

Hogstpåvirkning på biologisk mangfold og undervegetasjonens sammensetning i granskog

Knut Rydgren¹, Tonje Økland², Rune H. Økland³
& Ken Olaf Storaunet⁴

¹ Norsk institutt for jord- og skogkartlegging (NIJOS), Boks 115, 1430 Ås.

e-mail: knut.rydgren@nijos.no

og Avdeling for botanikk og plantefysiologi, Biologisk Institutt, Universitetet i Oslo (UIO), Boks 1045 Blindern, 0316 Oslo.

e-mail: knut.rydgren@bio.uio.no

² Norsk institutt for jord- og skogkartlegging (NIJOS), Boks 115, 1430 Ås.

e-mail: tonje.okland@nijos.no

³ Botanisk hage og museum, Universitetet i Oslo (UIO), Trondheimsveien 23 B, 0562 Oslo.

e-mail: r.h.okland@toyen.uio.no

⁴ Norsk institutt for skogforskning (NISK), Høgskoleveien 12, 1430 Ås.

e-mail: ken.storaunet@nisk.no

Norsk institutt for jord- og skogkartlegging, Ås
NIJOS rapport 2/99
ISBN 82-7464-155-8

Forsidefoto: K. Rydgren, J. Larsson.

Hogstpåvirkning på biologisk mangfold og bunnvegetasjonens
artssammensetning i granskog

Tittel:	Hogstpåvirkning på biologisk mangfold og undervegetasjonens sammensetning i granskog.	NIJOS nummer: 2/99
Forfatter:	Knut Rydgren, NIJOS/UIO, Tonje Økland, NIJOS, Rune H. Økland, (UIO) & Ken Olaf Storaunet, NISK.	ISBN nummer: 82-7464-155-8
Oppdragsgiver:	NISK (Norsk Institutt for skogforskning), under prosjektet "Miljøregistreringer i skog".	Dato: 22.01.99
Fagområde:	Vegetasjonsøkologi / skogøkologi	Sidetall: 35
Utdrag: Undervegetasjon og økologiske forhold i felter med forskjellig hogsthistorie - naturskog uten hogstspor, tidligere plukkhogd skog og tidligere flatehogd skog - er undersøkt på sørvendte og nordvendte eksposisjoner i granskog i Oppkuvenområdet på Ringerike i Buskerud. Hovedformålet var å finne eventuelle forskjeller i vegetasjonssammensetning og artsmangfold relatert til forskjellige typer hogstpåvirkning. Det ble funnet få <i>direkte effekter</i> av hogst (og dermed få forskjeller som kunne relateres til type av hogst) på artsmangfoldet i skogbunnen. Resultatene viste imidlertid at hogst påvirker undervegetasjonen i granskog gjennom et komplekst samspill med økologiske faktorer, som topografi (helning, eksposisjon og ujevnheter), klima og endringer i tresjiktstruktur (<i>indirekte effekter</i>). Ønsker man å ta vare på biologisk mangfold, bør det tas økologiske hensyn ved skogbruksplanleggingen, fortrinnsvis ved at den naturlige tresjiktstrukturen etterlignes. Resultatene tilsier at indikatorarter bør brukes med forsiktighet og bare når deres økologiske krav er godt dokumentert.		
Abstract: The understorey vegetation and environmental conditions in stands that differ in forest management history – natural forest without any signs of logging, formerly selectively cut forest and formerly clear-cut forest – were investigated on southerly and northerly aspects in the Oppkuven area in SE Norway. The main aim of the investigation was to find differences between stands, if any, in species composition and species richness related to different types of forest management. Few <i>direct effects</i> of forest management (and thus few differences that could be related to type of forest management) on species richness in the understorey vegetation were found. The results showed that forest management influence species composition in understory spruce forest vegetation via a complex interaction with environmental factors, such as topography (inclination, aspects and roughness), climate and changes in tree layer structure (<i>indirect effects</i>). If maintenance of biological diversity is aimed at, environmental considerations should be built into the forestry management practice, preferably by mimicing the natural structure of the tree layer. The results suggest that indicator species should be used with caution, and only when their ecological amplitudes are well documented.		
Emneord: Skogsvegetasjon, hogstpåvirkning, artsmangfold, skogøkologi.	Keywords: Boreal forest vegetation, forest management, species richness, forest ecology.	Ansvarlig underskrift: Pris kr.: 120
Utgiver: NIJOS	Norsk institutt for jord- og skogkartlegging Postboks 115, 1430 Ås Tlf.: 64949700 Faks: 64949786 e-mail: nijos@nijos.no	

Forord

Prosjektet ”Sammenligning av bunnvegetasjon i skog med ulik historie” er et oppdragsprosjekt for NISK, finansiert av hovedprosjektet ”Miljøregistreringer i skog”. Prosjektet startet i 1997, da alle feltregistreringer ble utført, og avsluttes i 1998. Foruten denne rapporten, ”Hogstpåvirkning på biologisk mangfold og undervegetasjonens sammensetning i granskog”, er 3 artikler for vitenskapelige tidsskrifter under utarbeidelse. Vi takker alle som har medvirket under gjennomføringen av prosjektet. John Larsson, Astrid Skrindo, og Brian Talgo takkes for stor innsatsvilje og stort engasjement under feltarbeidet. Gunnar Engan takkes for stor innsats med tredataene under den forberedende databearbeidingen. Vi vil også takke NISK for det gode samarbeidet, spesielt Ivar Gjerde, Camilla Baumann, Jørund Rolstad og Erlend Rolstad. Grunneieren Løvenskiold-Wækerød takkes også, for logistisk assistanse. Ivar Gjerde, Jørund Rolstad og Jogeir Stokland takkes for kommentarer til en tidligere manuskriptversjon.

Innhold

<i>Forord</i>	3
<i>Innhold</i>	4
<i>Innledning</i>	5
<i>Områdebeskrivelse</i>	6
<i>Materiale og metoder</i>	8
Innsamling av data	8
Statistisk analyse	12
<i>Resultater med tolkning</i>	13
Variasjon innen og mellom sørvendte felter	13
Forskjeller i økologiske forhold og antall arter mellom feltene	13
Hovedgradienter i vegetasjon og økologiske faktorer	15
Variasjon innen og mellom nordvendte felter	19
Forskjeller i økologiske forhold og antall arter mellom feltene	19
Hovedgradienter i vegetasjon og økologiske faktorer	21
<i>Diskusjon og anbefalinger til skogbruket</i>	26
Et stedstilpasset skogbruk	26
Bruk av indikatorarter	27
Kritiske faktorer for utviklingen av artsmangfoldet etter hogst	28
Konklusjon	30
<i>Litteratur</i>	31
<i>Appendix</i>	34

Innledning

Skogen har gjennom uminnelige tider vært en svært viktig ressurs. I våre strøk av verden har skogen spesielt vært en viktig kilde til bygningsmateriell og brensel, de siste århundrene også en av landets viktigste eksportartikler. Den teknologiske utviklingen har ført til at skogbruket har gjennomgått en kraftig mekanisering og effektivisering de siste 50 år. Øks, sag og hest er byttet ut med effektive hogstmaskiner. Ved siden av at skogen utgjør et viktig ressursgrunnlag for oss mennesker, er den samtidig levested for en rekke arter, både av planter og dyr. Dette er arter som vi gjennom flere internasjonale konvensjoner har forpliktet oss til å ta vare på. Det har i den seinere tid blitt reist en rekke kritiske spørsmål til det moderne skogbrukets effekt på enkeltarter og arts mangfold i skogen, og om hvorvidt dagens skogbruk drives på en måte som er forsvarlig ut fra hensynet til å ta vare på det biologiske mangfoldet (f. eks. Esseen et al. 1992, Söderström & Jonsson 1992, Halpern & Spies 1995).

Mye tyder på at dagens moderne industriskogbruk fører til mer ensartet skogstruktur (Andersson & Hytteborn 1991, Qian et al. 1997), og derfor virker negativt inn på en rekke stedeegne plantearter i den boreale skogen. Dette gjelder først og fremst en del mose-, sopp- og lavararter som vokser på levende trær og/eller på nedfalne stammer av trær av store dimensjoner (Söderström 1983, 1988a, 1988b, Gustafsson & Hallingbäck 1988, Andersson & Hytteborn 1991, Lesica et al. 1991, Bader et al. 1995, Gauslaa & Solhaug 1996, Frisvoll & Prestø 1997, Lindblad 1998). Vår kunnskap om arter som vokser direkte på bakken er imidlertid langt mer mangelfull, selv om det finnes indikasjoner på at effektene der er mindre drastiske (Ingelög 1974, Ingelög et al. 1987, Atlegrim & Sjöberg 1996, Esseen et al. 1997). Vi mangler kunnskap om langsiktige effekter av ulike typer hogstinngrep på arts mangfoldet i skogbunnen (jf. Esseen et al. 1997). Et viktig spørsmål er hvorvidt det samme arts mangfoldet kan gjenfinnes i skogbunnen en viss tidsperiode etter hogst, og om det er forskjeller mellom typer av hogstinngrep med hensyn til i hvilken grad arts mangfoldet gjenfinnes. Vi mangler også kunnskap om hvilken betydning lokale økologiske forhold har for hvorledes hogst påvirker det biologiske mangfoldet i skog. Slik kunnskap er nødvendig for å kunne gi gode anbefalinger om hvordan skogen bør drives, samtidig som man tar vare på det biologiske mangfoldet.

Hovedhensikten med vårt arbeid har vært å undersøke de langsiktige effektene av ulike skogbruksbehandling (dvs. flatehogst, plukkhogst og naturskog uten hogstspor) på undervegetasjonen i blåbærgranskog. Undersøkelsen tar utgangspunkt i felter i skogen som er mest mulig like med hensyn til naturlige faktorer, men som har ulike grad av tidligere hogstpåvirkning. Undersøkelsens siktemål er å gi anbefalinger for en langsiktig forvaltning av biologisk mangfold i denne type barskog. I det følgende gis det en kortfattet og forenklet framstilling av våre resultater. En mer detaljert og vitenskapelig presentasjon er under utarbeidelse (T. Økland et al., in prep.). I en annen vitenskapelig publikasjon basert på deler av det samme materialet, blir en ny indeks (som benyttes i dette arbeidet) for trærnes innflytelse på undervegetasjonen presentert (R. Økland et al., in prep.). I en tredje vitenskapelig publikasjon vil den nye indeksen bli brukt til studier av hvorvidt tidligere tiders tresjiktstruktur reflekteres i dagens vegetasjon (R. Økland et al. in prep.).

Områdebeskrivelse

Undersøkelsen ble utført på Oppkuven, Ringerike kommune, Buskerud (Fig. 1). Oppkuven ligger innenfor Krokskogens lavaområde (Larsen 1978). Bergrunnen er stedvis

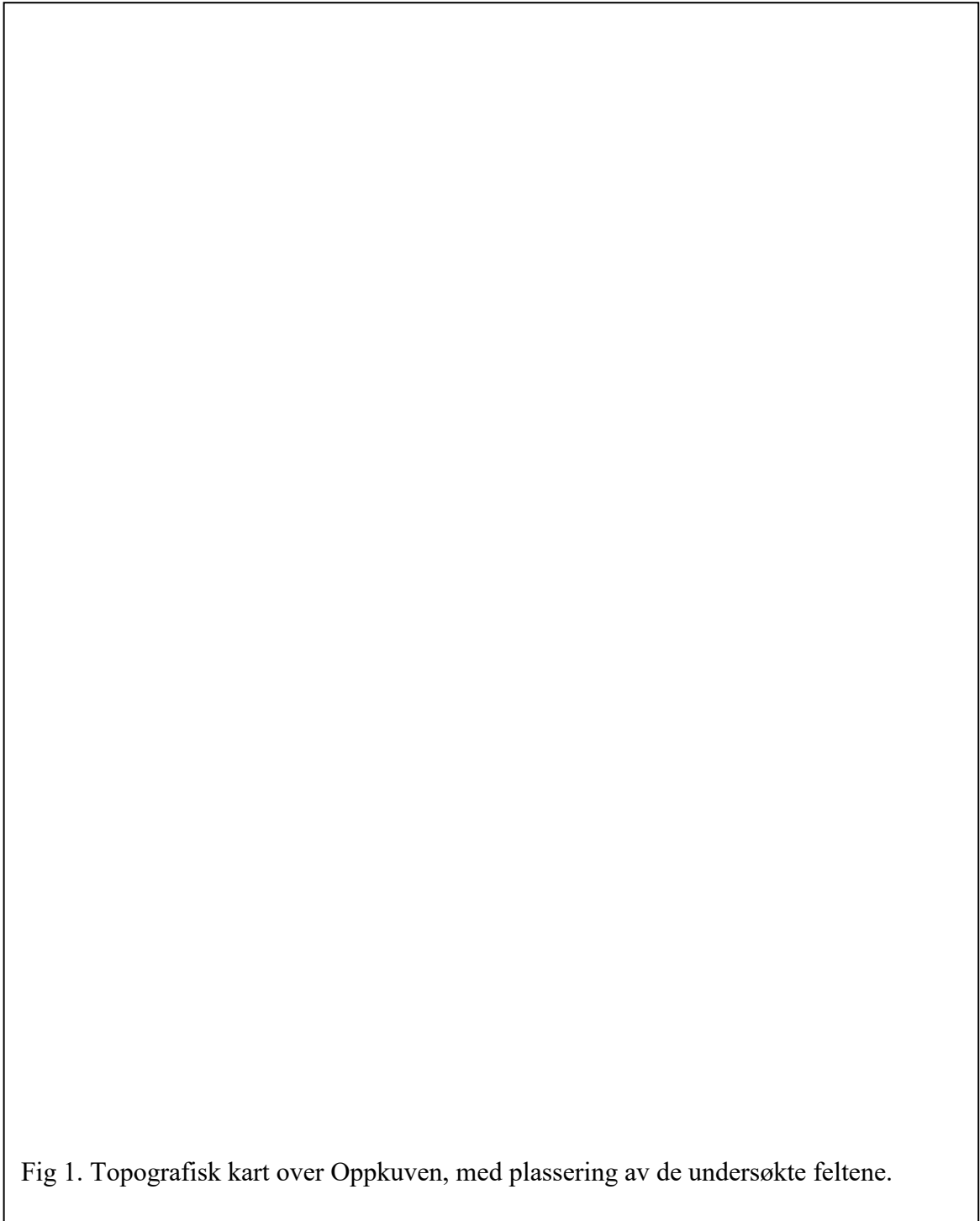


Fig 1. Topografisk kart over Oppkuven, med plassering av de undersøkte feltene.

overdekket av spredte moreneavsetninger (Nordahl-Olsen 1994). Terrenget veksler fra svakt bølgende åser til stup, der spesielt nordsiden av Store Oppkuvann er bratt (Fig. 2).



Fig 2. Terrenget i Oppkuvenområdet er variert, og skråningene på nordsiden av Store Oppkuvann er svært steile. Foto: John Larsson.

sumpskog i Oppkuven indikerer at det ikke har forekommet brann etter at grana etablerte seg i Oppkuven, dvs. i løpet av de siste 1500 år (E. Tryterud og M. Ohlson, pers. medd.).

Klimaet er humid med en årsnedbør på ca. 1200 mm, og med en gjennomsnittlig årstemperatur på ca. 2.9 °C. Granskog på fastmark dominerer, men veksler med myrer og sumpskog. Den menneskelige påvirkningen i form av hogst varierer fra hogstflater av forskjellig alder til områder uten hogstspor. Det er ikke observert spor etter brann i studieområdet. Paleoøkologiske undersøkelser i

Materiale og metoder

Vi vil nedenunder gi en forenklet og forkortet beskrivelse av det materialet som er samlet inn og de metodene vi har benyttet ved analysearbeidet. En mer detaljert beskrivelse finnes i T. Økland et al. (in prep.).

Innsamling av data

Vi valgte ut syv felter i blåbærgranskog, fire med sørlig og tre med nordlig eksposisjon (Fig. 1). Tidligere vegetasjonsundersøkelser i granskog har vist at vegetasjonen og mange økologiske faktorer varierer sterkt mellom ulike eksposisjoner (Heikkinen 1991, T. Økland

Tabell 1. Egenskaper ved trebestandene på de sju undersøkte feltene; fire som vender mot sør og tre som vender mot nord. Nat - naturskog; SvPl – tidligere svakt plukkhogd skog; StPl – tidligere sterkt plukkhogd skog; Fla - tidligere flatehogd skog; dbh - diameter i brysthøyde; dsh - diameter i stubbehøyde.

Egenskaper (måleenhet)	Sørvendte felter				Nordvendte felter		
	Nat	SvPl	StPl	Fla	Nat	SvPl	Fla
Trebestand; levende trær (1997)							
Antall trær, dbh > 8 cm (da ⁻¹)	53	58	108	133	57	52	83
Gj.sn. dbh, trær, dbh > 8 cm (cm)	27	25	22	18	21	24	21
Estimert volum, levende trær (m ³ · da ⁻¹)	31	33	43	28	19	20	28
Løvtrær, % av alle levende trær med dbh > 8 cm	5	9	9	8	8	2	8
Gj.sn. alder, trær, dbh > 8 cm (år)	126	85	67	-	135	126	-
Dødved							
Antall læger, dbh > 8 cm (da ⁻¹)	36	13	12	-	10	13	-
Antall gadder, dbh > 8 cm (da ⁻¹)	12	2	11	19	10	13	5
Gj.sn. dbh, dødved, dbh > 8 cm (cm)	27	23	18	12	21	19	12
Estimert volum, læger, dbh > 8 cm (m ³ · da ⁻¹)	14	4	<1	<1	3	2	<1
Estimert volum, gadder, dbh > 8 cm (m ³ · da ⁻¹)	7	2	5	1	4	8	<1
Volum dødved, % av volum av levende trær	68	18	12	<10	37	51	<5
Seneste kjente hogster							
Hogsttidspunkt (± 2 år)	-	1927	1927	1937	-	1890	1935
						-1930	
Antall stubber etter hogst (da ⁻¹)	0	26	36	55	0	12	58
Gj.sn. dsh, stubber etter hogst (cm)	-	30	34	32	-	30	34
Estimert volum fjernet ved hogst (m ³ · da ⁻¹)	0	7	15	19	0	3	23
Fjernet volum, i % av volum levende trær 1997	0	20	34	68	0	17	83

1996). Nord og sør er hoved-eksposisjonsretningene i Oppkuvenområdet, men ble også valgt fordi det lot seg gjøre å finne variasjon i hogstpåvirkning innenfor disse eksposisjonene. Hvert felt hadde en størrelse på ca. 1 daa. Innenfor hver av de to eksposisjonsretningene ble felter i naturskog uten spor etter hogst, og felter i tidligere plukkhogd skog og tidligere flatehogd skog (60 - 70 (-110) år siden siste inngrep), valgt ut for å representere variasjon i skogbruksbehandling (Tab. 1).

Alle de syv feltene ble forsøkt valgt ut med tanke på *størst mulig* ensartethet i helning, høyde over havet, dominerende art i tresjiktet (gran) og andre viktige voksestedsfaktorer. Bare felter med blåbærgranskog uten vesentlig innslag av næringskrevende arter ble valgt. Med unntak av det nordvendte, tidligere flatehogde feltet,



Fig.3. Vegetasjonsanalysing av 1m² ruter, oppdelt i 16 småruter. Bildet er fra svakt plukkhogd, sørvendt felt. Foto: K. Rydgren

som ligger 550 m o.h., ligger alle feltene i høydesonen 630 - 680 m o.h. Andre egenskaper ved de syv feltene er opp-summert i Tab. 1. På grunn av begrenset antall kombinasjoner av naturforhold og grad av hogst-påvirkning, var det imidlertid umulig å unngå at feltene skiller seg noe med hensyn til naturlige økologiske forhold (se resultater, s. 13 og 19).

Innenfor hvert av de syv feltene ble det lagt ut 25 ruter á 1 m², i alt 175 ruter. Femten av de 25 rutene i hvert felt ble trukket ut ved en såkalt begrenset tilfeldig metode, de øvrige plassert på bakgrunn av spesialkriterier (under trær, i kronedryppsonen, i åpninger mellom trær, på forhøyninger og i forsenkninger i terrenget; alle plasseringer bestemt på grunnlag av et forhåndsspesifisert kriteriesett for å dekke opp variasjonen i økologiske forhold innen feltet. I hver 1 m² rute, som igjen var delt opp i 16 småruter, hver på 0.0625 m², ble forekomst/fravær av karplanter, moser og lav registrert (Fig. 3). Frekvensen av artene i disse 16 smårutene ble brukt som mål på enkeltartenes mengde (jf. T. Økland 1988, R. Økland 1990), dvs kvantitet.

Registreringene av enkeltarters mengde i hver 1 m² rute ble brukt til å studere variasjon i artssammensetning og til å utlede syv artsrikdomsvariable (mål på α -diversitet). Disse var antallet av (1) alle arter, (2) karplanter, (3) moser totalt, (4) bladmoser (ekslusive torvmoser), (5) torvmoser, (6) levermoser, og (7) lav.

I tilknytning til hver av de 175 rutene ble 27 økologiske variabler målt eller beregnet (Tab. 2). Dette var variabler som vi på bakgrunn av tidligere undersøkelser antok var viktige for å forklare variasjon i vegetasjonen innen og mellom feltene, og som derfor skulle brukes til å finne økologiske forskjeller mellom feltene og til å forstå de økologiske

årsakene til hoved-gradienter (hovedvariasjonsretninger) i vegetasjonen. De 27 økologiske variablene ble delt inn i fem hovedgrupper (Tab. 2): (1) Skogbruksbehandling, (2) topografi (inkludert jord-dybde), (3) treinnflytelse, (4) jordfuktighet og (5) jordkjemiske og jordfysiske variabler.

Statistisk analyse

Alle statistiske analyser ble utført separat for felter med sørlig eksposisjon (4 felter, 100 ruter) og felter med nordlig eksposisjon (3 felter, 75 ruter).

Forskjeller mellom feltene med hensyn til (1) økologiske faktorer, (2) forekomst og mengde av enkeltarter, og (3) forskjeller i artsantall for forskjellige artsgrupper ble analysert ved hjelp av variansanalyse og, når det var nødvendig, tilsvarende ikke-parametriske metode (Kruskal-Wallis' test). To ulike ordinasjonsmetoder ble brukt til å oppsummere hovedgradientene i vegetasjonen på grunnlag av artsinventaret i 1 m² rutene; DCA (Detrended Correspondence Analysis) og LNMDS (Local Non-metric Multidimensional Scaling, se R. Økland 1990 for detaljert beskrivelse av metodene). Ordinasjonsmetoder er teknikker som ordner ruter (eller arter) på en slik måte at ruter med mest mulig lik artssammensetning og -mengde blir plassert nær hverandre mens ruter som er ulike blir plassert langt fra hverandre i et mangedimensjonalt rom. Aksene i dette rommet (ordinasjonsaksene) representerer vegetasjonsgradienter som i sin tur er forårsaket av variasjon langs økologiske hovedgradienter. Vi tolket vegetasjonsgradientene ved å se på samvariasjonen mellom enkeltrutenes posisjoner langs ordinasjonsaksene og de målte verdiene for de 27 økologiske variabelene i de samme rutene. Til dette benyttet vi Kendall's ikke-parametriske korrelasjonskoeffisient τ . LNMDS-ordinasjonen ble lagt til grunn for tolkningen av vegetasjonsgradientene.

I de statistiske analysene testes hypoteser, som for eksempel at det ikke er samvariasjon mellom variabler eller at enkeltvariabler er tilfeldig fordelt på grupper. Begrepet signifikant brukes når en test for et gitt utvalg av observasjoner viser at sannsynligheten for at hypotesen er riktig er lavere enn en gitt terskelverdi (signifikansnivå). En *absolutt* tolkning av signifikanssannsynligheten forutsetter at observasjonene oppfyller det settet av statistiske som testen stiller. Vegetasjonsøkologiske data tilfredsstillt normalt ikke slike krav fullt ut, men godt nok til en mindre streng tolkning av testresultatene.

Resultater med tolkning

Variasjon innen og mellom sørvendte felter

Forskjeller i økologiske forhold og antall arter mellom feltene

De fire feltene med sørvendt eksposisjon var signifikant forskjellige i en rekke økologiske faktorer (Tab. 3). Noen av disse kan tilskrives forskjeller i naturforhold som er resultatet av begrenset utvalg av kombinasjoner av grad av hogstpåvirkning og topografi. Det tidligere flatehogde feltet hadde for eksempel signifikant lavere helning enn naturskogen og det svakt plukkhogde feltet. Imidlertid kan også forskjeller mellom felter i økologiske forhold i større eller mindre grad modifiseres av hogstinngrep. Et eksempel er mikrotopografi; det tidligere flatehogde feltet skilte seg ut ved å ha lavest verdier for de fleste mikrotopografivariablene, mens naturskogsfeltet hadde høyest verdier for disse variablene (Tab. 3). Med økende helning øker også sannsynligheten for forekomsten av lommer (små finskala-ujevnheter, f.eks brattkanter med tynt eller manglende humusdekke, inntil død ved og på torv og annet substrat som har vært utsatt for finskala-forstyrrelser) i terrenget. En naturskog vil imidlertid ofte ha en mer variert mikrotopografi på grunn av hyppigere naturlig trefall, større og flere rotvelter (nedfalne trær og rotvelter som ikke fjernes, vil være i forskjellige nedbrytningsstadier og bidra til økt variasjon i mikrotopografi) og større dimensjon på nedfalne stammer (jf. Schaetzl et al. 1989, Kuuluvainen 1994).

Den største forskjellen mellom de fire feltene finner en utvilsomt i tretetthet uttrykt som basalareal (Tab. 3) og åpningsstruktur uttrykt ved antall/størrelse på tresjiktsåpninger. Det var således færre trær, signifikant lavere tretetthet, og flere/større åpninger, i naturskogen. Tretettheten var signifikant større i det tidligere flatehogde og det sterkt plukkhogde enn i de to øvrige feltene. Forskjellene mellom feltene i skogstruktur gir seg også utslag i at dødvedmengden avtok sterkt fra naturskog til tidligere flatehogd skog (Tab. 1).

Det var ingen forskjell mellom feltene med hensyn til viktige jordkjemiske og jordfysiske variable som glødetap, pH, kalsiuminnhold og nitrogeninnhold. Konsentrasjonen av fosfor i humus i det tidligere flatehogde feltet var imidlertid signifikant forskjellig fra, og høyere enn i de andre feltene, mens konsentrasjonen av magnesium var høyest i naturskogsfeltet (Tab. 3). Etter en flatehogst frigjøres næringsstoffer, spesielt dersom hogstavfallet blir liggende (Nykvist & Rosén 1985, Olsson & Staff 1995, Nykvist 1997). Vi vurderer det imidlertid som lite sannsynlig at det 60 år etter hogst fortsatt er en effekt av tidligere hogst på jordas kjemiske innhold (jf. Zobel 1989). Vi tror derfor at de jordkjemiske forskjellene mellom feltene hovedsakelig skyldes mer eller mindre tilfeldige, naturlige forhold.

Det ble funnet 87 arter (av 108 totalt i hele undersøkelsen) i de sørvendte feltene. Tyve av disse var karplanter, mens 57 var moser og 10 var lavararter. Naturskogen inneholdt totalt sett for feltet flest arter (61 arter); både antall arter av karplanter, torvmoser, levermoser og lav var høyest i naturskogen (Fig. 4). Det var imidlertid små forskjeller i gjennomsnittlig artsantall i 1 m² rutene mellom feltene for de forskjellige artsgruppene (Tab. 4). Det tidligere flatehogde feltet hadde i gjennomsnitt for 1 m² rutene flere

torvmosearter enn naturskogen, og naturskogen hadde flere lavarter enn det svakt plukkhogde og det tidligere flatehogde feltet (Tab. 4). Forskjellene i antall torvmosearter skyldes trolig at flatere og jevnere topografi i det tidligere flatehogde har ført til større areal av forsumpede flekker enn i naturskogsfeltet. Det signifikant høyere antallet lavarter i naturskogen er både forårsaket av naturforholdene (mer ujevnt terreng på fin skala) og, trolig enda viktigere, av at naturskogen var åpnere. Lav liker åpen, tørrere skog, og mange av de lavartene som vi registrerte i våre ruter har sitt hovedvoksested i åpen furuskog. Det var ingen signifikante forskjeller i artsantall mellom de to plukkhogde feltene og det tidligere flatehogde feltet.

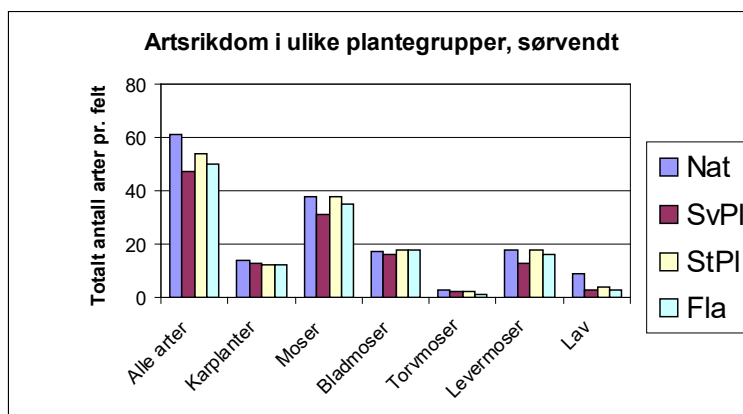


Fig. 4. Antall arter totalt i ulike artsgrupper for sørvendte eksposisjoner

Tabell 4. Minimum-, median- og maksimumsverdier for artsrikdomsvariabler (antall arter i hver artsgruppe i 1-m² ruta) i hvert av de fire sørvendte feltene (se Tab. 1 for forklaring av forkortelser). Forskjeller mellom feltene er testet ved bruk av ANOVA (F-statistikk). Resultatene av Tukeys test for parvis sammenlikning av felter er angitt i kolonnene til høyre i tabellen; felter som har minst en bokstav felles er ikke signifikant forskjellige på nivå $P < 0,05$. † $P < 0,05$; * $P < 0,01$; ** $P < 0,001$; *** $P < 0,0001$.

Variabel	Sør-Nat			Sør-SvPl			Sør-StPl			Sør-Fla			F	Parvis Sammenlikning			
	Mi	Me	Ma	Mi	Me	Ma	Mi	Me	Ma	Mi	Me	Ma		Nat	SvPl	StPl	Fla
Alle arter	6	17	30	9	14	25	8	16	35	2	17	26	1,57				
Karplanter	2	5	9	3	5	8	2	5	9	1	6	10	0,33				
Moser	2	10	19	5	9	18	4	10	24	1	9	18	1,26				
Bladmoser	2	7	11	3	6	10	3	6	11	1	6	10	1,41				
Torvmoser	0	0	1	0	0	2	0	0	2	0	1	1	3,25†	a	ab	ab	b
Levermoser	0	4	10	1	4	12	0	4	12	0	2	8	1,82				
Lav	0	1	7	0	0	2	0	0	4	0	0	2	5,48*	a	b	ab	b

Hovedgradienter i vegetasjon og økologiske faktorer

Ved hjelp av ordinasjonsanalyse av de 100 ruteanalysene á 1 m² og påfølgende økologisk tolkning fant vi fire hovedgradienter. Disse var, etter avtakende viktighet:

Hogstpåvirkning på biologisk mangfold og bunnvegetasjonens
artssammensetning i granskog

(1) En gradient i vegetasjonen relatert til **treinnflytelse og fuktighet** (jf. Tab. 5) - fra tørre voksesteder under trær og i relativt tette og mørke bestander, til fuktigere voksesteder i større eller mindre åpninger mellom trær med stor lystilgang. Langs denne gradienten økte også humuslagets innhold av aluminium og jern (mest i åpningene), mens innholdet av Ca og Mn avtok (mest under trær og i tette bestander). Antallet arter av alle artsgrupper med unntak av lav (som det er lite av langs hele gradienten) økte langs gradienten, spesielt gjelder dette karplanter og bladmoser (Tab. 6); det var altså færre antall arter under trærne og i tett skog og flest arter i åpningene. Dette kan tilskrives at de fleste artene har problemer med å etablere seg og overleve på de for dem ugunstige stedene under trær, der det er mørkt og tørt og der strøfallet er stort.

For noen arter kunne også forskjellene i mengde mellom feltene relateres til forskjeller i tresjiktstrukturen. For eksempel hadde en skygge- og strøtolerant art som strølundmose (*Brachythecium starkei*) størst mengde i det tidligere flatehogde feltet som hadde størst tretetthet, mens en lyselskende art som smyle (*Deschampsia flexuosa*) viste en omvendt trend (Tab. 7); større mengder i naturskogen som har flest åpninger.

Tabell 5. Kendall's rangkorrelasjonskoeffisienter (τ) beregnet mellom økologiske variabler og rutesposisjoner langs hver av de fire aksene i LNMDS-ordinasjonen av 1-m² ruter fra sørvendte felter. † $P < 0,05$; * $P < 0,01$; ** $P < 0,001$; *** $P < 0,0001$.

Variabel	LNMDS-akse			
	1	2	3	4
SkogBeh	-0,078	-0,151†	0,230*	0,295**
Heln	-0,004	0,223*	-0,082	-0,064
VarmeInd	-0,194*	0,122	-0,009	0,047
TerrMed	0,083	0,216*	-0,030	-0,100
TerrMaks	0,065	0,279**	-0,039	-0,073
Helnmaks	0,039	0,382***	0,035	-0,061
ÅpnMidd	0,415***	0,101	-0,004	-0,028
ÅpnMin	0,304**	0,167†	0,050	0,135
TreInnfl	-0,492***	-0,194*	-0,127	-0,151†
BasalAr	-0,284**	-0,050	0,217*	0,085
KroneInd	-0,414***	-0,250**	-0,007	-0,039
StrøInd	-0,335***	-0,252**	-0,110	-0,062
JorddMed	0,049	-0,001	0,057	-0,038
FuktMin	0,302***	0,021	0,267**	0,130
FuktMed	0,271**	-0,037	0,364***	0,144†
Glød	-0,141†	-0,210*	0,020	-0,019
pH	0,140	-0,026	0,262**	0,096
Ca	-0,246**	0,082	-0,392***	-0,026
Mg	0,102	0,141†	-0,321***	-0,032
K	0,089	-0,135	-0,070	0,172†
Na	0,066	0,100	0,160†	0,013
Al	0,318***	0,073	0,391***	0,073
Fe	0,343***	0,055	0,276**	0,073
Mn	-0,247**	-0,093	-0,269**	0,047
Zn	-0,036	0,157†	-0,233**	0,084
N	0,187*	0,147†	0,036	0,040
P	0,021	-0,101	0,099	0,318***

Tabell 6. Kendall's rangkorrelasjonskoeffisienter (τ) beregnet mellom artsrikdomsvariabler (antall arter i hver artsgruppe i 1-m² ruta) og ruteposisjoner langs hver av de fire aksene i LNMDS-ordinasjonen av 1-m² ruter fra sørvendte felter. † $P < 0,05$; * $P < 0,01$; ** $P < 0,001$; *** $P < 0,0001$.

Variabel	LNMDS-akse			
	1	2	3	4
Alle arter	0,435***	0,395***	0,171†	0,069
Karplanter	0,438***	0,029	0,187†	0,160
Moser	0,347***	0,448***	0,207*	0,019
Bladmoser	0,450***	0,286**	0,128	0,070
Torvmoser	0,261*	-0,090	0,498***	0,093
Levermoser	0,194*	0,538***	0,161†	-0,016
Lav	0,152	0,434***	-0,131	0,038

(2) En gradient relatert til **finskala-ujevnheter** (jf. Tab. 5) - fra relativt slett skogbunn til skogbunn med større innslag av lommer. Ruter med "lommepreg" var hyppigere i åpninger mellom trær enn under trær. Denne gradienten ga seg utslag i variasjon i bunnsjiktvegetasjonen. Artsantallet totalt og for bladmoser, levermoser og lav var generelt betydelig høyere på steder med "lommepreg" (Tab. 6). Slike steder fantes hyppigere i *attenuata*, skogflak (*Calypogeia integrastipula*), myrglefsmose (*Cephalozia lunulifolia*) og brunbeger-gruppa (*Cladonia chlorophaea* agg.), vokser både på dødvedrester og i andre lommer, og favoriseres derfor trolig både av flere ujevnheter, og brattkanter, og av de store dødvedmengdene i den sørvendte naturskogen.

(3) En gradient i **jordfuktighet** (jf. Tab. 5), fra tørr til fuktigere skogbunn. Denne gradienten var i liten grad relatert til treinnflytelse, og gjenspeiler derfor fuktighetsvariasjon på en mye grovere skala enn den første gradienten; fra større partier uten vanntilslig til torvmosedominerte dråg. Kalsium-, magnesium- og mangankonsentrasjonene i humus avtar fra tørrere til fuktigere steder langs gradienten, mens det er mest aluminium og jern der det er fuktig. Torvmoseantallet var naturlig nok høyere der det var fuktig (jf. Tab. 6). Grantorvmose (*Sphagnum girgensohnii*) hadde signifikant større forekomst og mengde i det tidligere flatehogde feltet (Tab. 7); det feltet med størst areal med forsumpede flekker. Dessuten økte antallet karplante- og levermosearter noe langs gradienten (høyest på fuktige partier).

(4) En gradient **fra naturskog til tidligere flatehogd skog** (Tab. 5). Humuslagets fosforinnhold var den eneste økologiske variabelen foruten skogbehandling som var sterkt korrelert med denne gradienten; med signifikant høyere konsentrasjoner på det tidligere flatehogde feltet (Tab. 3). Korrelasjonen med skogbehandling var imidlertid relativt svak, derfor kan variasjonen langs gradienten også skyldes variasjon i andre, ikke målte økologiske variabler.

Artsantall var ikke signifikant korrelert med denne gradienten for noen artsgrupper (Tab. 6). Imidlertid var det signifikante forskjeller mellom feltene i forekomst og mengde av enkeltarter (Tab. 7). For eksempel forekom karplantene hårfrytle (*Luzula pilosa*) og sauetelg-gruppa (*Dryopteris expansa* agg.) hyppigere i tidligere flatehogd skog (jf. også

Hogstpåvirkning på biologisk mangfold og bunnvegetasjonens
artssammensetning i granskog

Tabell 7. Mengde (konstansprosent med midlere smårutefrekvens som indeks) for arter i hver av de fire sørvendte feltene (se Tab. 1 for forklaring av forkortelser), med test (Kruskal-Wallis' test) av hvorvidt det er signifikante mengdeforskjeller mellom feltene. † $P < 0,05$; * $P < 0,01$; ** $P < 0,001$; *** $P < 0,0001$. Bare arter som forekom i 5 eller flere av rutene totalt for de sørvendte feltene er testet.

Art	Felt				Kruskal-Wallis' H
	Nat	SvPl	StPl	Fla	
Gran (<i>Picea abies</i>)	36 ³	16 ³	52 ⁴	60 ²	11,17†
Rogn (<i>Sorbus aucuparia</i>)	80 ⁴	96 ⁵	84 ⁴	76 ⁴	4,63
Blåbær (<i>Vaccinium myrtillus</i>)	100 ¹⁵	100 ¹⁴	100 ¹²	80 ¹⁴	13,92*
Tyttebær (<i>Vaccinium vitis-idaea</i>)	52 ⁶	20 ⁶	20 ³	28 ⁸	8,06†
Sauetelg-gruppa (<i>Dryopteris expansa</i> agg.)	8 ²	56 ³	76 ⁴	80 ⁵	15,09*
Stri kråkefot (<i>Lycopodium annotinum</i>)	4 ²	16 ⁴	44 ⁴	16 ³	13,25*
Maiblom (<i>Maianthemum bifolium</i>)	28 ⁵	36 ²	24 ³	28 ³	0,60
Skogstjerne (<i>Trientalis europaea</i>)	44 ⁶	40 ⁵	12 ⁴	52 ¹⁰	12,41*
Smyle (<i>Deschampsia flexuosa</i>)	92 ¹³	92 ¹⁴	88 ⁹	76 ¹⁴	12,70*
Hårfrytle (<i>Luzula pilosa</i>)	0	4 ²	0	32 ²	21,51***
Sprikelundmose (<i>Brachythecium reflexum</i>)	32 ³	36 ³	20 ³	48 ⁶	5,84
Strølundmose (<i>Brachythecium starkei</i>)	0	0	4 ¹	28 ⁴	18,58**
Bergsigd (<i>Dicranum fuscescens</i>)	88 ⁹	68 ⁶	88 ⁶	76 ³	17,48**
Blanksigd (<i>Dicranum majus</i>)	48 ⁸	76 ⁸	48 ⁵	24 ⁴	17,02**
Stubbesigd (<i>Dicranum montanum</i>)	12 ⁴	16 ²	12 ²	0	3,95
Ribbesigd (<i>Dicranum scoparium</i>)	92 ¹³	100 ¹⁰	100 ¹⁰	92 ¹¹	2,89
Skyggehusmose (<i>Hylocomiastrum umbratum</i>)	28 ⁷	20 ⁵	8 ³	28 ³	4,17
Etasjemose (<i>Hylocomium splendens</i>)	20 ⁶	24 ⁷	0	4 ¹	10,09†
Flakjammemose (<i>Plagiothecium denticulatum</i>)	4 ²	4 ¹⁰	12 ²	12 ¹	1,97
Glansjammemose (<i>Plagiothecium laetum</i>)	88 ⁸	80 ⁷	92 ⁶	92 ⁷	1,78
Furumose (<i>Pleurozium schreberi</i>)	48 ⁹	56 ⁸	48 ⁵	48 ⁶	1,44
Vegnikke (<i>Pohlia nutans</i>)	44 ³	0	4 ¹	4 ¹	29,10***
Storbjørnemose (<i>Polytrichum commune</i>)	4 ⁵	12 ¹¹	4 ⁹	8 ¹¹	1,77
Kystbjørnemose (<i>Polytrichum formosum</i>)	88 ¹⁰	64 ¹¹	76 ¹⁰	76 ⁸	2,86
Firtannmose (<i>Tetraphis pellucida</i>)	68 ⁴	16 ²	40 ³	28 ²	17,50**
Grantorvmose (<i>Sphagnum girgensohnii</i>)	4 ¹⁵	20 ¹⁴	28 ⁹	60 ⁷	15,91*
Piskskjeggemose (<i>Barbilophozia attenuata</i>)	64 ⁴	36 ³	48 ³	16 ¹	15,46*
Lynghjeggemose (<i>Barbilophozia floerkei</i>)	36 ⁵	40 ⁴	32 ³	28 ⁴	1,05
Gåsefotskjeggemose (<i>Barbilophozia lycopodioides</i>)	80 ⁹	80 ⁷	56 ⁶	80 ⁸	7,62
Skogflak (<i>Calypogeia integristipula</i>)	36 ²	20 ²	28 ²	16 ²	3,74
Sumpflak (<i>Calypogeia muelleriana</i>)	0	0	28 ⁴	0	22,32***
Broddglefsemose (<i>Cephalozia bicuspidata</i>)	0	4 ¹	28 ⁴	8 ²	13,54*
Myrglefsemose (<i>Cephalozia lunulifolia</i>)	48 ³	28 ²	44 ³	16 ³	8,43†
Stubbeblonde (<i>Chiloscyphus profundus</i>)	52 ⁴	60 ⁴	80 ⁴	72 ⁶	7,54
Buttflik (<i>Lophozia obtusa</i>)	8 ³	0	4 ¹	12 ²	3,56
Grokornflik-gruppa (<i>Lophozia ventricosa</i> agg.)	60 ³	44 ³	52 ²	40 ⁴	3,02
Bakkefrynse (<i>Ptilidium ciliare</i>)	24 ³	20 ⁴	0	16 ⁴	6,30
Barkfrynse (<i>Ptilidium pulcherrimum</i>)	20 ²	16 ³	12 ²	8 ¹	1,80
Brunbeger-gruppa (<i>Cladonia chlorophaea</i> agg.)	60 ⁴	12 ¹	28 ²	24 ³	16,95**
Stubbesyl (<i>Cladonia coniocraea</i>)	44 ⁴	8 ²	28 ²	20 ¹	11,63*

Nykvist 1997). Dette er arter som kan ha en stor og langlevet propagulebank (det vilsi samling av frø, sporer og andre spredningsenheter) i jord (Granström 1982, Rydgren & Hestmark 1997). Hogsten har sannsynligvis gjennom forstyrrelse av bunnsjiktet

begunstiget spiring og etablering av disse to artene, i tillegg til at det suboseaniske klimaet har bidratt til gode spireforhold for bregnesporene (jf. Schupp 1995, Rydgren & Hestmark 1997, Rydgren et al. in press.).

Variasjon innen og mellom nordvendte felt

Forskjeller i økologiske forhold og antall arter mellom feltene

De tre nordvendte feltene skilte seg signifikant i en rekke økologiske faktorer, særlig skilte det tidligere flatehogde feltet seg fra de to andre feltene (Tab. 8). Jorda i det tidligere flatehogde feltet var mindre dyp, mindre fuktig og hadde dessuten et lavere innhold av organisk materiale.

Naturskogen og det plukkhogde feltet var fuktigst blant de nordvendte feltene. Forskjellene i jordfuktighet mellom de nordvendte feltene skyldes etter vår vurdering i liten grad langsiktige effekter av hogst, og kan i hovedsak forklares av de naturlige forskjellene i topografiske forhold (forekomsten av et flatt, svakt forsumpet område innen naturskogsfeltet).

Liksom for de sørvendte feltene, økte trettetheten på relativt grov skala (f.eks. målt som basalareal) fra naturskogen til det tidligere flatehogde feltet. Treantallet og stående volum var også mye høyere i det tidligere flatehogde feltet, men stående volum var lavt i forhold til de fleste sørvendte feltene (Tab. 1). Volumet av læger var lavt i alle feltene.

Det var signifikante forskjeller i en rekke jordkjemiske variabler mellom feltene. Innholdet av ulike elementer viste imidlertid ikke et konsistent variasjonsmønster (det vil si at ikke alle de elementene som vanligvis har høyere konsentrasjoner på mer næringsrike voksesteder varierer sammen). Konsentrasjonen av mangan, nitrogen og fosfor var høyest i det tidligere flatehogde feltet. Men liksom for de sørvendte feltene vurderer vi det som lite sannsynlig at det 60 år etter hogst fortsatt er en effekt av tidligere hogst på jordas kjemiske innhold av nitrogen og fosfor (jf. Zobel 1989).

Konsentrasjonen av magnesium og natrium var høyest, mens konsentrasjonen av aluminium og jern var lavest i naturskogen. Vi mener derfor at det ikke er vesentlige, systematiske forskjeller i næringstilgang mellom feltene, men at det var variasjon mellom feltene i konsentrasjon av enkeltelementer. Kanskje kan denne variasjonen tilskrives naturlig, lokal variasjon av mindre betydning for undervegetasjonen. Totalt sett vurderer vi de nordvendte feltene som mer ulike fra naturens side enn de sørvendte (sammenlign Tab. 3 og Tab. 8).

Det ble funnet totalt 86 arter (av 108 totalt i hele undersøkelsen) i de nordvendte feltene. Femogtyve av disse var karplanter, mens 51 var moser og 10 var lav. Naturskogsfeltet inneholdt totalt sett flest arter (64 arter; Fig. 5). Antall arter av karplanter, torvmoser og lav var høyest i naturskogen, mens det tidligere flatehogde feltet hadde flest bladmose- og levermosearter og dessuten nest flest arter totalt. Dersom vi ser på forskjeller mellom feltene i gjennomsnittlig artsantall i 1 m² rutene, hadde naturskogen færrest arter til tross for at antallet lavarter var høyest (Tab. 9). Artsantallet i naturskogen var signifikant lavere enn i det tidligere flatehogde feltet, som hadde flest arter både av bladmoser og levermoser. Det plukkhogde feltet var signifikant forskjellig fra det tidligere flatehogde

feltet i antall moser totalt og antall bladmoser, men var ikke signifikant forskjellig med hensyn til totalt antall arter, verken fra det tidligere flatehogde feltet eller fra naturskogfeltet.

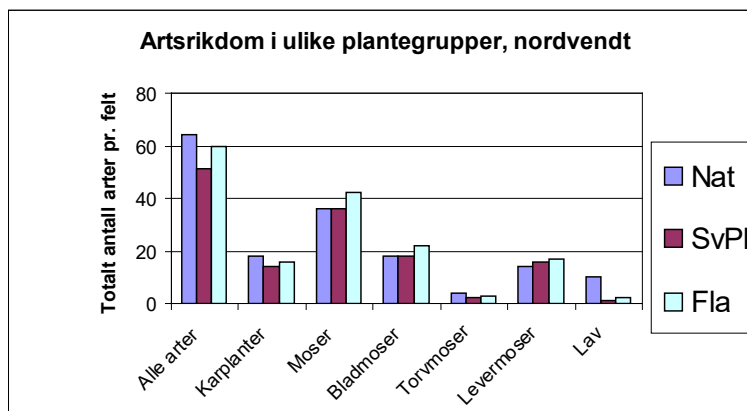


Fig. 5. Antall arter i ulike artsgrupper for de nordvendte feltene.

Tabell 9. Minimum-, median- og maksimumsverdier for artsrikdomsvariabler i hvert av de tre nordvendte feltene (se Tab. 1 for forklaring av forkortelser). Forskjeller mellom feltene er testet ved bruk av ANOVA (F-statistikk). Resultatene av Tukeys test for parvis sammenlikning av felter er angitt i kolonnene til høyre i tabellen; felter som har minst en bokstav felles er ikke signifikant forskjellige på nivå $P < 0,05$. † $P < 0,05$; * $P < 0,01$; ** $P < 0,001$; *** $P < 0,0001$.

Variabel	Nord-Nat			Nord-SvPI			Nord-Fla			F	Parvise sammenlikninger		
	Min	Med	Maks	Min	Med	Maks	Min	Med	Maks		Nat	SvPI	Fla
Alle arter	9	18	27	13	20	28	13	20	33	4,34†	a	ab	b
Karplanter	3	6	12	3	6	12	3	5	11	0,19			
Moser	5	11	18	9	12	17	9	15	22	9,97**	a	a	b
Bladmoser	3	7	10	5	7	12	5	9	12	11,53***	a	a	b
Torvmoser	0	1	2	0	1	2	0	0	2	2,48			
Levermoser	1	3	8	2	4	6	2	4	11	4,71†	a	ab	b
Lav	0	0	6	0	0	1	0	0	2	4,22†	a	b	ab

Hovedgradienter i vegetasjon og økologiske faktorer

Ved hjelp av ordinasjonsanalyse av de 75 ruteanalysene á 1 m² og påfølgende økologisk tolkning fant vi fire hovedgradienter. Disse var, etter avtakende viktighet:

(1) En gradient i **jordfuktighet** på grov skala (jf. Tab. 10), fra relativt store tørre til forsumpede partier (denne gradienten var bare i liten grad relatert til treinnflytelse). En rekke andre økologiske faktorer varierte langs denne gradienten; jorddybden økte, helningen avtok, det organiske innholdet i jorda økte, og konsentrasjonen av kalsium, mangan og fosfor avtok. Denne gradienten skilte også i noen grad tidligere hogd, mindre fuktig skog fra fuktigere naturskog. Antall torvmosearter økte langs gradienten (Tab. 11),

Hogstpåvirkning på biologisk mangfold og bunnvegetasjonens
artssammensetning i granskog

Tabell 10. Kendall's rangkorrelasjonskoeffisienter (τ) beregnet mellom økologiske variabler og ruteposisjoner langs hver av de fire aksene i LNMDS-ordinasjonen av 1-m² ruter fra nordvendte felter. † $P < 0,05$; * $P < 0,01$; ** $P < 0,001$; *** $P < 0,0001$.

Variabel	LNMDS-akse			
	1	2	3	4
SkogBeh	-0,375***	0,494***	0,068	-0,127
Heln	-0,280**	0,222*	0,022	0,113
VarmeInd	0,250*	-0,268**	0,004	0,001
TerrMed	-0,122	0,171†	0,266*	0,169†
TerrMaks	-0,145	0,155	0,194†	0,193†
Helnmaks	-0,213*	0,156†	0,071	0,130
ÅpnMidd	0,258*	0,186†	0,164†	0,310**
ÅpnMin	0,199†	0,188†	0,171†	0,353***
TrInnfl	-0,204†	-0,235*	-0,188†	-0,357***
BasalAr	-0,150	0,336***	-0,103	-0,106
KroneInd	-0,181†	-0,088	-0,127	-0,424***
StrøInd	-0,210*	-0,188†	-0,197†	-0,418***
JorddMed	0,346***	-0,324***	-0,104	-0,167†
FuktMin	0,553***	-0,026	-0,126	0,061
FuktMed	0,571***	0,046	-0,014	0,082
Glød	0,331***	-0,334***	-0,012	0,007
pH	0,006	0,305**	0,079	0,137
Ca	-0,329***	-0,378***	-0,017	-0,049
Mg	0,232*	-0,303**	0,164†	-0,017
K	-0,072	-0,150	0,354***	-0,093
Na	0,254*	-0,104	0,110	0,169†
Al	0,170†	0,445***	-0,077	0,018
Fe	0,108	0,251*	-0,017	0,029
Mn	-0,515***	-0,102	0,173†	-0,067
Zn	0,087	-0,342***	-0,057	0,055
N	-0,116	0,104	0,146	0,069
P	-0,305**	-0,020	0,382***	-0,012

lik som langs den tilsvarende 3. gradienten for sørvendte felt. Dessuten avtok antall lavarter langs gradienten. Den fuktigere naturskogen utmerker seg ved forekomst av arter som har sitt optimum i myrkanr (Tab. 12), som molte (*Rubus chamaemorus*), furutorvmose (*Sphagnum capillifolium*), og filtbjørnemose (*Polytrichum strictum*), og arter som forekommer i større mengde i furuskog enn i granskog, som tyttebær (*Vaccinium vitis-idaea*), furutorvmose (*S. capillifolium*) og bakkefrynse (*Ptilidium ciliare*). Disse forskjellene mellom feltene skyldes i høy grad at naturskogsfeltet har et betydelig innslag av forsumpet mark samtidig som det inneholder en konveks åsrygg med svært spredt tresetting der undervegetasjonen har mer furuskogspreget. Dette feltet ligger nær toppen av Oppkuven, muligens så utsatt til at det av naturlige årsaker ikke har vært grunnlag for utvikling av en så storvokst granskog som den man stedvis finner i de andre, lavereliggende feltene, særlig i hogstflatefeltet som ligger 100 m lavere. Vi mener derfor at plasseringen av feltene i terrenget, deres høyde over havet og lokale topografi har betydning for forskjellene i enkeltartenes mengder, men også at forskjellene til dels er et

Tabell 11. Kendall's rangkorrelasjonskoeffisienter (τ) beregnet mellom artsrikdomsvariabler (antall arter i hver artsgruppe i 1-m² ruta) og ruteposisjoner langs hver av de fire aksene i LNMDS-ordinasjonen av 1-m² ruter fra nordvendte felter. † $P < 0,05$; * $P < 0,01$; ** $P < 0,001$; *** $P < 0,0001$.

Variabel	LNMDS-akse			
	1	2	3	4
Alle arter	-0,042	0,497***	0,187†	0,294**
Karplanter	0,006	0,301**	0,010	0,246*
Moser	-0,036	0,545***	0,229*	0,173†
Bladmoser	-0,101	0,404***	0,384***	0,016
Torvmoser	0,525***	0,168	0,031	0,031
Levermoser	-0,148	0,449***	-0,083	0,341**
Lav	-0,291*	-0,226†	-0,109	0,408***

resultat av forskjeller i tresjiktstruktur mellom feltene.

(2) En gradient **fra naturskog til tidligere tidligere flatehogd skog** (jf. Tab. 10), sterkt relatert til tettheten av trær (basalareal). Jorddybde, jordas organiske innhold og en rekke jordkjemiske faktorer varierte også signifikant langs denne gradienten; pH og aluminium økte, mens kalsium, magnesium og sink avtok. Korrelasjonsanalysene indikerer at en del av variasjonen kan skyldes at det i den tidligere hogstflata forekommer to store åpninger i tresjiktet (treinnflytelse avtok langs gradienten), på steder med grunnlendt jord. I disse åpningene (Fig. 6) finnes det en del arter som i dette området kan indikere noe rikere jordsmonn (jf. R. Økland & Eilertsen 1993, T. Økland 1996), som for eksempel fugletelg



Fig. 6. Åpning i skogen som skyldes grunt jordsmonn. Fra den tidligere hogstflata, nordvendt eksposisjon, Oppkuven. Foto. K. Rydgren.

(*Gymnocarpium dryopteris*) og fjærkransemose (*Rhytidiadelphus subpinnatus*). Det vil si at variasjon langs denne aksene kan være et uttrykk for naturlige forskjeller mellom feltene, så vel som forskjeller mellom feltene i tretetthet som er utviklet i gjenvekstfasen etter hogst. Såvel antallet karplantearter som antallet bladmose- og levermosearter økte langs gradienten

Tabell 12. Mengde (konstansprosent med midlere smårutefrekvens som indeks) for arter i de tre nordvendte feltene (se Tab.1 for forklaring av forkortelser), med test (Kruskal-

Hogstpåvirkning på biologisk mangfold og bunnvegetasjonens
artssammensetning i granskog

Wallis' test) av om mengdeforskjellene mellom feltene er signifikante. † $P < 0,05$; * $P < 0,01$; ** $P < 0,001$; *** $P < 0,0001$. Bare arter som forekom i 5 eller flere av rutene totalt for de nordvendte feltene er testet.

Art	Felt			Kruskal-Wallis' H
	Nat	SvPl	Fla	
Gran (<i>Picea abies</i>)	44 ¹	60 ¹	36 ²	1,73
Rogn (<i>Sorbus aucuparia</i>)	44 ¹	76 ²	76 ³	10,78*
Blåbær (<i>Vaccinium myrtillus</i>)	96 ¹⁵	100 ¹⁶	100 ¹⁶	0,92
Tyttebær (<i>Vaccinium vitis-idaea</i>)	64 ⁶	12 ¹	4 ¹	26,64***
Skrubbær (<i>Cornus suecica</i>)	52 ⁷	84 ⁸	0	29,14***
Sauetelg-gruppa (<i>Dryopteris expansa</i> agg.)	4 ⁰	40 ¹	80 ⁵	32,22***
Fugletelg (<i>Gymnocarpium dryopteris</i>)	0	0	28 ¹	15,19**
Stri kråkefot (<i>Lycopodium annotinum</i>)	36 ¹	48 ³	24 ¹	4,96
Maiblom (<i>Maianthemum bifolium</i>)	24 ¹	12 ⁰	36 ²	5,11
Molte (<i>Rubus chamamorus</i>)	40 ⁴	8 ⁰	0	17,18**
Skogstjerne (<i>Trientalis europaea</i>)	44 ¹	64 ⁴	56 ³	5,07
Smyle (<i>Deschampsia flexuosa</i>)	88 ¹²	100 ¹⁶	100 ¹²	12,34*
Hårfrytle (<i>Luzula pilosa</i>)	0	4 ⁰	20 ⁰	7,21†
Ospelundmose (<i>Brachythecium populeum</i>)	0	0	24 ¹	12,84*
Sprikelundmose (<i>Brachythecium reflexum</i>)	44 ²	28 ¹	80 ⁵	16,70**
Strølundmose (<i>Brachythecium starkei</i>)	8 ⁰	12 ⁰	0	2,99
Bergsigd (<i>Dicranum fuscescens</i>)	40 ³	28 ¹	68 ³	6,99†
Blanksigd (<i>Dicranum majus</i>)	76 ⁷	88 ¹⁰	60 ³	17,59**
Ribbesigd (<i>Dicranum scoparium</i>)	100 ¹²	96 ⁹	100 ¹⁵	16,30*
Skyggehusmose (<i>Hylocomiastrum umbratum</i>)	36 ³	48 ²	84 ⁸	16,85**
Etasjemose (<i>Hylocomium splendens</i>)	52 ³	28 ¹	28 ¹	3,56
Flakjammemose (<i>Plagiothecium denticulatum</i>)	12 ⁰	8 ⁰	36 ¹	7,72†
Glansjammemose (<i>Plagiothecium laetum</i>)	68 ⁴	88 ⁴	100 ⁸	16,01**
Furumose (<i>Pleurozium schreberi</i>)	92 ¹²	92 ⁹	84 ⁸	8,75†
Storbjørnemose (<i>Polytrichum commune</i>)	16 ¹	28 ²	12 ¹	2,45
Kystbjørnemose (<i>Polytrichum formosum</i>)	48 ³	88 ¹¹	84 ⁷	17,96**
Filtbjørnemose (<i>Polytrichum strictum</i>)	20 ¹	0	0	10,56*
Fjærmose (<i>Ptilium crista-castrensis</i>)	12 ⁰	24 ¹	12 ¹	1,75
Kystkransemose (<i>Rhytidiadelphus loreus</i>)	32 ³	84 ⁸	12 ¹	25,51***
Fjærkransemose (<i>Rhytidiadelphus subpinnatus</i>)	0	4 ⁰	44 ⁴	22,14***
Firtannmose (<i>Tetraphis pellucida</i>)	4 ⁰	12 ⁰	40 ¹	11,25*
Furutorvmose (<i>Sphagnum capillifolium</i>)	36 ²	0	0	20,08***
Grantorvmose (<i>Sphagnum girgensohnii</i>)	4 ⁰	16 ¹	16 ¹	2,48
Lyngtorvmose (<i>Sphagnum quinquefarium</i>)	20 ²	72 ⁷	32 ¹	19,38**
Tvaretorvmose (<i>Sphagnum russowii</i>)	24 ²	0	4 ⁰	9,86*
Piskeskjeggmose (<i>Barbilophozia attenuata</i>)	0	4 ⁰	36 ¹	16,52**
Lysskjeggmose (<i>Barbilophozia floerkei</i>)	80 ⁶	80 ⁶	20 ¹	22,63***
Gåsefotskjeggmose (<i>Barbilophozia lycopodioides</i>)	100 ¹³	96 ⁹	100 ¹¹	8,78†
Skogflak (<i>Calypogeia integristipula</i>)	12 ⁰	8 ⁰	20 ⁰	1,55
Sumpflak (<i>Calypogeia muelleriana</i>)	4 ⁰	44 ³	8 ¹	15,89**
Broddglefsemose (<i>Cephalozia bicuspidata</i>)	12 ⁰	28 ¹	28 ¹	2,48
Myrglefsemose (<i>Cephalozia lunulifolia</i>)	8 ⁰	8 ⁰	28 ¹	5,27
Stubbeblonde (<i>Chiloscyphus profundus</i>)	24 ⁰	68 ³	96 ⁷	39,89***
Buttflik (<i>Lophozia obtusa</i>)	16 ⁰	8 ⁰	52 ³	16,53**
Grokornflik-gruppa (<i>Lophozia ventricosa</i> agg.)	36 ¹	12 ⁰	64 ³	15,34**
Bakkefrynse (<i>Ptilidium ciliare</i>)	28 ¹	4 ⁰	4 ⁰	8,81†
Barkfrynse (<i>Ptilidium pulcherrimum</i>)	24 ⁰	8 ⁰	32 ⁰	3,61
Brunbeger (<i>Cladonia chlorophaea</i> agg.)	16 ¹	0	4 ⁰	5,64
Stubbesyl (<i>Cladonia coniocraea</i>)	32 ⁰	8 ⁰	24 ⁰	4,06

(Tab. 11), og var høyest i tidligere flatehogd skog (Tab. 9) mens lavartsantallet som forventet ut fra forskjellene mellom feltene avtok langs gradienten. Liksom i de sørvendte feltene forkom hårfrytle (*Luzula pilosa*) og sauetelg-gruppa (*Dryopteris expansa* agg.) hyppigere i det tidligere flatehogde feltet (Tab. 12), sannsynligvis av samme årsak @ (se

side 19). Det tidligere flatehogde og til dels også det plukkhogde feltet hadde også et større innhold av arter som normalt oppfattes som noe mer næringskrevende i denne delen av landet, f.eks. fugletelg (*Gymnocarpium dryopteris*), lundmoser (*Brachythecium* spp.) og fjærkransmose (*Rhytidiadelphus subpinnatus*) (jf. R. Økland & Eilertsen 1993, T. Økland 1996).

(3) En gradient relatert til **finskala-ujevnh**et som også er korrelert med jordas innhold av kalium og fosfor (jf. Tab. 10).

Bladmoseartsantallet økte langs gradienten.

En rekke arter som foretrekker å vokse i lommer, f.eks i brattkanter og på vedrester, som firtannmose (*Tetraphis pellucida*), piskeskjeggmose (*Barbilophozia attenuata*), myrglefsemose (*Cephalozia lunulifolia*) og grokornflik-gruppa (*Lophozia ventricosa* agg.), forekom i størst mengde i det tidligere flatehogde feltet (Tab. 12), fordi slike substrater forekom rikeligst der. Det var lite dødved i de andre nordvendte feltene, og dessuten mer av lommer i det brattere hogstflatefeltet. I de sørvendte feltene forekom derimot slike arter i størst mengde i naturskogen, der det var mest lommer og dødvedrester.

(4) En gradient sterkt relatert til **treinnflytelse** (jf. Tab. 10), fra under trær og i tettere skog til åpninger mellom trær. Antall karplanter, levermose- og lavararter økte fra under trær til åpninger mellom trær (Tab. 11) (jf. R. Økland & Eilertsen 1993, T. Økland 1996).

Diskusjon og anbefalinger til skogbruket

Et stedstilpasset skogbruk

Våre resultater viser at artssammensetning og artsmangfold i stor grad er avhengig av voksestedforholdene. Selv om enkelte resultater kan tolkes som *direkte* effekter av skogbehandling (se for eksempel Tab. 3 og 8) reflekterer mye av variasjonen i artsmangfold og artssammensetning komplekse miljøgradienter. Disse komplekse miljøgradientene, som hver utgjøres av enkeltfaktorer, kan i større eller mindre grad modifiseres av skogbehandling; noe som resulterer i *indirekte effekter* på vegetasjonen. Omvendt kan effekter av skogbehandling på vegetasjonen avhenge av de naturlige voksestedforholdene. Artene reagerer således på et komplekst sett av voksestedsfaktorer som i varierende grad modifiseres av hogstinngrepet.

Våre resultater viser at det kan være stor lokal variasjon med hensyn til hvilke økologiske faktorer som er viktigst for vegetasjonssammensetningen i granskog. På sørvendte eksposisjoner var gradienten relatert til treinnflytelse viktigst, dernest gradientene relatert til forekomst av lommer og jordfuktighet og til sist gradienten fra naturskog til tidligere flatehogd skog. På nordvendte eksposisjoner var derimot variasjon relatert til jordfuktighet viktigst, dernest gradientene fra naturskog til tidligere flatehogd skog og gradienten i finskala-ujevnhet, og til sist treinnflytelse, som var den minst viktige gradienten. Større betydning av jordfuktighet i nordlia kan skyldes at tendensen til forsumping og humifisering er sterkere i de kjøligere, fuktige nordvendte liene. Dermed vil en større andel av arealet være forsumpet der og fuktighetsgradienten vil derfor framtre som viktigere i materialet fra nordvendte eksposisjoner. På grunn av sterkere humifisering, større jordfuktighet og lavere innstråling vokser trærne saktere i den nordvendte skogen og har større problemer med å regenerere der (Hannerz & Hånell 1997). Den nordvendte skogen forblir derfor åpnere, slik at treinnflytelse har mindre betydning for vegetasjonen i nordvendte lier. Åpningsstrukturen influerer på strøforhold, lys, temperatur, mikroklimatisk humiditet og jordfuktighet og har derfor også betydning for undervegetasjonen.

En viktig effekt av hogst er at virkesuttaket reduserer dødvedmengden i skoglandskapet (Andersson & Hytteborn 1991, B. Økland 1994). Dette påvirker negativt en rekke arter som er avhengig av dødved i ulike størrelser og nedbrytningsstadier (se f.eks. Söderström 1988a, Lesica et al. 1991, Framstad et al. 1995, Frisvoll & Prestø 1997, Lindblad 1998). Selv om vår undersøkelse er begrenset til vegetasjonen på bakken og ikke har tatt i betraktning arter som vokser direkte på intakt dødved, er antallet lavarter og forekomsten av arter med preferanse for dødved og lommer høyere i naturskog enn i hogd skog på sørvendte eksposisjoner. Dette skyldes blant annet at læger i forskjellige nedbrytningsstadier bidrar til økt variasjon i mikrotopografi og dermed flere "lommearter" i slik skog. God dødvedtilgang vil derfor over tid være gunstig også for artsmangfoldet i bunnsjiktet i granskogen (Fig. 7). Gjensetting av gadder og store trær ved hogst i et omfang som sørger for en jevn og rikelig tilgang av liggende død ved, kan således i noen grad motvirke negative effekter av virkesuttak på artsmangfoldet i bunnsjiktet.

Årsaken til at det er flest dødved/"lommearter" i den tidligere flatehogde skogen på nordvendte eksposisjoner, er trolig spesielle kombinasjoner av faktorer i vårt materiale.

Særlig vil vi peke på kombinasjonen av stor tretetthet i det nordvendte tidligere flatehogd feltet, lav dødvedmengde i det nordvendte naturskogfeltet, og den relativt store forskjellen i helning mellom feltene (8° i naturskogen og 21° på den tidligere hogstflata).



Fig. 7. Brattkant med lommepreg innunder dødvedrest i svakt plukkhogd sørvendt felt. Foto: K. Rydgren.

planlegging foretas på en stor skala og der de lokale økologiske forholdene i stor grad får betydning for hvordan ulike områder skal forvaltes.

Arters krav til lokale økologiske faktorer kan realiseres i naturskog i ett område og i tidligere flatehogd skog i et annet område. I vårt materiale foretrekker for eksempel smyle (*Deschampsia flexuosa*) og firtannmose (*Tetraphis pellucida*) naturskog på sørvendte eksposisjoner, mens de på nordvendte eksposisjoner foretrekker tidligere hogstflate. Vår undersøkelse gir støtte til et stedstilpasset skogbruk, der

Bruk av indikatorarter

Buttflik (*Lophozia obtusa*) og kystkransemose (*Rhytidiadelphus loreus*; Fig. 8) er eksempler på arter i undervegetasjonen som har vært foreslått som naturskogs-indikatorer (Hallingbäck 1991). I Oppkuven viser disse artene ingen affinitet til naturskogen. Vår undersøkelse gir derfor grunn til å advare mot bruk av indikatorarter som et tilstrekkelig redskap for identifikasjon av skogsområder med spesielle



Fig. 8. Bladmosen *Rhytidiadelphus loreus* har vært foreslått som indikatorart for naturskog, men i Oppkuven viser den ingen affinitet til slik skog. Foto K.Rydgren

habitatkvaliteter, med mindre slike sammenhenger er godt dokumentert. Man bør derfor søke best mulig kunnskap om artenes økologiske krav, og vurdere habitatene ut fra økologiske forhold og en større andel av artsinventaret. Dette er relevant for bruken av indikatorarter i flere sammenhenger, f.eks. i forbindelse med identifisering av habitater med gammelskogspeg.

Kritiske faktorer for utviklingen av artsmangfoldet etter hogst

Resultatene av undersøkelsen tyder på at artsmangfoldet i skogbunnen i Oppkuven 60-70 år etter hogst i liten grad er redusert som *direkte* følge av hogstinngrep, da det er få av forskjellene i artsantall som kan forklares av hogstinngrep alene (dvs. uavhengig av hogstinngrepets innflytelse på de økologiske forholdene). Enkelte karplanter begunstiges derimot av hogst (Esseen et al. 1997, Nykvist 1997). Eksempler på dette i Oppkuven er hårfrytle (*Luzula pilosa*) og sauetelg-gruppa (*Dryopteris expansa* agg.), som har affinitet til flatehogde felter, både i sørvendte og nordvendte lier.

Våre resultater viser at tresjiktstrukturen påvirker bunnvegetasjonens artssammensetning. Hogst forårsaker store og langvarige endringer i åpningsstrukturen i tresjiktet, først ved at tresjiktet blir åpnere og deretter, ved at det blir tettere i gjenvekstfasen. Begge disse fasene kan utgjøre "flaskehals" for overlevelse av artene i skogbunnen ved at det skapes ugunstige miljøforhold (Nihlgård 1970, Meier et al. 1995, Nykvist 1997).

Etter en flatehogst øker såvel innstrålingen til bakkenivået som den vertikale temperaturamplituden i bunnsjiktvegetasjonen og i det øvre jordlaget (Bjør 1965, 1972). Den vertikale vanntransporten i jorda styres i stor grad av temperaturvariasjonen (Bjør 1965), noe som skulle tilsi en større vertikal variasjon så vel som døgnvariasjon i fuktighet på ei hogstflate enn i en tett trebestand. Etter en hogst vil imidlertid grunnvannspeilet heves som følge av at transpirasjonen fra trærne bortfaller (jf. Zobel 1993). Arter med dype røtter kan få økt tilgang på vann, mens arter med rotsystem i øvre del av jordsmonnet og arter uten røtter (f.eks. moser og lav) utsettes for økt tørkestress og konstant, langvarig innstråling og opphetning på varme sommerdager. Det er påvist at en rekke av skogens vanligste mosearter ikke kan overleve under slike forhold (Busby et al. 1978, Nykvist 1997).

Våre resultater kan tyde på at artsmangfoldet i undervegetasjonen i blåbærgranskog 60-70 år etter hogst i liten grad bærer preg av reduksjon i artsmangfoldet i den første kritiske fasen etter hogst. Både regionalklimatiske og lokalklimatiske forhold vil spille en rolle for hvor drepende tørkestresset vil være i denne første kritiske fasen etter en flatehogst. I Oppkuven er klimaet relativt fuktig, som et resultat av at området har høy midlere nedbør, at det ligger høyt over havet og har lav midlere sommertemperatur og dermed relativt kort vekstsesong. Sommertørken på hogstflatene er derfor trolig ikke tilstrekkelig til at svært mange lokale artspopulasjoner dør ut, slik at det vil finnes lokale spredningssentra innen hogstflatene som kan tjene som basis for reetablering av artene etter hvert som skogen på ny vokser til. Vi tror dette er den viktigste årsaken til at vi i liten grad finner forskjeller mellom feltene som kan spores tilbake til denne første kritiske fasen etter hogst. En generell økologisk vurdering tilsier derfor at det vil være større fare for lokal utdøing av populasjoner av en gitt art i lavlandet og i klimatiske tørre strøk (for eksempel på Østlandet) enn i humide områder. Innenfor et område blir denne fasen også mindre

”trang” for en gitt art på nord- og østvendte eksposisjoner, på grunn av at mindre direkte solinnstråling, lavere temperaturer og større jordfuktighet resulterer i mindre ekstrem tørke. Imidlertid vil andelen arter som reduseres i mengde også være avhengig av forekomsten av tørketolerante arter, som forventes å være større på sørlige eksposisjoner.

Det kan også være av betydning at skogen i Oppkuven er en mosaikk av relativt små hogstflater, blandet med plukkhogde felter og felter med tilnærmet naturskog. Det har dermed trolig vært kontinuerlig tilførsel av diasporer til de hogde flatene fra de fleste kryptogamarter og fra mange karplantearter med god spredningsevne. I skoglandskaper der naturskogsflekkene ligger mer spredt og omgis av store arealer med kulturskog, øker faren for at stedegne populasjoner kan dø ut fordi isolasjonsavstanden til nabo-populasjonene er større (jf. Simberloff 1988). I tillegg kan kanteffekter påvirke restpopulasjonenes langsiktige overlevelse (Jules 1998). Det vil også være større fare for reduksjon av artsmangfoldet når hogstflatene er store enn når de er små, og med økende forholdstall mellom kantareal og de indre deler av skogen (Chen et al. 1995). Med hensyn til gjensetting av enkelttrær eller små tregrupper på hogstflater, anser vi det lite trolig at dette er tilstrekkelig til å motvirke eventuelle negative effekter på artssammensetning og artsmangfoldet i den første kritiske fasen etter hogst.

Gradienten i treinnflytelse, fra under trær og i tette trebestander hvor det finnes få arter til åpninger mellom trær hvor det finnes mange arter av alle artsgrupper, er svært viktig på sørvendte eksposisjoner i Oppkuven. Det lave artsantallet under trær og i tette trebestander i sørvendte lier skyldes trolig at slike steder blir ekstra tørre, og dermed særlig ugunstige både for karplanter og for kryptogamer. Tresjiktstrukturen på voksestedet er således en av de viktigste faktorene for fordelingen av arter på relativt fin skala i barskogen (se også R. Økland & Eilertsen 1993, T. Økland 1996). Dette viser at dersom det i løpet av skogens utvikling etter hogst forekommer en fase med et tett, homogent tresjikt, uten eller med minimalt innslag av åpninger, vil denne representere en betydelig stressfaktor for mange, kanskje for et flertall av undervegetasjonens arter (jf. Nihlgård 1970, Nykvist 1997). Denne andre kritiske fasen, med tett skog og dermed begrenset tilgang på lys og fuktighet til undervegetasjonen, vil arte seg forskjellig avhengig av lokale topografiske og klimatiske forhold. Denne potensielle “flaskehalsen” for mange arter blir mindre trang i nord- og østvendte enn i sør- og vestvendte lier. Den blir imidlertid trangere i områder med jevn topografi, der forekomst av ujevnheter, brattkanter, sig etc., som er viktige voksesteder for mange arter (jf. vegetasjonsgradienten relatert til ujevnheter i sørvendte lier i Oppkuven) er sjeldnere. I områder med jevn topografi, kan derfor artsmangfoldet bli sterkere påvirket av hogst enn i områder der topografien er mer ujevn.

Topografien påvirker trærnes regenerering og skogens videre utvikling. I de stedvis bratte liene i Oppkuven med ujevn topografi, har det ikke vokst opp en jevn, tett skog etter hogst. Tvert imot, også de tidligere hogstflatene inneholder til dels store åpninger. Det faktum at gjenveksten for en vesentlig del har funnet sted ved naturlig regenerering, har bidratt til utvikling av en skog med en variert åpningsstruktur (jf. Sernander 1936, Hytteborn et al. 1987, Engelmark et al. 1998) og dermed til at den andre mulige kritiske fasen, med svært tett skog og minimal lys- og fuktighetstilgang til skogbunnen, for en stor del er unngått i Oppkuven, særlig på nordvendte eksposisjoner. På den sørvendte hogstflata finnes både partier med tett skog og sparsomt utviklet undervegetasjon og store, til dels forsumpede åpninger, der gjenveksten har vært dårligere. Vi kan imidlertid ikke utelukke at andre faktorer, som f. eks. evne til å overleve ugunstige perioder og/eller evne til spredning og nyetablering, også kan være av betydning for enkelte arter.

De økologiske forholdene på stedet er, i samspill med hogstomfang og –utforming, av betydning for hvorvidt en hogst skal resultere i redusert artsmangfold. Våre resultater fra Oppkuven gir imidlertid ingen klare indikasjoner på at flatehogst resulterer i lavere artsmangfold enn plukkhogst. Imidlertid vil tresjiktstrukturen, som ifølge våre resultater er viktig for vegetasjonssammensetningen, påvirkes mindre av plukkhogst enn av flatehogst, siden begge de kritiske fasene i stor grad unngås ved plukkhogst. Det er derfor rimelig å anta at sannsynligheten for påvirkning av artsmangfoldet i undervegetasjonen er større etter flatehogst enn etter plukkhogst. Dersom man ønsker å minimere negative effekter på artsmangfoldet i skogbunnen av en utviklingsfase med svært tett skog, bør skogen drives på en slik måte at det til enhver tid forekommer tresjiktsåpninger som i naturskogen.

Konklusjon

I det undersøkte området i Oppkuven har hogsten ikke *direkte* forårsaket store endringer i artsmangfoldet, og det er bare små forskjeller mellom de plukkhogde og de tidligere flatehogde feltene. Imidlertid påvirker hogsten artssammensetning og artsmangfold gjennom et komplekst samspill med økologiske faktorer. Særlig har topografiske forhold, klimatiske forhold og endringer i tresjiktsstrukturen betydning for hvilke endringer i undervegetasjonen en hogst vil forårsake (*indirekte effekter*). Økologiske prinsipper bør derfor få større betydning i skogbruksdriften, det vil si at skogen drives mer i samsvar med skogens naturlige dynamikk (Angelstam 1997, Bergeron & Harvey 1997, Linder et al. 1997), dersom man vil ta vare på det biologiske mangfoldet. Dette burde tilsi at plukkhogst, med størst mulig bevaring av den naturlige åpningsstrukturen, er gunstigere enn flatehogst. Dessuten bør god dødvedtilgang sikres ved gjensetting av store trær og gadder. Vår undersøkelse gir støtte til et skogbruksregime der planlegging foretas for et større område ad gangen, men hvor selve skogbehandlingen er tilpasset lokale økologiske forhold i det aktuelle klimaet. Dette tilsier en planlegging der arealandelen av gjenstående naturskogspartier er basert på en helhetlig vurdering (jf. Roberts & Gilliam 1995).

Litteratur

- Andersson, L.I. & Hytteborn, H. 1991. Bryophytes and decaying wood - a comparison between managed and natural forest. *Holarct. Ecol.* 14: 121-130.
- Angelstam, P. 1997. Landscape analysis as a tool for the scientific management of biodiversity. *Ecol. Bull.* 46: 140-170.
- Atlegrim, O. & Sjöberg, K. 1996. Response of bilberry *Vaccinium myrtillus* to clear-cutting and single-tree harvest in uneven-aged boreal *Picea abies* forests. *For. Ecol. Mgmt* 86: 39-50.
- Bader, P., Jansson, S. & Jonsson, B.G. 1995. Wood-inhabiting fungi and substratum decline in selectively logged boreal spruce forests. *Biol. Conserv.* 72: 355-362.
- Bergeron, Y. & Harvey, B. 1997. Basing silviculture on natural ecosystem dynamics: an approach applied to the southern boreal mixedwood forest of Quebec. *For. Ecol. Mgmt* 92: 235-242.
- Bjor, K. 1965. Temperaturgradients betydning for vannhusholdningen på skogmark. *Meddr norske SkogforsVesen* 20: 275-306.
- Bjor, K. 1972. Micro-temperature profiles in the vegetation and soil surface layers on uncovered and twig covered plots. *Meddr norske SkogforsVesen* 30: 199-218.
- Busby, J.R., Bliss, L.C. & Hamilton, C.D. 1978. Microclimate control of growth rates and habitats of the boreal forest mosses, *Tomenthypnum nitens* and *Hylocomium splendens*. *Ecol. Monogr.* 48: 95-110.
- Chen, J., Franklin, J.F. & Spies, T.A. 1995. Growing-season microclimatic gradients from clearcut edges into old-growth Douglas-fir forests. *Ecol. Appl.* 5: 74-86.
- Engelmark, O., Hofgaard, A. and Arnborg, T. 1998. Successional trends 219 years after fire in an old *Pinus sylvestris* stand in northern Sweden. *J. Veg. Sci.* 9: 583--592.
- Esseen, P.A., Ehnström, B., Ericson, L., & Sjöberg, K. 1992. Boreal forests - the focal habitats of Fennoscandia. In: Hansson, L. (ed.), *Ecological principles of nature conservation. Elsevier Applied Science*, London, pp. 252-325.
- Esseen, P.A., Ehnström, B., Ericson, L. & Sjöberg, K. 1997. Boreal forests. *Ecol. Bull.* 46: 16-47.
- Framstad, E., Bendiksen, E., Flatberg, K.I., Frisvoll, A., Holien, H., Høiland, K., Prestø, T. & Svalastog, D. 1995. Planter i boreal skog - effekter av lokale økologiske faktorer, skogsdrift og omgivelser på artsmangfoldet. *Akt. Norsk Inst. Skogforsk.* 16: 1-32.
- Frisvoll, A.A. & Prestø, T. 1997. Spruce forest bryophytes in central Norway and their relationships to environmental factors including modern forestry. *Ecography* 20: 3-18.
- Gauslaa, Y. & Solhaug, K.A. 1996. Differences in the susceptibility to light stress between epiphytic lichens of ancient and young boreal forest stands. *Funct. Ecol.* 10: 344-354.
- Granström, A. 1982. Seed banks in five forest stands originating between 1810 and 1963. *Can. J. Bot.* 60: 1815-1821.
- Gustafsson, L. & Hallingbäck, T. 1988. Bryophyte flora and vegetation of managed and virgin coniferous forests in south-west Sweden. *Biol. Conserv.* 4: 283-300.
- Hallingbäck, T. 1991. Mossor som indikerer skyddsvärd skog. *Svensk bot. Tidskr.* 85: 321-332.
- Halpern, C.B. & Spies, T.A. 1995. Plant species diversity in natural and managed forests of the Pacific Northwest. *Ecol. Appl.* 5: 913-934.

- Hannerz, M. Hånell, B. 1997. Effects on the flora in Norway forests following clearcutting and shelterwood cutting. *For. Ecol. Mgmt* 90: 29-49.
- Heikkinen, R.K. 1991. Multivariate analysis of esker vegetation in southern Häme, S Finland. *Annls bot. fenn.* 28: 201-224.
- Hytteborn, H., Packham, J. R. and Verwijst, T. 1987. Tree population dynamics, stand structure and species composition in the montane virgin forest of Vallibäcken, northern Sweden. *Vegetatio* 72: 3-19.
- Ingelög, T. 1974. Vegetationsförändringar efter förnyelseingrepp. *Sver. Skogsvårdsförb. Tidskr.* 72: 91-103.
- Ingelög, T., Thor, G., & Gustafsson, L. (eds.). 1987. Floravård i skogsbruket, del 2-artdel, 2nd ed. Skogsstyrelsen, Jönköping.
- Jules, E.S. 1998. Habitat fragmentation and demographic change for a common plant: *Trilium* in old-growth forest. *Ecology* 79: 1645-1656.
- 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.
- Larsen, B.T. 1978. Krokskogen lava area. *Norg. geol. Unders.* 337: 143-162.
- Lesica, P., McCune, B., Cooper, S.V. & Hong, W.S. 1991. Differences in lichen and bryophyte communities between old-growth and managed second-growth forests in the Swan Valley, Montana. *Can. J. Bot.* 69: 1745-1755.
- Lindblad, I. 1998. Wood-inhabiting fungi on fallen logs of Norway spruce: relations to forest management and substrate quality. *Nord. J. Bot.* 18: 243-255.
- Linder, P., Elfving, B. & Zackrisson, O. 1997. Stand structure and successional trends in virgin boreal forest reserves in Sweden. *For. Ecol. Mgmt* 98: 17-33.
- Meier, A.J., Bratton, S.P. & Duffy, D.C. 1995. Possible ecological mechanism for loss of vernal-herb diversity in logged eastern deciduous forests. *Ecol. Appl.* 5: 935-946.
- Nihlgård, B. 1970. Vegetation types of planted spruce forests in Scania, southern Sweden. *Bot. Not.* 123: 311-337.
- Nordahl-Olsen, T. 1994. Oppkuven, kvartærgeologisk kart, 1815 II - M 1:50 000 med beskrivelse. *Norg. geol. Unders.*
- Nykvist, N. 1997. Changes in species occurrence and phytomass after clearfelling, prescribed burning and slash removal in two Swedish spruce forests. *Stud. for. suec.* 201: 1-33.
- Nykvist, N. & Rosén, K. 1985. Effect of clearfelling and slash removal on the acidity of northern coniferous soils. *For. Ecol. Mgmt* 11: 157-169.
- Olsson, B.A. & Staaf, H. 1995. Influence of harvesting intensity of logging residues on ground vegetation in coniferous forests. *J. appl. Ecol.* 32: 640-654.
- Qian, H., Klinka, K. & Sivak, B. 1997. Diversity of the understory vascular vegetation in 40 year-old and old-growth forest stands on Vancouver Islands, British Columbia. *J. Veg. Sci.* 8: 773-780.
- Roberts, M.R. & Gilliam, F.S. 1995. Patterns and mechanisms of plant diversity in forested ecosystems: Implications for forest management. *Ecol. Appl.* 5: 969-977.
- 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., Hestmark, G. & Økland, R.H. in press. Revegetation following experimental disturbance in a boreal old-growth *Picea abies* forest. *J. Veg. Sci.*

- Schaetzl, R.J., Burns, S.F., Johnson, D.L. & Small, T.W. 1989. Tree uprooting: review of impacts on forest ecology. *Vegetatio* 79: 165-176.
- Schupp, E.W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *Am. J. Bot.* 82: 399-409.
- Sernander, R. 1936. Granskär och Fiby urskog. En studie över stormluckornas och marbuskarnas betydelse i den svenska granskogens regeneration. *Acta phytogeogr. suec.* 8: 1-232.
- Simberloff, D. 1988. The contribution of population and community biology to conservation science. *A. Rev. Ecol. Syst.* 19: 473- 511.
- Söderström, L. 1983. Hotade och sällsynta mossarter i norrländska granskogar. *Svensk bot. Tidskr.* 77: 4-12.
- Söderström, L. 1988a. The occurrence of epixylic bryophyte and lichen species in an old natural and managed forest stand in northeast Sweden. *Biol. Conserv.* 45: 169-178.
- Söderström, L. 1988b. Sequency of bryophytes and lichens in relation to substrate variables of decaying coniferous wood in Northern Sweden. *Nord. J. Bot.* 8: 89-97.
- Söderström, L. & Jonsson, B.G. 1992. Naturskogarnas fragmentering och mossor på temporära substrat. *Svensk bot. Tidskr.* 86: 185- 198.
- Zobel, M. 1989. Secondary forest succession in Järviselja, South-Eastern Estonia: changes in field layer vegetation. *Annls bot. fenn.* 26: 171-182.
- Zobel, M. 1993. Changes in pine forest communities after clear-cutting: a comparison of two edaphic gradients. *Annls bot. fenn.* 30: 131-137.
- 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. 1990. Vegetation ecology: theory, methods and applications with reference to Fennoscandia. *Sommerfeltia Suppl.* 1: 1-233.
- Økland, R.H. and Eilertsen, O. 1993. Vegetation-environment relationships of boreal coniferous forests in the Solhomfjell area, Gjerstad, S Norway. *Sommerfeltia* 16: 1-254.
- 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. 1996. Vegetation-environment relationships of boreal spruce forest in ten monitoring reference areas in Norway. *Sommerfeltia* 22: 1-349.

Hogstpåvirkning på biologisk mangfold og bunnvegetasjonens
artssammensetning i granskog

Appendix

Liste over arter (norske og latinske navn) som ble registrert i feltene (se Tab. 1 for forklaring på forkortelser). 1 – forekomst av art, 0 – fravær av art.

	Sørvendt				Nordvendt		
	Nat	SvPl	StPl	Fla	Nat	SvPl	Fla
Bjørk (<i>Betula sp.</i>)	1	0	1	0	1	0	1
Gran (<i>Picea abies</i>)	1	1	1	1	1	1	1
Rogn (<i>Sorbus aucuparia</i>)	1	1	1	1	1	1	1
Kvitlyng (<i>Andromeda polifolia</i>)	0	0	0	0	1	0	0
Røsslyng (<i>Calluna vulgaris</i>)	0	0	0	0	1	0	0
Krekling (<i>Empetrum nigrum</i>)	0	0	0	0	1	0	0
Blåbær (<i>Vaccinium myrtillus</i>)	1	1	1	1	1	1	1
Blokkebær (<i>Vaccinium uliginosum</i>)	0	0	0	0	1	0	0
Tyttebær (<i>Vaccinium vitis-idaea</i>)	1	1	1	1	1	1	1
Skogburkne (<i>Athyrium filix-femina</i>)	0	1	0	0	0	0	1
Skrubbær (<i>Cornus suecica</i>)	1	0	0	0	1	1	0
Sauetelg-gruppa (<i>Dryopteris expansa</i> agg.)	1	1	1	1	1	1	1
Fugletelg (<i>Gymnocarpium dryopteris</i>)	0	0	0	1	0	0	1
Linnea (<i>Linnaea borealis</i>)	1	1	0	0	0	1	1
Stri kråkefot (<i>Lycopodium annotinum</i>)	1	1	1	1	1	1	1
Maiblom (<i>Maianthemum bifolium</i>)	1	1	1	1	1	1	1
Stormarimjelle (<i>Melampyrum pratense</i>)	1	0	0	0	1	0	0
Hengeving (<i>Phegopteris connectilis</i>)	0	0	1	0	0	0	1
Einstape (<i>Pteridium aquilinum</i>)	0	0	0	0	0	0	1
Molte (<i>Rubus chamamorus</i>)	0	0	0	0	1	1	0
Skogstjerne (<i>Trientalis europaea</i>)	1	1	1	1	1	1	1
Skogørkvein (<i>Calamagrostis purpurea</i>)	0	0	1	0	0	0	0
Sæterstarr (<i>Carex brunnescens</i>)	0	1	0	1	0	0	0
Frynsestarr (<i>Carex paupercula</i>)	0	0	0	0	1	0	0
Smyle (<i>Deschampsia flexuosa</i>)	1	1	1	1	1	1	1
Hårfrytle (<i>Luzula pilosa</i>)	0	1	0	1	0	1	1
Blåtopp (<i>Molinia caerulea</i>)	1	0	0	0	0	1	0
Bergsotmose (<i>Andreaea rupestris</i>)	0	0	0	1	0	0	0
Ospelundmose (<i>Brachythecium populeum</i>)	0	0	0	0	0	0	1
Sprikelundmose (<i>Brachythecium reflexum</i>)	1	1	1	1	1	1	1
Lilundmose (<i>Brachythecium salebrosum</i>)	0	0	0	0	0	0	1
Strolundmose (<i>Brachythecium starkei</i>)	0	0	1	1	1	1	0
Vrangmose (<i>Bryum sp.</i>)	0	1	0	0	0	0	0
Ugrasvegmosse (<i>Ceratodon purpureus</i>)	0	1	0	0	0	0	0
Smaragdgrøftemose (<i>Dicranella heteromalla</i>)	0	0	1	0	1	0	1
Bergsigd (<i>Dicranum fuscescens</i>)	1	1	1	1	1	1	1
Blanksigd (<i>Dicranum majus</i>)	1	1	1	1	1	1	1
Stubbesigd (<i>Dicranum montanum</i>)	1	1	1	0	1	0	1
Ribbesigd (<i>Dicranum scoparium</i>)	1	1	1	1	1	1	1
Skyggehusmose (<i>Hylocomiastrum umbratum</i>)	1	1	1	1	1	1	1
Etasjemose (<i>Hylocomium splendens</i>)	1	1	0	1	1	1	1
Flakjammemose (<i>Plagiothecium denticulatum</i>)	1	1	1	1	1	1	1
Glansjammemose (<i>Plagiothecium laetum</i>)	1	1	1	1	1	1	1
Kystjammemose (<i>Plagiothecium undulatum</i>)	0	0	0	1	0	1	0
Furumose (<i>Pleurozium schreberi</i>)	1	1	1	1	1	1	1
Vegnikke (<i>Pohlia nutans</i>)	1	0	1	1	0	0	1
Storbjørnemose (<i>Polytrichum commune</i>)	1	1	1	1	1	1	1
Kystbjørnemose (<i>Polytrichum formosum</i>)	1	1	1	1	1	1	1
Einerbjørnemose (<i>Polytrichum juniperinum</i>)	1	0	0	0	0	0	0
Filtbjørnemose (<i>Polytrichum strictum</i>)	0	0	0	0	1	0	0

Hogstpåvirkning på biologisk mangfold og bunnvegetasjonens
artssammensetning i granskog

Liste over arterfortsetter.

	Sørvendt				Nordvendt		
	Nat	SvPl	StPl	Fla	Nat	SvPl	Fla
Skimmermose (<i>Pseudotaxiphyllum elegans</i>)	1	0	0	0	0	0	0
Fjærmose (<i>Ptilium crista-castrensis</i>)	0	0	0	0	1	1	1
Berggråmose (<i>Racomitrium heterostichum</i>)	0	0	1	0	0	0	0
Bekerundmose (<i>Rhizomnium punctatum</i>)	0	0	1	0	0	0	1
Kystkransmose (<i>Rhytidiadelphus loreus</i>)	1	0	1	1	1	1	1
Fjærkransmose (<i>Rhytidiadelphus subpinnatus</i>)	0	1	0	1	0	1	1
Klobleikmose (<i>Sanionia uncinata</i>)	0	0	0	0	0	0	1
Grasmose (<i>Straminergon stramineum</i>)	0	0	0	0	0	1	0
Firtanmose (<i>Tetraphis pellucida</i>)	1	1	1	1	1	1	1
Furutorvmose (<i>Sphagnum capillifolium</i>)	0	0	0	0	1	0	0
Grantorvmose (<i>Sphagnum girgensohnii</i>)	1	1	1	1	1	1	1
Lyngtorvmose (<i>Sphagnum quinquefarium</i>)	1	1	1	0	1	1	1
Tvaretorvmose (<i>Sphagnum russowii</i>)	1	0	0	0	1	0	1
Tråddragmose (<i>Anastrophyllum minutum</i>)	1	0	0	0	0	0	0
Piskskjeggmoser (<i>Barbilophozia attenuata</i>)	1	1	1	1	0	1	1
Skogskjeggmoser (<i>Barbilophozia barbata</i>)	1	0	0	0	0	0	0
Lyngskjeggmoser (<i>Barbilophozia floerkei</i>)	1	1	1	1	1	1	1
Grynskjeggmoser (<i>Barbilophozia hatcheri</i>)	0	1	0	0	0	0	0
Gåsefotskjeggmoser (<i>Barbilophozia lycopodioides</i>)	1	1	1	1	1	1	1
Småstylte (<i>Bazzania tricenata</i>)	1	0	0	0	0	0	0
Piggtrådmose (<i>Blepharostoma trichophyllum</i>)	1	0	1	0	0	0	1
Blåflak (<i>Calypogeia azurea</i>)	0	0	1	1	0	1	0
Skogflak (<i>Calypogeia integristipula</i>)	1	1	1	1	1	1	1
Sumpflak (<i>Calypogeia muelleriana</i>)	0	0	1	0	1	1	1
Torvflak (<i>Calypogeia neesiana</i>)	1	0	0	0	1	1	0
Sveltflak (<i>Calypogeia sphagnicola</i>)	0	0	0	0	1	0	0
Broddglefsemose (<i>Cephalozia bicuspadata</i>)	0	1	1	1	1	1	1
Blyggglefsemose (<i>Cephalozia leucantha</i>)	0	0	1	0	0	0	0
Myrglefsemose (<i>Cephalozia lunulifolia</i>)	1	1	1	1	1	1	1
Storglefsemose (<i>Cephalozia pleniceps</i>)	0	0	0	0	0	0	0
Flokepistremose (<i>Cephaloziella cf. divaricata</i>)	1	0	1	1	0	0	1
Stubbeblonde (<i>Chiloscyphus profundus</i>)	1	1	1	1	1	1	1
Bergfoldmose (<i>Diplophyllum taxifolium</i>)	1	1	0	0	0	0	0
Skogkrekmose (<i>Lepidozia reptans</i>)	1	0	1	0	0	0	0
Rabbeflik (<i>Lophozia excisa</i>)	0	1	0	1	1	1	1
Buttflik (<i>Lophozia obtusa</i>)	1	0	1	1	1	1	1
Rødflik (<i>Lophozia sudetica</i>)	0	0	0	1	0	0	0
Grokomflik (<i>Lophozia ventricosa</i> agg.)	1	1	1	1	1	1	1
Prakthinnemose (<i>Plagiochila asplenoides</i>)	0	0	1	0	0	0	0
Bakkefrynse (<i>Ptilidium ciliare</i>)	1	1	0	1	1	1	1
Barkfrynse (<i>Ptilidium pulcherrimum</i>)	1	1	1	1	1	1	1
Sumptvebladmose (<i>Scapania irrigua</i>)	0	0	0	0	0	0	1
Butt-tvebladmose (<i>Scapania scandica</i>)	0	0	0	1	0	0	1
Storhoggtann (<i>Tritomaria quinqueidentata</i>)	0	0	1	0	0	1	0
Islandslav (<i>Cetraria islandica</i>)	1	0	0	0	1	0	0
Lys reinlav (<i>Cladonia arbuscula</i>)	0	0	0	0	1	0	0
Blomsterlav (<i>Cladonia bellidiflora</i>)	0	0	0	0	1	0	0
Brunbeger-gruppa (<i>Cladonia chlorophaea</i> agg.)	1	1	1	1	1	0	1
Rødbeger-gruppa (<i>Cladonia coccifera</i> agg.)	0	0	0	0	1	0	0
Stubbesyl (<i>Cladonia coniocraea</i>)	1	1	1	1	1	1	1
Skogsyl (<i>Cladonia cornuta</i>)	0	0	1	0	0	0	0
Traktlav (<i>Cladonia crispata</i>)	0	0	0	0	1	0	0
Begerfauskav (<i>Cladonia deformis</i>)	1	0	0	0	0	0	0
Gaffellav (<i>Cladonia furcata</i>)	1	1	0	0	0	0	0
Syllav (<i>Cladonia gracilis</i>)	1	0	0	1	1	0	0
Grå reinlav (<i>Cladonia rangiferina</i>)	1	0	0	0	1	0	0
Fnaslav (<i>Cladonia squamosa</i>)	1	0	1	0	0	0	0
Fausklav (<i>Cladonia sulphurina</i>)	1	0	0	0	1	0	0