



Norges miljø- og
biovitenskapelige
universitet

Masteroppgave 2021 30 stp

Fakultetet for miljøvitenskap og naturforvaltning

Hvordan ettervirkningene av en 26 år gammel fin-skala forstyrrelse og lystilgang i skogbunnen påvirker etablering og vekst hos gran, furu, rogn, bjørk og hårfrytle i en granskog i SØ-Norge

How aftereffects of a 26 year old fine-scale disturbance and light availability on the forest floor affects the establishment and growth of Norway spruce, Scots pine, rowan, downy birch and hairy wood-rush in a spruce forest in SE-Norway

Oline Rosnes Lima

Master i naturforvaltning

Forord

Jeg startet på Landskapsplanlegging med landskapsarkitektur ved Høgskulen på Vestlandet i håp om å bli landskapsarkitekt. Etter noen år med fag om naturmangfold, forvaltning og økologi, endte jeg studieforløpet med en vegetasjonsøkologisk bachelor og et ønske om å forvalte og lære mer om naturen. Da jeg skulle velge hva jeg ville skrive om i den avsluttende masteroppgave i Naturforvaltning ved Norges miljø- og biovitenskaplige universitet, var det naturlig å kontakte Knut Rydgren, som var en av veilederne mine på bacheloren, og som igjen ble en av veilederne mine på masteren. Hans interesse for faget sitt er en inspirasjon, og i mitt tilfelle har det vært svært smittsomt. Dermed vil jeg rette en spesielt stor takk til Knut Rydgren for at du har vært en god professor og veileder, og for at jeg fikk anledning til å benytte meg av et etablert studieområde med mange interessante publikasjoner knyttet til seg. Videre vil jeg takke veilederne mine på Ås, Mikael Ohlson og Johan Asplund, for motiverende samtaler, støtte, og konstruktive og gode tilbakemeldinger.

Jeg vil gjerne takke Sara Margrete Gilberg Nyjordet, Tor Sigbjørn Lima og Simon Lima for hjelp med kjøring, bæring og notatskriving, og takk for godt selskap. Jeg vil takke venner og familie for støtte, gode samtaler og lyspunkter i en ganske så nedstengt tid.

Oslo, 31. mai 2021

Oline Rosnes Lima



Sammendrag

Forstyrrelser og suksesjoner er en del av den naturlige dynamikken i boreal skog, og skaper store og små, romlige og tidsmessige endringer. Endringene fører til heterogenitet i økosystemene og kan øke artsdiversiteten. Vanlige forstyrrelser i skogen er blant annet stormer som fører til trefall og rotvelt, som igjen fører til åpne glenner med bar jord som legger til rette for etablering av tidlig suksesjonsarter, og åpne glenner i kronedekket som gir ekstra sollys i skogbunnen, noe som kan være avgjørende for spiring og etablering av trær.

Plantene i skogen har ulike etablerings- og revegeteringsstrategier for å fylle de forskjellige nisjene i naturen. Dette har jeg undersøkt nærmere på artsnivå. Derfor har jeg valgt ut fire tre-arter og en sivplante for (1) å finne ut om forskjellig grad av små-skala forstyrrelser påvirker hvordan gran, furu, rogn, bjørk og hårfrytle har etablert seg i skogbunnen 26 år etter forstyrrelsen, og (2) om lystilgangen på skogbunnen påvirker etablering av de nevnte artene.

Jeg samlet inn data på forekomst og mengde for de fem artene fra 75 vegetasjonsruter som ble brukt i et små-skala forstyrrelseseksperiment i 1993. Eksperimentet simulerte en forstyrrelsesgradient, som varierte fra ligge- og brunstgroper laget av rådyr og elg, til eksponert mineraljord etter rotvelt. Jeg målte diffust og direkte lystilgang ved kalkulere ut fra Fisheye-fotografier av kronedekket i de samme rutene. Jeg analyserte dataene med Linear Mixed-Effects models og forenklet modellene til jeg kom frem til den best tilpassede modellen; «minimal adequate model».

Resultatene viste at det var signifikant mer gran og hårfrytle i to av de tre behandlingene med høyest grad av forstyrrelse, enn i de resterende behandlingene. Dette tyder på at gran og hårfrytle krever en forstyrrelse som gir dem tid til å etablere seg på jord fri for strøfall før konkurranse fra lyngplanter og mose inntreffer. Videre viste resultatene at forekomst av rogn avtok signifikant med økende mengde diffust lys. Dette tyder på at rogn, begunstiges av å spire på de mørkere delene av en generelt mørk skogbunn.

Abstract

Disturbances and successions are parts of the natural dynamics of the boreal forest. It creates large and small, spatiotemporal changes. The changes lead to heterogeneity in the ecosystems, which can increase the species diversity. Normal disturbances in the forest may be windstorms that causes trees to uproot, or tree falls, and makes gaps in the forest floor which enables establishment of pioneer species, and gaps in the canopy so that more sunlight reaches the forest floor, which could be crucial for tree seedlings to establish.

The plants of the forest have different strategies of establishment and growth to fill all niches. I have examined four tree-species and a rush (1) to find out if different treatments of fine-scale disturbance are affecting the establishment of Norway spruce, Scots pine, rowan, downy birch and hairy wood-rush 26 years after the disturbance, and (2) if light availability on the forest floor affects the establishment of the same species.

I collected data of frequency for the five species from 75 plots which were used in a fine-scale disturbance experiment in 1993. The experiment simulated a disturbance gradient, spanning from heat and rut hollows made of roe-deer and elk, to exposed mineral soil caused by tree uprooting. I measured the diffuse and direct light availability by calculating it from Fisheye-photographs of the canopy from the same plots. I analysed the data by using Linear Mixed-Effects Models and simplified the model to achieve the best fitted model; “minimal adequate model”.

My results showed that there were significantly more Norway spruce and hairy wood-rush in two of the three treatments with the highest degree of disturbance. This suggests that Norway spruce and hairy wood-rush needs a disturbance that gives them time to establish and grow on a litter-free ground before the clonal ingrowth of competing shrubs and mosses reaches inn from the margins. The results showed further that the occurrence of rowan went down significantly as the diffuse light increased. This may suggest that rowan establishment and growth benefits from establishing on the darker parts of the dark forest floor.

Innhold

Innledning	4
Materiale og metode	7
Områdebeskrivelse	7
Studieartene	8
Datainnsamling: Tidligere utført	11
Datainnsamling: Artene	12
Datainnsamling: Lysdata.....	13
Statistisk analyse.....	14
Resultat	15
Diskusjon.....	17
Artenes etablering 26 år etter forstyrrelsen	17
Lystilgangens påvirkning i skogbunnen	19
Konklusjon	20
Kildeliste.....	21
Vedlegg 1	25

Innledning

Den boreale skogen strekker seg som et bredt skjerf av bartrær og hardføre løvtrær rundt den nordlige halvkule (Bonan & Shugart, 1989), og er et av verdens største terrestriske biom (Kasischke et al., 1995). Her er det kalde vintrer med langvarig snødekke som medfører kort vekstsesong (Moen, 1998). Skogens variasjon strekker seg fra trær med høy kronetetthet, noe som gir en fuktig og skyggefull skogbunn med et teppe av moser, til et mer åpent skoglandskap med lavdominans på skogbunnen i nordlige og kontinentale strøk (Stocks et al., 2008). Den naturlige dynamikken i boreal skog innebærer sykluser med forstyrrelser og suksesjoner (Burton et al., 2003).

Forstyrrelser er menneskeskapte eller naturlige hendelser som former skogen (Dale et al., 2001). De er en integrert del av skogens økosystem, og noen arters livsgrunnlag er avhengige av de etterfølgende suksesjonsprosessene (Dale et al., 2000). Endringene forstyrrelsene gjør på sammensetning, struktur og funksjonelle prosesser (Dale et al., 2001), er en av de viktigste faktorene som fører til romlig og tidsmessig heterogenitet i et økosystem (Turner, 2010). Dette kan igjen skape artsdiversitet (Hansen et al., 1991; Jonsson & Esseen, 1990; Kuuluvainen, 1994). I boreal skog er skogbrann og insektsangrep de mest dominere forstyrrelsene (Burton et al., 2003). Dette er ofte forstyrrelser som skjer på stor romlig skala, og som i høy grad bekjempes grunnet fatale og økonomiske konsekvenser (Bleken et al., 1997; Matz et al., 2020; Schwab et al., 2009). Men der er mange andre betydningsfulle forstyrrelser som skjer i den boreale skogen, som stormfelling, tørke og ekstremnedbør, og andre hendelser som skjer på mindre romlig skala som trefall og rotvelt, beiting og dyretråkk.

En storm vil ofte lede til trefall som gir mange mindre glenner i skogen, heller enn ett stort åpent område, og dermed skapes små åpninger og naturlig uttynning (Oliver & Larson, 1996). Dette er forstyrrelser som er drevet av abiotiske forhold, men oftest er de små forstyrrelsene som skaper glennedynamikk på skala med ett eller få trær, først og fremst drevet av biotiske eller autogene forhold (Angelstam & Kuuluvainen, 2004). McCarthy (2001) definerer en glenne som et resultat av tre-død på fin romlig skala, og som skjer på et areal mindre enn 200 m².

Glennedynamikken skaper flere små åpninger hvor sollys trenger igjennom. Lys er veldig viktig for å vekke et frø ut av dvale (Bewley et al., 2012). Og fotosyntese er avgjørende for vekst og overlevelse hos autotrofe planter (Lambers & Oliveira, 2019; Smith, 1982). Derfor er sollys en av de viktigste faktorene når trær etableres under trekronene i en skog (Lieffers et

al., 1999; Oliver & Larson, 1996). Andelen av lys som treffer tretoppene er hovedsakelig abiotisk kontrollert, men andelen som treffer busksjikt og feltsjikt er i tillegg kontrollert av tresjiktet (Lieffers et al., 1999). Lyset består av direkte og diffuse solstråler som trenger inn gjennom åpninger i tredekket, og både lyskvalitet og lysstyrke forandrer seg mye over tid og rom (Baldocchi & Collineau, 1994; Smith, 1982). Selv i relativt tette bestander med få tydelige åpninger i kronedekket, er det stor romlig variasjon i lyset som trenger gjennom tresjiktet, dermed vil nok sollys treffe skogbunnen noen steder slik at frøene til trærne spirer og vokser opp (Lieffers et al., 1999).

Planter har forskjellige etableringsstrategier for å fylle de ulike nisjene i skogen, og forstyrrelser, som både kan gi mer lys og mindre konkurranse i den mørke skogbunnen er viktige faktorer for den naturlige dynamikken i den boreale skogen. Etter en forstyrrelse er de vanligste revegeteringsstrategiene: spiring av gjenværende frø i jorda, frøspredning fra arter utenfor forstyrrelsesområdet og vegetativ formering fra omkringliggende vegetasjon (Rydgren & Hestmark, 1997).

Røsslyng, tyttebær og blåbær (latinske navn i vedlegg 1) er vanlige skogsarter som har spiredyktige frø etter flere år i jorda, mens furufrø slutter derimot å være spiredyktig etter få år i jorda (Granström, 1987). Lengelevende frøbank i jorda kan gi et forsprang i etableringskonkurransen etter en forstyrrelse som skaper sekundærsuksesjon, som rotvelt. Frø i jorda vil havne dypere ned i jorda ettersom tiden går, dermed vil frø som overlever i mange år og har vært i området lenge nok til å ha frø flere cm ned i jorden, begunstiges av en rotvelt som drar med seg de øverste delene av jorda.

Bjørk, gran og furu er tidlig koloniserende arter, de har små, lette frø med vinge som spres med vind (Lid & Lid, 2005). Noen arter blir spredt med insekter, fugler eller pattedyr som hårfrytle, stormarimjelle og rogn (Lid & Lid, 2005; Raspé et al., 2000). Bjørk, røsslyng og hårfrytle er regnet som pionerarter fordi de etablerer seg raskt etter en forstyrrelse, av disse har hårfrytle og røsslyng en langlivet frøbank (Rydgren et al., 2004).

Blåbær, tyttebær og røsslyng er arter som kan spre seg vegetativt (Albert et al., 2003; Banner, 1996; Borchert et al., 2008), og disse er dermed ikke avhengig av frøspiring og kan bre seg utover forstyrrede arealer fra de uforstyrrede kantene. Dessuten er vegetativ spredning viktig for mange moser (Grime et al., 2008), blant annet for etasjemose, fjærmose og furumose (Benscoter & Vitt, 2007; Popov, 2018; Økland, 1995b)

Noen arter ser ut til å være avhengig av lite konkurranse og tilgang på mye lys for å etablere seg. Bjørk er en hardfør art, og i vårt klima etablerer bjørkeskoger seg der klimaet ser ut til å være for hardt for andre trearter, slik som tregrensa i fjellet og nordlige breddegrader (Moore, 1979), dermed vil forstyrrelser som fører til redusert konkurranse i lavlandet, fremme etablering av bjørk som en tidlig suksesjonsart.

Andre arter ser derimot verken ut til å trenge mye sol eller forstyrrelser. Urten stormarimjelle er en halvparasitt (Mossberg et al., 2012), som blant annet bruker lyngplantene røsslyng og blåbær som vertsplante (Weber, 1976). Den har få frø sammenlignet med andre ettårige planter, men de har til gjengjeld et elaiosom som maur tiltrekkes av (Heinken, 2004). Det kan tyde på at arten klarer seg godt under et tett kronedekke ved å hente karbon fra vertsplanten (Světlíková et al., 2018), og sollys vil dermed ikke nødvendigvis være en kontrollerende faktor for hvor den forekommer. Dens nære slektning, småmarimjelle, ser ut til å foretrekke områder med lite forstyrrelse (Dalrymple, 2007).

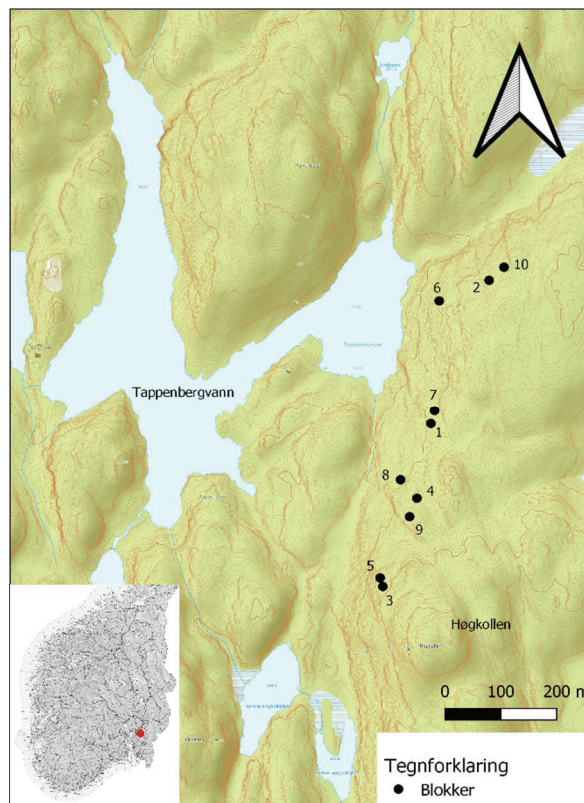
På bakgrunn av dette vil jeg finne mer ut om enkelte skogsarters etableringsstrategier og tilpasninger i skogbunnen. Jeg har valgt å fokusere studiet mitt på de aktuelle treartene i studieområdet, i tillegg til en sivplante. Målet med denne oppgaven er (1) å finne ut om forskjellig grad av små-skala forstyrrelser påvirker hvordan gran, furu, rogn, bjørk og hårfrytle har etablert seg i skogbunnen 26 år etter forstyrrelse, og (2) om lystilgangen på skogbunnen påvirker etablering av de nevnte artene. Oppgaven baserer seg på tidligere studier av Knut Rydgren, og jeg bruker de samme faste vegetasjonsrutene som ble opprettet i 1993 (se Rydgren, 1996; Rydgren, 1997; Rydgren & Hestmark, 1997; Rydgren et al., 1998; Rydgren et al., 2004; Rydgren et al., 2019).

Materiale og metode

Områdebeskrivelse

Studieområdet ligger ved Høgkollen i Østmarka naturreservat i Rælingen kommune, Viken fylke i Sørøst-Norge (figur 1) (11°02' Ø, 59°50' N). Det utvalgte studieområdet dekker et areal på 0,1 km², og ligger 230-285 meter over havet (Rydgren, 1996), i et vestvendt, lett skrånende terreng. Hovedbergartene her er glimmergneis og gabbro (NGU, 2021a) og løsmassene består av et usammenhengende dekke eller tynt lag morenemateriale (NGU, 2021b). Årsmiddeltemperaturen var 6 °C for normalperioden 1991-2020, og er hentet fra målestasjonen på Kjeller, Lillestrøm, 14 km nord for studieområdet (eKlima, 2021). Juli var den varmeste måneden, med snittemperatur på 17,2 °C, og januar var den kaldeste, med snittemperatur på -4,2 °C i januar. Årsnedbøren for samme normalperiode var 921 mm og er hentet fra målestasjon i Enebakk, 12,5 km sør-øst for studieområdet (eKlima, 2021). Området ligger i svakt oseanisk bioklimatisk seksjon og i boreonemoral vegetasjonssone (NTNU Vitenskapsmuseet, 2016).

Østmarka naturreservat er et variert barskogsområde på ca. 18 km², med relativt uberørt natur, som ble vernet i medhold av naturvernloven i 1990, og utvida til dagens størrelse i 2002 (Forskrift om Østmarka naturreservat, 2002). Blant annet på grunnlag av partier med lite påvirkning av nyere hogstinngrep og spor av vanlig skogbruk (Korsmo et al., 1991). I de sentrale delene av reservatet har kun plukkhogst vært utført, og forrige gang det skjedde var for nesten 90 år siden (Økland, 1994). Vernet og den historisk begrensede skogbruken har medført mye død ved, og stor variasjon i alder og størrelse på trærne (Rydgren, 1996; Økland, 1994). Prøver av torvsekvenser fra gransumpskoger sentralt i



Figur 1: Kart over studieområdet og plassering av de ti blokkene

reservatet har vist at det i snitt har forekommet skogbranner hvert 475. år siden siste istid, og at brannfrekvensen minket signifikant etter innvandringen av grana (Ohlson et al., 2006)

Naturreservatet er preget av en sterkt kupert topografi, med nord-sørgående dalssystemer (Korsmo & Svalastog, 1993). Dette gir variert natur med mange vann, fuktige bekkedrag, friske lisider og tørre, grunnlendte koller. Blåbærgranskog er den vanligste naturtypen i den nordlige halvdelen av reservatet, og lågurtgranskog er den vanligste typen i den sørlige halvdelen (Heggland, 2000). Bærlyngskog og noen partier med lavskog opptrer på de tørre kollene, med furu som dominerende treslag og bjørk som dominerende løvtre. Sumpskog med gran og stedvis svartor i tresjiktet opptrer i fuktige drag langs bekker, og ved vann og myrer (Økland et al., 2001). Rogn, bjørk, osp og selje er vanligst i den sørlige delen av naturreservatet, hvor det finnes holt med blandingsskog, men de boreale løvtrærne forekommer stort sett i hele naturreservatet. Derimot er edelløvtrær sjeldent (Heggland, 2000).

Den dominerende naturtypen i studieområdet, som ligger i den nordlige halvdelen av reservatet, er blåbærgranskog. Jorden i denne naturtypen har en velutviklet podsolprofil, som er klart sjikta med et strøslag på toppen, et lite nedbrutt humuslag øverst, deretter et askegrått og utvaska bleikjordlag, et mørkt utfellingslag, og nederst er mineraljorda. Tresjiktet skaper et skyggefylt miljø, og feltsjiktet er dominert av blåbær. Vegetasjonen i studieområdet er typisk for blåbærgranskog, i feltsjiktet er blåbær, tyttebær, maiblom, stormarimjelle, skogstjerne og smyle de vanligste artene, og blanksigd, ribbesigd, etasjemose, furumose og fjærmose er de vanligste i bunnsjiktet (Rydgren, 1996).

Studieartene

Jeg har undersøkt fem arter; gran, furu, rogn, bjørk og hårfrytle. Dette er de aktuelle treartene i området, og i tillegg én vanlig forekommende sivplante.

Gran er det viktigste skogstreet på Østlandet (Lid & Lid, 2005), og grana tok over dominansen i Østmarka for ca. 2000 år siden (Hafsten, 1992) da den spredte seg raskt på bekostning av annen skog, spesielt gikk det ut over furu og bjørk (Moen, 1998). Grana er litt næringskrevende og klarer seg ikke der det er for tørt (Lid & Lid, 2005). I studiet til Rydgren og Hestmark (1997), basert fra jordprøver samlet inn fra studieområdet, fant de gran i vegetasjonen, men ingen granfrø i jordprøvene. Til tross for dette, var gran blant de første til å kolonisere etter forstyrrelsesbehandlingen, og fikk en stor oppgang av forekomster

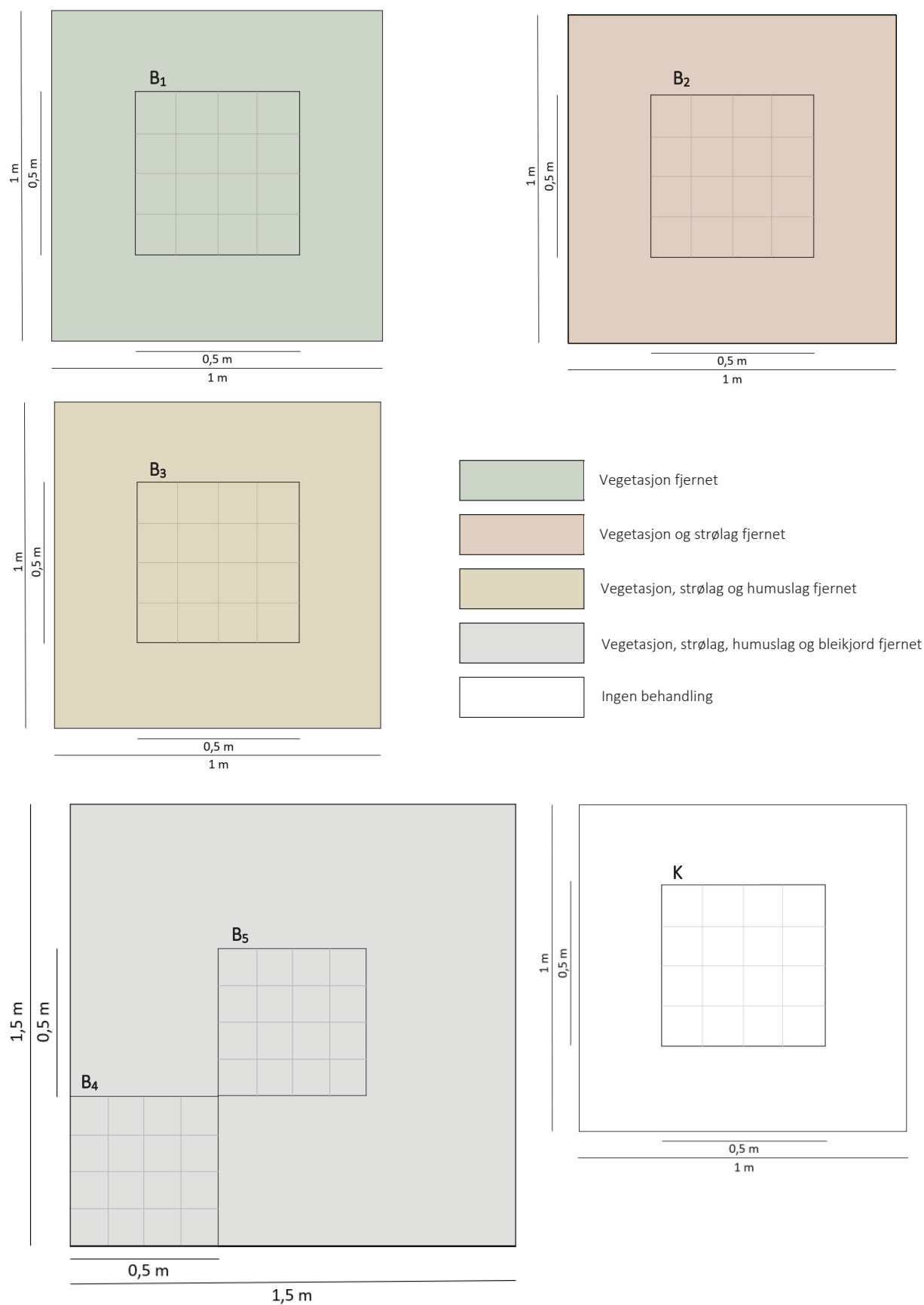
sammenliknet med før forstyrrelsen (Rydgren et al., 1998). Frøa har en vinge og blir spredd med vind (Lid & Lid, 2005).

Furu er et nøysomt treslag, og klarer seg derfor bra på skrinn, tørr og næringsfattig jord, og dominerer disse områdene på Østlandet (Moen, 1998). Frøa har en vinge og blir spredd med vind (Lid & Lid, 2005). Furu ble hverken funnet i vegetasjonen, eller i jordas frøbank i studieområdet (Rydgren & Hestmark, 1997). Den forekom ikke av betydning etter forstyrrelsen heller (Rydgren et al., 1998).

Rogn er et hardfør, borealt løvtre (Moen, 1998). Arten er vanlig fra lavlandet og opp i fjellskogen, og er funnet opp mot 1500 moh. i Norge (Lid, 1979). Frøene befinner seg inni en frukt, som er et gulrødt til rødt bærepole (Lid & Lid, 2005). Bærene blir spist av dyr og fugler, på den måten blir frøa spredd tilfeldig (Raspé et al., 2000). Likt som gran fantes rogn i vegetasjonen, men ikke i den underjordiske frøbanken i studieområdet (Rydgren & Hestmark, 1997). Rogn etablerte seg ikke raskt, og hadde en lavere forekomst av arten tre år etter forstyrrelsen, sammenliknet med før forstyrrelsen (Rydgren et al., 1998).

Bjørk var, sammen med furu, av de første treslagene som innvandret etter istiden 10 000 år siden (Moen, 1998). Bjørk er et lyskrevende treslag som kan danne skoger opp mot tregrensa, men i lavlandet forekommer det oftest som tidlig suksesjonsart, og avhenger dermed av menneskeskapte eller naturlige forstyrrelser som skaper et åpent og lyst kronedekke (Moore, 1979). Frøene har vinger og spres med vind (Lid & Lid, 2005). I studieområdet ble frø funnet i frøbanken i jorda, men artene fantes ikke i vegetasjonen (Rydgren & Hestmark, 1997). Bjørk hadde, likt som gran, en stor økning i forekomst innen de tre første årene, sammenliknet med før forstyrrelsen (Rydgren et al., 1998).

Hårfrytle er vanlig på frisk til fuktig jord, i hagemarker, skog, veikanter, strender og på rasmark (Mossberg et al., 2012). Den er vanlig fra lavlandet og opp til over skoggrensa i hele landet (Lid & Lid, 2005). Frøene spres av maur ved hjelp av et forlokkende vedheng frøene har (Mossberg et al., 2012). Hårfrytle fantes både i vegetasjonen og i jordas frøbanken i studieområdet (Rydgren & Hestmark, 1997). Likt som gran og bjørk, hadde hårfrytle en stor økning i forekomst innen tre år etter forstyrrelsen, sammenliknet med før (Rydgren et al., 1998).



Figur 2: Utforming og behandling av ruter: B₁ - vegetasjon er fjernet i ruta og 0,25 m rundt, B₂ - vegetasjon og strølag er fjernet i ruta og 0,25 m rundt, B₃ - vegetasjon, strølag og humuslaget er fjernet i ruta og 0,25 m rundt, B₄ - vegetasjon, strølag, humuslaget og bleikjord er fjernet i ruta og 1 m ut fra to sider, og to sider ligger i kontakt med intakt vegetasjon, B₅ - vegetasjon, strølag, humuslaget og bleikjord er fjernet i ruta og 1 m rundt, K - ingen behandling, vegetasjon er intakt.

Datainnsamling: Tidligere utført

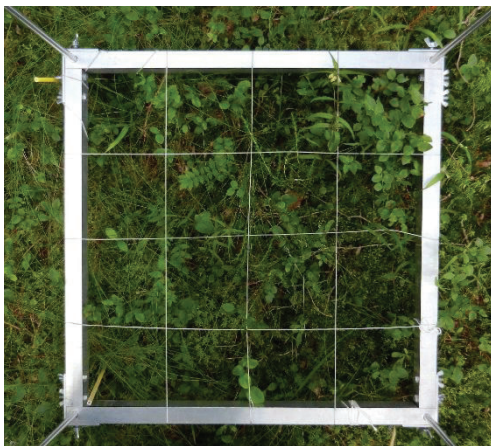
I 1993 startet Knut Rydgren et felteksperiment med fin-skala forstyrrelser ved Høggkollen (se Rydgren, 1996; 1997). Her ble det valgt ut ti blokker på 10×10 m med vegetasjon som var representativ for i studieområdet. I hver blokk ble elleve vegetasjonsruter på $0,5 \times 0,5$ m plassert tilfeldig innenfor hver blokk, hvorav åtte inngikk i vegetasjonseksperimentet som jeg bygger videre på i min studie, se Rydgren et al. (2004) for detaljert informasjon om utplasseringen av blokker og vegetasjonsruter. Vegetasjonseksperimentet gikk ut på å simulere forskjellig grad av småskalaforstyrrelse, for å se hvordan det påvirket vegetasjonsdynamikken i skogbunnen (Rydgren, 1997). Tre av vegetasjonsrutene er kontrollruter og derfor ikke forstyrret, de fem gjenværende vegetasjonsrutene ble behandlet med forskjellig grad av forstyrrelse. Dette ble gjort 23.-25. august 1993, etter første vegetasjonsanalyse (Rydgren et al., 2004). En liten spade ble brukt manuelt til behandlingen, og røtter ble fjernet for hånd. I B_1 ble vegetasjonen fjernet, i B_2 ble vegetasjonen og strølaget fjernet, i B_3 ble vegetasjon, strølag og humuslag fjernet, og i B_4 og B_5 ble vegetasjon, strølag, humuslag og bleikjorda fjernet (figur 2). Behandlingen ble påført i områder på 1×1 m og vegetasjonsrutene B_1 , B_2 og B_3 ble plassert i sentrum, 0,25 m fra intakt vegetasjon. For B_4 og B_5 ble behandlingen påført i områder på $1,5 \times 1,5$ m. B_4 ble plassert i nederste hjørnet til venstre, og dermed i kontakt med intakt vegetasjon langs to sider. B_5 ble plassert i sentrum, 0,5 m fra intakt vegetasjon fra alle sider. Vegetasjonsrutene representerer en forstyrrelsesgradient fra litt forstyrret til veldig forstyrret (B_1 , B_2 , B_3 , B_4 , B_5) og etterlikner forstyrrelseseffekter rådyr og elg har, som ligge- og brunstgroper, til trefall hvor røtter drar med seg jord og medfører at mineraljorda blir eksponert (Rydgren et al., 2004). Data fra vegetasjonsrutene ble samlet inn hvert år fra 1993 til 2003, deretter i 2005 og 2011 (Rydgren et al., 2019). I 2017 gjennomførte Rydgren (pers. medd.) ytterligere en datainnsamling.

Datainnsamling: Artene

For å finne igjen de faste rutene, befarte Knut Rydgren og jeg studieområdet med en metalledetektor i mai 2019. Av de 80 originale rutene, fant vi igjen og kunne bruke 75. Tre av rutene var borte under forrige datainnsamling, i 2017, en var tråkket i stykker av elg, og en hadde blitt revet vekk med en rotvelt (figur 3). I løpet av sommeren samlet jeg inn data for treartene gran, furu, rogn, bjørk og hårfrytle fra sivfamilien.

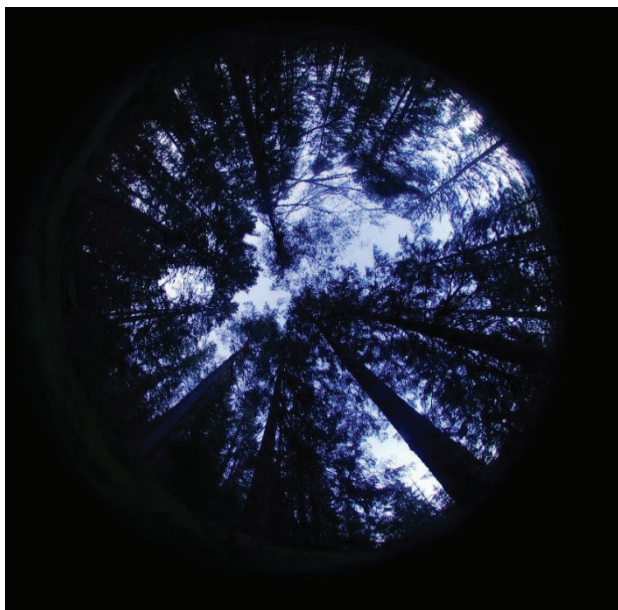


Figur 3: En rotvelt har dratt med seg rute 52, to gule markeringspinner stikker ut sentralt i bildet.



Figur 4: Rute 18, blokk 3, behandling 4, analyseramme (0,5 × 0,5 m) delt inn i 16 like store små-ruter.

Jeg registrerte smårutefrekvens, om arten forekommer eller ikke forekommer i hver av de 16 små-rutene (figur 4).



Figur 5: Rute 18, blokk 3, bilde tatt med linsen opp, og 180 bildevinkel for å kalkulere lystilgang i rutene

Datainnsamling: Lysdata

For å måle lystilgangen til rutene, brukte jeg kameraet PENTAX K-5 II digital SLR med objektivet Sigma 4.5 mm F2.8 EX DC HSM Circular Fisheye lens. Fisheye-linsen er en ekstrem vidvinkellinse som gir en bildevinkel på 180°, dette gjør bildet sirkulært (figur 5). Kameraet ble plassert 0,5 til 1 m over sentrum av vegetasjonsruten med linsen opp. Jeg brukte et kompass slik at øverst i bildet alltid pekte mot nord, og plasserte kameraet helt i vater ved hjelp av to

vaterpass. For å unngå lysforstyrrelser fra sola, tok jeg bildene i tussemørke, før soloppgang og etter solnedgang. Det er viktig med en tydelig kontrast for at kameraet skal fange opp hva som er trærne i kronedekket og hva som er himmel.

Jeg brukte programvaren Hemisfer (Schleppi et al., 2007; Thimonier et al., 2010) til å regne ut lysverdier. For hver blokk skrev jeg inn breddegrad og lengdegrad for at programmet skal kalkulere riktig ut ifra solas posisjon. Deretter stilte jeg inn slik at lysverdiene ble regnet ut for perioden 1. april til 1. september. Den optimale terskelen for hva som er hvitt (himmel) og hva som er svart (tredekke), ble beregnet automatisk av Hemisfer (Nobis & Hunziker, 2005). Jeg fikk ut samlet verdiinformasjon i form av prosent diffust lys (DLI: diffuse light index – indirekte stråling), direkte lys (BLI: beam light index – direkte solstråling) og globalt lys (GLI: global light index – et gjennomsnitt av DLI og BLI) for hver rute. På skogbunnen er diffust lys viktigst (Brodersen & Vogelmann, 2007), derfor er DLI og GLI mest relevant for min oppgave.

Statistisk analyse

Alle statistiske analyser ble utført i R versjon 3.6.3 eller 4.0.4 (R Core Team, 2021), med pakkene lmerTest (Kuznetsova et al., 2017) og lme4 (Bates et al., 2015).

Ettersom jeg brukte smårutefrekvens da jeg samlet inn data, er dataene samlet inn på en proporsjonal skala, det vil si at de er proporsjonsdata, men ikke binomiale. I slike tilfeller er det anbefalt å logit-transformere dataene (Warton & Hui, 2011).

Jeg brukte Pearsons korrelasjonstest for å teste ut om lysvariablene mine, DLI og GLI korrelerte og dermed viser omtrent det samme i statistiske analyser. De var sterkt signifikant korrelerte ($r^2=0,67$ og $p=4,75e-11$). Derfor, og fordi diffust lys er viktigst på skogbunnen, valgte jeg å bruke kun én av lysvariablene, DLI, i de statistiske analysene.

I modelleringen brukte jeg artenes logit-transformerte smårutefrekvens som responsvariabel, og DLI og forstyrrelsesbehandling som forklaringsvariabler. Jeg brukte Linear Mixed-Effects Models til å modellere. Dermed ble den fullstendige modellen:

$$\text{lmer}(\text{logit_art} \sim \text{DLIP} * \text{behandling} + (1 | \text{blokk}))$$

Jeg forenklet modellen ved å først fjerne interaksjonen mellom de to forklaringsvariablene, deretter sammenlignes den fullstendige modellen med den forenklede modellen ved å bruke anova – hvis den forenklede modellen ikke er signifikant dårligere enn den fullstendige, går jeg videre med den forenklede og slår sammen faktorene med høyest p-verdi i modellen. Deretter forenkler jeg med samme prosedyre frem til jeg kun sitter igjen med signifikante faktorer, og dermed kommet frem til den best tilpassede modellen; «minimal adequate model» (Crawley, 2013).

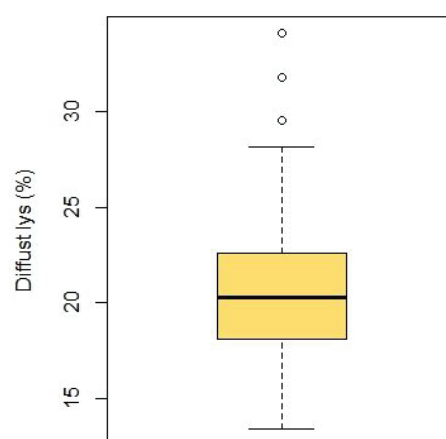
Vegetasjonsruter i samme blokk, ligger nære hverandre og vil med høyere sannsynlighet ha likere miljø og likere vegetasjon enn vegetasjonsruter fra forskjellige blokker. For å kompensere for denne avhengigheten/hierarkiske strukturen, korrigerer jeg ved å modellere med «random effects». I tillegg er det mange nullverdier i datasettet fordi det er mange ruter uten noen av de fem artene. Slike datasett fører ofte til «mismatch» mellom statistisk modell og data. Under modelleringen av gran ble datasettet for krevende og ble «singular» når vi tok med «random effects». Dermed ble modellen lik en glm (Generalized Linear Models) som ikke har med «random effects» og er derfor ikke korrigert for den hierarkiske strukturen som fører til at noen ruter er likere hverandre enn andre og må tolkes med forsiktighet.

Resultat

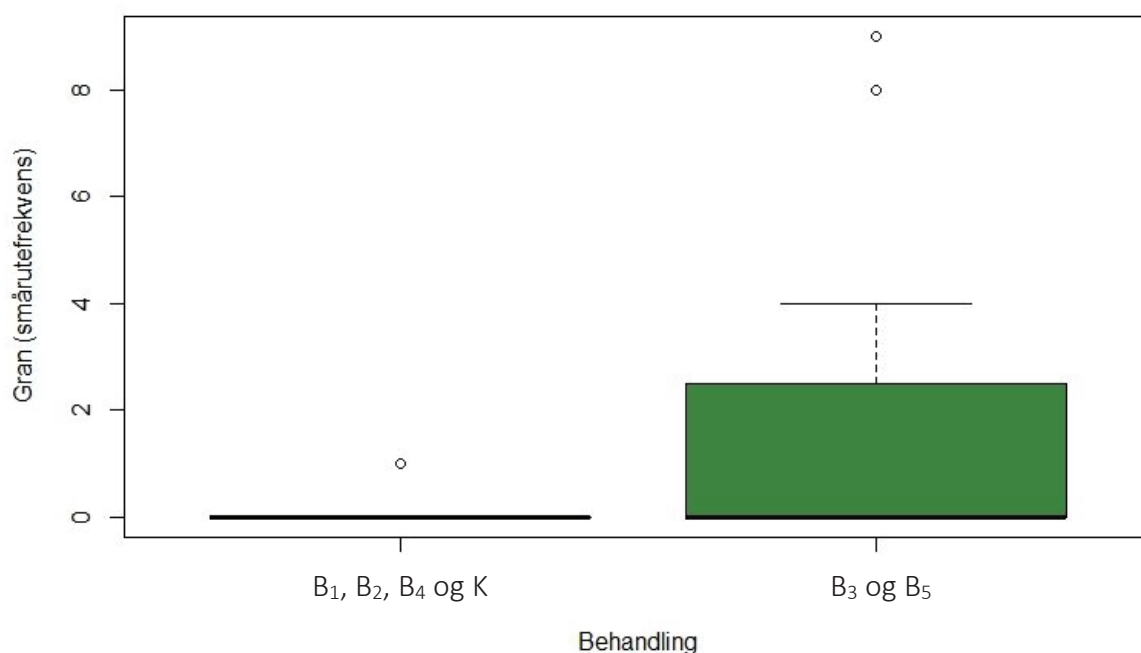
Gran, rogn og hårfrytle forekom i henholdsvis 12, 19 og 5 prosent av rutene før forstyrrelsen i 1993, og i 2019 fantes de i 15, 15 og 27 prosent av rutene. Bjørk og furu ble ikke funnet i 1993, men i 2019 forekom bjørk med ett individ i én rute. Derfor vil kun resultater fra statistisk analyse med gran, rogn og hårfrytle bli presentert.

Det diffuse lyset (DLI) målt i studieområdet varierte fra 13 % til 34 % (figur 6).

I modelleringen for alle de tre artene endte jeg opp med modeller, «minimal adequate model», som kun hadde én faktor igjen. For rogn var det diffust lys, og for gran og hårfrytle var det forstyrrelsesbehandling. Interaksjonen mellom diffust lys og behandling hadde ikke signifikant effekt på noen av artene.

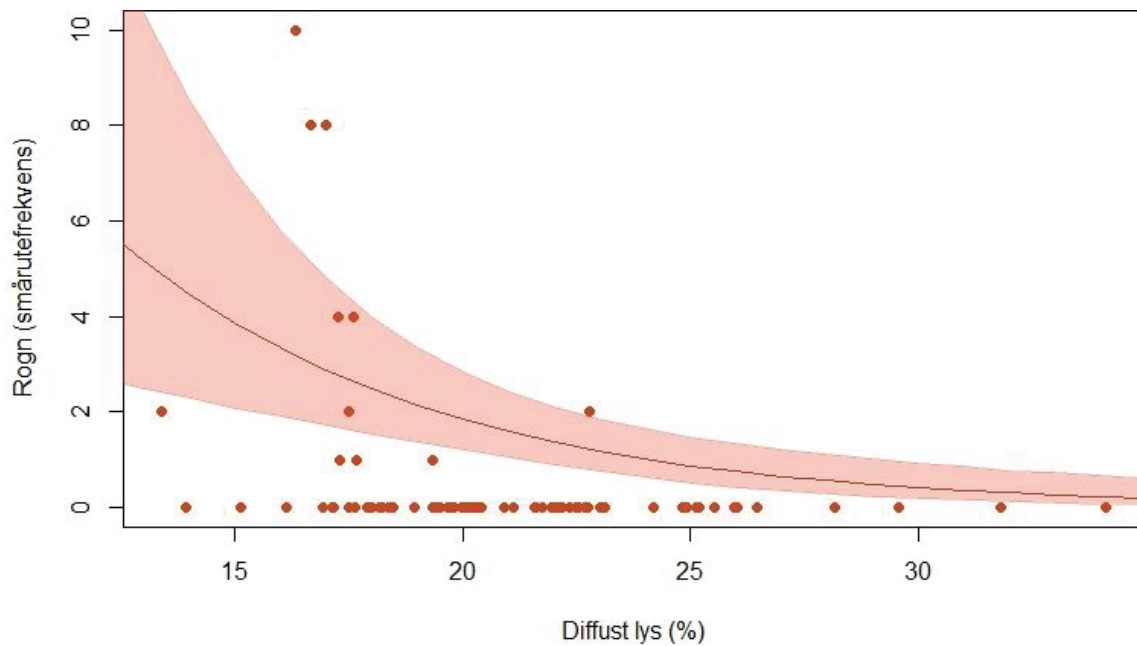


Figur 6: Variasjonen i prosent diffust lys i studieområdet. Tykk, svart linje viser medianen, gul boks viser 50 % av rutene, stiplet, vertikal linje viser 25 % av de høyeste og laveste verdiene, sirklene viser ekstreme verdier (outliers).



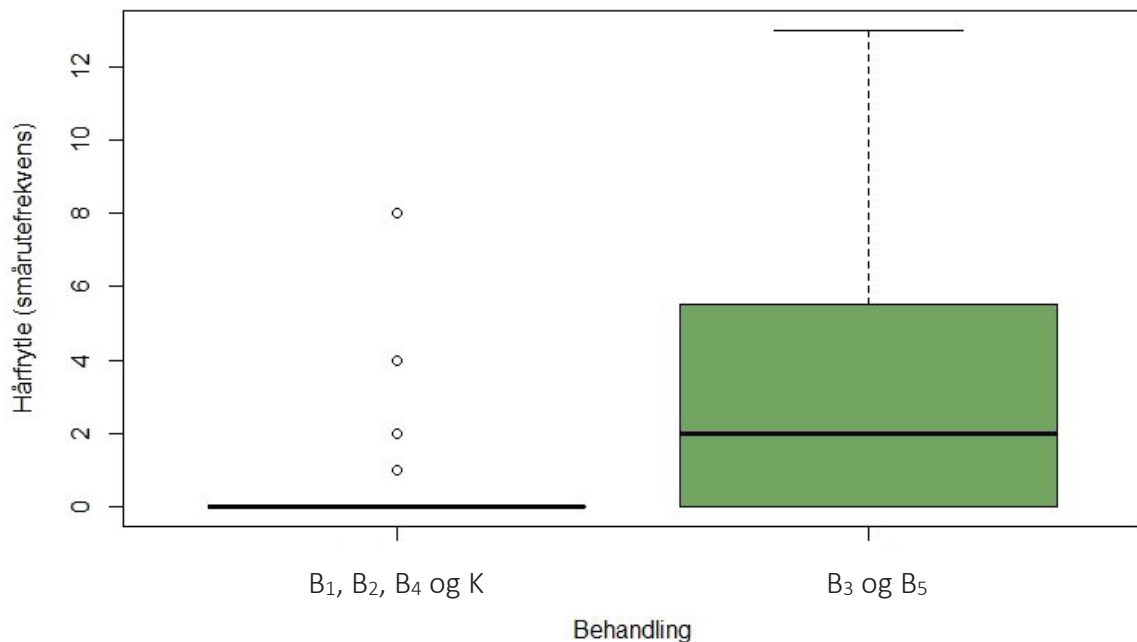
Figur 7: Figuren viser «minimal adequate model» for gran. Det var signifikant mer gran i ruter med behandling B₃ og B₅, enn i ruter med behandling B₁, B₂, B₄ og kontrollruter. Behandlingene: B₁ - vegetasjon er fjernet i ruta, B₂ - vegetasjon og strølag er fjernet i ruta, B₃ - vegetasjon, strølag og humuslaget er fjernet i ruta, B₄ og B₅ - vegetasjon, strølag, humuslaget og bleikjord er fjernet i ruta, B₅ skiller seg fra B₄ ved å ha større avstand til intakt vegetasjon, K - ingen behandling.

«Minimal adequate model» for gran viste at det var signifikante forskjeller på hvor det forekom gran langs forstyrrelsesgradienten. I to av de tre rutene med høyest grad av forstyrrelse, B₃ og B₅, var det signifikant mer gran enn i de resterende rutene, B₁, B₂, B₄ og K (figur 7).



Figur 8: Figuren viser «minimal adequate model» for rogn. Rogn minker signifikant med økende mengde diffust lys. Linja, og dens 95%-konfidensintervall, viser rognns predikerte tendens langs lysgradienten. Punktene viser vegetasjonsrutene.

«Minimal adequate model» for arten rogn, viste at forekomst av rogn avtok signifikant ved økende mengde diffust lys (figur 8)



Figur 9: Figuren viser «minimal adequate model» for hårfrytle. Det var signifikant mer hårfrytle i ruter med behandling B₃ og B₅, enn i ruter med behandling B₁, B₂, B₄ og kontrollruter. Behandlingene: B₁ - vegetasjon er fjernet i ruta, B₂ - vegetasjon og strølag er fjernet i ruta, B₃ - vegetasjon, strølag og humuslaget er fjernet i ruta, B₄ og B₅ - vegetasjon, strølag, humuslaget og bleikjord er fjernet i ruta, B₅ skiller seg fra B₄ ved å ha større avstand til intakt vegetasjon, K - ingen behandling.

Arten hårfrytles «minimal adequate model» likner mye på gran sin. Den viste de samme signifikante forskjellene på hvor det forekom hårfrytle langs forstyrrelsesgradienten. Det var signifikant mer hårfrytle i to av de tre rutene med mest forstyrrelse, B₃ og B₅, enn i de resterende rutene, B₁, B₂, B₄ og K (figur 9).

Diskusjon

Artenes etablering 26 år etter forstyrrelsen

Resultatet fra den statistiske analysen viser at det er signifikant mer gran og hårfrytle i to av de tre vegetasjonsrutene med høyest grad av forstyrrelse, B₃ og B₅. B₄ har samme grad av forstyrrelse som B₅ og dermed høyere grad av forstyrrelse enn B₃, men en viktig forskjell er at i B₄ grenser to av sidene til intakt vegetasjon. Det er tydelig at vegetasjonens respons på forstyrrelser og det påfølgende reetableringsmønsteret er kompleks, og her er det to hovedfaktorer som styrer: I) hvor dypt jorda er fjernet (den mest åpenbare forstyrrelsesgradienten); og II) hvor stor avstanden til intakt vegetasjon er. I en studie av Schimmel og Granström (1996) på brannforstyrrelse, og overlevelse av frø og jordstengler (rhizomer), finner de at brann som ødelegger det øverste laget av jorda, fjerner jordstengler som kan reetablere seg vegetativt, og legger til rette for frøbanken i jorda, mens brann som fjerner jordlag ned til mineraljorda, fjerner så store deler av frøbanken at spredning av nye frø inn i forstyrrelsesområdet vil ha den største fordel. Dette vil i stor grad kunne overføres til annen forstyrrelse som fjerner vegetasjon og jordlag, slik som er gjort i mitt studieområde, og dette forklarer forstyrrelsesgradienten. Den andre faktoren er avstanden til intakt vegetasjon og dermed også størrelsen på forstyrrelsesområdet. I Bullock et al. (1995) vises det at revegeteringsmønsteret endrer seg med størrelsen av forstyrrelsen i en gresslette. Forstyrrelsene med minst areal gikk fortest tilbake til før-forstyrrelsestilstand, og hadde mer innslag av arter som etablerte seg ved bruk av vegetativ formering fra kantvegetasjonen, enn de større forstyrrelsesarealene. Dette forklarer hvorfor arters forskjellige strategier fører til ulike revegeteringsmønstre og det stemmer overens med ordinasjonen utført av Rydgren et al. (1998) for de tre første årene etter forstyrrelsen hvor de finner at revegeteringsmønsteret er relatert til dybden av jordlag som er fjernet og størrelsen på forstyrrelsesarealet, og at graden av forstyrrelsen kan modifiseres av avstand til intakt vegetasjon. Det er tydelig at disse mønstrene har satt spor som fortsatt er synlig 26 år etter forstyrrelsen. Denne type synlige spor kan vises i lang tid etter en forstyrrelse, i Jonsson og Esseen (1990) sitt studie på mosediversitet etter trefall, fant de tidlig suksesjonsarter i forstyrrede glenner som var over 120 år gamle.

Alle forstyrrelsesbehandlingene er utført slik at vegetasjonsruta er minst 25 cm fra intakt vegetasjon bortsett fra B₄. Derfor har klonal vekst fra kantene en større mulighet, og koloniserer raskere i ruter med denne behandlingen, enn i noen av de andre behandlingene.

Blant annet fant Rydgren et al. (2004) at smyle, som var en dominerende art i studieområdet før forstyrrelsen og formerer seg vegetativt med jordstengler, etablerte seg raskere i B₄ enn i B₅, til tross for lik forstyrrelsesgrad. Videre fant de at det var bedre overlevelse og reetablering hos arter som hadde jordstengler og røtter i den øverste delen av humuslaget, og som hovedsakelig formerer seg vegetativt, slik som smyle og blåbær. Schimmel og Granström (1996) fant også at arter med vegetativ formering fra jordlagene var gjenopprettet etter få år i vegetasjonsruter hvor forstyrrelsen ikke har fjernet eller ødelagt jordstenglene. Behandlingene B₁ og B₂, som har så liten grad av forstyrrelse at mange jordstengler fortsatt er intakte, og B₄, som grenser mot intakt vegetasjon, har større konkurranse fra disse type arter enn B₃ og B₅. Gran og hårfrytles forekomster var ikke signifikant ulik mellom kontrollrutene og B₁, B₂ og B₄, noe som betyr at artene ikke står sterkere 26 år etter denne forstyrrelsesbehandlingen, enn om det ikke var utført forstyrrelse i det hele tatt. Derimot har de økt forekomst i B₃ og B₅, noe som tyder på at forstyrrelser som gir et areal på minst 1 m² og fjerner vegetasjon og jordlag minst ned til bleikjorda, og dermed fjerner det meste organiske substratet, vil legge til rette for økt etablering av gran og hårfrytle. Frodig feltsjikt og et tykt lag med lite nedbrutt organisk materiale kan hindre trespiser i å etablere seg (Jäderlund et al., 1997; Kuuluvainen, 1994; Zackrisson et al., 1997). Dette kan være tilfellet for hårfrytle også, og det kan tyde på at gran og hårfrytle etablerer seg bedre i uorganisk jord.

Gran og hårfrytle har ulike etableringsstrategi, gran reproduces kun via frøregnet, den blir som regel ikke funnet i frøbanken (Berger et al., 2004; Rydgren & Hestmark, 1997) og den formerer seg som regel ikke vegetativt i skog (Økland, 1995a). Hårfrytle spres ved hjelp av maur, eller blir liggende under morplanten. Den kan også spre seg vegetativt (Økland, 1995a), og har en langlivet frøbank (Kjellsson, 1992). I jordprøver som ble tatt av Rydgren og Hestmark (1997) i studieområdet var det signifikant mer hårfrytlefrø i de dypeste jordlagene, humus og bleikjorda (5 – 15 cm under vegetasjonen), enn i strølaget. Det ble ikke tatt prøver dypere enn bleikjorda, det er derfor ikke mulig å vite hva slags frøbank B₄ og B₅ har hatt til rådighet. I Schimmel og Granström (1996) sin studie koloniserte hårfrytle hovedsakelig fra begravede frø, og frøbanken var lokalisert i de nederste delene av humuslaget og de øverste få cm av mineraljorda. I mitt studieområde etablerte hårfrytle seg tidlig etter forstyrrelsen, og forekomsten i B₃ skilte seg fra de andre behandlingene frem til og med syv år etter forstyrrelsen (det siste året i studien) (Rydgren et al., 2004). Dette kan tyde på at forekomsten av spiredyktige frø i frøbanken var lavere i mineraljorda, og at fjerning av konkurranse fra

arter som sprer seg vegetativt i kombinasjon med en solid frøbank la umiddelbart gode forhold til rette for hårfrytle i B₃. Hårfrytles etablering i rutene med behandling B₅, ser ut til å ha hatt en mer gradvis utvikling, og er den eneste av behandlingene hvor forekomst av hårfrytle fortsatt øker syv år etter forstyrrelsen (Rydgren et al., 2004). Bar mineraljord på et område som går over drøyt 2 m², slik som forstyrrelsen i B₅, er tydeligvis gunstig for etableringen, men det er mulig at strategien om å bli spredt med maur er en saktegående prosess og/eller at det var få frø i den gjenværende frøbanken i mineraljorda, og at disse frøene bruker tid på å vokse opp og spre nye frø slik at forekomsten av hårfrytle øker.

I en studie på gran i sumpskoger i Sverige av Hörnberg et al. (1997), finner de at mikrohabitat har den største effekten på om gran spirer. Opphøyede mikrohabitat, som røtter, læger og stumper er avgjørende for etablering. Samtidig så de at i flate områder, og konkave og fuktige områder i skogbunnen var det laveste forekomst av granspirer, og den største årsaken til spiringsdødelighet var gjengroing av moser. Dette stemmer overens med et eldre studie, utført av Sirén (1955), hvor det står at naturlig regenerering og etablering av gran i granskog i Nord-Finland primært forekommer i den nye, bare jorda etter et trevelt, på døde store lægere som er i god gang med nedbrytningsprosessen og på områder med et sparsomt mosedekke. Dette tyder på at gran foretrekker områder med liten grad av konkurranse fra den vanlige skogsvegetasjonen, og spesielt et tykt lag med moser.

Lystilgangens påvirkning i skogbunnen

Den statistiske analysen viste at rogn avtok signifikant ved økende mengde diffust lys.

Spirer og unge planter av rogn er veldig skyggetolerante (Raspé et al., 2000), dermed er det ikke rart at de klarer seg godt i de mørkere rutene i studieområdet mitt. Rogn blir omtalt som en pionerart (Heiri et al., 2012; Tiebel et al., 2018) og er, sammen med bjørk, de eneste trærne i Norge som vokser som trær i den sørarktiske og lavalpine sonen (Moen, 1998). I tillegg blir den funnet på klipper i Storbritannia (Raspé et al., 2000). Disse faktorene tyder på at rogn ikke er en lyssky art. Tvert imot tyder lys på å være en viktig del av den reproduserende fasen hos rogn (Lediuk et al., 2016; Raspé et al., 2000). Derfor er det sannsynligvis en indirekte forklaring på hvorfor der er mindre rogn i rutene med mer lys.

I Żywiec (2013) sin studie på rognns spiringsoverlevelse i en gammel granskog i Polen, fant hun at rognspirer hadde høyere dødelighet under rognetrær enn under grantrær. Og etter skogbrann i en granskog i Finland fant Vanha-Majamaa et al. (1996) at det var større

tilførsel av rogn i skogområdene enn i de fem år gamle hogstfelt, disse to tilfellene kan tyde på at det er mer lønnsomt for rogn å etablere seg under et skyggefullt tresjikt. Det kan også tyde på at fugler foretrekker å raste i tettere skoger. Mange små fugler har en fôringsatferd som er tilpasset predator-unngåelse, hvor de spiser litt frukt og deretter gjemmer seg i nærliggende skog for å fordøye (Howe, 1979). Det er mulig at de tetteste delene av skogen, og dermed de mørkeste, er å foretrekke, og at dette kan forklare fordelingen av rogn langs lysgradienten i min studie.

Rogn er en foretrukket beiteplante for blant annet elg (Hjeljord & Histøl, 1999) og den foretrekker lyse og frodige hogstfelt å beite på (Bjørneraas et al., 2011; Wam et al., 2016). Denne type habitat forekommer ikke i nærheten av studieområdet, men kanskje de lysere delene av granskogen foretrekkes fremfor de mørkere. Lysere områder kan lede til frodigere vegetasjon, i McInnes et al. (1992) studie i boreal vegetasjon i Michigan, USA fant de at biomassen i busksjiktet økte med økt tilgang på lys, dermed er det mulig at rogn er mer konkurransedyktig i de mørkere rutene.

Innsamling av data er gjort med smårutefrekvens, og sammenlignet med gran og hårfrytle, har rogn en høy smårutefrekvens i forhold til antall individ, noe som betyr at rogn tar opp mer plass. Det er mulig at rogn bruker ressurser på å lage store bladflater i de mørkere rutene for å øke netto CO₂-opptaket tilstrekkelig, og dermed har høyere frekvens. I Lusk (2002) sin studie gjort på eviggrønne trær og busker i en temperert regnskog i Chile, fant han at de skyggetolerante artene økte bladstørrelsen under lavt lysnivå.

Konklusjon

Gran og hårfrytle krever en viss grad av forstyrrelse for å fortsatt ha effekt 26 år etter. Tilstrekkelig vegetasjon og jord må fjernes slik at de har tid til å etablere seg før konkurransen. I tillegg kan avstand til intakt vegetasjon modifisere graden av forstyrrelse, dermed må forstyrrelsen strekke seg over minst 1 m². Rogn krever ikke forstyrrelse for å etablere seg, og tåler godt det lave nivået med lys under trekronene i studieområdet, men ut ifra mine funn og data kan jeg ikke avgjøre hvilken forklaring som beskriver best hvorfor det er mindre rogn i de lysere rutene, det kan være mer komplekse forklaring enn jeg har funnet, og det krever ytterligere undersøkelser.

Kildeliste

- Albert, T., Raspé, O. & Jacquemart, A. L. (2003). Clonal Structure in *Vaccinium myrtillus* L. Revealed by RAPD and AFLP Markers. *International journal of plant sciences*, 164 (4): 649-655. doi: 10.1086/375373.
- Angelstam, P. & Kuuluvainen, T. (2004). Boreal Forest Disturbance Regimes, Successional Dynamics and Landscape Structures: A European Perspective. *Ecological Bulletins* (51): 117-136.
- Baldocchi, D. & Collineau, S. (1994). 2 - The physical nature of solar radiation in heterogeneous canopies: spatial and temporal attributes. *Exploitation of environmental heterogeneity by plants; ecophysiological processes above and below ground*, M.M Caldwell and R.W. Pearcy. Academic Press, New York.: 21–71. doi: 10.1016/B978-0-12-155070-7.50007-X.
- Banner, A. (1996). *Vegetative propagation of the lignonberry (Vaccinium vitis-idaea L.)*.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67 (1): 1-48. doi: 10.18637/jss.v067.i01.
- Benscoter, B. W. & Vitt, D. H. (2007). Evaluating Feathermoss Growth: A Challenge to Traditional Methods and Implications for the Boreal Carbon Budget. *The Journal of ecology*, 95 (1): 151-158. doi: 10.1111/j.1365-2745.2006.01180.x.
- Berger, T., Sun, B. & Glatzel, G. (2004). Soil seed banks of pure spruce (*Picea abies*) and adjacent mixed species stands. *An International Journal on Plant-Soil Relationships*, 264 (1): 53-67. doi: 10.1023/B:PLSO.0000047753.36424.41.
- Bewley, J. D., Bradford, K., Hilhorst, H. & Nonogaki, H. (2012). *Seeds: Physiology of Development, Germination and Dormancy, 3rd Edition*. 3rd ed. 2013 utg. New York, NY: New York, NY: Springer New York.
- Bjørneraas, K., Solberg, E. J., Herfindal, I., Moorter, B. V., Rolandsen, C. M., Tremblay, J.-P., Skarpe, C., Sææther, B.-E., Eriksen, R. & Astrup, R. (2011). Moose Alces alces habitat use at multiple temporal scales in a human-altered landscape. *Wildlife biology*, 17 (1): 44-54.
- Bleken, E., Mysterud, I., Mysterud, I., Norge Direktoratet for brann- og, e. & Universitetet i Oslo Biologisk, i. (1997). *Skogbrann og miljøforvaltning : en utredning om skogbrann som økologisk faktor*. Oslo: Direktoratet for brann- og eksplosjonsvern.
- Bonan, G. B. & Shugart, H. H. (1989). Environmental Factors and Ecological Processes in Boreal Forests. *Annual review of ecology and systematics*, 20 (1): 1-28. doi: 10.1146/annurev.es.20.110189.000245.
- Borchert, T., Krueger, J. & Hohe, A. (2008). Implementation of a model for identifying Essentially Derived Varieties in vegetatively propagated *Calluna vulgaris* varieties. *BMC genetics*, 9 (1): 56. doi: 10.1186/1471-2156-9-56.
- Brodersen, C. R. & Vogelmann, T. C. (2007). Do epidermal lens cells facilitate the absorptance of diffuse light? *Am J Bot*, 94 (7): 1061-1066. doi: 10.3732/ajb.94.7.1061.
- Bullock, J. M., Hill, B. C., Silvertown, J. & Sutton, M. (1995). Gap colonization as a source of grassland community change: effects of gap size and grazing on the rate and mode of colonization by different species. *Oikos*, 72 (2): 273-282. doi: 10.2307/3546229.
- Burton, P. J., Adamowicz, W. L., Weetman, G. F., Messier, C., Prepas, E. & Tittler, R. (2003). The state of boreal forestry and the drive for change. *Towards Sustainable Management of the Boreal Forest (NRC Research Press: Ottawa, ON)*: 1–40.
- Crawley, M. (2013). *The R Book*. 2. utg. Chichester: Wiley.
- Dale, V. H., Joyce, L. A., McNulty, S. & Neilson, R. P. (2000). The interplay between climate change, forests, and disturbances. *Sci Total Environ*, 262 (3): 201-204. doi: 10.1016/S0048-9697(00)00522-2.
- Dale, V. H., Joyce, L. A., McNulty, S., Neilson, R. P., Ayres, M. P., Flannigan, M. D., Hanson, P. J., Irland, L. C., Lugo, A. E., Peterson, C. J., et al. (2001). Climate Change and Forest Disturbances: Climate change can affect forests by altering the frequency, intensity, duration, and timing of fire, drought, introduced species, insect and pathogen outbreaks, hurricanes, windstorms, ice storms, or landslides. *BioScience*, 51 (9): 723-734. doi: 10.1641/0006-3568(2001)051[0723:Ccafd]2.0.Co;2.
- Dalrymple, S. E. (2007). Biological Flora of the British Isles: *Melampyrum Sylvaticum* L. *The Journal of ecology*, 95 (3): 583-597. doi: 10.1111/j.1365-2745.2007.01234.x.
- eKlima. (2021). I: *Meteorologisk institutt*. Tilgjengelig fra: http://sharki.oslo.dnmi.no/portal/page?_pageid=73,39035,73_39049&_dad=portal&_schema=PORTAL (lest 27.03.2021).
- Forskrift om Østmarka naturreservat. (2002). *Forskrift om verneplan for barskog i Øst-Norge, vedlegg 34, fredning av Østmarka naturreservat, Rælingen, Lørenskog og Enebakk kommuner, Akershus*.
- Granström, A. (1987). Seed Viability of Fourteen Species During Five Years of Storage in a Forest Soil. *The Journal of ecology*, 75 (2): 321-331. doi: 10.2307/2260421.

- Grime, J. P., Rincon, E. R. & Wickerson, B. E. (2008). Bryophytes and plant strategy theory. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 104 (1-3): 175-186. doi: 10.1111/j.1095-8339.1990.tb02217.x.
- Hafsten, U. (1992). The immigration and spread of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in Norway. *Norsk Geografisk Tidsskrift - Norwegian Journal of Geography*, 46 (3): 121-158. doi: 10.1080/00291959208552291.
- Hansen, A. J., Spies, T. A., Swanson, F. J. & Ohmann, J. L. (1991). Conserving biodiversity in managed forests: lessons from natural forests. *BioScience*, 41 (6): 382. doi: 10.2307/1311745.
- Heggland, A. (2000). *Nøkkelbiotoper i skog i Østmarka naturreservat og Ramstadslottet, Akershus*. Siste sjanse-rapport (trykt utg.), b. 1999-6. Oslo: Siste sjanse.
- Heinken, T. (2004). Migration of an Annual Myrmecochore: A Four Year Experiment with *Melampyrum pratense* L. *Plant ecology*, 170 (1): 55-72. doi: 10.1023/B:VEGE.0000019020.90968.0b.
- Heiri, C., Wolf, A., Rohrer, L., Brang, P. & Bugmann, H. (2012). Successional pathways in Swiss mountain forest reserves. *European journal of forest research*, 131 (2): 503-518. doi: 10.1007/s10342-011-0525-1.
- Hjeljord, O. & Histøl, T. (1999). Range-Body Mass Interactions of a Northern Ungulate: A Test of Hypothesis. *Oecologia*, 119 (3): 326-339. doi: 10.1007/s004420050793.
- Howe, H. F. (1979). Fear and Frugivory. *The American Naturalist*, 114 (6): 925-931.
- Hörnberg, G., Ohlson, M. & Zackrisson, O. (1997). Influence of bryophytes and microrelief conditions on *Picea abies* seed regeneration patterns in boreal old-growth swamp forests. *Revue canadienne de recherche forestière*, 27 (7): 1015-1023. doi: 10.1139/x97-045.
- Jonsson, B. G. & Esseen, P.-A. (1990). Treefall disturbance maintains high bryophyte diversity in a boreal spruce forest. *The Journal of Ecology*, 78 (4): 924. doi: 10.2307/2260943.
- Jäderlund, A., Zackrisson, O., Dahlberg, A. & Nilsson, M. C. (1997). Interference of *Vaccinium myrtillus* on establishment, growth, and nutrition of *Picea abies* seedlings in a northern boreal site. *Canadian Journal of Forest Research*, 27 (12): 2017-2025. doi: 10.1139/x97-185.
- Kasischke, E. S., Christensen, N. L., Jr. & Stocks, B. J. (1995). Fire, global warming, and the carbon balance of boreal forests. *Ecological applications*, 5 (2): 437-451. doi: 10.2307/1942034.
- Kjellsson, G. (1992). Seed banks in Danish deciduous forests: species composition, seed influx and distribution pattern in soil. *Ecography*, 15 (1): 86-100. doi: 10.1111/j.1600-0587.1992.tb00012.x.
- Korsmo, H., Moe, B. & Svalastog, D. (1991). *Verneplan for barskog: regionrapport for Øst-Norge*. NINA utredning (trykt utg.), b. 025. Oslo: Norsk institutt for naturforskning.
- Korsmo, H. & Svalastog, D. (1993). *Inventering av verneverdig barskog i Akershus og Oslo*. NINA oppdragsmelding (trykt utg.), b. 227. Trondheim: Norsk institutt for naturforskning.
- Kuuluvainen, T. (1994). Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forests in Finland: a review. *Annales Zoologici Fennici*, 31 (1): 35-51.
- Kuznetsova, A., Brockhoff, P. B. & Christensen, R. H. B. (2017). lmerTest Package: Tests in Linear Mixed Effects Models. *Journal of Statistical Software*, 82 (13): 1-26. doi: 10.18637/jss.v082.i13.
- Lambers, H. & Oliveira, R. S. (2019). *Plant Physiological Ecology*. 3rd ed. 2019 utg. Cham: Springer International Publishing.
- Lediuk, K. D., Damascos, M. A., Puntieri, J. G. & de Torres Curth, M. I. (2016). Population dynamics of an invasive tree, *Sorbus aucuparia*, in the understory of a Patagonian forest. *Plant ecology*, 217 (7): 899-911. doi: 10.1007/s11258-016-0615-8.
- Lid, J. & Lid, D. T. (2005). *Norsk flora*. 7. utg. ved R. Elven. Oslo, Norway: Det Norske Samlaget.
- Lieffers, V. J., Messier, C., Stadt, K. J., Gendron, F. & Comeau, P. G. (1999). Predicting and managing light in the understory of boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 29 (6): 796-811. doi: 10.1139/x98-165.
- Lusk, C. H. (2002). Leaf Area Accumulation Helps Juvenile Evergreen Trees Tolerate Shade in a Temperate Rainforest. *Oecologia*, 132 (2): 188-196. doi: 10.1007/s00442-002-0974-9.
- Matz, C. J., Egyed, M., Xi, G., Racine, J., Pavlovic, R., Rittmaster, R., Henderson, S. B. & Stieb, D. M. (2020). Health impact analysis of PM2.5 from wildfire smoke in Canada (2013–2015, 2017–2018). *The Science of the total environment*, 725: 138506. doi: 10.1016/j.scitotenv.2020.138506.
- McCarthy, J. (2001). Gap dynamics of forest trees: A review with particular attention to boreal forests. *Environmental Reviews - ENVIRON REV*, 9: 1-59. doi: 10.1139/er-9-1-1.
- McInnes, P. F., Naiman, R. J., Pastor, J. & Cohen, Y. (1992). Effects of moose browsing on vegetation and litter of the boreal forest, Isle Royale, Michigan, USA. *Ecology (Durham)*, 73 (6): 2059-2075. doi: 10.2307/1941455.
- Moen, A. (1998). *Vegetasjon*. Atlas: vegetasjon. Hønefoss: Norges geografiske oppmåling.
- Moore, P. (1979). Next in succession. *Nature* (282): 361–362. doi: <https://doi.org/10.1038/282361b0>.

- Mossberg, B., Stenberg, L., Karlsson, T., Moen, S. & Ryvarden, L. (2012). *Gyldendals store nordiske flora*. 3. utg. Nordens flora. Oslo: Gyldendal.
- NGU. (2021a). Berggrunn. Nasjonal Berggrunnsdatabase. I: *Norges geografiske undersøkelse*. Tilgjengelig fra: https://geo.ngu.no/kart/berggrunn_mobil/ (lest 16.02.2021).
- NGU. (2021b). Løsmasser. Nasjonal løsmassedatabase. I: *Norges geografiske undersøkelse*. Tilgjengelig fra: http://geo.ngu.no/kart/losmasse_mobil/ (lest 16.02.2021).
- Nobis, M. & Hunziker, U. (2005). Automatic thresholding for hemispherical canopy-photographs based on edge detection. *Agricultural and forest meteorology*, 128 (3): 243-250. doi: 10.1016/j.agrformet.2004.10.002.
- NTNU Vitenskapsmuseet. (2016). Bioklimatisk utbredelse. I: *Artsdatabanken*. Tilgjengelig fra: https://www.artsdatabanken.no/Pages/205795/Bioklimatisk_utbredelse?Key=460 (lest 23.02.2021).
- Ohlson, M., Korbøl, A. & Økland, R. H. (2006). The macroscopic charcoal record in forested boreal peatlands in southeast Norway. *Holocene (Sevenoaks)*, 16 (5): 731-741. doi: 10.1191/0959683606hl955rp.
- Oliver, C. D. & Larson, B. C. (1996). *Forest Stand Dynamics, Update Edition*: FES Other Publications.
- Popov, S. Y. (2018). On the Distribution of *Pleurozium schreberi* (Bryophyta, Hylocomiaceae) in the East European Plain and Eastern Fennoscandia. *Moscow University biological sciences bulletin*, 73 (3): 178-184. doi: 10.3103/S0096392518030148.
- R Core Team. (2021). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Tilgjengelig fra: <http://www.R-project.org/>.
- Raspé, O., Findlay, C. & Jacquemart, A.-L. (2000). *Sorbus aucuparia* L. *The Journal of ecology*, 88 (5): 910-930. doi: 10.1046/j.1365-2745.2000.00502.x.
- Rydgren, K. (1996). Vegetation-environment relationships of old-growth spruce forest vegetation in Østmarka Nature Reserve, SE Norway, and comparison of three ordination methods. *Nordic Journal of Botany*, 16 (4): 421-439.
- Rydgren, K. (1997). *Fine-scale disturbance in an old-growth boreal forest: patterns and processes*. Sommerfeltia (trykt utg.), b. 7. Oslo: University of Oslo, Botanical Garden and Museum.
- Rydgren, K. & Hestmark, G. (1997). The soil propagule bank in a boreal old-growth spruce forest: changes with depth and relationship to aboveground vegetation. *Canadian Journal of Botany*, 75 (1): 121-128. doi: 10.1139/b97-014.
- Rydgren, K., Hestmark, G. & Økland, R. H. (1998). Revegetation following experimental disturbance in a boreal old-growth *Picea abies* forest. *Journal of Vegetation Science*, 9 (6): 763-776. doi: 10.2307/3237042.
- Rydgren, K., Økland, R. H. & Hestmark, G. (2004). Disturbance severity and community resilience in a boreal forest. *Ecology*, 85 (7): 1906-1915.
- Rydgren, K., Halvorsen, R., Töpper, J. P., Auestad, I., Hamre, L. N., Jongejans, E., Sulavik, J. & Brudvig, L. (2019). Advancing restoration ecology: A new approach to predict time to recovery. *The Journal of applied ecology*, 56 (1): 225-234. doi: 10.1111/1365-2664.13254.
- Schimmel, J. & Granström, A. (1996). Fire severity and vegetation response in the boreal Swedish forest. *Ecology (Durham)*, 77 (5): 1436-1450. doi: 10.2307/2265541.
- Schleppi, P., Conedera, M., Sedivy, I. & Thimonier, A. (2007). Correcting non-linearity and slope effects in the estimation of the leaf area index of forests from hemispherical photographs. *Agricultural and Forest Meteorology*, 144 (3): 236-242. doi: 10.1016/j.agrformet.2007.02.004.
- Schwab, O., Maness, T., Bull, G. & Roberts, D. (2009). Modeling the effect of changing market conditions on mountain pine beetle salvage harvesting and structural changes in the British Columbia forest products industry. *Revue canadienne de recherche forestière*, 39 (10): 1806-1820. doi: 10.1139/X09-099.
- Sirén, G. (1955). The development of spruce forest on raw humus sites in Northern Finland and its ecology. *Acta Forestalia Fennica*. 1955. 62(4): 1-408., 62. doi: 10.14214/aff.7453.
- Smith, H. (1982). Light Quality, Photoperception, and Plant Strategy. *Annual Review of Plant Physiology*, 33 (1): 481-518. doi: 10.1146/annurev.pp.33.060182.002405.
- Stocks, B. J., Goldammer, J. G. & Kondrashov, L. (2008). Forest Fires and Fire Management in the Circumboreal Zone: Past trends and future uncertainties. Discussion paper no. 01. *International Model Forest Network Secretariat*, Natural Resources Canada–Canadian Forest Service, Ottawa, Canada.
- Světlíková, P., Hájek, T. & Těšitel, J. (2018). A hemiparasite in the forest understorey: photosynthetic performance and carbon balance of *Melampyrum pratense*. *Plant Biol (Stuttg)*, 20 (1): 50-58. doi: 10.1111/plb.12638.
- Thimonier, A., Sedivy, I. & Schleppi, P. (2010). Estimating leaf area index in different types of mature forest stands in Switzerland: a comparison of methods. *European Journal of Forest Research*, 129 (4): 543-562. doi: 10.1007/s10342-009-0353-8.

- Tiebel, K., Huth, F. & Wagner, S. (2018). Soil seed banks of pioneer tree species in European temperate forests: a review. *iForest - Biogeosciences and Forestry*, 11. doi: 10.3832/for2400-011.
- Turner, M. G. (2010). Disturbance and landscape dynamics in a changing world. *Ecology*, 91 (10): 2833-2849. doi: 10.1890/10-0097.1.
- Vanha-Majamaa, I., Suominen, R., Tonteri, T. & Tuittila, E.-S. (1996). Seedling establishment after prescribed burning of a clear-cut and a partially cut mesic boreal forest in southern Finland. *Silva fennica (Helsinki, Finland : 1967)*, 30 (1). doi: 10.14214/sf.a9218.
- Wam, H. K., Histøl, T., Nybakken, L., Solberg, E. J. & Hjeljord, O. (2016). Transient nutritional peak in browse foliage after forest clearing advocates cohort management of ungulates. *Basic and applied ecology*, 17: 252-261.
- Warton, D. I. & Hui, F. K. C. (2011). The arcsine is asinine: the analysis of proportions in ecology. *Ecology*, 92 (1): 3-10. doi: 10.1890/10-0340.1.
- Weber, H. C. (1976). Host Plants and Parasitism in Some Middle-European Rhinanthoideae (Scrophulariaceae). *Plant systematics and evolution*, 125 (2): 97-107.
- Zackrisson, O., Nilsson, M. C., Dahlberg, A. & Jäderlund, A. (1997). Interference mechanisms in conifer: Ericaceae, feathermoss communities. *Oikos*, 78 (2): 209-220. doi: 10.2307/3546287.
- Żywiec, M. (2013). Seedling Survival Under Conspecific and Heterospecific Trees: the Initial Stages of Regeneration of *Sorbus aucuparia*, a Temperate Fleshy-Fruited Pioneer Tree. *Annales Botanici Fennici*, 50 (6): 361-371. doi: 10.5735/085.050.0611.
- Økland, B. (1994). Mycetophilidae (Diptera), an insect group vulnerable to forestry practices? A comparison of clearcut, managed and semi-natural spruce forests in southern Norway. *Biodiversity and conservation*, 3 (1): 68-85. doi: 10.1007/BF00115334.
- Økland, R. H. (1995a). Persistence of vascular plants in a Norwegian boreal coniferous forest. *Ecography (Copenhagen)*, 18 (1): 3-14. doi: 10.1111/j.1600-0587.1995.tb00114.x.
- Økland, R. H. (1995b). Population Biology of the Clonal Moss *Hylocomium Splendens* in Norwegian Boreal Spruce Forests. I. Demography. *The Journal of ecology*, 83 (4): 697-712. doi: 10.2307/2261637.
- Økland, R. H., Økland, T. & Rydgren, K. (2001). *Vegetation-environment relationships of boreal spruce swamp forests in Østmarka Nature Reserve, SE Norway*. Sommerfeltia (trykt utg.), b. 29. Oslo: Natural History Museums and Botanical Garden, University of Oslo.

Vedlegg 1

Norske navn (alfabetisk)	Latinske navn*
Bjørk	<i>Betula pubescens</i>
Blåbær	<i>Vaccinium myrtillus</i>
Elg	<i>Alces alces</i>
Etasjemose	<i>Hylocomium splendens</i>
Fjærmose	<i>Ptilium crista-castrensis</i>
Furu	<i>Pinus sylvestris</i>
Furumose	<i>Pleurozium schreberi</i>
Gran	<i>Picea abies</i>
Hårfrytle	<i>Luzula pilosa</i>
Maiblom	<i>Maianthemum bifolium</i>
Ribbesigd	<i>Dicranum scoparium</i>
Rogn	<i>Sorbus aucuparia</i>
Røsslyng	<i>Calluna vulgaris</i>
Rådyr	<i>Capreolus capreolus</i>
Skogstjerne	<i>Lysimachia europaea</i>
Smyle	<i>Avenella flexuosa/Deschampsia flexuosa</i>
Blanksigd	<i>Dicranum majus</i>
Småmarimjelle	<i>Melampyrum sylvaticum</i>
Stormarimjelle	<i>Melampyrum pratense</i>
Tyttebær	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>

*Nomenklatur følger standarden i Artsdatabanken



Norges miljø- og biovitenskapelige universitet
Noregs miljø- og biovitenskapelige universitet
Norwegian University of Life Sciences

Postboks 5003
NO-1432 Ås
Norway