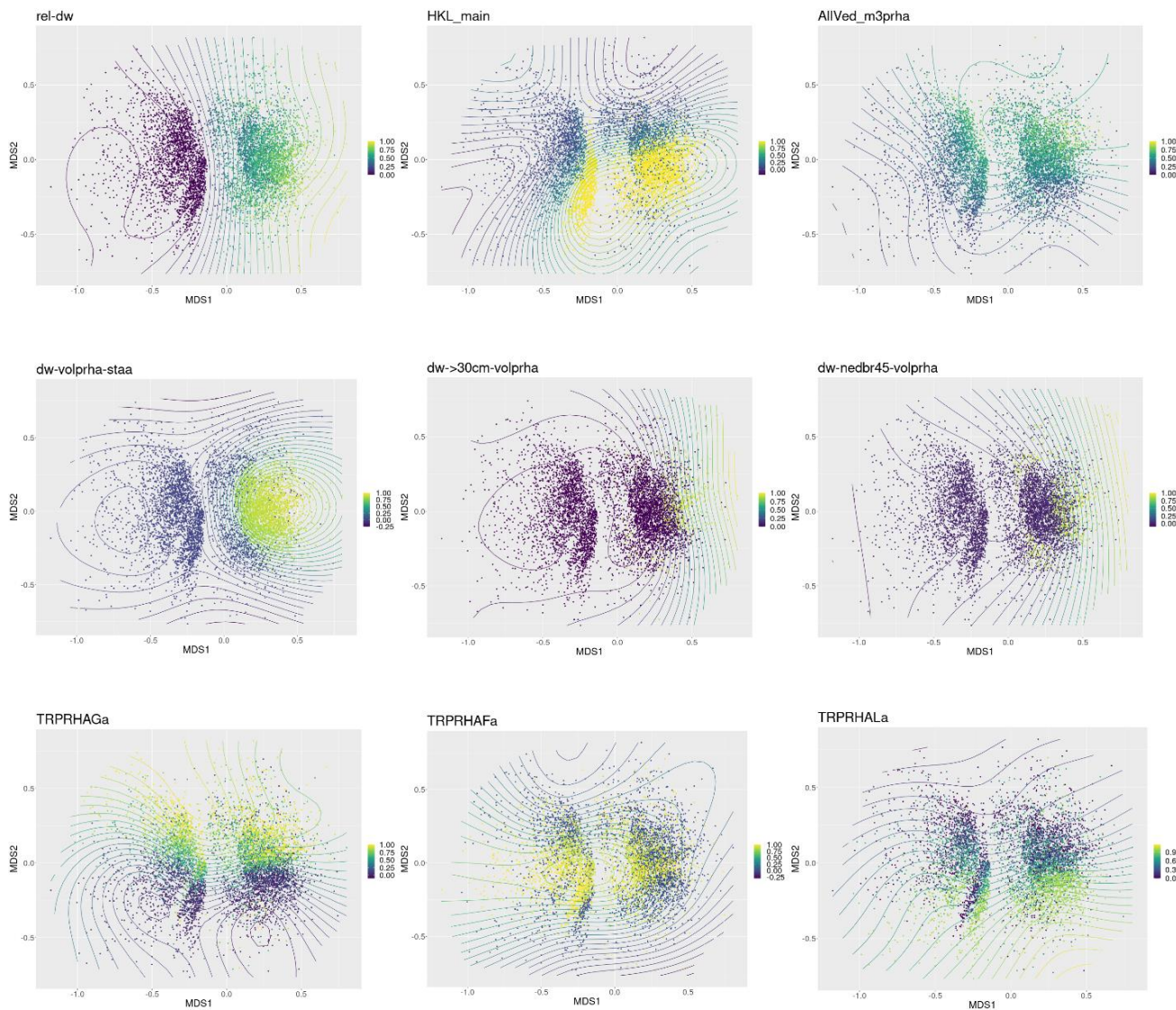
NFI alle obs - NMDS

Responsoptima



Figur 4.3. Optima for de ulike miljøvariablene og korrelasjoner mellom variabler og hovedakser i NMDS-ordinasjon av hele datasettet.

RESPONS	NMDS1	RESPONS	NMDS2
rel-dw	0.69	TRPRHAGa	0.55
dw-volprha-tot	0.68	AllVed_m3prha	0.37
dw-antprha-tot	0.67	NDG10	0.33
dw-antprha-staa	0.61	VMPRHA	0.28
dw-volprha-staa	0.59	m2prha_lev>10cm_KO	0.26
dw-nedbr345-volprha	0.51	AvvirketSiden6taxt	0.22
HKL_main	0.35	TRPRHA	0.20
dw-nedbr45-volprha	0.34	snitt_DiamLev	0.07
dw->30cm-volprha	0.32	dw-volprha-staa	0.07
BEST_ALDER	0.25	dw-volprha-tot	0.07
AllVed_m3prha	0.20	dw->30cm-volprha	0.05
snitt_DiamLev	0.18	dw-antprha-staa	0.05
dw->30cm-nbr45-volprha	0.17	dw->30cm-nbr45-volprha	0.05
m2prha_lev>10cm_KO	0.17	dw-antprha-tot	0.05
VMPRHA	0.17	dw-nedbr45-volprha	0.04
BEST_SKADE_OMF	0.12	dw-nedbr345-volprha	0.02
TRPRHALa	0.10	BEST_SKADE_OMF	0.00
VarCoeff_Diam	0.08	rel-dw	-0.02
BEST_FORM	0.07	VarCoeff_m2prha	-0.09
VarCoeff_m2prha	0.04	VarCoeff_Diam	-0.09
TRPRHAGa	0.00	TRPRHAFa	-0.10
AvvirketSiden6taxt	-0.03	BEST_FORM	-0.18
TRPRHA	-0.04	BEST_ALDER	-0.30
NDG10	-0.05	TRPRHALa	-0.39
TRPRHAFa	-0.15	HKL_main	-0.40

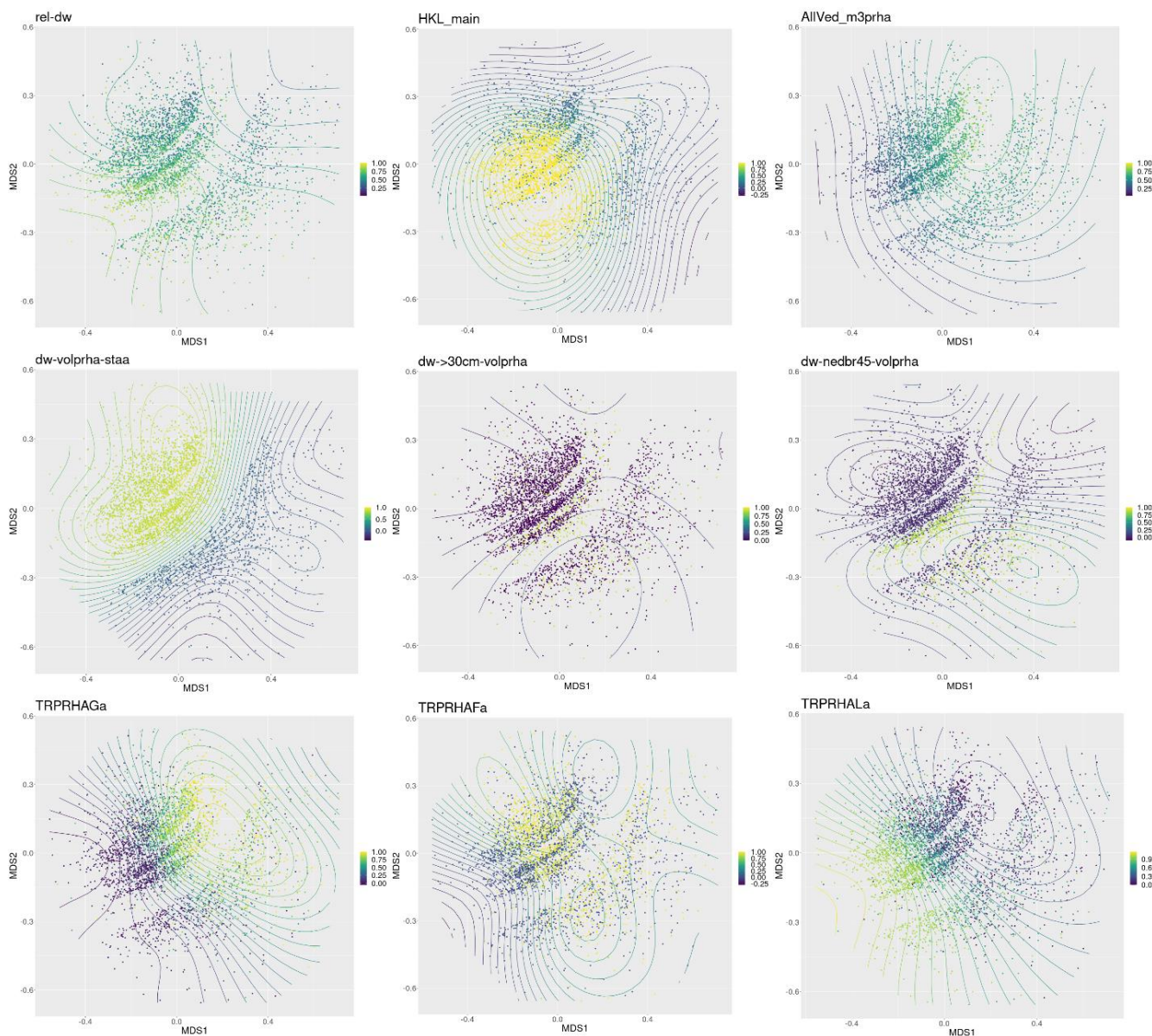


Figur 4.4. Variasjon i utvalgte variabler langs hovedaksene i NMDS-ordinasjonen av hele datasettet, vist i isolinjediagrammer (ordisurf-plot).

4.3.2 Flater med død ved

For flater der det er registrert død ved er det en tilsvarende samvariasjon mellom treslag, produktivitet og hogstklasse, men i dette diagrammet øker produktivitet (først og fremst variabelen 'allved') og grandominans oppover mot høyre. Hogstklasse avtar i samme retning (Figur 4.5). Relativ død ved avtar også, parallelt med hogstklasse. Loddrett på denne gradienten går en gradient i dødvedsammensetning, fra mye

stående død ved øverst til venstre, til mer grov og sterkt nedbrutt død ved nede til høyre. Forekomst av stående død ved splitter datasettet; flatene nederst til høyre mangler stående død ved. Sterkt nedbrutt død ved strekker ut denne diagonale gradienten. De mindre splittene øverst til venstre skyldes forekomst/fravær av død ved i ulike kategorier (f.eks. nedbrytingsklasser; se plot av alle variablene i Vedlegg 2).

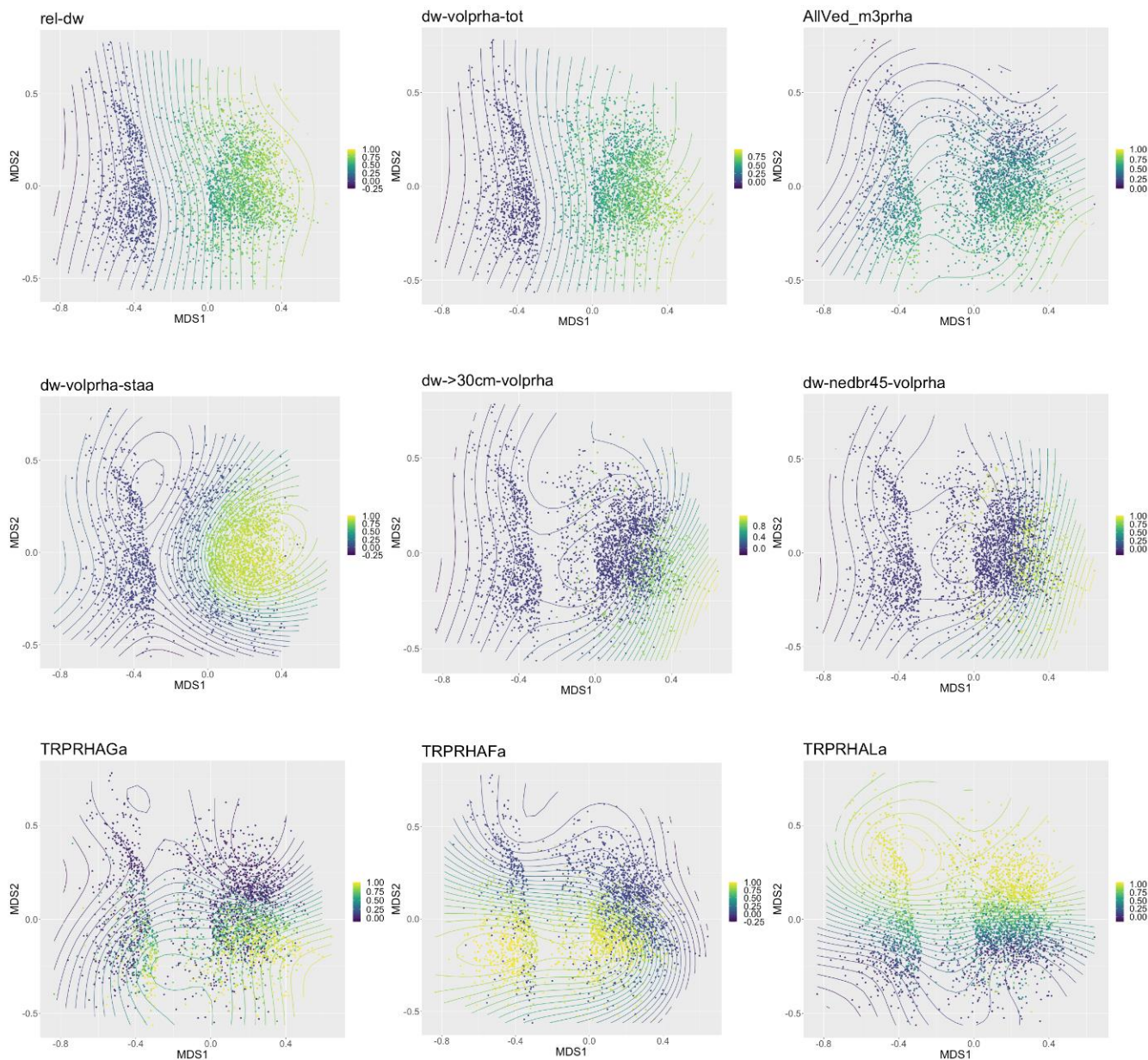


Figur 4.5. Variasjon i utvalgte variabler langs hovedaksene i NMDS-ordinasjonen av deldatasettet for flater der det er registrert død ved, vist i isolinjediagrammer (ordisurf-plot).

4.3.3 Eldre skog: hogstklasse 5

Ordinasjonsresultatene for flater i hogstklasse 5 viser i hovedtrekk samme mønstre som for hele datasettet, med en splitt mellom flater med og uten død ved langs førsteaksen som er sterkt relatert til død ved (andeler og totalmengder med ulik dimensjon og nedbrytingsgrad), mens

andreaksen er klart relatert til produktivitet (all ved) og treslag (Figur 4.6). Separate analyser av deldatasett for hvert enkelt dominerende treslag (gran, furu og lauv) identifiserer også akser som uttrykket variasjon i dødvedinnhold og produktivitet (Vedlegg 2).

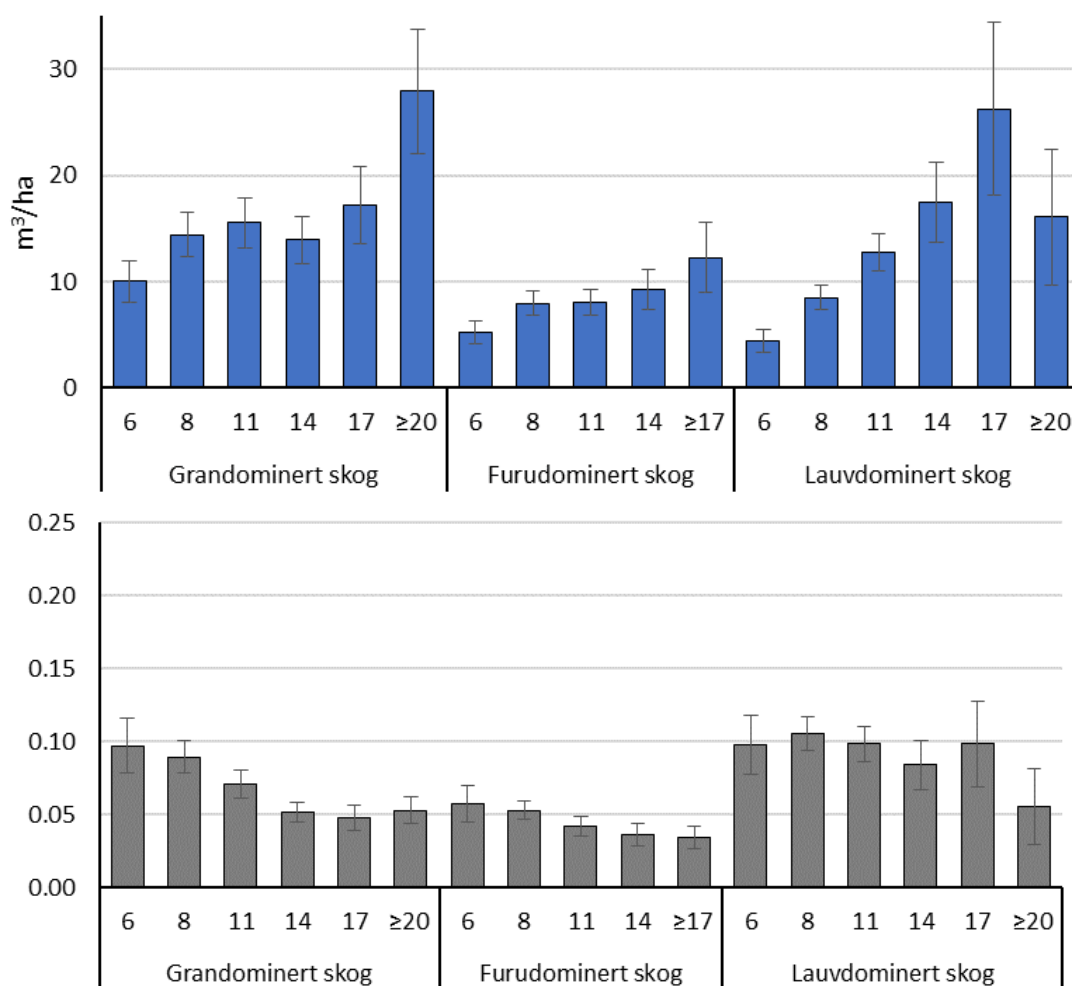


Figur 4.6. Variasjon i utvalgte variabler langs hovedaksene i NMDS-ordinasjonen av deldatasettet for flater i hogstklasse 5, vist i isolinjediagrammer (ordisurf-plot).

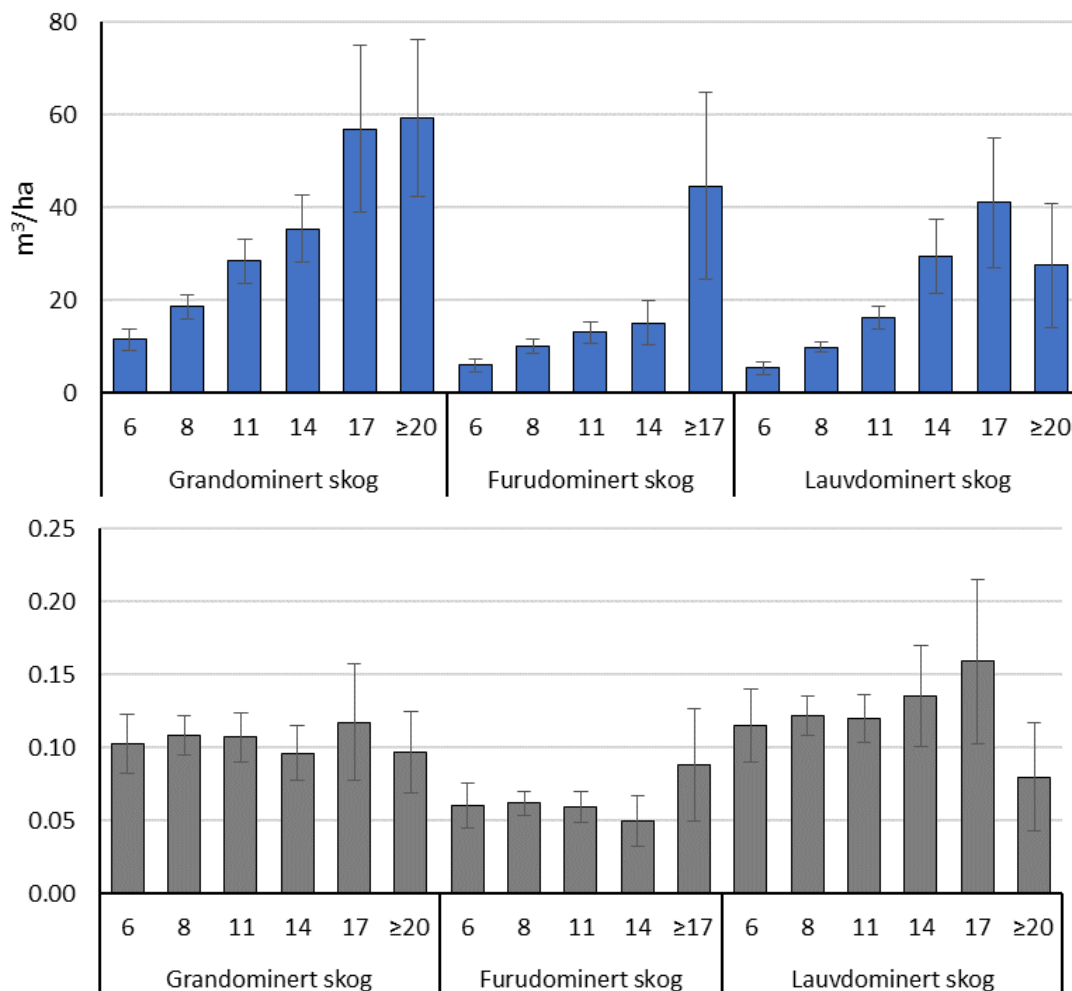
4.3.4 Dødvedmengde, bonitet og treslag

I hele datasettet er det klare sammenhenger mellom totalt volum av død ved, bonitet og dominerende treslag: totalt dødvedvolum varierer mellom treslag og øker stort sett med bonitet for alle treslag (Figur 4.7, øverst). Andelen død ved av all ved varierer vesentlig mindre enn absolutt dødvedvolum, og har svak eller ingen sammenheng med bonitet (Figur 4.7, nederst). Flater i hogstklasse 5 inneholder gjennomgående mer død ved, men fordelingsmønstrene er de samme, med noe variasjon (Figur 4.8). I grandominert skog er dødvedandelen jevnere

fordelt over boniteter i hogstklasse 5 enn i hele datasettet. I furudominert skog er det sterkere samvariasjon mellom absolutt dødvedmengde og bonitet i hogstklasse 5 enn i hele datasettet (mye død ved på høye boniteter), mens samvariasjonen mellom dødvedandel og bonitet fortsatt er svak. I lauvdominert skog er fordelingsmønstrene nokså like i hogstklasse 5 som i datasettet som helhet, med jevnere fordeling av dødvedandel enn absolutt mengde død ved mellom bonitetsklasser.



Figur 4.7. Totalt dødvedvolum (øverst) og totalt dødvedvolum som andel av volum av all ved (nederst), for ulike dominerende treslag og boniteter (H_{40}) i hele datasettet (6292 flater; gjennomsnitt med 95 % konfidensintervall).



Figur 4.8. Totalt dødvedvolum (øverst) og totalt dødvedvolum som andel av volum av all ved (nederst), for ulike dominerende treslag og boniteter i hogstklasse 5 (3028 flater; gjennomsnitt med 95 % konfidensintervall).

4.4 Konklusjon

Ordinasjonsanalysene av hele datasettet viser et tydelig skille mellom flater med og uten død ved langs førsteaksen, og samvariasjon mellom bestandsalder (hogstklasse), produktivitet (volum av all ved) og treslag langs andreaksen, fra ung granskog med høy produktivitet til eldre furu- og lauvskog med lavere produktivitet. Separate analyser av flater med død ved viser også sterk samvariasjon mellom bestandsalder, produktivitet og treslag. I deldatasettet med flater der det er registrert død ved viser ordinasjonsanalysen at det i tillegg finnes en tverrgående gradient knyttet til sammensetningen av død ved, fra høy forekomst av stående ved til større konsentrasjoner av liggende og mer nedbrutt død ved av større dimensjoner. Denne gradienten i dødvedegenskaper trer spesielt tydelig fram når flater i eldre skog (hogstklasse 5, som kan

inneholde både eldre plukkhogd skog og eldre tettere skog etter de tidlige flatehogstene) analyseres separat. Samvariasjonen mellom de ulike dødvedegenskapene varierer noe med dominerende treslag, men for alle treslag er relativ mengde død ved mer eller mindre uavhengig av aksene som er relatert til produktivitet og treslag (for hogstklasse 5 først og fremst relatert til produktivitet). Vår tolkning av disse resultatene er at de viktigste mønstrene i skogstrukturen uttrykker variasjon langs en suksesjonsgradient relatert til bestandsalder og dominerende treslag, hvor hastigheten på suksesjonen påvirkes av produktiviteten, og en dødvedgradient fra lite til mye død ved av ulike slag (stående, liggende, dimensjoner og nedbrytningsgrad), som også varierer med produktivitet og (særlig) treslag. Total

dødvedandel (volum død ved som andel av volum av all ved) varierer mindre med produktivitet (bonitet) og treslag enn absolutt mengde død ved.

Landsskogtakseringen er det største systematiske skogdatasettet vi har i Norge, og gir i utgangspunktet representative resultater for regioner eller hele landet. Dette innebærer at resultatene må tolkes i en slik sammenheng; de gir uttrykk for egenskapenes samvariasjon på stor skala. Samtidig er egenskapene målt på små arealer (flatestørrelse: 250 m²) noe som innebærer at egenskaper som er mindre vanlig forekommende (f.eks. volumet av store dimensjoner og mye nedbrutt død ved samtidig) vil estimeres med stor variasjon. For enkelt-skogstyper (f.eks. 'lauvdominert skog', som inkluderer alt fra nemorale lauvskoger til

fjellbjørkeskog) blir analysene relativt grovmasket. Til tross for disse forbeholdene er det gjennomgående mønstre på tvers av de ulike delene av datasettet vi har undersøkt (med/uten registrert død ved, all skog vs. hogstklasse 5). For de undersøkte skogstrukturvariablene, hvor halvparten er dødvedvariabler (dvs. at halvparten av variasjonen i skogstruktur knyttes til variasjon i dødvedinnhold), finner vi at strukturvariablene samvarierer langs få hovedgradienter. Resultatene indikerer også at relativ mengde død ved kan være en god indikator på 'naturskogsnærhet'. Denne variabelen er en av mange som varierer langs en hovedstruktur-gradient i dødvedinnhold som identifiseres i ordinasjonsanalysene, og den varierer betraktelig mindre langs bonitetsgradienten enn for eksempel absolutt dødvedmengde.

4.5 Referanser

- Nitare, J. 2019. Skyddsvärd skog. Naturvårdsarter och andre kriterier för naturvärdesbedömning. Skogsstyrelsen. 592 s.
- van Son TC & Halvorsen R. 2014. Multiple Parallel Ordinations: the Importance of Choice of Ordination Method and Weighting of Species Abundance Data. *Sommerfeltia* 37(1) 1-37.
- van Son, T.C., Halvorsen, R., Norling, K., Bakke, T., Kaurin, M. & Melsom, F. 2014. Identification of fine-scale marine benthic ecoclines by multiple parallel ordination. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 2014: 462529: 1-23.

Viken, K. O. 2021. Landsskogtakseringens feltinstruks–2021. NIBIO Bok.

Økland, R.H., Økland, T. & Rydgren, K. 2001. Vegetation-environment relationships of boreal spruce swamp forests in Østmarka Nature Reserve, SE Norway. *Sommerfeltia* 29: 1-190.

5 Analyser av suksesjonsforløp, skogstruktur og artssammensetning i eldre, tidligere selektivt hogd barskog

Ivar Gjerde, Eivind Handegard, Robert Lewis, Ken Olaf Storaunet, Magne Sætersdal

5.1 Innledning

Det er godt dokumentert at det finnes en rekke skogsarter som fortrinnsvis finnes i eldre skog (kapittel 3). Dette skyldes at det kan ta tid å utvikle habitater eller strukturer som disse artene er avhengige av, men også at artene trenger tid for spredning og etablering i ny skog (Gjerde & Rolstad 2012). Når vi sammenligner skog med ulik historikk og alder vil et sentralt spørsmål i NiN være om forskjeller i artssammensetning gir tilstrekkelig grunnlag for å dele inn skogen i ulike typer (Kapittel 1). I tillegg vil graden av endringer ha betydning for hvordan skogdynamikkvariabler bør identifiseres og inndeles. Det er derfor behov for å se nærmere på hva som faktisk finnes av forskjeller i artssammensetning når vi sammenligner skog med ulik alder.

Kunnskapsutredningene identifiserer variabler som kan karakterisere naturnær skog (kapittel 2) og som er potensielt relevante for å forklare variasjon i artssammensetning (kapittel 3). Yngre plantet skog skiller seg fra eldre, tidligere selektivt hogget skog med hensyn på forekomst av død ved (kapittel 2) og arter knyttet til død ved og gamle trær (kapittel 3). I tette plantefelt vil også dekingen av planter på bakken bli redusert. Sammenligninger mellom naturlig forynget eldre skog og plantet skog med tilsvarende alder har hittil vært vanskelig å gjennomføre, fordi plantefelt i boreal skog sjelden er eldre enn 70-80 år på grunn av kort historikk

og forholdsvis tidlig avvirkning (Kapittel 2) og fordi naturlig forynget ungskog etter naturlige forstyrrelser er sjeldne. Her rapporterer vi resultater fra en studie der vi begrenset oss til sammenligninger i tidligere selektivt hogde skoger med ulik bestandsalder (80 til 190 år), og der alderen på de eldste trærne er mellom 90 og 400 år. Undersøkelsene fokuserer altså på sammenhengen mellom skogstruktur og artssammensetning i suksesjonsforløpet fra rundt hogstmodenhet (hogstklasse 4-5) til skog med høy alder og «naturskogspreg». Dette suksesjonsforløpet er direkte relevant for inndeling av korttidsdynamikk i NiN, og for bruk av potensielt egnede indikatorer ved kartlegging.

Undersøkelsen tar utgangspunkt i og søker å besvare følgende spørsmål:

1. Hvordan samvarierer skoglige miljøvariabler i studieområdene?
2. Hvilke skogvariabler (strukturer og egenskaper) forklarer best variasjonen i artssammensetningen?
3. I hvilken grad er potensielle indikatorer for skogens suksesjonsfaser korrelert med endringer i artssammensetning?

4. I hvilken grad samvarierer artssammensetningen på bakken med artssammensetningen i andre deler av skog (arter på trær, stein og død ved)?

5. Hvordan kan indikatorer for suksesjonsfaser best anvendes ved kartlegging?

5.2 Materiale og metoder

5.2.1 Studieområder og innsamling av data

Data fra MiS-studieområdene Gartlandselva i Grong, Heimseteråsen i Sigdal og Oppkuven i Ringerike ble benyttet i undersøkelsen. Alle tre områdene ligger i dag i naturreservater. Studieområdet i Grong er dominert av granskog i leirravinene, men har også granskog over marin grense. Produktiv furuskog inngår også i området, men antall prøveflater er relativt lite. Boreale løvtrær som bjørk, rogn, selje, gråor og osp forekommer i alle tre studieområdene, mens edelløvtrær bare ble registrert i de mest

produktive delene av studieområdet Ringerike. Det sistnevnte området er helt dominert av granskog, mens studieområdet i Sigdal har både granskog og furuskog. For detaljerte beskrivelser av studieområdene se Gjerde et al. (2005) og Storaunet et al. (2005).

Studieområdene (Tabell 5.1) er delt opp i et rutenett bestående av 100x100 m ruter, og en prøveflate på 50x50 m ble lagt i den sørøstre kvadranten av hver rute. Prøveflatene ble grundig undersøkt i 1997/1998 for artsgruppene karplanter, moser, makrolav og vedlevende poresopp. I Grong ble det registrert i alt 614 ulike arter i materialet, i Ringerike 548 og i Sigdal 587 arter. Videre ble det registrert en lang rekke variabler knyttet til treslag, produktivitet, mengder og dimensjoner av levende og død ved, skogens alder, hogstpåvirkning siste 100 år, samt eksposisjon og topografi (vedlegg 2). Det totale datasettet består av registreringer av 42 miljøvariabler i 383 prøveflater. Vi fokuserte spesielt på variabler som framkommer som interessante i forbindelse med skogstruktur og artssammensetning (kap 2 og 3).

Tabell 5.1. Antall prøveflater i eldre skog

Studieområde	Granskog	Furuskog
Grong	76	21
Ringerike	135	-
Sigdal	46	64

5.2.2 Potensielle indikatorer for suksesjonsforløpet fra hogstmoden skog med tydelig preg av tidligere hogstpåvirkning til skog med naturskogpreg

En forutsetning for en inndeling i NiN-typer er at det er tilstrekkelig forskjell i artssammensetningen mellom foreslåtte typer. Hvis en gradient i skog fra tydelig hogstpåvirkning til en skog der tidligere påvirkning i liten grad bestemmer struktur og sammensetning ("naturskogspreg") skal deles inn i ulike typer, så må det forekomme tilstrekkelige endringer i sammensetningen av arter langs suksesjonsgradienten. I tillegg må det finnes egnede indikatorer som kan brukes i felt for identifisering av ulike typer.

Typeinndeling i NiN baseres på generaliserte artslister, der ekspertvurderinger av artenes krav til levested systematiseres og brukes for å måle forskjeller i artssammensetning (Halvorsen et al. 2019b). En supplerende tilnærming vil være å undersøke faktiske forskjeller i artssammensetning på en relevant skala for kartlegging av grunntyper i NiN. Her benytter vi data fra MiS-studieområdene i Grong, Ringerike og Sigdal nettopp for å studere forskjeller i artssammensetning på skogbestandskala langs suksesjonsgradienter. For analysene plukket vi ut fire potensielle indikatorer (Tabell 5.2) for suksesjonsforløpet fra skog med hogstmodenhetsalder til skog med langt fremskredet naturskogspreg:

* Alder eldste tre (aldersprøver fra 2-3 antatt eldste trær i prøveflaten)

* Bestandsalder (fra skogbruksplan)

* Antall døde trær > 30cm DBH og langt nedbrutt (stadium 4-6 på en 6-trinns skala for graden av nedbrytning)

* Relativ mengde død ved (grunnflate død ved delt på grunnflate for summen av levende og død ved).

Tabell 5.2. Potensielle indikatorer for aldring av skog, med målte gjennomsnittsverdier (og min-maks) for de tre studieområdene og skogtypene.

	Eldste tre	Bestandsalder	Antall dødved > 30 cm langt nedbrutt	Relativ mengde død ved av all ved
Grong granskog	206 (126-284)	135 (120-160)	0,6 (0-4)	0,11 (0,02-0,43)
Ringerike granskog	207 (88-400)	139 (85-190)	0,5 (0-1)	0,24 (0,06-0,51)
Sigdal granskog	178 (96-394)	107 (80-140)	0,5 (0-2,8)	0,17 (0,01-0,42)
Sigdal furuskog	254 (144-351)	127 (90-150)	0,1 (0-1,2)	0,06 (0-0,21)

5.2.3 Samvariasjon mellom bakkelevende arter og arter knyttet til andre deler av skogen

I NiN er det kun sammensetningen av arter i bakkevegetasjonen som benyttes for eventuell inndeling i typer (se kap. 1), og dette kan potensielt begrense bruksverdien av type-systemet hvis endringer i artssammensetningen på bakken i liten grad er korrelert med endringer i artssammensetningen i andre deler av skogen. Fra en tidligere undersøkelse i MiS-studieområdet Geitaknottane (Kvam) i tidligere Hordaland fylke ble det funnet relativt godt samsvar mellom endringer i artssammensetningen for karplanter og for en rekke andre artsgrupper (makrolav, moser, vedlevende poresopp, skallsnegl, løpebiller, rovbiller og edderkopper) (Sætersdal et al. 2004). Men i den undersøkelsen inngikk prøveflater langs en gradient fra edelløvskog til fattig furuskog. Det er derfor relevant å undersøke om tilsvarende samvariasjon er til stede innen henholdsvis granskog og furuskog. For å undersøke dette ble hver av de potensielle indikatorene korrelert med artssammensetningen i følgende artsgrupper og habitater/livsmedier:

- Bakkelevende arter (Karplanter)
- Epifyttiske arter (Makrolav og moser)
- Steinboende arter (Moser og lav)
- Dødvedarter (Poresopp og råtevedmoser)

5.2.4 Analysemetoder

Vi analyserte samvariasjon mellom skogstrukturvariabler (miljøvariabler) (spørsmål 1), mellom skogstrukturvariabler og artssammensetning (spørsmål 2) og mellom artsgrupper (spørsmål 3), ved hjelp av den multivariate analysemetoden (ordinasjonsmetoden) GNMDS (*global nonmetric multidimensional scaling*). Denne metoden sorterer observasjonene (prøveflatene) langs to akser som fanger opp så mye av variasjonen i de analyserte variablene som mulig; observasjoner med like verdier for de fleste variablene plasseres nær hverandre, observasjoner med forskjellige verdier plasseres langt fra hverandre langs aksene. For å forstå hvilken variasjon som fanges opp langs hver akse, beregnet vi korrelasjoner mellom variabler og akser, og viser resultatene i form av piler som for hver variabel viser graden av korrelasjon og hvilken retning i ordinasjonsdiagrammet variabelen øker mest.

Ordinasjonsanalyser ble gjort for både miljøvariabler, for arter totalt, og for artsgruppene ovenfor. Det ble videre gjort analyser for hvert av de tre studieområdene, også separat for granskog (Grong, Ringerike, Sigdal) og furuskog (Sigdal). Data fra furuskog i Grong var ikke tilstrekkelig for analyser og skogtypen mangler i studieområdet Ringerike. I korrelasjonene benyttet vi akseverdiene fra de to første ordinasjonsaksene, her kalt NMDS 1 og NMDS 2. For graden av korrelasjon mellom artsgrupper og mellom artsgrupper og potensielle indikatorer blant miljøvariablene ble Kendall Rank koeffisient τ og z-verdi benyttet.

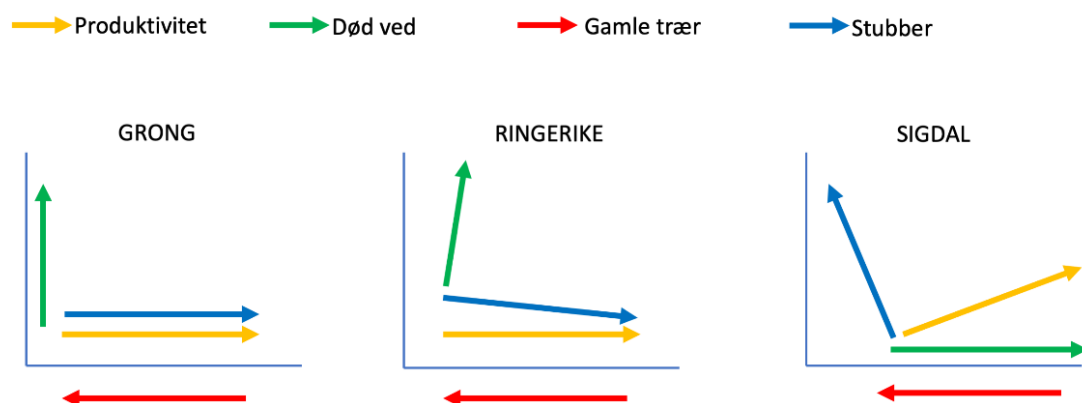
5.3 Resultater og diskusjon

5.3.1 Samvariasjon mellom skogstrukturvariabler (miljøvariabler)

Analysene viste at det er betydelig variasjon i skogstruktur i datasettet, inkludert noen gjennomgående mønstre på tvers av lokaliteter og dominerende treslag.

På alle tre lokalitetene er førsteaksen relatert til produktivitet (Figur 5.1 og vedlegg 3). I disse innledende analysene inngår all skog i områdene. I områdene Grong og Ringerike øker stubbetettheten og produktiviteten langs førsteaksen, mens antall gamle trær avtar. Det

viser at det har vært hogd mest på høyproduktive arealer (som ellers i norsk skog, se f.eks. Storaunet & Rolstad 2020), med det resultat at de eldste trærne vanligvis er å finne på steder med lav produktivitet. Andreaksen i Grong og Ringerike er knyttet til død ved. Også i Sigdal avtar forekomsten av gamle trær langs førsteaksen (dvs. med økende produktivitet), men i dette området samvarierer også dødvedvariablene med denne akse, mens variasjonen i stubbetetthet kommer til uttrykk langs andreaksen. Dette indikerer at Sigdal avviker fra de andre områdene ved at tidligere hogst ikke er overrepresentert i den mest produktive skogen.



Figur 5.1. En enkel grafisk oppsummering av sammenhenger mellom skogstrukturvariabler ved de tre utvalgte lokalitetene, basert på resultatene av områdevisse GNMDS-ordinasjoner og tolkninger av Ordisurf-figurer for hvert av studieområdene. Strukturvariablene ble først sortert i fire grupper i henhold til hvilke egenskaper de er knyttet til.

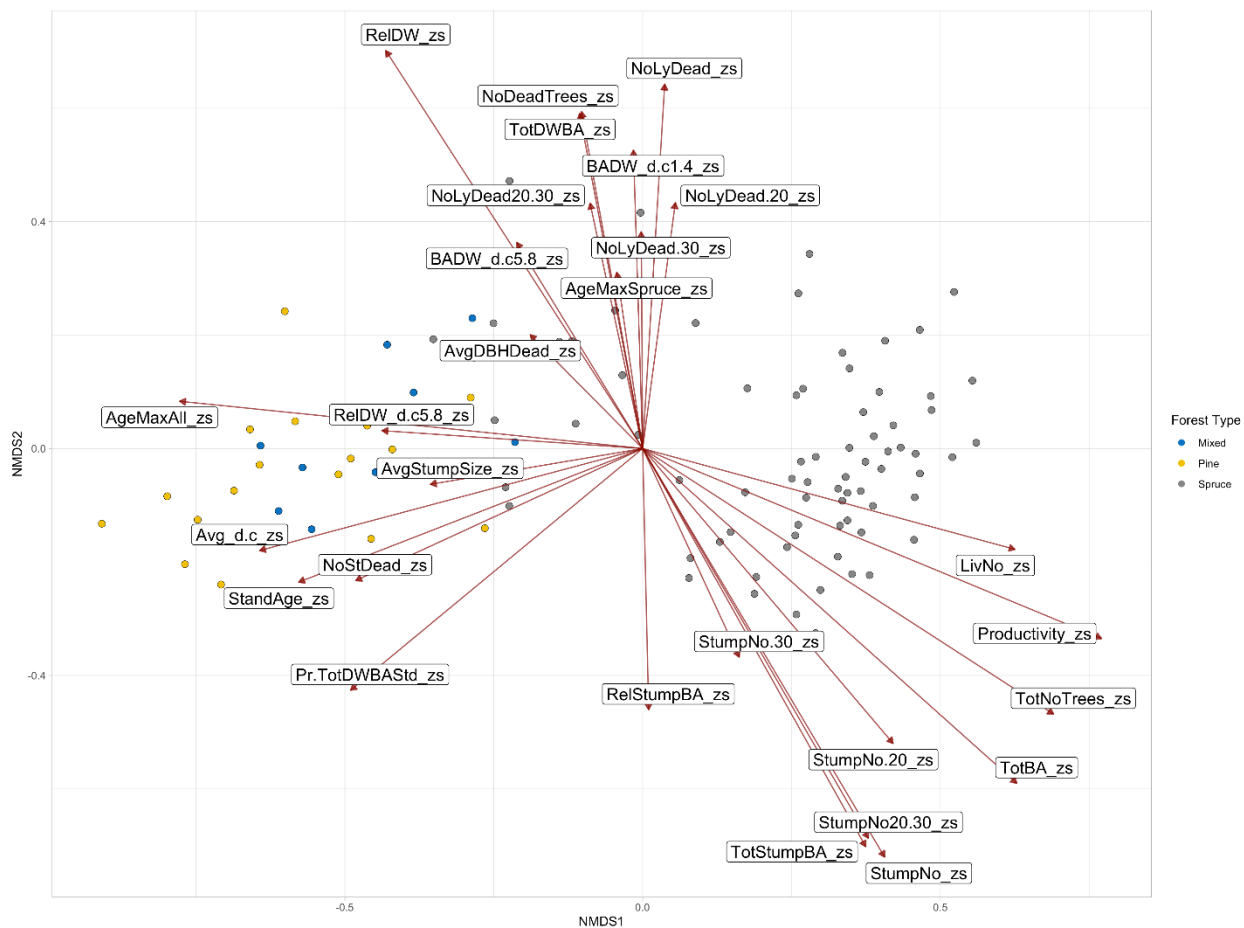
5.3.2 Sammenhenger mellom skogstruktur og artssammensetning i hele datasettet

For alle artsgrupper samlet viste ordinasjonene stor variasjon, men likevel noen interessante felles mønstre (Figur 5.2). På de to lokalitetene som i tillegg til prøveflater med ren granskog og furuskog også har flater med en blanding av furu- og granskog (Grong og Sigdal) er det en klar fordeling av flater langs førsteaksen knyttet til dominerende treslag. Det viser at artssammensetningen er forskjellig mellom gran- og furuskog, og at artssammensetningen i blandete bestand er noe midt imellom disse to ytterpunktene. I både Grong og Sigdal er førsteaksen knyttet til produktivitet (med grandominans på mer produktive flater) og negativt korrelert med bestandsalder (med høyere alder

på furu-dominerte flater). Den samme sammenhengen mellom produktivitet og bestandsalder finner vi også i Ringerike, selv om alle prøveflatene der er granskog. På alle tre lokalitetene er andreaksen korrelert med et eller flere mål på forekomst av stubber, og et eller flere mål på dødvedmengde. Disse egenskapene har piler som peker i motsatt retning; det vil si færre stubber desto større dødvedmengden er. Samlet sett ser vi altså noen av de samme mønstrene i disse datasettene som i ordinasjonene av skogstruktur: det ser ut til å være variasjon knyttet til artssammensetning langs to hovedakser, hvorav den første er relatert til produktivitet/treslag og skogens alder, og den andre til hogst og dødved. I Sigdal er imidlertid mange av dødvedvariablene mer korrelert med førsteaksen enn med andreaksen.

Grong

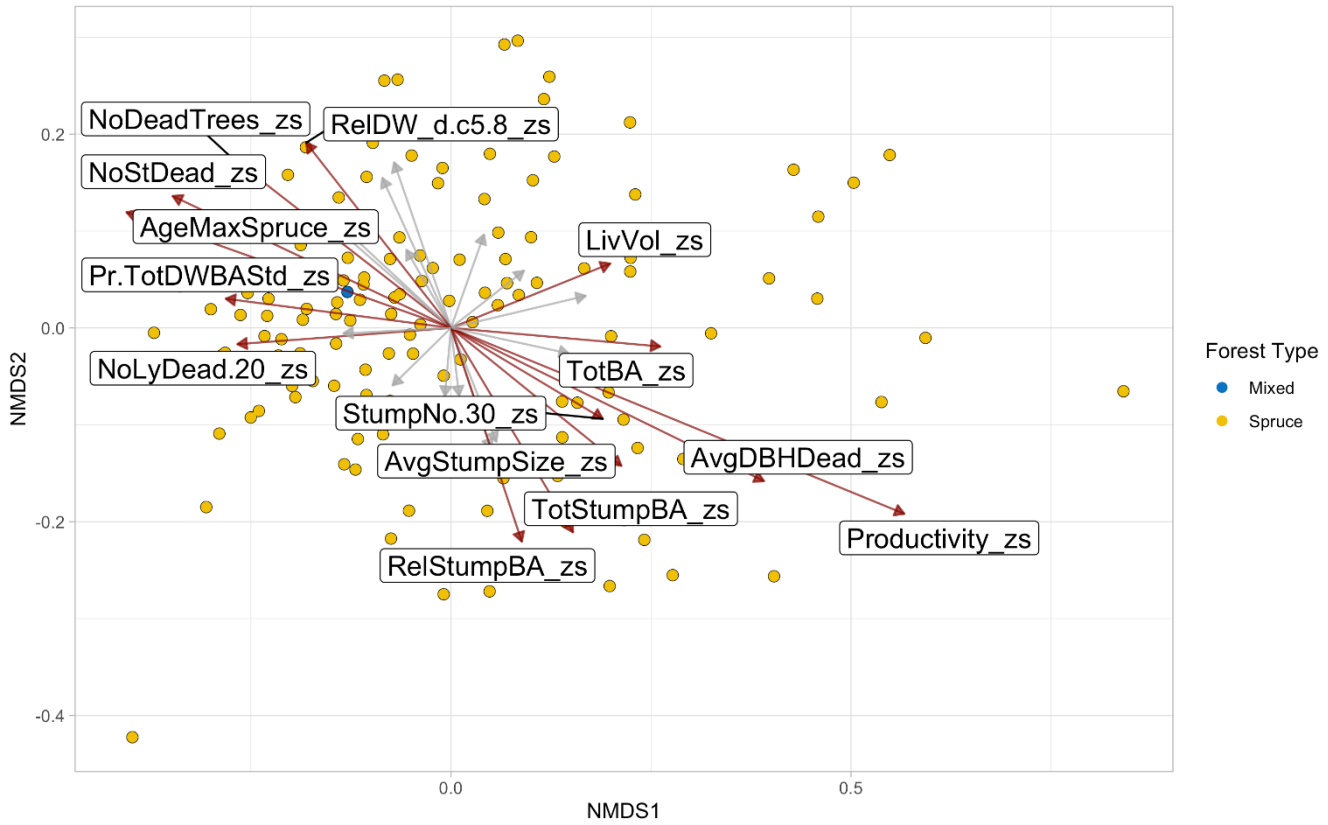
NMDS: species dissimilarity:: displayed = plot source



Figur 5.2. NMDS-ordinasjoner for alle artsgrupper samlet på hver av lokalitetene Grong (over), Ringerike og Sigdal (neste side). Ordinasjonsplottene viser prøveflatene (plot scores) som punkter og vektorer for de enkelte miljøvariabler.

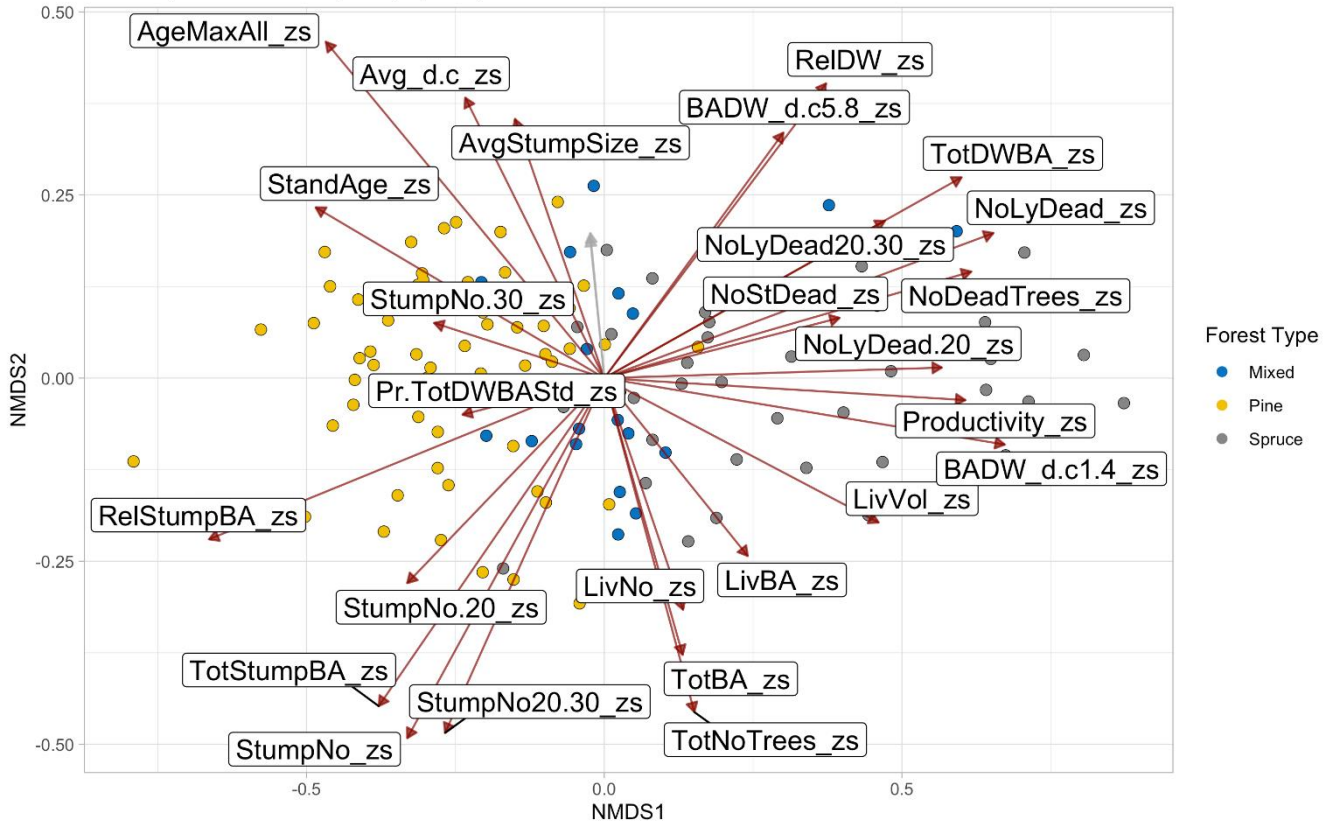
Ringerike

NMDS: species dissimilarity:: displayed = plot scores



Sigdal

NMDS: species dissimilarity:: displayed = plot scores

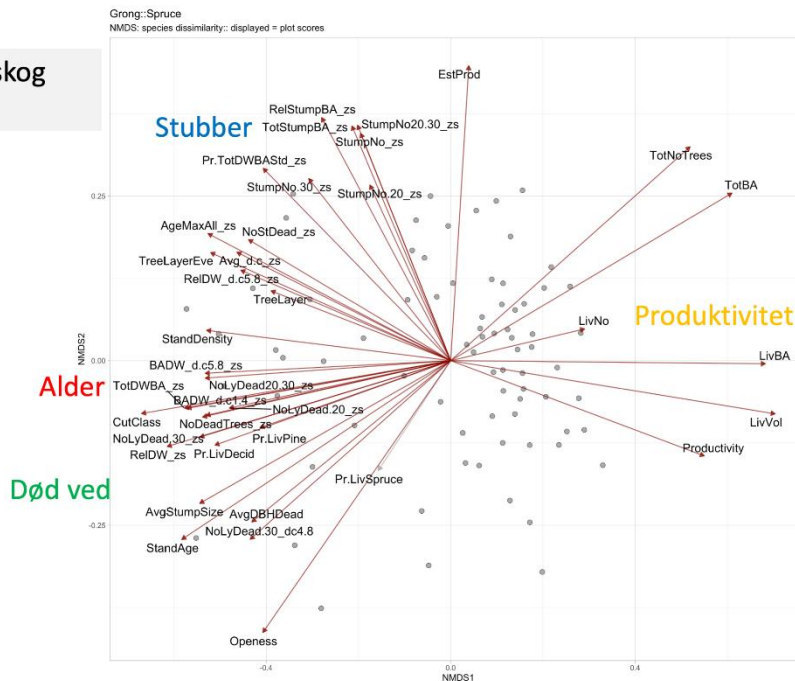


5.3.3 Sammenhenger mellom skogstruktur og total artssammensetning i granskog og furuskog

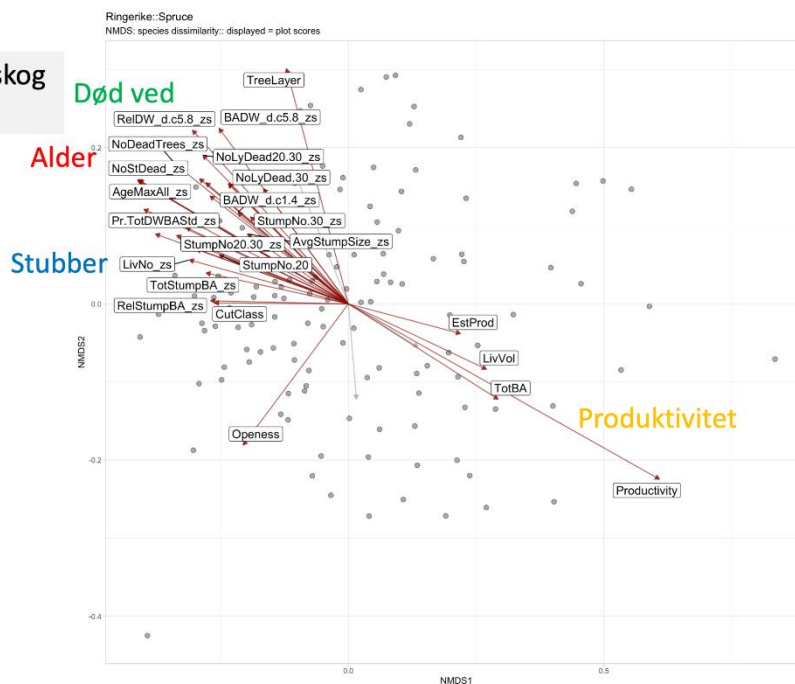
Når vi ser på granskogen alene, trer det fram et diagonalt mønster hvor mange av skogstrukturvariablene samvarierer med arts-

sammensetningen og danner en samlegradient med høy skogalder og høy produktivitet i hver sin ende (Figur 5.3). Død ved øker med alder i Grong og Ringerike, mens Sigdal har mest død ved i områder med høy produktivitet. Stubbetetthet peker i ulike retninger i de tre lokalitetene.

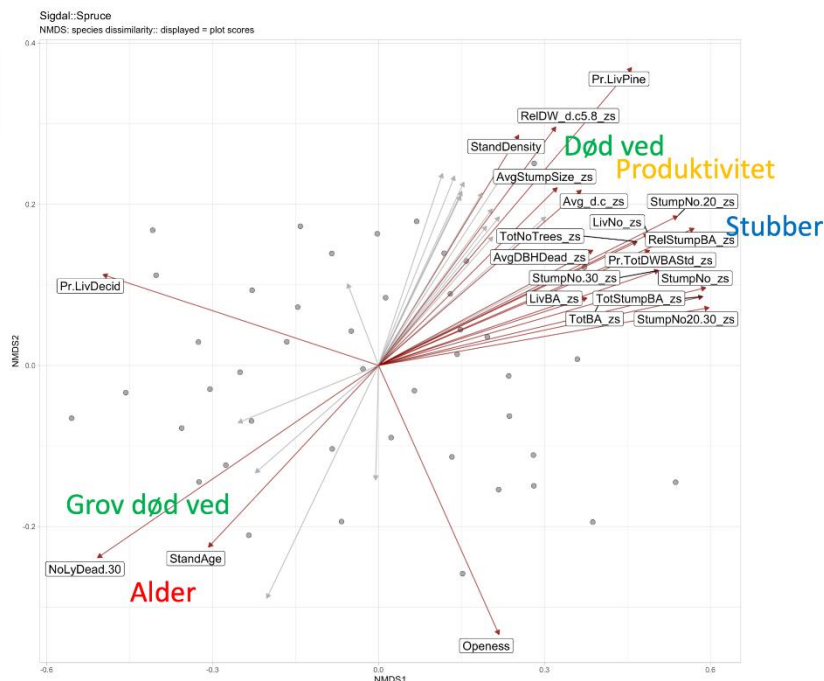
Arter granskog GRONG



Arter granskog RINGERIKE



Arter granskog SIGDAL



Figur 5.3. NMDS-ordinasjoner av artssammensetning, for alle artsgruppene samlet, i gran-dominert skog i hvert av de tre studieområdene; Ringerike (øverst), Grong (i midten) og Sigdal (nederst). Ordinasjonsplottene viser prøveflatene (plot scores) som punkter, vektorer for de enkelte miljøvariabler, og sammenfattende betegnelser for grupper av variabler (alder, død ved, produktivitet og stubber) plassert manuelt for å indikere hovedretninger for disse gruppene.

5.3.4 Sammenhenger mellom skogstruktur og artssammensetning for de enkelte artsgruppene

Bakkelevende arter (karplanter) viser signifikant samvariasjon med miljøvariabler både i granskog og i furuskog (Vedlegg 2). I granskog er førsteaksen korrelert med produktivitet på alle tre lokalitetene. Dødvedvariablene peker i motsatt retning av produktivitet i Grong og Ringerike, og i mer eller mindre samme retning som produktivitet i Sigdal. Forekomsten av stubber peker stort sett i motsatt retning av dødved i alle ordinasjonene.

Artssammensetningen av **epifytter** (lav og moser) samvarierer med miljøvariabler både i gran- og furuskog (Vedlegg 2). I granskog er førsteaksen for epifytter korrelert med produktivitet på alle lokalitetene. Denne gradienten er også negativt relatert til gamle trær i Grong og Ringerike. På disse to lokalitetene uttrykker andreaksen variasjon i epifytter fra stubberik til dødvedrik skog. De høyproduktive ravineskogene i Grong er kjent for sine sjeldne forekomster av epifytter knyttet til grantrær, og disse produktive og lett tilgjengelige skogene har mye stubber etter tidligere hogst. Nærmere undersøkelser av artsforekomster av epifytter i Ringerike viser også at gradienten i arts-

sammensetning i stor grad styres av forekomster av rikkbarksarter i den stubberike og høyproduktive delen av studieområdet, arter som ellers ikke forekommer i de eldre og dødvedrike områdene.

Artssammensetning av **steinboende arter** (moser og lav) samvarierer med miljøvariabler i granskog på alle lokalitetene (Vedlegg 2). I Grong og Sigdal opptrer gradienten fra høy stubbe-tetthet til dødvedrik skog langs en diagonal i ordinasjonsdiagrammet, og produktivetsgradienten langs den andre diagonalen; og det er omtrent like mye variasjon langs dem begge. I Ringerike er mønstrene ikke like klare. I Grong finnes imidlertid stein og berg nærmest utelukkende utenfor de høyproduktive og stubberike ravineskogene, og gradienten i artssammensetning styres nok hovedsakelig av dette forholdet.

For **dødvedarter** (kjuker og moser) er det relativt klare og tolkbare mønstre i granskog, men ikke i furuskog (Vedlegg 2). I granskog i Sigdal er førsteaksen i artssammensetning knyttet til en gradient i avtagende mengde av død ved og økende mengde hogststubber. I granskog i Grong og Ringerike er artssammensetningen for dødvedarter

5.3.5 Korrelasjon mellom potensielle indikatorer for suksesjonsfaser og artssammensetning

Hovedaksen (NMDS-akse 1) for bakkelevende arter er korrelert med flere av de fire potensielle indikatorene for suksesjonsfaser i granskog i de tre studieområdene (Tabell 5.3, Vedlegg 2). En mulig tolkning av dette er at de ulike målene på alder er korrelert med produktivitet, og at produktivitet er den underliggende strukturerende variabelen. Dette stemmer med at eldste tre er negativt korrelert med produktivitet i Grong og i Ringerike (bonitet; Figur 5.4a). At relativ mengde dødved er positivt korrelert med produktivitet i Sigdal (Figur 5.4b) taler heller ikke mot denne tolkningen, fordi dødvedmengde og produktivitet følger hverandre i dette området. Alle disse mønstrene støtter derfor opp under forklaringen om at det er produktivitet, og først og fremst 'rikhetsgradienten' (kalkinnhold i NiN), som er utslagsgivende for variasjonen i karplante-artssammensetning i våre områder.

NMDS akse 2 for bakkelevende arter viser en viss korrelasjon med gradienten fra skog med mye stubber til skog med høye verdier for ulike dødvedvariabler. Når vi tester de to dødvedrelaterte potensielle indikatorene for suksesjonsfase mot NMDS akse 2 for bakkelevende arter ser vi at det bare er signifikant sammenheng med relativ mengde død ved i granskog i Grong

(Tabell 5.4). Dette viser at sammenhengen mellom død ved og artssammensetning hos bakkelevende arter er svak og sterkt varierende mellom områder. Når gradienten i stubbe – dødved skal konkretiseres i potensielle indikatorer blir prediksjonsevnen til indikatorene i de fleste tilfeller dårlig (Tabell 5.4).

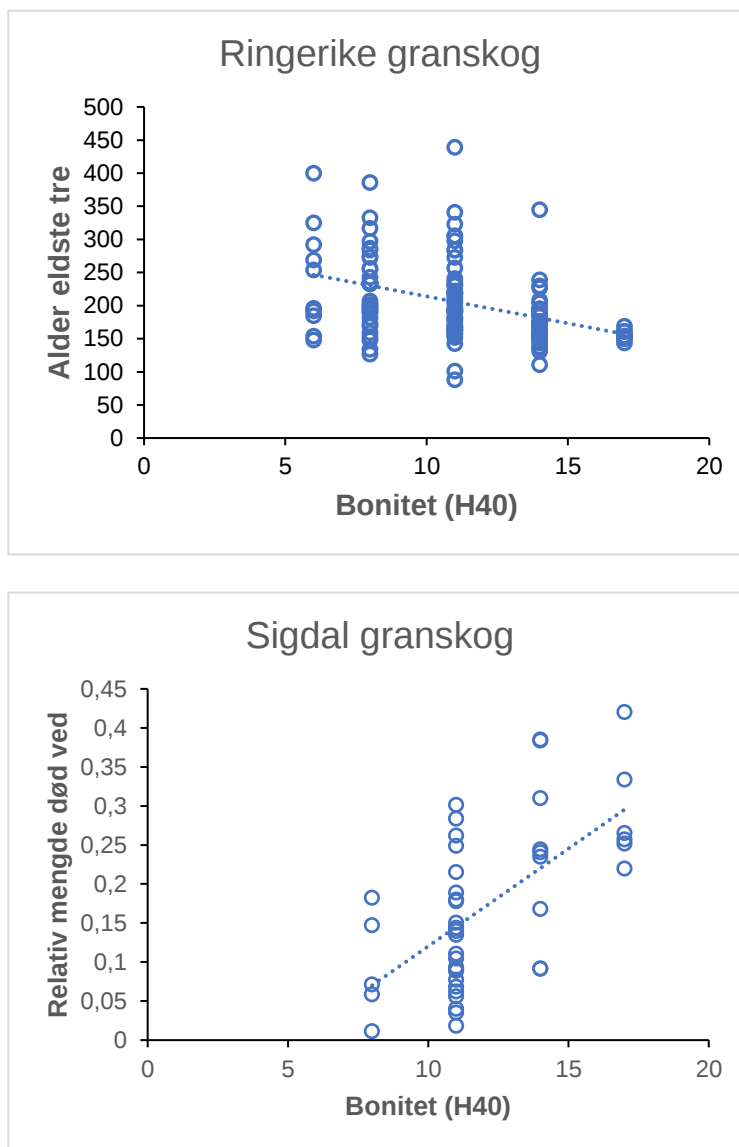
Samlet sett tyder resultatene på at artssammensetningen av bakkelevende arter først og fremst struktureres av produktivitet og, mindre systematisk, av en mer eller mindre uavhengig gradient fra hogd skog til dødvedrik skog. Hvor mye variasjon som forklares av alder på skogen etter at produktivitet er kontrollert for, gjenstår å se (det er tema for videre analyser for en vitenskapelig publikasjon). Korrelasjoner mellom de fire potensielle indikatorene for skogens suksesjonsfaser og NMDS-akse 1 for epifytter i granskog viser et tilsvarende mønster som for karplanter (tabell 5.5), og tolkningen av produktivitet som uttrykk for 'rikhet' (kalkinnhold) er derfor den samme.

Korrelasjon mellom de fire potensielle indikatorene for suksesjonsfaser av skog og NMDS-akse 1 for steinboende arter (moser og lav) i granskog viser et tilsvarende mønster som for karplanter og epifytter (tabell 5.6), og tolkningen i forhold til produktivitet er igjen den samme.

Tabell 5.3. Korrelasjoner (Kendalls tau) mellom potensielle indikatorer for aldring av skog og artssammensetning (NMDS1) for karplanter i granskog.

NMDS1 granskog					
Studieområde	Variabel	tau	p.verdi	n	Signifikans
Grong	Eldste tre	-0,24	0,002	76	**
	Bestandsalder	-0,05	0,548	76	NS
	Langt nedbrutt dødved > 30 cm	-0,10	0,269	76	NS
	Relativ dødvedmengde	-0,16	0,045	76	*
Ringerike	Eldste tre	-0,26	0,76E-06	135	***
	Bestandsalder	-0,03	0,661	135	NS
	Langt nedbrutt dødved > 30 cm	0,00	0,989	135	NS
	Relativ dødvedmengde	0,06	0,302	135	NS
Sigdal	Eldste tre	0,22	0,029	46	*
	Bestandsalder	-0,18	0,091	46	NS
	Langt nedbrutt dødved > 30 cm	-0,50	1,05E-05	46	***
	Relativ dødvedmengde	-0,52	6,24E-08	46	***

Figur 5.4. Sammenhenger mellom bonitet og eldste tre i granskog på Ringerike (øverst), og bonitet og relativ mengde død ved i Sigdal (underst).



Tabell 5.4. Korrelasjoner (Kendall tau) mellom dødvedrelaterte potensielle indikatorer for aldring av skog og artssammensetning (NMDS 2) for karplanter i granskog og furuskog.

NMDS2		Karplanter				
Studieområde	Treslag	Variabel	tau	p.verdi	n	Signifikans
Grong	Gran	Eldste tre	-0,11	0,164	75	NS
	Gran	Bestandsalder	-0,08	0,328	75	NS
	Gran	Langt nedbrutt dødved > 30 cm	-0,17	0,054	75	NS
	Gran	Relativ dødvedmengde	-0,27	0,001	75	**
Ringerike	Gran	Eldste tre	-0,02	0,777	134	NS
	Gran	Bestandsalder	0,04	0,571	134	NS
	Gran	Langt nedbrutt dødved > 30 cm	0,07	0,242	134	NS
	Gran	Relativ dødvedmengde	0,02	0,691	134	NS
Sigdal	Gran	Eldste tre	0,00	0,970	45	NS
	Gran	Bestandsalder	-0,09	0,412	45	NS
	Gran	Langt nedbrutt dødved > 30 cm	0,16	0,168	45	NS
	Gran	Relativ dødvedmengde	0,17	0,096	45	NS
	Furu	Eldste tre	0,03	0,711	63	NS
	Furu	Bestandsalder	-0,01	0,929	63	NS
	Furu	Langt nedbrutt dødved > 30 cm	0,22	0,033	63	*
	Furu	Relativ dødvedmengde	0,19	0,025	63	*

Tabell 5.5. Korrelasjoner (Kendalls tau) mellom potensielle indikatorer for aldring av skog og artssammensetning (NMDS1) for epifytter i granskog.

NMDS1 granskog	Epifytter				
Studieområde		tau	p.verdi	n	Signifikans
Grong	Eldste tre	-0,24	0,002	76	**
	Bestandsalder	-0,14	0,090	76	NS
	Langt nedbrutt dødved > 30 cm	-0,03	0,731	76	NS
	Relativ dødvedmengde	-0,01	0,889	76	NS
Ringerike	Eldste tre	-0,25	2,39E-05	135	***
	Bestandsalder	-0,02	0,716	135	NS
	Langt nedbrutt dødved > 30 cm	0,01	0,926	135	NS
	Relativ dødvedmengde	-0,03	0,588	135	NS
Sigdal	Eldste tre	0,20	0,049	46	*
	Bestandsalder	-0,17	0,125	46	NS
	Langt nedbrutt dødved > 30 cm	-0,53	2,42E-06	46	***
	Relativ dødvedmengde	-0,61	9,28E-11	46	***

Tabell 5.6. Korrelasjoner (Kendalls tau) mellom potensielle indikatorer for aldring av skog og artssammensetning (NMDS1) for steinboende arter i granskog.

NMDS1 granskog	Arter på stein				
Studieområde		tau	p.verdi	n	Signifikans
Grong	Eldste tre	-0,36	3,51E-06	76	***
	Bestandsalder	-0,15	0,067	76	NS
	Langt nedbrutt dødved > 30 cm	-0,20	0,024	76	*
	Relativ dødvedmengde	-0,35	6,56E-06	76	***
Ringerike	Eldste tre	-0,16	0,005	135	**
	Bestandsalder	0,02	0,757	135	NS
	Langt nedbrutt dødved > 30 cm	-0,01	0,923	135	NS
	Relativ dødvedmengde	-0,05	0,425	135	NS
Sigdal	Eldste tre	0,17	0,096	46	NS
	Bestandsalder	-0,21	0,052	46	NS
	Langt nedbrutt dødved > 30 cm	-0,46	5,45E-05	46	***
	Relativ dødvedmengde	-0,57	2,77E-09	46	***

NMDS-akse 1 for dødvedlevende organismer i granskog er korrelert med potensielle indikatorer for aldring av skog bare i Sigdal (tabell 5.7). Vi tolker korrelasjonen mellom ordinasjonsaksen og indikatorene i Sigdal primært som et resultat av samvariasjonen mellom dødvedmengder og produktivitet i dette området. I Sigdal får vi inn død ved av osp og selje i den rike enden av gradienten, noe som i sin tur fører til endringer i artssammensetningen av dødvedarter. Det er litt overraskende at vi ikke finner noen korrelasjon

mellom ordinasjonsaksen og dødvedvariabler i Grong og Ringerike, men en mulig forklaring er at dødvedsammensetningen i disse områdene er dominert av gran, og mangler variasjon i treslag. Vi merker oss at i Grong og Ringerike, der dødvedvariablene ikke var godt korrelert med produktivitet i ordinasjonene av miljøvariablene alene, finner vi heller ingen korrelasjon mellom ordinasjonsaksen for karplantene (som uttrykker variasjon langs en gradient i produktivitet) og dødvedvariablene.

Tabell 5.7. Korrelasjoner (Kendalls tau) mellom potensielle indikatorer for aldring av skog og artssammensetning (NMDS1) for dødvedarter.

NMDS1 granskog	Dødvedarter				
Studieområde		tau	p.verdi	n	Signifikans
Grong	Eldste tre	0,06	0,439	72	NS
	Bestandsalder	0,06	0,507	72	NS
	Langt nedbrutt dødved > 30 cm	0,10	0,240	72	NS
	Relativ dødvedmengde	0,13	0,101	72	NS
Ringerike	Eldste tre	0,04	0,521	134	NS
	Bestandsalder	-0,11	0,090	135	NS
	Langt nedbrutt dødved > 30 cm	-0,02	0,727	135	NS
	Relativ dødvedmengde	0,11	0,050	135	*
Sigdal	Eldste tre	0,13	0,192	46	NS
	Bestandsalder	0,15	0,179	46	NS
	Langt nedbrutt dødved > 30 cm	-0,39	5,02E-04	46	***
	Relativ dødvedmengde	-0,49	4,35E-07	46	***

Korrelasjonen mellom de fire potensielle indikatorene og NMDS-akse 1 for de ulike artsgruppene i furuskog i Sigdal viser mye av det samme mønsteret som vi finner i granskogen: Karplante- og epifytt-artssammensetningen er korrelert med eldste tre (tabell 5.8). En samlet tolkning av resultatene av analyser at dette datasettet indikerer at de samme sammenhengene som vi har funnet i granskog også gjør seg gjeldende i furuskog.

5.3.6 Samvariasjon mellom artsgrupper

Analysene av MiS-datasettet viser tydelig samvariasjon mellom gruppene karplanter, epifytter og steinboende arter: første ordinasjonsakse for karplanter var signifikant korrelert med første ordinasjonsakse for både epifytter og steinboende arter i alle tre områder (Tabell 5.9). Dette skyldes trolig en kobling mellom tilgjengelig næring i bergart og jord, og mellom jord og barkkjemiske forhold (Gauslaa et al. 2021). Disse korrelasjonene viser at betydelige deler av artsmangfoldet følger den samme hovedgradienten som for bakkelevende arter.

Organismer som lever på dødved viser derimot et annet mønster. Det er ingen korrelasjon mellom første ordinasjonsakse for karplanter og dødvedarter (poresopp og råtevedsmoser) i Ringerike og Sigdal (Tabell 5.9, Figur 5.5). Grong er det eneste området der første ordinasjonsakse for karplanter er korrelert med første ordinasjonsakse for dødvedarter. En mulig forklaring her er at død ved stort sett finnes i mindre hogstpåvirket skog over marin grense og i liten grad i den høyproduktive ravine-

granskogen, og at dette gir en samvariasjon mellom gradienten i karplanter og i dødvedarter som egentlig skyldes at den relative hogstintensiteten har vært høyere i ravinegranskogen.

Sigdal er det eneste området vi finner en god korrelasjon mellom dødved-baserte indikatorer for suksesjonsfaser og for artssammensetningen av dødvedarter. Dette henger sammen med at død ved av osp og selje der fører til en endring i artssammensetningen av dødvedarter i den produktive enden av gradienten. Ved nærmere undersøkelse viser det seg imidlertid at det som skulle indikere skog med egenskaper forbundet med høy alder (grov død ved langt nedbrutt og mye død ved i forhold til total mengde ved) i Sigdal befinner seg i høyproduktiv skog med relativ lav alder. Dette viser at områdespesifikke naturgitte egenskaper og historikk flettes sammen og påvirker resultatet. I Figur 5.6 er disse forholdene skissert. Sigdal har fulgt retning A med lite hogst i høyproduktiv skog, med store mengder grov død ved langt nedbrutt som resultat. Grong og Ringerike har fulgt retning B med mye tidligere hogst i høyproduktiv skog, med resultat at den døde veden er mer jevnt fordelt på ulike boniteter. I Sigdal tyder andre undersøkelser også på at den høyproduktive granskogen kan være kommet opp fra tidligere åpen beitemark som resultat av aktiv setring og brenning av utmarka, men at dette lokalt har opphørt for så lenge siden at skogen har rukket å produsere langt nedbrutt grov død ved (Storaunet et al. 2013).

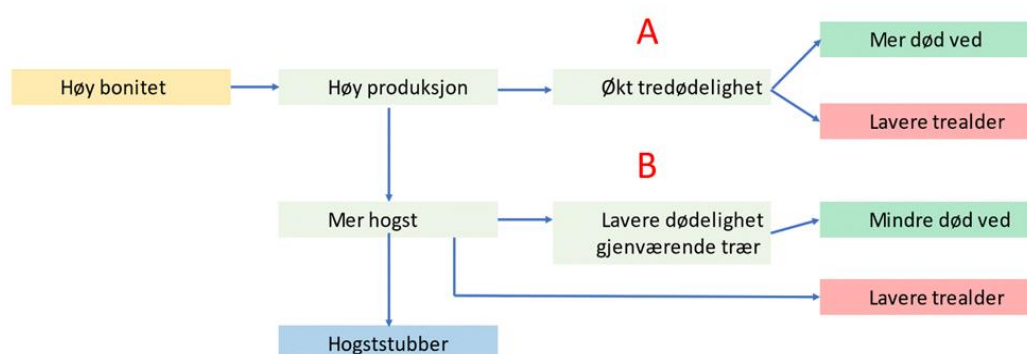
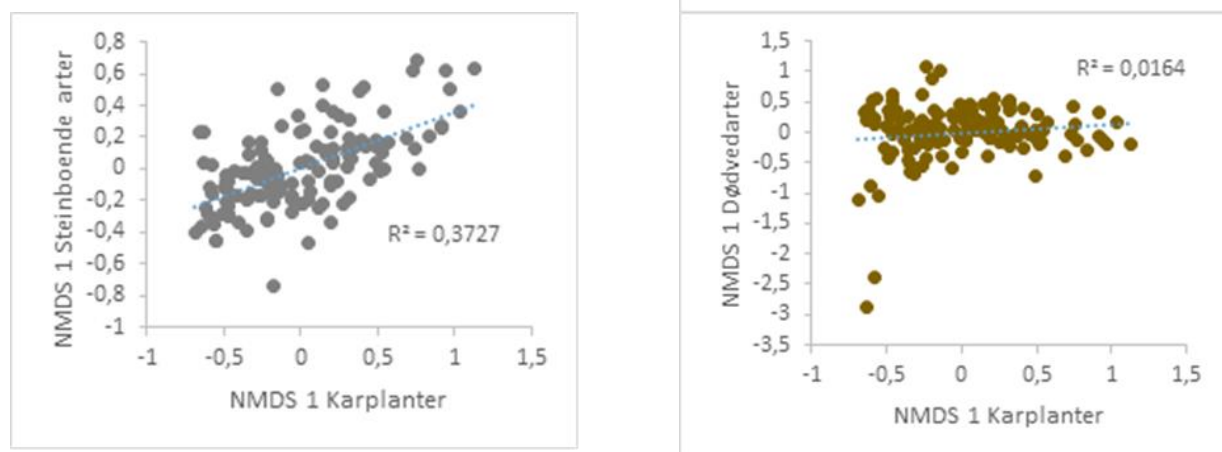
Tabell 5.8. Korrelasjoner (Kendalls tau) mellom potensielle indikatorer for aldring av skog og artssammensetning (NMDS1) for de ulike artsgruppene i furuskog i Sigdal.

NMDS1 Sigdal furu		tau	p.verdi	n	Signifikans
Karplanter	Eldste tre	0,26	0,0024	64	**
	Bestandsalder	0,08	0,402	64	NS
	Langt nedbrutt dødved > 30 cm	-0,03	0,752	64	NS
	Relativ dødvedmengde	-0,19	0,029	64	*
Arter på stein	Eldste tre	0,11	0,182	64	NS
	Bestandsalder	0,02	0,808	64	NS
	Langt nedbrutt dødved > 30 cm	-0,06	0,567	64	NS
	Relativ dødvedmengde	-0,19	0,028	64	*
Dødvedarter	Eldste tre	-0,05	0,617	54	NS
	Bestandsalder	0,01	0,939	54	NS
	Langt nedbrutt dødved > 30 cm	0,23	0,034	54	*
	Relativ dødvedmengde	0,22	0,018	54	*
Epifytter	Eldste tre	0,23	0,009	64	**
	Bestandsalder	0,11	0,219	64	NS
	Langt nedbrutt dødved > 30 cm	-0,09	0,360	64	NS
	Relativ dødvedmengde	-0,24	0,0054	64	***

Tabell 5.9. Korrelasjoner mellom artssammensetning (NMDS-akse 1 og NMDS-akse 2) for karplanter og andre artsgrupper i granskog i de tre studieområdene.

Granskog NMDS1					
Studieområde	Organismegrupper	tau	p.verdi	n	Signifikans
Grong	Bakke vs epifytter	0,48	1,26E-09	76	***
	Bakke vs dødvedarter	-0,22	0,008	72	**
	Bakke vs steinboende	0,44	2,42E-08	76	***
Ringerike	Bakke vs epifytter	0,82	8,88E-45	135	***
	Bakke vs dødvedarter	0	0,994	134	NS
	Bakke vs steinboende	0,41	1,50E-12	135	***
Sigdal	Bakke vs epifytter	0,79	6,66E-16	46	***
	Bakke vs dødvedarter	0,17	0,096	46	NS
	Bakke vs steinboende	0,63	1,20E-11	46	***
Granskog NMDS2					
Studieområde	Organismegrupper	tau	p.verdi	n	Signifikans
Grong	Bakke vs epifytter	0,26	7,69E-04	76	***
	Bakke vs dødvedarter	-0,15	0,061	72	NS
	Bakke vs steinboende	0,20	0,120	76	*
Ringerike	Bakke vs epifytter	0,61	1,08E-25	135	***
	Bakke vs dødvedarter	-0,03	0,604	134	NS
	Bakke vs steinboende	0,07	0,223	135	NS
Sigdal	Bakke vs epifytter	0,48	9,63E-07	46	***
	Bakke vs dødvedarter	-0,05	0,638	46	NS
	Bakke vs steinboende	0,17	0,104	46	NS

Figur 5.5. Parvise plot av førsteaksen i ordinasjonen av karplanter med førsteaksen for henholdsvis (høyre) epifyttiske lav og moser, (under, venstre) steinboende moser og lav og (under, høyre) dødvedarter i granskog i Ringerike.



Figur 5.6. Produktivitet og hogst påvirker alder på trær og forekomst av død ved. Dødelighet hos trær er høyere på høy bonitet, og med begrenset hogst fører dette til tidligere og større produksjon av død ved (A) slik som i studieområdet Sigdal. De vanligste mønsteret i våre skoger er likevel at høy produksjon er forbundet med større historisk hogstpåvirkning, som igjen har redusert mengdene død ved (B) slik som i Grong og Ringerike.

5.3.7 Bruk av indikatorer for suksjonsfaser

Resultatene viste at tre av de fire utprøvde indikatorene (alder eldste trær, mengde grov og langt nedbrutt død ved, relativ mengde død ved) var signifikant korrelert med endringer i arts-sammensetning i et eller flere områder, men at områdespesifikke egenskaper knyttet til hvordan

alder og død ved var fordelt i forhold til produktivitetsgradienten synes å avgjøre om korrelasjonene var signifikante eller ikke. Fordi miljøvariabler knyttet til produktivitet i så stor grad styrer artssammensetningen, finner vi bare begrenset sammenheng mellom indikatorene for suksjonsfaser og artssammensetningen. Selv om resultatene tyder på at det ikke finnes

grunnlag for inndeling av typer langs de undersøkte suksesjonsforløpene, så vil det være behov for ytterligere analyser for en endelig konklusjon på dette.

I en kartlegging av suksesjonsfaser i skog ved hjelp av beskrivelsessystemet kan likevel de undersøkte indikatorene være nyttige. De to dødvedindikatorene er godt korrelert i data-settene, men samsvarer ikke nødvendigvis på skogbestandsnivå. Der kan for eksempel langt nedbrutt ved med store dimensjoner bekrefte at skogen har stått en stund, selv om den relative mengden død ved ikke er spesielt høy. På samme måte vil alder på eldste tre gi indikasjoner på suksesjonsfase. Nye studier viser at visuell identifisering av gamle trær basert på morfologi kan la seg gjøre uten tidkrevende målinger (Handegard et al. 2021). Indikatorer som supplerer hverandre, kan således være nødvendig for en god beskrivelse av suksesjonsfase.

5.4 Oppsummering og konklusjon

Ordinasjons- og korrelasjonsanalyser av strukturvariabler i MiS-datasettet viser to hovedgradienter som har sammenheng med henholdsvis (1) høy produktivitet versus høy alder og (2) mengder av dødved versus mengder av hogststubber. Gamle trær er klart mest vanlig i skog med lav produktivitet (bonitet), mens forekomst av død ved i mindre grad er korrelert med skog med høy alder. Dette gir i seg selv klare signaler om at vi på bestandsnivå ikke kan forvente at skog med høy alder nødvendigvis også kjennetegnes ved en høy andel død ved, eller at skog med en høy andel død ved nødvendigvis har trær med høy alder.

Bonitet (produktivitet) er en sentral faktor for å forklare mønstrene som er påvist. Trær på høy bonitet har kortere livslengde, og skog med høy bonitet har vanligvis hatt en historikk med høyere hogsttuttak. Begge deler forkorter trærnes alder. Samtidig gjør en viktig historisk faktor seg gjeldene: Skogbruket gikk over til bestandsskogbruk etter andre verdenskrig, og da startet et suksesjonsforløp i de tidligere selektivt hogde skogene som fikk stå uten hogst. Dette trekker i motsatt retning: Skog på høy bonitet vil generelt produsere død ved på et tidligere tidspunkt enn skog med lavere bonitet. Produksjonsevne,

Hogststubber inngikk ikke i settet av potensielle indikator for suksesjonsfaser, delvis fordi mangel på stubber er et usikkert mål for høy alder på skogen, og delvis fordi stubbedataene fra studieområdene har bakgrunn i omfattende søk som inkluderer gamle hogststubber under vegetasjonen. I praktisk kartlegging vil bare "yngre" stubber være registrerbare i tidligere selektivt hogget granskog, og eksisterende stubber fra tidligere selektivt hogst er nå mange steder helt på vei til å forsvinne. Som indikatorer har de også i utgangspunktet begrenset verdi på grunn av deres dobbelt indirekte karakter: De måler graden av hogstinngrep, men i mindre grad effekten på habitatmengder eller alder på gjenværende trær. Fokuset i vår sammenheng er imidlertid på strukturell sammensetning og ikke på graden av visuelt registrerbar menneskepåvirkning.

hogsthistorikk og trærnes livslengde i ulike kombinasjoner vil gi betydelig variasjon i den strukturelle sammensetningen av skogen.

Resultatene tyder på at skogens produktivitet i stor grad reflekterer artssammensetningen for de undersøkte artsgruppene, delvis direkte gjennom hovedgradientene kalkinnhold og uttørkingsfare, men også indirekte gjennom treslagssammensetningen. Akseverdiene i ordinasjonene for prøveflater var godt korrelerte for karplanter, epifytter og steinboende arter. Arter knyttet til død ved skilte seg imidlertid ut. Artsammensetningen i dødvedarter synes i større grad å være styrt av kvaliteter på den døde veden, som treslag, nedbrytningsstadium og dimensjon, enn på gradienten i kalkinnhold og uttørkingsfare. Dette betyr at vi ikke kan forvente at typeinndelingen i NiN basert på artssammensetning hos bakkelevende arter vil reflekteres i artssammensetningen for dødvedarter.

En hovedkonklusjon i denne undersøkelsen er at strukturvariablene som kan tenkes å indikere suksesjonsforløp i skogen, knyttet til trealder og dødved, i stor grad opptrer uavhengig av hverandre. Alder på eldste tre er sterkt negativt korrelert til produktivitet i alle tre studieområdene. Samtidig er forekomst av dødved i liten grad sammenfallende med høy alder på skogen. Dette

peker i retning av at det vil være hensiktsmessig å behandle alder og dødved hver for seg med tanke på kartlegging av suksesjonsfaser i skogen.

En annen hovedkonklusjon synes å være at indikatorer for suksesjonsfaser i liten grad er egnet til å forklare endringer i arts-sammensetning for alle de fire artsgruppene. Dette gjelder også for arter på død ved. Dette skyldes at den styrende gradienten for de fleste artsgrupper er knyttet til produktivitet. Produktivitetsgradienten er også delvis styrende for fordeling av dødvedkvaliteter, som ulike treslag, samt for aldersgradienten. Resultatet er at produktivitets-gradienten sammen med

hogsthistorikken gir et skogbilde som varierer fra bestand til bestand. Her må vi imidlertid minne om at vår undersøkelse, til tross for stor variasjon i alder og mengde død ved, ble gjort på prøveflater i eldre og tidligere plukkhogd skog. Unge, naturlig foryngete bestand eller skog plantet på hogstflater inngår ikke i materialet. I tillegg er det grunn til å tro at tidspunktet for undersøkelsene (1997-1998) har betydning for resultatene. Den gang var det gått rundt 50 år siden omleggingen til bestandsskogbruk, mens suksesjonen i disse skogene nå har fått fortsette i to nye tiår. Pågående retakseringer av de samme prøveflatene vil gi ny kunnskap om effektene av dette.

5.5 Referanser

- Gauslaa, Y., Goward, T. & Asplund, J. 2021. Canopy throughfall links canopy epiphytes to terrestrial vegetation in pristine conifer forests. *Fungal Ecology* 52: 101075.
- Gjerde, I. & Rolstad, J. 2012. Ny kunnskap om spredning hos kryptogamer og betydningen for forvaltning av biologisk mangfold. Kap. 6 i: Rolstad, J., Gjerde, I. & Schei, F.H. (red.). *Spredningsøkologi hos skoglevende kryptogamer. Skog og Landskap*, Ås.
- Gjerde, I., Sætersdal, M., Rolstad, J., Storaunet, K.O., Blom, H.H., Gundersen, V. & Heegaard, E. 2005. Productivity-diversity relationships for plants, bryophytes, lichens, and polypore fungi in six northern forest landscapes. *Ecography* 28: 705-720.
- Halvorsen, R., medarbeidere & samarbeidspartnere 2019b [2016]. NiN – typeinndeling og beskrivelsessystem for natursystemnivået. *Natur i Norge (NiN) Systemdokumentasjon 3 (Versjon 2.1.0)*: 1-525.
- Handegard, E., Gjerde, I., Bollandsås, O.M. & Storaunet, K.O. 2021. Identifying old Norway spruce and Scots pine trees by morphological traits and site characteristics. *Scandinavian Journal of Forest Research* 36: 550-562.
- Storaunet, K.O. & Rolstad, J. 2020. *Naturskog i Norge. En arealberegning basert på bestandsalder i Landsskogtakseringens takst-omdrev fra 1990 til 2016*. NIBIO Rapport 44/2020. 37 s.
- Storaunet, K.O., Rolstad, J., Gjerde, I., & Gundersen, V.S. 2005. Historical logging, productivity, and structural characteristics of boreal coniferous forests in Norway. *Silva Fennica* 39: 429-442.
- Storaunet, K.O., Rolstad, J., Toeneiet, M. & Blanck, Y. 2013. Strong anthropogenic signals in historic forest fire regime: a detailed spatiotemporal case study from south-central Norway. *Canadian Journal of Forest Research* 43:836–845.
- Sætersdal, M., Gjerde, I., Blom, H. H., Eide, E., Ihlen, P. G., Pommeresche, R., Skartveit, J., Solhøy, T. & Aas, O. 2004. Vascular plants as a surrogate species group in Complementary site selection for bryophytes, macrolichens, spiders, carabids, staphylinids, snails, and wood living polypores in a northern forest. *Biological Conservation* 115: 21-31

6 Framlegg til revidert beskrivelse av skogdynamikk i NiN

Rune Halvorsen, Odd Arne Brenn, Erik Framstad, Geir Gaarder, Ivar Gjerde, Fride Høistad Schei, Olav Skarpaas, Ken Olaf Storaunet og Anne Sverdrup-Thygeson

6.1 Innledning

I NiN versjon 2 håndteres variasjon i skogøkosystemet over tid ('skogdynamikk') hovedsakelig i beskrivelsessystemet, gjennom variabler som tilhører fire ulike 'kilder til variasjon': (1) artssammensetningsvariabler som beskriver treslagssammensetningen; (2) variabler for naturgitte objekter som angir forekomst og mangfold av trær som livsmedium (stående og liggende død ved, trær med spesielt livsmedium, gamle og store trær, etc.); (3) sjiktning, som hører inn under 'vertikal struktur'; og (4) variabler som beskriver tresjiktets dynamikk og menneskers påvirkning av denne gjennom hogst og på annen måte, og som inngår i 'tilstandsvariasjon'.

I NiN 2 blir 'ikke flompåvirket skog på fastmark' (og som heller ikke er gjengroende jordbruksmark etc.) fordelt på to hovedtyper – fastmarksskogsmark (T4) og treplantasje (T38) – hvorav førstnevnte (T4) kategoriseres som et 'naturnært' økosystem ('naturnær skog', som ikke må forveksles med 'naturskog', som er et langt strengere definert begrep) mens sistnevnte kategoriseres som 'sterkt menneskepåvirket'. Treplantasje (T38) omfatter tresatte arealer med betydelig preg av menneskepåvirkning, kjennetegnet ved planting, treslagsskifte, markberedning, manglende tynning og/eller andre påvirkninger, mens all annen skogsmark anses som "naturnær" i NiN 2 (T4). Denne todelingen bryter med prinsippene i NiN 2 om at natursystemer skal fordeles på tre kategorier, 'lite

endret' ('naturnært'), 'klart endret' ('moderat endret') og 'sterkt endret', basert på graden av menneskepåvirkning (Boks 1.1), og at det skal opprettes egne hovedtyper for hver av disse tre kategoriene.

Helt siden lanseringen av NiN 2 har det blitt stilt spørsmålstegn ved måten dynamikken i skogøkosystemet, og menneskets påvirkning av den, blir beskrevet i NiN. Blant viktige uavklarte punkter kan nevnes: Er todelingen av 'naturnær skogsmark' i 'normalskog' og 'naturskog' en tilfredsstillende måte å beskrive bestandsdynamikken i skog? Hvis nei, er det mulig å finne et bedre, kunnskapsbasert, alternativ? Hvor lang varighet har endringer i skogøkosystemet som følge av ulike former for menneskepåvirkning, f.eks. gjentatt flatehogst, markberedning og treslagsskifte? Hvilke påvirkninger er så gjennomgripende og har så store og langvarige effekter på artssammensetningen at de bør fanges opp i typesystemet? Bør det defineres en hovedtype for klart endret skog? Kapitlene 2–5 i denne rapporten er skogdynamikkprosjektets sammenstilling av et kunnskapsgrunnlag for revidert systematisering av hvordan variasjonen i skogens dynamikk beskrives i NiN versjon 3.0. Dette kapitlet starter med en sammenfattende drøfting av disse resultatene, og munner ut i konkrete forslag til implementering i NiN versjon 3.0.

Premissene for implementering av den kunnskapen om variasjonen i skog som har framkommet gjennom kunnskapssammenstilling

og analyser i skogdynamikkprosjektet er beskrevet i kapittel 1.

Dette kapitlet faller naturlig i tre deler: (1) Diskusjon og oppsummering av resultatene av kunnskapsutredningene og analysene i de foregående kapitlene; (2) forslag til implementering i variabelsystemet i NiN 3; og (3) forslag til endringer i typesystemet i NiN 3. Implikasjoner for begrepsbruk (navnsetting av variabler, variabelklasser og –trinn og typer) og kartleggingsmetodikk blir også kort diskutert.

6.2 Kunnskapsstatus for sammenhenger mellom skogdynamikk og variasjon i artssammensetning

Vi begynner denne oppsummeringen med noen overordnede betraktninger rundt variasjonen i skogstruktur og -dynamikk fra produksjonsskog til naturskog. Deretter drøfter vi omfang og varighet av menneskeskapte endringer som grunnlag for en avsluttende diskusjon om implementering i variabel- og typesystemene i NiN 3.

Mennesker har lenge utnyttet tømmerressurser i skogen og, som omtalt og illustrert i kapittel 2, er de store trekkene i hvordan hogst påvirker skogøkosystemer i prinsippet ikke så vanskelig å beskrive. Når trær hogges ved passende størrelse eller alder, fjernes de trærne som til slutt ville blitt til død ved. Hogst reduserer antallet store trær, gamle trær og dødvedenheter, og øker antallet stubber. Hvis stubbene ble brutt langsomt ned, kunne mengden hogststubber vært en nyttig indikator på graden av menneskelig påvirkning i skog, og dermed på avvik fra 'naturskogsdynamikk'. Hogststubbeandel ble da også brukt som indikator på 'naturskogs nærhet' i NiN 2. Det er imidlertid stor variasjon i nedbrytningshastighet, både mellom ulike treslag (de fleste lauvtreslag brytes raskere ned enn bartrær, og granstubber brytes som oftest raskere ned enn furustubber) og ulike klimaregioner. Under gitte forhold brytes f.eks. grove hogststubber av furu så langsomt ned at forekomst av slike heller ikke kan brukes som kriterium på at et skogareal *ikke* er 'naturskog'. Stubber mangler dessuten oftest i tresatte gjengroingsarealer (f.eks. semi-naturlige enger). Mangel på (observerte) hogststubber er derfor

ikke et *tilstrekkelig* kriterium for skog med naturlig dynamikk ('naturskog'). Analysene viser dessuten at tettheten av hogststubber ofte er negativt korrelert med mengde død ved (i ulike utforminger; kapittel 2 og 5). Dermed er det langt fra sikkert at hogststubber er et *nødvendig* kriterium på 'naturskogsdynamikk'.

Studiene som er gjennomgått i skogdynamikkprosjektet viser at død ved (mengde og forekomst av dødvedenheter med spesifikke egenskaper) er viktig, både som representant for et sett med mer eller mindre samvarierende skogstrukturegenskaper (kapittel 2 og 4), og som prediktor for arts-sammensetningen (kapittel 3 og 5). Det er godt kjent at dødvedstruktur og -dynamikk varierer med produktivitet og treslag. I NiN 2 er det til en viss grad tatt høyde for variasjon i mengde død ved av ulike slag ved fastsettelse av inngangs-verdier for naturskog (data fra Landsskog-takseringen ble benyttet; se Artikkel 3, s. 514). Studiene som er omtalt i kapittel 2 og 4 bekrefter at det er stor variasjon i mengde død ved i skog med ulik produktivitet og/eller som er dominert av ulike treslag. To av de viktigste funnene i skogdynamikkprosjektet er derfor (1) at variasjonen i dødvedinnhold mellom treslag og produktivitetsklasser i eldre, lite påvirket skog er mindre om man måler dødvedmengder som *andeler* av totalvolumet av all ved (dødvedandeler), inkludert ved som er fjernet gjennom hogst, og (2) at dødvedandeler [total dødvedmengde, stående død ved, sterkt nedbrutt liggende død ved og ved av grove dimensjoner (> 30 cm)] gradvis avtar med økende hogstomfang (målt som stubbetetthet eller avvirket volum per arealenhet). Dødvedandeler framstår derfor som gode kandidater til indikatorer på *naturskogs nærhet* fordi de er mindre avhengig av produktivitet og treslag enn mengde per arealenhet *per se* (gitt at vi tar forbehold om spesielle tilfeller av tresatte arealer i avbrutt suksesjon, som f.eks. en stormfelt sitkagranplantasje eller en plantet ungskog som er sterkt angrepet av barkbiller, som kan ha svært høye dødvedandeler). At dødvedandeler varierer mellom ingen dødved og mye dødved åpner for en alternativ innfallsvinkel til naturskogsproblematikken: å erstatte dikotomien 'normalskog' – 'naturskog' med en (eller flere) trinndelt(e) kontinuerlig(e) variabel/variabler som (til sammen) uttrykker *graden av naturskogs nærhet* basert på tallfesting av dødvedandeler. Metodikk for å bestemme

dødvedandeler, som også inkluderer estimering av avvirket volum, blir diskutert seinere i dette kapitlet.

En viktig årsak til at diskusjonene om hvordan 'naturskog' skal defineres og karakteriseres så langt aldri har endt med konsensus, er at naturskogsbegrepet favner skog med så vidt forskjellige observerbare egenskaper; fra gammel skog med dynamikk i små åpninger til skog som er sterkt preget av storskala naturlige forstyrrelser som brann, vindfellinger og insektangrep. En 'naturskog' kan derfor ha død ved (med stor variasjon i egenskaper), flere sjikt og store/gamle trær, dvs. klassiske naturskogskjennetegn, men den kan også (stedvis og i perioder) mangle flere av disse egenskapene. Storskala forstyrrelser er en del av dynamikken i et skoglandskap der naturlige forstyrrelsesmekanismer får virke fritt, men kan selvsagt også ramme skoger som er sterkt påvirket av tidligere hogst (se f.eks. Gustafsson et al. 2019). Den tidligere hogsthistorien har betydning for artssammensetningen også i skog som rammes av storskala forstyrrelser (f.eks. Ylisirniö et al. 2012), men kan da ofte ikke utledes på grunnlag av lokale strukturegenskaper og artssammensetning alene. Dette viser at det kan være behov for å inkludere variabler i NiN 3 for å beskrive (1) forekomst og eventuell kategori av storskalaforstyrrelse; og (2) eventuell hogst-påvirkning før storskala-påvirkningen fant sted.

Høye dødvedandeler kan også forekomme i skog som ikke har vært utsatt for storskalaforstyrrelse, f.eks. som resultat av mindre insektangrep eller vindfellinger. Hvorvidt skogen består av et mer eller mindre ensaldret bestand, og i så fall hvilket suksesjonstrinn (hogstklasse) dette bestandet er i, eller har stor aldersspredning og eventuelt mangler preg av en rettet suksesjon, er dermed en viktig egenskap ved et skoglandskap (Berglund & Kuuluvainen 2021) som må fanges opp i et variabelsett for beskrivelse av skogdynamikk.

Artssammensetningen responderer på mange ulike miljøvariabler knyttet til skogstruktur og skogdynamikk. På tross av at litteraturen som ble gjennomgått i kapittel 3 har betydelige utfordringer mht representativitet, uavhengighet mellom ulike variabler som blir adressert, variasjon i skala og bruk av ulike målemetoder, viser over 70 % av studiene signifikante sammenhenger mellom artssammensetning og

mengde død ved. En effekt av mengde død ved ble påvist i noe større andel av studiene for sopp og kryptogamer enn for biller. Det er likevel verdt å merke seg at relasjonen mellom dødved og artsmangfold ikke alltid er like tydelig: i 2 av 3 barskogsområder gjennomgått i kapittel 5 ble det ikke funnet signifikante sammenhenger mellom relativ dødvedmengde og artssammensetning for vedboende poresopp og moser på død ved (se kapittel 5).

Død ved har blitt målt på utallige måter, og artsgruppene biller, sopp og kryptogamer (moser og lav) ser ut til å respondere på ulike dødvedegenskaper (mengder og kvaliteter, f.eks. dimensjon, nedbrytingsgrad, treslag). Dette kan forklares av forskjeller i levevis. Andelen studier som finner signifikante sammenhenger med artssammensetning, er noe lavere for dødved-kvaliteter (dødvedens egenskaper) enn for dødvedmengde. På grunn av stor variasjon i hva som faktisk er undersøkt, er det noe uklart hvilke dødvedegenskaper som samlet sett gir størst utslag i artssammensetningsvariasjon. Mer enn 60 % av studiene av biller og moser/lav finner også signifikante sammenhenger mellom artssammensetning og mengde og kvalitet (f.eks. treslag, sjiktning) av levende trær. Også for levende trær er andelen signifikante sammenhenger lavere for kvalitet enn mengde når det gjelder vedboende sopp, men ikke for biller og moser/lav. Med noen unntak har få av studiene undersøkt betydningen av øvrige miljøvariabler for artssammensetningen. Andelen signifikante sammenhenger for slike variabler er imidlertid ofte høyere enn for miljøvariabler knyttet til død ved eller levende trær.

Det er viktig å påpeke at studiene som er gjennomgått i kapittel 3 ikke gir et fullstendig og representativt bilde av hvordan artssammensetningen i skog varierer med ulike egenskaper – de aller fleste studiene har sett på variasjon i egenskaper i eldre eller gammel skog; bare for biller er yngre skog godt representert i utvalget av studier. Når det ved første øyekast kan se ut som om skogens alder har liten betydning for artssammensetningen, kan årsaken like gjerne være skjevheter i kunnskapsgrunnlaget. Visse habitatkvaliteter opptrer oftere i eldre skog, og analysene av sammenhenger mellom skogstruktur og artssammensetning i kapittel 5 viser at tre av fire utprøvde indikatorer for sen suksesjon (alder eldste tre, mengde grov og sterkt nedbrutt død

ved, relativ mengde død ved) var signifikant korrelert med endringer i artssammensetning i ett eller flere områder. Områdespesifikke egenskaper knyttet til hvordan alder og død ved var fordelt i forhold til produktivitetsgradienten synes å avgjøre om korrelasjonene var signifikante eller ikke. Sammenhenger mellom indikatorene for suksessjonsfaser og artssammensetningen svekkes også av at sterke effekter av miljøvariabler knyttet til produktivitet ofte kan overstyre effekten av andre egenskaper. At egenskaper ikke framstår som viktige i litteraturgjennomgangen i kapittel 3, behøver derfor ikke bety at de ikke er viktige. Vi vil også nevne at skjevheter i materialet kan være et resultat av at egenskaper som forventes å være viktige i skog med naturlig dynamikk knapt finnes i norske skoger i dag. Et eksempel er soleksponert død ved, som økologisk teori tilsier at skal forekomme hyppig i et borealt skoglandskap som ikke er påvirket av hogst (Swanson et al. 2011, Kuuluvainen & Gauthier 2018). I dagens skoglandskap, der skogbranner slukkes og tømmeret hentes ut etter omfattende vindfellinger, finnes det imidlertid svært sjelden store mengder soleksponert død ved. Studiene som danner grunnlaget for kapittel 3 adresserer derfor skog i seine suksessionsstadier med relativt store mengder død ved, med det resultatet at variasjon relatert til skogalder ikke kommer klart fram og at dødvedegenskaper som er viktige for artssammensetningen ikke fanges opp. Vi må derfor ta betydelige forbehold når vi tolker resultatene i kapittel 3.

Det bringer oss til de sentrale spørsmålene om menneskepåvirkning av skogdynamikken: Hvor store endringer i artssammensetning medfører ulik grad av menneskepåvirkning, og hvor varige er disse endringene? For å svare på disse spørsmålene har vi foretatt en tematisk sammenstilling av konklusjonene i kunnskapsutredningene i kapitlene 2 og 3. Videre har vi gjennomgått annen, supplerende relevant litteratur.

6.2.1 Hogst

Det er ingen tvil om at intensiv hogst påvirker skogstrukturen (kap. 2 og 4) og artsammensetningen (kap. 3 og 5), men effektene varierer i omfang og varighet. Flatehogst er den hogstformen som antas å ha størst effekt på skogens artssammensetning og økologiske prosesser, men vi vil minne om at hogst har blitt utført og fortsatt utføres på mange forskjellige

måter [se Viken et al. (2020) og variabelgruppa for hogstinnngrep (7SB–HI) i NIN 2 (Halvorsen et al. 2019b)], med til dels svært ulike effekter på skogøkosystemet i rom og tid. Som økologisk fenomen representerer hogstinnngrepet en forstyrrelse, og forstyrrelser kan variere i intensitet fra minimal til gjennomgripende. 'Forstyrrelsesintensitet' er imidlertid ingen enkel gradient, men et kompleks med minst fire "dimensjoner" (Sousa 1984); romlig utstrekning (*spatial extent*), grad (*severity*), frekvens (*recurrence*) og forutsigbarhet (*predictability*; variansen til gjennomsnittlig tidsrom mellom påfølgende forstyrrelshendelser). Kanskje med unntak for forutsigbarhet, som er relativt stor for forstlig drevet skog (det kan antas med stor sikkerhet at en produksjonsskog før eller siden vil bli hogd igjen) og relativt liten for skog som preges av naturlige prosesser, skiller ulike hogstmetoder seg betydelig fra hverandre med hensyn til romlig utstrekning (f.eks. hogstflatestørrelse), grad (f.eks. andel av stående volum som blir avvirket ved hogst) og, ikke minst, frekvens (rotasjonstid). Hvordan disse faktorene kombineres i hvert enkelt tilfelle av hogst, vil for lang tid kunne påvirke miljøforhold og artsammensetning.

I denne diskusjonen av hogsteffekter legger vi hovedvekten på flatehogst fordi det er den dominerende hogstformen idag, og dermed også den som er best representert i relevante studier. Det er imidlertid stor variasjon i måten flatehogst blir gjennomført. Det ene ytterpunktet med hensyn til forstyrrelsesintensitet er hogst på frossen, snødekt mark med gjensetting av klynger av livsløpstrær, mens hogst med tunge maskiner på vannmettet, ufrossen mark kan utgjøre et annet ytterpunkt; slik hogst kan påvirke marka mer enn grøfting og markberedning. Det har også betydning for artssammensetning og miljøforhold om alt hogstavfallet, eventuelt også stubber, fjernes, og om en eller annen form for markberedning finner sted (slik at mineraljord eksponeres). De generaliseringene som blir gjort i denne diskusjonen dekker derfor ikke hele spekteret av variasjon innenfor åpne hogster, og har i noen tilfeller mindre relevans for andre hogstformer.

Studier av artssammensetningsforskjeller i vegetasjon kort tid etter flatehogst (Dynesius & Hylander 2007, Bescond et al. 2011, Johnson et al. 2014, Rudolphi & Strengbom 2016) viser at forskjellen i artssammensetning sammenliknet med gammel skog er mindre enn 50 %.

Gustafsson et al. (2021) viser at tid siden siste hogst forklarer noe av variasjonen i arts-sammensetning også i eldre skog (denne undersøkelsen omfatter skog som ble hogd for 0–123 år siden).

Flatehogst ble først tatt i bruk i stort omfang (i Norge og andre land) etter annen verdenskrig. Derfor finnes, naturlig nok, få studier som tar for seg langsiktige effekter av flatehogst. De tre studiene som sammenlikner markvegetasjonen i gammel skog som aldri har vært flatehogd med vegetasjonen på tidligere flatehogde arealer lengst tid etter hogst (Reich et al. 2001: 70–100 år; Økland et al. 2003: 60 år; Brūmelis & Carleton 1989: 56 år) finner at forskjellen i arts-sammensetning klart er mindre enn 25 % – én økologisk avstandsenhet (ØAE) i NiN-terminologi – den gjennomsnittlige variasjonsbredden innenfor ett og samme hovedtypetilpasset trinn langs en kompleks miljøvariabel (Halvorsen et al. 2019a). Økland et al. (2003) fant imidlertid, både på nordvendte og sørvendte lisider i Oppkuven, at en viss variasjon i artssammensetningen i undervegetasjonen kunne forklares av hogst-historie også etter at variasjonen i en rekke målte miljøvariabler var korrigert for. Duffy & Meier (1992), som undersøkte effekter av flatehogst på temperert lauvskog i USA, konkluderte at flatehogd skog 45–87 år etter hogst fortsatt ikke hadde fått like høy dekning eller artsrikdom av karplanter som sammenliknbar uhogd skog, og antyder at hogsten kan ha varige effekter på karplantefloraen. Samlet sett indikerer disse studiene altså at en enkelt flatehogst kan ha langsiktige effekter på karplante-, mose- og lavartssammensetningen i skogbunnen, men at effektene er klart mindre enn det som kreves for at denne påvirkningen skal ha implikasjoner for typeinndeling.

Andre organismegrupper, som er knyttet til andre økosystemkomponenter, responderer også tydelig på hogst. Disse spiller en nøkkelrolle, både for funksjon og artsmangfold i skog. For eksempel utgjør vedlevende organismer omtrent en tredel av artstifanget i skog (Stokland et al. 2012). Noen studier finner en artutskiftning på mer enn 50 % for biller som er knyttet til stubber (Sippola et al. 2002; Saint-Germain et al. 2004; Martikainen et al. 2006; se kapittel 3) og sopp (Penttilä et al. 2004; Ylisirniö et al. 2012, 2016). Vedlevende insekter og sopp responderer både på total dødvedmengde (Martikainen et al. 2000; Sippola et al. 2002; Olsson et al. 2011; Bässler et

al. 2012; Ylisirniö et al. 2012, 2016; Hämäläinen et al. 2018) og dødvedkvalitet (liggende, stående, dimensjon, nedbrytingsgrad; Stokland et al. 2012). Ingen av disse studiene adresserer imidlertid artssammensetningen lang tid etter hogst. Det er også verd å merke seg at flatehogst oftest medfører fjerning og endring av mengde, kvalitet og framtidig tilfang av død ved. Mange aspekter ved hogstpåvirkning på vedlevende organismer i skog er derfor uavklart.

Mykorrhizasopp er ikke godt dekket av kunnskapsutredningene (kapittel 3 og 5) til tross for at de har en nøkkelrolle for marksystemene (inkludert tresjiktet) i skog. Konklusjonen i en relativt fersk global analyse av publiserte studier om sammenhenger mellom skogskjøtsel og soppartssammensetningen, er at soppartsrikhet, spesielt av mykorrhizasopp, øker med økende kronedekke, økende trevolum (grunnflateareal) og økende treslagsmangfold (Tomao et al. 2020). Tomao et al. (2020: Tabell 1) indikerer derfor at flatehogst reduserer artsrikheten, iallfall på kort sikt. En del av mykorrhizasoppartene i Fennoskandia er knyttet til ett treslag, mens andre er knyttet til treslagsgrupper som f.eks. edellauvtrær eller bartrær (Nitare 2019). Bare et fåtall arter opptrer både i edellauvskog og i barskog, og mange arter er sjeldne. Det har lenge vært kjent at flatehogst påvirker enkeltarter av mykorrhizasopp; sjeldne arter i særdeleshet (Dahlberg & Stenlid 1990, Dahlberg 1997, Risberg et al. 2004). Flere nyere studier har vist at flatehogst også kan ha betydelig effekt på sopp-samfunnene (Varenius et al. 2016, 2017; Kyaschenko et al. 2017; Parladé et al. 2019; Sterkenburg et al. 2019; Hasby 2022). I en 190 år gammel, tidligere urørt furuskog med 149 arter av mykorrhizasopp var enkelte arters populasjonsstørrelser redusert med 95 % og artsrikdommen redusert med 75 % tre år etter flatehogst (Sterkenburg et al. 2019). Forsøket viste at gjensetting av trær bidrar til gjenfunn av flere av artene etter hogst, og både mengden av enkeltarter og antallet arter avtok proporsjonalt med hogstintensiteten (30%, 60% og 100% av trær fjernet; Sterkenburg et al. 2019). En annen eksperimentell studie av jordboende sopp, i furuskog (*Pinus sylvestris*) i Nord-Spania, viste også en sterk effekt av hogst på relativ mengde av ektomykorrhiza, og et skifte i arts-sammensetningen fra dominans av arter med ektomykorrhiza til dominans av nedbrytere fant sted i løpet av de første fem årene etter hogst (Parladé et al. 2019). I denne studien var

imidlertid soppdiversiteten (målt med Hills indeks) på hogde flater og i uforstyrret skog tilbake på nivået fra før hogst allerede fem år etter hogst. En norsk studie fra Voss og Valdres (Gjerde et al. 2012) fant ingen forskjell i forekomst av fruktlegemer av mykorrhizasopp mellom gammel skog og 25–30 år gamle plantefelt. Begge disse studiene [Parladé et al. (2019) og Gjerde et al. (2012)] indikerer at soppfunnet har et betydelig regenereringspotensial etter hogst. Det finnes imidlertid flere studier fra boreale barskoger i Sverige som viser at dette kan ta lang tid. Hasby (2022) fant at selv om biomassen tar seg opp igjen, har artssammensetningen fortsatt preg av en flatehogst som fant sted 30–35 år tidligere. Spesielt syntes *Cortinarius*-arter å mangle i suksesjonsskogen. I en undersøkelse av 30 furuskogsbestand i Sverige påvises også signifikante effekter av flatehogst på artsrikhet og artssammensetning av jordboende sopp 30–60 år etter at hogsten fant sted (Varenius et al. 2016, 2017). Denne studien indikerer at effekten er uavhengig av om skogen blir regenerert med frøtrær eller ved tilplanting, og at forskjellen i artssammensetning i forhold til uhogd skog avtar med tid siden hogst. Ekstrapolering indikerer at forskjellene utlignes etter omkring 80–90 år. Det er imidlertid ingen grunn til å anta at suksesjonshastigheten er lineær; et gjennomgående trekk ved suksesjoner er at endringene i artssammensetning avtar gradvis gjennom suksesjonsforløpet (Rydgren et al. 2004).

Det er mulig at effektene av flatehogster som ble utført for flere tiår siden, som er studert i undersøkelsene av langtidseffekter på artssammensetningen, skiller seg vesentlig fra flatehogster som blir utført i dag. Det kan derfor tenkes at flatehogst med metoder som er standard i dag har større og mer langvarige effekter på artssammensetningen enn det som er rapportert i litteraturen så langt, men også det motsatte er mulig, f.eks. fordi flatene oftest ble ryddet etter hogst mellom ca. 1950 og 1980.

Flere studier påpeker at de store endringene i dødvedtilgang og lysforhold som finner sted når det utføres flatehogst har umiddelbar effekt på artssammensetningen i vegetasjonen, men indikerer også at disse effektene stort sett ikke er langvarige. Økland et al. (2003) peker imidlertid på at det kan oppstå en flaskehalssituasjon når et nytt tresjikt tetner til etter hogst og ikke tynnes, og at denne situasjonen kan være kritisk for

mange arter. De åpner derfor for at utskygging kan være en viktig årsak til de observerte forskjellene i artssammensetning mellom urørt skog og 60 år gamle hogstflater.

Studier av “retention felling”, dvs. hogstmetoder der klynger av trær, vegetasjonsstriper etc. settes igjen på hogstflatene, viser at slike tiltak gjør at flere arter overlever den første fasen etter hogst (Bescond et al. 2011, Johnson et al. 2015, Sterkenburg et al. 2019). Samtidig peker disse studiene på at den langsiktige effekten av disse tiltakene er uvisst (studiene er utført kort tid etter hogst), og at kunnskapen om artenes evne til regenerering/nyinnvandring i seinere suksesjonsstadier er mangelfull. Økologisk resonnement gir imidlertid grunn til å anta at hogstflatenes størrelse og hvordan hogsten utføres har betydning for hvor sterk effekt hogsten har på undervegetasjonens artssammensetning.

Effekter av gjentatt flatehogst er også, av naturlige årsaker, svært mangelfullt kjent. Et økologisk resonnement gir imidlertid grunn til å anta at når én flatehogst har langtidseffekter på artssammensetningen, vil en ny flatehogst som finner sted før strukturer og artssammensetning typisk for en mer “naturlig” skog er gjenopprettet, medføre ytterligere endringer i artssammensetning i forhold til tilsvarende, ikke forstlig drevet skog. Det er derfor grunn til å anta at forskjellene i artssammensetning mellom en produksjonsskog og en skog med ‘naturskogs-dynamikk’ vil øke for hver rotasjon. Spesielt gjelder dette dersom hogstregimet er svært intensivt, karakterisert av svært store flater, hogst på ufrossen mark, bruk av tunge maskiner, fjerning av alle vedrester og/eller markberedning. Konklusjonen på en omfattende gjennomgang av litteratur om skogkontinuitet, dvs. kontinuerlig forekomst av artenes habitat (det være seg gamle trær, død ved eller annet), var at både lokal kontinuitet og kontinuitet på landskapsnivå (dvs. innenfor et større område enn en enkelt bestand) er av betydning for flere artsgrupper (Nordén et al. 2014). Lokal kontinuitet ser ut til å være viktig for karplanter, noen arter av epifyttiske lav, insekter, snegler og, i noe mindre grad, for sopp. Kontinuitet på landskapsnivå synes å være særlig viktig for karplanter, men også for visse arter av lav, moser og invertebrater. Natursysteminndelingen i NiN adresserer først og fremst variasjon på lokal skala (variasjon på romlige skalaer i

størrelsesorden titalls til noen få hundretalls meter), men arter som forsvinner fra et større område gjenspeiles også i en lokal effekt.

6.2.2 Innsikter fra studier av skogbrann

Studier som sammenlikner langsiktige effekter av flatehogst og naturlig (Reich et al. 2001; Rees & Juday 2002; Hart & Chen 2007) eller menneskebetinging (f.eks. svedjebruk; Uotila & Kouki 2005) skogbrann har vist at undervegetasjonens suksesjonsforløp etter de to formene for forstyrrelse konvergerer i løpet av mindre enn 100 år; det vil si at arts-sammensetningen i vegetasjonen knapt er observerbart forskjellig etter 100 år når en sammenlikner tilsvarende steder utsatt for flatehogst og skogbrann. Dette blir forklart med at begge forstyrrelsesformene representerer relativt moderate forstyrrelser, som ikke grunnleggende endrer skogsmarka. Dermed får den unike kronosekvensstudien i finske granskoger, utført av Sirén (1955), relevans for sentrale spørsmål som stilles i skogdynamikkprosjektet. Sirén studerte suksesjonen etter brann i finske granskoger som aldri hadde vært hogd, på lokaliteter som tilfredsstilte snevre kriterier for sammenliknbare naturforhold, og der siste bestandsødeleggende skogbrann lot seg sikkert datere. Siréns datasett omfatter kronosekvensdata som spenner fra 0 til ca. 300 år etter siste brann, og inneholder både skoger som ikke hadde vært utsatt for ny storskala forstyrrelse etter den siste brannen, og skoger som etter brannen hadde vært utsatt for bestandsødeleggende stormfelling. Ordinasjonsanalyse av Siréns data (Økland 2000) viser at arts-sammensetningen i undervegetasjonen konvergerer 50–100 år etter siste skogbrann, og at det var en påviselig, men liten forskjell (< 25 % artsutskifting) mellom gammel skog som bare hadde brent og gammel skog som i tillegg til brann også hadde vært utsatt for stormfelling. Dette indikerer at storskala forstyrrelser setter små, men langvarige spor også i undervegetasjonens artssammensetning, og støtter dermed opp under funnene til Gustafsson et al. (2021). Tilsvarende viser en studie av sopp-samfunn etter brann i boreal skog i Canada at artsrikdommen av mykorrhizasopp avtok med økende brannintensitet og at brann kan modifisere artssammensetningen, men at skogbrann hadde mindre effekt på arts-sammensetningen enn variasjonen i pH i jorda (Day et al. 2019). Flere studier (Reich et al. 2001, Uotila & Kouki 2005) påpeker imidlertid at man

skal være forsiktig med å trekke parallellen mellom skogbrann og flatehogst for langt, fordi ingen har hatt mulighet til å følge utviklingen i faste ruter etter hogst over lang nok tid til å fastslå varigheten av eventuelle langtidseffekter. Det gjelder ikke minst gjentatt flatehogst, som det ikke finnes undersøkelser av. Det er også viktige forskjeller mellom flatehogst og skogbrann som forstyrrelsesfaktorer, som reduserer sammenliknbarheten mellom dem (Kuuluvainen et al. 2021). For eksempel vil skogbrann oftest ikke innebære fullstendig fjerning av tresjiktet; dessuten medfører skogbrann tilførsel av kvalitativt annerledes substrater (brent ved og trekull) og langsiktige effekter på produktivitet og nedbryting som er avhengige av brannfrekvens (Wardle et al. 2003).

6.2.3 Treslagsskifte, tilplanting og andre produksjonsfremmende tiltak

Treslagsskifte kan føre til betydelige endringer i undervegetasjonens artssammensetning. Særlig gjelder dette ved treslagsskifte fra lauvtre-dominans til monokultur av gran [se Aarrestad et al. (2013) og referanser deri]. Det er særlig mykorrhizasopp som responderer, med betydelige effekter som etter all sannsynlighet er langvarige. Endringer i lysforhold og den forsurende effekten av et tett granbestand på humuslaget (Kjønaas et al. 2021) forårsaker også endringer i planteartssammensetningen. I bjørkeskog i Dønna med ca. 50 år gamle plantefelt ble det funnet 120 arter av karplanter i bjørkeskogen, 16 i et granplantefelt og én art i et sitkagranplantefelt (Stabbetorp & Nygaard 2005). De langvarige effektene (> 100 år) av treslags-skifte kjenner vi imidlertid ennå ikke.

Treslagsskifte kan ikke ses isolert fra driftsform – den økologiske effekten av sitkaplanting vil antakelig være helt ulik for en tett plantasje og for en beplantning med spredte sitkatrær. Det er ikke klart hvor sterke og langvarige effektene er av tilplanting som ikke innebærer fullstendig treslagsskifte, eller hvordan tettheten i plantefeltene og eventuelle tynningshogster (eller mangel på tynning) påvirker arts-sammensetningen over lang tid. I en undersøkelse av norske barskoger ble det ikke funnet store forskjeller i artssammensetningen av mykorrhizasopp og karplanter mellom eldre, naturlig forynget granskog og 30–60 år gamle granplantefelt; forskjellene som ble påvist var hovedsakelig knyttet til geografisk beliggenhet og vegetasjonstype (Gjerde et al. 2020). Tynning

fremmer sannsynligvis lyskrevende karplantearter, men ser ut til å ha liten effekt på arts-sammensetningen av jordboende sopp (Tomaio et al. 2020). Manglende tynning som resulterer i en fase med svært tett og mørk skog vil innebære en flaskehalssituasjon som kan redusere artsrikheten sterkt, i hvert fall for en periode (jf. Økland et al. 2003). I NiN 2 kan slik skog omfattes av hovedtypen 'Treplantasje' (T38).

Kunnskapsgrunnlaget om sammenhenger mellom andre tiltak og artssammensetningen er fragmentarisk. Det er for eksempel uklart om nitrogen gjødsling av skog har langvarige effekter på vegetasjon og sopp. En norsk rapport om nitrogen gjødsling av skog (Haugland et al. 2014) konkluderer med at anbefalte doser vil ha ubetydelige effekter på artssammensetning og artsmangfold, og at effektene av flatehogst (ca. 10 år etter gjødsling) fullstendig vil overskygge effekten av gjødsling. Det er imidlertid ingen enighet om hvilke langsiktige effekter gjødsling vil ha på artssammensetningen [sammenlikn Aarrestad et al. (2013) og Haugland et al. (2014) og referanser deri]; anbefalte gjødselsmengder utgjør 15–30× estimerte årlige tålegrenser for nitrogen i kalkfattig gran- og furuskog [0,5–1,0 kg·da⁻¹·år⁻¹; Aarrestad et al. (2013)]. Dagens kunnskapsgrunnlag gir imidlertid ikke grunn til å anta at gjødsling vil føre til en artsutskiftning i undervegetasjonen som overskrider 25 %.

Det er ikke kjent hvilke langsiktige effekter markberedning vil ha på artssammensetningen, men det er sannsynlig at effekten avhenger av hvordan markberedningen utføres. Markberedning som medfører endringer i de lokale hydrologiske forholdene vil trolig kunne ha effekter på artssammensetningen som likner på lokale effekter av grøfting.

6.2.4 Begrensninger i

kunnskapsgrunnlaget for lauvskog

Kunnskapsgrunnlaget som er gjennomgått ovenfor er dominert av studier fra barskogs-områder. De store områdene med gran- og furuskog på Østlandet og i Midt-Norge dominerer også i Landsskogtakseringen (se kapittel 4), som er et arealrepresentativt utvalg av flater i produktiv skog. Det finnes imidlertid også stor variasjon i lauvdominert skog i Norge, både boreal lauvskog og edellauvskog.

En omfattende gjennomgang av litteratur om boreal lauvskog (Bendiksen et al. 2008) trekker fram betydningen av naturlige forstyrrelser som flom og ras som helt sentrale faktorer for en rekke utforminger. Dette er økologiske faktorer som ofte er mindre relevante i barskog, men som gir opphav til skog med dominans eller stort innslag av lauvtrær (f.eks. flomskogsmark i NiN-systemet). Suksesjonene i slik skog er styrt av frekvensen og intensiteten til disse forstyrrelsene, og skiller seg i mange detaljer fra suksesjoner etter forstyrrelser i barskogene; f.eks. når det gjelder hvilke treslag som dominerer. Dersom ingen forstyrrelse finner sted, er det grunn til å tro at moderat tørkeutsatte arealer i et ikke altfor kontinentalt klima i løpet av noen hundreår (lengre tid enn en tre-generasjonen, 100(-200) år) vil utvikle seg mot økende grandominans og finskala-dynamikk (Bendiksen et al. 2008).

Edellauvskoger dekker i dag mindre arealer (boreonemoral sone langs kysten av Sør-Norge), men har for få tusen år siden dekket større arealer. De forventede klimaendringene gir grunn til å forvente en ny "nemoralisering" av norske skoger (VKM 2022). Edellauvtrær kan ha et stort artsmangfold knyttet til mange hundre år gamle trær med hulrom og grov sprekkebark. Tettheten av slike trær kan være svært lav, men likevel av stor betydning for det totale artsmangfoldet i skogen. Den historiske utnyttningen av edellauvskog har vært langvarig og omfattende. Det er derfor ikke urimelig å anta at det har foregått en vesentlig artsutdøing over lang tid (flere hundre år) for mange av de mest krevende artene, ikke minst for arter knyttet til dødt trevirke. På den ene siden gjør manglende historiske data vurderingene usikre, på den andre siden kan en mulig/sannsynlig artsutdøing gjøre at dødt trevirke i nåværende edellauvskoger er av relativt sett mindre betydning enn for barskogene. Det er også usikkert hvilken betydning brannndynamikk har for artssammensetning i edellauvskog. Dynamikken mellom bartrær, boreale lauvtrær og edellauvtrær i overgangssona mellom de nemorale edellauvskogene og de boreale skogene er i det hele tatt spesielt utfordrende og burde vært gjenstand for en egen utredning.

6.3 Forslag til implementering i variabelsystemet i NiN 3

6.3.1 Drøfting av premisser

Variabelsystemet i NiN skal i prinsippet være fullstendig, det vil si inneholde alle variabler som trengs for å kunne registrere observerbare egenskaper som det er uttrykt behov for å kunne beskrive, på en konsistent måte (se kapittel 1). Hensikten med skogdynamikkprosjektet er å vurdere behovet for endringer i utvalget av variabler som beskriver skogdynamikk i NiN 2.

Resultatene i kapittel 3 viser at det trengs en rekke variabler for å karakterisere hele spekteret av miljøvariasjon av betydning for variasjonen i artssammensetning (av alle artsgrupper) langs gradienten fra 'normalskog' til 'naturskog' (se f.eks. Tabell 3.1).

NiN 2 inneholder et sett *enkle* variabler for å beskrive tettheten av dødvedegenskaper som er identifisert som sentrale for å beskrive skogstruktur (kapittel 2 og 4). Dette settet inkluderer stående (4DG) og liggende (4DL) død ved, totalt og fordelt på grove og fine dimensjoner og treslagsgrupper, for liggende dødved også fordelt på ulike nedbrytingsgrader. NiN 2 inneholder også variabler for å karakterisere forekomst av gamle trær (4TG), trestørrelser (4TS) brutt ned på treslag, trær med spesielle livsmedier (4TL) og tresjiktstruktur (9TS). Med få unntak synes settet av variabler som er inkludert i NiN 2 å dekke behovet for å kunne beskrive strukturegenskaper som karakteriserer skogens dynamikk. Under arbeidet med NiN 3 er det identifisert noen mangler, f.eks. kelotrær (Niemelä et al. 2002), polert, vasstrukken ved (G. Gaarder & T. Høitomt, in press.) og soleksponert dødved (Lindhe et al. 2005, Vogel et al. 2020). Disse spesielle dødved-livsmiljøene vil bli representert med variabler i NiN 3. En grundig gjennomgang av måleskalaer etc. for disse og andre variabler i beskrivelsessystemet blir gjort som ledd i arbeidet med NiN 3.

Kunnskapsgjennomgangen (resultatene i kapitlene 2–5) og diskusjonen i dette kapitlet viser at det er behov for å tenke nytt omkring de *komplekse* variablene som beskriver tresjiktets dynamikk, med og uten menneskers påvirkning, som inngår i 'tilstandsvariasjon' i NiN 2 (og som blir betegnet 'kompleks korttidsvariasjon' i NiN 3). Dette gjelder variabler i gruppene 'skog-bruk' (7SB), 'skogbestandsdynamikk' (7SD) og

'naturlig bestandsreduksjon på tresatt areal' (7SN). Variabelen 7SB inneholder enkle og komplekse variabler for å beskrive foryngelses-tiltak, foryngelsesmateriale, type hogstinngrep, hogststubbeandel, terrengkalking og uttaks-metoder (inkludert uttak av greiner, topper og stubber). På bakgrunn av kunnskaps-gjennomgangen ovenfor kan vi slå fast at noen av disse påvirkningene, som flatehogst og treslagsskifte, har påviselige effekter på arts-sammensetningen, og at noen av effektene kan vare lenge. Per i dag har vi imidlertid verken kunnskap nok til å overskue effektene av alle påvirkninger hver for seg eller sumvirkningene av de ulike påvirkningene. For på sikt å kunne styrke kunnskapsgrunnlaget om sammenhenger mellom påvirkninger, effekter og varigheten av disse (se diskusjon av typesystemet nedenfor) er det derfor viktig å kunne kartlegge påvirkningene hver for seg på en konsistent måte. Diskusjonen ovenfor antyder for eksempel at antall ganger et område har vært gjenstand for flatehogst kan ha betydning for artssammensetning og økologisk funksjon. NiN 3 bør derfor inkludere en ny variabel for dette.

Et sentralt spørsmål i dette prosjektet er hvordan vi skal forholde oss til variabelen 'skogbestands-dynamikk' fra NiN 2 (7SD; se kapittel 1 og vedlegg 1) og variasjonen den var ment å uttrykke. Den store variasjonen innenfor 'naturskog' gir sterk støtte for idéen om at det er uhensiktsmessig å beskrive forskjellen mellom 'normalskog' og 'naturskog' som én binær variabel. Kunnskapsutredningene og analysene viser at variasjonen som ligger til grunn for å definere 'naturskog' er kompleks, sammensatt av flere kontinuerlig og kategorisk varierende egenskaper. Samtidig ser vi paralleller i suksesjonsforløpet innenfor 'normalskog' og 'naturskog' som har vært utsatt for storskala forstyrrelse.

Med utgangspunkt i resultatene og vår diskusjon av dem, foreslår vi derfor å gjøre to grep i NiN 3 for å beskrive hovedtrekk i 'naturnærhet': (1) at dikotomien 'normalskog' – 'naturskog' erstattes av én kompleks miljøgradient og to miljøfaktorer som henholdsvis beskriver eventuelle menneskebetingete og naturgitte forstyrrelser; og (2) at suksesjon etter forstyrrelse beskrives med én felles kompleks gradient som benyttes for all skog. De foreslåtte nye variablene blir beskrevet i avsnittene nedenfor.

6.3.2 Variabelen 'dødvedandel'

'Naturskogsnerhet', definert som «grad av likhet i skogstrukturegenskaper med en skog uten spor etter inngrep», gir seg til kjenne blant annet gjennom innholdet av død ved. Våre resultater tilsier at død ved, uttrykt som volumandel av all ved, er det mest hensiktsmessige valget av nøkkelvariabel for å karakterisere naturskogsnerhet. Med 'all ved' menes all levende og død ved, inkludert ved som er avvirket for så kort tid siden at hogststubbene fortsatt er synlige. Volumandel død ved er korrelert med mange andre dødvedegenskaper (mengde/volum og andeler av stående død ved og liggende død ved med grove dimensjoner og høy nedbrytingsgrad), og er vesentlig mindre avhengig av produktivitet og treslag enn direkte mengdemål som f.eks. m³/ha. Dette gjelder både i eldre skog (kapittel 2, 4 og 5) og i skog generelt (kapittel 4). Vi foreslår derfor at volumandel død ved (variabelen 'dødvedandel') benyttes som kompleks korttidsvariabel for å karakterisere 'naturskogsnerhet', med basistrinninndeling som foreslått i Tabell 6.1. Her bør nevnes at i NiN 3 vil komplekse korttidsmiljøgradienter (og regionale komplekse gradienter) basistrinninndeles etter mønster av LKM. Basistrinninndelingen skal legge grunnlaget for å kunne beskrive variasjon i artssammensetning langs den komplekse gradienten, f.eks. innenfor en spesifikk hovedtype, når kunnskapsgrunnlaget tillater det. Basistrinninndelingen må derfor være tilstrekkelig detaljert til å gjøre dette mulig. Her foreslås en basistrinninndeling med sju trinn som kan slås sammen ved behov (f.eks. til fire trinn; 0|ab|cd|ef).

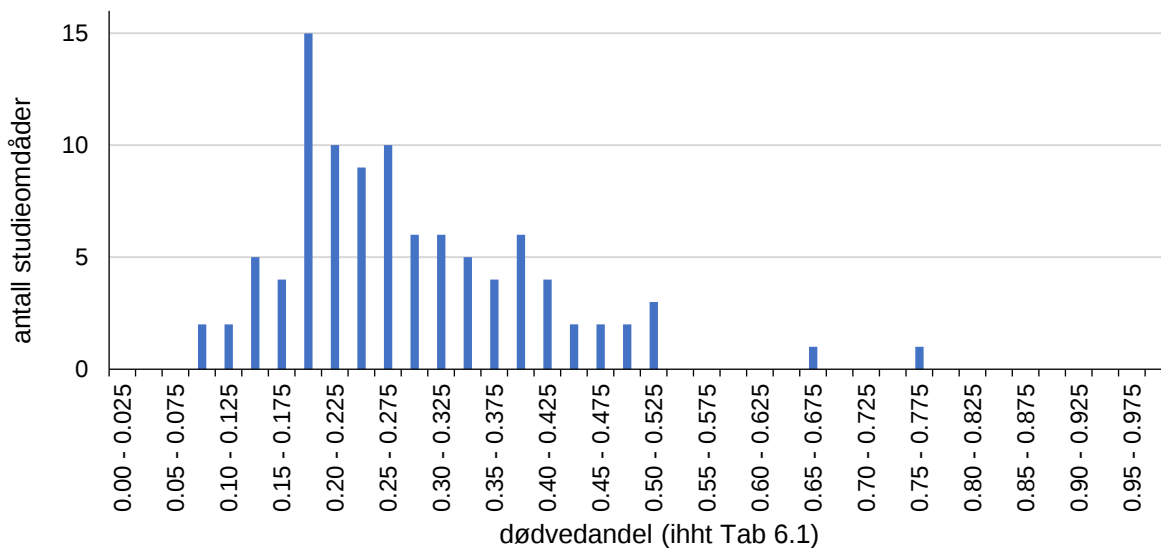
Fordelingen av dødvedandel i de 99 studieområdene som inngår i kunnskaps-

utredningen i kapittel 2 og som ikke er kategorisert som selektivt hogd viser at 96 % av flatene ville bli tilordnet trinn d eller høyere, fordelt på 43 % i d, 48 % i e og 5 % i f (Figur. 6.1). (De to flatene med svært høye dødvedandeler er fra skog nylig påvirket av barkbilleangrep). En tilsvarende fordeling for utvalget av 6316 flater fra Landsskogtakseringen som er analysert i kapittel 4 (der delte flater og andre flater som ikke tilfredsstiller et gitt kriteriesett er utelatt), viser at ca. 11 % av flatene ville bli tilordnet trinn d og ca. 7 % ville bli tilordnet trinnene e eller f (Figur. 6.2). Beregning av dødvedandel innebærer, i utgangspunktet, at absolutte mengder levende, død og avvirket ved enten måles eller estimeres. I praktisk naturkartlegging er måling av trevolum urealistisk. Her vil vi skissere to metoder for forenklet beregning av andeler.

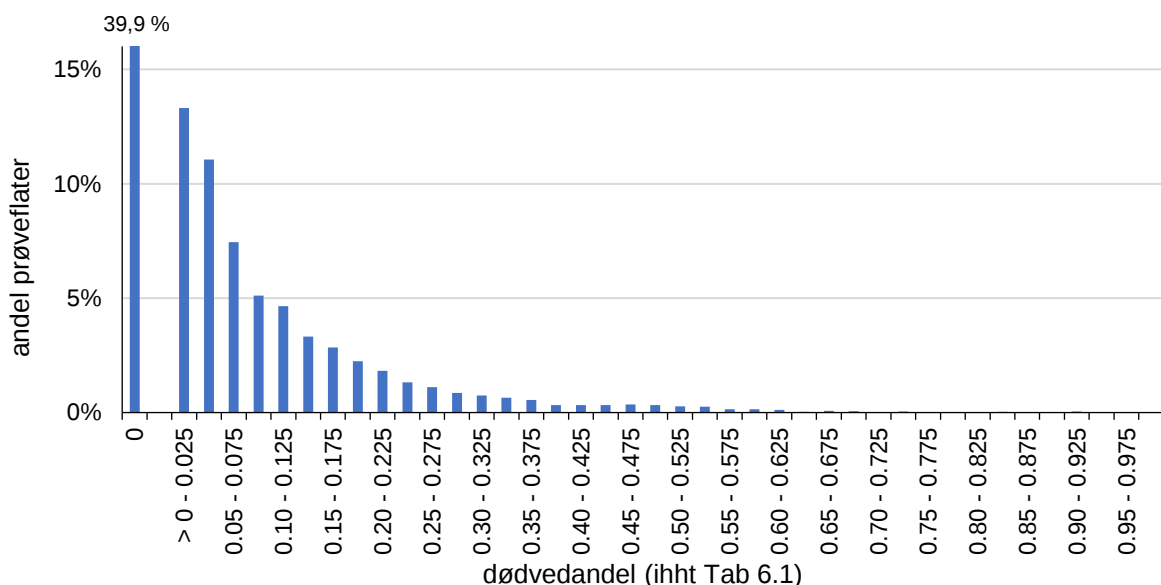
Forenklet metode 1 for beregning av andeler tar utgangspunkt i at det er en sammenheng mellom trærnes diameter og deres volum. Når denne sammenhengen er kjent kan volumer (totalvolum eller volum av en spesifikk dødvedkategori) enkelt estimeres når antall enheter i hver diameterklasse og middelvolumet i klassen er kjent. Andeler estimeres på grunnlag av volum-estimatene. Presisjonen på estimatene øker med antallet diameterklasser trærne deles inn i. Et enkelt eksempel på direkte andelsestimat er som følger: Antall trær i hver av de to klassene som benyttes i NiN [store (diameter > 30 cm) og små (diameter 10–30 cm)] telles opp. Basert på et mindre datasett ($n = 278$) fra barskog i Solhomfjell-området (Gjerstad, Aust-Agder) foreslår Halvorsen et al. (2019b, s. 449) at forholdstallet 5:1 mellom volumer av trær i de to klassene benyttes. Gjennomsnittstall fra Landsskog-

Tabell 6.1. Forslag til basistrinninndeling av den komplekse korttidsmiljøvariabelen 'dødvedandel', basert på resultater fra kunnskapsutredningen (spesielt kapittel 2).

Trinn	Volumandel død ved av total ved	Beskrivelse
0	0	ingen død ved
a	0 - 1/32 (0 - 3,125 %)	ubetydelig andel død ved
b	1/32 – 1/16 (3,125 – 6,25 %)	svært liten andel død ved, mye mindre enn forventet i skog med naturlig dynamikk
c	1/16 – 1/8 (6,25 – 12,5 %)	liten andel død ved, mindre enn forventet i skog med naturlig dynamikk
d	1/8 – 1/4 (12,5 – 25 %)	middels andel død ved, noe mindre enn forventet i skog med naturlig dynamikk
e	1/4 – 1/2 (25 – 50 %)	stor andel død ved, omtrent som forventet (1/3) i skog med naturlig dynamikk
f	1/2 – 1 (50 – 100 %)	svært stor andel død ved, forventet kun i nylig naturlig forstyrret skog



Figur 6.1. Fordeling av dødvvedandeler på 40 intervaller mellom 0 og 1 i 99 studieområder som inngår i kapittel 2.



Figur 6.2. Prosentvis fordeling av dødvvedandeler på 40 intervaller mellom 0 og 1 i de 6316 prøveflatene fra Landsskogtakseringen som er analysert i kapittel 4. Merk at flateutvalget ikke er fullstendig (se kapittel 4).

takseringen 2015–2019 viser forholdstall på 5,4:1 for gran, 4,2:1 for furu og 7,5:1 for vanlig bjørk (total $n \approx 120\,000$). Det indikerer at forholdstallet 5:1 kan gi akseptabel presisjon i mye av norsk skog.

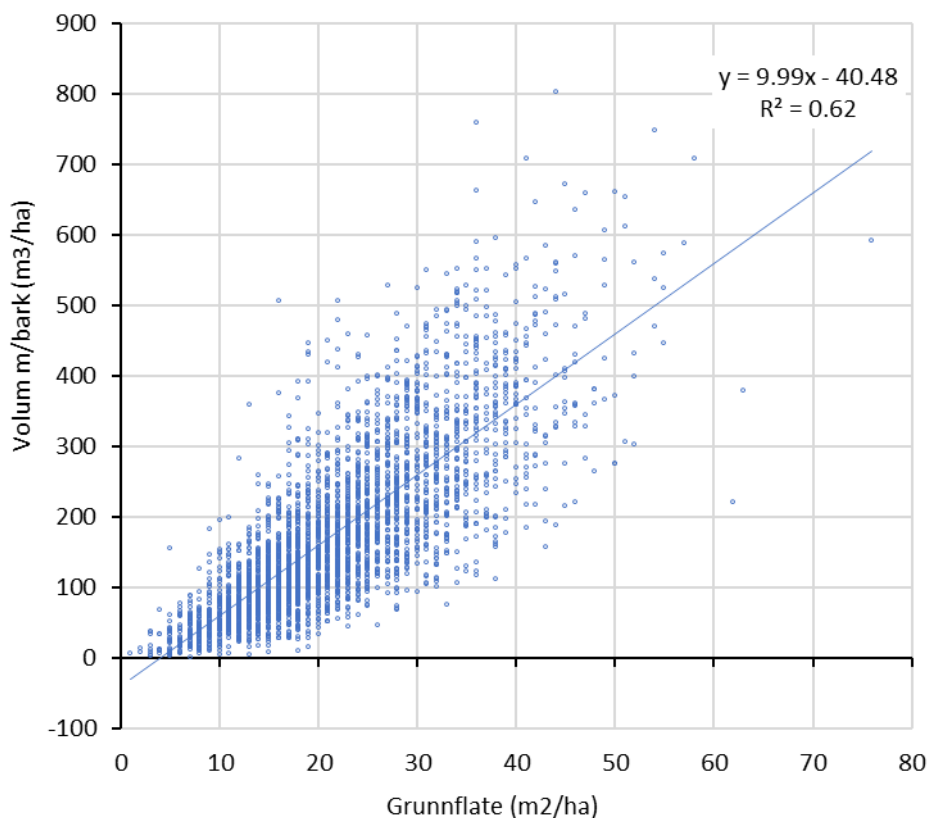
Forenklet metode 2 for beregning av andeler tar utgangspunkt i grunnflatesummen (eller basalarealet, dvs. summen av arealene av stamme-tverrsnittet i brysthøyde, som måles i m^2 per

arealenhet) i stedet for totalvolumet (som måles i m^3 per arealenhet). Grunnflatesummen kan beregnes på grunnlag av enkle målinger av stammediameter (eventuelt i forhåndsdefinerte diameterklasser) eller estimeres på grunnlag av relaskopmålinger (Seip 1952, Kalliovirta et al. 2005). En forutsetning for å bruke grunnflatesum som erstatning for volum, er imidlertid at sammenhengen mellom de to egenskapene er tilnærmet lineær. Figur 6.3 viser sammenhengen

mellom grunnflatesum og totalvolum i et stort utvalg 250 m²-flater fra Landsskogtakseringen. Det er en viss spredning, men den lineære sammenhengen med et stigningstall på ca. 10 forklarer 62 % av variasjonen i volum; det vil si at estimert volum per arealenhet er 10 ganger så stort som estimert grunnflatesum per arealenhet. Relasjonen mellom grunnflate og volum påvirkes

av tretetthet og andre faktorer som influerer på stammens og trekronas form, men sammenhengen vurderes å være god nok til at andeler beregnet på grunnlag av grunnflatesum vil ha god nok presisjon når formålet er å estimere dødvedandeler på den relativt grove sjutrinns-skalaen i Tabell 6.1.

Figur 6.3. Sammenheng mellom grunnflatesum estimert med relaskop-måling og totalt stamme-volum ved enkelttre-beregning, for levende trær i grandominerte flater (250 m²) i hogstklasse V (n = 3500) fra Landsskogtakseringen.



6.3.3 Variabelen 'dødvedvariasjon' og andre supplerende dødvedvariabler

Den komplekse variabelen dødvedandel overflødiggjør ikke registrering av dødvedegenskaper som fanger opp spesifikke kvaliteter ved skogen av betydning for artsmangfoldet. Resultatene i kapittel 3 og diskusjonen ovenfor indikerer at *forekomsten* av død ved i kategorier med ulike egenskaper har betydning både for artssammensetning og artsrikdom i skog. Resultatene indikerer også at disse egenskapene kommer i tillegg til og i noen grad ser ut til å være uavhengig av dødvedmengden. En av konklusjonene i kapittel 2 er at det i eldre stadier av naturskog kan forventes at ca. 1/3 av all den døde veden (uttrykt som volumandel) består av stående død ved, 1/3 består av store dimensjoner (diameter > 30 cm), og 1/3 av all død ved består av mye nedbrutt (liggende) død ved

(merk at disse tre kategoriene overlapper, og at de ikke summerer til totalmengden av død ved; f.eks. er lite nedbrutt liggende død ved med små dimensjoner ikke inkludert i noen av dem). Mens andelen død ved med stor dimensjon (> 30 cm) er sterkt korrelert med den totale dødvedandelen, er samvariasjonen mellom andelen stående død ved og den totale dødvedandelen svakere (kapittel 2). Til tross for en viss grad av samvariasjon mellom andeler av de tre dødved-kategoriene og den totale dødvedandelen, motiverer dette for en kompleks korttidsgradient som uttrykker *variasjon* i dødvedegenskaper, med basistrinninndeling som foreslått i Tabell 6.2. Denne variabelen kan benyttes som et *supplement* til 'dødvedandel', men endrer ikke konklusjonen om at dødvedandel alene fanger opp mye av variasjonen langs en gradient i 'naturskogs nærhet'.

Tabell 6.2. Forslag til basistrinnndeling av den komplekse korttidsmiljøvariabelen 'dødvedvariasjon', basert på resultater fra kunnskapsutredningen (spesielt kapittel 2). Variabelen uttrykker andelen av total død ved som utgjøres av henholdsvis stående død ved (S), mye nedbrutt ved (N) og død ved med stor dimensjon (> 30 cm; D). Andelene kan måles som volumandel eller ved forenklete metoder basert på diameterfordeling eller basalareal.

Trinn	Beskrivelse
0	Ingen/liten forekomst av S, N eller D
a	liten dødvedvariasjon; bare én av S, N og D representert med andel > 1/6
b	middels dødvedvariasjon; to av S, N og D representert med andeler > 1/6
c	stor dødvedvariasjon; hver av S, N og D representert med andeler > 1/6

Datasettet med informasjon fra 174 studieområder som analyseres i kapittel 2 inneholder 40 områder som ikke er karakterisert som tidligere selektivt hogd (og som dermed blir betraktet som naturnært) og som har data for alle de tre dødvedkategoriene som ligger til grunn for variabelen 'dødvedvariasjon'. Av disse har 39 mer enn 1/6 (16,7 %) stående død ved, 37 mer enn 1/6 grove dimensjoner og 36 mer enn 1/6 sterkt nedbrutt ved. 32 (80 %) har mer enn 1/6 av alle de tre kategorier samtidig, og tilfredsstillende dermed trinn c på skalaen for 'dødvedvariasjon'.

Ved kartlegging er det viktig at variabelen 'dødvedvariasjon' benyttes og vurderes sammen med variabelen 'dødvedandel', da et tenkt tilfelle der en finner ett middelsstort stående dødt tre og ett stort, liggende, mye nedbrutt tre, vil tilfredsstillende trinn c på skalaen.

I tillegg til dødvedandel og dødvedvariasjon er variablene for kategori av menneskebetingete forstyrrelser [enkeltvariabler i 'skog-bruk' (7SB)], 'naturlig bestandsreduksjon' (7SN), suksesjonsstadium (se nedenfor) og andre (som f.eks. variabler som beskriver grøfting) nødvendige for å gi en utfyllende beskrivelse av alle aspekter av naturskogs nærhet med relevans f.eks. for forvaltningen.

6.3.4 Variabelen 'suksesjon på tresatt mark'

Størstedelen av det norske skogarealet består av 'bestander' av trær. Et bestand defineres som «område dominert av en populasjon av organismer med omtrent samme alder eller utviklingstrinn, f.eks. en gruppe trær som er forynget etter en og samme storskala forstyrrelse». I skogbrukssammenheng brukes bestandsbegrepet om arealer med ensartet tresjikt. Skog kan imidlertid også inneha flere aldersklasser innenfor samme areal. I slike tilfeller bruker vi ikke begrepet bestand, men sier at skogområdet inneholder flere kohorter. Begrepet 'kohort' er

altså synonymt med aldersklasse, uten nødvendigvis referanse til et bestemt areal.

Etter forstyrrelse der de aller fleste trærne dør (f.eks. hogst, stormfelling, kronebrann), vil det ofte finne sted en relativt rask etablering av en kohort av trær som etter noe tid vil utgjøre et mer eller mindre ensaldret bestand. Bestandets videre utvikling vil kunne følge omtrent samme suksesjonsforløp i produksjonsskog og 'naturskog'; et nyetablert bestand utvikler seg fra dominans av små/unge til dominans av store/eldre trær og fra ingen mot høy tresjiktdekning. Dette åpner for at én og samme variabel kan brukes for å beskrive variasjonen i all skog som gjennomgår suksesjon.

I NiN 3 beskrives suksesjoner på en standardisert måte ved hjelp av to variabler som uttrykker tre egenskaper ved suksesjonsforløpet (R. Halvorsen, utkast til systemkjernedokument for NiN 3): (i) en miljøfaktor som beskriver påvirkningen; og (ii) en artssammensetningsgradient som uttrykker (a) total forventet endringsskjelld (forventet endring fram til etter suksesjonsstadiet, som markerer avslutningen på suksesjonsforløpet, nås) ved initialstadiet (dvs. straks etter at påvirkningen har funnet sted), og (b) omfanget av innløst endringsskjelld på observasjonstidspunktet. Oversatt til variabler for å beskrive suksesjon i skog fanges (i) opp av variablene for hogstinnngrep (7SB-HI) og naturlig bestandsreduksjon (7SN). Disse variablene videreføres i NiN 3, mens (ii) må beskrives som en basistrinnindelt kompleks korttidsvariabel som har et nulltrinn for initialstadiet (som i henhold til kodekonvensjonen i NiN 3 skal betegnes 'trinn 0'), et endetrinn for etter suksesjonsstadiet (som skal betegnes 'y') og et antall mellomtrinn (som angis med små bokstaver). Antallet mellomtrinn må være høyt nok til at variasjonen langs suksesjonsgradienten kan beskrives i tilstrekkelig detalj. Til å beskrive suksesjonsforløp i skog foreslår vi en ny variabel,

‘suksesjon på tresatt mark’ (Tabell 6.3) med en basistrinninndeling som tar utgangspunkt i dagens hogstklasseinndeling. Trinnene a–e følger trinninndelingen av variabelen ‘normal-skogens suksesjonsstadier’ (7SD–NS) i NiN 2, men inkluderer også lignende suksesjon etter naturlige forstyrrelser som enten har vært så kraftige at de fleste trærne døde eller der bare en del av trærne overlevde. Trinnene f og y er vår løsning på utfordringen med å definere og avgrense trinn for skog der det er lenge siden forstyrrelse fant sted, ettersuksesjonsstadiet inkludert.

Trinnene 0 og a–e omfatter arealer med tresjikt som enten består av ett bestand etablert etter en omfattende forstyrrelse med meget høy dødelighet eller etter forstyrrelse med midlere dødelighet der en del trær overlevde. Forstyrrelsen kan være naturgitt eller menneske-betinget, f.eks. hogst. Formuleringen «... kan ha forekomst av (gjenstående) eldre trær...» i definisjonene av trinnene a–e adresserer både foryngelseshogster og naturlige forstyrrelser. Ved foryngelseshogster kan en del av et eldre bestand (oftest i hogstklasse V) avvirket og resten settes igjen med sikte på naturlig foryngelse. Hogstformene det er tale om, kan være frørestillingshogst (hogst der 1–15 frøtrær, noenlunde jevnt fordelt over arealet, er satt igjen per dekar) eller skjermstillingshogst (hogst der 16 – 40 trær, nokså jevnt fordelt, er satt igjen pr. daa, med sikte på naturlig foryngelse). Brann eller andre naturlige forstyrrelser (f.eks. insektangrep) med tilsvarende omfang eller dødelighet for trærne skal behandles på samme måte. Hoved-regelen er at når etablering av en ny kohort kan

forventes etter forstyrrelser som resulterer i inntil 30-40 gjenstående trær per dekar, justert for dominerende gjenstående treslag, bonitet og relevant miljøvariasjon (færre trær i åpen, tørke-utsatt furuskog enn i granskog på frisk mark), skal den nye kohorten legges til grunn for trinn-plasseringen.

Trinnene f og y omfatter arealer med så stor aldersspredning at trærne ikke (lengre) utgjør ett bestand og derfor heller ikke uten videre kan plasseres til et suksesjonstrinn (jf. kapittel 5). Mange suksesjonsgradienter følger et vel-definert, økosystemspesifikt forløp fra en forstyrrelse inntreffer til et veldefinert og forutsigbart ettersuksesjonsstadium. I skog er det imidlertid mer komplekst. Før vi går nærmere inn på trinnene f og y og setter dem inn i en suksesjons-sammenheng, vil vi dvele litt ved begrepet ‘ettersuksesjonsstadium’, som i NiN skal omfatte «et økosystem med dets egenskaper ved avslutningen av et suksesjonsforløp, det vil si når det ikke lenger finner sted en systematisk (“rettet”) endring i artssammensetningen som følge av påvirkningen som utløste suksesjonen (endringsgjelda er innfridd)». Når ettersuksesjonsstadiet er nådd, skal det altså ikke lengre finne sted større, forutsigbare endringer. Vi vil også presisere at ‘artssammensetningen’ i den generelle definisjonen av ettersuksesjonsstadiet må oversettes til «treslags-sammensetning og aldersfordeling» når det er tale om tresjiktssuksesjon i skog. En langsom, men forutsigbar endring i begge disse tresjiktsegenskapene vil kunne pågå i mange hundre år, f.eks. etter brann og en eventuell første fase med lauvdominans.

Tabell 6.3 (Neste side). Forslag til basistrinninndeling av variabelen ‘suksesjon på tresatt mark’, og dens relasjon til inndelingen i hogstklasser slik den er beskrevet i NiN 2 (som variabelen 7SD-NS). Merk: Som ‘gammelt tre’ regnes gran > 150 år og furu > 200 år; for lauvtrær artsspesifikke grenseverdier; se Halvorsen et al. (2019b). Med ‘bestand’ menes «en populasjon av organismer med omtrent samme alder eller i samme utviklingstrinn, f.eks. en gruppe trær av samme art som er forynget etter en og samme forstyrrelse». Med ‘bonitet’ menes «markas evne til å produsere trevirke, uttrykt ved trærnes overhøyde ved 40 års brysthøydealder». Boniteten er et samlet uttrykk for markas produksjonspotensial, som integrerer egen-skaper som mineralnæringstilgang (kalkinnhold) og tørkestress (uttørkingsfare og vannmetning). Som grenseverdier for alder ved overgang fra ett trinn til det neste benyttes verdier for hogstklassegrenser gitt i Landsskogtakseringens instruks (Viken 2020: Vedlegg A).

Trinn	Trinn- betegnelse	Beskrivelse	Relasjon til hogstklasser etc.
0	tre- og buskløs fase	mark uten yngre trær eller busker	Hogstklasse I; hogstflate; brannflate, stormfelling
a	foryngelses- skog	bestand dominert av busker i aktiv vekst, som ennå ikke tilfredsstiller definisjonen av tresatt areal (arealandel innenfor kroneperiferien av trær < 10 %); kort tid siden forrige forstyrrelse (f.eks. hogst, brann, insektutbrudd); kan ha forekomst av (gjenstående) eldre trær som følge av at forstyrrelsen medførte at ikke alle trærne ble tatt ut/døde	Hogstklasse I/II
b	ungskog	skogareal som er antallsmessig dominert av unge trær i aktiv vekst, som tilfredsstiller definisjonen av tresatt areal (arealandel innenfor kroneperiferien av trær > 10 %); kortere tid siden forrige forstyrrelse (f.eks. hogst, brann, insektutbrudd) enn nedre grense for hogstklasse III (gitt av tabell for ulike treslag og boniteter); kan ha forekomst av (gjenstående) eldre trær som følge av at forstyrrelsen medførte at ikke alle trærne ble tatt ut/døde	Hogstklasse II
c	yngre skog	skogareal dominert av trær i aktiv vekst og med betydelig levende biomasse; bestanden/den yngre kohorten eldre enn en minstegrense gitt av tabell for ulike treslag og boniteter (hogstklasse III); kan ha forekomst av (gjenstående) eldre trær som følge av at forstyrrelsen (f.eks. hogst, brann, insektutbrudd) medførte at ikke alle trærne ble tatt ut/døde	Hogstklasse III
d	eldre skog	skogareal med stor levende biomasse; bestanden/den yngre kohorten eldre enn en minstegrense gitt av tabell for ulike treslag og boniteter (hogstklasse IV); kan ha forekomst av (gjenstående) eldre trær som følge av at tidligere forstyrrelse (f.eks. hogst, brann, insektutbrudd) medførte at ikke alle trærne ble tatt ut/døde	Hogstklasse IV
e	gammel skog	skogareal med stor levende biomasse; bestanden/den dominerende kohorten eldre enn en minstegrense gitt av tabell for ulike treslag og boniteter (hogstklasse V); dominerende trær kan vise tegn på redusert vitalitet (pga. f.eks. insektangrep, råte) og kan (a) ha mindre åpninger i tresjiktet, (b) ha forekomst av trær eldre enn den dominerende kohorten og som kan være vanskelig å skille fra denne, eller (c) tilfredsstille definisjonen av et bestand; ved ny forstyrrelse der ikke alle trærne blir tatt ut/dør, vil skogarealet kunne plasseres i trinn 0 eller a; ved økende forekomst av småskala-/enkelttre-forstyrrelse vil det være en glidende overgang til trinn f eller y	Hogstklasse V
f	fleraldret skog med kohort- dynamikk	fleraldret skog med to eller flere sjikt eller uten tydelig sjiktning, enten (a) med kohorter i ulike aldersklasser og en dominerende kohort som er eldre enn en minstegrense gitt av tabell for ulike treslag og boniteter (hogstklasse V); eller (b) en mer spredt aldersfordeling og som gjør at aldersfordelingen, eventuelt også treslagssammensetningen, ikke er stabil i et lengre tidsrom etter at en forstyrrelse som medførte etablering av en ung/ny kohort fant sted	–
y	skog med småskala- dynamikk	fleraldret og flersjiktet skog med gamle trær (som gammelt tre regnes gran > 150 år og furu > 200 år; for lauvtrær artsspesifikke grenseverdier; se Halvorsen et al. 2019b), stabil treslagssammensetning og stabil aldersfordeling	–

For bruk i praktisk kartleggingssammenheng må denne variabelen, liksom alle andre variabler, operasjonaliseres ved fastsettelse av et minsteareal for utfigurering (Bryn et al. 2020). Det innebærer at en polygon for skog i et gitt trinn bare kan utfigureres, og dermed erkjennes, når skog som tilhører dette trinnet dekker et areal

som er større enn det fastsatte minstearealet. Flekker med ensartet skogdynamikk som er mindre enn minstearealet, f.eks. mindre vindfelling eller mindre brannflater, må innlemmes i en større polygon. Valget av minsteareal har derfor potensielt store konsekvenser for hvor mye av variasjonen i en variabel som blir fanget

opp, på hvilken romlig skala denne variasjonen fanges opp, samt fordelingen av areal som blir kategorisert til de ulike suksesjonstrinnene. Definisjonene av trinnene f og y i Tabell 6.3 baserer seg på kunnskap om dynamikken i skog med naturlig dynamikk.

Oppfatningene om naturlig dynamikk i boreal skog har endret seg gjennom de siste 100 årene (Berglund & Kuuluvainen 2021). Fram til siste halvdel av 1900-tallet var den rådende oppfatningen at storskala forstyrrelser, først og fremst brann, hadde stort omfang og høy dødelighet, og gjennomgående forekom oftere enn trærnes forventete levealder. Det ville medføre at et skoglandskap preget av naturlig dynamikk besto av større flater, men også et lappeteppe av (mer eller mindre ensaldrete) bestander i ulike aldre (Sirén 1955, Zackrisson 1977). Det fantes imidlertid ulike oppfatninger om størrelsen på disse bestandene, og betydningen av storskala forstyrrelser i den forbindelse. NiN 2-variabelen 'naturskogens utviklingsfaser' (7SD–NU), som skiller mellom foryngelsesfase, optimalfase, aldringsfase og sammenbruddsfase (Halvorsen et al. 2019b), er basert på en forståelse av en skog i naturlig dynamikk som et lappeteppe av bestander med varierende størrelse, de fleste små, der storskala forstyrrelser spiller mindre rolle og en større del av skogen når høy alder (Weck 1948, Børset 1985). Etter hvert som kunnskapen om skogens dynamikk har økt, har også synet på fordelingsmønstrene av brann og andre forstyrrelser i en skog med naturlig dynamikk, omfanget av forstyrrelser som ikke medfører full dødelighet for trærne, og dermed hvordan dynamikken i tresjiktet faktisk er, endret seg. Blant annet har betydningen av variasjon i naturgitte forhold som topografi, markfuktighet (uttørkingsfare og vannmetning), kalkinnhold og produktivitet etter hvert blitt sterkere vektlagt (Engelmark 1987, Angelstam 1998, Ohlson et al. 2009). Samtidig peker flere studier på finskala-dynamikk i åpninger som en viktig prosess, særlig i granskog (f.eks. Hofgaard 1993, Engelmark et al. 1998).

Idag er kunnskapsgrunnlaget om tresjiktets dynamikk i barskoger i Fennoskandia og tilgrensende områder (se kapittel 2) godt, og en ny og mer nyansert forståelse av *variasjonen* i skog med naturlig dynamikk har etter hvert utkrySTALLISERT seg. På grunnlag av 43 studier av skoger med en dynamikk som var ansett for styrt

i hovedsak av naturlige prosesser, beskriver Kuuluvainen & Aakala (2011) fire kategorier av skogdynamikk: (i) dynamikk i ensaldrete bestander (*even-aged stand dynamics*) drevet av bestandsødeleggende (storskala) forstyrrelser; (ii) kohortdynamikk (*cohort dynamics*) drevet av forstyrrelser med middels mortalitet for dominerende trær; (iii) gruppedynamikk (*patch dynamics*) drevet av høy til middels tremortalitet på mindre romlige skalaer ($> 200 \text{ m}^2$) og (iv) finskaladynamikk i små åpninger drevet av enkelttremortalitet på fine romlige skala ($< 200 \text{ m}^2$). Berglund & Kuuluvainen (2021) samler (iii) og (iv) til én kategori, *gap dynamics*. Kuuluvainen & Aakala (2011) viser at en stor andel av granskogsstudiene dokumenterer gruppe- og finskala-dynamikk, mens kohortdynamikk og til dels også finskaladynamikk er de to dominerende kategoriene av dynamikk i furu-dominert skog. Alle de fire kategoriene av skogdynamikk er imidlertid representert både i gran- og furu-dominert skog.

De fire skogdynamikk-kategoriene uttrykker også variasjon i tresjiktsegenskaper på ulike skalaer, langs en kontinuerlig gradient fra grov lokal til regional skala (i) ned mot enkelttre-skala (iv). Hvilket minsteareal som benyttes ved utfigureringen av polygoner for trinnene i Tabell 6.3 vil derfor påvirke hvilke av de fire kategoriene som vil bli utfigurert (og dermed erkjent), samt utfallet av arealstatikkberegninger for fordelingen av ulike skogdynamikk-kategorier i et landskap. Noen eksempler belyser dette. Dersom minstearealet er større enn 1 km^2 , vil stort sett bare resultatet av naturlige eller menneskebetingete forstyrrelser som dekker større arealer bli avgrenset som egne polygoner i et spesifikt trinn, mens andre arealer vil inngå i en uspesifiserbar mosaikk av ulike trinn. Etter hvert som minstearealet reduseres, vil i økende grad arealer med gruppe- og enkelttredynamikk bli utfigurert. Dette fenomenet, at ulike måter å aggregere data resulterer i ulike variabelverdier og ulike tolkninger, blir referert til som MAUP, *Modifiable Area Unit Problem* (Openshaw and Taylor 1979; Jelinski and Wu 1996; Wu 2004). MAUP-relaterte utfordringer er svært vanlig i romlig økologi fordi økologiske systemer har en iboende fraktalitet, det vil si at de framviser variasjon på mange skalaer (Meisel & Turner 1998, Økland et al. 2006). Wiens (1989) framholder at ulike mønstre på ulike skalaer er regelen heller enn unntaket i naturen. Den andre dimensjonen som påvirker tolkningen av

dynamikken, og som avhenger av minstearealet, er trærnes mortalitetsgrad ved ulike forstyrrelser. Her skiller kohorddynamikken seg noe fra de andre typene, fordi den i sin natur ikke er "bestandsødeleggende".

Vi har valgt å opprette de to trinnene, f og y, for skog med gamle trær som ikke like klart kan deles inn i bestander som representerer (yngre) suksesjonstrinn istedenfor ett trinn for ettersuksesjonsstadiet (som vanlig er i NiN). Det er gjort for at hovedtrekkene i den komplekse variasjonen i skog med naturlig dynamikk, det vil si som det er lenge siden har vært gjenstand for forstyrrelse, skal kunne kategoriseres og beskrives. I furuskog dominerer ofte kohord-dynamikk (Kuuluvainen & Aakala 2011), av to grunner som virker sammen. For det første er furudominert skog mer knyttet til tørkeutsatt mark og derfor mer utsatt for brann enn grandominert skog (og lauvskog), som er mer knyttet til friskere mark. Samtidig har furutrær over en viss størrelse lavere mortalitet enn gran og boreale lauvtrær ved brann, slik at eldre furutrær ofte overlever forstyrrelsen. For det andre bruker furutrærne lengre, til dels mye lengre tid på å nærme seg sin maksimale levealder. Fordi furuskog som utvikles etter forstyrrelse vanligvis er lysåpen, vil det med tida finne sted en viss foryngelse. Foryngelsen vil derfor gjerne skje i pulser i etterkant av forstyrrelsene, men finner også kontinuerlig sted imellom disse. Dersom det ikke finner sted ny forstyrrelse, vil skogen over et tidsrom på 200 år eller mer (jf. furuas maksimalalder) typisk kunne bestå av flere kohorter av ulik alder, men også trær med alder imellom disse. For norske forhold i dag, der brann som forstyrrelsesfaktor har vært sterkt redusert i mer enn 200 år, er den eldre furuskogen ofte preget av gjenvækst etter intensiv hogst fra 1800-tallet da etterspørselen etter trevirke var stor og det fortsatt ikke var allmenn bekymring for de langsiktige følgene av svært intensiv skogressursutnyttelse (Rolstad et al. 2017, Storaunet & Rolstad 2020). Fordi prosessene i furudominert skog går langsommere og i større grad er tilpasset brann som forstyrrelsesfaktor, er f.eks. mengden død ved i eldre furudominert skog i dag betraktelig lavere enn i eldre grandominert skog (Storaunet & Rolstad 2015). Det er blant annet slik skog som skal tilordnes trinn f. Dersom perioden uten sterke forstyrrelser fortsetter, vil en eventuell kohort av gamle furutrær gradvis kunne løse seg opp når enkelttrær eller grupper av trær

dør, og en kan få en langsom overgang til finskala-dynamikk (trinn y). Ved en ny forstyrrelse med høy dødelighet for trærne, vil en ny suksesjon starte med trinn 0. Avhengig av mortalitetsgraden ved forstyrrelsen, vil den nye suksesjonen enten resultere i et relativt ensaldret bestand (trinn 0), eller som et areal med ny foryngelse (en ny kohort) under de overlevende trærne (fortsettelse i trinn f).

Også på frisk og moderat tørkeutsatt mark som er dominert av gran kan det også finne sted en kohorddynamikk etter lignende mønster, f.eks. ved insektutbrudd som resulterer i delvis mortalitet over et visst areal. Men fordi slike utbrudd i Skandinavia sjelden skjer over større sammenhengende områder, vil insektutbrudd gjerne resultere i gruppedynamikk (Kuuluvainen & Aakala 2011). Samtidig er grana skyggetålende og kan forynges under krona av dominerende trær, noe som oftere gir opphav til en fleraldret skog sammenlignet med furu-dominerte arealer. Gitt at det ikke finner sted en større forstyrrelse, vil død av enkelttrær og grupper av trær i løpet av få tiår kunne føre til at en kohort av eldre grantrær løser seg opp og en finskala- og/eller gruppedynamikk etableres. Denne kan pågå i lang tid, inntil en ny større forstyrrelse inntreffer. Trinn y er således ettersuksesjonstrinnet for 'suksesjon på tresatt mark'. Grandominert skog vil oftest utvikle seg fra gammel skog (trinn e) direkte til trinn y uten det mellomliggende trinnet f.

Fordi andelen av landskapet som vil tilordnes trinnene f og y (og hvert av de andre trinnene) er avhengig av hvilken skala mosaikken i skoglandskapet blir betraktet, må minstearealet ved utfigurering av polygoner for 'suksesjon på tresatt mark' bestemmes etter en grundig vurdering av hvilke kategorier av naturlig skogdynamikk man ønsker å kunne fange opp. Dette vil kunne variere mellom ulike kartleggingsprosjekter avhengig av formålet med kartleggingen. Dersom kartlegging av variabelen skal gi grunnlag for arealstatistikk for et større område, må den registreres med samme minsteareal i hele området for å gi meningsfull og sammenliknbar informasjon.

I NiN er skillet mellom korttids- og langtidsvariasjon i fastmarkssystemer satt til 100–200 år, med presisering til «en tregenerasjon». Denne måten å beskrive skillet på, tar høyde for at varigheten av et suksesjonsforløp varierer

mellom ulike fastmarkssystemer. Lengden øker med økende uttørkingsfare, avtakende kalkinnhold og fra oseanisk til kontinentalt (fuktig til tørt) og fra varmt til kjølig klima. Ekstremene langs en produktivitets- og suksesjons-hastighetsgradient (eksemplifisert ved en flommarksskog på fine sedimenter langs ei stor elv i lavlandet omkring Oslofjorden og en høyere-liggende lavfuruskog i Nord-Østerdalen) ligger klart utenfor intervallet 100–200 år. Observasjoner i norsk skog indikerer dessuten at dersom ingen forstyrrelse finner sted, vil moderat tørkeutsatte arealer i et ikke altfor kontinentalt klima i løpet av noen hundreår (lengre tid enn en tregenerasjon, 100(–200) år) utvikle seg mot økende grandominans og finskala-dynamikk. Det grundig undersøkte skogreservatet i Oppkuven er et eksempel på dette; der finnes knapt et levende furutre på fastmark innenfor et mange kvadratkilometer stort område (kapittel 5, se også Groven et al. 2002). Granas vandring vestover (Hafsten 1992) er en tilsvarende langvarig endringsprosess. Slike endringer, som har varighet langt utover 200 år, skal ikke tas i betraktning ved vurdering av 'suksesjon på tresatt mark' selv om slike svært langsiktige endringer, som varer langt utover tida for en tregenerasjon, åpenbart inngår i "naturlig dynamikk".

Kravet til innhold av gamle trær i definisjonene av trinnene f og y skal sikre at skog som utsettes for gjentatte forstyrrelser (f.eks. rasmarksskog som utsettes for hyppige snøskred) ikke faller inn under definisjonen av disse trinnene. En viss minste tetthet av gamle trær bør spesifiseres for å unngå at enkelttrær som tilfeldigvis har blitt stående igjen etter en omfattende forstyrrelse, f.eks. under et beskyttende framspring i en rasmark eller en større skogbrann, blir utslags-givende for tilordning til trinnene f og y.

Suksesjonsforløpet, inkludert utviklingen for ulike strukturvariabler, påvirkes av tiltak som planting, gjødsling, tynning og hogst. Suksesjons-hastigheten påvirkes dessuten, som nevnt over, av lokale og regionale voksestedsforhold. Et skoglandskap preget av bestandsskogbruk vil inneholde en mosaikkpreget variasjon der mosaikkbitenes størrelse bestemmes av eiendoms- og hogstflatestørrelser. Forskjeller mellom skoglandskap preget av naturlige prosesser og skoglandskap preget av skogbruk vil gjenspeiles i dødvedandeler, fordelingen på

dødvedkategorier, dominerende suksesjons-fase(r) og arealandelen av skog i trinn f og y.

Samlet sett vil de to variablene 'dødvedinnhold' og 'suksesjon på tresatt mark', i kombinasjon med forstyrrelseskategori (menneskebettinget eller naturlig bestandsreduksjon), gi en langt mer presis beskrivelse av skogens dynamikk enn den binære skogbestandsdynamikk-variabelen i NiN 2 (7SD–0), som fordelte skogsmark på to kategorier, «normalskog» og «naturskog». Denne endringen er i tråd med NiNs grunnprinsipper fordi den direkte adresserer observerbare naturegenskaper istedenfor å kombinere enkeltegenskaper til komplekse kategorier som av mange oppfattes som verdiladet, både med hensyn til valg av begreper og hvordan disse begrepene blir definert. Dette kan eksemplifiseres ved beskrivelsen av skog i NiN 2, som har fått kritikk fra ulike hold: begrepet 'normalskog' har blitt kritisert for å være et verdiladet begrep som "normaliserer" skogbruks-landskapet, mens begrepet 'naturskog' har blitt kritisert for å være et upresist forvaltningsbegrep som ikke refererer til en entydig økologisk tilstand. Forslaget til endringer i variabelsystemet som fremmes i dette kapitlet innebærer at begge disse begrepene skrotes og erstattes med beskrivelser av dødvedsammensetning, suksesjonstrinn og observerbare spor etter forstyrrelse.

6.4 Forslag til implementering i typesystemet i NiN 3

6.4.1 Drøfting av premisser

NiN har ofte blitt kritisert for valget av premisser for typeinndeling av natursystemer, først og fremst ved at verken treslagssammensetning eller organismesamfunnene knyttet til levende og død ved blir tatt i betraktning. Dette valget er begrunnet i innledningen, og skal ikke gjentas her. Vi vil imidlertid minne om at de samme typeinndelingsprinsippene, med andre valg av karakteriserende kilde til variasjon, kan benyttes til typifisering av andre økosystemkomponenter, f.eks. på og/eller i ved. Siden disse livsmediene har begrenset levetid, må et typesystem f.eks. for ved-komponenten i skogøkosystemet inkludere i hvert fall deler av korttidsvariasjonen som karakteriserende kilder til variasjon, sammen med lokal miljøvariasjon. Det foreligger ingen

konkrete planer for et slikt typesystem nå, men prinsippene det skal bygge på finnes.

I NiN-systemet trekkes det et prinsipielt skille mellom tre kategorier av natursystemer med ulik grad av gjennomgripende menneskelig påvirkning – lite (i NiN 2, 'naturnær'), klart (i NiN 2, 'moderat') og sterkt endret mark – og det håndheves som et prinsipp at natur innenfor ulike kategorier skal plasseres i ulike hovedtyper. Denne tredelingen av 'menneskeforstyrrelses-intensitetsgradienten' gjelder alle natursystem-hovedtypegrupper (marine og limniske systemer, fastmarks- og våtmarkssystemer). Definisjonene av de tre kategoriene av menneskepåvirkning (kapittel 1, Boks 1.1) skal derfor også legges til grunn for typeinndelingen av mark med trær som strukturerende artsgruppe (skogsmark) og andre tresatte arealer.

Svarene på følgende spørsmål vil avgjøre hvilke av de tre kategoriene av intensitet i menneskebetinget forstyrrelse som skal representeres med hovedtyper av tresatt mark i NiN 3: (1) Finnes det tresatte systemer som er preget av menneskebetinget forstyrrelse i så sterk grad at de ikke faller inn under definisjonen av 'lite endret ("naturnært") system', dvs. at markas artssammensetning som uttrykk for økosystem-struktur og -funksjon har et vesentlig preg av menneskepåvirkning minst 100(–200) år etter at siste påvirkning (f.eks. hogst) fant sted? Hvis ja: (2) Finnes det tresatte systemer som er gjennomgripende endret, det vil si at systemene ikke lenger er helhetlige økosystemer?

En svært viktig presisering er at det *ikke* er endringen i markas artssammensetning over et kortere tidsrom etter inngrepet eller påvirkningen som skal være retningsgivende, men hvorvidt artssammensetningen fortsatt har et vesentlig preg av inngrepet omtrent en tregenerasjon etter at inngrepet fant sted, dvs. 100(–200) år, avhengig av hvor rask dynamikken er under miljøforholdene på stedet. Hensikten med formuleringen 100(–200) år er å indikere at det må tas hensyn til at suksesjoner skjer mye raskere i produktive enn i uproduktive systemer. I særlig produktive systemer (f.eks. flomskogsmarker dominert av gråor på kalkrik grunn), blir trærne aldri 100 år, mens tørkeutsatte furuskoger i kontinentalt klima kan bestå av trær som er flere hundre år gamle. I slike tilfeller skal tidsintervallgrensene tøyes fordi det er hastigheten på de økologiske prosessene som

skal være utslagsgivende for hovedtypeinndelingen (Halvorsen et al. 2019a). Av samme grunn benyttes en tidsperiode på (20–)25 år som retningsgivende i vannsystemer der alle prosesser er mye raskere enn på land.

En annen viktig presisering gjelder skillet mellom lite endret ('naturnær') og klart endret mark, som skal trekkes mellom natur som ikke er/er 'vesentlig preget av menneskepåvirkning'. Videre skal skillet mellom 'klart endret' og 'sterkt endret' trekkes mellom natur som er/ikke er å betrakte som 'helhetlig økosystem'. Definisjonene av 'vesentlig preget' og 'helhetlig system' som er gitt i kapittel 1, Boks 1.1, er nøkkelen til å omsette dagens kunnskap om skogøkosystemene til en revidert typeinndeling av natursystemer i NiN 3. Klart endrete systemer skal skille seg fra lite endrete systemer ved at miljøvariabler som uttrykker grad av menneskepåvirkning har så sterk og langvarig innflytelse på arts-sammensetningen at de gir grunnlag for å definere en hovedtype. Oftest vil disse miljøvariablene også inngå blant LKM-ene som legges til grunn for å definere grunntyper. Sterkt endrete systemer mangler fullstendig næringskjede, diasporebank og/eller biotiske relasjoner som mykorrhiza, nedbrytere etc., og er derfor ikke lenger helhetlige økosystemer. I sterkt endrete systemer er lokale komplekse miljøvariabler som karakteriserer naturlig variasjon, f.eks. kalkinnhold og uttørkingsfare, ikke lengre viktige for å forklare variasjonen i arts-sammensetning, og inngår derfor ikke i hovedtypens kompleksvariabelgruppe.

Oppsummeringen av prosjekresultatene i Tabell 6.4 åpner for flere alternative implementeringer i natursystem-typesystemet i NiN 3 fordi det for de fleste påvirkningene av skogsmark som finner sted i dag (ulike hogstformer, markberedning, treslagsskifte) ikke finnes nok kunnskap om de langsiktige effektene.

Utgangspunktet for drøftingen av om, og i tilfelle hvilke, implikasjoner prosjekresultatene skal få for typesystemet, er typeinndelingen av tresatte arealer i NiN 2 der skog på fastmark deles i 'naturlig' skogsmark (T4 fastmarksskogsmark, med 'naturskogsdynamikk' eller 'normalskogsdynamikk') og sterkt endret tresatt mark; 'treplantasje' (T38). Resultatene fra prosjektet levner ingen tvil om at denne løsningen ikke er i tråd med NiNs prinsipper, av følgende grunner: (i) Den tar ikke hensyn til at variasjonen i

Tabell 6.4. Oppsummering av kunnskap om effekter av menneskelig påvirkning på arts-sammensetningen i skogens bakkevegetasjon, sett i forhold til kriteriene som skiller lite endrete ('naturnære') systemer, klart endrete og sterkt endrete systemer ("vurderingsmoment"). Lukkede hogster omfatter selektive hogstformer som gruppehogst og bledningshogst (inkludert historiske varianter som plukkhogst og dimensjonshogst), mens åpne hogster omfatter flatehogst evt. med gjensetting av kantsoner, livsløpstrær og frøtrær. Stubberydding og andre tiltak som påvirker jordstruktur og mikro-topografi inngår i "markberedning". Varigheten av effekten på artssammensetningen er angitt som følger: kort = 'Suksesjonsfaser på tresatt areal' trinn 0–c; mellomlang = trinn d–f; varig = trinn y (etter-suksesjonsstadiet). Betingete varige vesentlige endringer er markert med fargete bokser.

Vurderingsmoment	Lukket hogst	Åpen hogst	Tilplanting/såing	Treslagsskifte	Tynning	Gjødsling	Markberedning	Grøfting
Endring i artssammensetning (som uttrykk for økosystemstruktur og -funksjon)	sannsynligvis ingen på lang sikt, men avhengig av hogstintensitet og hogstform – for det meste observerbar effekt med kort varighet	vesentlig endring for mykorrhizasopp; mellomlang varighet første gang, mulig varig endring ved gjentak	vesentlig endring ved tett tilplanting uten tynning; mellomlang varighet	vesentlig, varig endring for mykorrhizasopp og arter i tresjiktet ved treslagsskifte fra lauvtrær til bartrær, særlig ved planting av fremmede bartreslag	mindre endring er av kort varighet	med anbefalte doser, mindre endringer av kort varighet	varierende, avhengig av metode; gjennomgripende markberedning kan resultere i varig vesentlig endring	gjennomgripende grøfting som endrer hydrologien resulterer i varig vesentlig endring
Medfører ikke-helhetlig system (ufullstendig næringskjede, diasporbank og/eller biotiske relasjoner)	nei	nei, forutsetter kraftig 'markberednings-effekt' (kjørespor etc.); se 'markberedning'	nei	under spesielle betingelser (skifte til dominans av fremmede bartrær som plantes svært tett og ikke tynnes)	nei	nei, ikke med anbefalte doser (men overgjødsling vil kunne ha vesentlig, kanskje også varig effekt)	Gjennomgripende markberedning kan resultere i varig vesentlig endring og ikke-helhetlighet når hydrologi eller jordstruktur endres (kompaktering)	gjennomgripende grøfting som endrer hydrologien resulterer i varig vesentlig endring og ikke-helhetlighet
Menneskebeting et(e) LKM(-er) nødvendig for å beskrive grunnleggende variasjon	nei	det kan være behov for å spesifisere type påvirkning som resulterer i varig vesentlig endring	nei	betinget ja, for påvirkninger som gir varig vesentlig endring og ikke-helhetlig system	nei	nei	betinget ja, for påvirkninger som gir varig vesentlig endring og ikke-helhetlig system	betinget ja, for påvirkninger som gir varig vesentlig endring og ikke-helhetlig system
LKM i lite endret skogsmark som "overstyres" og utgår fra kompleksvariabelgruppa	ingen	reduisert variasjon langs UF, kanskje også KA, bl.a. ved rydningsgjødslings-effekt som øker mineralnærings-tilgangen (sannsynligvis ikke KI?)	ingen	reduisert variasjon langs UF, kanskje også KA (sannsynligvis ikke KI?)	ingen	ingen	mulig redusert variasjon langs UF; økt mineralnærings-tilgang øker KA for lave trinn (sannsynligvis ikke KI?)	betinget ja, avhengig av grøftingsintensitet

‘naturnærhet’ (oppsummert i kapitlene ovenfor) er gradvis. Dersom det eksisterer lite og sterkt endret tresatt mark, må det derfor også finnes klart endret tresatt mark. (ii) Den er ikke konsistent med gjeldende forståelse av intensiteten av menneskelig påvirkning og definisjoner av ‘naturlig’/‘naturnær’/‘lite endret’ og ‘klart endret’ i NiN.

Resultatene fra skogdynamikkprosjektet åpner for en mer presis beskrivelse av skogens dynamikk og ‘naturnærhet’ ved hjelp av variabler som uttrykker observerbare skogstruktur-egenskaper (se over) kombinert med en type-inndeling som forholder seg til den prinsipielle tredelingen av menneskeforstyrrelsesintensitet slik NiN-kriteriene krever. Gjenstående spørsmål er hvor grensene mellom de tre kategoriene av menneskepåvirkning (og dermed mellom hovedtyper) skal trekkes, dvs. hvordan kravene til grad av endring i definisjonene av lite, klart og sterkt endret mark skal operasjonaliseres for skog.

En gjennomført streng tolkning av begrepet ‘lite endret’ innebærer at det vil være tilstrekkelig grunnlag for å beskrive et skogsystem som klart endret at det er påvist menneskebetingete endringer i artssammensetning i marksystemet som overskrider 2 ØAE (artsutskiftning > 50 %) og har en varighet over 100(–200) år i noen studier og for enkelte artsgrupper. Dessuten kan påvisning av endringer i strukturvariabler som, i andre studier, viser tydelig sammenheng med artssammensetning (f.eks. dødvedmengder og -diversitet) som følge av menneskelig påvirkning, trekkes inn. Tilsvarende vil påvisning av endringer i artssammensetning som overskrider 4 ØAE (det vil si en mer eller mindre total artsutskiftning) i enkelte studier/artsgrupper, eller indirekte sterke sammenhenger med påvirkede skogstrukturvariabler, i henhold til denne strenge tolkningen utløse kategorien ‘sterkt endret’. Konsekvensene av en streng tolkning vil være (i) at lite endret skog blir definert vesentlig smalere enn ‘naturlige systemer’ i NiN 2; (ii) at forstlig drevet skog med dødvednivåer betraktelig lavere enn det som er vanlig i upåvirket skog vil inngå i ‘klart endret skog’; og (iii) at skog med tiltak som kan føre til sterke endringer i artssammensetning (tett tilplanting/såing, kraftig markberedning) kvalifiserer til ‘sterkt endrete systemer’.

En gjennomført liberal tolkning av ‘lite endret’ innebærer at det heller vektlegges at mange studier ikke påviser tydelige sammenhenger

mellom menneskelig påvirkning og artssammensetning som overskrider 2 ØAE etter lang tid enn at noen studier påviser endringer av dette omfanget. Ved en slik tolkning skal bare systemer med påvirkninger som i de aller fleste studier medfører endringer i artssammensetning som overskrider 4 ØAE anses for sterkt endret. Indirekte indikasjoner på sammenhenger gjennom strukturvariabler skal ikke legges til grunn for verken ‘klart endret’ eller ‘sterkt endret’. Konsekvensene av en liberal tolkning vil være at det aller meste av skogen kategoriseres som lite endret (naturnær), som i NiN 2, inkludert flatehogd skog med eller uten moderat påvirkning fra tiltak som planting eller markberedning. Hogst alene vil i henhold til denne tolkningen ikke gi opphav til endrete systemer, men hogst sammen med andre tiltak vil kunne gi grunnlag for å definere ‘klart endrete systemer’ (f.eks. fullstendig treslagskifte).

Den strenge og den liberale tolkningen er skissert for å vise utfallsrommet for mulige konklusjoner om endringer i typeinndelingen av skog i NiN 3. Det er gode grunner til å avvise begge, fordi begge innebærer at det trekkes vidtrekkende konklusjoner på grunnlag av ytterpunktene i fordelingene av påviste effekter. Det er særlig uheldig når kunnskapsgrunnlaget har begrenset relevans for vurdering av kriteriene for klart endret og sterkt endret mark; det finnes f.eks. ingen studier av langtidseffekter av flatehogst med de metodene som benyttes i stort omfang i dag og det knytter seg stor usikkerhet til effekter på mange artsgrupper, inkludert mykorrhizasopp, som har en helt sentral funksjon i skogsmarksøkosystemet. Usikkerheten i kunnskapsgrunnlaget taler derfor for å innta en mellomposisjon, dvs. å trekke grensa mellom lite endret og klart endret på grunnlag av en kritisk helhetsvurdering av kunnskapsgrunnlaget, som inkluderer at vi tar høyde for de skjevhetene og manglene dette har. En slik kritisk helhetsvurdering vil etter vår mening resultere i en hovedtypeinndeling hvor deler av forstlig drevet skog inngår i ‘lite endret skogsmark’, mens arealer med sterke påvirkninger karakteriseres som ‘klart endret skog’ eller ‘sterkt endret skog’ avhengig av graden av påvirkning (dette er utdypet videre nedenfor).

Resultatene fra skogdynamikkprosjektet åpner for en mer presis beskrivelse av skogens dynamikk og ‘naturnærhet’ ved hjelp av variabler som uttrykker observerbare skogstruktur-

egenskaper (se over) kombinert med en type-inndeling som forholder seg til den prinsipielle tredelingen av menneskeforstyrrelsesintensitet slik NiN-kriteriene krever. Gjenstående spørsmål er hvor grensene mellom de tre kategoriene av menneskepåvirkning (og dermed mellom hovedtyper) skal trekkes, dvs. hvordan kravene til grad av endring i definisjonene av lite, klart og sterkt endret mark skal operasjonaliseres for skog.

En gjennomført streng tolkning av begrepet 'lite endret' innebærer at det vil være tilstrekkelig grunnlag for å beskrive et skogsystem som klart endret at det er påvist menneskebetingete endringer i artssammensetning i marksystemet som overskrider 2 ØAE (artsutskiftning > 50 %) og har en varighet over 100(–200) år i noen studier og for enkelte artsgrupper. Dessuten kan påvisning av endringer i strukturvariabler som, i andre studier, viser tydelig sammenheng med artssammensetning (f.eks. dødvedmengder og -diversitet) som følge av menneskelig påvirkning, trekkes inn. Tilsvarende vil påvisning av endringer i artssammensetning som overskrider 4 ØAE (det vil si en mer eller mindre total artsutskiftning) i enkelte studier/artsgrupper, eller indirekte sterke sammenhenger med påvirkede skogstrukturvariabler, i henhold til denne strenge tolkningen utløse kategorien 'sterkt endret'. Konsekvensene av en streng tolkning vil være (i) at lite endret skog blir definert vesentlig smalere enn 'naturlige systemer' i NiN 2; (ii) at forstlig drevet skog med dødvednivåer betraktelig lavere enn det som er vanlig i upåvirket skog vil inngå i 'klart endret skog'; og (iii) at skog med tiltak som kan føre til sterke endringer i artssammensetning (tett tilplanting/såing, kraftig markberedning) kvalifiserer til 'sterkt endrete systemer'.

En gjennomført liberal tolkning av 'lite endret' innebærer at det heller vektlegges at mange studier ikke påviser tydelige sammenhenger mellom menneskelig påvirkning og artssammensetning som overskrider 2 ØAE etter lang tid enn at noen studier påviser endringer av dette omfanget. Ved en slik tolkning skal bare systemer med påvirkninger som i de aller fleste studier medfører endringer i artssammensetning som overskrider 4 ØAE anses for sterkt endret. Indirekte indikasjoner på sammenhenger gjennom strukturvariabler skal ikke legges til grunn for verken 'klart endret' eller 'sterkt endret'. Konsekvensene av en liberal tolkning vil være at det aller meste av skogen kategoriseres som lite

endret (naturnær), som i NiN 2, inkludert flatehogd skog med eller uten moderat påvirkning fra tiltak som planting eller markberedning. Hogst alene vil i henhold til denne tolkningen ikke gi opphav til endrete systemer, men hogst sammen med andre tiltak vil kunne gi grunnlag for å definere 'klart endrete systemer' (f.eks. fullstendig treslagskifte).

Den strenge og den liberale tolkningen er skissert for å vise utfallsrommet for mulige konklusjoner om endringer i typeinndelingen av skog i NiN 3. Det er gode grunner til å avvise begge, fordi begge innebærer at det trekkes vidtrekkende konklusjoner på grunnlag av ytterpunktene i fordelingene av påviste effekter. Det er særlig uheldig når kunnskapsgrunnlaget har begrenset relevans for vurdering av kriteriene for klart endret og sterkt endret mark; det finnes f.eks. ingen studier av langtidseffekter av flatehogst med de metodene som benyttes i stort omfang i dag og det knytter seg stor usikkerhet til effekter på mange artsgrupper, inkludert mykorrhizasopp, som har en helt sentral funksjon i skogsmarksøkosystemet. Usikkerheten i kunnskapsgrunnlaget taler derfor for å innta en mellomposisjon, dvs. å trekke grensa mellom lite endret og klart endret på grunnlag av en kritisk helhetsvurdering av kunnskapsgrunnlaget, som inkluderer at vi tar høyde for de skjevhetene og manglene dette har. En slik kritisk helhetsvurdering vil etter vår mening resultere i en hovedtypeinndeling hvor deler av forstlig drevet skog inngår i 'lite endret skogsmark', mens arealer med sterke påvirkninger karakteriseres som 'klart endret skog' eller 'sterkt endret skog' avhengig av graden av påvirkning (dette er utdypet videre nedenfor).

Det eksisterende kunnskapsgrunnlaget, slik det er oppsummert i denne rapporten, gir ikke grunnlag for å foreslå eksplisitte kriterier for å trekke grenser mellom lite, klart og sterkt endret tresatt mark, men det gir et godt utgangspunkt for diskusjonen som skal lede fram til den endelige konklusjonen om hvordan grensene skal operasjonaliseres i NiN 3. Vår anbefaling er at Artsdatabanken inviterer relevante fagpersoner, inkludert alle som har vært involvert i skogdynamikkprosjektet, til et fagmøte der kunnskapsgrunnlaget som har framkommet. Grunnlaget for denne drøftingen kan oppsummeres i tre punkter som hhv. adresserer treslagskifte, hogst og andre påvirkninger av marka.

(1) *Treslagsskifte* fra lauvskog til plantet gran-skog utenfor granas naturlige utbredelse (det omvendte forekommer sjelden, men ville kanskje hatt en tilsvarende effekt) fører til vesentlige, sannsynligvis også langvarige endringer i skog-økosystemet (se kapitlet «Treslagsskifte, tilplanting og andre produksjonsfremmende tiltak»). Eksempler inkluderer drastiske endringer i lysmiljøforholdene nær marka og høyt strøfall som reduserer mosedekningen og plantearts-sammensetningen i undervegetasjonen. Dessuten endres mykorrhizasoppsamfunnene drastisk. Jordforsuring er også typisk for arealer med treslagsskifte til barskog. Arealer som har gjennomgått et slikt treslagskifte kan ikke anses for lite endret, men kunnskapsgrunnlaget gir heller ikke sikkert grunnlag for å karakterisere dem som sterkt endret fordi de langsiktige konsekvensene av treslagsskifte ikke er kjent. Men om vi legger til grunn at treslagsskiftet er varig, hvilket er en rimelig antakelse ettersom både norsk gran og innførte bartrearter som sitkagran og lerk forynger og sprer seg langs norskekysten (Aarrestad et al. 2013 og referanser deri), er det all grunn til å anta at de langsiktige effektene på artssammensetningen vil være like gjennomgripende som de kortsiktige effektene som blir beskrevet av Stabbetorp & Nygaard (2005) fra plantefelt på Dønna og som klart tilfredsstillende kriteriene for sterkt endret mark. Et tilleggsargument for at områder som har vært gjenstand for treslagsskifte kan tilfredsstillende krav til sterkt endret mark, følger av annet ledd i definisjonen av sterkt endret mark (se Boks 1.1). I tette granplantasjer der undervegetasjonen mangler og bakken er fullstendig dekket av strø, er det lite observerbar, finskala topografisk betinget variasjon i uttørkingsfare og heller ingen variasjon relatert til kalkinnhold. Uten observerbar variasjon langs UF og KA er kravet «uten betydelig variasjon i artssammensetning langs naturgitte økologiske gradienter» oppfylt. En åker som tilplanter for juletreproduksjon eller energiskog skal imidlertid ikke tilordnes en hovedtype for sterkt endret skog før den eventuelt når et ettersuksjonsstadium av sterkt endret skog (jf. regelen om at «et areal er det det er til det har blitt noe annet»).

(2) *Intensiv hogst* (f.eks. flatehogst) fører til betydelige endringer i populasjonsstørrelser og artsrikdom for mange artsgrupper. Likevel synes det ikke å være grunnlag for å anta at ett enkelt hogstinngrep nødvendigvis har tilstrekkelig langvarig effekt på artssammensetningen til å

resultere i et klart endret system. Flatehogst kan imidlertid gjøres på mange ulike måter, f.eks. med metoder som *de facto* innebærer markberedning og/eller i kombinasjon med treslagskifte. Det er grunn til å anta at flatehogst kan medføre varig effekt på artssammensetningen. Det knytter seg imidlertid stor usikkerhet til hvilke langsiktige effekter ulike typer flatehogst har på artssammensetningen av f.eks. mykorrhizasopp. Per i dag finnes for eksempel ingen studier som gir sikker kunnskap om langvarige effekter av gjentatt flatehogst. Effektene av flatehogst på artssammensetningen av mykorrhizasopp synes imidlertid å indikere at flatehogst av skog i tidlig suksesjonsfase [f.eks. suksesjonsstadium d/hogstklasse IV (dvs. rotasjonstid mindre enn ca. 80 år)] vil kunne medføre endringer som kvalifiserer for klart endret system, spesielt hvis dette skjer i et landskap der størstedelen av arealet er utnyttet så intensivt at forekomsten av egnede livsmiljøer for et stort mangfold av skogsarter er redusert i hele landskapet.

(3) *Markinngrep*. På samme måte som pløying av ei semi-naturlig eng umiddelbart skaper en åker (sterkt endret mark), vil omfattende markbearbeiding, inkludert gjennomgripende grøfning, utløse en forventet endring i artssammensetningen (endringsskjelld) som tilsier tilordning til en klart endret hovedtype eller, i tilfeller der påvirkningen er så gjennomgripende at den naturgitte miljøvariasjonen er satt ut av spill, til sterkt endret mark.

Treslagsskifte, intensiv hogst og markinngrep kan ikke bare forekomme enkeltvis, men skjer ofte i kombinasjon. Virkningen av kombinasjoner av påvirkninger er særlig vanskelig å predikere.

Skogdynamikkprosjektet har begrenset seg til sammenstilling av kunnskap om fastmarks-skogsmark og menneskepåvirket skog med opphav i fastmarksskogsmark, fordi slik skog utgjør det aller meste av (det norske) skogarealet og fordi det dermed er slik skog det finnes dokumentert kunnskap om. Prosjektet gir derfor ikke klare indikasjoner på om flomskogsmark (T30 i NiN 2) eller skogsmarkstypene innenfor våtmark [myr- og sumpskogsmark (V2) og strand-sumpskogsmark (V8) i NiN 2] bør suppleres med klart og/eller sterkt endrete hovedtyper. Det er ingen tvil om at også disse skogtypene kan påvirkes av menneskeaktivitet i et omfang som tilsier tilordning til klart eller sterkt endret mark. Et nytt tilbakeholdenhetsprinsipp i NiN 3 (R. Halvorsen, utkast til systemkjerne-

dokument for NiN 3) impliserer imidlertid at det ikke skal opprettes nye hovedtyper med mindre det finnes et godt, dokumentert kunnskapsgrunnlag. I tilfellet flomskogsmark mener vi det er grunn til å anta at menneskepåvirkningen som motiverer for tilordning til en klart eller sterkt endret hovedtype kan overstyre effekten av vannforstyrrelse (definerende LKM for flomskogsmark) i så sterk grad at tilordning til hovedtypene 'klart endret skog' og 'sterkt endret skog' vil være en god løsning, gitt at vannforstyrrelsesintensitet (VF) inkluderes som uLKM i 'klart endret skog'. For skogsmarkstypene på våtmark er grøfting den hyppigst forekommende kategorien av menneskepåvirkning. Grøfting er imidlertid allerede dekket opp av hovedtyper for grøftet våtmark og for ny fastmark oppstått ved grøfting av våtmark. Hogst uten samtidig drenering har en mindre gjennomgripende effekt i våtmarkssystemer enn i fastmarkssystemer fordi tresjiktet er mindre tett der og fordi disse typene er definert av gradienter som uttrykker vannmetning. Treslagsskifte er mindre aktuelt i våtmark. Vi konkluderer dermed at det ikke er behov for andre nye hovedtyper enn 'klart endret skog' og 'sterkt endret skog'.

6.4.2 Forslag til implementering

Uavhengig av hvor grensene mellom lite endret skogsmark og klart endret skog, og mellom klart og sterkt endret skog, til slutt blir trukket, gir kunnskapsgrunnlaget og diskusjonene i forrige delkapittel, sammenholdt med prinsippene NiN bygger på, grunnlag for å foreslå følgende endringer i typesystemet for natursystemer i NiN 3:

(1) Hovedtypene fastmarksskogsmark og flomskogsmark videreføres fra NiN 2 som hovedtyper for lite endret skogsmark på fastmark.

(2) Det opprettes en ny hovedtype med foreløpig navn 'klart endret skog'. Bruken av begrepet 'skog' her er i tråd med føringene i innledningsdelkapitlet «Begrepene skog, skogsmark og tresatt areal i NiN og denne rapporten» (kapittel 1).

(3) Hovedtypen treplantasje i NiN 2 erstattes av en hovedtype med foreløpig navn 'sterkt endret

skog'. Grunnen til at hovedtypen treplantasje *som sådan* ikke videreføres i NiN 3, er at den ikke er dekkende for all sterkt endret skog, slik som f.eks. gjennomgripende grøftet skog. I tråd med definisjonen av 'sterkt endret' (kapittel 1, Boks 1.1) vil kravene som må oppfylles for tilordning til den sterkt endrete skogshovedtypen være strengere enn for NiN 2-hovedtypen treplantasje, som krever at undervegetasjonens dekning er redusert til 25 % av forventet dekning i tilsvarende lite endret skogsmark.

(4) Grunntypeinndeling av hovedtypen 'klart endret skog' tar utgangspunkt i gjeldende framlegg til grunntypeinndeling av hovedtypen for lite endret skogsmark, altså 'fastmarksskogsmark', i NiN 3 (R. Halvorsen et al., upubl. NiN-notat 191). Følgende grunntypeinndeling av fastmarksskogsmark er foreslått i NiN 3:

(a) Kalkinnhold (KA) deles i tre hovedtype-tilpassete trinn; bc|def|ghi og uttørkingsfare (UF) deles i fire trinn; ab|cd|ef|gh. De 12 kombinasjonene av KA- og UF-trinn utgjør det økologiske grunndiagrammet for hovedtypen.

(b) Det opprettes 4 grunntyper for vannmettet skogsmark (VM_b). Disse fire er definert som følger: Én for blåbærfuktskog (UF_ab & KA_bc) og tre for tørkeutsatt fuktskog, der VA_b overstyrer UF slik at trinnene for UF_cd og UF_ef slås sammen. Disse grunntypene tar også opp i seg grunntypene for 'uttørkingsutsatt høgstaude-skog' i NiN 2.

(c) To grunntyper for kildevannspåvirkning (KI_b), som forutsetter vannmetning (VM_b), videreføres fra NiN 2: storbregne- og høgstaude-skog.

(d) Det opprettes en ny grunntype for sandskogsmark, som plasserer seg omkring KA_def og UF_ef i grunndiagrammet.

Antallet grunntyper i hovedtypen fastmarksskogsmark ('lite endret skog'), som vist i diagrammene under (Tabell 6.5), blir da 19.

Tabell 6.5. Grunntyper i hovedtypen fastmarksskogsmark ('lite endret skog'); vannmetning a (VM a, øverst) og vannmetning b (VM b) og kildepåvirket (nederst)

KA (kalkinnhold)	ghi				
	def			+sandskogsmark	
	bc				
fastmarksskogsmark grunntypediagram VM_a		ab	cd	ef	gh
UF (uttørkingsfare)					
KA (kalkinnhold)	ghi	+KI·b			
	def	+KI·b			
	bc				
fastmarksskogsmark grunntypediagram VM_b, evt, også KI·b (mørk blå)		ab	cd	ef	gh
UF (uttørkingsfare)					

Inndelingen av fastmarksskogsmark er utgangspunktet for grunntypeinndeling av den nye hovedtypen for klart endret skog. Videre legges til grunn at menneskepåvirkning med en intensitet som medfører overgang til et klart endret system innebærer reduksjon av den systematiske variasjonen langs naturgitte LKM-er. Dette er en generell regel som kommer til anvendelse for mange hovedtyper når de skal

deles videre inn i grunntyper. Dessuten legges til grunn at dominerende påvirkning (treslagsskifte, intensiv hogst eller markinngrep) kan fordeles på to hovedtypetilpassete klasser med langvarig forskjellig artssammensetning – tresjiktsendringer (treslagsskifte og/eller intensiv hogst) og markinngrep. Det gir grunnlag for følgende framlegg til grunntypeinndeling (Tabell 6.6):

Tabell 6.6. Framlegg til grunntypeinndeling av den nye hovedtypen for klart endret skog.

KA (kalkinnhold)	ghi	+KI_b		
	def	+KI_b		
	bc			
klart endret hovedtype grunntypediagram		ab	cd	ef gh
UF (uttørkingsfare)				

Det økologiske grunndiagrammet for fastmarksskogsmark reduseres til 4 grunntyper og dupliseres for de to hovedtypetilpassete klassene av miljøfaktoren 'dominerende menneskepåvirkning', som har tre basisklasser (A: treslagsskifte; B: intensiv hogst; C: markinngrep) som kombineres til den hovedtypetilpassete klasseinndelingen AB|C). Dessuten opprettes to grunntyper for kildevannspåvirket, klart endret

tresatt areal, der det ikke skilles mellom dominerende påvirkning (det legges til grunn at kildevannspåvirkning ikke har stort nok gjennomslag i artssammensetningen til at forskjellene i artssammensetning mellom de to påvirkningskategoriene gir grunnlag for egne grunntyper). Det totale grunntypeantallet i den klart endrete hovedtypen blir da 10.

(5) Grunntypeinndeling av hovedtypen 'sterkt endret skog' forutsetter at naturgitte gradienter ikke lengre gir grunnlag for grunntypeinndeling, men at det er betydelige forskjeller i arts-sammensetning mellom de samme to hovedtypetilpassete basisklassene (AB|C) som for klart endret skog. Resultatet er en inndeling i to grunntyper.

6.5 Navnsetting

Navnsettingen av variabler og typer i NiN skal være så verdi- og sektornøytral som mulig. Anbefalingene vi gir i dette prosjektet skal bidra til det. Forslaget til ny karakterisering av skogdynamikk omgår begrepsparet 'normalskog' – 'naturskog', og fokuserer i stedet på å beskrive skogdynamikk med termer som reflekterer observerbare egenskaper knyttet til dødvedinnhold, suksesjon og naturlige og menneskeskapte forstyrrelser.

De endringene i skogshovedtyper basert på menneskepåvirkning som vi foreslår ovenfor, må følges av en navnsetting som er i samsvar med kategoriene 'lite endret', 'klart endret' og 'sterkt endret'. Navnsettingen må også samsvare med definisjonene av begrepene 'skogsmark' og 'tresatt areal' i NiN, og helst reflektere den allmenne forståelsen av begreper som 'skog'.

Begrepet 'skogsmark' er definert i NiN 2 som «lite endret mark sterkt preget av langvarig innflytelse fra trær og som ved et gitt tidspunkt er tresatt eller som i nær fortid har vært og i nær framtid forventes igjen å være tresatt». En endring av dette begrepet til også å omfatte klart endrete tresatte arealer vil få store konsekvenser, ettersom også tresatte semi-naturlige enger i så fall vil falle inn under skogsmarksbegrepet. Vi foreslår derfor at definisjonen av skogsmark opprettholdes og at det velges et annet begrep her. Begrepet 'skog', som brukes uten presis definisjon i NiN (f.eks. i grunntypenavn som 'blåbærskog' og 'lavskog'), er et opplagt valg ettersom hovedtypenavnene skal være enkle heller enn presise vitenskapelige begreper. I tråd med dette forslås 'klart endret skog' og 'sterkt endret skog' som intuitivt forståelige hovedtypenavn.

6.6 Konsekvenser for kartlegging

Mandatet for skogdynamikkprosjektet omfatter først og fremst selve NiN-systemet, det vil si variabel- og typesystemene. Prosjektet skal verken munne ut i kartleggingsveiledere eller kartleggingsinstrukser. Det er likevel behov for noen kommentarer om implikasjoner av konklusjonene for praktisk kartlegging.

På grunnlag av kunnskapsutredningene og analysene i dette prosjektet, konkluderer vi med at dikotomien 'naturskog' – 'normalskog' bør erstattes av et variabelsett som inkluderer dødvedandel, suksesjon på tresatt mark og som viderefører variabler for kategori av menneskebetinget og naturlig forstyrrelse. Videre konkluderer vi at det er behov for endringer i typesystemet.

I dette kapitlet har vi vist hvordan et upresist begrep for 'naturskogs-dynamikk' i NiN 2 kan erstattes av et sett variabler som direkte adresserer observerbare egenskaper som er viktige for ulike organismegrupper (for eksempel ulike egenskaper ved død ved, men også treslagssammensetning, forekomst av gamle trær og trær med spesielle livsmedier m.m.). Forslag til metodikk for tallfesting av den nye variabelen 'dødvedandel' er gitt i beskrivelsen av variabelen ovenfor.

Variabelen 'suksesjon på tresatt mark' representerer en spesiell utfordring i kartleggingssammenheng fordi valget av minsteareal for utfigurering i så sterk grad påvirker hvordan kartleggingsresultatet og avledet arealstatistikk kan tolkes. For at bruken av denne variabelen skal bidra til økt kunnskap om hvordan ulike kategorier av skogdynamikk (jf. Kuuluvainen & Aakala 2011, Berglund & Kuuluvainen 2021) fordeler seg i skoglandskapet, kreves grundig vurdering før målestokk og minsteareal bestemmes. Dersom formålet er arealestimater for kategorier av skogdynamikk i Norge, må et standardisert minsteareal benyttes i all kartlegging som skal inngå i datamaterialet. Dette er et godt eksempel på hvordan samfunnsnyttene av naturkartlegging kan maksimeres ved at ulike kartleggingsprogrammer samordner sin metodikk.

Dødvedandeler (og andre egenskaper) bør registreres på (betydelig) større arealer enn 250 m², som tilsvarer størrelsen på Landsskogs-

takseringens prøveflater og minstearealet for utfigurering av kartleggingsenheter i kartlegging etter NiN i målestokk 1:5000.

I en rekke skogtyper som det nå legges vekt på i praktisk kartlegging, vil død ved og egenskaper og artsmangfold knyttet til dette være av underordnet betydning eller knapt bli vektlagt [se Evju et al. (2017) og Framstad et al. (2019) for eksempler]. I slike tilfeller må også andre variabler registreres. I andre sammenhenger, som i systemet for økologisk tilstand (Nybø & Evju 2017; Framstad et al. 2021), har død ved og egenskaper ved artssammensetningen (artsgrupper og avledede vegetasjonsegenskaper), som alle kan kartlegges med variabelsystemet i NiN, stor betydning. Kartlegging av lite, klart og sterkt endret skog kan også ha relevans i slike sammenhenger.

6.7 Konklusjon og anbefaling

I samsvar med målet for 'Skogdynamikk-prosjektet' – å legge grunnlaget for en omforent, kunnskapsbasert beskrivelse av variasjonen i skog i Norge som skal implementeres i NiN 3 – er det foretatt en systematisering av tilgjengelig informasjon om samvariasjonen mellom egenskaper som karakteriserer tresjiktet, fra skog sterkt preget av forstlig drift (plantasjepreget 'normalskog' i NiN 2.3) til skogsmark i naturtilstanden ('naturskog') (delmål a). Videre er samvariasjonen mellom gradienten(e) i skogstruktur og artssammensetning systematisert (delmål b). Denne kunnskapssammenstillingen er grunnlaget for en diskusjon som leder fram til en anbefaling om en ny, tydeligere kriteriebasert beskrivelse av variasjonen relatert til skogdynamikk i neste NiN-versjon (delmål c og d).

Vi anbefaler at 'naturnærhet' måles med et sett med variabler fremfor én binær variabel som kategoriserer skogbestandsdynamikk som enten 'normalskogsdynamikk' eller 'naturskogsdynamikk' slik tilfellet er i NiN 2. Dette nye settet av variabler kan mer presist uttrykke variasjonen i egenskaper som er viktige for naturmangfoldet, og vil ved framtidig kartlegging kunne bidra både til bedre kunnskap om skogens dynamikk, effektene av menneskepåvirkning (for eksempel gjentatt flatehogst) og mer målrettet forvaltning av skogressursene. Kunnskapsutredningene viser at variabler som uttrykker ulike egenskaper

ved død ved er sentrale for artsmangfoldet. Vi foreslår derfor at en ny kompleks miljøvariabel, dødvedandel (Tabell 6.1), definert som forholdstallet mellom volum død ved og totalvolumet av levende, død og avvirket ved, benyttes til å karakterisere naturnærhet. Dødvedandelen samvarierer med en rekke andre egenskaper ved død ved og med graden av hogstpåvirkning, og den nye variabelen tar dessuten hensyn til at dødvedandelen er mer uavhengig av treslag og produktivitet enn absolutte dødvedmengder. I tillegg foreslår vi at det opprettes en ny variabel, 'dødvedvariasjon'. De kategoriske variablene for menneskepåvirkning, i NiN 2 delvariabler under 'skog-bruk' (7SB), f.eks. hogstinngrep (7SB-HI), og 'naturlig bestandsreduksjon' (7SN), sentrale for å beskrive skogdynamikk, foreslås videreført. Den siste variabelen i settet av variabler som anses nødvendige for å kunne beskrive naturskogs-nærhet, er 'suksesjon på tresatt mark'. Dette er en ny kompleks korttids-variabel som til dels er basert på NiN 2-variabelen 'normalskogens suksesjonsstadier' (7SD-NS), men som bl.a. inkluderer et nytt trinn for et seint suksesjonsstadium (se Tabell 6.3). Denne nye variabelen vil kunne brukes i all skog som et felles begrepsapparat for suksesjoner etter naturlige og menneskelige forstyrrelser.

Videre anbefaler vi at typesystemet i NiN utvides med en ny hovedtype for klart endret skog, i tillegg til hovedtypene for lite endret ('naturnært system' i NiN2) og sterkt endret skog. Vi anbefaler at grensedragningen, dvs. fastsetting av spesifikke kriterier for tilordning til de ulike hovedtypene, gjøres i et utvidet fagforum.

Avslutningsvis vil vi påpeke at det fortsatt er store hull i vår kunnskap om skogøkosystemenes struktur, dynamikk og artsmangfold. Spesielt gjelder dette langsiktige effekter av hogst, gjentatt flatehogst og landskapseffekter av ulike typer hogst, men også omfanget av ulike kategorier av naturlig skogdynamikk. Det må også påpekes at mange av resultatene er basert på studier som er gjort i barskogsområder. Med sitt nasjonalt representative utvalg av prøveflater i produktiv skog er Landsskogtakseringen (se kapittel 4) et unntak, men de store områdene med gran- og furuskog på Østlandet og i Midt-Norge er viktige også i dette materialet fordi det er her over halvparten av det produktive skogarealet i Norge finnes. Det betyr at det er større usikkerhet knyttet til resultatenes holdbarhet for ulike typer lauvskog og områder i

sør, vest og nord. For lauvskogene er usikkerheten så stor at vi ikke har grunnlag for å komme med konkrete anbefalinger i typeinndeling og bruk av variabler. Disse usikkerhetene bør vi forsøke å redusere før det reviderte systemet tas i utstrakt bruk, og det bør blant annet gjøres ved samkjørt utprøving og enhetlig implementering av kartleggingsmetodikk på tvers av sektorer.

6.8 Referanser

- Aarrestad, P.A., Bendiksen, E., Bjerke, J.W., Brandrud, T.E., Hofgaard, A., Rusch, G.M. & Stabbetorp, O.E. 2013. Effekter av treslagsskifte, treplanting og nitrogengjødsling i skog på biologisk mangfold. NINA Rapport 959: 1-69.
- Angelstam, P.K. 1998. Maintaining and restoring biodiversity in European boreal forests by developing natural disturbance regimes. – *Journal of Vegetation Science* 9: 591-602.
- Bendiksen, E., Brandrud, T. E. & Røsok, Ø. (red.), Framstad, E., Gaarder, G., Hofton, T. H., Jordal, J. B., Klepsland, J. T. & Reiso, S. 2008. Boreale lauvskoger i Norge. Naturverdier og udekket vernebehov. NINA Rapport 367.
- Berglund, H. & Kuuluvainen, T. 2021. Representative boreal forest habitats in northern Europe, and a revised model for ecosystem management and biodiversity conservation. *Ambio* 50: 1003-1017.
- Bescond, H., Fenton, N.J. & Bergeron, Y. 2011. Partial harvests in the boreal forest: response of the understory vegetation five years after harvest. *Forestry Chronicle*: 87: 86-98.
- Børset, O. 1985. Skogskjøtsel. I. Skogøkologi. Landbruksforlaget, Oslo.
- Brūmelis, G. & Carleton, T.J. 1989. The vegetation of postlogged black spruce lowlands in central Canada. II. Understorey plant cover. *Journal of applied Ecology*: 26: 321-339.
- Bryn, A., Bekkby, T., Dervo, B., Dolan, M. & Halvorsen, R. 2020. Hovedveileder for kartlegging av terrestrisk, limnisk og marin naturvariasjon etter NiN, utgave 1. Natur i Norge (NiN) Kartleggingsveileder 1: 1-103.
- Dahlberg, A. (1997). Population ecology of *Suillus variegatus* in old Swedish Scots pine forests. *Mycological Research*, 101(1), 47-54. <https://doi.org/10.1017/S0953756296002110>
- Dahlberg, A., & Stenlid, J. (1990). Population structure and dynamics in *Suillus bovinus* as indicated by spatial distribution of fungal clones. *New Phytologist*, 115(3):487-493. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1990.tb00475.x>
- Day, N. J., Dunfield, K. E., Johnstone, J. F., Mack, M. C., Turetsky, M. R., Walker, X. J., ... & Baltzer, J. L. (2019). Wildfire severity reduces richness and alters composition of soil fungal communities in boreal forests of western Canada. *Global change biology*, 25(7): 2310-2324. <https://doi.org/10.1111/gcb.14641>
- Duffy, D.C. & Meier, A.J. 1992. Do Appalachian herbaceous understories ever recover from clearcutting? *Conservation Biology* 6: 196-201.
- Dynesius, M. & Hylander, K. 2007. Resilience of bryophyte communities to clear-cutting of boreal stream-side forests. *Biological Conservation* 135: 423-434.
- Engelmark, O. 1987. Fire history correlations to forest type and topography in northern Sweden. – *Annales Botanici Fennici* 24: 317-324.
- Engelmark, O., Hofgaard, A. & Arnborg, T. 1998. Successional trends 219 years after fire in an old *Pinus sylvestris* stand in northern Sweden. *Journal of Vegetation Science* 9: 583-592.
- Evju, M., Blom, H., Brandrud, T. E., Bär, A., Johansen, L., Lyngstad, A., Øien, D.-I. og Aarrestad, P. A. 2017. Verdisetting av naturtyper av nasjonal forvaltningsinteresse. Forslag til metodikk. NINA Rapport 1357.
- Framstad, E., Berglund, H., Jacobsen, R.M., Jakobsson, S., Ohlson, M., Sverdrup-Thygeson, A. & Töpper, J. 2021. Vurdering av økologisk tilstand for skog i Norge i 2020. NINA Rapport 2000.

- Framstad, E., Blom, H., Brandrud, T.E., Bär, A., Erikstad, L., Johansen, L., Stabbetorp, O., Øien, D.-I. & Aarrestad, P.A. 2019. Naturtyper etter Miljødirektoratets instruks. Forslag til kriterier for lokalitetskvalitet for reviderte naturtyper. NINA Rapport 1652: 1-192.
- Gaarder, G. & Høitomt, T. in press. Verdisetting av bekkekløfter. NVE rapport 2022.
- Gjerde, I., Brandrud, T.E. og Sætersdal, M. 2012. Spredning av mykorrhizasopp til granplantefelt på Vestlandet. Side 60-69 i: Rolstad, J., Gjerde, I. og Schei, F.H. Spredningsøkologi hos skoglevende kryptogamer. Skog og landskap, Ås.
- Gjerde, I., Sætersdal, M. & Brandrud, T.E. 2020. Artsmangfold i rik bakkevegetasjon – et livsmiljø i Miljøregistrering i Skog (MiS). NIBIO Rapport 6: 1-20.
- Groven, R., Rolstad, J., Storaunet, K.O. & Rolstad, E. 2002. Using forest stand reconstructions to assess the role of structural continuity for late-successional species. *Forest Ecology and Management* 164: 39-55.
- Gustafsson, L., Berglind, A., Granström, A., Grelle, G., Isacson, P., Kjellander, S., Larsson, S., Lindh, M., Pettersson, L.N., Strengbom, J., Stridh, B., Sävström, T., Thor, G., Wikars, L.-O. & Mikusiński, G. 2019. Rapid ecological response and intensified knowledge accumulation following a north European mega-fire. *Scandinavian Journal of Forest Research* 24: 234-253.
- Gustafsson, L., Johansson, V., Leverkus, A.B., Strengbom, J., Wikberg, S. & Granath, G. 2021. Disturbance interval modulates the starting point for vegetation succession. *Ecology* 102: e03439: 1-8.
- Hafsten, U. 1992. The immigration and spread of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in Norway. *Norsk geografisk tidsskrift* 46: 121-158.
- Halvorsen, R., Bryn, A. & Erikstad, L. 2019a [2016]. NiN systemkjerne – teori, prinsipper og inndelingskriterier. Versjon 2.2. Natur i Norge (NiN) Systemdokumentasjon 1 (version 2.2.0): 1-291.
- Halvorsen, R., medarbeidere & samarbeidspartnere 2019b [2016]. NiN – typeinndeling og beskrivelsessystem for natursystemnivået. Natur i Norge (NiN) Systemdokumentasjon 3 (Versjon 2.1.0): 1-525.
- Hart, S.A. & Chen, H.Y.H. 2006. Understory vegetation dynamics of North American boreal forests. *Critical Reviews in Plant Sciences* 25: 381-397.
- Hasby, F. 2022. Impacts of clear-cutting on soil fungal communities and their activities in boreal forests - a metatranscriptomic approach. *Acta Universitatis agriculturae Sueciae* 11: 1-100.
- Haugland, H., Backer, E.B., Løbersli, E.M., Selboe, O.-K., Gunnarsdottir, H., Granhus, A., Sjøgaard, G., Hanssen, K.H., Terum, T., Lileng, J. & Sørli, H.A. 2014. Måltrettet gjødsling av skog som klimatilak – egnede arealer og miljøkriterier. Miljødirektoratet Rapport M174: 1-143.
- Hofgaard, A. 1985. Vegetationsförändringar i en fjällnära granskog under de senaste fyrtiofem åren. *Svensk Botanisk Tidskrift* 79: 349-356.
- Hofgaard, A. 1993. Structure and regeneration pattern in a virgin *Picea abies* forest in northern Sweden. *Journal of Vegetation Science* 4: 601-608.
- Jelinski, D.E. & Wu, J. 1996. The modifiable areal unit problem and implications for landscape ecology. *Landscape Ecology* 11: 129-140.
- Johnson, S., Strengbom, J. & Kouki, J. 2014. Low levels of tree retention do not mitigate the effects of clearcutting on ground vegetation dynamics. *Forest Ecology and Management* 330: 67-74.
- Kalliovirta, J., Laasasenaho, J. & Kangas, A. 2005. Evaluation of the laser-relascope. *Forest Ecology and Management* 204: 181-194.
- Kjønaas, O.J., Bárcena, T.G., Hølen, G., Nordbakken, J.-F. & Økland, T. 2021. Boreal tree species change as a climate mitigation strategy: impact on ecosystem C and N stocks and soil nutrient levels. *Ecosphere* 12: e03826: 1-31.
- Kuuluvainen, T. & Aakala, T. 2011. Natural forest dynamics in boreal Fennoscandia: a review and classification. *Silva Fennica* 45: 823-841.
- Kuuluvainen, T., Angelstam, P., Frelich, L., Jõgiste, K., Koivula, M., Kubota, Y., Lafleur, B. & Macdonald, E. 2021. Natural disturbance-based forest management: moving beyond retention and continuous-cover forestry. *Frontiers in Forests and Global Change* 4: 1-16.
- Kuuluvainen, T. & Gauthier, S. 2018. Young and old forest in the boreal: critical stages of ecosystem dynamics and management under global change. *Forest Ecosystems* 5: 26: 1-15.

- Kyaschenko, J., 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://www.nature.com/articles/ismej2016184>
- Lindhe, A., Lidelöw, Å.A. & Åsenblad, N. 2005. Saproxylic beetles in standing dead wood density in relation to substrate sun-exposure and diameter. *Biodiversity and Conservation* 14: 3033-3053.
- Meisel, J.E. & Turner, M.G. 1998. Scale detection in real and artificial landscapes using semivariance analysis. *Landscape Ecology* 13: 347-362.
- Niemelä, T., Wallenius, T. & Kotiranta, H. 2002. The kelo tree, a vanishing substrate of specified wood-inhabiting fungi. *Polish Botanical Journal* 47: 91-101.
- Nitare, J. 2019. Skyddsvärd skog. Naturvårdsarter och andre kriterier för naturvärdesbedömning. Skogsstyrelsen. 592 s.
- Nordén, B., Dahlberg, A., Brandrud, T. E., Fritz, Ö., Ejrnaes, R., & Ovaskainen, O. (2014). Effects of ecological continuity on species richness and composition in forests and woodlands: a review. *Ecoscience* 21, 34-45. <https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.2980/21-1-3667>
- Nybø, S. & Evju, M. (red) 2017. Fagsystem for fastsetting av god økologisk tilstand. Forslag fra et ekspertråd. Ekspertrådet for økologisk tilstand, 247 s. <https://www.regjeringen.no/no/dokument/rapportar-og-planar/id438817/>
- Ohlson, M., Dahlberg, B., Økland, T., Brown, K.J. & Halvorsen, R. 2009. The charcoal carbon pool in boreal forest soils. *Nature Geoscience* 2: 692-695.
- Openshaw, S. & Taylor, P.J. 1979. A million or so correlation coefficients: three experiments on the modifiable areal unit problem. – In: Wrigley, N. (Ed.), *Statistical applications in the spatial sciences*, Pion, London, pp. 127-144.
- Parladé, J., Queralt, M., Pera, J., Bonet, J. A., Castaño, C., Martínez-Peña, F., ... & De Miguel, A. M. (2019). Temporal dynamics of soil fungal communities after partial and total clear-cutting in a managed *Pinus sylvestris* stand. *Forest Ecology and Management* 449, 117456. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117456>
- Rees, D.C. & Juday, G.P. 2002. Plant species diversity on logged versus burned sites in central Alaska. *Forest Ecology and Management* 155: 291-302.
- Reich, P.B., Bakken, P., Carlson, D., Frelich, L.E., Friedman, S.K. & Grigal, D.F. 2001. Influence of logging, fire, and forest type on biodiversity and productivity in southern boreal forests. *Ecology* 82: 2731-2748.
- Risberg, L., Danell, E., & Dahlberg, A. (2004). Is *Tricholoma matsutake* associated with continuity of scots pine trees? (Finns goliatmusseronen enbart i tallskogar som aldrig kalavverkats?). *Svensk Botanisk Tidskrift* 98, 317-327.
- Rolstad, J., Blanck, Y. & Storaunet, K.O. 2017. Fire history in a western Fennoscandian boreal forest as influenced by human land use and climate. *Ecological Monographs* 87: 219-245.
- Rudolphi, J. & Strengbom, J. 2016. No support for long-term effects of commercial tree stump harvest on understory vegetation. *Forest Ecology and Management* 371: 84-89.
- Rydgren, K., Økland, R.H. & Hestmark, G. 2004. Disturbance severity and community resilience in a boreal forest. *Ecology* 85: 1906-1915.
- Seip, H.K. 1952. Relaskopet. *Tidsskrift for skogbruk* 60: 22-26.
- Sirén, G. 1955. The development of spruce forest on raw humus sites in Northern Finland and its ecology. *Silva Fennica* vol. 62 no. 4 article id 7453. <https://doi.org/10.14214/aff.7453>
- Sousa, W.P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 353-391.
- Stabbetorp, O.E. & Nygaard P.H. 2005. Økologiske effekter av fremmede treslag i kystområdene. *NINA Temahefte* 33: 23-31.
- Sterkenburg, E., Clemmensen, K. E., Lindahl, B. D., & Dahlberg, A. (2019). The significance of retention trees for survival of ectomycorrhizal fungi in clear-cut Scots pine forests. *Journal of applied ecology*, 56(6), 1367-1378. <https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/1365-2664.13363>
- Stokland, J.N., Siitonen, J. & Jonsson, B.G. 2012. *Biodiversity in dead wood*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Storaunet, K.O. & Rolstad, E. 2020. Naturskog i Norge. En arealberegning basert på bestandsalder i Landsskogtakseringens takst-omdrev fra 1990 til 2016. *NIBIO Rapport* 6: 44: 1-37.

- Storaunet, K.O. & Rolstad, J. 2015. Mengde og utvikling av død ved i produktiv skog i Norge – Med basis i data fra Landsskogtakseringens 7. (1994-1998) og 10. takst (2010-2013). Oppdragsrapport fra Skog og landskap 06/2015. 43 s.
- Swanson, M.E., Franklin, J.F., Beschta, R.L., Crisafulli, C.M., DellaSala, D.A., Hutto, R.L., Lindenmayer, D.B. & Swanson, F.J. 2011. The forgotten stage of forest succession: early-successional ecosystems on forest sites. *Frontiers in Ecology and the Environment* 9: 117-125.
- Tomao, A., Bonet, J. A., Castano, C., & de-Miguel, S. (2020). How does forest management affect fungal diversity and community composition? Current knowledge and future perspectives for the conservation of forest fungi. *Forest Ecology and Management* 457, 117678. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117678>
- Uotila, A. & Kouki, J. 2005. Understorey vegetation in spruce-dominated forests in eastern Finland and Russian Karelia: successional patterns after anthropogenic and natural disturbances. *Forest Ecology and Management* 215: 113-137.
- Varenus K., Kårén O., Lindahl B. D., and Dahlberg A. 2016. Long-term effects of tree harvesting on ectomycorrhizal fungal communities in boreal Scots pine forests. *Forest Ecology and Management* 380, 41-49.
- Varenus K., Lindahl B. D., and Dahlberg. A. 2017. Retention of seed trees fails to lifeboat ectomycorrhizal fungal diversity in harvested Scots pine forests. *FEMS Microbiology Ecology* 93, fix105, 1-11.
- VKM, Kyrre Kausrud, Vigdis Vandvik, Daniel Flø, Sonya R. Geange, Stein J. Hegland, Jo S. Hermansen, Lars R. Hole, Rolf A. Ims, Håvard Kausrud, Lawrence R. Kirkendall, Jenni Nordén, Line Nybakken, Mikael Ohlson, Olav Skarpaas, Micael Wendell, Hugo de Boer, Katrine Eldegard, Kjetil Hindar, Paal Krokene, Johanna Järnøgren, Inger E. Måren, Anders Nielsen, Erlend B. Nilsen, Eli K. Rueness, Eva B. Thorstad, Gaute Velle (2022). Impacts of climate change on the boreal forest ecosystem. Scientific Opinion of the Panel on Alien Organisms and Trade in endangered species (CITES) of the Norwegian Scientific Committee for Food and Environment. VKM Report 2022:15, ISBN: 978-82-8259-390-8, ISSN: 2535-4019. Norwegian Scientific Committee for Food and Environment (VKM), Oslo, Norway.
- Vogel, S., Gossner, M.M., Mergner, U., Müller, J. & Thorn, S. 2020. Optimizing enrichment of deadwood for biodiversity by varying sun exposure and tree species: an experimental approach. *Journal of Applied Ecology* 57: 2075-2085.
- Wardle, D. A., Hornberg, G., Zackrisson, O., Kalela-Brundin, M., & Coomes, D. A. (2003). Long-term effects of wildfire on ecosystem properties across an island area gradient. *Science*, 300(5621), 972-975.
- Weck, J. 1948. Waldgefügetypen. *Allgemeine Forstzeitschrift* 3: 10: 85-89.
- Viken, K.O. 2021. Landsskogtakseringens feltinstruks – 2021. NIBIO Bok 7(5). 245 s.
- Wiens, J.A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3: 385-397.
- Wu, J.G. 2004. Effects of changing scale on landscape pattern analysis: scaling relations. – *Landscape ecology* 19: 125-138.
- Zackrisson, O. 1977. Influence of forest fires on the North Swedish boreal forest. *Oikos* 29: 22-32.
- Økland, R.H. 2000. Understorey vegetation development in North Finnish feathermoss-spruce forests after disturbance: re-analysis of Sirén's data. *Journal of Vegetation Science* 11: 533-546.
- Økland, R.H., Bratli, H., Dramstad, W.E., Edvardsen, A., Engan, G., Fjellstad, W., Heegaard, E., Pedersen, O. & Solstad, H. 2006. Scale-dependent importance of environment, land use and landscape structure for species richness and composition of SE Norwegian modern agricultural landscapes. *Landscape ecology* 21: 969-987.
- Økland, T., Rydgren, K., Økland, R.H., Storaunet, K.O. & Rolstad, J. 2003. Variation in environmental conditions, understorey species richness, abundance and composition among natural and managed *Picea abies* forest stands. *Forest Ecology and Management* 177: 17-37.

7 Vedlegg

Vedlegg 1. Beskrivelse av skogbestandsdynamikk i NiN 2

Vedlegg 2. Supplerende figurer med ordinasjonsresultater for skogstrukturvariabler i Landsskogstakseringen

Vedlegg 3. Oversikt over variabler i MiS-datasettet

Vedlegg 4. Ordinasjonsplot for artssammensetning i MiS-datasettet

7.1 Vedlegg 1. Beskrivelse av skogbestandsdynamikk i NiN 2.2 (Artikkel 3, s512-514).

7SD	Skogbestandsdynamikk	PMG S	VM –	Type M	RS 7
Betegnelse i NiN versjon 1: Skogbestandsavgang (BA) p.p.; Tetthetsreduksjon i skogbestand (TR), p.p. Tresjiktssuksesjonstilstand (TS)			Måleskala –		KG 4
Den sammensatte tilstandsvariabelen <u>skogbestandsdynamikk (7SD)</u> plasserer et skogbestand først på grunnlag av type av bestandsdynamikk i to kategorier, 'normalskog' (= produksjonsskog), det vil si 'skogbestand som er forstlig drevet i henhold til skogbrukets standarder og med de til enhver tid gjeldene tekniske hjelpemidler', og 'naturskog', det vil si 'skogsmark med skogbestand framkommet ved naturlig foryngelse av stedegent genmateriale, der menneskelig påvirkning har funnet sted i så liten utstrekning, for så lang tid tilbake, eller er utført på en slik måte, at skogsmarkssystemets naturlige struktur, sammensetning, og økologiske prosesser dominerer'. Denne todelingen blir i seg sjøl oppfattet som en binær variabel, <u>naturskogsdynamikk (7SD–0)</u>, der 'forekomst' angis for skog med en bestandsdynamikk som i store trekk samsvarer med naturskogens. Også skog med synlige spor etter tidligere skogbruksdrift, 'naturskognær skog', skal tilordnes naturskog hvis, men bare hvis, den tilfredsstiller spesifikke inngangskriterier. Normalskogen er altså negativt karakterisert i forhold til naturskogen. Definisjonene av normalskog og naturskog skiller seg på et vesentlig punkt: Normalskogsdefinisjonen adresserer skogbestand uavhengig av hvilken naturtype skogbestandet tilhører, mens definisjonen av naturskog derimot forutsetter at skogbestandet tilhører (en eller annen hovedtype for) skogsmark. Det innebærer at alt tresatt areal med utstrekning over 250 m² og som ikke faller inn under naturskogsbegrepet, inkludert semi-naturlig og sterkt endret mark, f.eks. <u>T32 Semi-naturlig eng</u>, <u>T34 Kystlynghei</u>, <u>T38 Treplantasje</u>, <u>T44 Åker</u> og <u>T45 Oppdyrket varig eng</u> skal kunne karakteriseres ved hjelp av enkeltvariabelen <u>normalskogbestandets (produksjonsskogens) suksesjonsstadier (7SD–NS)</u>. Bestandsdynamikken i normalskogen, som typisk er tilnærmet ensaldret og én- eller fåsjiktet, beskrives som en (rask), i stor grad forutsigbar suksesjon med fem stadier, fra åpen fase f.eks. etter flatehogst (trinn 1, skog under fornying), til gammel (produksjons)skog (trinn 5). En gammel skog som ikke hogges vil etter hvert endre karakter. Gamle trær dør og faller, ofte i små grupper, og tresjiktsslukene tettes ved at småtrær vokser opp og blir store. Gradvis endrer dynamikken seg fra en suksesjonsprosess til en prosess som er mye mindre forutsigbar og der mye skjer på finere romlig skala enn i hogd skog der hogstflatestørrelsen bestemmer bestandsstørrelsen. Dette er beskrivelsen av naturskogsdynamikk. Naturskog (og naturskognær skog) kjennetegnes ved med mye død ved, ofte også stort artsmangfold. I likhet med normalskogen inneholder naturskogen en veksling mellom ulike faser, men disse danner en mosaikk av 'småbestander' og ikke én suksesjonsserie som i normalskogen. Flekkene i denne mosaikken kan ha svært liten utstrekning, glir ofte gradvis over i hverandre og kan være vanskelig å avgrense. Sammensetningen (arealandelene) av fire ulike utviklingsfaser – optimalfasen, aldringsfasen, forfallsfasen og foryngelsesfasen – som er enkeltvariabler innenfor <u>naturskogens utviklingsfaser (7SD–NU)</u>, brukes til å beskrive bestandsdynamikken i et naturskogsbestand. Som flerdimensjonal tilstandsvariabel består <u>skogbestandsdynamikk (7SD)</u> altså av to enkeltvariabler, hvorav én (7SD–NU) igjen er flerdimensjonal.					
Kode	Enkeltvariabel-betegnelse	1	Forklaring		Måle-skala
–0	Naturskogsdynamikk	–	Binær variabel der forekomst registreres for arealer som oppfyller kriteriesettet for 'naturskog'		B
Karakterisering og utfigurering av 'normalskog' og 'naturskognær skog': – Begrepet 'normalskog' brukes i Landsskogtakseringen (Anonym 2011) om tresatt areal som verken er naturnær skogsmark eller naturskog, eller treplantasje (i Landsskogtakseringens instruks brukes begrepet 'plantasjeskog'); det vil si skogsmark som er forstlig drevet i henhold til skogbrukets standarder og med de til enhver tid gjeldene tekniske hjelpemidlene. Et alternativt begrep til 'normalskog' er 'produksjonsskog'. Med økende bestandsalder (og tid siden siste tømmeruttak), mister normalskogen gradvis sporene etter forstlig drift. Dersom denne prosessen får fortsette uavbrutt, ender den i en skogsmark uten spor etter hogst og med en fullt ut naturlig dynamikk. Dette endepunktet har blitt beskrevet som naturskog eller endog som 'urskog'. Naturskogsbegrepet er imidlertid ikke enkelt å definere entydig, og i NiN versjon 1 ble det konkludert at det var så vanskelig å skille mellom gammel normalskog og gammel naturskog at det ikke var hensiktsmessig å dele gammelskogen på et slikt grunnlag. En stadig strøm av ny kunnskap underbygger imidlertid at skogsmark der de naturgitte prosessene rår, skiller seg fra normalskog i artsmangfold og artssammensetning. I boreal skog der tresjiktet får utvikle seg fritt (uten menneskepåvirkning av noe slag), finner det vanligvis sted en flekkvis regenereringsdynamikk. Trær dør gruppevis og regenerering foregår først og fremst i åpninger i					

tresjiktet fordi lys er en begrensende faktor både for spiring og overlevelse av unge treplanter (Hofgaard 1993, Kuuluvainen 1994). Skogsmark som har fått utvikle seg fritt gjennom mange hundre år består derfor av en mosaikk av flekker, av ulike størrelser og i ulike utviklingsfaser (Sernander 1936, Hytteborn & Packham 1985, Kuuluvainen et al. 1998). Slik skogsmark har store mengder død ved i alle nedbrytningsstadier og dimensjoner, og et høyt artsmangfold. Hofton & Gaarder (upubl. notat) oppsummerer også nyere litteratur som påviser variasjon (oftest økning) i artsmangfoldet med økende tid siden hogst og økende grad av naturskogspreg. +

– Det finnes mange definisjoner av begrepet 'naturskog', og begrepet er brukt i mange sammenhenger (Rolstad et al. 2002). 'Naturskog' brukes ofte som et forvaltningsbegrep med en klar implisitt verddivurdering eller politisk intensjon (skogsmark som bør unntas hogst, eller som bør underlegges vern). Det brukes også som et naturbeskrivende begrep (f.eks. i Landsskogtakseringen; se Anonym 2011). Rolstad et al. (2002) foreslår følgende (verdinøytrale) definisjon av 'naturskog' til bruk i Norge: 'naturskog = skog framkommet ved naturlig foryngelse av stedegent genmateriale der menneskelig påvirkning har funnet sted i så liten utstrekning, for så lang tid tilbake, eller er utført på en slik måte, at skogens naturlige struktur, sammensetning, og økologiske prosesser ikke er endret i vesentlig grad'

Denne definisjonen skiller seg fra andre naturskogsdefinisjoner først og fremst ved ikke å inneholde krav til 'kontinuitet' (se NiN[1] Artikkel 1, kapittel D3c, for drøfting av kontinuitetsbegrepet) over flere skoggenerasjoner. Skogstrebestander som kommer opp etter skogbrann blir for eksempel inkludert i Rolstad et al. (2002) sin naturskogsdefinisjon. Denne definisjonen inkluderer dessuten skogsmark som blir, eller har blitt, påvirket av mennesker på en måte som etterlikner naturlige prosesser. Som også Rolstad et al. (2002) påpeker, er deres naturskogsdefinisjon så generell at den ikke kan brukes, for eksempel til kartlegging av naturskog, uten at det utvikles et eksplisitt kriteriesett. I NiN versjon 2 blir begrepet **naturskog** brukt i betydningen 'skogsmark med trebestand framkommet ved naturlig foryngelse av stedegent genmateriale, der menneskelig påvirkning har funnet sted i så liten utstrekning, for så lang tid tilbake, eller er utført på en slik måte, at skogsmarkssystemets naturlige struktur, sammensetning, og økologiske prosesser dominerer'. Forskjellen fra Rolstad et al. (2002) sin definisjon er at NiN-definisjonen åpner for at enhver arealenhet skal kunne utvikle seg til en naturskog, gitt lang nok tid, uansett tidligere historie, og at det er skogbestandens observerbare egenskaper som skal bestemme om et areal skal karakteriseres som naturskog eller som normalskog.

– Ideelt sett burde en inndeling av skogsmark i to (eller flere) kategorier for ulik skogbestandsdynamikk vært basert på multivariate analyser av samvariasjon mellom ulike skogstrukturegenskaper, eventuelt også på variasjon i artssammensetning som ble sett i sammenheng med variasjonen i disse strukturegenskapene. Slike analyser er foreløpig ikke utført, og kriteriesettet som skal brukes for å skille gammel normalskog (7SD–NA.5) fra naturskog som skal beskrives ved sammensetningen av utviklingsfaser (7SD–NU) er derfor baseres på ekspertvurderinger av samvariasjonsmønstre mellom observerbare kjennetegn på naturskog slik disse er beskrevet i Rolstad et al. (2002) og sammenstilt av Hofton & Gaarder (upubl. notat; NiNnot128).

– Naturskogsbestand avgrenses fra omkringliggende normalskogbestand på grunnlag av seks kriterier:

Inngangsverdier for naturskog (7SD–N) i NiN versjon 2. Tallgrunnlag: Data fra Landsskogtakseringen (R. Eriksen, pers. medd.).		
Egenskap	Variabel i NiNs beskrivelsessystem	Inngangsverdi
Grunnforutsetninger	7FA	uten eller med svært svakt innslag av fremmede arter (7FA.1,2)
	diverse variabler i KTV 6	uten større tekniske inngrep
Hovedkriterium 1	7SB–HS	7SB–HS = 0 (ingen spor etter hogststubber), men se merknad
Fullstendig mangel på spor etter hogststubber eller		
Hovedkriterium 2	4DG Stående død ved (gadder)	minst 50 % av total forventet dødvedmengde (summen av 4DG–0 og 4DL–0) i skog med naturlig dynamikk, med gitt dominerende treslag og gitt bonitet
Dødvedmengde (sum stående og liggende død ved)	4DL Liggende død ved	
Tilleggs-kriterium 1	4DL Liggende død ved (a) lite nedbrutt (4DL–L)	begge nedbrytningsklasser tilstrekkelig representert

Dødvedprofil for liggende død ved (dødvedkontinuitet)	(b) sterkt nedbrutt (4DL–S)	både (a) og (b) inneholder minst 25 % av inngangsverdien, beregnet for liggende død ved							
Tilleggs-kriterium 2	9TS Tresjiktstruktur	3 (flersjiktet)							
Sjiktning									
Tilleggs-kriterium 3	4TS–TS Totalantall store trær	minst 50 % av forventet antall store trær i skog med naturlig dynamikk (for definisjon av begrepet ‘stort tre’, se under variabelen 4TS)							
Stort tre									
– Kriteriesettets inngangsverdier for hovedkriterium 2 og tilleggskriteriene 1 og 3 tar utgangspunkt i empiriske data (landsgjennomsnitt fra Landsskogtakseringen; R. Eriksen, pers. medd.) for treantall i gammel skog og skogsmark med tilnærmet naturlig dynamikk. Med dette som utgangspunkt er forventet dødvedmengde beregnet på grunnlag av dødvedobjektene antatte normale varighet (tid før liggende dødvedobjekter ikke lenger er observerbare), for hvert dominerende treslag og hver bonitetsklasse. Utgangspunktet for disse beregningene er [se beskrivelsen av <u>liggende død ved (4DL)</u>] at dødvedobjektene varighet anslås til 80 % av et furutres forventete levealder, 50 % av et granres forventete levealder og 35 % av et bjørketre (lauvtre) sin forventete levealder. Forventet dødvedmengde i skog dominert av furu, gran og bjørk (lauv) er dermed satt til henholdsvis 80, 50 og 35 % av mengden levende trær. Mengde kan måles som volum, grunnflatesum eller treantall. Antall trær med brysthøydiameter > 10 cm valgt som egenskap som skal nyttes ved vurdering av kriteriesettet. Antall trær er lett å estimere (eller telle) presist, og krever ikke tidkrevende registreringer. Inngangsverdier for hovedkriterium 2 er dermed gitt som 40, 25 og 17 % av forventet antall trær med brysthøydiameter > 10 cm, gitt treslag og bonitet. Tilleggs-kriterium 1 tar utgangspunkt i at 70 % av dødvedmengden normalt utgjøres av liggende død ved, og krever at hver av nedbrytningsklassene inneholder minst 25 % av det totale forventete antallet liggende dødvedenheter. Tilleggs-kriterium 3 tar utgangspunkt i gjennomsnittsverdier fra Landsskogtakseringen for gammel skog og skogsmark med tilnærmet naturlig dynamikk. Følgende tabell gir inngangsverdiene for kriteriene:									
Inngangsverdier for naturskogskriterier i NiN versjon 2. Tallgrunnlag: Data fra Landsskogtakseringen (R. Eriksen, pers. medd.). I ikke-produktiv skog (bonitet < 6) gjøres skjønnsmessige vurderinger.									
H40	Volum m/bark, m ³ ·ha ⁻¹	Treantall, ha ⁻¹	Antall trær dbh > 10 cm, ha ⁻¹	Hovedkriterium 2		Tilleggs-kriterium 1		Tilleggs-kriterium 3	
				Totalt antall dødvedenheter, dbh > 10 cm, ha ⁻¹		Antall liggende dødvedenheter dbh > 10 cm, ha ⁻¹		Antall store trær (dbh > 40 cm), ha ⁻¹	
				Forventet Inngangs antall verdi		Forventet Inngangs antall verdi		Forventet Inngangs antall verdi	
G23	508	1 147	851	426	213	298	74	84	42
G20	441	1 014	749	374	187	262	66	70	35
G17	390	1 020	746	373	187	261	65	48	24
G14	299	1 034	733	367	183	257	64	33	17
G11	213	1 020	686	343	172	240	60	20	10
G8	138	956	606	303	151	212	53	11	6
G6	95	933	537	268	134	188	47	8	4
F17–23	351	879	578	462	231	324	81	79	40
F14	288	914	603	483	241	338	84	37	19
F11	192	805	518	414	207	290	72	25	13

F8	134	704	460	368	184	258	64	14	7
F6	88	542	364	291	146	204	51	12	6
B20–23	281	1 326	805	282	141	197	49	121	61
B17	236	1 371	790	277	138	194	48	119	60
B14	171	1 283	682	239	119	167	42	102	51
B11	114	1 081	646	226	113	158	40	97	49
B8	61	1 056	528	185	92	129	32	79	40
B6	38	980	398	139	70	97	24	60	30

– Prosedyre for anvendelse av kriteriesettet:

1. *Vurdering etter hovedkriterium 1:* Areal med skogsmark som tilfredsstillter hovedkriterium 1 utfigureres som naturskog. Merknad: Skogsmark som har oppstått som ettersuksjesjonsstadium ved gjenvekstsuksesjon av semi-naturlig eller sterkt endret mark [kanskje først og fremst semi-naturlig eng (T32), kystlynghei (T34) og boreal hei (T31)] vil, i en periode som kan vare inntil 100 (–200?) år etter den definisjonsmessige overgangen til T4 ved overgangen til hogstklasse V (7SD–NS·5), mangle hogststubber. Skogsmark som mangler hogststubber og som har oppstått fra semi-naturlige eller sterkt endrete natursystemer skal, uten unntak, karakteriseres som normalskog (7SD–0·0) inntil hovedkriterium 2 er oppfylt.

2. *Vurdering etter hovedkriterium 2:* Areal med skogsmark som tilfredsstillter hovedkriterium 2 utfigureres som mulig naturskog.

3. *Vurdering etter tilleggskriteriene.* Areal utfigurert fordi det tilfredsstillter hovedkriterium 2 vurderes med hensyn til tilleggskriteriene 1–3. Deler av det utfigurerte mulige naturskogsarealet (jf. punkt 2) som tilfredsstillter 2 av de 3 tilleggskriteriene utfigureres som naturskog.

4. *Vurdering av unntak.* Arealenheter for naturskog kan også utfigureres i følgende tilfeller (som må begrunnes i hvert enkelt tilfelle):

(a) For areal utfigurert som mulig naturskogsareal fordi det tilfredsstillter hovedkriterium 2, men som ikke tilfredsstillter 2 av de 3 tilleggskriteriene når dette skyldes naturlig bestandsreduksjon på tresatt areal (7SN) (enkeltparabel innenfor 7SN skal angis) eller annen årsak som kan sannsynliggjøres, f.eks. lokale eller regionale miljøforhold.

(b) For areal som ikke tilfredsstillter hovedkriterium 2, når dette skyldes naturlig bestandsreduksjon på tresatt areal (7SN) (enkeltparabel innenfor 7SN skal angis) eller annen årsak som kan sannsynliggjøres, f.eks. lokale eller regionale miljøforhold. Kravet til begrunnelse er sterkere for utfigurering av naturskog på dette grunnlaget enn når hovedkriterium 2 er oppfylt, og utfigureringen må også begrunnes. Spesielt hensyn skal tas til at inngangsverdiene ikke tar hensyn til at nedbrytningen av død ved går raskere på fuktigere og mer kalkrik mark (det vil si på høyere boniteter; se Edman et al. 2006).

7.1.1 Referanser

Anonym 2011. Landsskogtakseringen feltinstruks 2011. Håndbok Skog og landskap. 2011: 1: 1–119.

Edman, M., Möller, R. & Ericson, L. 2006. Effects of enhanced tree growth rate on the decay capacities of three saprotrophic wood-fungi. – Forest Ecology and Management. 232: 12–18.

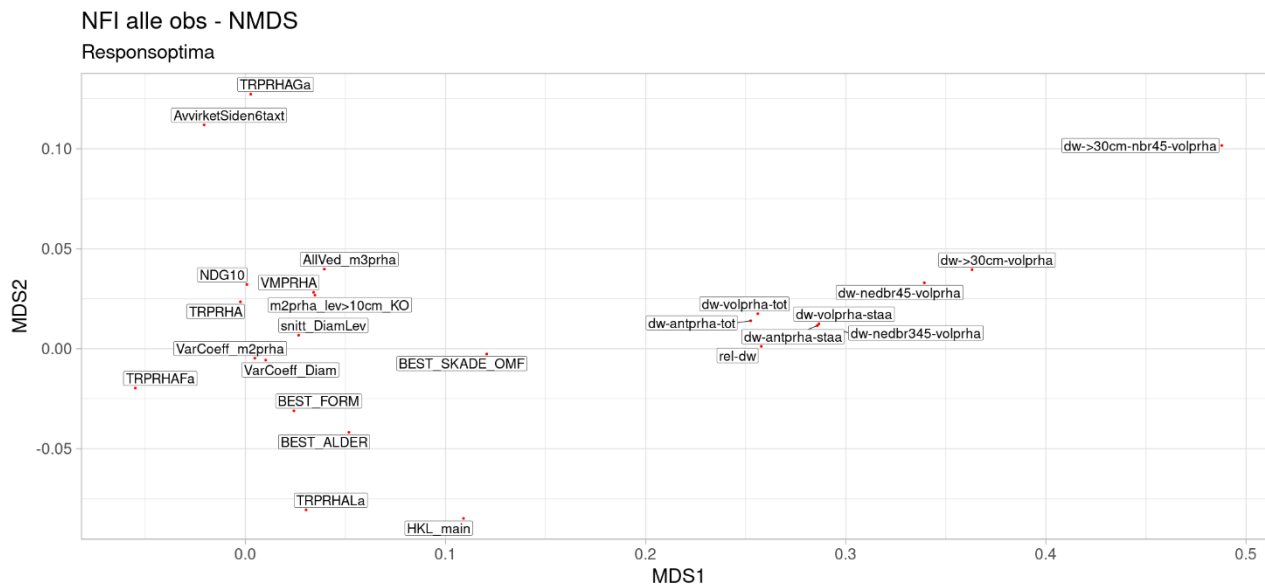
Hofgaard, A. 1993. Structure and regeneration pattern in a virgin *Picea abies* forest in northern Sweden. Journal of Vegetation Science. 4: 601–608.

Hofton, T. H. & Gaarder, G. (upbl. notat; NiNnot128).

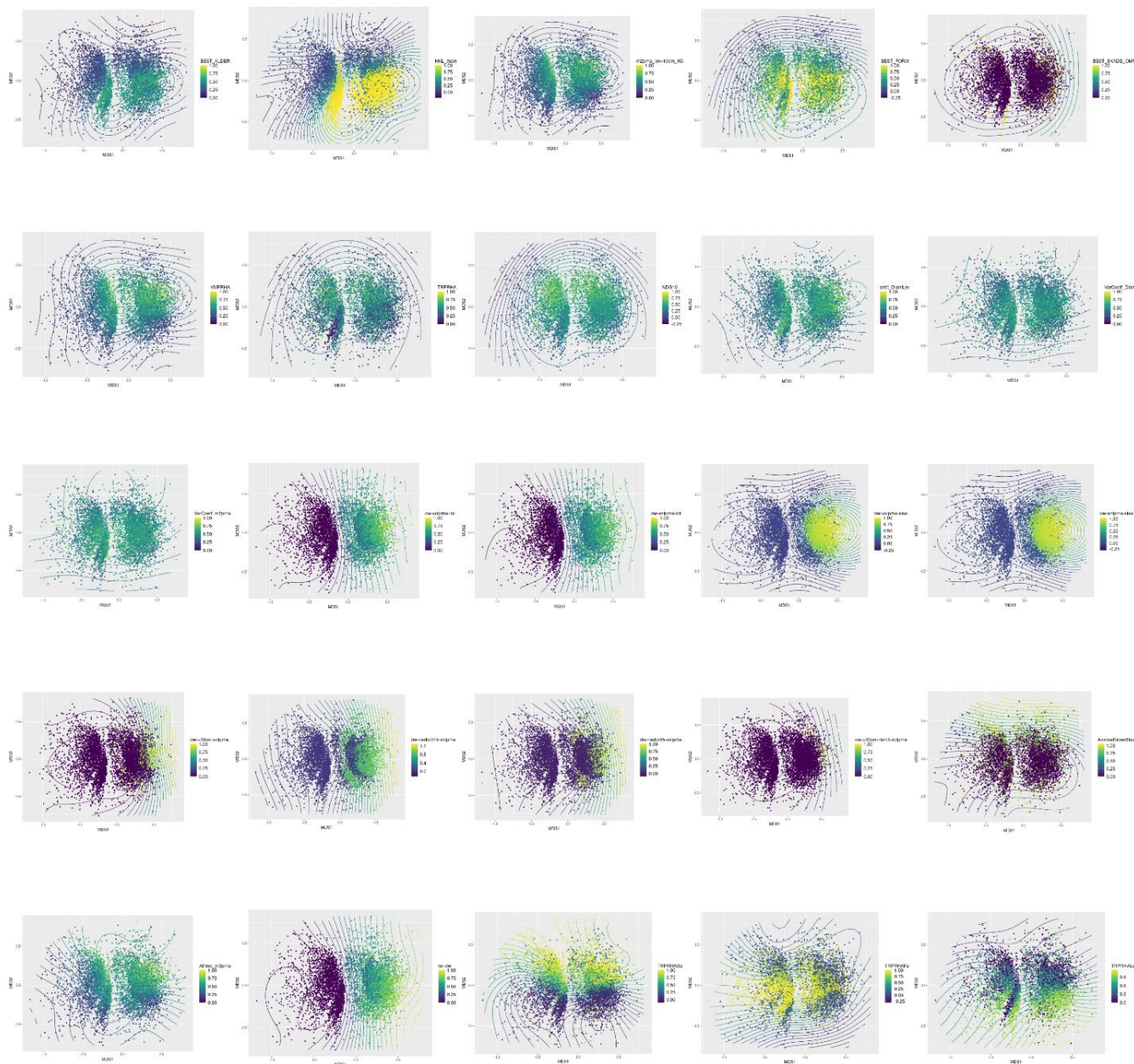
- Hytteborn, H. & Packham, J. R. 1985. Left to nature: forest structure and regeneration in Fiby urskog, central Sweden. *Arboricultural Journal*. 9: 1–11.
- Kuuluvainen, T. 1994. Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forests in Finland: a review. *Annales Zoologici Fennici*. 31: 35– 51.
- Kuuluvainen, T., Syrjänen, K. & Kalliola, R. 1998. Structure of a pristine *Picea abies* forest in northeastern Europe. *Journal of Vegetation Science* 9: 563-574.
- Rolstad, J., Framstad, E., Gundersen, V. & Storaunet, K.O. 2002. Naturskog i Norge. Definisjoner, økologi og bruk i norsk skog- og miljøforvaltning. *Aktuelt fra skogforskningen* 1/02. 53 s.
- Sernander, R. 1936. Granskär och Fiby urskog. En studie över stormluckornas och marbuskarnas betydelse i den svenska granskogens regeneration. *Acta Phytogeographica Suecica*. 8: 1–232.

7.2 Vedlegg 2. Supplerende figurer med ordinasjonsresultater for skogstrukturvariabler i Landsskogstakseringen

7.2.1 Hele datasettet

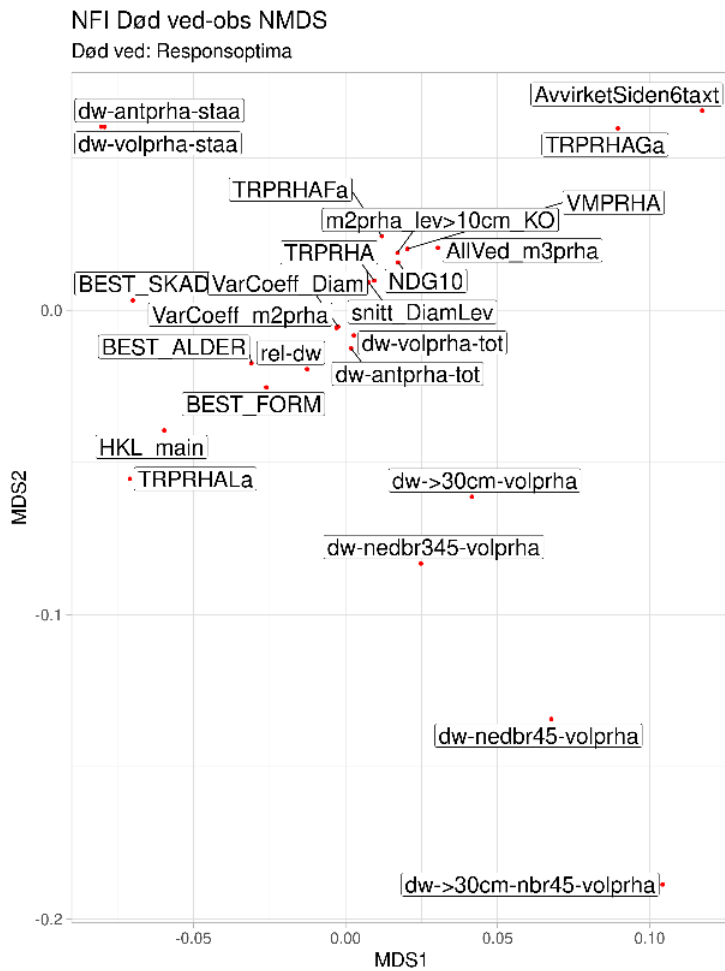


Figur V2-1. Optima for de ulike miljøvariablene i NMDS-ordinasjon av hele datasettet (også gjengitt i kapittel 4).

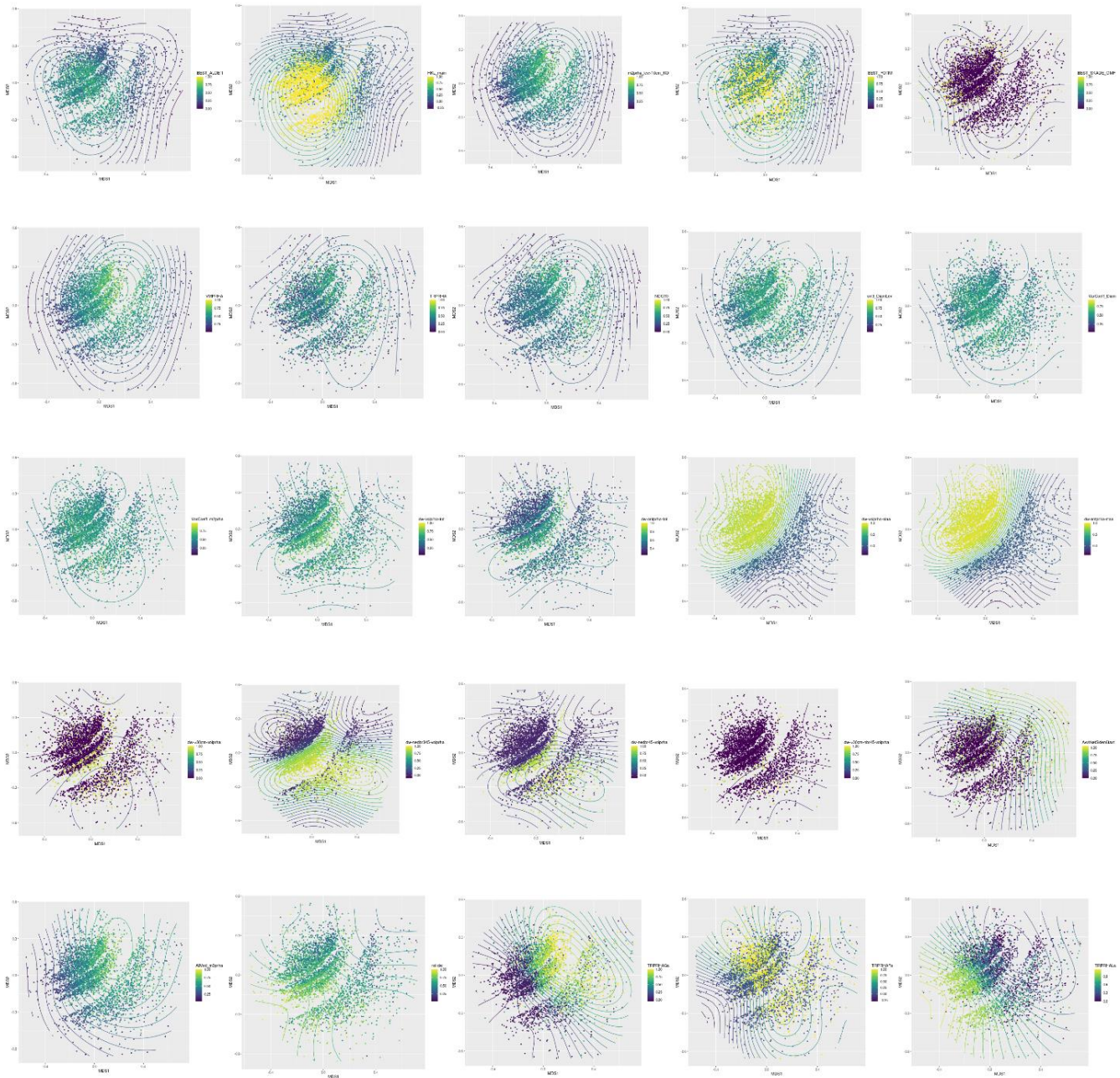


Figur V2-2. Ordisurf plot som viser sammenhengen mellom alle variabler og hovedaksene i NMDS-ordinasjon for hele datasettet.

7.2.2 Flater med død ved

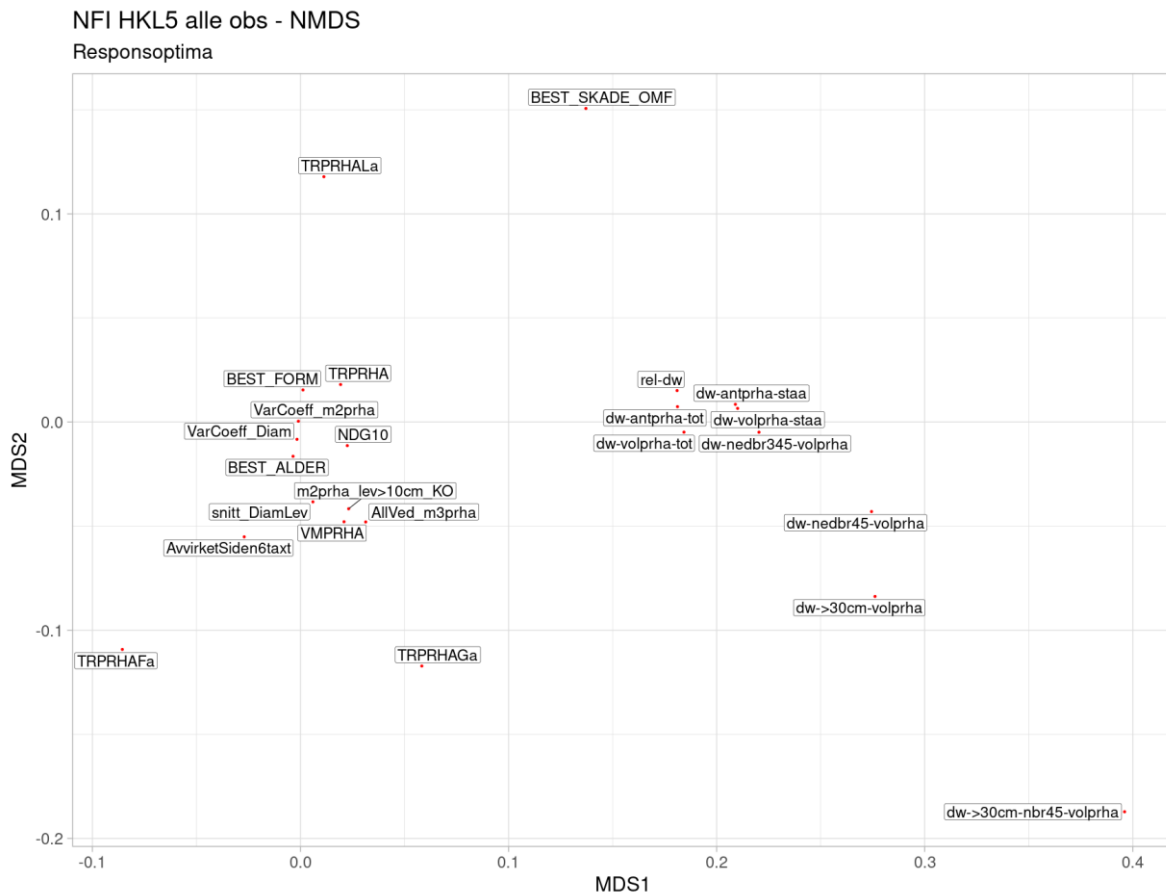


Figur V2-3. Optima for de ulike miljøvariablene i NMDS-ordinasjon av flater med død ved.

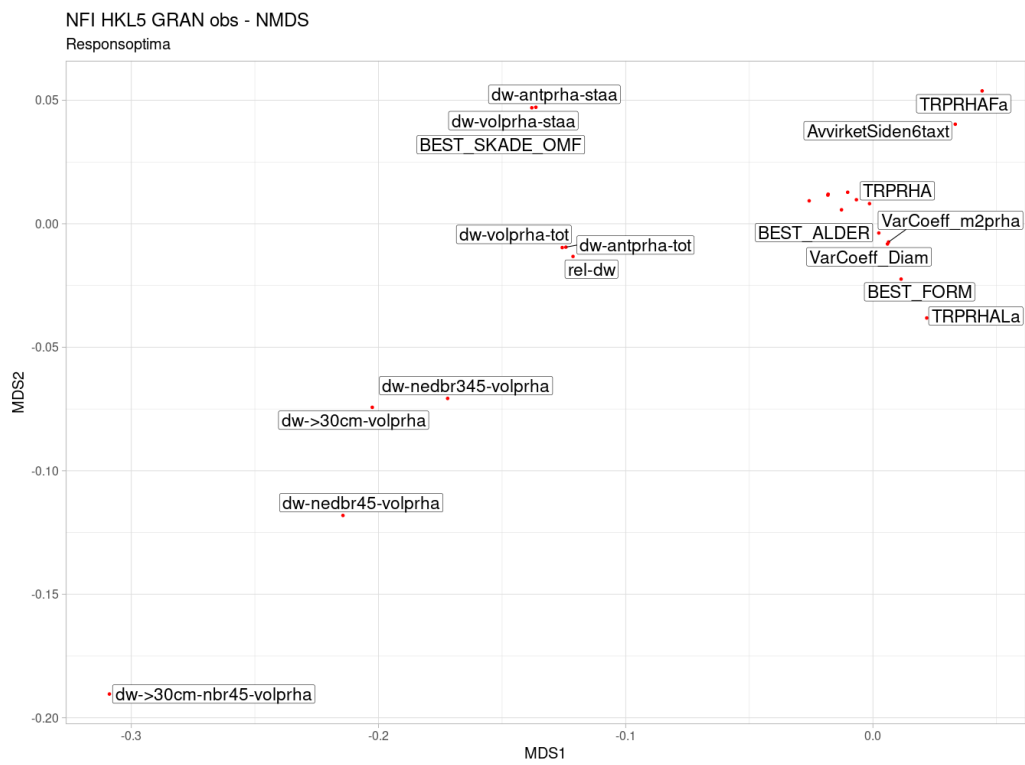


Figur V2-4. Ordisurf plot som viser sammenhengen mellom alle variabler og hovedaksene i NMDS-ordinasjon for flater med død ved.

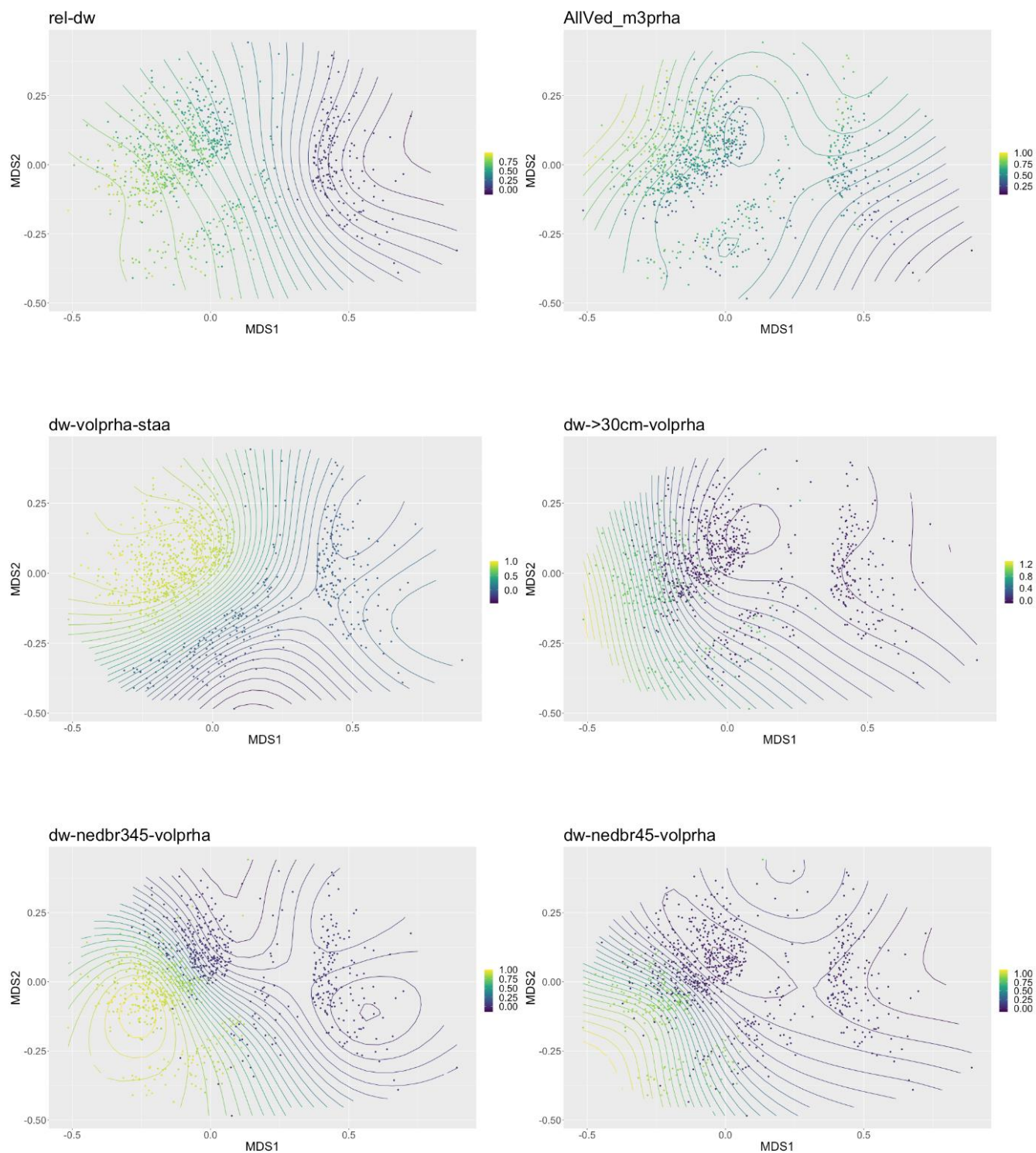
7.2.3 Eldre skog: Hogstklasse 5



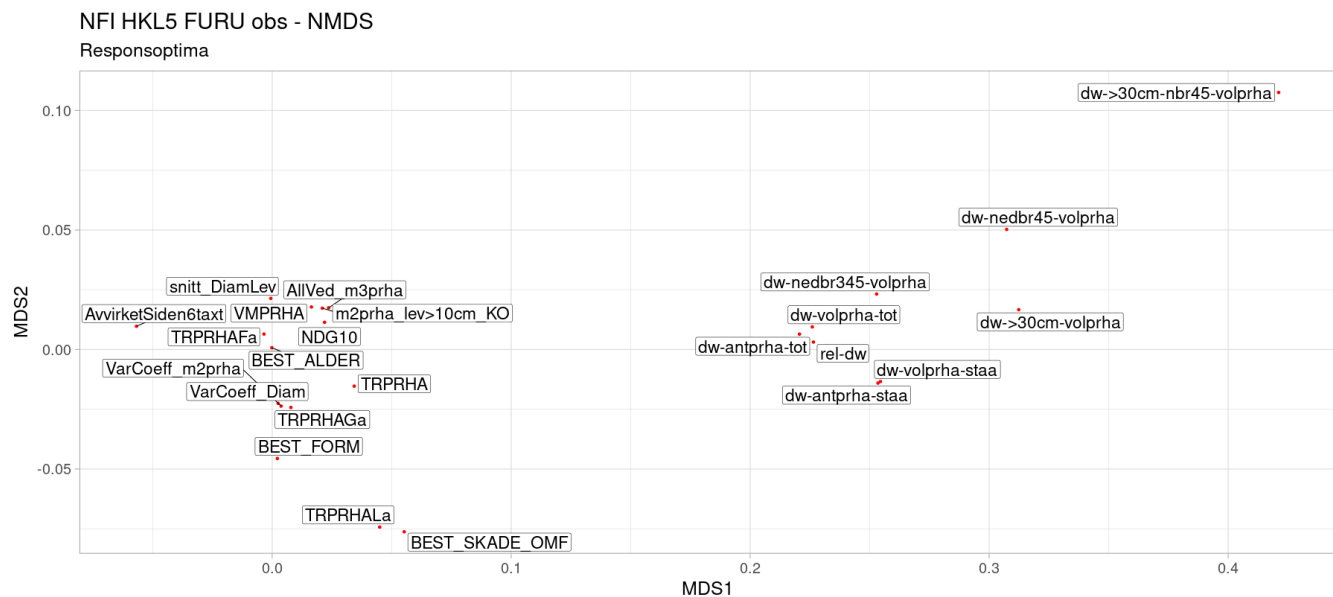
Figur V2-5. Optima for de ulike miljøvariablene i NMDS-ordinasjon av flater i hogstklasse 5.



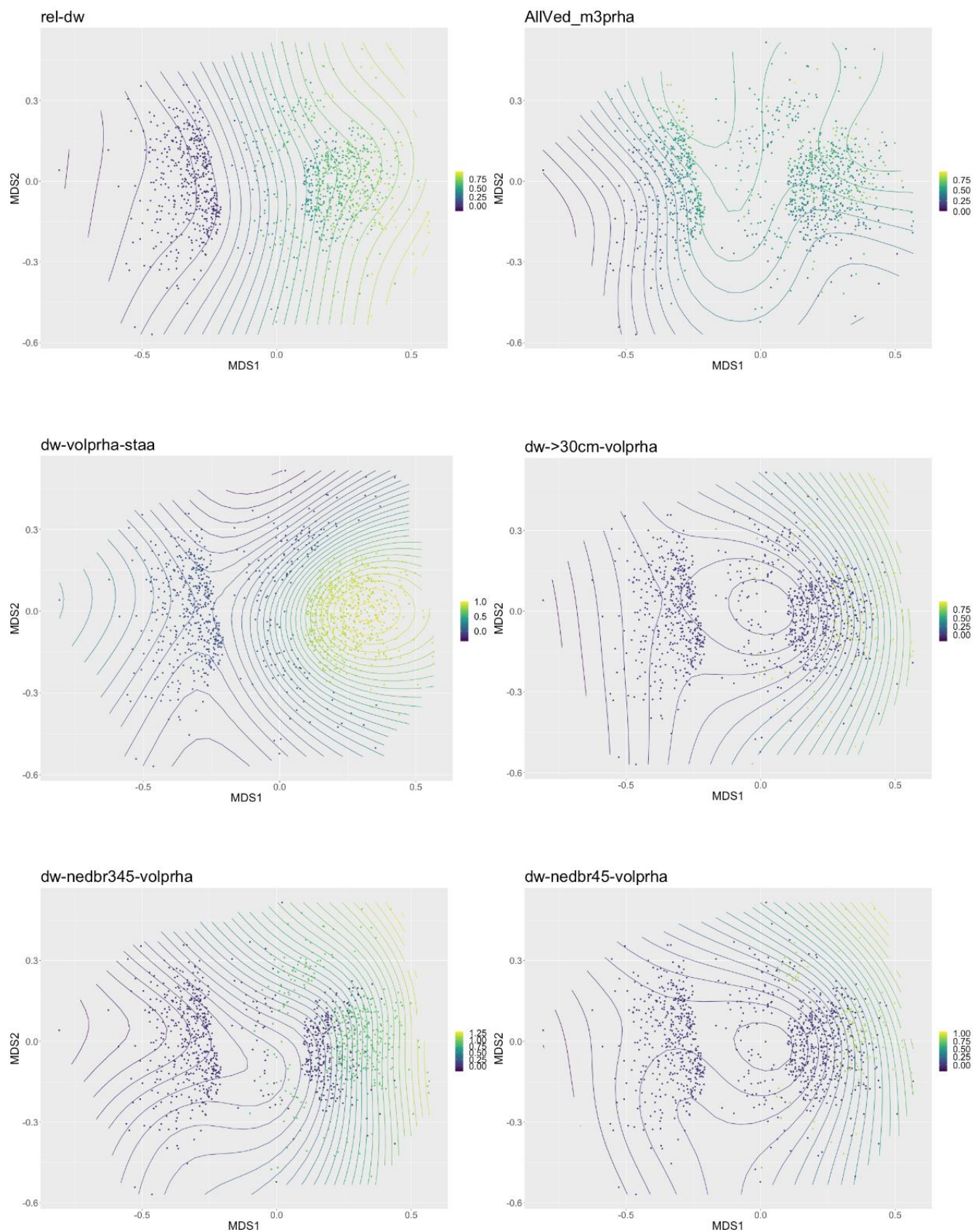
Figur V2-6. Optima for de ulike miljøvariablene i NMDS-ordinasjon av flater med granskog i hogstklasse 5.



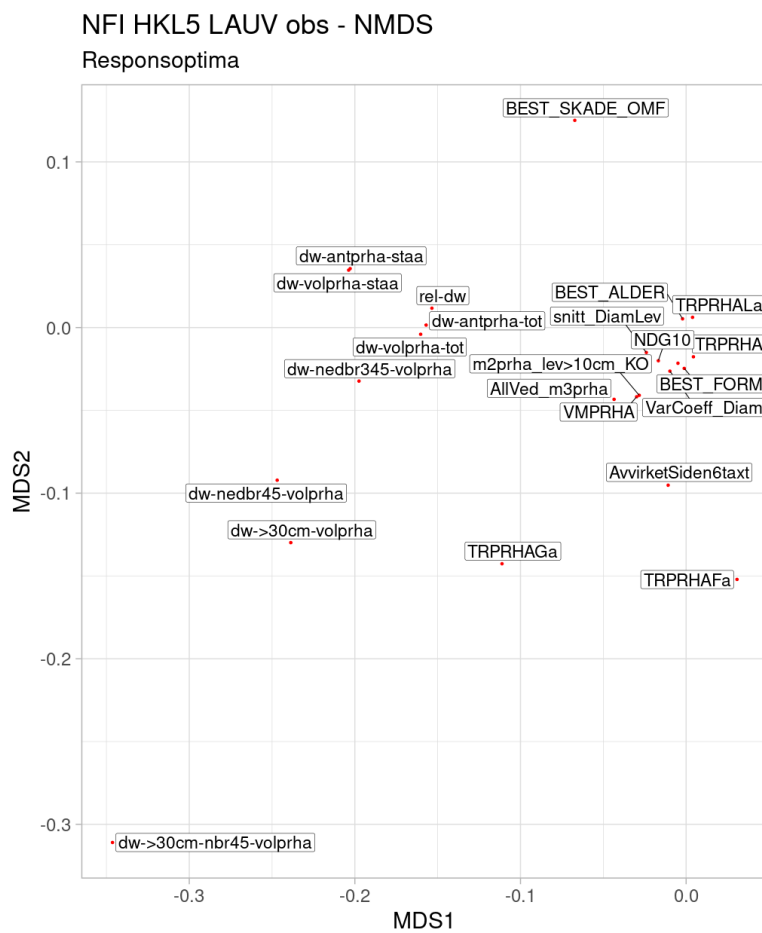
Figur V2-7. Ordisurf plot som viser sammenhengen mellom utvalgte variabler og hovedaksene i NMDS-ordinasjon for flater med granskog i hogstklasse 5.



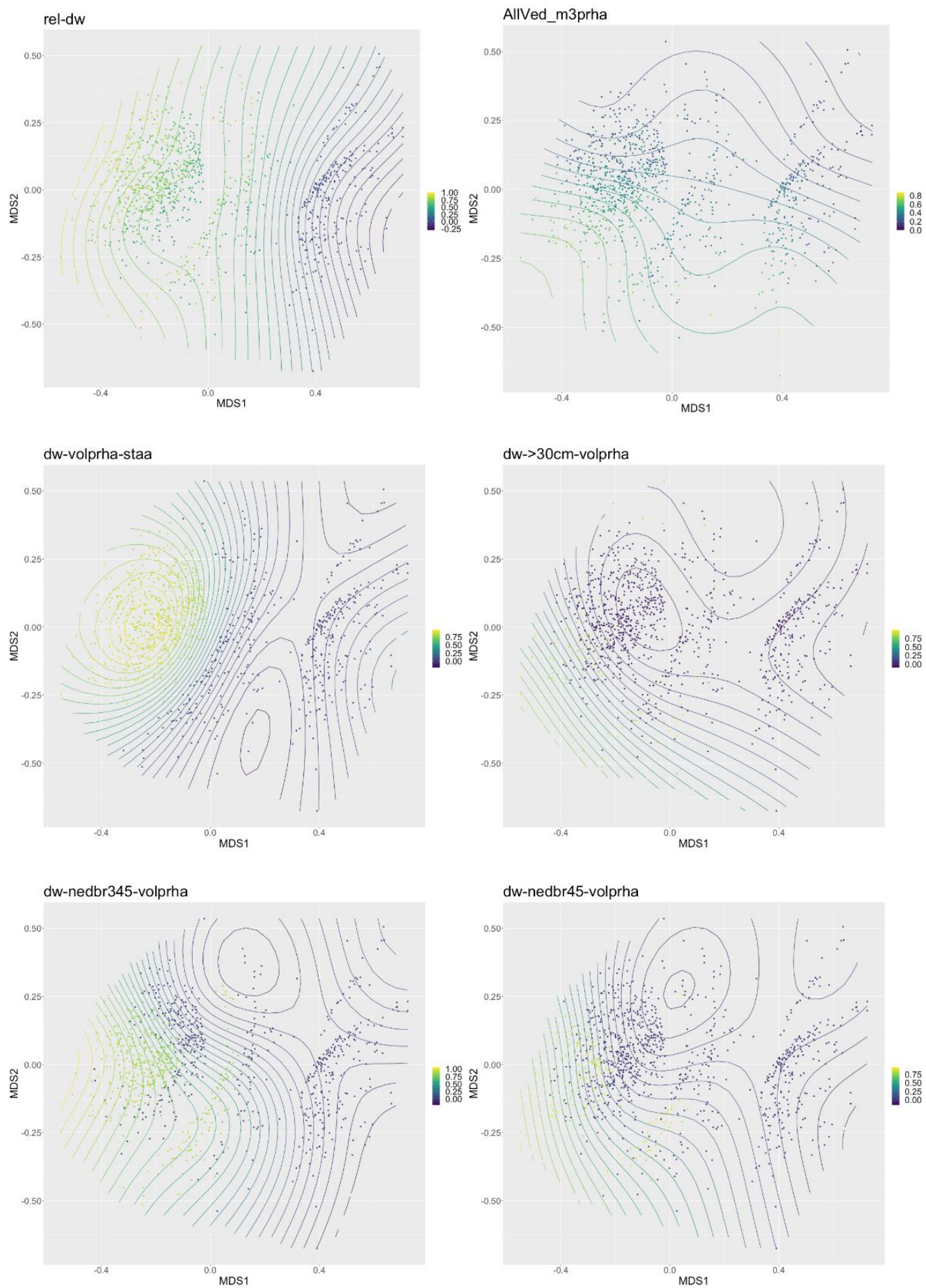
Figur V2-8. Optima for de ulike miljøvariablene i NMDS-ordinasjon av flater med furuskog i hogstklasse 5.



Figur V2-9. Ordisurf plot som viser sammenhengen mellom utvalgte variabler og hovedaksene i NMDS-ordinasjon for flater med furuskog i hogstklasse 5.



Figur V2-10. Optima for de ulike miljøvariablene i NMDS-ordinasjon av flater med lauvskog i hogstklasse 5.

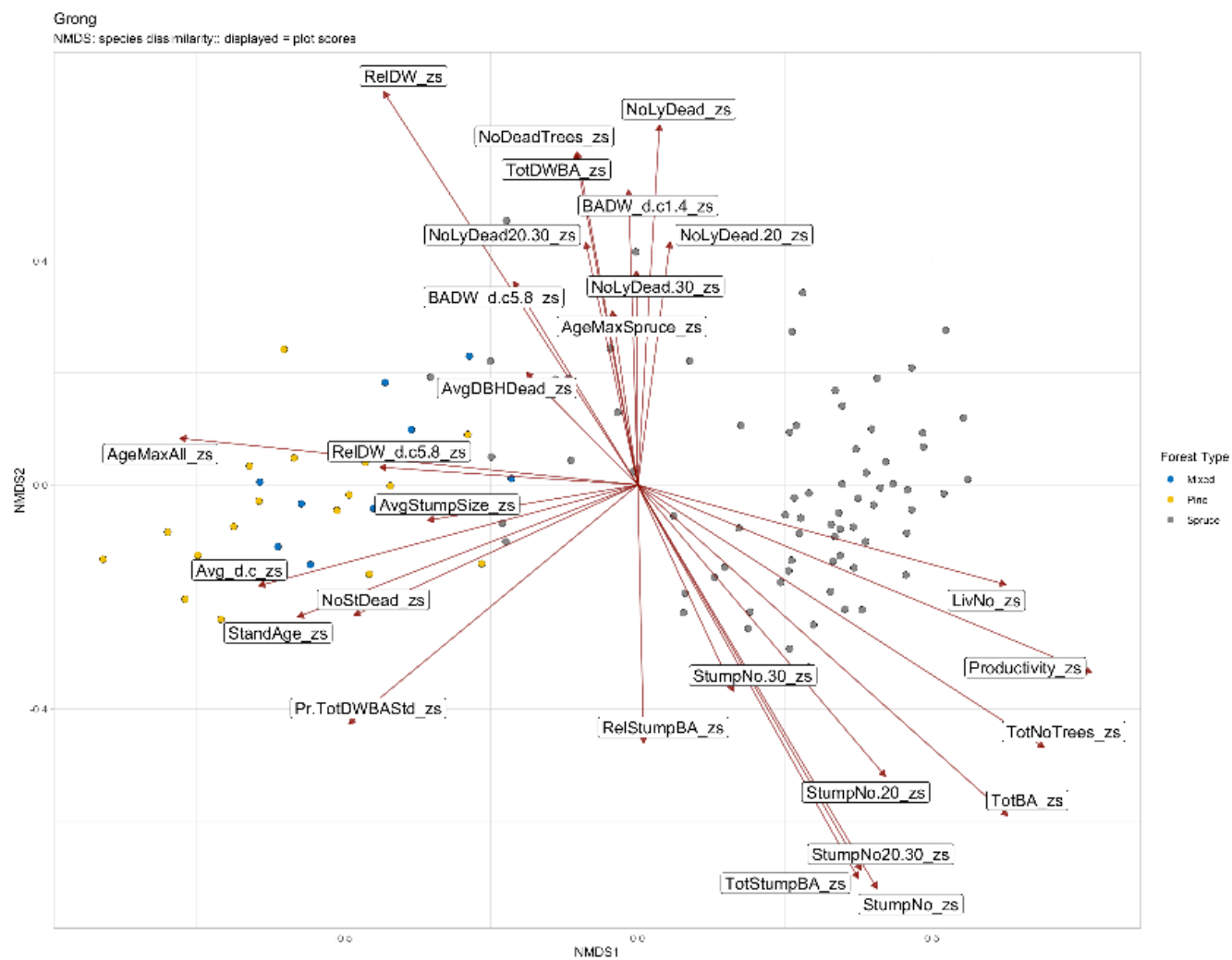


Figur V2-11. Ordisurf plot som viser sammenhengen mellom utvalgte variabler og hovedaksene i NMDS-ordinasjon for flater med lauvskog i hogstklasse 5.

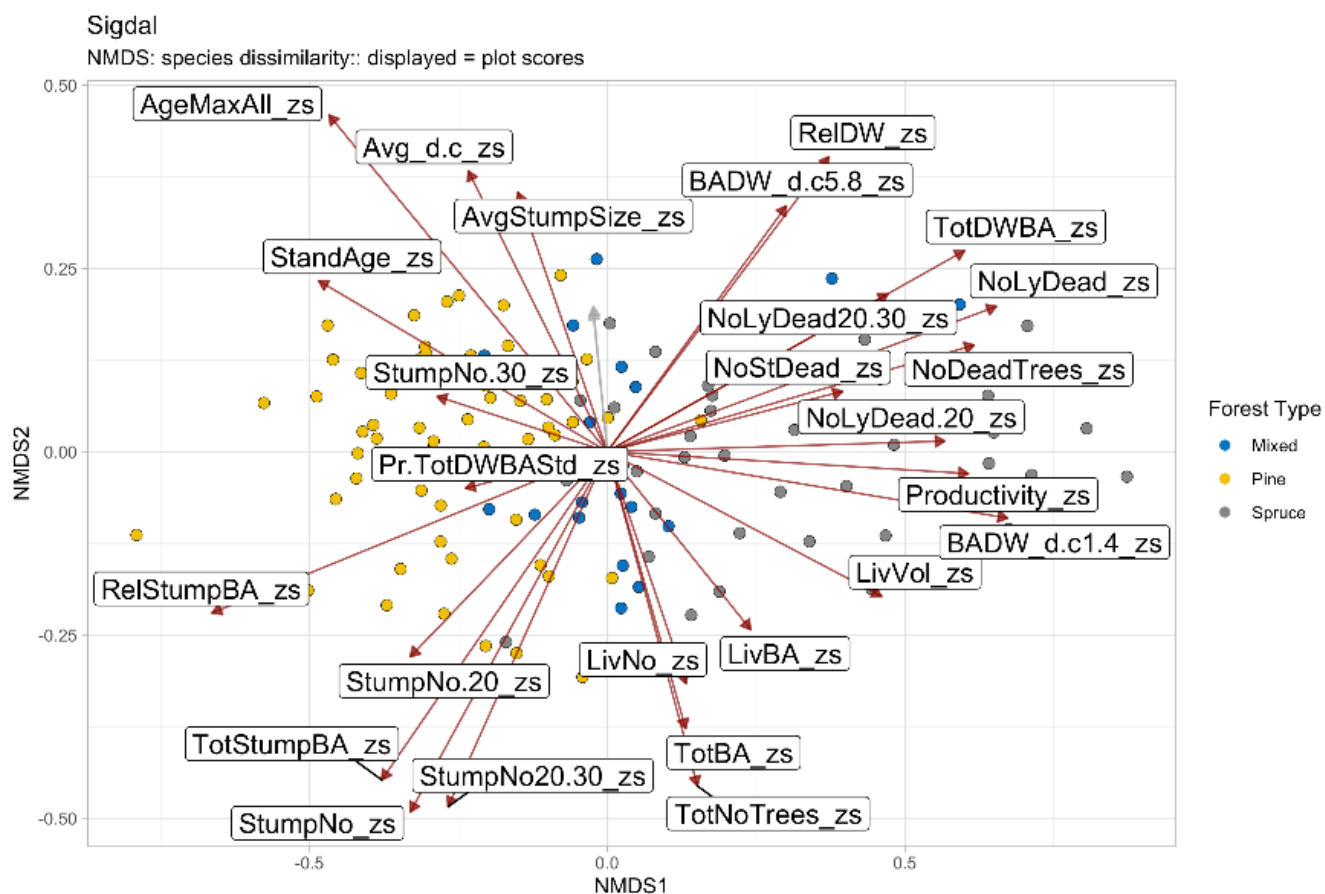
7.3 Vedlegg 3. Oversikt over variabler i MiS-datasettet

Variabel	Beskrivelse
RNr	Prøveflatenummer
Forest_type	Hovedskogtype (gran, furu)
Productivity	Bonitet: 6,8,11,14,17,20
TreeLayer	Vertikale sjikt: 1, 2, 3 eller flere
StandEveness	Horisontal jevnhet: 1,2,3
Cutting_class	Hogstklasse: her 4 eller 5
Stand_age	Bestandsalder (10års-klasser)
LivBA	Grunnflatesum levende trær
LivVol	Volum levende trær
LivNo	Antall levende trær
Pr.LivSpruce	Volumandel grantrær av alle trær
Pr.LivPine	Volumandel furutrær av alle trær
Pr.LivDecid	Volumandel løvtrær av alle trær
TotBA	Grunnflatesum av levende og døde trær pluss stubber
EstProd	Beregnet produktivitet basert på TotBA og klassifisert som 1,2 eller 3
TotNoTrees	Totalt antall trær
AgeMaxAll	Alder eldste tre
AgeMaxPine	Alder eldste furu
AgeMaxSpruce	Alder eldste gran
AgeMaxDec	Alder eldste løvtre
StumpsNo	Antall stubber
AvgStumpSize	Gjennomsnittlig stubbestørrelse
StumpNo.20	Antall stubber < 20cm
StumpNo.20.30	Antall stubber 20-30 cm
StumpNo.30	Antall stubber > 30 cm
TotalStump	Antall stubber
NoDeadTrees	Antall døde trær
NoLyDead	Antall liggende døde trær
NoStDead	Antall stående døde trær
AvgDBH.Dead	Gjennomsnitt diameter døde trær
NoLyDead.20	Antall liggende døde trær < 20 cm
NoLyDead.20.30	Antall liggende døde trær 20-30 cm
ToDWBA	Total grunnflate døde trær
PrTotDWBASTd	Andel stående død ved av grunnflate døde trær
BADW.d.c.1.4	Grunnflate død ved, lite nedbrutt
BADW.d,c.5.8	Grunnflate død ved, langt nedbrutt
Avg_d.c	Gjennomsnittlig grad av nedbrytning død ved
Openess	Skogens maksimale åpenhet siste 100 år, basert på stubbenes og trærnes nedbrytningsgrad, samt levende trærns alder: 1,2,3 eller 4
Rel.DW	Døde trærns grunnflateandel av all ved (død ved, levende og hogde trær)
Rel.DW_d.c.5.8	Andel langt nedbrutt død ved av grunnflate av all ved.
RelStump_BA	Stubbenes andel av grunnflate all ved.
NoLyDead.30_dc4.8	Antall langt nedbrutte stokker død ved > 30 cm

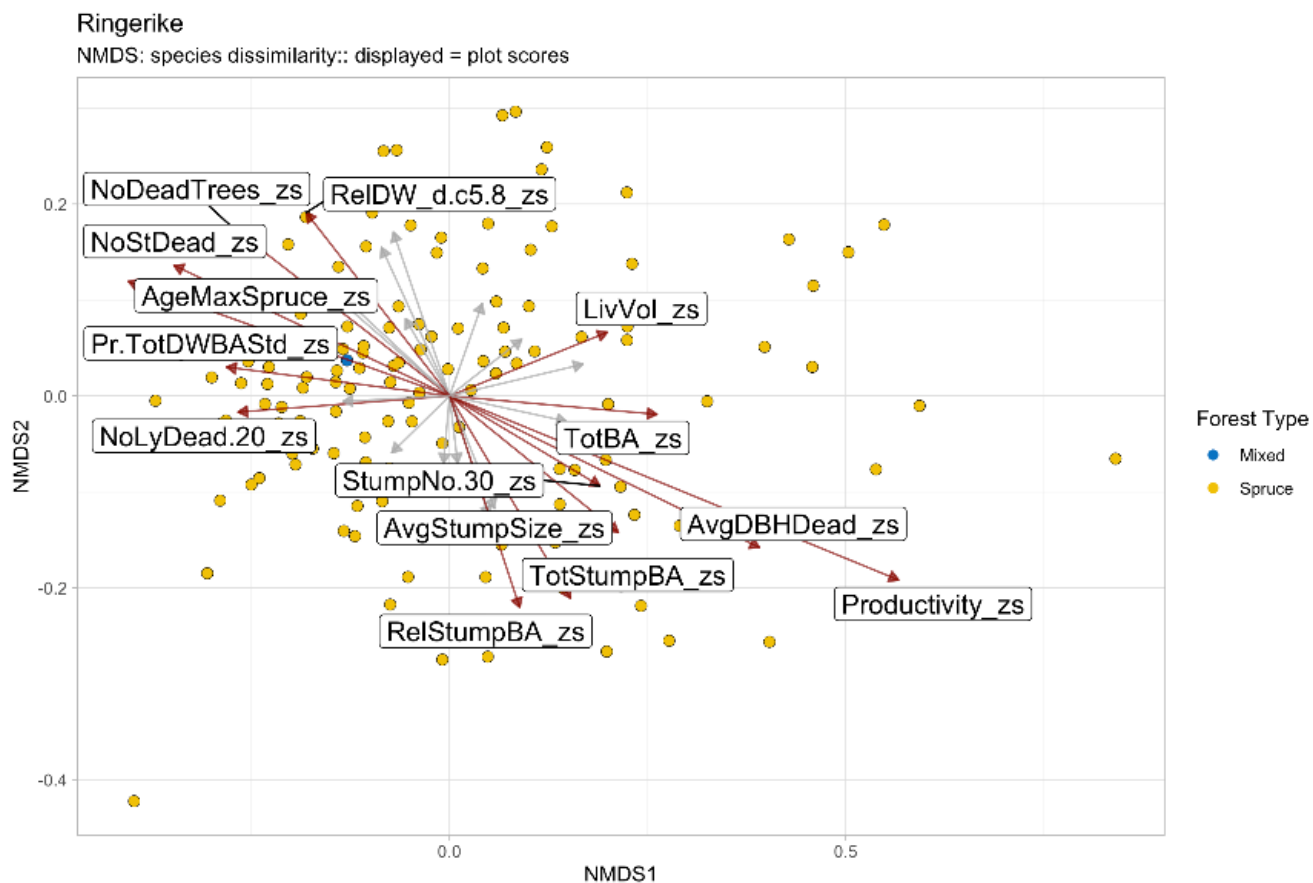
7.4 Vedlegg 4. Ordinasjonsplot for artssammensetning i MiS-datasettet



Figur V4-1a. Ordinasjoner av alle arter samlet, fra Grong.



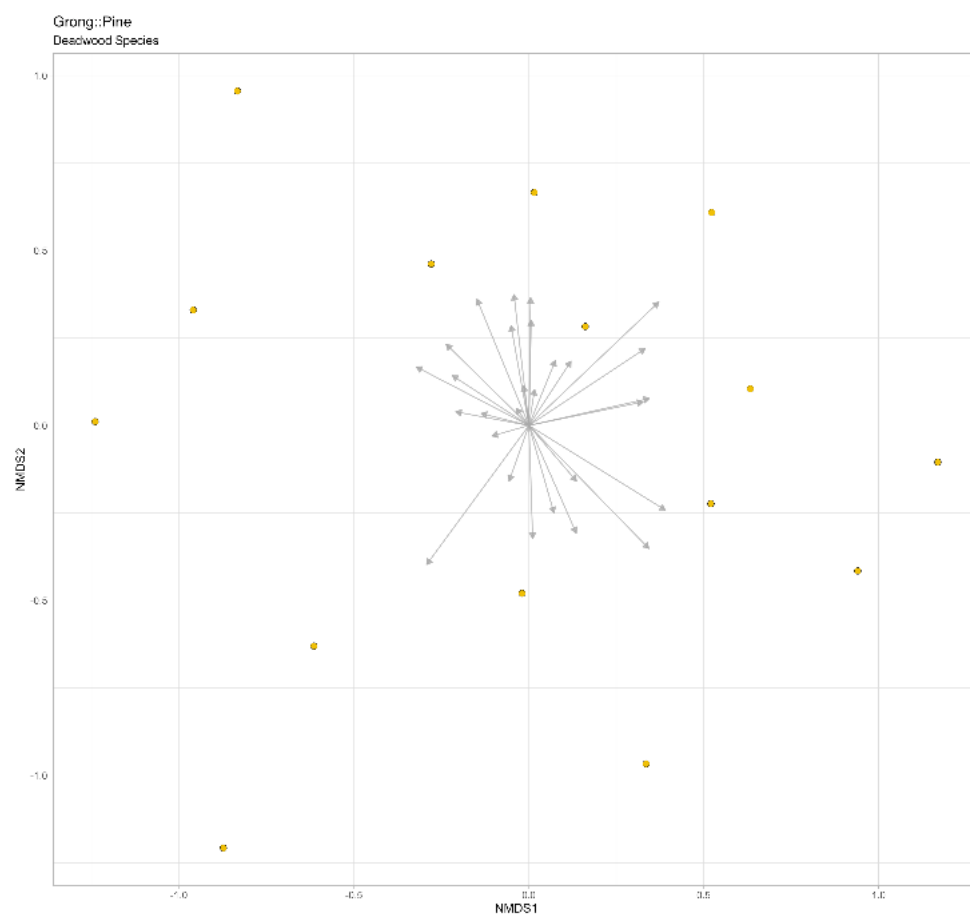
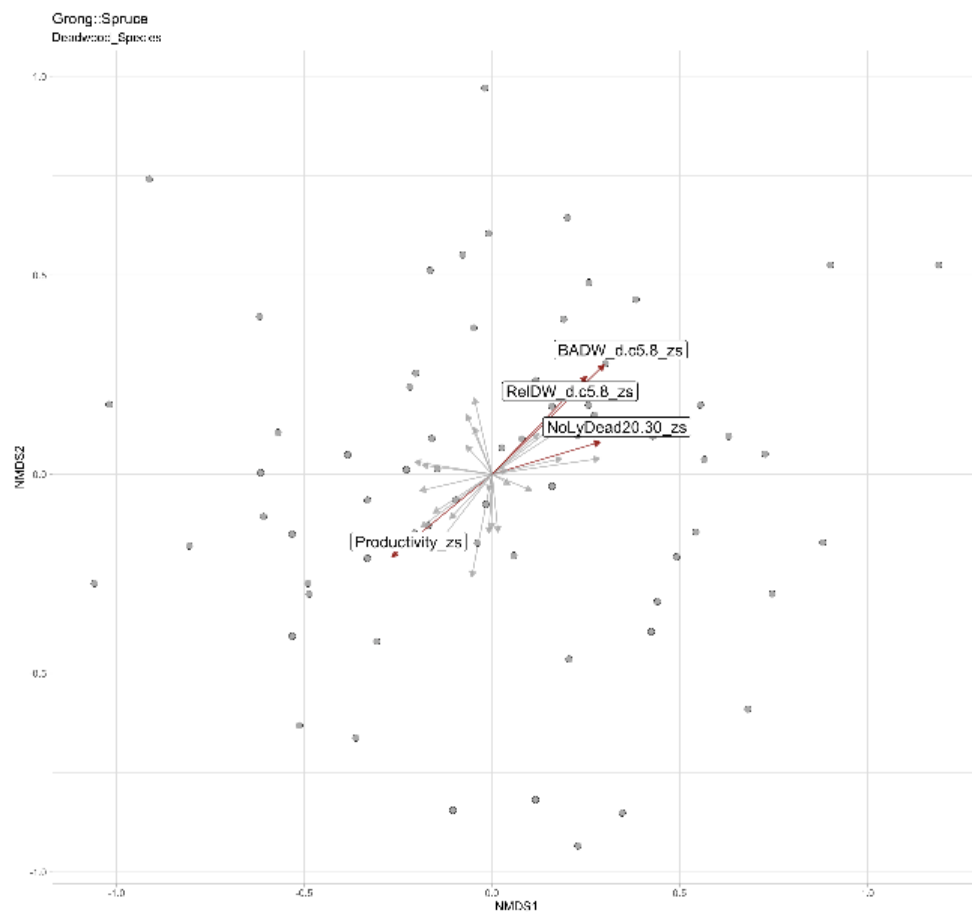
Figur V4-1b. Ordinasjoner av alle arter samlet, fra Sigdal.



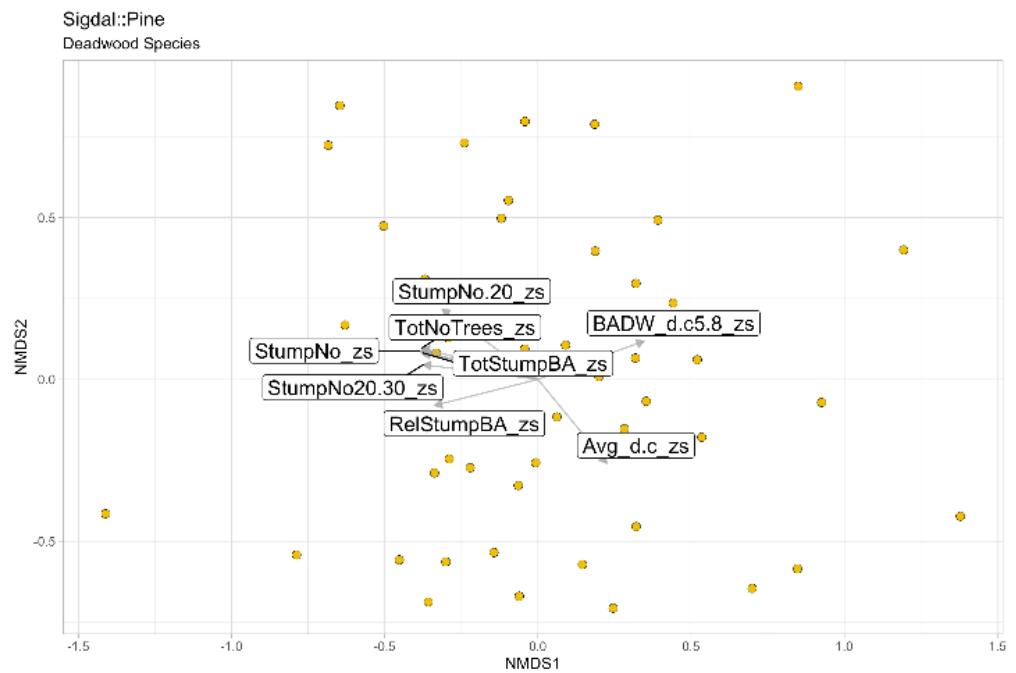
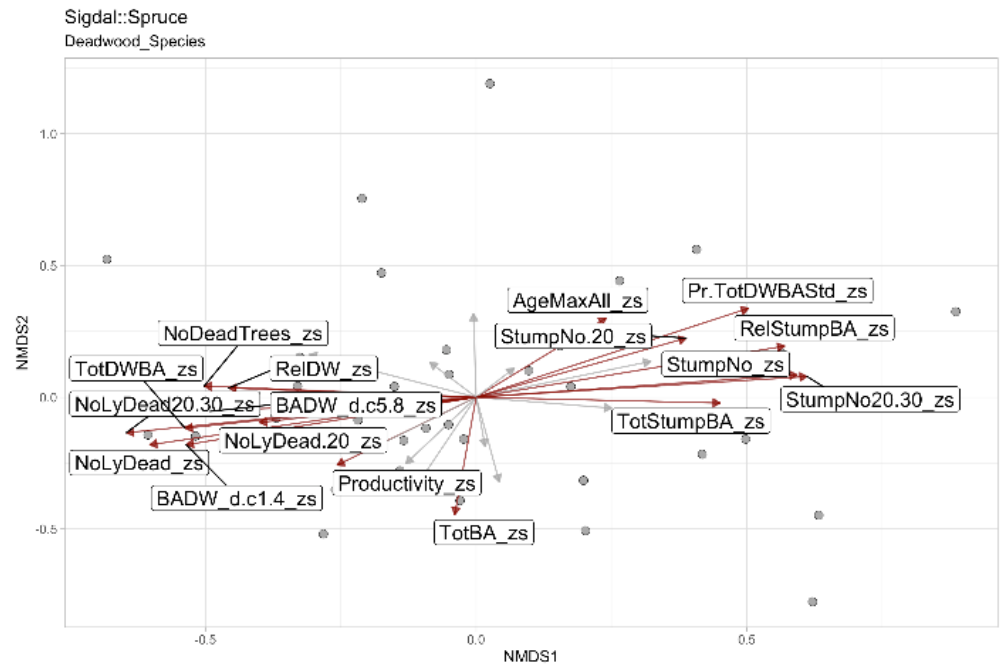
Figur V4-1c. Ordinasjoner av alle arter samlet, fra Ringerike.

Figur V4-2a.

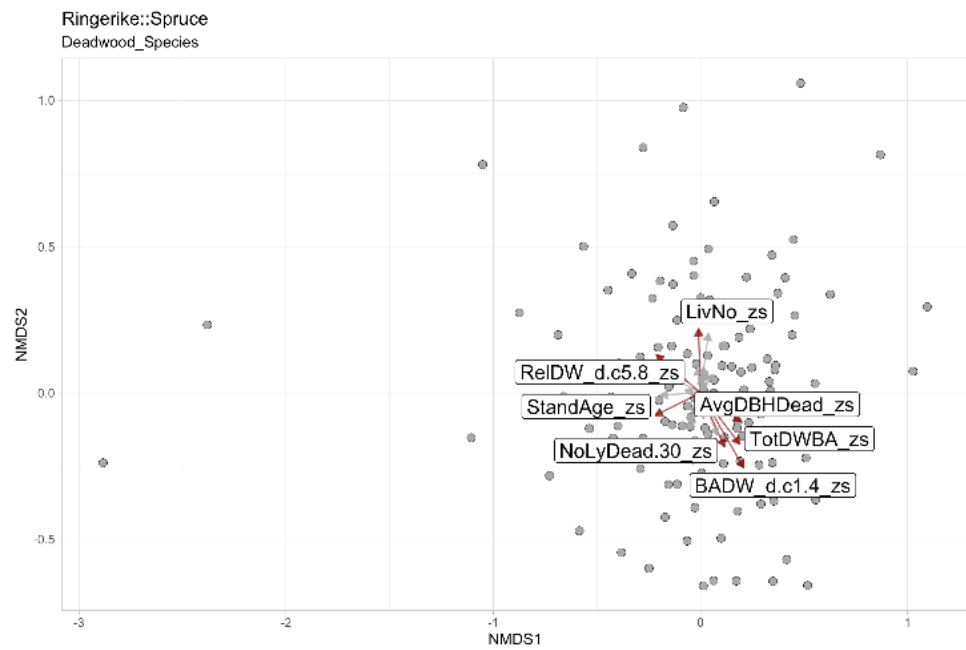
Ordinasjon for dødved-arter for Grong, fordelt på dominerende treslag; henholdsvis gran (øverst) og furu (nederst).



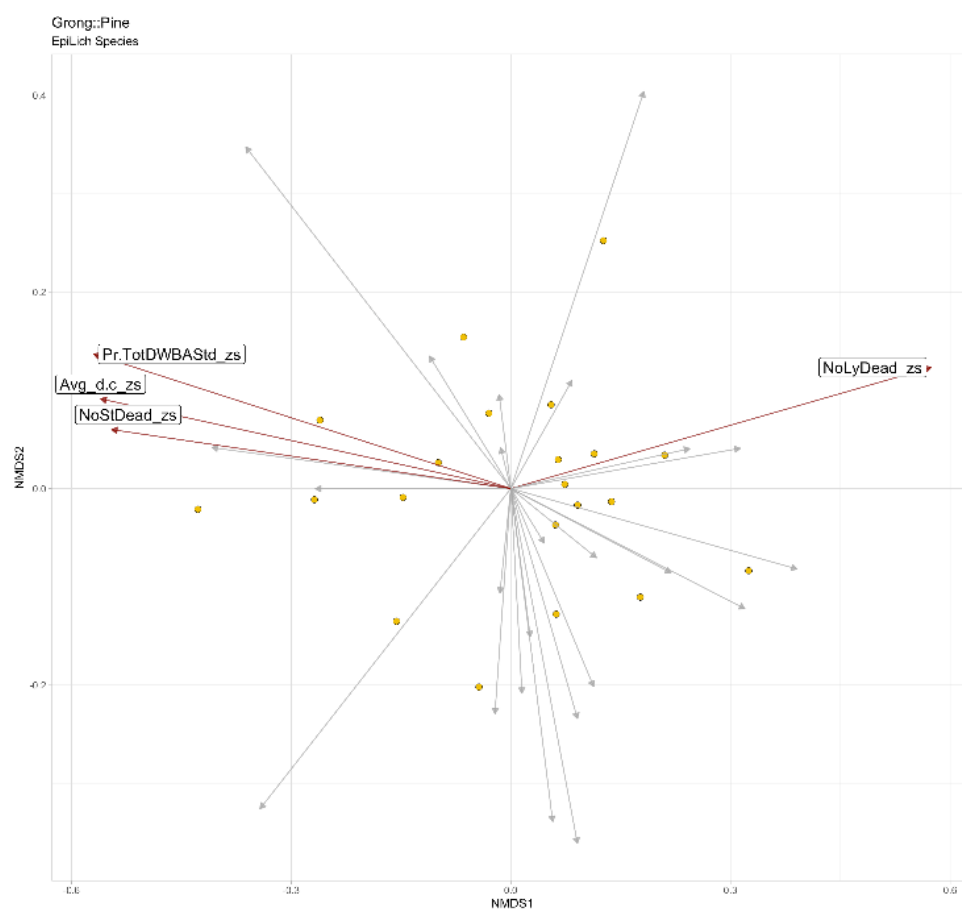
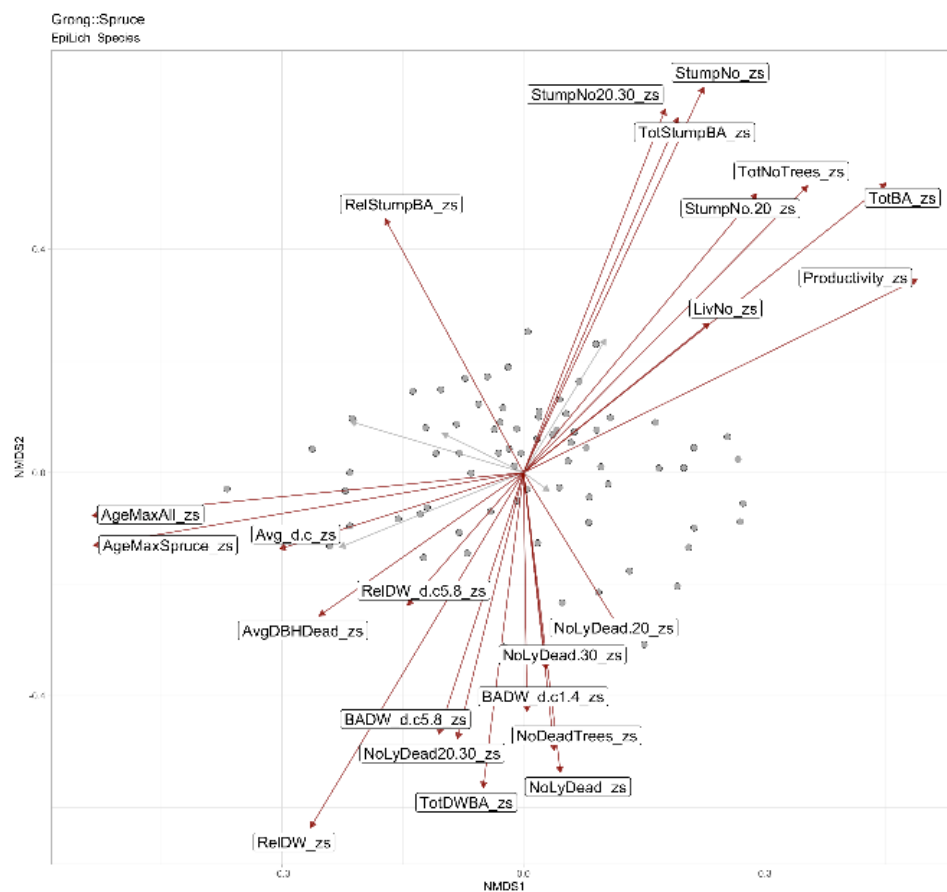
Figur V4-2b.
Ordinasjon for dødved-arter for Sigdal, fordelt på dominerende treslag; henholdsvis gran (øverst) og furu (nederst).



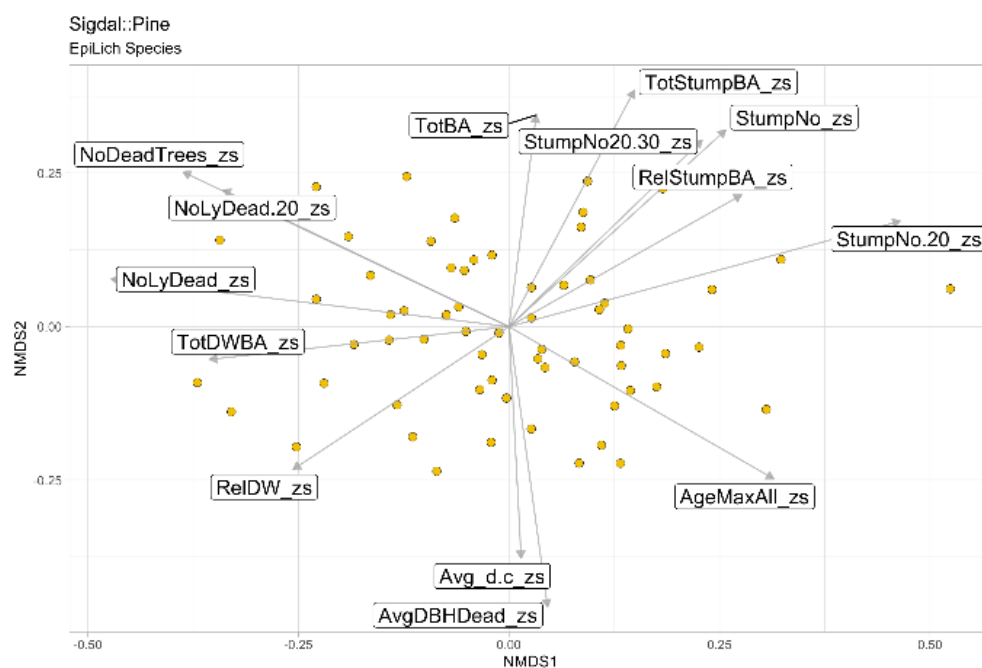
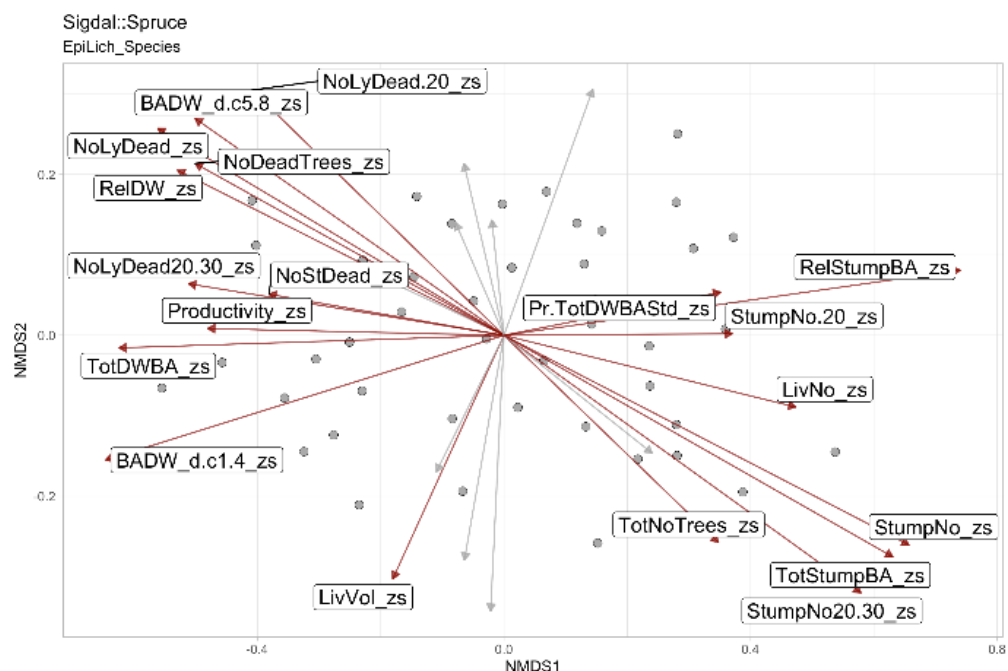
Figur V4-2c.
Ordinasjon for dødved-
arter for Ringerike, for
dominerende treslag;
gran.



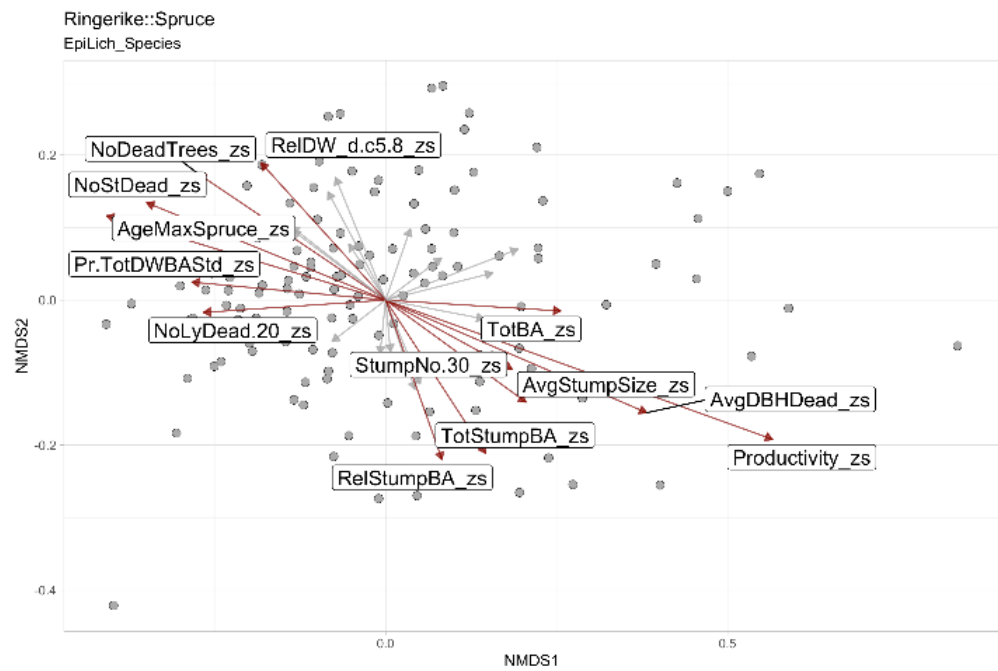
Figur V4-3a. Ordinasjon for epifytter for Grong, fordelt på dominerende treslag; henholdsvis gran (øverst) og furu (nederst).



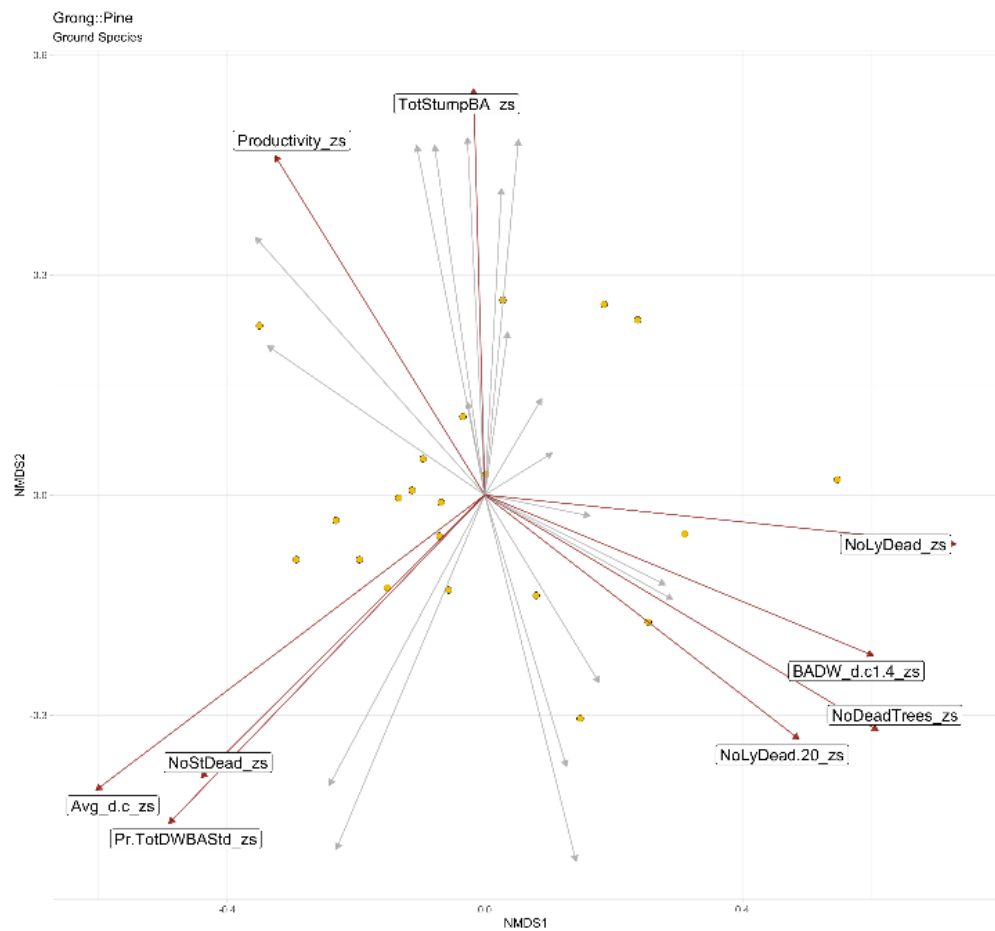
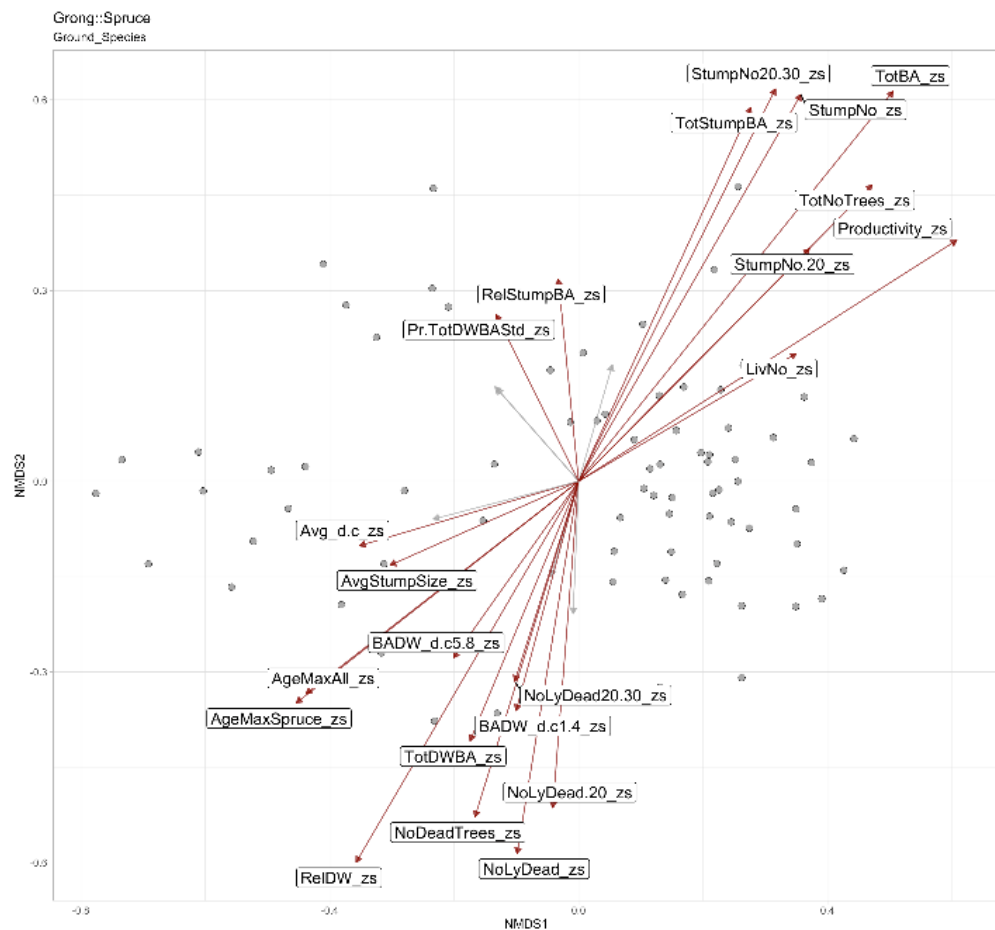
Figur V4-3b.
Ordinasjon for epifytter
for Sigdal, fordelt på
dominerende treslag;
henholdsvis gran
(øverst) og furu
(nederst).



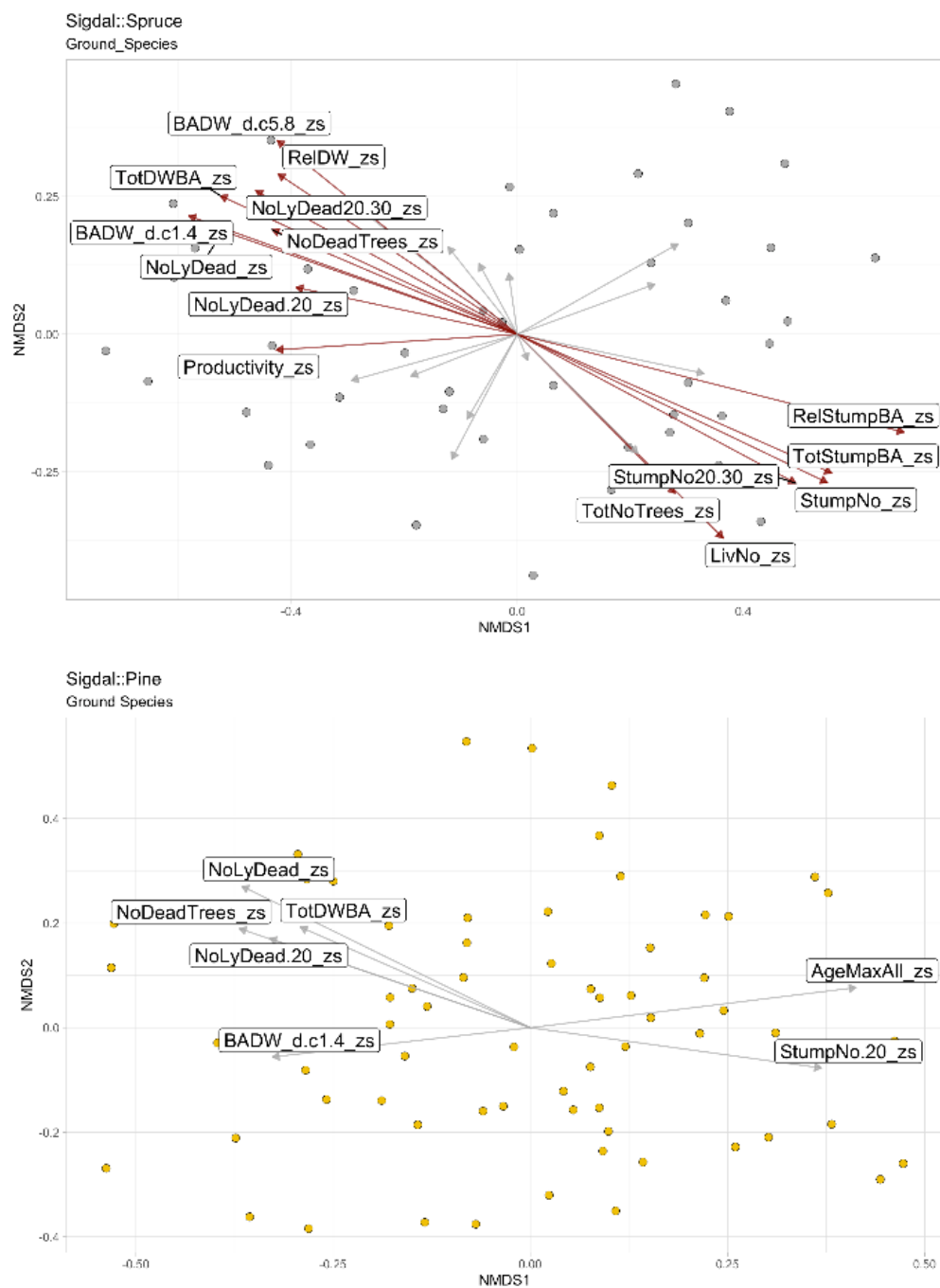
Figur V4-3c.
Ordinasjon for epifytter
for Ringerike, for
dominerende treslag;
gran.



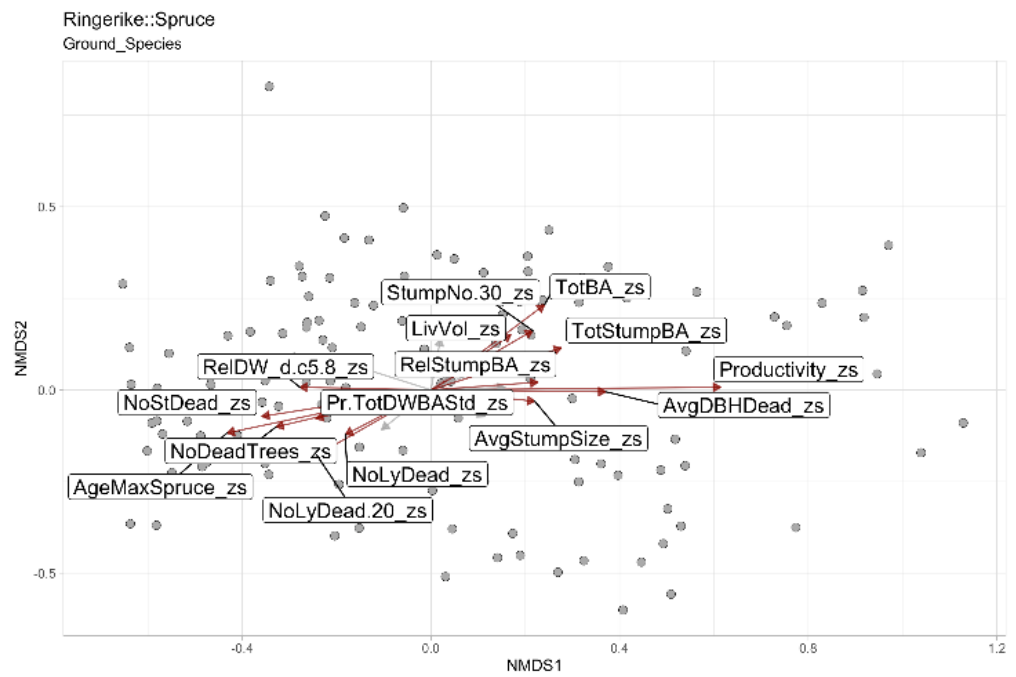
Figur V4-4a.
Ordinasjon for bakke-
levende arter for Grong,
fordelt på dominerende
treslag; henholdsvis
gran (øverst) og furu
(nederst).



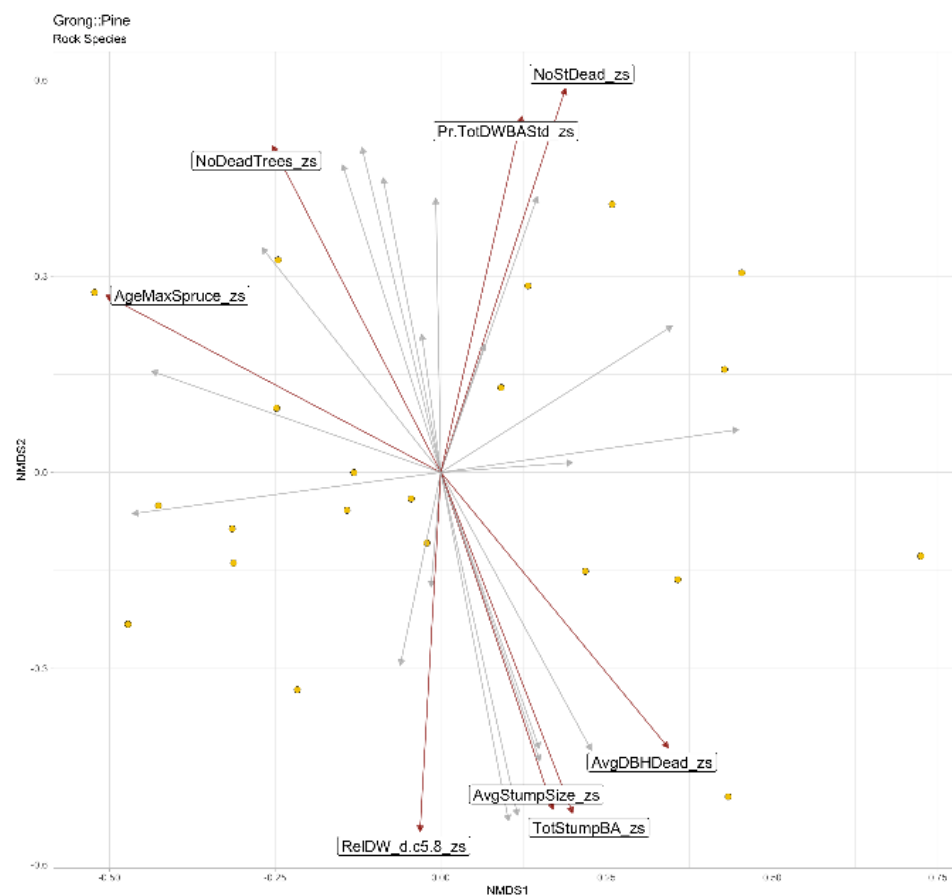
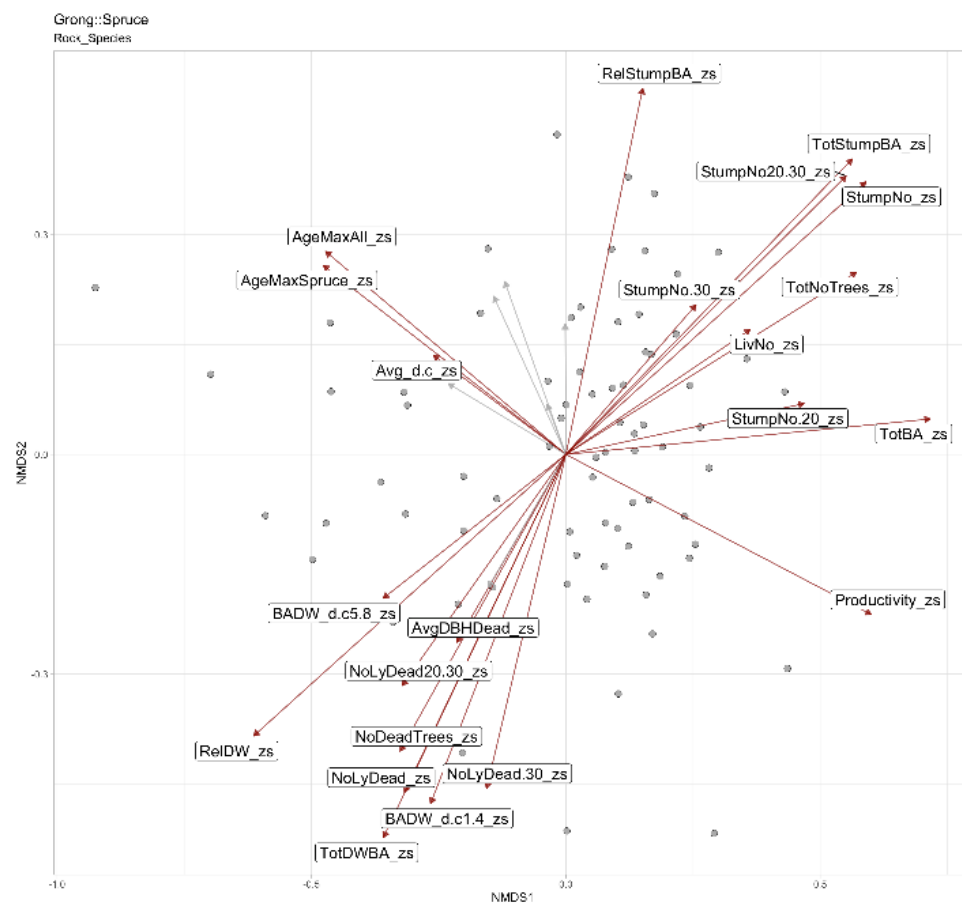
Figur V4-4b.
Ordinasjon for bakke-
levende arter for Sigdal,
fordelt på dominerende
treslag; henholdsvis
gran (øverst) og furu
(nederst).



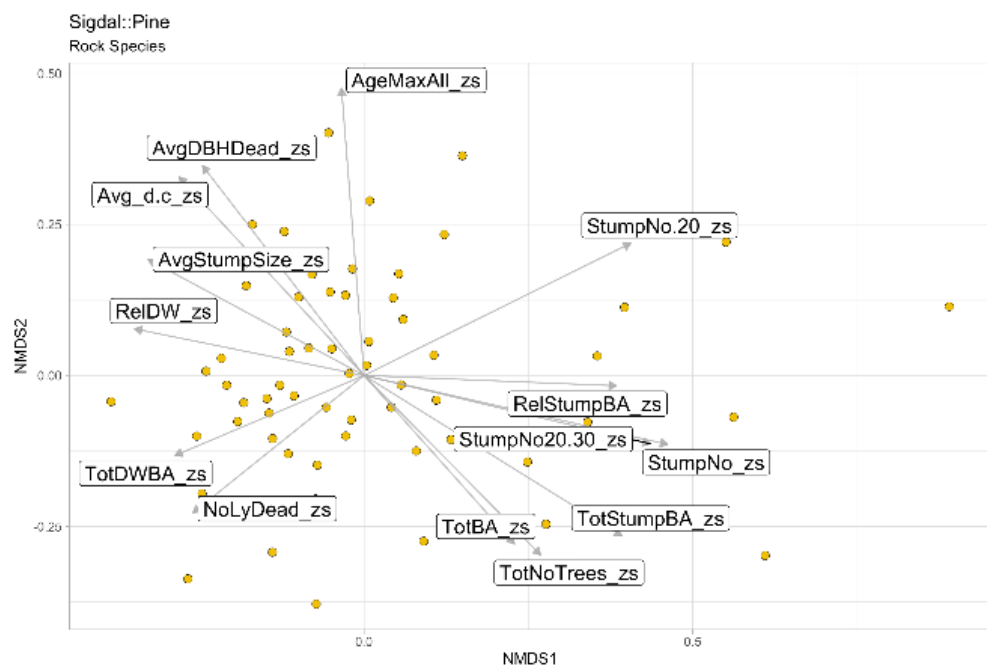
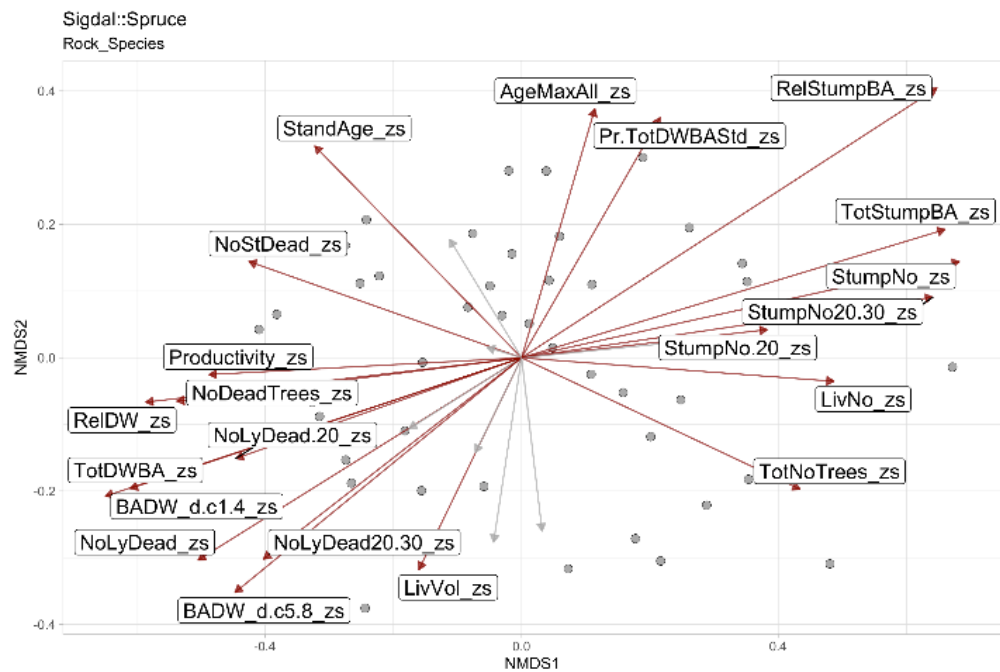
Figur V4-4c.
Ordinasjon for bakke-
levende arter for
Ringerike, for
dominerende treslag;
gran.



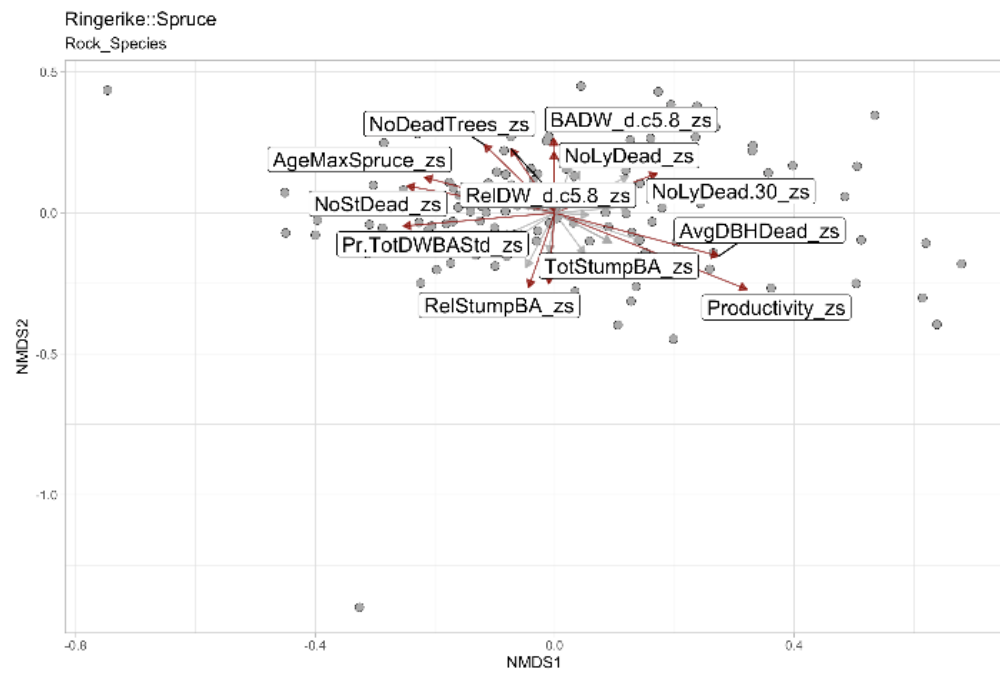
Figur V4-5a. Ordinasjon for stein-levende arter for Grong, fordelt på dominerende treslag; henholdsvis gran (øverst) og furu (nederst).



Figur V4-5b.
Ordinasjon for stein-
levende arter for
Sigdal, fordelt på
dominerende treslag;
henholdsvis gran
(øverst) og furu
(nederst).



Figur V4-5c.
Ordinasjon for stein-
levende arter for
Ringerike, for
dominerende treslag;
gran.



Rapportserie fra Naturhistorisk museum, UiO:

<https://www.nhm.uio.no/forskning/ressurser/publikasjoner/nhm-rapporter/index.html>