



Norges miljø- og
biovitenskapelige
universitet

Masteroppgave 2023 30 stp

Fakultetet for miljøvitenskap og naturforvaltning (MINA)

Langtidseffekter av flatehogst på nematoder i jord.

Long-term effects of clear-cuts on nematodes in
soil.

Ina Veronika Toverud

Skogfag

Forord

Etter et intensivt og givende studieløp på fem og et halvt år innen skogfag ved Fakultetet for miljøvitenskap og naturforvaltning (MINA) ved Norges miljø- og biovitenskapelige universitet, markerer jeg avslutningen med innlevering av denne oppgaven.

Jeg ønsker å uttrykke min hjerteligste takknemlighet til min hovedveileder, Johan Asplund, for hans fremragende veiledning gjennom studiene. Hans evne til å gi rask tilbakemelding, hans innsiktsfulle samtaler og hans målrettede tilnærming har vært av stor verdi for meg. Jeg er også takknemlig for mine hjelpeveiledere, Lea-Rebecca Tonjer, for hennes hjelp med statistikken, og Line Nybakken, for hennes konstruktive tilbakemeldinger. En ekstra takk går til UNIFOR for deres finansielle støtte og til grunneierne i EcoForest-prosjektet som ga tilgang til forskningsområdene. Jeg vil også takke Marek Renco for hjelp til å analysere nematodene, Claes D. Kreibich og Mathias Rodulf Amundsen for deres hjelp i laboratoriet, og Dan Hubner for hans dedikasjon til feltarbeidet. Takk til mine medstudenter for minneverdige øyeblikk, min ektemann Jakob for hans ustoppelige støtte og tilbakemeldinger, min datter Fiola for å fylle hverdagen med glede og kjærlighet, og til min far Bjørn for å ha inspirert meg til å gjenoppta studiene etter et ti år borte fra skolebenken.

Aurskog, 14 desember 2023

Ina Veronika Toverud

Sammendrag

Siden 1950 har flatehogst vært den dominerende hogstmetoden i Norge, men nylig forskning har påpekt dens negative økologiske effekter på biodiversiteten. Nå som de flatehogde skogene har blitt hogstmodne, tilbyr det en unik mulighet til å studere langtidseffektene av skogbruket. Hvor effektene på det biologiske mangfoldet i jorden er fortsatt mindre kjent. I dette studiet, en del av EcoForest-forskningsprosjektet, undersøker man langtidseffektene av skogbruk med skog som er hogd for 70 år siden, kulturskog, og sammenligner med skog uten synlig menneskelig påvirkning, kalt nær-naturskog, ved å se på skogbunnen.

Nematoder, som raskt reagerer på endringer i miljøet, er benyttet som miljøindikatorer for å studere den underjordiske sammensetningen. Det ble samlet inn 228 jordprøver fra 10 lokaliteter, representativ for 20 prøveflater, samt 120 jordprøver for å måle tanninkonsentrasjonen og dens effekt på nematodesamfunnene.

Studien fant at kulturskog hadde en lavere modenhetsindeks, strukturindeks og en høyere basalindeks, samt en lavere andel predatorer enn nær-naturskog, noe som indikerer at kulturskogen ikke har stabilisert seg etter hogst for 70 år siden. Videre hadde temperaturøkning en signifikant innflytelse på skogens evne til å hente seg inn etter hogst. Økt tanninkonsentrasjon hadde negativ effekt på strukturindeksen, mens næringsindeksen, indeks for nedbrytningsrute og soppeter- og bakterieer fotavtrykk hadde ingen effekt. Kulturskogen hadde høyere tanninkonsentrasjon i jorden enn nær-naturskog, og det var kun kulturskog som økte tanninkonsentrasjonen i jord med økende blåbærdekning. Årsaken til høyere tanninkonsentrasjon i kulturskogen kan skyldes en rekke faktorer, blant annet muligheten for et mer komplekst soppsamfunn i nær-naturskog, eller høyere trevolum i kulturskogen.

Abstract

Since 1950, clearcutting has been the dominant logging method in Norway, but recent research has pointed out its negative ecological impact on biodiversity. Now that the clear-cut forest has matured, it offers a unique opportunity to study the long-term effects of forestry, where the impacts on the biodiversity of the soil are less known. In this study, part of the EcoForest research project, the long-term effects of clear-cut that were logged 70 years ago, known as managed forests, and compare them with forest without visible human impact, called near-natural forest, by examining the forest floor.

Nematodes, which quickly respond to environmental changes, are used as environmental indicators to study the underground composition. A total of 228 soil samples were collected from 10 locations, representative of 20 sample plots, as well as 120 soil samples to measure tannin concentration and its effect on nematode communities.

The study found that managed forests had lower maturity index, structure index, and a higher basal index, as well as lower proportion of predators compared to near-natural forests, indicating that the managed forests have not stabilized 70 years after logging. An increase in temperature significantly influenced the forest's ability to recover after logging. Elevated tannin concentration negatively affected only structure index, while enrichment index, channel index and bacterivore- and fungivore footprints showed no effect. Managed forest had higher soil tannin concentration than near-natural forests, and it was only in managed forest that soil tannin concentration increased with greater blueberry coverage. The reason for the higher tannin concentration in the managed forest may be due to a variety of factors, including the possibility of more complex fungal community in near-natural forests, or a higher tree volume in the managed forest.

Innholdsfortegnelse

Forord	1
Sammendrag	2
Abstract	3
Innledning	5
Material og metode	8
<i>Lokalitet</i>	8
<i>Prøvetaking</i>	9
<i>Nematodeekstrahering og analyser.</i>	11
<i>Analyser av metabolsk fotavtrykk</i>	13
<i>Analyse av kondenserte tanniner</i>	14
<i>Databehandling</i>	14
Resultater	16
<i>Sammenligning av naturskog og kulturskog – nematoder</i>	16
<i>Indeks</i>	16
<i>Indeks og Temperatursum</i>	17
<i>Fotavtrykk</i>	18
<i>Funksjonelle grupper</i>	20
<i>Funksjonelle grupper - temperatursum</i>	22
<i>Sammenligning mellom kulturskog og naturskog – Tanniner</i>	22
<i>Effekt på nematodesamfunnet</i>	22
<i>Tanniner og blåbær</i>	24
<i>Tanniner og temperatursum</i>	24
Diskusjon	26
Konklusjon	31
Litteraturliste	32
Vedlegg	37

Innledning

Norske skoger utgjør robuste økosystemer som huser et rikt mangfold av arter, og tilbyr leveområder for alt fra planter og virveldyr til organismer i trekronene og mikroorganismer i jorden. Cirka 37 % av Norges landareal er dekket av skog (Statistisk sentralbyrå, 2023), noe som har stor betydning både økologisk, økonomisk og kulturelt for landet. Av det totale skogarealet i Norge er 70 % definert som produktiv skog (Statistisk sentralbyrå, 2023), det vil si områder som kan produsere minst én kubikkmeter trevirke per hektar per år (Dalen, 2017). Skogbruket er en nøkkelindustri som eksporterer tømmer og andre trebaserte produkter, og står samtidig for en betydelig forbruk i byggebransjen og andre industrier (Tomter, 2014).

Majoriteten av skogen i Norge er betydelig påvirket av århundrer med aktivt skogbruk med omfattende plukkhogst fram til midten av forrige århundret. Da ble flatehogst og planting dominerende (Nygaard & Øyen, 2020), og denne praksisen kalles for kulturskogbruk. I dag utgjør denne metoden omtrent 91% av skogbrukspraksisen (Bartlett et al., 2020), og cirka 70 % av den produktive skogen er flatehogd, og resterende skog er definert som naturskog ifølge Storaunet & Rolstad (2020). En definisjon på naturskog er skog som er framkommet ved naturlig foryngelse av stedegent genmateriale, og begrenset menneskelig påvirkning beholder skogens opprinnelige sammensetning, struktur og økologiske funksjoner (Rolstad et al., 2002). Kulturskog står i skarp kontrast til naturskog, hvor skogen er formet og påvirket av menneskelig aktivitet gjennom skogskjøtsel (flatehogst, markberedning, ungsogpleie, tynning, gjødsling etc.). Konsekvensene av kulturskogbruk er komplekse og mangfoldige, påvirker både terrestriske og subterrestriske økosystemer, og inkluderer arter som er avhengige av gammelskog for sin overlevelse. Intensivt skogbruk har ført til tap av naturlig skog, økt fragmentering og tap av biologisk mangfold (Esseen et al., 1997). Dette påvirker funksjonene i økosystemet både over og under bakken (Prescott & Grayston, 2023), men effektene på det biologiske mangfoldet i jorden er fortsatt mindre kjent.

Det er anerkjent at jordsmonnet huser en betydelig del av vår planets biologiske mangfold – en fjerdedel, ifølge Wagg et al. (2019). Dette mangfoldet består av et enormt antall arter og milliarder av individuelle organismer som lever i symbiose innen samme økosystem (Bardgett & van der Putten, 2014). I forhold til areal, kan antallet arter som finnes under jordens overflate overgå det overjordiske biodiversiteten flere ganger (Bardgett, 2005, Parker, 2010).

Dette rike og komplekse underjordiske miljøet bidrar til en rekke viktige økosystemfunksjoner og -tjenester, som alle stammer fra en sunn jordstruktur (de Vries et al., 2013, Bardgett & van der Putten, 2014, de Graaff et al., 2015, Crowther et al., 2019). Jordens biota omfatter et vidt spekter av organismer, fra planterøtter og tilknyttede mykorrhizasopp til et mangfold av mikroorganismer som bakterier, arkebakterier og sopp, samt invertebrater som er integrert i komplekse næringsnettverk (Nielsen et al., 2015). Disse næringsnettverkene drives av en kontinuerlig tilførsel av energi fra plantemateriale og karbon som er fotosyntetisert av planter og transponert til røttene (Wardle et al., 2004, Pollierer et al., 2007).

Under jordens overflate finnes et komplekst nettverk av organismer, hvor nematoder spiller en sentral rolle i økosystemenes helse og funksjon. Disse mikroskopiske, ormelignende organismene finnes overalt og er ekstremt varierte (Yadav et al., 2018). Nematoder fyller ulike økologiske nisjer og responderer raskt på miljøendringer (Ferris et al., 2001). Dette gjør dem nyttige som indikatorer for å vurdere jordkvalitet og de subtile forstyrrelsene som kan oppstå på grunn av menneskelig aktivitet (Gupta & Yeates, 1997, Čerevková et al., 2021, Du Preez et al., 2022). Sammensetningen av nematoder forteller mye om tilstanden til jorda og diverse jordprosesser. Ved å bestemme nematoder til slekt kan vi forstå forholdet mellom bakterier og sopp, skogens nitrogenbalanse og hvor forstyrret jordsamfunnet er (Sieriebriennikov et al., 2014). Analyser av nematodesamfunn gir informasjon om suksesjon, endringer i nedbrytningsveier i næringsnettverket, næringsstatus, pH og effekten av jordforurensninger (Ferris et al., 2001). Det er imidlertid ikke bare de fysiske inngrepene som påvirker nematodenes levekår, men også de kjemiske egenskapene til jordsmonnet.

Jordsamfunnet blir til dels styrt av det kjemiske miljøet som også henger sammen med plantesamfunnet over bakken. Tanniner, viktige planteforsvarsforbindelser i gruppen fenoler, er rikelig til stede i boreale granskoger i Norge, og spiller en vesentlig rolle i økosystemets dynamikk. Vi finner tanniner i alle vedaktige planter, f.eks. i grantrær og undervegetasjon som blåbær (*Vaccinium myrtillus*) og andre lyngplanter, og disse bidrar dermed til høye tanninkonsentrasjoner i jordsmonnet (Tonjer et al., 2023). Tanniner fungerer som forsvarsmekanismer mot patogener, herbivorer og andre skadedyr (Vaneková et al., 2020). De påvirker jordsamfunnet ved å redusere mikrobiell aktivitet og avskrekke mikrofauna, dermed endrer de sammensetningen av nematodesamfunnet (Hättenschwiler & Vitousek, 2000). Forskning viser også at tanninene kan ha en sterkere hemmende effekt på bakterier enn på sopper (Kanerva et al., 2006, Mutabaruka et al., 2007, Ushio et al., 2013) og spiller en viktig

rolle i nitrogenkretsløpet ved å danne komplekser med nitrogenrike forbindelser, noe som kan hemme nitrogenmineraliseringen (Kraus et al., 2003, Chomel et al., 2016). Forskning indikerer at tannininnholdet varierer mellom ulike skogtyper, med betydelig høyere konsentrasjoner i jord under grantrær enn under bjørk og furu (Kanerva et al., 2008). Disse funnene understreker viktigheten av tanniner i skogøkosystemer og deres innvirkning på både jordens egenskaper og nematodesamfunn.

Formålet med denne studien var å utforske langtidseffekten av skogbruket på nematodesamfunnet. Det ble tatt jordprøver fra granskog som hadde blitt flatehogd og plantet for 70 år siden, og sammenlignet med skog som har vært utsatt for minimal menneskelig påvirkning, betraktes som nær-naturskog. Samtidig som jeg så på tanninenes rolle i dette samspillet. Denne sammenligningen kan gi innsikt i de subtile langtidsendringene som skogbruket kan forårsake under bakken, noe som er avgjørende for å forstå helheten i skogens økologiske dynamikk.

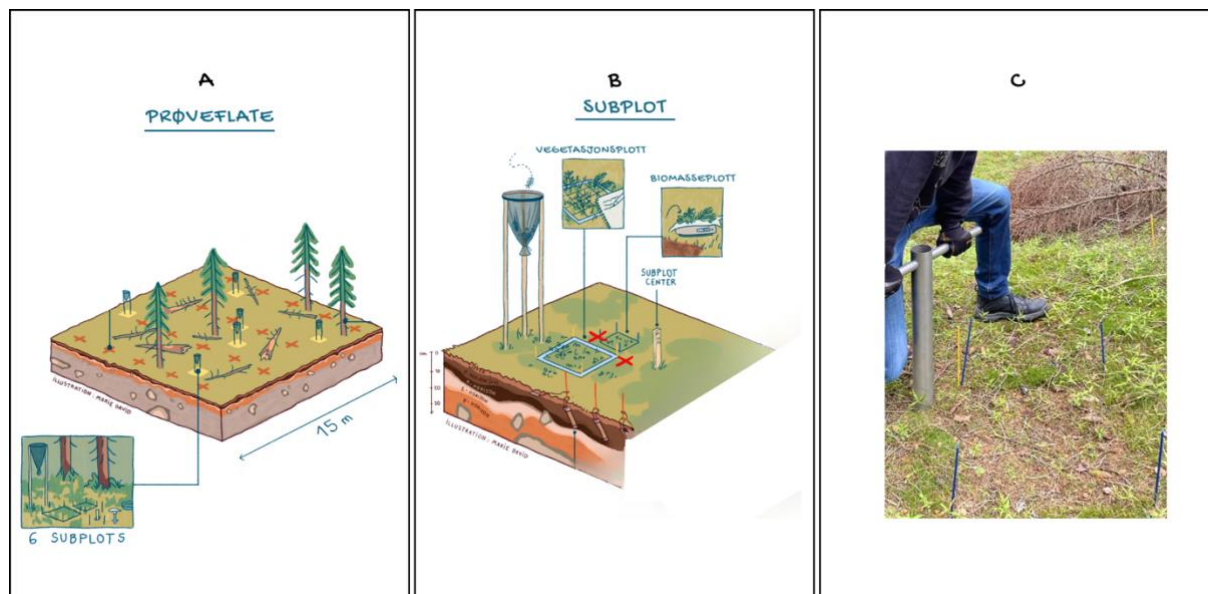
Jeg satte opp følgende hypoteser: (1) Nematodesamfunnet indikerer et mer komplekst næringsnett i nær-naturskog enn kulturskog, (2) tanniner gir høyere soppbasert næringsnett siden bakterier hemmes mer av tanniner enn sopp, og (3) det vil være større mengder tanniner der det er høyere blåbærdekning.

Material og metode

Lokalitet

Studien dekket totalt 10 lokaliteter (tabell 1; figur 2), med to prøveflater på 15 x 15 meter hvert sted. Ved hver lokalitet var det en prøveflate i nær-naturskog (NN), og en i kulturskog (CC). Avstanden mellom prøveflatene var i gjennomsnitt 1300 m (min = 690 m, max = 3140 m). Studieområdet strekker seg over Innlandet og Viken fylke i Sørøst-Norge, hvor luftavstanden fra nordligste punktet, Hemberget, til det sørligste, Halden, er omtrent 210 kilometer. På tvers av regionen, fra Särkilampi i Øst, til Storås i Krødsherad kommune, i vest, er det cirka 160 kilometer. Det var stor forskjell i bioklimatisk variabler mellom lokalitetene (tabell 1). Gjennomsnittstemperaturen var på 2,6 °C, hvor lokaliteten med høyest gjennomsnitt hadde 5,4 °C, mens laveste gjennomsnittstemperatur var på 0,5 °C. Gjennomsnittlig årlig nedbør var 867 mm. Høyeste årlige nedbør var på 1056 mm, mens lokaliteten med lavest nedbør var 683 mm. Gjennomsnittlig høyde over havet var 466 moh. Høyeste beliggenhet var på 668 moh, mens laveste var på 197 moh. Gran (*Picea abies*) var dominerende treslag på alle lokaliteter, med noe innslag av bjørk (*Betula* sp.), furu (*Pinus sylvestris*) og rogn (*Sorbus aucuparia*).

Kriteriene for de utvalgte lokalitetene var at de skulle være grandominert blåbærskog med bonitet G14-G17, samme vegetasjonstype, bestandstetthet, jordtype, jorddybde, og samme himmelretning og helning. Skogene skulle ikke ha vært tidligere tynnet, hatt tidligere store barkbille angrep eller vært grøftet. I tillegg skulle nær-naturskogene ikke ha noen synlige menneskelige inngrep.



Figur 1. (a) 15m × 15m prøveflate som inneholder seks tilfeldige plasserte subplot (gule firkanter). (b) Jordprøvetakingsstedene innenfor et subplot, referert til eksisterende målområder for vegetasjon (gule pinner, 1 × 1 m) og biomasse (blå pinner, 0,5 × 0,5 m). Hovedposisjonene for jordprøvene er markert med rødt. (c) Feltbilde som illustrerer den vanlige prøveplasseringen i forhold til markørpinner for vegetasjon og biomasse. Ill. Marie David.

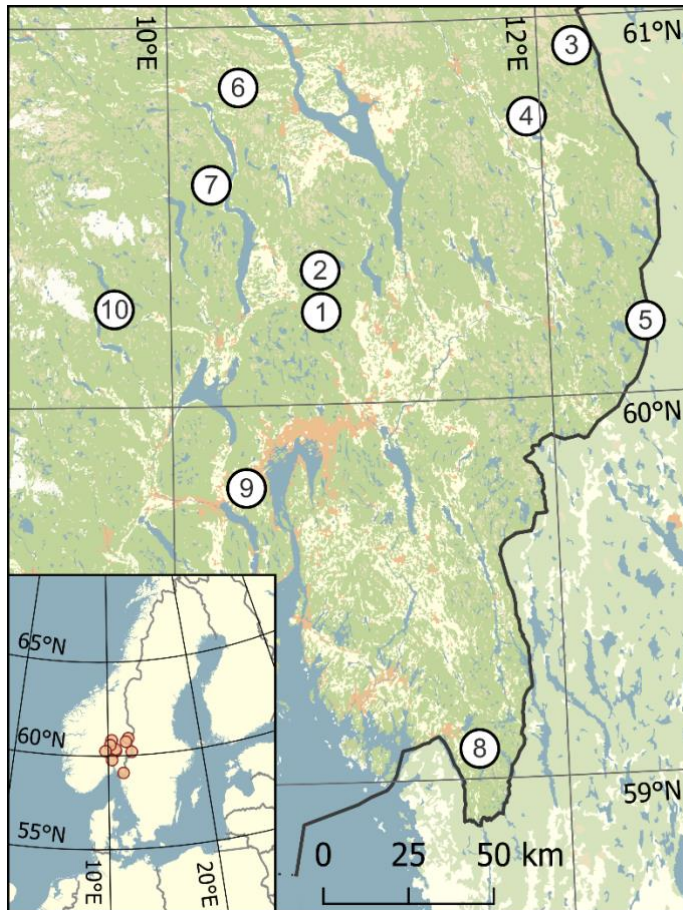
Prøvetaking

Lokalitetene er en del av EcoForest-prosjektet, og prøveflatene var allerede etablert da jordprøvene ble samlet. Hver prøveflate inneholdt seks tilfeldig plasserte subplot (figur 1 a) hvor temperatur ble registrert hvert 15. minutt i jorda (8 cm dybde), 2 cm over jordoverflaten og 15 cm over jordoverflaten ved bruk av TMS-4 (TOMST s.r.o, Praha, Czech Republic). Andre data ble også registrert som jordrespirasjon, nedbrytning, biomasse, vegetasjon etc. Posisjon for jordprøve for studiet ble avgjort basert på de eksisterende merkene for biomasse og vegetasjonsmålinger på subplottene (figur 1b). Feltarbeidet ble utført i løpet av to uker i juni 2022, hvor alle 20 prøveflater ble besøkt. Første dagen i felt (Blåfjell), ble det tatt et sett med jordprøver fra hvert subplott med et jordbor på 60 mm i diameter. Fra de resterende lokalitetene ble det tatt to sett med jordprøver med et jordbor på 27 mm i diameter. Til sammen ble det tatt 228 jordprøver. Etter at jordprøver ble hentet ut, ble andel organisk- og mineral jord målt ved hjelp av målestokk, og addert og delt på to så man fikk gjennomsnittet av andel organisk jord og mineraljord. Gjennomsnittsdybden av jordprøvene var 12 cm, hvorav halvparten besto av organisk materiale og resterende 6 cm av mineraljord (Vedlegg, tabell 7). Nematoder finnes vanligvis i høyeste konsentrasjon i jordens øverste (Yeates et al., 2000, Yadav et al., 2018). Etter uttak ble hver prøve forseglet i individuelle plastposer, og plassert i en kjølebagg inntil de ble overført til et kjølelager ved NMBU, som holder en konstant temperatur på 5 °C, inntil videre analyse.

Det ble tatt et separat sett med jordprøver for å også måle konsentrasjonen av tanniner ved siden av nematode jordprøvene. Disse prøvene ble hentet ut med en jordbor på 60 mm i diameter, og hvor tanninkonsentrasjonen ble målt i det organiske sjiktet. I studiet til Kanerva et al. (2008) så man at det var betydelig høyere konsentrasjon av tanniner i det øverste jordlaget. Hver jordprøve ble oppbevart i papirpose. Etter uttak ble jordprøvene oppbevart i en tørkeovn på 30 °C i minst en uke.

Tabell 1. Oversikt over bestandsnummer, lokalitet, Gj.sn. Temp = gjennomsnitts temperatur, ÅN = årlig nedbør, moh. = meter over havet og koordinat. Se figur 2 for beliggenhet.

Bnr.	Lokalitet	Kommune (Fylke)	Gj.sn. Temp.	ÅN	moh.	Breddegrad (°)	Lengdegrad (°)
1	Skotjernfjell NN	Lunner (Innlandet)	2,3	974	610	60.24224	10.795997
	Skotjernfjell CC	Lunner (Innlandet)	2,2	972	571	60.241347	10.808372
2	Gullenhaugen NN	Gran (Innlandet)	1,9	867	668	60.352613	10.796628
	Gullenhaugen CC	Gran (Innlandet)	2,1	854	591	60.369963	10.787187
3	Gravberget CC	Våler (Innlandet)	0,5	766	584	60.921114	12.188859
	Gravberget NN	Våler (Innlandet)	0,5	764	581	60.915115	12.206472
4	Braskereidfoss NN	Våler (Innlandet)	2,1	684	427	60.739772	11.92846
	Braskereidfoss CC	Våler (Innlandet)	2,3	683	332	60.747589	11.926365
5	Särkilampi NN	Kongsvinger (Innlandet)	2,4	761	368	60.187711	12.508022
	Särkilampi CC	Kongsvinger (Innlandet)	2,4	762	375	60.200019	12.529663
6	Øytjern NN	Gjøvik (Innlandet)	1,3	818	640	60.838906	10.38122
	Øytjern CC	Gjøvik (Innlandet)	1,5	819	663	60.843198	10.408981
7	Tretjerna NN	Søndre Land (Innlandet)	2,7	821	472	60.583648	10.226522
	Tretjerna CC	Søndre Land (Innlandet)	2,6	821	520	60.577289	10.228499
8	Halden NN	Halden (Viken)	5,4	1056	211	59.079766	11.546541
	Halden CC	Halden (Viken)	5,4	1051	197	59.079808	11.55948
9	Blåfjell NN	Asker (Viken)	4,9	1041	264	59.783114	10.381255
	Blåfjell CC	Asker (Viken)	4,8	1049	322	59.788026	10.386507
10	Storås NN	Krødsherad (Viken)	2,6	888	483	60.015185	9.253688
	Storås CC	Krødsherad (Viken)	2,8	884	432	60.261514	9.709084



Figur 2. Kartet viser de forskjellige lokalitetene som er benyttet i dette studiet. For ytterligere informasjon om de enkelte bestandene, se tabell 1.

Nematodeekstrahering og analyser.

Jordprøvene ble jevnet ut forsiktig med håndrøring før de ble bløtlagt i 1 liter kranvann i cirka en time. For å isolere nematodene fra prøvene, ble en metode brukt som kombinerte Cobb-sliteprosessen (Cobb, 1918) og tilpasset Baermann-teknikk (Baermann, 1917). Suspensjonen, som bestod av vann og jord, ble først ført gjennom siler med hullstørrelser på 1mm og 0,05mm. Den filtrerte suspensjonen, uten større jordpartikler, ble deretter overført til en trakt utstyrt med et 0,5mm sil og to bomull-propylenfiltre. Etter 48 timer ved romtemperatur ble suspensjonen fjernet, og nematodene ble deretter undersøkt under et stereolupe med forstørrelser på 40 x og 60 x. Etter at unødvendig vann ble fjernet, ble nematodene behandlet med en varm blanding av 4 % formaldehyd og glyserol (Seinhorst, 1962). Ved hjelp av et Eclipse 90i Nikon lysmikroskop, ble nematodene identifisert på genusnivå ved å bruke forskjellige referansenøkler inkludert Brzeski (1998), Loof (1999), Andrassy (2005, 2007, 2009), Geraert (2008) og flere andre.

Nematodene i prøvene ble deretter kategorisert basert på deres diett, som bakterieetere, sopp-
 etere, planteparasitter, predatorer og omnivorer (altetere). Denne kategoriseringen følger
 forskningsarbeidet til flere forskere. For å analysere tilstanden i jordens økosystemer, ble
 økologiske indekser av nematodesamfunn anvendt (tabell 2). Dette inkluderer
 Modenhetsindeks (MI), Planteparasittindeks (PPI) som ble introdusert av Bongers (1990),
 samt Næringsindeks (EI), Strukturindeks (SI), Basalindeks (BI) og indeks for
 nedbrytningsrute (CI) fremlagt av Ferris et al. (2001). For å forenkle alle disse beregningene
 ble NINJA (Sieriebriennikov et al., 2014) tatt i bruk, et automatisert beregningssystem.

Tabell 2. Oversikt over indeksene som er brukt i oppgaven og hva de forklarer.

Index	
Modenhetsindeks (Maturity Index; MI)	Miljømessige forstyrrelser forårsaket av endringer. Når verdien er under 2, peker dette mot et tidlig suksesjonsstadium, enten primært eller sekundært, eller at det for øyeblikket er økt tilgang på næringsstoffer. Med verdier rundt 2 ser vi tegn på betydelige forstyrrelser, og at strukturen i næringsnett er svak. Verdier mellom 2,5 og 3 tyder på at næringsnett har begynt å modne. Når verdien overstiger 3, betyr det at næringsnett er både robust og komplekst, med sannsynlig samspill og energioverføring mellom de forskjellige næringsstrinnene.
Planteparasittindeks (Plant Parasitic Index; PPI)	Sammensetningen av nematodesamfunn som parasitterer planter. Når verdien ligger nær 2, ser man at samlingene av planteparasittiske nematoder hovedsakelig består av ektoparasitter av liten og middels størrelse som lever av enkelte planteceller. Med høyere verdier blir samlingene preget av nematoder av middels til stor størrelse, som kan være (semi-) endoparasittiske eller ektoparasitter som bærer med seg virus.
Indeks for nedbrytningsrute (Channel Index; CI)	Den primære indikatoren for nedbrytning av organisk materiale. Verdier under 50 tyder på at bakterier i hovedsak står for nedbrytningen, mens verdier over 50 peker mot sopp som den dominerende nedbryteren. Når bakterier dominerer, betyr det at organisk materiale brytes raskt ned, mens soppdominans er et tegn på gradvis nedbrytning av mer sammensatt organisk materiale. Indeksen er spesielt sensitiv på grunn av dens vektlegging av opportunistiske bakterie- og soppforbrukere, og det kan effektivt avsløre skiftende nedbrytningsmønstre over tid.
Basalindeks (Basal Index; BI)	Struktur og kompleksitet i næringsnett. Verdier som er lave (0-30), middels (30-60) eller høye (60-100) gir en indikasjon på graden av forstyrrelse i jorden. Verdier over 50 tyder spesielt på et svekket og skadet næringsnett.

Næringsindeks (Enrichment Index; EI)	Tilgang på mat og tilførsel av næringsstoffer. Verdier som er lave (0-30), middels (30-60) eller høye (60-100) viser tilsvarende mengder tilgjengelig mat (som labilt organisk karbon) og økning i næringsstoffene.
Strukturindeks (Structure Index; SI)	Jordens næringsnett struktur og dybde, i tillegg til forstyrrelser forårsaket av naturlige forhold (som saltholdighet og tørke) eller menneskelig aktivitet (som jordbearbeiding, gruvedrift og kjemikalforurensing). Verdier som er lave (0-30), middels (30-60) eller høye (60-100) reflekterer graden av næringsnettets kompleksitet. Verdier på den lavere enden tyder på et forstyrret næringsnett, mens verdier i det høyere spekteret peker mot et velorganisert næringsnett.

Tabellen er etter Du Preez et al. (2022).

Analyser av metabolsk fotavtrykk

Planteetere-, soppetere- og bakterieeterefotavtrykk er basert på nematodeindikasjonene for karbon og energi som tilføres jorden næringsnett via deres spesifikke kanaler. Sammensatt fotavtrykk representerer det metabolske avtrykket fra hele nematodegruppen, uten hensyn til deres trofiske posisjon eller funksjon i økosystemet.

Metabolske fotavtrykk måler omfanget av økosystemfunksjoner og tjenester som leveres av organismer i jordens næringsnett (Ferris, 2010). Dette fotavtrykket består av to deler: en produksjonsdel (P) og en respirasjonsdel (R). Produksjonsdelen representerer den totale mengden karbon som brukes over en organismes levetid for vekst og eggproduksjon, mens respirasjonsdelen representerer karbonforbruket i organismens metabolske prosesser. Det finnes forskjellige typer metabolske fotavtrykk: (1) næringsfotavtrykk – dette er fotavtrykket til nematoder som raskt reagerer på tilførsel av ressurser; (2) strukturfotavtrykk – fotavtrykket til organismer på høyere trofiske nivåer som kan ha en reguleringseffekt i næringsnett, og som reflekterer forekomsten av lignende arter utenfor nematodegruppen; (3) funksjonelt fotavtrykk – en samlet måling av både næring- og strukturfotavtrykkene; og (4) samlet fotavtrykk – det samlede metabolske fotavtrykket for hele nematodesamfunnet, uavhengig av deres spesifikke rolle eller funksjon i økosystemet. Den utvidede formelen for nematoders metabolske fotavtrykk (F), som et mål på karbonforbruket til de ulike artene, er summen av produksjons- og respirasjonsdelene, altså $F = P + R$.

Analyse av kondenserte tanniner

Prøvene ble først homogenisert manuelt med hjelp av morter tidlig i mars 2023. Hver jordprøve ble tatt i små lynlåsposer, og oppbevart i pappeske i et skap frem til høsten 2023. To tekniske replikater fra hver prøve ble veid til 100mg (± 0.05 mg), og satt i glassrør og tilsatt 4ml 70% aceton. Prøvene ble blandet ved hjelp av en planrister (KS 501 digital, IKA-WERKE, Tyskland) i en time ved 200 omdreininger per minutt. Dette etterfulgt av sentrifugering i 10 minutter ved 1500 x g med en Hettich Universal 16 sentrifuge [Hettich Zentrifugen, Kirchlengern Tyskland]. Deretter ble supernatanten flyttet til et annet glassrør, og denne ekstraksjonsprosedyren ble utført totalt tre ganger. De kombinerte supernatantene ble fordampet ved hjelp av et vakuumsentrifuge (Eppendorf concentrator plus; Eppendorf, Hamburg, Tyskland) og oppbevart ved -18°C frem til ytterligere analyse. For å bestemme tanninkonsentrasjonen i jord, ble syre-butanol-testmetoden for proantocyanidiner (kondenserte tanniner), beskrevet av Hagerman (2002), fulgt. Ekstraktene ble først løst opp igjen i 0,5 ml MeOH. Deretter ble 3 ml syrebutanol (95% butanol, 5% HCl) og 0,1 ml jernløsning (2% jernammoniumsulfat i N HCl) tilsatt, og prøvene ble kokt i en time. Etter at prøvene var avkjølt, ble absorbansen målt ved 500 nm ved hjelp av et spektrofotometer (UV-1800; Shimadzu Corp., Kyoto, Japan). For statistiske analyser ble det tatt gjennomsnittsnivået av prøve A og B. Beregningen av konsentrasjonen av kondenserte tanniner ble gjennomført ut fra en standard av isolerte kondenserte tanniner i grannåler.

Databehandling

For å teste hypotesene mine benyttet jeg en lineær blandet modell, lme4 (Bates et al., 2015), med lokalitet som tilfeldig effekt, og skogtype som forklaringsvariabel. For å teste første hypotese, ble nematodesamfunnet anvendt som responsvariabel og temperatursum som forklaringsvariabel. Temperatursummen refererer til «growing degree days», som er akkumulert daglig temperatur tatt tre uker før hver jordprøve, der all daglig gjennomsnittstemperatur over fem grader summeres. For å teste den andre hypotesen, ble tanniners innvirkning på det soppbaserte og bakteriebaserte næringsnettet vurdert ved å bruke næringsindeks, strukturindeks, indeks for nedbrytningsrute, soppeterfotavtrykk og bakterieeterfotavtrykk som responsvariabel, og tanniner som forklaringsvariabel. Blåbærdekning ble også testet som forklaringsvariabel for tanninkonsentrasjon som responsvariabel. For å teste forskjellene i tanninkonsentrasjon mellom skogtypene, ble tanninkonsentrasjon anvendt som responsvariabel.

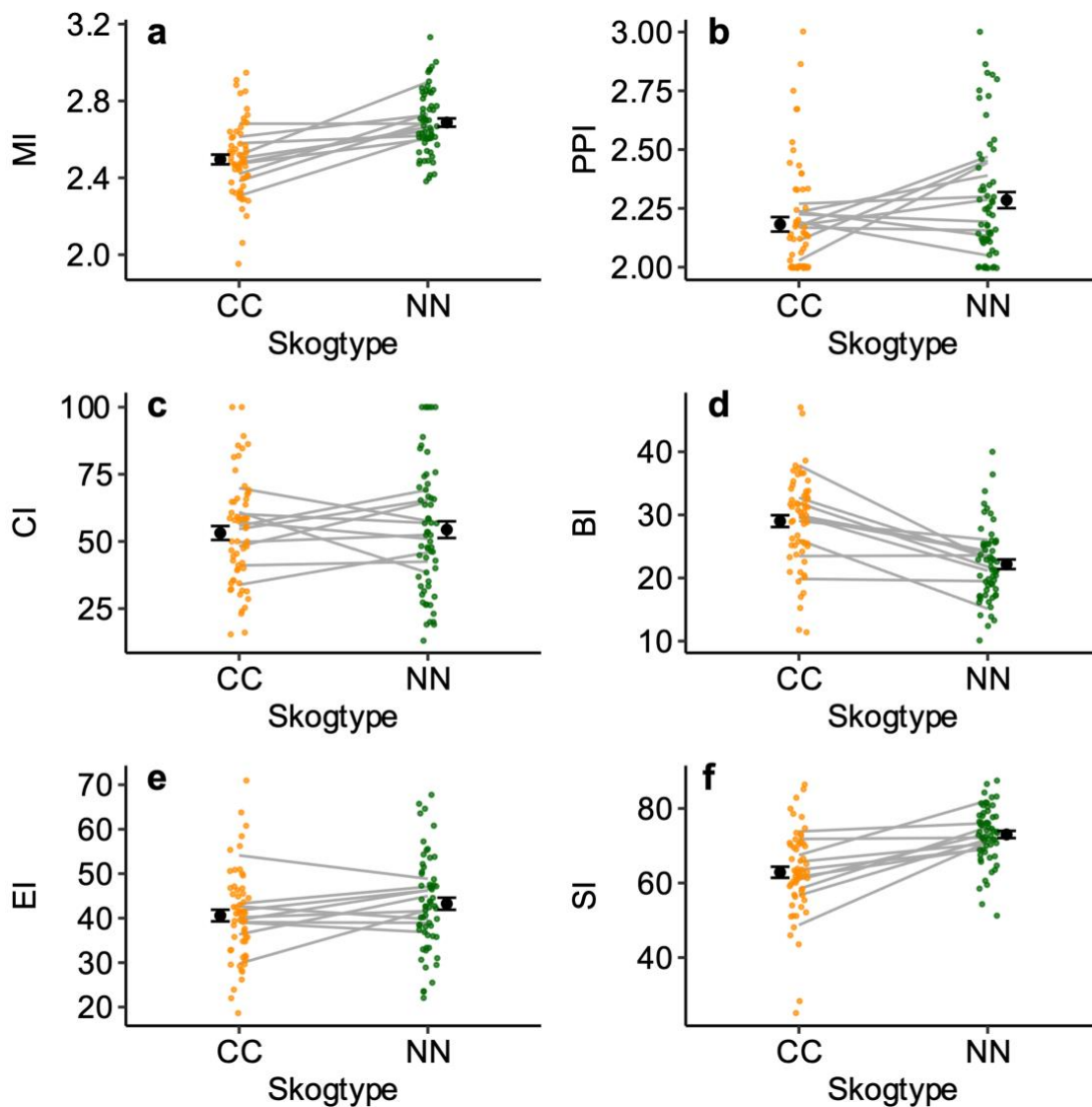
Etter å ha gjennomført en visuell vurdering av residualene fra olsmodel, ble det bekreftet at de var normalfordelt. Dette bekrefter at modellens antagelser er oppfylt. Signifikante og interessante funn ble visualisert med ggplot2 (Wickham, 2016), og alle analyser ble utført i Rstudio, versjon 4.3.0 (R Core team., 2023).

Resultater

Sammenligning av naturskog og kulturskog – nematoder

Indeks

Mine resultater viste forskjell på modenhetsindeks, basalindeks og strukturindeks mellom skogtypene (tabell 3). I nær-naturskog var modenhetsindeksen og strukturindeksen henholdsvis 8 og 17 % høyere enn i kulturskog (figur 3 a og f), mens basalindeksen var 32 % høyere i kulturskogen (figur 3 d) enn i nær-naturskogen.



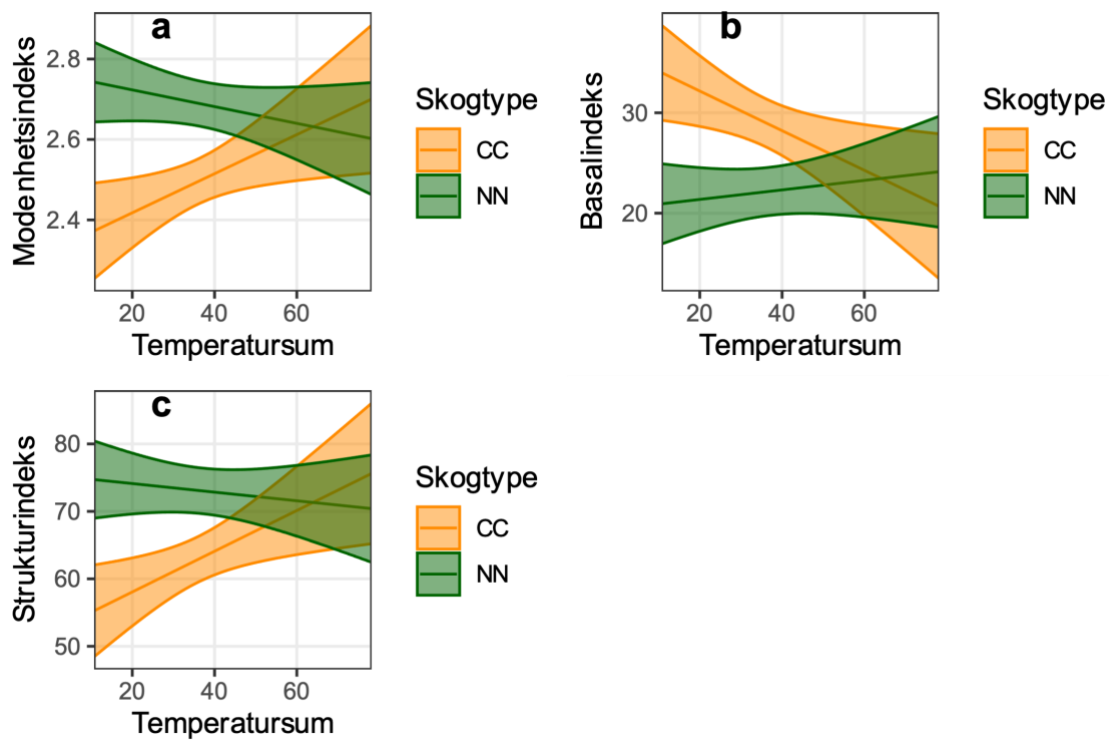
Figur 3. Effekter av skogtype (kulturskog (oransje, CC) og nær-naturskog (grønn, NN)) på (a) MI = Modenhetsindeks (b) PPI = Planteparasittindeks, (c) CI = Indeks for nedbrytningsrute, (d) BI = Basalindeks, (e) EI = Næringsindeks og (f) SI = Strukturindeks. Statistiske resultater i tabell 3.

Tabell 3. T-verdier fra Lineær blandet modell (P-verdier i parentes) med lokalitet som tilfeldig effekt, skogtype og temperatursum som forklaringsvariabel og de ulike indeksene, fotavtrykk og funksjonelle grupper som responsvariabel. Positive t-verdier av skogtype indikerer høyere verdi for nær-naturskog enn for kulturskog. Statistisk signifikante effekter er uthevet.

	Skogtype	Temperatursum	Skogtype:Temp.sum
Modenhetsindeks	5.28 (<0.001)	2.32 (0.026)	-3.21 (0.002)
Planteparasittindeks	2.03 (0.045)	1.14 (0.257)	-1.31 (0.194)
Indeks for nedbrytningsrute	-0.95 (0.345)	-0.43 (0.673)	1.13 (0.261)
Basalindeks	-5.38 (<0.001)	-2.42 (0.020)	3.26 (0.001)
Næringsindeks	0.94 (0.347)	0.26 (0.799)	-0.44 (0.660)
Strukturindeks	5.39 (<0.001)	5.56 (0.014)	-3.28 (0.001)
Total Biomasse (mg)	-1.99 (0.049)	-0.98 (0.335)	1.20 (0.233)
Samletfotavtrykk	-1.98 (0.050)	-1.01 (0.321)	1.19 (0.236)
Næringfotavtrykk	-2.14 (0.034)	-1.10 (0.277)	1.14 (0.255)
Strukturfotavtrykk	0.45 (0.652)	0.21 (0.833)	0.43 (0.666)
Planteeterfotavtrykk	1.75 (0.083)	0.57 (0.575)	-1.26 (0.211)
Soppeterfotavtrykk	0.28 (0.781)	2.35 (0.025)	-1.35 (0.179)
Bakterieeterfotavtrykk	-2.45 (0.016)	-1.20 (0.240)	1.27 (0.206)
Predatorfotavtrykk	0.29 (0.771)	-0.57 (0.572)	0.93 (0.354)
Omnivorefotavtrykk	-0.52 (0.606)	-0.87 (0.392)	0.40 (0.693)
Totalt antall individer	-1.40 (0.165)	-0.05 (0.962)	0.55 (0.585)
Planteeter% av total	2.34 (0.021)	0.72 (0.474)	-1.38 (0.171)
Soppeter% av total	0.38 (0.702)	1.85 (0.074)	-1.21 (0.230)
Soppeter% av frittlevende	0.83 (0.407)	2.03 (0.051)	-1.43 (0.160)
Bakterieeter% av total	-4.19 (<0.001)	-2.59 (0.011)	2.67 (0.009)
Bakterieeter% av frittlevende	-4.17 (<0.001)	-2.32 (0.022)	2.16 (0.032)
Predator% av total	3.73 (<0.001)	-0.57 (0.572)	-0.49 (0.622)
Predator% av frittlevende	4.44 (<0.001)	-0.52 (0.605)	-0.83 (0.409)
Omnivore% av total	-0.35 (0.729)	-1.31 (0.197)	0.16 (0.877)
Omnivore% av frittlevende	-0.26 (0.794)	-1.24 (0.222)	0.11 (0.913)

Indeks og Temperatursum

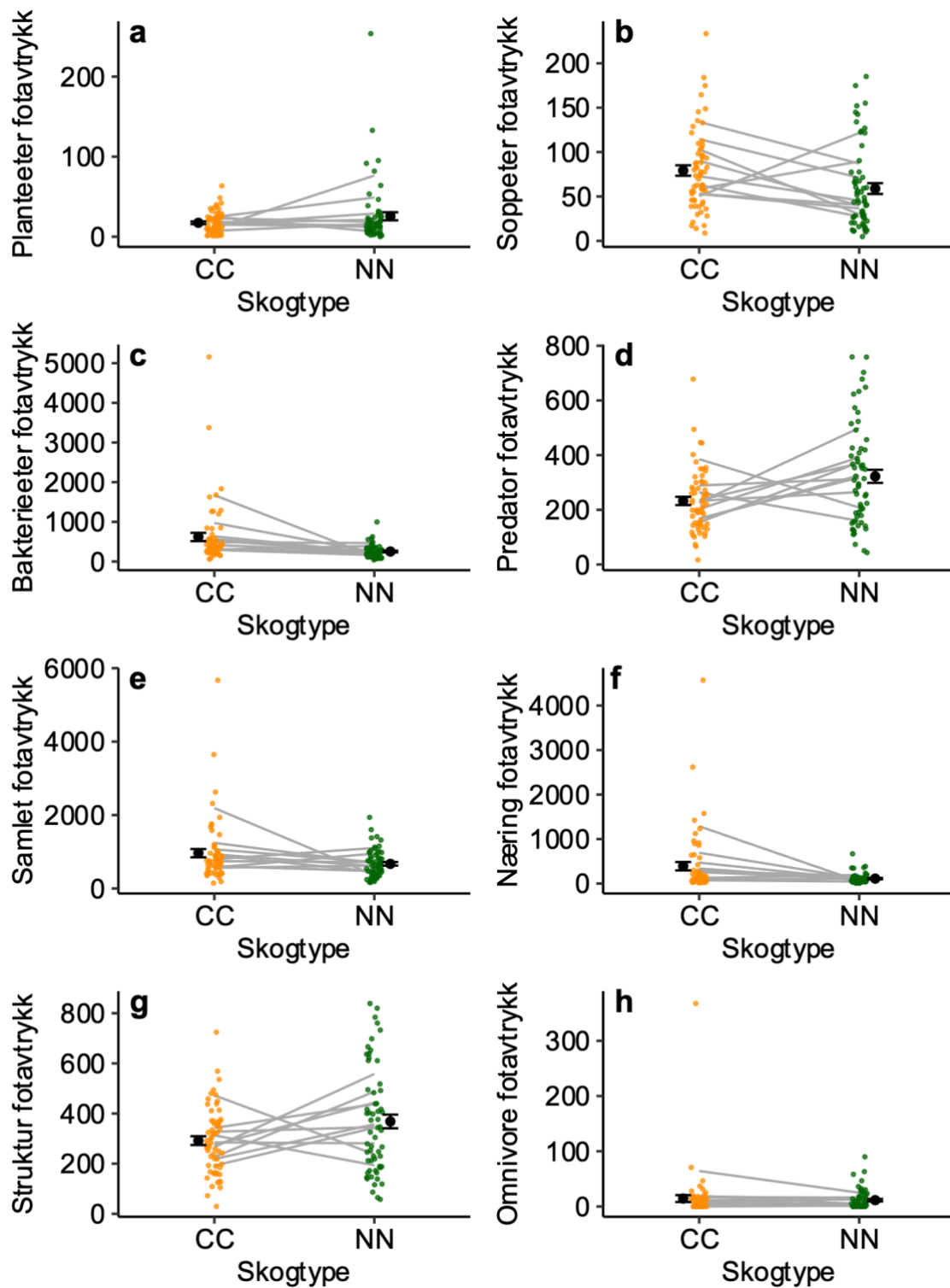
Temperatursummen bidro til å forklare forskjellene mellom kulturskog og nær-naturskog. Det var kun ved lavere temperaturer at det var en forskjell mellom skogtypene (figur 4).



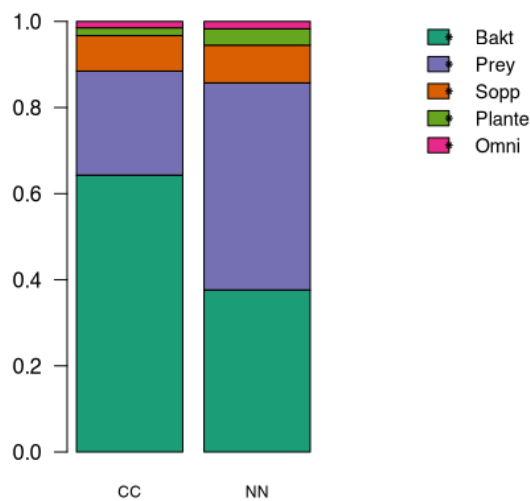
Figur 4. Effekten av temperatursum i kulturskog (CC, oransje) og nær-naturskog (NN, grønn) på (a) Modenhetsindeks, (b) Basalindeks og (c) Strukturindeks. Se tabell 3 for statistiske analyser.

Fotavtrykk

For metabolsk fotavtrykk var det kun forskjell i bakterieeterfotavtrykk, som var høyest i kulturskog (tabell 3; figur 5c). I kulturskog var det bakterieeterfotavtrykk som dominerte, mens det i nær-naturskog var predatorfotavtrykk som dominerte (figur 6). Temperatursum hadde ingen interaksjonseffekt på fotavtrykkene (tabell 3).



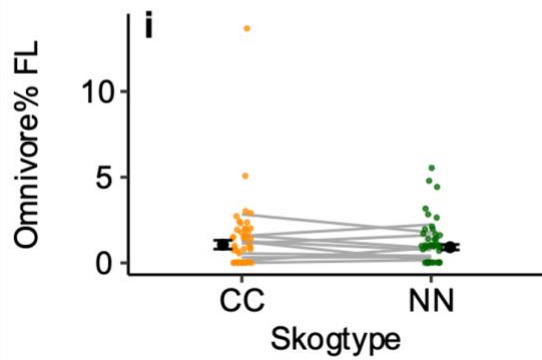
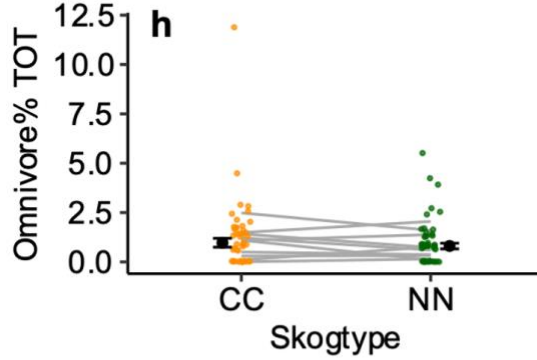
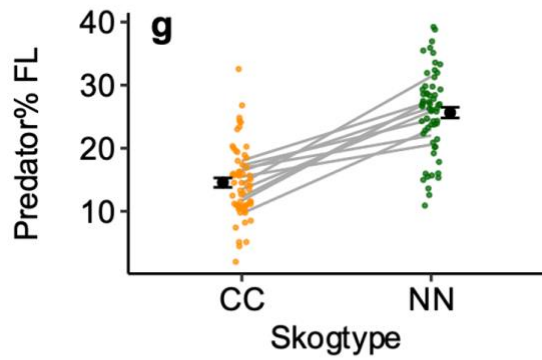
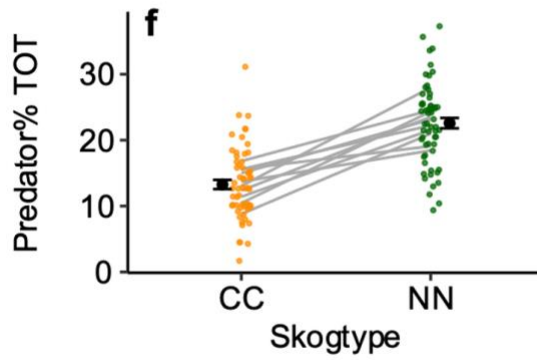
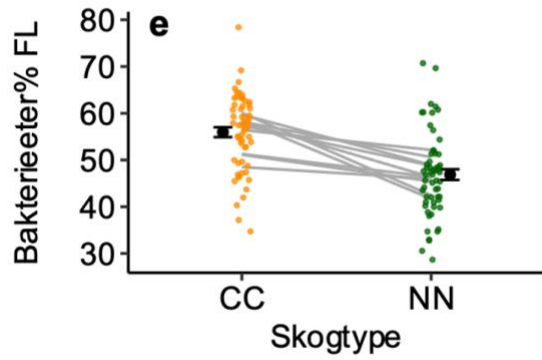
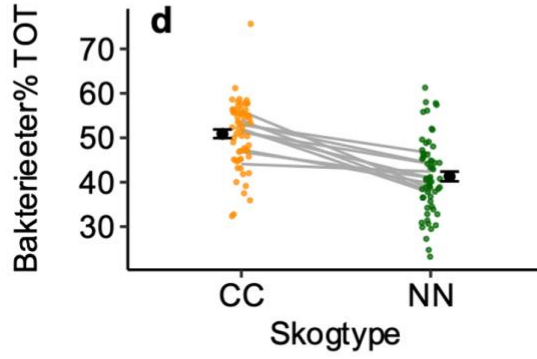
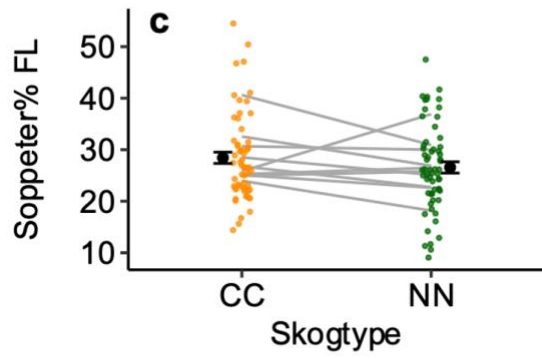
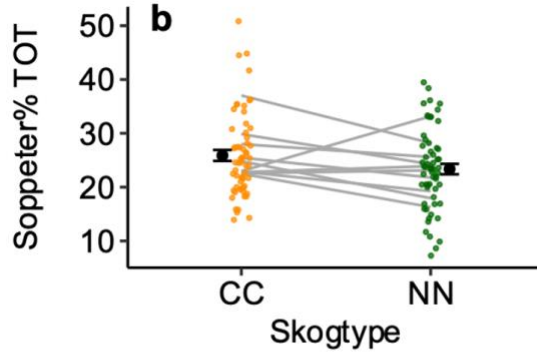
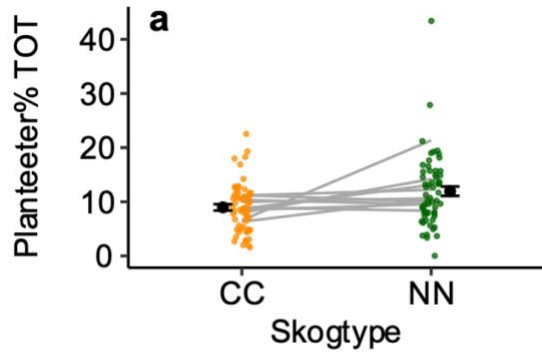
Figur 5. Effekter av skogtype (kulturskog (oransje, CC) og nær-naturskog (grønn, NN)) for (a) Planteeterfotavtrykk, (b) Soppeterfotavtrykk, (c) Bakterieeterfotavtrykk, (d) Predatorfotavtrykk, (e) Samletfotavtrykk, (f) Næringfotavtrykk, (g) Strukturfotavtrykk og (h) Omnivorefotavtrykk. Statistiske resultater i tabell 3.



Figur 6. Relative mengder (%) av de metabolske fotavtrykkene for de trofiske gruppene i kulturskog (CC) og nær-naturskog (NN). Bakt = bakterieeterfotavtrykk, Prey = predatorfotavtrykk, Sopp = soppeterfotavtrykk, Plante = planteeterfotavtrykk og Omni = omnivorefotavtrykk.

Funksjonelle grupper

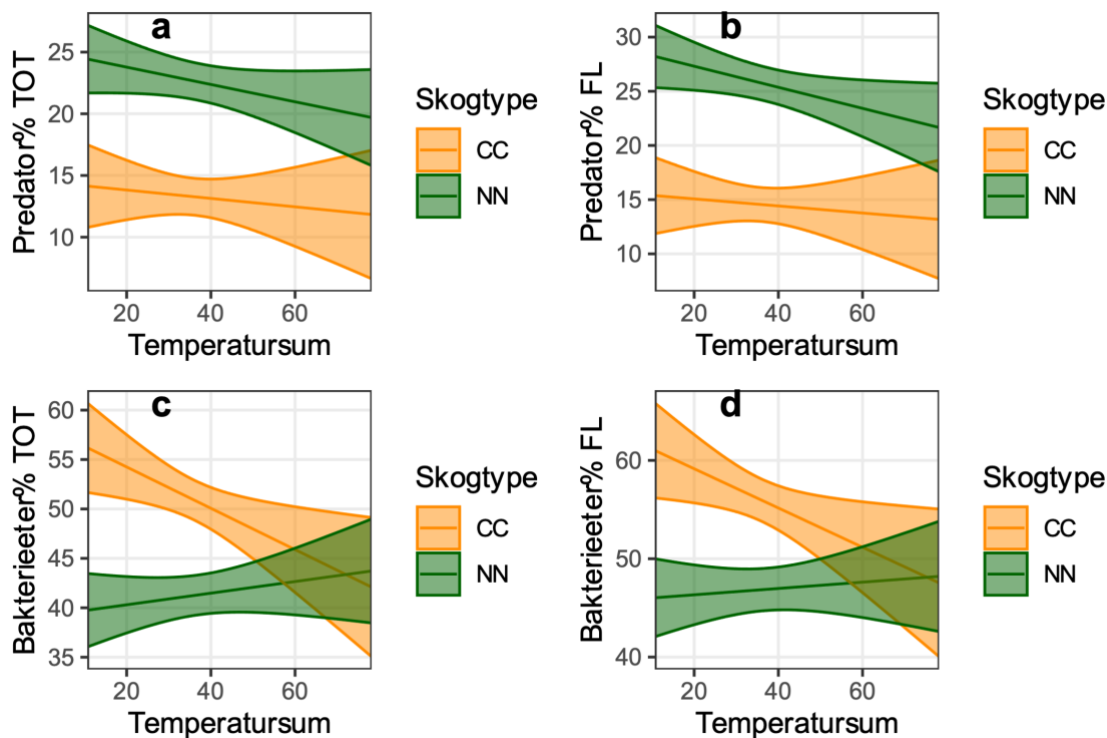
I kulturskog var andelen bakterieetende nematoder (både total og frittlevende) høyere enn i nær-naturskog (tabell 3; figur 7d-e). Omvendt hadde nær-naturskogen høyere andel predatorer (både totalt og frittlevende) enn kulturskogen (tabell 3; figur 7f-g). Det var ingen forskjeller mellom skogtypene i mengde planteetere, soppetere eller omnivore nematoder.



Figur 7. Effekter av skogtype (kulturskog (oransje, CC) og nær-naturskog (grønn, NN)) for (a) Planteeter% Totalt, (b) Soppeter% Total, (c) Soppeter% Fritt Levende, (d) Bakterieeter% Totalt, (e) Bakterieeter% Fritt Levende, (f) Predator% Totalt, (g) Predator% Fritt Levende, (h) Omnivore% Totalt, og (i) Omnivore% Fritt Levende. Statistiske resultater i tabell 3.

Funksjonelle grupper - temperatursum

Med økende temperatur var forskjellen mindre mellom skogtypene for bakterieeter %, både totalt og fritt levende. Den samme trenden så man for predator %, både totalt og frittlevende (tabell 3; figur 8).



Figur 8. Effekten av temperatursum på (a) Predator% Totalt, (b) Predator% Fritt Levende, (c) Bakterieeter% Totalt og (d) Bakterieeter% Fritt Levende. Statistiske resultater i tabell 3.

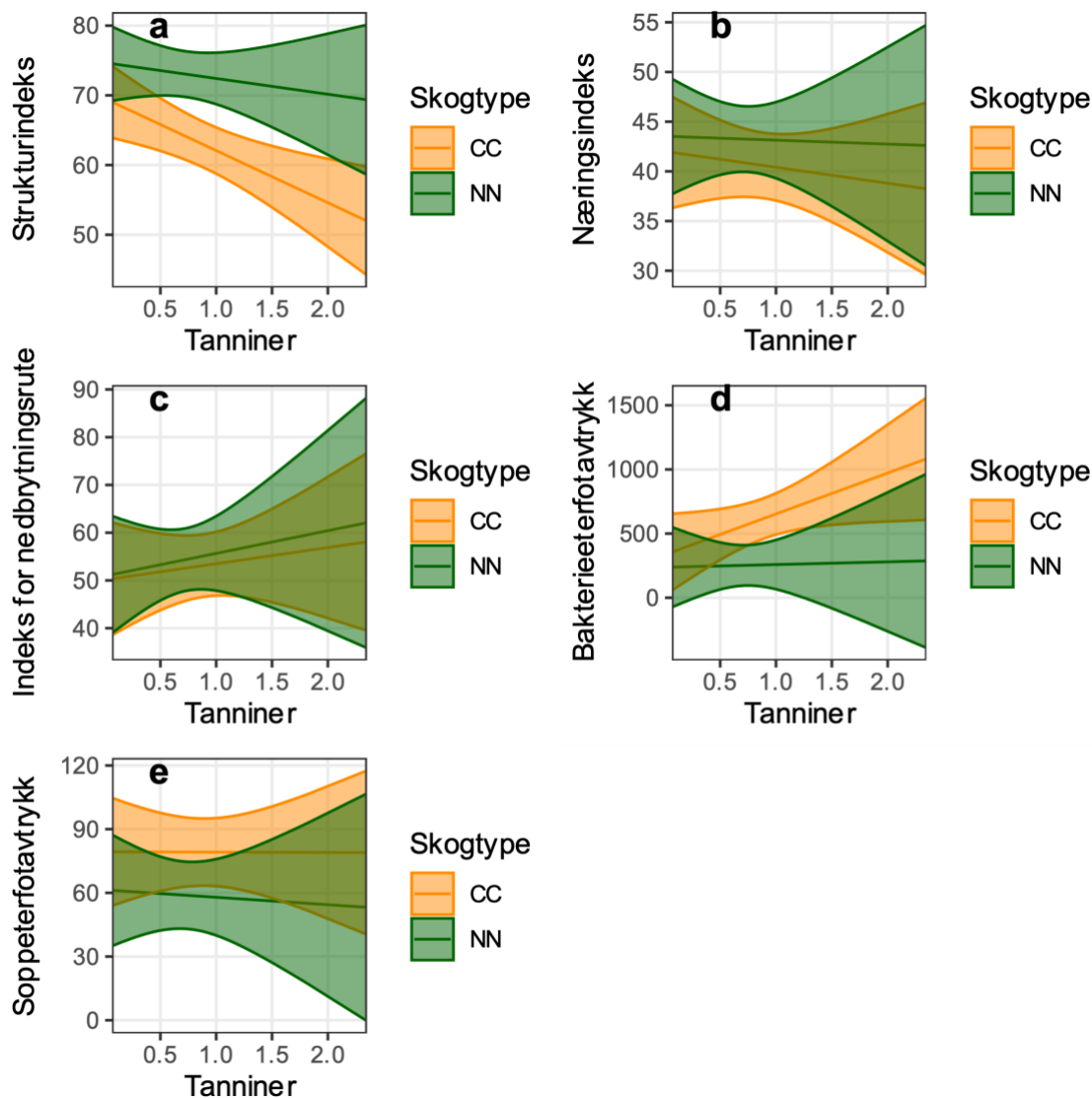
Sammenligning mellom kulturskog og naturskog – Tanniner

Effekt på nematodesamfunnet

Mine resultater viste at kulturskogen hadde signifikant høyere tanninkonsentrasjon enn nær-naturskogen ($t = -2.13$, $P = 0.036$, lineær blandet modell). Strukturindeksen avtok i takt med økende tanninkonsentrasjon (tabell 4; figur 9 a). Selv om interaksjonseffekten mellom skogtype og tanninkonsentrasjon ikke var signifikant, synes denne tendensen å være spesifikk for kulturskogen. Tanniner hadde derimot ingen effekt på næringsindeks, indeks for nedbrytningsrate, soppeterfotavtrykk eller bakterieeterfotavtrykk (tabell 4; figur 8b-e).

Tabell 4. T-verdier fra Lineær blandet modell (P-verdier i parentes) med lokalitet som tilfeldig effekt, skogtype og tanniner som forklaringsvariabel og de ulike nematodeindeksene, og bakterieter- og soppeterfotavtrykk som responsvariabel. Positive t-verdier av skogtype indikerer at indeksene og fotavtrykk er høyere for nær-naturskog enn for kulturskog. Statistisk signifikante effekter er uthevet.

	Tanniner	Skogtype	Skogtype:Tanniner
Strukturindeks	-3.28 (0.001)	1.27 (0.209)	1.46 (0.146)
Næringsindeks	-0.52 (0.604)	0.23 (0.817)	0.43 (0.668)
Indeks for nedbrytningsrute	0.56 (0.575)	0.09 (0.929)	0.14 (0.891)
Bakterieeterfotavtrykk	1.93 (0.056)	-0.46 (0.647)	-1.10 (0.275)
Soppeterfotavtrykk	-0.05 (0.963)	-0.94 (0.348)	-0.23 (0.820)



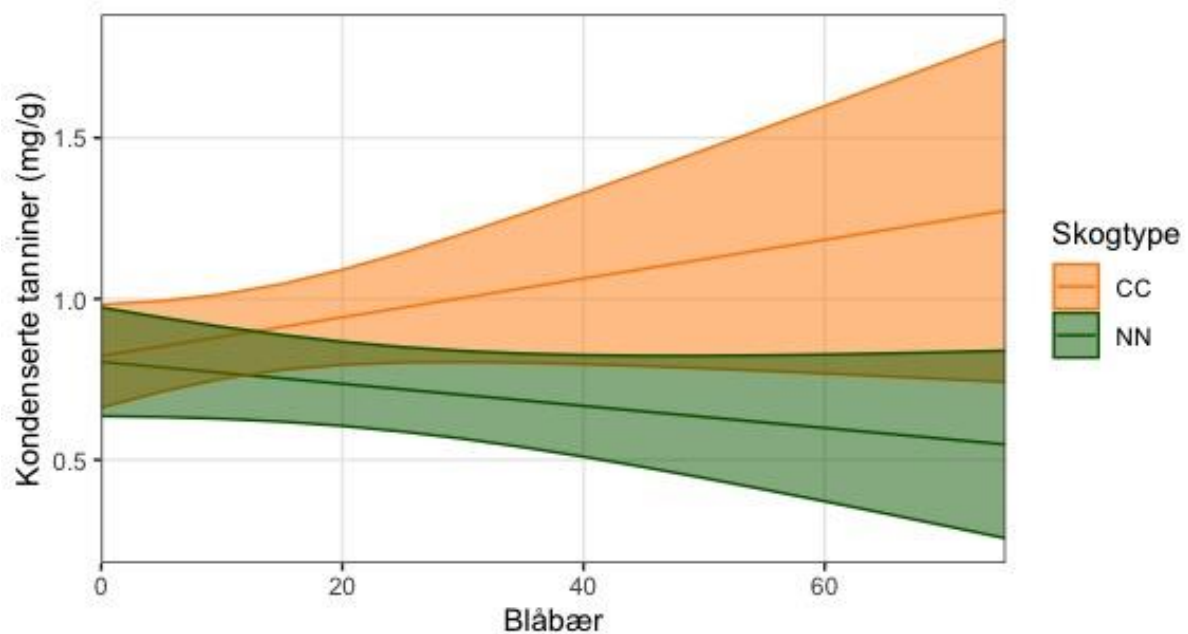
Figur 9. Interaksjonseffekten av kondenserte tanniner (mg/g) på kulturskog (CC, oransje) og nær-naturskog (NN, grønn) på (a) Strukturindeks, (b) Næringsindeks, (c) Indeks for nedbrytningsrute (d) Bakterieeterfotavtrykk og (e) Soppeterfotavtrykk. Se tabell 4 for statistiske analyser.

Tanniner og blåbær

Resultatene indikerte at skogtype og blåbærdekning isolert sett ikke påvirker tanninkonsentrasjon i jorden (tabell 5). Derimot ble det avdekket en signifikant samspillseffekt mellom kulturskog og blåbærdekning (tabell 5; figur 10). I kulturskog økte tanninkonsentrasjonen i takt med økende blåbærdekning (tabell 5).

Tabell 5. T-verdier fra Lineær blandet modell (P-verdier i parentes) med lokalitet som tilfeldig effekt, skogtype og blåbærdekning som forklaringsvariabel og tanniner som responsvariabel. Positive t-verdier av skogtype indikerer at tanniner er høyere for nær-naturskog enn for kulturskog. Statistisk signifikante effekter er uthevet.

	Blåbær	Skogtype	Blåbær:Skogtype
Tanniner	1.47 (0.147)	-0.18 (0.858)	-2.07 (0.041)



Figur 10. Effekten av blåbærdekning på konsentrasjonen av kondenserte tanniner (mg/g) i jord, i kulturskog (CC, oransje) og nær-naturskog (NN, grønn). Se tabell 5 for statistiske analyser..

Tanniner og temperatursum

Jeg undersøkte videre om akkumulert temperatursum kunne forklare variasjoner i tanninkonsentrasjonen mellom skogtypene. Resultatene indikerte imidlertid at temperatursummen ikke hadde signifikant innvirkning på tanninkonsentrasjonene, verken generelt eller når man sammenlignet skogtypene (tabell 6).

Tabell 6. T-verdier fra Lineær blandet modell (P-verdier i parentes) med lokalitet som tilfeldig effekt, skogtype og temperatursum som forklaringsvariabel og tanniner som responsvariabel. Positive t-verdier av skogtype indikerer at tanninkonsentrasjon er høyere for nær-naturskog enn for kulturskog.

	Temperatursum	Skogtype	Skogtype:Temperatursum
Tanniner	-1.96 (0.058)	-1.56 (0.122)	0.87 (0.385)

Diskusjon

Nematoder er sentrale organismer for jordøkosystemets funksjoner, hvor de bidrar til næringsstoffomsetningen og interagerer med en rekke andre organismer (Yeates, 2007). Videre spiller tanniner en viktig rolle i jordens nedbrytningsprosesser og næringsstoffdynamikk, ved å påvirke både næringsstofftilgjengelighet og mikrobielle samfunn (Hättenschwiler & Vitousek, 2000). Samspillet mellom nematoder og tanniner kan derfor være essensielt for å forstå og forvalte de biologiske prosessene som opprettholder skogens produktivitet og økosystemtjenester.

Resultatene mine indikerer at nær-naturskog har et mer komplekst næringsnett, med høyere modenhetsindeks, strukturindeks andel predatorer, og lavere basalindeks enn kulturskog, noe som bekrefter min innledende hypotese. Dette gir grunn til å anta at når skogen på nytt blir hogstmoden, har ikke jordbunnsamfunnet gjenopprettet sin opprinnelige kompleksitet fullt ut. Tidligere studier har også funnet høyere andel predatorer i naturskog sammenlignet med aktivt brukte skoger (Čerevková et al., 2021). En større andel av predatorer indikerer at jorden er stabil og har en høy modenhetsgrad (Wilschut & Geisen, 2021). Tidligere forskning har også vist at modenhetsindeksen, som reflekterer nematodesamfunnets struktur og funksjon, er lavere i skoger som har blitt flathogd (Forge & Simard, 2001) og i kulturskoger sammenlignet med urørte naturskoger (Bjørnlund et al., 2002), samt under restaureringsfasen etter forstyrrelser (Ettema & Bongers, 1993). Andre studier har ikke funnet høyere modenhetsindeks i naturskog enn i skoger som har blitt flatehogd (Sohlenius, 2002, Hanel, 2004, Čerevková et al., 2021). I studiet til Sohlenius (2002) fant man høyest modenhetsindeks i skog som var blitt flathogget for 11 – 13 år siden, og lavest modenhetsindeks i eldre skog (120 – 130 år). Dette motstrider studiet til Bongers (1990) som indikerer en lav modenhetsindeks som en indikasjon på forstyrrelse. Sohlenius (2002) antydte at modenhetsindeks er sterkere knyttet til andre faktorer som produktiviteten i skogen og spesifikke mikroklimatiske forhold, som fuktighet og temperatur, og ikke forstyrrelser som flatehogst. Min studie hadde imidlertid et bredere utvalg av lokaliteter med større klimatiske variasjoner enn tidligere studier. Tidligere studier har heller ikke undersøkt langtidseffektene av nematodesamfunn etter flatehogst; fokuset har heller vært på umiddelbare effekter av flatehogst og andre forstyrrelser.

I en naturskog kan man forvente en mer variert struktur med større åpninger skapt av små, naturlige forstyrrelser, noe som resulterer i større mengde stående og liggende død ved i ulike nedbrytningsstadier (Franklin et al., 2007, Stanturf et al., 2014). Endringene i en kulturskog er markant større enn i en naturskog. Utviklingen av en kulturskog starter med en betydelig forstyrrelse, som flatehogst, noe som medfører vesentlige endringer i mikroklimaet. Disse forstyrrelsene medfører ofte endringer i jordens næringsomsetning, temperatur og fuktighetsnivå (Bethlahmy, 1962, Hashimoto and Suzuki, 2004, Barbier et al., 2008, Ma et al., 2013), faktorer som begge spiller en rolle i utviklingen av nematodesamfunn (Bongers, 1990, Ferris et al., 2001, Nielsen et al., 2014, Du Preez et al., 2018, Girgan et al., 2020, Du Preez et al., 2022). Derfor er det interessant å utforske hvordan temperaturvariasjoner kan påvirke nematodene mellom skogtypene.

Jeg fant en forbedring i jordens tilstand i kulturskog med økende temperaturer, noe som resulterte i at forskjellene mellom skogtypene ble utjevnet. Antall bakterieetende nematoder i kulturskog sank betydelig med økende temperatur, mens nivået forble stabilt i nær-naturskog. En forklaring på dette kan være at skogmiljøet henter seg raskere inn i varmere klima etter flatehogst, og at nær-naturskogens miljø er mer robust og stabilt. Tidligere studier har påvist at høyere temperaturer akselererer nedbrytningen av organisk materiale (García-Palacios et al., 2013). Klimaet har vist seg å påvirke opp til 60 – 70 % av jordens nedbrytningsrate (Parton et al., 2007), og temperaturen er en nøkkelfaktor for økosystemets suksessjon (Crews et al., 1995, Scowcroft et al., 2000, Sariyildiz & Anderson, 2003). Dette kan forklare hvorfor tidligere studier ikke har funnet effekter av flatehogst for modenhetsindeks i varmere klima (Sohlenius, 2002, Hanel, 2004, Čerevková et al., 2021). Nielsen et al. (2014) bekrefter at nematodesamfunnets sammensetning påvirkes sterkt av klimaet, med nematoder som fører på bakterier dominerer i kaldere, tørrere områder. Dette er en god forklaring til hvorfor bakterieetende nematoder går ned med høyere temperaturer i kulturskog. Forskning har vist at flatehogst fører til en umiddelbar reduksjon i soppbiomasse (Pietikäinen & Fritze, 1995, Pennanen et al., 1999), samtidig som det kan en midlertid økning i bakteriebiomassen (Pennanen et al., 1999). Dette kan være fordi flatehogst fører til forhold som er gunstige for bakteriepopulasjoner, muligens på grunn av økt tilgjengelighet av næringsstoffer og lys, samt forstyrrelser som skaper nye nisjer for bakterier. Dette kan kaste lys over hvorfor kulturskogen hovedsakelig var dominert av bakterieetende nematoder, noe som indikerer at miljøet ennå ikke har stabilisert seg etter hogsten. Når man tar hensyn til dette, og faktum at Norge har et kaldere og til dels tørrere klima sammenlignet med mange andre deler av verden,

blir det mulig å anta at disse effektene kan vedvare lengre under norske forhold siden nedbrytningen vil gå saktere. Det er verdt å merke seg at indeks for nedbrytningsrute var relativt lik for begge skogtypene, med gjennomsnittsverdi på 53 for kulturskog, og 54 for nær-naturskog. Disse verdiene indikerer at sopp står hovedsakelig for nedbrytningen av organisk materiale (verdier over 50), som signaliserer en gradvis nedbrytningsprosess av det komplekse organiske materialet.

I tillegg til andre miljøforhold kan kjemiske egenskaper i jorden påvirke nematodesamfunnene. For eksempel bidrar skogen rikelig med organisk materiale som cellulose og lignifisert organisk materiale til drivstoff for jordens næringsnett, noe som gir en lav pH-verdi (Ferris et al., 2001). Bjørnlund et al. (2002) fant at større mengde død ved korresponderte med høyere modenhetsindeks, som gir en god forklaring til hvorfor nær-naturskog har høyere modenhetsindeks. Modenhetsindeks påvirkes av de ulike nedbrytningsstadiene til død ved, en prosess som resulterer i dannelselse av ulike organiske syrer. Disse syrene kan i teorien senke jordens pH-verdi til under 5, noe som igjen påvirker nematodesamfunnet (Bjørnlund et al., 2002). Videre observerte de at modenhetsindeksen falt i områder med høyere pH-verdier (over 5), noe som understreker hvordan kjemiske forhold i jorden kan påvirke nematodepopulasjonene.

Andre viktige kjemiske komponenter å ta i betraktning er tanniner. Tanniner, som er rikelig til stede i barskoger (Adamczyk et al., 2018), spiller en betydelig rolle ved å hemme nedbrytningen av organisk materiale (Benoit & Starkey, 1968, Lewis & Starkey, 1968, Harrison, 1971), og kan beskytte mot mikrobiell nedbrytning (Handley, 1954, Lewis & Starkey, 1969, Haslam, 1979). Disse kjemiske komponentene kan derfor påvirke nematodesamfunnets tilstand (Hättenschwiler & Vitousek, 2000). I studiet mitt ga økende tanninkonsentrasjon reduksjon i strukturindeksen i kulturskogen, mens nær-naturskogens strukturindeks forble relativt uendret. Hvorfor strukturindeksen ble påvirket av økende tanninkonsentrasjon i kun kulturskogen er vanskelig å finne en forklaring på, men det kan antyde at kulturskogen er mer følsom for tanniner i nedbrytningsprosessen. Videre ble det funnet høyere konsentrasjon av tanniner i kulturskogen enn nær-naturskogen som kan være en forklaring til hvorfor strukturindeksen var lavere i kulturskogen. Imidlertid påvirket ikke økt tanninkonsentrasjon næringsindeksen, indeks for nedbrytningsrute eller populasjonene av bakterie- og soppetende nematoder i denne studien. Dette var i strid med min andre hypotese om at tanniner fremmer et soppbasert næringsnett. Tonjer et al. (2023) sin studie viste at i

sterkt gjødslede norske granskoger, hvor tanninkonsentrasjonene er lave, favoriseres bakteriesamfunn fremfor soppasamfunn. I tillegg indikerer tidligere studier at responsen på tanniners hemmende virkning varierer; noen bakterier viser følsomhet, mens andre er resistente (Kraus et al., 2003, Smolander et al., 2012). Lignende varierende respons er også funnet blant sopparter (Scalbert, 1991). Det skal også påpekes at jordprøvene mine var relativt grunne, med en gjennomsnittlig dybde på 12 centimeter, noe som kan forklare mangelen på større forskjeller mellom sopp- og bakterietende nematoder i mine funn. Det er hovedsakelig sopp som bryter ned kjemiske komponenter (Ferris et al., 2001). I studiet til Yeates (2007) ble det påvist at soppetende nematoder opptrer dypere, mens bakterietere har høyest forekomst i det øvre jordsjiktet. Soppetende nematoder har en dybdefordeling som varierer og kan speile utbredelsen av saprofytiske og mykorrhizale soppfyfer (Yeates, 2007).

For å undersøke andre mulige årsaker til variasjonene i tanninkonsentrasjon, sjekket jeg blåbærdekningens potensielle innvirkning på konsentrasjonen av tanniner i jorden. Jeg fant ingen effekt av skogtype eller blåbærdekning alene på tanninkonsentrasjonene i jord, men det var en signifikant interaksjonseffekt mellom blåbærdekning og kulturskog, hvor økende blåbærdekning økte tanninkonsentrasjonen i jord. Dette utfordrer min tredje hypotese om at økt blåbærbiomasse ville korrespondere med høyere tanninkonsentrasjon i jord. Et annet nylig studie i granskog fant heller ingen korrelasjon mellom blåbærbiomasse og tanninkonsentrasjon (Tonjer et al., 2023).

Jeg fant heller ingen effekt av temperatursum på tanninkonsentrasjon i jord. Derfor må det tas hensyn til andre faktorer for å forklare høyere tanninkonsentrasjon i kulturskog. Andre forklaringsfaktorer kan være at det er mer strukturert soppasamfunn i naturskoger (Ohlson & Tryterud, 1999, Junninen & Komonen, 2011) enn kulturskoger (Siitonen, 2001) som kan være med på å bryte ned tanniner. Tidligere studie har vist at det er større omfang av noen grupper ektomykorrhizasopper, for eksempel *Cortinarius* sp. i eldre skoger (Kyaschenko et al., 2017), en sopp som kan bryte ned komplekse karbonforbindelser (Bending & Read, 1996, Bending & Read, 1997, Lindahl et al., 2021). Det eventuelle større omfanget av ektomykorrhizale sopper i nær-naturskog kan spille en rolle i nedbrytningen av tanniner. Videre kunne det vært interessant å se på sammenhengen mellom tanninkonsentrasjon og tilførsel av mengde barnåler og granbark mellom skogtypene. Siden det forventes at kulturskog har høyere trevolum enn nær-naturskog, og at grantrær har høye tanninnivåer i både bark og nåler

(Metsämuuronen & Sirén, 2019), kan dette gi utslag på høyere tanninkonsentrasjonen i kulturskogen.

Konklusjon

Studiet av nematoder spiller en essensiell rolle for forståelsen av skogøkologi, mens tanniner er viktige for økosystemenes næringsdynamikk. Resultatene mine viser at nær-naturskog har et mer komplekst næringsnett enn kulturskog, noe som tyder på at kulturskog ikke har gjenvunnet sin opprinnelige kompleksitet 70 år etter hogst. Interessant nok viser mine data også at økende temperatur har en signifikant innflytelse på skogens evne til å komme seg etter hogst, hvor kulturskogens struktur og modenhet forbedres markant med økende temperatur. Imidlertid kan ikke de observerte variasjonene i tanninkonsentrasjon mellom skogtypene enkelt tilskrives temperaturforskjeller eller blåbærdekning alene. Dette antyder at det finnes andre faktorer som for eksempel soppfunn, skogbehandlingsmetoder eller trevolum, som kan påvirke tanninkonsentrasjon i jord. Videre forskning bør utforske hvordan tanniner interagerer med andre miljøfaktorer og deres påvirkning på skogens økosystemer gjennom kontrollerte eksperimenter.

Litteraturliste

- ADAMCZYK, B., ADAMCZYK, S., SMOLANDER, A., KITUNEN, V. & SIMON, J. 2018. Plant Secondary Metabolites—Missing Pieces in the Soil Organic Matter Puzzle of Boreal Forests. *Soil systems*, 2, 2.
- ANDRÁSSY, I. 2005. *Free-living nematodes of Hungary (Nematoda errantia), Volume I.*, Budapest, Hungary, Hungarian Natural History Museum and Systematic Zoology Research Group of the Hungarian Academy of Sciences.
- ANDRÁSSY, I. 2007. *Free-living nematodes of Hungary (Nematoda errantia), Volume II.*, Budapest, Hungary, Hungarian Natural History Museum and Systematic Zoology Research Group of the Hungarian Academy of Sciences.
- ANDRÁSSY, I. 2009. *Free-living nematodes of Hungary (Nematoda errantia), Volume III.*, Budapest, Hungary, Hungarian Natural History Museum and Systematic Zoology Research Group of the Hungarian Academy of Sciences.
- BAERMANN, G. 1917. Eine einfache methode zur auffindung von Ancylostomum (Nematoden) larven in erdproben. *Geneeskd Tijdschr Ned Indie*, 57, 131-137.
- BARBIER, S., GOSELIN, F. & BALANDIER, P. 2008. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved—A critical review for temperate and boreal forests. *Forest ecology and management*, 254, 1-15.
- BARDGETT, R. 2005. *The biology of soil: a community and ecosystem approach*, Oxford university press.
- BARDGETT, R. D. & VAN DER PUTTEN, W. H. 2014. Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature*, 515, 505-511.
- BARTLETT, J., RUSCH, G. M., KYRKJEEIDE, M. O., SANDVIK, H. & NORDÉN, J. 2020. Carbon storage in Norwegian ecosystems (revised edition). Norsk Institutt for Naturforskning (NINA).
- BATES, D., MÄCHLER, M., BOLKER, B. & WALKER, S. 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67, 1-48.
- BENDING, G. D. & READ, D. J. 1996. Effects of the soluble polyphenol tannic acid on the activities of ericoid and ectomycorrhizal fungi. *Soil biology & biochemistry*, 28, 1595-1602.
- BENDING, G. D. & READ, D. J. 1997. Lignin and soluble phenolic degradation by ectomycorrhizal and ericoid mycorrhizal fungi. *Mycol. Res*, 101, 1348-1354.
- BENOIT, R. E. & STARKEY, R. L. 1968. Enzyme inactivation as a factor in the inhibition of decomposition of organic matter by tannins. *Soil Science*, 105, 203-208.
- BETHLAHMY, N. 1962. First year effects of timber removal on soil moisture. *Hydrological Sciences Journal*, 7, 34-38.
- BJØRNLUND, L., VESTERGÅRD, M., JOHANSSON, S., NYBORG, M., STEFFENSEN, L. & CHRISTENSEN, S. 2002. Nematode communities of natural and managed beech forests – a pilot survey. *Pedo biologia*, 46, 53-62.
- BONGERS, T. 1990. maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia*, 83, 14-19.
- BRZESKI, M. W. 1998. *Nematodes of Tylenchina in Poland and temperate Europe*, Muzeum i Instytutu Zoologii, Polska Akademia Nauk (MiZ PAN).
- ČEREVKOVÁ, A., RENČO, M., MIKLISOVÁ, D. & GÖMÖRYOVÁ, E. 2021. Soil Nematode Communities in Managed and Natural Temperate Forest. *Diversity (Basel)*, 13, 327.
- CHOMEL, M., GUITTONNY-LARCHEVÊQUE, M., FERNANDEZ, C., GALLET, C., DESROCHERS, A., PARÉ, D., JACKSON, B. G. & BALDY, V. 2016. Plant secondary metabolites: a key driver

- of litter decomposition and soil nutrient cycling. *The Journal of ecology*, 104, 1527-1541.
- COBB, N. A. 1918. *Estimating the nematode population of the soil* Washington DC, USA, Bureau of Plant Industry, United States Department of Agriculture.
- CREWS, T. E., KITAYAMA, K., FOWNES, J. H., RILEY, R. H., HERBERT, D. A., MUELLER-DOMBOIS, D. & VITOUSEK, P. M. 1995. Changes in soil phosphorus fractions and ecosystem dynamics across a long chronosequence in Hawaii. *Ecology (Durham)*, 76, 1407-1424.
- CROWTHER, T. W., VAN DEN HOOGEN, J., WAN, J., MAYES, M. A., KEISER, A. D., MO, L., AVERILL, C. & MAYNARD, D. S. 2019. The global soil community and its influence on biogeochemistry. *Science*, 365, 772.
- DALEN, L. S. 2017. *Nye rekordtall for skogen i Norge* [Online]. Ås: NIBIO. Available: <https://www.nibio.no/nyheter/nye-rekordtall-for-skogen-i-norge> [Accessed].
- DE GRAAFF, M. A., ADKINS, J., KARDOL, P. & THROOP, H. L. 2015. A meta-analysis of soil biodiversity impacts on the carbon cycle. *Soil*, 1, 257-271.
- DE VRIES, F. T., THÉBAULT, E., LIIRI, M., BIRKHOFFER, K., TSIAFOULI, M. A., BJØRNLUND, L., JØRGENSEN, H. B., BRADY, M. V., CHRISTENSEN, S., DE RUITER, P. C., D'HERTEFELDT, T., FROUZ, J., HEDLUND, K., HEMERIK, L., HOL, W. H. G., HOTES, S., MORTIMER, S. R., SETÄLÄ, H., SGARDELIS, S. P., UTESENY, K., VAN DER PUTTEN, W. H., WOLTERS, V. & BARDGETT, R. D. 2013. Soil food web properties explain ecosystem services across European land use systems. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 110, 14296-14301.
- DU PREEZ, G., DANEEL, M., DE GOEDE, R., DU TOIT, M. J., FERRIS, H., FOURIE, H., GEISEN, S., KAKOULI-DUARTE, T., KORTHALS, G., SÁNCHEZ-MORENO, S. & SCHMIDT, J. H. 2022. Nematode-based indices in soil ecology: Application, utility, and future directions. *Soil biology & biochemistry*, 169, 108640.
- DU PREEZ, G. C., DANEEL, M. S., WEPENER, V. & FOURIE, H. 2018. Beneficial nematodes as bioindicators of ecosystem health in irrigated soils. *Applied soil ecology : a section of Agriculture, ecosystems & environment*, 132, 155-168.
- ESSEEN, P.-A., EHNSTRÖM, B., ERICSON, L. & SJÖBERG, K. 1997. Boreal Forests. *Ecological bulletins*, 16-47.
- ETTEMA, C. H. & BONGERS, T. 1993. Characterization of nematode colonization and succession in disturbed soil using the Maturity Index. *Biology and fertility of soils*, 16, 79-85.
- FERRIS, H. 2010. Form and function: Metabolic footprints of nematodes in the soil food web. *European journal of soil biology*, 46, 97-104.
- FERRIS, H., BONGERS, T. & DE GOEDE, R. G. M. 2001. A framework for soil food web diagnostics: extension of the nematode faunal analysis concept. *Applied soil ecology : a section of Agriculture, ecosystems & environment*, 18, 13-29.
- FORGE, T. A. & SIMARD, S. W. 2001. Trophic structure of nematode communities, microbial biomass, and nitrogen mineralization in soils of forests and clearcuts in the southern interior of British Columbia. *Canadian journal of soil science*, 80, 401-410.
- FRANKLIN, J. F., MITCHELL, R. J. & PALIK, B. 2007. Natural disturbance and stand development principles for ecological forestry.
- GARCÍA-PALACIOS, P., MAESTRE, F. T., KATTGE, J. & WALL, D. H. 2013. Climate and litter quality differently modulate the effects of soil fauna on litter decomposition across biomes. *Ecol Lett*, 16, 1045-1053.

- GERAERT, E. 2008. *The Tylenchidae of the world: identification of the family Tylenchidae (Nematoda)*, Academia Press.
- GIRGAN, C., DU PREEZ, G., MARAIS, M., SWART, A. & FOURIE, H. 2020. Nematodes and the effect of seasonality in grassland habitats of South Africa. *J Nematol*, 52, 1-22.
- GUPTA, V. V. & YEATES, G. 1997. Soil microfauna as bioindicators of soil health. *Biological indicators of soil health.*, 201-233.
- HAGERMAN, A. 2002. Tannin handbook.
- HANDLEY, W. R. C. 1954. Mull and mor formation in relation to forest soils. *Forestry Commission*
- HANEL, L. 2004. Response of soil nematodes inhabiting spruce forests in the Šumava Mountains to disturbance by bark beetles and clear-cutting. *Forest ecology and management*, 202, 209-225.
- HARRISON, A. 1971. The inhibitory effect of oak leaf litter tannins on the growth of fungi, in relation to litter decomposition. *Soil Biology and Biochemistry*, 3, 167-172.
- HASHIMOTO, S. & SUZUKI, M. 2004. The impact of forest clear-cutting on soil temperature: a comparison between before and after cutting, and between clear-cut and control sites. *Journal of forest research*, 9, 125-132.
- HASLAM, E. 1979. Vegetable tannins. *Biochemistry of plant phenolics*. Springer.
- HÄTTENSCHWILER, S. & VITOUSEK, P. M. 2000. The role of polyphenols in terrestrial ecosystem nutrient cycling. *Trends Ecol Evol*, 15, 238-243.
- JUNNINEN, K. & KOMONEN, A. 2011. Conservation ecology of boreal polypores: A review. *Biological conservation*, 144, 11-20.
- KANERVA, S., KITUNEN, V., KIIKKILÄ, O., LOPONEN, J. & SMOLANDER, A. 2006. Response of soil C and N transformations to tannin fractions originating from Scots pine and Norway spruce needles. *Soil biology & biochemistry*, 38, 1364-1374.
- KANERVA, S., KITUNEN, V., LOPONEN, J. & SMOLANDER, A. 2008. Phenolic compounds and terpenes in soil organic horizon layers under silver birch, Norway spruce and Scots pine. *Biology and fertility of soils*, 44, 547-556.
- KRAUS, T. E. C., DAHLGREN, R. A. & ZASOSKI, R. J. 2003. Tannins in nutrient dynamics of forest ecosystems - a review. *Plant and soil*, 256, 41-66.
- KYASCHENKO, J., CLEMMENSEN, K. E., HAGENBO, A., KARLTUN, E. & LINDAHL, B. D. 2017. Shift in fungal communities and associated enzyme activities along an age gradient of managed *Pinus sylvestris* stands. *The ISME journal*, 11, 863-874.
- LEWIS, J. A. & STARKEY, R. L. 1968. Vegetable tannins, their decomposition and effects on decomposition of some organic compounds. *Soil Science*, 106, 241-247.
- LEWIS, J. A. & STARKEY, R. L. 1969. Decomposition of plant tannins by some soil microorganisms. *Soil Science*, 107, 235-241.
- LINDAHL, B. D., KYASCHENKO, J., VARENIUS, K., CLEMMENSEN, K. E., DAHLBERG, A., KARLTUN, E. & STENDAHL, J. 2021. A group of ectomycorrhizal fungi restricts organic matter accumulation in boreal forest. *Ecology Letters*, 24, 1341-1351.
- LOOF, P. A. 1999. *Nematoda, Adenophorea (Dorylaimida)*, Spektrum.
- MA, Y., GENG, Y., HUANG, Y., SHI, Y., NIKLAUS, P. A., SCHMID, B. & HE, J. S. 2013. Effect of clear-cutting silviculture on soil respiration in a subtropical forest of China. *Journal of plant ecology*, 6, 335-348.
- METSÄMUURONEN, S. & SIRÉN, H. 2019. Bioactive phenolic compounds, metabolism and properties: a review on valuable chemical compounds in Scots pine and Norway spruce. *Phytochemistry reviews*, 18, 623-664.

- MUTABARUKA, R., HAIRIAH, K. & CADISCH, G. 2007. Microbial degradation of hydrolysable and condensed tannin polyphenol–protein complexes in soils from different land-use histories. *Soil biology & biochemistry*, 39, 1479-1492.
- NIELSEN, U. N., AYRES, E., WALL, D. H., LI, G., BARDGETT, R. D., WU, T. & GAREY, J. R. 2014. Global-scale patterns of assemblage structure of soil nematodes in relation to climate and ecosystem properties. *Global Ecology and Biogeography*, 23, 968-978.
- NIELSEN, U. N., WALL, D. H. & SIX, J. 2015. Soil Biodiversity and the Environment. *Annual review of environment and resources*, 40, 63-90.
- NYGAARD, P. H. & ØYEN, B. H. 2020. Skogshistorisk tilbakeblikk med vekt på utviklingen av bestandsskogbruket i Norge. NIBIO.
- OHLSON, M. & TRYTERUD, E. 1999. Long-term spruce forest continuity – a challenge for a sustainable Scandinavian forestry. *Forest ecology and management*, 124, 27-34.
- PARKER, S. S. 2010. Buried treasure: soil biodiversity and conservation. *Biodiversity and conservation*, 19, 3743-3756.
- PARTON, W., SILVER, W. L., BURKE, I. C., GRASSENS, L., HARMON, M. E., CURRIE, W. S., KING, J. Y., ADAIR, E. C., BRANDT, L. A., HART, S. C. & FASTH, B. 2007. Global-Scale Similarities in Nitrogen Release Patterns During Long-Term Decomposition. *Science*, 315, 361-364.
- PENNANEN, T., LISKI, J., BÅÅTH, E., KITUNEN, V., UOTILA, J., WESTMAN, C. J. & FRITZE, H. 1999. Structure of the Microbial Communities in Coniferous Forest Soils in Relation to Site Fertility and Stand Development Stage. *Microb Ecol*, 38, 168-179.
- PIETIKÄINEN, J. & FRITZE, H. 1995. Clear-cutting and prescribed burning in coniferous forest: Comparison of effects on soil fungal and total microbial biomass, respiration activity and nitrification. *Soil biology & biochemistry*, 27, 101-109.
- POLLIERER, M. M., LANGEL, R., KÖRNER, C., MARAUN, M. & SCHEU, S. 2007. The underestimated importance of belowground carbon input for forest soil animal food webs. *Ecol Lett*, 10, 729-736.
- PRESCOTT, C. E. & GRAYSTON, S. J. 2023. TAMM review: Continuous root forestry—Living roots sustain the belowground ecosystem and soil carbon in managed forests. *Forest ecology and management*, 532, 120848.
- R CORE TEAM. 2023. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- ROLSTAD, J., FRAMSTAD, E., GUNDERSEN, V. & STORAUNET, K. O. 2002. Naturskog i Norge. Definisjoner, økologi og bruk i norsk skog- og miljøforvaltning. Skogforsk.
- SARIYILDIZ, T. & ANDERSON, J. M. 2003. Interactions between litter quality, decomposition and soil fertility: a laboratory study. *Soil biology & biochemistry*, 35, 391-399.
- SCALBERT, A. 1991. Antimicrobial properties of tannins. *Phytochemistry*, 30, 3875-3883.
- SCOWCROFT, P. G., TURNER, D. R. & VITOUSEK, P. M. 2000. Decomposition of *Metrosideros polymorpha* leaf litter along elevational gradients in Hawaii. *Global change biology*, 6, 73-85.
- SEINHORST, J. W. 1962. On the killing, fixation and transferring to glycerin of nematodes. *Nematologica*, 8, 29-32.
- SIERIEBRIENNIKOV, B., FERRIS, H. & DE GOEDE, R. G. M. 2014. NINJA: An automated calculation system for nematode-based biological monitoring. *European journal of soil biology*, 61, 90-93.
- SIITONEN, J. 2001. Forest Management, Coarse Woody Debris and Saproxylic Organisms: Fennoscandian Boreal Forests as an Example. *Ecological bulletins*, 11-41.

- SMOLANDER, A., KANERVA, S., ADAMCZYK, B. & KITUNEN, V. 2012. Nitrogen transformations in boreal forest soils—does composition of plant secondary compounds give any explanations? *Plant and soil*, 350, 1-26.
- SOHLENIUS, B. 2002. Influence of clear-cutting and forest age on the nematode fauna in a Swedish pine forest soil. *Applied soil ecology : a section of Agriculture, ecosystems & environment*, 19, 261-277.
- STANTURF, J. A., PALIK, B. J. & DUMROESE, R. K. 2014. Contemporary forest restoration: A review emphasizing function. *Forest ecology and management*, 331, 292-323.
- STATISTISK SENTRALBYRÅ. 2023. *Fakta om skog* [Online]. Available: <https://www.ssb.no/jord-skog-jakt-og-fiskeri/faktaside/skogbruk> [Accessed 21 september 2023].
- STORAUNET, K. O. & ROLSTAD, J. 2020. Naturskog i Norge. En arealberegning basert på bestandsalder i Landsskogtakseringens takstomdrev fra 1990 til 2016. NIBIO.
- TOMTER, S. M., DALEN, L. S. 2014. Bærekraftig skogbruk. Ås.
- TONJER, L.-R., NYBAKKEN, L., BIRKEMOE, T., RENČO, M., FERDOUS, Z. & ASPLUND, J. 2023. Condensed tannins mediate the effect of long-term nitrogen addition on soil nematodes in a boreal spruce forest. *Forest ecology and management*, 545, 121248.
- USHIO, M., BALSER, T. C. & KITAYAMA, K. 2013. Effects of condensed tannins in conifer leaves on the composition and activity of the soil microbial community in a tropical montane forest. *Plant and soil*, 365, 157-170.
- VANEKOVÁ, Z., VANEK, M., ŠKVARENINA, J. & NAGY, M. 2020. The Influence of Local Habitat and Microclimate on the Levels of Secondary Metabolites in Slovak Bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.) Fruits. *Plants (Basel)*, 9, 436.
- WAGG, C., SCHLAEPPI, K., BANERJEE, S., KURAMAE, E. & VAN DER HEIJDEN, M. 2019. Fungal-bacterial diversity and microbiome complexity predict ecosystem functioning. *Nat Commun* 10: 4841.
- WARDLE, D. A., BARDGETT, R. D., KLIRONOMOS, J. N., SETALA, H., PUTTEN, W. H. V. D. & WALL, D. H. 2004. Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, 304, 1629-1633.
- WICKHAM, H. 2016. *Data analysis*, Springer.
- WILSCHUT, R. A. & GEISEN, S. 2021. Nematodes as Drivers of Plant Performance in Natural Systems. *Trends Plant Sci*, 26, 237-247.
- YADAV, S., PATIL, J. & KANWAR, R. S. 2018. The Role of Free Living Nematode Population in the Organic Matter Recycling. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, 7, 2726-2734.
- YEATES, G. W. 2007. Abundance, diversity, and resilience of nematode assemblages in forest soils. *Canadian journal of forest research*, 37, 216-225.
- YEATES, G. W., HAWKE, M. F. & RIJKSE, W. C. 2000. Changes in soil fauna and soil conditions under *Pinus radiata* agroforestry regimes during a 25-year tree rotation. *Biology and fertility of soils*, 31, 391-406.

Vedlegg

Tabell 7. Gjennomsnittlig andel organisk (O) og mineral (M) jord i hvert bestand.

Bestandsnr.	Prøvenr.	O	M	Totalt
1	1 - 6	7	4	11
2	7 - 12	7	4	11
3	13 - 18	6	4	10
4	19 - 24	5	4	9
5	25 - 30	4	5	9
6	31 - 36	6	6	12
7	37 - 42	5	5	10
8	43 - 48	5	4	9
9	49 - 54	5	8	13
10	55 - 60	6	4	10
11	61 - 66	10	3	13
12	67 - 72	4	5	9
13	73 - 78	2	5	7
14	79 - 84	2	4	6
15	85 - 90	6	15	21
16	91 - 96	5	10	15
17	97 - 102	9	7	16
18	103 - 108	8	4	12
19	109 - 114	7	10	17
20	115 - 120	9	9	18



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

Postboks 5003
NO-1432 Ås
Norway