

# Biologisk mangfold i bunnvegetasjonen i gransumpskog

Rune H. Økland, Tonje Økland  
& Knut Rydgren



# Biologisk mangfold i bunnvegetasjonen i gransumpskog

Rune H. Økland, Tonje Økland & Knut Rydgren

Norsk institutt for jord- og skogkartlegging, 2000  
NIJOS rapport 03/2000  
ISBN: 82-7464-248-1

Forsidefoto: Knut Rydgren og John Y. Larsson  
Foto s 30: T. Økland. Alle andre fotos: Knut Rydgren.



<b>Tittel:</b>	Biologisk mangfold i bunnvegetasjonen i gransumpskog		<b>NIJOS nummer:</b> 03/2000
<b>Forfatter:</b>	Rune H. Økland, Tonje Økland & Knut Rydgren		<b>ISBN nummer:</b> 82-7464-248-1
<b>Oppdragsgiver:</b>	NISK under hovedprosjektet "Miljøregistreringer i		<b>Dato:</b> 21.02.2000
<b>Fagområde:</b>	Vegetasjonsøkologi, skogøkologi, botanikk		<b>Sidetall:</b> 84
<b>Utdrag:</b>			
<p>Undervegetasjonens artssammensetning er undersøkt i 150 prøveflater á 1 m<sup>2</sup> i 11 gransumpskogslokaliteter i Østmarka naturreservat, Akershus. 53 miljøvariabler er registrert i tilknytning til hver prøveflate. Det ble funnet to hovedgradienter i artssammensetning i sumpskogene. Begge kunne relateres til økologiske hovedkompleksgradienter; jordas (og grunnvannets) nærings- og surhetsstatus, og dybden til det mediane grunnvannsspeilet. En rekke arter har klare fordelingsmønstre langs disse gradientene og kan derfor nyttes som indikatorer på ulike voksestedforhold. Variasjonen langs de to hovedkompleksgradientene blir lagt til grunn for beskrivelse av seks voksestedstyper i gransumpskog.. Det blir vist at grensa mellom sumpskog og granskog på fastmark er relativt skarp, og at artsmangfoldet i sumpskoger er høyt, både på grunn av høyt nisjemangfold og på grunn av høyt antall mindre vanlige arter. Fordi artsinventaret i sumpskogene bare i begrenset grad kan forutsies på grunnlag av økologiske forhold anbefales at man, dersom man ønsker å ta vare på det biologiske mangfoldet i skog, sikrer alle intakte sumpskoger på næringsrik grunn og et representativt utvalg av øvrige sumpskoger mot grøfting og andre irreversible inngrep</p>			
<b>Abstract:</b>			
<p>Understory species composition in 150 plots, 1 m<sup>2</sup> each, in 11 spruce swamp forest localities in Østmarka Nature Reserve, Akershus, is studied. At each plot, 53 explanatory variables are recorded. Two main gradients in species composition were found. Both could be related to main environmental complex gradients; in soil (and water) nutrient concentrations and acidity, and distance to the water table. Several species responding to these gradients can be used as indicators of site conditions. The variation along the two main complex-gradients is used as basis for description of six spruce swamp forest site types. It is shown that the limit between spruce swamp forest and spruce forest on mineral soil is relatively sharp, and that swamp forests have high species richness, both because of high niche diversity and because of a high number of uncommon species that occur occasionally. The species composition of swamp forests is only to a limited extent predictable from the site conditions. We therefore recommend that, if conservation of the biological diversity of forests is aimed at, all intact swamp forests on richer sites along with a representative selection of other swamp forests are protected.</p>			
<b>Andre NIJOS publikasjoner fra prosjektet:</b>			
<b>Emneord:</b> Biologisk mangfold, gransumpskog, bunnvegetasjon, voksestedstypeinndeling, skogøkologi.	<b>Keywords:</b> Biodiversity, spruce swamp forest, understory vegetation, site type classification, forest ecology.	<b>Ansvarlig underskrift:</b>  Odd Eilertsen	<b>Pris kr.:</b> 171,-
<b>Utgiver:</b>	Norsk institutt for jord- og skogkartlegging Postboks 115, 1430 Ås Tlf.: 64949700 Faks: 64949786 e-mail: nijos@nijos.no		



## Innhold

<b>INNHold</b> .....	<b>III</b>
<b>FORORD</b> .....	<b>V</b>
<b>INNLEDNING</b> .....	<b>1</b>
Faglig bakgrunn.....	1
Formål .....	3
<b>OVERSIKT OVER DELUNDERSØKELSER</b> .....	<b>4</b>
<b>UNDERSØKELSESONRÅDET</b> .....	<b>5</b>
Geografisk plassering og naturforhold.....	5
Beskrivelse av de undersøkte sumpskogslokalitetene .....	5
<b>DATAINNSAMLING OG KLARGJØRING AV DATA FOR BEARBEIDING</b> .....	<b>11</b>
Plassering av prøveflater i sumpskogen .....	11
Vegetasjonsregistreringer .....	11
Registrering av forklaringsvariabler .....	14
<b>OPPSUMMERING AV DELUNDERSØKELSE I – VARIASJON I ARTS-SAMMENSETNING, ARTSMANGFOLD OG ØKOLOGISKE FAKTORER I GRANSUMPSKOG</b> .....	<b>16</b>
Hovedformål .....	16
Materiale og metoder .....	16
Materialet.....	16
Statistisk analyse .....	16
Resultater med tolkning .....	17
Arters fordeling på sumpskoger.....	17
Relasjoner mellom forklaringsvariabler .....	18
Ordinasjon med økologisk tolkning .....	19
Konklusjon .....	27
<b>OPPSUMMERING AV DELUNDERSØKELSE II – VARIASJON I ARTS-SAMMENSETNING, ARTSMANGFOLD OG ØKOLOGISKE FAKTORER FRA GRANSKOG PÅ FASTMARK TIL GRANSUMPSKOG</b> .....	<b>29</b>
Hovedformål .....	29
Materiale og metoder .....	29
Materialet.....	29
Samplingmetodikk i granskog på fastmark .....	29
Registrering av forklaringsvariabler i granskog på fastmark .....	30
Statistisk analyse .....	31
Resultater med tolkning .....	31
Ordinasjon med økologisk tolkning .....	31
Variasjon i artstetthet fra sumpskog til granskog .....	34
Konklusjon .....	38
<b>OPPSUMMERING AV DELUNDERSØKELSE III – ER ARTSSAMMEN-SETNINGEN PÅ ØKOLOGISK LIKARTETE STEDER I ULIKE SUMPSKOGER LIK?</b> .....	<b>39</b>
Hovedformål .....	39
Materiale og metoder .....	39
Resultater med tolkning .....	41
Konklusjon .....	44

<b>OPPSUMMERING AV DELUNDERSØKELSE IV – ARTERS RESPONS PÅ VIKTIGE ØKOLOGISKE ENKELTFAKTORER I SUMPSKOG .....</b>	<b>45</b>
Hovedformål.....	45
Materiale og metoder.....	45
Materialet .....	45
Statistiske analysemetoder .....	45
Resultater med tolkning.....	46
Artsresponskurveform.....	46
Arters respons på jordas nærings- og surhetsstatus.....	47
Arters respons på dybde til mediant vannspeil.....	52
Konklusjon.....	52
<b>OPPSUMMERING AV DELUNDERSØKELSE V – SAMMENHENGER MELLOM ARTSMANGFOLD OG VARIASJON I MIKROTOPOGRAFI I SUMPSKOG; HVOR VIKTIG ER FOREKOMSTEN AV ET MIKRORELIEFF FOR DET HØYE ARTSMANGFOLDET I SUMPSKOGEN?.....</b>	<b>53</b>
Hovedformål.....	53
Materiale og metoder.....	53
Materialet .....	53
Statistiske analysemetoder .....	53
Resultater med tolkning.....	54
Konklusjon.....	55
<b>DISKUSJON AV FORVALTNING AV DET BIOLOGISKE MANGFOLDET I SUMPSKOG OG INNDELING AV SUMPSKOG I VOKSESTEDSTYPER.....</b>	<b>56</b>
Hvordan bør det biologiske mangfoldet i sumpskog forvaltes? .....	56
Sumpskogsbegrepet .....	56
Avgrensning av sumpskog fra myr og fra granskog på fastmark .....	58
Inndeling av sumpskog i voksestedstyper.....	59
Oppdeling av næringsgradienten.....	59
Oppdeling av vannstandsgradienten.....	61
Et voksestedstypeklassifiseringssystem for sumpskog.....	61
<b>BESKRIVELSE AV VOKSESTEDSTYPER I SUMPSKOG.....</b>	<b>63</b>
Ombrotrof sumpskog.....	64
Ombrotrof sumpskog, tørrere partier .....	64
Ekstremfattig minerotrof sumpskog.....	67
Ekstremfattig minerotrof sumpskog, tørrere partier.....	67
Middelfattig minerotrof sumpskog.....	67
Middelfattig minerotrof sumpskog, våte forsenkninger.....	68
Middelfattig minerotrof sumpskog, tørrere partier.....	69
Intermediær minerotrof sumpskog.....	69
Intermediær minerotrof sumpskog, våte forsenkninger.....	70
Intermediær minerotrof sumpskog, tørrere partier .....	71
Rik minerotrof sumpskog .....	72
Rik minerotrof sumpskog, våte forsenkninger .....	72
Rik minerotrof sumpskog, tørrere partier .....	73
<b>SAMMENDRAG OG KONKLUSJON .....</b>	<b>74</b>
<b>REFERANSER.....</b>	<b>75</b>

## Forord

Prosjektet “Biologisk mangfold i bunnvegetasjonen i gransumpskog” er et oppdragsprosjekt for NISK, som en del av hovedprosjektet ”Miljøregistreringer i skog”. Prosjektet startet høsten 1997, hovedmengden av feltregistreringene ble utført i 1998, og prosjektet avsluttes i 1999. Foruten denne rapporten, er fem artikler for vitenskapelige tidsskrifter under utarbeidelse. Vi takker alle som har medvirket ved gjennomføringen av prosjektet. Kjell Ivar Flatberg takkes for inspirerende feltinstruksjon om torvmoser. Harald Bratli, Gunnar Engan, Kjell Tore Hansen, Johnny Hofsten, John Haaland, Auen Korbøl, Hans Petter Kristoffersen, John Larsson og Astrid Skrindo takkes for stor innsatsvilje og stort engasjement i ulike faser av arbeidet. Vi vil også takke NISK, spesielt Ivar Gjerde og Camilla Baumann, for det gode samarbeidet. Oslo kommunes skogvesen v/Rune Askvik og Rigmor Johannesen takkes for logistisk assistanse.





## Innledning

### Faglig bakgrunn

I forhold til landarealet er variasjonen i topografiske og klimatiske forhold større i Norge enn i de fleste andre land. Den store voksestedsvariasjonen forårsaker et høyt biologisk mangfold i den norske naturen. Norge har gjennom ratifisering av internasjonale avtaler forpliktet seg til å ta vare på dette mangfoldet. Forvaltning av naturressursene på en måte som tar tilstrekkelig hensyn til det biologiske mangfoldet krever imidlertid at sammenhengene mellom arters forekomstmønster økologiske forhold samt artsmangfoldets variasjon mellom ulike voksesteder er kjent. Basiskunnskap om variasjon i naturen er nødvendig som grunnlag for å identifisere indikatorer (arter og/eller økologiske kjennetegn) på voksesteder med ulike kvaliteter, som i sin tur kan brukes til å foreta en hensiktsmessig inndeling i økologisk baserte voksestedstyper. En slik voksestedstypeklassifisering vil være et nyttig redskap ved praktisk kartlegging i felt, f.eks. for å plukke ut voksesteder som med stor sannsynlighet har høyt biologisk mangfold. Ivaretagelse av mangfoldet av voksestedstyper innenfor et område vil dessuten bidra til å sikre en stor del av områdets totale biologiske mangfold.

Da det ble besluttet at skogarealene skulle forvaltes ut fra større hensyn til biologisk mangfold, var behovet for ny kunnskap åpenbart. Landbruksdepartementet satte derfor i 1997 i gang programmet "Miljøregistreringer i skog", som har til formål å framskaffe et tilstrekkelig vitenskapelig grunnlag for registrering av nøkkelbiotoper i skog. Kunnskapen om artenes utbredelse og lokale fordeling i skogøkosystemet varierer svært mellom plantegrupper, skogtyper og regioner (jf. T. Økland 1996, Fremstad 1997, R. Økland 1997a, Gundersen & Rolstad 1998b). Variasjonen i undervegetasjonen i barskog på fastmark (f.eks. Rydgren 1993, 1996, R. Økland & Eilertsen 1993, T. Økland 1996) og i den epifyttiske lavfloraen (Tønsberg 1992, Storaunet et al. 1998) er, for eksempel, grundig undersøkt. Variasjonen i vegetasjon og økologiske faktorer i skog med grunnvannsspeil nær markoverflata, "sumpskoger" i vid forstand, er derimot svært mangelfullt dokumentert i Norge (Fremstad 1997). Sumpskoger er kjent for å ha særdeles stor planteartsrikdom (Korpela & Reinikainen 1996, Kuusinen 1996, Ohlson et al. 1997, Hörnberg et al. 1998) og som voksested for mange rødlistete arter (jf. Gundersen & Rolstad 1998a, 1998b). Bedre kunnskap om variasjonen innenfor sumpskoger er derfor helt nødvendig som grunnlag for kartlegging og forvaltning av biologisk mangfold i skog.

Tresatt vegetasjon på overgangen mellom åpen myr og fastmarksskog har blitt delt inn på mange ulike måter. I studier av myrvegetasjon inkluderes den under betegnelsen myrkantvegetasjon (Sjörs 1948, Malmer 1962, Fransson 1972), mens den i tilsvarende studier av skogvegetasjon betegnes "sumpskog" (Kielland-Lund 1981). I nord-amerikanske arbeider behandles oftest sumpskoger under ett som "treed fens" eller "treed peatlands" (Kenkel 1987, Jeglum & He 1995). I sin nye oversikt over vegetasjonstyper i Norge trekker derimot Fremstad (1997) et skille mellom "myrvegetasjon" på den ene siden og "sumpkratt- og sumpskogsvegetasjon" på den andre siden, på grunnlag av forskjeller i jordsmonnstype (sumpjord og torvjord). Fremstad (1997) framholder imidlertid at det er vanskelig å skille sumpskogsvegetasjon fra myr(kant)vegetasjon på floristisk grunnlag, og angir få skillearter mellom parallelle sumpskogs- og myrkantvegetasjonstyper. Ny kunnskap om variasjon i

artssammensetning og økologiske faktorer i spennet mellom åpen myrflate og skog på fastmark trengs derfor som grunnlag for å vurdere om eksisterende typeinndelinger av myrkant- og sumpskogsvegetasjon er hensiktsmessige, og for eventuelt å kunne foreslå forbedringer. I dette arbeidet benytter vi et vidt sumpskogsbegrep, som i utgangspunktet inkluderer såvel myrkant- som sumpskogsvegetasjon etter definisjonene til Fremstad (1997).

Den optimale voksestedstypeinndelingen, såvel fra et faglig-økologisk som fra et praktisk og pedagogisk synspunkt, får man etter vår mening ved oppdeling av dokumenterte hovedgradienter i artssammensetning og økologiske faktorer. Hovedgradientene kan ses på som akser i et koordinatsystem. Gjennom typeinndelingen deles aksene opp i enheter ("bokser") som kan karakteriseres ved en gitt variasjonsbredde i viktige økologiske faktorer og ved forekomst/mangel av skillearter mot økologisk nærstående typer (Tuomikoski 1942, R. Økland & Bendiksen 1985). Det fundamentale spørsmålet i forbindelse med en økologisk basert voksestedstypeklassifikasjon av sumpskog er: "Hvilke gradienter i artssammensetning i undervegetasjonen i sumpskog er de viktigste, og hvilke økologiske kompleksgradienter gir opphav til disse vegetasjonsgradientene?"

Sumpskogene inntar tilsynelatende en mellomstilling mellom myr og skog på fastmark; felles med myrene er den permanent høye grunnvannsstanden, felles med fastmarksskogene er forekomsten av et tresjikt. Den eneste kjente viktige vegetasjonsgradienten som er felles for myr og fastmarksskog, er gradienten relatert til variasjon i substratets næringsinnhold. Betydningen av denne gradienten er vel dokumentert for myr i arbeider av Sjørs (1948, 1950), Malmer (1962), Heikkilä (1987), R. Økland (1989a), Singsaas (1990) og Vitt et al. (1990) og for barskog i arbeider av Eneroth (1931), Tonteri et al. (1990), Rydgren (1993), R. Økland & Eilertsen (1993) og T. Økland (1996). En tilsvarende gradient er også påvist i undersøkelser av sumpskogsvegetasjon i andre land (Jeglum & He 1995, Korpela & Reinikainen 1996, Prieditis 1999; se også Bridgham et al. 1996). Det er imidlertid uklart om det finnes andre viktige vegetasjonsgradienter i sumpskogen, og om disse eventuelt har paralleller i myr og/(eller) i skog på fastmark. Gradienter relatert til substratets fuktighet kan være relevante i denne sammenhengen. I myr er avstanden til grunnvannsspeilet, fra bløte forsenkninger (høljer og flarker med liten avstand til grunnvannsspeilet) til tørrere tuer (Sjørs 1948, Malmer 1962, R. Økland 1989a, 1990b, Nordbakken 1996a), en viktig gradient mens variasjon i jordfuktighet på flere skalaer i rom og tid er viktig i skog. Variasjon i fare for ekstrem uttørking, betinget av variasjon i topografiske forhold og jorddybde, er antatt å være viktigste årsak til hovedvegetasjonsgradienten i barskog fra granskog til furuskog (R. Økland & Eilertsen 1993, 1996), mens variasjon i normalfuktighet på en finere skala er årsak til variasjon i undervegetasjonen på fin skala innen såvel gran- som furuskog (R. Økland & Eilertsen 1993, T. Økland 1996). Forsumpete flekker forekommer hyppig i granskog på fastmark (Malmström 1931, T. Økland 1996), og overgangen mellom gransumpskog, granskog med forsumpede flekker og granskog på fastmark kan derfor synes å være svært gradvis, både med hensyn til vegetasjonssammensetning og økologiske forhold (jf. Malmström 1931). Det foreligger imidlertid ingen undersøkelser fra Norge som spesifikt belyser variasjonen i vegetasjon og økologiske faktorer i denne overgangssonen.

Også tre andre vegetasjonsgradienter som er påvist enten i myr eller i skog på fastmark kan være relevante for sumpskog. (1) Gradienten i artssammensetning på svært fin skala i myr, fra sterkt torvproduserende flekker dominert av torvmoser til flekker med lav- og levermosedominans (Malmer 1962, R. Økland 1989a, Nordbakken 1996a). (2) Gradienten i skog på fastmark, fra normal skogbunn dominert av store moser til "lommer" under steiner og røtter og i brattkanter der mange småvokste mosearter vokser (R. Økland & Bendiksen 1985, R. Økland 1994, Rydgren et al. 1999). (3) Gradienten i skog på

- (1) Å finne ut hvordan arts mangfoldet for ulike plantegrupper fordeler seg langs de viktigste økologiske gradientene i sumpskog, på ulike romlige skalaer
- (2) Å undersøke variasjonen i artssammensetning, arts mangfold og økologiske faktorer i overgangen fra gransumpskog til granskog på fastmark.
- (3) Å finne ut hvordan plantearter i sumpskog fordeler seg langs de viktigste
- (4) Å identifisere mulige indikatorer som kan brukes ved praktisk registrering av biologisk mangfold i sumpskog.
- (5) Å lage et utkast til inndeling av sumpskog i voksestedstyper, som hver er karakterisert ved en kombinasjon av artsinventar, arts mangfold og økologiske forhold. Denne voksestedstypeinndelingen skal være et redskap ved praktisk
- (6) Å bidra til å legge et godt grunnlag for forvaltning av det biologiske mangfoldet i skog.

## Oversikt over delundersøkelser

Bearbeiding av datamaterialet fra utvalgte øst-norske sumpskogslokaliteter er organisert i fem delundersøkelser som hver danner grunnlag for et manuskript under utarbeidelse. De fem planlagte publikasjonene har følgende norske arbeidstitler:

- (I) Variasjon i artssammensetning, artsmangfold og økologiske faktorer i gransumpskog
- (II) Variasjon i artssammensetning, artsmangfold og økologiske faktorer fra gransumpskog til granskog på fastmark
- (III) Er artssammensetningen på økologisk likartete steder i ulike sumpskoger lik?
- (IV) Arters respons på viktige økologiske enkeltfaktorer i sumpskog
- (V) Sammenhenger mellom artsmangfold og variasjon i mikrotopografi i sumpskog: Hvor viktig er forekomsten av et mikrorelieff for det høye artsmangfoldet i sumpskogen?

Denne rapporten oppsummerer de viktigste resultatene og konklusjonene i hver av delundersøkelsene, og munner ut i et forslag til voksestedstypeklassifisering der sumpskoger ses i relasjon til myr og skog på fastmark. De planlagte publikasjonene fra delundersøkelsene vil i denne rapporten bli referert til med uthevede romertall (I–V), mens henvisninger til oppsummeringene av delundersøkelsene i denne rapporten vil bli referert til "I–V".

Som en sjettede, supplerende delundersøkelse med sikte på å klarlegge sumpskogers utviklingshistorie og branndynamikk, utfører Auen Korbøl sin cand. scient.-oppgave ved Universitetet i Oslo, med Rune H. Økland og Mikael Ohlson som veiledere. Resultatene av denne delundersøkelsen vil ikke bli referert i detalj i denne rapporten, men vil bli trukket fram ved behov og da bli referert til som (VI).

## Undersøkelsesområdet

### Geografisk plassering og naturforhold

Undersøkelsen ble foretatt i Østmarka naturreservat (Akershus fylke; i grenseområdet mellom kommune Enebakk, Lørenskog og Rælingen) fordi:

- Området består av næringsfattige, prekambriske bergarter som gir opphav til et generelt næringsfattig jordsmonn (Sigmond et al. 1984). Mesteparten av undersøkelsesområdet, deriblant alle de undersøkte sumpskogslokalitetene, ligger over den marine grense (som
- Området har hoveddaler og åsrygger orientert S–N med et relativt høyderelieff på 50–100(–150) m. Terrenget er ytterligere oppskåret av stup, kløfter og mindre dråg og søkk og får derfor en brutt topografi med variasjon på ulike skalaer. Barskog dominerer, men skogen er oppstykket av mange vann, tjern og bekker. Flatmyrer og sumpskoger forekommer rikelig (se Fig. 1).
- Området ligger på Østlandet, der sumpskoger har sitt utbredelsestyngdepunkt i Norge (jf. Fremstad 1997).
- Vegetasjonen på fastmark i samme område er tidligere undersøkt som ledd i NIJOS' vegetasjonsøkologiske overvåking av boreal granskog (se T. Økland 1990, 1996), og permanente prøveflater finnes derfor for sammenlikning med vegetasjonen i sumpskog.

Undersøkelsesområdet har et suboseanisk klima med årsmiddelnedbør omkring 850 mm og årsmiddeltemperatur omkring 4,0 °C (I; jf. Aune 1993 og Førland 1993). Juli er den varmeste (ca. 15 °C), januar den kaldeste måneden (ca. –7 °C).

Det meste av skogen i området har vært plukkhogd, senest for ca. 60 år siden (B. Økland 1994). Skogbranner har etterlatt seg spor i form av brannlyrer i trær og trekullrester i jorda, men områdets brannhistorie er ikke kjent. Fram mot siste halvdel av 1800-tallet var utmarksbeite og seterdrift vanlig i Østmarka, men nå kan disse aktivitetene knapt lenger spores (Senje 1987).

### Beskrivelse av de undersøkte sumpskogslokalitetene

Etter feltinventering av 57 grandominerte sumpskogslokaliteter i oktober 1997, ble 11 sumpskoger eller deler av sumpskoger valgt ut for detaljert undersøkelse (se Fig. 1–2). Tab. 1 oppsummerer noen egenskaper ved de undersøkte sumpskogslokalitetene. Disse 11 lokalitetene ble vurdert å gi en god representasjon av variasjonen i gransumpskoger i undersøkelsesområdet. De fordeler seg på høydeintervallet 210–270 m o.h., og varierer i areal fra 160 m<sup>2</sup> (nr. 6) til 5860 m<sup>2</sup> (nr. 11). I I gis en fyldig topografisk og hydrologisk karakteristikk av alle sumpskogslokalitetene.

De store sumpskogslokalitetene 2, 8 og 11 fyller breie forsenkninger i terrenget, der torvakkumuleringen startet for over 8500 år siden (VI). På lokalitet 11, som omfatter et

Fig. 1. Kart over undersøkelsesområdet med plassering av de undersøkte sumpskogslokalitetene

Tab1



Fig. 2. Detaljsskisser over de undersøkte sumpskogslokalitetene. Grunnlinja og tverrlinjer er markert med heltrukket strek. Prøveflater er angitt med kvadrater; prøveflater plassert på grunnlag av spesielle kriterier er angitt med åpne kvadrater (prikk i midten av kvadratet angir kildeframspring, uten prikk i midten angir innløp/utløp). Prøveflate-nummer er angitt med små tall. Stor pil peker mot nord, liten pil angir dreneringsretning.

Avgrenset område med brutte linjer angir skiløype/sti, avgrenset område med små punkter angir bekk. Sumpskog som avgrenses av skrent er markert med takkelinje. Stiplede linjer viser mediangrunnvannspeilets topografi på sumpskogslokalitetene i 1998 med 10 cm ekvidistanse.

areal som er nesten like stort som alle de ti andre lokalitetene til sammen, heller sumpskogen meget svakt fra midtpartiet (med inntil 6,3 m dyp torv) mot tre utløp. På lokalitet 2 fyller sumpskogen en over 6 m dyp, skålformet forsenkning på topp-plataet av en ås, mens sumpskog 8 fyller en noe grunnere (inntil 3,6 m dyp) forsenkning nedenfor en

Den 150 m lange og bare få m breie lokalitet 1 ligger i en trang kløft hvor den første torva ble avsatt for ca. 10 000 år siden (VI; Tab. 1). De små sumpskogene 3, 5, 6 og 9 ligger på terrasser i daler og dråg, har hellende grunnvannspeil ( $> 1^\circ$ ), grunn torv (inntil ca. 1,5 m) og karakteriseres av at torvakkumuleringen startet relativt seint (for 2500–6000 år siden). Sumpskogslokalitet 10 er del av en over 500 m lang sumpskog som fyller bunnen av en brei, U-formet bekkedal. Den er tilnærmet flat og er den blant de undersøkte lokalitetene som har det dypeste torvlaget, inntil 7,6 m. Torvakkumuleringen startet her for ca. 9000 år siden. De små sumpskogene 4 og 7 ligger i breie terrasser i lange lisider; nr. 4 har grunn torv, er plan og de dypeste torvavsetningene er bare ca. 3000 år gamle, nr. 7 heller svakt, er dypere og har torvavstninger som er opp til 7500 år.

Distinkte kildehorisonter forekommer på to sumpskogslokaliteter; nr. 5 og 7. Mindre flekker med antydning til kildepreg finnes også på nr. 3, 6 og 9.

Alle undersøkte sumpskogslokaliteter har variasjon i tretetthet og tresjiktutvikling; vekslinger mellom større eller mindre, oftest åpne, bløtere partier og tørrere partier som kan ha et velutviklet tresjikt med dimensjoner opp mot dem man finner i tilgrensende skog på fastmark.

Gran (*Picea abies*) er det dominerende treslaget på alle de undersøkte sumpskogslokalitetene. Bjørk (*Betula* spp.) forekommer også hyppig, mens verken svartor (*Alnus glutinosa*) eller gråor (*A. incana*) er sjeldne.

## Datainnsamling og klargjøring av data for bearbeiding

Med unntak for prøveflateoppmerking og installering av grunnvannsbrønner (som ble gjort i 1997) og noen supplerende registreringer i 1999, ble alt feltarbeidet i sumpskogen utført i 1998. Nedenfor vil vi gi en kortfattet oversikt over det materialet som er samlet inn fra sumpskog og de metodene vi har benyttet ved analysearbeidet. En mer fullstendig framstilling er, for materialet fra gransumpskog, gitt i **I**. En kortfattet oversikt over materialet fra den vegetasjonsøkologiske overvåkingen av granskog på fastmark som i **II** blir analysert sammen med sumpskogsmaterialet, blir gitt i oppsummeringen av **II**, mens en mer fullstendig framstilling for dette materialet er gitt i T. Økland (1990, 1996).

### Plassering av prøveflater i sumpskogen

Plassering av 1-m<sup>2</sup> prøveflater innen hver sumpskogslokalitet (Fig. 2) ble gjort ved hjelp av "grunnlinjemetoden" (T. Økland 1988, R. Økland 1990a): En grunnlinje ble målt opp i sumpskogens lengderetning, fortrinnsvis fra utløp til innløp. Deretter ble posisjoner for tverrlinjer (3–10; antallet bestemt av grunnlinjas lengde) langs grunnlinja trukket ut tilfeldig (innenfor rammen av forhåndsfastlagte krav til spredning av tverrlinjene langs grunnlinja). Av de 150 prøveflatene ble ca. 75% plassert tilfeldig langs tverrlinjene. Antallet prøveflater pr. tverrlinje ble bestemt av tverrlinjelengden og lokalitetens areal. De resterende prøveflatene ble plassert på grunnlag av spesielle kriterier (ved den største tua, i sumpskogenes innløp og utløp, og i kildeframsprang). Mellom 7 og 22 prøveflater ble plassert på hver sumpskogslokalitet; antallet gjenspeiler arealet og variasjonen i økologiske forhold. Uttrukne prøveflateposisjoner ble forkastet og erstattet med nye etter en forhåndsspesifisert prosedyre dersom mer enn 25% av overflatearealet besto av åpent vann, naken stein, læger, synlige stubber, skrenter eller grunnflateareal for trær med brysthøydiameter > 15cm. Alle prøveflatehjørner ble merket permanent, med synlige plastpinner og med elokserte aluminiumsrør stukket ned i torva.

### Vegetasjonsregistreringer

Vegetasjonsregistreringene ble gjort på samme måte i sumpskog og i materialet fra <sup>2</sup>prøveflate ble delt opp i 16 småruter. I hver smårute ble forekomst/fravær av alle plantearter (karplanter < 80 cm høye, moser og lav) som vokste på torv og jord (men ikke på ved og stein) registrert. Smårutefrekvens (0–16) ble beregnet som mål på artenes mengde i prøveflatene. To sett av data fra sumpskogen ble laget på grunnlag av disse registreringene:

- Prøveflatedatasettet, med smårutefrekvens-observasjoner for 212 arter i 150 1-m<sup>2</sup> prøveflater.
- Smårutedatasettet, med forekomst/fravær-observasjoner for 212 arter i hver av de 2400 <sup>2</sup>).

Tab. 2. Forklaringsvariabler som ble målt i hver av de 150 1-m<sup>2</sup> prøveflatene, med angivelse av måleenhet og metode. En mer utførlig forklaring er gitt i I. Utvalgte variabler som vil bli særlig vektlagt i denne rapporten er markert med angivelse av akronym og uthevet hvis de er omtalt i forbindelse med delundersøkelser I, kursivert hvis de er omtalt i forbindelse med delundersøkelse II. Angivelse av S etter nummer indikerer at variabelen også er registrert for hver enkelt av de 2400 smårutene.

Nr.	Akronym	Variabelnavn	Måleenhet	Registreringsmetode/forklaring
<b>Topografiske og geografiske variabler</b>				
<b>01S</b>	<b>VertUtstr</b>	<b>Vertikal utstrekning</b>	cm	Vertikal avstand mellom det lavest og det høyest beliggende punkt i prøveflata, blant 25 regelmessig plasserte målepunkter
02S	<i>Helning</i>	<i>Gjennomsnittshelning</i>	°	Gjennomsnittlig helning, beregnet på grunnlag av helningen i 40 25-cm intervaller i prøveflata
<b>03S</b>	<b>MaksHeln</b>	<b>Maks helning, 25-cm skala</b>	°	Maksimum av de 40 helningsmålingene referert til under 02
04		Maks helning, 10-cm skala	°	Største helning mellom to punkter i ruta 10 cm fra hverandre, målt med klinometerkompass
05		Avstand til fastmark	m	Korteste avstand fra prøveflatas midtpunkt til fastmark på sidene av sumpskogslokaliteten
06	<i>Jorddybde II</i>	<i>Jord(torv)dybde, målt fra midlere vertikalnivå i prøveflata</i>	m	Målt med torvbor
<b>07</b>	<b>Jorddybde</b>	<b>Torvdybde, målt fra median grunnvannsstand</b>	m	Se 06
<b>Treinnflytelsesvariabler</b>				
08		Kronedekning, middelverdi	%	Prosentandel av himmelhvelvingen dekket av trekrone, basert på fire densiometermålinger for hver flate
09		Kronedekning, maksimum	%	Som 08, men maksimum av fire målinger
10		Kronedekning, minimum	%	Som 08, men minimum av fire målinger
11		Treinnflytelse, levende trær	–	Mål på total innflytelse av levende trær i ruta, beregnet i henhold til R. Økland et al. (1999)
<b>12</b>	<b>TreInnfl</b>	<b>Treinnflytelse, alle trær</b>	–	Som 11, men beregnet på grunnlag også av stubber og død ved
13	<i>Basalareal</i>	<i>Basalareal</i>	–	Tretetthet omkring prøveflata målt med relaskop, faktor 1 (Fitje & Strand 1973)
14		Kroneindeks	–	Tredekningsindeks, beregnet for ei 25-m <sup>2</sup> flate med 1-m <sup>2</sup> prøveflata i sentrum (T. Økland 1990)
15	<i>Strøindeks</i>	<i>Strøindeks</i>	–	Tredekningsindeks; estimert strøfall over 1-m <sup>2</sup> prøveflata uttrykt på en relativ skala (T. Økland 1990)
<b>Vannstandsvariabler</b>				
16		Snødekning 23/4-1998	%	Prosentvis dekning av snø etter en kald periode
17S		Dybde til laveste vannspeil	cm	Dybden fra gjennomsnittlig bunnsjiktstnivå til det laveste grunnvannsnivået registrert i 1998
18		Dybde til 90%-overskridelsesnivået for vannspeilet	cm	Dybden fra gjennomsnittlig bunnsjiktstnivå til det nivået som var dekket av vann 90% av vekstsesongen 1998
<b>19S</b>	<b>DyMeVann</b>	<b>Dybde til mediant vannspeil</b>	cm	Dybden fra gjennomsnittlig bunnsjiktstnivå til det nivået som var dekket av vann 50% av vekstsesongen 1998

## Biologisk mangfold i bunnvegetasjonen i gransumpskog

20	Dybde til 10%-overskridel-	cm	Dybden fra gjennomsnittlig bunnsjiktetsnivå til det nivået som
	sesnivået for vannspeilet		var dekket av vann 10% av vekstsesongen 1998
21S	Dybde til høyeste vannspeil	cm	Dybden fra gjennomsnittlig bunnsjiktetsnivå til det høyeste grunnvannsnivået registrert i 1998

Tab. 2 (forts.)

Nr.	Akronym	Variabelnavn	Måleenhet	Registreringsmetode/forklaring
22		Vertikalutstrekning av grunnvannsvekslingssonen	cm	Dybde til laveste vannspeil minus dybde til høyeste vannspeil
23S		Dybde fra høyeste punkt til laveste vannspeil	cm	Dybde fra høyeste punkt i ruta til laveste registrert i 1998
24S		Dybde fra laveste punkt til høyeste vannspeil	cm	Dybde fra laveste punkt i ruta til laveste grunnvannsnivå registrert i 1998-

### Vannkjemiske og -fysiske variabler

25		Vanntemp. I	°C	Vanntemperatur i målebrønnene 27–28/5-1998
26		Vanntemp. II	°C	Vanntemperatur i målebrønnene 26/8-1998
27		Vann-pH I	–	pH i vann i målebrønnene 27/5-1998
28		Vann-pH II	–	pH i vann i målebrønnene 26/8-1998
29		Ledningsevne I	$\mu\text{Ss}^{-1}$	Elektrisk ledningsevne i vann i målebrønnene 27–28/5-1998
30		Ledningsevne II	$\mu\text{Ss}^{-1}$	Elektrisk ledningsevne i vann i målebrønnene 26/8-1998
31		Oksygeninnhold I	ppm	Mengde $\text{O}_2$ i vann i målebrønnene 27–28/5-1998
32		Oksygeninnhold II	ppm	Mengde $\text{O}_2$ i vann i målebrønnene 26/8-1998

### Jordkjemiske og -fysiske variabler

33		Volumvekt	$\text{g dm}^{-3}$	Volumvekt av siktet jord
34	<i>Glødetap</i>	<i>Glødetap</i>	%	Prosentvis vekt tap ved gløding av jordprøve i oven ved 550 °C; angir andel organisk materiale i jordprøva
35	<i>pH</i>	<i>Jord-pH, målt i vann</i>	–	pH i jordprøver, målt i vannekstrakt
36		Jord-pH, målt i $\text{CaCl}_2$	–	pH i jordprøver, målt i kalsiumklorid-ekstrakt
37		Kationebyttekapasitet	$\text{mmol kg}^{-1}$	Totalkonsentrasjonen av $\text{NH}_4\text{NO}_3$ -ekstraherte kationer
38		Basemetningsgrad	%	Metallkationenes prosentvise bidrag til kationebyttekapasiteten
39		Utbyttbart C	ppm	Konsentrasjon av karbon i jord ekstrahert med $\text{NH}_4\text{NO}_3$ , bestemt ved ICP-analyse og omregnet til andel av organisk innhold i jorda ved multiplikasjon med (100/glødetap), jf. T. Økland (1988)
40	<i>N</i>	<i>Total-nitrogen</i>	ppt	Total konsentrasjon av nitrogen i jord, bestemt ved Kjeldahl-metoden; omregnet til andel av organisk innhold (se 39)
41		Utbyttbart P	ppm	Fosfor, bestemt og omregnet som 39
42	<i>S</i>	<i>Utbyttbart S</i>	ppm	Svovel, bestemt og omregnet som 39
43		Utbyttbar aciditet	ppm	Konsentrasjonen av sure ladninger ( $\text{H}^+$ -ioner) i jordekstraktet, bestemt ved titrering med NaOH
44	<i>Ca</i>	<i>Utbyttbart Ca</i>	ppm	Kalsium, bestemt og omregnet som 39
45		Utbyttbart Mg	ppm	Magnesium, bestemt og omregnet som 39
46		Utbyttbart K	ppm	Kalium, bestemt og omregnet som 39
47		Utbyttbart Na	ppm	Natrium, bestemt og omregnet som 39
48		Utbyttbart Ba	ppm	Barium, bestemt og omregnet som 39
49		Utbyttbart Fe	ppm	Jern, bestemt og omregnet som 39
50		Utbyttbart Mn	ppm	Mangan, bestemt og omregnet som 39
51		Utbyttbart Sr	ppm	Strontium, bestemt og omregnet som 39

52	Utbyttbart Zn	ppm	Sink, bestemt og omregnet som 39
53	Utbyttbart Al	ppm	Aluminium, bestemt og omregnet som 39

---

Datasettet fra granskog på fastmark som er analysert sammen med sumpskogsdataene i **II** består av smårutefrekvensobservasjoner for 86 arter i 50 1-m<sup>2</sup> prøveflater.

Artsmangfoldet er angitt på to romlige skalaer. På sumpskogslokalitetsskala er *artsrikdom* angitt som det totale antall arter registrert til sammen i alle prøveflatene fra lokaliteten. På *artstettheten*, det vil si antall arter pr. arealenhet (prøveflatestørrelsen), regnet ut for hver av plantegruppene karplanter, bladmoser, torvmoser og levermoser samt totalt for kryptogamer og for alle arter.

### Registrering av forklaringsvariabler

I tilknytning til hver av prøveflatene i sumpskog ble 53 forklaringsvariabler målt eller beregnet (Tab. 2), mens 32 variabler ble registrert i tilknytning til flatene i granskog på fastmark [se T. Økland 1990, 1996) og oppsummering av **II** for detaljer).

De 53 variablene som ble knyttet til hver sumpskogsprøveflate ble valgt på grunnlag av tidligere undersøkelser i skog og myr; alle de faktorene vi antok kunne representere økologiske hovedgradienter er inkludert. Åtte av de 53 variablene ble også beregnet for hver av de 2400 smårutene. De 53 variablene ble delt inn i fem grupper (Tab. 2):

- Topografiske og geografiske variabler
- Treinnflytelsesvariabler
- Vannstandsvariabler
- Vannkjemiske og -fysiske variabler
- Jordkjemiske og -fysiske variabler (glødetap, pH, en rekke elementer)

For alle prøveflater (og småruter) ble den geografiske posisjonen angitt i et koordinatsystem med V–Ø som x-akse, S–N som y-akse og med vilkårlig valgt origo.

De mikrotopografiske variablene ble beregnet på grunnlag av målinger av avstander fra et fast plan (en oppvartet analyseramme) over hver prøveflate ned til 25 faste punkter på markoverflata (der 5 linjer med 25 cm avstand, langs og parallelt med prøveflatas sidekanter i hver retning, skjærer hverandre). Det midlere vertikale marknivået, beregnet som middelet av 25 målinger, ble benyttet som referansepunkt for angivelse av relative vertikale nivåer (dybde til grunnvannsspeil etc.).

De fleste treinnflytelsesvariablene tar utgangspunkt i kartfesting og måling av brysthøydiameter, høyde, kronehøyde, kroneareal, kronedekning etc. for alle trær med stammesentrum innenfor 150 treflater á 7 × 7 m, hver med en prøveflate i sentrum. En variabel i denne gruppa ble beregnet på grunnlag av estimater av brysthøydiameter for døde trær og stubber i treflatene.

Under oppmerkingen av prøveflatene høsten 1997 ble en grunnvannsmålebrønn (Fig. 3) installert i hver prøveflate, bestående av en perforert plastsylander som ble stukket inntil 2 m ned i torva. Avstanden ble målt fra toppen av plastsylander, som stakk 20–50 cm opp over markoverflata, til det gjennomsnittlige markoverflatenivået. Med ca. 10 dagers mellomrom gjennom hele vekstsesongen 1998 ble dybden fra toppen av hver plastsylander ned til grunnvannsspeilet målt. På grunnlag av disse måleseriene bestemte vi dybden fra det

planterester) for bestemmelse av torvkjemiske og -fysiske egenskaper ved Jordanalyaselaboratoriet, NISK [akkrediterte prosedyrer beskrevet av Ogner et al. (1991)].

Analyser av data har vist at de fleste av de 53 forklaringsvariablene enten viser stor grad av samvariasjon med andre målte variabler eller liten grad av samvariasjon med arts sammensetningen. Vi har derfor, for å forenkle framstillingen i denne rapporten, valgt å konsentrere oss om et mindre utvalg bestående av 10 variabler (se Tab. 2).

Alle variabler ble transformert før analyse slik at fordelingen av observasjoner hadde skjevhet lik null (se **I**).



Fig. 3. Grunnvannsmålebrønn i prøveflate i sump-skogslokalitet 8 . Bunnsjikt dominert av torvmoser og feltsjikt dominert av gras og starr.



# Oppsummering av delundersøkelse I – variasjon i arts-sammensetning, artsmangfold og økologiske faktorer i gransumpskog

## Hovedformål

Delundersøkelse I har som hovedformål å finne hovedvegetasjonsgradientene i gransumpskog i undersøkelsesområdet, og å finne hvilke økologiske kompleksgradienter som kan være årsak til disse vegetasjonsgradientene.

## Materiale og metoder

### Materialet

Materialet består av to vegetasjonsdatasett, ett datasett med artsrikdomsvariabler, ett datasett med forklaringsvariabler og ett datasett ved geografiske koordinater:

- Smårutefrekvensobservasjoner for alle 212 arter som ble registrert i de 150 prøveflatene<sup>2</sup>
- Forekomst/fravær-observasjoner for de samme artene i de 2400 smårutene
- Artstetthet (artsantall pr. 1-m<sup>2</sup> prøveflate) i hver av 6 artsgrupper i de 150 prøveflatene
- Observasjoner av 53 forklaringsvariabler i de 150 prøveflatene
- Geografiske koordinater for prøveflater og småruter

### Statistisk analyse

Kendall's ikke-parametriske korrelasjonskoeffisient  $\tau$  (jf. Sokal & Rohlf 1995) ble brukt som mål på graden av samvariasjon mellom alle par av økologiske forklaringsvariabler.  $\tau$  er et tall mellom  $-1$  og  $+1$  der  $-1$  angir perfekt motsatt samvariasjon (høyeste verdi av den ene variabelen observert i prøveflata der den andre variabelen har sin laveste verdi, etc.),  $+1$  angir perfekt samvariasjon (den høyeste verdi av begge variabler observert i samme prøveflate; likeså for den nest høyeste etc. ned til laveste verdien), og  $0$  angir at det ikke er noen samvariasjon mellom de to variablene. I tillegg ble en PCA-ordinasjonsanalyse (Pearson 1901, ter Braak & Prentice 1988) brukt til å oppsummere hovedstrukturen i forklaringsvariabelmatrisa (se I og oppsummering av I for detaljer).

Ordinasjonsanalyse ble brukt til å oppsummere hovedgradientene i vegetasjonen på grunnlag av artsinventaret i 1-m<sup>2</sup> flatene. Ordinasjonsmetoder ordner prøveflater (og/eller arter) i et flerdimensjonalt rom på en slik måte at flater med mest mulig lik artssammensetning og artsmengde blir plassert nær hverandre mens ulike flater blir plassert langt fra hverandre. Aksene i det flerdimensjonale rommet, ordinasjonsaksene, representerer

vegetasjonsgradienter som i sin tur er forårsaket av variasjon langs økologiske hovedgradienter. Fordi det alltid er en viss fare for at ordinasjonsmetoder kan forvrengte den virkelige strukturen i dataene, ble to ulike ordinasjonsmetoder, DCA (Detrended Correspondence Analysis; Hill 1979, Hill & Gauch 1980) og LNMDS (Local Non-metric Multidimensional Scaling; jf. Minchin 1987) benyttet parallelt [som anbefalt av R. Økland (1996) og T. Økland (1996)]. Den gode overensstemmelsen mellom resultater oppnådd med de to metodene bekrefter resultatenes pålitelighet. DCA-ordinasjonen ble lagt til grunn for økologisk tolkning av vegetasjonsgradientene.

Hver av de 2400 smårutene ble passivt innplisert i DCA-ordinasjonsdiagrammet; det vil si at posisjoner for smårutene langs ordinasjonsaksene ble funnet ved hjelp av smårutenes artsinventar uten at ordinasjonsaksene ble påvirket.

$\tau$  (se over) ble beregnet mellom prøveflateposisjoner langs ordinasjonsakser og hver av de 53 forklaringsvariablene. Kendall's  $\tau$  ble også beregnet mellom prøveflateposisjoner langs ordinasjonsakser og artstettheten, for å se hvordan artsmangfoldet fordeler seg langs hovedgradientene.

Geostatistiske, eller romlig-statistiske, metoder (semivariansanalyse; se Rossi et al. 1992) ble benyttet til å analysere på hvilke skalaer man finner variasjon langs ordinasjonsakser, i artstetthet og i målte forklaringsvariabler.

Statistisk analyse innebærer testing av hypoteser. Et eksempel på en slik hypotese er at det ikke er noen samvariasjon mellom en ordinasjonsakse og en målt forklaringsvariabel. Begrepet *signifikant* brukes når en slik test, utført for et bestemt utvalg av observasjoner, indikerer at sannsynligheten for at hypotesen er riktig (signifikanssannsynligheten er lavere enn en gitt terskelverdi, signifikansnivået). En absolutt tolkning av signifikanssannsynligheten er imidlertid bare mulig dersom observasjonsutvalget fullt ut oppfyller et sett av forutsetninger for den statistiske testen. Biologiske (deriblant vegetasjonsøkologiske) data tilfredsstiller ikke slike forutsetninger fullt ut, og signifikanssannsynlighetene må derfor tolkes mindre strengt.

## Resultater med tolkning

### Arters fordeling på sumpskoger

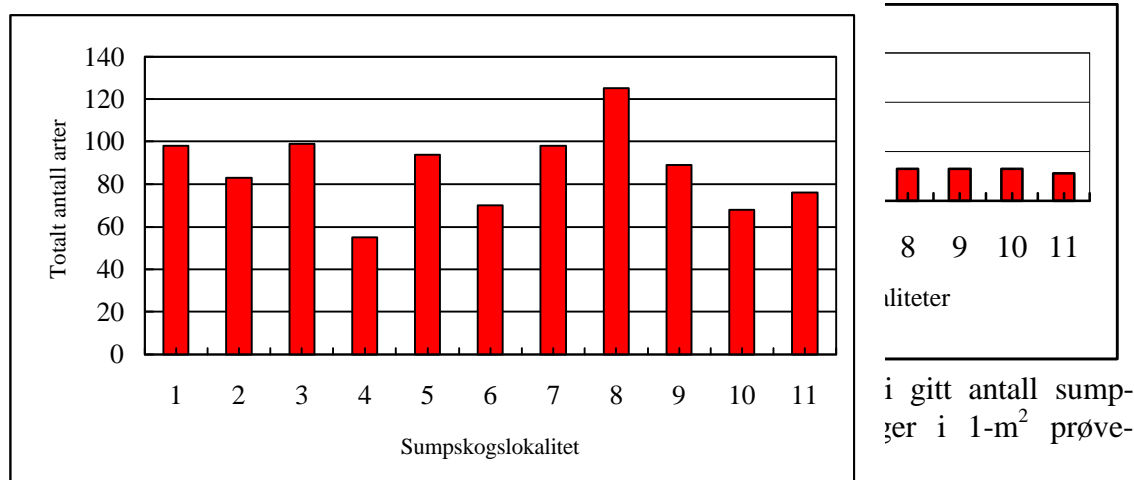


Fig. 5. Totalt antall arter registrert i 1-m<sup>2</sup> prøveflatene i hver av de 11 undersøkte sumpskogslokalitetene.

antallet prøveflater på en sumpskogs-lokalitet ( $\tau = 0,112$ ,  $P > 0,1$ ,  $n = 11$ ). Dette indikerer at et representativt utvalg av arts-sammensetningen ble fanget opp av prøveflatene, og at arts-rikdom på sumpskogsskala i vår undersøkelse ikke først og fremst bestemmes av størrel-

Den høye artsrikdommen sammenliknet f.eks. med gran-skog på fastmark i undersøkelsesområdet (T. Økland 1990, 1996, 1999) er i overensstemmelse med resultater av svenske undersøkelser som viser at sumpskoger har svært stor artspool (jf. Eriksson 1993) sammenliknet med andre skogtyper og er "biodiversity hotspots" i skoglandskapet (Ohlson et al. 1997, Hörnberg et al. 1998).

### Relasjoner mellom forklaringsvariabler

De fem forklaringsvariabelgruppene besto i stor grad av innbyrdes sterkt korrelerte variabler:

- Det var sterk positiv samvariasjon mellom de fleste vann- og jordkjemiske og -fysiske variabler, som f.eks. tetthet (volumvekt), pH, basemetning, kationebyttekapasitet og konsentrasjonene av Ca, Fe, Mn, N etc. Disse var negativt korrelert med glødetapet. Det finnes altså en tydelig gradient i grunnvannets og jordas nærings- og surhetsstatus. Med økende innhold av N og kationer, øker jordas tetthet mens dens innhold av organisk materiale avtar.
- Det var negativ samvariasjon mellom nærings- og surhetsstatusvariablene og dybden til grunnvannsspeilet; de tørreste partiene i sumpskog er derfor de sureste og mest næringsfattige. Konsentrasjonene av S er størst i de bløte partiene, der det er reduserende forhold og svovel felles ut som sulfider og/eller frigjøres som  $H_2S$  (jf. Malmer 1962).
- Treinnflytelse var positivt korrelert med dybden til grunnvannsspeilet; det vil si at trær forekommer hyppigere på tørre enn på bløte voksesteder i sumpskogen.
- Mikrotopografivariablene (helning og vertikal utstrekning) var positivt korrelert med dybden til grunnvannsspeilet; flekker med sterk helning som brattkanter etc. forekommer derfor hyppigere på tørrere voksesteder enn på våte voksesteder i sumpskogen.




Fig. 6. DCA-ordinasjon av artsinventaret i de 150 sumpskogsprøveflatene, akser 1 (horisontalt) og 2. Verdier for konsentrasjoner av total-nitrogen i den organiske fraksjonen av humuslaget (promille) er plottet på prøveflateposisjonene, og trender er angitt med isolinjer. Aksene er skalert i S.D.-enheter som gjenspeiler grad av forandring i artssammensetning.

PCA-ordinasjonen av forklaringsvariabler bekreftet at de økologiske hovedforskjellene mellom sumpskogsprøveflatene var relatert til variasjon i vann- og jordkjemi, dybde til grunnvannspeilet og treinnflytelse.

### Ordinasjon med økologisk tolkning

Ordinasjonsanalysen av de 150 prøveflatene á 1 m<sup>2</sup> med påfølgende tolkning viste at det var tre hovedgradienter i materialet:

(1) Hovedgradienten i sumpskogvegetasjonen var relatert til jordas (og grunnvannets) **nærings- og surhetsstatus**. Dette underbygges av at DCA-akse 1 (og LNMDS-akse 1) var sterkt korrelert med næringsvariabelgruppa, f.eks. økte N (Fig. 6) og pH (Fig. 7) mens glødetap og torvdybde avtok langs akse (Tab. 3). Akser med tilsvarende korrelasjonsmønstre med forklaringsvariablene ble også funnet som første ordinasjonsakse i separate DCA-ordinasjoner av karplanter og kryptogamer. Langs akse fordelte prøveflatene **fattigere sumpskog** (til venstre) og **rikere**

Tab. 3. Kendall's rangkorrelasjonskoeffisienter ( $\tau$ ) mellom ruteposisjoner langs hver av de fire første DCA-ordinasjons-aksene (ordinasjon av 150 prøveflater) og utvalgte forklarings-variabler. \*  $P < 0,05$ , \*\*  $P < 0,0025$ , \*\*\*  $P < 0,0001$ . Svært sterke korrelasjoner ( $|\tau| > 0,4$ ) er angitt med uthevet skrift.

Variabel	DCA-akse			
	1	2	3	4
VertUtstr	0,064	0,252***	-0,059	0,258**
MaksHeln	0,066	0,223***	-0,042	0,264**
Torvdybde	-0,327**	-0,177**	-0,041	0,164*
TreInnfl	-0,008	0,351***	0,073	0,092
DyMeVann	-0,148*	<b>0,535***</b>	-0,045	-0,009
Glødetap	<b>-0,479***</b>	0,261***	-0,008	-0,137*
pH	<b>0,423***</b>	-0,374***	-0,081	0,126*
N	<b>0,484***</b>	-0,259***	-0,030	0,138*
S	-0,043	<b>-0,415***</b>	-0,002	0,130*
Ca	0,294***	-0,367***	-0,113*	0,181**

**sumpskog** (til høyre). Fig. 10 viser at de to klyngene var skilt av ei markert luke omkring 2.5 S.D.-enheter langs aksene. En enhet langs en DCA-akse tilsvarer en forandring i artssammensetning av et visst omfang. Det var derfor relativt stor forskjell i artssammensetning mellom de to klyngene, og få prøveflater hadde en intermediær artssammensetning. Prøveflater fra samme sumpskogslokalitet hadde en tendens til å gruppere seg nær hverandre langs DCA-akse 1 (Fig. 10); bare lokalitetene 1 og 8 var representert på begge sider av luka. Prøveflater fra lokalitetene 2, 4, 10 og 11 hadde lave ordinasjonsskårer og hørte derfor i sin helhet til fattigere sumpskog, mens prøveflater fra 3, 5, 6, 7 og 9 hørte til rikere sumpskog.

Innen fattigere sumpskog økte pH fra prøveflater med lave skårer langs DCA-akse 1 til flater med høyere skårer. Fig. 7

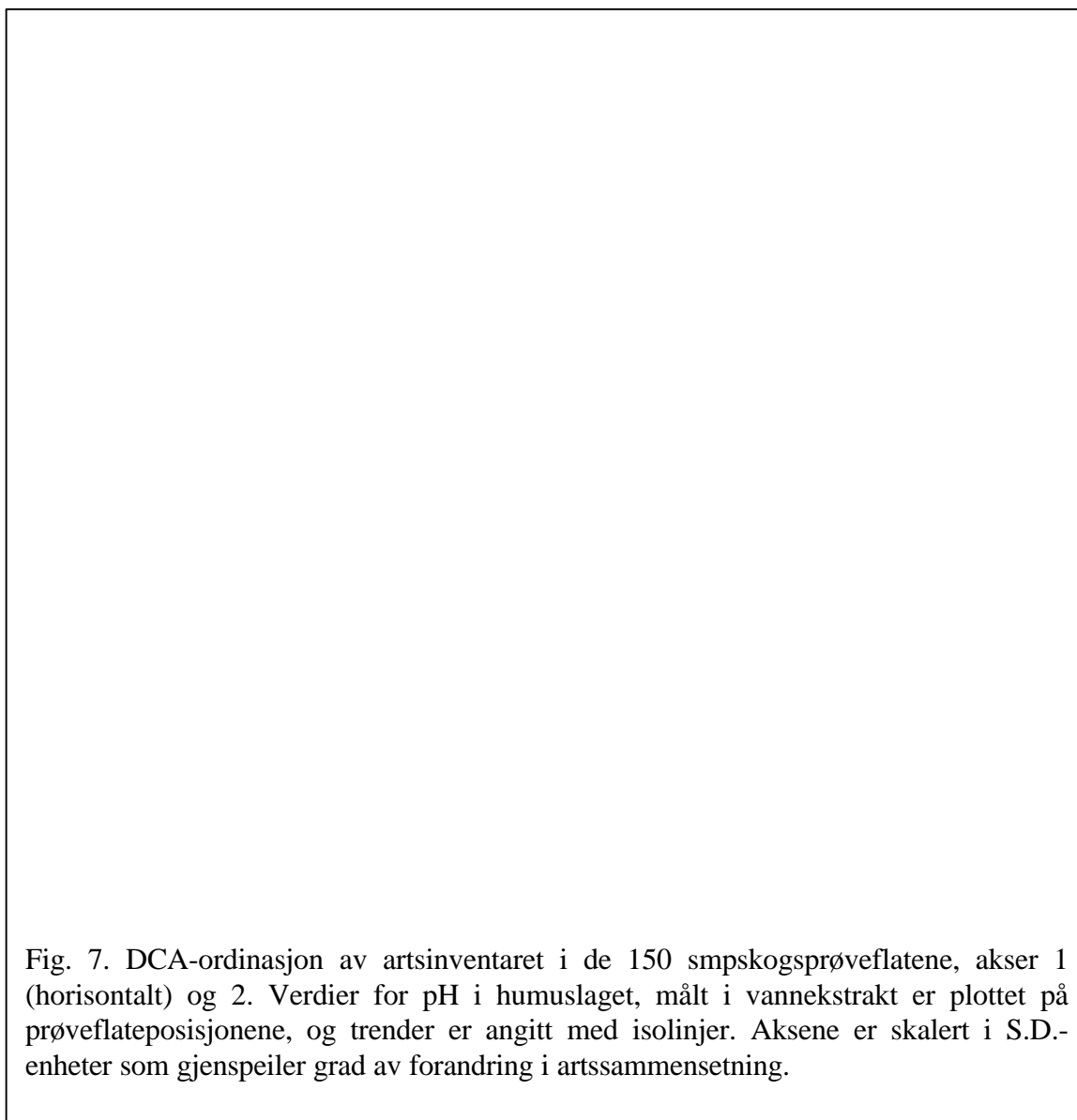
viser at en gruppe prøveflater fra sumpskogslokalitetene 1, 8 og 10 (med skårer langs DCA-akse 1  $> 1,0$  og lave skårer langs DCA-akse 2) skilte seg ut ved å ha pH-verdier over 5,0. Prøveflater fra fattigere sumpskog med høye skårer langs DCA-akse 2 hadde nesten uten unntak pH-verdier under 5,0.

I I vises hvordan alle vanligere arters mengder (smårutefrekvenser) fordeler seg i ordinasjonsdiagrammet. En art som bare forekommer langs en begrenset del av en tolket ordinasjonsakse er en mulig indikatorart for de økologiske forholdene som karakteriserer denne delen av ordinasjonsaksen. Eksempler på arter som i vårt materiale er typiske for fattigere sumpskog er *Rubus chamaemorus* (molte), *Deschampsia flexuosa* (smyle), *Polytrichum commune* (storbjørnemose), *Straminergon stramineum* (graspose; Fig. 11A) og *Sphagnum brevifolium* (vrangtorvmose). Eksempler på arter som er typisk for rikere sumpskog er *Crepis paludosa* (sumphaukeskjegg; Fig. 11B), *Ranunculus repens* (krypsoleie), *Tussilago farfara* (hestehov), *Carex loliacea* (nubbestarr), *Glyceria fluitans* (mannasøtgras), *Bryum pseudotriquetrum* (bekkevragmose), *Calliergonella cuspidata* (broddmose), *Campylium stellatum* (myrstjernemose), *Plagiomnium* spp. (fagermosearter), *Chiloscyphus polyanthos* (stubbeblonde), *Pellia* spp. (vårmoser) og *Riccardia multifida* (fjørsaftmose).

En god del arter har tyngdepunktet sitt i rikere sumpskog, men forekom også i prøveflatene fra voksesteder innen fattigere sumpskog med pH  $> 5,0$  (se ovenfor).

*Anemone nemorosa* (hvitveis), *Galium palustre* (myrmaure), *Gymnocarpium dryopteris* (fugleteig), *Pseudobryum cinclidioides* (kjempemose), *Sphagnum teres* (beitetorvmose) og *Sphagnum warnstorffii* (rosetorvmose; Fig. 9). Noen arter hadde et forekomstmønster som var komplementært til dette, med tyngdepunkt i prøveflater med lav pH aller lengst til venstre i ordinasjonsdiagrammet (se Fig. 7).

*Vaccinium oxycoccos* (tranebær), *Eriophorum vaginatum* (torvull), *Sphagnum brevifolium* (vrangtorvmose), *Sphagnum magellanicum* (kjøtttorvmose), *S. riparium* (skartorvmose) og *S. russowii* (tvaretorvmose).



Artstettheten avtok for torvmoser (*Sphagnum*), mens den økte sterkt for alle de andre plantegruppene langs akse 1 (Tab. 4). I fattigere sumpskog var den totale artstettheten (8–)12–24(–39), mens det i rikere sumpskog var (18–)24–45(–49) arter pr. prøveflate. For prøveflater som lå nærmere hverandre enn ca. 25 m, var det liten variasjon i plassering langs denne akse 1, det vil si sterk romlig struktur. Ingen romlig struktur kunne spores for avstander over 100 m. Det samme romlige fordelingsmønsteret fant vi for N, pH, glødetap og andre variabler som var sterkt korrelert med DCA-akse 1. Dette understreker at akse 1 først og fremst gjenspeiler forskjeller mellom sumpskoger i jordas næringsstatus og surhet.

Sjøl om korrelasjonsanalyse ikke forteller hvilke(n) enkeltfaktor(er) som forårsaker arters fordeling langs en gradient, kan samvariasjonsmønstrene gi indikasjoner på mulige årsakssammenhenger. En rekke, til dels svært sprikende, hypoteser har vært framsatt for å forklare hvorfor artene responderer på en gradient i nærings- og surhetsstatus. Det tradisjonelle synet har vært at surhetsgrad og jordas innhold av basemineraler som Ca og Mg er de viktigste faktorene (Sjörs 1952, Malmer 1962). Eksperimentelle undersøkelser har imidlertid vist at vegetasjonen på myr og i sumpskog i liten grad responderer på Ca-




Fig. 8. DCA-ordinasjon av artsinventaret i de 150 smpskogsprøveflatene, akser 1 (horisontalt) og 2. Verdier for Median avstand til grunnvannsspeilet (cm) er plottet på prøveflateposisjonene, og trender er angitt med isolinjer. Aksene er skalert i S.D.-enheter som gjenspeiler grad av forandring i artssammensetning.

gjødsling (Clymo & Hayward 1982, Kooijman & Bakker 1995). Istedet er tilgangen på fosfor trukket fram som en viktig faktor for vegetasjonsdifferensieringen på sørlige myrer i USA (Bridgham & Richardson 1993, Bridgham et al. 1995, 1998). I Europa er fosformangel påvist på myr med høy pH på grunn av interferens med Ca (Wilson & Fitter 1984, Boyer & Wheeler 1989, Wassen et al. 1989). Vårt materiale gir imidlertid ingen indikasjon på at fosfor er en viktig faktor for vegetasjonsdifferensieringen; utbyttbart fosfor er ukorrelert med DCA-akse 1. Materialet gir heller ingen støtte til påstander framsatt av Vitt & Chee (1990) om at karplantene hovedsakelig responderer på en gradient i tilgang på viktige næringsstoffer mens jordas surhet er viktigere for kryptogamene; korrelasjoner med hvert av disse faktorkompleksene er gjennomgående sterkere for DCA-akse 1 i den separate ordinasjon av kryptogamer enn i den separate ordinasjonen av karplanter. Derimot gir våre data støtte til en hypotese om at den totale tilgangen på nitrogen er viktig; total-nitrogen er en av de enkeltfaktorene som er sterkest korrelert med DCA-akse 1. Det er til dels sterkt delte meninger om hvordan plantenes tilgang på nitrogen egentlig varierer langs gradienten fra sterkt sur til mindre sur torv, og hvilken betydning denne variasjonen har for planteartssammensetningen (jf. Malmer 1993, Bridgham et al.

1996, 1998). Mens fokus tidligere var på uorganisk (mineralisert) nitrogen, har nyere undersøkelser vist at også organisk nitrogen i form av aminosyrer, som forekommer rikelig i jorda (Kielland 1995), kan utnyttes av karplanter (Chapin et al. 1993, Kielland 1994, Näsholm et al. 1998) og moser (Kielland 1997) i boreal skog og på myr. Mest sannsynlig er det den *totale* nitrogen-tilgangen som er utslagsgivende for artenes fordeling. Ytterligere eksperimentelle undersøkelser er imidlertid nødvendig for å vise om dette virkelig er tilfellet.

(2) Vegetasjonsgradienten relatert til **dybden fra gjennom-snittlig bunnsjiktet til det mediane grunnvannspeilet** er den andre hovedgradienten i sumpskog; dybden til grunnvannspeilet økte jevnt med



Fig. 9. *Sphagnum warnstorffii* (rosetormose) har tyngde-punkt i rikere, men forekommer også på fattigere voksesteder i sumpskogen. Bildet viser også *Sphagnum centrale*.

Tab. 4. Kendall's rangkorrelasjonskoeffisienter ( $\tau$ ) mellom ruteposisjoner langs hver av de fire første DCA-ordinasjonsaksene (ordinasjon av 150 prøveflater) og artstetthet (antall arter pr. 1-m<sup>2</sup> prøveflate). \* P < 0,05, \*\* P < 0,0025, \*\*\* P < 0,0001. Svært sterke korrelasjoner ( $|\tau| > 0,4$ ) er angitt med uthevet skrift.

Variabel	DCA-akse			
	1	2	3	4
Karplanter	<b>0,403</b> ***	-0,256***	-0,148*	0,025
Bladmoser	<b>0,470</b> ***	0,233***	-0,112*	0,121*
Torvmoser	<b>-0,465</b> ***	-0,278***	0,036	0,076
Levermoser	0,373**	0,248***	-0,101	0,194**
Kryptogamer	0,379***	0,207**	-0,091	0,200**
Alle arter	<b>0,475</b> ***	0,026	-0,118*	0,165*

næringsstoffer (også S) avtar. Prøveflatenes vertikale utstrekning (høydeforskjellen mellom laveste og høyeste punkt i prøveflata) og sannsynligheten for at det skal forekomme små brattkanter etc. øker også mot de tørrere partiene (høye skårer langs DCA-akse 2). Akser med tilsvarende korrelasjonsmønstre med forklaringsvariablene ble også funnet som annen ordinasjonsakse i separate DCA-ordinasjoner av karplanter og kryptogamer, og som første akse ved separate ordinasjoner av prøveflater fra fattigere, og

økende prøveflateskårer langs DCA-akse 2 (Fig. 8). DCA-akse 2 (og LNMDs-akse 2) var enda sterkere korrelert med annstandsvariabler enn DCA-akse 1 var med forklaringsvariabler som uttrykker jordas næringsstatus (Tab. 3); dybden til grunnvannspeilet økte jevnt langs akse 2 (Fig. 8). Prøveflater med lave skårer langs akse 2 hadde midlere mark-nivå like over det normale grunnvannsnivået, mens prøveflater med høye skårer kunne ha en dybde til det mediane grunnvannspeilet på 30 cm eller mer. De andre forklaringsvariablene som varierer med dybden til grunnvannspeilet var også signifikant korrelert med denne ordinasjonsaksen (se Tab. 3); treinnflytelsen blir større og jorda surere mot den tørre enden av gradienten, mens innholdet av



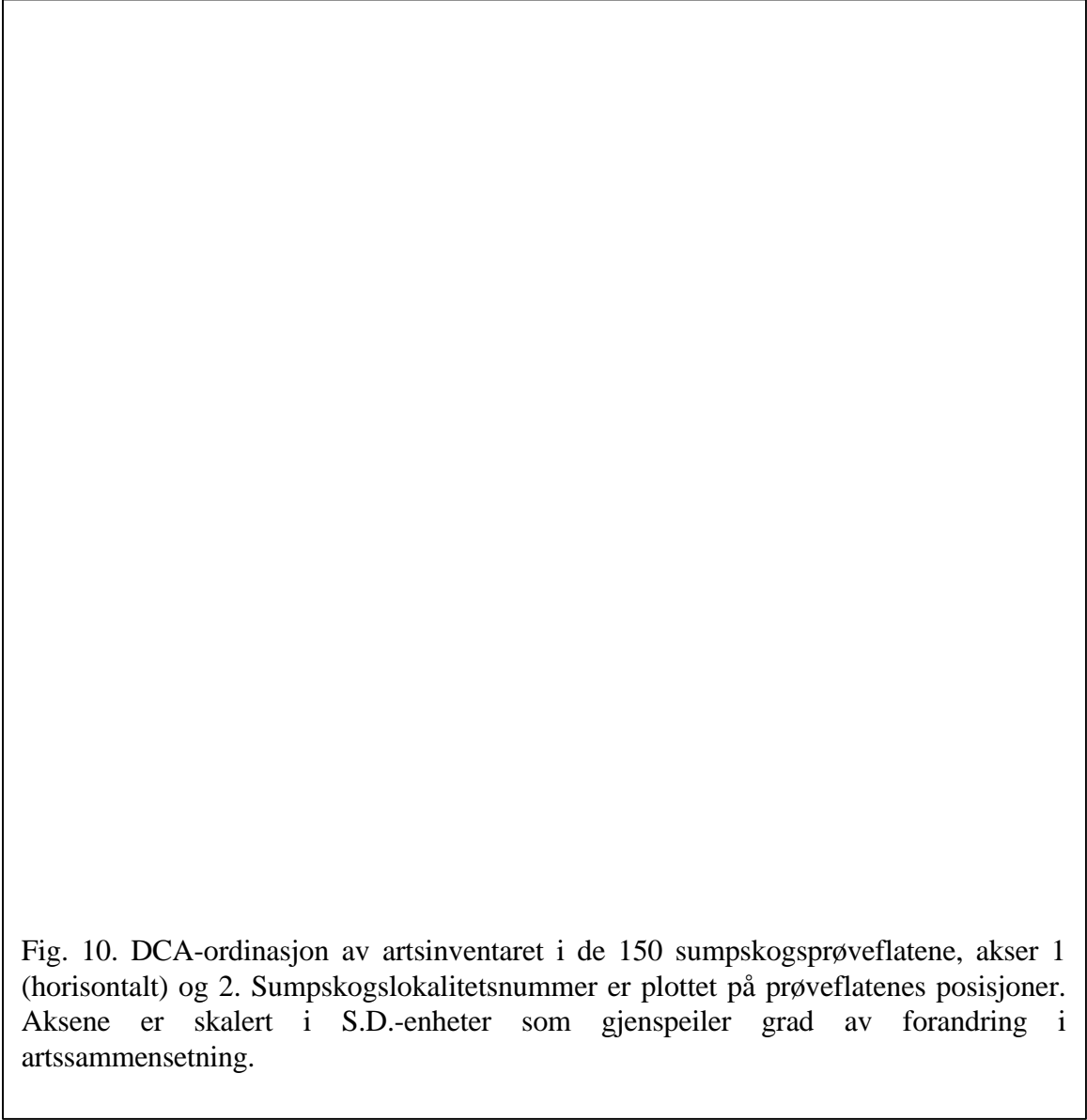
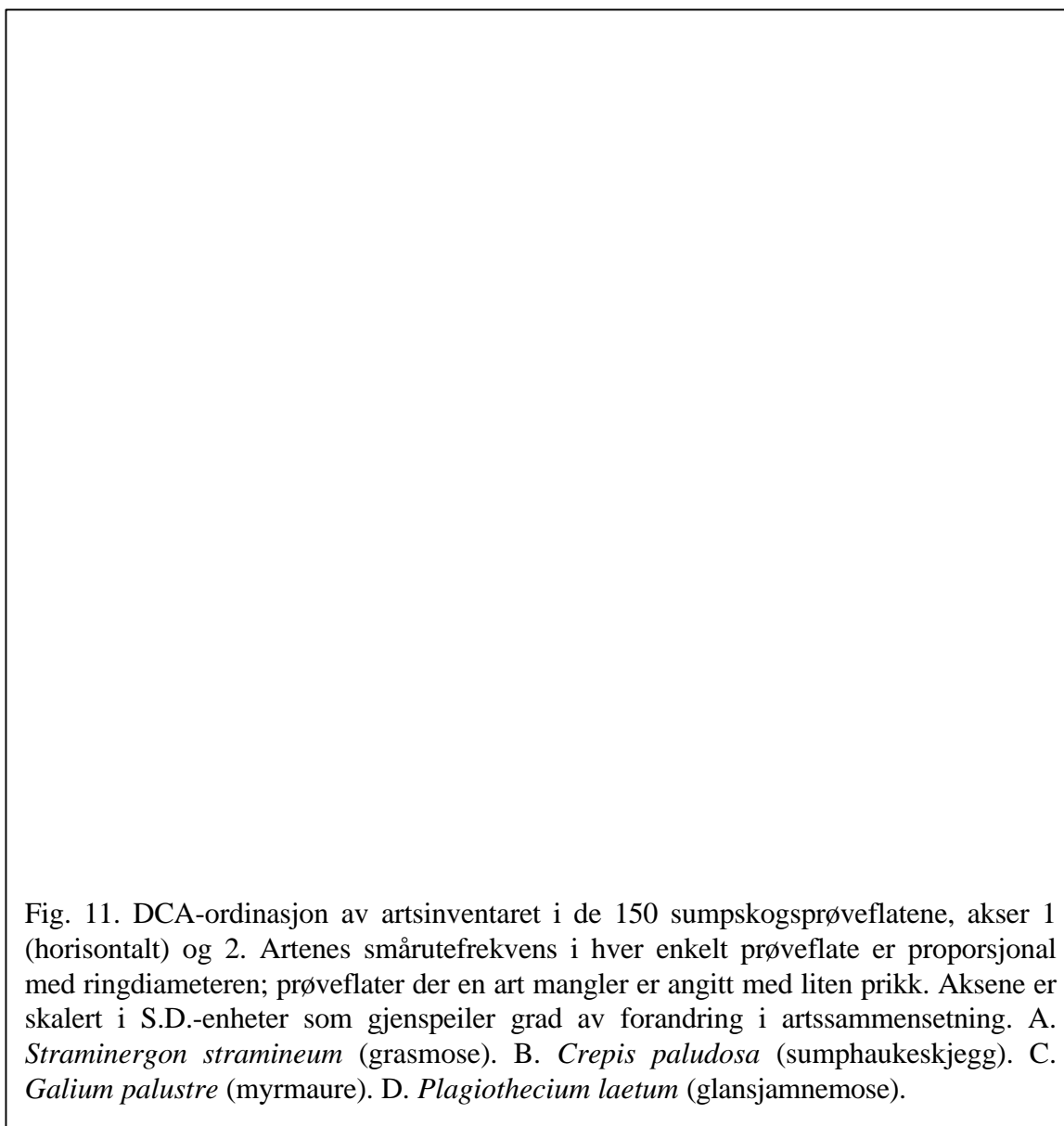


Fig. 10. DCA-ordinasjon av artsinventaret i de 150 sumpskogsprøveflatene, akser 1 (horisontalt) og 2. Sumpskogslokalitetsnummer er plottet på prøveflatenes posisjoner. Aksene er skalert i S.D.-enheter som gjenspeiler grad av forandring i artssammensetning.

som første akse ved separate ordinasjoner av prøveflater fra fattigere, respektivt rikere sumpskog. Prøveflatene fordelte seg jevnt langs aksene, noe som viser at overgangen mellom (flateskåre < ca. 1,75 S.D.-enheter) og skjer gradvis (se Fig. 10). Prøveflater fra samme sumpskogslokalitet viste stor spredning langs denne aksene (Fig. 10); alle 11 sumpskogslokaliteter var representert med prøveflater på begge sider av 2-S.D.-linja.

Eksempler på arter som i vårt materiale er typiske for våte forsenkninger er *Caltha palustris* (soleihov), *Galium palustre* (myrmaure; Fig. 11C), *Potentilla palustris* (myrhatt), *Glyceria fluitans* (mannasøtgras), *Bryum pseudotriquetrum* (bekkevrangmose) og *Aneura pinguis* (fettmose). Eksempler på arter som er typiske for tørrere partier er (småplanter av) *Sorbus aucuparia* (rogn), *Vaccinium myrtillus* (blåbær), *Brachythecium reflexum* (sprikelundmose), *Dicranum majus* (blanksigd), *D. scoparium* (ribbesigd), *Plagiothecium laetum* (glansjammemose; Fig. 11D), *Tetraphis pellucida* (firtannmose), *Calypogeia integristipula* (skogflak) og *Lepidozia reptans* (tusenbeinkrek).

Artstettheten for blad- og levermoser økte, mens antallet karplante- og torvmose (*Sphagnum*)-arter pr. prøveflate avtok fra våte til tørrere partier langs aksene (Tab. 4). Det



var ofte stor forskjell i plassering langs DCA-akse 2 mellom prøveflater fra samme sumpskogslokaltet som ligger nær hverandre i terrenget; det mest ekstreme eksemplet er flatene 9 og 8 som har laveste, respektivt høyeste skåre langs denne aksene til tross for at avstanden mellom flatenes sidekanter bare er 1,3 m! DCA-akse 2, vannstandsvariablene og mikrotopografivariablene hadde samme romlige fordelingsmønster, med særlig sterk romlig struktur i avstandsområdet 0,75–1,5 m. Dette viser at denne vegetasjonsgradienten skyldes variasjon i mikrorelieff på sumpskogsoverflata, og at tuenes utstrekning ofte er mindre enn 1,5 m.

Treinnflytelsesvariabler og jordkjemiske og -fysiske variabler har romlig struktur på grovere skalaer, noe som indikerer at korrelasjonene mellom disse forklaringsvariablene og DCA-akse 2 ikke skyldes noen årsakssammenheng. Vekslingen mellom våte og tørrere partier på sumpskogsoverflata er en parallell til “tue-løsbunn-gradienten” på myr. Begge er sterkest relatert til dybden til vannspeilet og har variasjon på samme romlige skala (jf. Ohlson & R. Økland 1998, se også R. Økland 1989a). På myr representerer denne mikrostrukturvariasjonen (R. Økland 1989b) den fineste skalaen for hydromorfologisk

variasjon. Variasjon langs denne gradienten er beskrevet i undersøkelser av myrkantvegetasjon (Sjörs 1948, Malmer 1962, Fransson 1972), utført med myrvegetasjonsøkologiens smårute-metodikk, men kommer ikke eller bare i liten grad til uttrykk i undersøkelser av sumpskogsvegetasjon med store prøveflater (f.eks. Kielland-Lund 1981, Vitt et al. 1990, Korpela & Reinikainen 1996).

Dybden til grunnvannsspeilet er viktig for planteartenes fordeling på fin skala i myr og sumpskog av flere ulike årsaker. Karplanter som er begrenset til tørrere partier i sumpskog (og til tuer i myr) har mykorrhiza og/eller mangler gjennomluftingsvev i røttene (Metsävainio 1931), og er derfor følsomme for langvarig vannmetning av jorda (Malmer 1962, Bannister 1964a, Bell & Tallis 1974). For karplanter med hovedforekomst i våte forsengkninger forholder det seg omvendt; de har (ofte dype) rotsystemer med gjennomluftingsvev mens de mangler mykorrhiza, men kan i stedet være følsomme for uttørring (Malmer 1962, Bannister 1964b). Ektohydriske kryptogamer, det vil si det store flertall av mose- og lavararter som tar opp vann og næringsstoffer gjennom hele overflata



Fig. 12. Finskalauevnheter som f.eks tuete partier ved trebasis skaper egnede voksesteder for mange mindre mosearter.

(Buch 1947, Blum 1973), fordeler seg langs en gradient i avstand til grunnvannsspeilet fordi fuktighetstilgangen er den enkeltfaktoren som sterkest begrenser disse artenes vekst under normale feltforhold (Stålfelt 1937, R. Økland 1997b). De mekanismene som bestemmer moseartenes fordeling langs den tilsvarende gradienten på myr er undersøkt og/eller diskutert av Rydin (1986, 1993a, 1993b),

R. Økland (1989a, 1990c) og Nordbakken (1996b), blant mange andre.

På myr er gradienten relatert til dybden til grunnvannsspeilet den viktigste eller en av de viktigste årsakene til variasjon i vegetasjonen på lokal skala (Malmer 1962, R. Økland 1989a, 1990b, Nordbakken 1996a). Vår undersøkelse viser at det samme er tilfellet for sumpskog. I skog på fastmark finnes derimot ingen helt tilsvarende gradient sjøl om det også i skogbunnen er variasjon i midlere jordfuktighet og grad av forsumpning (Foster 1984, R. Økland & Eilertsen 1993, Rydgren 1996, T. Økland 1996). (3) En tredje vegetasjonsgradient, mindre framtrædende enn de to hovedgradientene, var relatert til **forekomsten av fin-skala uevnheter** (Fig. 12). Denne gradienten opptrådte som DCA-akse 4 og som LNMDS-akse 3, og ble også funnet ved separat ordinasjon av kryptogamer. Aksen var sterkest korrelert med mikrotopografivariablene vertikalutstrekning og med maksimal helning (Tab. 3), som imidlertid økte nesten like sterkt langs DCA-akse 2 og fra våte mot tørrere partier (korrelasjoner mellom DCA-akse 2 og dybden til mediant grunnvannsspeil på den ene siden og vertikalspenn og maksimal helning på den andre siden;

$\tau = 0,22-0,26$ ;  $P < 0,0001$ ). Fordi alle DCA-ordinasjonsakser er uavhengige av hverandre, representerer likevel denne tredje vegetasjonsgradienten en *distinkt* vegetasjonsgradient relatert til mikrotopografi, som er *uavhengig* av dybden til vannspeilet. Et mer detaljert blikk på prøveflatenes fordeling langs DCA-akse 4 viser også at det først og fremst er prøveflater fra tørrere partier i sumpskogen som spres langs denne akse.

Aksen skiller prøveflater fra sammenhengende, tørrere områder dominert av *Polytrichum commune* (storbjørnemose) og *Sphagnum girgensohnii* (grantorvmose) fra hvelvete tuepartier med brattkanter og andre fin-skala ujevnheter som fremmer forekomst av små moser. Artstettheten økte for blad- og levermoser langs gradienten (Tab. 4). Typiske arter for slike voksesteder med "lommepreg" er *Plagiomnium affine* (skogfagermose), *Tetraphis pellucida* (Firtannmose), *Barbilophozia attenuata* (piskeskjeggmoser), *Blepharostoma trichophyllum* (piggtrådmose) og *Cephalozia bicuspidata* (broddglefsemose). Tilsvarende vegetasjonsgradienter, som skiller steder med store, rasktvoksende arter fra steder med små, saktevoksende arter er tidligere funnet både i skog og på myr. I skog, liksom i vår undersøkelse fra sumpskog, er denne gradienten relatert til mikrotopografisk variasjon i bunnsjiktet (Goth & Røeggen 1994, Rydgren et al. 1999; se også R. Økland & Bendiksen 1985 og R. Økland 1994). Vegetasjonsgradienten på myr relatert til vegetasjonens torvproduserende evne gjenspeiler derimot ulike faser i vegetasjonens naturlige dynamikk, tilsynelatende uten årsak i fysiske økologiske forhold (Malmer 1962, R. Økland 1989a, 1990b, 1990c, Nordbakken 1996a). I denne henseende viser derfor variasjonen innen de tørre partiene i sumpskogen større likhet med skog enn med myr.

En fjerde vegetasjonsgradient ble funnet som DCA-akse 3 (og ved ordinasjon av enkelte deldatasett), men ikke i LNMDS. Prøveflater fra de ulike sumpskogene opptrådte samlet langs denne akse. For eksempel ble prøveflater fra fattigere sumpskogspartier innen lokalitet 8 skilt fra flater fra sumpskogene 2 og 11, og prøveflater fra sumpskog 3 ble skilt fra flater fra lokalitet 9. DCA-akse 3 var ikke sterkt korrelert med noen miljøvariabler eller med artstetthet for noen artsgrupper (Tab. 3–4). Vår tolkning er derfor at denne ordinasjonsaksen viser at det er store floristiske forskjeller mellom enkelte sumpskoger; og at disse forskjellene forårsakes av økologiske faktorer vi ikke har målt, eller er uten årsak i

De fleste DCA-ordinasjonsaksene har gradientlengde over 3,0 S.D.-enheter; ensbetydende med stor endring i artssammensetning og dermed at det finnes et betydelig antall nisjer langs de underliggende komplekse økologiske gradientene. Det store antallet arter med lav frekvens i materialet bidrar også litt til å gjøre gradientlengden stor [se Eilertsen et al. (1990) for forklaring].

## Konklusjon

Delundersøkelse I viser at det er to hovedgradienter i den undersøkte sumpskogsvegetasjonen, som klart kan relateres til økologiske kompleksgradienter:

(1) Gradienten relatert til jordas (og grunnvannets) **nærings- og surhetsstatus**

(2) Gradienten relatert til **dybden fra gjennomsnittlig bunnsjiktstnivå til det mediane grunnvannsspeilet.**

I tillegg finnes en tredje, mindre framtrædende, vegetasjonsgradient:

(3) Gradienten relatert til **forekomsten av fin-skala ujevnheter** i de tørrere partiene i sumpskogen

Undersøkelsen viser dessuten at:

- Sumpskogen har en stor artspool, men mange av disse artene forekommer svært spredt og bare på en eller noen få av de undersøkte sumpskogslokalitetene. Sammen med mangfoldet av nisjer langs hovedgradientene bidrar dette til stor variasjon i artssammensetning i sumpskogsvegetasjonen.
- Det er store floristiske forskjeller mellom enkelte sumpskoger som ikke har noen åpenbar økologisk forklaring

## **Oppsummering av delundersøkelse II – variasjon i arts-sammensetning, artsmangfold og økologiske faktorer fra granskog på fastmark til gransumpskog**

II har som hovedformål å analysere variasjonen i vegetasjon og økologiske faktorer gjennom overgangssonen mellom granskog på fastmark og gransumpskog, med

- Å vurdere hvorvidt hypotesen om en gradvis overgang i vegetasjon og økologiske forhold fra granskog på fastmark med forsumpete flekker til gransumpskog (se Malmström 1931) er holdbar for Øst-Norge.
- Utarbeidelse av en hensiktsmessig voksestedstypeklassifisering.

### **Materiale og metoder**

#### **Materialet**

Vegetasjonsmaterialet er satt sammen av to datasett:

- Smårutefrekvensobservasjoner for alle 152 arter som ble registrert i de 98 prøveflatene á 1 m<sup>2</sup> klassifisert som fattigere sumpskog, det vil si prøveflater med skårer < 2.5 S.D.-enheter langs DCA-akse 1 i ordinasjonen av alle 150 sumpskogsprøveflater (se oppsummering av I).
- Smårutefrekvensobservasjoner for alle 86 arter som ble registrert ved analyse av 50<sup>2</sup> i granskog på fastmark i Østmarka naturreservat i 1998 (overvåkingsområdet Rausjømarka) som del av NIJOS-prosjektet "Vegetasjonsøkologisk overvåking av boreal barskog i Norge" (T. Økland 1990, 1996, 1999).

Materialet består dessuten av tilsvarende datasett for:

- Artstetthet for 6 artsgrupper i de 148 prøveflatene.
- Observasjoner av 29 utvalgte forklaringsvariabler; 19 registrert i alle 148 prøveflater, 8 registrert kun i sumpskogsflatene og 2 registrert kun i flater fra granskog på fastmark

#### **Samplingsmetodikk i granskog på fastmark**

En variant av tilfeldig prøveflateplassering ble valgt (se kart og mer utfyllende beskrivelse

i T. Økland 1996), som et kompromiss mellom objektivitet og tidsforbruk (R. Økland 1990a). Ti makroruter á  $5 \times 10$  m ble subjektivt plassert (se Fig. 1) for å dekke variasjonen i de antatt viktige miljøgradientene; eksposisjon, næringsforhold, lysforhold, topografi, jordfuktighet etc.

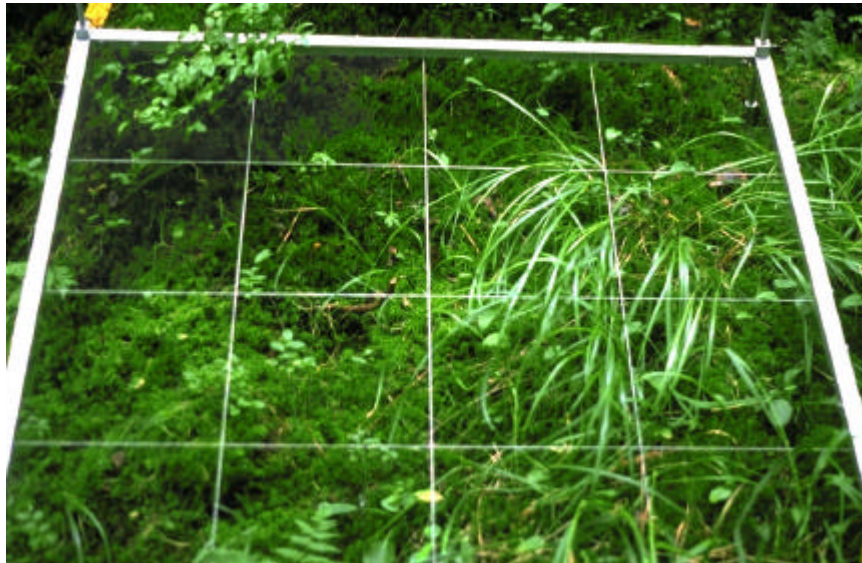


Fig. 13. Torvmosedominans i bunnssjiktet i en forsumpet flekk i granskog på fastmark. Bildet viser også analyseramme, med oppdeling i 16 småruter.

Materialet inkluderer forsumpede flekker i granskog på fastmark (Fig. 13), helt inntil grensa til sumpskog, og makroruter ligger til dels svært nær enkelte av de undersøkte sumpskogslokalitetene.

Fem prøveflater (“mesoruter”) á  $1 \text{ m}^2$  ble plassert tilfeldig innenfor hver av makrorutene. I tilfeller der et tre ville ha

hindret analyse eller der en stein ville ha dekket mer enn 20% av den aktuelle flata, ble posisjonen forkastet og en ny posisjon valgt etter et fast system for å unngå subjektivitet.

### Registrering av forklaringsvariabler i granskog på fastmark

De 19 forklaringsvariablene som er felles for sumpskog og granskog på fastmark ble registrert ved bruk av de samme eller tilsvarende analysemetoder [se Tab. 2, T. Økland (1990, 1996) og II for utførlig redegjørelse].

Beregning av treinnflytelsesvariabler for granskog på fastmark tar utgangspunkt i kartfesting og oppmåling av trær med stammesentrum innenfor  $9 \times 14$  m-flater med makroruta i sentrum. Jordkjemiske egenskaper og glødetap ble bestemt i prøver innsamlet fra humuslagets øverste 5 cm, i tilknytning til hver enkelt prøveflate. Disse prøvene ble analysert ved Landbrukets analysesenter, Ås [se T. Økland (1996) for detaljer]. Jorddybde ble målt i åtte faste punkter 10–15 cm fra hver av de fire prøveflatesidekantene.

De to forklaringsvariablene som er unike for granskog på fastmark er:

- Jordfuktighet (*Fuktighet*), bestemt på volumbasis i en separat serie av prøver tatt fra de 5 øverste cm av humuslaget. Prøveserien ble samlet i løpet av en dag, noen dager etter siste regnfall, og representerer antatt normale (“mediane”, R. Økland & Eilertsen 1993, T. Økland 1996) jordfuktighetsforhold.
- Eksposisjonsugunstighet (*EkspUgun*), angitt på en skala fra 0 (NNØ) til 200 (SSV).

### Statistisk analyse

DCA-ordinasjon ble brukt til å oppsummere hovedgradientene i vegetasjonen på grunnlag av artsinventaret i de 148 vegetasjonsanalysene. Tolkning av ordinasjonsaksene besto i beregning av korrelasjoner (Kendall's  $\tau$ ) mellom prøveflateposisjoner langs DCA-aksene og forklaringsvariablene. Fordi en del variabler var registrert bare i sumpskog eller bare i granskog, ble korrelasjoner beregnet separat for:

- (1) Alle 148 prøveflater (for 19 variabler registrert i alle prøveflater),
- (2) 98 sumpskogsprøveflater (27 variabler), og
- (3) 50 prøveflater i granskog på fastmark (21 variabler)

Korrelasjoner ble også beregnet mellom prøveflatenes plassering langs aksene og artstetthetsvariabler.

## Resultater med tolkning

### Ordinasjon med økologisk tolkning

Ordinasjonsanalysen av det sammensatte datasettet med 148 prøveflater med påfølgende tolkning viste at gransumpskog (lave skårer) og granskog på fastmark utgjør motpoler langs én hovedvegetasjonsgradient, DCA-akse 1 (Fig. 15). Den store gradientlengden ( $> 5$  S.D.-enheter) viser at det var stor variasjon i artssammensetning. Gransumpskogsflatene var spredd over et mye større område langs DCA-akse 1 enn granskogsflatene; variasjonen i artssammensetning var altså mye mindre i granskogen enn i gransumpskogen.



ervat, 98 i fattigere  
§ 2. Prøveflater fra  
11, prøveflater fra  
ne er skalert i S.D.-

tt  
ot  
g  
r  
r  
n  
e  
a  
-  
i  
il  
i  
e  
i  
y  
å  
r  
r  
i  
e  
n  
e



økologiske hoved-forskjellene mellom gransumpskog og granskog på fast-mark. Den meget sterke korrelasjonen mellom dybden til vannspeilet og DCA-akse 1 i

Tab 5

sumpskogen indikerer derfor at det utslagsgivende faktoren er at sumpskogen alltid eller nesten alltid har et fritt grunnvannsspeil stående over mineraljorda og dermed mer permanent fuktig jord enn granskogen på fastmark som i hvert fall i perioder tørker ut (jf. Malmström 1931). En tilsvarende gradient i grad av forsumpning og jorddybde fra forsumpet fastmarksskog til “skogmyr” og “myrkantskog” ble også funnet av Korpela & Reinikainen (1996) ved ordinasjon av prøveflater fra et bredt spekter av finske fuktmarksskoger.

DCA-akse 3 gjenspeiler en gradient i jordas næringsforhold og surhet, både innen gransumpskog og innen granskog på fastmark (se Tab. 5). Dette stemmer overens med at tilsvarende gradienter er funnet i studier av boreal barskog på fastmark (Tonteri et al. 1990, T. Økland 1990, 1996, R. Økland & Eilertsen 1993), samt i studier av sumpskog i vid forstand (Korpela & Reinikainen 1996, I). Dette understreker at gradienten i jordas næringsinnhold og surhetsstatus generelt er viktig i boreal grandominert skogvegetasjon.

DCA-aksene 2 og 4 er korrelert med ulike forklaringsvariabler i sumpskog og i fastmarks-skog. Vi tar dette til inntekt for at mye av variasjonen innen de to skogtypene er usammen- liknbar og forårsaket av ulike sett av økologiske faktorer. DCA-akse 2 er i sumpskogen en parallell til DCA-akse 3 i ordinasjonen av sumpskogsprøveflater (se I), som skiller prøveflater fra ulike sumpskoger uten å kunne gis noen økologisk tolkning. I granskogen på fastmark er denne gradienten sterkest korrelert med glødetap, N og pH (Tab. 5). DCA-akse 4 (som tilsvarende DCA-akse 1 ved separat ordinasjon av granskogsflatene; T. Økland 1996) er i granskog på fastmark korrelert med variabler som uttrykker næringsstatus, jordfuktighet og treinnflytelse. I sumpskogen er ingen variabler korrelert med denne akse. Dette indikerer at variasjonen i artssammensetning langs gradienten i jordas næringsstatus både har en komponent som er felles for fastmarksskog og sumpskog (uttrykt langs DCA-akse 2) og en komponent som er unik for granskog på fastmark.

### Variasjon i artstetthet fra sumpskog til granskog

Tab. 6. Kendall’s rangkorrelasjonskoeffisienter ( $\tau$ ) mellom ruteposisjoner langs hver av de fire første DCA-ordinasjons-aksene (ordinasjon av 148 prøve-flater, 98 i fattigere sumpskog og 50 i granskog på fastmark) og artstetthet (antall arter pr. 1-m<sup>2</sup> prøveflate). \* P < 0,05, \*\* P < 0,0025, \*\*\* P < 0,0001. Svært sterke korrelasjoner ( $|\tau| > 0,4$ ) er angitt med uthevet skrift.

Variabel	DCA-akse			
	1	2	3	4
Karplanter	-0,322***	-0,073	0,248***	0,049
Bladmoser	0,111	0,070	-0,148*	-0,006
Torvmoser	<b>-0,665***</b>	-0,190**	-0,140*	0,147
Levermoser	0,314***	0,140*	-0,136*	-0,063
Kryptogamer	0,121*	0,074	-0,145*	-0,016
Alle arter	-0,092	0,048	-0,041	0,018

Total artstetthet (det vil si totalt antall arter i hver 1-m<sup>2</sup>-prøveflate) var ikke korrelert med posisjon langs gradienten fra gransumpskog til granskog på fastmark (Tab. 6), til tross for at den totale artsrikdommen er langt større i gransumpskogen enn i granskogen på fastmark (212 arter i 150 prøveflater mot 86 arter i 50 prøveflater). DCA-ordinasjonen gir en sterk indikasjon på at årsaken til at det er større variasjon i hvilke arter som forekommer sammen i gransumpskogen er at mangfoldet av nisjer er mye større i sumpskogen enn i granskogen; prøveflater fra sumpskogen er spredd over et langt større intervall langs DCA-akse 1 enn prøveflater fra granskog på fastmark. Det store antallet arter med lav frekvens og tilsynelatende tilfeldig forekomst i sumpskogen bidrar også til å



Fig. 16. Flere torvmosearter i mosaikk, blant andre *Sphagnum squarrosum* (spriketorvmose) og *Sphagnum teres* (beitetorvmose). Begge finnes i gransumpskog i Østmarka, men mangler i skog på fastmark.

*Polytrichum commune* (storbjørnemose), mens andre har et tyngdepunkt som både omfatter tørrere steder i gransumpskog og forsumpete flekker i granskog, for eksempel *Sphagnum girgensohnii* (grantorvmose) og *Calypogeia muelleriana* (sumpflak). Mange av de vanligste artene i blåbærdominert granskog forekommer også i relativt store mengder i gransumpskogen; deres tyngdepunkt strekker seg fra granskogen til de tørreste stedene i gransumpskogen. Eksempler på slike arter er *Maianthemum bifolium* (maiblom), *Hylocomium splendens* (etasjemose), *Vaccinium vitis-idaea* (tyttebær) og *Vaccinium*

fuktigere) partiene av gransumpskogen, men går ikke inn i granskogen. Eksempler på slike arter er *Rubus chamaemorus* (molte), *Calamagrostis purpurea* (skogrørkvein), *Aulacomium palustre* (myrfiltmose), *Straminergon stramineum* (grasmose) *Sphagnum angustifolium* (klubbetorvmose) og *S. centrale* (krattetorvmose) og *S. squarrosum* (spriketorvmose; Fig. 16). Mange arter forekommer imidlertid både i gransumpskog og i granskog. Noen av disse har sitt tyngdepunkt i gransumpskogen, for eksempel *Hylocomiastrum umbratum* (skyggehusmose) og



Fig. 17(forts.).

*myrtillus* (blåbær). De fleste av disse artene tynnes raskt ut mot steder i gransumpskogen der grunnvannsstanden er høy. Noen arter har tyngdepunkt på fastmark, men finnes også spredt på tørrere steder i gransumpskogen, for eksempel *Polytrichum formosum* (kystbjørnemose) og *Melampyrum sylvaticum* (småmarimjelle). Bare ytterst få blant de relativt hyppig forekommende artene er eksklusive granskogsarter, og flere av de artene som forekommer i granskog på fastmark men ikke i fattigere sumpskog [f.eks. *Melampyrum sylvaticum* (småmarimjelle) og *Calamagrostis arundinacea* (snerprørkvein)] forekommer i rikere gransumpskog (se I).

## Konklusjon

Delundersøkelse II viser at:

- Selv om vegetasjonsgradienten fra våte forsenkninger til tørrere partier i sumpskog fortsetter via forsumpet skogbunn i granskog på fastmark til tørr fastmarksskog, er grensa mellom sumpskog og granskog på fastmark relativt skarp; med de klimatiske forhold en finner i undersøkelsesområdet får mange plantearter ikke oppfylt voksestedskravene sine på forsumpete flekker i granskogen og er derfor begrenset til sumpskoger (med permanent grunnvannsspeil).
- Det er dels sammenfallende, dels helt ulike årsaker til variasjon innen gransumpskog og
- Gransumpskogen har større total artsrikdom enn granskog på fastmark på grunn av et større antall nisjer og et større antall arter med tilsynelatende tilfeldig forekomst, ikke fordi det gjennomsnittlige antallet arter pr. m<sup>2</sup> (artstettheten) er større

Delundersøkelse II dokumenterer dessuten hvordan ulike planterarter fordeler seg langs gradienten fra gransumpskog til granskog på fastmark.

- Det tilhørende datasettet med observasjoner av 53 forklaringsvariabler.

Til grunn for delundersøkelsen ligger metoder for å angi (1) “avstander mellom prøveflatene langs økologiske hovedgradienter”, og (2) “ulikhet i artssammensetning”.

Avstander langs økologiske gradienter ble angitt på to ulike måter, begge med utgangspunkt i resultatene av delundersøkelse **I** (se **I** og oppsummeringen av **I**):

(1) Basert på PCA-ordinasjonen av forklaringsvariabeldatasettet. På tilsvarende måte som aksene i en DCA-ordinasjon av et vegetasjonsdatasett oppsummerer hovedgradientene i artssammensetning, oppsummerer en PCA-ordinasjon av et forklaringsvariabeldatasett de økologiske hovedgradientene. Aksene i PCA-ordinasjonsdiagrammet kan ses på som et ; et koordinatsystem med økologiske hovedgradienter som akser. En stor andel av variasjonen i vårt forklaringsvariabeldatasett kom til uttrykk langs PCA-aksene 1 og 2. Vi lot derfor disse to aksene utgjøre aksene i et økologisk rom med to dimensjoner, *PCA-rommet*. Prøveflatenes skårer langs PCA-aksene 1 og 2 bestemte deres plassering i PCA-rommet. Avstanden mellom prøveflatepar i dette rommet ( ) ble regnet ut som Euklidsk avstand (ved bruk av Pytagoras’ læresetning).



(2) Basert på DCA-ordinasjonen av vegetasjonsdatasettet. Sjøl om DCA-ordinasjonsakser egentlig er vegetasjonsgradienter, kan de etter økologisk tolkning med bruk av et uavhengig sett av forklaringsvariabler ses på som gradienter i økologiske forhold og vegetasjon (R. Økland 1990a). Vi brukte de to første DCA-ordinasjonsaksene som et alternativt økologisk rom med to dimensjoner, *DCA-rommet*, der avstander mellom prøveflatepar ble regnet ut på samme måte som i PCA-rommet (se over).

“Prosent ulikhet” ble brukt som mål på *floristisk ulikhet* [ulikhet i artssammensetning; jf. R. Økland (1990a) hvor også formelen er gjengitt] mellom alle par av prøveflater. Prosent ulikhet er et tall mellom 0 og 1 der 0 angir at de to prøveflatene inneholder de samme artene i samme mengde mens 1 angir at prøveflatene ikke har noen arter felles.

Økologisk avstand (i begge økologiske rom) ble regnet ut for alle par av prøveflater. All videre bearbeiding og hypotesetesting ble gjort parallelt for de to økologiske rommene, fordi samme resultat for begge økologiske rom vil gi betydelig økt styrke til holdbarheten av konklusjonene.

For å konstruere en metode for testing av hypotesen (prinsippene er illustrert i Fig. 18), tok vi utgangspunkt i generell økologisk kunnskap:

- (1) Jo mer forskjellige to voksesteder er med hensyn til økologiske forhold (økende økologisk avstand), desto større vil forskjellen i artssammensetning (floristisk ulikhet) normalt være mellom dem (Gauch 1973).
- (2) Når avstanden mellom prøveflatepar i det økologiske rommet øker, øker også prosent ulikhet i artssammensetning jevnt (tilnærmet lineært) inntil den økologiske avstanden når en terskelverdi (R. Økland 1986a).

Vi verifiserte at begge påstandene var gyldige for begge de to økologiske rommene.

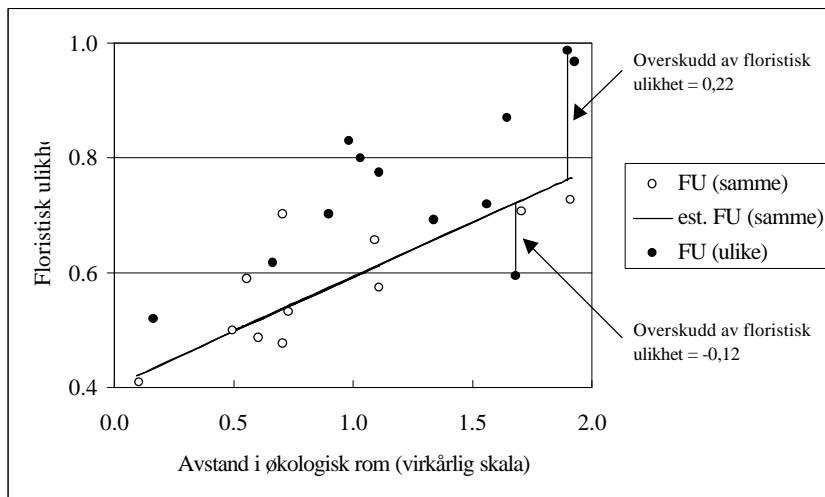


Fig. 18. Prinsippskisse for metodikk brukt i delundersøkelse III til å teste hypotesen at to prøveflater med samme avstand seg imellom langs de to økologiske hovedgradientene har ikke mer lik artssammensetning om de ligger i samme enn om de ligger i ulike sumpskogslokaliteter. FU - floristisk ulikhet; “samme” og “ulike” refererer seg til par av prøveflater fra samme respektivt ulike sumpskogslokaliteter. “Forv FU” angir forventet floristisk ulikhet som funksjon av økologisk avstand, beregnet ved regresjonsanalyse av alle prøveflatepar fra samme sumpskogslokalitet. Overskudd av floristisk ulikhet (i forhold til forventningsverdien) er vist for to par av prøveflater fra ulike sumpskoger (ytterligere forklaring i teksten).

Økologiske rommene er en tilnærmet lineær var av prøveflater med met.

Økologisk lokalitet som en skoger. Først brukte vi rette linja som best ulikhet i utvalget av prøveflatepar fra samme sumpskogslokalitet.

Økologisk ulikhet. Overskuddet av floristisk ulikhet er vist for to par av prøveflater fra ulike sumpskoger (ytterligere forklaring i teksten). Uavhengig av t vi gjennom-snittlig

overskudd av floristisk ulikhet for alle parene av prøveflater der den ene prøveflata lå i én gitt sumpskogs-lokalitet (f.eks. 1) og den andre lå i en annen gitt sump-skogslokalitet (f.eks. 2); det *gjennom-snittlige overskuddet av floristisk ulikhet mellom par av sumpskogslokaliteter*. Vi beregnet også gjennomsnittlig overskudd av floristisk ulikhet for alle par av prøveflater der den ene prøveflata lå i en gitt sumpskogslokalitet og den andre lå i en hvilken som helst annen lokalitet; det *gjennomsnittlige overskuddet av floristisk ulikhet for en gitt sumpskogslokalitet*. Denne størrelsen viser hvilke sumpskogslokaliteter som hadde mest (og hvilke som hadde minst) avvikende artssammensetning (etter at det var tatt hensyn til de økologiske forskjellene).

For å finne ut om overskuddet av floristisk ulikhet var relatert til plassering langs gradienten i jordas surhets- og næringsstatus eller sumpskogenes areal, beregnet vi  $\tau$  mellom det gjennomsnittlige overskuddet av floristisk ulikhet for en gitt sumpskog og (1) middelskåre langs DCA-ordinasjonsaksene for prøveflater fra en gitt sumpskog og (2) sumpskogenes areal.

## Resultater med tolkning

Det gjennomsnittlige overskuddet av floristisk ulikhet for alle par av prøveflater fra ulike sumpskoger var sterkt signifikant større enn null for begge de økologiske rommene ( $t$ -tester:  $P \ll 10^{-10}$ ). Den gode overensstemmelsen mellom parvise beregninger (for de to økologiske rommene) av gjennomsnittlig overskudd av floristisk ulikhet for en gitt  $\tau = 0,624$ ,  $P = 0,008$ ,  $n = 11$ ) ga ytterligere støtte til at resultatene er troverdige. Hypotesen måtte derfor forkastes; *prøveflater fra tilsvarende voksesteder er mer ulike i artssammensetning om de kommer fra ulike sumpskogslokaliteter enn om de kommer fra samme sumpskogslokalitet*.

De rikere sumpskogslokalitetene 3, 5, 6 og 9 hadde gjennomsnittlig overskudd av floristisk ulikhet for en gitt sumpskogslokalitet som var større enn totalmiddelverdien, mens det motsatte var tilfellet for de fattigere sumpskogslokalitetene 2, 4 og 11. Middelskåren til prøveflatene fra en og samme sumpskog langs DCA-akse 1 (som er relatert til jordas nærings- og surhetsstatus) var sterkt positivt korrelert med gjennomsnittlig overskudd av floristisk ulikhet for en gitt sumpskog (to økologiske rom: Kendall's  $\tau = 0,673$  og  $0,697$ ,  $P = 0,003$  og  $0,004$ ,  $n = 11$ ). Det betyr at artssammensetningen på de rikere sumpskogslokalitetene er mer spesiell og mindre forutsigbar ut fra voksestedsforholdene enn artssammensetningen på fattige sumpskogslokaliteter. Ingen slik sammenheng ble funnet for DCA-akse 2 (relatert til dybden til grunnvannsspeilet; Kendall's  $\tau = 0,018$  og  $0,220$ ,  $P > 0,3$ ,  $n = 11$ ). Det var heller ikke å vente ettersom det var liten forskjell mellom sumpskogslokalitetene og stor variasjon innen hver sumpskogslokalitet i dybden til vannspeilet (**I**).

Gjennomsnittlig overskudd av floristisk ulikhet for en gitt sumpskogslokalitet var negativt korrelert med arealet av sumpskogslokaliteten (Kendall's  $\tau = -0,500$  og  $-0,477$ ,  $P = 0,034$  og  $0,042$ ,  $n = 11$ ); det vil si at små sumpskogslokaliteter hadde større overskudd av floristisk ulikhet enn større lokaliteter. Men, dersom vi korrigerer disse korrelasjonene for samvariasjonen mellom areal og plassering langs næringsgradienten, ved å beregne partielle korrelasjoner der variasjonen langs DCA-akse 1 (som gjenspeiler plassering langs næringsgradienten) er tatt vekk, finner vi ikke lenger noen sammenheng (Kendall's  $\tau = -0,012$  og  $0,071$ ,  $P > 0,5$ ,  $n = 11$ ). Vi tolker dette som et resultat av det ikke er noen

årsakssammenheng mellom arealet og det gjennomsnittlige overskuddet av floristisk ulikhet for en gitt sumpskogslokalitet.

Det ble ikke funnet noen sammenheng mellom gjennomsnittlig overskudd av floristisk ulikhet mellom par av sumpskogslokaliteter og den geografiske avstanden mellom sumpskogslokalitetene (Kendall's  $\tau = 0,002$  og  $0,006$ ,  $P > 0,95$ ,  $n = 50$  og  $53$ ). Dette betyr at to sumpskogslokaliteter med tilsvarende voksestedsforhold ikke har større likheter i artssammensetning om de ligger nær hverandre i terrenget enn om avstanden mellom dem er

Hvordan kan det så ha seg at det store artsutvalget, særlig i rikere sumpskog, fordeler seg med stor grad av tilsynelatende tilfeldighet på potensielle voksesteder, uavhengig av avstanden mellom sumpskogslokalitetene? En betingelse for stor grad av tilsynelatende tilfeldigheter i artssammensetning og artsmengde (R. Økland 1990a) eller uorden i artenes fordeling (Fowler 1990) er en stor artspool (Eriksson 1993) med mange mindre vanlige arter. Årsaken til den store artspoolen i sumpskog er at forholdene for plantevekst er gunstige (god vanngjennomstrømning, konstant fuktighet, godt næringstilsig), at sumpskog inneholder spesielle habitater med kilde- og sigevannspåvirkning (*wet flushing*; Samuelsson 1917, Nordhagen 1928, Malmström 1949) og at det er stor variasjon langs viktige økologiske kompleksgradienter og derfor stort nisjemangfold (Shmida & Wilson 1985).

De observerte mønstre kan skyldes prosesser i nåtid eller nær fortid, de kan være resultatet av prosesser som pågikk i tidligere tider men som ikke lenger er aktive (eller en kombinasjon av disse). Den fragmenterte utbredelsen av sumpskoger, og kanteffekter fra tilgrensende skog, kan settes i sammenheng med relevante prosesser i nåtid og nær fortid. Sumpskogslokalitetene dekker små arealer og ligger som små, adskilte øyer i landskapet. Sumpskoger er derfor potensielle voksesteder for mange arter som ikke finner noe voksested i den omkringliggende barskogen på fastmark, og mange sumpskogsarter får derfor en fragmentert utbredelse. Betydningen av tilfeldigheter, f.eks. i spredning og etablering, for en arts forekomstmønster, øker med økende sjeldenhet, økende grad av fragmentert utbredelse, avtakende lokal populasjonsstørrelse og avtakende spredningsevne (Collins et al. 1993). I seg sjøl forventes fragmenteringen å resultere i økende gjennomsnittlig overskudd av floristisk ulikhet mellom par av sumpskogslokaliteter når den geografiske avstanden mellom lokalitetene øker, fordi spredning og andre biologiske prosesser er sterkt romlig autokorrelert (Palmer 1988, Legendre 1993). Ingen slik sammenheng ble imidlertid funnet i vårt materiale, noe vi tolker som en indikasjon på at fragmenteringen ikke i seg sjøl har avgjørende betydning for arters og artsmangfoldets

sumpskogene innen et landskap. Detaljerte studier av arters forekomstmønstre i et fragmentert landskap med en mosaikk av sumpskog og fastmarksskog er imidlertid nødvendig for å kunne bestemme fragmenteringens spesifikke betydning med større nøyaktighet.

Kanteffekter, den mer eller mindre tilfel-



Fig. 19. Rotvelter har betydning for artsinventaret i sumpskog.

Det er vist at *forstyrrelser* som bl.a. brann og endret beitebruk kan få stor betydning for hydrologi og tresjiktstruktur, og dermed for artsinventaret, i sumpskog (Segerström et al. 1996). Det er uklart om forstyrrelser av ulike slag opptrer med lavere frekvens og intensitet i sumpskog enn i skog på fastmark. Trolig er brannfrekvensen lavere (jf. Engelmark 1987, Hörnberg et al. 1995, Ohlson & Tryterud 1999), mens frekvensen av rotvelter (Fig. 19) er om lag den samme [se Kuuluvainen (1994) og referanser deri]. En konsekvens av den høye produktiviteten i sumpskog er at alle voksesteder i sumpskogen som er velegnet for plantevekst er fylt med planter (jf. I). Bare vassfylte og andre særlig bløte partier som er sterkt utsatt for vann- og iserosjon forblir åpne [de prosessene som holder slike områder åpne er godt undersøkt på myr; se Foster et al. (1983) og Foster & Fritz (1987), og litteraturoversikt hos R. Økland (1989b)]. Etter forstyrrelsesepisoder vokser derfor åpninger i plantedekket oftest raskt igjen, og det tette, rasktvoksende bunnsjiktet hindrer etablering av andre arter og påvirker dødeligheten til andre kryptogamer (jf. Jonsson & Esseen 1998, R. Økland in press) og til karplanter (Backéus 1985, Ohlson & Zackrisson 1992, Rydgren & Hestmark 1997).

“Invasjonsvinduer” (Eriksson & Fröborg 1996) er trolig vesentlig sjeldnere, både i tid og rom, i sumpskog enn i skog på fastmark. Tilfeldigheter i spredning vil derfor kunne spille spesielt stor rolle i sumpskog, med dens store artspool. Dersom ingen eller kun et fåtall av de nyetablerte artene overlever i det lange løp, vil artsmangfoldet forbli lavt og artsinventaret først og fremst bestå av generalister med vid utbredelse. Når så ikke er tilfellet, tyder det på at den gjennomsnittlige etableringsraten stort sett har vært høyere enn utdøingsraten, og at sumpskogene gjennom hele eller det meste av sin opptil 10 000- årige historie har akkumulert arter (jf. Tab. 1, VI). En slik forklaring forutsetter at konkurranse bare i liten grad har ført til lokal utdøing av arter i løpet av det normale tidsintervallet mellom to påfølgende forstyrrelsesepisoder (jf. McCune & Allen 1985, Tilman 1999). Resultatet blir – som i sumpskoger i Østmarka – at hver enkelt sumpskogslokalitet, mer eller mindre uavhengig av nært beliggende sumpskogslokaliteter, over tid utvikler ett mer og mer unikt artsutvalg (Tilman 1999, se også Hubbell et al. 1999), og at det blir en betydelig grad av vikarians, det vil si alternative dominanter i samme habitat, mellom sumpskogslokaliteter.

Lav lokal utdøingsrate i et miljø der invasjonsvinduet bare unntaksvis er åpent, er bare mulig når en stor del av artene har evne til klonal overlevelse og/eller har en langlevet frøbank, såkalt “restpopulasjonsdynamikk” (Eriksson 1996). Vi kjenner ikke den langsiktige dynamikken i plantepopulasjonene i sumpskog, men observasjoner bl.a. på myr (Summerfield 1972) antyder at veletablerte populasjoner kan holde stand i årtusener.

VI viser at de undersøkte sumpskogene, særlig før granas innvandring til Østlandet for ca. 2500 år siden, over en periode på et par tusen år eller mer brant hyppig og at de deretter har brent sjeldnere. Kanskje var det tidligere i sumpskogenes utviklingshistorie oftere åpent for etablering, og kanskje er det slik at arter som vandret inn dengang i betydelig omfang har klart å holde stand gjennom århundrer og årtusener? I så fall

er sumpskogenes artssammensetning idag et resultat av en rekke mer eller mindre tilfeldige begivenheter (på fin skala i tid og rom) opp igjennom hele eller store deler av sumpskogens utviklingshistorie!

## **Konklusjon**

Delundersøkelse **III** viser at sumpskogene, særlig de næringsrike, har et artsinventar som skiller seg mer fra artsinventaret i andre sumpskoger enn forskjellene i økologiske forhold (og geografisk avstand) skulle tilsi. En teori som kan forklare dette er at hver sumpskogslokalitet har sin spesielle utviklingshistorie, og gjennom en serie mer eller mindre tilfeldige begivenheter har akkumulert arter mer eller mindre uavhengig av hverandre.

**IV** har som hovedformål å evaluere ulike arters egnethet som indikatorer på voksesteder i gransumpskog med ulike kombinasjoner av økologiske forhold samt å bidra til en bedre teoretisk forståelse av arters respons på økologiske gradienter

## Materiale og metoder

### Materialet

Materialet består av to datasett:

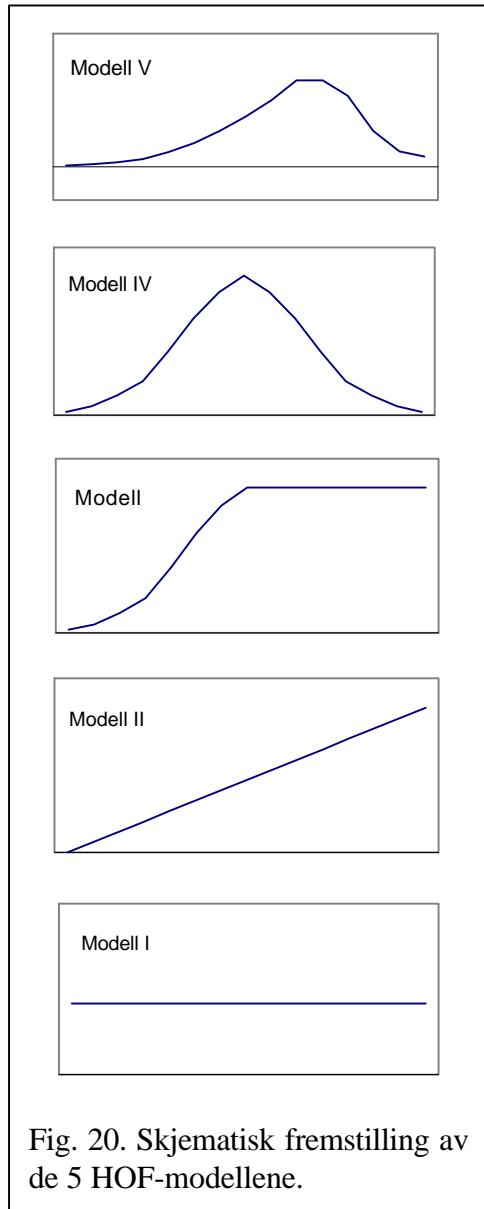
- Smårutefrekvensobservasjoner for alle 112 arter som forekom i mer enn 5% av de 150
- Observasjoner av seks forklaringsvariabler i de samme prøveflatene (se Tab. 2 for nærmere forklaring); (1) Maks helning, 25-cm skala, (2) Treinnflytelse, alle trær, (3) Dybde til mediant vannspeil, (4) Vann-pH I, (5) Jord-pH, målt i vann, og (6) Total-nitrogen.

### Statistiske analysemetoder

En artsresponskurve er en matematisk funksjon som beskriver hvordan artsmengde (her smårutefrekvens) for en gitt art varierer som funksjon av plassering langs en økologisk gradient (målt forklaringsvariabel). En slik artsresponskurve ble tilpasset hver enkelt av de 112 artene for hver av de 6 forklaringsvariablene. Tilpasningen ble gjort ved bruk av “The HOF program”, versjon 2.3 (J. Oksanen; <http://www.helsinki.fi/~jhoksane/>). Dette programmet tilpasser såkalte Huisman-Olff-Fresco (HOF) modeller (Huisman et al. 1993) til dataene. De fem HOF-modellene (Fig. 20) er:

- **Modell V** – asymmetrisk (skjev) entoppet (unimodal) responsfunksjon
- **Modell IV** – symmetrisk entoppet responsfunksjon
- **Modell III** – monoton (jevnt stigende eller jevnt avtakende) responsfunksjon med plata
- **Modell II** – monoton responsfunksjon
- **Modell I** – ingen trend (konstant)

Hver av de fem modellene beskrives matematisk ved en funksjon med et fast antall



parametre (variable størrelser). Funksjonene beskriver generelle sammenhenger mellom artsmengde og forklaringsvariabel, mens modelltilpasning består i å bestemme de parameterverdiene som gjør at overensstemmelsen mellom modell og data blir så god som overhodet mulig. I praksis starter man med den mest komplekse modellen (Modell V), deretter gjentas prosedyren for den nest mest komplekse modellen (Modell IV), etc. For hver ny modell gjøres en statistisk test av hvorvidt forenkling av modellen medfører en signifikant ( $P < 0,05$ ) reduksjon i andelen variasjon i artsmengde som blir forklart. Den enkleste modellen som ikke innebærer en signifikant reduksjon i andel variasjon forklart, blir valgt.

Fordi det er antatt at formen på arters responskurver avhenger av hvor stor grad av forandring det er i artssammensetningen langs en forklaringsvariabel ( $\beta$ -diversiteten), ble  $\beta$ -diversiteten for hver av de seks forklaringsvariablene (i S.D.-enheter; som i DCA-ordinasjon) estimert som gradientlengden i en DCCA-analyse [betinget ordinasjonsanalyse (R. Økland 1996, 1997a; se også ter Braak & Prentice 1988)].

## Resultater med tolkning

### Artsresponskurveform

Andelen arter med respons på en forklaringsvariabel (det vil si andelen arter tilpasset modell II-V) økte fra 58% for Maks helning, som hadde den laveste, til 87% for Total nitrogen som hadde den høyeste  $\beta$ -diversiteten (Pearson's lineære korrelasjonskoeffisient  $r = 0,844$ ,  $P = 0,035$ ,  $n = 6$ ). Andelen entoppete responskurver (modell IV og V) økte også med økende  $\beta$ -diversitet, fra 20% for Treinnflytelse og 25% for Maks Helning til 46–48% for pH og Total nitrogen ( $r = 0,824$ ,  $P = 0,044$ ,  $n = 6$ ). Dette bekrefter tidligere antakelser av at andelen arter som responderer på en økologisk gradient, og andelen arter med entoppet respons, øker med  $\beta$ -diversitet langs gradienten (jf. Austin & Smith 1989, Minchin 1989, R. Økland 1990a). Torvmosene var den artsgruppen som hadde størst andel av entoppete responskurver (48%), fulgt av karplanter (40%), bladmoser (37%) og levermoser (32%); se Fig. 21. Levermosene var også den artsgruppen som hadde størst andel arter uten respons på forklaringsvariablene (32% modell I, jf. Fig. 21). Dette viser at levermosearter i større grad enn arter i andre plantegrupper forekommer tilfeldig langs de økologiske hovedgradientene (jf. T. Økland 1996). En sannsynlig årsak til dette er at mange levermoser er små og avhengig av åpninger i vegetasjonen (laget ved forstyrrelse og/eller med økologiske forhold som er ugunstige for

større arter; R. Økland 1994) der de, i hvert fall for en tid, kan unngå å bli overvokst av større arter (Rydin 1997, R. Økland in press). Disse resultatene indikerer at vi må forvente å finne en lavere andel egnede voksestedstype-indikatorer med hensyn på hovedgradientene i sumpskog blant levermoser enn blant de øvrige plantegruppene, og at det ikke er forskjeller mellom sist-nevnte grupper i denne henseende.

### Arters respons på jordas nærings- og surhetsstatus

Jord-pH og nitrogeninnhold var sterkt korrelert med

hverandre ( $\tau = 0,551$ ,  $P < 0,0001$ , jf. I), og artenes responskurver med hensyn på disse forklaringsvariablene viste derfor store likhetstrekk. Fig. 22 viser, som et eksempel, artenes responskurver på humus-pH. Et stort flertall av karplantene har sin optimumsforekomst i prøveflater med høy pH i jorda, og er derfor potensielle indikatorer på rikere sumpskog. For 23 av de 36 modell II-artene (64%) økte mengden med økende jord-pH, og 73% av artene med entoppet respons (modeller IV og V) hadde optimum ved pH-verdier i jorda under midtpunktet på måleskalaen (4,95).

Eksempler på arter som er begrenset til prøveflater med høy pH, og som derfor indikerer rikere sumpskog, er *Caltha palustris* (soleihov), *Crepis paludosa* (sumphaukeskjegg), *Lysimachia thyrsiflora* (gulldusk), *Ranunculus repens* (krypsoleie), *Tussilago farfara* (hestehov), *Agrostis capillaris* (engkvein), *Carex flava* (gulstarr) og *Luzula pilosa* (hårfrytle). Karplantearter med klar preferanse for fattigere sumpskog i vårt materiale, er *Rubus chamaemorus* (molte) og *Deschampsia flexuosa* (smyle). Bare blant torvmosene har et flertall av artene lavt pH-optimum; *Sphagnum brevifolium* (vrangtorvmose) og *S. riparium* (skartorvmose) er eksempler på arter som indikerer lav pH (se Fig. 22). Eksempler på bladmoser som indikerer rikere sumpskog er *Atrichum undulatum* (stortaggmose), *Brachythecium rutabulum* (storlundmose-gruppa), *B. salebrosum* (lilundmose-gruppa), *Bryum pseudotriquetrum* (bekkevragmose), *Campylium stellatum* (myrstjernemose), *Cirriphyllum piliferum* (lundveikmose), *Plagiomnium* spp. (fagermosearter) og *Thuidium tamariscinum* (stortujamose), mens *Aulacomnium palustre* (myrfiltmose) og *Polytrichum commune* (storbjørnemose) er de eneste bladmoseartene som klart er knyttet til fattigere sumpskog. Blant levermosene er *Harpanthus flotovianus* (kjeldesalmose), *Jungermannia leiantha* (tønnesleivmose) og *Pellia* spp. (vårmoser) de eneste som klart er knyttet til rikere sumpskog. En rekke arter som er knyttet til prøveflater med høy pH forekommer imidlertid også i prøveflater som på grunnlag av DCA-ordinasjonen er klassifisert som fattigere sumpskog (se I).

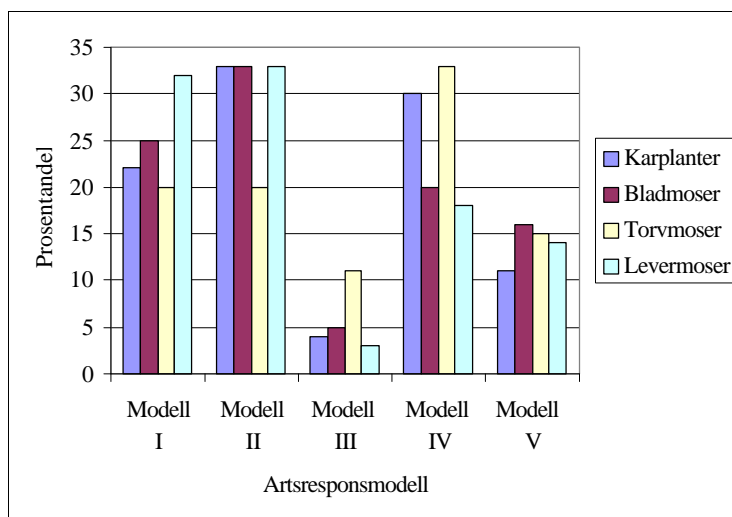


Fig. 21. Relativ frekvens av de fem HOF-modellene (Huisman et al. 1993) for hver av fire artsgrupper. Datagrunnlag: 672 separate tilpasninger av HOF-artsresponsmodeller [112 arter (som finnes i minst 5% av de 150 prøveflatene fra sumpskog)  $\times$  6 forklaringsvariabler] til observasjoner av smårutefrekvens (ytterligere forklaring i teksten).





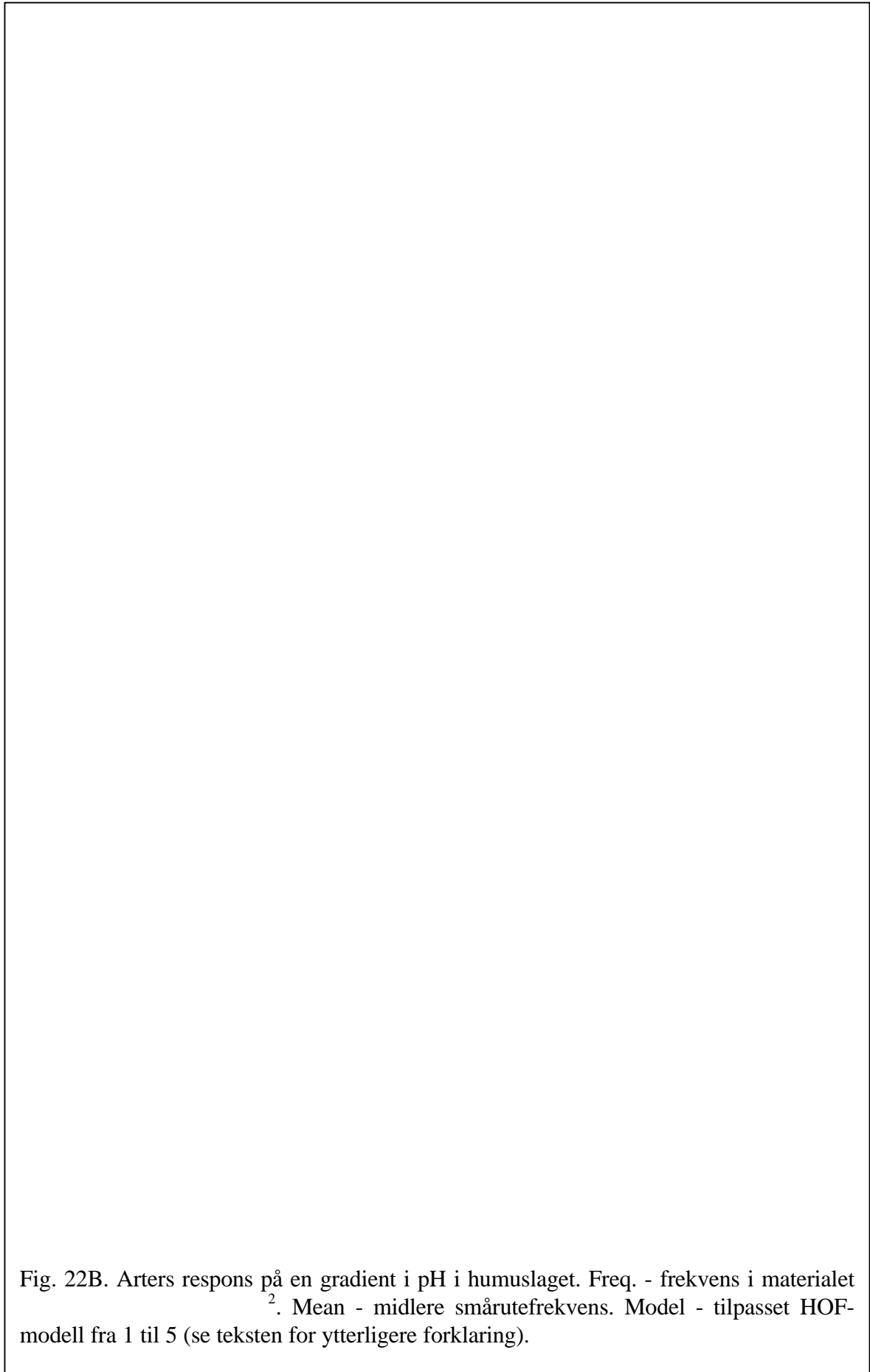


Fig. 22B. Arters respons på en gradient i pH i humuslaget. Freq. - frekvens i materialet<sup>2</sup>. Mean - midlere smårute frekvens. Model - tilpasset HOF-modell fra 1 til 5 (se teksten for ytterligere forklaring).

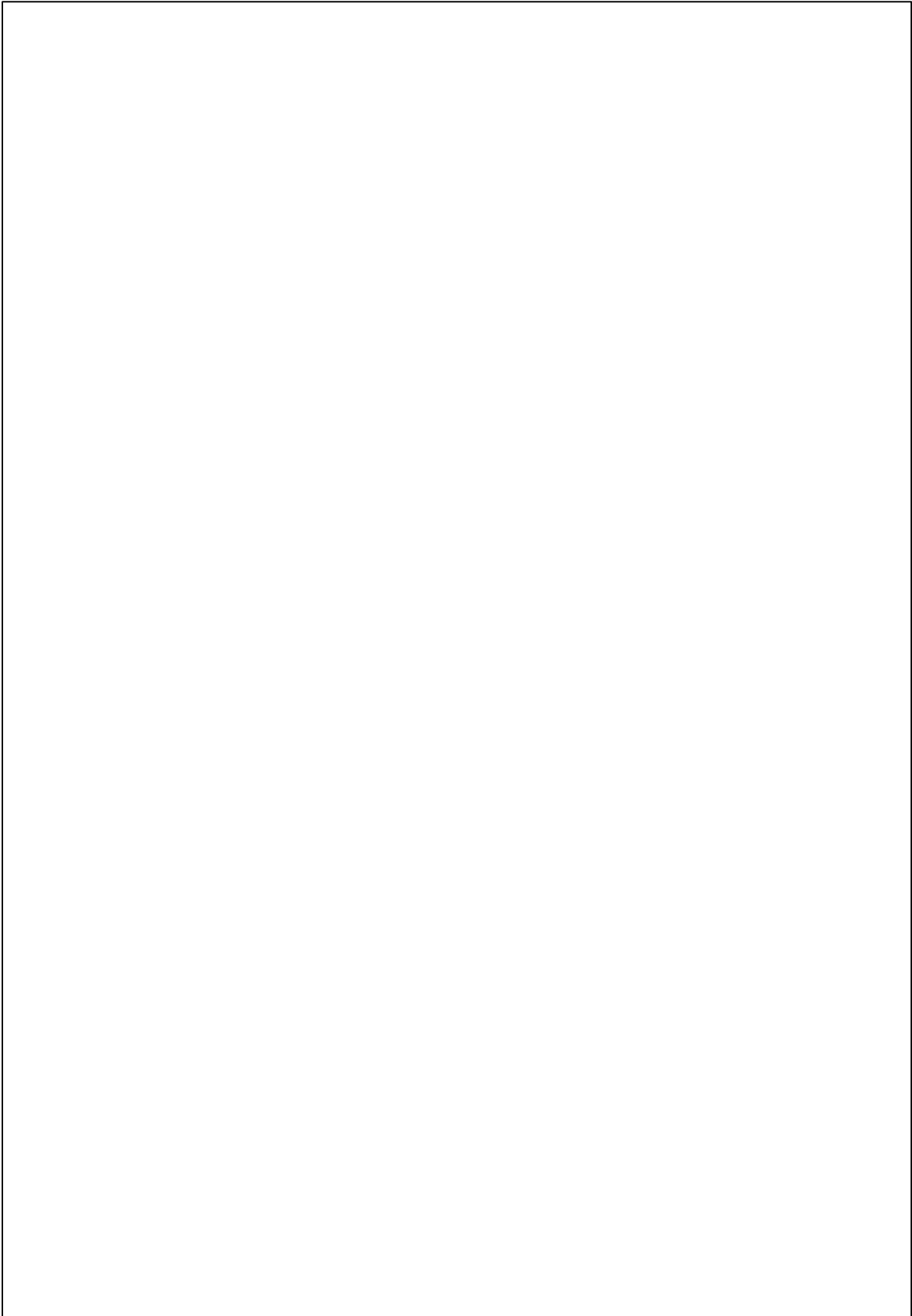


Fig. 23A. Arters respons på en gradient i dybde til mediant grunnvannsspeil (cm). Freq. - frekvens i materialet av 150 prøveflater á 1 m<sup>2</sup>. Mean - midlere smårutefrekvens. Model - tilpasset HOF-modell fra 1 til 5 (se teksten for ytterligere forklaring).

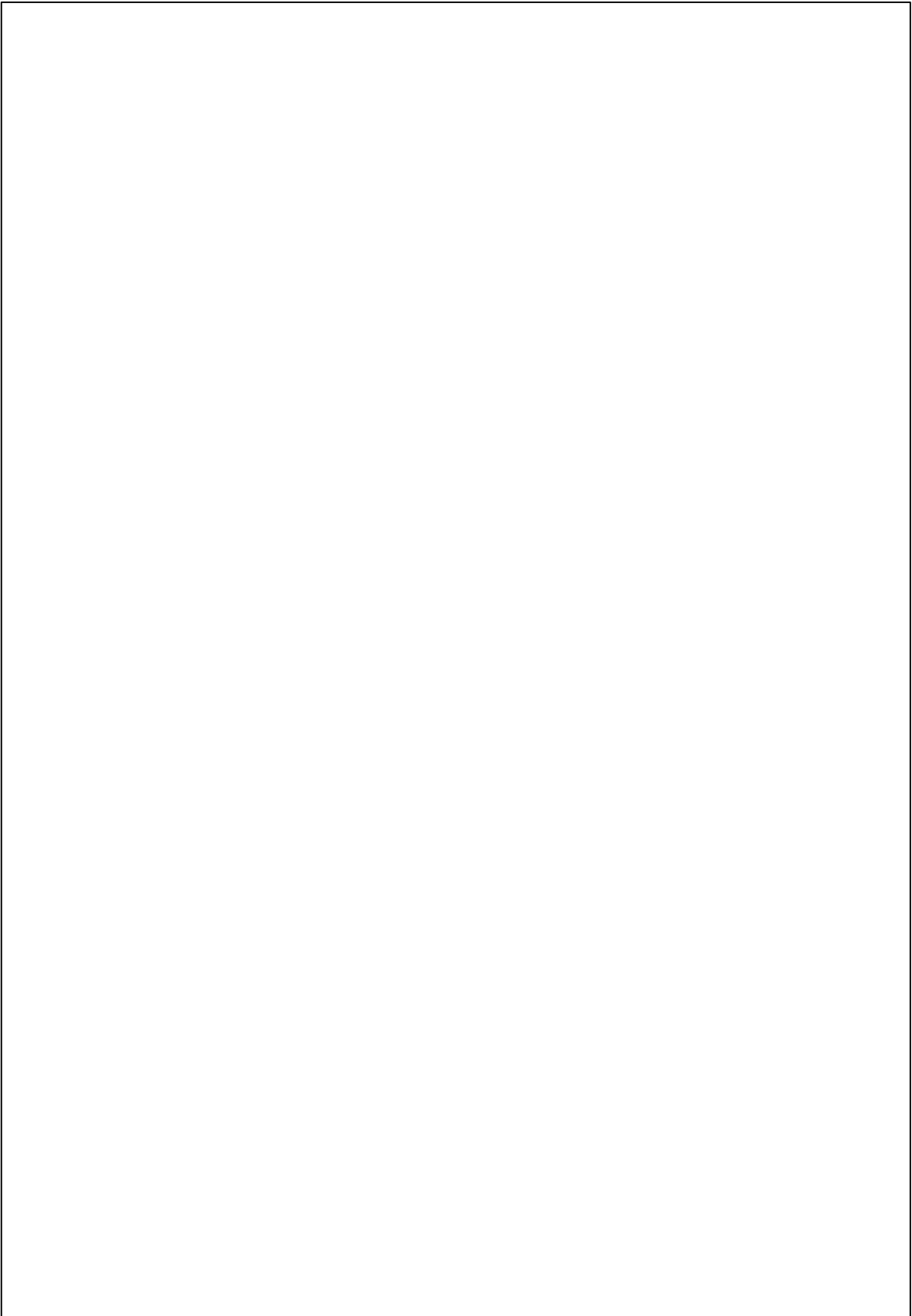


Fig. 23B. Arters respons på en gradient i dybde til mediannt grunnvannsspeil (cm). Freq. - frekvens i materialet av 150 prøveflater á 1 m<sup>2</sup>. Mean - midlere smårute frekvens. Model - tilpasset HOF-modell fra 1 til 5 (se teksten for ytterligere forklaring).

## Arters respons på dybde til mediant vannspeil

Et flertall av artene hadde sitt optimum i våte forsenkninger i sumpskogen, det vil si ved liten dybde til mediant vannspeil (Fig. 23). Dette gjelder både karplanter, torvmoser, bladmoser og til dels også levermoser. For 23 av de 35 modell II-artene (66%) økte mengden når avstanden til vannspeilet avtok, og 80% av artene med entoppet respons (modeller IV og V) hadde optimum ved dybder til vannspeilet som var under midtpunktet på måleskalaen (20 cm). Inntrykket av at en majoritet av sumpskogens plantearter prefererer våte voksesteder blir imidlertid overtydeliggjort av at antallet prøveflater er lavere i tørrere enn i våte partier i sumpskogen.

Fig. 23 viser at svært mange av artene med optimum i våte forsenkninger har en påfallende skarp grense mot de tørrere partiene. De ulike artenes øvre grenser (mot tørrere voksesteder) synes imidlertid ikke å falle sammen, men fordeler seg mer eller mindre jevnt langs gradienten. *Warnstorfia exannulata* agg. (vrangnøkkemose-gruppa) var den av de 112 artene som var sterkest knyttet til våte voksesteder; begrenset til noen få prøveflater med særlig liten dybde til vannspeilet. Andre arter som er knyttet til fuktige voksesteder er *Caltha palustris* (soleihov), *Tussilago farfara* (hestehov), *Bryum pseudotriquetrum* (bekkevrangmose) og *Aneura pinguis* (fettmose). Ingen arter hadde tilsvarende sterk knytning til prøveflater med størst dybde til vannspeilet. En rekke arter som er vanlige i granskog på fastmark hadde uskarpt grense mot de våte forsenkningene, f.eks. *Maianthemum bifolium* (maiblom), *Trientalis europaea* (skogstjerne), *Hylocomium splendens* (etasjemose), *Hylocomiastrum umbratum* (skyggehusmose), *Calypogeia muelleriana* (sumpflak) og *Cephalozia bicuspidata* (broddglefsemose)(se også II).

Arter som er knyttet til våte forsenkninger synes ut fra Fig. 22 å ha snevrere amplitude (forekomstområde langs gradienten) enn arter knyttet til tørrere partier. Dette indikerer at endringen i artssammensetning pr. cm økning i dybde til vannspeilet avtar langs gradienten fra våte forsenkninger til tørrere partier. Helt tilsvarende sammenhenger er funnet i myr, der en endring på 1 cm i median dybde til grunnvannsspeilet har omtrent tre ganger så stor effekt på artssammensetningen i myk- og fastmattene som i tuene (R. Økland 1986b, 1990b). Dette skyldes at en viss forskjell i dybden til vannspeilet (målt i cm) oppfattes av en plante som en større forandring i voksestedforhold jo nærmere grunnvannsspeilet planten befinner seg. Når median dypde til vannspeilet nærmer seg null, er det ikke bare tilgangen på vann som endrer seg (som i de tørrere partiene), men hvor lenge bunnsjiktet er oversvømt, vann- og iserosjon etc.; faktorer som direkte influerer på artenes dødelighet (se R. Økland 1989a). Om den mediane dybden til vannspeilet er 15 eller 30 cm er imidlertid av mindre betydning for de fleste artene; oversvømmelse finner uansett ikke sted.

## Konklusjon

Delundersøkelse IV viser at mange av de hyppig forekommende artene i gransumpskog har klare preferanser med hensyn til en eller flere av de viktige økologiske faktorene i sumpskog, og at det derfor finnes arter som kan nyttes som indikatorer på ulike voksestedsforhold.

## **Oppsummering av delundersøkelse V – sammenhenger mellom artsmangfold og variasjon i mikrotopografi i sumpskog; hvor viktig er forekomsten av et mikrorelieff for det høye artsmangfoldet i sumpskogen?**

### **Hovedformål**

Delundersøkelse V har som hovedformål å teste om mikrotopografisk variasjon bidrar til

### **Materiale og metoder**

#### **Materialet**

Materialet består av:

- Observasjoner av artstetthet for ulike plantegrupper i 150 prøveflater á 1 m<sup>2</sup> og 2400 prøveflater á 1/16 m<sup>2</sup> i gransumpskog.
- Observasjoner av to forklaringsvariabler [(1) Vertikal utstrekning, og (2) Maks helning, 25-cm skala (se Tab. 2 for nærmere forklaring)] som mål på graden av variert mikrotopografi i de samme prøveflatene, samt observasjoner av median dybde til vannspeilet.

#### **Statistiske analysemetoder**

I I viser vi at graden av variert mikrotopografi øker med økende dybde til vannspeilet (Kendalls korrelasjonskoeffisienter: 1-m<sup>2</sup> skala: Vert Utstr  $\tau = 0,243$ ,  $P < 0,0001$ ,  $n = 150$ ; Maks Heln  $\tau = 0,238$ ,  $P < 0,0001$ ,  $n = 150$ . 1/16-m<sup>2</sup> skala: Vert Utstr  $\tau = 0,187$ ,  $P < 0,0001$ ,  $n = 2400$ ; Maks Heln  $\tau = 0,178$ ,  $P < 0,0001$ ,  $n = 150$ ). Vi korrigererte derfor for eventuelle effekter av dybden til vannspeilet når vi testet hypotesen, slik at vi ikke skulle komme i fare for å forkaste hypotesen i det tilfellet at en eventuell sammenheng mellom artstetthet og grad av variert mikrotopografi kun skyldtes felles sammenheng med dybden til vannspeilet. En hypotese om ingen sammenheng mellom forklaringsvariabler og artstetthet ble testet for hver plantegruppe og på hver skala (1 m<sup>2</sup> og 1/16 m<sup>2</sup>) ved beregning av partielle Kendalls korrelasjonskoeffisienter (Sokal & Rohlf 1995), det vil si mål på samvariasjon der effekten av en tredje faktor, median dybde til vannspeilet, var tatt bort.

## Resultater med tolkning

For bladmoser og levermoser ble signifikante sammenhenger funnet på begge skalaer; artstettheten var større når maksimalhelningen var stor og vertikalrelieffet stort (Tab. 7).



Fig. 24. Vannfylt rotveltgrop omgitt av brattkanter til dels kolonisert av levermoser (til venstre), og planere, relativt tørre partier dominert av *Polytrichum commune* (storbjørnemose; til høyre).

så klumpvis og grovskalig fordeling over sumpskogs-overflata at det økte nisjemangfoldet ikke gir seg utslag i økt artstetthet på så fin skala som 1 m<sup>2</sup>.

I stedet indikerer ordinasjonsresultatene i I en annen mulig forklaring; den tredje viktigste vegetasjonsgradienten i sumpskog (se oppsummering av I), innenfor tørrere partier i sumpskog, som går fra arter med preferanse for flate voksesteder til arter med preferanse for brattkanter etc. (Fig. 24) innenfor tørrere sumpskog. Fordi denne gradienten nettopp angår nettopp blad- og levermoser, kan et større nisjemangfoldet langs *denne*, mikro-

hengene mellom vertikalrelieff og artstetthet ikke eller bare svakt signifikante når effekten av dybde til vannspeilet var tatt bort.

I delundersøkelsene I og II viser vi at dybden til grunnvannspeilet forårsaker en av hovedgradientene i sumpskogsvegetasjonen (se oppsummeringer av disse delundersøkelsene). Det finner sted en betydelig utskiftning av artssammensetningen fra de våteste forsenkningene til de tørreste partiene (I, II, IV), altså er det et betydelig mangfold av nisjer langs gradienten i dybde til vannspeilet (jf. Shmida & Wilson 1985). Vi ville forvente at prøveflater med stor variasjon i dybden til grunnvannspeilet på grunn av det større mangfoldet av nisjer inneholdt et større antall arter av alle artsgrupper. Når vi ikke finner noen sammenheng mellom artstetthet og vertikal utstrekning verken for karplanter eller for torvmoser i vårt materiale, kan årsaken være at disse artsgruppene har en

Tab. 7. Partielle Kendall's rangkorrelasjonskoeffisienter ( $\tau$ ) mellom artstetthet (antall arter pr. prøveflate resp. smårute) og hver av mikrotopografivariablene vertikal utstrekning og maks helning, korrigert for effekter av median dybde til vannspeilet. Beregninger er foretatt for to ulike skalaer (1 m<sup>2</sup>, n = 150; 1/16 m<sup>2</sup>, n = 2400). \* P < 0,05, \*\* P < 0,0025, \*\*\* P < 0,0001. Sterke korrelasjoner ( $|\tau| > 0,2$ ) er angitt med uthevet skrift.

Variabel	Vert Utstr		MaksHeln	
	1 m <sup>2</sup>	1/16 m <sup>2</sup>	1 m <sup>2</sup>	1/16 m <sup>2</sup>
Karplanter	0,021	0,057*	0,044	0,035*
Bladmoser	<b>0,271**</b>	0,171***	<b>0,254**</b>	0,165***
Torvmoser	-0,086	-0,068**	-0,068	-0,063**
Levermoser	<b>0,298***</b>	0,141***	<b>0,288**</b>	0,135***
Kryptogamer	<b>0,308***</b>	0,171***	<b>0,297***</b>	0,166***
Allt arter	0,211**	0,140***	0,219**	0,136****

topografibetingete gradienten forklare at prøveflater og småruter med stor vertikal utstrekning og større maksimal helning har større artstetthet nettopp av disse plantegruppene.

Resultatene indikerer at en variert mikrotopografi gir opphav til variasjon i tetthet av blad- og levermoser på fin skala i sumpskogen, mens variasjon i topografi fra våte forsøkninger til tørrere partier bidrar til artsrikdommen på en grovere skala, f.eks. innen sumpskogslokaliteter (jf. Paratley & Fahey 1986).

## **Konklusjon**

Delundersøkelse V viser at mikrotopografisk variasjon på fin skala fører til høy artstetthet av blad- og levermoser, mens variasjon i topografi fra våte forsøkninger til tørrere partier bidrar til økt artsrikdom for alle plantegrupper innen sumpskogslokaliteter.



## Diskusjon av forvaltning av det biologiske mangfoldet i sumpskog og inndeling av sumpskog i voksestedstyper

### Hvordan bør det biologiske mangfoldet i sumpskog forvaltes?

Intakte sumpskoger dekker idag små arealer, i Norge (jf. Moen et al. 1998) såvel som i de folkerike sydligere delene av Sverige (Anonym 1999) og Finland (Eurola et al. 1991). Størstedelen av det opprinnelige sumpskogsarealet er for lengst grøftet for å fremme produksjon av trevirke.

Våre undersøkelser bekrefter at sumpskoger gir vesentlige bidrag til artsrikdommen i



Fig. 25. Næringsrik sumpskog med stort artsmangfold. Merk forekomsten av stående og liggende død ved.

et skoglandskap som ellers ofte er både artsfattig og ensformig. Dersom det er et mål å ta vare på mest mulig av dette mangfoldet, må et representativt utvalg av sumpskogslokaliteter sikres. Delundersøkelse **I** viser at sumpskogsfloraen er rik på mindre vanlige arter, og delundersøkelse **III** viser at disse artenes fordeling på ulike sumpskoger, i hvert fall for de mer næringskrevende artenes del, bare i liten grad kan forutsies ut fra kjenn-

skap til de økologiske forholdene. Dette tilsier derfor at man, dersom man ønsker å ta vare på det biologiske mangfoldet i skog generelt (og sumpskog spesielt), bør sikre alle intakte sumpskoger på næringsrik grunn (Fig. 25) mot grøfting og andre irreversible inngrep [jf. Korpela & Reinikainen (1996) som kom til samme konklusjon for Sør-Finland]. Sumpskoger på næringsfattig grunn kan også ha betydelig artsrikdom. Derfor bør også et representativt utvalg av disse sikres som ledd i opprettholdelse av et lokalt høyt biologisk mangfold.

### Sumpskogsbegrepet

Etter Fremstads definisjoner av myrkant og sumpskog på grunnlag av jordsmonntype (Fremstad 1997), inneholder vårt materiale både sumpskogsvegetasjon og myrkantvegetasjon. Fremstad (1997) definerer sumpjord som "jordsmonn utviklet på steder som periodevis har høy vannstand (...), men hvor vannstanden svinger gjennom

vegetasjonsperioden. Vannstandsendingene fører til at en ikke får utviklet torvjord, men humusholdig mineraljord (eller mineralholdig humusjord) av varierende tykkelse over finkornet (ofte siltig) mineraljord der profilet viser gleiflekker (blågrå utfellinger av mangan og rustfargete av jern)". Torv defineres som "...organogent materiale, eventuelt med noe innblanding av mineralmateriale i minerotrofe myrer ...". Ifølge definisjonene er det forskjeller mellom torvjord og sumpjord med hensyn til humuslagets glødetap. Fremstad (1997) beskriver separate serier av myrkant-vegetasjonstyper og sumpskog-vegetasjonstyper langs næringsgradienten. Delundersøkelse I viser at glødetapet (jordas innhold av organisk materiale) samvarierer sterkt med variabler som beskriver humuslagets surhets- og næringsstatus; jorda har altså en tendens til å være mer "torv-aktig" i fattigere sumpskog (som dermed etter en geologisk definisjonen har sterkere affinitet til myrkant), mens den har en tendens til å være mer "sumpjordsaktig" i rikere sumpskog. Sammenfall mellom næringsgradienten og en gradient fra torvjordsprofil til sumpjordsprofil er også funnet i andre studier (Korpela & Reinikainen 1996, Prieditis 1999). Et slikt sammenfall kan forklares av at jordas innhold av organisk materiale er korrelert med hastigheten på de biologiske jordprosessene; såvel produksjonen av organisk materiale som nedbrytningen av dette materialet øker mot voksesteder med høy pH, høyt innhold av plantenæringsstoffer og høyt mineralinnhold i jorda (jf. Romell 1935, Clymo 1983). At torvdybden i vår undersøkelse avtar fra fattigere til rikere sumpskog kan derfor tilskrives forskjeller i nedbrytningshastigheten, som regnes som den viktigste kontrollerende faktor for torvakkumuleringshastigheten (cf. Clymo 1983, 1984). Ingen av delundersøkelsene av gradientstruktur i vegetasjon og økologiske faktorer, verken i sumpskog i vid forstand (I) eller i et materiale som omfatter fattigere sumpskog og granskog på fastmark (II), gir indikasjoner på at det finnes noen vegetasjonsgradient innad i sumpskogen fra vegetasjon av myrkant-type på torvjord til vegetasjon av sumpskogstype (i Fremstads mening) på sumpjord, *uavhengig* av gradienten i jordas næringsstatus. Prieditis (1999) gjorde eksakt samme observasjoner, og trakk samme konklusjon, i sin studie av grandominerte sumpskoger i Latvia. Sammenfall mellom jordprofiltypene og fattige respektive rikere sumpskog indikerer at Fremstads todeling i myrkant og sumpskog er uhensiktsmessig.

En nærmere analyse av variasjonen i glødetap og torvdybde i naboprøveflater langs hovedvegetasjonsgradienten i sumpskog i undersøkelsesområdet (DCA-akse 1 i ordinasjonen av 150 sumpskogsprøveflater, se I) viser at prøveflater på jord av sumpjordstype i en del tilfeller forekommer side om side med prøveflater på torvjord både innen fattigere og innen rikere sumpskog. Vår undersøkelse gir derfor sterke indikasjoner på at jordtype og jorddybde og andre jordfysiske egenskaper ikke i seg sjøl er avgjørende for artssammensetningen i sumpskog; det er jordas surhetsstatus og næringsinnhold, samt dybden til vannspeilet, som avgjør hvilke plantearter som kan vokse på et gitt voksested.

På myr- og sumpskogsoverflata alternerer dessuten torvmoser med mosefrie flekker og flekker dominert av bladmoser, ofte uten at det er mulig å påvise økologiske forskjeller. Også vertikalt i torva finnes stor variasjon i type av organiske avsetninger. Denne variasjonen i dominansforhold i bunnsjiktet og torvakkumuleringshastighet på fin skala både i rom og tid (jf. Ohlson & R. Økland 1998; VI) bidrar ytterligere til å viske ut skillet mellom jordtypene, og derfor mellom myrkant og sumpskog som botanisk veldefinerte voksestedstyper.

Vår undersøkelse gir sterke indikasjoner på at jordtype og jorddybde og andre jordfysiske egenskaper ikke i seg sjøl er avgjørende for artssammensetningen i sumpskog; det er jordas surhetsstatus og næringsinnhold, samt dybden til vannspeilet, som avgjør hvilke plantearter som kan vokse på et gitt voksested. Vi foreslår derfor at

sumpskogsbegrepet brukes i vid betydning, som et samlebegrep for tresatt vegetasjon på voksesteder med “markblöta” (Sjörs 1948), det vil si med et *permanent* grunnvannsspeil.

## **Avgrensning av sumpskog fra myr og fra granskog på fastmark**

Begrepene myrflate og myrkant, som skriver seg fra Sjörs (1948), er godt innarbeidet i myrterminologien (f.eks. Malmer 1962, Fransson 1972, R. Økland 1989a). Sumpskog i vår vide oppfatning glir imidlertid gradvis over i ikke-tresatt myr, med såkalt myrflatevegetasjon (se argumentasjon ovenfor). Begrepene er heller ikke intuitivt logiske; det er ingen lovmessighet verken i at “myrflatevegetasjon” finnes langt fra, eller at “myrkantvegetasjon” finnes nær fastmark (Fransson 1972). I finsk myrterminologi regnes da heller ikke furumyrskogen, som er skilt fra fastmark gjennom en laggzone, for myrkantvegetasjon (se f.eks. Korpela & Reinikainen 1996). Vi foreslår at myrflatebegrepet opprettholdes som betegnelse på den åpne myrflata, mens myrkantbegrepet overflødiggjøres av et vidt sumpskogsbegrep.

Sumpskogsvegetasjon i vår betydning skiller seg fra myrflatevegetasjon gjennom en rekke skillearter, se bl.a. lister hos Fransson (1972), Moen (1973) og Fremstad (1997). Ingen typiske myrflatearter på disse listene forekommer imidlertid i vårt materiale fra grandominerte sumpskoger i Østmarka naturreservat.

Til tross for at det i de fleste tilfeller er lett å skille den åpne myrflata fra den tresatte myrkanten, har det vist seg svært vanskelig å finne ut hvilke(n) økologisk(e) kompleksgradient(er) som ligger til grunn for denne vegetasjonsgradienten. Vi skal ikke gå i detalj om dette her [se R. Økland (1989a: 152-153) for en mer utførlig diskusjon], men viser til R. Økland (1989a) som argumenterer for at faktorer som bestemmer om trær kan trives, samt økologiske effekter av at trær forekommer, er avgjørende. Forekomsten av et tresjikt har i seg sjøl stor betydning for artssammensetningen i undervegetasjonen. Tresjiktet fungerer som økologisk faktor ved at trærne gir opphav til gradienter i innstråling og strøfall, som en delvis parallell til gradienten i undervegetasjonen i skog på fastmark fra åpninger mellom trær til innunder trær og i tett skog (R. Økland & Eilertsen 1993, T. Økland 1996, R. Økland et al. 1999).

Granskog på fastmark og tørrere, fattigere grandominert sumpskog har en rekke arter felles (II), og mange arter med hovedforekomst i rikere granskog på fastmark forekommer dessuten i rikere sumpskog (I). Ordinasjonsanalysen med økologisk tolkning i

II viser at vegetasjonsgradienten i dybde til grunnvannsspeilet i sumpskogen er en forlengelse av vegetasjonsgradienten relatert til median (normal) jordfuktighet i skog på fastmark (R. Økland & Eilertsen 1993, T. Økland 1996).

II viser likevel at forekomsten av et (mer eller mindre) permanent grunnvannsspeil nær markoverflata i sumpskogen representerer et viktig økologisk skille i forhold til forsumpete flekker på fastmark i granskogen, der et permanent grunnvannsspeil nær markoverflata ikke finnes (jf. Malmström 1931). I den norske naturen med sin sterkt brutte topografi blir dette skillet ofte skarpt, fordi det faller sammen med en topografisk grense mellom et sumpskogsområde med flat eller svakt hellende markoverflate og en ofte sterkere hellende markoverflate på fastmark. Delundesøkelse II viser således at skillet i artssammensetning mellom de tørreste delene av sumpskogen og forsumpete flekker i fastmarksgranskogen derfor er relativt skarpt; arter med hovedtyngdepunkt på myrflate og i sumpskog går som oftest ikke inn i fastmarksskogen, fordi deres krav til konstant, høy substratfuktighet ikke blir tilfredsstilt på fastmark (unntatt i områder med svært humid

klima; cf. R. Økland & Bendiksen 1985, T. Økland 1996). Disse artene egner seg som skillearter for sumpskog mot fastmarksskog på Østlandet (se Fig. 17).

Både med hensyn til økologiske forhold (det permanente grunnvannspeilet nær markoverflata og det tjukke jordlaget med høyt innhold av organisk materiale) og artssammensetning synes skillet mellom sumpskoger (i vid forstand) og skog på fastmark å være klarere enn skillet mot den åpne myrflata (se oppsummering av **II**). Forekomsten av et tresjikt skaper imidlertid også økologiske og floristiske forskjeller mellom sumpskoger (i vid

## Inndeling av sumpskog i voksestedstyper

Delundersøkelse **I** viser at det er to hovedvegetasjonsgradier i sumpskogen, en som er relatert til jordas (og grunnvannets) *nærings- og surhetsstatus*, og en som gjenspeiler variasjonen fra de fuktigste til de tørreste delene av sumpskogen og videre til forsumpete flekker i fastmarksgranskogen (og som fortsetter som en gradient i median jordfuktighet i skog på fastmark). Disse to gradientene legges derfor til grunn for en inndeling i voksestedstyper, og blir referert til som “næringsgradienten” og “vannstandsgradienten”.

Grunnvannet i myr og sumpskog kan være *ombrogen* (utelukkende ha sitt opphav i regnvann) eller *minerogen* (også være tilført fastmarksvann; vann som har vært i kontakt med mineraljord) (Sjörs 1948, Moen 1973). Vegetasjon som bare får tilført ombrogen vann er *ombrotrof*, mens vegetasjon som i tillegg får tilført minerogen vann er *minerotrof* (Du Rietz 1954). Ombrogen vann er fattigere på de fleste næringsstoffer og er surere enn minerogen vann.

Ethvert myr- eller sumpskogsområde vil få tilført minerogen vann fra den omkringliggende fastmarka dersom ikke en sterkt hvelvet overflate og/eller torvlag med liten horisontal vannledningsevne hindrer slike tilførsler (se Sjörs 1948, R. Økland 1989b). De hydrotopografiske kartene (Fig. 2) viser at alle de undersøkte gransumpskogene får tilført minerogen vann. En sammenlikning med andre studier av vegetasjonen i myr og sumpskog viser dessuten at ingen prøveflater mangler såkalte fastmarksvannsindikatorer, det vil si arter som kun forekommer på voksesteder som tilføres minerogen vann (Sjörs 1947). Ingen prøveflater fra tørrere, fattigere sumpskog i vårt materiale har heller lavere pH enn 3,9, mens betydelig lavere pH er typisk for ombrotrof furumyrskogsvegetasjon (Malmer 1962, Kielland-Lund 1981).

Vårt materiale fra grandominerte sumpskoger inneholder heller ikke såkalte ekstremfattige voksesteder med (svak) minerogen vanntilførsel (jf. Fransson 1972). Slike voksesteder er oftest dominert av furu i tresjiktet, mens undervegetasjonen bare skiller seg fra den ombrotrofe undervegetasjonen gjennom spredt forekomst av fastmarksvannsindikatorer som *Melampyrum pratense* (stormarimjelle), *Carex globularis* (granstarr), *Polytrichum commune* (storbjørnemose), *Sphagnum brevifolium* (vrang-torvmose), *S. riparium* (skartorvmose) og *S. russowii* (tvaretorvmose), og ved noe større innhold av mineralpartikler i torva (Malmer 1962, Fransson 1972, R. Økland 1989a).

En sammenlikning mellom artsinventaret i våre prøveflater og skillearter mellom de ulike trinnene langs næringsgradienten i myr (inkludert myrkant) hos Fransson (1972) og

Fremstad (1997) viser at hele variasjonsbredden fra *middelfattig* [ifølge Fransson (1972) og R. Økland (1989a) sine definisjoner] til *rik* (delvis også ekstremrik) er representert i vårt materiale. De to hovedklyngene av prøveflater langs DCA-akse 1 (i ordinasjonen av sumpskogsprøveflater) som er klart skilt med hensyn til artssammensetning, artstetthet, jordas surhet og innhold av næringsstoffer (i **I** betegnet henholdsvis fattigere og rikere sumpskog), svarer henholdsvis til *middelfattige og intermediære typer* og til *rike og ekstremrike typer* i tidligere inndelinger. Vår undersøkelse gir dermed støtte til Du Rietz' syn (Du Rietz 1949) at en av de klareste skillelinjer i myrvegetasjonen (i vid forstand) går mellom rike og fattigere typer, og til Frieditis' (1999) første oppdeling av grandominerte sumpskoger i en fattigere og en rikere type.

Materialet vårt (delundersøkelsene **I** og **IV**) viser dessuten at det innenfor prøveflatene fra fattigere sumpskoger finnes grunnlag for ytterligere en todeling basert på variasjonen i artsinventar, torvas surhet og innhold av næringsstoffer. Prøveflatene fra våte forsenkninger med pH i torva over ca. 5,0 har nesten konstant forekomst av torvmoseartene *Sphagnum teres* (beitetormose) og *S. warnstorffii* (rosetormose), og spredt forekomst av en rekke arter med hovedforekomst i rikere sumpskoger, f.eks. *Caltha palustris* (soleihov), *Filipendula ulmaria* (mjøddurt), *Galium palustre* (myrmaure), *Lysimachia thyrsoflora* (gulldusk) og *Pseudobryum cinclidioides* (kjempemose). Alle disse artene mangler i prøveflater med lavere pH (se oppsummering av **I** og **IV**). I prøveflater fra tørrere voksesteder er det en sammenheng mellom forekomst av arter typisk for rikere granskoger ("småbregne-" og "lågurtskoger"; Fremstad 1997) og pH i torva over ca. 4,5. Vi har derfor valgt å skille fattigere sumpskog i to voksestedstyper; *middelfattig* og *intermediær*.

Bare en av artene som nevnes av Fremstad (1997) som typisk for ekstremrik myr, *Fissidens adianthoides* (saglommemose), er funnet i våre prøveflater. Det er riktignok betydelig variasjon i artssammensetning innenfor rikere sumpskog i vårt materiale, men, som vist i **I**, er denne variasjonen bare i noen grad relatert til variasjon i jordas surhet og næringsinnhold, og det er stor variasjon i artsinventar mellom sumpskogslokaliteter som ikke kan forklares ut fra dagens voksestedsforhold (**III**). Vi finner derfor ikke grunnlag for noen ytterligere oppdeling av de rikere sumpskogene på grunnlag av vårt materiale; mer materiale fra et større geografisk område er påkrevet.

Et tilsynelatende paradoks er at gradienten innen fastmarksskog fra lavrik furuskog til blåbærdominert granskog, som overfladisk kan se ut til å være en parallell til vegetasjonsgradienten i sumpskog fra ombrotrof furudominert sumpskog til tørrere partier innen middelfattig minerotrof gransumpskog, synes å være relatert til avtakende uttørkingsfare, ikke til humuslagets næringsinnhold (R. Økland & Eilertsen 1993). Den ombrotrofe og den ekstremfattige minerotrofe furusumpskogen har lavere pH og lavere konsentrasjoner bl.a. av N i humuslaget enn tørrere partier i middelfattig minerotrof granskog, som har nivåer for disse faktorene som er sammenliknbare med dem som er målt langs hele gradienten fra blåbærdominert granskog til lavrik furuskog på fastmark. Forklaringen på dette tilsynelatende paradokset kan derfor være at det ikke finnes noen paralleller på fastmark til ombrotrof og ekstremfattig minerotrof sumpskog og at tilpasninger til ekstrem næringsfattigdom og tilpasninger til tørketoleranse begge representerer stress-tolerator strategier i Grime's terminologi (Grime 1977), og derfor er koblet til samme sett av morfologiske egenskaper ("xeromorfi", se Müller-Stoll 1947); lav maksimal veksthastighet, langlevete, vintergrønne skudd, og god evne til å husholde med ressursene.

### Oppdeling av vannstandsgradienten

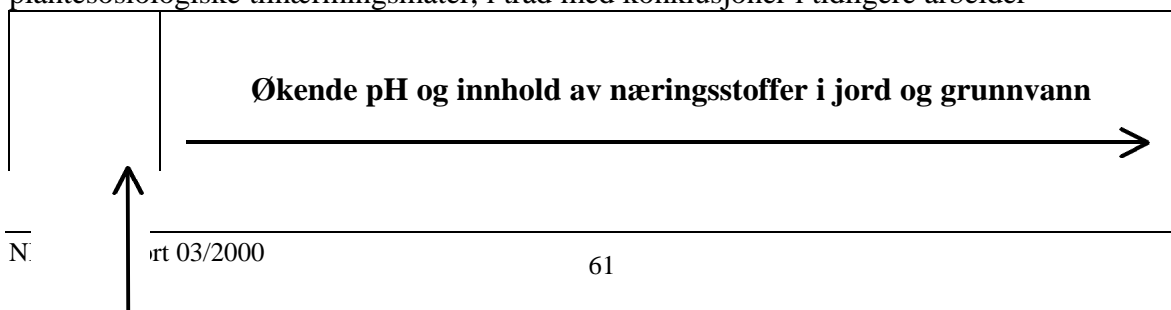
Det finnes klare paralleller mellom vegetasjonsgradienter relatert til dybde til grunnvannsspeilet i sumpskog og på myrflata (se **I** og oppsummering av **I**). På myrflate deles vannstandsgradienten i tre trinn – tuer, fastmatter og mykmatter (Sjøs 1948, Fransson 1972, Fremstad 1997) – eller fem trinn – høye og lave tuer, høye og lave fastmatter og mykmatter (Malmer 1962, R. Økland 1989a, 1990b). Hvert trinn utgjør en myr-substruktur med rimelig ensartet fysiognomi og voksestedforhold (R. Økland 1989b). På ombrogen og fattig minerogen myrflate er grensa mellom tuer og fastmatter skarp fordi den oversvømmelsesfølsomme *Calluna vulgaris* (røsslyng) bare er bestandsdannende på steder som ikke oversvømmes (Malmer 1962, R. Økland 1989a). *Calluna* mangler imidlertid i grandominert sumpskog, og ingen annen art fyller dens rolle. En direkte sammenlikning mellom artenes direkte respons på enkeltgradienten i median dybde til grunnvannsspeilet (sammenlikn resultatene i **IV** med R. Økland 1986b, 1989a) viser at arters forekomstområder langs denne enkeltgradienten gjennomgående er skarpere avgrenset på myrflata enn i sumpskogen. En sannsynlig årsak til dette er at vekslingen i grunnvannsstand gjennom året er sterkere og mindre forutsigbar i sumpskogen enn på myra. Registreringer av dybden til grunnvannsspeilet foretatt gjennom en femtenårsperiode i nord-svenske forsumpete skoger (Malmström 1931) gir støtte til dette (se også Malmer 1962 og Fremstad 1997). Våre registreringer i sumpskog i Østmarka gir ikke grunnlag for å etterprøve denne hypotesen; 1998 var et eksepsjonelt vått år som knapt kan sammenliknes med vannstandsvekslinger i myr registrert andre steder i andre år. En annen, medvirkende årsak kan være at variasjonen langs denne gradienten finner sted på en svært fin skala (over **I**), og at data fra prøveflater som er enda mindre enn våre småruter er nødvendig for å beskrive artenes relasjoner til dybden til grunnvannsspeilet nøyaktig (jf. Palmer & Dixon 1990, Nordbakken 1996a). Separate ordinasjoner av data fra fattigere og rikere sumpskog (**I**) viser dessuten at artenes relasjon til denne gradienten er mindre skarp i rikere enn i fattigere sumpskog.

Materialet vårt gir ikke grunnlag for oppdeling i et større antall veldefinerte nivåer langs denne gradienten i sumpskog, og stiller spørsmål ved om noen slik detaljoppdeling av sumpskog i det hele tatt er mulig. På grunnlag av våre resultater (se **I**, **II**, **IV**) finner vi det hensiktsmessig å todele gradienten, i våte forsøkninger som i de aller fuktigste periodene er oversvømt eller har svært liten (0-3 cm) avstand til grunnvannsspeilet og tørrere partier som aldri eller ytterst sjelden er oversvømt. Vår intensjon med denne inndelingen er å definere en parallell til skillet mellom matter og tuer på myrflata, men grensa er langt fra så skarp som på myrflata og avtar i skarphet fra fattigere til rikere sumpskog.

Tuebegrepet egner seg mindre bra i sumpskog (inkludert furumyrskog), der tørrere partier ofte dekker store, sammenhengende arealer, enn på myrflata, der det tuene oftest forekommer som avgrensede områder omgitt av mattevegetasjon. Vi har derfor valgt ikke å overføre myrterminologien på dette området til sumpskog.

### **Et voksestedstypeklassifiseringssystem for sumpskog**

Den klare gradientstrukturen i sumpskog som framkommer i alle våre analyser levner ingen tvil om at en gradientbasert voksestedstypeklassifisering langt er å foretrekke framfor plantesosiologiske tilnæringsmåter, i tråd med konklusjoner i tidligere arbeider



	Ombrotrof sumpskog:  Tørrere partier	Ekstremfattig minerotrof sumpskog:  Tørrere partier	Middelfattig minerotrof sumpskog:  Tørrere partier	Intermediær minerotrof sumpskog:  Tørrere partier	Rik minerotrof sumpskog:  Tørrere partier
			Middelfattig minerotrof sumpskog:  Våte forsenkninger	Intermediær minerotrof sumpskog:  Våte forsenkninger	Rik minerotrof sumpskog:  Våte forsenkninger

Fig. 26. Forslag til voksestedsklassifikasjon av sumpskoger

(Tuomikoski 1942, R. Økland & Bendiksen 1985, Lahti 1994, Bridgham et al. 1996, Korpela & Reinikainen 1996). På bakgrunn av våre resultater og diskusjonene ovenfor, finner vi grunnlag for å dele sumpskog i *fem enheter langs næringsgradienten*. Av disse er to, som normalt er dominert av furu, ikke representert i vårt materiale. De øvrige tre er ofte dominert av gran. I de to furuskogsenhetene finnes bare tørrere partier (R. Økland 1989a), og de to betraktes derfor som en voksestedstype hver. *Hver av de tre granskogstypene kan imidlertid, på grunnlag av variasjon langs vannstandsgradienten, igjen deles i to voksestedstyper; våte forsenkninger og tørrere partier*. Disse er paralleller til matter (høljær/flarker) og tuer i myr. Hovedvariasjonen i vegetasjon og økologiske faktorer i sumpskog lar seg dermed representere i et system av 8 voksestedstyper (Fig. 26). En nærmere beskrivelse av hver av disse er gitt bak i rapporten.

Variasjon langs næringsgradienten vil normalt forekomme på en romlig skala som er grov nok til å tillate kartlegging i målestokk 1:5000 eller 1:10000. Det samme kan være tilfellet for variasjon langs vannstandsgradienten, men langs denne gradienten forekommer ofte en mosaikk av flekker med størrelse ned til under 1 m<sup>2</sup>. For at flekker skal kunne la seg kartfeste må de imidlertid være store nok til å gi opphav til en kartfigur med arealstørrelse over 1 mm<sup>2</sup>; svarende til et tverrmål på over 5 m ved kartlegging i målestokk 1:5000 og 10 m i målestokk 1:10000. Fordi nisjemangfoldet og arts mangfoldet i sumpskog avhenger så sterkt av hvor stor variasjonen langs vannstandsgradienten er, er det viktig at informasjon om dette komme til uttrykk ved inventering og kartlegging av sumpskoger også i tilfeller der våtere og tørrere partier ikke kan utfigureres. En måte å gjøre dette på er å avgrense mosaikkartete områder med en gitt næringsstatus, og å angi den relative andelen av våtere forsenkninger og tørrere partier innen hvert slikt område.

## Beskrivelse av voksestedstyper i sumpskog

Vi har valgt å beskrive voksestedstypene i fem hovedgrupper, svarende til trinn langs næringsgradienten, fordi variasjon langs denne gradienten resulterer i mønstre på en grovere skala enn variasjon langs vannstandsgradienten. Voksestedstyper i samme gruppe, oppdelt etter variasjon langs vannstandsgradienten, danner ofte en vegetasjonsmosaikk på fin skala.

Alle voksestedstypebeskrivelser er basert på materiale fra undersøkelsesområdet med unntak av ombrotrof og ekstremfattig sumpskog, som ikke er undersøkt av oss og derfor beskrevet på grunnlag av Fransson (1972) og R. Økland (1989a), i noen grad også Kielland-Lund (1981). Beskrivelser av disse to typene er tatt med for fullstendighetens skyld. Tab. 8 gir en oversikt over tilsvarende typer i andre klassifikasjonssystemer.

Tab. 8. Vegetasjonstyper hos Kielland-Lund (1981) og Fremstad (1997) som svarer til voksestedstyper langs næringsgradienten i dette arbeidet.

Voksestedstype	Plantesamfunn hos Kielland-Lund (1981)	Vegetasjonstype hos Fremstad (1997)
Ombrotrof sumpskog	Furu-myrskog (Oxycocco-Pinetum)	<b>J1</b> Tre/skogbevokst ombrotrof myr
tørrere partier	p.p	
Ekstremfattig minerotrof sumpskog	Furu-myrskog (Oxycocco-Pinetum)	<b>K1</b> Skog/krattbevokst fattigmyr
tørrere partier	p.p.	<b>K1a</b> Skogmyr-utforming p.p.
		<b>K1b</b> Granstarr-utforming p.p.
Middelfattig minerotrof sumpskog	Gransumpskog (Chamaemoro-Piceetum), typisk subass. p.p.	<b>K1</b> Skog/krattbevokst fattigmyr
våte forsenkninger og tørrere partier		<b>K1a</b> Skogmyr-utforming p.p.
		<b>K1b</b> Granstarr-utforming p.p.
Intermediær minerotrof sumpskog	Gransumpskog (Chamaemoro-intermedi-Piceetum), typisk subass. p.p., Dryopteris phegopteris-subass. Gråor-istervierkratt (Calamagrostio purpureae-Salicetum pentandrae), hylocomietosum p.p., calthetosum, typisk var.p.p.	<b>L1a</b> Skog/krattbevokst ær myr, skogutforming <b>E1a</b> Fattig sumpskog, vanlig utforming, p.p. <b>E3a</b> Gråor-bjørk-viersumpskog og -kratt, gråor-istervier-utforming
Rik minerotrof sumpskog	Gråor-istervierkratt (Calamagrostio purpureae-Salicetum pentandrae), calthetosum, typisk var.p.p., Glyceria (lithuanica)-var.	<b>M1</b> Skog/krattbevokst rikmyr <b>E4</b> Rik sumpskog



Fig. 27 og 28 gir en samlet oversikt over indikatorarter for de ulike voksestedstypene. Til grunn for denne oversikten ligger ikke bare materialet fra undersøkelsesområdet, men også data fra Fransson (1972), R. Økland (1989a) og Fremstad (1997) er benyttet ved vurderingen av artenes egnethet som indikatorer. Vår intensjon er at listene skal ha gyldighet i hvert fall for sørboreal sone i det sentrale Østlandsområdet.

## Ombrotrof sumpskog

**Tresjiktstruktur.** Tresjiktet er dominert av furu (trehøyde inntil 12 m), som danner en lavvokst skog som flekkvis kan ha store åpninger.

**Forekomst.** Forekommer oftest som sammenhengende kantskog i myrkomplekser av ulike slag; mest hyppig som et belte mellom laggen og den åpne, sentrale myrflata på veldrenerte deler av høymyrkomplekser. [Laggen er det minerotrofe beltet langs randa av større myrkomplekser (mot fastmark). Den tilføres vann ved avrenning både fra fastmarka og fra sentrale deler av myrkomplekset, og er derfor ofte bløt. Laggen domineres normalt av minerotrofe sumpskogstyper, men svært bløte lagger som dekker store arealer kan ha vegetasjon typisk for den åpne myrflata.] Ombrotrof sumpskog kan også forekomme som dominerende voksestedstype på små, ombrogene myrkomplekser der egentlig myrflatevegetasjon mangler.

**Variasjon.** Ombrotrof sumpskog har en mosaikkpreget, ujevn, ofte tuet eller småtuert markoverflate, men omfatter normalt bare tørrere (ikke-oversvømte) partier og utgjør derfor bare en voksestedstype.

## Ombrotrof sumpskog, tørrere partier

**Undervegetasjon.** Feltsjiktet er ofte tett og lyngdominert. De viktigste dominantene er *Calluna vulgaris* (røsslyng), *V. uliginosum* (skinntryte), *Vaccinium myrtillus* (blåbær), og *V. vitis-idaea* (tyttebær); på små flekker kan også *Eriophorum vaginatum* (torvull) eller *Rubus chamaemorus* (molte) dominere. Bunnsjiktet er mosaikkpreget. *Pleurozium schreberi* (furumose) kan som eneste art dominere under tette lyngbestander og innunder furutrær, mens torvmosearter [*S. capillifolium* (furutorvmose), *Sphagnum angustifolium* (klubbetorvmose), *S. fuscum* (rusttorvmose) og *S. magellanicum* (kjøtt-torvmose)] veksler på å dominere på åpnere steder. Reinlavarter forekommer hyppig; vanligst er *Cladonia rangiferina* (grå reinlav).

**Artstetthet.** Antall arter pr. m<sup>2</sup> anslås til 10–(16)–20, jevnt fordelt på karplanter og kryptogamer.

**Voksestedsforhold.** Torvjordsprofil.

pH (i humuslagets øverste 5 cm) = 3,2–3,7.

Total-nitrogen (promille i den organiske fraksjonen av humuslaget) = 8–14. Median avstand til grunnvannsspeilet = (12–)16–36 cm.

**Differensiering.** Voksestedstypen har ingen sikre positive skillearter (arter som ikke forekommer i ekstremfattig minerotrof sumpskog), men karakteriseres negativt ved fravær av arter i gruppe 2 (og 3) i Fig. 27.

Arts- gruppe nr:	Ombrotrof sumpskog	Ekstremfattig minerotrof sumpskog	Middelfattig minerotrof sumpskog	Intermediær minerotrof sumpskog	Rik minerotrof sumpskog
1					
2					
3					.....
4					
5					

Artsgruppe 1	Artsgruppe 4	Artsgruppe 5
<p><i>Andromeda polifolia</i> (kvidlyng)</p> <p><i>Calluna vulgaris</i> (røsslyng)</p> <p><i>Empetrum nigrum</i> (krekling)</p> <p><i>Vaccinium myrtillus</i> (blåbær)</p> <p><i>Vaccinium oxycoccus</i> (tranebær)</p> <p><i>Vaccinium uliginosum</i> (skinntryte)</p> <p><i>Vaccinium vitis-idaea</i> (tyttebær)</p> <p><i>Rubus chamaemorus</i> (molte)</p> <p><i>Eriophorum vaginatum</i> (torvull)</p> <p><i>Aulacomnium palustre</i> (myrfiltmose)</p> <p><i>Dicranum polysetum</i> (krussigd)</p> <p><i>Dicranum scoparium</i> (ribbesigd)</p> <p><i>Hylocomium splendens</i> (etasjemose)</p> <p><i>Pleurozium schreberi</i> (furumose)</p> <p><i>Pohlia nutans</i> (vegnikke)</p> <p><i>Polytrichum strictum</i> (filtbjørnemose)</p> <p><i>Sphagnum angustifolium</i> (klubbetormose)</p> <p><i>Sphagnum capillifolium</i> (furutorvmose)</p> <p><i>Sphagnum fuscum</i> (rusttorvmose)</p> <p><i>Sphagnum magellanicum</i> (kjøtt-torvmose)</p> <p><i>Calypogeia neesiana</i> (torvflak)</p> <p><i>Calypogeia sphagnicola</i> (sveltflak)</p> <p><i>Cladonia arbuscula</i> agg. (lys reinlav)</p> <p><i>Cladonia rangiferina</i> agg. (grå reinlav)</p> <p><i>Cladonia stellaris</i> (kvitkrull)</p> <p><b>Artsgruppe 2</b></p> <p><i>Salix aurita</i> (ørevier)</p> <p><i>Melampyrum pratense</i> (stormarimjelle)</p> <p><i>Carex globularis</i> (granstarr)</p> <p><i>Carex pauciflora</i> (sveltstarr)</p> <p><i>Polytrichum commune</i> (storbjørnemose)</p> <p><i>Sphagnum russowii</i> (tvaretormose)</p> <p><b>Artsgruppe 3</b></p> <p><i>Frangula alnus</i> (trollhegg)</p> <p><i>Corallorhiza trifida</i> (korallrot)</p> <p><i>Dactylorhiza maculata</i> (flekkmarihand)</p> <p><i>Listera cordata</i> (småtvblad)</p> <p><i>Menyanthes trifoliata</i> (bukkeblad)</p> <p><i>Potentilla palustris</i> (myrhatt)</p> <p><i>Trientalis europaea</i> (skogstjerne)</p> <p><i>Calamagrostis purpurea</i> (skogrørkvein)</p> <p><i>Carex echinata</i> (stjernestarr)</p> <p><i>Carex lasiocarpa</i> (trådstarr)</p> <p><i>Carex nigra</i> (slåttstarr)</p> <p><i>Carex paupercula</i> (frynsestarr)</p> <p><i>Carex rostrata</i> (flaskestarr)</p> <p><i>Eriophorum angustifolium</i> (duskull)</p> <p><i>Juncus filiformis</i> (trådsiv)</p> <p><i>Lycopodium annotinum</i> (stri kråkefot)</p> <p><i>Maianthemum bifolium</i> (maibloom)</p> <p><i>Molinia caerulea</i> (blåtopp)</p> <p><i>Phragmites australis</i> (takrør)</p> <p><i>Brachythecium reflexum</i> (sprikelundmose)</p>	<p><i>Brachythecium starkei</i> (strølundmose)</p> <p><i>Dicranum majus</i> (blanksigd) <i>Hylocomiastrum umbratum</i> (skyggehusmose)</p> <p><b>Straminergon stramineum</b> (grasmose)</p> <p><i>Sphagnum brevifolium</i> * (vrangtorvmose)</p> <p><b>Sphagnum centrale</b> (kratt-torvmose)</p> <p><b>Sphagnum girgensohnii</b> (grantorvmose)</p> <p><b>Sphagnum riparium</b> * (skartorvmose)</p> <p><i>Calypogeia muelleriana</i> (sumpflak)</p> <p><i>Chiloscyphus profundus</i> (stubbleblonde)</p> <p><i>Lepidozia reptans</i> (tusenbeinkrek)</p> <p><i>Plagiochila asplenoides</i> (praktinnemose)</p> <p><b>Artsgruppe 4</b></p> <p><i>Alnus incana</i> (gråor)</p> <p><b>Anemone nemorosa</b> (hvitveis)</p> <p><i>Athyrium filix-femina</i> (skogburkne)</p> <p><b>Caltha palustris</b> (soleihov)</p> <p><i>Dryopteris expansa</i> agg. (suaetelg-gruppa)</p> <p><i>Equisetum fluviatile</i> (elvenesnelle)</p> <p><b>Equisetum sylvaticum</b> (skogsnelle)</p> <p><i>Filipendula ulmaria</i> (mjødukt)</p> <p><b>Galium palustre</b> (myrmaure)</p> <p><b>Gymnocarpium dryopteris</b> (fugletelg)</p> <p><i>Linnaea borealis</i> (linnea)</p> <p><i>Lysimachia thyrsiflora</i> (gulldusk)</p> <p><b>Melampyrum sylvaticum</b> (småmarimjelle)</p> <p><i>Orthilia secunda</i> (nikkevingergrønn)</p> <p><b>Oxalis acetosella</b> (gaukesyre)</p> <p><b>Phegopteris connectilis</b> (hengeving)</p> <p><i>Pyrola minor</i> (perlevingergrønn)</p> <p><b>Rubus saxatilis</b> (teiebær)</p> <p><i>Valeriana sambucifolia</i> (vendelrot)</p> <p><b>Agrostis canina</b> (hundekvein)</p> <p><i>Calamagrostis arundinacea</i> (snerprørkvein)</p> <p><b>Carex chordorrhiza</b> (strengstarr)</p> <p><i>Carex flava</i> (gulstarr)</p> <p><i>Deschampsia cespitosa</i> (sølvbunke)</p> <p><i>Luzula pilosa</i> (hårfrytle)</p> <p><i>Calliergon cordifolium</i> (pjustkjønnmose)</p> <p><i>Calliergon richardsonii</i> (sumptjønnmose)</p> <p><i>Campylium stellatum</i> (myrstjernemose)</p> <p><i>Chiloscyphus polyanthos</i> (bekkeblonde)</p> <p><i>Plagiothecium denticulatum</i> (flakjammemose)</p> <p><i>Polytrichum formosum</i> (kystbjørnemose)</p> <p><b>Pseudobryum cinclidioides</b> (kjempemose)</p> <p><i>Rhizomnium magnifolium</i> (storrundmose)</p> <p><i>Rhizomnium pseudopunctatum</i> (fjellrundmose)</p> <p><b>Rhodobryum roseum</b> (rosettrose)</p> <p><b>Rhytidiadelphus subpinnatus</b> (fjørkransmose)</p> <p><b>Rhytidiadelphus triquetrus</b> (storkransmose)</p> <p><i>Santonina uncinata</i> (kobleikmose)</p> <p><b>Scorpidium revolvens</b> (rødmakkemose)</p> <p><b>Warnstorfia exannulata</b> agg. (vrangnøkkemose)</p> <p><i>Sphagnum flexuosum</i> (bleiktormose)</p> <p><i>Sphagnum squarrosum</i> (spriketormose)</p>	<p><b>Sphagnum subsecundum</b> (kroktorvmose)</p> <p><b>Sphagnum teres</b> (beitetormose)</p> <p><b>Sphagnum warnstorffii</b> (rosetormose)</p> <p><b>Aneura pinguis</b> (fettmose)</p> <p><b>Barbilophozia kunzeana</b> (myrskjeggemose)</p> <p><i>Blepharostoma trichophyllum</i> (piggrådmose)</p> <p><i>Calypogeia azurea</i> (blåflak)</p> <p><b>Scapania irrigua</b> (sumptvebladmose)</p> <p><i>Scapania undulata</i> (bekketvebladmose)</p> <p><b>Artsgruppe 5</b></p> <p><i>Bistorta vivipara</i> (harerug)</p> <p><i>Chrysosplenium alternifolium</i> (maigull)</p> <p><i>Circaea alpina</i> (trollurt)</p> <p><b>Cirsium helenioides</b> (kvitbladtistel)</p> <p><i>Cirsium palustre</i> (myrtistel)</p> <p><b>Crepis paludosa</b> (sumphaukeskjegg)</p> <p><i>Equisetum pratense</i> (engsnelle)</p> <p><b>Epilobium palustre</b> (myrmjølke)</p> <p><i>Fragaria vesca</i> (markjordbær)</p> <p><b>Geranium sylvaticum</b> (skogstorkenebb)</p> <p><b>Geum rivale</b> (enghumleblom)</p> <p><b>Matteuccia struthiopteris</b> (strutseving)</p> <p><b>Paris quadrifolia</b> (firblad)</p> <p><b>Polygonatum verticillatum</b> (kranskonvall)</p> <p><i>Prunella vulgaris</i> (blåkoll)</p> <p><b>Ranunculus repens</b> (krypsoleie)</p> <p><i>Tussilago farfara</i> (hestehov)</p> <p><i>Viola riviniana</i> (skogfiol)</p> <p><i>Agrostis capillaris</i> (engkvein)</p> <p><i>Anthoxanthum odoratum</i> (gulaks)</p> <p><b>Carex loliacea</b> (nubbestarr)</p> <p><b>Carex pallescens</b> (bleikstarr)</p> <p><i>Glyceria fluitans</i> (mannasøtgras)</p> <p><b>Melica nutans</b> (hengeaks)</p> <p><b>Atrichum undulatum</b> (stortaggmose)</p> <p><b>Brachythecium rivulare</b> (sumplundmose)</p> <p><b>Brachythecium rutabulum</b> (storlundmose)</p> <p><i>Brachythecium salebrosus</i> (lilundmose)</p> <p><b>Bryum pseudotriquetrum</b> (bekkevrangmose)</p> <p><b>Calliergonella cuspidata</b> (sumpbroddmose)</p> <p><i>Cirriphyllum piliferum</i> (lundveikmose)</p> <p><i>Climacium dendroides</i> (palmemose)</p> <p><b>Fissidens adianthoides</b> (saglommemose)</p> <p><b>Plagiomnium affine</b> (skogfagermose)</p> <p><b>Plagiomnium elatum</b> (kalkfagermose)</p> <p><b>Plagiomnium ellipticum</b> (sumpfagermose)</p> <p><b>Plagiomnium medium</b> (krattfagermose)</p> <p><i>Plagiothecium nemorale</i> (skruppjammemose)</p> <p><i>Rhizomnium punctatum</i> (bekkerundmose)</p> <p><b>Thuidium tamariscinum</b> (stortujamose)</p> <p><i>Harpanthus flotovianus</i> (kildesalmose)</p> <p><i>Jungermannia leiantha</i> (tønnesleivmose)</p> <p><i>Pellia epiphylla</i> (flikvårn)</p> <p><i>Pellia neesiana</i> (sokkvårn)</p> <p><b>Riccardia multifida</b> (fjørsaftmose)</p>

Fig. 27. Fordeling av arter på voksestedstyper langs næringsgradienten. Skillearter mot fattigere typer er uthevet, arter i Artsgruppe 3 begrenset til middelfattig type er merket\*.

# Biologisk mangfold i bunnvegetasjonen i gransumpskog

Artsgruppe nr:	Gransumpskog		Granskog på fastmark	
	Våte forsenkninger	Tørrere partier	Forsumpede flekker, fuktig	Ikke-forsumpede flekker, tørr
1				
2				
3				
4				
5				
6				
7				
8				
9				
10				

<p><b>Artsgruppe 1</b></p> <p><u><i>Caltha palustris</i></u> (soleihov)  <u><i>Epilobium palustre</i></u> (myrmjølke)  <u><i>Equisetum fluviatile</i></u> (elvesnelle)  <u><i>Galium palustre</i></u> (myrmaure)  <u><i>Lysimachia thyrsoflora</i></u> (gulldusk)  <u><i>Potentilla palustris</i></u> (myrhatt)  <u><i>Carex chordorrhiza</i></u> (strengstarr)  <u><i>Eriophorum angustifolium</i></u> (duskull)  <u><i>Glyceria fluitans</i></u> (mannasøtgras)  <u><i>Bryum pseudotriquetrum</i></u> (bekkevranngrose)  <u><i>Calliergon richardsonii</i></u> (sumptjønngrose)  <u><i>Fissidens adianthoides</i></u> (saglommemose)  <u><i>Pseudobryum cinclidioides</i></u> (kjempemose)  <u><i>Scorpidium revolvens</i></u> (rødmakkemose)  <u><i>Warnstorfia exannulata</i></u> agg. (vranngnøkkemose)  <u><i>Sphagnum brevifolium</i></u> (vranngtorvmose)  <u><i>Sphagnum riparium</i></u> (skartorvmose)  <u><i>Aneura pinguis</i></u> (fettmose)  <u><i>Riccardia multifida</i></u> (fjorsaftmose)</p> <p><b>Artsgruppe 2</b></p> <p><u><i>Alnus incana</i></u> (gråør)  <u><i>Frangula alnus</i></u> (trollhegg)  <u><i>Vaccinium oxycoccus</i></u> (tranebær)  <u><i>Dactylorhiza maculata</i></u> (flekkmarihand)  <u><i>Equisetum sylvaticum</i></u> (skogsnelle)  <u><i>Filipendula ulmaria</i></u> (mjørdurt)  <u><i>Menthanthes trifoliata</i></u> (bukkeblad)  <u><i>Rubus chamaemorus</i></u> (molte)  <u><i>Valeriana sambucifolia</i></u> (vendelrot)  <u><i>Viola palustris</i></u> (myrflol)  <u><i>Agrostis canina</i></u> (hundekvein)  <u><i>Carex echinata</i></u> (stjernestarr)  <u><i>Carex flava</i></u> (gulstarr)  <u><i>Carex lasiocarpa</i></u> (trådstarr)  <u><i>Carex nigra</i></u> (slåtestarr)  <u><i>Carex paupercula</i></u> (frynsestarr)  <u><i>Carex rostrata</i></u> (flaskestarr)  <u><i>Calamagrostis purpurea</i></u> (skogrørkvein)  <u><i>Deschampsia cespitosa</i></u> (sølvbunke)  <u><i>Eriophorum vaginatum</i></u> (torvull)  <u><i>Juncus filiformis</i></u> (trådsiv)  <u><i>Phragmites australis</i></u> (takrør)  <u><i>Brachythecium rivulare</i></u> (sumplundmose)  <u><i>Calliergon cordifolium</i></u> (piusktjønngrose)  <u><i>Calliergonella cuspidata</i></u> (sumpbroddmose)  <u><i>Campylium stellatum</i></u> (myrstjernemose)  <u><i>Plagiommium alatum</i></u> (kullfagermose)</p>	<p><u><i>Plagiommium ellipticum</i></u> (sumpfagermose)  <u><i>Plagiommium medium</i></u> (krattfagermose)  <u><i>Rhizomnium magnifolium</i></u> (storrundmose)  <u><i>Rhizomnium pseudopunctatum</i></u> (fjellrundmose)  <u><i>Straminergon stramineum</i></u> (grasmose)  <u><i>Sphagnum angustifolium</i></u> (klubbetorvmose)  <u><i>Sphagnum centrale</i></u> (kratt-torvmose)  <u><i>Sphagnum flexuosum</i></u> (bleiktorvmose)  <u><i>Sphagnum squarrosum</i></u> (spriketorvmose)  <u><i>Sphagnum subsecundum</i></u> (kroktorvmose)  <u><i>Sphagnum teres</i></u> (beitetorvmose)  <u><i>Sphagnum warnstorffii</i></u> (rosetorvmose)  <u><i>Barbilophozia kanzeana</i></u> (myrskjeggmose)  <u><i>Chiloscyphus polyanthos</i></u> (bekkeblonde)</p> <p><b>Artsgruppe 3</b></p> <p><u><i>Phegopteris connectilis</i></u> (hengeving)  <u><i>Sanionia uncinata</i></u> (kobleikmose)  <u><i>Sphagnum girgensohnii</i></u> (granorvmose)</p> <p><b>Artsgruppe 4</b></p> <p><u><i>Vaccinium vitis-idaea</i></u> (tyttebær)  <u><i>Maianthemum bifolium</i></u> (maiblom)  <u><i>Oxalis acetosella</i></u> (gaukesyre)  <u><i>Rubus saxatilis</i></u> (teiebær)  <u><i>Trientalis europaea</i></u> (skogstjerne)  <u><i>Rhytidadelphus triquetrus</i></u> (storkransmose)  <u><i>Calypogeia muelleriana</i></u> (sumpflak)</p> <p><b>Artsgruppe 5</b></p> <p><u><i>Vaccinium uliginosum</i></u> (skinntryte)  <u><i>Corallorhiza trifida</i></u> (korallrot)  <u><i>Carex globularis</i></u> (granstarr)  <u><i>Carex pauciflora</i></u> (sveltstarr)  <u><i>Molinia caerulea</i></u> (blåtopp)  <u><i>Aulacomnium palustre</i></u> (myrfiltmose)  <u><i>Polytrichum strictum</i></u> (filtbjørnemose)  <u><i>Sphagnum magellanicum</i></u> (kjøtt-torvmose)  <u><i>Cephalozia pleniceps</i></u> (storglefsemose)</p> <p><b>Artsgruppe 6</b></p> <p><u><i>Listera cordata</i></u> (småtteblad)  <u><i>Sphagnum quinquefarium</i></u> (litorvmose)  <u><i>Sphagnum russowii</i></u> (tvaretorvmose)  <u><i>Calypogeia azurea</i></u> (blåflak)  <u><i>Cephalozia lunulifolia</i></u> (myrglefsemose)</p>	<p><b>Artsgruppe 7</b></p> <p><u><i>Anemone nemorosa</i></u> (hvitveis)  <u><i>Athyrium filix-femina</i></u> (skogburkne)  <u><i>Dryopteris expansa</i></u> agg. (sauetelg-gruppa)  <u><i>Gymnocarpium dryopteris</i></u> (fugletelg)  <u><i>Lycopodium annotinum</i></u> (stri kråkefot)  <u><i>Melampyrum pratense</i></u> (stormarimjelle)  <u><i>Melampyrum sylvaticum</i></u> (småmarimjelle)  <u><i>Orthilia secunda</i></u> (nikkevintergrønn)  <u><i>Viola riviniana</i></u> (skogfiol)  <u><i>Calamagrostis arundinacea</i></u> (snerprørkvein)  <u><i>Luzula pilosa</i></u> (hårfrytle)  <u><i>Melica nutans</i></u> (hengeaks)  <u><i>Brachythecium reflexum</i></u> (sprikelundmose)  <u><i>Brachythecium rutabulum</i></u> (storlundmose)  <u><i>Brachythecium salebrosum</i></u> (lilundmose)  <u><i>Brachythecium starkei</i></u> (strølundmose)  <u><i>Cirriphyllum piliferum</i></u> (lundveikmose)  <u><i>Plagiommium affine</i></u> (skogfagermose)  <u><i>Plagiothecium denticulatum</i></u> (flakjammemose)  <u><i>Pleurozium schreberi</i></u> (furmose)  <u><i>Pohlia nutans</i></u> (vegnikke)  <u><i>Polytrichum formosum</i></u> (kystbjørnemose)  <u><i>Ptilium crista-castrensis</i></u> (fjormose)  <u><i>Rhodobryum roseum</i></u> (rosettmose)  <u><i>Rhytidadelphus squarrosus</i></u> (fjorkransmose)  <u><i>Blepharostoma trichophyllum</i></u> (piggrådmose)  <u><i>Calypogeia neesiana</i></u> (torvflak)  <u><i>Chiloscyphus profundus</i></u> (stubbekblonde)  <u><i>Lepidozia reptans</i></u> (tusenbeinkrek)  <u><i>Plagiochila asplenioides</i></u> (praktinnemose)</p> <p><b>Artsgruppe 8</b></p> <p>Ingen</p> <p><b>Artsgruppe 9</b></p> <p><u><i>Barbilophozia floerkei</i></u> (lysskjeggmose)  <u><i>Barbilophozia lycopodioides</i></u> (gåsefotskjeggmose)</p> <p><b>Artsgruppe 10</b></p> <p>Ingen</p>
---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------

Fig. 28. Fordeling av arter mellom gransumpskog og granskog på fastmark, innen sumpskog langs vannstandsgradienten og innen granskog på fastmark langs gradienten i median jordfuktighet. Skillearter mot tørrere typer er understreket, mot fuktigere typer uthevet.

## Ekstremfattig minerotrof sumpskog

**Tresjiktstruktur.** Tresjiktet er dominert av furu (trehøyde inntil 15 m), med spredte innslag av gran og bjørk. Skogen kan flekkvis ha store åpninger.

**Forekomst.** Kan forekomme som en smal sone mellom ombrotrof sumpskog og fuktig minerogen lagg (minerotrof middelfattig sumpskog, våte forsenkninger), men finnes oftere som et belte mellom fuktig minerogen lagg og fastmark eller som en brem rundt fastmarksøyer i myr. Kan dekke større områder i tørre lagger nær vannskiller. Små sumpskoger i forsenkninger i furuskog kan i sin helhet utgjøres av ekstremfattig minerotrof sumpskog.

**Variasjon.** Ekstremfattig minerotrof sumpskog kan ha en mosaikkpreget, ujevn, ofte tuet eller småtuert markoverflate, men omfatter normalt bare tørrere (ikke-oversvømte) partier og utgjør derfor bare en voksestedstype.

## Ekstremfattig minerotrof sumpskog, tørrere partier

**Undervegetasjon.** Feltsjiktet er lyngdominert, ofte tett. De viktigste dominantene er *Vaccinium myrtillus* (blåbær), *V. uliginosum* (skinntryte), *Calluna vulgaris* (røsslyng), og *V. vitis-idaea* (tyttebær); flekkvis kan også *Rubus chamaemorus* (molte) dominere. I grensetraktene mot Sverige er *Carex globularis* (granstarr) et karakteristisk innslag. Bunnsjiktet er ofte mosaikkpreget. *Pleurozium schreberi* (furumose) kan som eneste art dominere under tette lyngbestander og innunder furutrær, mens torvmosearter [*Sphagnum capillifolium* (furutorvmose), *S. russowii* (tvaretorvmose), *S. angustifolium* (klubbetorvmose), *S. fuscum* (rusttorvmose) og *S. magellanicum* (kjøtt-torvmose)] veksler på å dominere på åpnere steder. Reinlavarter kan forekomme, men dominerer sjelden.

**Artstetthet.** Antall arter pr. m<sup>2</sup> anslås til 10–(16)–20, jevnt fordelt på karplanter og kryptogamer.

**Voksestedsforhold.** Torvjordsprofil.

pH (i humuslagets øverste 5 cm) = 3,5–4,0.

Total-nitrogen (promille i den organiske fraksjonen av humuslaget) = 8–16.

Median avstand til grunnvannspeilet = (10–)14–36 cm.

**Differensiering.** Artene i gruppe 2 i Fig. 27 er positive skillearter mot ombrotrof sumpskog. Voksestedstypen skilles fra middelfattig minerogen sumpskog, tørrere partier, ved fravær av arter i gruppe 3 i Fig. 27.

## Middelfattig minerotrof sumpskog

**Tresjiktstruktur.** Tresjiktet er dominert av gran (inntil 18 m høy), stedvis med betydelige innslag av bjørk og/eller furu. Større sammenhengende områder med liten dybde til grunnvannspeilet mangler tresjikt eller er delvis åpne.

**Forekomst.** Forekommer ofte som enerådende eller dominerende gruppe av sumpskogsvoksestedstyper i sumpskoger i forsenkninger i granskog. Kan også forekomme i mosaikk med andre sumpskogtyper, både fattigere (i bløtere deler av lagger i



Fig. 30. Middelfattig minerotrof sumpskog. Overveiende tørrere partier i åpen sumpskog.

## Middelfattig minerotrof sumpskog, tørrere partier

**Undervegetasjon.** Feltsjiktet varierer fra åpent og nesten manglende til tette bestander av *Vaccinium myrtillus* (blåbær). Andre typiske arter med høy frekvens er *V. vitis-idaea* (tyttebær), *Maianthemum bifolium* (maiblom), *Rubus chamaemorus* (molte) og *Trientalis europaea* (skogstjerne). Det er stor variasjon i bunnsjiktets artssammensetning og fysiognomi. Større, sammenhengende, relativt plane partier domineres oftest av *Sphagnum girgensohnii* (grantorvmose), *Polytrichum commune* (storbjørnemose) eller *Sphagnum angustifolium* (klubbetorvmose). Tuete partier, ofte med trær, domineres oftest av moser med forekomsttyngdepunkt i blåbærdominert granskog på fastmark som danner mosaikk der flere arter inngår. Typiske, hyppig forekommende arter, er *Dicranum majus* (blanksigdmose), *Pleurozium schreberi* (furutorvmose), *Plagiothecium laetum* (glansjammemose), *Calypogeia muelleriana* (sumpflak) og *Straminergon stramineum* (grasmose). “Lommer” med rikelig forekomst av små blad- og levermoser finnes i brattkanter i tuete partier.

**Artstetthet.** 10–(18)–32 arter pr. m<sup>2</sup>, derav 4–(8)–10 karplanter og 6–(10)–22 kryptogamer.

**Voksestedsforhold.** Torvjordsprofil, sumpjordsprofil og overganger mellom disse.

pH (i humuslagets øverste 5 cm) = 3,8–4,7.

Total-nitrogen (promille i den organiske fraksjonen av humuslaget) = 10–16.

Median avstand til grunnvannsspeilet = (10–)14–36 cm.

**Differensiering.** Arter i gruppe 5-7 i Fig. 28 er positive skillearter, arter i gruppe 1 er negative skillearter mot middelfattig minerotrof sumpskog, våte forsenkninger. Arter i gruppene 2 og 5 er positive skillearter, artene i gruppe 9 er (tentative) negative skillearter mot forsumpete flekker i granskog på fastmark. Artene i gruppe 3 i Fig. 27 er positive skillearter mot ekstremfattig minerotrof sumpskog og arter i gruppe 4 er negative skillearter mot intermediær minerotrof sumpskog. *Sphagnum brevifolium* (vrangtorvmose) og *S. riparium* (skartorvmose) er hyppige dominanter i våte forsenkninger i middelfattig, men dominerer sjelden i intermediær minerotrof sumpskog.

**Tresjiktstruktur.** Tresjiktet er dominert av gran (inntil 20 m høy), stedvis med betydelige innslag av bjørk, gråor eller svartor. Større, sammenhengende områder med liten dybde til grunnvannsspeilet mangler eller har et åpent tresjikt.

**Forekomst.** Forekommer oftest sammen med middelfattige sumpskogtyper, i forsenkninger i granskog eller i bløtere deler av lagger i myrkomplekser. Når intermediær og middelfattig sumpskog forekommer innenfor samme lokalitet, er gjerne intermediære typer knyttet til steder med stort tilsig av fastmarksvann, f.eks. nær inn- og utløp, eller steder med stor vanngjennomstrømning. Intermediære sumpskogstyper forekommer sjelden

sammen med rikere typer, men da oftest nær overgangen mot fastmark og andre steder med sparsomt tilsig av næringsrikt fastmarksvann.

**Variasjon.** Intermediær minerotrof sumpskog kan bestå av relativt homogene tørrere partier med trær på forhøyninger, eller ha en mosaikkartet veksling mellom våte forsenkninger (av varierende størrelse) og tørrere partier, f.eks. tuete partier med trær. To voksestedstyper kan skilles ut; våte forsenkninger som periodevis er oversvømt og tørrere partier som ikke engang oversvømmes etter langvarige regnværsperioder.

### Intermediær minerotrof sumpskog, våte forsenkninger

**Undervegetasjon.** Feltsjiktet er åpent, uten dominanter eller med flekkvis dominans av urter og/eller graminider (Fig. 31). De typiske artene med høy frekvens i våte forsenkninger i den middelfattige minerotrofe sumpskogen, *Menyanthes trifoliata* (bukkeblad), *Potentilla*



Fig. 31. Sammenhengende våte partier i åpen, intermediær minerotrof sumpskog langs bekk.

på grunn av stor vanntilstrømning er utsatt for vann- og iserosjon. Ofte finnes imidlertid, i hvert fall flekkvis, et heldekkende torvmoseeteppesom kan ha flere arter i blanding. Vanlige dominanter er *Sphagnum centrale* (kratt-torvmose), *S. warnstorffii* (rosetorvmose), *S. teres* (beitetorvmose) og *S. angustifolium* (klubbetorvmose), iblant også *S. girgensohnii* (grantorvmose). Mange andre mosearter kan forekomme, men disse dekker små arealer.

**Artstetthet.** 14–(20)–30 arter pr. m<sup>2</sup>, derav 10–(13)–18 karplanter og 5–(7)–16 kryptogamer.

**Voksestedsforhold.** Overganger mellom torvjordsprofil og sumpjordsprofil.

pH (i humuslagets øverste 5 cm) = 5,0–5,6.

Total-nitrogen (promille i den organiske fraksjonen av humuslaget) = 16–25.

Median avstand til grunnvannsspeilet = (0–)4–10(–16) cm.

**Differensiering.** Arter i gruppe 1 i Fig. 28 er positive skillearter; arter i grupper 5–7 er negative skillearter mot intermediær minerotrof sumpskog, tørrere partier. Arter i gruppe 4 i Fig. 27 er positive skillearter mot middelfattig minerotrof sumpskog, arter i gruppe 5 er negative skillearter mot rik minerotrof sumpskog.

### Intermediær minerotrof sumpskog, tørrere partier

**Undervegetasjon.** Feltsjiktet varierer fra åpent til tette bestander av *Vaccinium myrtillus* (blåbær). Andre typiske arter med høy frekvens er *Maianthemum bifolium* (maiblom), *Vaccinium vitis-idaea* (tyttebær), *Rubus chamaemorus* (molte), *Trientalis europaea* (skogstjerne) og *Calamagrostis purpurea* (skogrørkvein). Det er betydelig variasjon i bunnsjiktets artssammensetning og fysiognomi. *Sphagnum girgensohnii* (grantorvmose) er den desidert hyppigst forekommende dominanten i bunnsjiktet, men *Sphagnum angustifolium* (klubbetorvmose) kan også dominere flekkvis. Nær overgangen mot våte

forsenkninger er

*Sphagnum centrale* (kratttorvmose), *S. warnstorffii* (rosetorvmose) og *S. teres* (beite-torvmose) hyppige (Fig. 32). Tuete partier, ofte med trær, domineres gjerne av pleurokarpe moser med forekomsttyngdepunkt i blåbærdominert granskog på fastmark. Mosaikker der flere arter inngår er vanligst.



Fig. 32. *Sphagnum centrale* (kratttorvmose) og *S. warnstorffii* (rosetorvmose) i mosaikk i intermediær minerotrof sumpskog.

Typiske, hyppig forekommende arter er *Dicranum majus* (blanksigd-mose), *Straminergon stramineum* (gras-mose), *Pleurozium schreberi* (furutorvmose), *Plagiothecium laetum* (glansjamne-mose) og *Calypogeia* spp. (flakmose). “Lommer” med rikelig forekomst av små blad- og levermoser finnes i brattkanter i tuete partier.

**Artstetthet.** 13–(21)–34 arter pr. m<sup>2</sup>, derav 5–(9)–12 karplanter og 7–(12)–25 kryptogamer.

**Voksestedforhold.** Sumpjordsprofil og overganger mot torvjordsprofil.

pH (i humuslagets øverste 5 cm) = 4,3–5,2.

Total-nitrogen (promille i den organiske fraksjonen av humuslaget) = 12–24.

Median avstand til grunnvannspeilet = (10–)14–34 cm.

**Differensiering.** Arter i gruppe 5-7 i Fig. 28 er positive skillearter, arter i gruppe 1 er negative skillearter mot intermediær minerotrof sumpskog, våte forsenkninger. Arter i gruppene 2 og 5 er positive skillearter, artene i gruppe 9 tentative negative skillearter mot forsumpete flekker i granskog på fastmark. Artene i gruppe 4 i Fig. 27 er positive skillearter mot middelfattig minerotrof sumpskog og artene i gruppe 5 er negative skillearter mot rik minerotrof sumpskog.



## Rik minerotrof sumpskog

**Tresjiktstruktur.** Tresjiktet er dominert av gran (inntil 20 m høy), stedvis med betydelige innslag av bjørk, gråor, svartor eller vier-arter. Større sammenhengende områder med liten dybde til grunnvannspeilet mangler tresjikt eller er delvis åpne.

**Forekomst.** Forekommer oftest som små sumpskogsflekker i forsenkninger i granskog, gjerne på (små) terrasser i lange daler. Kan ha tydelig helling (soligen markfuktighet; R. Økland 1989b). Mer eller mindre konsentrerte kildeframsprang forekommer ofte. Har oftest stort nedslagsfelt. Kan utgjøre større, sammenhengende sumpskoger i dype bekkedaler. Forekommer sjelden sammen med fattigere sumpskogstyper.

### Variasjon.

Oftest en mosaikk-artet veksling mellom våte forsenkninger og tuete partier med trær (Fig. 33), der førstnevnte oftest er hyppigst i de sentrale, fuktige delene av sumpskogen og nær utløpet, mens sistnevnte dekker størst arealer på grunn torv nær grensa mot fastmark. To voksestedstyper kan skiller ut, våte forsenkninger som periodevis er oversvømt og tørrere partier som ikke engang oversvømmes etter langvarige



Fig 33. Rik minerotrof sumpskog; tørrere, tuete partier med trær

## Rik minerotrof sumpskog, våte forsenkninger

**Undervegetasjon.** Feltsjiktet kan variere sterkt både med hensyn til fysiognomi og artssammensetning. Urter og graminider kan dominere flekkvis, men oftest forekommer en rekke typiske arter i blanding, f.eks. *Filipendula ulmaria* (mjørdurt), *Oxalis acetosella* (gaukesyre), *Viola palustris* (myrfiol), *Carex canescens* (gråstarr), *Phegopteris connectilis* (hengeving), *Trientalis europaea* (skogstjerne), *Viola palustris* (myrfiol), *Anemone nemorosa* (hvitveis), *Caltha palustris* (soleihov), *Calamagrostis purpurea* (skogrørkvein), *Equisetum sylvaticum* (skogsnelle) og *Maianthemum bifolium* (maiblom). Bunnsjiktet består ofte av flekker med mose som alternerer med bar jord, særlig under tett feltsjikt. Løsbunnflekker og vassfylte gjøler kan forekomme. Et heldekkende torvmoseteppe kan også forekomme, og er i så fall oftest dominert av *Sphagnum squarrosum* (spriketorvmose). Også *S. teres* (beitetorvmose) og *S. warnstorffii* (rosetorvmose) kan dominere. Andre mosearter kan også dominere flekkvis, f.eks. *Brachythecium rivulare* (sumplundmose),

*Bryum pseudotriquetrum* (bekkevrangmose), *Calliergonella cuspidata* (sumpbroddmose), *Rhytidiadelphus squarrosus* agg. (engkransmose-gruppa) og *Pellia* spp.. (vårmoser). Et stort antall mosearter forekommer mer sporadisk.

**Artstetthet.** 24–(34)–44 arter pr. m<sup>2</sup>, derav 12–(16)–24 karplanter og 10–(18)–22 kryptogamer.

**Voksestedforhold.** Sumpjordsprofil; overganger mot torvjordsprofil kan forekomme.

pH (i humuslagets øverste 5 cm) > 5,3.

Total-nitrogen (promille i den organiske fraksjonen av humuslaget) = 24–38.

Median avstand til grunnvannsspeilet = (0–)4–10(–12) cm.

**Differensiering.** Arter i gruppe 1 i Fig. 28 er positive skillearter; arter i grupper 5–7 er negative skillearter mot rik minerotrof sumpskog, tørrere partier. Arter i gruppe 5 i Fig. 27 er positive skillearter mot intermediaær minerotrof sumpskog.

### Rik minerotrof sumpskog, tørrere partier

**Undervegetasjon.** Feltsjiktet varierer fra åpent til tett. Enkeltarter dominerer normalt ikke, men bregner som *Phegopteris connectilis* (hengeving) og *Athyrium filix-femina* kan dominere flekkvis. Andre typiske arter med høy frekvens er *Oxalis acetosella* (gaukesyre), *Anemone nemorosa* (hvitveis), *Maianthemum bifolium* (maiblom), *Vaccinium myrtillus* (blåbær), *Gymnocarpium dryopteris* (fugletelg), *Equisetum sylvaticum* (skogsnelle), *Filipendula ulmaria* (mjødukt) og *Deschampsia cespitosa* (sølvbunke). Det er betydelig variasjon i bunnsjiktets artssammensetning, med stor variasjon på fin skala og stor artstetthet. I blant kan en eller noen få typiske arter dominere, som f.eks. *Thuidium tamariscinum* (stortujamose), *Rhytidiadelphus squarrosus* agg. (engkransmose-gruppa) eller *Dicranum majus* (blanksigd). Andre typiske, hyppig forekommende arter i bunnsjiktet er *Plagiochila asplenioides* (praktthinnemose), *Hylocomiastrum umbratum* (skyggehusmose), *Rhizomnium punctatum* (bekkerundmose), *Cephalozia bicuspidata* (broddglefsemose), *Dicranum scoparium* (ribbesigd), *Chiloscyphus polyanthos* (bekkeblonde), *Plagiothecium denticulatum* (flakjammemose), *P. laetum* (glansjammemose), *Cirriphyllum piliferum* (lundveikmose), *Rhytidiadelphus triquetrus* (storkransmose), *Calypogeia muelleriana* (sumpflak), *Chiloscyphus profundus* (stubbeblonde), *Tetraphis pellucida* (firtannmose), *Blepharostoma trichophyllum* (piggtrådmose) og *Lepidozia reptans* (tusebeinkrek). Torvmoser forekommer bare sporadisk.

**Artstetthet.** 30–(38)–46 arter pr. m<sup>2</sup>, derav 8–(16)–24 karplanter og 12–(22)–32 kryptogamer.

**Voksestedforhold.** Sumpjordsprofil og overganger mot moldjordsprofil på grunnlendt mark nær grensa til fastmark.

pH (i humuslagets øverste 5 cm) > 5,0.

Total-nitrogen (promille i den organiske fraksjonen av humuslaget) = 24–38.

Median avstand til grunnvannsspeilet = (6–)10–24 cm.

**Differensiering.** Arter i gruppe 1 i Fig. 28 er positive skillearter; arter i grupper 5–7 er negative skillearter mot rik minerotrof sumpskog, våte forsenkninger. Arter i gruppe 5 i Fig. 27 er positive skillearter mot intermediaær minerotrof sumpskog.

## Sammendrag og konklusjon

Vår undersøkelse av 11 gransumpskogslokaliteter i Østmarka naturreservat gir følgende svar på de seks problemstillingene som ble reist som delformål i innledningskapitlet:

- Det er to hovedgradienter i bunnvegetasjonens artssammensetning i sumpskogene, som kan relateres til hver sin økologiske hovedkompleksgradient; gradienten relatert til jordas (og grunnvannets) nærings- og surhetsstatus, og gradienten relatert til dybden fra gjennomsnittlig bunnsjiktstnivå til det mediane grunnvannsspeilet.
- Vegetasjonsgradienten fra våte forsengkninger til tørrere partier i sumpskog fortsetter via forsumpet skogbunn i granskog på fastmark til tørr fastmarksskog. Grensa mellom sumpskog og granskog på fastmark er imidlertid relativt skarp; med de klimatiske forhold en finner i undersøkelsesområdet får mange plantearter ikke oppfylt voksestedskravene sine på forsumpete flekker i granskogen og er derfor begrenset til sumpskoger.
- Mange av de hyppig forekommende artene i gransumpskog har klare preferanser med hensyn til en eller flere av de økologiske hovedkompleksgradientene.
- En rekke arter kan derfor nyttes som indikatorer på ulike voksestedforhold.
- Vi har lagt de to hovedkompleksgradientene til grunn for inndeling av gransumpskog i seks voksestedstyper. Disse er beskrevet med hensyn til artssammensetning og økologiske forhold. To artsoversikter viser hvilke arter som kan nyttes som indikatorer (skillearter) mellom de ulike voksestedstypene.
- Forekomst av mange, mindre vanlige arter bidrar til at artsmangfoldet i sumpskoger er høyt. Artsinventaret, særlig i rikere sumpskoger, kan imidlertid bare i en viss grad forutsies på grunnlag av økologiske forhold (og geografisk avstand). Dersom man ønsker å ta vare på det biologiske mangfoldet i skog generelt (og sumpskog spesielt), bør derfor alle intakte sumpskoger på næringsrik grunn sikres mot grøfting og andre irreversible inngrep. Et representativt utvalg av sumpskoger på næringsfattig grunn bør også sikres som ledd i opprettholdelse av et lokalt høyt biologisk mangfold.

## Referanser

- Anonymous. 1999. Sveriges sumpskogar. Resultat av sumpskogsinventeringen 1990-1998. - Skogsstyrelsen Medd. 1999: 3: 1-41.
- Aune, B. 1993. Temperaturnormaler, normalperiode 1961-1990. - Norske Meteorol. Inst. Rapp. Klima 1993: 2: 1-63.
- Austin, M. P. & Smith, T. M. 1989. A new model for the continuum concept. - *Vegetatio* 83: 35-47.
- Backéus, I. 1985. Aboveground production and growth dynamics of vascular bog plants in Central Sweden. - *Acta Phytogeogr. Suec.* 74: 1-98.
- Bannister, P. 1964a. The water relations of certain heath plants with reference to their ecological amplitude. II. Field studies. - *J. Ecol.* 52: 481-497.
- Bannister, P. 1964b. The water relations of certain heath plants with reference to their ecological amplitude. III. Experimental studies: general conclusions. - *J. Ecol.* 52: 499-509.
- Bell, J.N.B. & Tallis, J. H. 1974. The response of *Empetrum nigrum* L. to different mire water regimes, with special reference to Wyburnbury Moss, Cheshire and Featherbed Moss, Derbyshire. - *J. Ecol.* 62: 75-95.
- Blum, O. B. 1973. Water relations. - In: Ahmadjian, V. and Hale, M. E. (eds.), *The lichens*. Academic Press, New York - London, pp. 381-400.
- Boyer, M. L. H. & Wheeler, B. D. 1989. Vegetation patterns in spring-fed calcareous fens: calcite precipitation and constraints on fertility. - *J. Ecol.* 77: 597-607.
- Bridgham, S. D., Pastor, J., Janssens, J. A., Chapin, C. & Malterer, T. J. 1996. Multiple limiting gradients in peatlands: a call for a new paradigm. - *Wetlands* 16: 45-65.
- Bridgham, S. D., Pastor, J., McLaugherty, C. A. & Richardson, C. J. 1995. Nutrient-use efficiency: a litterfall index, a model, and a test along a nutrient-availability gradient in North Carolina peatlands. - *Am. Nat.* 145: 1-21.
- Bridgham, S. D. & Richardson, C. J. 1993. Hydrology and nutrient gradients in North Carolina peatlands. - *Wetlands* 13: 207-218.
- Bridgham, S. D., Updegraff, K. & Pastor, J. 1998. Carbon, nitrogen, and phosphorus mineralization in northern wetlands. - *Ecology* 79: 1545-1561.
- Buch, H. 1947. Über die Wasser- und Mineralstoffversorgung der Moose. II. - *Soc. Scient. Fenn. Commentnes Biol.* 20: 16: 1-49.
- Chapin, F. S. III., Moilanen, L. & Kielland, K. 1993. Preferential use of organic nitrogen for growth by a nonmycorrhizal arctic sedge. - *Nature* 361: 150-153.
- Clymo, R. S. 1983. Peat. - In: Gore, A. J. P. (ed.), *Ecosystems of the world*. 4A. Mires: swamp, bog, fen and moor: general studies. Elsevier, Amsterdam, pp. 159-224.
- Clymo, R. S. 1984. The limits to peat bog growth. - *Phil. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B.* 303: 605-654.
- Clymo, R. S. & Hayward, P. M. 1982. The ecology of *Sphagnum*. - In: Smith, A. J. E. (ed.), *Bryophyte ecology*. Chapman & Hall, London, pp. 229-289.
- Collins, S. L., Glenn, S. M. & Roberts, D. W. 1993. The hierarchical continuum concept. - *J. Veg. Sci.* 4: 149-156.
- Du Rietz, G. E. 1949. Huvudenheter och huvudgränser i svensk myrvegetation. - *Svensk Bot. Tidskr.* 43: 274-309.
- Du Rietz, G. E. 1954. Die Minerlabodenwasserzeigergränze als Grundlage einer natürlichen Zweigliederung der nord- und mitteleuropäischen Moore. - *Vegetatio* 5-6: 571-585.
- Eilertsen, O., Økland, R.H., Økland, T. & Pedersen, O. 1990. Data manipulation and gradient length estimation in DCA ordination. - *J. Veg. Sci.* 1: 261-270.
- Eneroth, O. 1931. Om skogstyper och föryngringsförhållanden inom Lappland. I. - *Norrl.*
- Engelmark, O. 1987. Fire history correlations to forest type and topography in northern Sweden. - *Annls Bot. Fenn.* 24: 317-324.
- Eriksson, O. 1993. The species-pool hypothesis and plant community diversity. - *Oikos* 68: 371-374.
- Eriksson, O. 1996. Regional dynamics of plants: a review of evidence for remnant, source-sink and metapopulations. - *Oikos* 77: 248-258.
- Eriksson, O. & Fröberg, H. 1996. "Windows of opportunity" for recruitment in long-lived clonal plants: experimental studies of seedling establishment in *Vaccinium* shrubs. - *Can. J. Bot.* 74: 1369-1374.

- Eurola, S., Aapala, K., Kokko, A. & Nironen, M. 1991. Mire type statistics in the bog and southern aapa mires of Finland (60-66°N). - *Annls Bot. Fenn.* 28: 15-36.
- Fitje, A. & Strand, L. 1973. *Tremålingslære*, ed. 2. - Universitetsforlaget, Oslo.
- Foster, D. R. 1984. The dynamics of *Sphagnum* in forest and peatland communities in southeastern Labrador, Canada. - *Arctic* 37: 133-140.
- Foster, D. R. & Fritz, S. C. 1987. Mire development, pool formation and landscape processes on patterned fens in Dalarna, Central Sweden. - *J. Ecol.* 75: 409-437.
- Foster, D. R., King, G. A., Glaser, P. H. & Wright, H. E. 1983. Origin of string patterns in boreal peatlands. - *Nature* 306: 256-258.
- Fowler, N. L. 1990. Disorderliness in plant communities: comparisons, causes, and consequences. - In: Grace, J. B. & Tilman, D. (eds.), *Perspectives on plant competition*. Academic Press, San Diego, pp. 291-306.
- Fransson, S. 1972. Myrvegetation i sydvästra Värmland. - *Acta Phytogeogr. Suec.* 57: 1-133.
- Fremstad, E. 1997. Vegetasjonstyper i Norge. - *Norsk Inst. Naturforsk. Temahefte* 12: 1-279.
- Førland, E. J. 1993. Nedbørnormaler, normalperiode 1961-1990. - *Norske Meteorol. Inst. Rapp. Klima* 39: 1-63.
- Gauch, H. G. Jr. 1973. The relationship between sample similarity and ecological distance. - *Ecology* 54: 618-622.
- Goth, B. M. T. & Røeggen, O. 1994. Micro-scale vegetation-environment relations in a boreal spruce forest site in the Solhomfjell area, Gjerstad, S Norway. - Oslo. Cand. scient. Thesis, Univ. Oslo, unpubl.
- Grime, J. P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. - *Am. Nat.* 111: 1169-1194.
- Gundersen, V. & Rolstad, J. 1998. Nøkkelbiotoper i skog. - *Norsk Inst. Skogforsk. Oppdragsrapp.* 1998: 5: 1-61.
- Gundersen, V. & Rolstad, J. 1998. Truete arter i skog. - *Norsk Inst. Skogforsk. Oppdragsrapp.* 1998: 6: 1-74.
- Harrison, S. 1997. How natural habitat patchiness affects the distribution of diversity in California serpentine chaparral. - *Ecology* 78: 1898-1906.
- Harrison, S. 1999. Local and regional diversity in a patchy landscape: native, alien, and endemic herbs on serpentine. - *Ecology* 80: 70-80.
- Heikkilä, H. 1987. The vegetation and ecology of mesotrophic and eutrophic fens in western Finland. - *Annls Bot. Fenn.* 24: 155-175.
- Hill, M. O. 1979. DECORANA - A FORTRAN program for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging. - New York, USA. Cornell University, Ithaca.
- Hill, M. O. & Gauch, H. G. Jr. 1980. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. - *Vegetatio* 42: 47-58.
- Holtedahl, O. 1974. Noen glasifluviale israndavsetninger i den sydlige del av Glomma-vassdragets (nåværende) dreneringsområde. - *Norg. geol. Unders.* 306: 1-85.
- Hubbell, S. P., Foster, R. B., O'Brien, S. T., Harms, K. E., Condit, R., Wechsler, B., Wright, S. J. & Loo de Lao, S. 1999. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. - *Science* 283: 554-557.
- Huisman, J., Olf, H. & Fresco, L. F. M. 1993. A hierarchical set of models for species response analysis. - *J. Veg. Sci.* 4: 37-46.
- Hörnberg, G., Zackrisson, O., Segerström, U., Svensson, B. W., Ohlson, M. & Bradshaw, R. H. W. 1998. Boreal swamp forests: biodiversity "hotspots" in an impoverished forest landscape. - *BioScience* 48: 795-802.
- Jeglum, J. K. & He, F. 1995. Pattern and vegetation-environment relationships in a boreal forested wetland in northeastern Ontario. - *Can. J. Bot.* 73: 629-637.
- Jonsson, B. G. & Esseen, P.-A. 1998. Plant colonization in small forest-floor patches: importance of plant group and disturbance traits. - *Ecography* 21: 518-526.
- Kenkel, N. C. 1987. Trends and interrelationships in boreal wetland vegetation. - *Can. J. Bot.* 65: 12-22.
- Kielland, K. 1994. Amino acid absorption by arctic plants: implication for plant nutrient and nitrogen cycling. - *Ecology* 75: 2373-2383.
- Kielland, K. 1995. Landscape patterns of free amino acids in arctic tundra soils. - *Biogeochemistry* 31: 85-98.
- Kielland, K. 1997. Role of free amino acids in the nitrogen economy of arctic cryptogams. - *Écoscience* 4: 75-79.
- Kielland-Lund, J. 1981. Die Waldgesellschaften SO-Norwegians. - *Phytocoenologia* 9: 53-250.

- Kooijman, A. M. & Bakker, C. 1995. Species replacement in the bryophyte layer in mires: the role of water type, nutrient supply and interspecific interactions. - *J. Ecol.* 83: 1-8.
- Korpela, L. & Reinikainen, A. 1996. A numerical analysis of mire margin forest vegetation in South and Central Finland. - *Annls Bot. Fenn.* 33: 183-197.
- Kuuluvainen, T. 1994. Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forests in Finland: a review. - *Annls Zool. Fenn.* 31: 35-51.
- Kuusinen, M. 1996. Importance of spruce swamp-forests for epiphyte diversity and flora on *Picea abies* in southern and middle boreal Finland. - *Ecography* 19: 41-45.
- Lahti, T. 1994. Understorey vegetation as an indicator of forest site potential in Southern Finland. - *Acta for. Fenn.* 246: 1-68.
- Legendre, P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm. - *Ecology* 74: 1659-1673.
- McCune, B. & Allen, T. F. H. 1985. Will similar forests develop on similar sites? - *Can. J. Bot.* 63: 367-376.
- Malmer, N. 1962. Studies on mire vegetation in the Archaean area of Southwestern Götaland (South Sweden). I. Vegetation and habitat conditions on the Åkhult mire. - *Opera Bot.* 7: 1-322.
- Malmer, N. 1993. Mineral nutrients in vegetation and surface layers of *Sphagnum*-dominated peat-forming systems. - *Adv. Bryol.* 5: 223-248.
- Malmström, C. 1931. Om faran för skogsmarkens försumpning i Norrland. En studie från Kulbäckslidens och Roklidens försöksfält. - *Meddn St. SkogsförsAnst.* 26: 1: 1-162.
- Malmström, C. 1949. Studier över skogstyper och trädslagsfördelning Västerbottens län. - *Meddn St.*
- Metsävainio, K. 1931. Untersuchungen über das Wurzelsystem der Moorpflanzen. - *Annls Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo* 1: 1-422.
- Minchin, P. R. 1987. An evaluation of the relative robustness of techniques for ecological ordination. - *Vegetatio* 69: 89-107.
- Minchin, P. R. 1989. Montane vegetation of the Mt. Field massif, Tasmania: a test of some hypotheses about properties of community patterns. - *Vegetatio* 83: 97-110.
- Moen, A. 1973. Landsplan for myrreservater i Norge. - *Norsk Geogr. Tidsskr.* 27: 173-193.
- Moen, A., Lillethun, A. & Odland, A. 1998. Nasjonalatlas for Norge: Vegetasjon. - Hønefoss. Statens Kartverk.
- Müller-Stoll, W. R. 1947. Die Einfluss der Ernährung auf die Xeromorphie der Hochmoorpflanzen. - *Planta* 35: 225-251.
- Nordbakken, J.-F. 1996a. Fine-scale patterns of vegetation and environmental factors on an ombrotrophic mire expanse: a numerical approach. - *Nord. J. Bot.* 16: 197-209.
- Nordbakken, J.-F. 1996b. Plant niches along the watertable gradient on an ombrotrophic mire expanse. - *Ecography* 19: 114-121.
- Nordhagen, R. 1928. Die Vegetation und Flora des Sylenegebietes. - *Skr. Norske Vidensk.-Akad. Oslo Mat.-Naturvid. Klasse* 1927: 1-612.
- Näsholm, T., Ekblad, A., Nordin, A., Giesler, R., Högberg, M. & Högberg, P. 1998. Boreal forest plants take up organic nitrogen. - *Nature* 392: 914-916.
- Ogner, G., Opem, M., Remedios, G., Sjøtveit, G. & Sørli, B. 1991. The chemical analysis program of The Norwegian Forest Research Institute, 1991. - Ås. The Norwegian Forest Research Institute.
- Ohlson, M., Söderström, L., Hörnberg, G., Zackrisson, O. & Hermansson, J. 1997. Habitat qualities versus long-term continuity as determinants of biodiversity in boreal old-grown swamp forest. - *Biol. Conserv.* 81: 221-231.
- Ohlson, M. & Tryterud, E. 1999. Long-term spruce forest continuity - a challenge for a sustainable Scandinavian forestry. - *For. Ecol. Mgmt* 124: 27-34.
- Ohlson, M. & Zackrisson, O. 1992. Tree establishment and microhabitat relationships in north Swedish peatlands. - *Can. J. For. Res.* 22: 1869-1877.
- Ohlson, M. & Økland, R. H. 1998. Spatial variation in rates of carbon and nitrogen accumulation in a boreal bog. - *Ecology* 79: 2745-2758.
- Palmer, M. W. 1988. Fractal geometry: a tool for describing spatial patterns of plant communities. - *Vegetatio* 75: 91-102.
- Palmer, M. W. & Dixon, P. M. 1990. Small-scale environmental heterogeneity and the analysis of species distributions along gradients. - *J. Veg. Sci.* 1: 57-65.
- Paratley, R. D. & Fahey, T. J. 1986. Vegetation-environment relations in a conifer swamp in central New York. - *Bull. Torrey Bot. Club* 113: 357-371.

- Pearson, K. 1901. On lines and planes of closest fit to systems of points in space. - *Phil. Mag.* 6. Ser. 2: 559-572.
- Prieditis, N. 1999. *Picea abies*- and *Fraxinus excelsior*-dominated wetland forest communities in Latvia. - *Pl. Ecol.* 144: 49-70.
- Romell, L. G. 1935. Ecological problems of the humus layer in the forest. - *Corn. Univ. Agr. Exp. Stn Mem.* 170: 1-28.
- Rossi, R. E., Mulla, D. J., Journel, A. G. & Franz, E. H. 1992. Geostatistical tools for modeling and interpreting ecological spatial dependence. - *Ecol. Monogr.* 62: 277-314.
- Rydgren, K. 1993. Herb-rich spruce forests in W Nordland, N Norway: an ecological and methodological study. - *Nord. J. Bot.* 13: 667-690.
- Rydgren, K. 1996. Vegetation-environment relationships of old-growth spruce forest vegetation in Østmarka Nature Reserve, SE Norway, and comparison of three ordination methods. - *Nord. J. Bot.* 16: 421-439.
- Rydgren, K. & Hestmark, G. 1997. The soil propagule bank in a boreal old-growth spruce forest: changes with depth and relationship to aboveground vegetation. - *Can. J. Bot.* 75: 121-128.
- Rydgren, K., Økland, T., Økland, R.H. & Storaunet, K.O. 1999. Hogstpåvirkning på biologisk mangfold og undervegetasjonens sammensetning i granskog. - *Norsk Inst. Jord- Skogkartlegging Rapp.* 1999: 2: 1-35.
- Rydin, H. 1986. Competition and niche separation in *Sphagnum*. - *Can. J. Bot.* 64: 1817-1824.
- Rydin, H. 1993a. Mechanisms of interactions among *Sphagnum* species along water-level gradients. - *Adv. Bryol.* 5: 153-185.
- Rydin, H. 1993b. Interspecific competition between *Sphagnum* mosses on a raised bog. - *Oikos* 66: 413-423.
- Rydin, H. 1997. Competition among bryophytes. - *Adv. Bryol.* 6: 135-168.
- Samuelsson, G. 1917. Studien über die Vegetation der Hochgebirgsgegenden von Dalarna. - *Nova Acta Regiae Soc. Scient. Upsal. Ser. 4* 4: 1-252.
- Segeström, U., Hörnberg, G. & Bradshaw, R. 1996. The 9000-year history of vegetation development and disturbance patterns of a swamp-forest in Dalarna, northern Sweden. - *Holocene* 6: 37-48.
- Senje, S. 1987. Østmarka. - Gyldendal, Oslo.
- Shmida, A. & Wilson, M. V. 1985. Biological determinants of species diversity. - *J. Biogeogr.* 12: 1-20.
- Sigmond, E. M. O, Gustavson, M. & Roberts, D. 1984. Berggrunnskart over Norge 1: 1 000 000. - Trondheim. Norg. geol. Unders.
- Singsaas, S. 1990. Classification and ordination of the mire vegetation of Stormyra near Tynset, S Norway. - *Nord. J. Bot.* 9: 413-423.
- Sjörs, H. 1947. Myrvegetationen i övre Långanområdet i Jämtland. - *Ark. bot. k. svenska VetenskAkad.* 33A: 6: 1-96.
- Sjörs, H. 1948. Myrvegetation i Bergslagen. - *Acta Phytogeogr. Suec.* 21: 1-299.
- Sjörs, H. 1950. Regional studies in north Swedish mire vegetation. - *Bot. Not.* ??: 173-222.
- Sjörs, H. 1952 [1950]. On the relation between vegetation and electrolytes in north Swedish mire waters. - *Oikos* 2: 241-258.
- Sokal, R. R. & Rohlf, F. J. 1995. *Biometry*, ed. 3. - New York. Freeman.
- Storaunet, K. O., Rolstad, J., Gjerde, I. & Rolstad, E. 1998. Nyere skoghistorie og forekomst av utvalgte lavarter i kystgranskog i Namdalen. - *Rapp. Skogforsk Suppl.* 4: 1-102.
- Stålfelt, M. G. 1937. Die bedeutung der Vegetation im Wasserhaushalt des Bodens. - *Svenska Skogsvårdsfören. Tidskr.* 35: 161-195.
- Summerfield, R. J. 1972. Biological inertia - an example. - *J. Ecol.* 60: 793-798.
- ter Braak, C. J. F. & Prentice, I. C. 1988. A theory of gradient analysis. - *Adv. Ecol. Res.* 18: 271-317.
- Tilman, D. 1999. Diversity by default. - *Science* 283: 495-496.
- Tonteri, T., Mikkola, K. & Lahti, T. 1990. Compositional gradients in the forest vegetation of Finland. - *J. Veg. Sci.* 1: 691-698.
- Tuomikoski, R. 1942. Untersuchungen über die Untervegetation der Bruchmoore in Ostfinnland I. Zur Methodik der pflanzensoziologischen Systematik. - *Annl. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo* 17: 1: 1-203.
- Tønnsberg, T. 1992. The sorediate and isidiate, corticolous, crustose lichens in Norway. - *Sommerfeltia* 14: 1-300.
- Vitt, D. H. & Chee, W.-L. 1990. The relationships of vegetation to surface water chemistry and peat chemistry in fens of Alberta, Canada. - *Vegetatio* 89: 87-106.

- Vitt, D. H., Horton, D. G., Slack, N. G. & Malmer, N. 1990. *Sphagnum*-dominated peatlands of the hyperoceanic British Columbia coast: patterns in surface water chemistry and vegetation. - *Can. J. For. Res.* 20: 696-711.
- Wassen, M. J., Barendregt, A., Bootsma, M. C. & Schot, P. P. 1989. Groundwater chemistry and vegetation of gradients from rich fen to poor fen in the Nardernermeer (The Netherlands). - *Vegetatio* 79: 117-132.
- Wilson, K. A. & Fitter, A. H. 1984. The role of phosphorus in vegetational differentiation in a small valley mire. - *J. Ecol.* 72: 463-473.
- Økland, B. 1994. Mycetophilidae (Diptera), an insect group vulnerable to forestry practices? A comparison of clearcut, managed and semi-natural spruce forests in southern Norway. - *Biodiv. Conserv.* 3: 68-85.
- Økland, R. H. 1986a. Rescaling of ecological gradients. I. Calculation of ecological distance between vegetation stands by means of their floristic composition. - *Nord. J. Bot.* 6: 651-660.
- Økland, R. H. 1986b. Rescaling of ecological gradients. II. The effect of scale on symmetry of species response curves. - *Nord. J. Bot.* 6: 661-670.
- Økland, R. H. 1989a. A phytoecological study of the mire Northern Kisselbergmosen, SE Norway. I. Introduction, flora, vegetation and ecological conditions. - *Sommerfeltia* 8: 1-172.
- Økland, R. H. 1989b. Hydromorphology and phytogeography of mires in inner Østfold and adjacent part of Akershus, SE Norway, in relation to SE Fennoscandian mires. - *Op. Bot.* 97: 1-122.
- Økland, R. H. 1990a. Vegetation ecology: theory, methods and applications with reference to Fennoscandia. - *Sommerfeltia Suppl.* 1: 1-233.
- Økland, R. H. 1990b. A phytoecological study of the mire Northern Kisselbergmosen, SE Norway. II. Identification of gradients by detrended (canonical) correspondence analysis. - *Nord. J. Bot.* 10: 79-108.
- Økland, R. H. 1990c. A phytoecological study of the mire Northern Kisselbergmosen, SE Norway. III. Diversity and habitat niche relationships. - *Nord. J. Bot.* 10: 191-220.
- Økland, R. H. 1994. Patterns of bryophyte associations at different scales in a Norwegian boreal spruce forest. - *J. Veg. Sci.* 5: 127-138.
- Økland, R. H. 1996. Are ordination and constrained ordination alternative or complementary strategies in general ecological studies? - *J. Veg. Sci.* 7: 289-292.
- Økland, R. H. 1997a. Vegetasjonsøkologi. Plantenes respons på økologiske gradienter - teorier, metoder og
- Økland, R. H. 1997b. Population biology of the clonal moss *Hylocomium splendens* in Norwegian boreal spruce forests. III. Six-year demographic variation in two areas. - *Lindbergia* 22: 49-68.
- Økland, R. H. in press. Population biology of the clonal moss *Hylocomium splendens* in Norwegian boreal spruce forests. 5. Consequences of the vertical position of individual shoot segments. - *Oikos*
- Økland, R. H. & Bendiksen, E. 1985. The vegetation of the forest-alpine transition in the Grunningsdalen area, Telemark, SE Norway. - *Sommerfeltia* 2: 1-224.
- Økland, R. H. & Eilertsen, O. 1993. Vegetation-environment relationships of boreal coniferous forests in the Solhomfjell area, Gjerstad, S Norway. - *Sommerfeltia* 16: 1-254.
- Økland, R. H. & Eilertsen, O. 1996. Dynamics of understory vegetation in an old-growth boreal coniferous forest, 1988-1993. - *J. Veg. Sci.* 7: 747-762.
- Økland, R.H. , Rydgren, K. & Økland, T. 1999. Single-tree influence on understory vegetation in a Norwegian boreal spruce forest. - *Oikos*. 87: 488-498.
- Økland, T. 1988. An ecological approach to the investigation of a beech forest in Vestfold, SE Norway. - *Nord. J. Bot.* 8: 375-407.
- Økland, T. 1990. Vegetational and ecological monitoring of boreal forests in Norway. I. Rausjømarka in Akershus county, SE Norway. - *Sommerfeltia* 10: 1-52.
- Økland, T. 1996. Vegetation-environment relationships of boreal spruce forest in ten monitoring reference areas in Norway. - *Sommerfeltia* 22: 1-349.



