



Norges miljø- og
biovitenskapelige
universitet

Masteroppgave 2024 30 stp

Fakultetet for miljøvitenskap og naturforvaltning (MINA)

Langtidseffekter av flatehogst på nedbrytningen av lignin

Long-term effects of clear-cutting on the
decomposition of lignin

Magnus Standerholen Sjøli
Skogfag

Forord

Jeg vil gjerne rette en stor takk til min hovedveileder, Line Nybakken, for hennes gode hjelp og veiledning gjennom mitt masterarbeid. Hennes raske, gode og konstruktive tilbakemeldinger har vært til uvurderlig nytte. Jeg vil også takke mine to medveiledere, Johan Asplund og Rieke Lo Madsen. Johan vil jeg særlig takke for både hans gode tilbakemeldinger samt hjelp med statistikken, og Rieke for det praktiske arbeidet hun gjorde med strøposeforsøket som jeg har fått mitt materiale fra. For hjelp med lab-arbeid vil jeg takke Mathias Rudolf Amundsen og Claus D. Kreibich.

Jeg vil gjerne takke mine foreldre og bror for støtte gjennom hele studieløpet, alle mine medstudenter på skogbrukerlesesalen for fem år med utelukkende saklige og faglig sterke samtaler, og alle de fra det store inn- og utland jeg har blitt kjent med i løpet av min tid på Ås – sammen har de gjort studieopplevelsen helt fantastisk.

Magnus Standerholen Sjøli

Ås, 14 mai 2024

Sammendrag

Siden slutten på andre verdenskrig har flatehogst vært den dominerende driftsformen i Norge. Det finnes en del forskning rundt effektene flatehogst har på de biologiske og økologiske prosessene i skogen det første tiåret etter avvirking, men svært lite kunnskap om hvilke eventuelle langtidseffekter som følger av flatehogsten, etter at ny skog har etablert seg og vokst opp. Dette begynner vi først nå å få muligheten til å undersøke, ettersom den tidlig flatehogde skogen begynner å bli gammel. EcoForest er et større forskningsprosjekt med det formål å undersøke nettopp disse langtidseffektene av flatehogst, og hvordan det påvirker skogens evne til å binde og lagre karbon. Dette blir gjort ved å sammenligne grandominert skog (*Picea abies*) som ble flatehogd og plantet på 1950- og 60-tallet, med skog som aldri har blitt flatehogd, men som ellers er lik.

I boreal skog lagres 60-80% av karbonet underjordisk, blant annet som organisk materiale i ulike nivåer av nedbrytning. Plantestrø fra trær er en svært viktig kilde til slikt organisk materiale. Plantestrø i boreale skoger er typisk rikt på lignin, et tungt nedbrytbart stoff som hovedsakelig finnes i plantenes cellevegger. Siden ligninet er tungt nedbrytbart, blir det liggende i skogjorden over lengre tid og er dermed en viktig del av karbonlagringsprosessen. For å undersøke potensielle langtidseffekter av flatehogst på nedbrytningen av lignin, har vi gjennomført et 365 dager langt strøposeforsøk. Strøposene inneholdt et standardisert plantemateriale av grannåler og ble fordelt utover 10 lokaliteter i Sørøst-Norge. På hver lokalitet var det anlagt to prøveflater, den ene i tidligere flatehogd skog og den andre i skog som aldri har blitt flatehogd. Det ble samlet inn 120 strøposer etter 6 måneder i felt og 120 strøposer etter 12 måneder. Fra dette materialet ekstraherte jeg Klason-lignin.

Jeg fant ingen langtidseffekt av flatehogst på hverken nedbrytningsraten av lignin, ligninkonsentrasjonen i plantestrøet, eller mengden lignin i forhold til nitrogen og generelt massetap. Dette kan indikere at flatehogst ikke fører til vesentlige langsiktige endringer i de forhold som påvirker nedbrytningen av plantestrø i skog. Dette kan være aspekter som for eksempel fuktighetstilgang, temperatur og solinnstråling, samt sammensetningen av nedbryter-samfunnet. Representativiteten til disse resultatene er imidlertid noe begrenset, da lokalitetene i forsøket ikke kan sies å være representative for flatehogd skog generelt, samt at nedbrytningen kun ble undersøkt over ett år. Videre undersøkelser bør granske nedbrytningen over lengre tid, samt se resultatene i sammenheng med de andre funnene fra EcoForest-prosjektet.

Abstract

Clear-cutting has been the most common forest management practice in Norway since the end of the second world war. Many studies have investigated the immediate effects of clear-cutting, i.e. effects occurring within a decade after logging, on the biological and ecological processes in forests. There is however little knowledge about potential long-term effects of clear-cutting, and if the immediate effects following such operations persists after new forests have been established and fully grown. We are only now beginning to be able to empirically research such long-term effects, as the early clear-cut forests are getting old. EcoForest is a project that aims to study the long-term effects of clear-cutting on the forests ability to sequester and store carbon. To research this, spruce (*Picea abies*) forests that were clear-cut in the 1950s and 60s are being compared with forests that have never been clear-cut. These forests had the same characteristics, apart from the difference in management regimes.

In boreal forests, 60-80% of the stored carbon stock is stored belowground, partly as organic matter in different stages of decomposition. Plant litter from trees is a very important source of such organic matter. Such litter is typically rich in lignin, a recalcitrant compound which is one of the main components in plant cell walls. Because lignin is recalcitrant, it is kept in the forest soil longer than many other compounds and thus constitutes an important part of the carbon storage in forests. To examine potential long-term effects of clear-cutting on the decomposition of lignin, a 365-day long litterbag experiment was established. The litterbags contained spruce litter collected from one location and were distributed amongst 10 locations in the southeastern part of Norway. On each locality, there were two plots established, one of which was placed in a forest that had previously been clear-cut, and the other in a forest that had never been clear-cut. 120 litterbags were collected after 6 months in situ, and another 120 after 12 months. From this material I extracted Klason-lignin.

I found no long-term effects of clear-cutting on the decomposition rate of lignin, the overall lignin content, nor on the relationship between the lignin quantity and the amount of either nitrogen or total mass loss. The results might indicate that the practice of clear-cutting does not produce significant lasting changes in the conditions that affect plant litter decomposition such as moisture availability, temperature, solar radiation, and the composition of the decomposer communities. The representativeness of this study is somewhat limited as the locations are not representative for clear-cut forests in general, and the decomposition was only examined over one year. Future research should investigate the decomposition over a longer time span and view these results in conjunction with the other findings of EcoForest.

Innholdsfortegnelse

1. Innledning.....	1
2. Material & Metode.....	6
2.1. Forskningsområde og lokaliteter	6
2.2. Prøveflater og datainnsamling.....	7
2.3. Laboratorieanalyser	9
2.3.1. Ligninanalyse og ekstraksjon.....	9
2.3.2. Ligninanalyse.....	9
2.4. Databehandling og utforming av variabler	11
2.5. Statistiske analyser.....	12
3. Resultater	15
3.1. Nedbrytningsraten av lignin	15
3.2. Ligninkonsentrasjonen.....	20
3.3. Forholdet lignin/nitrogen	22
3.4. Forholdet lignin/totalt massetap	26
4. Diskusjon	27
4.1. Effekt av forvaltningsregime på nedbrytningen av lignin	27
4.2. Effekt av innsamlingstidspunkt på ligninnedbrytningen.....	30
4.3. Effekt av nedbør og temperatur på ligninnedbrytningen.....	31
4.4. Effekt av forvaltning på forholdet lignin/nitrogen	33
5. Konklusjon	35
6. Litteraturliste	36

1. Innledning

I Norge har vi en mange hundre år lang tradisjon for skogbruk, som de seneste 150 årene har vært preget av en relativt intens utnyttelse av skogressursene. Frem til 1940-tallet ble avvirkingen i all hovedsak gjennomført som dimensjonshogst, plukkhogst eller andre former for selektive hogster (Nygaard & Øyen, 2020). Dette forvaltningsregimet beholdt mye av den strukturelle variasjonen som naturlig finnes i skog (Lie et al., 2012), men ble ofte gjennomført såpass kraftig at skogens stående volum ble forringet. Siden 1940-tallet har bestandsskogbruken, dominert av åpne foryngelseshogstformer som frøtrestillingshogst eller flatehogst med påfølgende planting, blitt gradvis mer dominerende. Dette skiftet i forvaltningsregime har hatt stor påvirkning på skogstrukturen, og har ført til at man i dag kan dra en skillelinje mellom begrepene «*naturskog*» og «*kulturskog*». Naturskog er etter Rolstad et al. (2002) definert som: «... *skog framkommet ved naturlig foryngelse av stedegent genmateriale. Menneskelig påvirkning har funnet sted i så liten utstrekning, for så lang tid tilbake, eller er utført på en slik måte, at skogens naturlige struktur, sammensetning, og økologiske prosesser ikke er endret i vesentlig grad.*» Ifølge denne definisjonen kan kun om lag 30% av det produktive skogarealet i Norge defineres som naturskog, og majoriteten av det produktive arealet har i dag blitt flatehogd minst én gang (Storaunet & Rolstad, 2020). Mye av den eldre dimensjonshogde skogen som ikke senere er blitt flatehogd, kan i dag kategoriseres som naturskog eller naturnære skoger. Kulturskogbruken har på sin side som hensikt å skape tettere og mer homogene skoger, i form av både treslag og diameterfordeling samt vertikal og horisontal sjikting, enn det skogen naturlig har, og de åpne foryngelseshogstene skaper storskala forstyrrelser etter slutten av hvert omløp.

Skogens evne til å binde og lagre karbon er en økosystemtjeneste det har blitt særlig fokus på med dagens karbonutslipp og et klima i endring. I 2016 ble det, basert på data fra Landskogstakseringen, estimert å være om lag 480 millioner tonn CO₂ lagret i levende biomasse i Norske skoger, og nettokarbonopptak i skog i 2021 ble estimert å tilsvare 41% av Norges totale karbonutslipp i samme år (Søgaard et al., 2023). Det totale karbonlageret i Norge utgjør omtrent 0,18% av alt karbon lagret globalt, noe som er vesentlig for et land som kun utgjør om lag 0,07% av verdens areal (Bartlett et al., 2020). Av det totale karbonlageret i Norge utgjør skogen 32% (Bartlett et al., 2020) og spiller dermed en helt sentral rolle i Norges klimagassregnskap. Det er derfor viktig for de som forvalter skogen å forstå hvilke effekter skogbruk har på dens evne til å binde og lagre karbon.

Det aller meste av skogsområdene vi har i Norge er boreal skog (Kausrud et al., 2022), der en estimerer at så mye som 60-80% av det lagrede karbonet er lagret under bakken (Kyrkjeeide

et al., 2020; Pan et al., 2011). Her er karbonet for det meste lagret i levende trerøtter og mikroorganismer tilknyttet disse (Clemmensen et al., 2013), i organisk materiale i ulike stadier av nedbrytning (Jurgensen et al., 1997) og som karbonholdige kjemiske forbindelser. Plantestrø fra trær og annen vegetasjon er en viktig kilde til organisk materiale. Særlig i boreal skog er dette viktig da korte vekstsesonger med lave gjennomsnittstemperaturer gir en lav nedbrytningsrate, noe som medfører at mye av strøet blir liggende over lengre tid og dermed lagrer karbon (Prescott, 2010). Nedbrytningsprosessen av plantestrø er en komplisert prosess bestående av tre interagerende deler; (1) utvasking av lettløselige forbindelser og abiotisk fragmentering av strøet, (2) biotisk fragmentering av strøet av artene i jordfaunaen og (3) mikrobiell kjemisk nedbrytning av de gjenværende og mer tungt nedbrytbare stoffene (Cotrufo et al., 2010). Denne nedbrytningsprosessen blir styrt av hovedsakelig tre elementer; de biotiske faktorene strøkvalitet og sammensetningen av det mikrobielle nedbrytersamfunnet, og abiotiske faktorer som inngår i habitatforholdene som for eksempel klima (Gessner et al., 2010; Graça & Poquet, 2014; Wall et al., 2008). Her er både klimatiske forhold på stor skala, men også mikroklimatiske forhold viktige, og har stor effekt på mikroorganismene som bedriver nedbrytningen (Aerts, 2006). Av klimatiske forhold har spesielt temperatur og fuktighet stor påvirkning (Birch, 1953), der nedbrytningen generelt øker med økende temperatur og fuktighetsnivå (Dan et al., 2016).

Strøkvalitet er betegnelsen på den kjemiske sammensetningen til planteavfallet og innebærer blant annet innholdet av karbon, nitrogen og lignin i strøet, samt forholdene mellom dem, for eksempel forholdet lignin/nitrogen (Purahong et al., 2014). Strøkvaliteten påvirker både nedbrytningsraten av den totale massen til strøet, samt hvordan næringsstoffene mineraliseres og immobiliseres (Santa Regina & Tarazona, 2001). Videre bestemmer dette tilgjengeligheten av de ulike næringsstoffene for nedbryterne og dermed sammensetningen av det mikrobielle nedbrytersamfunnet (Graça & Poquet, 2014). Blant næringsstoffene er lignin regnet som ett av de mest motstandsdyktige mot nedbrytning (Austin & Ballaré, 2010; Swift et al., 1979). Lignin er en kompleks polymer og virker som limet i plantenes cellevegger, der det er bundet til cellulose og hemicellulose som lignincellulose og sørger for plantens stivhet og struktur (NIBIO, 2018).

Hvordan lignininnhold i strø påvirker nedbrytningen er noe omdiskutert og i dag foreligger det to motstridende hypoteser (Hall et al., 2020). Tradisjonelt sett har lignin blitt sett på som den mest begrensende faktoren på den overordnede nedbrytningsraten av planteavfall (Hall et al., 2020; Purahong et al., 2014; Steffen et al., 2007; Trum et al., 2010). Dette ble antatt å være som et resultat av ligninets binding til cellulosen og hemicellulosen. Etter at større mengder

lett nedbrytbare stoffer som nitrogen og ubeskyttede karbohydrater er blitt borte, vil nedbryterne begynne å bryte ned mer cellulose og hemicellulose. For å få tak i disse stoffene må imidlertid først ligninet brytes ned. Ligninet vil dermed virke begrensende på den overordnede nedbrytningsraten (Berg & Staaf, 1980; Talbot & Treseder, 2012). Denne hypotesen har med tiden blitt utfordret, og en alternativ hypotese sier at ligninet brytes raskest ned i begynnelsen av nedbrytningsprosessen som følge av ko-metabolsk nedbrytning med lett nedbrytbare karbohydrater. På denne måten er det tilgjengeligheten av karbohydrater som styrer nedbrytningsprosessen til lignin, og ikke omvendt (Klotzbücher et al., 2011).

Flatehogst med påfølgende planting er den klart mest utbredte driftsformen i norske skoger i dag, og i 2021 ble 74% av alle gjennomførte drifter gjennomført som flatehogst (Landbruksdirektoratet, 2022). Den umiddelbare effekten av flatehogst på karbonlagringsprosessene i skog er relativt godt belyst, om noe omdiskutert. For det første fører hogst til et stort tilskudd av karbon til strølaget i form av hogstavfall (Falsone et al., 2012), samtidig som ektomykorrhizaen dør da de mister sin livsviktige symbiose med trærne. Videre blir de mikroklimatiske forholdene på flata vesentlig endret. Når trærne fjernes blir kronedekket borte, noe som fører til en vesentlig økning av direkte solinnstråling på flata og økte temperatursvingninger mellom natt- og dagtemperatur (Carlson & Groot, 1997; Kovács et al., 2020). Den samme trenden kan sees i vanntilgangen og fuktighetsforhold, der vanntilgangen øker rett etter flatehogst ettersom trærne ikke lenger tar opp og transpirerer vann (Kovács et al., 2020). Over tid vil variasjonene i fuktighetsforhold øke da økte temperatursvingninger og direkte solinnstråling kan føre til uttørking på varme, solrike dager. Til sammen fører dette til en økt nedbrytning av det organiske materiale i årene direkte påfølgende flatehogst (Fujii et al., 2021), og dermed tap av lagret karbon. Denne effekten er som regel størst for karbon lagret i skogbunnen og i det øverste laget av mineraljorden (Mayer et al., 2020).

Den umiddelbare effekten av flatehogsten avtar over tid ettersom nye trær og annen vegetasjon blir etablert. Langtidseffekter av flatehogsten, altså effekter som vedvarer etter at ny voksen skog er fullstendig etablert og den umiddelbare sjokkeffekten er borte, er det mindre kunnskap om. Hvor lang tid det tar før karbonlageret i jorden begynner å ta seg opp etter utslippet som følger flatehogst er usikkert, og kan variere med så mye som 10-50 år (Clayton & Kennedy, 1985; Mayer et al., 2020). Eventuelle langtidseffekter av flatehogst kan blant annet tenkes å henge sammen med den skogstrukturen man skaper og som vedvarer over tid. Når man flatehogger og planter vil man skape en homogen, ensjiktet skog bestående av like store trær i samme alder. Dette er en skogstruktur som skiller seg vesentlig fra det som er den naturlige strukturen i gammel grandominert skog. Slike skoger vil typisk være flersjiktet,

med trær i ulike aldre og høyder, og være dominert av glennedynamikk (Kuuluvainen & Aakala, 2011). Glennedynamikken oppstår ettersom enkeltrær blir gamle og dør, og dermed åpner opp rom i skogen hvor lys slipper til og foryngelse kan finne sted. Man kan dermed tenke seg at det vil være en større nedbrytning av strø her sammenlignet med tettere og mørkere kulturskoger, da mer lys slipper til, noe som igjen for eksempel fører til økt mikrobiell aktivitet. Videre kan det være en langtidseffekt av ektomykorrhizasoppenes død. Etter en flatehogst vil både artsdiversiteten og den totale mengden ektomykorrhiza bli sterkt redusert. Dette fører til et skifte i det underjordiske soppfunnet fra å være dominert av ektomykorrhiza, til å bli dominert av saprofyttiske sopper (Kyaschenko et al., 2017; Prescott & Grayston, 2023). Et bredt spekter av ektomykorrhizasopper har evnen til å produsere enzymer som er effektive i nedbrytningen av lignin (Bödeker et al., 2009), og tapet av ektomykorrhizasoppene kan dermed ha negativ effekt på ligninnedbrytningen. Samfunnet av ektomykorrhiza bygger seg gradvis opp igjen etter hvert som ny skog vokser til, og det er lite forskning på hvor lenge effekten av flatehogst på samfunnet av ektomykorrhizasopper vedvarer.

Et empirisk tallgrunnlag på innhold i, og nedbrytningsraten av strø er viktig for å få en dypere forståelse over hvor lenge karbon bundet i organisk materiale blir liggende som lagret karbon i strølaget. Hvilke langtidseffekter flatehogst eventuelt har på nedbrytningen er viktig å undersøke, slik at vi kan si noe om hvordan forvaltning påvirker karbonlagringsprosessene i skog. I Norge begynner vi nå å få tidligere flatehogd skog som er såpass gammel at vi kan undersøke dette. EcoForest er et større forskningsprosjekt som har som formål å «undersøke de langsiktige effektene av det moderne skogbruket på det biologiske mangfoldet i jord og død ved, og hvordan funksjonene disse små økosystemtjenerne utfører påvirker karbonlagringsprosessene» (www.ecoforest.no) (Asplund et al., 2024). Dette gjøres ved å sammenligne skoger som ble flatehogd på 1950- og 60 tallet og deretter plantet, med skoger som aldri har blitt flatehogd.

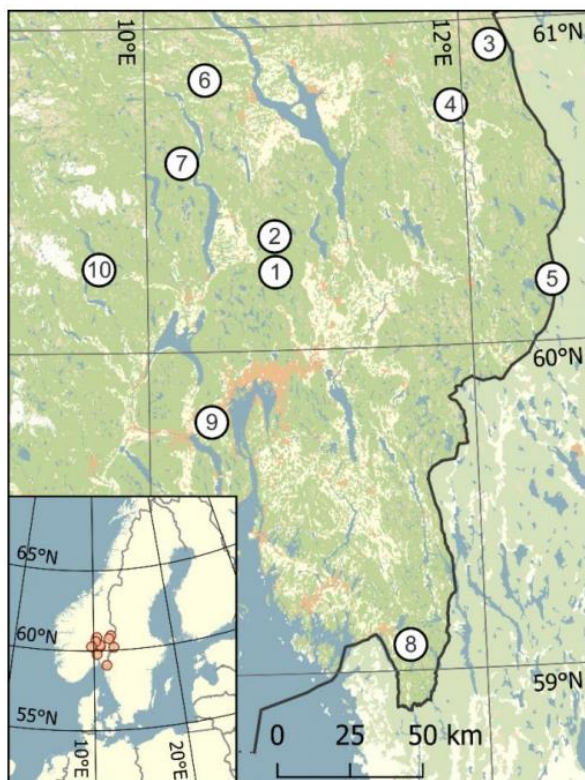
I EcoForest-prosjektet er det blant annet blitt etablert et langsiktig strøposeforsøk. Strøposeforsøk er en veletablert praksis innen økologiforskning og er en praktisk metode å undersøke nedbrytning av planteavfall på. Her ble det brukt et standardisert plantemateriale av grannåler som lå ute i felt i 6 og 12 måneder. I min master anvendte jeg dette materiale til å undersøke følgende hypoteser:

1. *I naturnære skoger vil lignin brytes raskere ned enn i skoger som tidligere har blitt flatehogd.*
2. *Det vil brytes ned mer lignin i løpet av 12 måneder, enn det vil i løpet av de første 6 månedene.*
3. *På lokaliteter med høyere nivåer av nedbør og temperatur vil det være en raskere nedbrytning av lignin.*
4. *Over tid vil forholdet lignin/nitrogen øke mer i naturnære skoger enn i skoger som aldri har blitt flatehogd.*

2. Material & Metode

2.1. Forskningsområde og lokaliteter

Materialet som min masteroppgave baserer seg på er hentet inn fra prøveflater tilhørende EcoForest-prosjektet, og alt av feltarbeid var allerede gjennomført da jeg begynte med mine analyser. Totalt inngår det ti lokaliteter i oppgaven, spredt fra Våler kommune i Innlandet i nord til Halden kommune i sør, og fra Krødsherad kommune i vest til Kongsvinger i øst (Figur 1 og Tabell 1). Fra den nordligste lokaliteten til den sørligste er det om lag 208 km, og fra den vestligste lokaliteten til den østligste er det om lag 156 km.



Tabell 1. Oversikt over lokalitetenes nøyaktige beliggenhet.

Lokalitet nr.	Beliggenhet (fork.)	Kommune (Fylke)	Forvaltning	Breddegrad (°N)	Lengdegrad (°Ø)
1	Skotjernfjell (SKO)	Lunner (Akershus)	NN	60,24224	10,79600
		Nannestad (Akershus)	CC	60,24135	10,80837
2	Gullenhaugen (GUL)	Gran (Innlandet)	NN	60,35261	10,79663
		Gran (Innlandet)	CC	60,36996	10,78719
3	Hemberget (HEM)	Våler (Innlandet)	NN	60,91512	12,20647
		Våler (Innlandet)	CC	60,92111	12,18886
4	Braskereidfoss (BRA)	Våler (Innlandet)	NN	60,73977	11,92846
		Våler (Innlandet)	CC	60,74759	11,92637
5	Särkilampi (SAR)	Kongsvinger (Innlandet)	NN	60,18771	12,50802
		Kongsvinger (Innlandet)	CC	60,20049	12,52809
6	Øytjernet (OYT)	Gjøvik (Innlandet)	NN	60,83891	10,38122
		Gjøvik (Innlandet)	CC	60,84320	10,40898
7	Tretjerna (TRE)	Søndre Land (Innlandet)	NN	60,58365	10,22652
		Søndre Land (Innlandet)	CC	60,57729	10,22850
8	Halden (HAL)	Halden (Østfold)	NN	59,07977	11,54654
		Halden (Østfold)	CC	59,07981	11,55948
9	Blåfjell (BLA)	Asker (Akershus)	NN	59,78311	10,38126
		Asker (Akershus)	CC	59,78803	10,38651
10	Storås (STR)	Krødsherad (Buskerud)	NN	60,25914	9,70066
		Krødsherad (Buskerud)	CC	60,26151	9,70908

Figur 1. Kart over lokaliteter i EcoForest-prosjektet etter Asplund et al. (2024).

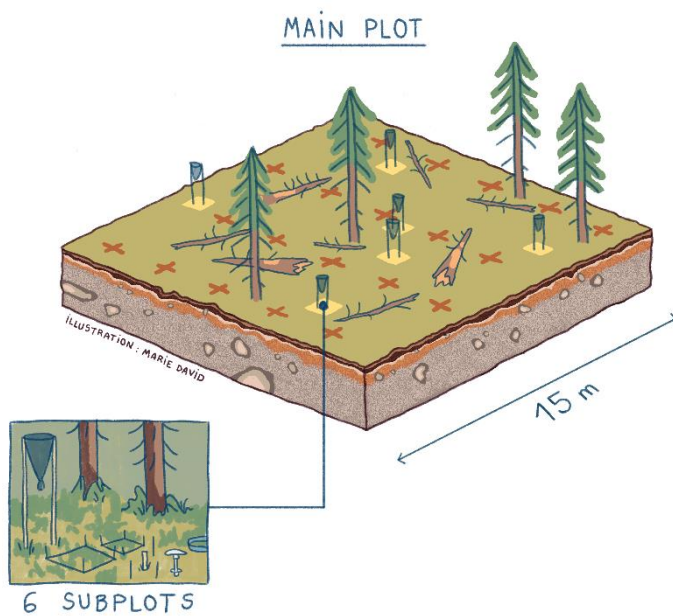
På hver av disse ti lokalitetene er det etablert parvise prøveflater (til sammen 20 prøveflater) der den ene er lagt i skog som ble flatehogd på 1950- og 60 tallet (CC), mens den andre er lagt i skog som aldri har blitt flatehogd (NN). På NN prøveflatene kan det ha foregått mer eller mindre intensiv lukket hogst med et uttak av enkeltrær lengre tilbake i tid, men ved etableringen av prøveflatene skulle skogstrukturen her være naturnær. Med naturnær menes skog med en vertikal og horisontal sjiktning med trær av ulike dimensjoner og høyder, samt forekomster av død ved. Utover denne forskjellen i forvaltningsregime, skulle prøveflateparene befinne seg i grandominert blåbærskog med bonitet mellom G14 og G17 (H40) (Tveite & Braastad, 1981). De skulle ha samme bestandstetthet, bonitet, jorddybde, jordtype, helning og høyde over havet. Prøveflatene skulle ikke inneholde mindre bekker eller områder med

stående vann. NN og CC flatene i hvert prøveflate-par skulle ligge i nærheten av, men ikke direkte inntil hverandre, med en minimums avstand mellom de to på 500 meter. I gjennomsnitt var det en distanse mellom prøveflatene i parene på om lag 1300 meter. Dette ble gjort for å sørge for så like næringsforhold som mulig, samtidig som man forhindret direkte påvirkning mellom CC og NN prøveflatene. Den naturnære skogen skulle ikke bære noen preg av nyere menneskelige skjøtselsinngrep eller uttak av død ved, og den flatehogde skogen skulle ikke ha vært hverken tynnet eller grøftet. Ingen av skogene skulle bære preg av større barkbilleangrep.

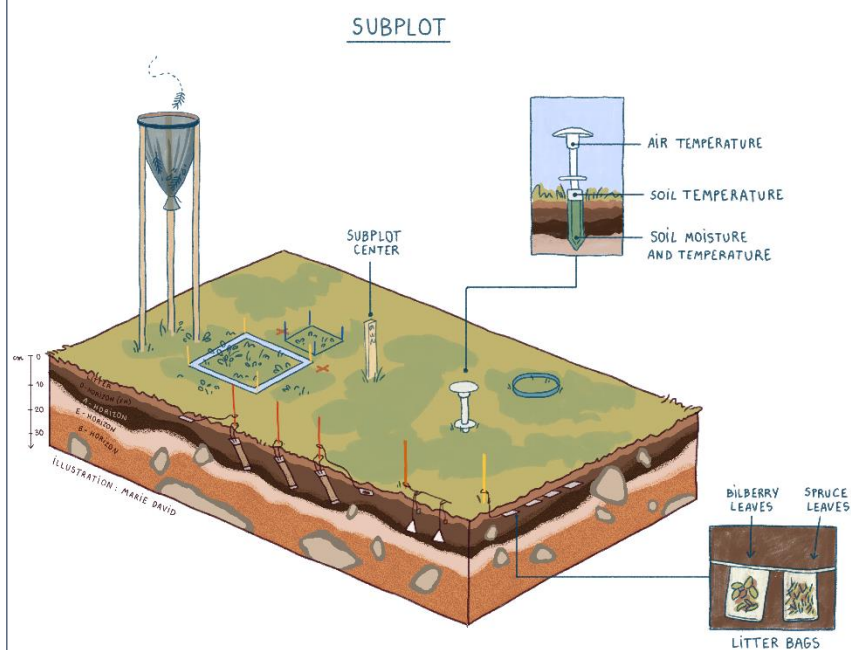
2.2. Prøveflater og datainnsamling

Prøveflatene etablert i EcoForest-prosjektet er på 15×15 meter og innad i hver er 6 subplots tilfeldig fordelt (Figur 2). I hvert subplot er det anlagt flere langsiktige forsøk, blant annet strøposeforsøk hvor materialet for min masteroppgave ble samlet inn fra (Figur 3). Strøposeforsøket ble etablert høsten 2021. Posene ble da lagt ut på skogbunnen i hvert subplot, for å etterligne hvordan planteavfall naturlig faller fra trærne og legger seg på toppen av strølaget. Da strøposene ble lagt ut i felt inneholdt de ca. 1 g (målt med Sartorius ED224S Extend Analytical Balance med 0,001 g presisjon) med standardisert plantemateriale av grannåler hentet fra Vardåsen i Ås, Ås kommune i starten av oktober 2021. Posene hadde en maskestørrelse på 1 mm. Halvparten av strøposene ble så samlet inn over vinteren etter 6 måneder i felt, og resten ble samlet inn høsten 2022 etter 12 måneder i felt. Ved første innsamling ble strøposene som skulle ligge 12 måneder i felt gravd ned 2 cm i strølaget, for å etterligne hvordan planteavfall over tid naturlig blander seg i det øverste jordlaget. Ved hvert innsamlingstidspunkt ble det samlet inn én strøpose fra hvert subplot (totalt 120 stk.), og for begge tidspunktene ble det samlet inn totalt 240 strøposer. Etter innsamling ble det gjenværende plantematerialet hurtigfrost i flytende N₂ og lagret på -80 °C, inntil de kunne bli frysetørret i 48 timer med en LyoQuest -55 (Telstar, Barcelona, Spania), veid og videre oppbevart i fryser på -20 °C til videre analyser ble gjennomført.

I løpet av perioden 17.08.2021-12.11.2021 ble det på hvert subplot utplassert en TMS-4 temperatur og fuktighetslogger (TOMST, Praha, Tsjekkia) (Wild et al., 2019) for innsamling av klimatiske data (Figur 3). TMS-4 måler lufttemperatur 2 cm og 15 cm over bakken, jordtemperatur ved 8 cm dybde og jordfuktighet. TMS-4 ble programmert til å registrere hvert 15-ende minutt. Fra loggeren ble det utledet temperatursummer der all daglig gjennomsnittstemperatur over 5 °C ble summert for periodene november 2021 – mai 2022 (6 måneder) og november 2021 – november 2022 (12 måneder). I mine analyser har jeg anvendt jordtemperatursum da denne er mest relevant for det klimatiske miljøet strøposene befant seg i, ettersom de ble begravd etter 6 måneder i felt.



Figur 2. Eksempel på layout av prøveflate i EcoForest-prosjektet. Illustrasjon: Marie David.



Figur 3. Layout på subplot i EcoForest-prosjektet, inkludert strøposer og TMS-4. Illustrasjon: Marie David.

I midten av hvert subplot ble det tatt sfæriske panoramabilder med en andre generasjons iPhone SE (Apple, Cupertino, California, USA) gjennom den nå utgåtte applikasjonen Street View (Google, Mountain View, California, USA). Bildene ble omgjort til hemisfæriske bilder og fra disse ble det generert en rekke lystransmisjonsindekser, som kunne bli brukt til å gi informasjon over lystilgangen på hvert enkelt subplot. Videre i mine analyser har jeg anvendt en årlig global lysindeks. Denne er utledet som et vektet gjennomsnitt av indeksene for indirekte (diffust) og direkte lystilgang (Asplund et al., 2024)

For hvert subplot ble alle trærne innen 5 m av strøposene, med diameter i brysthøyde på mer enn 5 cm klavet, og treets geografiske posisjon på flata ble fastslått. Disse dataene ble brukt til å utvikle en avstandsavhengig konkurranseindeks for hvert subplot, etter formelen presentert i Økland et al. (1999). Konkurranseindeksene kan brukes til å si noe om hvilken konkurranse trærne på hvert subplot utøver på strøposene der. Konkurranseindeksen for tre i er utregnet slik:

$$I_i = 0,0825 * d^{0,6} * \exp(-0,248 * s^{2,2} * d^{-1,52})$$

Der: d = diameter i brysthøyde (cm)

s = avstand fra midten av treet til et gitt punkt (dm), i dette tilfellet strøposenes posisjon

Det ble også samlet inn data over årlig nedbørsmengde fra seNorge v2.0 (Lussana et al., 2018). Dataene fra seNorge har i utgangspunktet en oppløsning på 1 km, men disse er i ettertid blitt modellert til en skala på 100 m (Horvath et al., 2019).

2.3. Laboratorieanalyser

2.3.1. Ligninanalyse og ekstraksjon

Materialet fra strøposene ble knust til pulver med kulemølle (Blander Mill MM400, RETSCH, Haan, Tyskland). Fra det pulveriserte materialet fra hver strøpose ble nitrogenkonsentrasjonen analysert med en vario Micro Cube elemental analysator (Elementar Analysensysteme GmbH, Hanau, Tyskland) der den blir oppgitt som en prosentvis andel. Videre målte jeg opp prøver med det pulveriserte plantematerialet på $250 \text{ mg} \pm 1\%$, fra hver strøpose (målt med Sartorius ED224S Extend Analytical Balance med 0,001 g presisjon) i reagensrør av glass med lokk. Før ligninet kunne bli skilt ut måtte prøvene ekstraheres for andre kjemiske stoffer, som ellers ville bli ekstrahert ut sammen med lignin. Dette ble gjort ved å tilsette 4 ml 70% aceton til hver prøve, og deretter plassere dem på et ristebrett (KS 501 digital, IKA WERKE, Tyskland) på 200 o/min i én time. Deretter ble prøvene sentrifugert i 10 minutter ved $1500 \times g$ med en Hettich Universal 16 sentrifuge (Hettich Lab, Tuttlingen, Tyskland) og supernatanten ble kastet. Denne prosessen ble gjentatt to ganger per prøve.

2.3.2. Ligninanalyse

De vaskede prøvene ble videre brukt i en modifisert versjon av den standardiserte metoden TAPPI T222 om-88 (Standard Tappi, 2004) for ekstrahering av Klason-lignin. I hver prøve ble det iblandet 5 ml kjølt 72% svovelsyre, før prøven ble satt i et 26 L VWB2 termostatisk vannbad (VWR, Radnor, Pennsylvania, USA) på $30 \text{ }^\circ\text{C}$ i 2 timer og blandet hvert tiende minutt. Jeg blandet først med en vortex-mikser (VWR, Radnor, Pennsylvania, USA) inntil syren var godt blandet med plantematerialet, og deretter med ristebrett (KS 501 digital, IKA WERKE, Tyskland) på 200 o/min i 5 min hver runde.

Løsningen ble så overført til en 50-ml Schott flaske, hvor jeg hadde målt opp 16 ml destillert vann med en Multipipette E3 (Eppendorf, Hamburg Tyskland). Som regel ble det værende igjen

en del rester av løsningen i reagensrøret. For å sørge for at alt av løsningen ble overført målte jeg derfor opp 4 ml destillert vann med en 1-5 ml Finnpiquette (Waltham, Massachusetts, USA), overførte dette til reagensrøret, blandet og helte innholdet over i Schott flasken. Dette ble gjort tre ganger til alle rester av løsningen var overført, og det til sammen var 28 ml destillert vann i Schott flasken. Konsentrasjonen av svovelsyren ble da fortynnet til 3%.

Løsningen ble autoklavert i én time på 125 °C og deretter nedkjølt ved å sette flasken i is. Etter at løsningen fullstendig hadde kjølt seg ned ble den filtrert gjennom en VitraPRO S4-medium porøst keramikkfilterdigel (ROBU, Hattert, Tyskland), som tidligere hadde blitt tørket på 103 °C og veid. Filtreringen ble gjort ved å sette filterdigelen på en filtreringsflaske (VWR, Radnor, Pennsylvania, USA) der det blir skapt et vakuumtrykk under filterdigelen som presser vannet gjennom filteret, mens Klason-ligninet blir liggende igjen i filterdigelen (Figur 4). Etter at løsningen var filtrert gjennom, filtrerte jeg 167 ml varmt destillert vann gjennom filterdigelen for å skylle den fri for syre, og satte digelen med ligninet i til tørk i ovnen på 103 °C i minst 2 timer. Til sist ble filterdigelen tatt ut av ovnen, nedkjølt i romtemperatur og veid (Sartorius ED224S Extend Analytical Balance med 0,001 g presisjon). Det prosentvise innholdet av lignin ble så beregnet med følgende formel:



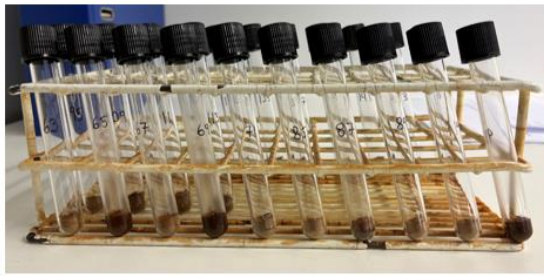
Figur 4.
Keramikkfilterdigel på filtreringsflaske.

$$Lignin(\%) = A * \frac{100}{W}$$

Der: A = vekten av ligninet (g)

W = opprinnelig vekt av prøven (g)

Denne prosessen ble gjort for hver prøve (totalt 244). Av disse var det materiale fra 119 strøposer samlet inn etter 6 måneder i felt (materialet fra én prøve herfra ble borte under lagring), 120 etter 12 måneder og 5 prøver med det standardiserte startmateriale som ikke hadde blitt plassert ute i felt.



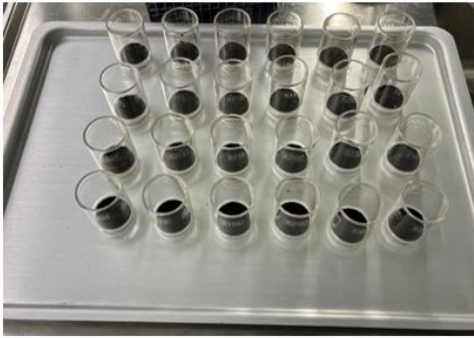
1.



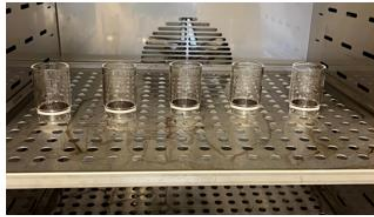
2.



3.



4.



5.



6.

Figur 5. Bilder av Ligninekstraheringsprosessen. 1: Ekstraherte prøver, 2: Prøver tilsatt 72% svovelsyre i vannbad, 3: Løsning overført til Schott flasker og tilsatt 28 ml destillert vann, 4: Filtre etter at løsningen ble filtrert igjennom, 5: Filtre til tork på 125°C i 1 time, 6: Filtre etter de ble tørket og veid.

2.4. Databehandling og utforming av variabler

For å beregne prosentvis tap av lignin, begynte jeg med å estimere startvekten av lignin basert på gjennomsnittsverdien av de 5 startmaterialeprøvene, og multipliserte dette med startvekten av strøet i hver pose. Deretter kalkulerte jeg vekten av ligninet i hver strøpose etter innsamling ved å ta prosentvis ligninkonsentrasjon fra strøposens tilsvarende prøve, og multiplisere dette med strøets vekt ved innsamling. Dermed kunne prosentvis nedbrytningsrate av lignin bli utregnet som følgende: $((\text{startvekt lignin} - \text{sluttvekt lignin}) / \text{startvekt lignin}) \times 100$. For de prøvene der den prosentvise endringen i lignininnhold ble negativ, altså der vekten av ligninet hadde økt, ble verdien satt til 0%.

Fra TMS-4 loggerne ble det som nevnt hentet temperatursum ved 8 cm jorddybde. For enkelte subplots var det ingen data tilgjengelig. Disse fylte jeg ut ved å sette inn gjennomsnittsverdien av temperatursummen for tilsvarende periode, fra de andre subplottene på samme prøveflate.

Jeg utledet et forholdstall mellom prosentvis ligninkonsentrasjon / prosentvis nitrogenkonsentrasjon (L/N) for hver prøve. Jeg undersøkte også hvordan forholdet mellom prosentvis ligninnedbrytning og prosentvis massetap endret seg over tid. Prosentvis massetap ble utregnet som (strøposens startvekt – strøposens vekt ved innsamling) / strøposens startvekt. Forholdstallet ble så utledet som prosentvis ligninnedbrytning / prosentvis massetap (L/M).

2.5. Statistiske analyser

Alle statistiske analyser ble gjennomført i Rstudio, versjon 4.2.2.

I arbeidet med datasettet dukket det opp noen utfordringer for hvordan jeg best skulle gjennomføre mine analyser for å svare på hypotesene jeg hadde satt meg. For det første var det mange prøver som ikke viste noen endring i mengde lignin, altså 0% ligninnedbrytning. Dette var særlig tilfellet for prøvene samlet inn etter 6 måneder, noe som gav en skjevhet i datamaterialet med mange nuller som jeg måtte ta hensyn til (Figur 6). For det andre var det en utfordring at innsamlingstidspunkt, som i seg selv var en variabel jeg ønsket å undersøke, interagerer med andre variabler, som for eksempel temperatur. Dette kommer av at temperatursummen naturlig nok varierer mye mellom de første 6 månedene der det kun har vært vinter, og temperatursummen gjennom hele året. Jeg valgte derfor å først undersøke hypotese 2 ved å lage en zero-inflated generalisert lineær blandet modell med beta-distribusjon (Model1) i R-pakken glmmTMB (Template Model Builder) (Brooks et al., 2017), der prosentvis nedbrytningsrate av lignin ble brukt som responsvariabel og kun forvaltningsregime og innsamlingstidspunkt ble brukt som forklaringsvariabler. I tillegg ble lokalitet, prøveflate og subplot brukt som tilfeldig effekt. Dette fordi man må anta at det er likheter i forholdene innenfor samme lokalitet, prøveflate og subplot som vil påvirke resultatene.

Etter utformingen av Model1 delte jeg opp datasettet etter de to innsamlingstidspunktene. På denne måten kunne jeg undersøke effekten av andre responsvariabler, uten at effekten av tid interagerer. For å undersøke hypotese 1 og 3 lagde jeg totalt 4 modeller (Model2, Model3, Model4 og Model5). Variablene «konkurransindeks» og «lystilgang» som jeg her har brukt, omhandler begge i stor grad tilgjengeligheten av lys på subplottet og forklarer mye av den samme variasjonen. I et forsøk på å få så tydelige resultater som mulig, har jeg derfor kun brukt en av disse i hver av modellene. Dette utvalget ble gjort med utgangspunkt i Anova tester, der den variabelen med størst forklaringsgrad eller eventuelle signifikante effekter ble valgt.

Model2 hadde prosentvis nedbrytningsrate av lignin som responsvariabel og forvaltningsregime, temperatursum, nedbørsmengde og konkurranseindeks som forklarings-

variabler. Denne modellen ble brukt på datamateriale fra strøposene hentet inn etter 6 måneder. I likhet med Model1 lagde jeg derfor også Model2 som en zero-inflated generalisert lineær blandet modell med beta-distribusjon for å ta hensyn til alle nullverdiene. Siden det her bare var hentet inn én strøpose fra hvert subplot vil ikke subplot ha noen tilfeldig effekt, og jeg brukte derfor kun lokalitet og prøveflate som tilfeldig effekt. Model3 hadde samme respons- og forklaringsvariabler som Model2, men ble anvendt på datamateriale fra strøposene samlet inn etter 12 måneder. Det var derfor færre 0-verdier å forholde seg til og jeg utformet modellen derfor som en standard lineær blandet effekt modell.

I tillegg til å se på den prosentvise nedbrytningsraten av lignin, var den prosentvise ligninkonsentrasjon jeg fant gjennom mitt labarbeid i seg selv en interessant variabel å undersøke, da det her ikke er noen 0-verdier. Jeg lagde derfor Model4 og Model5 med prosentvis ligninkonsentrasjon som responsvariabel. Model4 hadde forvaltningsregime, temperatursum, nedbørsmengde og konkurranseindeks som forklaringsvariabler, og tok utgangspunkt i data fra strøposene samlet inn etter 6 måneder. Model5 hadde forvaltningsregime, temperatursum, nedbørsmengde og lystilgang som forklaringsvariabler, og tok utgangspunkt i data fra strøposer samlet inn etter 12 måneder. Begge hadde lokalitet og subplot som tilfeldig effekt og var utformet som standard lineære blandede effekt modeller.

Jeg lagde også en Model6 som en global modell med prosentvis nedbrytningsrate av lignin som responsvariabel, der alle forklaringsvariabler var inkludert. I likhet med Model1 tok denne også utgangspunkt i hele datasettet og jeg lagde derfor også denne som en zero-inflated generalisert lineær blandet modell med beta-distribusjon. Lokalitet, prøveflate og subplot var inkludert som tilfeldig effekt.

For å undersøke hypotese 4 lagde jeg totalt tre modeller (Model7, Model8 og Model9). Den tidligere beskrevne tidseffekten var også her svært stor og interagererte med andre forklaringsvariabler. Jeg lagde derfor Model7 som en lineær blandet effekt modell som tok for seg hele datasettet under ett. Jeg brukte her forholdet L/N som responsvariabel med forvaltningsregime og innsamlingstidspunkt som forklaringsvariabler. Siden datasettet da inneholdt to strøposer samlet inn fra samme subplot (én fra hvert innsamlingstidspunkt) brukte jeg her både lokalitet, prøveflate og subplot som tilfeldig effekt. Etter dette delte jeg igjen datasettet i to beroende på innsamlingstidspunkt og lagde Model8 og Model9. I Model8 brukte jeg temperatursum, nedbørsmengde og konkurranseindeks som forklaringsvariabler,

mens jeg brukte temperatursum, nedbørsmengde og lystilgang i Model9. Jeg lagde begge som lineære blandede effekt modeller, og med lokalitet og prøveflate som tilfeldig effekt.

Jeg kjørte ANOVA-tester på alle modellene, plottet signifikante effekter (p-verdi $<0,05$) i ggplot og signifikante interaksjonseffekter (p-verdi $<0,05$) med funksjonen ggpredict fra pakken ggeffects (Lüdecke, 2018).

For å undersøke forholdet L/M lagde jeg ingen modeller, men jeg brukte ggplot til å plote L/M opp mot prosentvis massetap, med datasettet fra strøposene samlet inn etter 12 måneder. Jeg så her bort fra strøposene samlet inn etter 6 måneder, grunnet de ovenfornevnte nullene i denne delen av datasettet. I tillegg plottet jeg L/M opp mot innsamlingstidspunkt for å undersøke hvordan forholdstallet endret seg over tid.

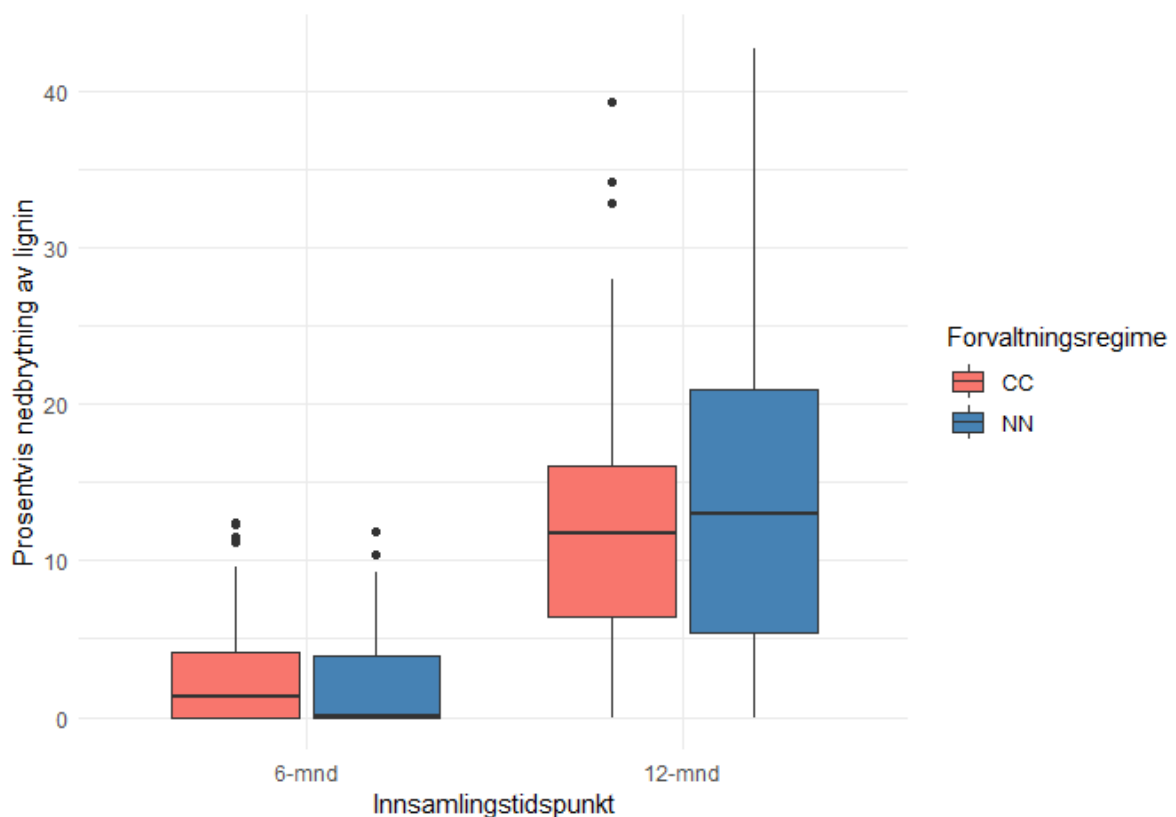
3. Resultater

3.1. Nedbrytningsraten av lignin

Det var ingen forskjell på nedbrytningsraten av lignin mellom de to forvaltningsregimene. Derimot var det en 23 ganger så høy nedbrytning av lignin etter 12 måneders nedbrytning sammenlignet med etter 6 måneder (Tabell 2 og Figur 6), da hele datasettet ble sett under ett. Medianen for nedbrytningsraten ved 6 måneder var på 0,6 % og 12,5 % ved 12 måneder. Nedbrytningsraten er her, og videre, vist med utgangspunkt i medianverdiene. Dette kommer av at det er stor spredning i datasettet og stor påvirkning av uteliggere på gjennomsnittsverdiene.

Tabell 2. Model1: Effekt av forvaltningsregime og innsamlingstidspunkt på nedbrytningsraten av lignin. Signifikant direkte effekt av innsamlingstidspunkt er uthevet.

	Chisq	P
Forvaltningsregime	0,06	0,804
Innsamlingstidspunkt	106,12	<0,001

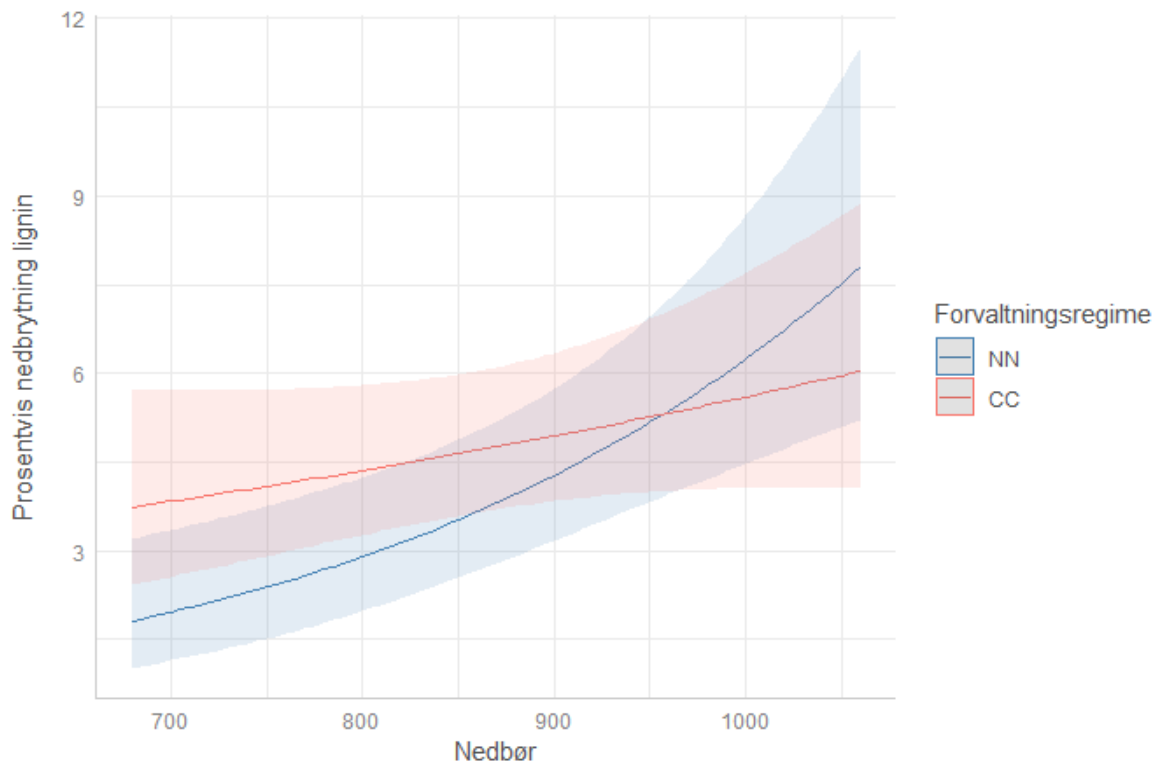


Figur 6. Effekten av innsamlingstidspunkt og forvaltningsregime på den prosentvise nedbrytningsraten av lignin ved 6 og 12 måneder.

Det var heller ingen forskjell i nedbrytningsraten av lignin mellom forvaltningsregimene da de to innsamlingstidspunktene ble analysert separat (Tabell 3 og Tabell 4). Det var imidlertid noen andre forklaringsvariabler som viste seg signifikante. For strøet som ble samlet inn etter 6 måneder hadde nedbør en positiv effekt på nedbrytningsraten av lignin (Tabell 3). Her var det også en signifikant interaksjonseffekt mellom forvaltningsregime og nedbør (Tabell 3 og Figur 7), der nedbrytningsraten av lignin økte mer i den naturnære skogen med økende nedbørmengde, sammenlignet med i den flatehogde skogen. Det var ingen forklaringsvariabler som hadde en signifikant direkte effekt på nedbrytningsraten av lignin for strøet som ble samlet inn etter 12 måneder i felt (Tabell 4). Derimot var det en signifikant interaksjonseffekt mellom forvaltningsregime og lystilgang, der nedbrytningsraten økte med økende lystilgang i den flatehogde skogen og sank i den naturnære (Figur 8).

Tabell 3. Model2: Effekten av ulike forklaringsvariabler på nedbrytningsraten av lignin ved 6 måneder. Signifikant direkte effekt av nedbør og signifikant interaksjonseffekt mellom forvaltningsregime og konkurranse er fremhevet.

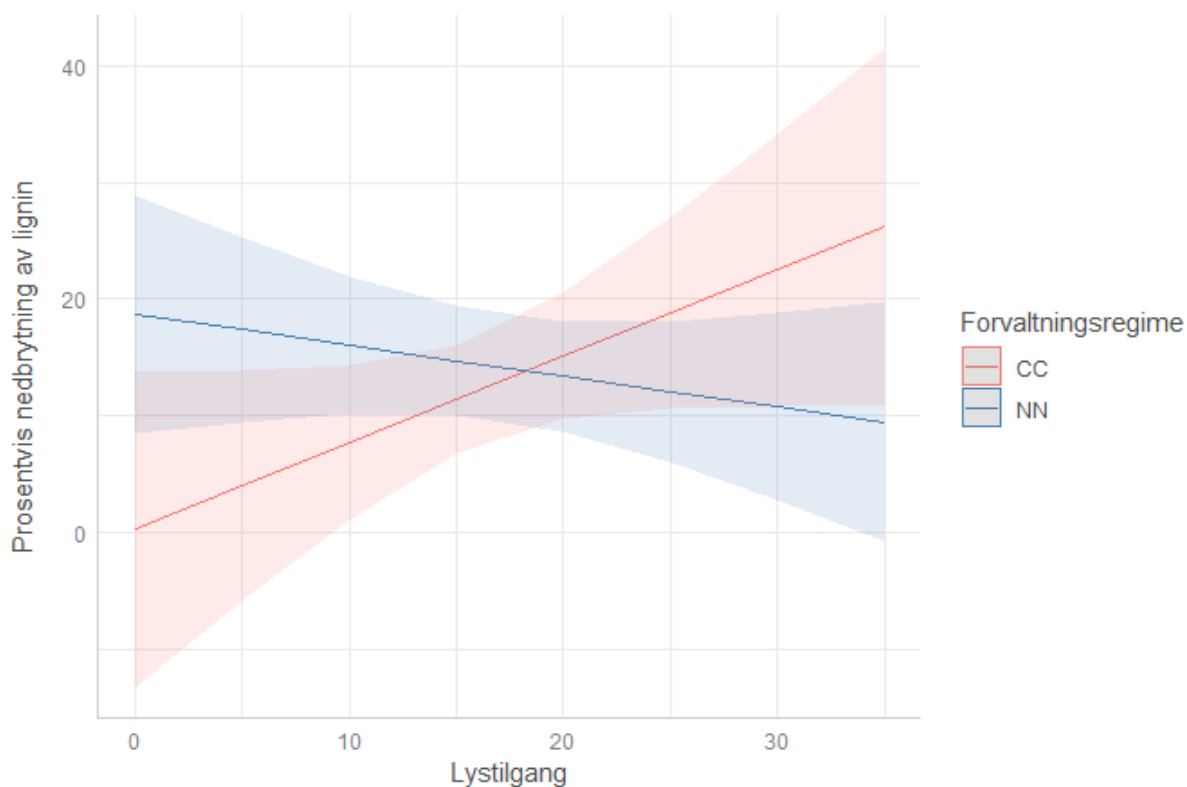
	Chisq	P
Forvaltningsregime	1,66	0,198
Temperatursum	0,96	0,328
Nedbør	11,33	<0,001
Konkurranseindeks	0,52	0,473
Forvaltningsregime: Temperatursum	2,31	0,128
Forvaltningsregime: Nedbør	3,96	0,047
Forvaltningsregime: Konkurranseindeks	2,08	0,150



Figur 7. Interaksjonseffekten mellom forvaltningsregime og nedbør på nedbrytningsraten av lignin ved 6 måneder.

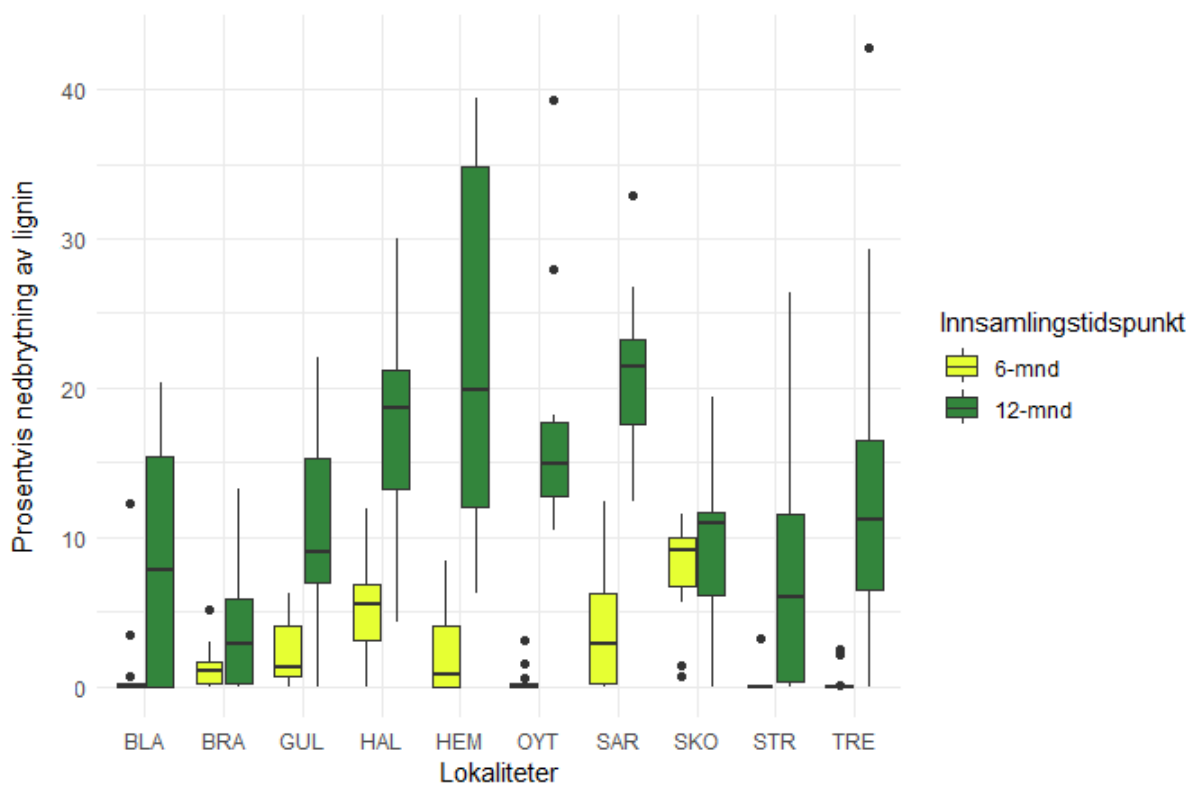
Tabell 4. Model3: Effekten av ulike forklaringsvariabler på nedbrytningsraten av lignin ved 12 måneder. Signifikant interaksjonseffekt mellom forvaltningsregime og lystilgang er uthevet.

	Chisq	P
Forvaltningsregime	0,40	0,528
Temperatursum	0,07	0,796
Nedbør	0,01	0,917
Lystilgang	0,05	0,818
Forvaltningsregime: Temperatursum	0,74	0,391
Forvaltningsregime: Nedbør	0,15	0,697
Forvaltningsregime: Lystilgang	4,42	0,036



Figur 8. Interaksjonseffekten mellom forvaltningsregime og lystilgang på nedbrytningsraten av lignin ved 12 måneder.

Det var relativt liten variasjon i nedbrytningsraten av lignin ved 6 måneder mellom lokalitetene, og med en medianverdi på 9,1%, var Skotjernfjell her lokaliteten med høyest nedbrytningsrate (Figur 9). Variasjonen i nedbrytningsraten mellom lokalitetene var større etter 12 måneders nedbrytning. Lokalitetene med den største nedbrytningen var da Särkilampi og Hemberget med henholdsvis 21,4% og 19,8%, og lokalitetene med den minste var Braskereidfoss og Storås med henholdsvis 2,9% og 5,9%. Tross den signifikante effekten vist av Model2, var det ved 6 måneder ingen tydelige sammenhenger mellom nedbrytningsraten på de ulike lokalitetene (Figur 9) og nedbørsmengden der (Tabell 5).



Figur 9. Nedbrytningsrate etter 6 og 12 måneder på lokalitetene Blåfjell (BLA), Braskereidfoss (BRA), Gullenhaugen (GUL), Halden (HAL), Hemberget (HEM), Øytjernet (OYT), Särkilampi (SAR), Skotjernfjell (SKO), Storås (STR) og Tretjerna (TRE)

Tabell 5. Årlig nedbørsmengde (mm), gjennomsnittlig temperatursum (C°) for de første 6 månedene og for hele året på lokalitetene Blåfjell, Braskereidfoss, Gullenhaugen, Halden, Hemberget, Øytjernet, Särkilampi, Skotjernfjell, Storås og Tretjerna

Lokalitet	Nedbørsmengde (mm)	Temperatursum 6 måneder (C°)	Temperatursum 12 måneder (C°)
Blåfjell	1045	18,5	949
Braskereidfoss	684	1,3	636
Gullenhaugen	861	0,55	580
Halden	1054	41,1	1079
Hemberget	765	0,2	554
Øytjernet	819	1,2	496
Särkilampi	762	5,8	727
Skotjernfjell	973	9,2	712
Storås	886	1,1	718
Tretjerna	821	2,3	666

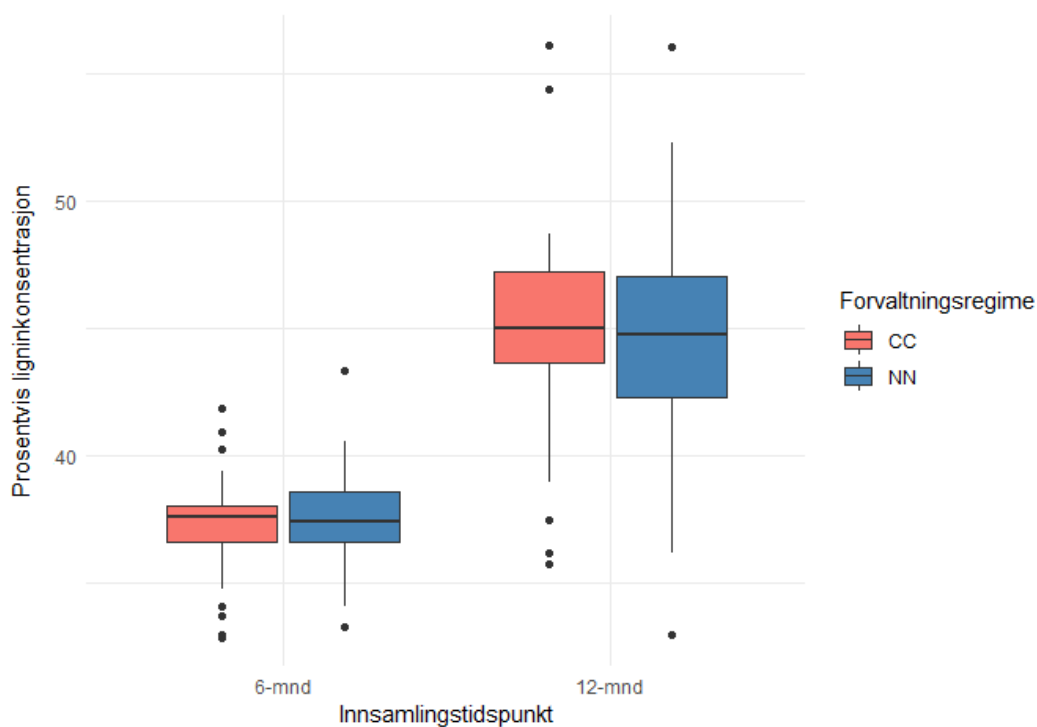
Den globale modellen viste også en tydelig positiv effekt av innsamlingstidspunkt på nedbrytningsraten av lignin, men ingen andre signifikante direkte- eller interaksjonseffekter (Tabell 6).

Tabell 6. Model 6: Global modell med effekten av samtlige forklaringsvariabler på nedbrytningsraten av lignin ved 6 og 12 måneder. Signifikant direkte effekt av innsamlingstidspunkt er uthevet.

	Chisq	P
Forvaltningsregime	0,30	0,587
Innsamlingstidspunkt	89,30	<0,001
Temperatursum	2,44	0,118
Nedbør	0,75	0,388
Konkurransindeks	0,86	0,355
Lystilgang	0,00	0,999
Forvaltningsregime: Innsamlingstidspunkt	1,89	0,170
Forvaltningsregime: Temperatursum	0,68	0,411
Forvaltningsregime: Nedbør	0,05	0,818
Forvaltningsregime: Konkurransindeks	0,53	0,466
Forvaltningsregime: Lystilgang	1,11	0,293

3.2. Ligninkonsentrasjonen

Det var heller ingen forskjell i gjennomsnittlig ligninkonsentrasjon mellom forvaltningsregimene, da hele datasettet ble sett under ett. Innsamlingstidspunkt hadde også her en positiv effekt på ligninkonsentrasjonen, med en gjennomsnittlig ligninkonsentrasjon på 37,3% ved 6 måneder og 44,6% ved 12 måneder (Figur 10).



Figur 10. Effekten av innsamlingstidspunkt og forvaltningsregime på den prosentvise ligninkonsentrasjonen ved 6 og 12 måneder.

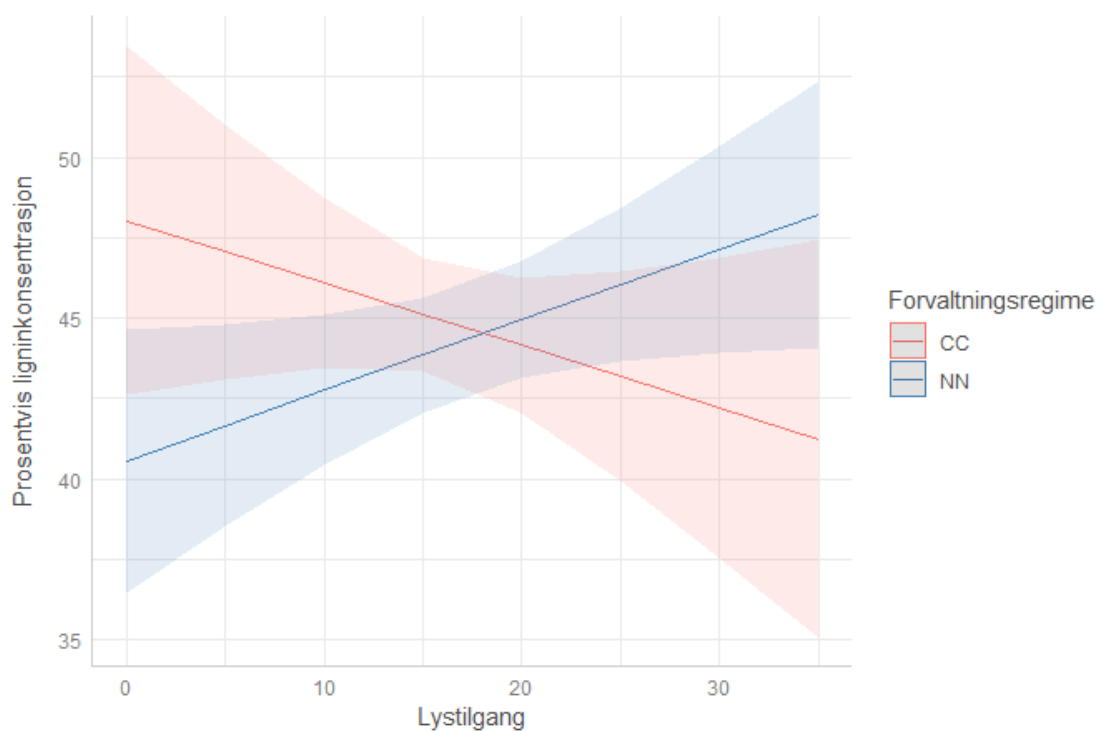
Hverken for strøet samlet inn etter 6 måneder eller 12 måneder, var det noen forklaringsvariabler som viste seg å ha en signifikant direkte effekt på ligninkonsentrasjonen (Tabell 7 og Tabell 8). For strøet samlet inn etter 12 måneder var det derimot en interaksjons-effekt mellom forvaltningsregime og lystilgang, der ligninkonsentrasjonen i strø fra den flatehogde skogen minket med økende lystilgang, mens ligninkonsentrasjonen i strø fra den naturnære skogen økte med økende lystilgang (Tabell 8 og Figur 11).

Tabell 7. Model4: Effekten av ulike forklaringsvariabler på ligninkonsentrasjonen ved 6 måneder.

	Chisq	P
Forvaltningsregime	0,34	0,561
Temperatursum	2,34	0,126
Nedbør	1,14	0,285
Konkurransindeks	0,31	0,577
Forvaltningsregime: Temperatursum	1,06	0,304
Forvaltningsregime: Nedbør	0,35	0,553
Forvaltningsregime: Konkurransindeks	1,03	0,310

Tabell 8. Model5: Effekten av ulike forklaringsvariabler på ligninkonsentrasjonen ved 12 måneder. Signifikant interaksjonseffekt av forvaltningsregime og lystilgang er uthevet.

	Chisq	P
Forvaltningsregime	0,32	0,574
Temperatursum	0,16	0,691
Nedbør	0,00	0,954
Lystilgang	0,98	0,322
Forvaltningsregime: Temperatursum	0,20	0,656
Forvaltningsregime: Nedbør	0,01	0,939
Forvaltningsregime: Lystilgang	4,51	0,034



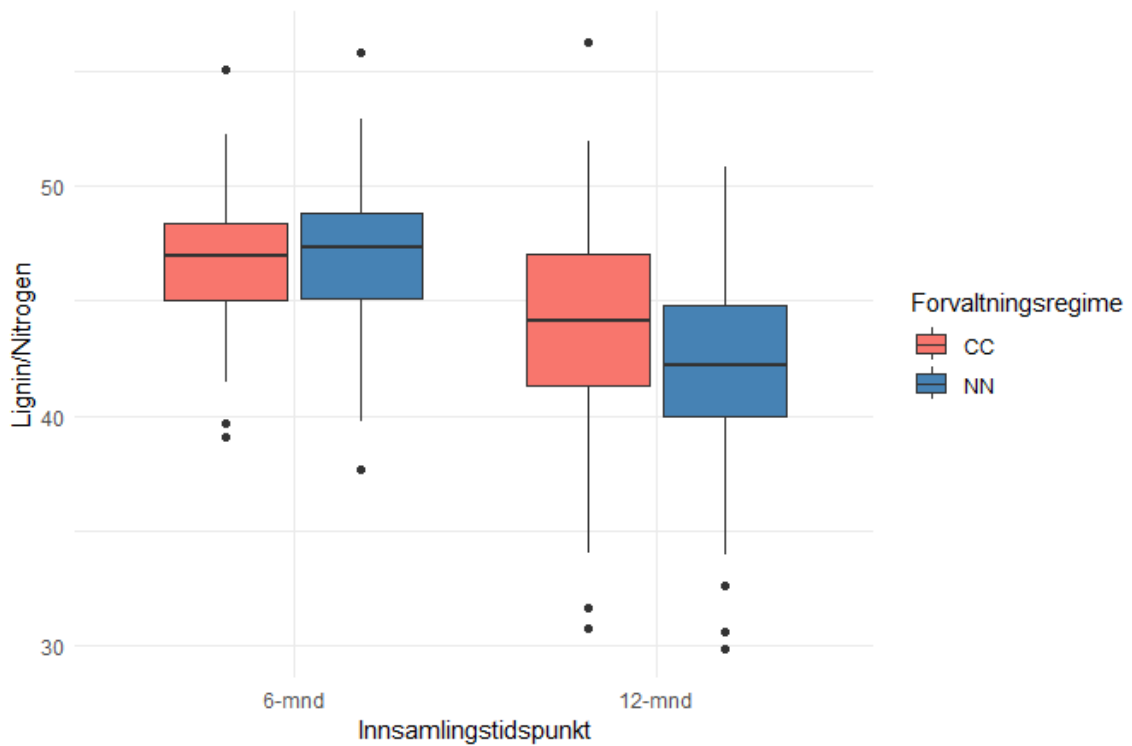
Figur 11. Interaksjonseffekten mellom forvaltningsregime og lystilgang på ligninkonsentrasjonen ved 12 måneder.

3.3. Forholdet lignin/nitrogen

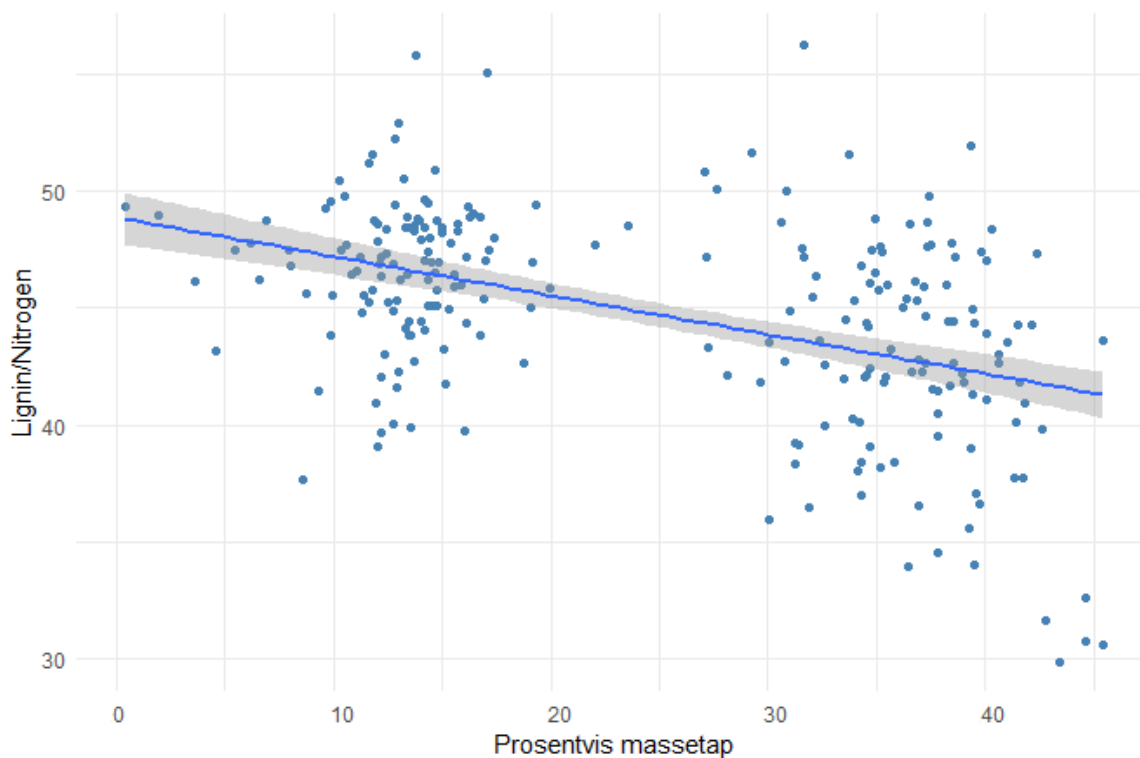
Innsamlingstidspunkt hadde en negativ påvirkning på forholdet L/N, der det gjennomsnittlige forholdstallet sank fra 46,6 ved 6 måneder til 42,9 ved 12 måneder (Tabell 9 og Figur 12). Det var ingen forskjell i forholdet L/N mellom forvaltningsregimene. Forholdet L/N sank også med økende prosentvis totalt massetap (Figur 13).

Tabell 9. Model7: Effekten av forvaltningsregime og innsamlingstidspunkt på forholdet L/N. Signifikant direkte effekt av innsamlingstidspunkt er uthevet.

	Chisq	P
Forvaltningsregime	1,13	0,289
Innsamlingstidspunkt	52,11	<0,001



Figur 12. Effekten av innsamlingstidspunkt og forvaltningsregime på forholdet L/N ved 6 og 12 måneder.



Figur 13. Forholdet L/N beroende på prosentvis massetap for hele datasettet sett under ett.

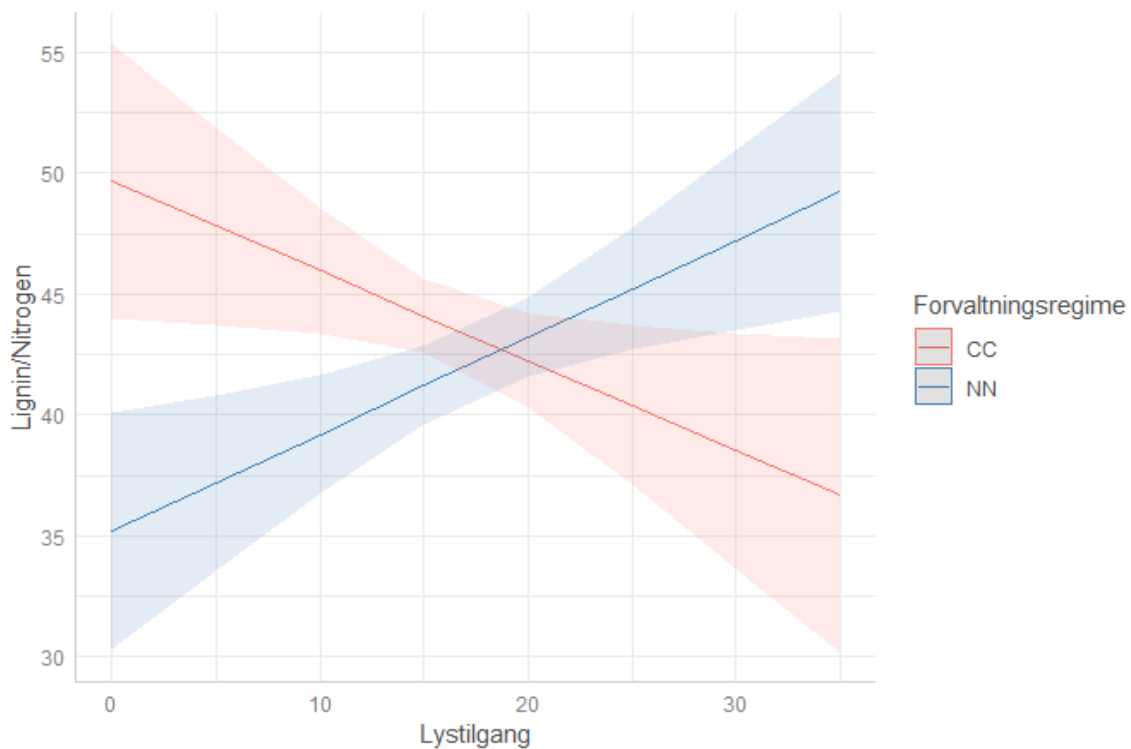
For strøposene samlet inn etter 6 måneder viste forholdet L/N seg å øke med økende temperatursum og økt konkurranse (Tabell 10). Etter 12 måneder var det ingen signifikant påvirkning av noen av forklaringsvariablene (Tabell 11). Det var derimot en interaksjonseffekt mellom forvaltningsregime og lystilgang, der L/N forholdet i strø som hadde ligget i flatehogd skog minket med økende lystilgang, mens forholdet økte i strø som hadde ligget i naturnær skog (Tabell 11 og Figur 14).

Tabell 10. Model8: Effekten av ulike forklaringsvariabler på forholdet L/N ved 6 måneder. Den signifikante direkte effekten av temperatursum og konkurranse er uthevet.

	Chisq	P
Forvaltningsregime	2,85	0,091
Temperatursum	6,98	0,008
Nedbør	1,05	0,306
Konkurranseindeks	8,27	0,004
Forvaltningsregime: Temperatursum	0,95	0,330
Forvaltningsregime: Nedbør	0,03	0,873
Forvaltningsregime: Konkurranseindeks	2,20	0,138

Tabell 11. Model9: Effekten av ulike forklaringsvariabler på forholdet L/N ved 12 måneder. Den signifikante interaksjonseffekten av forvaltningsregime og lystilgang er uthevet.

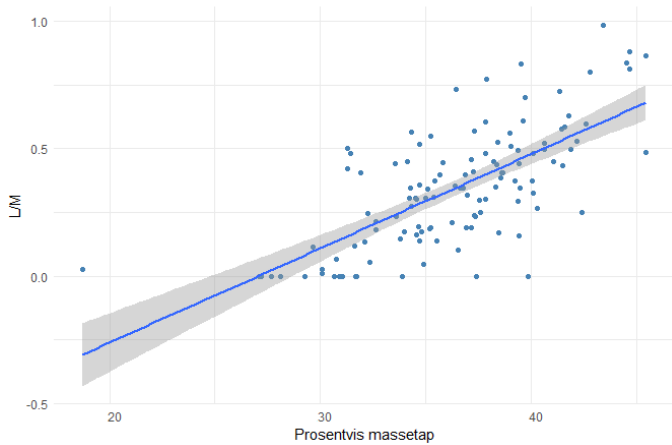
	Chisq	P
Forvaltningsregime	3,68	0,055
Temperatursum	0,07	0,794
Nedbør	0,05	0,817
Lystilgang	0,93	0,336
Forvaltningsregime: Temperatursum	0,19	0,663
Forvaltningsregime: Nedbør	0,78	0,377
Forvaltningsregime: Lystilgang	12,12	<0,001



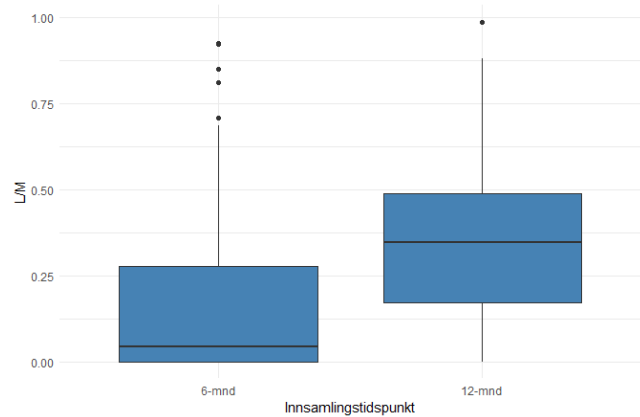
Figur 14. Interaksjonseffekten mellom forvaltningsregime og lystilgang på forholdet L/N ved 12 måneders nedbrytning.

3.4. Forholdet lignin/totalt massetap

Forholdet L/M viste seg å øke med økende totalt prosentvis massetap (Figur 15) og over tid (Figur 16).



Figur 15. Forholdet lignin/totalt prosentvis massetap sett opp mot totalt prosentvis massetap for strø samlet inn etter 12 måneder i felt. Data fra strø samlet inn etter 6 måneder er her utelatt grunnet alle nullene i den delen av datasettet.



Figur 16. Forholdet lignin/totalt prosentvis massetap over tid.

4. Diskusjon

I plantestrø regnes lignin som ett av de mest motstandsdyktige stoffene mot nedbrytning (Austin & Ballaré, 2010), og tradisjonelt sett som den mest begrensende faktoren på den overordnede nedbrytningsraten (Hall et al., 2020; Steffen et al., 2007). Det finnes en god del studier på effekten av flatehogst på nedbrytningen av plantestrø det første tiåret etter avvirking, men som regel er dette gjort ved å sammenligne nedbrytningen av strø på åpne hogstflater, med strø i fullvoksen skog (for eksempel: Ishikawa et al. (2007); Palviainen et al. (2004); Prescott et al. (2000)). Slik forskning er derimot ikke veldig sammenlignbar med mine undersøkelser, da jeg har sett på effekten av flatehogst 45-80 år etter at den ble gjennomført og dermed kun sammenligner nedbrytningen i etablerte, voksne skoger. Studier av slike langtidseffekter av flatehogst på nedbrytningen av plantestrø er svært begrenset, og det er en tydelig mangel på kunnskap rundt temaet.

4.1. Effekt av forvaltningsregime på nedbrytningen av lignin

I motsetning til hva jeg antok i min første hypotese var ikke nedbrytningen av lignin raskere i den naturnære skogen enn i den flatehogde, og etter ett års nedbrytning var det ingen tegn på hverken en positiv eller negativ langtidseffekt av flatehogst på nedbrytningen av lignin. Det var heller ingen langtidseffekt av forvaltningsregime på den prosentvise ligninkonsentrasjonen.

Purahong et al. (2014) er den eneste studien jeg har klart å finne som har undersøkt langtidseffekten av flatehogst på nedbrytningen av lignin. De sammenlignet fire ulike forvaltningsregimer med et 473 dager langt strøposeforsøk. Forvaltningsregimene de undersøkte var 80 år gammel, tidligere flatehogd og plantet ensjiktet granskog (*P. abies*), 30 år gammel, tidligere flatehogd og naturlig forynget ensjiktet bøkeskog (*Fagus sylvatica*), selektivt hogd og naturlig forynget flersjiktet bøkeskog og naturlig forynget flersjiktet bøkeskog hvor det ikke hadde vært noen skogbruksaktivitet de seneste 60 årene. I likhet med meg forventet Purahong et al. (2014) en raskere nedbrytning i de urørte og selektivt hogde skogene der skogstrukturen var flersjiktet, sammenlignet med den ensjiktete og tidligere flatehogde skogen.

Mine resultater stemmer ikke overens med Purahong et al. (2014), som overraskende nok fant at effekten av forvaltning var motsatt enn først antatt, der nedbrytningsraten av lignin var størst i den intensivt forvaltede skogen. Det er derimot to aspekter som gjør det vanskelig å direkte sammenligne min ikke-eksisterende effekt av forvaltningsregime, med Purahong et al. (2014) sin observerte positive effekt. For det første sammenlignet de skoger med ulike dominerende treslag, mens jeg kun har undersøkt grandominerte skoger. For det andre brukte

de ulike stedeegne strøtyper i sitt forsøk, mens mitt plantemateriale kun bestod av granstrø, samlet inn på ett sted (standardisert strø). Inkluderingen av ulike dominerende treslag kan påvirke nedbrytningen ettersom treslagene blant annet har ulik skogstruktur, noe som kan medføre ulike mikroklimatiske forhold. Det har for eksempel blitt vist at nedbrytningen av plantestrø generelt sett er større i bøkedominert skog, sammenlignet med granskog (Asplund et al., 2018). I og med at Purahong et al. (2014) brukte stedegent plantemateriale, vil variasjonen i dominerende treslag også ha medført ulike artssammensetninger av strøet de undersøkte. De forklarte selv at dette kunne være en mulig årsak til den større nedbrytningsraten observert i skogen med intensiv forvaltning. I den tidligere flatehogde granskogen fant de nemlig en bedre strøkvalitet enn i den urørte bøkeskogen, antageligvis på grunn av innslag av strø fra pionertreslag etablert etter flatehogsten. Dersom de kun hadde sammenlignet lokaliteter med samme dominerende treslag, ville det vært lettere å isolere effekten av kun forvaltningsregime, og kanskje ville effekten av flatehogst observert av Purahong et al. (2014) vært mindre tydelig, i likhet med mine resultater.

Rett etter en flatehogst vil det følge et mikroklimatisk sjokk ettersom trærne blir borte. Blant annet blir det en enorm økning i direkte solinnstråling og større svingninger i temperaturen (Carlson & Groot, 1997; Kovács et al., 2020). Ettersom den homogene, plantede skogen vokser seg større vil det motsatte være tilfellet som medfører at man får en skogstruktur som er tettere og mørkere enn i naturlig skog. Dette er særlig tilfellet dersom man planter gran, som er skyggetålende (Caudullo et al., 2016) og dermed kan vokse tett. Slike ulike skogstrukturen, var en viktig grunn for at jeg forventet en lavere nedbrytning i den tidligere flatehogde skogen. Asplund et al. (2024) undersøkte blant annet skogstrukturen på prøveflatene i EcoForest-prosjektet, og fant som forventet at denne var ulik i den naturnære og tidligere flatehogde skogen. De fant en større variasjon i trærnes høyde, diameter i brysthøyde og kronelengde i den naturnære skogen. Det var ingen forskjeller i totalt stående volum eller grunnflate, men en større bestandstetthet i den tidligere flatehogde skogen. Overraskende nok førte ikke forskjellene i skogstrukturen til noen større forskjeller i lystilgangen på skogbunnen. Asplund et al. (2024) foreslår selv at dette kan være fordi lystilgangen i snitt ikke var forskjellig mellom forvaltningsregimene, tross i at den i naturnær skog var mer heterogen. Dette kan være en viktig del av forklaringen på hvorfor forvaltningsregime heller ikke hadde noen effekt på nedbrytningsraten av lignin.

Den flatehogde skogen var antageligvis ikke så mørk som jeg først antok, noe som kan ha sammenheng med det lange tidsforløpet siden flatehogsten og plantingen ble gjennomført. Over tid vil trærne i den tette, plantede skogen begynne å konkurrere med hverandre og

enkeltrær vil begynne å dø som følge av selvtytning (Reineke, 1933; Vospernik & Sterba, 2015). Det var en god del toppbrekk som følge av snø, samt trær drept av barkbilleangrep som Asplund et al. (2024) fant i sin undersøkelse av prøveflatene. I kombinasjon kan dette ha medført at den flatehogde skogen over tid har åpnet seg opp til et punkt der de mikroklimatiske forholdene mellom forvaltningsregimene ikke lengre er vesentlig forskjellig. Mine resultater kan dermed indikere at både den opprinnelige, umiddelbare sjokkeffekten påfølgende flatehogst, samt den mer langsiktige effekten av skogstrukturen, på de mikroklimatiske forholdene, er borte 45-80 år senere. Det er derimot verdt å nevne at representativiteten til disse resultatene er noe begrenset. Ifølge Asplund et al. (2024) var det svært vanskelig å finne to lokaliteter til EcoForest med like forhold foruten forvaltningsregime, noe som resulterte i det relativt lave antallet på 10 prøveflate-par. Variasjonen blant tidligere flatehogd skog er svært stor, og vil variere beroende på for eksempel hvor god boniteten er og hvor nærme bebyggelse skogen ligger. I tillegg er det en rekke skjøtselstiltak etter flatehogst og planting som kan påvirke skogens struktur og som er utelukket i dette forsøket. For eksempel kan tytning endre de mikroklimatiske forholdene betraktelig (Ma et al., 2010), og kan gjennomføres på så mange ulike måter at det blir vanskelig, om ikke umulig, å fastslå hvordan skogstrukturen i kulturskog generelt sett er.

Dersom flatehogst fører til vedvarende endringer i soppfunnet kan det påvirke nedbrytningen av organisk materiale, ettersom ektomykorrhizasopper kan produsere enzymer som bryter ned tungt nedbrytbare stoffer som lignin mer effektivt enn saprofyttiske sopper (Bending & Read, 1997; Bödeker et al., 2009; Sterkenburg et al., 2018). Vi har imidlertid lite kunnskap om langtidseffekten av flatehogst på sammensetningen av soppfunnet. Det er påvist at mengden ektomykorrhiza blir redusert de påfølgende årene etter en flatehogst, da de mister sin symbiose med trærne (Harvey et al., 2018; Luoma et al., 2004). Videre blir artssammensetningen av ektomykorrhiza-samfunnet som overlever og rekoloniserer foryngelsen endret, sammenlignet med samfunnet i symbiose med eldre trær (Jones et al., 2003). Utover endringen av ektomykorrhiza-samfunnet, vil det være en endring i det generelle soppfunnet fra å være dominert av ektomykorrhiza i eldre skog, til saprofyttiske sopper i yngre skog (Kyaschenko et al., 2017; Prescott & Grayston, 2023). Varenus et al. (2016) undersøkte naturlig furuskog (*Pinus sylvestris*) med 50 år gammel flatehogd og plantet furuskog. De fant ingen tydelig forskjell i artssammensetningen, artsrikheten eller mengden av de vanligste ektomykorrhizasoppene mellom skogstypene. Det eneste sammenlignbare langsiktige forsøket de selv fant, viste at det er et fåtall ektomykorrhizasopper som dominerer i 5 til 90 år gammel skog, men at artsrikheten øker over tid (Wallander et al., 2010). Jeg kan ikke si noe om sammensetningen av soppfunnet som helhet, eller spesifikt om artsrikheten av ektomykorrhizasopper mellom den naturnære og tidligere flatehogde skogen i

mitt forsøk, da disse resultatene fra EcoForest-prosjektet ikke er publisert enda. Om det var en forskjell så har det imidlertid ikke gjort utslag på den tidlige nedbrytningen av lignin, noe som muligens kan indikere at soppssamfunnets evne til å drive nedbrytning av tungt nedbrytbare stoffer, har stabilisert seg 45-80 år etter hogst.

4.2. Effekt av innsamlingstidspunkt på ligninnedbrytningen

Etter 6 måneder var medianen for tapt mengde lignin 0,6 % og ved 12 måneder 12,5%, sammenfallende med min andre hypotese. Hvor lenge strøet lå ute viste seg dermed å ha den desidert største påvirkningen på nedbrytningen av lignin, blant alle påvirkningsfaktorene jeg undersøkte. Innholdet i strøposene som ble samlet inn etter 12 måneder ble nedbrutt over en dobbelt så lang tidsperiode, sammenlignet med strøposene samlet inn etter 6. Derimot, siden nedbrutt mengde lignin etter 12 måneder var omtrent 21 ganger så stor som etter 6 måneder, indikerer dette at tiden i felt ikke var den eneste påvirkende faktoren, men at nedbrytningen av lignin går sakte i starten, og flere interagerende faktorer fører til en akselerasjon av lignin-nedbrytningen over tid (Chomel et al., 2016).

Hvordan nedbrytningsprosessen av plantestrø naturlig forløper, kan være en viktig del av forklaringen på den store forskjellen i nedbrutt mengde lignin etter 6 og 12 måneder. I begynnelsen av nedbrytningsprosessen er det hovedsakelig lettløselige forbindelser som brytes ned (Swift et al., 1979) av grupper av opportunistiske mikroorganismer (Moorhead & Sinsabaugh, 2006). Strøkvaliteten vil påvirke nedbrytningsraten gjennom hele prosessen, og i denne tidlige fasen vil aspekter som strøets lignin/nitrogen forhold ha negativ påvirkning (Loranger et al., 2002). I denne fasen vil det også være en del mekanisk nedbrytning av plantestrøet der celler kollapser og væske med oppløste planteforbindelser flyter ut, samt at strøet fragmenteres i mindre deler som skaper et større overflateareal for nedbrytere å angripe (Giweta, 2020). Etter at mye av de lettløselige forbindelsene er borte, blir mer cellulose og hemicellulose nedbrutt (Swift et al., 1979) av mikroorganiske nedbryterspesialister (Moorhead & Sinsabaugh, 2006).

Det var først i perioden mellom innsamlingstidspunktene at ligninet begynte å bli nedbrutt i noe særlig grad. Dette kan skyldes at lett tilgjengelig cellulose og hemicellulose var borte på dette tidspunktet, og resterende cellulose og hemicellulose var bundet til ligninet som lignincellulose. For å få tilgang til disse stoffene måtte ligninet brytes ned av svært saktevoksende mikroorganismer, spesialisert i nedbrytning av tungt nedbrytbare stoffer (Moorhead & Sinsabaugh, 2006). Antakeligvis tar det mer enn 6 måneder før nedbrytningen

når punktet der ligninet virker hemmende på den overordnede nedbrytningen, samt at kolonien av de spesialiserte nedbryterne får etablert seg skikkelig.

At det tok over 6 måneder før ligninets begrensende effekt ga utslag, kan også ha en sammenheng med at de klimatiske forholdene begrenset den totale nedbrytningen. De første 6 månedene strøposene lå ute i felt var november – april, en periode preget av lave temperaturer. Tross i at det mikrobielle nedbrytersamfunnet i boreale skoger er kuldetolerante (Kähkönen et al., 2001), er det svært liten nedbrytningsaktivitet i denne perioden (Jorgensen & Fath, 2008), og det er først utover våren og sommeren at den mikrobielle aktiviteten øker. Ligninkonsentrasjonen vil øke ettersom lettere nedbrytbare stoffer enn ligninet blir borte, og ligninet følgelig utgjør en større prosentandel av strøets totale vekt. Ligninkonsentrasjonen til startmaterialet og strøet samlet inn etter 6 og 12 måneder, var på henholdsvis 35,7%, 37,3% og 44,6%. Gitt den lave nedbrytningen av lignin de første månedene, kan den begrensede endringen i ligninkonsentrasjonen mellom startmaterialet og materialet samlet inn etter 6 måneder, sammenlignet med den store endringen fra 6 til 12 måneder, derfor indikere en generelt liten nedbrytning over vinteren.

Tidshorizonten på 12 måneder er en svakhet ved mine analyser, og det kan stilles spørsmålsteget ved representativiteten til mine resultater. Å ekstrapolere resultater fra kortere strøposeforsøk på 1 år eller mindre til å si noe om den langsiktige nedbrytningen av plantestrø er noe risikabelt. Resultatene kan da være utsatt for bias fra årlige variasjoner i klimatiske forhold, samtidig som den tidlige nedbrytningen ikke er representativ for nedbrytningen over flere år (Prescott, 2005). Strøposeforsøkets korte varighet er spesielt viktig å ta i betraktning da jeg har undersøkt nedbrytningen av lignin, som er et tungt nedbrytbart stoff.

4.3. Effekt av nedbør og temperatur på ligninnedbrytningen

Jeg forventet at nedbrytningsraten av lignin skulle være raskere på lokaliteter med høyere temperaturer, men fant overraskende nok ingen effekt av temperatursum. Lokalitetene i forsøket strekker seg over en relativt lang nord/sør-gradient, og det var vesentlige forskjeller i temperatursummen mellom for eksempel den sørligste lokaliteten Halden, og de to nordligste lokalitetene Øytjern og Hemberget etter 12 måneder (Tabell 5). Halden hadde også desidert størst temperatursum etter 6 måneder, og her var variasjonen mellom lokalitetene relativt sett større enn ved 12 måneder. Det kan hende at temperaturene generelt var så lave over vinteren at forskjellene mellom lokalitetene uansett ikke ga noe utslag. Det er derimot mindre forståelig hvorfor det ikke var noen effekt etter 12 måneder, da temperatursummene på dette tidspunktet var vesentlig høyere. Mikrobiell aktivitet øker som regel med økende temperatur

(Jorgensen & Fath, 2008). Det er blitt vist at den generelle nedbrytningsraten av organisk materiale øker med økende temperaturer (Davidson & Janssens, 2006; Salah & Scholes, 2011), og at tungt nedbrytbare stoffer som lignin faktisk er mer sensitive ovenfor temperaturendringer, sammenlignet med andre lettløselige stoffer (von Lützow & Kögel-Knabner, 2009). I og med at nedbrytningsprosessen som tidligere beskrevet er en sammensatt prosess bestående av ulike interagerende faktorer, kan det derimot være vanskelig å si noe isolert sett om den ikke-eksisterende effekten av temperatur. Det kan for eksempel hende at nedbrytningen heller var begrenset av tilgang på vann eller oksygen (von Lützow & Kögel-Knabner, 2009), da særlig tilgang på tilstrekkelig fuktighet har vist seg som en potensielt begrensende faktor (Aerts, 2006).

I likhet med temperaturen antok jeg at nedbrytningen av lignin skulle være raskere på lokaliteter med større nedbørsmengder. Økt nedbørsmengde førte til økt nedbrytning av lignin etter 6 måneder, men hadde ingen effekt etter 12 måneder. I likhet med den ikke-eksisterende effekten av temperatur, er dette også overraskende og noe vanskelig å tolke. Fuktighet og temperatur er to faktorer som sammen utgjør den største klimatiske påvirkningen på nedbrytningsraten, og bør bli sett i sammenheng med hverandre (Aerts, 2006). Som regel er temperatur ansett som den viktigste som driver av nedbrytning, men i enkelte tilfeller kan tilgangen på fuktighet bli den begrensende faktoren og medføre at nedbrytningsraten ikke øker, tross i økende temperatur (Murphy et al., 1998). Når temperaturen blir så stor at evapotranspirasjonen øker, medfører dette et tørrere klima der nedbrytningsraten til og med kan synke med økende temperatur, og øke igjen med økt vanntilgang (Robinson et al., 1995). Dette kan muligens bety at det kunne vært en tydeligere effekt, dersom de to variablene hadde blitt sett under ett og ikke som to separate forklaringsvariabler. Den positive effekten av nedbørsmengde på nedbrytningen av lignin etter 6 måneder, kan også skyldes en svakhet i nedbørsvariabelen. Jeg brukte gjennomsnittlig nedbørsmengde gjennom hele året for hver lokalitet, noe som åpenbart ikke er et like godt estimat for nedbørsmengden de første 6 månedene, som for perioden på 12. I motsetning til temperaturen, som ble målt på mikroklimatisk nivå og ga gode data for de faktiske temperaturene strøposene ble utsatt for, var nedbørsmengden også et grovere estimat. Denne variabelen sier ingenting om hvordan de faktiske fuktighetsforholdene var, noe som avhenger av mer enn kun nedbørsmengde. For eksempel kan en lokalitet med lave nedbørsmengder, men dårlig drenering, være fuktigere sammenlignet med lokaliteter med mer nedbør der dreneringen er god. Den tar heller ikke hensyn til om nedbøren kom som snø eller som regn, noe som vil påvirke nedbrytningen forskjellig, og som antakelig har variert vesentlig mellom periodene på 6 og 12 måneder.

Ved 6 måneder økte nedbrytningen av lignin mer i den naturnære skogen med økende nedbørsmengden, sammenlignet med den tidligere flatehogde skogen. Denne forskjellen kan spekuleres å ha sammenheng med at mye av nedbøren i denne perioden kom som snø, og at den ulike skogstrukturen førte til ulikheter i hvordan snøen la seg på skogbunnen. I den naturnære skogen med heterogen skogstruktur, kan man tenke seg at det ble større snømengder i åpne glenner, og mindre i tettere deler av skogen. Den høyere bestandstettheten i den tidligere flatehogde skogen, kan ha ført til at mindre snø falt gjennom kronetaket og ned på skogbunnen. Utover våren da snøen smeltet, kan dette ha ført til mer tilgjengelig fuktighet i den naturnære skogen, noe som muligens kan forklare den økte nedbrytningen.

4.4. Effekt av forvaltning på forholdet lignin/nitrogen

Jeg forventet at forholdet lignin/nitrogen skulle øke mer i den naturnære skogen enn i den tidligere flatehogde, men fant ingen forskjell i forholdet lignin/nitrogen mellom forvaltningsregimene. Med den tidligere diskuterte ikke-eksisterende effekten av forvaltningsregime på ligninnedbrytningen er ikke dette særlig overraskende, da man kan anta at effekten av forvaltning på nitrogennedbrytningen også var minimal. Derimot var det en effekt av innsamlingstidspunkt, der forholdet interessant nok sank over tid. Denne trenden var lik da forholdet lignin/nitrogen ble sett opp imot totalt massetap.

Som tidligere diskutert økte ligninkonsentrasjonen over tid, tross i at nedbrutt mengde lignin også økte. Økningen i ligninkonsentrasjon kom derfor antagelig av at andre lettere nedbrytbare stoffer ble borte i en større grad enn ligninet. For at trenden med synkende lignin/nitrogen forhold kunne forekomme, må følgelig nitrogenkonsentrasjonen ha økt mer i forhold til det opprinnelige nitrogeninnholdet, enn det ligninkonsentrasjonen gjorde. En mulig forklaring er dermed at det har vært en forholdsmessig større nedbrytning av lignin enn av nitrogen. Dette er derimot tvilsomt ettersom lignin som nevnt er svært motstandsdyktig mot nedbrytning (Ruiz-Dueñas & Martínez, 2009), mens nitrogen er anerkjent som lettere nedbrytbart og plantestrø med lavere opprinnelig lignin/nitrogen forhold er vist å ha en raskere nedbrytning (Holdsworth et al., 2008). En annen mulig forklaring kan være at nitrogennedbrytningen faktisk var stor, men at tilførsel av nitrogen fra eksterne kilder har maskert den faktiske nedbrytningen (Berg & Staaf, 1981). Når flere mikrober kommer til over tid og koloniserer plantematerialet, øker nitrogenkonsentrasjonen da disse som regel har en større nitrogenkonsentrasjon enn strøet selv (Berg & Söderström, 1979), samt at en del nitrogen blir immobilisert i strøet inni mikrobene. Mikrobene knuses sammen med strøet, blir regnet med som strøets nitrogeninnhold og på den måten maskerer den reelle nedbrytningen. I tillegg har det blitt vist at særlig sopp, men også insekter, mikrofauna og bakterier, har evnen til å overføre nitrogen

fra mer næringsrike deler av jordlaget til for eksempel næringsfattig strø, der de kan bruke nitrogenet til å hente ut lett nedbrytbart karbon (Filipiak, 2018; Frey et al., 2003). Min antagelse om at det synkende lignin/nitrogen forholdet skyldes et netto-opptak av nitrogen i strøet støttes av for eksempel Spohn og Berg (2023), som fant at nitrogeninnholdet i nedbrytende grannåler i boreal skog økte med 30% de første 365 dagene i felt.

Utviklingen av forholdet lignin/totalt massetap over tid var motsatt sammenlignet med forholdet lignin/nitrogen. Dette betyr at det etter 12 måneder er en større andel av strøet bestående av lignin enn ved 6 måneder. Dette skyldes antagelig igjen at lignin brytes saktere ned enn andre stoffer og følgelig utgjør en større andel av strøets totale vekt over tid. I løpet av de første 6 månedene var det som tidligere diskutert en generelt lav nedbrytning, og antakelig mest lekkasje av lett nedbrytbare stoffer med en lav molekylær vekt (Swift et al., 1979). Økningen i forholdet lignin/totalt massetap etter 12 måneder kan komme av at nedbrytningen av tyngre stoffer som cellulose og hemicellulose av mer spesialiserte nedbrytere her har begynt (Moorhead & Sinsabaugh, 2006). Dermed ble den totale vekten til strøet raskere redusert, og vekten av ligninet ble større i forhold.

5. Konklusjon

Mine resultater viste ingen forskjell i nedbrytningen av lignin mellom de naturnære og tidligere flatehogde skogene i EcoForest-prosjektet. Utvalget av lokalitetene gjorde at man til en viss grad klarte å isolere effekten av kun flatehogst med påfølgende planting. Ulempen er at de strenge kriteriene som var nødvendig for å få dette til, og et relativt lavt antall prøveflater, også har medført at jeg ikke kan konkludere med at mine resultater er representative for tidligere flatehogd skog generelt. Tross i den begrensede representativiteten er resultatene viktige, da de belyser et tema som er svært lite undersøkt. Effekter av skogsdrift og forvaltning på skogøkosystemet må sees i et langtidsperspektiv, da både forvaltningen av, og de økologiske prosessene i boreal skog skjer over lange tidshorisonter. Flatehogst som skjøtselstiltak blir mer og mer omdiskutert, og det har vært mye fokus på den umiddelbare negative sjokkeffekten som følger et slikt inngrep. Mine resultater kan derimot indikere at denne effekten ikke nødvendigvis vedvarer ettersom den plantede skogen blir voksen.

Det ble samlet inn strøposer etter 24 måneder i felt, men disse ble samlet inn da jeg begynte med mitt laboratoriearbeid, og om jeg skulle inkludert disse i mine analyser hadde arbeidsmengden blitt for omfattende. Siden lignin er tungt nedbrytbart og nedbrytningen som vist øker over tid, vil det være svært interessant å analysere dette materialet og undersøke om forvaltningsregime har en effekt på nedbrytningen av lignin etter 24 måneder. Resultatene fra det toårige strøposeforsøket bør så bli sett opp imot de andre funnene fra EcoForest-prosjektet, som for eksempel nedbrytningen av andre næringsstoffer og sammensetningen av nedbrytersamfunnet. Sammen kan dette gi et mer helhetlig bilde på langtidseffektene av flatehogst på nedbrytningen av plantestrø i seg selv, samt drivere av den.

6. Litteraturliste

- Aerts, R. (2006). The freezer defrosting: global warming and litter decomposition rates in cold biomes. *Journal of Ecology*, 94 (4): 713-724. doi: 10.1111/j.1365-2745.2006.01142.x.
- Asplund, J., Kauserud, H., Bokhorst, S., Lie, M. H., Ohlson, M. & Nybakken, L. (2018). Fungal communities influence decomposition rates of plant litter from two dominant tree species. *Fungal Ecology*, 32: 1-8. doi: 10.1016/j.funeco.2017.11.003.
- Asplund, J., Nordén, J., Kjønaas, O. J., Madsen, R. L., Lunde, L. F., Birkemoe, T., Ronold, E. K., Norkute, M., Jansson, K. U. & Karlsen, D. (2024). Long Term Effects of Forest Management on Forest Structure and Dead Wood in Mature Boreal Forests. Available at SSRN 4772055. doi: 10.2139/ssrn.4772055.
- Austin, A. T. & Ballaré, C. L. (2010). Dual role of lignin in plant litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107 (10): 4618-4622. doi: 10.1073/pnas.0909396107.
- Bartlett, J., Rusch, G. M., Kyrkjeeide, M. O., Sandvik, H. & Nordén, J. (2020). *Carbon storage in Norwegian ecosystems (revised edition)*. NINA Report 1774b. Tilgjengelig fra: <https://brage.nina.no/nina-xmlui/bitstream/handle/11250/2655580/1774b.pdf?sequence=3&isAllowed=y> (lest 08.04.2024).
- Bending, G. D. & Read, D. J. (1997). Lignin and soluble phenolic degradation by ectomycorrhizal and ericoid mycorrhizal fungi. *Mycological Research*, 101 (11): 1348-1354. doi: 10.1017/S0953756297004140.
- Berg, B. & Söderström, B. (1979). Fungal biomass and nitrogen in decomposing Scots pine needle litter. *Soil biology and biochemistry*, 11 (4): 339-341. doi: 10.1016/0038-0717(79)90045-2.
- Berg, B. & Staaf, H. (1980). Decomposition rate and chemical changes of Scots pine needle litter. II. Influence of chemical composition. *Ecological Bulletins*: 373-390.
- Berg, B. & Staaf, H. (1981). Leaching, accumulation and release of nitrogen in decomposing forest litter. *Ecological Bulletins*: 163-178.
- Birch, L. (1953). Experimental background to the study of the distribution and abundance of insects: I. The influence of temperature, moisture and food on the innate capacity for increase of three grain beetles. *Ecology*, 34 (4): 698-711. doi: 10.2307/1931333.
- Brooks, M. E., Kristensen, K., Van Benthem, K. J., Magnusson, A., Berg, C. W., Nielsen, A., Skaug, H. J., Machler, M. & Bolker, B. M. (2017). glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. *The R journal*, 9 (2): 378-400. doi: 10.3929/ethz-b-000240890.
- Bödeker, I. T., Nygren, C. M., Taylor, A. F., Olson, Å. & Lindahl, B. D. (2009). ClassII peroxidase-encoding genes are present in a phylogenetically wide range of ectomycorrhizal fungi. *The ISME journal*, 3 (12): 1387-1395. doi: 10.1038/ismej.2009.77.
- Carlson, D. W. & Groot, A. (1997). Microclimate of clear-cut, forest interior, and small openings in trembling aspen forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 87 (4): 313-329. doi: 10.1016/S0168-1923(95)02305-4.

- Caudullo, G., Tinner, W. & de Rigo, D. (2016). *Picea abies* in Europe: distribution, habitat, usage and threats. I: San-Miguel-Ayanz, J., de Rigo, D., Caudullo, G., Houston Durrant, T. & Mauri, A. (red.) *European Atlas of Forest Tree Species*, s. 114-116. Luxembourg: Publication Office of the European Union.
- 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. *Journal of Ecology*, 104 (6): 1527-1541. doi: 10.1111/1365-2745.12644.
- Clayton, J. L. & Kennedy, D. A. (1985). Nutrient losses from timber harvest in the Idaho batholith. *Soil Science Society of America Journal*, 49 (4): 1041-1049. doi: 10.2136/sssaj1985.03615995004900040050x.
- Clemmensen, K., Bahr, A., Ovaskainen, O., Dahlberg, A., Ekblad, A., Wallander, H., Stenlid, J., Finlay, R., Wardle, D. & Lindahl, B. (2013). Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest. *Science*, 339 (6127): 1615-1618. doi: 10.1126/science.1231923.
- Cotrufo, M. F., Del Galdo, I. & Piermatteo, D. (2010). Litter decomposition: concepts, methods and future perspectives. *Soil carbon dynamics An Integrated Methodology*: 76-90. doi: 10.1017/CBO9780511711794.006.
- Dan, W., Nianpeng, H., Qing, W., Yuliang, L., Qiufeng, W., Zhiwei, X. & Jianxing, Z. (2016). Effects of temperature and moisture on soil organic matter decomposition along elevation gradients on the Changbai Mountains, Northeast China. *Pedosphere*, 26 (3): 399-407. doi: 10.1016/S1002-0160(15)60052-2.
- Davidson, E. A. & Janssens, I. A. (2006). Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature*, 440 (7081): 165-173. doi: doi.org/10.1038/nature04514.
- Falsone, G., Celi, L., Caimi, A., Simonov, G. & Bonifacio, E. (2012). The effect of clear cutting on podzolisation and soil carbon dynamics in boreal forests (Middle Taiga zone, Russia). *Geoderma*, 177: 27-38. doi: 10.1016/j.geoderma.2012.01.036.
- Filipiak, M. (2018). Nutrient dynamics in decomposing dead wood in the context of wood eater requirements: The ecological stoichiometry of saproxylophagous insects. I: Ulyshen, M. (red.) b. vol 1 *Saproxylic Insects*, s. 429-469. Springer: Cham.
- Frey, S., Six, J. & Elliott, E. (2003). Reciprocal transfer of carbon and nitrogen by decomposer fungi at the soil–litter interface. *Soil biology and Biochemistry*, 35 (7): 1001-1004. doi: 10.1016/S0038-0717(03)00155-X.
- Fujii, K., Funakawa, S., Hayakawa, C. & Kosaki, T. (2021). Effects of clearcutting and girdling on soil respiration and fluxes of dissolved organic carbon and nitrogen in a Japanese cedar plantation. *Forest Ecology and Management*, 498: 119520. doi: 10.1016/j.foreco.2021.119520.
- Gessner, M. O., Swan, C. M., Dang, C. K., McKie, B. G., Bardgett, R. D., Wall, D. H. & Hättenschwiler, S. (2010). Diversity meets decomposition. *Trends in ecology & evolution*, 25 (6): 372-380. doi: 10.1016/j.tree.2010.01.010.

- Giweta, M. (2020). Role of litter production and its decomposition, and factors affecting the processes in a tropical forest ecosystem: a review. *Journal of Ecology and Environment*, 44 (1): 11. doi: 10.1186/s41610-020-0151-2.
- Graça, M. & Poquet, J. (2014). Do climate and soil influence phenotypic variability in leaf litter, microbial decomposition and shredder consumption? *Oecologia*, 174: 1021-1032. doi: 10.1007/s00442-013-2825-2.
- Hall, S. J., Huang, W., Timokhin, V. I. & Hammel, K. E. (2020). *Lignin lags, leads, or limits the decomposition of litter and soil organic carbon*: Wiley Online Library.
- Harvey, A. E., Jurgensen, M. F. & Larsen, M. J. (2018). Clearcut harvesting and ectomycorrhizae: survival of activity on residual roots and influence on a bordering forest stand in western Montana. *Canadian Journal of Forest Research*, 10.3 (1980): 300-303. doi: 10.1139/x80-051.
- Holdsworth, A. R., Frelich, L. E. & Reich, P. B. (2008). Litter decomposition in earthworm-invaded northern hardwood forests: role of invasion degree and litter chemistry. *Ecoscience*, 15 (4): 536-544. doi: 10.2980/15-4-3151.
- Horvath, P., Halvorsen, R., Stordal, F., Tallaksen, L. M., Tang, H. & Bryn, A. (2019). Distribution modelling of vegetation types based on area frame survey data. *Applied Vegetation Science*, 22 (4): 547-560. doi: 10.1111/avsc.12451.
- Ishikawa, H., Osono, T. & Takeda, H. (2007). Effects of clear-cutting on decomposition processes in leaf litter and the nitrogen and lignin dynamics in a temperate secondary forest. *Journal of forest research*, 12 (4): 247-254. doi: 10.1007/s10310-007-0013-0.
- Jones, M. D., Durall, D. M. & Cairney, J. W. (2003). Ectomycorrhizal fungal communities in young forest stands regenerating after clearcut logging. *New Phytologist*, 157 (3): 399-422. doi: 10.1046/j.1469-8137.2003.00698.x.
- Jorgensen, S. E. & Fath, B. D. (2008). *Encyclopedia of ecology*: Elsevier BV.
- Jurgensen, M., Harvey, A., Graham, R., Page-Dumroese, D., Tonn, J., Larsen, M. & Jain, T. (1997). Impacts of timber harvesting on soil organic matter, nitrogen, productivity, and health of Inland Northwest forests. *Forest Science*, 43 (2): 234-251. doi: 10.1093/forestscience/43.2.234.
- Kausrud, K. L., Vandvik, V., Flø, D., Geange, S. R., Hegland, S. J., Hermansen, J. S., Hole, L. R., Ims, R. A., Kausrud, H. & Kirkendall, L. R. (2022). *Impacts of climate change on the boreal forest ecosystem. Scientific Opinion of the Panel on Alien Organisms and Trade in Endangered species (CITES) of the Norwegian Scientific Committee for Food and Environment*. VKM Report 2022:15. Tilgjengelig fra: <https://vkm.no/download/18.115aad62183b2d9ac9b84254/1665669438800/Impact%20of%20climate%20change%20on%20the%20boreal%20forest%20ecosystem%20web.pdf> (lest 10.05.2024).
- Klotzbücher, T., Kaiser, K., Guggenberger, G., Gatzek, C. & Kalbitz, K. (2011). A new conceptual model for the fate of lignin in decomposing plant litter. *Ecology*, 92 (5): 1052-1062. doi: 10.1890/10-1307.1.

- Kovács, B., Tinya, F., Németh, C. & Ódor, P. (2020). Unfolding the effects of different forestry treatments on microclimate in oak forests: results of a 4-yr experiment. *Ecological Applications*, 30 (2): e02043. doi: 10.1002/eap.2043.
- Kuuluvainen, T. & Aakala, T. (2011). Natural forest dynamics in boreal Fennoscandia: a review and classification. *Silva Fennica*, 45 (5): 823-841. doi: 10.14214/sf.73.
- Kyaschenko, J., Clemmensen, K. E., Hagenbo, A., Karlton, 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 (4): 863-874. doi: 10.1038/ismej.2016.184.
- Kyrkjeeide, M. O., Bartlett, J., Rusch, G., Sandvik, H. & Nordén, J. (2020). *Karbonlagring i norske økosystemer (revidert utgave)*. NINA temahefte 76b: Norsk institutt for naturforskning. Tilgjengelig fra: <https://brage.nina.no/nina-xmlui/handle/11250/2655582> (lest 10.04.2024).
- Kähkönen, M. A., Wittmann, C., Kurola, J., Ilvesniemi, H. & Salkinoja-Salonen, M. S. (2001). Microbial activity of boreal forest soil in a cold climate. *Boreal environment research*, 6 (1): 19-28.
- Landbruksdirektoratet. (2022). *Foryngelse og miljøhensyn*. Tilgjengelig fra: <https://www.landbruksdirektoratet.no/nb/statistikk-og-utviklingstrekk/utviklingstrekk-i-skogbruket/foryngelse-og-miljohensyn> (lest 12.04.2024).
- Lie, M. H., Josefsson, T., Storaunet, K. O. & Ohlson, M. (2012). A refined view on the “Green lie”: forest structure and composition succeeding early twentieth century selective logging in SE Norway. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 27 (3): 270-284. doi: 10.1080/02827581.2011.628950.
- Loranger, G., Ponge, J.-F., Imbert, D. & Lavelle, P. (2002). Leaf decomposition in two semi-evergreen tropical forests: influence of litter quality. *Biology and fertility of soils*, 35: 247-252. doi: 10.1007/s00374-002-0467-3.
- Luoma, D. L., Eberhart, J. L., Molina, R. & Amaranthus, M. P. (2004). Response of ectomycorrhizal fungus sporocarp production to varying levels and patterns of green-tree retention. *Forest Ecology and Management*, 202 (1-3): 337-354. doi: 10.1016/j.foreco.2004.07.041.
- Lussana, C., Saloranta, T., Skaugen, T., Magnusson, J., Tveito, O. E. & Andersen, J. (2018). seNorge2 daily precipitation, an observational gridded dataset over Norway from 1957 to the present day. *Earth System Science Data*, 10 (1): 235-249. doi: 10.5194/essd-10-235-2018.
- Lüdecke, D. (2018). ggeffects: Tidy data frames of marginal effects from regression models. *Journal of Open Source Software*, 3 (26): 772. doi: 10.21105/joss.00772.
- Ma, S., Concilio, A., Oakley, B., North, M. & Chen, J. (2010). Spatial variability in microclimate in a mixed-conifer forest before and after thinning and burning treatments. *Forest Ecology and Management*, 259 (5): 904-915. doi: 10.1016/j.foreco.2009.11.030.

- Mayer, M., Prescott, C., Abaker, W., Augusto, L., Cécillon, L., Ferreira, G., James, J., Jandl, R., Katzensteiner, K. & Laclau, J. (2020). Tamm Review: Influence of forest management activities on soil organic carbon stocks: A knowledge synthesis. *Forest Ecology and Management*, 466. doi: 10.1016/j.foreco.2020.118127.
- Moorhead, D. L. & Sinsabaugh, R. L. (2006). A theoretical model of litter decay and microbial interaction. *Ecological Monographs*, 76 (2): 151-174. doi: 10.1890/0012-9615(2006)076[0151:ATMOLD]2.0.CO;2.
- Murphy, K. L., Klopatek, J. M. & Klopatek, C. C. (1998). The effects of litter quality and climate on decomposition along an elevational gradient. *Ecological Applications*, 8 (4): 1061-1071. doi: 10.1890/1051-0761(1998)008[1061:TEOLQA]2.0.CO;2.
- NIBIO. (2018). *Trekjemi*. Tilgjengelig fra: <https://www.nibio.no/tema/skog/bruk-av-tre/biotransformering/trekjemi> (lest 14.04.2024).
- Nygaard, P. H. & Øyen, B.-H. (2020). *Skoghistorisk tilbakeblikk med vekt på utviklingen av bestandsskogbruket i Norge*. NIBIO rapport 6/45/2020. Tilgjengelig fra: https://nibio.brage.unit.no/nibio-xmlui/bitstream/handle/11250/2654343/NIBIO_RAPPORT_2020_6_45.pdf?sequence=4&isAllowed=y (lest 08.04.2024).
- Palviainen, M., Finér, L., Kurka, A.-M., Mannerkoski, H., Piirainen, S. & Starr, M. (2004). Decomposition and nutrient release from logging residues after clear-cutting of mixed boreal forest. *Plant and soil*, 263: 53-67. doi: 10.1023/B:PLSO.0000047718.34805.fb.
- Pan, Y., Birdsey, R. A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P. E., Kurz, W. A., Phillips, O. L., Shvidenko, A., Lewis, S. L. & Canadell, J. G. (2011). A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, 333 (6045): 988-993. doi: 10.1126/science.1201609.
- Prescott, C., Blevins, L. & Staley, C. (2000). Effects of clear-cutting on decomposition rates of litter and forest floor in forests of British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research*, 30 (11): 1751-1757. doi: 10.1139/x00-102.
- Prescott, C. E. (2005). Do rates of litter decomposition tell us anything we really need to know? *Forest Ecology and Management*, 220 (1-3): 66-74. doi: 10.1016/j.foreco.2005.08.005.
- Prescott, C. E. (2010). Litter decomposition: what controls it and how can we alter it to sequester more carbon in forest soils? *Biogeochemistry*, 101: 133-149. doi: 10.1007/s10533-010-9439-0.
- 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. doi: 10.1016/j.foreco.2023.120848.
- Purahong, W., Kapturska, D., Pecyna, M. J., Schulz, E., Schloter, M., Buscot, F., Hofrichter, M. & Krüger, D. (2014). Influence of different forest system management practices on leaf litter decomposition rates, nutrient dynamics and the activity of ligninolytic enzymes: a case study from Central European forests. *PLoS One*, 9 (4): e93700. doi: 10.1371/journal.pone.0093700.

- Reineke, L. H. (1933). Perfecting a stand-density index for even-aged forests. *Journal of Agricultural Research*, Vol. 46 (No. 7): 627-638.
- Robinson, C. H., Wookey, P., Parsons, A., Potter, J. A., Callaghan, T. V., Lee, J. A., Press, M. C. & Welker, J. (1995). Responses of plant litter decomposition and nitrogen mineralisation to simulated environmental change in a high arctic polar semi-desert and a subarctic dwarf shrub heath. *Oikos*, Vol. 74 (No. 3): 503-512. doi: 10.2307/3545996.
- Rolstad, J., Framstad, E., Gundersen, V. & Storaunet, K. O. (2002). *Naturskog i Norge. Definisjoner, økologi og bruk i norsk skog-og miljøforvaltning*. Aktuelt fra skogforskningen. Tilgjengelig fra: <https://nmbu.brage.unit.no/nmbu-xmlui/bitstream/handle/11250/2567761/Skogforsk-Aktuelt-2002-01.pdf?sequence=1&isAllowed=y> (lest 15.03.2024).
- Ruiz-Dueñas, F. J. & Martínez, Á. T. (2009). Microbial degradation of lignin: how a bulky recalcitrant polymer is efficiently recycled in nature and how we can take advantage of this. *Microbial biotechnology*, 2 (2): 164-177. doi: 10.1111/j.1751-7915.2008.00078.x.
- Salah, Y. M. & Scholes, M. C. (2011). Effect of temperature and litter quality on decomposition rate of *Pinus patula* needle litter. *Procedia Environmental Sciences*, 6: 180-193. doi: 10.1016/j.proenv.2011.05.019.
- Santa Regina, I. & Tarazona, T. (2001). Nutrient cycling in a natural beech forest and adjacent planted pine in northern Spain. *Forestry*, 74 (1): 11-28. doi: 10.1093/forestry/74.1.11.
- Spohn, M. & Berg, B. (2023). Import and release of nutrients during the first five years of plant litter decomposition. *Soil Biology and Biochemistry*, 176: 108878. doi: 10.1016/j.soilbio.2022.108878.
- Standard Tappi. (2004). *T222 om-88. 2004-2005. Tappi Test Methods*: Tappi Press, Atlanta, GA, USA.
- Steffen, K. T., Cajthaml, T., Šnajdr, J. & Baldrian, P. (2007). Differential degradation of oak (*Quercus petraea*) leaf litter by litter-decomposing basidiomycetes. *Research in Microbiology*, 158 (5): 447-455. doi: 10.1016/j.resmic.2007.04.002.
- Sterkenburg, E., Clemmensen, K. E., Ekblad, A., Finlay, R. D. & Lindahl, B. D. (2018). Contrasting effects of ectomycorrhizal fungi on early and late stage decomposition in a boreal forest. *The ISME journal*, 12 (9): 2187-2197. doi: 10.1038/s41396-018-0181-2.
- Storaunet, K. O. & Rolstad, J. (2020). *Naturskog i Norge. En arealberegning basert på bestandsalder i Landsskogtakseringens takstomdrev fra 1990 til 2016*. NIBIO RAPPORT 6/44/2020. Tilgjengelig fra: https://nibio.brage.unit.no/nibio-xmlui/bitstream/handle/11250/2650496/NIBIO_RAPPORT_2020_6_44.pdf?sequence=2&isAllowed=y (lest 15.03.2024).
- Swift, M. J., Heal, O. W., Anderson, J. M. & Anderson, J. (1979). *Decomposition in terrestrial ecosystems*, b. 5: Univ of California Press.
- Søgaard, G., Breidenbach, J., Smith, A. & Hobræk, K. (2023). *SKOGENS KLIMAGASSREGNSKAP. BÆREKRAFTIG SKOGBRUK I NORGE*. Tilgjengelig fra:

- <https://www.skogbruk.nibio.no/klimagassregnskapet-for-norske-skoger> (lest 01.04.2024).
- Talbot, J. M. & Treseder, K. K. (2012). Interactions among lignin, cellulose, and nitrogen drive litter chemistry–decay relationships. *Ecology*, 93 (2): 345-354. doi: 10.1890/11-0843.1.
- Trum, F., Titeux, H., Delvaux, B. & Gilkes, R. (2010). *Effects of manganese concentration on beech leaf litter decomposition: results from field and laboratory experiments*. 19th World Congress of Soil Science, Soil Solutions for a Changing World.
- Tveite, B. & Braastad, H. (1981). Bonitering for gran, furu og bjørk. *Norsk skogbruk*, 27 (4): 17-22.
- Varenus, K., Kårén, O., Lindahl, B. & Dahlberg, A. (2016). Long-term effects of tree harvesting on ectomycorrhizal fungal communities in boreal Scots pine forests. *Forest Ecology and Management*, 380: 41-49. doi: 10.1016/j.foreco.2016.08.006.
- von Lützw, M. & Kögel-Knabner, I. (2009). Temperature sensitivity of soil organic matter decomposition—what do we know? *Biology and Fertility of soils*, 46: 1-15. doi: 10.1007/s00374-009-0413-8.
- Vospernik, S. & Sterba, H. (2015). Do competition-density rule and self-thinning rule agree? *Annals of Forest Science*, 72: 379-390. doi: 10.1007/s13595-014-0433-x.
- Wall, D. H., Bradford, M. A., ST. JOHN, M. G., Trofymow, J. A., Behan-Pelletier, V., Bignell, D. E., Dangerfield, J. M., Parton, W. J., Rusek, J. & Voigt, W. (2008). Global decomposition experiment shows soil animal impacts on decomposition are climate-dependent. *Global Change Biology*, 14 (11): 2661-2677. doi: 10.1111/j.1365-2486.2008.01672.x.
- Wallander, H., Johansson, U., Sterkenburg, E., Durling, M. B. & Lindahl, B. D. (2010). Production of ectomycorrhizal mycelium peaks during canopy closure in Norway spruce forests. *New Phytologist*, 187 (4): 1124-1134. doi: 10.1111/j.1469-8137.2010.03324.
- Wild, J., Kopecký, M., Macek, M., Šanda, M., Jankovec, J. & Haase, T. (2019). Climate at ecologically relevant scales: A new temperature and soil moisture logger for long-term microclimate measurement. *Agricultural and Forest Meteorology*, 268: 40-47. doi: 10.1016/j.agrformet.2018.12.018.
- Økland, R. H., Rydgren, K. & Økland, T. (1999). Single-Tree Influence on Understorey Vegetation in a Norwegian Boreal Spruce Forest. *Oikos*, 87 (3): 488-498. doi: 10.2307/3546813.



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

Postboks 5003
NO-1432 Ås
Norway