

SKOGSKOLOGI

3V

JOHAN KIELLAND-LUND

Institutt for Skogskjøtsel
Høgskolen i Ås
April 1970

**Norges landbrukshøgskoles
bibliotek**

q1971/60

F O R O R D

Hefte er beregnet for grunnkurset i skogskjøtsel (S_{II}) ved NLH. Til hjelp for et videre studium (hovedfag) er det også angitt en del supplerende litteratur for de forskjellige avsnitt.

Kurset forutsetter et visst kjennskap til skogskjøtselens grunnlag. Skinnemoens "Skogskjøtsel" (SKINNEMOEN 1969) første del (s. 20-300) anbefales. Et grunnkurs i økologi vil også være ønskelig. Dette emne dekkes bare delvis av det innledende avsnitt om grunnleggende økologiske begreper.

Det er tatt med relativt mye stoff om norske skogplantesamfunn (kap. 2.32 og 2.33) da dette ellers er vanskelig tilgjengelig.

Johan Kielland-Lund



INNHOOLD

	SIDE
1 GRUNNLEGGENDE ØKOLOGISKE BEGREPER	1
1.1 Hva er økologi	1
1.2 Økosystemet	1
1.3 Energikjedene	2
1.4 De biogeokjemiske sylker	4
2 PLANTESAMFUNNENE	5
2.1 Plantesosiologiske grunnbegreper	5
2.11 Hva er plantesamfunn	5
2.12 Hvorfor får vi plantesamfunn	5
2.13 Suksesjoner	7
2.14 Klimakstilstanden	10
2.15 Etablering og regenerasjon	12
2.16 Vegetasjonsutvikling i bestand	13
2.2 Analyse av plantesamfunn	14
2.21 Det plantesosiologiske system	14
2.22 Analyseteknikk	14
2.23 Tabellarbeidet	15
2.24 Livsformer	15
2.3 Norske skogplantesamfunn	16
2.31 Klimakstreslag	16
2.32 Plantesosiologisk oversikt	18
2.33 Østlandets skogplantesamfunn	19
2.33.1 Furuskogene	19
2.33.2 Granskogene	20
2.33.3 Sumpskogene	21
2.33.4 Magre atlantiske eikeskoger	22
2.33.5 Bøkeskogene	22
2.33.6 Thermofil edellauvskog	23
2.33.7 Frisk edellauvskog	23
2.33.8 Pionér- og subklimaksskoger	24
2.34 Skogtypene	25
2.35 Skogtypenes utbredelse	26
2.36 Skogtypene og markas produksjonsevne	27
3 SKOGØKOLOGI	29
3.1 Fundamentale prosesser	29
3.11 Miljøfaktorer- vekstfaktorer- vekst- prosesser - vekst	29
3.12 Solstråling og CO ₂ -assimilasjon	29
3.13 Respirasjon	32
3.14 Stråling og potensiell produksjon	33

	side
3.2 Lyset	35
3.21 Lys som produksjonsfaktor	35
3.22 Lyset som vekstregulator	38
3.23 Lyskrav	40
3.3 Varme	43
3.31 Varmen som vekstfaktor	43
3.32 Temperatur og frøsetning	44
3.33 Jordbunnstemperaturen	47
3.34 Frostskader	50
3.35 Våre skogstrørs temperaturkrav	51
3.4 Vann	52
3.41 Skogen og nedbøren	52
3.42 Nedbør og vekst	54
3.43 Tørke	58
3.5 Trærnes røtter	60
3.6 Mineralnæringen	62
3.61 Næringsstoffene	62
3.62 Trærnes næringskrav	65
3.63 Kalkfaktoren	66
3.64 Jordbunnsprofilet	68
3.65 Nærings sirkulasjonen	71
3.66 Strøsetningen	76
3.67 Næringstap ved hogst	79
3.7 Biomassen	80
3.8 Mekaniske faktorer	82
3.81 Vind	82
3.82 Snø	85
3.83 Brann	85
3.9 Biotiske faktorer	86
3.91 Konkurransen	86
3.92 Kulturinngrep	87
4. DE KLIMATISKE VEGETASJONSFORMASJONER	88
4.1 Vegetasjonssoner	88
4.11 Den tropiske sonens vegetasjon	89
4.11.1 Tropisk regnskog	90
4.11.2 Monsunskog og savanner	93
4.11.3 Sukkulente formasjoner	93
4.12 Subtropiske vegetasjonsformasjoner	94
4.13 Den tempererte sonens vegetasjonsformasjoner	95
4.14 Den polare skoggrense	96
4.2 Vegetasjonsregioner og den alpine skoggrense	97
4.3 Vegetasjonsformasjonens produksjonsforhold	98
LITTERATUR	100

1. GRUNNLEGGENDE ØKOLOGISKE BEGREPER.

(Se "Fundamentals of Ecology", ODUM 1959, eller "Samspelet i naturen", ODUM 1966).

1.1 Hva er økologi.

Økologi er læren om (det gjensidige) forhold mellom de levende organismer og deres miljø. (Ordet økologi kommer av det greske oikos = hjemsted eller hus og logi). Samliv, samfunnsdannelse og det gjensidige forhold mellom organismene er viktige elementer i økologien.

Biologiens arbeidsområde: Protoplasma
Celle
Vev
Organ
Organsystem
Organisme (art)
Populasjon
Samfunn

Økologiens arbeidsområde : Økosystem
Biosfære

1.2 Økosystemet.

Et økosystem, f.eks. i skog, innbefatter både de levende organismer (planter og dyr), jord, luft osv. og den gjensidige påvirkning mellom disse (kalles også biogeocoenose). Hvis én faktor forandres, utløses en reaksjon som kompensere dette, slik at ny likevekt nås.

De forskjellige komponenter i et økosystem kan deles i abiotiske komponenter, dvs. jord, luft, vann, næringsstoffer osv., produsenter (autotrofe organismer) dvs. grønne planter som bygger opp organisk materiale, konsumenter (heterotrofe organismer) som spiser planter og også hverandre, og til slutt dekomponenter (saprofyter) som bryter ned avfallet. Se fig. 1. Tre prosesser er meget viktige for forståelsen av økosystemets funksjon. Det er solenergiens utnyttelse, anvendelse og forbruk gjennom økosystemet (energikjeden). Det er sirkulasjonen av nærings- og byggestoffer

mellom organismene og de abiotiske komponenter (de bioøokjemiske sykler). Den tredje er økosystemenes forandring (sukksesjoner). (Se avsnitt 2.13 .)

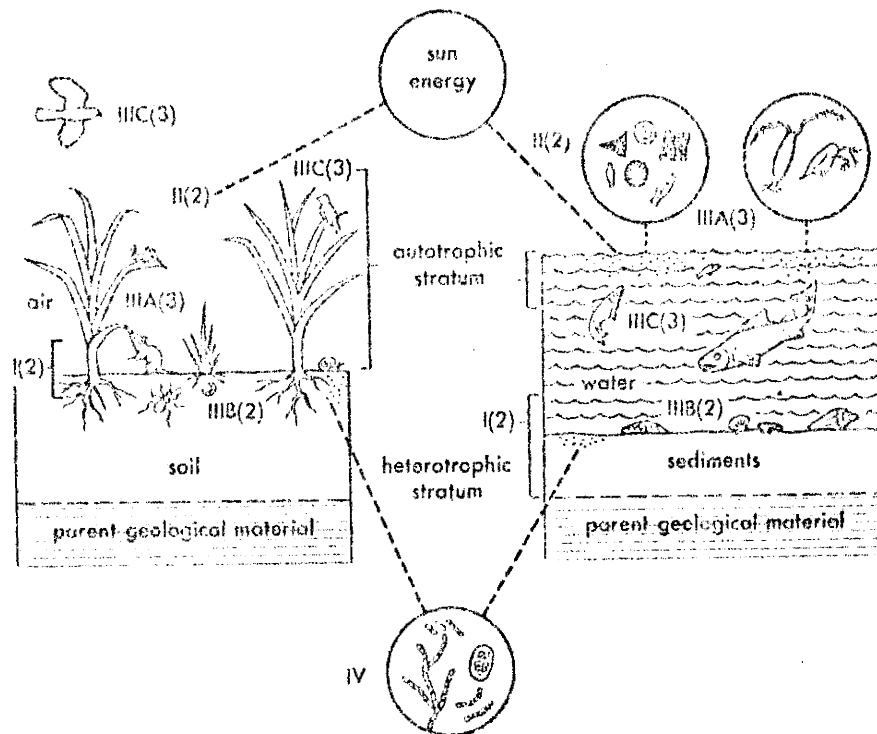


Fig. 1. To forskjellige økosystemer. I - abiotiske substanser, II - produsenter, III - konsumenter (A - planteetere, B - detritusetere, C - rovdyr), IV - dekomponenter (ODUM 1959).

1.3 Energikjedene.

Alt liv i den form vi kjenner det krever energi som skaffes ved oksydering (forbrenning) av organisk materiale. Nytt organisk materiale kan i praksis bare skaffes av de grønne planter ved solenergiens hjelp. De er økosystemenes produsenter. Planteeterne kalles primære konsumenter. Rovdyr som lever av disse blir sekundære konsumenter osv.

Ved energioverføring fra ledd til ledd gjelder termodynamikkens hovedsetninger, altså om energiens konstans i universet og energiens spredning (degradasjon) ved overføring fra en tilstand til en annen. Ved solenergiens overføring til kjemisk bundet energi utnyttes bare omkring 1% (det meste brukes til fordampning av vann og til oppvarming). De forskjellige ledd av konsumenter utnytter energitilførselen bedre, omkring 10 %. Se fig. 2.

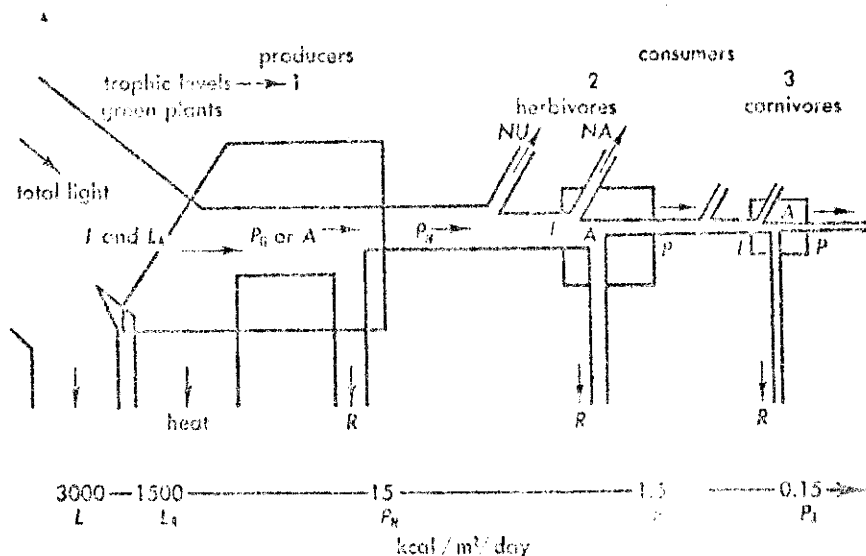


Fig. 2. Energistrøm gjennom et økosystem. Det meste av solstrålingen reflekteres eller overføres til varme, bare en liten del går inn i bruttoproduksjonen av organisk masse (P_G). Når respirasjonen (R) trekkes fra, fås nettoproduksjonen av organisk masse (P_N). NU er plantedeler som ikke spises. I er planteeternes opptak. Fra dette går NA dvs. energi som ikke utnytted og R osv. (ODUM 1959).

I naturen finner en sjelden næringskjedene så enkle, og istedenfor næringskjeder snakkes det om næringsnett. Avfallet, dvs. døde dyr og plantedeler, ekskrementer o.l., utnytted av egne dekomponentkjeder. En har altså en Y-formet strøm av energi gjennom økosystemet. Se fig. 3.

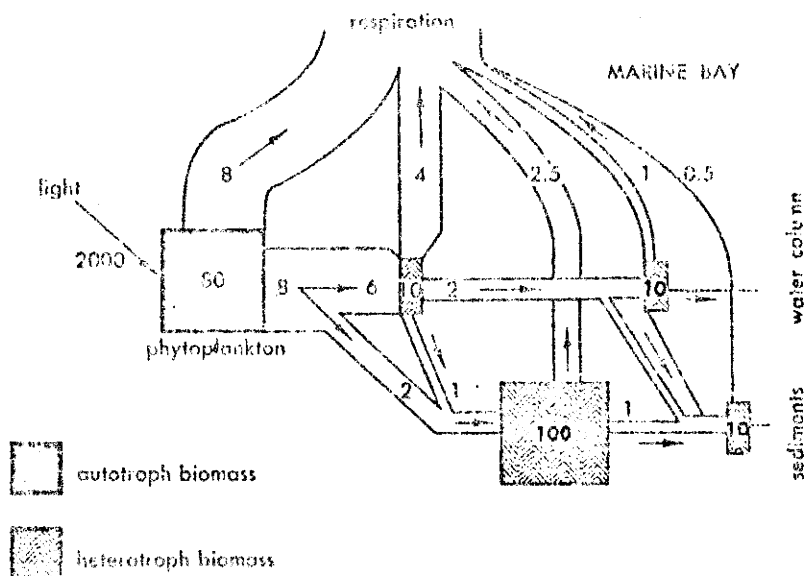


Fig. 3. Y-formet energistrøm gjennom et økosystem (marint miljø). Tallene gjelder kcal/m² og dag (ODUM 1959).

1.4 De biogeokjemiske sykler.

Plantene tar ved sin vekst opp byggestoffer (C, O og H) som ved solenergiens hjelp bygges opp til organiske stoffer. Fra jordsmonnet tas det opp næringsstoffer som dels går inn i høyverdige organiske forbindelser (f.eks. N og S), noen regulerer celledafts egenskaper (f.eks. Ca, K og Mg) eller virker som katalysatorer for nødvendige prosesser (f.eks. Mn, B og Co). Disse stoffene forbrukes ikke! De nyttes på forskjellig vis i det organiske materiale. Når dette brytes ned, frigjøres de og går tilbake til sine reservoarer. C, O og H går tilbake til atmosfæren (og delvis verdenshavene) som CO_2 , O_2 og H_2O . Næringsstoffene fra jordsmonnet går tilbake med strøet. Nitrogen inntar en mellomstilling.

For biosfæren eller økosystemene spiller det en avgjørende rolle om sirkulasjonen er lukket eller åpen. Er sirkulasjonen lukket, gis det like mye tilbake som det tas ut, og innholdet av byggestoffer i atmosfæren, eller næringsstoffer i økosystemene vil være konstant. Ved åpen sirkulasjon går ikke næringsstoffene tilbake til reservoarene, f.eks. i moderne landbruk eller i en tørvmyr. På dyrket mark holdes produksjonsevnen oppe ved gjødsling, i myr blir vegetasjon og vekst helt avhengig av næringstilførsel fra atmosfæren. Se fig. 4. Hvis det i et økosystem i likevekt inntreffer forandringer i næringssirkulasjonen, vil dette på lang sikt forandre næringsnivået til ny likevekt nås (atmosfærisk nedfall av næringsstoffer, fulltrelunning, sur nedbør osv.). Se også kap. 3.65.

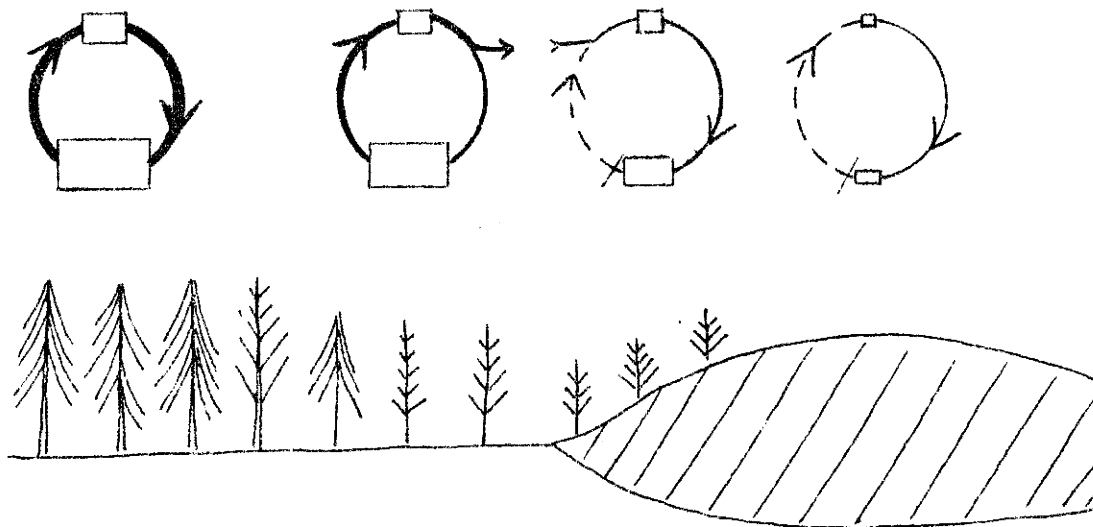


Fig. 4. Skogforhold og næringssirkulasjon ved en nedbørsmyr. I myrjorda blokkeres det meste av strøets næringsstoffer. Fastmarksskogen ved myrkanten mister strø fra sirkulasjonen, som kommer myrkantskogen til gode.

2. PLANTESAMFUNNENE.

2.1 Plantesosiologiske grunnbegreper.

(Se "Einführung in die praktische Vegetationskunde", SCAMONI 1963).

2.11 Hva er plantesamfunn.

Åker, eng, myr, skog osv. representerer økologiske klart atskilte enheter, med tilsvarende klare plantesosiologiske forskjeller. Under trykket av de vtre faktorer og konkurransen mellom individene blir bare de best tilpassede arter igjen. Ved samme ytre økologiske forhold vil en på forskjellige steder finne tilsvarende arts-sammensetning (sosiologi), og at vegetasjonen har samme hovedpreg (fysiognomi). Slike abstrakte enheter som vi kjenner igjen ved hjelp av bestemte plantearter kalles plantesamfunn.

De store vegetasjonseenheter, skog, eng m.fl. kan hver for seg deles opp i underenheter. I skog kan vi (botanisk) lett skille lauv- og barskog, og videre mellom gran- og furuskog. Granskogen kan skilles i høystauderike, småbregnerike, blåbærdominert skog osv. Hver av disse enheter vil kunne kjennes på bestemte grupper av arter, og hver enkelt type vil reagere på sin måte ved inngrep, f.eks. snauhogst.

2.12 Hvorfor får vi plantesamfunn.

De faktorer som avgjør plantenes livskraft kan vi grovt sammenfatte i klima, jordbunn og påvirkning utenfra. Så vidt vi vet er det ikke to plantearter som har akkurat de samme krav. En skulle da tro at en skulle få alle mulige kombinasjoner etter som levevilkårene forandrer seg. Men slik er det ikke. Hvis vi undersøker dette ute i marka, viser det seg at visse kombinasjoner (typer) går igjen, og at mellomformer eller overganger spiller mindre rolle. Det er flere grunner til at det blir slik.

- a) Artsutvalg, bestemmes av historiske årsaker og områdets størrelse og økologiske variasjon.
- b) Livskrav.
- c) Konkurransen, sjalter ut de fleste arter som ellers kunne vokse. En arts forekomst i forhold til vekstfaktorene uten konkurranse

kalles fysiologisk leveområde. I konkurranse med andre arter blir forekomstene mye mer begrenset, økologisk leveområde. Se fig. 5.

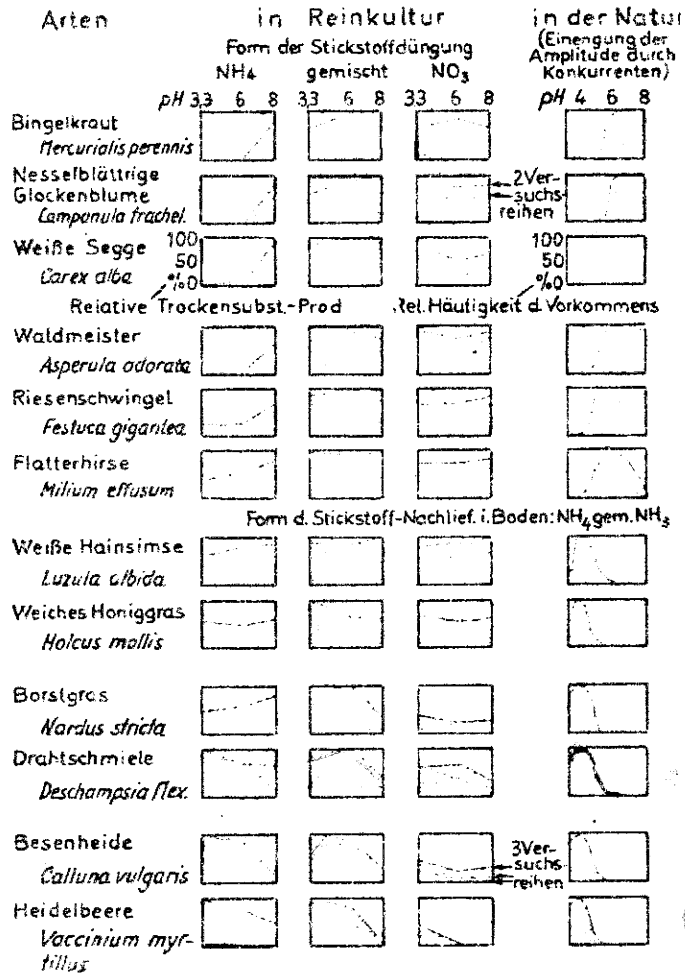


Fig. 5. Fysiologisk leveområde for en del skogbunnsplanter i forhold til pH og nitrogenform, og de samme planters økologiske leveområde i forhold til pH (ELLENBERG 1969).

Planter med svært trange voksekrav kan brukes som karakterarter for bestemte plantesamfunn og bestemte vekstvilkår. Vi har karakterarter for de enkelte plantesamfunn, f.eks. for et bestemt granskogsamfunn, men også for grupper av plantesamfunn som granskogene generelt.

d) Miljøpåvirkning. Et plantebestand bruker strålingsenergi og fuktighet og produserer strø og avfallsstoffer. Ved dette på-

virkes både klima og jordbunnsforhold. Forandringer og utvikling av plantesamfunn er ofte betinget av dette. I et plantesamfunn kan det på grunn av vegetasjonens egen påvirkning oppstå svært egenartete miljøer hvor bare noen få spesialister kan trives. I fattige granskoger danner f.eks. grana et surt strø. Et slikt strøsjikt gir muligheter for nøysomme moser og lyngarter. Tilsammen vil så bartrær, lyng og moser bygge opp et råhumussjikt (over mineraljorda) hvor bare visse planter kan trives. At dette miljøet også virker tiltrekkende på noen arter, har en sett i bartreplantasjene i Danmark. Flere planter som er nye for landet har kommet inn, f.eks. linnea og noen vintergrønner. Det er også kjent en rekke tilfeller med direkte påvirkning og avhengighet ved symbiose, parasittisme, utskillelse av antibiotiske stoffer m.m. (SUKACHEV & DYLLIS 1964, s. 240-52).

2.13 Sukkesjoner.

(Se "Forest Ecology", SPURR 1964, s. 149-195.)

Utvikling fra ett plantesamfunn til et annet kalles suksesjon. De første samfunn som etablerer seg kalles pionersamfunn (med pionerplanter) - og utviklingen går i retning av stabile sluttsamfunn, klimakssamfunn.

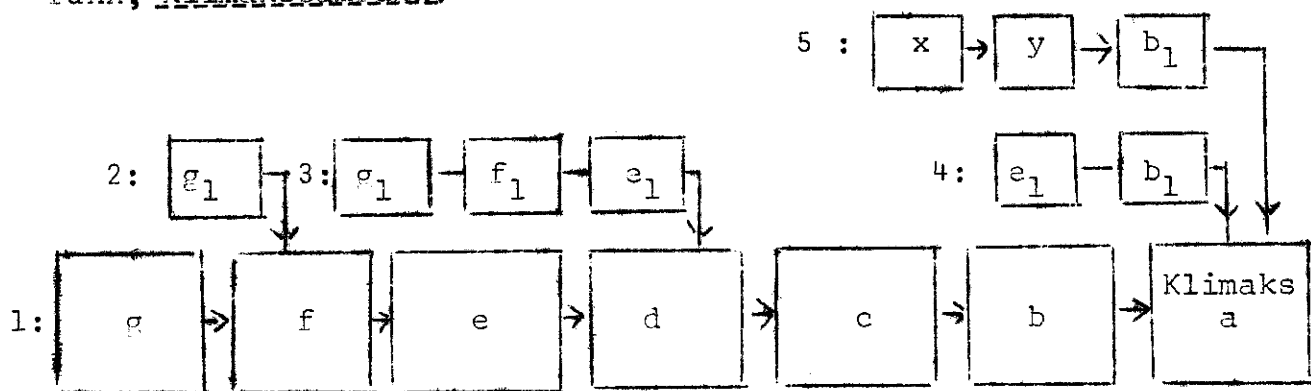


Fig. 6. Primær og sekundære suksesjoner.

En utvikling fra nytt land til klimaks kalles en primærsuksesjon (tilfelle 1 i figur 6). Ved brudd i denne utviklingen får en sekundære suksesjoner -(2, 3, 4 og 5 i figuren). I tilfelle 2 og 3 gjentas de samme stadiene som i primærsuksesjonen. I tilfelle 4 går utviklingen raskt tilbake til klimaks uten å passere alle stadiene i primærsuksesjonen. En forstyrrelse kan også gi helt nye typer som i tilfelle 5.

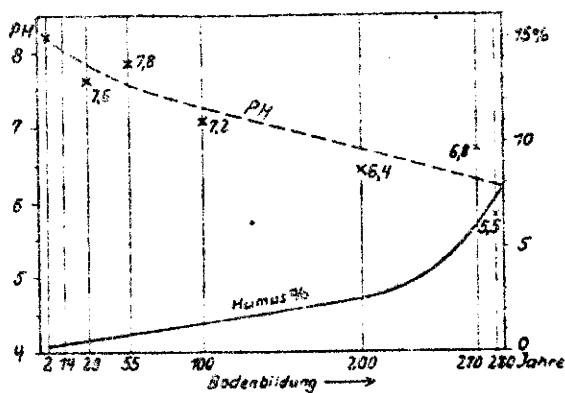


Fig. 7. Endring av pH og humus% i dynesand i begynnelsen av en primærsuksesjon (BRAUN-BLANQUET 1964).

Primære suksesjoner krever antagelig meget lange tidsrom, de innbefatter bl.a. også utformingen av et modent jordbunnsprofil. Se fig. 7. Utviklingen av vegetasjonen de første 2-3 årtusen i postglasial tid med suksesjonen ettårige planter (f.eks. kornblom) - urter - busker (tindved) - bjørk - furu og hassel og til slutt edellauvtrær, kan kanskje helst oppfattes som en primær suksesjon.

Typiske sekundære suksesjoner opptrer i skog etter hogst, brann o.l. Jo sterkere inngrep desto "lavere ned" starter suksesjonene og desto flere trinn (samfunnstyper) skyves inn. Se fig. 8. (s. 9).

Disse forhold belyser 3 hovedregler for suksesjoner:

1. I løpet av en suksesjon er det en stadig utvikling, raske forandringer til å begynne med, langsommere etter hvert.
2. Vegetasjons- og miljøforandringer følger hverandre.
3. Utviklingen ebber ut i et relativt stabilt sluttsamfunn (økosystem), klimakssamfunnet.

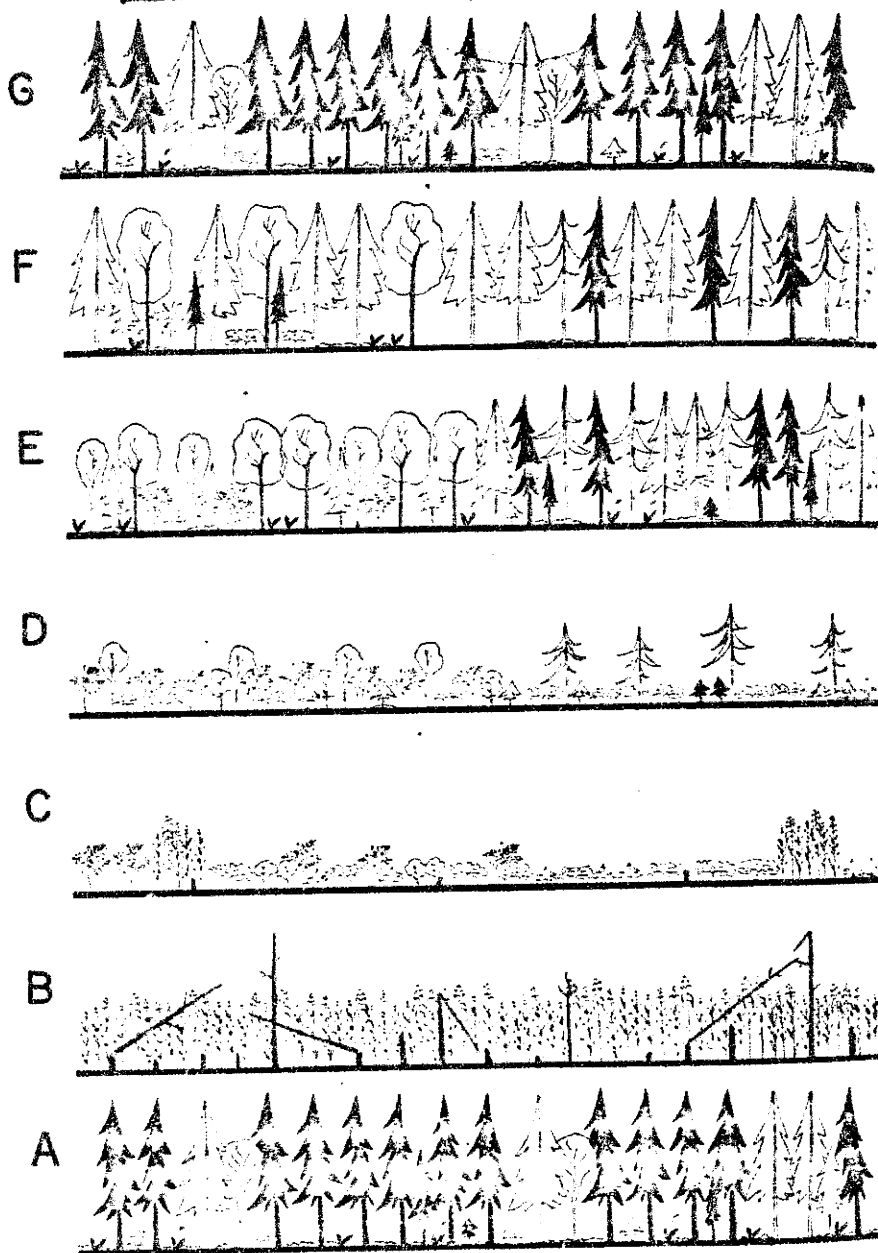


Fig. 8. Sekundersuksesjon etter skogbrann i et kanadisk kvitgran-balsamgranområde (SPURR 1964).

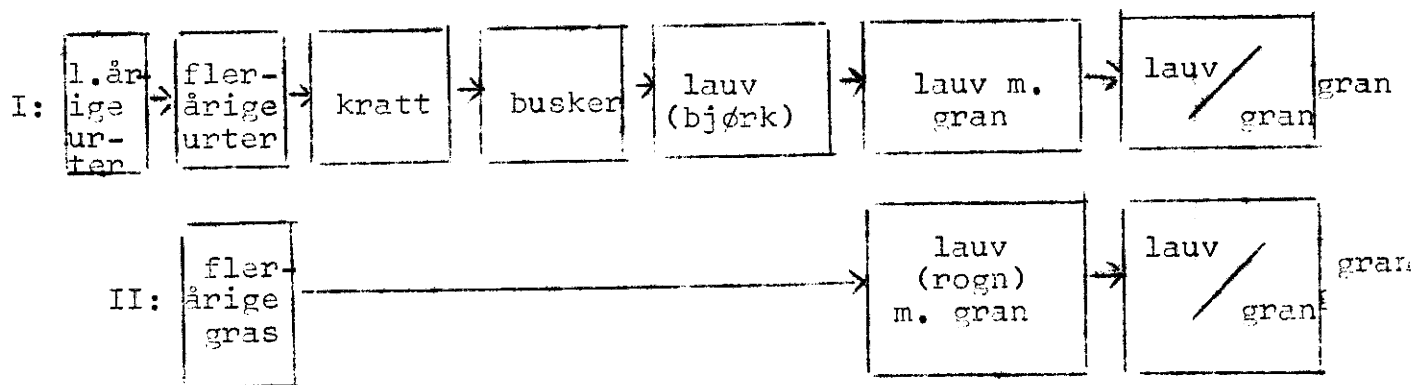


Fig. 9. Forskjellig suksesjonsforløp etter snauhogst på Furuberget ved Hamar. I tilfelle I er humus- og feltsjiktet ødelagt, og suksesjonen begynner langt nede og må passere mange stadier før klimakstilstanden nås. I tilfelle II er humus- og feltsjikt intakt, og utviklingen mot sluttsamfunnet går mye raskere.

Noen postulater om suksesjoner:

1. I alle stadier av en suksesjon vil det være en utvikling - mot klimaks. I et skogområde er dette alltid skog.
2. Særlig i nærheten av klimaks kan utviklingen på grunn av hindringer gå meget langsomt (subklimaks).
3. Skoøbrann, hogst, beite m.m. stopper utviklingen (subklimaks) eller sette den tilbake (sekundær suksesjon).
4. En sekundær suksesjon vil føre tilbake til den typen som besto da utviklingen ble satt tilbake.
5. Hvis jordbunnen ødelegges - vil den sekundære suksesjonen forløpe som en primær suksesjon. Men hvis jordbunnstypen er uforandret vil utviklingen gå meget raskt mot klimaks. Utviklingen vil da til dels være avhengig av tilfeldigheter (frøtilførsel).
6. Jo sterkere inngrep, desto lavere trinn i suksesjonsserien vil en få.

2.14. Klimakstilstanden.

En klimakstilstand kjennetegnes ved:

- a) stabil artssammensetning): nye arter = 0
- b) små forandringer): nye individer \longrightarrow 0
- c) ingen økning av organisk masse
(nedbryting \sim produksjon)): Δ energi \longrightarrow 0

Utviklingen mot det fullstendig stabile sluttsamfunn tar lang tid, og er antagelig bare å finne i urskoger. Mange av våre eldre barskoger er likevel klimakslignende (fyller punkt a og b ovenfor), og har artssammensetning, dominans og struktur som klimakssamfunnet. I klimakssamfunnet er strukturen mer komplisert enn i pionersamfunnene, vi kan tenke på en granskog med kronesjikt, busksjikt, lyng og moser. Det er et rikt utvalg av forskjellige biotoper (dvs. steder hvor organismene lever). I slike samfunn er også de økologiske nisjer (dvs. måter som organismene lever på) godt ut-

nyttet. Nærbeslektete arter som opptrer i samme biotop har gjerne forskjellige økologiske nisjer. Hønsehauk og spurvehauk hekker f.eks. begge i samme type barskog (biotop), men hønsehauken lever av fuglevilt, kråkefugler, ekorn m.m., mens spurvehauken mest fanger småfugl (økologisk nisje).

Klimaksplanter og klimakstreslag kjennetegnes ved:

- a) Toleranse
- b) Sen start - utholdende vekst
- c) Sen og uregelmessig frøsetning.

Toleranse brukes mye i amerikansk litteratur for å kjennetegne treslagenes evne til å leve i bestand. Tolerante treslag:

- a) tåler undertrykkelse
- b) reagerer ved fristilling
- c) danner tette kroner
- d) danner tette og lanølivete bestand
- e) vokser relativt godt i skygge.

Særlig av amerikanske botanikere er det blitt hevdet at under ett bestemt klima, vil vegetasjonen utvikle seg i retning av ett bestemt klimakssamfunn, uansett geologisk opphavsmateriale o.l. (monoklimaksteorien). Sluttsamfunnet ved gjengroing av vann og kolonisering av berg skulle altså bli det samme. Selv de meget lange tidsrom som har virket i tropiske områder ser ikke ut til å ha utjevnet opprinnelige forskjeller f.eks. i bergartsmateriale.

Blant europeiske botanikere regner en helst med flere klimakssamfunn i samme område (polyklimaks). Sluttsamfunn på ekstreme marktyper kalles ofte paraklimaks. I Østlandets barskogområder er det rimelig å regne ett granskogsamfunn som det teoretiske (mono-) klimaks, mens furuskogsamfunnene på mager mark er paraklimaks.

Under visse forhold kan klimaksskogsamfunn være tilsynelatende helt stabile, dette gjelder f.eks. Mellom-Europas lauvskoger på god mark. Enkelttrær dør ut i kronesjiktet og undertrykt gjenvækst vokser opp, men samfunnet beholder alle steder det samme preg av gammel tett skog. I disse urskoger finner vi altså det

ideelle klimakssamfunn. Jo magrere mark og jo lenger mot nord, desto åpnere må skogen være for å kunne holde en stabil (blednings) struktur. Det andre ytterpunkt representeres av Nord-Skandinavias furuskoger på tørr mark og i et flatt og åpent terreng hvor katastrofeforyngelse etter vindfelling og brann er det vanlige. I disse urskoger vil en altså kunne finne alle suksesjonstrinn.

2.15. Etablering og regenerasjon.

Under pionerforhold vil konkurransen mellom individene være liten (fysiologisk leveområde), og de fleste plantearter vil kunne etablere seg. Men det er først og fremst arter med evnen til rask vekst (sterk respirasjon og høyt T/R forhold) som preger bildet. Stor frøproduksjon og en effektiv frøspredning er også en fordel under slike forhold.

Bjørkeartene er typiske pionertrær. De små spireplantene vokser raskt til under gode forhold, men krever også spesielle forhold for i det hele tatt å kunne etableres. Lavlandsbjørka spirer i mineraljord, vanlig bjørk helst på våt, naken humus.

Furu har også en mer regelmessig frøsetning og relativt raskere ungdomsvekst enn gran. Dens konkurransemessige fortrinn er evnen til å kunne klare seg i et næringsfattig miljø, på mager eller på rå mineraljord. Til forskjell fra bjørk kan furu også etableres på tynn råhumus. Furu er paraklimakstreslag på næringsfattige marker - våte eller tørre. På disse marktyper er snaufatefasene dominert av lyngarter som ikke utgjør noe vesentlig hinder for regenerasjon av furu. Den fornyer seg altså direkte på snaumark eller etter frøtrestillingshogst.

Klimakstreslaget gran har en mer uregelmessig frøsetning, og de mer næringsrike marker hvor grana trives har også en yppigere snaufatevegetasjon. Dette gjør at naturlig regenerasjon av gran på snaumark blir et sjansespill. I naturskog av gran vil det derfor etter "snaufatekatastrofer" vanligvis skytes inn et pionerstadium med bjørk, osp, furu m.fl. Med sin lave respirasjon og sterke rotvekst kan granplantene derimot etablere seg inne i granbestandene (se neste avsnitt). Etablert forhåndsforyngelse kan også ta over på snaumark.

2.16 Vegetasjonsutvikling i bestand.

Mulighetene for å få etablert naturlig foryngelse av klimakstreslaget gran i bestandene er sterkt avhengig av vegetasjonsutviklingen. I unge, vegetasjonsfattige bestand er spire- og oppvekstforholdene for bartreforyngelse dårlige eller umulige på grunn av konkurranse fra trebestandet. Når bestandet åpnes f.eks. ved tynning, øker mulighetene for etablering, lysforholdene bedres, rottrykket avtar osv. Mange urter kommer inn i denne fase og granplantenes muligheter er relativt gode. For å ta vare på et eventuelt godt oppslag av frøplanter, er det vanligvis nødvendig å foreta et inngrep (tynning) i hovedbestandet. Gjengroingen går ofte relativt raskt, slik at hvis ikke etablering lykkes i løpet av få år, blir de beste muligheter ødelagt på grunn av "forvilling". Se fig. 10. En får da et sluttet urte- eller lyngsjikt, ofte med yppig utvikling av moser som vanskeliggjør etablering av bartreplanter. Spireforholdene blir dårligere, og ved en tynning vil bunnvegetasjonen raskt okkupere det ledige rotrom.

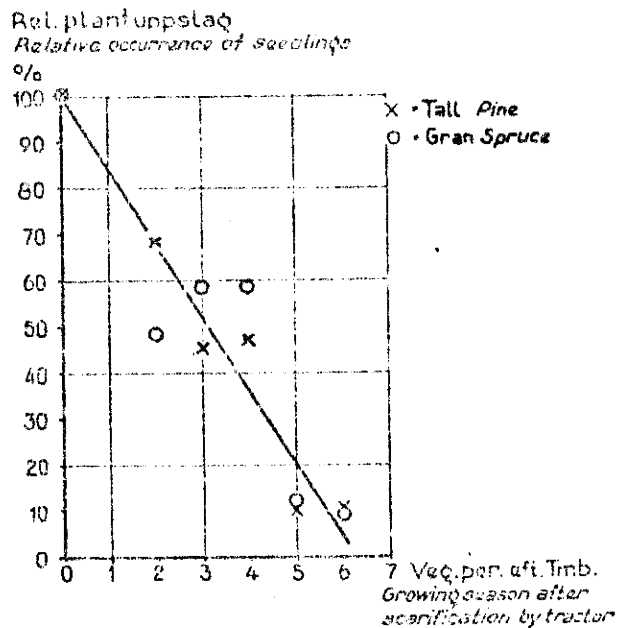


Fig. 10. "Den relativa förnygringsmottaglighetens" förändring med tid etter markberedning (og hogst) i en skjermstilling. (HAGNER 1962).

2.2 Analyse av plantesamfunn.

(Se "Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde", ELLENBERG 1956).

2.21 Det plantesosiologiske system.

Hovedenheten i det plantesosiologiske system slik det er utformet av Braun-Blanquet er assosiasjonen. Denne skal svare til art i det floristiske system, altså være en lett gjenkjennbar enhet med egne karaktertrekk (karakterarter) og habitus (fysiognomi). Assosiasjonene kan videre deles i subassosiasjoner og varieteter osv. Assosiasjonene samles i forbund (f.eks. granskog, bøkeskog), som videre samles i ordener. Største enhet er klasse.

De plantesosiologiske enheter betegnes ved latinske plantenavn med bestemte endelser:

Klasse	: Vaccinio-Piceetea	- boreal barskog
Orden	: Vaccinio-Piceetalia	- eurosibirisk barskog
Forbund	: Vaccinio-Piceion	- granskog
Assosiasjon	: Eu-Piceetum	- blåbær- og småbregne-granskog
Subassosiasjon:	Eu-Piceetum myrtilletoseum	- blåbærgranskog

2.22 Analyseteknikk.

Undersøkelser av plantesamfunn bør alltid bygge på nøyaktige vegetasjonsanalyser og sammenligning av disse i tabeller.

De egenskaper som vanligvis beskrives er:

- Hvilke arter det gjelder
- Sjiktning - tresjikt, busksjikt, feltsjikt og bunnsjikt.
- Mengden av de enkelte arter. Mengde kan anslås i % dekning (horisontalprosjeksjon) eller en kan telle individer. Men vanligvis anvendes forskjellige skalaer. I Skandinavia er Hult-Sernander's skala blitt mest brukt. I Mellom-Europa brukes Braun-Blanquet's kombinerte skala. Den gir en noe bedre vurdering av fåtallige arter.

Dekningsgrad	Dekning (horisontalprojeksjon)	
	Hult-Sernander	Braun-Blanquet
5	1 - $\frac{1}{2}$	1 - $\frac{3}{4}$
4	$\frac{1}{2}$ - $\frac{1}{4}$	$\frac{3}{4}$ - $\frac{1}{2}$
3	$\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{8}$	$\frac{1}{2}$ - $\frac{1}{4}$
2	$\frac{1}{8}$ - $\frac{1}{16}$	svært tallrik, eller >10% dekning
1	< $\frac{1}{16}$	rikelig, men liten dekning
+	(ev. < $\frac{1}{32}$)	sparsom og med liten dekning

- d) Fordeling over arealet. Sløyfes ofte, men kan vurderes ved å notere artene i flere småruter (frekvens) eller ved egen skala for sosiabilitet.

2.23 Tabellarbeidet.

Alle vegetasjonsanalyser settes opp i tabeller, og bearbeides til en får ut grupper av analyser som er relativt ensartet med hensyn til viktige arter. Ut fra dette defineres og beskrives plante-samfunnene. Arter som vesentlig finnes i en enkelt enhet kan brukes som karakterarter. Arter som kjennetegner én enhet innen en gruppe, men som ellers forekommer i andre grupper kalles skillearter.

Eksempel på en karakterart er nikkevintergrønn som opptrer regelmessig i alle granskogsamfunn, mens den nesten ikke forekommer i andre samfunn. Blåveis er en skilleart for lågurtgranskogen. Den forekommer i granskog bare innen dette samfunn, men er ellers vanlig i visse lauvskogsamfunn.

2.24 Livsformer.

I mange forbindelser er det av interesse å kunne karakterisere plantearter etter biologisk karakter. Mange forskjellige systemer er laget, men Raunkiars system som bygger på overvintrende organers plassering, er mest brukt. Se fig. 11.

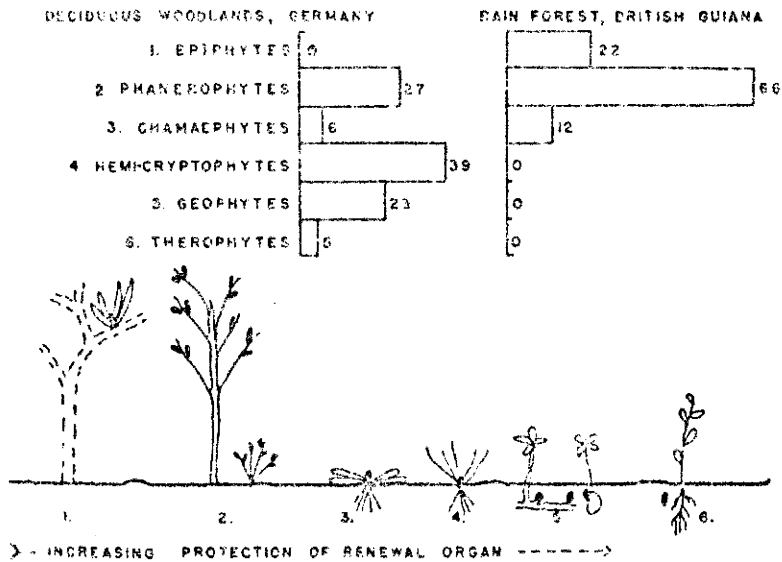


Fig. 11. Raunkiaer's livsformer, men livsformdiagram for en sommergrønn lauvskog og for en tropisk regnskog (ODUM 1959).

De hovedgrupper som har interesse for oss er:

Phanerofytter, dvs. busker og trær med overvintringsorganer høyere enn 30 cm over marka (over snøen).

Chamaefytter, dvs. dvergbusker o.l. med overvintringsorganer over jordoverflaten, men lavere enn 30 cm og under snødekket. Mest vanlig på mager mark og i kalde strøk.

Hemikryptofytter, urter og gras med vinterknoppene i jordoverflaten.

Geofytter, er løk- og knollplanter o. l. med overvintringsorganer nede i jorda. Mest vanlig i tørre områder.

Therofytter, er ettårige planter som overvintrer som frø.

2.3 Norske skogplantesamfunn.

(Se "Plantесamfunn i skogen", KIELLAND-LUND 1962, s. 131-142.)

2.31 Klimakstreslag.

Barskogområdene på Østlandet og i Trøndelag er de vestligste utløpere av de sirkumpolare boreale barskoger. Se fig. 12.

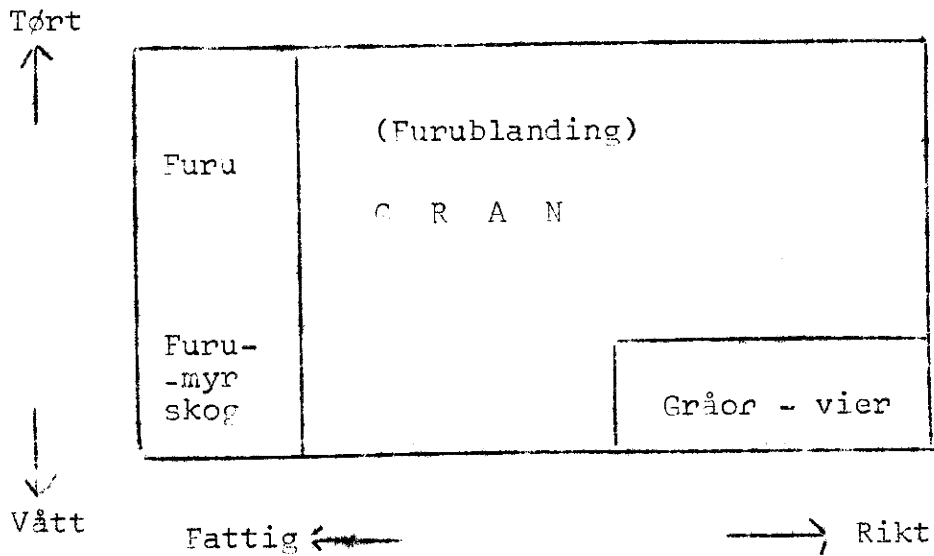


Fig. 12. Klimaks- og paraklimakstreslag i det østlandske barskog-område i forhold til fuktighet og næringsnivå.

Som klimakstreslag dominerer gran over et relativt stort område ved midlere (mesotrofe) forhold. I de rikeste bekkedaler overtar gråor og andre kravfulle lauvtrær. Som pionertreslag opptrer lavlandsbjørk på tørre marker, vanlig bjørk i mer fuktige typer, og gråor på rike og friske marker. Ospe kan opptre på alle slags marker etter særlig sterke inngrep.

Rene varmekjære lauvskogområder mangler hos oss, men i enkelte deler av ytre Vestfold er det ikke langt fra mellomeuropeiske forhold. Bøk er her et nesten like dominerende klimakstreslag som gran. Se fig. 13.

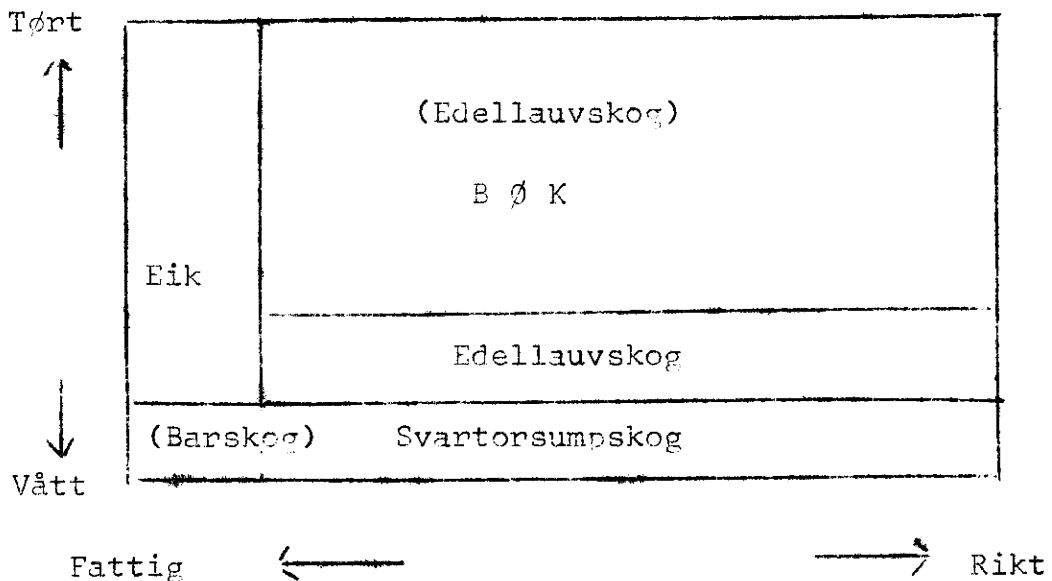


Fig. 13. Klimaks- og paraklimakstreslag i Mellom-Europas sommer-grønne lauvskog.

2.32 Plantesosiologisk oversikt.

Klasse	Forbund	Assosiasjoner
Vaccinio-Piceetea (boreal barskog)	Phyllocladoc-Vaccinien (boreale furuskoger og alpine lynghøier)	1) Barbilophozio-Pinetum (røsslyng- skinntrytte-furuskog) 2) Cladonio-Pinetum (lavfuruskog) 3) Vaccinio uliginosi-Pinetum (furu-myrskog) 4) Vaccinio-Pinetum (bærlyngbar- blandingskog) 5) Eu-Piceetum (blåbær-småbregne- granskog)
Alnetea glutinosae (sumpskogsamfunn)	Dicrano-Pinion (østlige f furuskoger)	6) Melico-Piceetum (lågurtgranskog) 7) Chamaemoro-Piceetum (gransump- skog)
Quercetea roburi-petraeae (nager eikeskog)	Vaccinio-Piceion (eurosibirisk granskog)	8) Betulo-Alnetum (myrbjørk-svartor- sumpskog) 9) Lycopo-Alnetum (klourtsvartor- sumpskog)
Quercetea roburi-petraeae (nager eikeskog)	Alnion glutinosae (svartorsumpskog)	10) Calamagrostio-Salicetum (gråor- isterviærkratt)
Quercetea roburi-petraeae (nager eikeskog)	Alno-Padion (frisk edellauvskog)	11) Populo-Quercetum (blåbærikekog) 12) Malico-Quercetum (lågurtteikeskog) 13) Deschampsio-Fagetum (smylebøkeskog) 14) Dentario-Fagetum (myskebøkeskog) 15) Ulmo-Tilietum (alm-liljeskog) 16) Alno-Praxinetum (gråor-askeskog) 17) Alno-Prunetum (gråor-heggeskog) 18) Equisetio-Fraxinetum (snelle- askeskog).

Tab.1. Det plantesosiologiske system for Østlandets skogplantesamfunn.

Av disse 18 assisoasjoner tilsvarer 1, 2, 4, 5 og 6 våre vanlige skogtyper på fastmark. Nr. 3, 7 og 10 er barskogområdets sumpskogar. De 10 gjenværende assosiasjoner (av 18) er lauvskog av relativt liten arealmessig betydning, bare nr. 17 (gråor-heggeskogen) finnes over hele landet. Bøkeskogene (nr. 13 og 14) er vanlige bare i Vestfold, eikeskogene (nr. 11 og 12) bare på Sørlandet. Myskebøkeskogen (nr. 14) og snelleaskeskogen (nr. 18) er ytterst sjeldne. De 4 resterende lauvskogsamfunn (nr. 8, 9, 15 og 16) opptrer langs Oslofjorden og sporadisk i innlandet.

2.33 Østlandets skogplantesamfunn.

2.33.1 Furuskogene. Paraklimaks på mager mark. Det viktigste økologiske skille mot granskogene ser ut til å være næringsmangel, uttrykt ved: lav pH, lav basemetnings%, lite nyttbart Ca og lav nitrogen% i det organiske materiale. Det finnes fuktige og tørre furuskoger - de xeromorfe bygningstrekk kan også induseres av nitrogenmangel.

Karakteristiske arter er furu (D=dominerende), røsslyng, vanlig krekling, fjellkrekling, filtsigdmose, stubbesigdmose, islandslav og reinlavarter (D).

Ass. 1. Røsslyng-skinstrytefuruskog. På grunnlendte marker eller grove sedimenter i humide, mest høytliggende skoger. Tykkere råhumus og dårligere foryngelsesforhold enn i andre furuskogsamfunn. Tresetningen er derfor ofte dårlig, med innblanding av fjellbjørk og kragg-gran.

Rikelig forekomst av skinstryte (på opplendt mark) og av fuktighetselskende moser og levermoser (gåsefotmose) er typisk for assosiasjonen.

Ass. 2. Lavfuruskog. Finnes på samme slags mark som foregående samfunn, men i tørrere eller varmere områder. Oftest gode foryngelsesforhold og pene bestand (furumoer). Glisne eldre bestand kan ha røsslyngdominans.

Karaktersistisk er de rene furubestand, den store lavrikdom og forekomst av arter som mjølbær, kjempesigdmose og nikkemose.

Ass. 3. Furumyrskog. Furuskog på fattig torvmark. Vokser gjerne langs kantene på store torvmyrer, innefor åpne torvmyrsamfunn (for næringsfattige for skogvekst!). Som regel sentvoksende furuskog med undersjikt av myrbjørk og med velutviklet lyng- og torvmose-sjikt. Typisk for samfunnet er blandingen av furuskog- og torvmyrarter, skinstryte (D), vanlig krekling, kvitlyng, molte m.fl. og torvmosearter.

Ass. 4. Bærlyngbarblandingskog. Er mest typisk utviklet i lavlandet østafjells på dype sandavleiringer. Både rene furu- og rene granbestand kan forekomme, men blandingskog med herskende furu er mest vanlig. Gode forhold for naturlig foryngelse.

En del av de lyselskende arter i de andre furuskogsamfunn som kreking og kvitruull trer tilbake her. Karakteristiske, men relativt sjeldne karakterarter er knerot, skogjamne og furuvintergrønn.

2.33.2 Granskogene. Danner de typiske klimaksskoger i den borale barskogsone, ved humid klima og gode jordbunnsforhold. Karakteristiske granskogarter er: gran (D), skogstjerne, linnea, nikkevintergrønn, stri kråkefot, blanksigdmose, fjærmose, muslingmose m.fl.

Ass. 5. Blåbær- og småbregnegranskogen. Er det vanligste skogsamfunn i Norge på morenemarken i alle høydelag. Som regel rene granskoger med dype kroner, og blåbær- og husmosedominans i eldre bestand. Foryngelsesforholdene kan være vanskelige på grunn av smyledominans på snauflatene.

Karakteristisk for dette samfunn er rikelig og dominerende forekomst av lyng og moser. Blåbærgranskogen kan være svært artsfattig, men kan skilles fra bærlyngbarblandingsskogen ved bl.a. skogstjerne, maiblom og hårfrytle. I småbregnegranskogen er fugletelg, hengeving og geittelg betegnende. Den rikeste undertype, storbregnegranskogen, kjennetegnes ved skogburkne, myskegras, skogstjerneblom, firblad, veikmose m.fl. Dette samfunn er bundet til friske sigvannspåvirkede dalsider og bekkestrøg.

Ass. 6. Lågurtgranskog. Er bundet til varmere og/eller mer kalkpåvirkete lokaliteter enn forrige samfunn. Mye av de rikere hagemarksskogene med gran, bjørk og osp hører hit. I bratte lier på morenemark kan snerprørkvein være meget dominerende.

En rekke karakteristiske arter skiller mot forrige samfunn, bl.a. fingerstarr, hengeaks, blåveis, skogfiol, jordbær, skogmarimjelle, skogsveve, teiebær og kransemose. De høystauderike utforminger (høystaudegranskog) har olavsstake og legevintergrønn som karakterarter og kjennetegnes ellers ved dominans av skogburkne, mjøddurt, lushatt, enghumleblom m.fl.

Ass. 7. Gransumpskog. Forekommer i våte forsengkninger og drag på torv, rikere enn furumyrskogen og fattigere (og tørrere) enn

gråor-istervierkrattet. Oftest uveksterlig granskog med dype kroner og bunnvegetasjon dominert av lyng, skogsnelle, bregner, bjørnemose og torvmoser.

Sin hovedforekomst i dette samfunn har vanlig bjørnemose, grantorvmose og småtveblad.

2.33.3 Sumpskogene. Svartor går inn i varmekrevende samfunn på våte og næringsrike sumpmarker. Den kan ellers opptre som pionertre i friske granskogtyper eller som enkelttrær langs bekker og dråg. Typisk for svartorsumpskogene er at de periodevis oversvømmes eller er meget våte. I barskogområdene erstattes svartoras samfunn med gråor-istervierkratt.

Typisk for sumpskogene er svartvier, istervier og spriketorvmose og dessuten forekomst av en rekke fuktighetselskende arter som soleihov, myrmaure, myrhatt, myrfiol, pjuskmose og kjempefagermose. I svartorsumpskogene kommer dessuten svartor (D), vanlig fredløs og brevier til.

Ass. 8. Myrbjørk - svartorsumpskog. Sumpskog av svartor og myrbjørk i forsenkninger og myrkanter med høytstående grunnvann og dyaktig torv. Svartora står ofte på vegetasjonsrike tuer av gamle stubbeskudd, med vått slam imellom tuene.

Karakteristisk for myrbjørk - svartorsumpskogen er langstarr. Skillearter mot andre skogsamfunn er bl.a. gulldusk, vassrørkvein og myrkongle.

Ass. 9. Klourt - svartorsumpskog. Et rikere og mer produktivt samfunn enn det foregående. Det opptre der næringsrikt grunnvann presses opp ved strandkanter og i bekkedaler, og en finner her pene rasktvoksende svartorbestand med frodig bunnvegetasjon. Ut på sommeren kan marka være ganske tørr, omsetningen av strøet er også bedre og det dannes ikke torv.

Skillearter er klourt, mjølkerot og slyngsøtvier.

Ass. 10. Gråor - istervierkratt. Finnes som et relativt sjeldent samfunn i våre østlige barskogområder på rike sumpmarker, langs myrer og bekker - ofte inneklemt av granskog og uten eget tresjikt. Overganger til granskog med granskogarter på tuene og gråor-istervierkrattets arter i forsenkningene er vanlige. I de rikeste utformingene finnes påfallende mange sjeldne nord-østlige plantearter.

I kulturpåvirkete utforminger er skogørkvein og slirestarr dominerende. Karakteristiske arter er ellers veikstarr, nubbestarr, skogsøtgras og noen fuktighetselskende moser.

2.33.4 Magre atlantiske eikeskoger. I det vestlige Mellom-Europa hvor gran mangler og bøk mest forekommer på bedre mark i bergtraktene, dominerte mager eikeskog før landnåmene. Ved beite og brenning ble skogene omdannet til lynchheier - og senere tilplantet med barskog. På Sørlandet finnes ennå områder med opprinnelig eikeskog. Eikeforekomstene på Østlandet og oppover Vestlandet derimot er som regel kulturbetinget (eikebakker).

Samfunnet har få karakteristiske arter: vintereik, vivendel og krattlodnegras.

Ass. 11. Blåbæreikeskog. Er det fattigste samfunn og svarer til blåbær- og småbregnegranskogen. Mot det neste samfunn er blåbæreikeskogen vesentlig negativt karakterisert, men har mer moser: Furumose, etasjemose, blanksigdmise m.fl.

Ass. 12. Lågurteikeskog, svarer til (erstatte) lågurtgranskogen. Mer grasrik enn forrige samfunn og skilles fra dette ved: Vanlig hengeaks og lundhengeaks, skogfiol, knollerteknapp, fingerstarr og flere grasarter.

2.33.5 Bøkeskogene. Klimatiske klimakssamfunn i det europeiske lauvskogområde. I Mellom-Europa er bøkeskogene artsrike og sterkt oppdelt, hos oss opptrer bare 2 floristisk relativt fattige assosiasjoner. Eneste "karakterart" er bøk.

Ass. 13. Smylebøkeskog. Er det vanligste bøkeskogsamfunn hos oss og erstatter lågurtgranskog på opplendt mark i Vestfold. De typiske

bøkebestand er åpne søylehaller uten underbestand, men med tepper av bøkeforyngelse i glisnere partier. I feltsjiktet er kvitveis mest dominerende sammen med fugletelg og gjøkesyre. Når kvitveisen visner blir det store åpne partier med brunt lauv.

Skillearter mot andre og rikere lauvskog er hårfrytle, maiblom, smyle og kystbjørnemose.

I grenseområdet mellom gran og bok begunstiges grana sterkt av beite i foryngelsesfasen. Nå som skogbeitet stort sett er opphørt brer bøkeforyngelsen seg mange steder inn i (subklimaks) granbestandene.

Ass. 14. Myskebøkeskog. Er bundet til kalk- og næringsrike ller. Her er søylehaller med fine stammer og store høyder typiske. Det er antagelig det skogsamfunn som produserer størst tørrvekt av trevirke hos oss.

Karakterarter er tannrot, myske, skogsvingel og fuglerede.

2.33.6 Thermofil edellauvskog. Den vokser i Europa der bok mangler av klimatiske eller edafiske årsaker, og er overalt floristisk rike samfunn med varmekrevende sjeldne arter. Hos oss har vi en assosiasjon.

Ass. 15. Alm-lindeskog. Forekommer i Syd-Norge på varme, kalk- og næringsrike lokaliteter. På lokalklimatisk gunstige steder finnes den også langt oppover dalførene og langs kysten. Voksestedene har da gjerne karakter av botaniske "oaser" med mange sjeldne treslag og plantearter. Ofte opptrer alm-lindeskogen som smale belter under bratte berg.

Flere edellauvtrær har her sitt viktigste vokseområde: Lind, alm, lønn, morell og også hassel. Karakteristiske arter ellers er trollbær, vårerteknapp, krattfiol, sanikkel, nesleklokke, skjellrot m. m.fl.

2.33.7 Frisk edellauvskog. Skoger med ask eller ørår på næringsrik og frisk mark i bekkedaler, langs større elver o.l. (Auewald). Et frodig busksjikt og et yppig høystaudesjikt er typisk.

Betegnende arter er gråor (D) og hegg, strutsvingel, springfrø, maigull, skogstjerneblom, krusfagermose m.fl.

Ass. 16. Gråor - askeskog. Det rikeste samfunn innen forbundet som kjennetegnes ved ytterst yppige og tettsjiktete bestand. Gråor-askeskogen er bundet til lune bekkedaler og karakteriseres ved et spesielt rikt flor av vårgeofytter, og et rikt småfuglliv. Utover sommeren blir feltsjiktet mer høystaudepreget.

Karakteristiske arter er vårkål, gullstjerne, nyresoleie og kjempe-svingel.

Ass. 17. Gråor - heggeskog. Er bundet til oversvømmelsesområder ved elver og større bekker med næringsrikt vann og variabel vannføring. De sjeldne vårgeofytter og varmekjære arter mangler, men gråor - heggeskogen har likevel et meget yppig preg med et friskgrønt og frodig feltsjikt. Dette samfunn går lengre oppover dalførene og mot nord (Finnmark) enn noe annet edellauvskogsamfunn.

Karakterarter for samfunnet er villrips, kanskje også gulveis og økeleie.

Pionerbestand av gråor er vanlig på mange marktyper, men den er da ikke så vital og overvokses av andre treslag.

Ass. 18. Snelle - askeskog. Dette er et meget sjeldent skogsamfunn på kildehorisonter med kalkrikt sigevann i nedbørrike områder. Typisk er tette, men svaktvoksende bestand av gråor, ask og ofte enkelte graner med et snelle- og bregnerikt feltsjikt og mye moser. Marka er alltid meget våt. Ingen andre skogsamfunn har slik dominans av snellearter: Skavgras, engsnelle, åkersnelle og skogsnelle.

Karakterarter er slakstarr, skogstarr, skavgras og tujamose.

2.33.8 Pioner- og subklimaksskoger. I våre nordiske skoger er skogsamfunn med en klimakslignende struktur helt dominerende. Inn-grepene ved foryngelseshogst virker i de fleste tilfelle ikke sterkere enn at klimakstreslaget reproduseres direkte. Skogbrukernes ønske om ensartede, lettstelte bestand gjør at innblanding av pionertrær ofte fjernes i en tidlig fase. Bare i barskogens grenseområder mot fjellet og i nord, på de beste marker i syd og mot kultur-

mark spiller pionértreslag større rolle. Helt spesielle er forholdene på Vestlandet hvor klimakstreslaget gran ennå bare så vidt har fått fotfeste.

De vanligste pionértreslag hos oss er bjørkeartene. Lavlandsbjørk forekommer mest i tørre områder og på tørre marktyper. Den forynger seg lettest i mineraljord. Myrbjørk er de våte markers pionertre, den spirer i Sphagnum-tepper, våt humus o.l. På kulturmark kan begge arter opptre sammen. Noe mer kravfull for å oppnå god vekst er osp. Den etableres mest på brannfelter, men den kan holde seg lenge (mest på lågurttypen) ved sine rotskudd. I eldre bestand av disse treslag kommer grana meget lett inn.

På snaumark som beites holdes bjørk og osp nede, mens gråor beites lite og kan danne pionerbestand. På barskogmark er veksten mye dårligere enn i gråor-heggeskogen der ora er (para-)klimakstreslag. I nedbørrike områder (Vestlandet) kan også svartor opptre som pionertre på tørrere marktyper.

Furu er meget vanlig som (et verdifullt) pionertre på granmark. Selektiv hogst o.l. begunstiger ren granskog, mens snauhogst, brenning m.m. fremmer furuforyngelsen.

Eikeskog ser ut til å ha en spesiell evne til å holde stand der den engang er etablert. Det er særlig sommereik som danner slik subklimaksskog (eikebakker) - langt utenfor Sørlandets eikeområde, oftest på lågurttypen. Den subalpine bjørkeskogen med fjellbjørk kan også kanskje betraktes som et subklimaks. Enkeltstående gran og furu har som regel mye bedre vekst og større høyder enn bjørka, men den lave sommervarme gjør at foryngelsen av klimakstreslagene går meget langsomt. Seterdrift med beite og selektiv hogst av bartrær har antagelig også påvirket (fremmet) det rene bjørkebelte.

2.34 Skogtypene.

(Se AALTONEN 1948, s. 38-51.)

Begrepet skogtype er preget av den finske skogbotaniker CAJANDER ("Ueber Waldtypen", 1909). Med skogtype menes egentlig en marktype

som i eldre, middels tette bestand har en bestemt vegetasjonsutforming. Botanikernes vegetasjonssamfunn og forstfolkernes skogtype vil vanligvis falle helt sammen, unntatt i noen tilfelle med spesiell snaufletevegetasjon som botanikerne regner som egne samfunn. Vegetasjonsforandringer som gir seg uttrykk i dominansforskjeller skiller derimot også i det plantesosiologiske system bare ut som faser av det opprinnelige samfunn.

Assosiasjon	Type etter Cajander	Landsskogtakseringens type nr.	
1. Røsslyng-skinstryte-furuskog	Ericaceae-Cladonia	ErCIT Røsslyngtype	6
2. Lavfuruskog	Cladonia	CIT Lavtype	7
4. Bærlyngfuru-skog	Vaccinium	VT Bærlyngtype	5
5. { Blåbærgranskog Småbregnegranskog	Myrtillus	MT Blåbærttype	4
	Dryopteris	DT Småbregnetype	3
6. { Storbregnegranskog Høgstaudegranskog	Filices	FT } Høgstaudentype	1
	Aconitum	AcT }	
Lågurttgranskog	Oxalis-Majanthemum	OMaT Lågurtttype	2

Landsskogtakseringens typer nr. 0, strødekke og nr. 9, smylemark er rene tilstandstyper. "Strødekke" vil oftest være ungskogfaser av lågurttypen. "Smylemark" er blåbærtypenes snaufletefase.

2.35 Skogtypenes utbredelse.

(Se "Skogtypene og klimaet", KIELLAND-LUND 1967).

Med stigende høyde over havet og økende humiditet går humusomsetningen tregere, og lavtypen, bærlyngtypen og lågurttypen erstattes av røsslyngtype og småbregnetype. Høydelagsutforminger av blåbærtypen skiller ofte ut som en "tjockmostyp" (Hylocomium-Myrtillus-type = HMT).

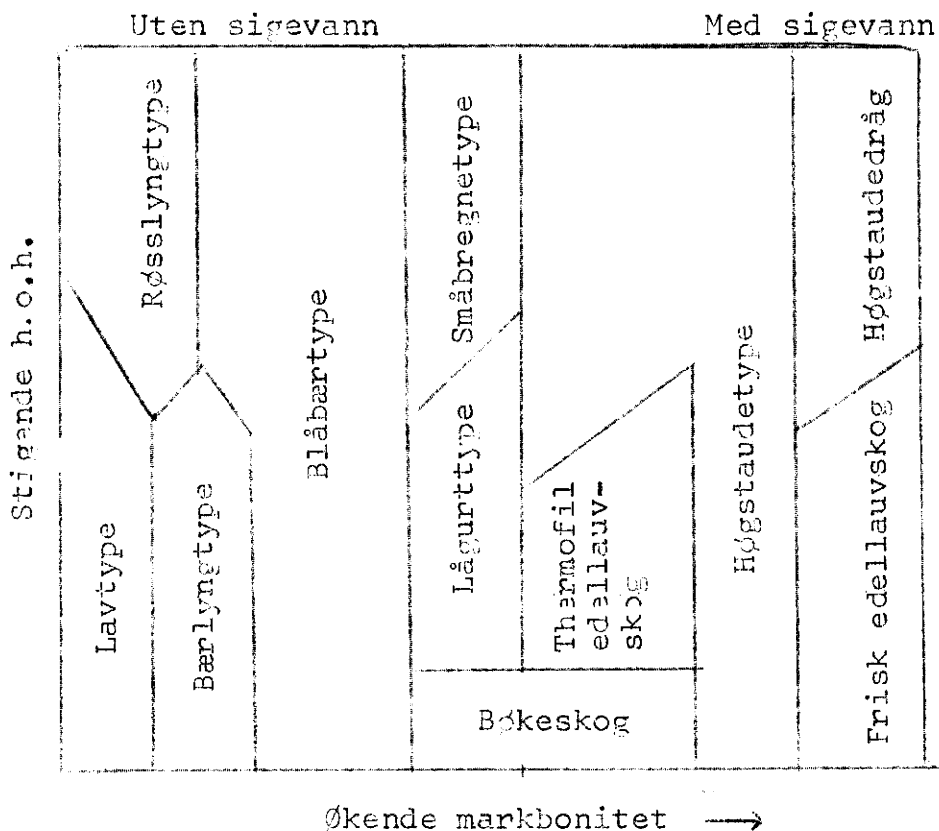


Fig. 14. Skogtypenes forandring med høyde over havet og markbonitet.

2.36 Skogtypene og markas produksjonsevne.

Mange undersøkelser viser at en rekke økologiske egenskaper endrer seg regelmessig med skogtypene. Se tab. 2.

	Nitrogen	Kalsium	Bakterier	pH
	kg/da	kg/da	mill./g	
	I de øverste 20 cm		I humuslaget	
CIT	154	68	3,0	4,2
VT	172	99	4,8	4,6
MT	242	125	5,3	4,8
OMaT	476	176	13,5	

Tab. 2. Skogtyper og jordbunnsforhold (Finland).

Norske undersøkelser har også gitt tilsvarende resultater. Særlig viktig er økningen i kalkinnholdet, pH og basemetning fra magre til rike typer og en parallell økning i humusens nitrogeninnhold.

Ut fra dette skulle en vente en viss sammenheng mellom skogtype og produksjonsevne. Særlig i Finland ble dette tidlig kjent og nyttet i praktisk skogbruk. Se fig. 15.

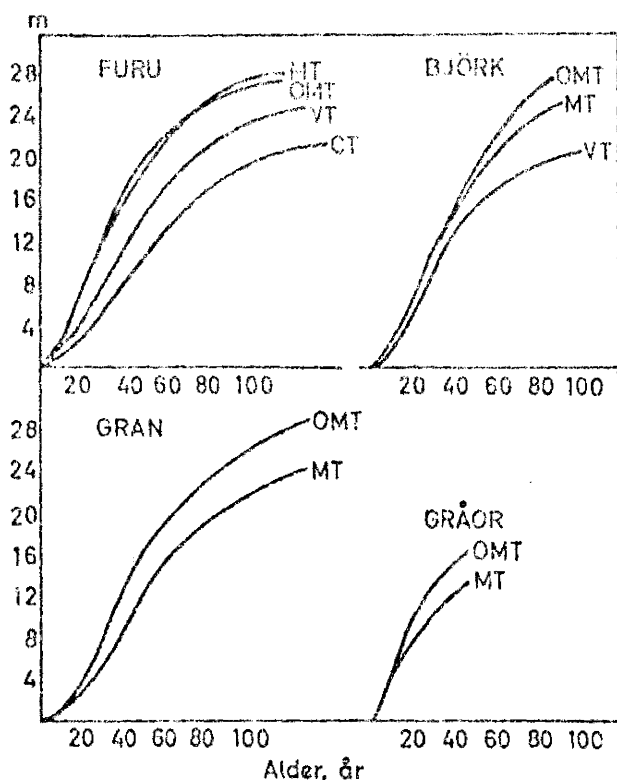


Fig. 15. Høydeutvikling for forskjellige treslag og skogtyper i Syd-Finland (ILVESSALO 1937)

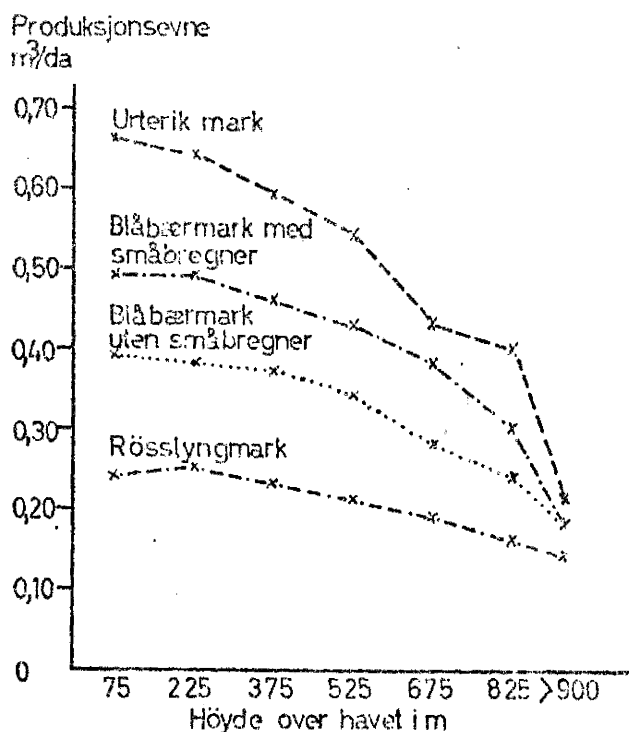


Fig. 16. Produksjonsevne innen vegetasjonstypene ved forskjellig høyde over havet i Telemark.

Med stigende høyde over havet synker skogtypenes produksjonsevne, først relativt langsomt (proporsjonalt med vegetasjonstidens lengde?). Mot skoggrensa er nedgangen i produksjonsevne mer markert, og forskjellen mellom typene avtar. Se fig. 16,

Også norske undersøkelser gir en viss sammenheng mellom skogtype og bonitet. Jo mer ensartet de undersøkte områder er, desto bedre overensstemmelser. Se tab. 3.

	Romedal 250-300 m o.h.	Akershus	Telemark m o.h.	
			300	700-900
Høgstaudetype	G1	1	2	3
Lågurtttype	G 1-2	1-2	-	-
Småbregnetype	G2	2-3	2-3	3-4
Blåbærttype	G3	3	3	4
Bærlyngtype	G4 F3	3-4	-	-
Røsslyngtype	-	4	-	5
Lavtype	F4	4	4	-

Tab. 3. Skogtypenes bonitetsforhold etter undersøkelser i Romedal (KIELLAND-LUND 1964) og Landsskogtakseringen for Akershus og Telemark. Bonitet 1-5 etter Landsskogtakseringen. G = gran. F = furu.

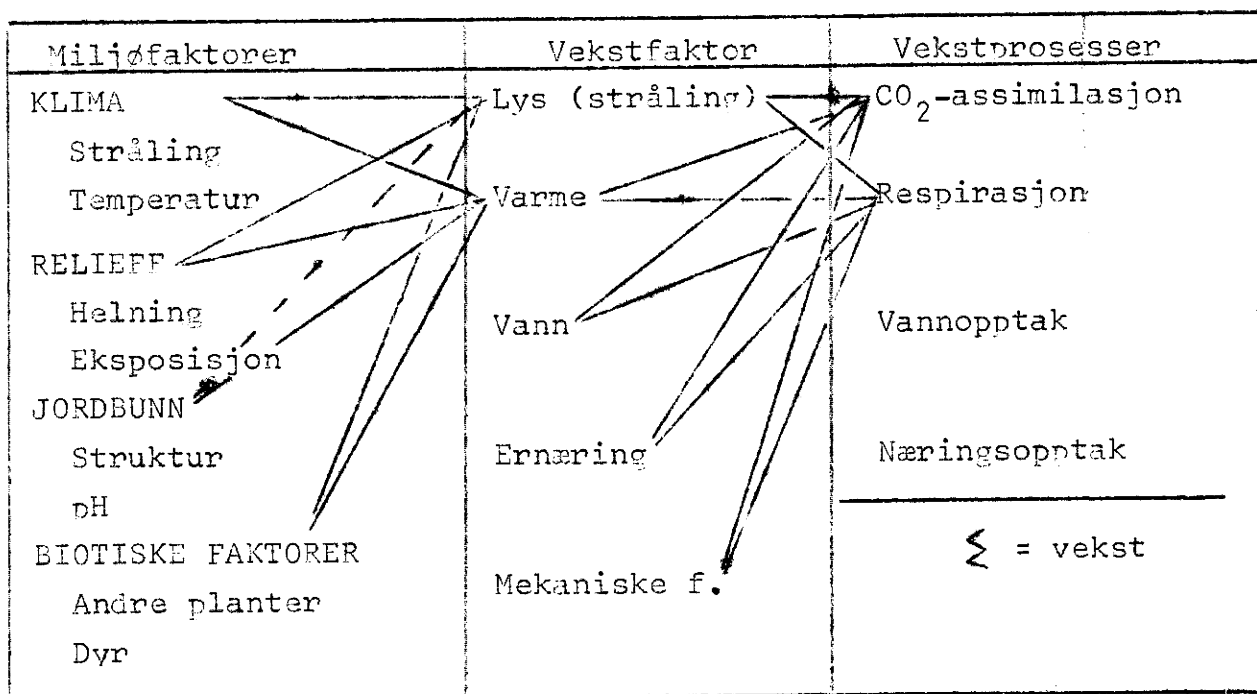
3. SKOGØKOLOGI.

3.1 Fundamentale prosesser.

(Se "Gehölzphysiologie", LYR et al. 1967, "Physiology of trees", KRAMER & KOZLOWSKI 1960 eller "Standortslehre", WALTER 1960.)

3.11 Miljøfaktorer - vekstfaktorer - vekstprosesser - vekst.

Ute i naturen vil det være et nesten ubegrenset antall kombinasjoner av miljøfaktorer, klimatiske, edafiske, biologiske m.fl. som virker på vegetasjonen. Disse kombinasjoner avgjør plantenes tilgang på lys, vann og andre vekstfaktorer. Dette bestemmer så de enkelte planteorganers vekstprosesser, CO₂-assimilasjon, respirasjon m.m. Nettoutbyttet av disse prosesser er plantenes vekst (eller stofftap). Dette er avgjørende for individenes evne til å konkurrere - og for vegetasjonssamfunnenes evne til å "produsere"



I dette avsnitt (3.1) gjennomgås vekstprosessene, i de følgende avsnitt de enkelte vekstfaktorer.

3.12 Solstråling og CO₂-assimilasjon.

Uten solstråling ville jorden være en død og stille klode. Energitilførselen fra sola setter igang alle prosesser som lager vær og klima, og er i praksis den eneste kilde for dannelse av klimasoner og årstidsvariasjoner.

De fleste steder på jorda er det en vekstsesong som er begrenset av temperaturforhold eller tørke. For områder med sommer ser det ut til at netto solstråling pr. tidsenhet er nokså avhengig av breddegrad. Den mer intensive stråling ved ekvator kompenseres av lengre dager på våre breddegrader. Tilført energi gjennom året blir da tilnærmet proporsjonal med veksttidens lengde. Gjennomsnittlig skydekke spiller stor rolle for hvor mye stråling som når jordoverflaten. Se fig. 17.

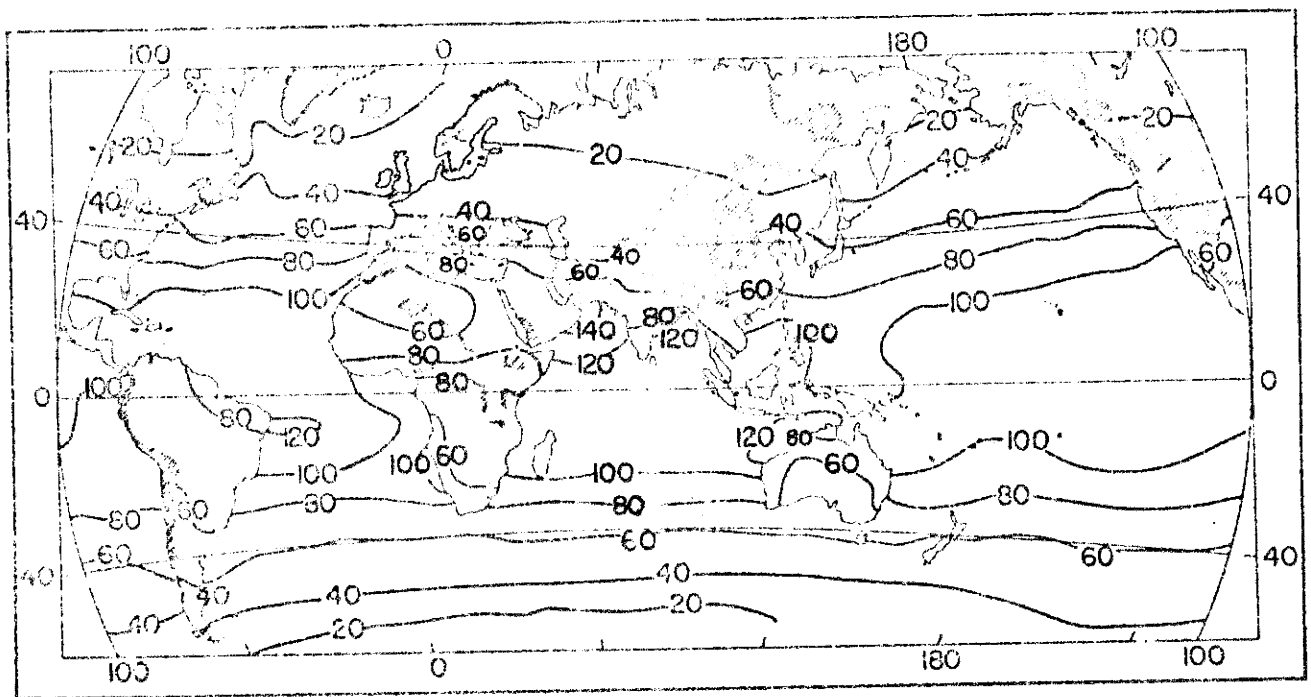


Fig. 17. Årlig nettostråling ved jordoverflaten i kcal pr. cm² (GATES 1962).

Ved overflaten reflekteres stråling avhengig av overflatens farge, struktur m.m. Den prosentvise andel som reflekteres kalles albedo og er særlig stor for lyse dekker, for snø f.eks. ca. 80 %. For et vekstdekke er albedo vanligvis fra 20-40%, for havområder ca. 10 %. Havene får derfor stor energitilførsel (og energi-omsetning).

Ved fri vanntilgang fordampes i naturen i gjennomsnitt ca. 130 g vann for hvert gram sukker som produseres (bruttoproduksjon). Dette krever en energimengde på $130 \times 0,58 = 75$ kcal.(pr.g) Vannfor

bruket varierer ellers mye med de ytre forhold (ned til 90 g/g ved gode forhold). Ved høy luftfuktighet og lave temperaturer (om morgenen) brukes relativt lite vann. Ved sterk vind eller dårlig ernæringsforhold kan vannforbruket bli mye større. Av den stråling som faller på et aktivt vekstdekke brukes omkring halvparten til oppvarming og refleksjon (albedo). Av resten, dvs. den energi som plantene absorberer, brukes det aller meste til transpirasjon. Se fig. 18. Plantenes livsprosesser må foregå i en fuktighetsmettet atmosfære, så når spalteåningene står åpne mistes det og fordampes stadig vann. Vannstrømmene som settes igang er også nødvendige for tilførsel av salter m.m. Ved transpirasjonen holdes også temperaturen i plantene lavere.

De faktorer som virker inn på CO₂-assimilasjonen er lysintensitet, temperatur, ernæringstilstand og karbondioksydinnhold. Se fig. 19. Hvis ikke det sukker som dannes kan forarbeides videre (på grunn av næringsmangel, lave temperaturer m.m.) hemmes også assimilasjonen. For hvert gram sukker som assimileres bindes ca. 3,74 kcal. For de stoffer som dannes videre er kaloriverdiene til dels høyere, slik at den gjennomsnittlige brennverdi av plantemateriale ligger omkring 4 kcal pr. g.

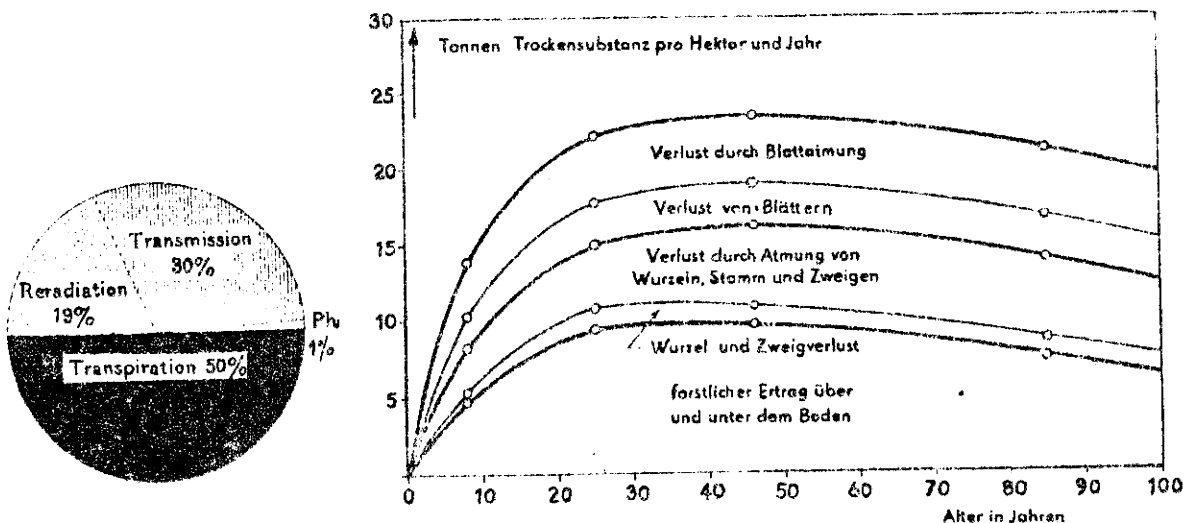


Fig. 18. Solstrålingens anvendelse ved overflaten av et aktivt vekstdekke (STEWART 1964). Ph=photosynthesis.

Fig. 19. Stoffproduksjon for bok avhengig av bestandsalder (MØLLER et al. 1954).

3.13 Respirasjon.

Ved respirasjonen (åndingen) frigjøres kjemisk bundet energi som ved forskjellige mekanismer kan utføre "arbeid" i plantene. Om-danning av sukker og all vekst er avhengig av energitilførsel (ADP-ATP-systemet), altså av respirasjonen. Mer enn andre prosesser ser det ut til at respirasjonen er temperaturavhengig. Ved lave temperaturer (f.eks. i fjellet) blir plantene sittende med et overskudd av sukker som de ikke klarer å bearbeide videre.

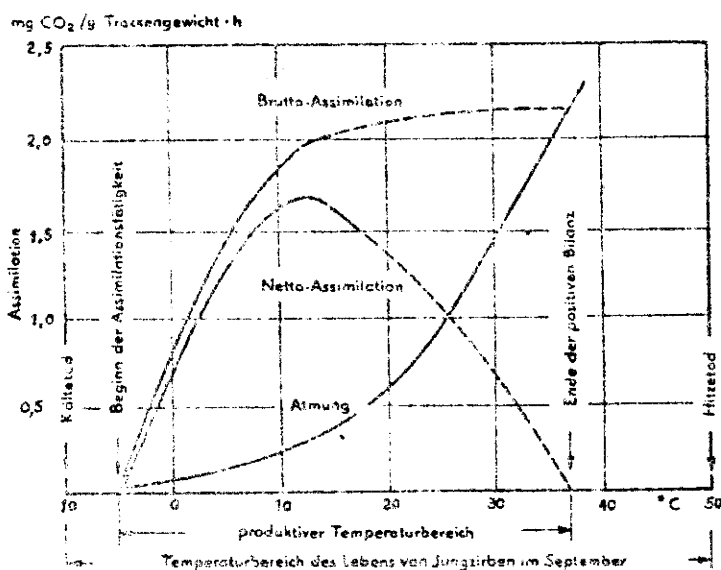


Fig. 20. Assimilasjon og respirasjon hos cembrafir i forhold til nåletemperatur (TRANQUILLINI 1957).

Bruttoassimilasjonen minus respirasjon gir nettoassimilasjon (nettoproduksjon av organisk stoff). Se fig. 20. De forskjellige breddegraders planter er vanligvis godt tilpasset de vanlige temperaturer. Men i svært varme perioder kan nettoproduksjonen synke på grunn av "respirasjonstap". I perioder med lav temperatur kan produksjonen stoppe opp på grunn av sukkeroverskuddet i cellene.

Respirasjonstapet avhenger også av forholdet assimilerende/ikke assimilerende vev. Når stammemassen øker relativt, stiger også respirasjonstapet, likeså ved synkende topp/rot-forhold. Respirasjonstapet i skog i Mellom-Europa skal variere fra 25 til 60 %, i gjennomsnitt ca. 50 %.

3.14 Stråling og potensiell produksjon.

Den del av strålingen som et vekstdekke kan overføre til kjemisk energi er vanligvis bare omkring 1 %. Under optimale forhold er det registrert ca. 4 % utnyttelse (vekshus, skogsamfunn ved løbende tilveksts kulminasjon o.l.).

Ved tilstrekkelig næringstilførsel og vanntilgang og rimelig temperatur er den potensielle produksjon direkte avhengig av innstrålt energi. Hvis innstrålt energi er 20 kcal/cm² og år (gjennomsnitt for 60°N) og ca. 4 % av dette utnyttes blir den potensielle nettoproduksjon av organisk masse:

$$\text{Potensiell nettoproduksjon} = \frac{20 \cdot 4}{100 \cdot 3,75} \text{ g/cm}^2 \quad) : \underline{\text{ca. 2 tonn/da og år}}$$

Se også fig. 21

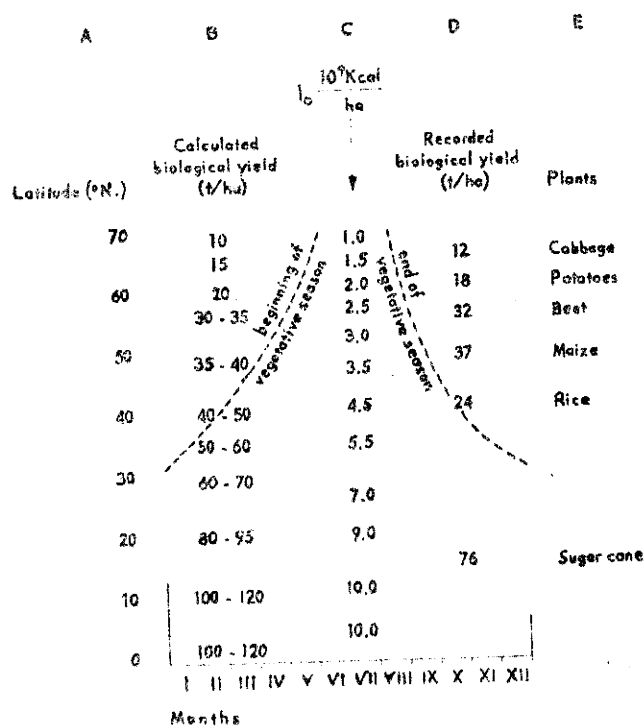


Fig. 21. Teoretisk produksjon (B), nettostråling (C), målt produksjon (D) for forskjellige kulturer (E) og breddegrader (A). (NICIPOROVIC 1968).

Russiske forskere har beregnet potensiell produksjon og kommet til

omtrent samme resultat ved å anta at fordampning av vann (130 g vann for 1 g produsert sukker) var den begrensende faktor. Den vannmengde som på et sted kan fordampes kalles potensiell evapotranspirasjon. Ved tilførsel av 20 kcal/cm² og år blir:

$$\text{Potensiell evapotranspirasjon} = \frac{20}{0,58} = 345 \text{ tonn H}_2\text{O/da og år}$$

): 345 mm nedbørshøyde.

Dette skulle da tilsvare en bruttoproduksjon av organisk masse på:

$$\frac{345}{130} = 2,65 \text{ tonn/da}$$

For å få nettoproduksjonen av organisk masse må respirasjonen trekkes fra. For tenkt maksimal vekst benyttes gunstigste respirasjonstap (for skog) på 25 % og vi får:

$$\text{Potensiell nettoproduksjon} = 2,65 - 2,65 \frac{25}{100} = 2 \text{ tonn/da og år}$$

Altså det samme som ved den mer direkte beregningsmåte. For å komme fram til nyttbar produksjon må i begge tilfelle også bladfall, bark, rot m.m. trekkes fra.

Formasjon	Energiutnyttelse %
Tundra	0,04 - 0,1
Temperert sone:	
Gjennomsnitt	~1
Furuskog	2,5
Eikeskog	0,3
Prærie	0,1
Sukkerbete	5
Åkerkulturer, Holland	1-2
Tropisk sone:	
Gjennomsnitt	2
Regnskog	4

Tab. 4. Energiutnyttelse i forskjellige vegetasjonsformasjoner (sammenstilt av KLOTZLI 1969).

De gjennomsnittlige verdier for nettoproduksjon av organisk stoff ligger vanligvis langt under de optimale anslag. Noen eksempler på utnyttelse av solenergien er vist i tab. 4.

CO₂-innholdet i atmosfæren er langt under de optimale verdier. Den økning av CO₂-innholdet på ca. 10% som er registrert de siste 30 år skulle tilsi en tilsvarende produksjonsøkning. I veksthuskulturer av granplanter er det konstatert en 2 til 3 dobling av produksjonen ved kunstig CO₂-tilførsel (SIRÉN 1962b. Med optimal CO₂-tilførsel ser en 10% utnyttelse av solenergien ikke usannsynlig ut.

3.2 Lyset.

3.21 Lys som produksjonsfaktor

Lysstrålingen er energikilden for plantenes produksjon av organisk stoff, og derved avgjørende for individenes evne til å konkurrere og til å overleve. Lyset er i realiteten et uttrykk for strålingsintensiteten eller energitilførselen i bølgelengdeintervallet 4000-7000 Å. De forskjellige plantedekkers ulike evne til å nytte lyset avhenger av bladareal, nettoassimilasjon/bladareal og eventuelt hemmende faktorer (næringsmangel, tørke m.m.).

Bladareal (leaf area index, Blattflächenindex) varierer med treslag, bevoksningens alder og marktype. Trær med flerårige nåler eller blad har større bladareal pr. flateenhet enn de sesonggrønne. Klimakstreslagene har større bladareal enn pionertrær. Se tab. 5.

				Bladareal
Tropisk regnskog				10
Subtropisk regnskog				8
Sommergrønn lauvskog:				
Bøk				6-9
Eikeskog				6
Gjennomsnitt for:				
Gran	5-14	Bøk	8	
Furu	3	Eik	3-4	
Edelgran	8	Bjørk	2-3	

Tab. 5. Relativt bladareal for de viktigste skogformasjoner og treslag (sammenstilt av KLÖTZLI 1969).

Bladarealet endrer seg sterkt med alderen, det stiger jevnt til å begynne med, kulminerer og synker langsomt. Se fig. 22. Blad-

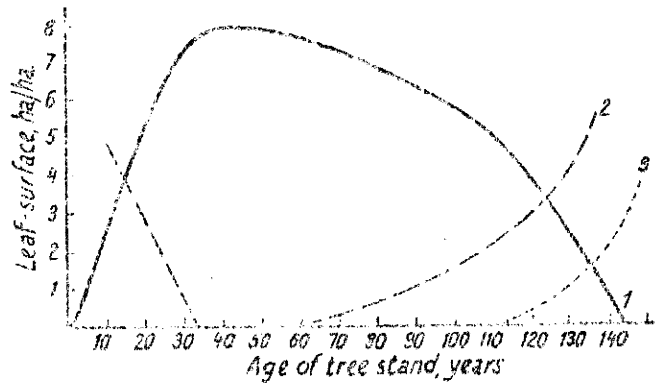


Fig. 22. Bladarealets forandring med bestandsalder. 1 - tresjikt, 2 - feltsjikt og 3 - bunnsjikt (SUKACHEV & DYLIŠ 1964).

arealet er også sterkt avhengig av marktypen. På rik mark bestemmes bladutviklingen av lystilgangen, og de nederste blad i kronene mottar da akkurat så mye lys at de får positiv nettoassimilasjon. På tørre eller magre marker kan vannmangel eller næringsmangel være begrensende. Ved næringsmangel arbeider også bladene mindre effektivt, slik at de trenger mer lys for å få balanse. Se også fig. 23. Assimilasjonsutbyttet pr. arealenhet bladareal

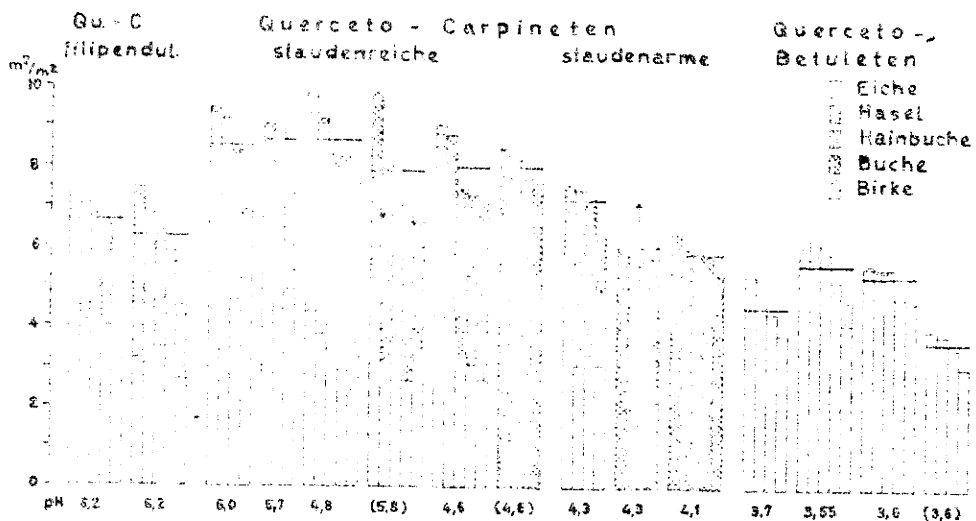


Fig. 23. Bladareal i forskjellige mellomeuropeiske lauvskogsamfunn i forhold til pH (ELLENBERG 1963).

varierer mellom treslagene. Bartrærnes flerårige nåler behøver spesielle beskyttelsesvev, og har et relativt lavt assimilasjonsutbytte. Lys- og skyggetrær har nokså lik bruttoassimilasjon, men lystrærne har betydelig høyere respirasjon og tilsvarende lavere nettoutbytte. Se tab. 6.

mg CO ₂ /time	Bjørk	Bøk	Eik	Gran	Furu
Bruttoassimilasjon	3,9	3,7	2,5	0,9	0,9
Ånding	2,0	1,0	1,6	0,5	0,8
Nettoassimilasjon	1,9	2,7	0,9	0,4	0,1

Tab. 6. Assimilasjon og respirasjon pr. 1 g friskvekt (mg CO₂/time) for noen vanlige treslag (WALTER 1960).

Dårlig ernærte planter har også et lavere nettoutbytte i forhold til bladarealet. Se tab. 7.

Ung askeskog	1.bon.	2.bon.	3.bon.
Tilvekst kg/da og år	635	333	80
Bladareal m ² /m ²	2,8	1,7	0,9
Nettoass. g/m ² bladareal	230	195	90

Tab. 7. Noen tilvekstdata for ung askeskog av forskjellig bonitet (fra WALTER 1960).

I kronesjiktet ligger nettoproduksjonens tyngdepunkt noe høyere enn bladmassens tyngdepunkt. Transpirasjonen er forskjøvet enda noe høyere. Se fig. 24.

Hos bartrærne har nåler av ulik alder noe forskjellig evne til å assimilere. Med stigende alder synker bruttoassimilasjon, men samtidig avtar også respirasjonen. Eldre nåler får derfor mer skyggebladkarakter. Se fig. 25.

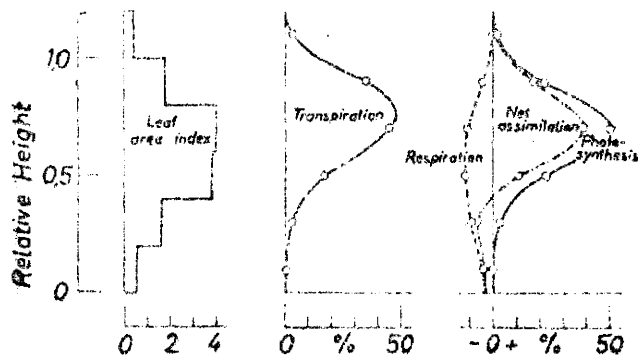


Fig. 24. Vertikalfordelingen av assimilasjon, respirasjon og transpirasjon (BAUMGARTNER 1968).

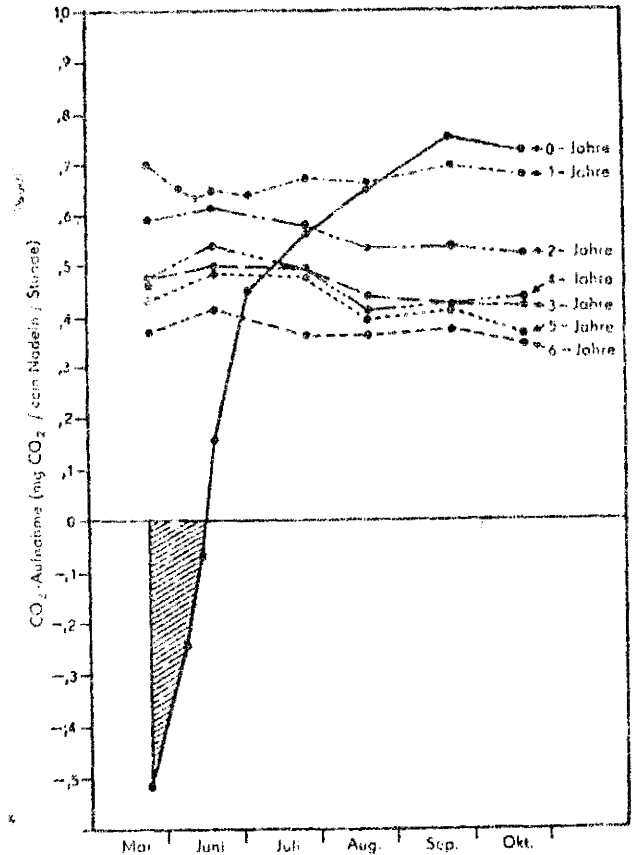


Fig. 25. Bruttoassimilasjon hos nåler av forskjellig alder (balsamgran) gjennom sommeren (fra LYR et al. 1967).

3.22 Lyset som vekstregulator

Ved flytting av planter og trær mot nord eller syd spiller daglengden (fotoperioden) en stor rolle for blomsterdannelse og for vekst. Dette spiller stor rolle for veksthusdyrking, men for provenienser som vokser tilfredsstillende på friland er dette neppe av betydning.

Når det gjelder daglengdens virkning på veksten kan det skilles mellom to hovedtyper: Hos Quercus-typen er anleggene for lengdevækst ferdigdannet i knoppene året før. I løpet av en forholdsvis kort periode strekkes skuddene og lengdevæksten avsluttes. Hit hører:

Quercus
Fagus (?)
og bartrærne: Picea
Pinus
og Pseudotsuga

Ved langdag og gode vekstforhold kan en få en ekstra (proleptisk) vekstperiode (St.Hans-skudd). Se fig. 26.

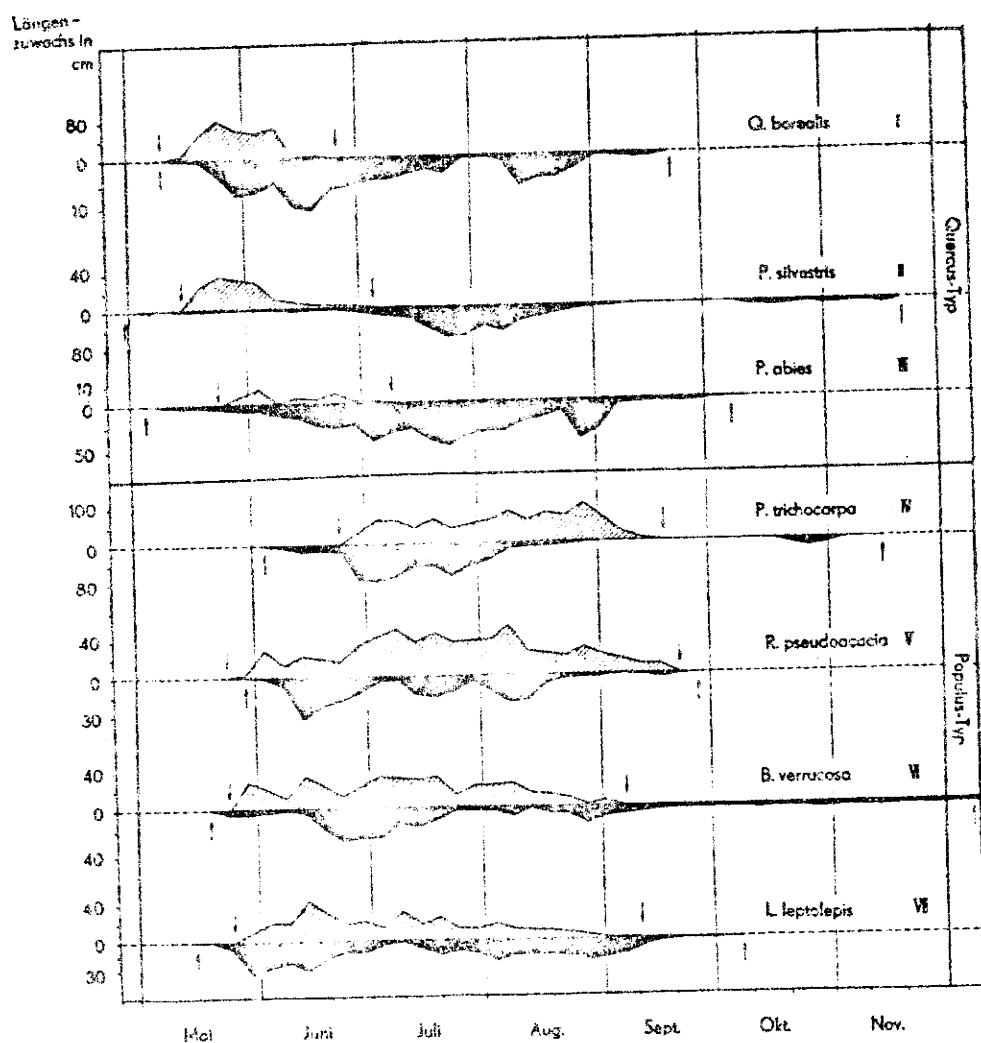


Fig. 26. Rot- og toppvekst i vekstsesongen (LYR et al. 1967).
Pilene viser start og avslutning for vekst.

Hos Populus-typen fortsetter lengdeveksten kontinuerlig utover sommeren og avsluttes når daglengden blir for kort. Hit hører:

Populus
Alnus
Betula
Robinia
Ulmus
og bartrærne : Larix
og Tsuga

Trær av Populustypen kan reagere svært sterkt på flytting nord-syd. Bjørk og osp fra Nord-Norge og Nord-Sverige danner således bare "rosettplanter" når de flyttes til våre breddegrader. Ved tilleggsbelysning (for planter fra Finnmark kontinuerlig lys) får de normal lengdevekst. Ved flytting nordover vil trær av denne type fortsette å vokse for lenge utover høsten. Beskygning en del av døgnet vil fremskynde vekstavslutning og knoppdannelse.

Hos noen trær styres lengdeveksten av andre faktorer: Hos Juniperus og Thuja er veksten antagelig regulert av varmekorholdene og hos Syringa og en del sydlige lauvtreslekter er vekstavslutningen bestemt av indre (endogene) krefter ("innebygget kalender").

Fototropisme (heliotropisme) er evnen til å vokse mot lyset. Sidegrener, blad og nåler vokser derimot plagi-fototropisk, dvs. at de vokser ut i vinkel til lyset slik at dette utnyttes best mulig (flate skuddsystemer hos f.eks. bøk, eller utpreget kamformet nålestilling hos vanlig edelgran i skygge). Evnen til fototropisk vekst er vanligvis sterkest hos pionerarter og ungplanter. For furu er det vist at forskjellige provenienser reagerer ulikt og at det er en tendens til avtagende fototropisk reaksjon for nordlige herkomster og fjellprovenienser (seleksjonseffekt p.g.a. økende snøbrekkfare).

Lyset virker også gunstig på spiring av en del trearter (f.eks. furu), men ikke noe av det vanlige skogsfrø er helt avhengig av lys for å spire. Stratifisert frø reagerer mindre på lys enn ustratifisert.

3.23 Lyskrav.

En plantes lyskrav beror på nettoassimilasjon i forhold til lysmengde. Nettoassimilasjonen er sterkt avhengig av respirasjonens størrelse. Skyggeplanter har lav respirasjon og kan altså klare

seg under vanskelige forhold. På den annen side gir ikke den lave respirasjon disse planter de samme muligheter som lysplantene til rask vekst og utvikling under spesielt gode forhold. Se fig. 27 og 28.

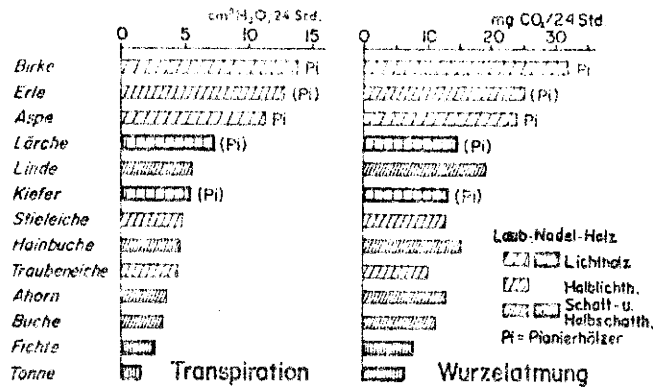


Fig. 27. Transpirasjon og ånding for 20 cm høye ungplanter fra mai til september. 20°C og 50% vanninnhold i pottene (fra ELLENBERG 1963).

Mellom individer av forskjellig utviklingsnivå (f.eks. foryngelse) - eller forskjellige grupper av planter er det stor forskjell på

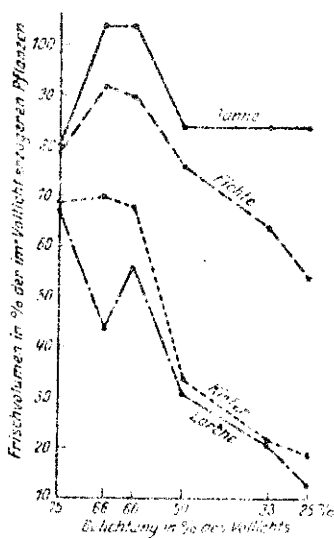


Fig. 28. Stoffproduksjon hos ettårige ungplanter ved forskjellig lysstyrke (fra ELLENBERG 1963).

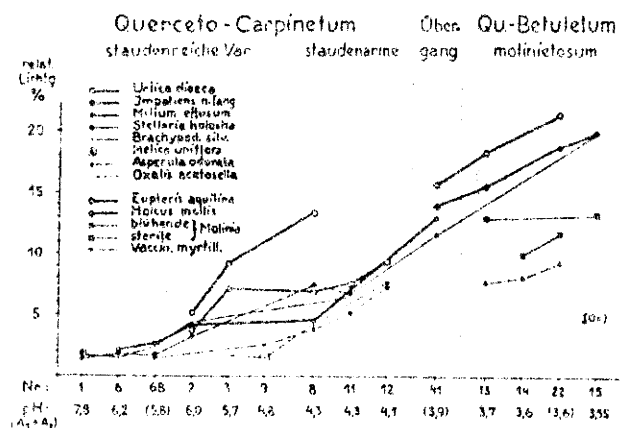


Fig. 29. Noen skogplanters lyskrav i forhold til pH (fra ELLENBERG 1963).

forholdet mellom assimilierende og ikke assimilierende, men levende deler. Bunnvegetasjonen i skog klarer seg med mindre lys enn trærne ved at en relativt stor del av plantene er assimilierende. Dette kan forklare hvorfor småplanter i visse tilfelle har mindre lyskrav enn trær av samme art. Mellom forskjellige grupper av bunnvegetasjon forandres dette forhold og lyskravet i denne rekkefølge: Dvergbusker, urter, karsporeplanter, moser og encellede alger. Hos enkelte moser og hos algene har alle celler klorofyll (grotteplanter).

Når planter på dårlig mark har større lyskrav (se fig. 29) kan dette skyldes en mindre effektiv assimilasjon på grunn av næringsmangel, eller også at plantene må bruke en større andel av sitt overskudd til rotvekst. Foryngelse av lystreslag i bestand med lite assimilasjonsoverskudd får med økende skygge relativt mindre til overs for rotvekst - og blir meget tørkeutsatt. Se tab. 8.

Lys - %	100%	68%	35%	12%	1%
Rot/topp - furu	100%	98%	87%	60%	død
" - gran	100%	100%	118%	75%	58%

Tab. 8. Forandring i rot/topp-forholdet ved forskjellig belysning i % av friland (fra LYR et al. 1967).

Det er også en vanlig antagelse at plantenes og trærnes lyskrav øker mot nord. Det foreligger ikke invendingsfri undersøkelser over dette, bl.a. må det tas hensyn til markboniteten. Belysningens forskjellige fordeling gjennom døgnet spiller også inn.

I tab. 9 er våre vanligste treslag delt i 3 grupper m.h.t. lyskrav på grunnlag av forskjellige kriterier.

Treslag		Eldre trær	Foryngelse	Pottkultur
Lystreslag	Lavlandsbjørk	11 - 14	-	12 - 15
	Lerk	20	10 - 14	10 - 12
	Furu	9 - 11	7 - 10	12
Halvskygge- treslag	Svartor	-	-	7 - 9
	Cembrafuru	5	-	-
	Sommereik	4	2	-
	Gran	3 - 4	2 - 3	3 - 4
Skygge- treslag	Ask	-	1	2 - 3
	Agnbøk	2	-	-
	Bøk	1 - 2	1	-
	Lind	-	-	1

Tab. 9. Lyskrav hos forskjellige treslag målt i % av lysmengde på friland for "Eldre trær" og "Foryngelse", og ved tilvekstundersøkelser på ungplanter for "Pottkultur" (fra LYR et al. 1967).

3.3. Varme

(Se "Öko-physiologische Untersuchungen der Nadelbäume", WALTER 1968, s. 469-491).

3.31. Varmen som vekstfaktor.

En regner vanligvis med at planteartenes (ev. også økotypenes) nettoassimilasjonsoptimum er tilpasset stedets klima. Se avsnitt 3.13. I arktiske områder og ved våre vanlige treslags nordgrenser er det likevel sannsynlig at respirasjonen, på grunn av underoptimale varmekforhold, er direkte begrensende for veksten. MORK (1941) og MORK & DAHL (1959) har vist at i fjellskogen er granas toppskuddstrekning sterkt korrelert med temperatur og respirasjonsekvivalenter. Her er altså temperaturen den avgjørende faktor for vekst (høydevekst og diametervekst). I lavlandet er antagelig strålingsforholdene vel så viktige. Når temperaturen likevel kan gi gode korrelasjoner skyldes dette kanskje samvariasjonen mellom stråling og temperatur. En undersøkelse av veksten på ikke grunnvannspåvirket mark viste at på Hirkjølen var sommertemperaturen avgjørende for vekstresultatet, mens nedbøren var viktigst på Ås (hovedoppgave NLH). Se også tab. 10.

Måned	Høydevekst		Diametervekst	
	Gran	Furu	Gran	Furu
5-6 forrige år	0,08	0,41	0,05	0,22
6-7 " "	0,15	0,70	-0,13	0,24
7-8 " "	0,26	0,69	-0,58	0,08
8-9 " "	0,51	0,43	-0,47	-0,02
5-6 samme år	-0,02	0,29	0,55	0,21
6-7 " "	0,04	0,00	0,30	0,36
7-8 " "	-0,05	-0,10	0,19	0,10

Tab. 10. Korrelasjon mellom temperatur og vekst etter en eldre svensk undersøkelse.

Høydeveksten hos gran og furu viser tydelig sammenheng med foregående sommers vekstvilkår - (vekstanleggene lages ferdig året før). Årets sommer har betydning for strekningen av skuddene, en dårlig sommer gir små nåler og korte internodier, en god sommer gir bedre strekning.

Diametertilveksten starter senere og varer lengre enn høydeveksten og er mer korrelert med sommerens vekstvilkår. På grunn av de få nåleårganger hos furu (3 mot 7-8 hos gran) vil veksten hos furu vise større samvariasjon med foregående år enn hos gran. Det forhold at årets nåler hos furu utvikles senere enn hos gran (på grunn av den proleptiske dannelse) gjør at forsommerværet betyr mindre.

3.32 Temperatur og frøsetning

Blomstringsinduksjon er en komplisert prosess hvor både indre (alder, utvikling, hormonforhold osv.) og ytre forhold (strålingsforhold, temperatur, tørke m.m.) spiller inn. Hvis de indre forhold er gunstige kan blomstringsanlegget ofte forklares ved Kleb's regel (C/N-forholdet). Se fig. 30.

C/N-forholdet kan økes ved at C blir stor eller N blir liten. Høyt "C"-innhold (karbonhydrat-) dannes f.eks. ved gunstige strålingsforhold eller ved gjødsling av dårlig ernærte planter. "N" (og mineralnæringen) minskes ved f.eks. strangulering, rotbeskjæring og tørke. (Tørke fremmer blomstring hos bøk i Danmark.)

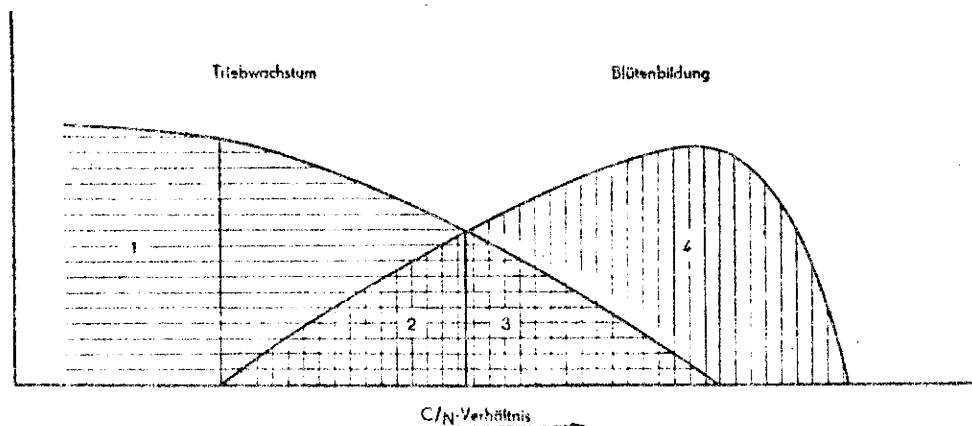


Fig. 30. C/N-forhold (karbonhydratoverskudd) og vegetativ og generativ vekst. Ved 1) ren vegetativ vekst, ved 2) og 3) både vegetativ vekst og blomstringsinduksjon, og ved 4) overveiende blomstringsansettelse (LYR et al. 1967).

Når blomstring og blomsterdannelse avtar mot nord og i fjellskogen skyldes dette også den dårlige vekst i det hele tatt. Grana har her f.eks. mindre evne til å danne nye endeskudd i den øvre del av krona. Det er også trolig at temperaturen (og respirasjonen) her er direkte begrensende for blomsteranlegg dannelsen. I høytliggende og nordlige områder er det derfor sammenheng mellom sommertemperaturen og tilgangen på kongler ett (gran) eller to år (furu) etterpå. Det ser ut som de høye temperaturer bør virke under en viss utviklingsfase. Denne kan være så tidlig som 1. juni eller hvis forsommeren er kald så sen som ved overgangen juli/august (TIREN 1935).

For frømodningen er det viktig med gode vekstforhold både med hensyn til assimilasjon og ernæring. Ved synkende temperatur har våre bartrær en meget markert kritisk temperaturgrense. Se fig. 31. Som Morks figur viser ligger frømodningsgrensen for granfrø ved en tetraterm på ca. $9,5^{\circ}\text{C}$, men først ved ca. 10°C er en sikker på å få godt frø. For furufrø var det antatt at en tetraterm

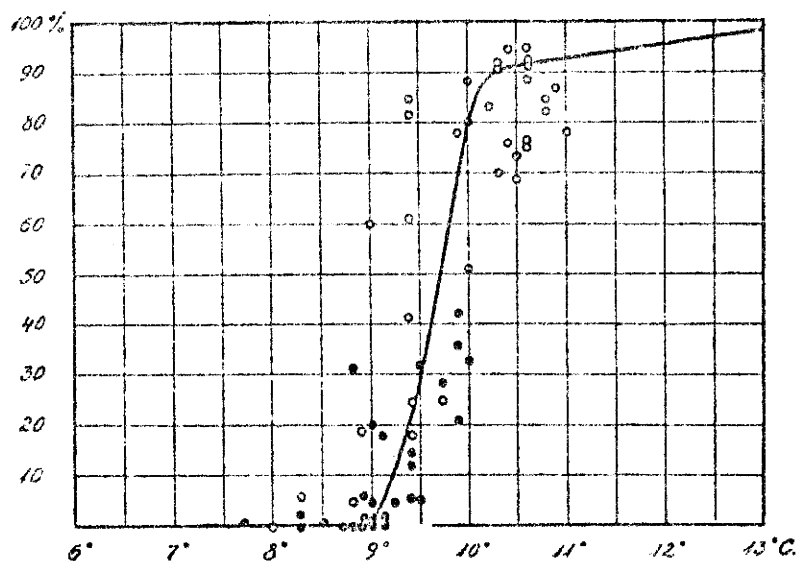


Fig. 31. Prosent levende frø (ekskl. tomfrø) for gran i forhold til sommervarmen (MORK 1933).

på $10,5^{\circ}\text{C}$ var nødvendig, men MORK (1957) har senere vist at for furufrø fra fjellskogen er også 10°C nok. (Ved slike beregninger vil antagelig vekstenheter gi mer nøyaktige og samsvarende resultater.)

Temperaturen er av betydning for spiring hos våre skogstrær. I spireapparat spirer gran og furufrø best ved $20-25^{\circ}\text{C}$ og minimumstemperaturen er ca. $8-10^{\circ}\text{C}$. Ute i naturen får en likevel spiring ved lavere temperatur. Dette skyldes samspill mellom temperatur og fuktighet idet vannets evne til å fukte frøet øker med temperaturen (på spireapparatene har frøet relativt dårlig kontakt). Ved gode fuktighetsforhold kan en få god spiring av granfrø ved $7,5^{\circ}\text{C}$ (LØKEN 1970).

Høye temperaturer kan drepe sukkulente spireplanter. Det er funnet at spireplanter av furu, bok og eik får dødelige varmeskader når jordbunnstemperaturen overstiger ca. 45°C . Se neste avsnitt.

3.33 Jordbunnstemperaturen.

(Se "Temperaturgradientens betydning for vannhusholdningen på skogsmark", BJØR 1965.)

Ved solstrålingen varmes overflaten (jord eller planter) på åpen mark sterkt opp. Hvor høy temperaturen blir avhenger av: a) substratets varmeledningsevne, b) overflatens størrelse og evne til å lede varme til luft og c) ev. avkjølende virkning av evapotranspirasjon.

De samme faktorer gjør seg også gjeldende ved avkjøling i klare netter. Dårligst ledningsevne for varme har gras- og strødekker, noe bedre er naken råhumus. Best ledningsevne har mineraljord, særlig når den er fuktig. Se fig. 32. Med dårlig ledningsevne

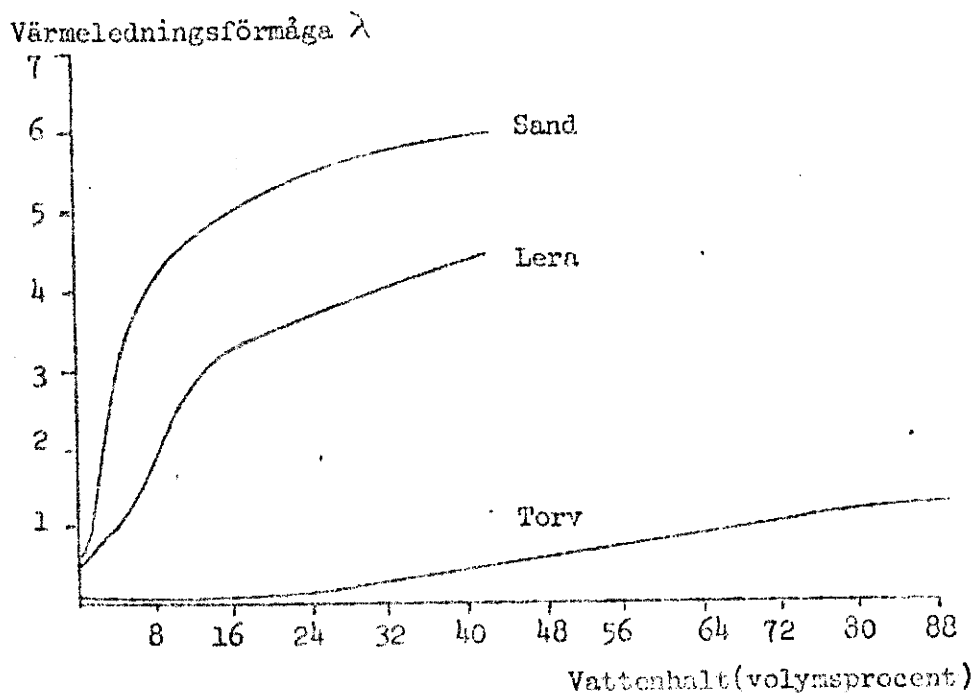


Fig. 32. Varmeledningsevne i forskjellig jordsmonn avhengig av vanninnholdet (fra SIREN 1969a).

følger store temperaturutslag i overflatesjiktet og sen varmetransport nedover i profilet. Se fig. 33. Vegetasjon, kvistdekke m.m. øker overflatearealet og varmeledningsevnen. Et vegetasjonsdekke som transpirerer har særlig stor evne til å senke temperaturen ved sterk stråling.

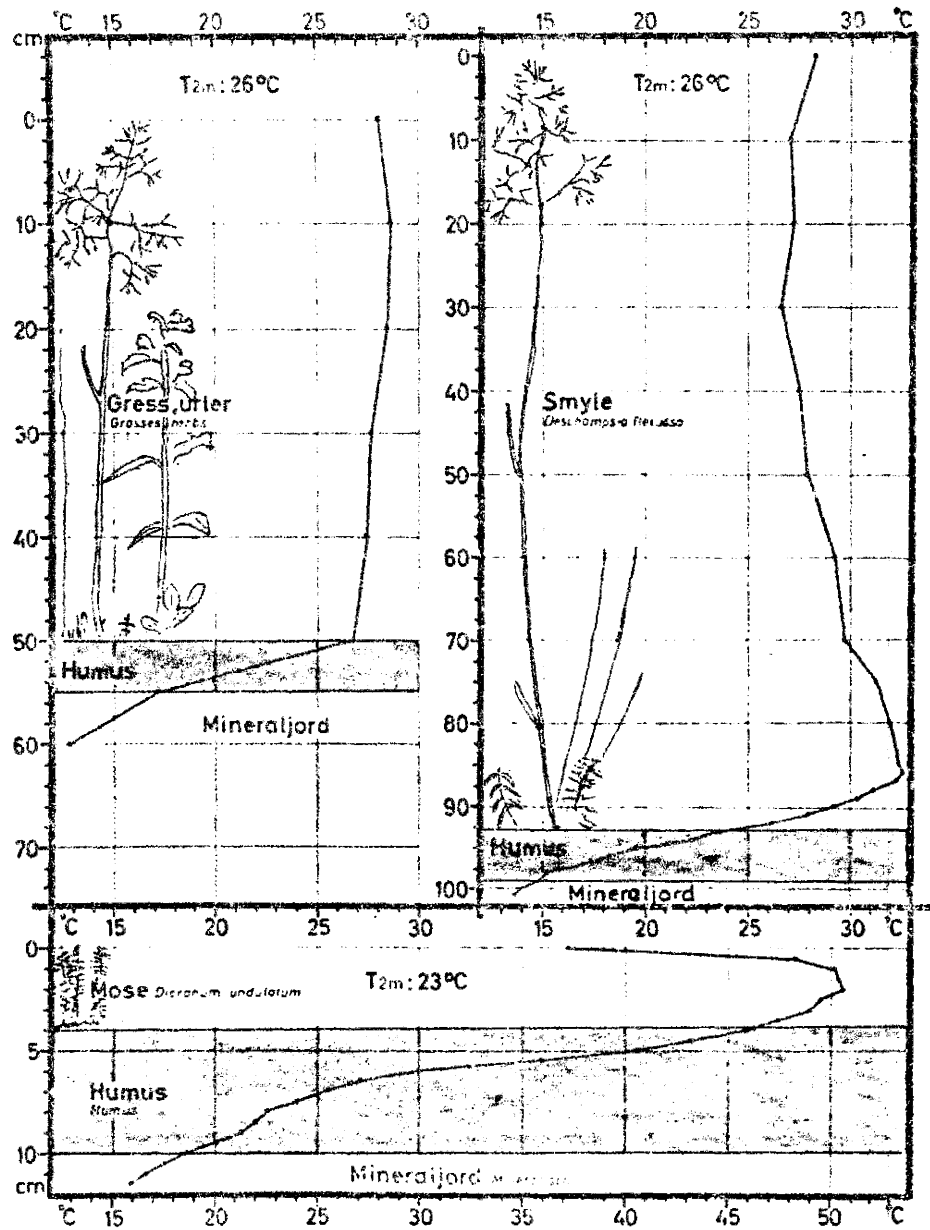


Fig. 33. Temperaturprofiler på snauflete (BJOR 1965).

Varmebølgene fra overflaten svekkes og forsinkes nedover i jorda. Se fig. 34. Årets og døgnets temperaturamplityder tilsvarer hverandre, årsvariasjonen går ned til omkring 10 m, mens døgnvariasjonen går ned til omkring 50 cm. Under skog og et råhumusdekke blir naturligvis varmestrømmen nedover i jorda mye mindre. Temperaturvariasjonen er størst i toppen av et ensartet vekstdekke (moser) på snaumark.

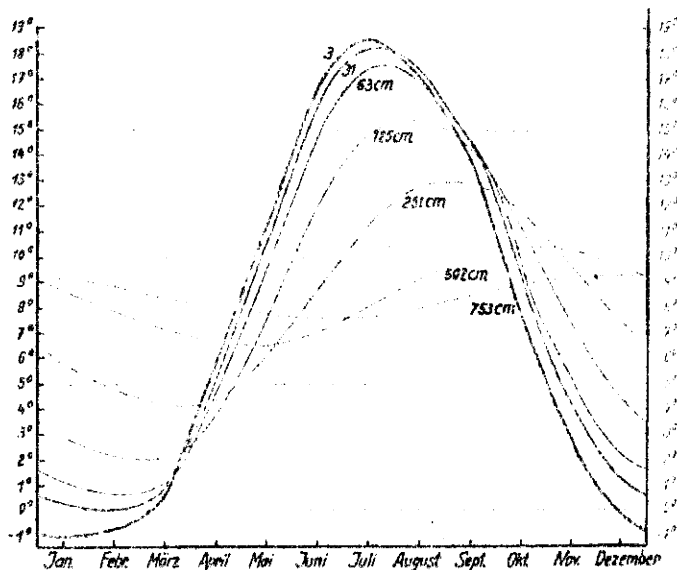


Fig. 34. Jordbunnstemperaturens årsvariasjon (fra GEIGER 1961).

Godværsfrost ("Mikroklima er godværs klima", se GODSKE 1956) influeres av de samme lover. Fuktighet og vanninnhold får meget stor betydning (vanning i planteskoler i frostvær). Det forhold at den kalde lufta samler seg i forsenkninger gjør at topografien blir meget viktig (hogstføring, plantestedsvalg).

Jordtemperaturen er antagelig en kritisk faktor for rotvekst i høytliggende og nordlige skogområder. Skogtrærnes meget grunne rotsystemer i fjellskogen skyldes antagelig disse forhold. Granas rotvekst er meget liten fra ca. 4 til 10°C, og øker sterkt fra 10 til ca. 25°C. Dette gjør at rotveksten i skog får ulike mye bedre betingelser i de øvre jordsjikt. Se tab. 11.

		Juni	Juli	August
Markberedt	0 cm	8,7	17,6	12,2
	1 "	7,6	14,3	11,1
	5 "	6,8	12,8	10,6
	20 "	4,9	9,8	9,6
Urørt	5 "	6,2	11,7	10,4

Tab. 11. Jordbunnstemperaturen i ulike dybde i tett skog, Rør- og Langvatn, N-Trøndelag 1931 (MORK 1933).

Tetthetens betydning for snøforhold og teledybde er vel kjent fra stavagranskoger. Etter uttak av 1000 av 1200 trær/da økte snødybden og telen gikk tidlig i juni - mot slutten av juli i utynnet skog. Jordbunnstemperatur og vekst økte også sterkt. Det er likevel tvilsomt om en har fått større vekstreaksjon her enn etter tilsvarende inngrep i annen eldre utynnet skog (omtrent samme totalproduksjon for urørt og tynnet i løpet av 27 år). Noen egentlig bonitetsforbedring på grunn av de endrete snø- og teleforhold kan neppe påberopes. Undersøkelser viser i det hele at de boreale råhumus- og myrplanter har stor evne til å ta opp vann ved lave temperaturer.

3.34 Frostskader

Evnen til å tåle frost varierer hos høyere planter sterkt gjennom året. Når vekst og aktivitet er sterkest er evnen til å tåle frost minst. Artenes frostherdighet avhenger av disse faktorer:

- a) Herdingsberedskap (ved tidligfrost)
- b) Maksimal frostherdighet (ved vinterfrost)
- c) Frostherdighetens stabilitet (ved ustabil vintervær)
- d) Skuddskytingstidspunkt (ved senfrost)
- e) Regenerasjonsevne

Voksende vev tåler hos bartrær ned til omlag -6°C , våre varmekjære lauvtrær tåler -3 til -4°C og tropiske vekster skades irreversibelt ved temperatur $>0^{\circ}\text{C}$. Se fig. 35. Når veksten er avsluttet

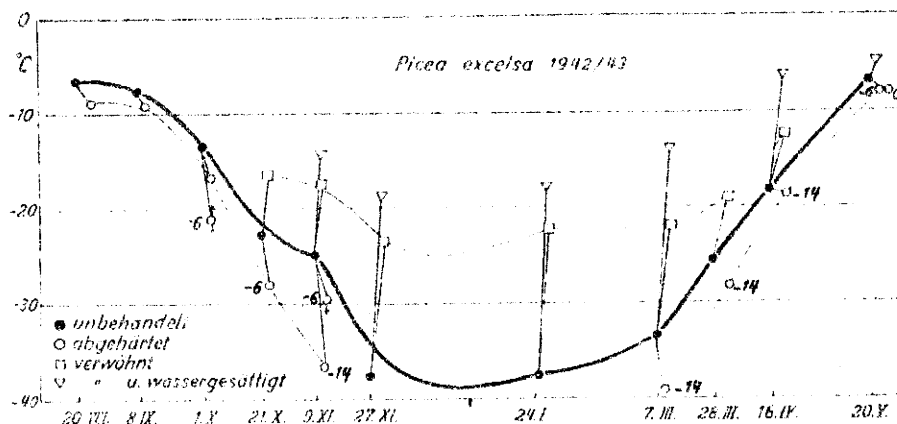


Fig. 35. Frostherdighet for siste års nåler hos gran (fra WALTER 1968).

øker herdigheten, likeså når sukkerkonsentrasjonen (p.g.a. vekstslutt) øker. Under påvirkning av lave temperaturer dehydreres plasmaet, og klorofyllet inaktiveres. Ved fullstendig vinterhvile får bartrærne ofte en markert vinterfarge. Ved suksessiv avherding kan enkelte trær tåle $\leq -200^{\circ}\text{C}$.

3.35 Våre skogstrærs temperaturkrav.

Helland's undersøkelse over våre skogstrærs tetratermkrav viser at vi har to hovedgrupper av trær med hensyn til varmekrav. For det første har vi vanlig bjørk, osp, gråor, rogn og hegg som går til skoggrensen, og furu og gran som følger like etter. Disse har alle en øvre grense for vegetativ vekst ved en midlere tetraterm på omkring $7,6^{\circ}\text{C}$. Grensen for bestandsvis forekomst av gran og furu (ved en tetraterm på $8,4^{\circ}\text{C}$) er i første rekke betinget av foryngelsesforholdene. Videre har vi en gruppe av varmekjære lauvtréslag, alm, ask, svartor, hassel, lønn, eik og bøk. Tetratermen ved disse trærs nordgrense ligger omkring $12,4^{\circ}\text{C}$.

Ser vi på et enkelt treslags utbredelse i forskjellige områder finner en store uoverensstemmelser med Hellands grenser. Furuas høydegrense ligger således på Haugesundshalvøya ved en tetraterm på 11°C og i Rondane ved 7°C ! Ved å bruke Morks' vekstenheter vil le en få bedre overensstemmelse. Det er trolig at trærne ved den alpine og polare skoggrense krever en viss respirasjonssum for tilstrekkelig modning før vinterens tørkefrost. De enkelte treslagsgrensers noe forskjellige forløp kan kanskje forklares ved ulike respirasjonskurver (terskelverdi og stigning i forhold til temperaturen). Vinterkulden er kanskje også av betydning i kontinentale områder (bjørk på Kolahalvøya?).

For de varmekjære lauvtrær er nok forholdene mer komplisert. Det kan være en respirasjonsgrense eller vinterfrostgrense. Konkurransen med gran og ugunstige jordbunnsforhold kan også være av betydning. Flere av de varmekjære lauvtrær, bl.a. lind, alm, ask og lønn er ved sin nordgrense tydelig bundet til varme lokaliteter, lune syd- og vesthellinger. Det kan se ut som om varmemengden (respirasjonen) er den kritiske faktor. Bøk derimot er i Vestfold nokså uavhengig av eksposisjonen. Dvs. at enten er den her langt fra sin klimagrense eller så er andre faktorer av betydning, f.eks. vinterfrost. Ved sin østgrense i Polen er f.eks. vinterkulden antagelig avgjørende.

Svensken Enquist har ved hjelp av klimadiagram over stasjoner i nærheten av treslagenes grenser kommet fram til en metode for å bestemme disse grensene klimatisk (se LANGLET 1935). Som eksempel fant han for gran disse klimakrav:

Nordgrense	:	65 dager m. makstemp. $> 12,5^{\circ}\text{C}$
Syd- og østgrense	:	65 dager m. makstemp. $< 24,0^{\circ}\text{C}$
Vestgrense	:	120 dager m. frost

Til dette er å si at nord- og sydøstgrensens konstanter virker logiske: Nordgrensen er en varmekravgrense, sydøstgrensen er en tørkegrense - og antall dager over en bestemt temperatur gir et visst uttrykk for potensiell evapotranspirasjon. Vestgrensen er nok mye mer sammensatt. Lengst i syd er det antagelig en tørkegrense, i midtre områder spiller konkurransen med bøk en stor rolle og i Vest-Norge har grana neppe nådd sin endelige grense..

3.4 Vann.

(Se "Wasserhaushalt", LYR et al. 1967, s. 147-196 eller "Der Wasserfaktor oder die Hydraturverhältnisse", WALTER 1960, s. 141-350).

3.41 Skogen og nedbøren.

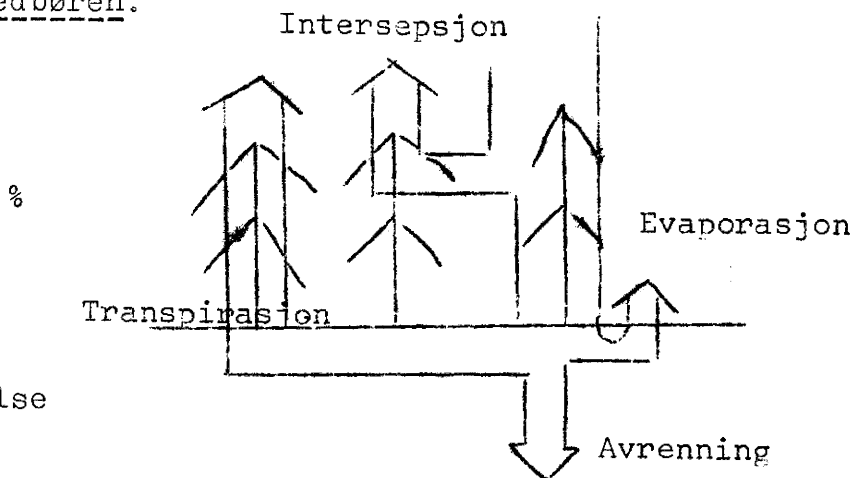


Fig. 36.
Nedbørens anvendelse
i skog.

Skogens vannforbruk avhenger av intersepsjonens størrelse (krever mindre energi for fordampning) og evapotranspirasjonen. Intersepsjonen varierer med treslag, tetthet, nedbørens fordeling osv. Se fig. 37.

Evapotranspirasjonen er vanligvis større i skog enn i lavere vekstdekker (gras o.l.), og avrenningen tilsvarende mindre. Denne forskjell beror også for en stor del på intersepsjonen. Skog

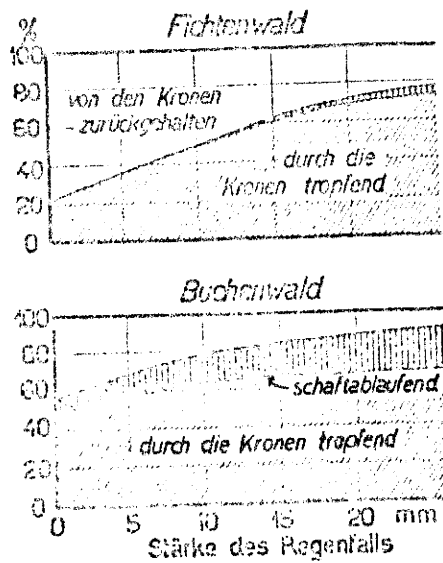


Fig. 37. Nedbørens fordeling i gran- og lauvskog (fra WALTER 1960).

har vanligvis mindre albedo og absorberer derfor, og også på grunn av sin store overflate strålingen mer effektivt. I motsetning til det som ofte hevdes, bruker altså skog mer vann enn lavere vekstdekker. Minst vann forbrukes på mark med lite eller ingen vegetasjon etter snauhøst o.l. Se fig. 38.

Avrenningens kvalitet vil derimot som regel være bedre fra skog, med jevnere vannføring og renere vann.

	Emmental		Harz	
	Mye skog	Lite skog	Mye skog	Lite skog
Avløp, % av nedbør	44	54	54	57
Flomvann-forhold	1	: 1,5-2	1	: 3
Slaminnhold	50	160	5-10	550
	(m ³ /km ² og år)		(mg/l)	

Under bestemte forhold kan også andre nedbørformer enn regn spille en viss rolle. I aride områder med stor forskjell på dag og nattetemperatur kan duggfallet være relativt betydningsfullt. Hos oss er døgnamplitydene for små i den periode da tørke er mest aktuell

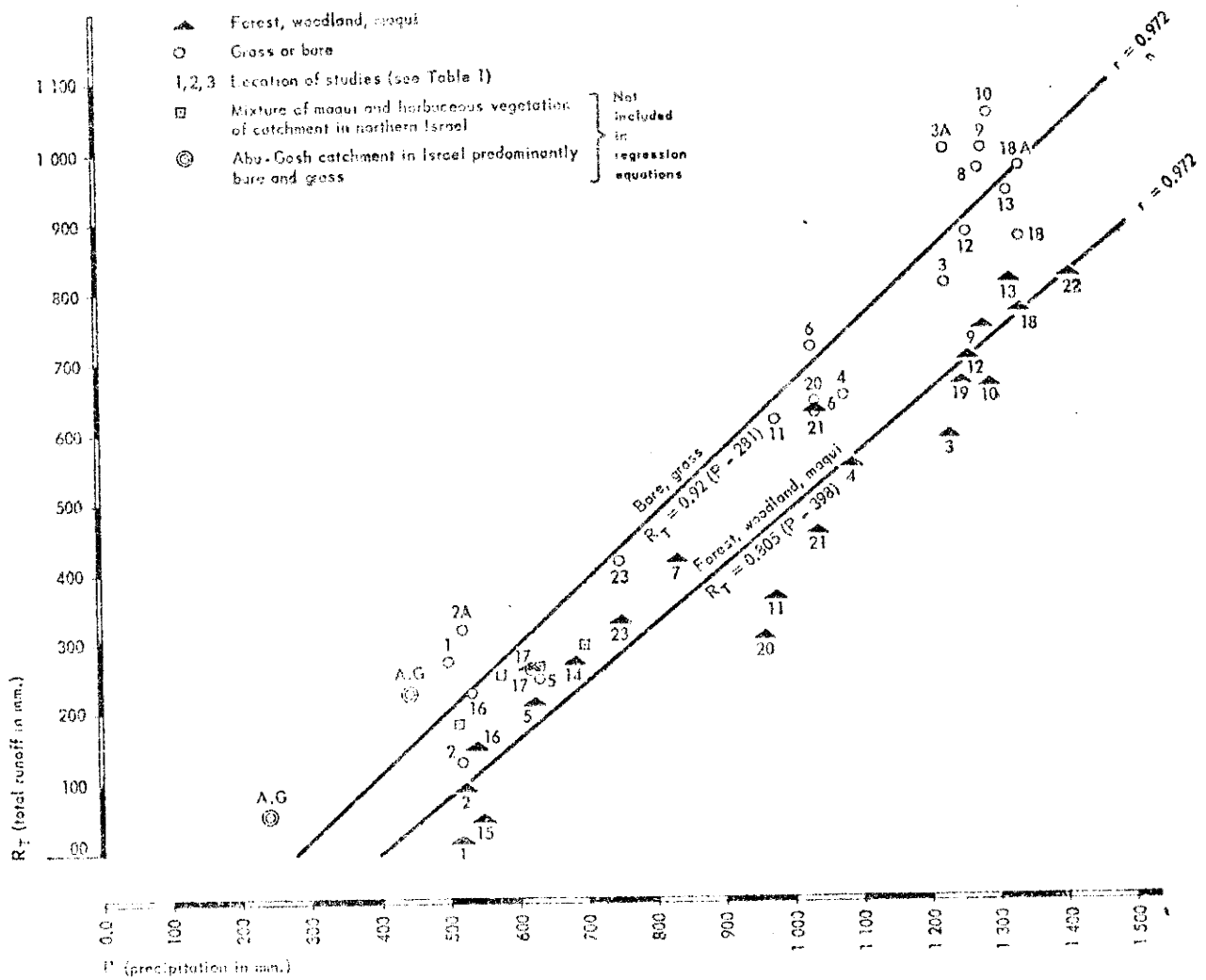


Fig. 38. Avrenning i skog og fra grasdekket eller vegetasjonsfri mark i forhold til nedbør. De fleste data fra California (SHACHORI & MICHAELI 1965).

(forsommeren) - og duggfall har neppe noen betydning for vekst eller foryngelse.

Kondensasjon av tåke der denne "kjemmes" gjennom skog eller vegetasjon er av avgjørende betydning for vegetasjonen i visse nedbørfattige kyststrekninger (Sør-Amerika, vestkysten av Afrika). Også i Europa er det målt tilskudd av slik nedbør på 50% av den vanlige nedbøren på oppstikkende skogåser o.l.

3.42 Nedbør og vekst

Egentlig er alle planter vannplanter, og de viktige prosesser i plantene krever vannmettet luft. Under CO_2 -assimilasjonen er plantene avhengige av stadig tilførsel av vann. For næringsopp-

tak og intern transport er transpirasjonen også en nødvendig forutsetning. Se fig. 39.

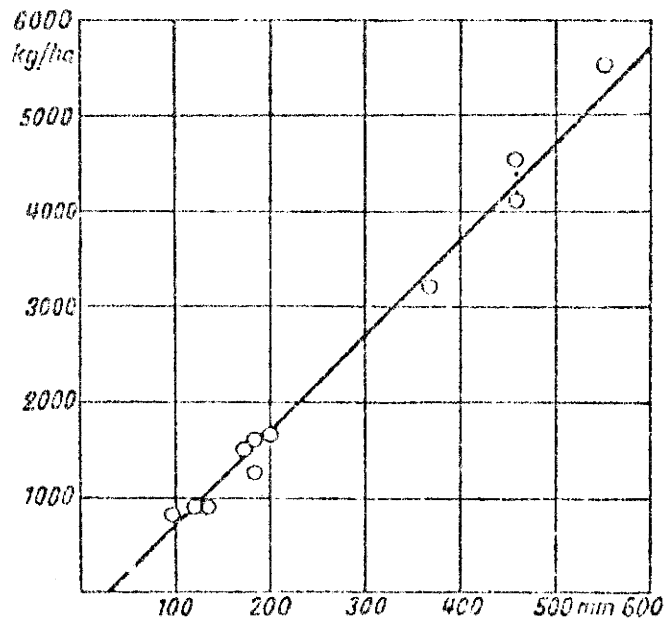


Fig. 39. Grasproduksjon og nedbør i SV-Afrika (fra WALTER 1960).

Eksempel på vannforbruk i granbestand (Skåne):

Nedbør til marka:	sommer	90 mm
	vinter	202 "
		<u>292 mm av 793 mm</u>
Vannforbruk:	tørr mark	211 mm) : 1,9 mm/dag
	fuktig mark	378 ") : 3,4 "
Potensiell evapotranspirasjon		472 "

Potensiell evapotranspirasjon er definert som evaporasjon og transpirasjon fra et ensartet, tett og hurtigvoksende vekstdekke ved rikelig vanntilgang. Den skal derfor vesentlig være avhengig av været (innstrålt energi viktigste faktor). Aktuell evapotranspirasjon er dessuten avhengig av planteart, rotutvikling, jordbunnsforhold og vanntilgang.

Potensiell evapotranspirasjon kan beregnes etter forskjellige form-
ler, som gir til dels nokså avvikende resultat. I forhold til for-

dampningen fra en stor, fri vannoverflate (sjø) er potensiell evapotranspirasjon omkring 80%. For høytliggende områder kan den reduseres med 60 mm for hver 1°C (~ 36 mm/100 m). Se fig. 40 og 41.

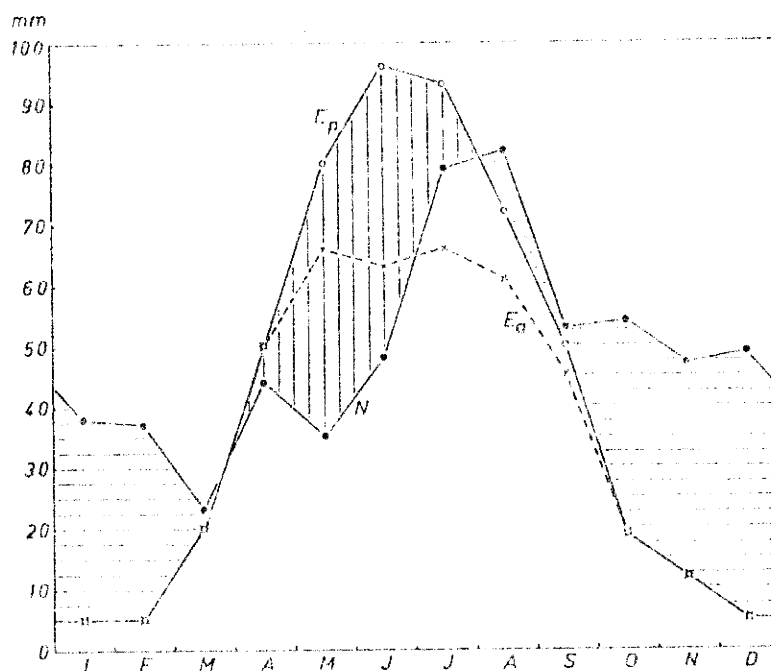


Fig. 40. Potensiell evapotranspirasjon (E_p), nedbør (N) og fordampning fra grasflate (E_a) i Danmark (fra ASLYNG 1968).

Skogbestand bruker betydelige mengder vann. Under ellers like forhold er forbruket for samme treslag omtrent proporsjonalt med bar- eller lauvmassen. Se tab. 12.

	Barmasse kg/da	Transpirasjon mm	mm/tonn barmasse
MT	1420	267	188
VT	1380	245	177
Polytrichum-type	1030	210	204
Sphagnum-type	930	169	182

Tab. 12. Transpirasjon i furuskog i Russland (MOIchanov 1963).

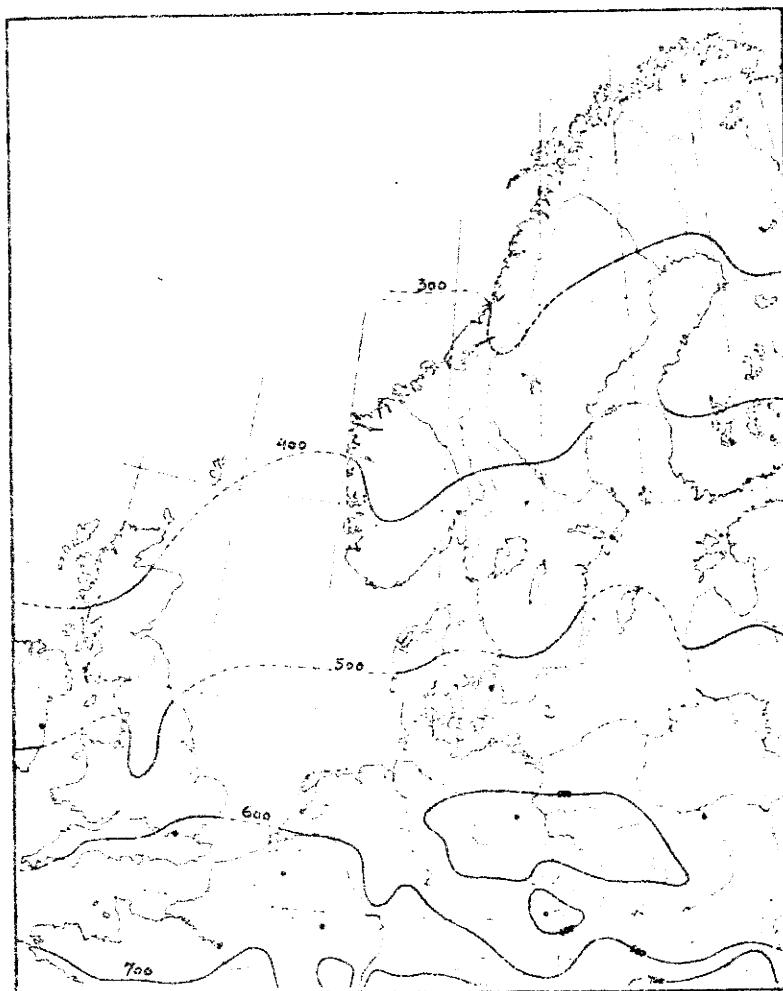


Fig. 41. Potensiell evapotranspirasjon i Nord-Europa (fra ASLYNG 1968).

Når det gjelder transpirasjon spiller flere faktorer inn. For det første setter potensiell evapotranspirasjon en øvre grense, videre er albedo, nedbørforhold (intersepsjon), rottdybde m.m. viktige faktorer. Se tab. 13.

Forholdet mellom produsert stoffmengde og vannforbruket, dvs. transpirasjonskoeffisienten, varierer mye mellom forskjellige vekster og ved ulike vekstforhold.

Transpirasjonskoeffisient:	
Kulturplanter	300-900
Lystreslag	260-340
Skyggetreslag	170-230

Treslag	Bladmasse kg/da	Transpirasjon g H ₂ O/g bladmasse pr. døgn	Døgnforbruk mm	Årsforbruk mm
Betula verrucosa	490	8,1	4,0	430-480
Fagus silvatica	790	3,9	3,1	320-370
Larix decidua	1210	3,8	4,6	460-580
Pinus silvestris	1070	2,0	2,1	240-300
Picea abies	2610	1,4	3,7	390-450

Tab. 13. Transpirasjon m.m. for forskjellige treslag i Mellom-Europa. (Fra LYR et al. 1967). Bestandsalder 40-50 år, 2. bonitet, vegetasjonstid 120 dager.

For gran og furu fant en denne variasjon:

Gran	204-251
Furu	117-294

Furua kan altså innskrenke vannforbruket, dvs. produsere mer økonomisk enn grana under ugunstige vannforhold. På den annen side har den også større forbruk (luksusforbruk) ved god vanntilgang. Ved dårlige vekstforhold, næringsmangel, sterk skygge o.l. vil også transpirasjonskoeffisienten kunne bli høyere.

3.43 Tørke.

Ved mangel på vann innstilles etter hvert livsprosessene og til slutt visner plantene (visningspunktet!) og plantene dør. Det er imidlertid store forskjeller i plantenes evne til å tåle tørke. Sukkulente f.eks. lagrer vann i blad eller stengel. Ånding og transpirasjon nedsettes meget raskt ved vannmangel, og variasjonene i cellenes osmotiske trykk er små. Trær og busker nytter ut vannet bedre. På grunn av den store overflate er den kutikulære transpirasjon stor, slik at tørke og høye osmotiske verdier kan forekomme. Særlig høy celledaftkonsentrasjon kan en finne hos eviggrønne trær om vinteren (frosttørke).

De fleste trearter reagerer raskt på tørke ved å innstille den stomatære transpirasjon. Enkelte arter som vokser på frisk mark er imidlertid hydrolabile, dvs. at CO₂-assimilasjonen går videre helt til irreversible skader oppstår (f.eks. svartpoppel).

For visningstidspunktet spiller det også stor rolle om plantene er forvedet eller ikke. Mellom artene er det også forskjell på hvor mye vann de kan miste før permanent visning inntreffer.

For foryngelsen, særlig frøplanter i det sukkulente stadium er vannforsyningen en kritisk faktor. Bjors undersøkelser (BJOR 1965) på Grindalsmoen viser at tørken trenger nedover som en utpreget tørkefront, litt dypere for hver dag. De planter hvis røtter ikke klarer å vokse fra tørkefronten dør. Se fig. 42.

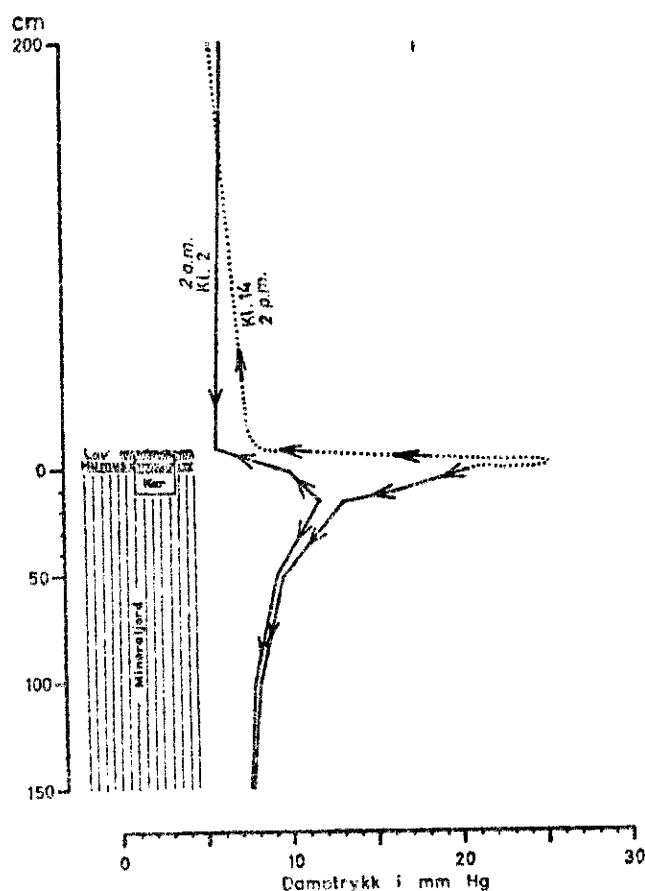


Fig. 42. Damtrykkprofil og fuktighetsvandring på furusnauflete (BJOR 1965).

I tørkeperioder er vanntilgangen på opplendt mark utvilsomt en begrensende faktor for skogens vekst også hos oss. Undersøkelser (kfr. granskog, Skåne) viser at den maksimale transpirasjon varer ved 2-3 dager etter regnvær (luksusforbruk?).

De forskjellige treslags tørketålende evne og fuktighetskrav er vanskelig å definere da dette henger så sterkt sammen med næringskravet. Evnen til å "spare på vannet" ved vannmangel er dog sikkert forskjellig (kfr. furu-svartpoppe), likeså evnen til å kunne vokse ved stor fuktighet og dårlig gjennomluftning. Se avsnitt 2.3 og fig. 12 og 13.

3.5 Trærnes røtter.

Trærnes rotutvikling bestemmes av de nedarvede anlegg og jordbunnsforholdene. Under optimale forhold kommer de forskjellige trearters spesielle egenskaper klart fram. Under suboptimale jordbunnsforhold utnytter trærne de gunstigste sjikt, og unngår bl.a. kalde, næringsfattige eller surstoffattige lag og rotutformingen blir helt avhengig av de ytre forhold.

Våre vanlige treslag har disse hovedtyper av røtter (se fig. 43):

Flatrot (senkerrot) :	gran, ask
Pelerot :	furu, eik
Fastrot (hjerterot) :	Lerk, bjørk, osp, lind, alm, lønn m. fl.

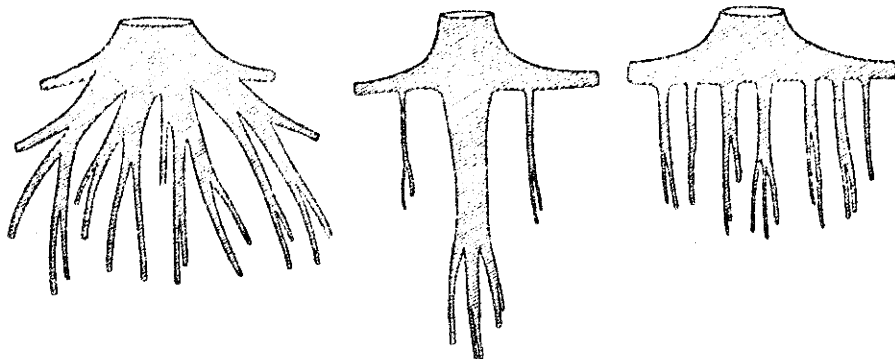


Fig. 43. Fastrot, pelerot og flatrot (KÖSTLER et al. 1968).

Ifølge KALELA (1957) er rotveksten om våren og høsten avhengig av temperaturen, om sommeren av fuktighetsforholdene. Ca. 40% av finrotmengden befant seg i humussjiktet og her var variasjonen i mengde også sterkest. Etter tynningsinngrep var det særlig 2. år etter hogst en sterk igjenvoksing.

Rotutviklingens betydning for utforming av feltsjikt og utvikling av foryngelse kan lett observeres ved rotisolasjon. I tett nesten vegetasjonsløs granskog kan en få rik utvikling av urter og gras. På magre marker er effekten på utvikling og vekst av dvergplanter mest påfallende.

Den andel av den totale vekst som går til rotdannelse varierer sterkt med de ytre forhold. Planter på tørr eller næringsfattig mark har relativt stor rotandel. Ved gjødsling er det til dels påvist at finrotmengden i humussjiktet har øket. Det henger kanskje sammen med at gjødsling kan befordre et mer gruntgående rotnett. På marker hvor rotnettet er godt utbygd vil en antagelig kunne få en større "topptilvekst" ved liten eller ubetydelig øket rotvekst.

Etter Bjørkmans teori er mykorrhizadannelse hos våre skogtrær sterkt avhengig av næringsnivået. Se fig. 44. Nyere undersøkelser

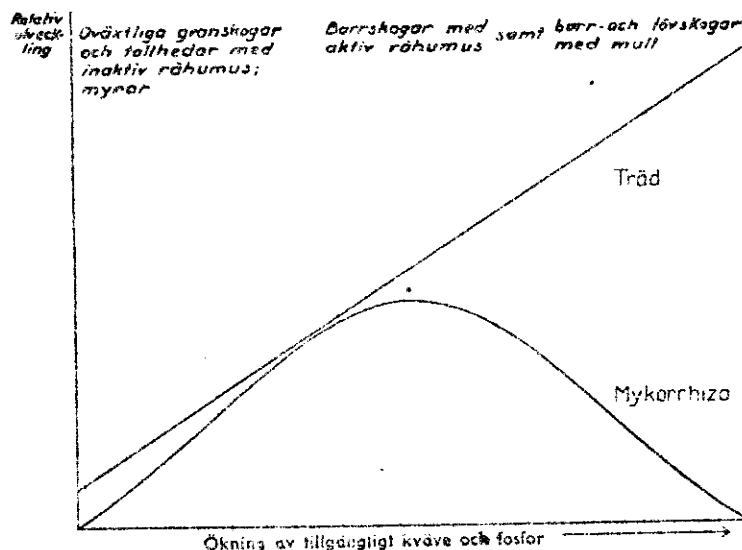


Fig. 44. Sammenheng mellom næringsnivå, mykorrhiza og trærnes vekst (BJÖRKMAN 1946).

viser dog at under ellers gunstige forhold for mykorrhiza (høyt humusinnhold) påvirkes denne heller positivt ved vanlig (helst allsidig) gjødsling. Se tab. 14.

		Høyde cm	Mykorrhiza forgreining/cm
Ugjødslet	Ubehandlet	37	20
	Podet m. mykorrhiza	37	20
Gjødslet	Ubehandlet	43	22
	Podet m. mykorrhiza	48	33

Tab. 14. Høyde og mykorrhizautvikling hos 4.årige granplanter.

3.6 Mineralnæringen.

(Se "Anorganische Inhaltsstoffe der Gehölze", LYR et al. 1967, s. 92-125 eller "Våxttekologi", STÅLFELT 1960).

3.61 Næringsstoffene.

I gjennomsnitt for et større antall prøver (omregnet etter STÅLFELT 1960) var det kjemiske innhold i plantetørrstoffet:

O	50%	(N	63%)	
C	40%	K	36%	
H	3%	Ca	22%	<u>Makronæringsstoffer</u>
N	3%	P	5%	
Aske	4%	S	5%	
	100%	Mg	5%	
		Fe	1%	
		Mn	0,1%	
		Zn	0,05%	<u>Mikronæringsstoffer</u>
		B	0,05%	
		Cu	0,01%	
		Mo	0,01%	
		Cl	12%	Andre stoffer
		Si	10%	
		Na	4%	
		Al	0,5%	
		Andre	0,1%	

Nitrogen er nødvendig for proteindannelse og derved for all vekst. Ved kvelstoffgjødsling dannes bl.a. mer klorofyll og utbyttet av CO₂-assimilasjonen pr. bladenhet kan øke med opptil 50%. Samtidig blir det vanligvis dannet et større bladareal enn før gjødsling. Vrikningsområdet blir på denne måte meget bredt.

Det ble en periode lagt stor vekt på at pionerplanter på snauflater o.l. inneholdt nitrater, og en mente til dels at disse plantene var avhengige av NO₃. Kulturforsøk har vist at de fleste av disse kan vokse like godt med NH₄ som nitrogenkilde. På disse voksesteder er det imidlertid som regel en åpen vegetasjon og mye strø, røtter m.m. som omsettes. Det blir NH₄ "til overs" som omdannes til nitrat og som taes opp av plantene. Når konkurransen er større taes alt nitrogen opp som NH₄ før det omdannes til NO₃.

Ved ekstrem nitrogenmangel får plantene en mer xeromorf karakter. Det er vist at det tørkepreg som lyngartene har på torvmyrer og furumark først og fremst skyldes mangel på tilgjengelig nitrogen og ikke såkalt "fysiologisk tørke", som det i sin tid ble antatt.

Nitrogengjødsling øker plantenes evne til å assimilere, men mulighetene for å omsette assimilaten ved vekst øker enda sterkere. Sukkerinnholdet i bladene vil derfor bli lavere og C/N-forholdet i det hele synke sterkt (unntatt for planter som på forhånd vokste under svært dårlige forhold). Etter Klebs' regel kan dette virke inn på blomstersettingen. Den hemmende virkning av nitrogengjødsling på angrep av bladspisende insekter skyldes antagelig også det lavere sukkerinnhold etter N-gjødsling. (Tørke øker C/N-forholdet og vil altså virke motsatt.)

Fra forsøk på Grindalsmoen og flere forsøk i Sverige (BJÖRKMAN 1967) er det kjent at elg med forkjærlighet beiter nitrogengjødslet furu. Jo magrere marktype, desto mer utpreget blir denne effekt. Gjødsling med kalkammonsalpeter har gitt sterkest beiting.

Fosfor er essensielt for ADP-ATP-reaksjonen, og altså for energi-omsetning og vekst. Det er f.eks. relativt høye fosforinnhold i frø og blomstrende organer o.l. I forhold til nitrogen er virkningsområdet ved gjødsling relativt smalt.

Forskjellige vekster derimot har nokså ulike krav til fosfornivået. På gammel kulturmark og ved hus kan det fordi fosfor bindes så

godt, akkumuleres relativt mye fosfor. På slike steder (f.eks. Gamlebyen i Fredrikstad) opptrer det spesielle ugrasarter (bl.a. dauvnesle) som antagelig er fosforavhengige.

Kalium, kalsium og magnesium opptrer i plantene mest i joneform. Et riktig forhold mellom disse joner er avgjørende for cellenes normale funksjoner.

Kalium er av særlig betydning for regulering av cellenes osmotiske trykk og virker derfor inn på evnen til å tåle tørke og frost. I mange forsøk har kalium hatt en spesiell effekt mot sopp- sykdommer og sugende skadedyr bl.a. mjøldogg, snøskytte, skjoldlus. Det er mulig at forandringer i den osmotiske tilstand, eventuelt bedre regulering av vannforbruket, er årsak til dette (se MERKER 1965). Se fig. 45. Sterk gjødsling med nitrogen kan derimot virke til å øke angrepene av de samme sykdommer.

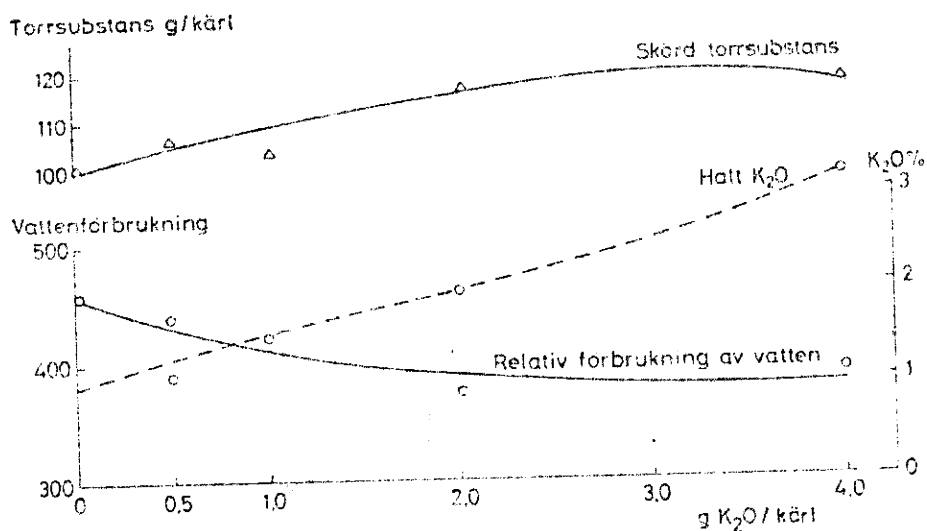


Fig. 45. Kalitilførsel, kaliuminnhold, avling og vannforbruk for havre (fra Växtnäringsnytt 1968).

Kalsium går inn i eldre plantedeler (celleveggene) som karbonat eller oksalat og virker avstivende. Magnesium er bl.a. nødvendig for klorofylldannelse.

For sterk gjødsling med ett av disse stoffene kan føre til mangel på et av de andre. I norske frukthager er det således i en rekke tilfelle påvist Mg-mangel på grunn av for sterk K-gjødsling. På den annen side kan selv meget lave konsentrasjoner i jorda gi et

tilstrekkelig opptak, bare forholdet mellom stoffene er balansert.

Mikronæringsstoffer er som regel til stede i tilstrekkelige mengder, men opptaket kan være hemmet av forskjellige årsaker (oksydasjonsnivå, pH). Antagonistiske forhold forekommer også, f.eks. mellom jern, sink og kopper.

3.62 Trærnes næringskrav.

Det er i det store og hele god sammenheng mellom de forskjellige marktypers næringsinnhold, plantenes næringsopptak og vekst. En og samme planteart tar på næringsrik mark opp mer mineraler og nitrogen (i % av tørrstoffet) enn på fattige marktyper. Askeinnholdet i strøet stiger også stort sett med økende næringskrav. Se tab. 15.

Nøysomme		Middels kravfulle		Kravfulle	
Furu	2,3	Or	7,3	Lønn	11,3
Bjork	4,9	Gran	7,3	Hassel	11,4
Einer	5,2	Eik	7,3	Ask	15,3
		Osp	,0	Alm	21,3
		Lerk	8,7		

Tab. 15. Askeinnhold (i % av tørrstoffet) i strøet (HESSELMAN 1926).

Nøysomhet med hensyn til næringsinnhold kan tenkes å bero på evnen til å ta opp næringsstoffer fra mager jord, eller på evnen til å holde på viktige næringsemner. Men viktigst er nok anleggene for assimilasjon og vekst ved lave konsentrasjoner, der mer kravfulle arter får sterkt nedsatt vekst og trivsel. Ved for lave (eller høye) næringsnivåer vil plantene svært ofte være utsatt for skadedyr og sykdommer.

Næringskrav, fuktighetskrav og varmekrav henger ofte noe sammen (se også kap. 2.31). Varmekjære og næringskrevende treslag kalles edellauvtrær. Hos oss er denne betegnelsen til dels brukt om varmekjære treslag i det hele tatt. Se også tabell 16.

<u>Nøysomme</u>	<u>Middels kravfulle</u>	<u>Kravfulle</u>
Furu	Gran	Hegg
Lavlandsbjørk (p)	Rogn	Alm (v)
Vanlig bjørk (p)	Osp (p)	Ask (v)
Sommereik (v) ?	Gråor (p)	Lind (v)
Vintereik (v)	Selje (p)	Lønn (v)
	Svartor (v)	Hassel (v)
	Bøk (v)	

Tab. 16. Våre treslags næringskrav. (v) betyr varmekjær.
(p) betyr pionertreart.

3.63 Kalkfaktoren

Forskjellige kjemiske forhold virker inn på næringsstoffenes tilgjengelighet, viktigst er "kalkfaktoren", målt ved kalk- eller baseinnhold (basemetning) eller vanligst pH. Surhetsgraden i jordsmonnet er avhengig av en rekke faktorer, viktigst er geologisk opphavsmateriale, nedbørforhold og vegetasjon.

Oppløseligheten av en rekke næringsstoffer forandrer seg med pH. Ved høy pH er det særlig mikronæringsstoffene (Cu, Mn, B og også Fe og Zn) som blir vanskelig tilgjengelig. Ved lav pH minsker oppløseligheten av makronæringsstoffene (N, P, K og Mg) og av Mo I området pH 6-7 er alle næringsstoffer relativt lett opptakbare. Se fig. 46.

Det er vist for en del planter med spesielle krav til høy eller lav pH at de primært er avhengig av bestemte næringsstoffer (f.eks. Fe for visse lyngarter). En del planter hemmes ved lav pH av høye konsentrasjoner av tungmetaller (særlig Mn) og aluminium. Visse "kalkplanter" er således primært aluminium- eller manganskyende. Disse arter mangler helt og er svært vanskelig å kultivere i vanlig sur mineraljord. I torvjord derimot (hvor innholdet av Mn, Al e.l. er lite) kan de vokse bra også ved lave pH-verdier. Se tab. 17. Det er også en forskjell på de egentlig kalkkrevende arter, dvs. de som krever fri CaCO_3 i jordsmonnet og de arter som bare er avhengig av høy pH.

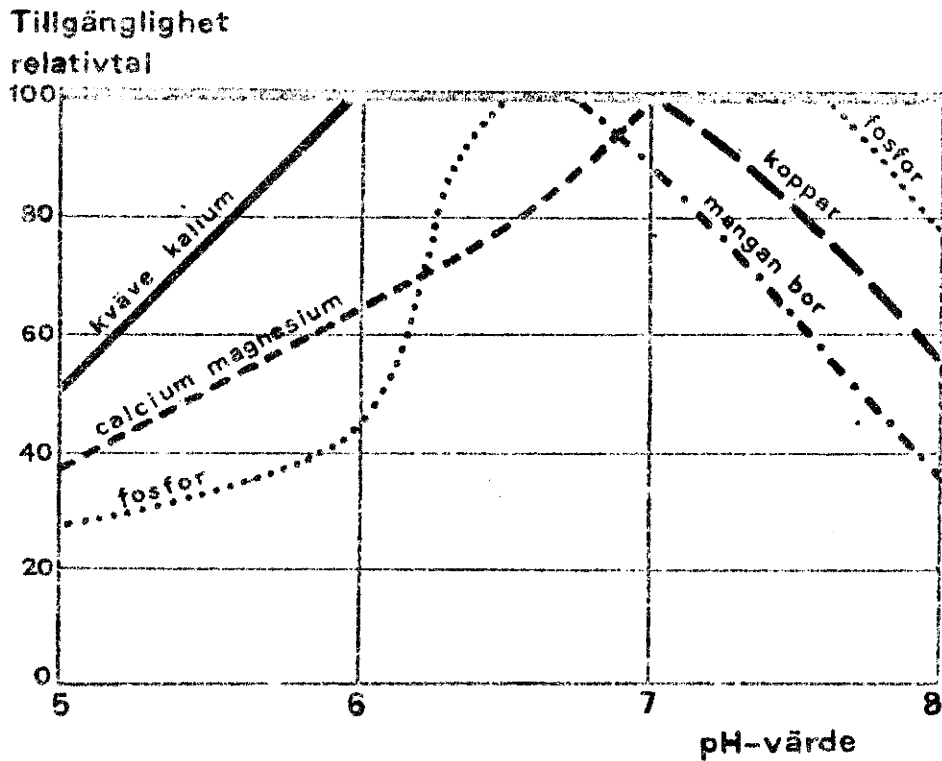


Fig. 46. pH og relativ tilgjængelighet av noen næringsstoffer (fra Væxtnæringsnytt 1969).

pH	3,5-4,0	4,0-4,5	4,5-5,0	5,0-5,5	5,5-6,0	6,0-6,5	6,5-7,0	7,0-7,5	7,5-8,0
Vaccinium myrtillus	100								
Deschampsia flexuosa	50	50							
Convallaria majalis	25	75							
Majanthemum bifolium	10	70	10	10					
Milium effusum	22	33	33	11					
Melica uniflora		6	27	33	15	6	6	6	
Anemone nemorosa		12	18	23	9	11	12	7	9
Oxalis acetosella		14	21	31	10	9	7	7	2
Galium odoratum		3	19	39	19	3	6	6	6
Mercurialis perennis			2	7	14	23	16	14	25
Allium ursinum					23	38	23	8	8
Aegopodium podagraria					17	33	17	33	
Brachypodium sylvaticum						21	14	14	50
Anemone hepatica								50	50

Tab. 17. Relativ hyppighet for en del skogplanter i Danmark ved forskjellig pH i humussjiktet (OLSEN 1921).

Surhetsgraden henger også sammen med og virker inn på hele sirkulasjonen av næringsstoffer i økosystemene. Næringsrikt strø og gunstig pH begunstiger metemark og bakterier - og en får mold og brunjordsutvikling. Kalkrike marker med høy pH er på våre breddegrader under ellers tilsvarende forhold mer produktive (og floristisk rikere) enn kalkfattige. Nitrogenet spiller her en viktig rolle. En mulig forklaring er at nitrogen (og andrenæringsstoffer) beskyttes bedre mot utvasking ved høy pH. Lettere mobiliserbarhet (raskere omsetning) eller større tilskudd av nitrogen kan også tenkes. Belgvekster og nitrogenassimilerende mikroorganismer forekommer mest på kalkrik mark, noe som kanskje delvis skyldes at molybden er nødvendig for nitrogenfikseringen. Gråor kan f.eks. kunne binde 5 kg nitrogen pr. dekar og år.

Våre vanlige nøysomme og middels kravfulle skogstrær har en meget vid pH-toleranse, bare ernæringsforholdene ellers er gunstige. Den indirekte virkning av pH på humusforhold og næringsnivå er nok mye viktigere. Bare ved helt ekstreme pH-verdier (3 og 9) forekommer direkte hydrogen- eller hydroksylforgiftning (pH 3,1 er målt i røsslyng-skinstrytefurusskog i Skrukkelia). På kalkjord kan gran få klorose på grunn av Fe- eller Mn-mangel.

Om rike og produktive voksesteder brukes betegnelsen eutrofe. Fattige, magre marker kalles oligotrofe. En kan også tilsvarende snakke om eutrofe og oligotrofe planter og plantesamfunn. Med et områdes trofigrad menes det samme som markbonitet.

3.64 Jordbunnsprofilen.

De faktorer som er bestemmende for profilutformingen i jordsmonnet er opphavsmateriale, klima, vegetasjon m.m. Vegetasjonen tar opp næringsstoffer og vann. Gjennom strøfallet føres næringsstoffene tilbake sammen med organisk materiale, som etter hvert brytes ned av mikroorganismene. Under primære suksesjoner vil innholdet av organisk materiale til å begynne med stadig øke og pH vil som regel minke. Først i klimakstilstanden vil det innstille seg en likevekt der nedbryting svarer til tilførsel, og der eventuelle tap av næringsstoffer ved utvasking svarer til tilførselen (ved forvitring, nedbør eller N-fiksering). Se fig. 7, kap. 2.13.

Hvilken humustype som dannes avhenger mye av hvilke organismer som deltar i omsetningen. Strø med lav pH og høyt C/N-forhold omsettes mest av leddyrr og sopp. Strøet omsettes der det faller ned, og det dannes et humussjikt som ligger klart adskilt over mineraljorda (råhumus). Strø med høy pH og lavt C/N-forhold gir betingelser for metemark, enchytraer og nematoder som er sterkt bevegelige og som blander humus og mineraljord (mold). Men omsetningen kan i og for seg være like effektiv i råhumus som i moldjord, og humusens oppholdstid (og derved humusmengden), kan være vel så stor ved molddannelse - da det her kan dannes svært varige humusforbindelser.

Mår (Moder) er nærmest en mellomtype mellom råhumus og mold. Den kjennetegnes ved et nokså tynt, smuldrende humussjikt med mest enkeltkornstruktur. Den består mest av leddyrekskremeter. Se fig. 47.

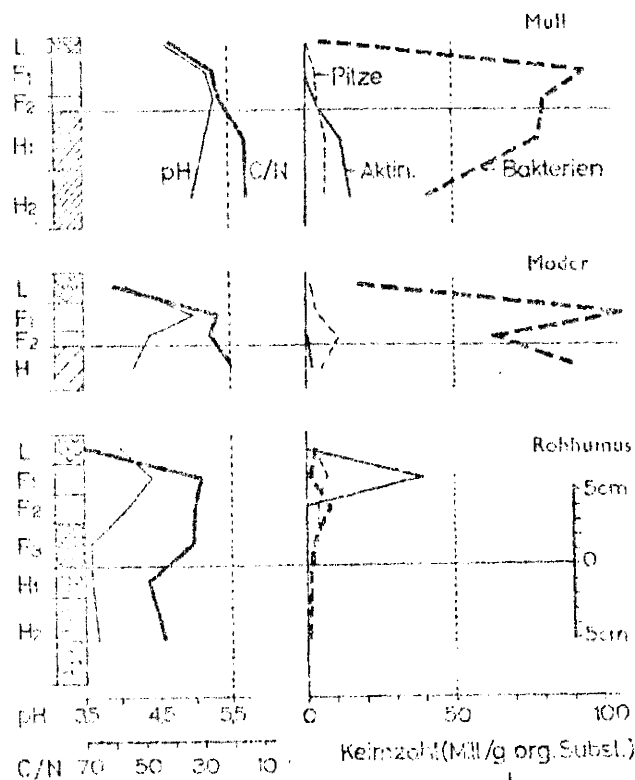
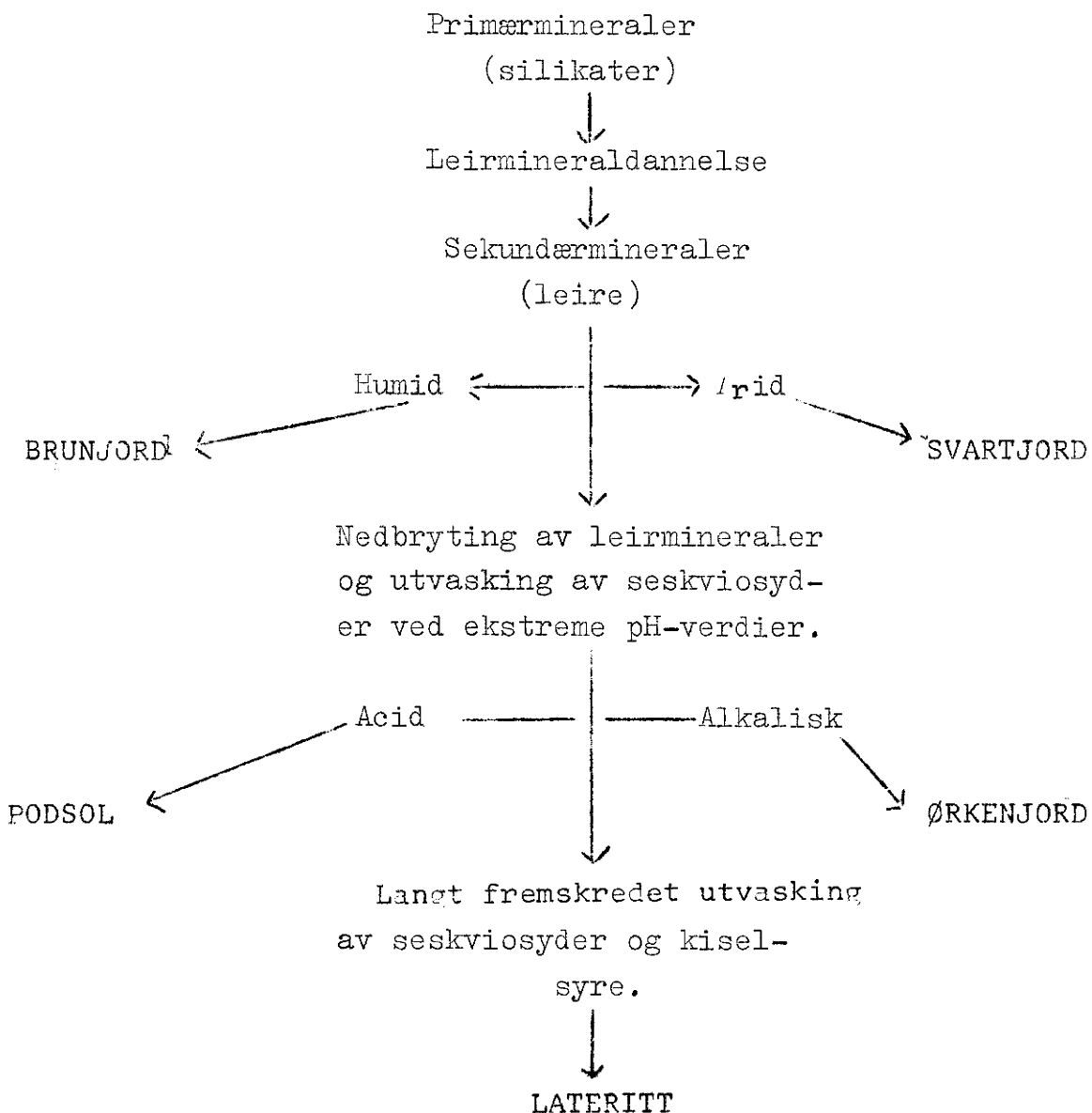


Fig. 47. Forskjellige økologiske forhold i mold, mår og råhumus i bøkeskog (fra ELLENBERG 1963).

Under en råhumus dannes det i et humuid klima normalt et podsol-profil, ved molddannelse kamufleres eller motvirkes podsolerings-tendensen og det dannes brunjord. Under mår finnes som regel semipodsol. Denne profiltipe er lagdelt som råhumus, men har sterkere humusinnblanding, slik at bleikjorda blir lite synlig (lågurtgranskog). Sammenhengen mellom humus- og profiltipe og produksjon kommer godt fram i et stort materiale, men i det enkelte tilfelle er spredningen stor.

Humusnedbrytingen i profilet øker med økende temperatur. I vårt klima er store mengder organisk stoff i jordsmonnet det normale, i tropene er humusmengdene vanligvis ytterst små. Forholdet mellom nedbør og fordunstning (humiditeten) er avgjørende for salttransporten. I oppstillingen nedenfor er de viktigste klimatiske jordsmonnstypers dannelse antydnet.



Bare svartjord og brunjord regnes som modne profiler med stabil leirsammensetning. I de andre hovedtyper (podsol, lateritt og ørkenjord) foregår utvasking av seskvioksyder og nedbryting av leirmineralene. Klimaets virkning på profilutformingen er særlig tydelig i Øst-Europa. Se fig. 48.

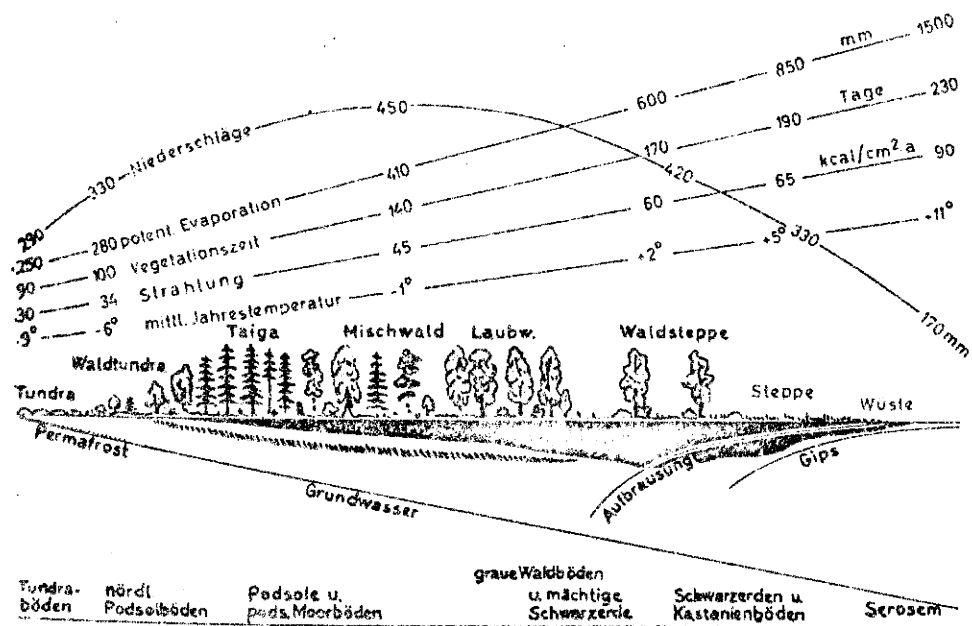


Fig. 48. Klima, vegetasjon og jordbunnsforhold i Øst-Europa fra NV mot SØ. Svart = humussjikt. Streket = B-sjikt (fra WALTER 1968).

3.65 Næringssirkulasjonen

(Se "Elementens kretslopp ---", STÅLFELT 1960, s. 99-127).

Næringssirkulasjonen dvs. trærnes opptak, lagring, strøfall, strøomsetning, mineralisering osv. er prosesser av avgjørende betydning for økosystemene. Ekstra tilførsler eller tap i næringskjedene vil i det lange løp forandre næringsnivået i hele økosystemet.

En undersøkelse av nitrogensirkulasjonen i et granbestand i SV-Sverige antyder mengdenivået av de forskjellige poster. Se fig. 49. I dette tilfelle er 6% av nitrogenet fastlagt av granbestandet. Tilsvarende tall for fosfor er ca. 1%, og for kalium 0,1%.

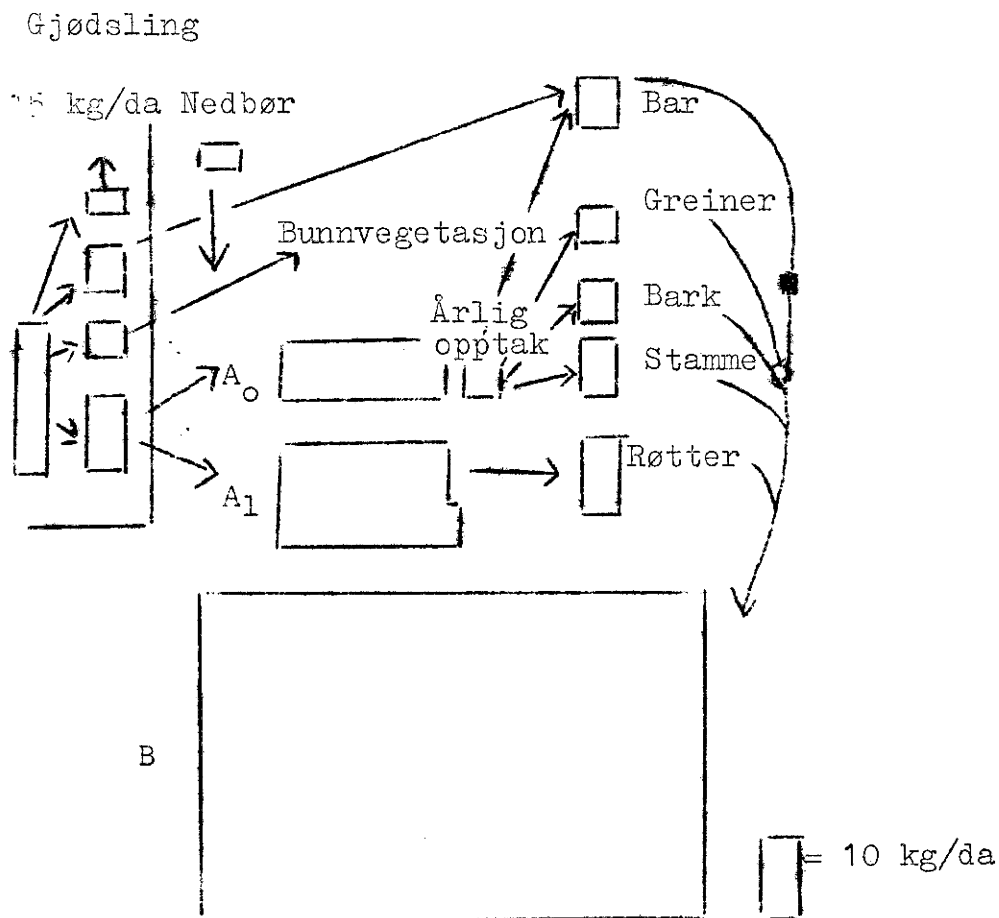


Fig. 49. Nitrogen-innhold og årlig omsetning i 53-årig granbestand i SV-Sverige. Løpende tilvekst $1,4 \text{ m}^3/\text{da}$ (etter TAMM 1963).

En stor del av de næringsstoffer plantene bruker sirkulerer internt, dvs. at de trekkes inn før blad- eller nålefall. Se fig. 50. Av spesiell interesse er tilførslen av nitrogen med nedbøren. Denne beløper seg til omkring $2 \text{ kg}/\text{da}$ og år i SV-Sverige - og minker til ca. $0,1 \text{ kg}$ i indre Norrland. Disse verdier er antagelig økende (åkerbruk, industriforurensning m.m.), selv om mye også kommer fra havet. Tilsvarende forskjeller mellom ulike områder er det vel også hos oss. Produksjonsmessig må dette ha meget stor betydning.

En del vegetasjonsformasjoner innhold av nitrogen og aske er vist i tab. 18.

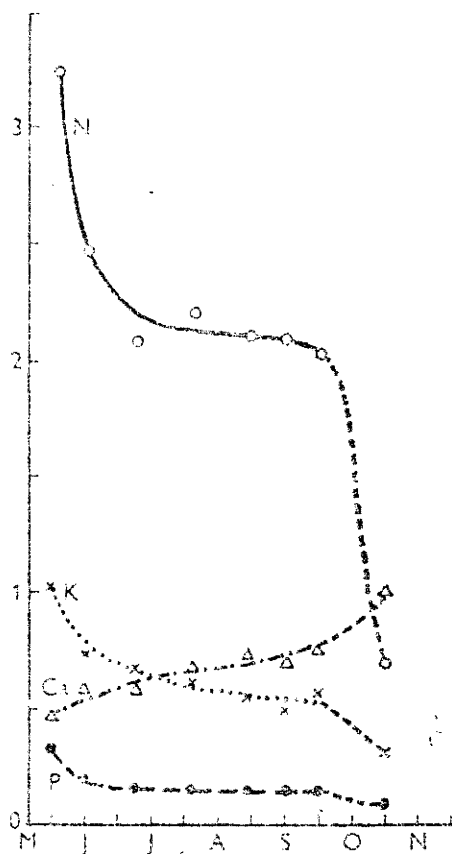


Fig. 50. Innholdet av forskjellige næringsstoffer i bjørkeblad i løpet av vegetasjonstida (fra STÅLFELT 1960).

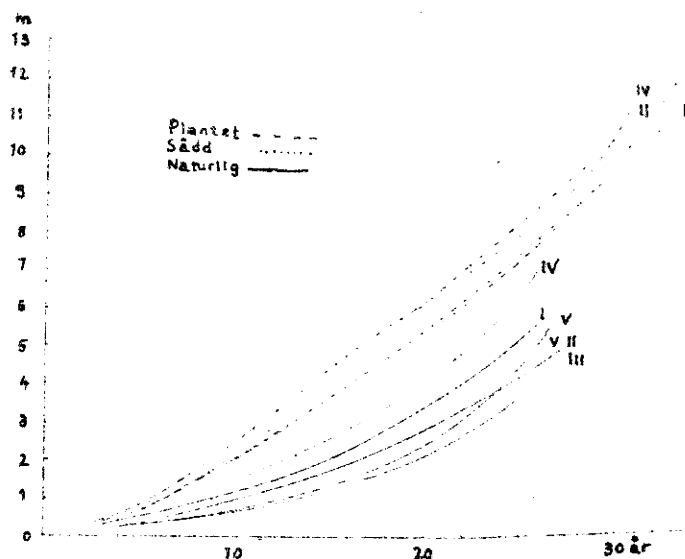


Fig. 51. Høydeutvikling på brent furuflate for plantet og naturlig forynget skog. Naturforyngelsen er etablert 7 år senere enn plantningen (STRAND 1956).

Næringsinnholdet i biomassen er først og fremst avhengig av den stående (kubikk) masse. En sterk oppsamling av næringsstoffer skjer særlig i skogsamfunnene. I nordlige områder er nitrogen det næringsstoff som tas opp i størst mengde. Grasrike samfunn tar opp mye silisium, likeså de tropiske skoger (Si er her lettløselig). Derimot er askeprosenten i strøet økende mot aride områder (høyt osmotisk trykk i celledsaften) og for eutrofe samfunn. Forholdet mellom mengden av strøsjikt og strøfall viser at omsetningshastigheten av næringsstoffene varierer sterkt. I nordlige områder med oligotrof vegetasjon er bare en liten del av næringskapitalen i bruk, i en tropisk regnskog kan praktisk talt all næring være

kg/da	Alpin lyng- hei	Bar- skog	Skog- bevokst myr	Bøke- skog	Gras- steppe	Sub- tropisk ørken	Sa- vanne	Tropisk regn- skog
Bladmasse	11	64	45	45	19	1	18	292
Stammemasse	3	167	11	245	-	25	40	525
Røtter	77	104	5	144	87	20	40	290
Røttenes %-vise andel	85	31	78	34	82	42	41	26
Årlig opptak	11,0	18	11	49	48.2	20.2	31.9	203
" strøfall	10.7	15	7	35	48.2	19.4	31.2	154
% N av nærings- stoffer i opptaket	47	36	37	29	25	13	25	21
Aske % i strø- fallet	2.3	1,9	2,5	3,0	3,2	7,4	3,2	4,6
Strøets hoved- elementer	N	N Ca K	N Si Ca	Ca N Si	Si N Ca	Ca Si N	Si N Ca	Si N Ca
Strøsjikt	420	210	?	100	30	-	-	18
Strøsjikt/ Strøfall	39	14	>50	3	< 1	< 0,1	< 0,1	0,1
Profiltipe	Podsol sumpjord brunj.svartj. ørkenj.						lateritt	

Tab. 18. Aske + nitrogen (kg/da) i forskjellige vegetasjonsforma-
sjoners biomasse (etter RODIN & BASILEVIC 1968).

bundet i biomassen. Den tropiske regnskogs enorme frodighet er ikke et uttrykk for en tilsvarende produktivitet hvis marka utnytted til andre formål. Hvis nærings sirkulasjonen brytes, er reservene uttømt i løpet av få år. Se tab. 19.

Fosforinnhold (utbyttbart) kg/da	Furuskog (i England)	Bøkeskog	Tropisk regnskog
I vegetasjonen	3	4	14
I jordbunnen	12	5	1½

Tab. 19. Utbyttbart fosfor (kg/da) i vegetasjonen og jordbunnen i engelsk furu- og bøkeskog og i en tropisk regnskog.

Også hos oss er vegetasjonen det avgjørende ledd i næringsssirkulasjonen selv om utslagene ikke kommer så raskt. På brent furumark er det påvist forhold som antyder en sterk utvasking hvis ikke foryngelsen etableres raskt. Se fig 51 (s. 73).

I det vestlige Mellom-Europa kan det påvises at områder som har vært brukt som hede (lynghei) har en lavere bonitet enn tilsvarende områder som har vært skogkledt. Gjennom lange tider er næringsstoffer blitt trukket ut av systemet (kjøtt, gjødsel og strø) og under røsslyngen er jordprofilet blitt sterkt forandret. Den naturlige eikeskog har en podsolert brunjord, mens det under røsslyng utvikles et meget markert humuspodsolprofil, ofte med aurhel-le. En av grunnene til at lyngheiene ikke vokste igjen med skog (ved siden av beite og brenning) er røsslyngens evne til å konkurrere med treforyngelsen. Det er mulig at det er røsslyngens mykorrhiza som påvirker trærnes mykorrhiza og hemmer næringsopp-taket (særlig av P).

I våre torvmyrer brytes næringsssirkulasjonen ved at strøet ikke omsettes, men lagres som organisk materiale. Planteveksten på de sentrale deler av store torvmyrer blir derfor helt avhengig av næringsstilførselen med nedbøren, støv m.m. I nærheten av skogkan-ter mottar myra strø fra denne, slik at mer kravfulle arter kan vokse (f.eks. granstarr). Skogen på fastmarka inntil store snau-myrer derimot er ofte mer mager enn jordbunnsforholdene skulle til-si - her brytes næringsssirkulasjonen ved "strøtap" til myra. Se fig. 4.

I magre nordlige granskoger (HMT) kan det også samles store meng-der inaktiv humus med nedsatt vitalitet og vekst til følge. Snau-hogst med brenning og innblanding av bjørk og furu (høyere mark-temperatur og mer variert strø) gir bedre forhold (SIREN 1955).

Et meget aktuelt problem er virkningen av det økte svovelnedfall over Vest-Europa som er observert de siste år. Svovelsyre løser katjoner i jordsmonnet og tar dem med seg til grunnvannet. Føl-gene blir øket utvasking og økende forurensning av vassdragene. DAHL og SKREE (1969) har regnet på betydningen av SO_2 -nedfallet for utvasking i furuskog. I SV-Skandinavia vil svovelnedfallet kunne føre vekk en katjonmengde som tilsvarer 1 kg $CaCO_3$ pr. de-klar og år. Det svarer på mager furumark til $1\frac{1}{2}\%$ av profilets kat-jonmengde. Hvis utviklingen fortsetter slik, vil dette kunne for-andre samfunnenes trofigrad totalt.

3.66 Strømsetningen

Både mengde og kvalitet av strøet er viktig for strømsetning og humustilstand. Som strø regner en vanligvis bare det som faller over jorda. Også rotsystemene har sitt "strøfall", som imidlertid er meget dårlig kjent (for skog regner en ofte ca. 20% av totalt strøfall - tilsvarende røttenes andel av biomassen). Den mengde strø som bestandene produserer, varierer med bestandsforholdene. Tette unge bestand har størst strøfall. Eldre og glisne bestand produserer betydelig mindre strø, mens bidraget fra bunnvegetasjonen øker. Forholdet mellom strøfall og produksjon varierer tilsvarende. I yngre, "effektive" bestand utgjør bladstrøet bare mellom 1/3-1/2 av vedproduksjonens vekt (gran og bjørk på Äs, MORK 1962). I fjellskog utgjorde bladstrøet fra 1/2-2/3 av stammetilveksten for gran og furu, mens et uveksterlig bjørkebestand produserte 1½ gang så mye strø som vedmasse. Se også fig. 52.

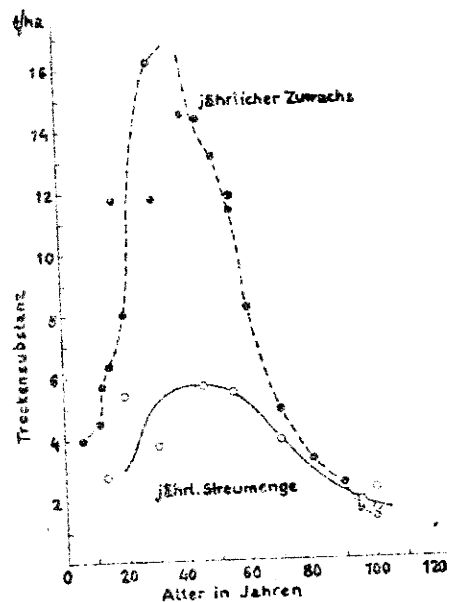


Fig. 52. Stammetilvekst og strøfall hos furu (fra WALTER 1968).

De faktorer som synes å være av størst betydning for strømsetningen er pH (kalkinnhold) og C/N-forholdet. Strøets mekaniske hardhet (lignifisering, SiO₂ og CaCO₃-innhold) spiller også en viss rolle. Se fig. 53.

	C/N	pH	
Mull	Ulme (<i>Ulmus</i>)	28	45
	Schweizerle (<i>Alnus glutinosa</i>)	15	45
	Esche (<i>Fraxinus excelsior</i>)	21	51
	Robinie (<i>Robinia pseudacacia</i>)	14	54
	Trauberkirsche (<i>Prunus padus</i>)	22	
	Weißbuche (<i>Carpinus betulus</i>)	23	
	Edelkastanie (<i>Castanea sativa</i>)	23	45
	Bergahorn (<i>Acer pseudoplatanus</i>)	52	45
	Linde (<i>Tilia</i>)	37	54
	Eiche (<i>Quercus</i>)	47	47
	Birke (<i>Betula</i>)	50	55
	Zitterpappel (<i>Populus tremula</i>)	63	57
	Roteiche (<i>Quercus robur</i>)	53	48
	Rolbuche (<i>Fagus sylvatica</i>)	51	49
Moder	Fichte (<i>Picea excelsa</i>)	48	41
	Kiefer (<i>Pinus silvestris</i>)	66	42
	Douglasie (<i>Pseudotsuga Douglasii</i>)	77	
	Lärche (<i>Larix europaea</i>)	113	42

1. Jahr		2. Jahr		3. Jahr		4. Jahr		5. Jahr	
H	F	H	F	H	F	H	F	H	F
Zersetzung gering					Zersetzung stärker				

Fig. 53. Gjennomsnittlig nedbrytningstid for strø fra forskjellige treslag. Til venstre strøets C/N-forhold - til høyre pH (fra ELLENBERG 1963).

Det miljø der strøet omsettes spiller en meget stor rolle for nedbrytningshastigheten. Se tab. 20.

Profiltype	Bøkestrø	Granstrø
Brunjord	9	17
Podsolert brunjord	10	40
Pseudogley-podsol	20	120
Jernpodsol	40	120

Tab. 20. År før fullstendig mineralisering av gran- og bøkestrø på forskjellige jordprofil (fra WALTER 1968).

Strøets egenskaper varierer mye med voksestedet. Se tab. 21. Forskjellige deler fra samme individ har også ulikt innhold av næringsstoffer. Ved vanlig løv- eller nålefelling trekkes en stor del av næringsstoffene ut før felling. Sommerstrø har mye større innhold av næringsstoffer. Se også fig. 50.

		Aske %	% av aske					
			CaO	K ₂ O	P ₂ O ₅	SiO ₂	Fe ₂ O ₃	M _n O
	Sand	2.6	40	6	6	18	8	2
Furu	Morene	3.1	53	6	5	14	6	2
	Kalk	3.7	53	5	3	15	4	-
Gran	Morene	8.0	30	2	3	43	3	1/4
	Sand	6.9	21	8	6	37	5	2
Bøk	Morene	6.6	41	4	3	29	2	1
	Kalk	6.4	39	5	4	25	1	1/3

Tabell 21. Strøegenskaper og voksested (WITTICH 1939).

Strømengden fra bunnvegetasjonen i sluttet skog betyr relativt lite (opp til 10% av strøfallet fra trærne). Strømengden fra mosedekket i moserike bestand er av samme størrelse. På snauflater og i åpen skog får bunnsjiktet en betydelig høyere produksjon og strøfall. Kvaliteten av bunnvegetasjonens strø varierer mye mer enn for trærne, slik at betydningen for strøomsetningen kan være større enn mengden skulle tilsi. Se tab. 22.

	pH	Aske %
Turt	6.9	15.4
Skogburkne	5.9	9.9
Maiblom	5.6	7.1
Blåbær	4.5	5.0
Røsslyng	4.4	3.1
Tyttebær	3.7	2.3

Tab. 22. Strøegenskaper for noen skogplanter (fra AALTONEN 1948).

For å vurdere humusens evne til å gi fra seg nitrogen har det vært utført en rekke forsøk med lagring og nitrogenmobilisering av humus- og jordprøver. Det ser ikke ut til at dette kan gi direkte mål for nitrogenmobiliseringen i skogen. Men det viser seg at under gode fuktighetsforhold har temperaturen meget stor betydning. Ved de temperaturer en vanligvis har i skogbunnen skjer det liten eller ingen N-frigjøring. Dette er kanskje noe av forklaringen på den sene omsetning i B-sjiktet. Den raske omsetning av strø og humus på snauflater er nok også bl.a. betinget av de

høyere temperaturer (og større og jevnere fuktighet). Det er også en mulighet for at sykliske variasjoner i temperaturforholdene kan forandre hastigheten av næringsstoffomsetningen, og altså ha en indirekte effekt på veksten.

3.67 Næringstap ved hogst.

De gjødselmengder som føres vekk fra bestandene ved hogst varierer med hvor barking og kvisting foregår. For næringsmengdene i de forskjellige deler av treet har vi en svensk undersøkelse. Nitrogeninnholdet i stammen var i gjennomsnitt 16%, i stamme og bark 28% av hele treetts innhold over stubbe.

Hvilken effekt fjerning av næringsstoffer ved hogst har avhenger også av systemets totale næringsinnhold. Se tab. 23.

Kg N/da	Biomasse over marka	Røtter	Ao	A ₁ og A ₂	B	Sum
Furu middels bon. (3 m ³ /da)	5	1	29	27	42	104
Antatt gjennomsnittsalder på humusen			140	230	400	
Gran høy bon. (29 m ³ /da)	33	8	29	47	570	687

Tab. 23. Nitrogeninnhold (kg/da) i biomasse og jordprofil for furu- og granbestand (etter TAMM 1963).

Det er altså ikke ubetydelige mengder med næringsstoffer som føres vekk ved hogst. Næringsmengden i bar og greiner øker antagelig lite etter at bestandene har sluttet seg. Innholdet i bark og ved vil derimot kunne øke mye i masserike bestand.

I eldre furubestand kan biomassens andel av nitrogenet derfor bli atskillig høyere enn i tabell 22 (>10%). Aldersbestemmelsene av humusens karboninnhold støtter det syn at omsetning (og opptakbarhet) av næringsstoffene minsker nedover i profilet. Det meste av den næring som bestandene bruker sirkulerer relativt raskt mellom bestand og humussjikt. Undersøkelser fra svensk Norrland viser en sterk sammenheng mellom nitrogeninnhold i humussjiktet og bestandenes veksterlighet (TAMM og HOLMEN 1967).

En amerikansk undersøkelse viser den prosentiske fordeling av næringsstoffer hos enkelttrær. Se tab. 24.

	Bar og lauv	Bark	Stamme og grove kvister	Røtter og fine kvister
Picea rubens	49	14	26	11
Abies balsamea	68	14	13	5
Tsuga canadensis	59	14	17	10
Pinus strobus	39	21	33	7
Betula papyrifera	31	32	26	11
Acer rubrum	26	38	32	4
Populus tremuloides	32	34	27	7

Tab. 24. Nitrogen i % av totalmengde i forskjellige deler av treet (YOUNG et al. 1965).

Bartrær har en relativt stor andel av nitrogen (og næringsstoffer i det hele) i baret - særlig arter med mange nåleårganger. Hos lauvtrærne lagres mye næring i trærnes bast.

3.7 Biomassen.

I pionersamfunn vil mengden av organisk stoff i biomasse og jordsmonn stadig øke. I klimakssamfunn svarer nedbryting til produksjon, og ved ånding frigjøres det like mye CO₂ som det bindes ved karbondioksydassimilasjonen. Se fig. 54.

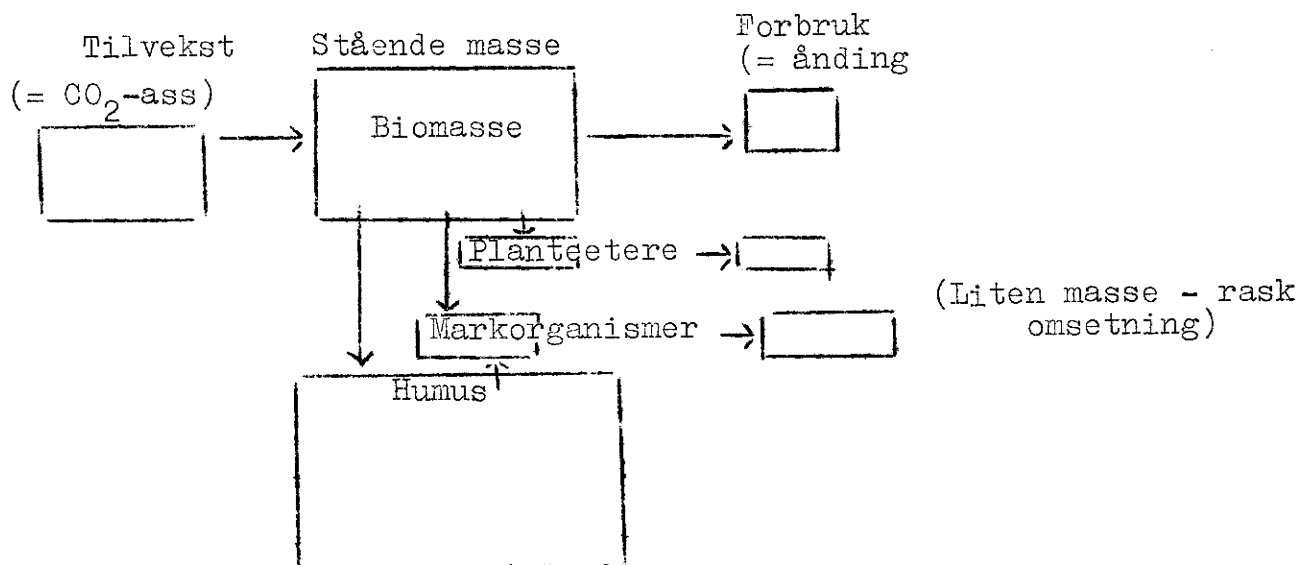


Fig. 54. Tilvekst, stående masse og forbruk av organisk stoff (karbon) i et økosystem. Skjematisk!

For en fullstendig undersøkelse av et økosystems stoffsirkulasjon kreves en uhyre stor innsats med spesialister for alle grupper av organismer. Slike undersøkelser er en av hovedpostene i IBP (Det internasjonale biologiske program).

I våre nordiske skoger vil summen av organisk masse i jorda som regel være større enn den organiske masse i trebestandet. Dette forhold er dog ikke så utpreget som for nitrogeninnholdet - da nitrogen-% øker nedover. Se tab. 25.

Organisk masse tonn/da	Bar	Greiner	Bark	Stamme	Tørrkvist	A ₀	A ₁ +A ₂	B
Furu mid-dels bon.	0.1	0.3	0.2	0.9	0.1	2.4	1.7	2.8
N %	1.42	0.43	0.25	0.08	0.38	1.21	1.59	1.50
Gran høy bon.	1.3	1.7	1.0	9.7	0.3	6.7	3.4	10.6
N %	1.18	0.44	0.48	0.06	0.24	1.72	1.91	2.20

Tab. 25. Organisk masse (tonn/da) og dennes nitrogenprosent for gran- og furuskog i Midt-Sverige (samme bestand som i tab. 23).

I tab. 26 er det satt opp en del data for biomasse og produksjon for de samme vegetasjonsformasjoner som i tab. 18.

kg/da	Alpin lynghei	Bar-skog	Skog-bevokst myr	Bøke-skog	Grassteppe	Sub-tropisk ørken	Savanne	Tropisk regnskog
Biomasse (tonn/da)	3	26	4	37	3	½	3	> 50
Derav:								
assin.deler %	11	6	41	1	18	3	11	8
vedmasse %	6	71	48	73	-	40	47	74
røtter %	83	23	11	26	82	57	42	18
Nettoprod.org.masse kg/da	250	700	340	1300	1120	250	730	3250
strøfall kg/da	240	500	250	900	1120	240	720	2500
Økning org.masse	10	200	90	400	-	10	10	750

Tab. 26. Biomasse (stående) og produksjon pr. år i forskjellige vegetasjonsformasjoner (etter RODIN & BASILEVIĆ 1968).

Av tab. 26 ser vi at biomassen er absolutt størst for skogsamfunn, og likeledes vedinnholdet. Rotandelen er tydelig størst på mager mark og i tørt klima. Nettoproduksjonen av organisk masse øker mot ekvator, igjen unntatt mager mark (myr) og tørt klima (steppe, ørken, savanne).

Mulighetene for effektiv produksjon i bestand av forskjellig alder og høyde influeres også avgjørende av forholdet mellom assimilerende/ikke assimilerende organer. Se tab. 27.

Alder	% andel				Sum av ikke ass.org.
	Blad	Greiner	Stamme	Røtte	
1	13	5	8	74	87
2	7	9	18	66	93
3	5	11	22	62	95
10	2	12	43	49	98
20	1	12	52	35	99
30	0.5	12	57	31	99.5
50	0.3	12	67	21	99.7

Tab. 27. Forholdet mellom andel av ulike organer hos eik av forskjellig alder (fra SUKACHEV & DYLLIS 1964).

3.8 Mekaniske faktorer

3.81 Vind.

Betydningen av vanlige vindstyrker for produksjonen er antagelig liten. Vinden vil bl.a. stadig føre frisk CO₂-rik luft til kronene. På den annen side vil de CO₂-mengder som dannes i jordsmonnet også føres vekk. Sterk vind virker uttørrende på vegetasjonen og humussjiktet. Så lenge vanntilgangen er god, er det dog ikke påvist nedsatt produksjon så sant det ikke oppstår mekaniske skader.

For nærings sirkulasjonen kan transport og omleiring av strø spille en viktig rolle. I våre vanlige bøkeskoger i Vestfold finnes f.eks. de magreste utforminger (med blåbær og smyle) gjennomgående på rygger, koller og vindutsatte steder, mens vegetasjonen i daldrågene, der strøet konsentreres, viser bedre bonitet. Støv fra dyrket mark avsettes ofte ved skogkanter, og den spesielt rike

flora en kan finne på slike steder kan delvis være betinget av dette. I Syd-Tyskland er det registrert nedfall av $1/2 \text{ kg CaCO}_3/\text{m}^2$ og år i skogkanter. Noe av det samme gjelder kanskje den rike kantflora en kan finne i halvåpen skog ned mot sjøen, f.eks. ved Oslofjorden.

Skader på grunn av særlig sterk vind kan være mekanisk ødeleggelse (på bladverk, kvister og ved vindfelling) eller fysiologisk skade ved uttørring. På utsatte kyststrekninger antar de ytterste trær og busker spaljer- eller dynefasong. Omkring oppragende knauser ved kysten er det mulig at det finnes naturlig skogfrie partier, særlig på meget mager mark (mindre regenerasjonsevne). Ved bartregrensen mot fjellet kan en se gran med kroner som er sterkt slitt like over vinterens snødekke. Det skyldes snødrev, eventuelt også uttørring på grunn av vinden. I tørre områder (bl.a. de øst-europeiske stepper) og i visse kyststrøk (med vindskjeve enkelttrær) er det i jordbruket konstatert avlingsøking etter léplantning. For å unngå for mye turbulens bør ikke hekkene være for tette. På en avstand av $10 \times$ høyden er lévirkningen sunket til det halve. En avstand mellom hekkene på $10\text{--}15 \times$ høyden er tilstrekkelig for å gi effekt over hele arealet. Se fig. 55.

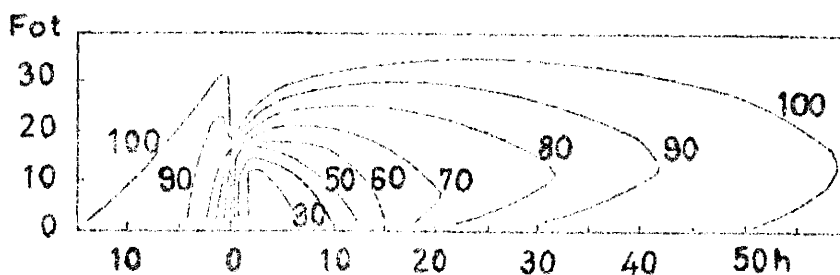


Fig. 55. Vindstyrke (i %) i forskjellig høyde og avstand fra léplantning (fra STRAND 1955).

Risikoen for stormfelling og stormbrekk ser ut til å være størst i nylig gjennomhogde områder. De absolutte vindstyrker er ikke alene avgjørende. Gamle skogkanter og enkelttrær som har vokst fritt opp blåser f.eks. nesten aldri ned. Trær med flatrot (på grunn av fuktighet eller på råhumusmark) er mest utsatt for å rotvelte - særlig hvis marka er oppbløtt (leirjord). Da vindstyrken øker sterkt med høyden over marka - og i forhold til terrengets gjennomsnittshøyde, er høye trær og skog på rygger og åsdrag mest utsatt

De gjennomsnittlige vindstyrker øker i Norge mot vest, fra < 2 m/sek. i de indre deler av Østlandet og Trøndelag, til 4 m/sek. i kyststrøkene fra ytre Oslofjord til Finnmark og > 8 m/sek. eller mer på ytre deler av Vestlandet og Nord-Norge. Se også fig. 56.

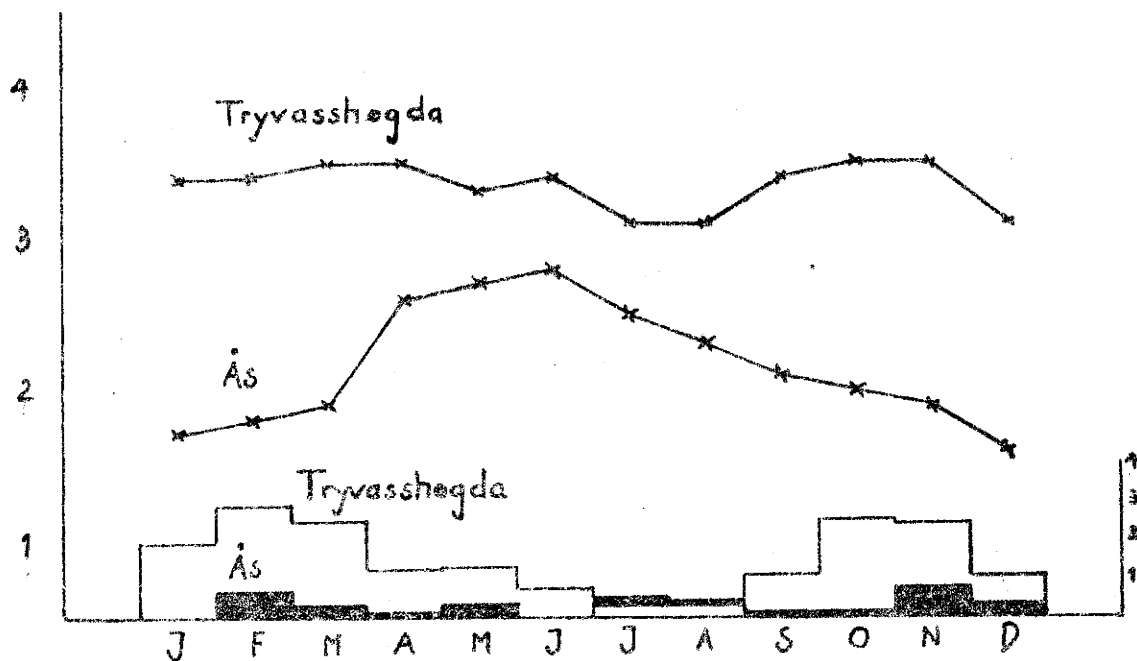


Fig. 56. Gjennomsnittlig vindstyrke og dager med Beafort > 6 (liten kuling) for Tryvasshøgda og Ås.

Frøspredning utenfor kronas projeksjon er for de fleste trær avhengig av vind. Tunge frø f.eks. ask spres lite ut fra mortrærne, bare trær med svært lette frø (f.eks. bjørk) har frøspredning av betydning over 2 x trehøyden. Se fig. 57.

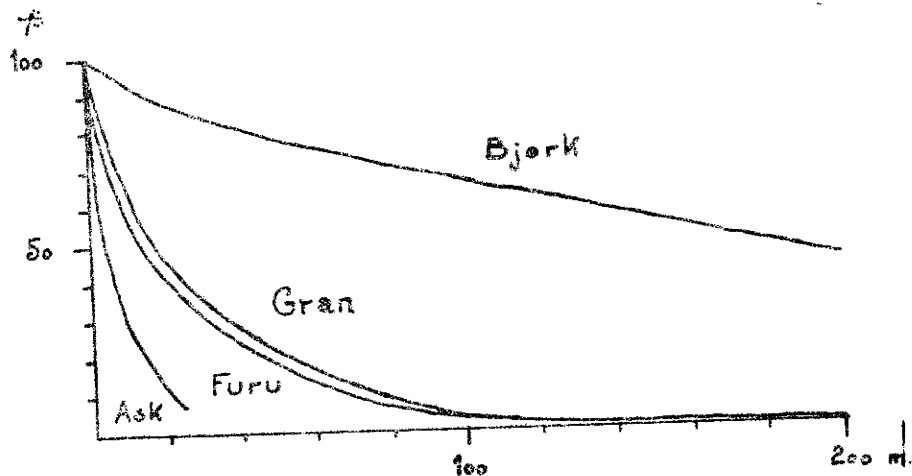


Fig. 57. Frøspredning fra skogkant. Russland (etter SUKACHEV & DYLLIS 1966).

3.82 Snø

Snøbrekk er en viktig faktor i de boreale barskoger. De smal-kronete arter (og raser) som her dominerer må sees som resultat av snøforholdene (seleksjon). Dårlige vekstforhold gir også en tendens til å få slankere kroner. Smale grankroner i våre høytliggende områder skyldes til dels tidlig sommerfrost. Sideskuddene hos gran skyter mye før enn toppknoppene og er derfor mer utsatt for vårfrost.

Rimdannelse kan også føre til skader i ekstreme vær-situasjoner. På sterkt eksponerte topper og langs åpent vann er rimdannelsen ekstra stor, f.eks. langs regulerte vassdrag. Ungplanter kan også klemmes ned av snø som glir i skråninger eller ned fra eldre trær. Sabelformete stammer etter snøtrykk kan en særlig se i bjørkelier i nedbørrike strøk. Alperaser av europeisk lerk har til dels arvelig tendens for sabelkrok.

3.83 Brann

Ved skogbrann mineraliseres mye organisk materiale, og det meste av vegetasjonsdekket (fanerofytter og chamaefytter) dør. Nærings-tilgangen øker og konkurransen avtar slik at vekstvilkårene for nyetablerte planter forbedres radikalt. I naturskog settes det altså igang sekundærsuksesjoner på relativt lave trinn. De gunstige

betingelser for ettårige, krevende plantearter er blitt utnyttet til bråtejordbruk.

I de boreale barskoger etableres pionerskoger med esp, bjørk eller gråor (på frisk og beitet mark), i tørre områder og på tørr mark kan også furu komme direkte. I nordfinske råhumusgranskoger tar det ca. 300 år før klimakssamfunnet igjen er bygd opp. På mark med furuskogparaklimaks etableres sluttsamfunnet nesten direkte. (Kfr. også Pinus contorta og banksiana).

I fuktige subtropiske skoger er mange av de verdifulle furuarter pionertrær i lauvskogklimaksområder. Brann spiller i disse furuskoger en avgjørende rolle både for etablering og for å hindre at lauvskogforyngelsen tar overhånd (Sydstatene i USA, Mellom-Amerika, SØ-Asia m.m.). Se også kap. 4.12. De tropiske monsunskoger har også spesielle trearter (visse Eucalyptus og Acasia-arter) som tåler brenning. Slike skoger mangler oftest busksjikt og er svært grasrike, og en har alle overganger til savanne og grassteppe.

På grassteppene (prærie, pampas osv.) har skogen måttet vike helt for beite og brann. Grensen mellom skog og steppe er ofte skarp og betinget av grasbrannenes utbredelse. Etablering av trær hindres av konkurranse fra grasdekket, av brann og beiting. Skogen går ofte langt inn i steppene på sand- eller steinrik mark (mindre gras) eller i daldråg (ikke så utsatt for brann).

3.9 Biologiske faktorer.

3.91 Konkurransen

(Se også avsnitt 2.15)

I et sluttet vekstsamfunn er en eller flere av vekstfaktorene (lys, næring, varme) nyttet fullt ut. Den andel som hvert individ klarer å disponere av den kritiske faktor er begrenset. Sjøltes noen individer ut, okkuperes dette livsrom av de gjenværende. I trebestandene er det etter hvert som trærne vokser, en stadig kamp for å utvide kronearealet (etter hvert som massen av ikke-assimilerende, men respirerende vev øker). I naturbestand vil det derfor være en stadig sjøltynning der de tolerante arter og de sterktvoksende individer overlever. Se fig. 58.

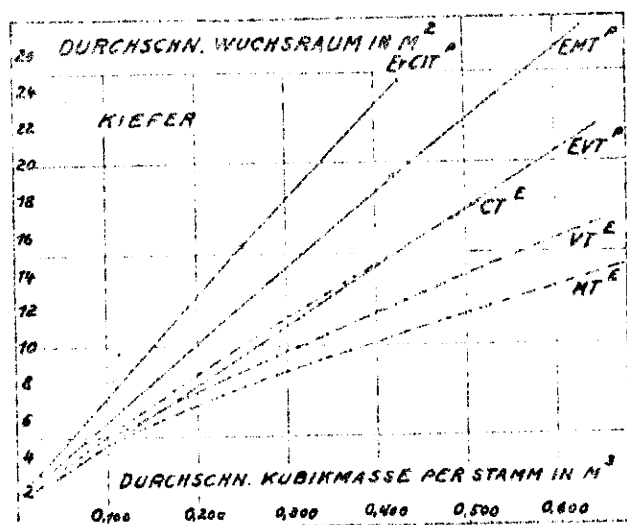


Fig. 58. Størrelse (m^3) og vekstform for furu i forskjellige skogtyper. P = Nord-Finland. E = Syd-Finland (fra AALTONEN 1948).

Også sjiktene i et bestand konkurrerer. Trebestandet har best lysforhold og størst assimilasjonsoverskudd og vil derfor også kunne konkurrere mest effektivt om vann og næring (kfr. virkning av rotbeskjæring). Bunnvegetasjonen kan likevel klare seg med mindre lys enn trærne på grunn av større andel med assimilerende vev. Småplanter av gran og furu kan i bestandene leve som dvergplanter nesten uten stammetilvekst. Furuforyngelse er meget lyskrevende ($> 25\%$ av frilandslyset) og dvergplanter av furu finnes mest i lav- og røsslyngtype. Dvergplanter av gran forekommer mest i blåbærtypen, på de bedre marker vil det være næring og vann nok til en normal utvikling.

3.92 Kulturinngrep

(Se "Nogle træk af de sydsandinaviske løvskoves udvikling --", BJERKE 1957).

Rydding og oppdyrking har etter hvert tatt mye av de beste skogboniteter. Men utenom dette har mennesket tidlig satt sitt preg på skogene. De viktigste forhold er beite, forhøsting og "shifting cultivation" (= bråtebrenning).

Ved beite forandres bunnvegetasjonen, markegenskapene og treslags-sammensetningen. Ved vanlig skogsbeite hemmes de fleste lauvtrær, mens gran, furu og særlig gråor spares. I Mellom-Europas lauvskogområder er de viktige eik-agn-bøkskoger vanligvis oppstått av beitete stubbeskoger. Svinebeite, som var meget utbredt, fremmet derimot i utpreget grad bøkeforyngelsen. I Europas atlantiske områder med vinterbeite og lyngbrenning ble skogen på mager mark helt utryddet over store områder. Stor betydning må også den enorme innsamling av vinterfôr, lauvris, lyng, furu- og granbær, bast (skav) og skjeggglav ha hatt.

De naturlige viltstammer kan også påvirke foryngelsen av forskjellige treslag mye. I Mellom-Europa er det f.eks. tydelig at de store rådyrstammer hemmer edelgran, mens gran og bøk klarer seg bedre. Av nyere dato er de rent forstlige inngrep, innføring av nye treslag, nye sykdommer, gjødsling og jordarbeiding osv.

4. DE KLIMATISKE VEGETASJONSFORMASJONER.

(Se "Climate, soils and vegetation", MONEY 1954, ODUM 1964, s. 159-272 eller "Pflanzengeographie", SCHUBERT 1966, s. 159-272.)

4.1. Vegetasjonssoner.

Med vegetasjonsformasjoner menes enheter som karakteriseres ved hjelp av livsformer, f.eks. sommergrønn lauvskog, grassteppe osv., i motsetning til vegetasjonssamfunn som karakteriseres av arter og slekter. Enheter som kjennetegnes av en bestemt horisontal-utbredelse kalles hos oss for sone, de som karakteriseres ved en bestemt vertikalutbredelse (høydebelte) kalles region. (Sone kalles på tysk - Zone, på engelsk - region. Region kalles på tysk Stufe, på engelsk - zone.)

I arktiske og tempererte områder er det først og fremst temperaturen som bestemmer vegetasjonsformasjonenes fordeling, i subtropiske og tropiske områder er fuktighetsforholdene avgjørende. Se fig. 59.

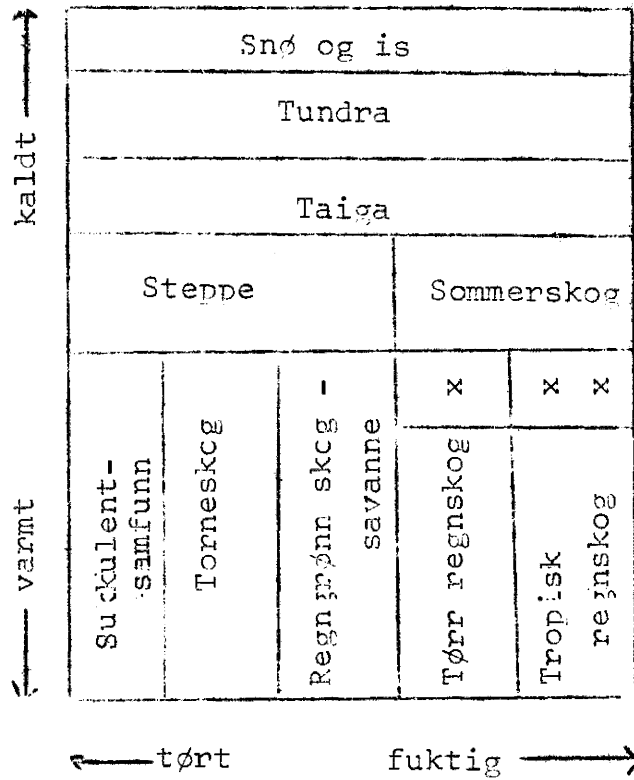


Fig. 59. De klimatiske vegetasjonssoner i forhold til temperatur og fuktighet. x = middelhavsvegetasjon. xx = laurbærskog. Skjematisk!

4.11 Den tropiske sonens vegetasjon.

Etter nedbørmengde og fordeling har en i tropiske områder disse hovedtyper av vegetasjonsformer: Se også fig. 60 og 61.

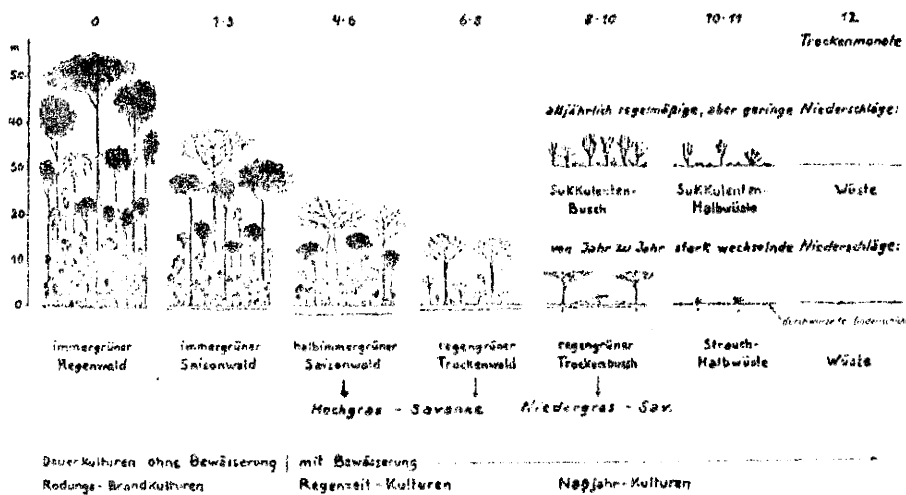


Fig. 60. Klimatiske vegetasjonsformasjoner ved økende tørke i Perus lavland (ELLENBERG 1959).

Helårsregn	Tropisk regnskog ↓
Monsunregn	{ Tørr eviggrønn skog → Langgrassavanne
	{ Regngrønn skog → Kortgrassavanne
Ørkenklima	{ Torneskog → Busksavanne
	{ Sukkulentsamfunn

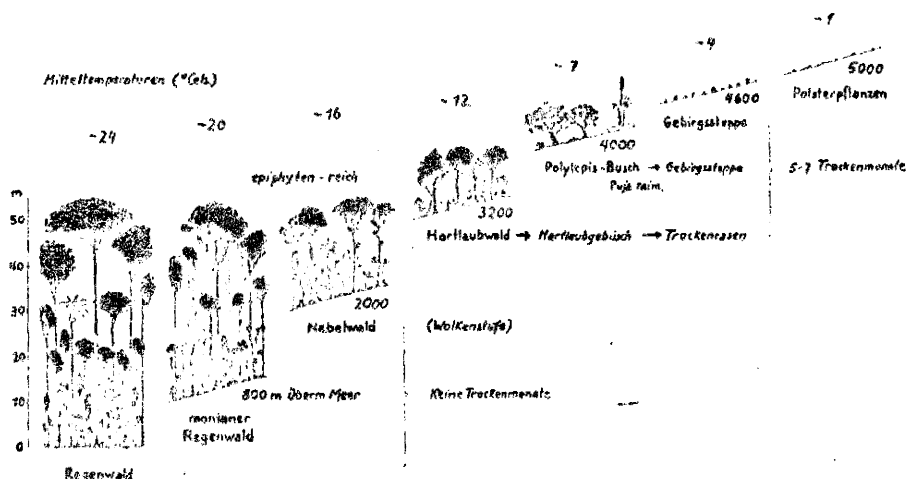


Fig. 61. Klimatiske vegetasjonsformasjoner ved økende høyde over havet (regioner) i Peru. Over skydekket blir klimaet tørrere igjen (ELLENBERG 1959).

6.11.1 Tropisk regnskog. Finnes vesentlig nær ekvator og langs kystene i Mellom- og Syd-Amerika, Afrika, Sydøst-Asia og Australia.

Typisk for regnskogene er velutviklete tresjikt, lite bunnvegetasjon, men rikelig og yppig forekomst av lianer, epifytter, saprofytter, halvparasitter (misteltein) og klamrere. De siste er planter som spirer og vokser oppe i trærne som epifytter. De sender etter hvert stylvterøtter ned til marka og utvikler seg til trær som vokser rundt vertstreet og kan kvele dette helt. Se fig. 62.

Trebestandene er svært artsrike, men de enkelte arter skal være meget enhetlige av utseende, med store læraktige blad, som i de lavere sjikt har dryppespisser. Mange trær har brettøtter. Kauliflori (blomster og frukt direkte fra stammen) er alminnelig. Den tropiske regnskogen er ikke særlig høy, hovedsjiktet ofte

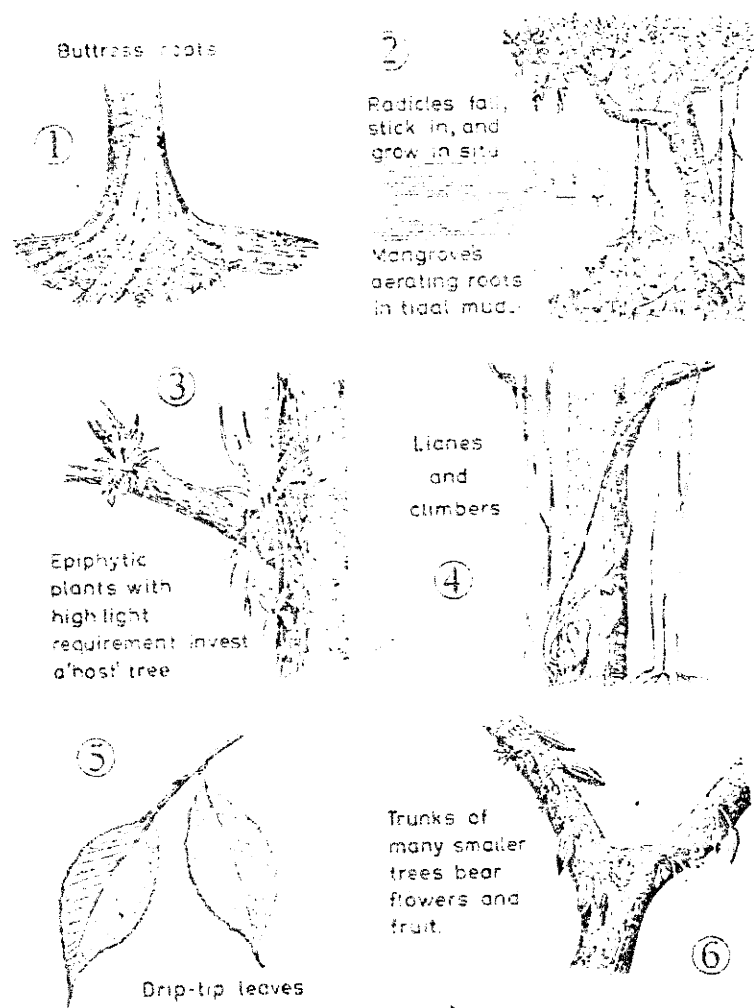


Fig. 62. Karakteristiske trekk ved tropisk regnskog. (MONEY 1965).

omkring 35 m og med lavere sjikt ved 20 og 10 m. Bare 1% av dagslyset når jordbunnen. Bunnsjiktet kan ofte vesentlig bestå av frøplanter av forskjellige trær. Disse kan leve lenge som dvergplanter. Ved en eventuell hogst skjer det derfor en meget rask utvikling og igjenvoksing.

Regnskogområdene har en ufattelig rik flora. I Amazonbekkenet er det således kjent over 2500 arter av store trær. Andre livsformer er like tallrike. Trærne hører mest til familier som er ukjente hos oss, men trær av erteblomsfamilien, korgplantefamilien og rosefamilien finnes.

Jordprofilet er laterittisk, dvs. at seskvioksyder og kiseltsyre er sterkt utvasket og at jern- og aluminiumforbindelser dominerer.

Ren lateritt er en ekstrem utforming, steinhard med liten evne til å holde vann og næring. Typen kan oppstå etter hogst og bråtebrenning i regnskogen og bærer en mye fattigere vegetasjon enn denne.

Produksjonen av stammemasse er ikke så stor som en skulle vente på grunn av stort åndingstap, epifyttenes og lianenes andel osv. Det er gjort en sammenligning mellom en dansk bøkeskog (se kap. 3.12, fig. 19) og en tropisk regnskog. Se tab. 28.

	Bruttoprod.	Strøfall	Resp.tap	Tilvekst
Bøkeskog, 25 år	2.2	0.4	0.9	0.9
Tropisk regnskog	5.2	0.4	3.9	0.9

Tab. 28. Produksjonsdata (tonn/da) for dansk bøkeskog ved den løpende tilveksts kulminasjon og for en vestafrikansk regnskog.

Respirasjonstapet er i bøkeskogen 40% (for ungskog og eldre bestand opp til 47%) mens dette for den tropiske regnskog er antatt til hele 74% av bruttoproduksjonen. Til tross for at regnskogen har over dobbelt så stor bruttoproduksjon (lengre veksttid) er produksjonen av vedmasse i dette tilfelle omtrent den samme. Den nyttbare masse i regnskogene er enda mindre som følge av det store artsantall. Også som dyrkingsjord er disse områder mindre fruktbare enn man kunne vente, fordi det meste av næringskapitalen som regel er bundet i biomassen. Se kap. 3.65 og tab. 18 og 19.

Pionersamfunnene i sekundærsuksjonene (secondary forests) skiller seg markert ut fra klimaksskogen (primary forest), variasjonen i livsformer, bladtype m.m. er ofte mye større. Ved jordødeleggelse kan en få irreversible forandringer, ved laterittisering til torneskog, ved podsolering av sure bergarter til lyngrike skogsamfunn (paraklimaks). Ved beite og bråtebrann kan regngrønn skog oppstå (subklimaks?).

Andre skogformer opptrer på forsumpet mark (ofte mye palmer), i bergskoger (mye moser, epifytter og lyngarter) og i saltyann, dvs. mangrove. Mangrovetrærne er en uhyre spesialisert gruppe med bare noen få slekter og arter. De kan blant annet begrense saltinnholdet

i det vann som røttene tar opp, og de skiller også ut salt gjennom spesielle kjertler.

4.11.2 Monsunskog og savanner. For overgangen mellom regnskog og monsunskog og mellom de forskjellige typer av denne, er lengden av de tørre perioder mer avgjørende enn total nedbørmengde. Monsunskogene er mye artsfattigere enn regnskogen, og trærne har mindre, mer læraktige blad. Lauvet beholdes ofte 1-2 måneder inn i tørketida, og trærne skyter og blomstrer gjerne før regnet setter inn (innebygget kalender).

I mange områder er monsunskogene ved brann og beite omvandlet til savanner eller grasstepper. Grasartene begunstiges i forhold til treforyngelsen ved brann, beite og tørkeperioder, særlig på tung (dvs. vekselvåt) jord. Etter økende tørketid har en disse hovedtyper:

Tørr eviggrønn skog krever relativt mye regn. Ved brann og beite overføres de til langgrassavanner (elefantgraset blir fra 2-4 m høyt). Disse områdene egner seg godt til dyrking, og er også de beste marker for skogreisning med hurtigvoksende arter.

Regngrønn skog har mange småbladete 20-30 m høye trær med paraplyformete kroner (f.eks. Acacia). Tørketida er her meget utpreget (brannfare), og svært store arealer er gått over til savanne eller kortgrassteppe.

Torneskog er fra 5-10 m høy, til dels med eviggrønne trær (kort vekstperiode). Disse har ofte meget dype røtter slik at de kan hente opp vann også i tørketida.

4.11.3 Sukkulentformasjoner. Dette er de tørreste områder (ørkener) hvor vegetasjonen ikke lenger er sluttet. Her er nedbøren for liten til at det blir noe sigevann, rotsjiktet er derfor i motsetning til torneskogen meget grunt. De flerårige vekster (sukkulenter) samler vann i spesielle organer for å overleve tørkeperiodene. Ettårige arter og geofytter utvikles ofte yppig etter regn (blomstrende ørken).

4.12 Subtropiske vegetasjonsformasjoner.

Utenfor de tropiske områder blir temperaturvariasjonene gjennom året mer markerte, og frost kan forekomme. De subtropiske områder (mest mellom 30 og 40°) ligger stort sett utenfor det tropiske monsunregn og er relativt tørre. Bare på østsida av kontinentene er det helårsregn og yppig laubærskog. På vestsida av kontinentene er vinterregn typisk med middelhavsvegetasjon. I det indre av kontinentene er det grasformasjoner som går jevnt over i de tempererte stepper.

Laubærskogene kjennetegnes ved eviggrønne og sommergrønne lauvtrær, eikearter, kamfetre, laurbær, magnolia m.fl. Som pioner- eller subklimakssamfunn etter brann er furuarter vanlige. I mange områder f.eks. Sydstatene i USA er disse pionerskoger de mest verdifulle. Brenning i bestandene kan være nødvendig for å drepe eikeforyngelse, forhindre mulighetene for kronebrann, lette konkurransetrykket for foryngelsen osv. Kjente arter er longleaf pine (Pinus palustris) og pitch pine (Pinus rigida).

Middelhavsvegetasjon preges av det særpregete klima med vinterregn og sommertørke. De typiske trær er eviggrønne, med små læraktige blad (Hartlaubwald, sclerophyllous forest). Produksjonen i disse skoger er liten på grunn av vannmangel om sommeren og et relativt ineffektivt fotosynteseapparat (tørkebeskyttelse). Degraderte samfunn (subklimaks-) på grunn av brann og beite spiller stor rolle. Se fig. 63.

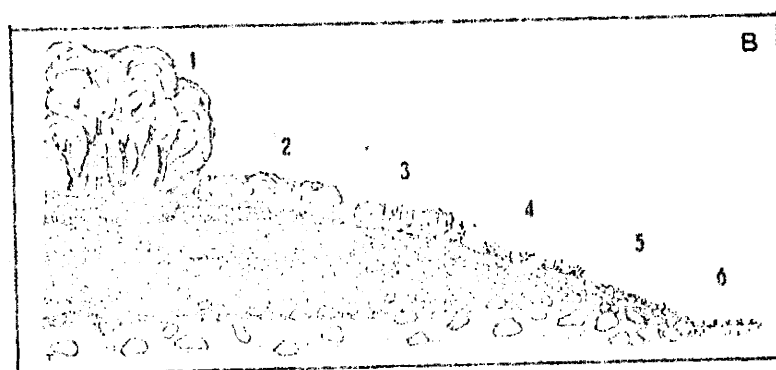


Fig. 63. Degradasjon fra eviggrønn eikeskog (1) til macchie (2) og garrigue (3 og 4) i middelhavsklima (SCHMITHUSEN 1968).

4.13 Den tempererte sones vegetasjonsformasjoner.

I den tempererte sone er vinteren den kritiske periode. I de sydlige deler er veksttida lang og jordbunnsforholdene gode, slik at sommergrønne lauvskoger med mesomorfe, relativt store blad er den mest effektive type. I det indre av kontinentene er klimaet tørrere og mer kontinentalt med enorme områder med grasrike stepper. I de nordlige områder med korte somre og dårligere jordbunnsforhold hersker de boreale barskoger.

De sommergrønne lauvskoger dominerer i Mellom-Europa, Øst-Asia og det østlige Nord-Amerika. Klima og vegetasjon virker sammen til å gi en gunstig jordbunnstype, brunjord. Disse områder er derfor meget sterkt oppdyrket, og kulturen har også satt sterke preg på den "naturlige" vegetasjonen. Skogen er ofte preget av gamle bruksmåter. Se også avsnitt 3.92.

Grasstepper avløser lauvskogene i de indre deler av Europa og Asia (steppe) og Nord-Amerika (prærie). Lignende grasformasjoner finnes i Syd-Afrika (grassveldt), Syd-Amerika (pampas) og i Australia.

Grasbrann og store populasjoner av planteetere har alltid eksistert i disse områder. I tempererte områder mangler trearter som kan klare å vokse opp under slike betingelser. Den typiske jordbunn under steppe er svartjord (czernozem). Dette er en meget fruktbar mark, særlig egnet for korndyrking.

De boreale barskoger brer seg sirkumpolart over de nordlige deler av Europa, Asia og Nord-Amerika. Nåletrærnes xeromorfe bygning gjør at de tåler frosttørke bedre enn de storbladete lauvtrær fra de sommergrønne lauvskoger. De kan også utnytte våren og høsten bedre for assimilasjon enn disse. På den annen side er nettoassimilasjon pr. bladareal eller vekt relativt lav, likeså respirasjonen (og evnen til rask vekst) slik at på åpen mark (pionerforhold) er småbladete lauvtrær mer konkurransedyktige.

Økologiske forhold	Tilpasning	Treslag		
Korte somre	Eviggrønt bar	Picea } klimas		
Mye snø			Smale kroner	Abies }
Sidelys	Flate rotsystem	Pinus } paraklimaks		
Podsol			Larix }	
Permafrost				Betula }
			Populus }	

Treslagssammensetningen i den boreale sone varierer en del etter oceanitet- og humiditetsgrad. Klimakstreslagene hemlock, edelgran og gran begunstiges tydelig av et humid (fuktig) klima, men opptrer ellers både i oceaniske og relativt kontinentale områder. Furu og i særlig grad lerkeartene er derimot mest konkurransedyktige i et kontinentalt, gjerne relativt arid klima. Hos oss mangler grana helt eller trer sterkt tilbake i de mest kontinentale områder i øvre Gudbrandsdal og Østerdal og i indre Finnmark. I Alpene er bøk og edelgran dominerende i de ytre oceaniske områder, lengre inn blir det mer gran, og i de indre kontinentale og aride områder opptrer så furu, cembrafuru og lerk.

4.14 Den polare skoggrense

Den polare skoggrense følger i store trekk juliisotermen for 10°C. Mellom tundra og skog er det vanligvis et område med "skogtundra", med åpne partier og holt med trær, alt etter mikroklima, jordbunn og foryngelsesforhold. Særlig for bartrærne er foryngelsesforholdene kritiske på grunn av liten frøtilgang og soppsykdommer.

Den arktiske sommer er i forhold til fjellklimaet på sydlige breddegrader preget av midnattsol med forholdsvis lav lysintensitet. På grunn av de lange dager er det mindre sommerfrost enn ved skoggrensene lengre syd. Potensiell evapotranspirasjon er lav og tørke forekommer neppe selv om nedbøren vanligvis er liten. Veksttidens lengde og sommervarme varierer i disse områder forholdsvis mye fra år til år.

Den polare skoggrense dannes i oceaniske områder (Grønland, Island, Fennoscandia og Kamtsjatka) av Betula tortuosa og ermani, i mer kontinentale (Sibir og Nord-Amerika) av Picea obovata og mariana og i de ekstremt vinterkalde strøk av lerk. Se fig. 64.

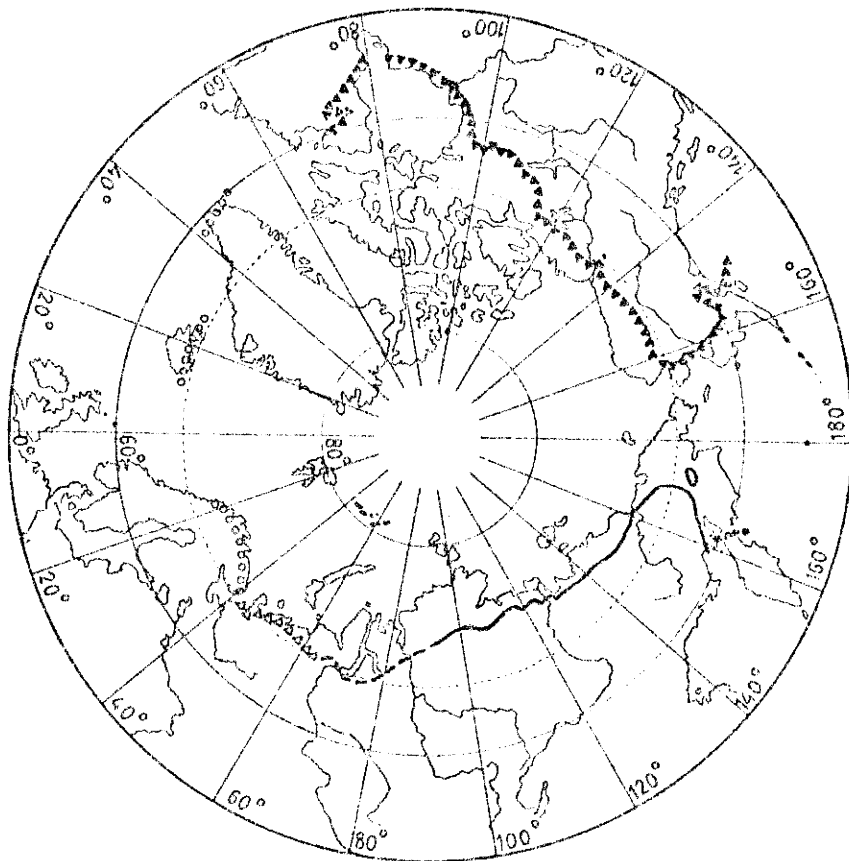


Fig. 64. Den polare skoggrense. Skoggrensetreslag fra Norge og østover: *Betula tortuosa*, *Picea obovata*, *Larix sibirica*, *L. gmelini*, *Betula ermani* og *Picea mariana* (WALTER 1968).

4.2 Vegetasjonsregioner og den alpine skoggrense

I våre østlige landsdeler har vi disse vegetasjonsregioner:

Region	Høydegrense	Typiske planter og skogtyper
Høyalpin	steinhav	
Mellomalpin	1600	mest naken jord
Lavalpin	1300	lyng, vier og dvergbjørk
Subalpin bjørkeskog	1000	med enkeltstående bartrær
Øvre barskogregion	800	med ErClT, HMT, DT og AcT
Nedre barskogregion	400	med ClT, VT, MT, OMaT og FT
Bøk-eikeskogregion	0	og edellaavskog

Se også fig. 65 og "Økologiske undersøkelser i fjellskogen...", MORK 1968.

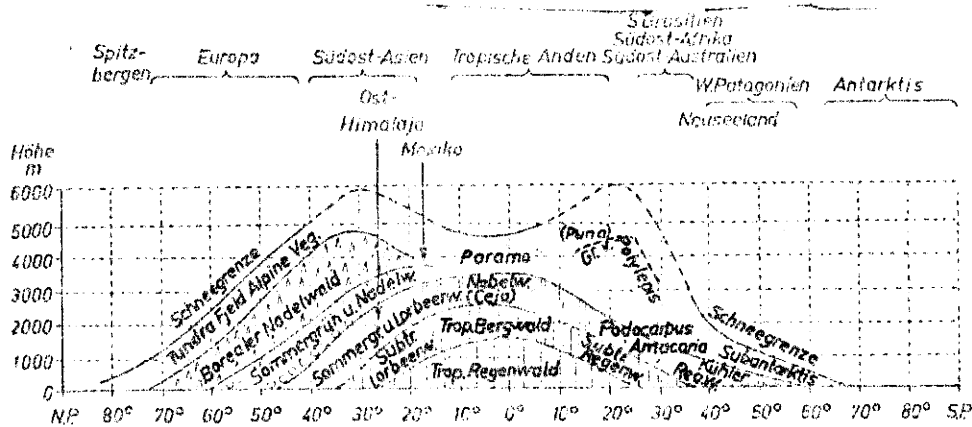


Fig. 65. Skjematisk profil over verdens vegetasjonsregioner (fra SCHMITHÜSEN 1968).

4.3. Vegetasjonssonenes produksjonsforhold.

Den aktuelle produksjon for større områder ligger alltid langt under den teoretisk mulige utnyttelse av solenergien (1 til 4% under optimale forhold). Vannmangel, næringsmangel, for stor eller liten bestokning, for lave eller for høye temperaturer, skader og sykdommer osv. gjør at utnyttelsesprosenten blir lav. Tab. 29 antyder størrelsen på den aktuelle produksjon av organisk masse.

Vegetasjonsforma- sjon	Areal mill.km ²	Nettoprod. tonn/da	Totalprod. mill.tonn/ år	% av mulig produksjon
Boreal barskog	10	0,4	4	20%
Sommergrønn lauvskog	5	0.8	4	20%
Trop.og sub trop.skoger	14	1.8	25	20%
Savanner og overg.skoger	14	0.3	4	4%
Kulturmark	14	0.8	11	20%
Grasland og stepper	26	0.15	4	2.5%
Ørkener	52	0.03	1	0.5%
Polarområder	13	~0	~0	
	148		53	

Tab. 29. Anslått areal og produksjon av verdens vegetasjonsformasjoner.

Det er gjort forsøk på å lage indekser for potensiell produksjon ved hjelp av vanlige klimadata. Mest kjent er den svenske geograf Paterson's CVP-indeks (Climatic Vegetationformation Productivity). I formelen går disse størrelser inn:

- Tv - middeltemperatur for varmeste måned
- P - Årsnedbør
- G - vegetasjonstidens lengde (i måneder)
- E - evaporasjonsindeks (negativ)
- Ta - amplitude på månedsmiddeltemperaturene

$$CVP = \frac{Tv \cdot P \cdot G \cdot E}{Ta \cdot 12 \cdot 10^2}$$

Denne indeks er blitt sterkt kritisert av forstmenn og botanikere. I store trekk gir indeksen dog ganske god beskrivelse av produksjonspotensialene. Men visse områder, særlig tropiske regnskoger med høy nedbør blir nokså mye overvurdert, mens kontinentale områder får relativt lave indekser. Se fig. 66.

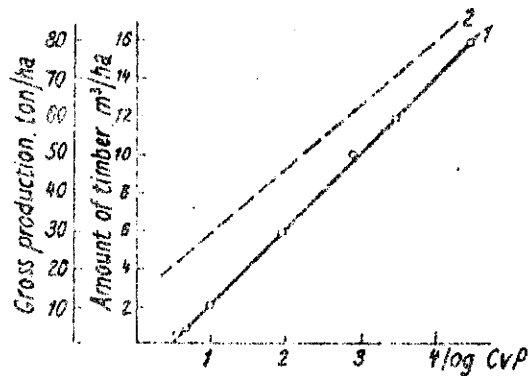


Fig. 66. Årlig produksjon og CVP-indeks.

- 1 - Totalproduksjon av organisk masse (tonn/ha)
- 2 - Stammetilvekst (m³/ha).

LITTERATUR

- AALTONEN, V.T. 1948: Boden und Wald. Berlin. 457 s.
- ASLYNG, H.C. 1968: Forelæsninger over klima, jord og vandbalance i landbruget. København 303s.
- BAUMGARTNER, A. 1968: Ecological significance of the vertical energy distribution in plant stands. I: Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production level. Liège. 367-74.
- BJERKE, S. 1957: Nogle Træk af de sydiskandinaviske Løvskoves Udvikling i de siste Århundrer. Dansk dendrol. Årsskr. 4 : 374-413.
- BJOR, K. 1965: Temperaturgradientens betydning for vannhusholdningen på skogsmark. Meddr norske SkogforsVes. 20 : 275-306.
- BJÖRKMAN, E. 1967: Viltbete. Växtnäringsnytt 23(1) : 7-10.
- BRAUN-BLANQUET, J. 1964: Pflanzensosiologie. Wien, 865s.
- CAJANDER, A.K. 1909: Ueber Waldtypen II. Acta for. fenn. 20 : 77s.
- DAHL, E. & MORK, E. 1959: Om sambandet mellom temperatur, ånding og vekst hos gran (Picea abies (L) Karst.). Meddr norske SkogforsVes. 16 : 81-94.
- DAHL, E. & SKRE, O. 1969: En undersøkelse over virkningen av sur nedbør på produktiviteten i landbruket. Stensilert. Vollebekk. 11s.

- ELLENBERG, H. 1956: Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. I: WALTER, H.: Einführung in die Phytologie IV, 1. Stuttgart. 136s.
- ELLENBERG, H. 1959: Typen tropischer Urwälder in Peru. Schweiz. Z. Forstwes. 110 : 169-87.
- ELLENBERG, H. 1963: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. I: WALTER, H.: Einführung in die Phytologie IV, 2. Stuttgart. 943s.
- ELLENBERG, H. 1969: Wege der Geobotanik zum Verständnis der Pflanzendecke. Naturwissenschaften 55 : 462-70.
- GATES, D.M. 1962: Energy exchange in the biosphere. New York. 151s.
- GEIGER, R. 1961: Das Klima der bodennahen Luftschicht. Braunschweig. 646s.
- GODSKE, C. 1956: Hvordan blir været. Oslo. 257s.
- HAGNER, S. 1962: Naturlig förnygring under skärm. Meddn St. SkogförsAnst. 52: 1-263.
- HESSSELMAN, H. 1926: Studier över barrskogens humustäcke, dess egenskaper och beroende av skogsvården. Ibid. 22 : 169-552.
- ILVESSALO, Y. 1937: Om Finlands skogstyper. Norrlands SkogsvFörb. Tidskr. 1937 : 1-24.
- KALELA, E.K. 1957: Über Veränderungen in den Wurzelverhältnissen der Kiefernbestände im Laufe der Vegetationsperiode. Acta for. fenn. 65.: 70s.

- KIELLAND-LUND, J. 1962: Plantesamfunn i skogen. Skogbruksboka 2 . Oslo. 131-42.
- KIELLAND-LUND, J. 1964: Naturlig foryngelse og skogtypene. Norsk Skogbr. 10 : 279-81.
- KIELLAND-LUND, J. 1966: Skogtypene og klimaet. Ibid. 12 : 199-201.
- KLÖTZLI, F. 1968: Wald und Umwelt. Schweiz. Z. Forstwes. 119 : 264-334.
- KRAMER, P.J. & KOZLOWSKI, T.T. 1960: Physiology of trees. New York. 642s.
- KÜSTLER, J.N., BRÜCKNER, E. & BIBELRIETER, E. 1968: Die Wurzeln der Waldbäume. Osna-brück. 284s.
- LANGLÉT, O. 1935: Til frågan om sambandet mellan temperatur och växtgränser. Meddn. St. SkogförsAnst. 28 : 299-412.
- LYR, H., POLSTER, H. & FIEDLER, H.-J. 1967: Gehölzphysiologie. Jena. 435s.
- LØKEN, A. 1970: Spireforsøk med nåletrefrø I. Meddr Vestland. forstl. ForsStn 14 : 51-143.
- MERKER, E. 1965: Die Schädlinge und ihre Nährpflanzen. Allg. Forst-u. Jagdztg 136 : 10-44.
- MOLCHANOV, A.A. 1963: The hydrological role of forests. Oversatt fra russisk. Jerusalem. 407s.
- MONEY, D.C. 1954: Climate, Soils and Vegetation. Cambridge. 272s.

- MORK, E. 1933: Temperaturen som forvngelsesfaktor i de Nord-Trønderske granskoger. Meddr norske SkogforsVes. 5 : 1-156.
- MORK, E. 1941: Om sambandet mellom temperatur og vekst. Ibid. 8 : 1-89.
- MORK, E. 1942: Om strøfallet i våre skoger. Ibid. 8 : 297-365.
- MORK, E. 1957: Om frøkvalitet og frøproduksjon hos furu i Hirkjølen. Ibid. 14 : 349-80.
- MORK, E. 1968: Økologiske undersøkelser i fjellskogen i Hirkjølen forsøksområde. Ibid. 25 : 463-614.
- MØLLER, C.M.,
MÜLLER, D. &
NIELSEN, J. 1954: The dry matter production of european beech. Forst. ForsVæs. Danm. 21 : 253-335.
- NIČIPOROVIČ, A.A. 1968: Evaluation of productivity by study of photosynthesis as a function of illumination. I : Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production level. Liège. 261-70.
- ODUM, E.P. 1959: Fundamentals of ecology. Philadelphia. 546s.
- ODUM, E.P. 1966: Samspelet i naturen. Stockholm. 181s.
- OLSEN, C. 1921: Studier over Jordbundens Brintion-koncentration og dens Betydning for Vegetationen, særlig for Plantefordelingen i Naturen. Meddr Carlsberg Lab. 15 : 160s.

- RODIN, L.E. &
BASILEVIČ, N.I. 1968: World distribution of plant biomass.
I : Functioning of terrestrial eco-
systems at the primary production
level. Liege. 45-52:
- SCAMONI, A. 1963: Einführung in die praktische Vege-
tationskunde. Jena. 236s.
- SCHMITHUSEN, J. 1968: Allgemeine Vegetationsgeographie.
Berlin. 463s.
- SCHUBERT, R. 1966: Pflanzengeographie. Berlin. 296s.
- SHACHORI, A.Y. &
MICHAELI, A. 1965: Water yields of forest, maquis and
grass covers in semi-arid regions:
a literature review. I : Methodo-
logy of plant eco-physiology.
Paris. 467-77.
- SIRÉN, G. 1955: The development of spruce forest
on raw humus sites in northern
Finland and its ecology. Acta
for. fenn. 62 : 408s.
- SIRÉN, G. 1969a: Ar hyggesbehandling nödvändig. I:
Förnygringsfrågor i det mekaniserade
skogsbruket. Stensilert. Stock-
holm. 39-46.
- SIRÉN, G. 1969b: Optimering av skogsträdsplantors
tillväxtmiljö. Ibid. 115-23.
- SKINNEMOEN, K. 1969: Skogskjøtsel. Oslo. 724s.
- STEWART, F.C. 1964: Plants at work. Reading, Mass.
184s.
- STRAND, L. 1955: Virkningen av vindskjermer. Tids-
skr. Skogbr. 63 : 99-105.

- STRAND, L. 1956: Resultat av planting, såing og naturlig foryngelse på en eldre brannflate. Ibid. 64 : 177-80.
- STÅLFELT, M.G. 1960: Växtekologi. Stockholm. 444s.
- SPURR, S.H. 1964: Forest ecology. New York. 352s.
- SUKACHEV, V. & DYLIS, N. 1964: Fundamentals of forest biogeocoenology. Oversatt fra russisk. London. 672s.
- TAMM, C.O. 1963: Upptagning av växtnäring efter gödsling av gran- och tallbestånd. Rapp.Upps.Inst.Skosekol. Stock. 1 : 117s.
- TAMM, C.O. & HOLMEN, H. 1967: Some remarks on soil organic matter turn-over in Swedish podzol profiles. Meddr norske SkogforsVes. 23 : 69 - 88.
- TIRÉN, L. 1935: Om granens kottsättning, dess periodicitet och sambandet med temperatur och nederbörd. Meddn St. SkogförsAnst. 28 : 413 - 524.
- TRANQUILLINI, W. 1953: Standortsklima, Wasserbilanz und CO₂-Gaswechsel junger Zirben(Pinus cembra L.) and der alpinen Waldgrenze. Planta 49 : 612-61.
- WALTER, H. 1960: Standort Lehre. I : Einführung in die Phytologie III, 1. Stuttgart. 566s.
- WALTER, H. 1968: Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung II : Die gemässigten und Arktischen Zonen. Jena. 1001s.

- WITTICH, W. 1939: Untersuchungen über den Verlauf der Streuzersetzung auf einem Boden mit Mullzustand. Forstarchiv 15 : 96-111.
- YOUNG, H.E.,
CARPENTER, P.N. &
ALTENBERGER, R.A. 1965: Preliminary tables of some chemical elements in seven tree species in Maine. Techn. Bull. Maine agric. Exp. Stn 20 : 88s.