



Norges miljø- og
biovitenskapelige
universitet

Masteroppgave 2023 30 stp

Fakultet for miljøvitenskap og naturforvaltning

Skogrestaurering i Junkerdalsura naturresevat: effekter på vedlevende biller

Linnea Laubo

Mastergrad i naturforvaltning

Forord

Med denne oppgaven fullfører jeg min mastergrad i naturforvaltning ved Norges miljø- og biovitenskapelige universitet (NMBU). Først og fremst vil jeg takke mine veiledere Rannveig M. Jacobsen, Siri Lie Olsen og Tone Birkemoe, som har bidratt med masse kunnskap, engasjement, tålmodighet og verdifulle tilbakemeldinger i alle deler av å lage denne oppgaven. En spesielt stor takk til Rannveig for så god oppfølging i løpet av skriveprosessen. Jeg har vært utrolig heldig som har hatt så fantastiske veiledere, og jeg setter stor pris på å ha fått ta del i et så spennende prosjekt. En stor takk til Johan Rova ved Midtre Nordland nasjonalparkstyre, som har bidratt med så mye hjelp under feltarbeid, og ikke minst for sin svært store gjestfrihet og sitt engasjement. Jeg vil også takke Oskar Nyheim Pettersen i forbindelse med all hjelp under feltarbeidet, og Tone Granerud i forbindelse med laboratoriearbeidet. Tusen takk til Pernille Fritheim for veldig godt selskap under feltarbeidet, og en stor takk til medstudenter, venner og familie for alle tilbakemeldinger og gode ord.

Oppgaven er en del av et prosjekt i samarbeid mellom NMBU, NINA og Midtre Nordland nasjonalparkstyre, og har fått tilskuddsmidler gjennom Miljødirektoratets tilskuddsordning fra Statsforvalteren i Nordland.

Linnea Laubo

Ås, mai 2023

Sammendrag

Død ved spiller en essensiell rolle i skogøkosystemer ved å bidra med økosystemfunksjoner som karbonlagring og næringsstoff-sirkulering, i tillegg til å være en fundamental ressurs for biodiversitet i skog. Vedlevende biller er en av de største artsgruppene som lever i tilknytning til død ved, og det er et svært viktig substrat for mange av disse artene, som blant annet bidrar med nedbrytning av ved og næringsstoffsirkulering. Intensivt skogbruk har ført til en mangel på død ved i produksjonsskoger, som har en vesentlig negativ effekt på mange vedlevende arter.

Junkerdalsura naturreservat i Nordland omfatter et område med rik flora og fauna, og har en av de største forekomstene av kalkbjørkeskog i Norden. Naturreservatet ligger utenfor granas naturlige utbredelsesområde, men det ble i løpet av 1900-tallet plantet flere granfelt i dette området. Disse granfeltene utgjør i dag en trussel for mange av de stedegne artene, på grunn av spredning og etablering av grantrær utenfor feltene. Det er derfor ønskelig å restaurere granfeltene tilbake til den naturlige tilstanden før plantingen, som er den rike bjørkeskogen som vokser i området. Fra 2017 til 2021 ble det derfor utført flere restaureringstiltak for å fjerne granfeltene. I et av granfeltene bestod disse tiltakene av felling og veteranisering av grantrærne, der veteraniseringen fører til at trærne svekkes og dør over en lenger periode, og dermed bidrar med tilførsel av død ved over tid. Det var derfor interessant å undersøke om død ved-tilførselen gjennom disse restaureringstiltakene kunne ha en verdi for vedlevende biller, samtidig som granfeltet restaureres til bjørkeskog, til tross for at grana er uønsket i området.

Jeg brukte vindusfeller for å sammenligne billefaunaen i granfeltet med restaureringstiltak, med et kontrollområde i granfeltet uten restaureringstiltak og omkringliggende bjørkeskog. Ett år etter at restaureringen ble utført, viste resultatene at det var en signifikant økning i artsrikdom og abundans hos de vedlevende artene, og spesielt for underkategorien bartre-spesialister, i granfeltet med tiltakene, sammenlignet med granfeltet uten tiltak. Mengde død ved hadde en signifikant positiv effekt på abundans og artssammensetningen av vedlevende biller, men ikke på artsrikdom. Det var distinkte forskjeller i billenes artssammensetning mellom granfeltet og bjørkeskogen, og artssammensetningen var fremdeles lik i delene av granfeltet med og uten restaureringstiltak, hvilket reflekterer det tidlige stadiet av restaureringsprosessen. Studiet viser at fjerning av uønskede granplantefelt ved felling og veteranisering uten tømmeruttak, i tillegg til å være arbeids- og kostnadsbesparende ettersom man slipper å frakte den døde veden ut av området, også skaper en ressurs for mange vedlevende biller.

Innholdsfortegnelse

Forord	II
Sammendrag	III
Introduksjon.....	1
Metode	6
Studieområde	6
Innsamling av biller	11
Registrering av miljøvariabler	13
Statistiske analyser.....	14
Resultater.....	17
Miljøvariabler	17
Biller	20
Vedlevende biller.....	21
Bartre-spesialister	26
Løvtre-spesialister.....	27
Diskusjon	29
Effekter på artsrikdom og abundans	29
Effekter på artssammensetning	34
Effekter av restaureringstidspunkt	37
Konklusjon	39
Referanser	40
Vedlegg.....	45

Introduksjon

Skogens struktur, og de fysiske og økologiske egenskapene den innehar, legger grunnlaget for den tilhørende artssammensetningen. Trærne er definerende for skogen, men også etter treets død fortsetter den å bidra med en svært betydningsfull økologisk rolle (Siitonen, 2001). Død ved er et av de viktigste strukturelle elementene i boreale skogøkosystemer (Langor et al., 2008; Saint-Germain et al., 2007; Seibold et al., 2016). Dette inkluderer blant annet karbonlagring og sirkulering av næringsstoffer (Ulyshen, 2016), og tre-regenerering etter forstyrrelser (Macek et al., 2017). I tillegg er tilstedeværelsen av død ved et essensielt element for den store biodiversiteten knyttet til skog (Grove, 2002; Stokland et al., 2012).

Nedbrytningen av død ved kan ta mange tiår (Weslien et al., 2011). I løpet av denne prosessen er det mange ulike faktorer som kan påvirke retningen den tar. Dette fører til at det kan være betraktelig variabilitet i den døde vedens karakteristikk, som struktur, fuktighet og innhold av forsvars- og næringsstoffer (Ulyshen, 2016). Dette bidrar til å skape en rekke ulike mikrohabitat som er levested for svært mange organismer, hvorav mange er tilknyttet spesifikke habitatnisjer i den døde veden (Siitonen, 2001). Det er derfor en distinkt suksesjon i artssammensetningen gjennom nedbrytningsprosessen (Weslien et al., 2011) – fra start til slutt er det både en fullstendig endring i karakteristikken til den døde veden og en tilsvarende utskiftning av dens tilknyttede artssammensetning (Stokland et al., 2012).

Insekter og sopp utgjør en stor del av artene som lever i tilknytning til død ved (Jacobsen et al., 2015), og de påvirker både hverandre og den døde veden (Ulyshen, 2016). Biller (*Coleoptera*) utgjør en av de mest artsrike gruppene (Stokland et al., 2012). Vedlevende biller, som i løpet av livssyklusen er avhengig av døende eller død ved, vedlevende sopper eller andre vedlevende arter (Speight, 1989), er en svært divers og viktig funksjonell gruppe (Ulyshen & Šobotník, 2018). De er spesielt betydningsfulle i sammenheng med nedbrytning av ved og sirkulering av næringsstoffer (Gossner et al., 2016; Grove, 2002; Ulyshen, 2016).

Ettersom død ved er et substrat som er dynamisk både i tid og rom, har de vedlevende billene utviklet en rekke ulike tilpasninger som gjør at de klarer å lokalisere passende habitater (Grove, 2002). De bruker den døde veden som matkilde, bosted, beskyttelse mot fiender og for høye eller lave temperaturer, og til forplantning (Ehnström & Axelsson, 2002), og de ulike artene kan ha svært forskjellige habitatkrav (Jonsson et al., 2005). Både mengde, diversitet og kontinuitet

av død ved er viktige påvirkningsfaktorer på komposisjonen av billefaunaen (Lassauce et al., 2011). Mange arter benytter seg av den døde veden i spesifikke deler av nedbrytningsprosessen (Weslien et al., 2011). I tillegg kan blant annet treets dødsårsak, posisjon (stående eller liggende), del av treet (for eksempel røtter, bark eller greiner), dimensjoner, sopp og soleksponering være viktige for å forklare billenes forekomst (Dahlberg & Stokland, 2004; Jonsell et al., 1998; Kaila et al., 1994; Siitonen, 2001; Stokland et al., 2012). Skogens forvaltningshistorie og karakteristikk på landskapsnivå kan også spille en viktig rolle (Jacobsen et al., 2020; Økland et al., 1996). Mange billearter har en spesifikk preferanse for ulike trearter, med et tydelig skille mellom død ved av bartrær og løvtrær (Lassauce et al., 2012; Lindhe & Lindelöw, 2004), noe som har en sammenheng med forskjeller i trærnes sekundærkjemi, mekanisk forsvar og bestandsdynamikk (Gossner et al., 2016).

Mellom de ulike billeartene foregår det også komplekse interaksjoner, gjennom interspesifikk konkurranse, fasilitering, inhibering og predasjon (Bouget et al., 2011; Brin & Bouget, 2018; Johansson et al., 2007; Sánchez-Galván et al., 2018). Dette påvirker den døde vedens nedbrytningshastighet og den videre suksesjonen av arter som benytter seg av den (Ulyshen, 2016; Weslien et al., 2011). Vedlevende biller har også et viktig samspill med sopp, blant annet som en matkilde og levested for soppspisende arter (Ehnström & Axelsson, 2002). Biller tidlig i suksesjonen kan også ha en innvirkning på soppartene som etablerer seg i senere stadier (Jacobsen et al., 2015), mens soppens nedbrytning av veden kan gjøre den mer tilgjengelig og næringsrik for billene (Birkemoe et al., 2018).

Vedspisende insekter, som direkte konsumerer plantevev, er tilknyttet tidlige suksjesjonsstadier og blant de første som koloniserer nylig død ved (Saint-Germain et al., 2007; Ulyshen, 2016). Fasen hvor den døde veden er fersk er kort, og de må derfor ha god spredningsevne og evne til rask kolonisering (Müller et al., 2013; Ulyshen & Hanula, 2010). De har utviklet egenskapen til å oppdage flyktige kjemikalier (som etanol) som produseres i dødende og nylig døde trær (Bouget et al., 2009). Disse artene, særlig barkbiller, trebukker og borebiller, har viktige økosystemfunksjoner, og borrar i og bryter ned veden og legger til rette for kolonisering av senere arter (Gossner et al., 2016; Ulyshen, 2016). Predatorer og parasitoider assosiert med disse artene kommer også vanlige i denne fasen (Ulyshen & Hanula, 2010). Etter hvert i suksesjonen, ofte allerede ett til to år etter den døde veden først ble kolonisert (Langor et al., 2008), blir disse artene gradvis byttet ut med soppspisere, detritivorer og deres assosierte predatorer og parasitoider (Saint-Germain et al., 2007).

Den store diversiteten i de vedlevende billenes krav til substrat, stiller også store krav til tilstedeværelse av død ved både i form av mengde, diversitet og kontinuitet. På grunn av dette, og fordi de er sensitive på forandringer i miljøet, kan vedlevende biller gi en god indikasjon på skogens økologiske tilstand (Köhler et al., 2022; Siitonen, 2001). En trussel for de vedlevende billene og andre organismer som lever i skog, er mangelen på død ved (Siitonen, 2001). Nesten halvparten av de rødlistede billene i Norge lever i tilknytning til død ved, og skogbruksaktiviteter er hovedårsaken til at disse artene er truet (Ødegaard et al., 2021a). I Fennoskandia er store skogområder preget av intensivt skogbruk, som har ført til økt homogenisering og stor utbredelse av monokulturer (Gauthier et al., 2015). Uttak av tømmer og ødeleggelse av død ved av tunge hogstmaskiner resulterer i at det blir lite gjenværende død ved etter hogstoperasjoner. I tillegg har slike produksjonsskoger liten grad av forstyrrelser, som er en viktig kilde til død ved-tilførsel i skoger med naturlig dynamikk (Jonsell et al., 1998). Dette har ført til at forekomsten av død ved i produksjonsskoger kun representerer mellom 2 og 30% av mengden som finnes i naturskoger (Lassauce et al., 2011), og produksjonsskogene har ofte store mangler i både diversitet og kontinuitet i død ved (Sverdrup-Thygeson et al., 2014). Slike skoger er ofte artsfattige sammenlignet med nær-naturlige skoger og naturskoger (Burner et al., 2021; Jacobsen et al., 2020).

Gran (*Picea abies*) er den vanligste trearten som blir plantet i forbindelse med skogbruk, og et granplantetfelt skiller seg fra naturlige, grandominerte skoger både strukturelt og funksjonelt (Aarrestad et al., 2013). Plantede grantrær vokser raskt og tett, som gjør at de utkonkurrerer annen vegetasjon og gjør lystilgangen i skogen lav, i tillegg fører de til økt mengde surt strøfall med lav nedbrytningshastighet, som videre påvirker næringssirkulasjonen (Aarrestad et al., 2014). Dette, samt et lavt innhold av død ved, resulterer i plantede granfelt med dårligere habitat og lavere antall vedlevende biller (Martikainen et al., 2000). Aktive tiltak kan bidra til å restaurere skoger i dårlig økologisk tilstand, og dermed øke kvaliteten og tilgangen på habitater for vedlevende arter. Kontrollert brann, samt å øke volumet av død ved gjennom felling og skading av trær, er vanlige restaureringsmetoder å ta i bruk i boreale skoger i Fennoskandia (Toivanen & Kotiaho, 2010). Slik kunstig tilførsel har vist seg å være positivt for mange vedlevende biller (Lassauce et al., 2011; Sandström et al., 2019). Tilførsel av død ved gjennom å felle og skade individuelle og mindre grupper med trær kan imitere små-skala forstyrrelser som finnes i naturlige skoger, spesielt i granskog (Kuuluvainen, 2002). Veteranisering er en restaureringsmetode der trærne skades på ulike måter, som har som formål å etterligne og

fremskynde naturlige egenskaper tilknyttet eldre trær, uten å drepe dem, for å skape habitater for arter tilknyttet de gamle trærne (Bengtsson & Wheeler, 2021). Dette er vanligvis brukt på større løvtrær som eik og bjørk, hvor aldringsprosessen er lang og aldersgapene mellom trærne i området kan være stort (Bengtsson & Wheeler, 2021).

Junkerdalsura naturreservat i Nordland ble fredet som et plantevernomsråde i 1928, og ble i 2000 opprettet som et naturreservat (Brun-Jenssen, 2014). Området ligger nord for granas naturlige utbredelsesområde, men det ble på 1900-tallet plantet flere granfelt i naturreservatet, med den hensikt å drive skogbruk. Spredning og etablering av grantrærne utenfor plantefeltene utgjør i dag en trussel for mange av de stedegne artene (Brun-Jenssen, 2014). Det er derfor ønskelig å restaurere granfeltene tilbake til den naturlige tilstanden før plantingen, som er den rike bjørkeskogen som vokser i området. Fra 2017 til 2021 ble det i den sammenheng utført ulike restaureringstiltak for å fjerne disse granfeltene.

I flere av granfeltene har restaureringstiltakene bestått av å felle og fjerne grantrærne. Dette har vært en kostbar og arbeidskrevende prosess, ettersom trærne måtte fjernes fra området med helikopter. I et av granfeltene ble det derfor bestemt å gjennomføre en blanding av felling og veteranisering av grantrærne, uten å fjerne noen av trærne. Granfeltet ble delt inn i fem delfelt, hvor disse tiltakene ble gjennomført på ulike tidspunkter i 2021. I tillegg står et siste delfelt av granfeltet igjen ubehandlet. Veteraniseringen hadde i dette tilfellet som hensikt at grantrærne skulle dø, gradvis over en lenger tidsperiode, og dermed bidra til en kontinuerlig tilførsel og tilstedeværelse av døde trær i ulike nedbrytningsstadier. Til tross for at grantrærne er uønsket i dette området, er tilgjengelighet av død ved svært viktig for mange vedlevende arter, særlig biller. Det var derfor interessant å undersøke om de døde og svekkede grantrærne i granfeltet kunne ha en verdi som ressurs for de vedlevende billene, samtidig som granfeltet restaureres til bjørkeskog.

Jeg brukte vindusfeller for å undersøke billefaunaen i granskog der restaureringstiltakene var gjennomført (veteraniseringsfelt), i ubehandlet granskog (grankontroll) og i intakt bjørkeskog (bjørkekontroll).

Mine hypoteser er følgende:

1. Døde og døende grantrær i veteraniseringsfeltene vil tiltrekke seg flere individer av vedlevende billearter, særlig arter spesialisert på død ved fra bartrær, sammenlignet

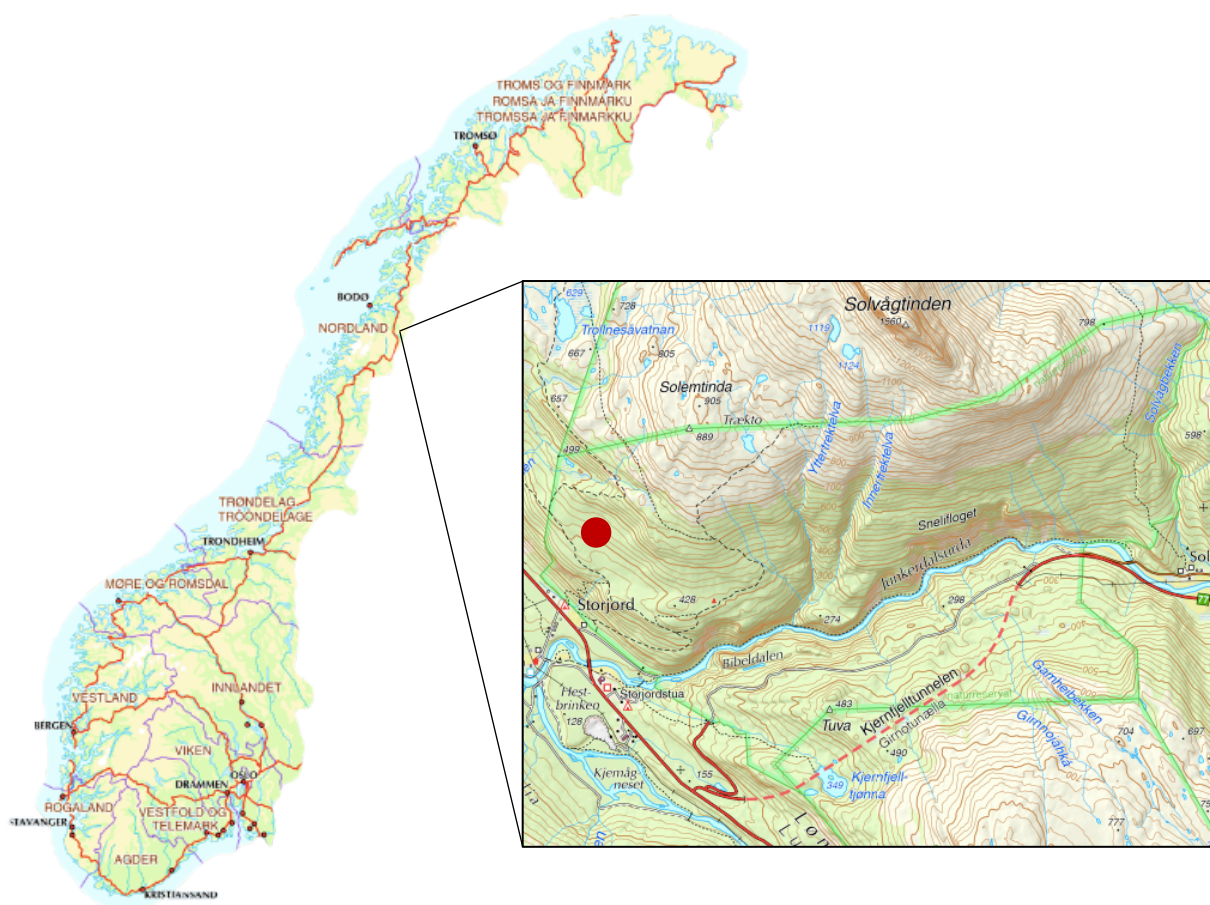
med grankontrollen og bjørkekontrollene, som ikke har hatt tilførsel av død ved gjennom restaureringstiltakene.

2. Abundans av vedlevende billearter vil være forskjellig mellom de tre veteraniseringsfeltene. Jeg forventer høyere abundans i delfeltet som ble behandlet tidligst i sesongen 2021, ettersom billene har hatt lenger tid for kolonisering av den behandlede granen her enn i de to andre delfeltene som ble behandlet senere på året.
3. Artssammensetningen av vedlevende billearter vil være forskjellig mellom granfeltet (veteraniseringsfelt og grankontroll) og bjørkeskogen.

Metode

Studieområde

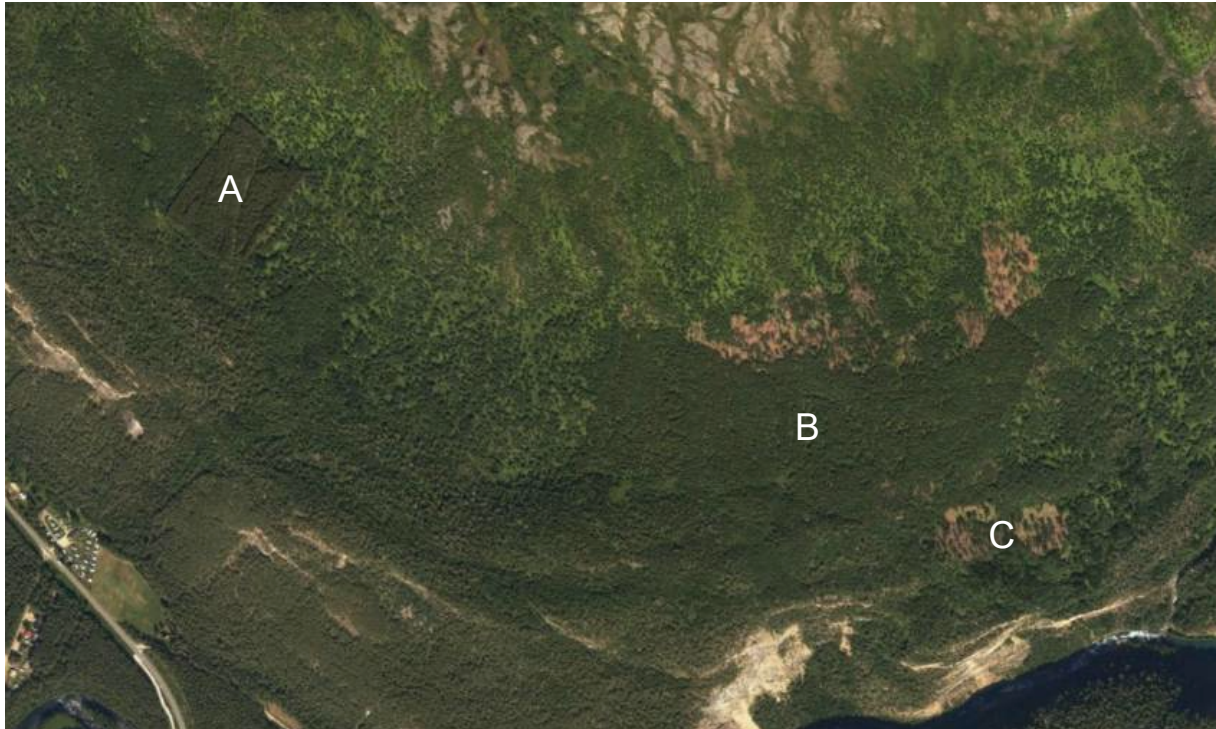
Feltarbeidet ble utført sommeren 2022 i Junkerdalsura naturreservat, som ligger i Saltdal kommune i Nordland fylke (**Figur 1**). Junkerdalsura naturreservat grenser til Junkerdal nasjonalpark og omfatter et område med gunstige vekstforhold og kalkrik berggrunn, som har ført til særlig stor botanisk artsrikdom i området (Alvereng et al., 2020). Landskapet har stor økologisk variasjon og preges av en mosaikk av rike skogs- og vegetasjonstyper, blant annet rik bjørkeskog, og de sjeldne naturtypene kalkfuru- og kalkbjørkeskog, hvor sistnevnte er blant de største i Norden (Brun-Jenssen, 2014).



Figur 1. Kart over Norge og Junkerdalsura naturreservat i Nordland fylke. Studieområdet er markert med rød prikk. (Norgeskart.no, u.å.).

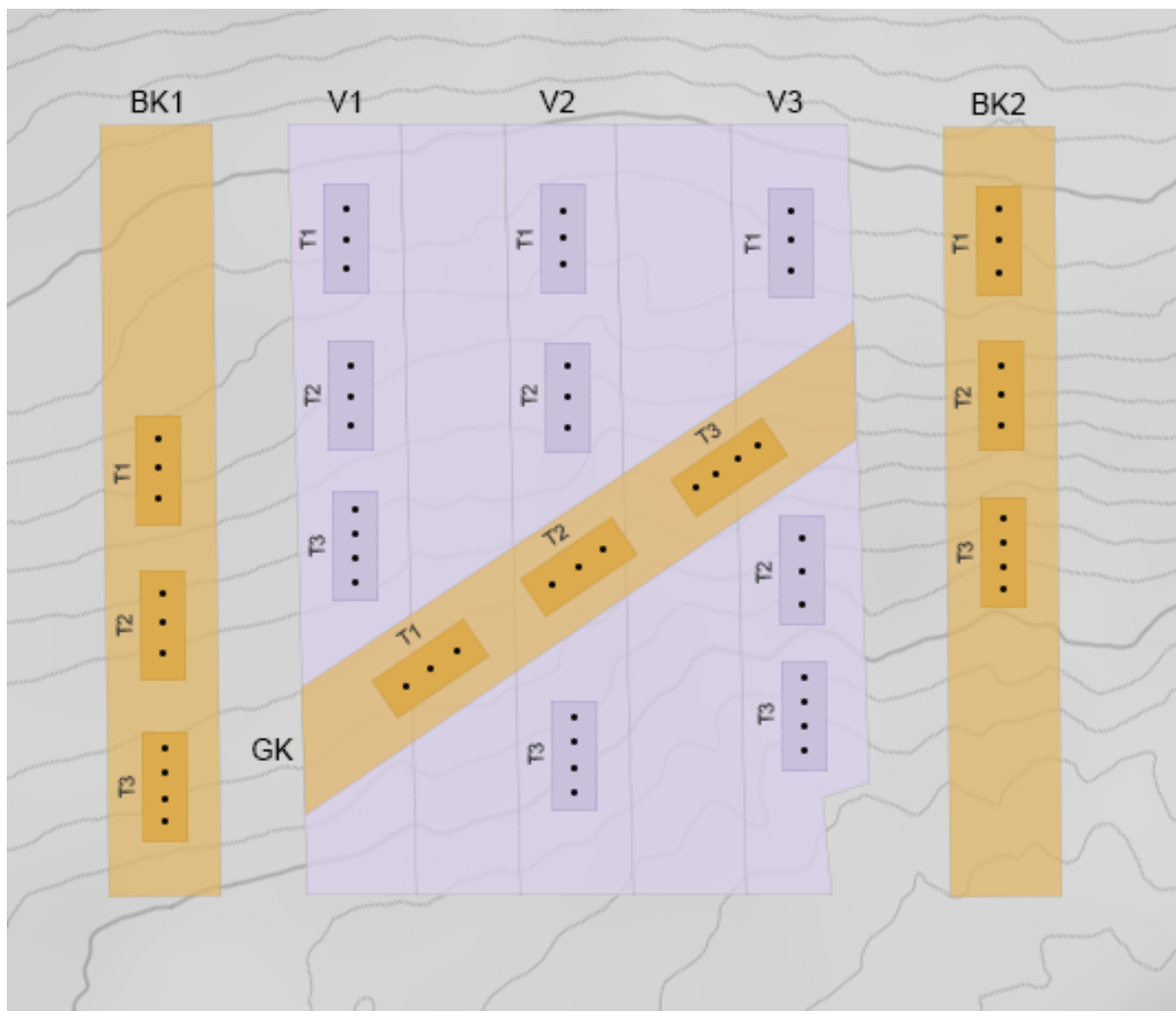
I Junkerdalsura naturreservat ble det i løpet av 1900-tallet etablert syv plantefelt med gran (**Figur 2**). Grana forekommer ikke naturlig nord for Saltfjellet og er uønsket i naturreservatet. Grantrærne har begynt å spre seg, og kan utkonkurrere stedegen skog ved å skape skyggefulle skoger med surt strøfall. Dette regnes som den største biologiske trusselen mot verneverdiene i

Junkerdalsura (Brun-Jenssen, 2014). I denne sammenhengen har det derfor blitt igangsatt skjøtselstiltak med formål om å bevare stedegen vegetasjon. Disse tiltakene ble gjennomført i perioden 2017 til 2021 og inkluderer hogst, fjerning og veteranisering av grantrærne. Målet er å restaurere tilbake stedegen bjørkeskog som forekommer i området.



Figur 2. Oversikt over de tre områdene hvor de syv plantede granfeltene ligger i Junkerdalsura naturreservat (Norge i bilder, 2016).

Studieområdet mitt var ett av disse granfeltene (Felt A, **Figur 3**), som ble plantet rundt 1935 (J. Rova, personlig kommunikasjon, 11. april 2023). Dette granfeltet var på omtrent 40 dekar og bestod av seks delfelt på ca. 200×30 meter. I fem av delfeltene har grantrær blitt behandlet med veteranisering eller felling, men ingen trær har blitt fjernet. Det sjette delfeltet ligger på tvers av de andre delfeltene og består av ubehandlet granskog. Rundt granfeltet vokser intakt bjørkeskog.



Figur 3. Skisse over studieområdet. Seks delfelt ble undersøkt: tre veteraniseringsfelt (V1, V2 og V3), en grankontroll (GK) og to bjørkekontroller (BK1 og BK2). Lilla delfelter med oransje delfelt på skrå markerer granfeltet. Lilla delfelt markerer granskog hvor grantrærne er blitt veteranisert eller felt. Oransje delfelter markerer kontrollområder. Rektangler innad i delfeltene markerer transekter (T1, T2 og T3) og svarte prikker markerer plassering av vindusfeller.

Veteraniseringen består av seks ulike metoder: hestegnag, hel og delvis ringbarking, doble kutt, reirhull og toppkapping (**Figur 4**). Toppkapping ble kun utført på deler av ytterkanten av granfeltet, på omtrent 500 trær i en sone på fem meter. Resten av veteraniseringsmetodene og fellingene ble utført systematisk, i tur og orden, i alle de behandlede delfeltene, slik at metodene ble jevnt fordelt. I tillegg ble alle grantrær over 15 cm i diameter felt uten kvisting. I den videre omtalen av restaureringstiltakene og i analysene, har jeg valgt å slå sammen metodene felling med og uten kvisting, og heretter omtale de sammen som «felling».

De fem veteraniseringsfeltene ble behandlet på ulike tidspunkter fra mai til oktober i 2021 (**Tabell 1**). Jeg undersøkte tre av disse feltene; V1, V2 og V3, som ble behandlet i henholdsvis mai, august og oktober (**Figur 3**). I tillegg til de tre veteraniseringsfeltene, undersøkte jeg det ubehandlede granfeltet (GK – grankontroll) og to delfelt med intakt bjørkeskog som lå på hver sin side av granfeltet (BK1 og BK2 – bjørkekontroller). Jeg brukte disse delfeltene (GK, BK1 og BK2) som et sammenligningsgrunnlag for undersøkelsene av billefaunaen.

Tabell 1. Oversikt over behandlingstidspunkt og skogtype i de ulike delfeltene.

Delfelt	Behandlingstidspunkt	Skogtype
V1	25.-30. mai 2021	Behandlet granskog
V2	9.-20. august 2021	Behandlet granskog
V3	6.-9. oktober 2021	Behandlet granskog
GK	-	Ubehandlet granskog
BK1	-	Ubehandlet bjørkeskog
BK2	-	Ubehandlet bjørkeskog



Figur 4. Restaureringstiltakene som ble utført på grantrærne i veteraniseringsfeltene.
Foto: Linnea Laubo

Innsamling av biller

Billefaunaen ble undersøkt i veteraniseringsfeltene (V1, V2 og V3), grankontrollen (GK) og bjørkekontrollene (BK1 og BK2).

Det ble lagt tre transekter (T1, T2 og T3) langs midten av hvert veteraniseringsfelt (**Figur 3**). Transektene var 25×5 meter og startet 20 meter fra kanten av granfeltet for å minimere kanteffekter. Mellom transektene innad i delfeltene var det minst 10 meter. Tilsvarende transekter ble lagt i kontrollområdene. Start og slutt på hvert transekt ble markert med to røde bånd merket med transekt-kode på nærmeste tre.

Det ble totalt brukt 60 vindusfeller for innsamling av biller. I alle de seks delfeltene ble det hengt opp 10 feller. Tre feller ble hengt opp i transektene T1 og T2, og fire feller i T3 (**Figur 3**). Plassering av fellene innad i transektet ble valgt ved å trekke et tilfeldig tall mellom 0 og 25 for hver felle. Dette tallet anga antall meter fra starten av transektet fellen skulle plasseres. Deretter ble fellene hengt opp mellom to trær så nær det valgte punktet som mulig, langs midten av transektet. Disse trærne ble markert med et rødt merkebånd med kode for delfelt, transekt og punkt. Punkt markerer nummeret på fellen i delfeltet (1-10). Fellenes plassering ble registrert med GPS og i appen Avenza.

Vindusfellene bestod av to pleksiglass, en trakt og en oppsamlingsbeholder (**Figur 5**). Oppsamlingsbeholderne inneholdt propylenglykol og vann i forholdet 70:30, samt litt såpe for å bryte overflaten. Hver oppsamlingsbeholder ble markert med kode for delfelt, transekt og punkt, samt veipunkt-nummer fra GPS. Fellene ble hengt opp i perioden 31. mai-2. juni 2022. De ble tømt én gang i perioden 6.-8 juli, og deretter tømt igjen og nedmontert i perioden 15.-18. august 2022.

Tømmingen av fellene ble utført ved at innholdet i hver oppsamlingsbeholder – insekter og strø (hovedsakelig barnåler og blader) – ble filtrert ut og samlet i et stoffstykke. I stoffstykket ble det også lagt en lapp med informasjon om delfelt, transekt og punkt, og om innholdet var fra første eller andre tømming, før det ble knyttet sammen og lagt i en plastkopp. Plastkoppene med insekter ble stablet sammen etter delfelt og oppbevart i fryser frem til sortering på laboratorium. Alle innsamlede biller ble sortert på laboratorium og artsbestemt av taksonomisk ekspert Sindre Ligaard. Artsfunnene er publisert på Artskart (Jacobsen, 2023).



Figur 5. Eksempel på oppheng av vindusfelle i bjørkeskog. Foto: Linnea Laubo

Basert på databasen for vedlevende arter av Dahlberg and Stokland (2004) og SLU Artdatabanken (2019) ble alle billearter kategorisert etter hvorvidt de ble ansett som avhengige av død ved (vedlevende). Dette ble gjort i kategoriene obligat vedlevende (helt avhengige av død ved), fakultativt vedlevende (delvis avhengige av død ved) eller ikke-vedlevende. De obligat vedlevende billeartene ble delt inn i underkategorier av funksjonelle grupper basert på trearts-preferanse: generalister (forekommer både på bartrær og løvtrær), bartre-spesialister (forekommer kun på bartrær), løvtre-spesialister (forekommer kun på løvtrær) og annet (ikke mer tilgjengelig informasjon). Basert på Seibold et al. (2015) ble de obligat vedlevende billeartene kategorisert etter nedbrytningsnisje (1-5, fersk-nedbrutt) og trofisk nivå: zoofag (predator), mycetofag (soppspisende), xylofag (vedspisende) og detritivor (lever av dødt organisk materiale). Jeg har valgt å fokusere på de obligat vedlevende artene i analysene, derfor vil kategorien obligat vedlevende billearter heretter kun bli omtalt som «vedlevende billearter».

Registrering av miljøvariabler

I tillegg til innsamling av biller med vindusfeller gjorde jeg en rekke andre registreringer som kunne være relevant for å relatere artsfunn til miljøforhold i omgivelsene. For alle trær innenfor to meters radius rundt fellene, både stående og liggende, ble det registrert om treet var behandlet med et restaureringstiltak (felt eller veteranisert) og eventuelt hvilket restaureringstiltak (**Figur 4**). For disse trærne ble også helse registrert ved å gjøre en vurdering av hvor stor andel av trekronen som var vital (basert på andel av kronen som hadde grønne blader eller barnåler i forhold til en fulltett krone), i kategoriene <20%, 20-80% og >80%. Åpenhetsgrad i trekronen i en meters radius rundt fellene ble registrert i kategoriene 1 (helt åpent), 2 (delvis åpent), 3 (delvis lukket) til 4 (helt lukket).

All død ved med minimum fem cm i diameter i brysthøyde (dbh) ble kartlagt i alle transekter i alle delfelter. Bunnen av stammen måtte være inne i transektet for å bli registrert. For hvert død ved-objekt ble treart, tretype (stående eller liggende), eventuell veteraniseringsmetode, diameter, lengde/høyde, nedbrytningsstadium (**Tabell 2**) og dekning av mose registrert. Diameter ble målt i brysthøyde dersom død ved-objektet hadde fullstendig stamme. Dersom den ikke hadde det ble diameter registrert der stammen var kuttet/knekt.

I veteraniseringsfeltene var det flere transekter med svært store mengder liggende død ved som gjorde det utfordrende å måle lengde/høyde på den døde veden. Ettersom hoveddelen av grantrærne i veteraniseringsfeltene var av samme alder og av omtrent lik lengde/høyde, ble et anslag av gjennomsnittlig lengde/høyde på grantrærne i transektet regnet ut og brukt som mål for alle død ved-objekter som var vanskelige å måle. Fem stående grantrær ble tilfeldig valgt i hvert transekt og brukt som grunnlag for å regne ut den gjennomsnittlige lengden/høyden på trærne i transektet. Høyden på de valgte grantrærne ble anslått ved å holde en pinne som var like lang som avstanden fra hånd til skulder vinkelrett, og å stå på en avstand fra det treet som ble målt der pinnen akkurat dekker hele treet's høyde. Deretter ble avstanden mellom dette punktet og treet plassering målt med målebånd, og brukt som mål på treet's høyde.

Volum av død ved ble regnet ut med følgende formel, der r = radius og h = høyde:

$$Volum (m^3) = \frac{\pi * r^2 * h}{3}$$

Tabell 2. Kategorier av nedbrytningsstadium for død ved basert på Landskogstakseringens feltinstruks (Viken, 2021).

Nivå	Beskrivelse
1	Nylig dødt virke (0-3 år), barken fremdeles fast eller nylig løs etter intensive barkbilleangrep.
2	Løs bark med begynnende til velutviklet soppmycel mellom bark og ved. Veden begynner å mykne i ytre partier pga. råte (0-3 cm inn i veden).
3	Veden mer eller mindre gjennområtten i de ytre lag, kan plukkes helt fra hverandre med kniv. Kjerne er fortsatt hard.
4	Veden løs tvers igjennom og flyter stedvis ut på bakken. Ingen indre hard kjerne. Ofte noe overgrodd.
5	Helt nedbrutt. Fragmenter, konturer under vegetasjon av helt nedbrutt stokk.

Statistiske analyser

Bearbeiding av data ble gjort i RStudio versjon 4.1.2 (R Core Team, 2021). Data fra første og andre tømning er slått sammen og omtales som ett videre i oppgaven. Tre oppsamlingsflasker (V3-T1-P2, BK2-T2-P1 og BK2-T2-P3) fra første tømning ble ødelagt og det er derfor ikke noe data fra disse fellene i første tømning.

Analyser av død ved

For å undersøke forskjeller i død ved-volum mellom delfelter kjørte jeg generaliserte lineære modeller med gamma-fordeling. Jeg valgte gamma-fordeling siden fordelingen av responsverdiene i histogrammet var svært skjev, og fordi tallene i datasettet var positive og kontinuerlige. Jeg testet model-fit ved å sjekke residual-plot, som ikke hadde noe tydelig mønster. Responsvariabel var gjennomsnittlig mengde død ved i hvert transekt i delfeltene og forklaringsvariabel var delfelt.

Analyser av artsrikdom og abundans

For å undersøke variasjon i artsrikdom og abundans av de ulike gruppene mellom delfeltene, brukte jeg først «mixed effects»-modeller med transekt som tilfeldig faktor. Transekt som tilfeldig faktor viste seg å forklare ingen eller lite variasjon i datasettene. Jeg brukte derfor lineære modeller og generaliserte lineære modeller i stedet for å undersøke variasjonen videre.

For å velge om lineære eller generaliserte lineære modeller skulle tas i bruk for å analysere de ulike datasettene, undersøkte jeg først responsvariabelens fordeling i histogram. Dersom denne

var tilnærmet lik normalfordelt, kjørte jeg lineære modeller og sjekket om residual-plottene var tilfredsstillende (ikke viste noen systematiske mønster). Dersom responsvariablene ikke var normalfordelte, vanligvis grunnet svært skjev fordeling, brukte jeg generaliserte lineære modeller med poisson-fordeling. For poisson-generaliserte lineære modeller sjekket jeg residual-plot og overdispersjon. Dersom det er overdispersjon i modellen er variansen større enn det som kan forklares av modellen, og modell-antagelsene er ikke møtt.

Datasettene for alle arter totalt, generalister og vedlevende arter passet best til normalfordelings-modeller og jeg brukte derfor lineære modeller for disse datasettene. For bartre-spesialister, løvtre-spesialister og alle de trofiske nivåene passet datasettene best til poisson-fordeling og generaliserte lineære modeller ble derfor tatt i bruk. Responsvariabel var antall arter og antall individer i delfeltene. Forklaringsvariabel var delfelt for bartre- og løvtre-spesialister, og skogtype for de trofiske nivåene.

For å undersøke effekten av miljøvariablene død ved og åpenhet på artsrikdom og abundans kjørte jeg nye lineære og generaliserte lineære modeller for disse gruppene, med død ved og åpenhet som forklaringsvariabler i tillegg til delfelt/skogtype.

Pakkene som ble tatt i bruk for å kjøre lineære og generaliserte lineære modeller var lmerTest (Kuznetsova et al., 2017), blmecco (Korner-Nievergelt et al., 2015) og DHARMA (Hartig, 2022).

Analyser av artssammensetning

For å undersøke forskjeller i artssammensetningen av biller mellom veteraniseringsfeltene, grankontrollen og bjørkekontrollene kjørte jeg en «global non-metric multidimensional scaling» (GNMDS) med pakken «vegan» (Jari Oksanen et al., 2022). GNMDS ble brukt for å visualisere variasjonen i artssammensetningen mellom delfeltene.

Jeg kjørte GNMDS for alle arter totalt, vedlevende arter, generalister, bartre-spesialister og løvtre-spesialister. Datasettene til bartre- og løvtre-spesialistene inneholdt flere feller der det ikke forekom noen arter, henholdsvis syv og 14, og disse fellene ble fjernet fra datasettene (**Vedlegg Tabell 1**). Én felle i datasettet for bartre-spesialister (BK2-T3-P1) og én i datasettet for løvtre-spesialister (GK-T3-P1) ble i tillegg fjernet på grunn av svært avvikende verdier.

Parallelt ble «detrended correspondence analysis» (DCA) kjørt for å undersøke akselengde, og slik bestemme om det videre skulle brukes «redundancy analysis» (RDA) eller «canonical correspondence analysis» (CCA) for å teste om variasjonen i GNMDS-ordinasjonene var signifikante. RDA ble valgt dersom den første akselengden i DCA ble <3 , og CCA dersom den første akselengden ble >4 (Lepš & Šmilauer, 2003). Alle datasettene hadde en akselengde <3 og jeg valgte derfor å kjøre RDA-analyser.

RDA-analyser med funksjonen `anova.cca` fra pakken «vegan» (Jari Oksanen et al., 2022) ble kjørt for vedlevende arter med delfelt som forklaringsvariabel for å teste signifikansnivåene mellom de ulike delfeltene. Ettersom mønstrene i GNMDS-ordinasjonene for alle arter totalt og generalister viste lignende tendenser som mønstrene for vedlevende arter, anså jeg det ikke som nødvendig å kjøre RDA-analyser for disse gruppene (**Vedlegg Figur #GNMDS gen**). Jeg kjørte heller ikke RDA-analyser for bartre- eller løvtre spesialister siden det ikke var noe mønstre i GNMDS-ordinasjonene deres.

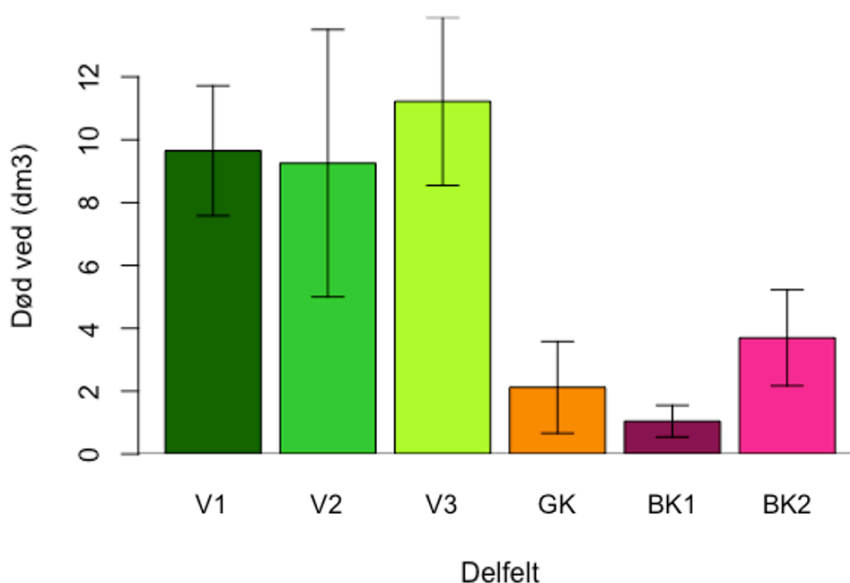
For å undersøke effekten av miljøvariablene død ved og åpenhet på artssammensetningen kjørte jeg nye RDA-analyser for vedlevende arter, med død ved og åpenhet som forklaringsvariabler i tillegg til delfelt.

Resultater

Miljøvariabler

Død ved

Resultatene fra død ved-kartleggingen viste at veteraniseringsfeltene (V1, V2 og V3) hadde signifikant høyere gjennomsnittlig død ved-volum enn grankontrollen (GK) (p-verdi < 0,001), med omtrent fire ganger så mye død ved (**Figur 6, Vedlegg Tabell 2**). Veteraniseringsfeltene hadde også signifikant høyere gjennomsnittlig volum enn begge bjørkekontrollene (BK1 og BK2). Det var ingen signifikant forskjell mellom veteraniserings-feltene. Det var også en signifikant forskjell i gjennomsnittlig død ved-volum mellom bjørkekontrollene, der BK2 var høyere enn BK1 (p-verdi < 0,001). Død ved-volumet i grankontrollen var ikke signifikant forskjellig fra BK2 (p-verdi = 0,179), men var signifikant høyere enn BK1 (p-verdi < 0,001).



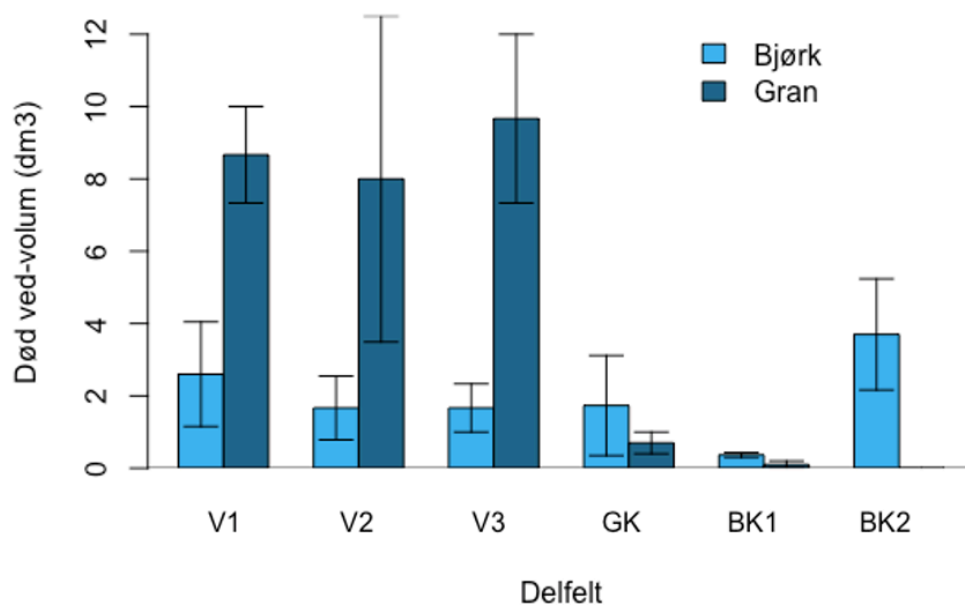
Figur 6. Gjennomsnittlig volum (dm³) av død ved i transektene i de ulike delfeltene: veteraniseringsfelt (V1, V2 og V3), grankontroll (GK) og bjørkekontroll (BK1 og BK2). ± standardavvik av gjennomsnittet.

Det totale volumet av død ved i veteraniseringsfeltene var 97 m³/ha (V1), 90 m³/ha (V2) og 112 m³/ha (V3). I grankontrollen var totalt volum 21 m³/ha, og totalt volum i bjørkekontrollene var 5 m³/ha (BK1) og 37 m³/ha (BK2).

Gjennomsnittlig volum på de enkelte død ved-objektene var størst i BK2 (63 dm³), og var signifikant høyere enn de i BK1 (p-verdi < 0,001) og grankontrollen (p-verdi = 0,050) (**Vedlegg Tabell 3**). Objektene i BK2 hadde ingen signifikant forskjell fra de i veteraniseringsfeltene (p-

verdi mellom 0,575 og 0,693). Død ved-objektene i veteraniserings-feltene var mellom 54 og 58 dm³ og hadde ingen signifikante forskjeller fra hverandre (p-verdi mellom 0,846 og 0,989). I veteraniseringsfeltene var død ved-objektene mer enn dobbelt så store som de i grankontrollen (25 dm³), og hadde en nær signifikant forskjell (p-verdi = 0,062 for V1 og V2, og 0,074 for V3). BK1 hadde lavest gjennomsnittlig volum på død ved-objektene (4 dm³), og var signifikant lavere enn de i grankontrollen (p-verdi < 0,001) og veteraniseringsfeltene (p-verdi < 0,001).

Gran og bjørk var de eneste treartene som ble registrert i død ved-kartleggingen (**Figur 7**). Veteraniseringsfeltene hadde størst gjennomsnittlig volum av død ved-objekter av gran, mens grankontrollen og bjørkekontrollene hadde større gjennomsnittlig volum av død ved-objekter av bjørk. Det ble ikke registrert noen død ved-objekter av gran i BK2, og kun tre objekter i et transekt i BK1.



Figur 7. Gjennomsnittlig volum (dm³) av død ved av bjørk og gran i transektene i de ulike delfeltene: veteraniseringsfelt (V1, V2 og V3), grankontroll (GK) og bjørkekontroll (BK1 og BK2). ± standardavvik av gjennomsnittet.

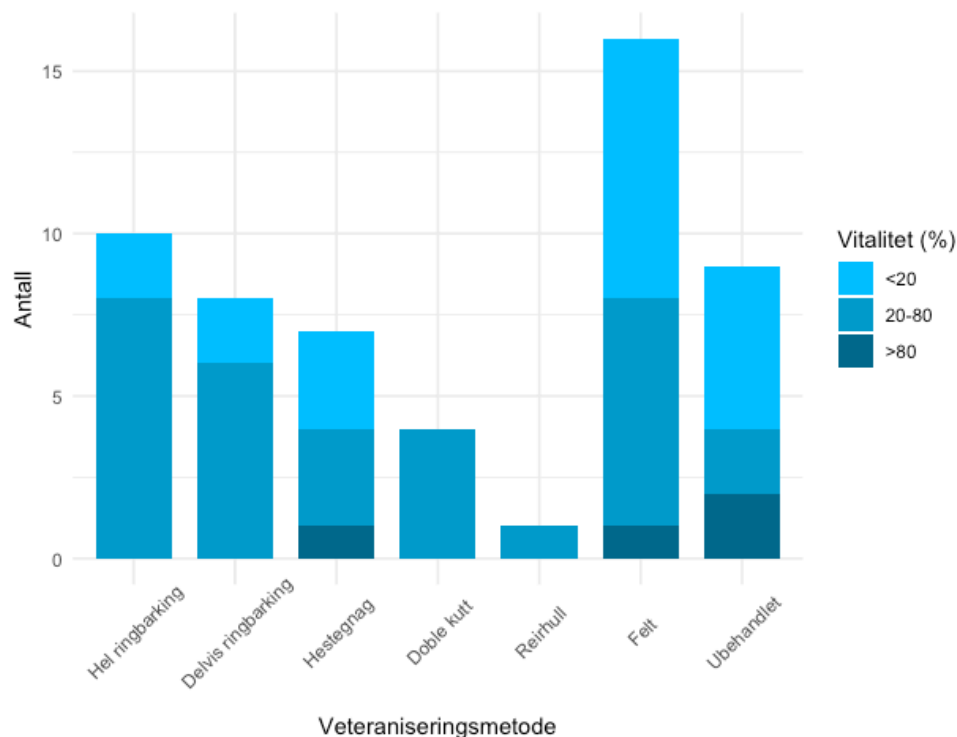
Gjennomsnittlig nedbrytningsgrad var 1,4 for død ved-objekter av gran og 3,7 for død ved-objekter av bjørk. Død ved-objektene i veteraniseringsfeltene hadde lavere gjennomsnittlig nedbrytningsgrad enn kontrollfeltene, og varierte fra 2,1 (V2 og V3) til 2,6 (V1). BK2 hadde høyest gjennomsnittlig nedbrytningsgrad (3,4), etterfulgt av BK1 (2,9) og GK (2,8).

Nesten alle registrerte død ved-objekter var enten felt (102 objekter) eller ubehandlet (76 objekter). Veteraniseringsmetodene utgjorde en svært lav andel av den døde veden i veteraniseringsfeltene. Blant disse var det reirhull metoden som dominerte (13 av 202 død ved-objekter i veteraniseringsfeltene), mens de andre metodene kun var representert med 0-2 objekter. Toppkapping ble kun utført langs deler av ytterkanten av V1 og forekom ikke i noen av transektene, og det er derfor ingen registreringer av denne metoden.

Veteraniseringsmetoder

Veteraniseringsmetoden som var utført flest ganger på trærne rundt vindusfellene i veteraniseringsfeltene var felling (**Figur 8**). De «avbarkedede» veteraniseringsmetodene hel ringbarking, delvis ringbarking og hestegnag ble tatt i bruk i noe større grad enn de «kuttede» veteraniseringsmetodene doble kutt og reirhull. Reirhull (både stående og liggende) hadde lavest forekomst av alle metodene. Generelt var det en jevn fordeling av metodene, med unntak av det lave antallet av reirhull.

Det var større andel trær med vitalitet < 20% blant de felte og ubehandlede trærne. Blant de andre veteraniseringsmetodene hadde de fleste trærne vitalitet 20-80%. Hestegnag var den eneste veteraniseringsmetoden hvor det forekom trær med vitalitet > 80%.



Figur 8. Totalt antall av hver veteraniseringsmetode utført på trær som stod innen to meters radius rundt hver vindusfelle i veteraniseringsfeltene (V1, V2 og V3) summert. Inkluderer både stående og liggende trær. Vitalitet angir hvor stor prosentvis andel av trekronen som hadde grønne blader eller nåler.

Åpenhetsgrad

Det var generelt ganske åpent rundt vindusfellene i alle delfelter, og det var ingen tydelige mønstre mellom de ulike skogtypene. Gjennomsnittlig åpenhetsgrad for kronedekket varierte fra helt åpent til delvis åpent. Kun tre vindusfeller stod i delvis lukket skog, og ingen ble ansett å stå i helt lukket skog.

Biller

Totalt ble det fanget 5762 individer av biller fordelt på 252 arter. Av disse var 111 arter (44%) og 3062 individer (53%) kategorisert som vedlevende (44 arter og 735 individer var fakultativt vedlevende). Av de vedlevende artene var 63 arter og 2428 individer generalister, 24 arter og 424 individer bartre-spesialister, og 23 arter og 201 individer løvtre-spesialister (**Tabell 3**, **Vedlegg Tabell 4**). Én art (ni individer) var kategorisert som vedlevende, men uten mer tilgjengelig informasjon om underkategori og er derfor ikke inkludert i noen underkategori.

Av de 252 artene var tre på rødlista (Artsdatabanken, 2021). Totalt 10 individer av *Agathidium discoideum* (nær truet, vedlevende generalist) ble funnet i bjørkekontrollene. Ett individ av *Agathidium pallidum* (nær truet, ikke vedlevende) ble funnet i bjørkekontrollen BK1 og ett individ av *Olisthaerus substriatus* (nær truet, ikke vedlevende) ble funnet i veteraniseringsfeltet V1.

Tabell 3. Oversikt over totalt og gjennomsnittlig antall billearter og -individer for de ulike funksjonelle gruppene. Antallet er summert for alle delfelt totalt: veteraniseringsfelt (V1, V2 og V3), grankontroll (GK) og bjørkekontroller (BK1 og BK2). Gjennomsnitt er basert på antall billearter og -individer i hver vindusfelle.

Funksjonell gruppe	Totalt antall arter	Gjennomsnittlig antall arter	Totalt antall individer	Gjennomsnittlig antall individer
Alle arter	252	36	5762	96
Vedlevende arter	111	16	3062	51
Generalister	63	11	2428	41
Bartre-spes.	24	3	424	7
Løvtre-spes.	23	3	201	3

Mønstrene i resultatene for alle arter totalt og for vedlevende artene var svært like (**Vedlegg Figur 1 og 2a**). Det samme gjelder for mønstrene mellom vedlevende arter og underkategorien vedlevende generalister (**Vedlegg Figur 2b**). Heretter vil jeg derfor kun presentere analysene til de vedlevende artene, og de to underkategoriene bartre- og løvtre-spesialister. Analyser for alle arter totalt og for generalister blir ikke omtalt videre.

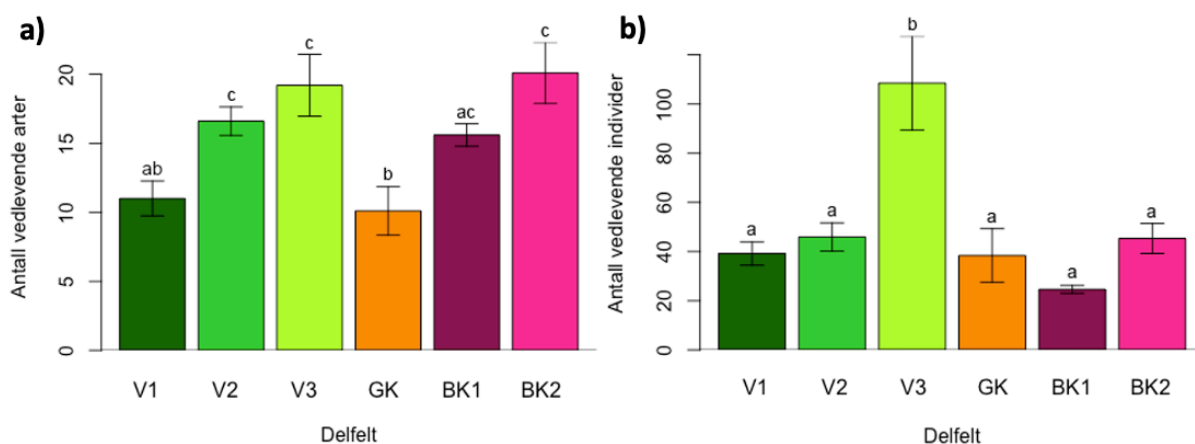
Vedlevende biller

Artsrikdom og abundans

Blomsterbillen *Anaspis rufilabris* var arten med størst abundans, og utgjorde 46% (1375 individer) av de vedlevende individene. Arten er en generalist og forekom hovedsakelig i granfeltet. Nest størst andel hadde generalisten *Salpingus ruficollis* (158 individer), etterfulgt av bartre-spesialisten *Hylastes brunneus* (142 individer). Mange av de vedlevende artene hadde lav abundans; 72 av de 111 artene hadde færre enn 10 individer totalt.

Resultatene fra de lineære modellene viser at gjennomsnittlig antall arter per felle i veteraniseringsfeltene V2 og V3 ikke skilte seg signifikant fra bjørkekontrollene (**Figur 9a, Vedlegg Tabell 5**). Antallet vedlevende arter i V1 var derimot signifikant lavere enn i bjørkekontrollen BK2 (p-verdi < 0,001) og nær signifikant lavere enn i BK1 (p-verdi = 0,053). V1 hadde i tillegg signifikant færre arter enn V2 (p-verdi = 0,020) og V3 (p-verdi = 0,001). I grankontrollen GK var antallet arter signifikant færre enn i alle andre delfelt, med unntak av V1, som ikke hadde en signifikant forskjell.

Det var ingen signifikante forskjeller i gjennomsnittlig antall vedlevende individer mellom V1, V2, grankontrollen og bjørkekontrollene (**Figur 9b, Vedlegg Tabell 6**). V3 skiller seg derimot signifikant ut, med omtrent dobbelt så høyt gjennomsnittlig antall individer som de andre delfeltene.



Figur 9. Gjennomsnittlig antall arter (a) og individer (b) fanget i hver vindusfelle i hvert delfelt for vedlevende billearter. Veteraniseringsfelt (V1, V2 og V3), grankontroll (GK) og bjørkekontroller (BK1 og BK2) $\pm$ standardavvik av gjennomsnittet. Statistisk signifikante forskjeller er markert med ulike bokstaver over søylene.

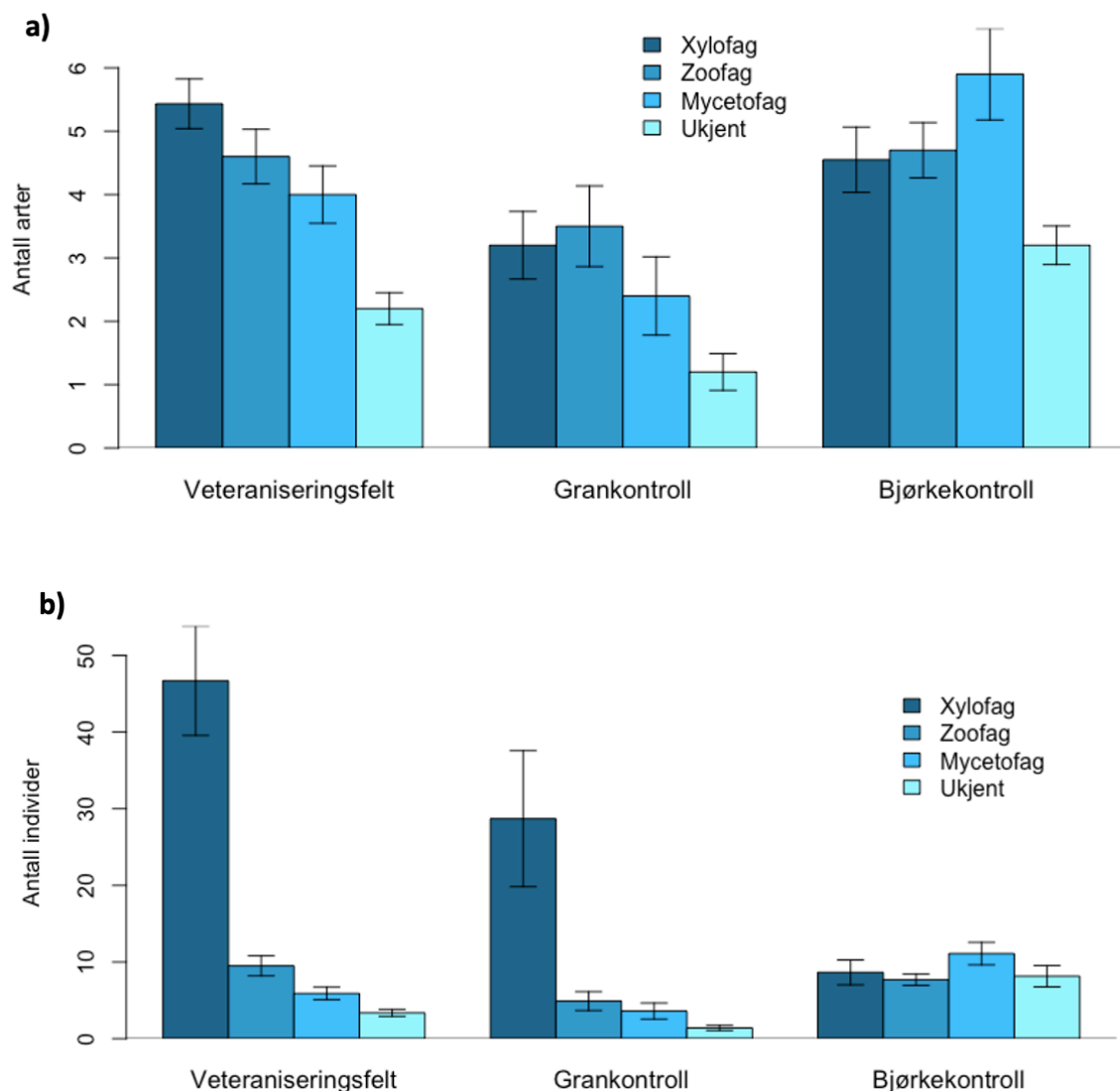
Det var størst gjennomsnittlig artsrikdom av xylofage arter, etterfulgt av zoofage og mycetofage arter i veteraniseringsfeltene (**Figur 10a**). Grankontrollen hadde høyest gjennomsnittlig antall av zoofage arter, etterfulgt av de xylofage og mycetofage artene. Bjørkekontrollene hadde høyest gjennomsnittlig artsrikdom av mycetofage biller. I veteraniseringsfeltene og grankontrollen var det høyere gjennomsnittlig abundans av xylofage individer enn av de andre trofiske nivåene, etterfulgt av zoofage og mycetofage individer (**Figur 10b**). I bjørkekontrollene var det mindre forskjeller mellom de trofiske nivåene, men en litt større gjennomsnittlig abundans av mycetofage individer.

Antallet xylofage arter var signifikant høyere i veteraniseringsfeltene sammenlignet med grankontrollen ($p\text{-verdi} < 0,001$), og hadde ingen signifikant forskjell fra bjørkekontrollene ($p\text{-verdi} = 0,175$) (**Vedlegg Tabell 7**). Bjørkekontrollene hadde nær signifikant høyere antall xylofage arter enn grankontrollen ($p\text{-verdi} = 0,087$). Abundans av xylofage arter var signifikant høyere enn både grankontrollen ($p\text{-verdi} < 0,001$) og bjørkekontrollene ($p\text{-verdi} < 0,001$) (**Vedlegg Tabell 7**). I tillegg hadde grankontrollen signifikant høyere abundans av xylofage arter enn bjørkekontrollene ($p\text{-verdi} < 0,001$).

Det var ingen signifikante forskjeller i artsrikdom av zoofage biller mellom skogtypene (**Vedlegg Tabell 8**). Antallet zoofage individer var signifikant høyere i veteraniseringsfeltene sammenlignet med grankontrollen ($p\text{-verdi} < 0,001$) og bjørkekontrollene ($p\text{-verdi} = 0,036$).

(Vedlegg Tabell 8). Bjørkekontrollen hadde signifikant høyere abundans enn grankontrollen (p-verdi = 0,006).

Både antallet arter og individer av mycetofage biller var signifikant høyere i bjørkekontrollene sammenlignet med veteraniseringsfeltene (p-verdi < 0,001 for begge) og grankontrollen (p-verdi < 0,001 for begge) (Vedlegg Tabell 9). Veteraniseringsfeltene hadde signifikant høyere antall mycetofage arter og individer enn grankontrollen (p-verdi = 0,022 og 0,007).



Figur 10. Gjennomsnittlig antall arter (a) og individer (b) av ulike trofiske nivåer for vedlevende biller i skogstypene: veteraniseringsfelt (V1, V2 og V3), grankontroll (GK) og bjørkekontroll (BK1 og BK2) ± standardavvik av gjennomsnittet.

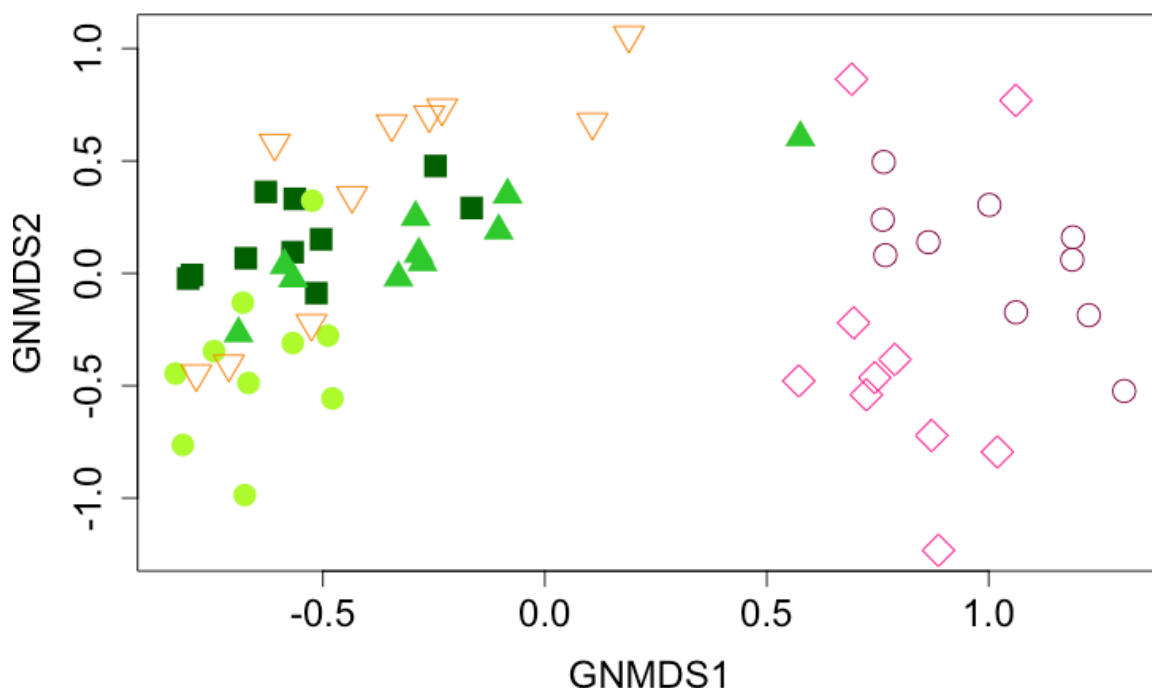
Miljøvariabler

Død ved og åpenhetsgrad som forklaringsvariabler i de lineære modellene viste at hverken død ved (p-verdi = 0,131) eller åpenhetsgrad (p-verdi = 0,660) hadde noen signifikant effekt på artsrikdom av vedlevende biller (**Vedlegg Tabell 10**). Død ved hadde derimot en signifikant positiv effekt på antall vedlevende individer ($p < 0,001$) (**Vedlegg Tabell 11**).

Død ved hadde en signifikant positiv effekt på artsrikdom av zoofage biller (p-verdi = 0,015) og en nær signifikant positiv effekt på artsrikdom av xylofage arter (p-verdi = 0,065) (**Vedlegg Tabell 12 og 13**). Det var ingen signifikant effekt av død ved på artsrikdom av mycetofage biller (p-verdi = 0,151) eller ukjente biller (p-verdi = 0,683) (Vedlegg tabell #myc og ukjent med død ved). Død ved hadde en signifikant positiv effekt på antallet xylofage individer (p-verdi $< 0,001$), zoofage individer (p-verdi = 0,003) og mycetofage individer (p-verdi $< 0,001$) (**Vedlegg tabell 12, 13 og 14**).

Artssammensetning

Ordinasjonsplottet viser fordelingen i artssammensetningen for de vedlevende billeartene (**Figur 11**). Veteraniseringsfeltene og grankontrollen var tydelig gruppert fra bjørkekontrollene. Med unntak av V2, var alle veteraniseringsfeltene og grankontrollen signifikant forskjellige fra begge bjørkekontrollene (**Vedlegg Tabell 14**). Artssammensetningen for en av fellene i V2 lå nærmere bjørkekontrollene enn delfeltene i granfeltene, men selv om fellen ble fjernet fra analysene var artssammensetningen i V2 ikke signifikant forskjellig fra bjørkekontrollene (p-verdi = 0,08 i begge analysene).



Figur 11. GNMDS-ordinasjon som viser forskjeller i artssammensetning for vedlevende billearter, fordelt på 60 feller i seks delfelt. Hvert punkt representerer en vindusfelle i følgende delfelt: V1 (■), V2 (▲), V3 (●), GK (▽), BK1 (○) og BK2 (◇).

Til tross for at dette ikke var synlig ut ifra fordelingen i ordinasjonsplottet, viste permutasjonsanalysene at artssammensetningen i veteraniseringsfeltet V3 skilte seg betydelig fra de andre delfeltene i granfeltet, i tillegg til bjørkekontrollene. V1, V2 og GK hadde ingen signifikant forskjell seg imellom, men alle tre var signifikant forskjellige fra V3 (p -verdi = 0,001) (**Vedlegg Tabell 14**).

Jeg testet om det at V3 skilte seg ut kunne skyldes en svært abundant art, *Anaspis rufilabris*. Arten hadde nesten 700 individer totalt i V3, mens det i V1, V2 og GK var mellom 189 og 250 individer. GNMDS-ordinasjonen for de vedlevende artene der *A. rufilabris* ble fjernet, viste en noe mindre tydelige fordeling mellom delfeltene (**Vedlegg Figur 3**). RDA-analyse viste likevel at V3 fortsatt var signifikant forskjellig fra de andre delfeltene (**Vedlegg Tabell 15**).

Død ved som forklaringsvariabel hadde signifikant effekt på artssammensetningen av vedlevende biller (p -verdi = 0,001) (**Vedlegg Tabell 16**). Forskjellen mellom flere av delfeltene endret seg også, i hovedsak forskjellen mellom BK1 og de andre delfeltene. BK1 gikk fra å være signifikant forskjellig fra alle granfeltene (bortsett fra V2), til å kun være signifikant forskjellig fra V3 når død ved ble inkludert som en forklaringsvariabel. Død ved som

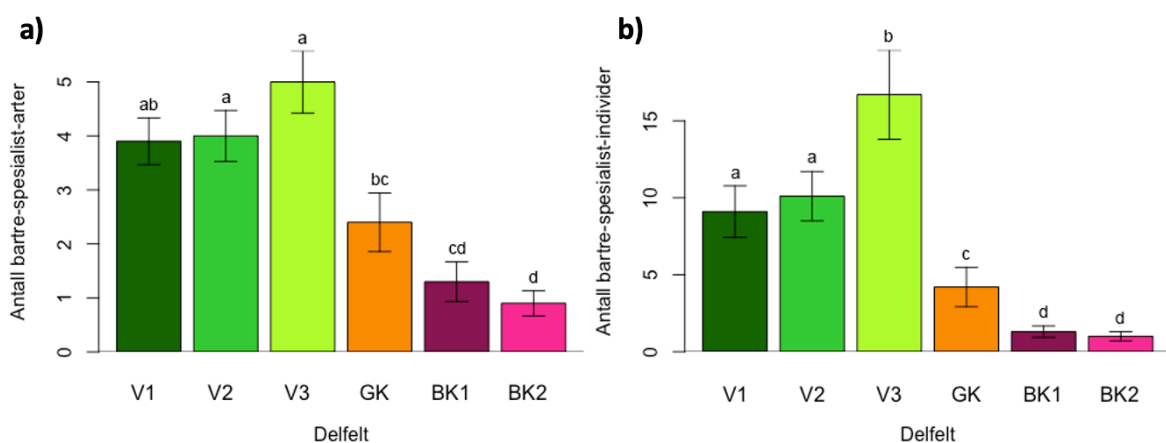
forklaringsvariabel førte også til at GK gikk fra å ha en lignende artssammensetning som veteraniseringsfeltene, med unntak av V3 (**Vedlegg Tabell 14**), til å bli signifikant forskjellig fra alle veteraniseringsfeltene (**Vedlegg Tabell 16**). Åpenhetsgrad hadde ingen signifikant effekt på artssammensetningen ($p\text{-verdi} = 0,100$) (**Vedlegg Tabell 16**).

Bartre-spesialister

Artsrikdom og abundans

Bartre-spesialistene som utgjorde størst andel av abundansen var *Hylastes brunneus* (142 individer), *Hylastes cunicularius* (113 individer) og *Rhizophagus ferrugineus* (87 individer). Til sammen utgjorde de 81% av bartre-spesialistene.

Bartre-spesialistene forekom hovedsakelig i veteraniseringsfeltene (**Figur 12a og b**). Både gjennom-snittlig antall arter og individer var signifikant høyere i alle veteraniseringsfeltene sammenlignet med både grankontrollen GK og bjørkekontrollene (**Vedlegg Tabell 17 og 18**). Det eneste unntaket var antall arter i veteraniseringsfeltet V1, som kun var nær signifikant høyere enn i grankontrollen ($p\text{-verdi} = 0,06$). Grankontrollen hadde noe høyere artsrikdom og abundans av bartre-spesialister enn bjørkekontrollene: signifikant høyere gjennomsnittlig antall arter enn bjørkekontrollen BK2 ($p\text{-verdi} = 0,012$), og signifikant høyere gjennomsnittlig antall individer enn i begge bjørkekontrollene ($p\text{-verdi} < 0,001$ for begge).



Figur 12. Gjennomsnittlig antall arter (a) og individer (b) fanget i hver vindusfelle i hvert delfelt for bartre-spesialister. Veteraniseringsfelt (V1, V2 og V3), grankontroll (GK) og bjørkekontroller (BK1 og BK2) $\pm$ standardavvik av gjennomsnittet. Statistisk signifikante forskjeller er markert med ulike bokstaver over søylene.

Artssammensetning

GNMDS av artssammensetningen av bartre-spesialister viste ingen klare forskjeller mellom delfeltene (**Vedlegg Figur 2c**). Dette kan til dels skyldes at det var langt færre arter og individer av bartre-spesialister enn vedlevende biller generelt, og i tillegg måtte syv vindusfeller fjernes fra datasettet fordi det ikke var blitt fanget noen bartre-spesialister i dem. Fem av syv av disse vindusfellene var i bjørkekontrollene. Dermed ble datasettet for bartre-spesialister muligens litt for lite til å vise noen mønstre i en GNMDS-analyse.

Miljøvariabler

Hverken død ved (p-verdi = 0,231) eller åpenhetsgrad (p-verdi = 0,306) hadde signifikant effekt på artsrikdom av bartre-spesialister (**Vedlegg Tabell 19**). Død ved hadde derimot en signifikant positiv effekt på abundans av bartre-spesialister (p-verdi = 0,046) (**Vedlegg Tabell 20**). Det var ingen endringer i forskjellene mellom delfeltene sammenlignet med den generaliserte lineære modellen uten død ved som forklaringsvariabel. Åpenhetsgrad hadde ingen signifikant effekt på abundans (p-verdi = 0,184).

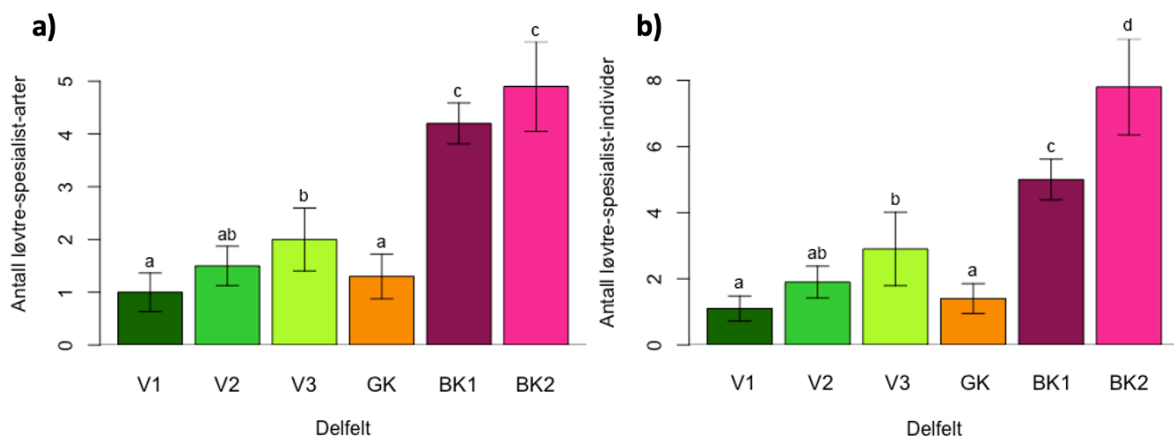
Død ved av gran hadde ingen signifikant effekt på artsrikdom (p-verdi = 0,157) (**Vedlegg Tabell 21**), men hadde en signifikant positiv effekt på abundans (p-verdi < 0,001) (**Vedlegg Tabell 22**). Med død ved som forklaringsvariabel gikk V3 fra å ha signifikant høyere abundans enn V1 og V2, til å ikke lenger ha en signifikant forskjell. BK2 endret seg fra å være signifikant lavere i abundans enn GK, til å ikke lenger være signifikant forskjellig.

Løvtre-spesialister

Artsrikdom og abundans

Av løvtre-spesialistene var *Cerylon ferrugineum* (31 individer) og *Triplax russica* (29 individer) de vanligste artene (totalt 30% av individene).

Løvtre-spesialistene forekom hovedsakelig i bjørkekontrollene (**Figur 13a og b**). Begge bjørkekontrollene skilte seg signifikant fra veteraniseringsfeltene og grankontrollen GK, med både høyere gjennomsnittlig antall arter og individer (**Vedlegg Tabell 22 og 23**). Antall arter og individer i veteraniseringsfeltene og grankontrollen viste ingen store ulikheter, bortsett fra V3 som hadde signifikant høyere antall arter og individer enn V1 (p-verdi = 0,006 for begge) og GK (p-verdi = 0,025 for begge).



Figur 13. Gjennomsnittlig antall arter (a) og individer (b) fanget i hver vindusfelle i hvert delfelt for løvtre-spesialister. Veteraniseringsfelt (V1, V2 og V3), grankontroll (GK) og bjørkekontroller (BK1 og BK2) $\pm$ standardavvik av gjennomsnittet. Statistisk signifikante forskjeller er markert med ulike bokstaver over søylene.

Artssammensetning

I likhet med bartre-spesialistene var det ingen tydelige forskjeller i GNMDS av artssammensetningen av løvtre-spesialister (**Vedlegg Figur 2d**). Også denne gruppen hadde lav forekomst av arter og individer i forhold til alle de vedlevende artene, og 14 feller ble fjernet fra datasettet fordi de ikke inneholdt noen løvtre-spesialister. Alle vindusfellene som ble fjernet, bortsett fra en, hang i granfeltet. Lite datasett kan derfor være grunnen til at det ikke var noen tydelige mønstre i analysen.

Miljøvariabler

Død ved og åpenhetsgrad hadde ingen signifikant effekt på hverken artsrikdom (p-verdi = 0,671 og 0,245) eller abundans (p-verdi = 0,656 og 0,228) av løvtre-spesialister når de ble inkludert som forklarings-variabler i de generaliserte lineære modellene (**Vedlegg Tabell 24 og 25**). Død ved av bjørk hadde ingen signifikant effekt på artsrikdom (p-verdi = 0,341), men hadde en nær signifikant positiv effekt på abundans (p-verdi = 0,067) (**Vedlegg Tabell 26 og 27**).

Diskusjon

I denne studien undersøkte jeg hvilken effekt restaureringstiltak i form av veteranisering og felling av grantrær har hatt på vedlevende biller, ett år etter gjennomføring. Hovedspørsmålet var om tilførselen av død ved i veteraniseringsfeltene gjennom disse restaureringstiltakene kunne ha en verdi som ressurs for billene, i tillegg til å restaurere bjørkeskogen. Generelt viste resultatene at tilførselen av død ved hadde en positiv effekt på de vedlevende billene, og særlig på bartre-spesialistene. Det var distinkte forskjeller i billenes artssammensetning mellom granfeltet og bjørkeskogen, som reflekterer det tidlige suksesjonsstadiet av restaureringsprosessen fra granfelt til bjørkeskog, og nedbrytningen av den døde veden.

Effekter på artsrikdom og abundans

Jeg fant en trend for økt artsrikdom og abundans hos de vedlevende billene i veteraniseringsfeltene sammenlignet med grankontrollen, selv om funnene ikke var like tydelige i alle veteraniseringsfeltene. Økningen i artsrikdom og abundans var enda tydeligere hos underkategorien bartre-spesialister, der alle veteraniseringsfeltene var klart høyere i forhold til grankontrollen og bjørkekontrollene. Abundansen av de xylofage billene var vesentlig høyere i veteraniseringsfeltene og grankontrollen enn i bjørkekontrollene. Løvtre-spesialistene hadde ikke overraskende en stor dominans i bjørkekontrollene sammenlignet med delfeltene i granfeltet.

Disse resultatene er delvis i tråd med hypotese én, om at den store tilførselen av død ved i veteraniseringsfeltene ville bidra til økt tiltrekning av vedlevende individer, spesielt av bartre-spesialister, i forhold til kontrollfeltene uten død ved-tilførsel. Jeg skal videre ta for meg hvorvidt de observerte forskjellene i artsrikdom og abundans i skogtypene faktisk kunne knyttes til mengden død ved i delfeltene.

Effekten av veteranisering

Ett år etter at restaureringstiltakene ble utført, utgjorde de veteraniserte grantrærne fortsatt en lav andel av den døde veden i veteraniseringsfeltene. Få vedlevende biller kan derfor ha kolonisert disse trærne, og det er dermed for tidlig å si noe om effekten av veteranisering på de vedlevende billene. Sevje fra sår dannelse etter veteraniseringen kan eventuelt ha hatt en tiltrekning på billene, men få arter er assosiert med sår på bartrær (Stokland et al., 2012).

Effekten av veteraniseringen, og om de veteraniserte grantrærne kan bidra positivt som en ressurs for billefaunaen, vil være interessant å undersøke etter hvert som disse trærne dør og kan koloniseres av vedlevende biller.

Hvor lang tid dette vil ta er vanskelig å vurdere, men den lave observerte dødeligheten blant de veteraniserte trærne tyder på at å drepe et tre med disse metodene er en langsom prosess, sammenlignet med felling. Bengtsson and Wheeler (2021) undersøkte veteraniserte eiketrær i Sverige og England, og observerte at kun 12 av de 874 trærne i studien hadde dødd som følge av veteraniseringen etter åtte år. Mens veteraniseringen av eiketrærne ikke hadde som mål at trærne skulle dø, var derimot målet for veteraniseringen av gran i min studie nettopp det at trærne skal dø over tid, og slik bidra til å skape mer diversitet og kontinuitet i den døde veden. Blant veteraniseringsmetodene var reirhull den med høyest antall død ved-objekter, men denne representerte kun 6% av død ved-objektene i veteraniseringsfeltene. Dette kan skyldes at hullet som blir laget i treet svekker treet's stødighet og resulterer i at det lettere brekker og dør (pers. obs.). De få døde, veteraniserte trærne forekom nesten utelukkende i det tidligst veteraniserte delfeltet, som kan tyde på at prosessen har kommet noe lenger her enn i de to veteraniseringsfeltene som ble behandlet senere.

Det kan bli utfordrende å undersøke effekten av de individuelle veteraniseringsmetodene på de vedlevende billene, ettersom trærne med de ulike metodene står blandet sammen i veteraniseringsfeltene. Å bruke klekkefeller («emergence traps»), som samler inn individer som klekker fra død ved, er en arbeidskrevende metode og fanger ofte få individer (Wikars et al., 2005), men kan eventuelt bli tatt i bruk for å grundigere studere sammenhengen mellom enkelte veteraniseringsmetoder og vedlevende biller.

Effekten av felling

Det var de felte grantrærne som i hovedsak førte til den store mengden død ved i veteraniseringsfeltene sammenlignet med kontrollfeltene. Veteraniseringsfeltene inneholdt mellom 90 og 112 m³/ha død ved, mens innholdet var betydelig lavere i grankontrollen (21 m³/ha) og bjørkekontrollene (5 m³/ha og 37 m³/ha). Innholdet av død ved i grankontrollen er sammenlignbart med det som finnes i en vanlig produksjonsskog i Norge, som gjennomsnittlig er 15 m³/ha (Svensson et al., 2021). I Fennoskandia kan død ved-mengden i produksjonsskoger også være enda lavere, ned til 4 m³/ha (Stokland et al., 2003), som er tilsvarende andelen av den døde veden i grankontrollen som bestod av gran. Siitonen (2001) fant at mengden død ved

i boreale gammelskoger varierte fra 20 og 120 m³/ha, og at en gammelskog dominert av gran vanligvis inneholder mellom 50 og 80 m³/ha. Innholdet av død ved i veteraniseringsfeltene var altså vesentlig høyere enn det en finner i en vanlig produksjonsskog, og på et nivå med det i enkelte naturskoger.

Død ved-mengde er godt kjent som en faktor som påvirker vedlevende biller (Gossner et al., 2013; Grove, 2002; Lassauce et al., 2011; Martikainen et al., 2000), og flere studier som har undersøkt effekten av eksperimentelt tilført død ved har vist at det kan bidra til å øke både artsrikdom og abundans av vedlevende biller, og være viktig for sammensetningen av disse artene (meta-analyse av Sandström et al. (2019)). Død ved-tilførsel som et restaureringstiltak kan øke ressurstilgangen og bedre habitatkvaliteten for vedlevende arter, og dermed antallet av dem (Komonen et al., 2014). Jeg fant også en økning i både artsrikdom og abundans blant de vedlevende billene etter død ved-tilførselen, selv om effekten av mengde død ved på billefaunaen var varierende.

Det var en betydelig positiv effekt av mengde død ved på abundans av både vedlevende biller, bartre-spesialister, og på alle de trofiske nivåene. Det samme gjaldt mengde død ved av kun gran på bartre-spesialister, og i tillegg hadde død ved av kun bjørk en nær signifikant effekt på løvtre-spesialistene. Den spesielt høye abundansen av xylofage individer i veteraniseringsfeltene kan indikere at de ble særlig tiltrukket av den tilførte døde veden der. Mange av disse artene er tilknyttet nylig død ved og er effektive til å benytte seg av den økte ressurstilgangen i form av de døde grantrærne (Gossner et al., 2013).

Det var derimot ingen effekt av død ved-mengde på artsrikdom hos noen av de funksjonelle gruppene. Selv om artsrikdommen av de vedlevende billene og bartre-spesialistene i de fleste veteraniseringsfeltene var signifikant høyere enn artsrikdommen i grankontrollen, kunne dette altså ikke forklares av mengden død ved i modellene. Dette kan ha en sammenheng med den lave diversiteten i den døde veden i veteraniseringsfeltene. Økt død ved-mengde er ofte korrelert med økt død ved-diversitet (Müller & Bütler, 2010). Dette er fordi større mengder død ved i utgangspunktet kan bidra med flere ulike habitatnisjer og sørge for bedre kontinuitet av dem i tid og rom, og dermed romme større artsrikdom (Siitonen, 2001). Mange arter er avhengige av spesifikke habitatnisjer, og diversitet i den døde veden kan derfor spille en minst like viktig rolle som mengde i å forklare mønstre i artsrikdom (Fossestøl & Sverdrup-Thygeson, 2009; Jonsell et al., 1998; Seibold et al., 2016; Similä et al., 2003; Vogel et al., 2020).

Selv om innholdet av død ved i veteraniseringsfeltene var stort, var det også relativt homogent. Grantrærne i granfeltet ble plantet i løpet av et kort tidsrom, og var derfor både av samme alder og størrelse. Fellingene av grantrærne ble gjort i løpet av en kort tidsperiode, som har ført til at trærne har tilsvarende lik, lav nedbrytningsgrad. I tillegg var det også svært lite død ved i granfeltet før død ved-tilførselen, som observert i grankontrollen. Forstyrrelser som skaper åpninger i kronedekket, som brann eller vindfall, er en naturlig del av dynamikken i naturlige, gran-dominerte skoger (Kuuluvainen, 2002). Resultatene av slike forstyrrelser kan sammenlignes med fellingene som er gjort i veteraniseringsfeltet, men i naturskoger er det ofte større variasjoner i skogens komposisjon av trearter, størrelser, aldre og nedbrytningsgrader, som fører til at den døde veden som skapes også blir mer divers (Siitonen, 2001). At død ved-diversiteten var lav i veteraniseringsfeltene kan dermed ha bidratt til en svak sammenheng mellom død ved-mengde og artsrikdom.

Død ved-innholdet i bjørkekontrollene, særlig i BK1, var vesentlig lavere enn i veteraniseringsfeltene. Til tross for dette, var artsrikdommen av de vedlevende billene på omtrent likt nivå i de to skogtypene. I den naturlige bjørkeskogen er dynamikken karakterisert av forstyrrelser som skaper både romlig og tidsmessig diversitet av død ved, noe som reflekteres i variasjonen i både død ved-mengde og -størrelse mellom de to bjørkekontrollene, selv om de lå innen kort avstand fra hverandre. I BK1 vokste det relativt unge bjørketrær (pers. obs), og delfeltet hadde både den laveste totale mengden død ved og de minste gjennomsnittlige død ved-objektene (4 dm^3) av alle delfeltene. I motsetning til dette var det i BK2 flere store og gamle bjørketrær (pers. obs.) og den totale mengden død ved var nesten åtte ganger så stor som i BK1. I tillegg hadde BK2 de største død ved-objektene blant alle delfeltene (63 dm^3).

Mellom de tre veteraniseringsfeltene varierte både død ved-mengden og størrelsen på død ved-objektene (fra 54 til 58 dm^3) svært lite. Et stort død ved-objekt kan romme flere ulike mikrohabitat (Grove, 2002), men tilstedeværelse av både små og store objekter er viktig for mange vedlevende arter (Brin et al., 2011; Jonsell et al., 2007). Som vist kan artsrikdommen i nylig død ved være relativt høy, men ettersom mer nedbrutt ved også har mange arter tilknyttet seg, vil tilgang på død ved i ulike nedbrytningsstadier være gunstig for diversiteten av vedlevende arter (Jonsell et al., 1998). Sannsynligvis vil variasjonen i nedbrytningsgrad på trærne øke når veteraniseringsfeltene gradvis blir bestående av en blanding av døde veteraniserte og felte trær.

Et viktig element av diversitet i de ellers homogene veteraniseringsfeltene, var blandingen av tretyper skapt av fellingene. Stående og liggende døde trær er svært forskjellige i sine kvaliteter, og har ofte en distinkt billefauna tilknyttet seg (Jonsell & Weslien, 2003). Liggende trær skaper åpninger i kronedekket, som påvirker både temperatur og fuktighet, som igjen har en innvirkning på kvalitetene til den døde veden (Bouget et al., 2013; Stokland et al., 2012). Åpenhet har ikke bare en effekt på artsrikdom av vedlevende biller, men også på abundans og artssammensetning (Seibold et al., 2016; Sverdrup-Thygeson & Birkemoe, 2009). I plantede granfelt står trærne ofte tett, som fører til at åpenhet og lystilgang i skogen er lav (Aarrestad et al., 2013). Fellingene har ført til større grad av åpenhet i kronedekket i veteraniseringsfeltene enn i grankontrollen, selv om det fortsatt var relativt tett (pers. obs.). Etter hvert som de veteraniserte grantrærne svekkes og dør vil det være sannsynlig at de bidrar til å skape flere åpninger i kronedekket.

Bjørkekontrollene, hvor trærne sto lenger fra hverandre, hadde betydelig større grad av åpenhet og soleksponering, sammenlignet med granfeltet (pers. obs.). Mellom de tre skogtypene, på områdenivå, kunne forskjeller i åpenhet i utgangspunktet vært en faktor som påvirket billene. Likevel fant jeg ingen effekt av åpenhetsgrad på hverken artsrikdom, abundans eller artssammensetning. Åpenhetsgrad ble registrert i form av punktregistreringer på liten skala (én meters radius rundt vindusfellene), noe som kan ha gitt en dårlig representasjon av forskjellene i åpenhet mellom skogtypene på større skala. Registreringene viste at variasjonen i åpenhetsgrad i trekronen var liten mellom skogtypene og at det stort sett var helt eller delvis åpent rundt vindusfellene. Dette stemmer ikke med egne observasjoner. For å reflektere disse ulikhetene mellom skogtypene på en mer tilstrekkelig måte, kunne registreringene også inkludert åpenhetsgrader på større skala, for eksempel kronedekning på delfelt- eller transektnivå. Dette kunne blant annet blitt gjort ved å gjøre flere punktobservasjoner i delfeltene.

Andre påvirkningsfaktorer

I tillegg til død ved-diversitet, kan sammenhengen mellom død ved-mengde og artsrikdom også påvirkes av billenes spredningsevne og skalaen på området billene samles inn på. Siitonen (1994), Franc et al. (2007) og (Økland, 1996) undersøkte dette og fant at det på lokal skala var svake effekter av mengde død ved på artsrikdom. Ettersom mange vedlevende biller, spesielt de tilknyttet nylig død ved, har god spredningsevne og kan fly over store områder, kan innsamling med vindusfeller være bedre egnet til å reflektere sammenhenger mellom

artsrikdom og økologiske forhold over større områder (Økland, 1996). Mitt studieområde var relativt lite og undersøker billefaunaen og død ved på lokal skala (transekter på 125 m²), noe som kan ha hatt en påvirkning på resultatene. Likevel må det understrekes at jeg selv innenfor dette begrensede området fant distinkte forskjeller i billefaunaen mellom skogtypene. Flere studier har også observert tydelige effekter på vedlevende biller på liten skala med vindusfeller (Ranius et al., 2011; Sverdrup-Thygeson & Birkemoe, 2009).

Vindusfeller er en vanlig metode å bruke til innsamling av vedlevende biller, fordi de effektivt kan fange opp et stort utvalg av artene som oppholder seg i et område (Hyvärinen et al., 2006). Men, de kan også fange opp «turister» – biller uten tilknytning til treet fellen henger ved (Jonsell & Weslien, 2003). Ettersom de hovedsakelig fanger flyvende insekter (Økland, 1996), kan de gi en dårlig representasjon av biller som ikke har god flyveevne eller som lever inne i treet. Likevel, bruk av vindusfeller i denne studien samlet inn nesten 6000 bille-individer. Det kan ifølge Hyvärinen et al. (2006) være tilstrekkelig for å representere omfanget i den lokale artssammensetningen i boreale skoger.

Effekter på artssammensetning

Artssammensetningen av vedlevende biller var klart forskjellig mellom granfeltet og bjørkeskogen, i tråd med hypotese to. Selv om artsrikdommen i veteraniseringsfeltene og bjørkekontrollene var på tilsvarende likt nivå, er det tydelig i artssammensetningen at det vil bli store endringer i billefaunaen i granfeltet når bjørkeskogen etter hvert restaureres.

Det er ofte et tydelig skille i artssammensetningen av vedlevende biller mellom barskog og løvskog, og billene har vanligvis en preferanse for spesifikke trearter (Floren et al., 2014; Gossner et al., 2016; Jonsell et al., 2007; Lindhe & Lindelöw, 2004; Müller et al., 2015). Mellom 75 og 90% av vedlevende biller i Nord-Europa foretrekker enten bartrær eller løvtrær (Dahlberg & Stokland, 2004; Stokland et al., 2012). Arter tilknyttet barskog har ofte økt tilpasning til å oppdage sekundære forbindelser som etanol og monoterpener, som slippes ut når et bartre dør og gjør at artene raskt kan lokalisere et passende vertstre (Saint-Germain et al., 2007). Bestandsdynamikken i barskog er karakterisert av større grad av bestandserstattende forstyrrelser enn i løvskog, noe som kan ha favorisert arter som raskt responderer på en ressurs som forekommer mer sporadisk i barskog (Saint-Germain et al., 2007). Større mengder lignin

i bartrær enn i løvtrær (Stokland et al., 2012), gjør også at det kreves større grad av spesialisering for å klare utnytte død ved av bartrær (Wende et al., 2017). Selv om fysiske og kjemiske forhold i et tre brytes ned over tid, fortsetter forskjellene mellom barskog og løvskog å være til stede gjennom hele nedbrytningsprosessen (Stokland et al., 2012).

Barkbiller har evnen til å kolonisere trær der tilstedeværelsen av forsvarsstoffer fortsatt er høy, og er svært vanlige arter å finne i tilknytning til nylig død ved av bartrær (Stokland et al., 2012). Der lager de ganger og fasiliterer for andre arter, i tillegg til å spille en viktig rolle i å bryte ned den døde veden (Ulyshen, 2016; Weslien et al., 2011). To xylofage barkbiller, *H. brunneus* og *H. cunicularius*, var to av de mest abundante artene blant de vedlevende billene og bartre-spesialistene. Smalbillen og bartre-spesialisten *R. ferrugineus*, en zoofag art assosiert med barkbiller (Schroeder & Lindelöw, 1989), var også svært individrik. Alle disse artene forekom hovedsakelig i granfeltet og er tilknyttet lite nedbrutt død ved (Seibold et al., 2015), som samsvarer med den gjennomsnittlige nedbrytningsgraden i veteraniseringsfeltene.

I tillegg var en xylofag art, *A. rufilabris*, spesielt abundant og dominerte blant de vedlevende artene i granfeltet. Arten er en generalist og utgjorde mellom 40 og 60% av individene i delfeltene i granfeltet, og var årsaken til den svært store abundansen som ble observert i veteraniserings-feltet V3. Den forekom også i bjørkekontrollene, men med betydelig lavere antall. Arten er en blomsterbille som lever i tilknytning til sene nedbrytningsstadier i død ved av bar-og løvtrær (Artsdatabanken, u.å.; Ehnström & Axelsson, 2002; Seibold et al., 2015). Hvorfor denne arten var så dominant blant individene er vanskelig å si, men dette tyder på at den også har evnen til å effektivt kolonisere lite nedbrutt død ved. Hos løvtre-spesialistene var den zoofage barkglansbilleren *C. ferrugineum* og den mycetofage kjukebilleren *T. russica* de mest abundante artene. Særlig *T. russica*, som er tilknyttet mer nedbrutt ved (Seibold et al., 2015), forekom i hovedsak i bjørkeskogen.

Denne sammensetningen, med hovedsakelig xylofage og zoofage biller i granfeltet og en større forekomst av mycetofage biller i bjørkeskogen, er et vanlig koloniseringsmønster i død ved, som har en tydelig tilknytning til nedbrytningsstadium (Gossner et al., 2013; Johansson et al., 2007; Ulyshen, 2016). Etter hvert som den døde veden blir mer nedbrutt i veteraniseringsfeltene, antakelig allerede etter dette første året, vil det sannsynligvis bli store endringer, særlig i form av en stor reduksjon i de xylofage billene. Komonen et al. (2014) undersøkte billefaunaen ett og fem år etter restaurering gjennom tilførsel av død ved av gran. Ett år etter tilførselen av

død ved fant de, i likhet med mine resultater, en vesentlig økning i både artsrikdom og abundans av bartre-spesialister, spesielt barkbiller, sammenlignet med kontrollfeltene uten død vedtilførsel. Fem år senere observerte de at det hadde vært en nedgang av disse artene og artene assosiert med dem, og en økning av mycetofage arter og vedborere. Noe tilsvarende vil nok også finne sted i granfeltet, hovedsakelig i veteraniseringsfeltene. Om de veteraniserte trærne etter hvert kan bidra med en kontinuerlig tilførsel av nylig død ved, vil dette fortsette å utgjøre en ressurs for de xylofage artene tilknyttet tidlige nedbrytnings-stadier i død ved. I senere stadier i restaureringsprosessen, når granfeltet gradvis begynner å nærme seg bjørkeskog, er det også interessant om og når arter tilknyttet bjørkeskog, som *C. ferrugineum* og *T. russica*, også vil øke i forekomst.

Den store forskjellen mellom granfeltet og bjørkeskogen reflekterer restaureringsprosessens tidlige stadium. Dette understrekes også av de små forskjellene i artssammensetningen mellom veteraniseringsfeltene og grankontrollen. Denne likheten kunne eventuelt vært påvirket av at vindusfellene i grankontrollen, som lå midt mellom veteraniseringsfeltene, fanget biller som egentlig hadde kolonisert de døde trærne der. Men, som tidligere belyst, lå bjørkekontrollene innen kort avstand fra veteraniseringsfeltene og viste likevel en distinkt forskjell i artssammensetningen. Likheten i artssammensetningen mellom veteraniseringsfeltene og grankontrollen viser heller at billefaunaen i veteraniseringsfeltene enda ikke har begynt å nærme seg den i bjørkeskogen. I samsvar med dette var det også skjedd få endringer i vegetasjonen i veteraniseringsfeltene sammenlignet med grankontrollen, og den var enda klart forskjellig fra vegetasjonen i bjørkeskogen (Fritheim, 2023).

Rødlistearter

Det var få rødlistede arter representert blant de innsamlede billene, med 12 individer fordelt på tre arter. Mycellbillene *A. discoideum* og *A. pallidum* ble funnet i bjørkekontrollene, og de er mycetofage generalister som begge lever i tilknytning til sopp på bjørketrær (Ødegaard et al., 2021b, 2021c). Særlig *A. pallidum* har hatt få funn de seneste årene, og er funnet på kun fem lokaliteter i Norge (Ødegaard et al., 2021c). Ett rødlistet individ ble funnet i granfeltet, av arten *O. substriatus*. Denne arten er en zoofag generalist tilknyttet fuktig bark og grove dimensjoner hos gran og furu, og har flest funn knyttet til gammelskog (Ødegaard et al., 2021d). At det ble gjort funn av en rødlistet art tilknyttet bartrær er et positivt tegn, ettersom dette indikerer at tilførselen av de døde grantrærne kan ha en verdi også for truede arter, til tross for at grana er uønsket i området.

Effekter av restaureringstidspunkt

Det var lite variasjon i både død ved-mengde og -diversitet mellom de tre veteraniseringsfeltene, men de ble behandlet på ulike tidspunkter i løpet av sesongen (V1 i mai, V2 i august og V3 i oktober). Jeg ville derfor undersøke om tidspunktet i løpet av sesongen der restaureringstiltakene ble utført var av betydning for billene. Forventningen var at det ville være forskjell i abundansen hos de vedlevende billene og bartre-spesialistene mellom de tre veteraniseringsfeltene, og mer spesifikt at den ville være høyest i det tidligst behandlede veteraniseringsfeltet, V1. I tråd med hypotese tre, fant jeg en tydelig forskjell i abundans mellom veteraniseringsfeltene, men i motsetning til mine forventninger, var den høyest i det senest behandlede veteraniseringsfeltet, V3. Abundansen ble i stor grad utgjort av *A. rufilabris*, men også artsrikdommen var høyest i dette veteraniseringsfeltet. Dette var konsekvent for alle de funksjonelle gruppene, men spesielt fremtredende hos de vedlevende billene og bartre-spesialistene.

Ettersom trærne i V1 ble behandlet tidligst i sesongen og dermed hadde kommet lenger i prosessen med å dø, var forventningen at de vedlevende billene hadde hatt lenger tid på å kolonisere denne døde veden, og at det derfor ville være høyere abundans i dette delfeltet. At dette i stedet var tilfellet i V3, tilsier ikke nødvendigvis at det var færre biller som koloniserte V1 og V2. Dette kan ha en sammenheng med deres livssyklus og koloniseringsmønster, som kan ha ført til at mange av disse billene ikke ble representert i fangsten med vindusfellene.

I motsetning til voksne individer, som ofte kun lever en kort periode, kan larvestadiet hos mange vedlevende biller vare i flere år, og dette finner sted inne i treet (Ehnström & Axelsson, 2002). Koloniserende biller kan ha etablert seg og lagt egg i den døde veden i V1 og V2 i 2021, det samme året som restaureringstiltakene ble utført. Disse trærne kan derfor ha vært levested for de vedlevende billenes larver året etter, da innsamlingen av biller ble gjennomført, som dermed ikke kunne fanges opp med vindusfeller. Vedlevende biller er vanligvis ferdige med flyvetiden på høsten, og dette kan være en faktor som har ført til at billene ikke rakk å kolonisere V3 i 2021, ettersom veteraniseringsfeltet ble behandlet i oktober. Den store abundansen som ble observert i V3 året etter kan derfor være et resultat av at V1 og V2 allerede var kolonisert av billene fra året før. Dermed var det mange flyvende, koloniserende biller som følge av dette trakk til V3 og ble fanget opp av vindusfellene, og bidro til den store observerte forskjellen mellom veteraniseringsfeltene. For å undersøke om det var tilfellet at mange billelarver hadde kolonisert de døde trærne i V1 og V2, kunne det eventuelt blitt supplert med andre innsamlings-

metoder som fanger opp larver inne i treet, som en klekkefelle. Dersom det er tilfellet at billene foretrekker det senest behandlede veteraniseringsfeltet, kan det tyde på at det ville være bedre for de vedlevende billene å gjennomføre restaureringstiltakene sent i sesongen.

En alternativ påvirkningsfaktor på mønsteret i abundans og artsrikdom hos billefaunaen i veteraniseringsfeltene kan også ha en sammenheng med den dominerende vindretningen i området, som blåser mot nord-øst – fra V3 mot V1 (Saltdal kommune, 2009). Vind kan ha en innvirkning på biller under spredning (Jones et al., 2019), og at flere biller ble blåst med vinden til V3, kan eventuelt ha vært en medvirkende faktor på den observerte forskjellen i antallet biller mellom veteraniseringsfeltene.

Konklusjon

Skogrestaurering er et viktig tiltak for å gjenopprette og bedre tilgangen og kvaliteten på habitater for vedlevende arter i skog der den økologiske tilstanden er dårlig. Denne studien understreker betydningen av restaureringstiltak i død ved-fattige og homogene skog-økosystemer som et betydningsfullt bidrag som ressurs for vedlevende biller, og særlig bartrær. Den viser også at til tross for at en treart er uønsket i et område, kan de likevel være av verdi for mange billearter.

Studien omfatter kun restaureringsprosessens første år, og det vil sannsynligvis skje store endringer i billefaunaen fremover. De felte, lite nedbrutte grantrærne utgjør en midlertidig ressurs for biller tidlig i suksesjonen, som har en rekke viktige funksjonelle roller. De veteraniserte grantrærne vil kunne bidra til en kontinuerlig tilførsel og tilstedeværelse av nylig døde trær. Dette vil dermed bidra til å øke død ved-diversiteten og opprettholde ressurstilgangen for en større variasjon av arter underveis i restaureringsprosessen. Forskjellene i artssammensetningen av både biller og vegetasjon mellom granfeltet og bjørkeskogen var fortsatt store, og det var skjedd få endringer i granfeltet med restaureringstiltak sammenlignet med den ubehandlede grankontrollen. Etter hvert som bjørkeskogen reetableres, er det tydelig at denne vil romme en helt annen billefauna.

Fremtidige studier vil være nødvendig for å undersøke den langsiktige effekten restaureringstiltakene har på de vedlevende billene. Hovedformålet var å restaurere den stedegne bjørkeskogen og dens tilknyttede biologiske mangfold og naturlige prosesser. Underveis i denne prosessen kan felling og veteranisering av grantrær, i tillegg til å være en kostnads- og arbeidsbesparende metode, være et verdifullt bidrag i å forbedre tilstanden i leveområdene for både biller og annen biodiversitet i forringede eller ødelagte skoger.

Referanser

- Alvereng, P., Gaarder, G., Hanssen, U., & Jordal, J. B. (2020). *Basiskartlegging i Nordland fylke 2019. Kartlegging av naturtyper i utvalgte verneområder etter NiN versjon 2.2* (Miljøfaglig Utredning Rapport 2020-9).
https://www.nasjonalparkstyre.no/uploads/files_midtre_nordland/MU2020-9-BASISKARTLEGGING-NORDLAND-2019.PDF
- Artsdatabanken. (u.å.). *Anaspis rufilabris* (Gyllenhal, 1827). Artsdatabanken. Retrieved 01.05. from
https://artsdatabanken.no/Taxon/_/9725
- Bengtsson, V., & Wheeler, P. (2021). *The effects of veteranisation of Quercus robur after eight years* (Länsstyrelsen Östergötland report 2021:13).
<https://www.researchgate.net/publication/351344867>
- Birkemoe, T., Jacobsen, R. M., Sverdrup-Thygeson, A., & Biedermann, P. H. W. (2018). Insect-Fungus Interactions in Dead Wood Systems. In M. D. Ulyshen (Ed.), *Saproxylic Insects: Diversity, Ecology and Conservation* (pp. 377-427). Springer International Publishing.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-75937-1_12
- Bouget, C., Brin, A., & Brustel, H. (2011). Exploring the “last biotic frontier”: Are temperate forest canopies special for saproxylic beetles? *Forest Ecology and Management*, 261(2), 211-220.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.10.007>
- Bouget, C., Brustel, H., Brin, A., & Valladares, L. (2009). Evaluation of window flight traps for effectiveness at monitoring dead wood-associated beetles: the effect of ethanol lure under contrasting environmental conditions. *Agricultural and Forest Entomology*, 11(2), 143-152.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2008.00400.x>
- Bouget, C., Larrieu, L., Nusillard, B., & Parmain, G. (2013). In search of the best local habitat drivers for saproxylic beetle diversity in temperate deciduous forests. *Biodiversity and Conservation*, 22(9), 2111-2130. <https://doi.org/10.1007/s10531-013-0531-3>
- Brin, A., & Bouget, C. (2018). Biotic Interactions Between Saproxylic Insect Species. In M. D. Ulyshen (Ed.), *Saproxylic Insects: Diversity, Ecology and Conservation* (pp. 471-514). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-75937-1_14
- Brin, A., Bouget, C., Brustel, H., & Jactel, H. (2011). Diameter of downed woody debris does matter for saproxylic beetle assemblages in temperate oak and pine forests. *Journal of Insect Conservation*, 15(5), 653-669. <https://doi.org/10.1007/s10841-010-9364-5>
- Brun-Jenssen, C. (2014). *Forvaltningsplan for Junkerdalsura naturreservat. Saltdal kommune, Nordland*. (6/2014). Fylkesmannen i Nordland.
https://www.statsforvalteren.no/contentassets/9cf8fdd5cce041f8931708122210d3b3/junkerdal_sura---forvaltningsplan.pdf
- Burner, R. C., Birkemoe, T., Stephan, J. G., Drag, L., Muller, J., Ovaskainen, O., Potterf, M., Skarpaas, O., Snäll, T., & Sverdrup-Thygeson, A. (2021). Choosy beetles: how host trees and southern boreal forest naturalness may determine dead wood beetle communities. *Forest Ecology and Management*, 487, 119023. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119023>
- Dahlberg, A., & Stokland, J. N. (2004). *Vedlevande arters krav på substrat* (Rapport 7). Skogsstyrelsen. <http://shop.skogsstyrelsen.se/shop/9098/art85/4646085-51e2f5-1733.pdf>
- Ehnström, B., & Axelsson, R. (2002). *Insektsgnag i bark och ved*. ArtDatabanken SLU.
- Floren, A., Müller, T., Dittrich, M., Weiss, M., & Linsenmair, K. E. (2014). The influence of tree species, stratum and forest management on beetle assemblages responding to deadwood enrichment. *Forest Ecology and Management*, 323, 57-64.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.03.028>
- Fossestøl, K. O., & Sverdrup-Thygeson, A. (2009). Saproxylic beetles in high stumps and residual downed wood on clear-cuts and in forest edges. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 24(5), 403-416. <https://doi.org/10.1080/02827580903143871>
- Franc, N., Götmark, F., Økland, B., Nordén, B., & Paltto, H. (2007). Factors and scales potentially important for saproxylic beetles in temperate mixed oak forest. *Biological Conservation*, 135(1), 86-98. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.09.021>
- Fritheim, P. (2023). *Fra granplantefelt til stedegen fjellbjørkeskog i Junkerdalsura naturreservat –*

- Korttidseffekter av restaurering på vegetasjon* [Masteroppgave, Norges miljø- og biovitenskapelige universitet, Brage.
- Gauthier, S., Bernier, P., Kuuluvainen, T., Shvidenko, A. Z., & Schepaschenko, D. G. (2015). Boreal forest health and global change. *Science*, 349(6250), 819-822.
<https://doi.org/10.1126/science.aaa9092>
- Gossner, M. M., Floren, A., Weisser, W. W., & Linsenmair, K. E. (2013). Effect of dead wood enrichment in the canopy and on the forest floor on beetle guild composition. *Forest Ecology and Management*, 302, 404-413. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.03.039>
- Gossner, M. M., Wende, B., Levick, S., Schall, P., Floren, A., Linsenmair, K. E., Steffan-Dewenter, I., Schulze, E. D., & Weisser, W. W. (2016). Deadwood enrichment in European forests – Which tree species should be used to promote saproxylic beetle diversity? *Biological Conservation*, 201, 92-102. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.06.032>
- Grove, S. J. (2002). Saproxylic Insect Ecology and the Sustainable Management of Forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33(1), 1-23.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150507>
- Hartig, F. (2022). *DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models*. <https://CRAN.R-project.org/package=DHARMA>
- Hyvärinen, E., Kouki, J., & Martikainen, P. (2006). A comparison of three trapping methods used to survey forest-dwelling Coleoptera. *European Journal of Entomology*, 103(2), 397-407.
<https://doi.org/10.14411/eje.2006.054>
- Jacobsen, R. M. (2023). *Junker dalen 2022 Coleoptera v1.1* [Dataset/Occurrence]. Norwegian Institute for Nature Research. https://ipt.nina.no/resource?r=junker dalen_bill er_2022&v=1.1
- Jacobsen, R. M., Birkemoe, T., & Sverdrup-Thygeson, A. (2015). Priority effects of early successional insects influence late successional fungi in dead wood. *Ecology and Evolution*, 5(21), 4896-4905. <https://doi.org/10.1002/ece3.1751>
- Jacobsen, R. M., Burner, R. C., Olsen, S. L., Skarpaas, O., & Sverdrup-Thygeson, A. (2020). Near-natural forests harbor richer saproxylic beetle communities than those in intensively managed forests. *Forest Ecology and Management*, 466, 118-124.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118124>
- Jari Oksanen, Gavin L. Simpson, F. Guillaume Blanchet, Roeland Kindt, Pierre Legendre, Peter R. Minchin, R.B. O'Hara, Peter Solymos, Henry, M., H. Stevens, Eduard Szoecs, Helene Wagner, Matt Barbour, Michael Bedward, Ben Bolker, Daniel Borcard, Gustavo Carvalho, Michael Chirico, Miquel De Caceres, . . . Weedon, J. (2022). *vegan: Community Ecology Package. R package version 2.6-4* <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Johansson, T., Gibb, H., Hjältén, J., Pettersson, R. B., Hilszczański, J., Alinvi, O., Ball, J. P., & Danell, K. (2007). The effects of substrate manipulations and forest management on predators of saproxylic beetles. *Forest Ecology and Management*, 242(2), 518-529.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.01.064>
- Jones, K. L., Shegelski, V. A., Marculis, N. G., Wijerathna, A. N., & Evenden, M. L. (2019). Factors influencing dispersal by flight in bark beetles (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae): from genes to landscapes. *Canadian Journal of Forest Research*, 49(9), 1024-1041.
<https://doi.org/10.1139/cjfr-2018-0304>
- Jonsell, M., Hansson, J., & Wedmo, L. (2007). Diversity of saproxylic beetle species in logging residues in Sweden – Comparisons between tree species and diameters. *Biological Conservation*, 138(1-2), 89-99. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.04.003>
- Jonsell, M., & Weslien, J. (2003). Felled or standing retained wood—it makes a difference for saproxylic beetles. *Forest Ecology and Management*, 175(1-3), 425-435.
[https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(02\)00143-3](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00143-3)
- Jonsell, M., Weslien, J., & Ehnström, B. (1998). Substrate requirements of red-listed saproxylic invertebrates in Sweden. *Biodiversity & Conservation*, 7, 749-764.
<https://doi.org/10.1023/A:1008888319031>
- Jonsson, B. G., Kruys, N., & Ranius, T. (2005). Ecology of species living on dead wood – lessons for dead wood management. *Silva Fennica*, 39(2), 289-309. <https://doi.org/10.14214/sf.390>
- Kaila, L., Punttila, P., & Yakovlev. (1994). Saproxylic beetles (Coleoptera) on dead birch trunks decayed by different polypore species. *Annales Zoologici Fennici*, 31, 97-107.

- Komonen, A., Kuntsi, S., Toivanen, T., & Kotiaho, J. S. (2014). Fast but ephemeral effects of ecological restoration on forest beetle community. *Biodiversity and Conservation*, 23(6), 1485-1507. <https://doi.org/10.1007/s10531-014-0678-6>
- Korner-Nievergelt, F., Roth, T., Felten, S. v., Guelat, J., Almasi, B., & Korner-Nievergelt, P. (2015). *Bayesian Data Analysis in Ecology using Linear Models with R, BUGS and Stan*. Elsevier.
- Kuuluvainen, T. (2002). Natural variability of forests as a reference for restoring and managing biological diversity in boreal Fennoscandia. *Silva Fennica*, 36(1), 97-125. <https://doi.org/10.14214/sf.552>
- Kuznetsova, A., Brockhoff, P. B., & Christensen, R. H. B. (2017). lmerTest Package: Tests in Linear Mixed Effects Models. *Journal of Statistical Software*, 82, 1-26, Article 13. <https://doi.org/10.18637/jss.v082.i13>
- Köhler, J., Rulik, B., Eberle, J., Thormann, J., Köhler, F., & Ahrens, D. (2022). Does monitoring of saproxylic beetles benefit from inclusion of larvae? *Insect Conservation and Diversity*, 15(5), 555-571. <https://doi.org/10.1111/icad.12573>
- Langor, D. W., Hammond, H. E. J., Spence, J. R., Jacobs, J., & Cobb, T. P. (2008). Saproxylic insect assemblages in Canadian forests: diversity, ecology, and conservation. *The Canadian Entomologist*, 140(4), 453-474. <https://doi.org/10.4039/n07-LS02>
- Lassauce, A., Lieutier, F., & Bouget, C. (2012). Woodfuel harvesting and biodiversity conservation in temperate forests: Effects of logging residue characteristics on saproxylic beetle assemblages. *Biological Conservation*, 147(1), 204-212. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.01.001>
- Lassauce, A., Paillet, Y., Jactel, H., & Bouget, C. (2011). Deadwood as a surrogate for forest biodiversity: Meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms. *Ecological Indicators*, 11(5), 1027-1039. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.02.004>
- Lepš, J., & Šmilauer, P. (2003). *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO*. Cambridge university press.
- Lindhe, A., & Lindelöw, Å. (2004). Cut high stumps of spruce, birch, aspen and oak as breeding substrates for saproxylic beetles. *Forest Ecology and Management*, 203(1), 1-20. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.07.047>
- Macek, M., Wild, J., Kopecký, M., Červenka, J., Svoboda, M., Zenáhlíková, J., Brůna, J., Mosandl, R., & Fischer, A. (2017). Life and death of *Picea abies* after bark-beetle outbreak: ecological processes driving seedling recruitment. *Ecological Applications*, 27(1), 156-167. <https://doi.org/10.1002/eap.1429>
- Martikainen, P., Siitonen, J., Punttila, P., Kaila, L., & Rauh, J. (2000). Species richness of Coleoptera in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. *Biological Conservation*, 94(2), 199-209. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(99\)00175-5](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(99)00175-5)
- Müller, J., Brunet, J., Brin, A., Bouget, C., Brustel, H., Bussler, H., Foerster, B., Isacson, G., Koehler, F., & Lachat, T. (2013). Implications from large-scale spatial diversity patterns of saproxylic beetles for the conservation of European Beech forests. *Insect Conservation and Diversity*, 6(2), 162-169. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2012.00200.x>
- Müller, J., & Bütler, R. (2010). A review of habitat thresholds for dead wood: a baseline for management recommendations in European forests. *European Journal of Forest Research*, 129(6), 981-992. <https://doi.org/10.1007/s10342-010-0400-5>
- Müller, J., Wende, B., Strobl, C., Eugster, M., Gallenberger, I., Floren, A., Steffan-Dewenter, I., Linsenmair, K. E., Weisser, W. W., & Gossner, M. M. (2015). Forest management and regional tree composition drive the host preference of saproxylic beetle communities. *Journal of Applied Ecology*, 52(3), 753-762. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12421>
- Norgeskart.no. (u.å.). Norgeskart [Kartsøk Junkerdalsurda]. <https://www.norgeskart.no/#!?project=norgeskart&layers=1002&zoom=13&lat=7411977.22&lon=520454.22&p=searchOptionsPanel&markerLat=7411977.224165994&markerLon=520454.21799465374&showSelection=false&sok=junkerdalsurda>
- R Core Team. (2021). *R: A language and environment for statistical computing*. In R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>

- Ranius, T., Martikainen, P., & Kouki, J. (2011). Colonisation of ephemeral forest habitats by specialised species: beetles and bugs associated with recently dead aspen wood. *Biodiversity and Conservation*, 20(13), 2903-2915. <https://doi.org/10.1007/s10531-011-0124-y>
- Saint-Germain, M., Drapeau, P., & M. Buddle, C. (2007). Host-use patterns of saproxylic phloeophagous and xylophagous Coleoptera adults and larvae along the decay gradient in standing dead black spruce and aspen. *Ecography*, 30(6), 737-748. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0906-7590.05080.x>
- Saltdal kommune. (2009). *Junkerdalsura naturreservat. Rapport om utbredelse av gran og kostnader med å hogge/fjerne grana.*
- Sánchez-Galván, I. R., Marcos-García, M. Á., Galante, E., Azeria, E. T., & Micó, E. (2018). Unraveling Saproxylic Insect Interactions in Tree Hollows from Iberian Mediterranean Forest. *Environmental Entomology*, 47(2), 300-308. <https://doi.org/10.1093/ee/nvy008>
- Sandström, J., Bernes, C., Junninen, K., Lõhmus, A., Macdonald, E., Müller, J., & Jonsson, B. G. (2019). Impacts of dead wood manipulation on the biodiversity of temperate and boreal forests. A systematic review. *Journal of Applied Ecology*, 56(7), 1770-1781. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13395>
- Schroeder, L., & Lindelöw, Å. (1989). Attraction of scolytids and associated beetles by different absolute amounts and proportions of α -pinene and ethanol. *Journal of Chemical Ecology*, 15, 807-817.
- Seibold, S., Brandl, R., Buse, J., Hothorn, T., Schmidl, J., Thorn, S., & Müller, J. (2015). Association of extinction risk of saproxylic beetles with ecological degradation of forests in Europe. *Conservation Biology*, 29(2), 382-390. <https://doi.org/10.1111/cobi.12427>
- Seibold, S., Bässler, C., Brandl, R., Büche, B., Szallies, A., Thorn, S., Ulyshen, M. D., & Müller, J. (2016). Microclimate and habitat heterogeneity as the major drivers of beetle diversity in dead wood. *Journal of Applied Ecology*, 53(3), 934-943. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12607>
- Siitonen, J. (1994). Decaying wood and saproxylic Coleoptera in two old spruce forests: a comparison based on two sampling methods. *Annales Zoologici Fennici*, 31(1), 89-95. <http://www.jstor.org/stable/23735502>
- Siitonen, J. (2001). Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecological bulletins*(49), 11-41. <https://www.jstor.org/stable/20113262>
- Similä, M., Kouki, J., & Martikainen, P. (2003). Saproxylic beetles in managed and seminatural Scots pine forests: quality of dead wood matters. *Forest Ecology and Management*, 174(1-3), 365-381. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(02\)00061-0](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00061-0)
- SLU Artdatabanken. (2019). *Artbestämning*. Artfakta. <https://artfakta.se/artbestamning>
- Speight, M. C. D. (1989). *Saproxylic Invertebrates and their Conservation*. Council of Europe.
- Stokland, J. N., Eriksen, R., Tomter, S. M., Korhonen, K., Tomppo, E., Rajaniemi, S., Söderberg, U., Toet, H., & Riis-Nielsen, T. (2003). *Forest biodiversity indicators in the Nordic countries: status based on national forest inventories*. Nordic Council of Ministers.
- Stokland, J. N., Siitonen, J., & Jonsson, B. G. (2012). *Biodiversity in dead wood*. Cambridge University Press.
- Svensson, A., Eriksen, R., Hylen, G., & Granhus, A. (2021). *Skogen i Norge* (NIBIO Rapport 7/142/2021). Norsk institutt for bioøkonomi. https://nibio.brage.unit.no/nibio-xmllui/bitstream/handle/11250/2763651/NIBIO_RAPPORT_2021_7_142.pdf?sequence=2&isAllowed=y
- Sverdrup-Thygeson, A., & Birkemoe, T. (2009). What window traps can tell us: effect of placement, forest openness and beetle reproduction in retention trees. *Journal of Insect Conservation*, 13(2), 183-191. <https://doi.org/10.1007/s10841-008-9141-x>
- Sverdrup-Thygeson, A., Gustafsson, L., & Kouki, J. (2014). Spatial and temporal scales relevant for conservation of dead-wood associated species: current status and perspectives. *Biodiversity and Conservation*, 23, 513-535. <https://doi.org/10.1007/s10531-014-0628-3>
- Toivanen, T., & Kotiaho, J. S. (2010). The preferences of saproxylic beetle species for different dead wood types created in forest restoration treatments. *Canadian Journal of Forest Research*, 40(3), 445-464. <https://doi.org/10.1139/x09-205>

- Ulyshen, M. D. (2016). Wood decomposition as influenced by invertebrates. *Biological Reviews*, 91(1), 70-85. <https://doi.org/10.1111/brv.12158>
- Ulyshen, M. D., & Hanula, J. L. (2010). Patterns of saproxylic beetle succession in loblolly pine. *Agricultural and Forest Entomology*, 12(2), 187-194. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2009.00467.x>
- Ulyshen, M. D., & Šobotník, J. (2018). An Introduction to the Diversity, Ecology, and Conservation of Saproxylic Insects. In M. D. Ulyshen (Ed.), *Saproxylic Insects: Diversity, Ecology and Conservation* (pp. 1-47). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-75937-1_1
- Viken, K. O. (2021). *Landsskogtakseringens feltinstruks – 2021* (NIBIO-bok;7(5) 2021). Norsk institutt for bioøkonomi. <https://hdl.handle.net/11250/2826859>
- 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(10), 2075-2085. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13648>
- Wende, B., Gossner, M. M., Grass, I., Arnstadt, T., Hofrichter, M., Floren, A., Linsenmair, K. E., Weisser, W. W., & Steffan-Dewenter, I. (2017). Trophic level, successional age and trait matching determine specialization of deadwood-based interaction networks of saproxylic beetles. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1854), 20170198. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.0198>
- Weslien, J., Djupström, L. B., Schroeder, M., & Widenfalk, O. (2011). Long-term priority effects among insects and fungi colonizing decaying wood. *Journal of animal ecology*, 80(6), 1155-1162. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01860.x>
- Wikars, L.-O., Sahlin, E., & Ranius, T. (2005). A comparison of three methods to estimate species richness of saproxylic beetles (Coleoptera) in logs and high stumps of Norway spruce. *The Canadian Entomologist*, 137(3), 304-324. <https://doi.org/10.4039/n04-104>
- Ødegaard, F., Hanssen, O., Olberg, S., & Laugsand, A. (2021a). *Artsgruppeomtale biller (Coleoptera). Norsk rødliste for arter 2021*. Artsdatabanken. <https://artsdatabanken.no/rodlisterforarter2021/Artsgruppene/biller>
- Ødegaard, F., Hanssen, O., Olberg, S., & Laugsand, A. (2021b, 24. november). *Biller: Vurdering av Agathidium discoideum for Norge. Rødlista for arter 2021*. Artsdatabanken. <https://artsdatabanken.no/lister/rodlisterforarter/2021/9306>
- Ødegaard, F., Hanssen, O., Olberg, S., & Laugsand, A. (2021c, 24. november). *Biller: Vurdering av Agathidium pallidum for Norge. Rødlista for arter 2021*. Artsdatabanken. <https://artsdatabanken.no/lister/rodlisterforarter/2021/7773>
- Ødegaard, F., Hanssen, O., Olberg, S., & Laugsand, A. (2021d, 24. november). *Biller: Vurdering av Olisthaerus substriatus for Norge. Rødlista for arter 2021*. Artsdatabanken. <https://artsdatabanken.no/lister/rodlisterforarter/2021/11241>
- Økland, B. (1996). A comparison of three methods of trapping saproxylic beetles. *European Journal of Entomology*, 93, 195-209.
- Økland, B., Bakke, A., Hågvar, S., & Kvamme, T. (1996). What factors influence the diversity of saproxylic beetles? A multiscaled study from a spruce forest in southern Norway. *Biodiversity & Conservation*, 5(1), 75-100. <https://doi.org/10.1007/BF00056293>
- Aarrestad, P. A., Bendiksen, E., Bjerke, J. W., Brandrud, T. E., Hofgaard, A., Rusch, G., & Stabbetorp, O. E. (2013). *Effekter av treslagsskifte, treplanting og nitrogengjødsling i skog på biologisk mangfold. Kunnskapsgrunnlag for å vurdere skogtiltak i klimasammenheng* (NINA Rapport 959). Norsk institutt for naturforskning. <http://hdl.handle.net/11250/2383538>
- Aarrestad, P. A., Myking, T., Stabbetorp, O. E., & Tollefsrud, M. M. (2014). *Foreign Norway spruce (Picea abies) provenances in Norway and effects on biodiversity* (Nina Report 1075). Norwegian Institute for Nature Research. <http://hdl.handle.net/11250/2397538>

Vedlegg

Tabell 1. Feller som er fjernet fra datasettene brukt til GNMDS og RDA for henholdsvis bartre-spesialister og løvtre-spesialister fordi de ikke inneholdt noen arter.

Bartre-spesialister	Løvtre-spesialister
GK-T1-P2	V1-T2-P2
GK-T1-P3	V1-T3-P1
BK1-T1-P3	V1-T3-P2
BK1-T2-P1	V1-T3-P4
BK2-T2-P1	V2-T1-P2
BK2-T2-P3	V2-T2-P1
BK2-T3-P2	V3-T1-P2
	V3-T2-P1
	V3-T2-P3
	V3-T3-P2
	GK-T1-P2
	GK-T1-P3
	GK-T2-P1
	BK2-T2-P1

Tabell 2. Resultater fra generalisert lineær modell-test for gjennomsnittlig volum av død ved i transektene i hvert delfelt. Delfeltene sammenlignes mot delfeltet skrevet øverst i fet font (i interceptet).

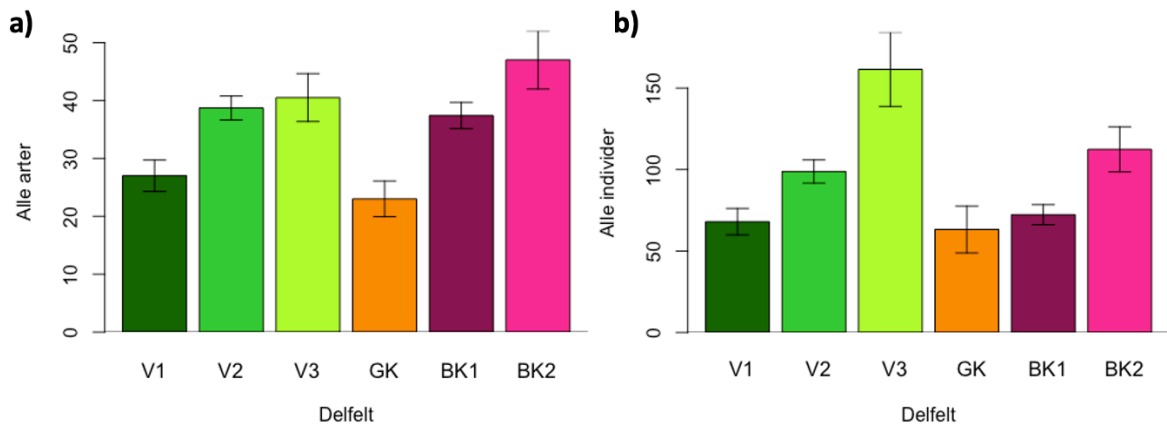
Delfelt	Estimat	Standardfeil	Z-verdi	P-verdi
BK1				
(Intercept)	2,080	0,382	5,451	< 0,001
V1	-1,977	0,382	-5,175	< 0,001
V2	-1,978	0,382	-5,177	< 0,001
V3	-1,986	0,382	-5,201	< 0,001
GK	-1,661	0,389	-4,269	< 0,001
BK2	-1,789	0,385	-4,643	< 0,001
BK2				
(Intercept)	0,291	0,053	5,451	< 0,001
V1	-0,188	0,057	-3,322	0,002
V2	-0,189	0,057	-3,340	0,002
V3	-0,198	0,056	-3,523	< 0,001
GK	0,127	0,094	1,363	0,179
BK1	1,789	0,385	4,643	< 0,001
V1				
(Intercept)	0,103	0,019	5,451	< 0,001
V2	-0,0008	0,027	-0,032	0,975
V3	-0,009	0,026	-0,370	0,713
GK	0,316	0,079	3,992	< 0,001
BK1	1,977	0,382	5,175	< 0,001
BK2	0,188	0,057	3,322	0,002
V2				
(Intercept)	0,102	0,019	5,451	< 0,001
V1	0,0008	0,027	0,032	0,975
V3	-0,009	0,025	-0,338	0,737
GK	0,316	0,079	4,004	< 0,001
BK1	1,978	0,382	5,177	< 0,001
BK2	0,189	0,057	3,340	0,002
V3				
(Intercept)	0,094	0,017	5,451	< 0,001
V1	0,009	0,026	0,370	0,713
V2	0,009	0,025	0,338	0,737
GK	0,325	0,079	4,132	< 0,001
BK1	1,986	0,382	5,201	< 0,001
BK2	0,198	0,056	3,523	< 0,001
GK				
(Intercept)	0,418	0,077	5,451	< 0,001
V1	-0,316	0,079	-3,992	< 0,001
V2	-0,316	0,079	-4,004	< 0,001
V3	-0,325	0,077	-4,132	< 0,001
BK1	1,661	0,389	4,269	< 0,001
BK2	-0,127	0,094	-1,363	0,179

Tabell 2. Resultater fra generalisert lineær modell-test for gjennomsnittlig volum av død ved-objekter i transektene i hvert delfelt. Delfeltene sammenlignes mot delfeltet skrevet øverst i fet font (i intercept).

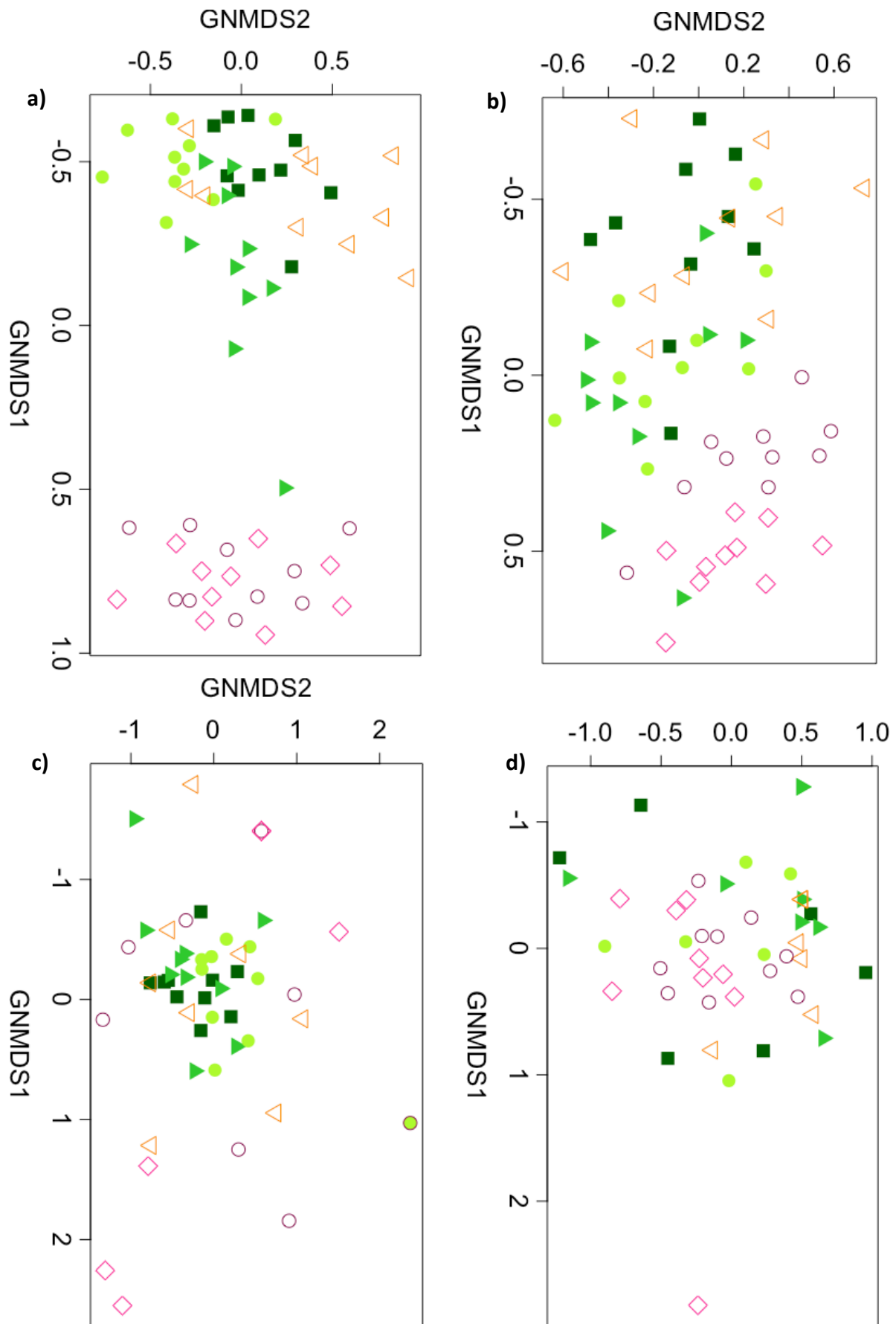
Delfelt	Estimat	Standardfeil	Z-verdi	P-verdi
BK1				
(Intercept)	0,022	0,005	4,211	< 0,001
V1	-0,020	0,005	-3,847	< 0,001
V2	-0,020	0,005	-3,847	< 0,001
V3	-0,020	0,005	-3,829	< 0,001
GK	-0,017	0,005	-3,363	< 0,001
BK2	-0,020	0,005	-3,887	< 0,001
BK2				
(Intercept)	0,001	0,0005	3,012	0,003
V1	0,0002	0,0006	0,414	0,679
V2	0,0002	0,0006	0,396	0,693
V3	0,0003	0,0006	0,561	0,575
GK	0,002	0,001	1,988	0,048
BK1	0,020	0,005	3,887	< 0,001
V1				
(Intercept)	1,851e-03	3,522e-04	5,257	< 0,001
V2	-6,841e-06	5,137e-04	-0,013	0,989
V3	9,367e-05	4,997e-04	0,187	0,851
GK	2,179e-03	1,164e-03	1,872	0,062
BK1	2,010e-02	5,224e-03	3,847	< 0,001
BK2	-2,627e-04	6,342e-04	-0,414	0,679
V2				
(Intercept)	1,844e-03	3,739e-04	4,933	< 0,001
V1	6,841e-06	5,137e-04	0,013	0,989
V3	1,005e-04	5,152e-04	0,195	0,846
GK	2,186e-03	1,171e-03	1,867	0,063
BK1	2,011e-02	5,226e-03	3,847	< 0,001
BK2	-2,558e-04	6,465e-04	-0,396	0,693
V3				
(Intercept)	1,945e-03	3,545e-04	5,487	< 0,001
V1	-9,367e-05	4,997e-04	-0,187	0,851
V2	-1,005e-04	5,152e-04	5,152e-04	0,846
GK	2,085e-03	1,164e-03	1,791	0,074
BK1	2,000e-02	5,224e-03	3,829	< 0,001
BK2	-3,563e-04	6,355e-04	-0,561	0,575
GK				
(Intercept)	0,004	0,001	3,633	< 0,001
V1	-0,002	0,001	-1,872	0,062
V2	-0,002	0,001	-1,867	0,063
V3	-0,002	0,001	-1,791	0,074
BK1	0,017	0,005	3,363	< 0,001
BK2	-0,002	0,001	-1,988	0,048

Tabell 4. Oversikt over totalt og gjennomsnittlig antall billearter og -individer i hvert delfelt for de ulike funksjonelle gruppene. Gjennomsnitt er basert på antall arter og individer i hver vindusfelle.

Delfelt	Totalt antall arter	Gjennomsnittlig antall arter	Totalt antall individer	Gjennomsnittlig antall individer
Alle arter				
V1	108	27	680	68
V2	136	39	988	99
V3	139	41	1615	162
GK	90	23	632	63
BK1	122	37	723	72
BK2	154	47	1124	112
Vedlevende arter				
V1	46	12	400	40
V2	63	17	462	46
V3	69	20	1102	110
GK	42	10	386	39
BK1	51	16	246	25
BK2	74	21	466	47
Generalister				
V1	28	7	297	30
V2	38	11	337	34
V3	41	13	904	90
GK	24	7	330	33
BK1	31	10	182	18
BK2	46	15	378	38
Bartre-spesialister				
V1	9	4	91	9
V2	14	4	101	10
V3	14	5	167	17
GK	11	2	42	4
BK1	6	1	13	1
BK2	6	1	10	1
Løvtre-spesialister				
V1	8	1	11	1
V2	10	2	19	2
V3	13	2	29	3
GK	7	1	14	1
BK1	13	4	50	5
BK2	19	5	78	8



Figur 1. Gjennomsnittlig antall arter (a) og individer (b) fanget i hver vindusfelle i hvert delfelt for alle billearter totalt. Veteraniseringsfelt (V1, V2 og V3), bjørkekontroll (BK1 og BK2) og grankontroll (GK). $\pm$ standardavvik av gjennomsnittet.



Figur 2. GNMDS-ordinasjon som viser forskjeller i artssammensetning for alle arter totalt (a), generalister (b), bartre-spesialister (c) og løvtre-spesialister (d). Hvert punkt representerer en vindusfelle i følgende delfelt: V1 (■), V2 (▲), V3 (●), GK (△), BK1 (○) og BK2 (◇).

Tabell 5. Resultater fra lineær modell-test for vedlevende arter. Sammenligning av artsrikdom av vedlevende billearter for de ulike delfeltene. Delfeltene sammenlignes mot delfeltet skrevet øverst i fet font (i interceptet).

Delfelt	Estimat	Standardfeil	z-verdi	P-verdi
BK1				
(Intercept)	15,600	1,647	9,474	< 0,001
V1	-4,600	2,329	-1,975	0,053
V2	1,000	2,329	0,429	0,669
V3	3,600	2,329	1,546	0,128
GK	-5,500	2,329	-2,362	0,022
BK2	4,500	2,329	1,932	0,059
BK2				
(Intercept)	20,100	20,100	12,207	< 0,001
V1	-9,100	2,329	-3,908	< 0,001
V2	-3,500	-3,500	-1,503	0,139
V3	-0,900	-0,900	-0,386	0,701
GK	-10,000	-10,000	-4,294	< 0,001
BK1	-4,500	2,329	-1,932	0,059
V1				
(Intercept)	11,000	1,647	6,680	< 0,001
V2	5,600	2,329	2,405	0,020
V3	8,200	2,329	3,521	0,001
GK	-0,900	2,329	-0,386	0,701
BK1	4,600	2,329	1,975	0,053
BK2	9,100	2,329	3,908	< 0,001
V2				
(Intercept)	16,600	1,647	10,081	< 0,001
V1	-5,600	2,329	-2,405	0,020
V3	2,600	2,329	1,116	0,269
GK	-6,500	2,329	-2,791	0,007
BK1	-1,000	2,329	-0,429	0,669
BK2	3,500	2,329	1,503	0,139
V3				
(Intercept)	19,200	1,647	11,660	< 0,001
V1	-8,200	2,329	-3,521	0,001
V2	-2,600	2,329	-1,116	0,269
GK	-9,100	2,329	-3,908	< 0,001
BK1	-3,600	2,329	-1,546	0,128
BK2	0,900	2,329	0,386	0,701
GK				
(Intercept)	10,100	1,647	6,134	< 0,001
V1	0,900	2,329	0,386	0,701
V2	6,500	2,329	2,791	0,007
V3	9,100	2,329	3,908	< 0,001
BK1	5,500	2,329	2,362	0,022
BK2	10,000	2,329	4,294	< 0,001

Tabell 6. Resultater fra generalisert lineær modell-test for vedlevende billearter. Sammenligning av abundans av vedlevende billearter for de ulike delfeltene. Delfeltene sammenlignes mot delfeltet skrevet øverst i fet font (i interceptet).

Delfelt	Estimat	Standardfeil	Z-verdi	P-verdi
BK1				
(Intercept)	24,600	9,826	2,503	0,015
V1	14,600	13,896	1,051	0,298
V2	21,300	13,896	1,533	0,131
V3	83,900	13,896	6,038	< 0,001
GK	13,800	13,896	0,993	0,325
BK2	20,700	13,896	1,490	0,142
BK2				
(Intercept)	45,300	9,826	4,610	< 0,001
V1	-6,100	13,896	-0,439	0,662
V2	0,600	13,896	0,043	0,966
V3	63,200	13,896	4,548	< 0,001
GK	-6,900	13,896	-0,497	0,622
BK1	-20,700	13,896	-1,490	0,142
V1				
(Intercept)	39,200	9,826	3,989	< 0,001
V2	6,700	13,896	0,482	0,632
V3	69,300	13,896	4,987	< 0,001
GK	-0,800	13,896	-0,058	0,954
BK1	-14,600	13,896	-1,051	0,298
BK2	6,100	13,896	0,439	0,662
V2				
(Intercept)	45,900	9,826	4,671	< 0,001
V1	-6,700	13,896	-0,482	0,632
V3	62,600	13,896	4,505	< 0,001
GK	-7,500	13,896	-0,540	0,592
BK1	-21,300	13,896	-1,533	0,131
BK2	-0,600	13,896	-0,043	0,966
V3				
(Intercept)	108,500	9,826	11,042	< 0,001
V1	-69,300	13,896	-4,987	< 0,001
V2	-62,600	13,896	-4,505	< 0,001
GK	-70,100	13,896	-5,044	< 0,001
BK1	-83,900	13,896	-6,038	< 0,001
BK2	-63,200	13,896	-4,548	< 0,001
GK				
(Intercept)	38,400	9,826	3,908	< 0,001
V1	0,800	13,896	0,058	0,954
V2	7,500	13,896	0,540	0,592
V3	70,100	13,896	5,044	< 0,001
BK1	-13,800	13,896	-0,993	0,325
BK2	6,900	13,896	0,497	0,622

Tabell 7. Resultater fra generalisert lineær modell-test for xylofage billearter. Sammenligning av artsrikdom og abundans av xylofage billearter for de ulike skogtypene: V (veteraniseringsfeltene V1, V2 og V3), GK (grankontroll) og BK (bjørkekontrollene BK1 og BK2). Skogtypene sammenlignes mot skogtypen skrevet øverst i fet font (i interceptet).

Delfelt	Estimat	Standardfeil	Z-verdi	P-verdi
Artsrikdom				
V				
(Intercept)	1,693	0,078	21,609	< 0,001
GK	-0,529	0,193	-2,738	0,006
BK	-0,177	0,131	-1,356	0,175
GK				
(Intercept)	1,163	0,177	6,580	< 0,001
V	0,529	0,193	2,738	0,006
BK	0,352	0,206	1,713	0,087
BK				
(Intercept)	1,515	0,105	14,454	< 0,001
GK	-0,352	0,206	-1,713	0,087
V	0,177	0,131	1,356	0,175
Abundans				
V				
(Intercept)	3,844	0,027	143,871	< 0,001
GK	-0,487	0,065	-7,514	< 0,001
BK	-1,686	0,081	-20,924	< 0,001
GK				
(Intercept)	3,357	0,059	56,869	< 0,001
V	0,487	0,065	7,514	< 0,001
BK	-1,199	0,096	-12,460	< 0,001
BK				
(Intercept)	2,158	0,076	28,38	< 0,001
V	1,686	0,081	20,92	< 0,001
GK	1,199	0,096	12,46	< 0,001

Tabell 8. Resultater fra generalisert lineær modell-test for zoofage billearter. Sammenligning av artsrikdom og abundans av zoofage billearter for de ulike skogtypene: V (veteraniseringsfeltene V1, V2 og V3), GK (grankontroll) og BK (bjørkekontrollene BK1 og BK2). Skogtypene sammenlignes mot skogtypen skrevet øverst i fet font (i interceptet).

Delfelt	Estimat	Standardfeil	Z-verdi	P-verdi
Arter				
V				
(Intercept)	1,526	0,085	17,927	< 0,001
GK	-0,273	0,189	-1,444	0,149
BK	0,022	0,134	0,161	0,872
GK				
(Intercept)	1,253	0,169	7,412	< 0,001
V	0,273	1,444	1,444	0,149
BK	0,295	1,489	1,489	0,137
BK				
(Intercept)	1,548	0,103	15,004	< 0,001
GK	-0,295	0,198	-1,489	0,137
V	-0,022	0,134	-0,161	-0,872
Individer				
V				
(Intercept)	2,251	0,059	38,006	< 0,001
GK	-0,662	0,155	-4,281	< 0,001
BK	-0,210	0,100	-2,100	0,036
GK				
(Intercept)	1,589	0,143	11,125	< 0,001
V	0,662	0,155	4,281	< 0,001
BK	0,452	0,164	2,756	0,006
BK				
(Intercept)	2,041	0,081	25,331	< 0,001
V	-0,452	0,164	-2,756	0,006
GK	0,210	0,100	2,100	0,036

Tabell 9. Resultater fra generalisert lineær modell-test for mycetofage billearter. Sammenligning av artsrikdom og abundans av mycetofage billearter for de ulike skogtypene: V (veteraniseringsfeltene V1, V2 og V3), GK (grankontroll) og BK (bjørkekontrollene BK1 og BK2). Skogtypene sammenlignes mot skogtypen skrevet øverst i fet font (i interceptet).

Delfelt	Estimat	Standardfeil	Z-verdi	P-verdi
Arter				
V				
(Intercept)	1.386	0.091	15.186	< 0,001
GK	-0.510	0.224	-2.284	0.022
BK	0.389	0.130	2.998	0.003
GK				
(Intercept)	0.876	0.204	4.289	< 0,001
V	0.511	0.224	2.284	0.022
BK	0.900	0.224	4.017	< 0,001
BK				
(Intercept)	1.775	0.092	19.281	< 0,001
GK	-0.387	0.130	-2.998	0.003
V	-0.900	0.224	-4.017	< 0,001
Individer				
V				
(Intercept)	1.775	0.075	23.614	< 0,001
GK	-0.494	0.183	-2.702	0.007
BK	0.632	0.101	6.272	< 0,001
GK				
(Intercept)	1.281	0.167	7.686	< 0,001
V	0.494	0.183	2.702	0.007
BK	1.126	0.180	6.267	< 0,001
BK				
(Intercept)	2.407	0.067	35.863	< 0,001
V	-0.632	0.101	-6.272	< 0,001
GK	-1.126	0.180	-6.267	< 0,001

Tabell 10. Resultater fra lineær modell-test for vedlevende billearter. Sammenligning av artsrikdom av vedlevende billearter for de ulike delfeltene med død ved og åpenhetsgrad som forklaringsvariabler. Delfeltene sammenlignes mot delfeltet skrevet øverst i fet font (i interceptet).

	Estimat	Standardfeil	Z-verdi	P-verdi
Død ved	0,308	0,201	1,535	0,131
Åpenhetsgrad	0,600	1,353	0,444	0,660
BK1				
(Intercept)	14,532	2,613	5,561	< 0,001
V1	-7,656	3,006	-2,547	0,014
V2	-1,932	2,973	-0,650	0,519
V3	0,509	3,081	0,165	0,869
GK	-6,438	2,488	-2,588	0,013
BK2	3,354	2,455	1,366	0,178
BK2				
(Intercept)	17,886	3,148	5,683	< 0,001
V1	-11,010	2,643	-4,165	< 0,001
V2	-5,287	2,665	-1,984	0,053
V3	-2,845	2,801	-1,016	0,315
GK	-9,792	2,341	-4,182	< 0,001
BK1	-3,354	2,455	-1,366	0,178
V1				
(Intercept)	6,876	3,584	1,919	0,061
V2	5,724	2,333	2,454	0,018
V3	8,165	2,384	3,425	0,001
GK	1,218	2,772	0,439	0,662
BK1	7,656	3,006	2,547	0,014
BK2	11,010	2,643	4,165	< 0,001
V2				
(Intercept)	12,599	3,398	3,708	< 0,001
V1	-5,724	2,333	-2,454	0,018
V3	2,441	2,339	1,044	0,301
GK	-4,506	2,817	-1,599	0,116
BK1	1,932	2,973	0,650	0,519
BK2	5,287	2,665	1,984	0,053
V3				
(Intercept)	15,041	3,342	4,500	< 0,001
V1	-8,165	2,384	-3,425	0,001
V2	-2,442	2,339	-1,044	0,301
GK	-6,947	2,982	-2,330	0,024
BK1	-0,509	3,081	-0,165	0,869
BK2	2,845	2,801	1,016	0,315
GK				
(Intercept)	9,368	1,694	5,532	< 0,001
V1	-1,372	2,729	-0,503	0,617
V2	4,231	2,728	1,551	0,127
V3	6,556	2,828	2,318	0,024
BK1	6,070	2,329	2,606	0,012
BK2	9,676	2,309	4,190	< 0,001

Tabell 11. Resultater fra lineær modell-test for vedlevende billearter. Sammenligning av abundans av vedlevende billearter for de ulike delfeltene med død ved og åpenhetsgrad som forklaringsvariabler. Delfeltene sammenlignes mot delfeltet skrevet øverst i fet font (i interceptet).

	Estimat	Standardfeil	Z-verdi	P-verdi
Død ved	3,920	1,083	3,620	< 0,001
Åpenhetsgrad	10,033	7,303	1,374	0,175
BK1				
(Intercept)	7,666	14,106	0,543	0,589
V1	-24,630	16,224	-1,518	0,135
V2	-16,238	16,110	-1,008	0,318
V3	44,840	16,701	2,685	0,009
GK	0,296	13,444	0,022	0,983
BK2	5,099	13,269	0,384	0,702
BK2				
(Intercept)	12,764	16,994	0,751	0,456
V1	-29,729	14,247	-2,087	0,042
V2	-21,336	14,409	-1,481	0,145
V3	39,742	15,147	2,624	0,011
GK	-4,803	12,642	-0,380	0,706
BK1	-5,099	13,269	-0,384	0,702
V1				
(Intercept)	-16,965	19,312	-0,878	0,384
V2	8,393	12,596	0,666	0,508
V3	69,471	12,882	5,393	< 0,001
GK	24,927	14,932	1,669	0,101
BK1	24,631	16,224	1,518	0,135
BK2	29,729	14,247	2,087	0,042
V2				
(Intercept)	-8,572	18,368	-0,467	0,643
V1	-8,393	12,596	-0,666	0,508
V3	61,078	12,630	4,836	< 0,001
GK	16,534	15,229	1,086	0,283
BK1	16,238	16,110	1,008	0,318
BK2	21,336	14,409	1,481	0,145
V3				
(Intercept)	52,506	18,072	2,905	0,005
V1	-69,471	12,882	-5,393	< 0,001
V2	-61,078	12,630	-4,836	< 0,001
GK	-44,545	16,124	-2,763	0,008
BK1	-44,840	16,701	-2,685	0,010
BK2	-39,742	15,147	-2,624	0,011
GK				
(Intercept)	7,9616	17,982	0,443	0,660
V1	-24,927	14,932	-1,669	0,101
V2	-16,534	15,229	-1,086	0,283
V3	44,545	16,124	2,763	0,008
BK1	-0,296	13,444	-0,022	0,983
BK2	4,803	12,642	0,380	0,706

Tabell 12. Resultater fra generalisert lineær modell-test for xylofage billearter. Sammenligning av artsrikdom og abundans av xylofage billearter med død ved som forklaringsvariabel.

Delfelt	Estimat	Standardfeil	Z-verdi	P-verdi
Artsrikdom	0,030	0,016	1,843	0,065
Abundans	0,093	0,006	15,459	< 0,001

Tabell 13. Resultater fra generalisert lineær modell-test for zoofage billearter. Sammenligning av artsrikdom og abundans av zoofage billearter med død ved som forklaringsvariabel.

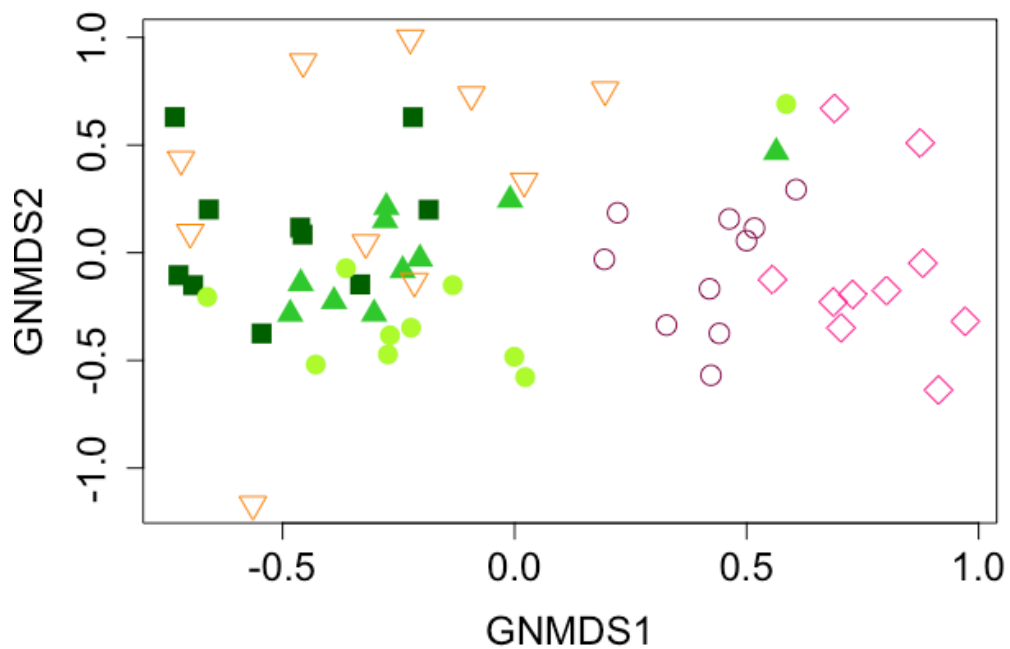
	Estimat	Standardfeil	Z-verdi	P-verdi
Artsrikdom	0,042	0,017	2,423	0,015
Abundans	0,037	0,012	2,968	0,003

Tabell 14. Resultater fra generalisert lineær modell-test for mycetofage billearter. Sammenligning av artsrikdom og abundans av mycetofage billearter med død ved som forklaringsvariabel.

	Estimat	Standardfeil	Z-verdi	P-verdi
Artsrikdom	0,026	0,018	1,437	0,151
Abundans	0,052	0,015	3,606	< 0,001

Tabell 14. Resultater fra permutasjonstest av RDA-analyse. Sammenligning av artssammensetning av vedlevende billearter for de ulike delfeltene. Delfeltene sammenlignes mot delfeltet skrevet øverst i fet font (i interceptet).

Delfelt	Df	Varsians	F-verdi	P-verdi
BK1				
V1	1	39,14	4,021	0,037
V2	1	29,43	3,023	0,080
V3	1	375,23	38,545	0,001
GK	1	49,27	5,061	0,026
BK2	1	4,53	0,466	0,524
BK2				
V1	1	37,16	3,817	0,050
V2	1	28,18	2,895	0,113
V3	1	357,59	36,733	0,001
GK	1	46,47	4,773	0,022
BK1	1	4,53	0,466	0,522
V1				
V2	1	1,35	0,139	0,773
V3	1	177,37	18,220	0,001
GK	1	1,67	0,171	0,737
BK1	1	39,82	3,9836	0,044
BK2	1	37,80	3,7818	0,039
V2				
V1	1	1,35	0,139	0,782
V3	1	200,34	20,580	0,001
GK	1	4,55	0,467	0,499
BK1	1	29,43	3,0232	0,080
BK2	1	28,18	2,8947	0,107
V3				
V1	1	177,37	18,220	0,001
V2	1	200,34	20,580	0,001
GK	1	156,19	16,044	0,001
BK1	1	375,23	38,545	0,001
BK2	1	357,59	36,733	0,001
GK				
V1	1	1,67	0,171	0,735
V2	1	4,55	0,467	0,519
V3	1	156,19	16,044	0,001
BK1	1	49,27	5,0613	0,028
BK2	1	46,47	4,7733	0,026



Figur 3. GNMDS-ordinasjon som viser forskjeller i artssammensetning for vedlevende billearter. Uten *Anaspis rufilabris*. Hvert punkt representerer en vindusfelle i følgende delfelt: V1 (■), V2 (▲), V3 (●), GK (▽), BK1 (○) og BK2 (◇).

Tabell 15. Resultater fra permutasjonstest av RDA-analyse. Sammenligning av artssammensetning av vedlevende billearter for de ulike delfeltene uten *Anaspis rufilabris*. Delfeltene sammenlignes mot delfeltet skrevet øverst i fet font (i interceptet).

	Df	Varsians	F-verdi	P-verdi
V3				
V1	1	3,467	4,193	0,002
V2	1	2,642	3,195	0,002
GK	1	5,269	6,374	0,001
BK1	1	6,076	7,350	0,001
BK2	1	11,558	13,980	0,001

Tabell 16. Resultater fra permutasjonstest av RDA-analyse. Sammenligning av artssammensetning av vedlevende billearter for de ulike delfeltene med død ved og åpenhetsgrad som forklaringsvariabler.

Delfeltene sammenlignes mot delfeltet skrevet øverst i fet font (i interceptet).

	Df	Varsians	F-verdi	P-verdi
Død ved	1	105,35	13,6124	0,001
Åpenhetsgrad	1	21,46	2,777	0,100
BK1				
V1	1	6,84	0,884	0,382
V2	1	8,29	1,072	0,290
V3	1	65,08	8,410	0,003
GK	1	12,52	1,618	0,224
BK2	1	12,41	1,603	0,202
BK2				
V1	1	5,79	0,748	0,406
V2	1	5,35	0,692	0,413
V3	1	132,85	17,167	0,001
GK	1	50,47	6,522	0,006
BK1	1	12,41	1,603	0,180
V1				
V2	1	0,74	0,096	0,850
V3	1	172,59	22,302	0,001
GK	1	31,01	4,007	0,046
BK1	1	6,84	0,884	0,372
BK2	1	5,79	0,748	0,406
V2				
V1	1	0,74	0,096	0,838
V3	1	189,65	24,506	0,001
GK	1	33,71	4,355	0,049
BK1	1	8,29	1,072	0,302
BK2	1	5,35	0,692	0,419
V3				
V1	1	172,59	22,302	0,001
V2	1	189,65	24,506	0,001
GK	1	31,58	4,081	0,041
BK1	1	65,08	8,410	0,001
BK2	1	132,85	17,167	0,001
GK				
V1	1	31,01	4,007	0,036
V2	1	33,71	4,355	0,047
V3	1	31,58	4,081	0,047
BK1	1	12,52	1,618	0,209
BK2	1	50,47	6,522	0,011

Tabell 17. Resultater fra generalisert lineær modell-test for bartre-spesialister. Sammenligning av artsrikdom av bartre-spesialister for de ulike delfeltene. Delfeltene sammenlignes mot delfeltet skrevet øverst i fet font (i interceptet).

Delfelt	Estimat	Standardfeil	Z-verdi	P-verdi
BK1				
(Intercept)	0,262	0,277	0,946	0,344
V1	1,099	0,320	3,430	< 0,001
V2	1,124	0,319	3,520	< 0,001
V3	1,347	0,311	4,327	< 0,001
GK	0,613	0,344	1,780	0,075
BK2	-0,368	0,434	-0,848	0,396
BK2				
(Intercept)	-0,105	0,333	-0,316	0,752
V1	1,466	0,370	3,965	< 0,001
V2	1,492	0,369	4,043	< 0,001
V3	1,715	0,362	4,736	< 0,001
GK	0,981	0,391	2,509	0,012
BK1	0,368	0,434	0,848	0,396
V1				
(Intercept)	1,361	0,160	8,499	< 0,001
V2	0,025	0,225	0,113	0,910
V3	0,249	0,214	1,163	0,245
GK	-0,486	0,259	-1,871	0,061
BK1	-1,099	0,320	-3,430	< 0,001
BK2	-1,466	0,370	-3,965	< 0,001
V2				
(Intercept)	1,386	0,158	8,768	< 0,001
V1	-0,025	0,225	-0,113	0,910
V3	0,223	0,212	1,052	0,293
GK	-0,511	0,258	-1,978	0,048
BK1	-1,124	0,319	-3,520	< 0,001
BK2	-1,492	0,369	-4,043	< 0,001
V3				
(Intercept)	1,609	0,141	11,380	< 0,001
V1	-0,249	0,214	-1,163	0,245
V2	-0,223	0,212	-1,052	0,293
GK	-0,734	0,248	-2,956	0,003
BK1	-1,347	0,311	-4,327	< 0,001
BK2	-1,715	0,362	-4,736	< 0,001
GK				
(Intercept)	0,876	0,204	4,289	< 0,001
V1	0,486	0,259	1,871	0,061
V2	0,511	0,258	1,978	0,048
V3	0,734	0,248	2,956	0,003
BK1	-0,613	0,344	-1,780	0,075
BK2	-0,981	0,391	-2,509	0,012

Tabell 18. Resultater fra generalisert lineær modell-test for bartre-spesialister. Sammenligning av abundans av bartre-spesialister for de ulike delfeltene. Delfeltene sammenlignes mot delfeltet skrevet øverst i fet font (i interceptet).

Delfelt	Estimat	Standardfeil	Z-verdi	P-verdi
BK1				
(Intercept)	0,262	0,277	0,946	0,344
V1	1,946	0,297	6,563	< 0,001
V2	2,050	0,295	6,958	< 0,001
V3	2,553	0,288	8,866	< 0,001
GK	1,173	0,317	3,695	< 0,001
BK2	-0,262	0,421	-0,624	0,533
BK2				
(Intercept)	7,001e-13	3,162e-01	0,000	1,000
V1	2,208e+00	3,331e-01	6,628	< 0,001
V2	2,313e+00	3,315e-01	6,976	< 0,001
V3	2,815e+00	3,256e-01	8,648	< 0,001
GK	1,435e+00	3,519e-01	4,079	< 0,001
BK1	2,624e-01	4,206e-01	0,624	0,533
V1				
(Intercept)	2,208	0,105	21,066	< 0,001
V2	0,104	0,145	0,721	0,471
V3	0,607	0,130	4,660	< 0,001
GK	-0,550	0,187	-2,949	0,003
BK1	-1,723	0,297	-5,810	< 0,001
BK2	-1,852	0,333	-5,558	< 0,001
V2				
(Intercept)	2,313	0,010	23,241	< 0,001
V1	-0,104	0,145	-0,721	0,471
V3	0,503	0,126	3,989	< 0,001
GK	-0,654	0,184	-3,564	< 0,001
BK1	-1,827	0,295	-6,200	< 0,001
BK2	-1,956	0,332	-5,900	< 0,001
V3				
(Intercept)	2,815	0,077	36,383	< 0,001
V1	-0,607	0,130	-4,660	< 0,001
V2	-0,503	0,126	-3,989	< 0,001
GK	-1,380	0,173	-7,996	< 0,001
BK1	-2,553	0,288	-8,866	< 0,001
BK2	-2,815	0,326	-8,648	< 0,001
GK				
(Intercept)	1,435	0,154	9,300	< 0,001
V1	0,773	0,187	4,145	< 0,001
V2	0,878	0,184	4,779	< 0,001
V3	1,380	0,173	7,996	< 0,001
BK1	-1,173	0,317	-3,695	< 0,001
BK2	-1,435	0,352	-4,079	< 0,001

Tabell 19. Resultater fra lineær modell-test for bartre-spesialister. Sammenligning av artsrikdom av bartre-spesialister for de ulike delfeltene med død ved og åpenhetsgrad som forklaringsvariabler. Delfeltene sammenlignes mot delfeltet skrevet øverst i fet font (i interceptet).

	Estimat	Standardfeil	Z-verdi	P-verdi
Død ved	0,002	0,002	1,198	0,231
Åpenhetsgrad	0,151	0,147	1,025	0,306
BK1				
(Intercept)	0,021	0,358	0,058	0,954
V1	0,834	0,373	2,237	0,025
V2	0,884	0,375	2,355	0,019
V3	1,118	0,374	2,990	0,003
GK	0,476	0,358	1,329	0,184
BK2	-0,495	0,441	-1,122	0,262
BK2				
(Intercept)	-0,474	0,443	-1,071	0,284
V1	1,329	0,391	3,403	< 0,001
V2	1,379	0,396	3,485	< 0,001
V3	1,613	0,396	4,069	< 0,001
GK	0,971	0,393	2,472	0,013
BK1	0,495	0,441	1,122	0,262
V1				
(Intercept)	0,855	0,375	2,281	0,023
V2	0,050	0,228	0,218	0,827
V3	0,284	0,223	1,277	0,202
GK	-0,358	0,300	-1,193	0,233
BK1	-0,834	0,373	-2,237	0,025
BK2	-1,329	0,391	-3,403	< 0,001
V2				
(Intercept)	0,904	0,358	2,526	0,012
V1	-0,050	0,228	-0,218	0,827
V3	0,235	0,214	1,096	0,273
GK	-0,407	0,311	-1,310	0,190
BK1	-0,884	0,375	-2,355	0,019
BK2	-1,379	0,396	-3,485	< 0,001
V3				
(Intercept)	1,139	0,340	3,349	< 0,001
V1	-0,284	0,223	-1,277	0,202
V2	-0,235	0,214	-1,096	0,273
GK	-0,642	0,315	-2,035	0,042
BK1	-1,118	0,374	-2,990	0,003
BK2	-1,613	0,396	-4,069	< 0,001
GK				
(Intercept)	0,497	0,381	1,305	0,192
V1	0,358	0,300	1,193	0,233
V2	0,407	0,311	1,310	0,190
V3	0,642	0,315	2,035	0,042
BK1	-0,476	0,358	-1,329	0,184
BK2	-0,971	0,393	-2,472	0,013

Tabell 20. Resultater fra lineær modell-test for bartre-spesialister. Sammenligning av abundans av bartre-spesialister for de ulike delfeltene med død ved og åpenhetsgrad som forklaringsvariabler. Delfeltene sammenlignes mot delfeltet skrevet øverst i fet font (i interceptet).

	Estimat	Standardfeil	Z-verdi	P-verdi
Død ved	0,002	0,001	1,996	0,046
Åpenhetsgrad	0,125	0,094	1,329	0,184
BK1				
(Intercept)	0,060	0,313	0,192	0,848
V1	1,685	0,319	5,290	< 0,001
V2	1,808	0,318	5,678	< 0,001
V3	2,317	0,315	7,365	< 0,001
GK	1,051	0,324	3,249	0,001
BK2	-0,381	0,424	-0,900	0,368
BK2				
(Intercept)	-0,321	0,366	-0,878	0,380
V1	2,066	0,342	6,043	< 0,001
V2	2,189	0,343	6,381	< 0,001
V3	2,699	0,341	7,922	< 0,001
GK	1,432	0,353	4,060	< 0,001
BK1	0,381	0,424	0,900	0,368
V1				
(Intercept)	1,745	0,235	7,417	< 0,001
V2	0,123	0,146	0,840	0,401
V3	0,632	0,136	4,643	< 0,001
GK	-0,634	0,208	-3,042	0,002
BK1	-1,685	0,319	-5,290	< 0,001
BK2	-2,066	0,342	-6,043	< 0,001
V2				
(Intercept)	1,868	0,223	8,391	< 0,001
V1	-0,123	0,146	-0,840	0,401
V3	0,510	0,127	4,002	< 0,001
GK	-0,757	0,213	-3,555	< 0,001
BK1	-1,808	0,318	-5,678	< 0,001
BK2	-2,189	0,343	-6,381	< 0,001
V3				
(Intercept)	2,377	0,206	11,547	< 0,001
V1	-0,632	0,136	-4,643	< 0,001
V2	-0,510	0,127	-4,002	< 0,001
GK	-1,266	0,211	-5,999	< 0,001
BK1	-2,317	0,315	-7,365	< 0,001
BK2	-2,699	0,341	-7,922	< 0,001
GK				
(Intercept)	1,111	0,256	4,339	< 0,001
V1	0,634	0,208	3,042	0,002
V2	0,757	0,213	3,555	< 0,001
V3	1,266	0,211	5,999	< 0,001
BK1	-1,051	0,324	-3,249	0,001
BK2	-1,432	0,353	-4,060	< 0,001

Tabell 21. Resultater fra lineær modell-test for bartre-spesialister. Sammenligning av artsrikdom av bartre-spesialister for de ulike delfeltene med død ved av gran og åpenhetsgrad som forklaringsvariabler. Delfeltene sammenlignes mot delfeltet skrevet øverst i fet font (i interceptet).

	Estimat	Standardfeil	Z-verdi	P-verdi
Død ved	0,037	0,027	1,414	0,157
Åpenhetsgrad	0,122	0,148	0,822	0,411
BK1				
(Intercept)	-0,271	0,425	-0,638	0,524
V1	1,407	0,412	3,415	< 0,001
V2	1,461	0,409	3,577	< 0,001
V3	1,377	0,312	4,410	< 0,001
GK	0,520	0,356	1,460	0,144
BK2	-0,082	0,502	-0,162	0,871
BK2				
(Intercept)	-0,353	0,437	-0,809	0,419
V1	1,489	0,370	4,024	< 0,001
V2	1,543	0,371	4,155	< 0,001
V3	1,459	0,437	3,340	< 0,001
GK	0,602	0,475	1,266	0,206
BK1	0,082	0,502	0,162	0,871
V1				
(Intercept)	1,136	0,316	3,594	< 0,001
V2	0,054	0,227	0,237	0,813
V3	-0,031	0,328	-0,093	0,926
GK	-0,887	0,381	-2,326	0,020
BK1	-1,407	0,412	-3,415	< 0,001
BK2	-1,489	0,370	-4,024	< 0,001
V2				
(Intercept)	1,190	0,288	4,128	< 0,001
V1	-0,054	0,227	-0,237	0,813
V3	-0,084	0,322	-0,262	0,793
GK	-0,941	0,385	-2,445	0,015
BK1	-1,461	0,409	-3,577	< 0,001
BK2	-1,543	0,371	-4,155	< 0,001
V3				
(Intercept)	1,106	0,331	3,340	< 0,001
V1	0,031	0,328	0,093	0,926
V2	0,084	0,322	0,262	0,793
GK	-0,857	0,273	-3,139	0,002
BK1	-1,377	0,312	-4,410	< 0,001
BK2	-1,459	0,437	-3,340	< 0,001
GK				
(Intercept)	0,249	0,452	0,551	0,582
V1	0,887	0,381	2,326	0,020
V2	0,941	0,385	2,445	0,015
V3	0,857	0,273	3,139	0,002
BK1	-0,520	0,356	-1,460	0,144
BK2	-0,602	0,475	-1,266	0,206

Tabell 22. Resultater fra lineær modell-test for bartre-spesialister. Sammenligning av abundans av bartre-spesialister for de ulike delfeltene med død ved av gran og åpenhetsgrad som forklaringsvariabler. Delfeltene sammenlignes mot delfeltet skrevet øverst i fet font (i interceptet).

	Estimat	Standardfeil	Z-verdi	P-verdi
Død ved	0,065	0,020	3,305	< 0,001
Åpenhetsgrad	0,097	0,095	1,022	0,307
BK1				
(Intercept)	-0,504	0,364	-1,385	0,166
V1	2,531	0,356	7,106	< 0,001
V2	2,661	0,354	7,519	< 0,001
V3	2,600	0,289	9,007	< 0,001
GK	1,051	0,325	3,239	0,001
BK2	0,292	0,463	0,631	0,528
BK2				
(Intercept)	-0,212	0,364	-0,582	0,560
V1	2,239	0,333	6,717	< 0,001
V2	2,369	0,333	7,120	< 0,001
V3	2,308	0,372	6,203	< 0,001
GK	0,759	0,418	1,814	0,070
BK1	-0,292	0,463	-0,631	0,528
V1				
(Intercept)	2,027	0,203	10,002	< 0,001
V2	0,130	0,146	0,891	0,373
V3	0,069	0,226	0,307	0,759
GK	-1,480	0,299	-4,954	< 0,001
BK1	-2,531	0,356	-7,106	< 0,001
BK2	-2,239	0,333	-6,717	< 0,001
V2				
(Intercept)	2,157	0,183	11,786	< 0,001
V1	-0,130	0,146	-0,891	0,373
V3	-0,061	0,221	-0,274	0,784
GK	-1,610	0,300	-5,369	< 0,001
BK1	-2,661	0,354	-7,519	< 0,001
BK2	-2,369	0,333	-7,120	< 0,001
V3				
(Intercept)	2,096	0,229	9,167	< 0,001
V1	-0,070	0,226	-0,307	0,759
V2	0,061	0,221	0,274	0,784
GK	-1,549	0,193	-8,009	< 0,001
BK1	-2,600	0,289	-9,007	< 0,001
BK2	-2,308	0,372	-6,203	< 0,001
GK				
(Intercept)	0,547	0,337	1,621	0,105
V1	1,480	0,299	4,954	< 0,001
V2	1,610	0,300	5,369	< 0,001
V3	1,549	0,193	8,009	< 0,001
BK1	-1,051	0,325	-3,239	0,001
BK2	-0,759	0,418	-1,814	0,070

Tabell 22. Resultater fra generalisert lineær modell-test for løvtre-spesialister. Sammenligning av artsrikdom av løvtre-spesialister for de ulike delfeltene. Delfeltene sammenlignes mot delfeltet skrevet øverst i fet font (i interceptet).

	Estimat	Standardfeil	Z-verdi	P-verdi
BK1				
(Intercept)	1,435	0,154	9,300	< 0,001
V1	-1,435	0,352	-4,079	< 0,001
V2	-1,030	0,301	-3,423	< 0,001
V3	-0,742	0,272	-2,731	0,006
GK	-1,173	0,317	-3,695	< 0,001
BK2	0,154	0,210	0,733	0,464
BK2				
(Intercept)	1,589	0,143	11,125	< 0,001
V1	-1,589	0,347	-4,580	< 0,001
V2	-1,184	0,295	-4,012	< 0,001
V3	-0,896	0,265	-3,377	< 0,001
GK	-1,327	0,312	-4,253	< 0,001
BK1	-0,154	0,210	-0,733	0,464
V1				
(Intercept)	0,095	0,302	0,316	0,752
V2	0,547	0,379	1,443	0,149
V3	0,969	0,354	2,738	0,006
GK	0,241	0,403	0,599	0,550
BK1	1,514	0,333	4,547	< 0,001
BK2	1,959	0,322	6,082	< 0,001
V2				
(Intercept)	0,642	0,229	2,798	0,005
V1	-0,547	0,379	-1,443	0,149
V3	0,423	0,295	1,433	0,152
GK	-0,305	0,352	-0,867	0,386
BK1	0,968	0,270	3,590	< 0,001
BK2	1,412	0,256	5,520	< 0,001
V3				
(Intercept)	1,065	0,186	5,734	< 0,001
V1	-0,969	0,354	-2,738	0,006
V2	-0,423	0,295	-1,433	0,152
GK	-0,728	0,325	-2,238	0,025
BK1	0,545	0,233	2,334	0,020
BK2	0,989	0,218	4,549	< 0,001
GK				
(Intercept)	0,337	0,267	1,259	0,208
V1	-0,241	0,403	-0,599	0,550
V2	0,305	0,352	0,867	0,386
V3	0,728	0,325	2,238	0,025
BK1	1,273	0,302	4,210	< 0,001
BK2	1,718	0,290	5,918	< 0,001

Tabell 23. Resultater fra generalisert lineær modell-test for løvtre-spesialister. Sammenligning av abundans av løvtre-spesialister for de ulike delfeltene. Delfeltene sammenlignes mot delfeltet skrevet øverst i fet font (i interceptet).

	Estimat	Standardfeil	Z-verdi	P-verdi
BK1				
(Intercept)	1,609	0,141	11,380	< 0,001
V1	-1,514	0,333	-4,547	< 0,001
V2	-0,968	0,270	-3,590	< 0,001
V3	-0,545	0,233	-2,334	0,020
GK	-1,273	0,302	-4,210	< 0,001
BK2	0,445	0,181	2,455	0,014
BK2				
(Intercept)	2,054	0,113	18,142	< 0,001
V1	-1,959	0,322	-6,082	< 0,001
V2	-1,412	0,256	-5,520	< 0,001
V3	-0,989	0,218	-4,549	< 0,001
GK	-1,718	0,290	-5,918	< 0,001
BK1	-0,445	0,181	-2,455	0,014
V1				
(Intercept)	0,095	0,302	0,316	0,753
V2	0,547	0,379	1,443	0,149
V3	0,969	0,354	2,738	0,006
GK	0,241	0,403	0,599	0,550
BK1	1,514	0,333	4,547	< 0,001
BK2	1,959	0,322	6,082	< 0,001
V2				
(Intercept)	0,642	0,229	2,798	0,005
V1	-0,547	0,379	-1,443	0,149
V3	0,423	0,295	1,433	0,152
GK	-0,305	0,352	-0,867	0,386
BK1	0,968	0,270	3,590	< 0,001
BK2	1,412	0,256	5,520	< 0,001
V3				
(Intercept)	1,065	0,186	5,734	< 0,001
V1	-0,969	0,354	-2,738	0,006
V2	-0,423	0,295	-1,433	0,152
GK	-0,728	0,325	-2,238	0,025
BK1	0,545	0,233	2,334	0,020
BK2	0,989	0,218	4,549	< 0,001
GK				
(Intercept)	0,337	0,267	1,259	0,208
V1	-0,241	0,403	-0,599	0,550
V2	0,305	0,352	0,867	0,386
V3	0,728	0,325	2,238	0,025
BK1	1,273	0,302	4,210	< 0,001
BK2	1,718	0,290	5,918	< 0,001

Tabell 24. Resultater fra lineær modell-test for løvtre-spesialister. Sammenligning av artsrikdom av løvtre-spesialister for de ulike delfeltene med død ved og åpenhetsgrad som forklaringsvariabler. Delfeltene sammenlignes mot delfeltet skrevet øverst i fet font (i interceptet).

	Estimat	Standardfeil	Z-verdi	P-verdi
Død ved	-0,001	0,003	-0,425	0,671
Åpenhetsgrad	0,213	0,183	1,162	0,245
BK1				
(Intercept)	1,116	0,325	3,435	< 0,001
V1	-1,388	0,447	-3,107	0,002
V2	-0,939	0,396	-2,372	0,018
V3	-0,594	0,400	-1,486	0,137
GK	-1,278	0,342	-3,741	< 0,001
BK2	0,108	0,237	0,455	0,649
BK2				
(Intercept)	1,224	0,397	3,081	0,002
V1	-1,496	0,392	-3,813	< 0,001
V2	-1,047	0,345	-3,038	0,002
V3	-0,702	0,348	-2,020	0,043
GK	-1,386	0,316	-4,386	< 0,001
BK1	-0,108	0,237	-0,455	0,649
V1				
(Intercept)	-0,272	0,556	-0,489	0,625
V2	0,449	0,411	1,093	0,274
V3	0,794	0,396	2,004	0,045
GK	0,110	0,472	0,233	0,816
BK1	1,388	0,447	3,107	0,002
BK2	1,496	0,392	3,813	< 0,001
V2				
(Intercept)	0,177	0,492	0,360	0,719
V1	-0,449	0,411	-1,093	0,274
V3	0,345	0,346	0,998	0,318
GK	-0,339	0,437	-0,776	0,438
BK1	0,939	0,396	2,372	0,018
BK2	1,047	0,345	3,038	0,002
V3				
(Intercept)	0,522	0,475	1,098	0,272
V1	-0,794	0,396	-2,004	0,045
V2	-0,345	0,346	-0,998	0,318
GK	-0,684	0,445	-1,537	0,124
BK1	0,594	0,400	1,486	0,137
BK2	0,702	0,348	2,020	0,043
GK				
(Intercept)	-0,162	0,492	-0,329	0,742
V1	-0,110	0,472	-0,233	0,816
V2	0,339	0,437	0,776	0,438
V3	0,684	0,445	1,537	0,124
BK1	1,278	0,342	3,741	< 0,001
BK2	1,386	0,316	4,386	< 0,001

Tabell 25. Resultater fra lineær modell-test for løvtre-spesialister. Sammenligning av abundans av løvtre-spesialister for de ulike delfeltene med død ved og åpenhetsgrad som forklaringsvariabler. Delfeltene sammenlignes mot delfeltet skrevet øverst i fet font (i interceptet).

	Estimat	Standardfeil	Z-verdi	P-verdi
Død ved	0,001	0,003	0,445	0,656
Åpenhetsgrad	0,176	0,162	1,086	0,278
BK1				
(Intercept)	1,336	0,289	4,626	< 0,001
V1	-1,671	0,411	-4,070	< 0,001
V2	-1,089	0,361	-3,019	0,002
V3	-0,641	0,348	-1,843	0,065
GK	-1,401	0,323	-4,337	< 0,001
BK2	0,345	0,206	1,676	0,094
BK2				
(Intercept)	1,680	0,347	4,846	< 0,001
V1	-2,016	0,359	-5,620	< 0,001
V2	-1,434	0,306	-4,682	< 0,001
V3	-0,986	0,293	-3,370	< 0,001
GK	-1,745	0,294	-5,944	< 0,001
BK1	-0,345	0,206	-1,676	0,094
V1				
(Intercept)	-0,336	0,502	-0,668	0,504
V2	0,582	0,381	1,530	0,126
V3	1,030	0,361	2,852	0,004
GK	0,271	0,443	0,610	0,542
BK1	1,671	0,411	4,070	< 0,001
BK2	2,016	0,359	5,620	< 0,001
V2				
(Intercept)	0,247	0,443	0,557	0,578
V1	-0,582	0,380	-1,530	0,126
V3	0,448	0,297	1,505	0,132
GK	-0,312	0,406	-0,768	0,443
BK1	1,089	0,361	3,019	0,003
BK2	1,434	0,306	4,682	< 0,001
V3				
(Intercept)	0,694	0,416	1,669	0,095
V1	-1,030	0,361	-2,852	0,004
V2	-0,448	0,297	-1,505	0,132
GK	-0,759	0,400	-1,900	0,058
BK1	0,641	0,348	1,843	0,065
BK2	0,986	0,293	3,370	< 0,001
GK				
(Intercept)	-0,065	0,448	-0,145	0,885
V1	-0,271	0,443	-0,610	0,542
V2	0,312	0,406	0,768	0,443
V3	0,759	0,400	1,900	0,058
BK1	1,401	0,323	4,337	< 0,001
BK2	1,745	0,294	5,944	< 0,001

Tabell 26. Resultater fra lineær modell-test for løvtre-spesialister. Sammenligning av artsrikdom av løvtre-spesialister for de ulike delfeltene med død ved av bjørk og åpenhetsgrad som forklaringsvariabler. Delfeltene sammenlignes mot delfeltet skrevet øverst i fet font (i interceptet).

	Estimat	Standardfeil	Z-verdi	P-verdi
Død ved	0,052	0,055	0,953	0,341
Åpenhetsgrad	0,234	0,183	1,276	0,202
BK1				
(Intercept)	1,058	0,326	3,243	0,001
V1	-1,547	0,360	-4,300	< 0,001
V2	-1,102	0,307	-3,594	< 0,001
V3	-0,785	0,281	-2,795	0,005
GK	-1,407	0,356	-3,954	< 0,001
BK2	-0,098	0,287	-0,343	0,732
BK2				
(Intercept)	0,960	0,441	2,177	0,030
V1	-1,449	0,373	-3,888	< 0,001
V2	-1,003	0,325	-3,087	0,002
V3	-0,687	0,301	-2,281	0,023
GK	-1,309	0,324	-4,044	< 0,001
BK1	0,098	0,287	0,343	0,732
V1				
(Intercept)	-0,489	0,475	-1,029	0,304
V2	0,446	0,410	1,087	0,277
V3	0,763	0,395	1,929	0,054
GK	0,140	0,429	0,327	0,744
BK1	1,547	0,360	4,300	< 0,001
BK2	1,449	0,373	3,888	< 0,001
V2				
(Intercept)	-0,043	0,412	-0,105	0,917
V1	-0,446	0,410	-1,087	0,277
V3	0,317	0,344	0,920	0,357
GK	-0,306	0,395	-0,774	0,439
BK1	1,102	0,307	3,594	< 0,001
BK2	1,003	0,325	3,087	0,002
V3				
(Intercept)	0,273	0,366	0,748	0,455
V1	-0,763	0,395	-1,929	0,054
V2	-0,317	0,344	-0,920	0,357
GK	-0,622	0,383	-1,626	0,104
BK1	0,785	0,281	2,795	0,005
BK2	0,687	0,301	2,281	0,023
GK				
(Intercept)	-0,349	0,511	-0,683	0,495
V1	-0,140	0,429	-0,327	0,744
V2	0,306	0,395	0,774	0,439
V3	0,622	0,383	1,626	0,104
BK1	1,407	0,356	3,954	< 0,001
BK2	1,309	0,324	4,044	< 0,001

Tabell 27. Resultater fra lineær modell-test for løvtre-spesialister. Sammenligning av abundans av løvtre-spesialister for de ulike delfeltene med død ved av bjørk og åpenhetsgrad som forklaringsvariabler. Delfeltene sammenlignes mot delfeltet skrevet øverst i fet font (i interceptet).

	Estimat	Standardfeil	Z-verdi	P-verdi
Død ved	0,083	0,045	1,833	0,067
Åpenhetsgrad	0,207	0,162	1,281	0,200
BK1				
(Intercept)	1,262	0,290	4,353	< 0,001
V1	-1,643	0,340	-4,838	< 0,001
V2	-1,067	0,275	-3,887	< 0,001
V3	-0,630	0,241	-2,617	0,009
GK	-1,551	0,335	-4,626	< 0,001
BK2	0,099	0,249	0,398	0,691
BK2				
(Intercept)	1,361	0,386	3,526	< 0,001
V1	-1,742	0,343	-5,079	< 0,001
V2	-1,166	0,282	-4,136	< 0,001
V3	-0,729	0,252	-2,893	0,004
GK	-1,650	0,299	-5,511	< 0,001
BK1	-0,099	0,249	-0,398	0,691
V1				
(Intercept)	-0,381	0,434	-0,876	0,381
V2	0,576	0,380	1,515	0,130
V3	1,013	0,361	2,810	0,005
GK	0,092	0,411	0,224	0,823
BK1	1,643	0,340	4,838	< 0,001
BK2	1,742	0,343	5,079	< 0,001
V2				
(Intercept)	0,195	0,366	0,534	0,593
V1	-0,576	0,380	-1,515	0,130
V3	0,437	0,297	1,470	0,142
GK	-0,484	0,366	-1,322	0,186
BK1	1,067	0,275	3,887	< 0,001
BK2	1,166	0,282	4,136	< 0,001
V3				
(Intercept)	0,632	0,315	2,008	0,045
V1	-1,013	0,361	-2,810	0,005
V2	-0,437	0,297	-1,470	0,142
GK	-0,921	0,349	-2,637	0,008
BK1	0,630	0,241	2,617	0,009
BK2	0,729	0,252	2,893	0,004
GK				
(Intercept)	-0,288	0,466	-0,620	0,536
V1	0,9206	0,411	-0,224	0,823
V2	0,484	0,366	1,322	0,186
V3	0,921	0,349	2,637	0,008
BK1	1,551	0,335	4,626	< 0,001
BK2	1,650	0,299	5,511	< 0,001



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

Postboks 5003
NO-1432 Ås
Norway