

1883

NINA Rapport

Betydningen av størrelse og mangfold av naturtyper for skogområders naturverdi

En kunnskapsgjennomgang

Rannveig M. Jacobsen, Erik Framstad, Anne Sverdrup-Thygeson og Ken Olaf Storaunet



NINAs publikasjoner

NINA Rapport

Dette er NINAs ordinære rapportering til oppdragsgiver etter gjennomført forsknings-, overvåkings- eller utredningsarbeid. I tillegg vil serien favne mye av instituttets øvrige rapportering, for eksempel fra seminarer og konferanser, resultater av eget forsknings- og utredningsarbeid og litteraturstudier. NINA Rapport kan også utgis på engelsk, som NINA Report.

NINA Temahefte

Heftene utarbeides etter behov og serien favner svært vidt; fra systematiske bestemmelsesnøkler til informasjon om viktige problemstillinger i samfunnet. Heftene har vanligvis en populærvitenskapelig form med vekt på illustrasjoner. NINA Temahefte kan også utgis på engelsk, som NINA Special Report.

NINA Fakta

Faktaarkene har som mål å gjøre NINAs forskningsresultater raskt og enkelt tilgjengelig for et større publikum. Faktaarkene gir en kort framstilling av noen av våre viktigste forskningstema.

Annen publisering

I tillegg til rapporteringen i NINAs egne serier publiserer instituttets ansatte en stor del av sine forskningsresultater i internasjonale vitenskapelige journaler og i populærfaglige bøker og tidsskrifter.

Betydningen av størrelse og mangfold av naturtyper for skogområders naturverdi

En kunnskapsgjennomgang

Rannveig M. Jacobsen, Erik Framstad, Anne Sverdrup-Thygeson og Ken Olaf Storaunet

Jacobsen, R.M., Framstad, E., Sverdrup-Thygeson, A. & Storaunet, K.O. 2020. Betydningen av størrelse og mangfold av naturtyper for skogområders naturverdi. En kunnskaps-gjennomgang. NINA Rapport 1883. Norsk institutt for naturforskning.

Oslo, november 2020

ISSN: 1504-3312

ISBN: 978-82-426-4655-2

RETTIGHETSHAVER

© Norsk institutt for naturforskning

Publikasjonen kan siteres fritt med kildeangivelse

TILGJENGELIGHET

Åpen

PUBLISERINGSTYPE

Digitalt dokument (pdf)

KVALITETSSIKRET AV

Björn Nordén

ANSVARLIG SIGNATUR

Forskningsjef Kristin Thorsrud Teien (sign.)

OPPDRAGSGIVER(E)/BIDRAGSYTER(E)

Miljødirektoratet

OPPDRAGSGIVERS REFERANSE

M-1802 | 2020

KONTAKTPERSON(ER) HOS OPPDRAGSGIVER/BIDRAGSYTER

Gunnar Kjærstad

FORSIDEBILDE

Mangfold av treslag i boreonemoral skog i Larvik © Foto: Anne Sverdrup-Thygeson, NMBU

NØKKEWORD

Skog, naturverdi, verneområde, områdestørrelse, naturtypemangfold, litteraturgjennomgang

KEY WORDS

Forest, natural value, protected area, area size, diversity of nature types, literature review

KONTAKTOPPLYSNINGER

NINA hovedkontor
Postboks 5685 Torgarden
7485 Trondheim
Tlf: 73 80 14 00

NINA Oslo
Sognsveien 68
0855 Oslo
Tlf: 73 80 14 00

NINA Tromsø
Postboks 6606 Langnes
9296 Tromsø
Tlf: 77 75 04 00

NINA Lillehammer
Vormstuguvegen 40
2624 Lillehammer
Tlf: 73 80 14 00

NINA Bergen
Thormøhlens gate 55
5006 Bergen
Tlf: 73 80 14 00

www.nina.no

Sammendrag

Jacobsen, R.M., Framstad, E., Sverdrup-Thygeson, A. & Storaunet, K.O. 2020. Betydningen av størrelse og mangfold av naturtyper for skogområders naturverdi. En kunnskapsgjennomgang. NINA Rapport 1883. Norsk institutt for naturforskning.

Blant foreslåtte kriterier for å vurdere skogområders naturverdi knyttet til mulig vern, er områders størrelse og naturtypemangfold. Det er reist motforestillinger mot disse kriteriene, i hovedsak basert på at de i liten grad er egnet til å fange opp verdier knyttet til truede eller andre spesielle arter og naturtyper. I rapporten diskuterer vi noen prinsipielle sider ved egnethet til områders størrelse og naturtypemangfold som kriterier for naturverdi, og sammenfatter relevant kunnskap fra faglitteraturen.

Det er ikke et generelt svar på hvorvidt få store eller flere små områder bevarer flest arter over tid. Det avhenger av egenskaper til artene og det økologiske nettverket av områder, der særlig fordelingen av artenes habitatressurser i landskapet relativt til artenes spredningsøkologi har betydning. I dagens intensivt utnyttede skoglandskap vil trolig verneområder ligge for spredt til alene å kunne ivareta langsiktig overlevelse for tilknyttede arter. Det er relativt mange eksempler i litteraturen på at spesialister, sjeldne arter og arealkrevende arter ofte forekommer hyppigere i skoglandskap med mye naturnær skog enn i naturskogsfragmenter i skoglandskap sterkt påvirket av intensivt skogbruk. Det er også ganske klart at større områder er mer robuste mot forstyrrelser, dvs. at deler av området kan forbli upåvirket og opprettholde en lignende artssammensetning som før forstyrrelsen, og dermed at forstyrrelser som skogbrann i større grad kan utfolde seg naturlig i store områder.

Det er mange studier som viser at økt miljøvariasjon gir grunnlag for høyere artsrikhet, men det er færre studier der slik variasjon kan knyttes til antall naturtyper. Det er for øvrig godt dokumentert at forskjellige artssamfunn er koblet til ulike skogtyper, ofte definert ved dominans av ulike treslag. Enkelte arter er dessuten knyttet til overgangene mellom naturtyper, oftest dokumentert for overganger mellom skog og åpent landskap. Flere aspekter ved miljøvariasjon er dessuten viktige for forekomst av refugier fra forstyrrelser som skogbrann eller langsiktige klimaendringer, noe som kan øke sannsynlighet for at arter overlever i et område over tid. Dermed er det grunnlag i litteraturen for å anta at et økt mangfold av naturtyper også vil gi et økt antall arter, selv om det potensielt er en avveining mot arealet av hver naturtype.

Skogområders størrelse og mangfold av naturtyper kan ut fra faglitteraturen anses som relevante kriterier på naturverdi, selv om disse kriteriene i noen sammenhenger kan stå i motsetning til kriterier knyttet spesifikt til bevaring av truede arter og naturtyper. De ulike kriteriene for naturverdi må uansett avveies mot hverandre i en samlet vurdering av naturverdien til et skogområde.

Rannveig Margrete Jacobsen (rannveig.jacobsen@nina.no), Erik Framstad (erik.framstad@nina.no), NINA, Sognsveien 68, 0855 Oslo

Anne Sverdrup-Thygeson (anne.sverdrup-thygeson@nmbu.no), NMBU, Postboks 5003 NMBU, 1432 Ås

Ken Olaf Storaunet (ken.olaf.storaunet@nibio.no), NIBIO, Postboks 115, 1431 Ås

Abstract

Jacobsen, R.M., Framstad, E., Sverdrup-Thygeson, A. & Storaunet, K.O. 2020. The significance of size and diversity of nature types for the natural value of forest areas. A review of knowledge. NINA Report 1883. Norwegian Institute for Nature Research.

Proposed criteria for assessing the natural value of forest areas for possible protection include the size of the areas and their diversity of nature types. Objections have been raised against these criteria, mainly claiming that they are not relevant for capturing values associated with special or endangered species and nature types. In this report, we discuss the suitability of size and nature type diversity of potential forest protected areas as criteria for natural value, and summarize relevant knowledge from the scientific literature.

There is no general answer as to whether few large or more small areas conserve most species over time. This depends on the characteristics of the species and the ecological network of protected areas, where the distribution of the habitat resources in the landscape relative to the species' dispersal ecology is particularly important. In today's intensively managed forest landscape, protected areas will probably be too scattered to be able to ensure long-term survival for associated species. Several examples in the literature show that specialists, rare species, and species demanding large home ranges often occur more frequently in forest landscapes with less human impact than in natural forest fragments in forest landscapes strongly influenced by intensive forestry. Larger areas are also more robust against disturbances, where parts of the area can remain unaffected and maintain a similar species composition as before the disturbance. Hence, natural disturbances such as forest fires can to a greater extent unfold naturally in large areas.

Several studies show that increased environmental variation provides a basis for higher species richness, but there are fewer studies where such variation can be linked to the number of nature types. It is also well documented that various species communities are connected to different forest types, often defined by the dominance of different tree species. Some species are also associated with the transitions between habitat types, most often documented for transitions between forest and open landscape. Several aspects of environmental variation are also important for the occurrence of refuges from disturbances such as forest fires or long-term climate change. Such refuges may increase the likelihood of species surviving in an area over time. Thus, there is a basis in the literature for assuming that an increased diversity of nature types will also result in an increased number of species, although there is potentially a trade-off against the amount of each nature type.

Based on the literature, forest area size and diversity of nature types can be regarded as relevant criteria for natural value, although these criteria may in some contexts conflict with criteria related specifically to the conservation of endangered species and habitat types. The various criteria for natural value must in any case be weighed against each other in an overall assessment of the natural value of a forest area.

Rannveig Margrete Jacobsen (rannveig.jacobsen@nina.no), Erik Framstad (erik.framstad@nina.no), NINA, Sognsveien 68, NO-0855 Oslo

Anne Sverdrup-Thygeson (anne.sverdrup-thygeson@nmbu.no), NMBU, PO Box 5003 NMBU, NO-1432 Ås

Ken Olaf Storaunet (ken.olaf.storaunet@nibio.no), NIBIO, PO Box 115, NO-1431 Ås

Innhold

Sammendrag	3
Abstract	4
Innhold	5
Forord	6
1 Innledning	7
2 Litteraturgjennomgang	10
3 Kunnskap om betydningen av områders størrelse	11
3.1 Prinsipiell vurdering av betydningen av områders størrelse	11
3.2 Litteraturgjennomgang av betydningen av områders størrelse	12
3.2.1 Generell teori	12
3.2.2 Betydningen av skogområders størrelse	17
3.2.3 Relevante størrelser for skog i Norge	21
4 Kunnskap om betydningen av områders mangfold av naturtyper	23
4.1 Prinsipiell vurdering av betydningen av naturtypemangfold	23
4.2 Litteraturgjennomgang av betydningen av naturtypemangfold.....	24
4.2.1 Generell teori	24
4.2.2 Betydningen av mangfold av naturtyper i skog	25
5 Oppsummering av litteraturgjennomgangen	30
5.1 Betydningen av størrelse	30
5.2 Betydningen av naturtypemangfold.....	30
5.3 Koblingen mellom størrelse og naturtypemangfold	31
6 Områders størrelse og mangfold av naturtyper i systemet for vurdering av områders naturverdi	32
6.1 Hvert skogområde vurderes individuelt	32
6.2 Størrelse og mangfold av naturtyper sett i sammenheng med øvrige verdikriterier	34
6.3 Betydningen av systemet for sammenveiling av verdikriterier	36
7 Referanser	38

Forord

Bakgrunnen for dette prosjektet er Miljødirektoratets pågående arbeid med å utvikle et system for vurdering av potensielle områder for skogvern. Et slikt system skal videreutvikles fra tidligere systemer for slik vurdering og baseres på mest mulig objektive kriterier forankret i type- og beskrivelsessystemet Natur i Norge (NiN). En ekspertgruppe med forskere fra NINA, NIBIO, NMBU og Universitetet i Oslo har tidligere lagt fram forslag til et slikt system. Dette er videre bearbeidet og testet i regi av Miljødirektoratet.

Den delen av dette utviklingsarbeidet som rapporteres her, dekker to av de foreslåtte kriteriene for naturverdi, henholdsvis et områdes størrelse og dets mangfold av naturtyper. Det har vært noe diskusjon om disse kriteriene er hensiktsmessige som grunnlag for å bedømme et områdes naturverdi. Miljødirektoratet har derfor ønsket en sammenstilling av relevant faglitteratur og en drøfting av denne knyttet til de to foreslåtte kriteriene. NINA er bedt om å forestå dette arbeidet i samarbeid med deltakerne fra den ekspertgruppa som utviklet det opprinnelige forslaget til NiN-baserte kriterier for skogområder naturverdi. I dette prosjektet har Rannveig Jacobsen (NINA) hatt hovedansvaret for gjennomgang av relevant litteratur og sammenstilling av konklusjonene fra denne gjennomgangen. Erik Framstad (NINA) har vært prosjektleder og bidratt til skriving av deler av rapporten. Anne Sverdrup-Thygeson (NMBU og NINA) og Ken Olaf Storaunet (NIBIO) har bidratt med innspill til faglig innretning på arbeidet, forslag til litteratur og gjennomgang av utkast til rapporten.

Kontaktperson hos Miljødirektoratet har vært Gunnar Kjærstad.

Oslo, oktober 2020
Erik Framstad
(prosjektleder)

1 Innledning

I arbeidet med vern av skog i Norge har miljøforvaltningen behov for klare kriterier for utvalg, avgrensning og rangering av ulike kandidatområder for skogvern. Tidlig på 2000-tallet ble det utviklet et sett kriterier for å kunne rangere slike kandidatområder. Disse kriteriene ble formalisert og nedfelt i et eget notat fra Direktoratet for naturforvaltning (nå del av Miljødirektoratet); dette er heretter omtalt som DN's mal (DN 2007A). I 2017 ble en ekspertgruppe, ledet av NINA og med deltakere fra NMBU, NIBIO og Universitetet i Oslo, bedt om å videreutvikle dette systemet slik at det ble mer objektivt og med kriterier basert på type- og beskrivelsessystemet Natur i Norge (NiN; Halvorsen m.fl. 2016). Gruppen sammenfattet sitt forslag i NINA Rapport 1447 (Framstad m.fl. 2018a). Forslaget fra ekspertgruppen er senere bearbeidet av Miljødirektoratet og testet i felt høsten 2019.

Det opprinnelige forslaget fra ekspertgruppen inneholdt flere kriterier som grovt kan grupperes til *naturgitt mangfold* for et område, f.eks. områdets mangfold av naturtyper (representert ved NiNs grunntyper i skog), arter, treslag og topografisk variasjon, og *naturskogsnærhet*, dvs. tilstands-betingete egenskaper som mengde og variasjon i død ved, gamle/store trær og trær med spesielt livsmedium. I tillegg ble også kriterier for områdets *størrelse* og *arrondering* foreslått. Det ble dessuten skissert en tilnærming til hvordan negativ påvirkning fra f.eks. tidligere hogst, infrastruktur og innslag av fremmede arter kunne håndteres. Fastsetting av skogområders naturverdi etter den foreslåtte metodikken legger til grunn at hvert enkelt område vurderes og karakteriseres individuelt ut fra skårene for de ulike kriteriene, uten (i første omgang) å ta hensyn til hvordan andre områder skårer.

Blant kriteriene som er foreslått fra ekspertgruppen, er det reist motforestillinger mot områdets størrelse og dets mangfold av naturtyper (Gunnar Kjærstad pers. medd.). Det er derfor ønskelig å dokumentere mer eksplisitt i hvilken grad disse kriteriene er relevante for å vurdere et områdes naturverdi i sammenheng med vern. En slik dokumentasjon kan dels ha form av en prinsipiell drøfting og dels en gjennomgang av relevant faglitteratur som belyser disse kriteriene teoretisk eller empirisk.

Områdestørrelse

I forslaget fra ekspertgruppen ble størrelse definert som areal innen tre kategorier; (i) barskog og bjørkeskog i nordboreal og mellomboreal sone, (ii) fattig barskog og barblandingsskog i sørbo-real og boreonemoral sone, og (iii) edellauvskog, rike lavlandsskoger, boreal regnskog, bekkekløfter og kalkskog m.fl. Dette er samme inndeling som i DN's mal (DN 2007A). Framstad m.fl. (2018a) foreslo også å bruke samme grenseverdier for å skåre størrelse som verdikriterium for disse skogkategoriene, men understreket at slike grenseverdier burde testes for konkrete områder.

Motforestillinger mot områdestørrelse som verdikriterium knytter seg til at størrelse i seg selv ikke er et egnet kriterium for å dekke truede og sårbare arter og naturtyper. Tvert imot vil store områder ofte omfatte mye triviell natur uten spesiell verdi for disse delene av naturmangfoldet. Det er også argumentert med at det ikke er større sammenhengende områder av et gitt habitat som er viktig for å ivareta habitatspesifikke arter innen en region, men det totale habitatarealet innen regionen (Fahrig 2013). I tillegg er det reist spørsmål ved om grenseverdiene som er angitt for størrelse i Framstad m.fl. (2018a), er tilstrekkelig faglig begrunnet.

Sett opp mot formålene for verneområder generelt og skogreservater spesielt (**boks 1**), kan kriteriet for størrelse knyttes til alle formål som går på større intakte økosystemer (§33d), økologiske sammenhenger (§33g), referanseområder (§33h), annen særlig betydning for biologisk mangfold (§37c) og naturvitenskapelig verdi (§37e). Størrelse kan også være relevant for bevaring av arter (§33b), gitt at enkelte arter har minimumskrav til områdestørrelse og/eller at et areal fordelt på flere små områder kan romme færre arter enn samme areal konsentrert i et eller få store områder. Problemstillingen som skal belyses for kriteriet 'områdets størrelse', er dermed i hvilken grad større skogområder (som samlet ikke er for sterkt påvirket av menneskers aktiviteter) i

større grad tilfredsstillende målene for skogvernet enn skogareal av tilsvarende mengde og kvalitet fordelt på flere mindre områder.

Boks 1

Generelle mål for områdevern spesifisert i naturmangfoldlovens § 33:

Verneområder på land, i vassdrag og i sjø etter dette kapittel skal bidra til bevaring av

- a) variasjonsbredden av naturtyper og landskap,*
- b) arter og genetisk mangfold,*
- c) truet natur og økologiske funksjonsområder for prioriterte arter,*
- d) større intakte økosystemer, også slik at de kan være tilgjengelige for enkelt friluftsliv,*
- e) områder med særskilte naturhistoriske verdier,*
- f) natur preget av menneskers bruk gjennom tidene (kulturlandskap) eller som også har kulturhistoriske verdier, og tilrettelegging for bruk som bidrar til å opprettholde naturverdiene,*
- g) økologiske og landskapsmessige sammenhenger nasjonalt og internasjonalt, eller*
- h) referanseområder for å følge utviklingen i naturen.*

Formål for naturreservater spesifisert i naturmangfoldlovens § 37:

Som naturreservat kan vernes områder som

- a) inneholder truet, sjelden eller sårbar natur,*
- b) representerer en bestemt type natur,*
- c) på annen måte har særlig betydning for biologisk mangfold,*
- d) utgjør en spesiell geologisk forekomst, eller*
- e) har særskilt naturvitenskapelig verdi.*

Som naturreservat kan også vernes et område som er egnet til ved fri utvikling eller aktive gjenopprettningstiltak å få verneverdier som nevnt i første ledd.

Naturtypemangfold

Ekspertgruppa spesifiserte mangfold av naturtyper som antall grunntyper av skogsmark etter NiN-systemet (Framstad m.fl. 2018a). Her er det trolig mest aktuelt å legge til grunn NiNs kartleggingsenheter i målestokk 1:5000, siden dette er mest relevant skala ved praktisk kartlegging av kandidat områder for skogvern. Dette omfatter 20 kartleggingsenheter av fastmarksskogsmark (T4), 4 kartleggingsenheter av flomskogsmark (T30), 3 kartleggingsenheter av myr- og sumpskogsmark (V2) og 3 kartleggingsenheter av strandsumpskogsmark (V8). I teorien kan dette kriteriet altså oppnå en maksimal verdi på 30 kartleggingsenheter.

Kriteriet 'antall NiN-grunntyper' ble foreslått av Framstad m.fl. (2018a) for å representere et aspekt ved et områdes naturmangfold. Dette er en egenskap som også er vektlagt i tidligere metoder for vurdering av naturverdi i skog (jf. DN's mal), der kriteriene vegetasjonsvariasjon, topografisk variasjon og treslagsfordeling representerer ulike sider ved naturmangfold (i tillegg til artsmangfold). Antall NiN-grunntyper (i praksis kartleggingsenheter) tilsvarer her i noen grad vegetasjonsvariasjon. Generelt kan det argumenteres for at naturtypemangfold representerer en dimensjon ved biologisk mangfold på lik linje med artsmangfold (jf. Noss 1990).

Det er tidligere reist motforestillinger mot naturvariasjon som selvstendig kriterium. Argumentet går på at et slikt kriterium vil rangere et område med mange naturtyper høyere enn et område med færre ulike naturtyper, men med større arealandel truede naturtyper eller naturtyper med stor verdi for artsmangfoldet. Det gir altså høyere rangering for et visst innhold av trivielle naturtyper, gitt at også artsrike eller truede naturtyper forekommer. På den andre siden vil kriteriet ikke kunne oppnå høy verdi uten at også sjeldne/artsrike/spesielle naturtyper er til stede. I tillegg vil et område med mange naturtyper i gjennomsnitt ha mer fragmenterte forekomster av hver naturtype enn et like stort område med færre naturtyper.

Sett opp mot formålene for verneområder generelt og skogreservater spesielt (**boks 1**), synes kriteriet 'naturtypemangfold' å kunne være knyttet til bevaring av *variasjonsbredden av*

naturtyper (§33a) og *arter og genetisk mangfold* (§33b), siden variasjon i naturtyper antas å være knyttet til genetisk mangfold og potensielt til arter som krever en viss naturvariasjon innen sine funksjonsområder. Naturtypemangfold kan potensielt også være av *særlig betydning for biologisk mangfold* (§37c) og *særskilt naturvitenskapelig verdi* (§37e). Det kan også være en forutsetning for å dekke formålene knyttet til større områder og økosystemdynamikk, hvis vi antar at slike formål bare kan tilfredsstilles i områder med et mangfold av naturtyper. Problemstillingen som skal belyses, er dermed om mangfold av naturtyper i seg selv kan sies å imøtekomme formålene for verneområder generelt og naturreservater i skog spesielt.

Formål med rapporten

Formålet med denne kunnskapssammenstillingen er å avklare i hvilken grad etablert faglig kunnskap viser at kriteriene 'områdestørrelse' og 'naturtypemangfold' er relevante for de generelle verneformålene. Kunnskapssammenstillingen har dels karakter av en prinsipiell drøfting av kriteriene og deres økologiske betydning og dels en sammenfatning av relevant empirisk og teoretisk kunnskap i faglitteraturen. I tillegg diskuterer vi hvordan disse kriteriene passer inn i det foreslåtte systemet for samlet naturverdi, både sett i sammenhengen med øvrige verdikriterier og metoden for sammenveiling av disse kriteriene.

2 Litteraturgjennomgang

Litteraturgjennomgangen er basert på forfatterens kunnskap om relevante artikler for problemstillingen, referanser i relevante artikler og søk i Web of Science Core Collection.

Vi fokuserte på artikler som omhandlet boreal eller temperert skog, med unntak av enkelte sentrale artikler som omhandlet generell økologisk teori. Relevante mål på naturverdi kan med utgangspunkt i formålene for områdevern favne svært bredt, og omfatte artsrikhet, truede eller sjeldne arter eller naturtyper, økosystemprosesser og «urørthet» (jf. §33 punkt h om bevaring av referanseområder).

Størrelse er et presist begrep i utgangspunktet, men kan knyttes til mange ulike problemstillinger, til dels avhengig av hvilket mål på naturverdi man fokuserer på. Vi fokuserer på betydningen av størrelse for bevaring av arter, hvilket inkluderer art-areal-sammenhenger, SLOSS-debatten (Single Large Or Several Small) og habitatmengde-hypotesen, samt betydningen av størrelse for opprettholdelse av økologiske prosesser. Størrelse og variasjon i naturtyper er dessuten ofte korrelert, hvilket vi også diskuterer.

Naturtypemangfold er mindre presist, og avhenger av definisjonen av naturtyper. I det foreslåtte vurderingssystemet (Framstad m.fl. 2018a) er naturtyper definert som NiN-grunntyper (Halvorsen m.fl. 2016). Da vi ikke forventer å finne studier av betydningen av antall NiN-grunntyper for naturverdi, og dette uansett ville vært et for snevert utvalg, så fokuserer vi på naturtyper i betydningen ulike typer skog. Skogtype kan defineres på flere måter, for eksempel ut fra gradienter som fuktighet og innhold av mineralnæringsstoffer som i NiN-systemet, ut fra dominerende treslag, vegetasjonstyper, alder eller skjøtsel, eller en kombinasjon av disse. Skogtyper definert ut fra aldersklasser eller forvaltningskategorier kan vanskelig kobles til antall NiN-grunntyper, mens skogtyper definert ut fra miljøgradienter, vegetasjonstyper eller treslagsdominans anser vi som relevant (selv om treslag ikke inngår i definisjonen av NiN-grunntyper i skog).

To systematiske søk i Web of Science, der alle søkeresultater ble vurdert, ble utført på mer begrensede tema innen problemstillingene «betydningen av størrelse for naturverdi» og «betydningen av naturtypemangfold for naturverdi». I begge tilfeller ble naturverdi definert som artsrikhet eller artsdiversitet ved søkeordene «species richness», «number of species» og «species diversity». Relevante økosystem ble begrenset ved søkeordene «boreal» eller «temperate», og «forest*» eller «wood*». Stjerne-symbolet på slutten av søkeord gjør at endelsen på ordet er fri, det vil si at et søk på «wood*» kan gi treff både på «wood», «woods» og «woodland» for eksempel.

For størrelse ble tematikken begrenset ved søkeordene «SLOSS», «habitat amount hypothesis», «habitat area» eller «habitat size». Søkeordene ble kombinert som et boolsk uttrykk, innen kategorien «topic» i «Web of Science»-søkemotoren; (boreal OR temperate) AND (forest* OR wood*) AND («habitat amount hypothesis» OR SLOSS OR «habitat area» OR «habitat size») AND («species richness» OR «number of species» OR «species diversity»). Dette søket ga 23 resultater, hvorav 11 artikler ble vurdert som relevante for vår problemstilling ut fra sammendraget.

For naturtypemangfold ble tematikken begrenset ved søkeordene «heterogeneity», kombinert med «forest type*», «nature type*», «forest class*» eller «forest categor*». Søkeordene ble kombinert som et boolsk uttrykk, innen kategorien «topic» i «Web of Science»-søkemotoren; (boreal OR temperate) AND (forest* OR wood*) AND «heterogeneity» AND («forest type*» OR «nature type*» OR «forest class*» OR «forest categor*») AND («species richness» OR «number of species» OR «species diversity»). Dette søket ga 46 resultater, hvorav 8 artikler ble vurdert som relevante for vår problemstilling ut fra sammendraget.

I tillegg til disse systematiske søkene ble det gjort mer opportunistiske søk uten strengt definerte søkestrenger.

3 Kunnskap om betydningen av områders størrelse

3.1 Prinsipiell vurdering av betydningen av områders størrelse

Et større areal av et visst habitat vil alltid inneholde flere arter enn et mindre areal, kun fordi et større areal vil romme flere individer som ved en gitt sammenheng mellom antall individer og antall arter generelt vil resultere i flere arter (Preston 1962). Denne sammenhengen er oftest logaritmisk, og kalles art-areal-kurven. I utgangspunktet er ikke denne sammenhengen noe argument for at områdestørrelse i seg selv har verdi utover det totale arealet habitat; summen av antall individer i flere små områder vil gi samme gjennomsnittlige antall arter som dersom disse små områdene ble kombinert til ett stort område med samme areal og samme antall individer. Men størrelsen til et skogområde (eller en annen habitattype) kan tenkes å ha betydning i seg selv av flere grunner:

Høyere artsrikhet

- Ved å gi grunnlag for større populasjoner kan større områder redusere sannsynlighet for utdøelse over tid, og dermed gi grunnlag for større artsrikhet på lang sikt.
- Større områder rommer ofte større variasjon i naturgitte økologiske forhold, herunder klima, berggrunn/jordsmonn, topografi, naturtyper, vegetasjonstyper, treslagsfordeling m.m. Dette kan anses som en verdi i seg selv. I tillegg kan større miljømessig variasjon gi grunnlag for høyere artsrikhet ved flere mekanismer, som vi kommer tilbake til i kapittel 4. Altså er et områdes størrelse og «naturtypemangfold» ofte korrelert (se bl.a. kap. 5.3).

Spesifikke arter

- Enkelte arter kan ha minimumskrav til områdestørrelse, basert på territoriestedørrelse og/eller opprettholdelse av en levedyktig populasjon (for eksempel kan Allee-effekter føre til økt dødelighet eller redusert reproduksjonsrate for en populasjon under en viss størrelse, Kramer m.fl. 2009).
- Enkelte arter kan bli påvirket av kanteffekter, det vil si effekter fra den tilgrensende naturtypen som strekker seg inn i den aktuelle naturtypen (skogen i dette tilfellet). Områdestørrelse påvirker hvor stor andel av området som er utsatt for kanteffekter. Dette henger også sammen med områdets form, men for store områder spiller formen mindre rolle enn for små områder når det gjelder kanteffekter. Arter som blir negativt påvirket av kanteffekter vil ofte trenge en viss områdestørrelse for å redusere denne negative effekten, mens arter som blir positivt påvirket av kanteffekter, kan tenkes å foretrekke mange små områder.

Økologiske prosesser

- Enkelte økologiske prosesser, som skogbranner, vindfelling og insektutbrudd, kan trenge områder av en viss størrelse for å kunne utfolde seg fritt. I store (nok) områder vil dessuten slike forstyrrelser kunne finne sted uten å prege hele området, hvilket igjen kan gi grunnlag for større variasjon i for eksempel suksesjonsfaser.
- Enkelte interaksjoner mellom arter kan også avhenge av en viss områdestørrelse. Arter høyere oppe i næringskjeden, som predatorer eller parasitoider, har gjerne krav til større leveområder enn sine byttedyr/vertsdyr og kan dermed utebli fra mindre områder fordi leveområdene i seg selv er for små eller tettheten av byttedyr/verter er for lav (f.eks. Komonen m.fl. 2000). Dermed kan små områder mangle komplette næringskjeder, noe som igjen kan lede til en annen dynamikk mellom de gjenværende artene i økosystemet.

Betydningen av områders størrelse blir mer kompleks når man tar hensyn til arters spredning, særlig dersom metapopulasjonsdynamikk er relevant (Hanski 1999). Selv om man av praktiske hensyn ofte tar utgangspunkt i at avgrensede områder rommer avgrensede populasjoner, er ikke dette nødvendigvis tilfellet. Avhengig av i hvilken grad individer beveger seg mellom områdene så kan flere avgrensede områder romme hver sin populasjon (lite spredning eller utveksling av individer mellom områdene), hver sin delpopulasjon som sammen utgjør en metapopulasjon

(middels spredning mellom områdene) eller til sammen utgjøre én populasjon (mye spredning mellom områdene). Grad av spredning mellom områdene avhenger av artens egenskaper, avstand mellom områdene og typen areal mellom områdene. Dersom individer i stor grad beveger seg mellom flere små områder uten noen særlig ekstra kostnad (f.eks. ikke høyere mortalitet eller ressursbruk i spredningsfasen), så kan disse små områdene fylle samme funksjon som dersom samme areal var konsentrert til ett stort område (gitt at arten ikke påvirkes negativt av kanteffekter). Vi kommer tilbake til vurderinger rundt avstand og spredning for de ulike temaene knyttet til betydningen av områders størrelse.

3.2 Litteraturgjennomgang av betydningen av områders størrelse

3.2.1 Generell teori

Betydningen av habitaters størrelse for artsrikhet er et mye omdiskutert tema innen økologi siden MacArthur og Wilsons (1967) øy-biogeografi-teori. Øy-biogeografi-teorien la grunnlaget for studier og diskusjon av betydningen av områders størrelse og isolasjon. Det grunnleggende premisset for denne teorien er at områders (i utgangspunktet øyers) størrelse og isolasjon påvirker arters kolonisering og utdøelse, og dermed total artsrikhet. Mindre områder vil ha mindre populasjoner, som dermed har høyere sannsynlighet for utdøelse. Mindre områder vil også ha lavere sannsynlighet for å bli kolonisert, da det er mer sannsynlig at en immigrant «treffer» et større areal enn et mindre areal. Disse sammenhengene gjør at større områder ifølge øy-biogeografisk teori har flere arter enn mindre områder, og at forskjellen er større enn forventet kun ut fra en lineær sammenheng mellom areal og antall arter.

3.2.1.1 SLOSS-debatten

Den grunnleggende øy-biogeografi-teorien tar, som navnet tilsier, utgangspunkt i øyer og hva som påvirker deres artsantall. I dette systemet er omkringliggende areal hav og dermed helt uaktuelt som habitat for de fleste terrestriske arter som kan kolonisere øyene, i tillegg til at immigrantene kommer fra et fastland der alle potensielle koloniserende arter har levedyktige bestander (i teorien). Dermed er det flere aspekter ved teorien som ikke er direkte overførbare til en situasjon der habitat-«øyene» er mindre områder av en terrestrisk naturtype, omgitt av andre terrestriske naturtyper. I et slikt system er det ikke like åpenbart, heller ikke ut fra teori, hvorvidt større områder alltid vil ha flere arter enn små områder. Særlig har det pågått debatt rundt problemstillingen som har fått kortnavnet SLOSS (Single Large Or Several Small), som omhandler hvorvidt man bør foretrekke ett stort område (SL) eller flere små områder (SS) for å bevare arter. Litteraturen som inngår i SLOSS-debatten mellom 1975 og 2002 er oppsummert av Ovaskainen (2002). Ovaskainen påpeker at SLOSS-litteraturen er preget av forskjellige problemstillinger, som bidrar til at studiene får ulike svar på hvorvidt et stort område eller mange små er å foretrekke.

Empiriske studier i SLOSS-debatten tar oftest utgangspunkt i nåværende artsrikhet i områdene (oppsummert i Ovaskainen 2002). Altså faller hensynet til overlevelse over tid som regel bort. Mange av disse studiene konkluderer med at et nettverk av mange små områder vil maksimere nåværende artsrikhet. De tilfellene der få, store områder maksimerte artsrikhet, kom ofte av at artssammensetningen i områdene var nøstet («nested»), det vil si at små områder kun rommet et mindre utvalg av artene som fantes i de største områdene. Teoretiske modelleringsstudier har også vurdert avveiningen mellom få store eller mange små områder, men da oftest med målsetting om å maksimere simulert overlevelsestid for en enkelt art (oppsummert i Ovaskainen 2002). De fleste av disse studiene konkluderer med at ett eller få store områder maksimerer overlevelse over tid. Noen studier konkluderer for øvrig med at en mellomting mellom ett stort område og mange små områder er optimalt (blant annet Ovaskainen 2002). Særlig for populasjoner med noe mer komplisert dynamikk (for eksempel metapopulasjonsdynamikk, se avsnitt 3.2.1.2) vil sannsynligvis slike kombinasjoner av noen større og noen mindre områder kunne være gunstig.

Hovedkonklusjonen fra SLOSS-debatten kan vel sies å være at optimal fordeling av habitat avhenger av hva man ønsker å optimalisere, samt at et alternativ mellom ytterpunktene ett stort (SL) og mange små (SS) områder ofte kan være å foretrekke.

3.2.1.2 Metapopulasjonsdynamikk

Avgrensede områder («habitatøyer», ofte kalt «patches» på engelsk), som ofte er fragmenter av tidligere sammenhengende naturområder, blir som regel ansett som naturlige inndelinger av habitat som følger artenes populasjonsutbredelse. Man antar altså at individer av de fleste artene tilknyttet habitatet i stor grad lever innen det avgrensede området, med kun en spredningsfase der de beveger seg mellom ulike områder. Men grad av spredning mellom områder og bruk av de omkringliggende arealene (matrisen/«matrix») kan variere mellom studiesystemer og/eller arter. Dette kompliserer vurderinger av habitatstørrelse og habitatmengde, fordi det kan være vanskelig å avgrense hvilke områder som inngår i habitatet til en gitt populasjon.

Som nevnt kan man, noe forenklet, si at en middels grad av forflytning av individer mellom områder resulterer i delpopulasjoner i hvert område som til sammen utgjør en metapopulasjon (Hanski 1999). En metapopulasjon har en del egenskaper som skiller den fra en populasjon. Den kan omfatte såkalte «sinks», delpopulasjoner med en høyere rate for dødelighet enn reproduksjon, som kun eksisterer takket være koloniserende individer fra andre delpopulasjoner. Motsatt kan såkalte «source» delpopulasjoner ha en høyere rate for reproduksjon enn dødelighet, som resulterer i en netto produksjon av emigranter som kan bidra til andre delpopulasjoner. Delpopulasjoner kan også dø ut, uten at metapopulasjonen dør ut. Sannsynligheten for at metapopulasjonen overlever på lenger sikt øker dersom delpopulasjonene er mer uavhengige av hverandre, ved å ikke ha synkrone demografiske svingninger eller ikke bli likt påvirket av ytre effekter.

Metapopulasjonsdynamikk gjør betydningen av områders størrelse mer kompleks, men ikke irrelevant. Vurderinger av ikke kun enkeltområder, men nettverk av områder, blir viktigere om det er sannsynlig at arter eksisterer i form av metapopulasjoner på tvers av områder. Slike økologiske nettverk kan også være viktig for bevaring av arter som har levedyktige populasjoner begrenset til hvert område, ved å tillate en viss utveksling av individer over tid som bidrar til å opprettholde genetisk variasjon innen populasjonene. I vurderinger av økologiske nettverk bør også betydningen av matrisen, altså arealet rundt habitatene, vurderes eksplisitt. Matrisen kan være et helt uegnet areal som kun er en kilde til mortalitet for individer i spredning og negative kanteffekter (som havet i øy-biogeografi-teorien), eller det kan være et mindre egnet areal som faktisk inneholder noe ressurser for arten (som ofte er mer realistisk for terrestriske «habitatøyer»). Arealets egnethet er ikke nødvendigvis noen konstant egenskap ved matrisen, det kan variere over tid og vil som regel være forskjellig for ulike arter. Også den landskapsøkologiske konteksten for områdene kan variere over tid, som nærhet til andre egnede habitat, og dermed selve utformingen av nettverket av populasjoner eller delpopulasjoner. En rekke av disse problemstillingene er gjennomgått av Framstad m.fl. (2018b).

3.2.1.3 Habitatmengde-hypotesen

Fahrig (2013) sin habitatmengde-hypotese foreslår at innen en artsspesifikk, relevant avstand er det kun total mengde habitat som er av betydning, ikke hvordan dette habitatet er fordelt (altså ikke hvorvidt det er delt inn i få store eller mange små områder, og heller ikke avstanden mellom dem). Hun argumenterer for at øy-effekten fra øy-biogeografi-teorien, der små, isolerte øyer har lavere artsantall enn forventet ut fra en lineær sammenheng mellom artsantall og areal, ikke gjelder for «habitatøyer» på fastlandet. For «habitatøyer» som er fragmenterte områder i et tidligere sammenhengende habitat, foreslår hun at økt artsantall for større områder kun er et produkt av større samlet areal, og at artsantallet ville vært det samme om dette arealet ble delt inn i mange små områder, så lenge de fremdeles lå innen relevant avstand for de aktuelle artene.

Samtidig påpeker hun en del forbehold og premisser for habitatmengde-hypotesen, der de viktigste punktene er riktig definisjon av habitat og riktig definisjon av relevant avstand. Korrekt definisjon av habitat vil være en utfordring enten man fokuserer på habitatmengde eller habitatfordeling. Det kan være en utfordring i det hele tatt å ha nok kunnskap om habitatbruk for enkeltarter, samtidig som man må avgjøre hvor detaljert habitatet skal avgrensnes (for eksempel skog vs edelløvsskog vs hule eiker i edelløvsskog), hvordan man skal ta hensyn til arter som bruker ulike naturtyper for ulike livsstadier eller aktiviteter (for eksempel insekter med larvestadium i ferskvann mens det voksne individet lever i skog), og hvorvidt man skal klassifisere habitater etter ulik grad av egnethet. Dette kompliseres ytterligere når man skal vurdere artsgrupper eller hele artssamfunn. For øvrig påpeker Fahrig (2013) selv at enkelte arter kan være knyttet til kjerneområdene som ligger en gitt avstand fra kanten av et habitatområde, mens andre arter kan være avhengige av nettopp kant-områdene. Dersom total mengde habitatareal er gitt, vil nettopp den romlige fordelingen og utformingen av habitatområdene avgjøre hvor stor andel som inngår i kjerneområder og kantområder.

Korrekt vurdering av relevant avstand er helt sentralt for Fahrigs habitatmengde-hypotese. Premisset for Fahrigs forenkling av rammeverket rundt arters habitatbruk er at alt habitat innen relevant avstand er tilnærmet likeverdig for den aktuelle artens populasjon. Spredning innen den relevante avstanden er ikke karakterisert ved kolonisering/utdøelse-dynamikk, men foregår så hyppig at individer innen denne avstanden inngår i samme populasjon. For svært mange arter vil en slik «relevant avstand» være ukjent, og Fahrig foreslår derfor at man alltid må inkludere mål på habitatmengde innen flere avstander og teste hvilken avstand som gir best korrelasjon med forekomst eller tallrikhet av den aktuelle arten. For artssamfunn må man så ta et gjennomsnitt av relevante avstander for enkeltartene, eller vurdere korrelasjon med artsrikhet eller andre samlede mål. Slik sett er ikke nødvendigvis habitatmengde-hypotesen i praksis en forenkling i forhold til å vurdere både områders størrelse og isolasjon, men den forutsetter at fragmentering og romlig fordeling av habitat ikke er av betydning, iallfall på finere skala.

3.2.1.4 Fragmentering

Fahrigs habitatmengde-hypotese har fått kritikk nettopp for å undervurdere betydningen av fragmentering (Hanski 2015). Mens den negative effekten av tap av habitat er udiskutabel, er betydningen av fragmentering i seg selv fremdeles omdiskutert (Fahrig 2017, Fletcher m.fl. 2018, Fahrig m.fl. 2019). Hanski (2015) gir eksempler på studier der fragmentering, ikke bare total mengde habitat, er av betydning. Dette gjelder særlig tilfeller der total mengde habitat er liten. Hanski påpeker at store arealer med lite, fragmentert habitat omgitt av sterkt menneske-påvirket areal blir en stadig vanligere situasjon for mange arter. I disse situasjonene kan virkeligheten nærme seg modellen fra øy-biogeografi med avgrensede «habitatøyer» som sjelden utveksler individer med hverandre, i et «hav» av uegnet areal. Flere studier (referanser i Hanski 2015) viser at for habitattyper som i utgangspunktet dekket store areal, som skog i mange landskap, så har fragmentering liten effekt så lenge total mengde habitat fremdeles dekker minst 20-30% av arealet (gitt en korrekt definisjon av habitat for den aktuelle artsgruppen).

Likevel fant ikke Fahrig (2017) at total mengde areal påvirket responsen til fragmentering i en gjennomgang av 118 studier av fragmenteringseffekter. Disse 118 studiene var valgt blant annet ut fra kriteriene at de kontrollerte for mengde habitat (altså at fragmentering ikke var korrelert med tap av habitat) og at de rapporterte om signifikante effekter av fragmentering (positive eller negative). Fahrig (2017) fant at av 381 signifikante responser på fragmentering rapportert i disse studiene, var 76% positive, mens 24% var negative. Fahrig definerte respons som kvantitative mål på artsrikhet, tallrikhet, spredningssuksess m.fl., der responsen kunne angis som negativ eller positiv. Responser som for eksempel artssammensetning ble derfor ikke inkludert. I 41% av tilfellene hadde ikke forfatterne av de originale studiene forslag til forklaring på disse positive responsene. I de øvrige tilfellene foreslo forfatterne at positive effekter av fragmentering kunne skyldes (i) økt funksjonell konektivitet, altså at individer lettere beveget seg i landskapet, for eksempel grunnet høyere tetthet av fragmenter eller større andel kantareal, (ii) større miljø-

messig variasjon innad i fragmenter eller for landskapet inklusive matrisen, (iii) positive kanteffekter, (iv) tilrettelegging for balanse mellom predator-byttedyr (eller parasitoid-vert) ved at større romlig variasjon reduserer predasjonspress på landskapsnivå, (v) redusert konkurranse av lignende grunner som for punkt (iv), samt mulig avveining mellom konkurranse- og sprednings- evne, og (vi) redusert sannsynlighet for synkron negativ påvirkning/utdøelse i alle fragmenter.

Fletcher m.fl. (2018) kritiserer flere aspekter ved Fahrigs (2017) gjennomgang av fragmenteringsstudier, blant annet at Fahrigs utvalg av studier ikke var dekkende. Fletcher m.fl. (2018) påpeker at Fahrig ikke brukte søkeordet «fragmentation», men derimot «fragmentation per se», som gir et mye mer begrenset utvalg litteratur. I tillegg ekskluderte Fahrig alle studier på område-skala («patch scale») og inkluderte kun studier på landskapskala, altså der flere landskap med ulik grad av fragmentering ble sammenlignet. Fahrig argumenterte for at studier på område-skala ikke klarer å kontrollere for korrelasjonen mellom fragmentering og mengde habitat (størrelse er positivt korrelert og isolasjon er negativt korrelert med total mengde habitat). Fletcher m.fl. (2018) mener at det finnes flere studier på område-skala som kontrollerer for habitatmengde, for eksempel et studie av effekten av korridorer (som reduserer fragmentering) der økningen i mengden habitat som følger med korridorene er kontrollert for (Haddad m.fl. 2017). Dersom Fahrig hadde inkludert kun dette ene studiet, hadde det doblet antall negative responser til fragmentering i hennes oppsummering. Hele 72% av de 381 responsene inkludert i Fahrigs studie kom fra observasjonsstudier der korrelasjon med habitatmengde kun var kontrollert for i etterkant ved statistiske metoder. Fletcher m.fl. (2018) argumenterer for at denne typen studier er dårlig egnet til å avdekke effekter av fragmentering som sådan, både fordi disse statistiske metodene i liten grad klarer å skille mellom effektene av mengde og fragmentering av habitat, og fordi de mer fragmenterte landskapene i observasjonsstudier ofte har en større utstrekning og derfor dekker en større miljømessig variasjon enn de mindre fragmenterte landskapene. Fletcher m.fl. (2018) kritiserer også Fahrigs ukritiske bruk av arts-akkumulerings-kurver fra SLOSS-litteraturen.

Fahrig (2017) utførte ikke en meta-analyse av effektstørrelser, men summerte kun antall signifikante responser. Fletcher m.fl. (2018) påpeker at en slik oppsummering har svært begrenset informasjonsverdi og potensielt kan gi veldig skjeve resultater, blant annet ved at studier som måler mange ulike responser, tildeles stor vekt. For eksempel viser de til at en artikkel inkludert i Fahrigs oppsummering rapporterer 19 signifikante responser fra 24 landskap, mens en annen artikkel rapporterer 3 signifikante responser fra 2951 landskap, hvilket resulterer i at den første artikkelen med langt mindre datagrunnlag blir tillagt seks ganger mer vekt i Fahrigs oppsummering. Til slutt påpeker Fletcher m.fl. (2018) at til tross for metodiske svakheter så finner Fahrig (2017) likevel 91 eksempler på negative responser til fragmentering, hvilket viser at selv om man skulle være uenig i deres kritikk, så betyr ikke Fahrigs resultater at fragmentering aldri er problematisk (hvilket hun selv heller ikke påstår).

Fahrig m.fl. (2019) svarer på kritikken fra Fletcher m.fl. (2018), blant annet ved inngående diskusjon av hvorfor studier på område-skala ikke er relevante for å avgjøre hvorvidt det er et generelt mønster at fragmentering på landskapskala har negativ effekt. Fahrig m.fl. (2019) påpeker også at selv om hun ikke inkluderte «fragmentation» som søkeord, så var mange andre søkeord relatert til fragmentering inkludert. Når det gjelder metoden for å oppsummere respons på fragmentering i Fahrig 2017, argumenterer Fahrig m.fl. (2019) for at selv om metodens svakheter kan diskuteres, så er det ingen grunn til å anta at den vil gi en skjevhet mot enten positive eller negative resultater.

Debatten om betydningen av fragmentering er altså høyst aktuell, og argumentene i Fahrig (2017), Fletcher m.fl. (2018) og Fahrig m.fl. (2019) gir ikke grunnlag for en enkel konklusjon. Det finnes dessuten svært mange studier av fragmentering, og flere andre oppsummeringer enn Fahrigs (2017). Haddad m.fl. (2015) oppsummerte for eksempel resultatene fra 76 studier knyttet til fem store fragmenteringseksperimenter som har pågått i 10–30 år, hvorav to fokuserer på fragmentering av tropisk skog. Korrelasjon mellom fragmentering og total mengde habitat ble kontrollert for i alle eksperimentene. Disse eksperimentene testet effekten av størrelse og isolasjon separat, og viste at både redusert størrelse og økt isolasjon fører til lavere artsrikhet, lavere

abundans, lavere sannsynlighet for at populasjonene overlever over tid og negative effekter på økosystemtjenester som pollinering og produktivitet (Haddad m.fl. 2015). Redusert fragmentstørrelse ga også en endring i artssammensetning. For øvrig viste også disse langtidseksperimentene at effektene av fragmentering generelt øker over tid, og fragmentene hadde ofte en utdøelsesgjeld der flere arter forsvant fra områdene i tiden etter fragmenteringen. I gjennomsnitt forsvant 20 % av artene etter ett år, mens 50 % var forsvunnet etter fem år. Utdøelsesraten var dessuten høyere for små fragmenter; i et av eksperimentene forsvant 50 % av fugleartene fra fragmenter på 1 ha etter fem år, mens i fragmenter på 100 ha tok det tolv år før 50 % av fugleartene forsvant.

Eksempler fra boreal skog

Penttilä m.fl. (2006) og Nordén m.fl. (2013) er eksempler på studier av fragmenteringseffekter i boreal skog. Penttilä m.fl. (2006) sammenlignet soppfunnet på død ved i fragmenter av gammelskog av varierende størrelse (2–390 ha, pluss fem kontrollområder på over 1,5 km²) i to regioner i Finland. Regionen sør-vest i Finland har vært påvirket av svibruk og plukkhogst rundt 100 år lenger enn regionen nord-øst i Finland. Størsteparten av den gamle skogen i nord-øst ble først hogd på 1950- og 60-tallet, og i noen områder så sent som på 80- og 90-tallet. Artsrikhet av kjuker var høyere i nord-øst enn i sør-vest, til tross for at mengden død ved var høyere i skogfragmentene i sør-vest. Når forskjellen i mengden død ved ble tatt hensyn til i analysen, var artsrikhet av truede arter og gammelskogspesialister nesten dobbelt så høy i nord-øst som i sør-vest, mens forskjellen var mindre for vanlige arter. Skogområdenes størrelse og isolasjon innen regionene hadde også betydning for artsrikhet. Isolasjon av gammelskogfragmentene hadde størst negativ effekt på gammelskogspesialistene.

Nordén m.fl. (2013) kartla vedlevende sopp i 496 skogslokalteter med varierende forvaltning (inklusive naturskog) og alder. Lokalitetene var fordelt fra sør-vest i Finland til lenger nord-øst, der noen krysset grensen til Karelen i Russland. Denne gradienten sammenfaller med variasjon i skog- og arealbrukshistorikk, der områdene i sør-vest har vært mer intensivt utnyttet over lenger tid (jf. Penttilä m.fl. 2006). Denne geografiske variasjonen i grad av skogbrukspåvirkning ble benyttet av Nordén m.fl. (2013) til å klassifisere lokalitetene i forhold til fragmentering eller konektivitet av skogområdene på landskapsskala. Fragmentering ble også definert mer lokalt som alder på skog rundt lokalitetene, ut fra antagelsen om at eldre skog ofte vil ha høyere volum av død ved. All død ved med minimum 5 cm diameter ble registrert innen 0,2–0,4 ha i hver lokalitet, og alle vedlevende kjuker og enkelte andre sopp (et sett på 13 arter som var identifiserbare i felt) ble registrert på hver enhet død ved. Totalt utgjorde dette 98 318 enheter død ved og 174 sopparter.

Kun de 119 artene med minst 10 forekomster ble inkludert i analysene. Av disse var det 26 arter som hadde høyere sannsynlighet for forekomst i lokaliteter i nord-øst. Forfatterne anså det som sannsynlig at disse artene var negativt påvirket av den høyere fragmenteringsgraden for lokalitetene sør-vest i Finland, sidene deres utbredelse strakte seg lenger sør-vest enn lokalitetene inkludert i dette studiet og de dermed ikke hadde et nord-østlig tyngdepunkt for sin totale utbredelse. De fleste av disse artene ble også negativt påvirket av en lavere andel gammelskog rundt lokalitetene, og de krevde en høy tetthet av død ved på lokalitetene. Disse fragmenteringssensitive artene delte en del karakteristikk: de hadde generelt en høy grad av spesialisering, blant annet på død ved med høy diameter, bestemte treslag og nedbrytningsstadier, og de forekom i hovedsak i lukket skog. Mange av disse artene var også klassifisert som nær truet eller truet på den finske rødlista. Dermed var også artsrikheten av rødlistede arter høyere i lokaliteter der graden av fragmentering i landskapet var lav.

Nordén m.fl. (2013) fant også at generalister, som i hovedsak omfattet ikke-rødlistede (LC) arter, responderte annerledes og ofte motsatt av de rødlistede spesialistene. Artsrikhet av generalister ble ikke påvirket av gradienten fra sør-vest til nord-øst, og var faktisk høyere dersom gjennomsnittlig skogalder i det omkringliggende landskapet var lavere.

3.2.2 Betydningen av skogområders størrelse

3.2.2.1 Betydning av størrelse for artsrikhet

I et begrenset søk etter studier som vurderer effekten av habitatstørrelse på artsrikhet i boreal eller temperert skog (kap. 2) fant vi 23 artikler, hvorav 11 ble vurdert som relevante ut fra tittel og sammendrag. Noen av artiklene hadde hovedfokus på relaterte problemstillinger, som utdøelsesgjeld i habitatfragmenter (Noh m.fl. 2019, Kolk & Naaf 2015). Utdøelsesgjeld kan føre til at dagens områdestørrelse ikke er korrelert med artsrikhet, fordi arter som ikke lenger har levedyktige populasjoner over tid, ennå ikke har forsvunnet fra fragmentene. Noh m.fl. (2019) fant for eksempel at artsrikhet av karplanter i kystskog i Chile, som mellom 1979 og 2011 var blitt fragmentert og redusert i areal med 53%, kunne forklares med tidligere, men ikke nåværende, områdestørrelse. Kolk og Naaf (2015) fant derimot at dagens områdestørrelse forklarte dagens artsrikhet av karplanter, mens områdestørrelse for 160 år siden ikke var signifikant. Deres studie var utført i et skogområde i Tyskland som var blitt redusert med 94% siden 1780, og de fleste gjenværende skogområdene inkludert i deres studie var mindre enn 2 ha. I sammenligning med studiet til Noh m.fl. (2019) hadde det altså gått lenger tid siden mye av habitattapet og fragmenteringen i landskapet Kolk og Naaf (2015) studerte, i tillegg til at utdøelsesraten generelt er raskere i små fragmenter (Haddad m.fl. 2015).

Noen av artiklene vi fant, vurderte ikke størrelse på avgrensede områder, men derimot total mengde habitat innen en bestemt avstand, i henhold til Fahrig (2013) sin habitatmengde-hypotese. Disse studiene fant generelt at en større habitatmengde var positivt korrelert med artsrikhet. Viljur m.fl. (2020) analyserte artsrikhet av sommerfugler i skog kartlagt i over 400 lokaliteter i Estland, og fant en positiv korrelasjon med andel skog innen 2 km radius av lokalitetene. I et studie av sju lokaliteter i Canada, fant Sugiura og Hisatomo (2012) at artsrikhet av planter og pollinatorer, og antall interaksjoner mellom disse, var positivt korrelert med andel skog innen en radius på 820 m – men kun så lenge to eksotiske arter ble ekskludert (Sugiura og Hisatomo 2012). Sugiura og Hisatomo (2012) forklarte dette med at den eksotiske plantearten løkurt (*Alliaria petiolata*) i hovedsak invaderte mindre skogfragmenter og så ut til å føre til en økt artsrikhet av pollinatorer. I et studie i Sverige ble artsrikhet av snegler kartlagt i 25 naturreservat og nøkkelbiotoper (Gotmark m.fl. 2008). Arealandel nøkkelbiotoper innen 10 km radius var positivt korrelert med artsrikhet, og påvirket også artssammensetningen. Bouget og Parmain (2016) analyserte artsrikhet av vedlevende biller kartlagt i 252 lokaliteter i naturreservater og skjøttet skog i Frankrike, og fant at artsrikheten økte når andel skogreservater i landskapet rundt økte. Denne økningen var sterkest dersom arealet i skogreservat var konsentrert til ett stort område.

Bouget og Parmain (2016) fant altså en indikasjon på at størrelse av verdifulle habitater hadde en effekt i tillegg til total mengde av verdifulle habitater. Studiene vi fant som fokuserer spesifikt på størrelse, har ellers varierende konklusjoner. For eksempel fant Maldonado-Lopez m.fl. (2016) at eiketrær som stod isolert eller i mindre skogfragmenter, hadde høyere kvalitet (større, mer blader) som vertstre for galleveps, og dermed var artsrikhet av galleveps større i mindre skogfragmenter. I et studie av fragmentert skog, der de mindre fragmentene var «øyer» omgitt av myr, fant Liira m.fl. (2014) at artsrikhet av karplanter innen 0,1 ha var større i de små fragmentene (1–10 ha). De påpeker at de større skogområdene (> 10 ha) i større grad var påvirket av skjøtsel, siden de små fragmentene var relativt utilgjengelige, hvilket kan ha vært en medvirkende faktor. Liira m.fl. (2014) oppgir ikke at de kontrollerte for totalt areal skog rundt fragmenter av ulik størrelse, mens Edenius og Sjøberg (1997) oppgir at andel skog innen 1x1 km var tilnærmet lik rundt skogområder av ulik størrelse (innen to kategorier; matrise dominert av myr og matrise dominert av skog). Edenius og Sjøberg (1997) fant at skogområdenes størrelse hadde en positiv effekt på antall hekkende fuglearter. Faktisk artsrikhet i skogområdene ble sammenlignet med forventet artsrikhet ut fra antall hekkende par observert (rarefaction-analyse). Artsrikheten var lavere enn forventet i små skogområder (< 5 ha) og større enn forventet i store områder (> 10 ha). Hokkanen m.fl. (2009) fant også at artsrikhet var positivt korrelert med størrelse på skogområdene, men totalt ga en kombinasjon av mange små områder en større artsrikhet enn få, store områder. Halstead m.fl. (2019) testet betydningen av både habitatstørrelse og total

mengde habitat i det omkringliggende landskapet på artsrikhet av fugl i skog. Habitatstørrelse hadde større forklaringssevne enn mengde habitat. De fant en positiv effekt av habitatstørrelse og en negativ effekt av fragmentering på artsrikhet når habitat ble definert ved utbredelseskart for de aktuelle artene («stacked species distribution maps»). Dersom habitat kun ble definert ved hjelp av kategorier for arealdekke som «skog» eller «eikeskog», resulterte analysene derimot i en positiv effekt av fragmenteringsgrad på artsrikhet. Halstead m.fl. (2019) tolker dette som at fragmentering av grove habitatdefinisjoner som «skog» ikke nødvendigvis gjenspeiler en økt fragmentering av det faktiske habitatet for artene, men heller kan indikere en økt heterogenitet i landskapet som kan gi grunnlag for økt artsrikhet gitt at mengde og fordeling av artenes faktiske habitat tillater levedyktige populasjoner (se kap. 4.2). Studiet viser uansett hvor viktig definisjonen av habitat kan være for resultatene av slike analyser.

I tillegg til artiklene funnet ved det definerte søket (se kap. 2), har prosjektgruppa valgt å inkludere andre relevante studier, som Berglund og Jonsson (2001) sitt studie i et naturreservat i Sverige der rundt 1000 skogsområder av varierende størrelse er omgitt av våtmark. Artsrikhet og skogstruktur ble undersøkt i 46 skogsområder med størrelse som varierte fra 0,17 til 12 ha, både innen lokaliteter på 0,1 ha og i hele skogsområdet. Skogområdenes areal var i liten grad korrelert med strukturvariabler som tetthet av levende eller døde trær, eller volum av død ved. Arter av karplanter, moser, sopp og lav ble registrert på spesifikke substrat, og registreringene ble gjort innen definerte grenser for tidsbruk per arealenhet eller substratenhet. Totalt ble 352 arter registrert. Berglund og Jonsson (2001) fant at størrelse på skogområdene alene forklarte 48 til 70% av variasjonen i artsrikhet registrert per område.

Det er viktig å poengtere at maksimering av antall arter i hvert verneområde som regel ikke bør være hovedformålet for opprettelsen av reservat eller annet områdevern, selv om dette er et mål som ofte rapporteres ved evaluering av naturområder. Et annet poeng er at maksimering av artsrikhet kan slå ulikt ut på forskjellige skalaer. Maksimering av lokal artsrikhet i hvert verneområde trenger ikke nødvendigvis føre til maksimering av regional eller nasjonal artsrikhet dersom artssammensetningen i de ulike områdene i stor grad overlapper. Beta-diversitet, altså økning i totalt artsantall som følge av en forskjell i artssammensetning mellom områder, kan være et vel så viktig bidrag til regional diversitet (gamma-diversitet) som artsantall i hvert område (alfa-diversitet) (Schall m.fl. 2018). Beta-diversitet kan bidra til å øke artsantall for mange små områder i sammenligning med ett stort område (Deane m.fl. 2020). Men også på regional og nasjonal skala er det viktig å være bevisst på at artsantall kun er ett av flere mulige mål på naturverdi.

3.2.2.2 Betydning av størrelse for spesifikke arter

Hvilke arter som forekommer i skogsområder av ulik størrelse, er et viktig poeng som ikke tas hensyn til dersom man kun søker å maksimere artsrikhet. At arter har minimumskrav til habitatareal kan for eksempel komme av areal-krevende ressursbruk (typisk for store rovdyr), negative kanteffekter eller spesifikke substrat-krav som reduserer det reelle habitatarealet, avhengighet av økologiske prosesser som kun finner sted i arealer av en viss størrelse (se kap. 3.2.2.3) eller store demografiske svingninger som krever populasjoner av en viss størrelse for overlevelse over tid. Både Edenius og Sjøberg (1997) og Hokkanen m.fl. (2009) fant at arter som var sjeldne eller spesialister i større grad forekom i større skogområder, selv om de fant ulike effekter av størrelse på total artsrikhet. Abrego m. fl. (2015) registrerte vedlevende sopp i 41 skogreservater i 8 land i Europa, og fant at arter ansett som indikatorer på høy bevaringsverdi oftere forekom i større reservat (selv om antall arter totalt per enhet død ved ikke ble påvirket av reservatstørrelse). Berglund og Jonsson (2001) fant at det omkringliggende skogområdets areal var signifikant for artsrikhet av rødlistede arter i lokaliteter på 0,1 ha, hvilket forfatterne foreslår kan indikere at størrelse øker habitatets kvalitet for disse artene, for eksempel ved å redusere negative kanteffekter. Pfeifer m.fl. (2017) analyserte forekomst av 1673 virveldyrarter i skog, basert på data fra 22 landskap fra hovedsakelig (men ikke utelukkende) tropiske regioner i verden. De viste at «kjernespesialistene», som i liten grad og i lavt antall forekom nærmere enn 200-400 m fra skogkanten, i hovedsak var arter som var regnet som truet på den globale rødlista.

Store rovdyr kan bruke områder på over tusen kvadratkilometer. For eksempel kan gauper i Skandinavia ha territorier på mellom 300 og 1400 km² (Linnell m.fl. 2001). Ved evaluering av totalt 2688 norske verneområder i 2010 var det kun 75 områder på 100–1000 km² og 16 områder med større utstrekning enn 1000 km² (Framstad m.fl. 2010). Store rovdyrs territorium kan altså sjelden omfattes i sin helhet av verneområder, selv om store verneområder likevel kan være en fordel for disse artene. Mindre arter som rovfugler, storfugl og orrfugl kan ha krav til areal som i større grad samsvarer med realistiske størrelser for verneområder. Tiurleiker krever et minimumsareal; for eksempel fant Rolstad og Wegge (1987) ingen tiurleiker i gammelskogfragmenter på under 48 ha, mens det var leiker i alle fragmenter større enn 1 km². Det var en leik per 3–5 km² i større skogområder, og rundt to haner per km².

Små verneområder kan ha stor betydning for bevaring av biodiversitet i praksis, særlig i mer fragmenterte landskap (Wintle m.fl. 2019). Små verneområder opprettes gjerne der det er en høy tetthet av verdifulle livsmiljøer, som store trær og død ved, og dermed en høy tetthet av tilknyttede arter (Götmark & Thorell 2003). Men selv om små områder kan romme mange og viktige arter, har de også ofte en større overvekt av generalister og eksotiske arter (Volenec & Dobson 2019). Dette kan bidra til biotisk homogenisering på en større skala, altså at artssamfunn i ulike områder blir likere ved at lokale spesialister dør ut og globale generalister ekspanderer (Olden m.fl. 2004).

3.2.2.3 Betydningen av størrelse for økologiske prosesser

Naturområders størrelse kan ha betydning for enkelte økologiske prosesser. For skog er dette særlig aktuelt med tanke på naturlige forstyrrelser som brann (**figur 1**), stormfelling og insektutbrudd. I Fennoskandia er slike forstyrrelser en viktig del av de økologiske prosessene som preger boreal skog, iallfall ved fravær av skjøtsel som ofte begrenser påvirkning fra særlig brann og barkbiller (Shorohova m.fl. 2011).

Rolstad m.fl. (2017) undersøkte brannhistorikk over de siste 700 årene i Trillemarka-Rollagsfjell naturreservat. Analyse av 745 brannspor på 378 furutrær viste 254 ulike branner fordelt på 130 brannår i perioden 1257–2009. Den største av disse brannene var estimert å dekke over 23 km² (brannarealet går utenfor studieområdet), mens estimert størrelse for de fleste brannene lå under 5 km². Før 1600-tallet var det intervaller på 70–100 år mellom brannene og brannregimet var preget av relativt få, men tidvis store branner, mens i perioden 1625–1800 økte hyppigheten av særlig mindre branner. Dette skyldtes sannsynligvis menneskelig påvirkning ved svibruk og beitebrenning. Etter 1800 endret brannregimet seg igjen til en sterkt redusert brannfrekvens, og de siste 50 årene (fra ca. 1960) var det ingen branner. Reduksjonen etter 1800 var sannsynligvis forårsaket av slukking og forvaltning av skogen for å unngå brann. Niklasson og Granström (2000) fant et lignende mønster da de undersøkte brannhistorikk i boreal skog nord i Sverige. De fant at mellom 1350 og 1650 lå brannfrekvensen på rundt 0,095 branner per år, mens den økte til 1,17 branner per år rundt 1850 for deretter å synke igjen. De registrerte 349 brannhendelser basert på brannspor. Før 1650 var 23 % av brannene større enn 10 km², og disse store brannene utgjorde 90% av brent areal, mens etter 1650 var det kun 6 % store branner som utgjorde 55 % av brent areal.

Dagens skogforvaltning undertrykker i stor grad brann, og av den grunn har man i Finland og Sverige begynt med kontrollerte branner i verneområder for å gjeninnføre naturlige forstyrrelsesprosesser. Som regel ønsker man ikke å brenne i små reservater, av frykt for at upåvirket areal blir for lite for å opprettholde bestander som kan rekolonisere de brente områdene. Hvilken reservatstørrelse som tillater kontrollert brenning, er både et økologisk og et praktisk spørsmål. Dersom man skal tillate en naturlig brannndynamikk, altså at branner som oppstår naturlig får brenne fritt og helst også at branner oppstår naturlig med en hyppighet som lar pyrofile arter overleve i landskapet, kreves det enda større områder.



Figur 1. Brent granskog i Västmanland i Sverige etter brannen i 2014 som omfattet rundt 138 km². Foto: Rannveig M. Jacobsen.

Kulha m.fl. (2018) estimerte den romlige skalaen for variasjon i skogstruktur, som følge av underliggende miljømessig variasjon eller forstyrrelser, i boreal skog i Finland og Canada. Variasjon i kronedekke, sammensetning av treslag og antall døde trær ble avledet fra flyfoto, med feltundersøkelser for kalibrering. Kronedekke ble brukt som variabel for skogstruktur. Antall døde trær ble brukt som indikator på nylig forstyrrelse, mens sammensetning av treslag ble brukt som indikator på produktivitet og forstyrrelshistorikk (brann). Variasjon på den minste skalaen, 0,1 ha, så ut til i stor grad å skyldes nylige forstyrrelser som insektutbrudd. Skogstruktur varierte også på en skala mellom 0,01–0,02 km², tilsynelatende grunnet topografi og nylige forstyrrelser. I tillegg var det stor variasjon på en skala mellom 0,2–3 km², relatert til topografi og forstyrrelshistorikk. I sine studieområder finner altså Kulha m.fl. (2018) en vesentlig mer finskala variasjon i skogstruktur som respons på andre forstyrrelsesfaktorer enn det mønstre man kunne forvente etter større skogbranner.

Pickett og Thompson (1978) introduserte begrepet minimum dynamisk områdestørrelse, definert som det minste arealet med et naturlig forstyrrelsesregime som opprettholder interne kilder til rekolonisering og dermed minimerer lokal utdøelse. Minimum dynamisk områdestørrelse skal sikre et landskap som opprettholder et relativt stabilt artssamfunn over tid målt ved for eksempel artssammensetning, biomasse eller aldersstruktur, til tross for naturlige forstyrrelser. Leroux m.fl. (2007) videreutviklet dette konseptet for praktisk anvendelse i reservatdesign, og introduserte begrepet minimum dynamisk reservatstørrelse (MDR) som det minste arealet nødvendig for at et reservat skal omfatte naturlige forstyrrelser og økologiske prosesser. De presiserer at i motsetning til Pickett og Thompson (1978) sitt begrep, så skal ikke områder for MDR nødvendigvis sees i isolasjon, de kan inngå i et nettverk av verneområder. Kriteriet for MDR er derfor ikke å opprettholde et tilnærmet identisk artssamfunn før og etter forstyrrelse, men derimot gjennom intern rekolonisering å opprettholde et representativt minimum av artssamfunnet. For å estimere

minimum dynamisk reservatstørrelse må man derfor anslå maksimum utbredelse av den dominerende formen for forstyrrelse i landskapet, og analysere hvorvidt et definert artssamfunn opprettholder kilder til rekolonisering over tid i et reservat av en gitt størrelse som påvirkes av denne formen for forstyrrelse (for mer detaljert metodikk, se Leroux m.fl. 2007). Leroux m.fl. (2007) testet denne analysen på et borealt skoglandskap i Canada, med brann som dominerende form for forstyrrelse på samfunn av karplanter, og estimerte en minimum dynamisk reservatstørrelse på 4169 km². Denne reservatstørrelsen skal da opprettholde plantesamfunn i ulike suksjonsstadier til tross for skogbranner estimert til å kunne nå en maks utbredelse på 2370 km².

Generelt er forstyrrelser som brann i boreal skog i Nord-Amerika mer intense og dekker større areal enn i boreal skog i Fennoskandia (Shorohova m.fl. 2011), og reservatstørrelser på 4000 km² er ganske urealistisk for fastlands-Norge. I Leroux m.fl. (2007) sitt eksempel er dette omtrent det dobbelte av estimert maksimum brannareal. Selv om dette ikke er direkte sammenlignbart med det største brannarealet Rolstad m.fl. (2017) dokumenterte for Trillemarka, så var det til sammenligning >23 km², omtrent samme størrelse som Mykland-brannen i 2008 (den største skogbrannen i Norge i nyere tid). Trillemarka-Rollagsfjell naturreservat har en utstrekning på 147 km², som altså er mer enn det dobbelte av dette, mens verneområder for skog generelt i Norge sjelden dekker mer enn 10 km² produktiv skog (Framstad m.fl. 2017). Sammenhengende skog i verneområder (sammenhengende skogområder ble definert som skogarealer maks 100 meter fra hverandre) utgjør i stor grad små arealer; 88% av skogområdene innen norske verneområder er mindre enn 1 km² i utstrekning.

3.2.3 Relevante størrelser for skog i Norge

Det er i utgangspunktet ingen objektiv grense for hva som er et lite eller stort skogområde, selv om det i norsk sammenheng nok finnes noen grenser (f.eks. mellom 0,01 og 10 000 km²). Størrelse må knyttes til økologiske prosesser eller arters habitatkrav (jf. Framstad m.fl. 2002, kap. 5). Hva som er realistiske alternativer for størrelse, må dessuten vurderes opp mot både økologiske forhold (jf. over) og praktisk forvaltning (dvs. hva som er reelle alternativer for skogvernområder).

Yaroshenko m.fl. (2001) har beskrevet hvor store intakte områder som skal til for å opprettholde viktige bevaringsbiologiske funksjoner i et borealt skoglandskap:

- Opprettholde naturlige mønstre i småskala katastrofedynamikk (vindfelling, små branner etc): 10-50 km²
- Holde negative kanteffekter på et marginalt nivå (f.eks. effekt av hogstflater mot omgivende moden skog): 40-80 km²
- Opprettholde naturlige mønstre i storskala katastrofedynamikk (store insektangrep, vindfelling, branner etc). 50-200 km²
- Opprettholde helt uforstyrrede nedbørfelt av småelver og sjøer som referanseområder 100-500 km²
- Opprettholde levedyktige populasjoner av arealkrevende pattedyrarter 300-800 km²
- Beskytte områdets indre mot effekter av rekreasjon og tyvjakt 500-1000 km²
- Bevare potensialet for lokal migrasjon som respons på langsiktige endringer i landskapet 1000-5000 km²

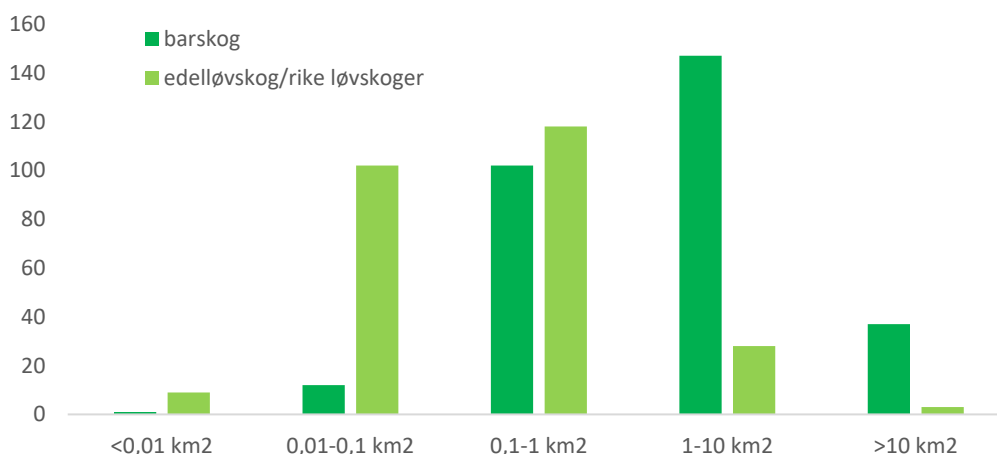
Yaroshenko mfl. (2001) gir ikke konkrete empiriske kilder for disse størrelsesanslagene, og de er trolig basert på en sammenfatning av ekspertkunnskap om russiske boreale landskap. Umiddelbart synes de angitte størrelsene å være vesentlig større enn det vi antar ville vært tilfelle for tilsvarende funksjoner i naturskog i Fennoskandia. Brannstørrelse dokumentert fra Trillemarka av Rolstad m.fl. (2017) varierte mye over tid, men før 1600 og den antatt økte graden av menneskelig påvirkning lå gjennomsnittlig utstrekning av brannene ofte rundt 1 km².

Framstad m.fl. (2018a) fulgte tidligere brukte grenser for ulike typer skog for å skåre områder ut fra størrelseskriteriet (jf. **tabell 1** nedenfor):

Størrelse: Areal av skogsmark	0	1	2	3	
K1 Barskog, bjørkeskog i NB og MB		<2 km ²	2-10 km ²	>10 km ²	Størrelse vil alltid ha en verdi (dvs skår 0 er ikke aktuelt)
K2 Fattig barskog, barblandingsskog i SB og BN		<1 km ²	1-5 km ²	>5 km ²	
K3 Edellauvskog, rike lavlandssko- ger, boreal regnskog, bekkekløf- ter, kalkskog etc		<0,2 km ²	0,2-0,7 km ²	>0,7 km ²	

Disse grensene ligger godt under de fleste grensene Yaroshenko m.fl. (2001) har oppgitt, men de kan kanskje være mer relevante om vi ser dem i sammenheng med arealer for naturgitte forstyrrelser slik dette er dokumentert for Fennoskandia, for skogbrann (Rolstad m.fl. 2017) og andre middels store forstyrrelser (Kuhla m.fl. 2018). For svært arealkrevende arter som store rovdyr vil hvert enkelt reservat sjelden kunne dekke hele deres territorium (Linnell m.fl. 2001), mens for arter som storfugl vil differensieringen av områdestørrelser foreslått i **tabell 1** være mer relevant (f.eks. Rolstad & Wegge 1987).

I gjennomgangen av alle norske verneområder i 2010 pekte Framstad m.fl. (2010) på at en stor andel av verneområdene var svært små. Med utgangspunkt i deres materiale (som nå er noe foreddet) kan vi vurdere dette litt mer i detalj for naturreservater som er vernet som del av verneplanene for henholdsvis barskog og edelløvskog/rikere løvskog. Av **figur 2** framgår at omtrent halvparten av barskogsreservatene er 1-10 km² store, mens det er vel en tredel som er 0,1-1 km². Hoveddelen av skogreservater av edelløvskog og rike løvskoger ligger i størrelsesklassene 0,01-0,1 km² og 0,1-1 km². Bare 12 % av disse er større enn 1 km². I evaluering av skogvernet i 2016 analyserte Framstad m.fl. (2017) størrelsen av sammenhengende skogområder innen naturreservater og nasjonalparker. For landet som helhet var da 12 % av disse skogområdene større enn 1 km². Disse dataene for allerede etablerte verneområder kan tyde på at grenseverdiene som er satt for skåring av størrelse som verdikriterium, ikke er urimelige.



Figur 2. Antall naturreservater for barskog og edelløvskog/rike løvskoger fordelt på ulike størrelsesklasser. Data er fra grunnlaget benyttet av Framstad m.fl. (2010).

4 Kunnskap om betydningen av områders mangfold av naturtyper

4.1 Prinsipiell vurdering av betydningen av naturtypemangfold

Naturtypemangfold som kriterium for verdivurdering av potensielle verneområder kan dels ses ut fra et normativt perspektiv: Hvis mangfold av naturtyper anses som en blant flere dimensjoner av biologisk mangfold, og formålet med vern av natur er å ta vare på hele spekteret av biologisk mangfold, synes det rimelig å inkludere et kriterium for mangfold av naturtyper. Det er imidlertid ikke gitt at formålet om å ta vare på mangfoldet av naturtyper skal tilfredsstilles i hvert enkelt område, siden det også kan tilfredsstilles ved at flere områder ses i sammenheng. Et slikt normativt perspektiv kan i hovedsak underbygges ved en prinsipiell diskusjon og kan ikke direkte belyses empirisk.

Høyere artsrikhet

Kriteriet kan også betraktes fra en empirisk synsvinkel: I hvilken grad har områder med stort mangfold av naturtyper også stor grad av vurdert verneverdi, f.eks. i form av stort artsmangfold eller mangfold av levesteder for arter? Mangfold av naturtyper vil trolig sammenfalle med variasjon i egenskaper som har stor betydning for artsmangfoldet, som død ved, treslag og markvegetasjon. NiN-systemets (Halvorsen m.fl. 2016) inndeling av grunntyper er dessuten basert på en viss utskifting av typisk artsmangfold mellom grunntypene, slik at et område med flere grunntyper nødvendigvis også vil ha flere arter enn om dette området bare besto av en eller få av disse grunntypene. Det er også vel kjent at økotoner (grenser mellom ulike naturtyper) og landskap med mosaikk av ulike naturtyper ofte har høyere samlet artsmangfold enn tilsvarende areal av én naturtype.

Spesifikke arter

Det kan også tenkes at enkelte arter har en variert habitatbruk, som gjør at de er avhengige av en viss naturtypevariasjon for overlevelse i et område. Det kan være arter som bruker ulike habitat i ulike livsstadier, typisk for mange insekter der larve- eller nymfestadiet for eksempel kan leve i ferskvann mens det voksne individet lever på land. Det kan også være arter som bruker ulike habitater til ulike aktiviteter, som for eksempel fugl som hekker i skog, men finner mat i åpent landskap. Overganger mellom ulike naturtyper (kantområder) kan også romme spesifikke arter («kantspesialister», f.eks. Magura 2002).

Refugier

En annen problemstilling er om et område med stor variasjon av naturtyper er bedre i stand til å opprettholde aktuelle verneformål som å ivareta spesielle naturtyper eller leveområder for spesielle arter. Forstyrrelser som brann og tørke, som riktignok er økologiske prosesser man kanskje ønsker at et verneområde skal kunne romme (se avsnitt 3.2.2), kan være en trussel for enkelte naturtyper eller arter dersom det ikke finnes refugier for overlevelse innen verneområdet. I lys av globale klimaendringer, inkludert økt sannsynlighet for ekstremvær, vil et område med stor variasjon av naturtyper trolig lettere kunne opprettholde egnete miljøforhold innenfor området enn et område med liten variasjon av naturtyper eller topografi. Et mangfold av naturtyper kan tenkes både å gi en økt sannsynlighet for forekomst av refugier ved forstyrrelser, og økte muligheter for at arter tilpasser sin utbredelse innen verneområdet til endrete klimatiske forhold (for eksempel ved «krabbefelt» som spenner ut en klimatisk gradient).

4.2 Litteraturgjennomgang av betydningen av naturtypemangfold

4.2.1 Generell teori

4.2.1.1 Heterogenitet-diversitet-hypotesen

Siden MacArthur og MacArthur (1961) viste at diversitet av fugler i ulike områder i stor grad kan forklares ved variasjon i høyde av vegetasjonssjikt, har hypotesen om en positiv sammenheng mellom heterogenitet i miljø og artsdiversitet fått mye oppmerksomhet og støtte i økologisk forskning (f.eks. referanser i Stein m.fl. 2014). Romlig, miljømessig heterogenitet kan gi grunnlag for større artsrikhet ved i hovedsak tre mekanismer (referanser i Stein m.fl. 2014):

- 1) Grunnlag for flere økologiske nisjer, enten ved større variasjon i habitattyper og/eller innen habitat, som tillater sameksistens av flere arter innen et visst areal.
- 2) Større sannsynlighet for at det finnes refugier/tilfluktsteder fra hendelser som skogbrann, flom m.m., eller fra påvirkninger som klimaendringer, forurensning o.l.
- 3) Større sannsynlighet for artsdannelse over tid, ved at det er større mulighet for isolasjon av populasjoner og/eller lokale tilpasninger til ulike miljø.

Stein m.fl. (2014) utførte en meta-analyse av 192 studier som har undersøkt sammenhengen mellom artsrikhet og miljømessig heterogenitet, hvorav 57 studier var utført i skog (flest fra temperert løv- eller blandingsskog). Artsrikhet av vertebrater, hovedsakelig fugler eller pattedyr, ble undersøkt i 85 studier, planter ble undersøkt i 67 studier og invertebrater i 56 studier.

Korrelasjonen mellom miljømessig heterogenitet og artsrikhet var i gjennomsnitt positiv, og effektstørrelsen var tilnærmet lik for de ulike organismegruppene. Styrken på sammenhengen varierte likevel, avhengig av hva som ble brukt som mål på miljømessig heterogenitet. Stein m.fl. (2014) påpeker at det er stor variasjon blant studier i hvordan miljømessig heterogenitet kvantifiseres. De vanligste målene var variasjon i høyde over havet, antall ulike typer arealdekke og antall eller diversitet av plantearter. Sammenhengen mellom heterogenitet og artsrikhet var sterkest for variabler knyttet til topografi og vegetasjon, og svakest for variabler relatert til klima og jordsmonn. Antall typer arealdekke vil kunne tilsvare eller iallfall være sammenlignbart med antall naturtyper, og sammenhengen mellom artsrikhet og variabler knyttet til arealdekke var også relativt sterk.

Stein m.fl. (2014) analyserte også et utvalg av kun studier der miljømessig heterogenitet ble sammenlignet i områder av lik størrelse, hvilket resulterte i en mindre gjennomsnittlig effektstørrelse. Dette indikerer at miljømessig heterogenitet og områdets størrelse ofte er korrelert. De fant også at sammenhengen mellom miljømessig heterogenitet og artsrikhet var sterkere for større studieområder. Stein m.fl. (2014) foreslår tre mulige forklaringer for dette: (i) Større områder dekker et større spenn av verdier for miljømessig heterogenitet, siden maksverdiene generelt er høyere for store områder enn små, hvilket kan gi sterkere korrelasjon med artsrikhet. (ii) Det kan være at den potensielle mekanismen der økt heterogenitet fører til større sannsynlighet for artsdannelse over tid i hovedsak gjelder for større områder. (iii) Eller den positive effekten av områdestørrelse kan skyldes at økt miljømessig heterogenitet kan ha negativ effekt på artsrikhet i mindre områder, dersom større heterogenitet fører til at mengden av hver habitattype eller ressurs blir for liten til å opprettholde levedyktige populasjoner av enkelte arter.

4.2.1.2 Areal-heterogenitet-avveining

Denne potensielt negative sammenhengen mellom heterogenitet og habitatareal/ressursmengde (kalt «area-heterogeneity tradeoff» i litteraturen) er grunnlaget for at flere forskere har foreslått at sammenhengen mellom heterogenitet og artsrikhet kanskje er unimodal, istedenfor lineær (Allouche m.fl. 2012). Altså at innen et avgrenset areal vil en økning i habitatheterogenitet fra null først gi en positiv effekt på artsrikhet, til det når et vippepunkt der arealene av hvert habitat

blir for små for artenes overlevelse og økt heterogenitet dermed har en negativ effekt på artsrikhet. Det presise vippepunktet vil avhenge av artenes egenskaper, særlig populasjonsdynamikk og nisjebredde. Arter med brede nisjer vil teoretisk sett tolerere en høyere heterogenitet før det fører til nedgang i populasjonsstørrelse og økt sannsynlighet for utdøelse, fordi de benytter flere ulike habitater/ressurser.

Allouche m.fl. (2012) testet disse sammenhengene med et empirisk datasett for fugl, en teoretisk modell og en meta-analyse av 54 datasett fra tidligere studier. Variasjon i høydemeter ble brukt som mål på miljømessig heterogenitet både i deres datasett og for de 54 datasettene i meta-analysen. Disse tilnærmingene ga generelt støtte for unimodale sammenhenger mellom heterogenitet og artsrikhet. I meta-analysen fant de, når de korrigerer for korrelasjon mellom areal og heterogenitet, 6 tilfeller av positiv korrelasjon mellom heterogenitet og diversitet, 14 tilfeller av unimodal sammenheng og 20 tilfeller uten signifikante sammenhenger. Allouche m.fl. (2012) understreker at sammenhengene i spesifikke systemer er forventet å variere, siden det avhenger av artenes egenskaper og områdets størrelse, men de mener at den unimodale sammenheng mellom heterogenitet og artsrikhet bør være den generelle forventningen.

Likevel er det relativt lite støtte til en generell unimodal sammenheng mellom heterogenitet og artsrikhet i litteraturen (Stein m.fl. 2014), og studiet til Allouche m.fl. (2012) har siden blitt kritisert for ikke å ta tilstrekkelig hensyn til ulike egenskaper ved datasettene de analyserte (blant annet innsamlingsinnsats, Carnicer m.fl. 2013) og for å bruke variasjon i høyde over havet som eneste mål på heterogenitet (Hortal m.fl. 2013). Variasjon i høyde over havet er koblet til flere aspekter ved miljøet, blant annet er diversiteten i vegetasjonen ofte lavere høyere opp, det er ulike naturtyper ved ulike høyder, og det totale arealet reduseres med antall høydemeter.

4.2.2 Betydningen av mangfold av naturtyper i skog

4.2.2.1 Betydningen av naturtypemangfold for artsrikhet

Begrepet miljømessig heterogenitet eller habitat-heterogenitet er mye brukt i vitenskapelig litteratur, og det finnes altså mange studier av sammenhenger mellom heterogenitet og artsrikhet. Men som nevnt er det mye variasjon i hvordan heterogenitet defineres og kvantifiseres. Begrepet rommer både variasjon i ressurser innen en habitattype, som for eksempel ulike typer død ved i en skog, og variasjon i ulike habitattyper innen et område. For vår vurdering av betydningen av antall naturtyper er det den siste definisjonen som er relevant, og da særlig studier som vurderer betydningen av flere ulike skogtyper (gitt ved ulike treslag, vegetasjon e.l.). Men ofte er variasjon i habitattyper kvantifisert ved antall arealdekke-kategorier, der all skog er en type, eller i beste fall deles inn noen hovedtyper som bar- og løvskog.

Heidrich m.fl. (2020) testet forholdet mellom heterogenitet og diversitet for 12 artsgrupper (2600 arter) registrert fra 500 skoglokaliteter på 1 ha hver i Tyskland. De brukte seks ulike mål på heterogenitet, men i hovedsak beskriver de variasjon på mindre skala enn naturtypemangfold, for eksempel antall typer død ved eller variasjon i høyde på vegetasjonssjikt. Variablene som kanskje ligger nærmest å beskrive ulike skogtyper er plantesamfunnets fylogenetiske diversitet og variasjon i kronedekke (total lengde av kanter langs lysninger innen hver 1 ha lokalitet). Variasjon i kronedekke er for vårt formål kun relevant om vi antar at det har en sammenheng med naturtype, ikke kun reflekterer variasjon i skjøtsel og forstyrrelsesregime.

Plantediversitetet påvirket 8 artsgrupper, mens variasjon i kronedekke påvirket 9 artsgrupper. Artsrikhet av fytofage biller, saproxyle biller, edderkopper og moser hadde en positiv korrelasjon med plantediversitet, artsrikhet av flaggermus og lav viste en unimodal sammenheng, mens artsrikhet av sopp korrelerte negativt med plantediversitet. Heidrich m.fl. (2020) går ikke inn på mulige forklaringer for alle sammenhenger mellom de ulike målene på heterogenitet og artsrikhet av artsgruppene, og for plantediversitet nevner de bare betydning som ressursgrunnlag for fytofage arter og kilde til strukturell variasjon. For variasjon i kronedekke fant Heidrich m.fl. (2020) en

positiv korrelasjon med artsrikhet av fytofage biller, åtselbiller, nebbmunner, edderkopper og fugler, en unimodal sammenheng for saproxyle biller og lav, og en negativ korrelasjon med artsrikhet av mose og sopp. Heidrich m.fl. (2020) tolker variasjon i kronedekke som i hovedsak å representere variasjon i mikroklimatiske forhold, og foreslår at den negative korrelasjonen med mose og sopp kan komme av redusert fuktighet.

Det er vanskelig å trekke direkte slutninger fra studiet til Heidrich m.fl. (2020) om betydningen av naturtypemangfold, men de fant altså en overvekt av positive sammenhenger mellom ulike mål på heterogenitet og artsrikhet, selv om de også viser eksempler på unimodale eller negative sammenhenger.

Janssen m.fl. (2009) har gjort et omfattende studie av betydningen av ulike former for miljømessig heterogenitet for artsrikhet av biller i gammelskog i Canada. De samlet biller med fallfeller og vindusfeller på 70 lokaliteter, og fant henholdsvis 133 og 251 arter. Artsrikhet av bakkelevende og flyvende biller ble forsøkt forklart med ulike mål på heterogenitet i struktur og sammensetning av skogen på lokal skala og landskapskala. En sirkel på 400 m² (11,2 m radius) rundt innsamlingspunktet utgjorde lokal skala. Her ble strukturell heterogenitet kvantifisert ved flere variabler som i hovedsak beskrev variasjon i størrelse på levende og døde trær, samt volum av død ved. Heterogenitet i sammensetning på lokal skala bestod også av flere variabler, som i hovedsak beskrev variasjon av artssammensetning av levende og døde trær, samt relativ dominans av svartgran (*Picea mariana*) og balsamedelgran (*Abies balsamea*).

Landskapskala ble definert som areal innen en radius på 400 eller 800 m rundt innsamlingspunktet (Janssen m.fl. 2009). Strukturell heterogenitet på landskapskala bestod hovedsakelig av variabler som kvantifiserte variasjon i skogalder, samt arealdekke av åpent areal (som vannflater, infrastruktur, brannflater m.fl.). Heterogenitet i skogsammensetning på landskapskala ble kvantifisert ved flere variabler som beskrev sammensetningen av treslag, samt arealdekke av åpent areal. En av disse variablene beskrev antall typer skog, der skogtypene var definert ved ulike grad av dominans av svartgran eller balsamedelgran med innslag av varierende antall andre treslag, eller dominans av furu, osp eller bjørk. Heterogenitet i skogsammensetning på landskapskala er altså svært nær vår definisjon av naturtypemangfold i skog (selv om fokus på dominerende treslag ikke er direkte overførbart til de faktiske NiN-typene i skog), og da spesielt variabelen for antall skogtyper.

Heterogenitet i skogsammensetning på landskapskala ble inkludert i de beste modellene og hadde en positiv effekt på artsrikhet av bakkelevende (tredje beste modell) eller flyvende biller (beste modell), men hadde ingen signifikant effekt alene (selv om variablene økte modellens totale forklaringsevne). Heterogenitet i skogsammensetning lokalt hadde derimot signifikant positiv effekt på artsrikhet av både bakkelevende og flyvende biller. Variasjon i sammensetning av treslag var positivt korrelert med artsrikhet av begge grupper biller.

Honkanen m.fl. (2010) testet hvorvidt areal, habitat-heterogenitet eller energi best forklarte artsrikhet av fugl i skog i Finland. Fugler ble registrert ved linjetaksering i 104 naturreservat, og kun arter med skog som hovedhabitat ble inkludert i analysene, hvilket resulterte i 77 fuglearter. Habitat-heterogenitet ble definert som antall unike kombinasjoner av aldersklasser (4) og kategorier for treslagssammensetning (9) som fantes innen hvert naturreservat, med en maks verdi på 36. Arealet var lik naturreservatets areal. Energi i reservatene ble kvantifisert på tre ulike måter; (i) gjennomsnittlige døgngrader (sum av alle grader over 5°C i vekstsesongen), (ii) totalt volum av trær og (iii) total årlig vekst av trær. Honkanen m.fl. (2010) fant at energi (og da særlig volum eller vekst av trær) var den beste prediktoren for artsrikhet, og energi forklarte alene 68% av variasjonen. Antall skogtyper, altså habitat-heterogenitet, hadde dårlig forklaringsevne i forhold til energi og areal, men Honkanen m.fl. (2010) påpeker at det til dels kan skyldes at denne variabelen var kategorisk og i utgangspunktet hadde en lavere variasjon mellom reservatene enn de andre kontinuerlige forklaringsvariablene.

4.2.2.2 Betydningen av naturtypemangfold for spesifikke arter

Variasjon i naturtyper kan være av betydning for spesifikke arter, som av ulike grunner er avhengige av mer enn en naturtype eller overgangene mellom dem. Det finnes mange eksempler på arter som bruker ulike naturtyper til ulike aktiviteter eller livsfaser, for eksempel mange arter av trebukker med larveutvikling i død ved og voksne individer som spiser pollen og derfor trenger blomsterrike, åpne områder. For disse artene kan variasjon i kronedekke og lysninger være av betydning. Lachat m.fl. (2016) samlet vedlevende biller med såkalte kombi-feller (kombinasjon av vindusfelle og fargefelle) i temperert urskog i Ukraina. En insektfelle ble satt opp i hver av 20 lysninger (150 m² til 4000 m² i utstrekning), 20 kanter mellom skog og lysning og 20 lokaliteter i lukket skog. Selv om ca. 70% av artene kunne forekomme i alle tre habitattyper, så var det også en grad av utskifting av arter. Gradientanalyser viste en tydelig forskjell i artssammensetning fra lukket skog via skogkanter til lysninger. Skogkantene hadde altså en distinkt artssammensetning. Terraube m.fl. (2016) fant også en betydning av skogkanter for fugler i tre regioner i Frankrike. Fugler ble registrert i tre 50 meter brede transekter på hver av 80 lokaliteter, der et transekt fulgte skogkanten, et lå 50 m inn i skogen og et lå 50 m ut i åpent landskap. I alt 1891 individer av 53 fuglearter ble registrert. Selv om seks arter økte i tallrikhet innover i skogen og dermed indikerte en negativ kanteffekt, så var det også to arter (stjertmeis og blåmeis) som responderte positivt med høyere tallrikhet i skogkanten. Når artene ble gruppert i forhold til økologi viste det seg at insektspisende fugl hadde signifikant høyere tallrikhet i skogkanten.

Forskjell i artssammensetning mellom ulike naturtyper (i denne sammenhengen skogtyper) kan også bidra til naturverdien av naturtypemangfold, da hver naturtype potensielt bidrar med spesifikke arter. For skog er det for eksempel godt dokumentert at ulike arter er knyttet til dominans av ulike treslag (Dahlberg & Stokland 2004, Stokland m.fl. 2012). For eksempel kartla Chavez og Macdonald (2010) bakkevegetasjonen på 98 lokaliteter i skog i Canada, og testet hvordan sammensetningen av treslag påvirket dette plantesamfunnet. Gradientanalyse viste at bakkevegetasjonen var signifikant forskjellig under ulike sammensetninger av treslag, og at alle treslags-sammensetninger hadde sine indikatorarter, selv om antallet var størst for lokaliteter dominert av løvtrær. Kraut m.fl. (2016) analyserte vedlevende biller i fem ulike skogtyper til dels dominert av ulike treslag, og fant at artssammensetning i hovedsak skilte tørr boreal skog dominert av furu fra de andre skogtypene, selv om de også fant enkeltarter med preferanse for andre skogtyper, særlig sumpskog. Flere studier dokumenterer at artssammensetningen er ulik mellom løvskog og barskog (f.eks. Hanzelka & Reif 2016, Bartemucci m.fl. 2006, Diaz m.fl. 2006) og at artsrikheten vanligvis er høyere i løvskog (Jin m.fl. 2019, Taboada m.fl. 2010, Bartemucci m.fl. 2006, Diaz m.fl. 2006).

En forskjell i artssammensetning mellom produktive, fuktige skogtyper og tørrere, fattigere skogtyper går igjen i flere studier, selv om slike gradienter gjerne også knyttes til treslag. Runnel og Löhmus (2017) studerte vedlevende sopp i hemiboreal (dvs. boreonemoral) skog i Estland, og fant blant annet at *Junghuhnia collabens*, *Flaviporus citrinellus* og *Fomitopsis rosea* var knyttet til produktiv granskog, mens *Postia guttulata*, *P. leucomellella*, *J. luteoalba* og *P. sericeomollis* var knyttet til fattigere furuskog. Sippola m.fl. (2002) samlet biller med vindusfeller fra 28 lokaliteter i boreal skog i Finland. Lokalitetene var fordelt mellom ung produksjonsskog og gammel-skog, og omfattet skog dominert av furu, gran eller rik blandingsskog med innslag av løvtrær (den siste kategorien kun i gammelskog). Analyser av artssammensetning viste en tydelig forskjell mellom ung produksjonsskog og gammelskog, men i tillegg skilte fattigere furuskog seg tydelig fra produktiv gran- og blandingsskog. Disse mønstrene var tydelige både for vedlevende og ikke-vedlevende biller.

4.2.2.3 Betydningen av naturtypemangfold for refugier

Refugier i økologisk forstand omhandler områder som etter en forstyrrelse eller endring i miljøbetingelser fremdeles rommer en artssammensetning som er tilnærmet lik den som karakteriserte det omkringliggende området før endringen fant sted. Refugier fra forstyrrelser som brann

utspiller sin funksjon på relativt kort tid, mens refugier fra klimaendringer (f.eks. isfrie refugier under istiden) har hatt og sannsynligvis vil ha en funksjon over lenger tid. Effekter av klimaendringer og forstyrrelser som brann og tørke er selvsagt koblet, siden klimaendringene i mange regioner fører til hyppigere og/eller mer intense forstyrrelser.

Refugier kan forekomme av ulike årsaker. Refugier fra skogbrann kan være knyttet til topografi, jordsmonnets vannkapasitet og landskapsmosaikk når det gjelder brannbarrierer som innsjøer, elver og andre naturtyper som vanskelig brenner (**figur 3**, Krawchuck m.fl. 2020). Blant miljøgradientene som definerer typer av fastmarkskogsmark (hovedtype T4) i NiN, er det særlig den fuktigste delen av uttørkingsfare (UF basistrinn ab) som representerer miljøforhold som kjennetegner mulige brannrefugier. I tillegg vil andre fuktige skogtyper som flomskogsmark (T30) og sumpskog (V2, V8) kunne fungere som brannrefugier og -barrierer. Her er det i mindre grad naturtypemangfold enn forekomst av spesielle fuktige naturtyper som er viktig. Mange av de samme aspektene spiller inn for refugier fra tørke og insektutbrudd. Variasjon i treslag kan også redusere risiko for insektutbrudd (Huuskonen m.fl. 2020). Refugier fra klimaendringer avhenger av blant annet topografi og hydrologi (Dobrowski 2011). Bestemte typer topografi, for eksempel konvergente formasjoner som daler, kan føre til oppsamling av kald luft og et mikroklima som skiller seg fra regionale trender. Konvergente landskapsformer, på stor eller liten skala, kan også bidra til akkumulering av fuktighet og dermed motvirke tørke (hvilket også kan bidra til å redusere sannsynligheten for insektutbrudd). Andre topografiske faktorer av betydning er helning og himmelretning, som påvirker solinnstråling, vindeksponering og drenering. Dette har begrenset betydning for lokal temperatur, men kan ha en sterkere effekt på vanntilgjengelighet og snødekke (Dobrowski 2011). Også biotiske faktorer, som habitatdannende arter, er foreslått som mulig kilde til refugier fra klimaendringer (Bulleri m.fl. 2018).



Figur 3. Topografisk variasjon og brannbarrierer som innsjøer kan være av betydning for forekomst av refugier i skog. Foto: Rannveig M. Jacobsen.

Det er anslått at klimaendringene vil føre til at særlig verneområder i nordlige områder vil få nye klimatiske forhold i en stor andel av sin utstrekning, i den grad at man antar at dette vil medføre en utskifting av arter (Hoffmann m.fl. 2019). Topografisk variasjon, som er korrelert med verneområdenes størrelse, er forventet å redusere graden av endring. Men de fleste av de nordlige verneområdene omfattet av studiet til Hoffmann m.fl. (2019) er i denne sammenhengen små og med lite topografisk variasjon. Også norske verneområder er i hovedsak små, over halvparten av alle norske verneområder har mindre enn 1 km² totalareal (Framstad m.fl. 2010). Sammenhengende skogområder innenfor verneområder utgjør derfor også i hovedsak små arealer under 1 km², men det finnes også 140 skogområder på over 10 km² vernet areal (Framstad m.fl. 2017).

Elsen m.fl. (2020) analyserte variasjonen i klimatiske forhold dekket av verneområder i forskjellige land, og i hvilken grad disse verneområdene totalt sett ville omfatte tilsvarende klimatiske forhold under påvirkning av klimaendringer i fremtiden. De viste at landenes verneområder i

fremtiden i liten grad ville representere tilsvarende klimatiske forhold som i dag, hvilket kan resultere i at verneområdene ikke vil være egnet for bevaring av de samme artene som i dag. Men dersom dagens verneområder omfatter større klimatisk variasjon, var det i større grad områder med tilsvarende klimatiske forhold som i dag, også i fremtiden (Elsen m.fl. 2020). Norske verneområder omfatter en relativt stor andel av de klimatiske forholdene i landet, vurdert kun ut fra gjennomsnittlig nedbør og temperatur, selv om det ikke er mange verneområder som representerer de ulike forholdene (Jacobsen m.fl. 2019). Men dekningsgraden er forventet å bli lavere med fremtidige klimaendringer, særlig for nedbør som er predikert å variere mer (Jacobsen m.fl. 2019). Samtidig er analysene i Elsen m.fl. (2020) basert på forventningen om at arter er i stand til å bevege seg mellom verneområder for å finne et egnet klima, altså at verneområdene fungerer som et økologisk nettverk. Hvorvidt dette er tilfellet, vil variere ut fra verneområdenes beliggenhet, det omkringliggende arealet og artenes spredningsevne (Jacobsen m.fl. 2019). Dersom bevegelse mellom verneområder ikke er aktuelt, blir det desto viktigere at hvert enkelt verneområde omfatter variasjon i klimatiske forhold, for eksempel ved variasjon i landskapsformer eller høyde over havet. Klimatiske «krabbefelt» er blitt et begrep for områder som omfatter en klimatisk gradient, typisk temperaturforskjeller ved ulik høyde over havet, slik at arter kan endre utbredelsen sin i respons til klimaendringer (med unntak av artene som allerede er begrenset til områdene høyest oppe, Wilson m.fl. 2007). For at verneområder skal omfatte slike «krabbefelt», kreves gjerne en viss størrelse, eventuelt et økologisk nettverk av verneområder med god funksjonell konnektivitet for de aktuelle artene.

5 Oppsummering av litteraturgjennomgangen

Betydningen av områders størrelse og mangfold av naturtyper for deres naturverdi er to store temaer som berører sentrale spørsmål i teoretisk økologi og et bredt utvalg studier. Selv ved en innsnevring til naturtypen skog er litteraturgrunnlaget for stort til at alt kan dekkes i denne rapporten. Målet for litteraturgjennomgangen har derfor vært å (i) presentere grunnleggende økologisk teori knyttet til disse problemstillingene, (ii) gi en oversikt over hvilke temaer som er av særlig betydning, og (iii) gi eksempler på studier innen disse temaene, med fokus på boreal skog.

Oppsummeringen nedenfor inkluderer kun noen sentrale referanser, utover dette finnes referansene i kapittel 3 og 4.

5.1 Betydningen av størrelse

Betydningen av områders størrelse for deres naturverdi berører flere grunnleggende teorier og diskusjoner innen økologi. I kapittel 3.2.1 presenteres øy-biogeografi (MacArthur & Wilson 1967), SLOSS-debatten (Ovaskainen 2002), metapopulasjonsdynamikk (Hanski 1999), habitatmengde-hypotesen (Fahrig 2013) og debatt rundt betydningen av fragmentering (bl.a. Fahrig 2017, Fletcher m.fl. 2018). SLOSS-debatten er mer fremtredende i litteratur fra før tusenårsskiftet, mens debatten rundt habitatmengde-hypotesen og betydningen av fragmentering som sådan fremdeles pågår. Hvorvidt områdestørrelse (og isolasjon) er av betydning i seg selv, eller kun som en del av total mengde habitat i landskapet, er en del av kjernen i den debatten.

Vi har vurdert betydningen av områdestørrelse for tre aspekter ved naturverdi; artsrikhet, spesifikke arter og økologiske prosesser. Flere studier dokumenterer at total mengde habitat innen ulike avstander er positivt korrelert med artsrikhet, mens resultatene er noe mer varierende for områdestørrelse som sådan. Men selv i studier der total artsrikhet ikke er høyest i større områder, kan artsrikhet av spesialister eller sjeldne arter øke med områdestørrelse. Et nøkkelspørsmål i denne diskusjonen er hvilke arter som er aktuelle og hvilke habitatkrav og spredningsstrategier de har, sammenholdt med den romlige skalaen for fordeling av de aktuelle habitategenskapene i landskapet. Hvis artene opplever landskapets struktur på en fin skala, kan mange små habitatområder fungere godt, men dersom artene opplever landskapet på grov skala, vil trolig samling av habitatet i færre og større områder være nødvendig for å bevare levedyktige populasjoner. Det er dessuten flere eksempler på arter som krever store leveområder, som rovdyr og storfugl.

Fri utfoldelse av økologiske prosesser som brann og flom krever også ofte store areal. Forstyrrelser som brann og barkbilleutbrudd blir i stor grad kontrollert i skog i dag, men selv kontrollert brann i verneområder krever et visst areal for å kunne oppfylle sin økologiske funksjon samtidig som området rommer kilder til arter som kan rekolonisere brannarealet over tid.

5.2 Betydningen av naturtypemangfold

Bevaring av «variasjonsbredden av naturtyper» er et mål i seg selv for områdevernet i Norge (jf. Boks 1, kap. 1), men det er ikke gitt at dette skal være formålet for hvert enkelt verneområde. Et mangfold av naturtyper kan likevel medføre naturverdier utover dette, som høyere artsrikhet, levested for spesifikke arter og forekomst av refugier fra miljømessige endringer.

Betydningen av miljømessig variasjon for artsrikhet er et grunnleggende tema innen økologi, ofte diskutert som «heterogenitet-diversitet-hypotesen». Det er foreslått at større miljømessig heterogenitet kan gi grunnlag for større artsrikhet ved et økt antall økologiske nisjer, en større sannsynlighet for forekomst av refugier (som øker arters overlevelse over tid) og/eller en større sannsynlighet for artsdannelse (på grunn av større sannsynlighet for geografisk eller økologisk

isolasjon). Mange studier støtter «heterogenitet-diversitet-hypotesen» (Stein m.fl. 2014), selv om det er stor variasjon i hva slags variabler som brukes til å kvantifisere miljømessig heterogenitet.

I forhold til kriteriene for naturverdi foreslått for kartlegging av skog av Framstad m.fl. (2018a), er det mangfold av skogtyper som er relevant (eller helt spesifikt antall NiN-grunntyper, Halvorsen m.fl. 2016). Vi fant få studier som tester betydningen av antall skogtyper for artsrikhet, men Janssen m.fl. (2009) viste at antall skogtyper bidro til å forklare artsrikhet av biller. Andre relaterte variabler, som plantediversitet og variasjon i treslagssammensetning, har vist seg å være positivt korrelert med artsrikhet i skog i andre studier. Det er derimot mange studier som dokumenterer at spesifikke arter er knyttet til bestemte typer skog, ofte knyttet til variasjon i treslag, fuktighet og produktivitet. Enkelte arter kan også være knyttet til selve kantområdene, selv om de fleste studiene av dette omhandler overganger mellom skog og åpent habitat.

Variasjon i topografi, lokalklima og jordsmonn er aspekter ved miljømessig variasjon som kan bidra til forekomst av refugier fra klimaendringer og/eller forstyrrelser som skogbrann, og som kan kobles til variasjon i naturtyper. Verneområder som dekker større klimatiske variasjon i dag, for eksempel ved gradienter i høyde over havet som skaper klimatiske «krabbefelt», har større sannsynlighet for å romme egnede klimatiske forhold også i fremtiden for artene som finnes i områdene i dag.

5.3 Koblingen mellom størrelse og naturtypemangfold

En av de grunnleggende årsakene til at større områder ofte rommer flere arter, er at større områder ofte dekker en større miljømessig variasjon. Hoffmann m.fl. (2019) viste for eksempel at verneområders størrelse ofte er korrelert med deres dekning av topografisk variasjon. Altså vil sannsynligvis størrelse og antall naturtyper ofte være korrelert.

Meta-analysen til Stein m.fl. (2014) viste at den positive korrelasjonen mellom miljømessig heterogenitet og artsrikhet var sterkere i større områder. I noen tilfeller kan sammenhengen mellom miljømessig heterogenitet og artsrikhet være unimodal, altså at økt miljømessig heterogenitet innen et begrenset areal kun gir en positiv effekt opp til et visst punkt, mens for mye heterogenitet kan resultere i en negativ effekt på artsrikhet (Allouche m.fl. 2012). Den vanligste forklaringen foreslått for slike mønster er at for et begrenset areal vil økt miljømessig heterogenitet resultere i mindre areal for hver naturtype, og at ved små areal vil dette fortere medføre for små populasjoner og dermed negative effekter for artene. Foreløpig er det relativt få studier som dokumenterer slike unimodale sammenhenger mellom heterogenitet og artsrikhet, potensielt drevet av en interaksjon med områdestørrelse (Stein m.fl. 2014).

6 Områders størrelse og mangfold av naturtyper i systemet for vurdering av områders naturverdi

I kapittel 3 og 4 ovenfor har vi gjennomgått i hvilken grad skogområders størrelse og naturtypemangfold representerer naturverdier som bør legges til grunn ved vurdering av skogområders verdi som mulige verneområder. I denne gjennomgangen er hvert av disse kriteriene vurdert isolert. I systemet for å vurdere skogområders naturverdi som er foreslått i Framstad m.fl. (2018a), inngår disse kriteriene i en større sammenheng, med noen gitte føringer. Disse føringene kan ha betydning for hvordan kriteriene for områdestørrelse og naturtypemangfold vil påvirke en samlet vurdering av et skogområdes naturverdi. De viktigste av disse knytter seg til:

- Verdien til et gitt område vurderes ut fra områdets spesifikke egenskaper uten å trekke inn kunnskap om andre områders naturverdi eller karakteristika ved regionen området ligger i.
- Hvilke aspekter ved naturverdi som dekkes av andre kriterier.
- Hvordan skårene for de ulike kriteriene veies sammen til en samlet skår for naturverdi for området.

Nedenfor drøfter vi kort hvordan slike forhold kan innvirke på betydningen av et områdes størrelse og naturtypemangfold for samlet naturverdi.

6.1 Hvert skogområde vurderes individuelt

Forslaget til vurdering av naturverdien til et kandidatområde for skogvern (Framstad m.fl. 2018a) legger opp til at hvert enkelt område i utgangspunktet vurderes ut fra sine spesifikke egenskaper, uten å ta hensyn til andre kandidatområder eller områdets regionale plassering. Begrunnelsen for dette er at de som skal vurdere områdets naturverdi ut fra fastlagte kriterier, ikke har full oversikt over andre eksisterende eller kommende kandidatområder. Dessuten innebærer en skåring av et områdes naturverdi ut fra faste kriterier for all skog at slike skårer for ulike områder kan sammenliknes direkte. Metoden foreslår at det er forvaltningen som skal avveie ulike kandidatområder mot hverandre og ev. justere for regionale forutsetninger for å oppnå en gitt skår for ulike kriterier, siden forvaltningen vil ha den beste oversikten over områdene som skal vurderes.

En slik individuell skåring av naturverdi for et gitt område innebærer at vurderinger av hvordan områdets egenskaper spiller sammen med andre kandidatområders egenskaper, ikke vil være mulig. Områdets egenskaper kan bare settes inn i en større sammenheng om det allerede finnes publiserte oversikter over karakteristika ved eksisterende skogvernområder (jf. Framstad m.fl. 2017). Mangel på innsikt om andre kandidatområder gjør at det er vanskelig å gi en god vurdering av om det aktuelle området dekker naturtyper som ellers i liten grad er representert (eller vil bli representert) i regionen. Tilsvarende vil det være vanskelig å vurdere om den strukturelle konnektiviteten med andre verneområder er så god at området vil kunne inngå i et tett nettverk av verneområder av tilsvarende type, der det samlede arealet av verneområdene og ikke arealet av hvert enkelt verneområde betyr noe for artenes langsiktige overlevelse. Hvordan verneområdenes funksjonelle konnektivitet faktisk oppleves for tilknyttete arter, er i alle tilfeller vanskelig å vurdere uten spesifikke studier enkeltarter eller artsgrupper.

Ved individuell skåring av skogområders naturverdi kan det dermed argumenteres for at både områdets størrelse og dets mangfold av naturtyper må gis større vekt enn om man umiddelbart kunne vurdere områdets fulle økologiske betydning i sammenheng med andre tilsvarende eksisterende og kommende verneområder. Et stort og mangfoldig område vil isolert sett ha bedre muligheter for å sikre langsiktig overlevelse av tilknyttete arter enn flere mindre områder. Siden vi ikke vil ha god kunnskap om andre eksisterende og kommende skogvernområder, vil et føre var-perspektiv tilsa at områdets størrelse og mangfold bør tillegges større vekt enn om vi hadde slik innsikt om alle andre områder.

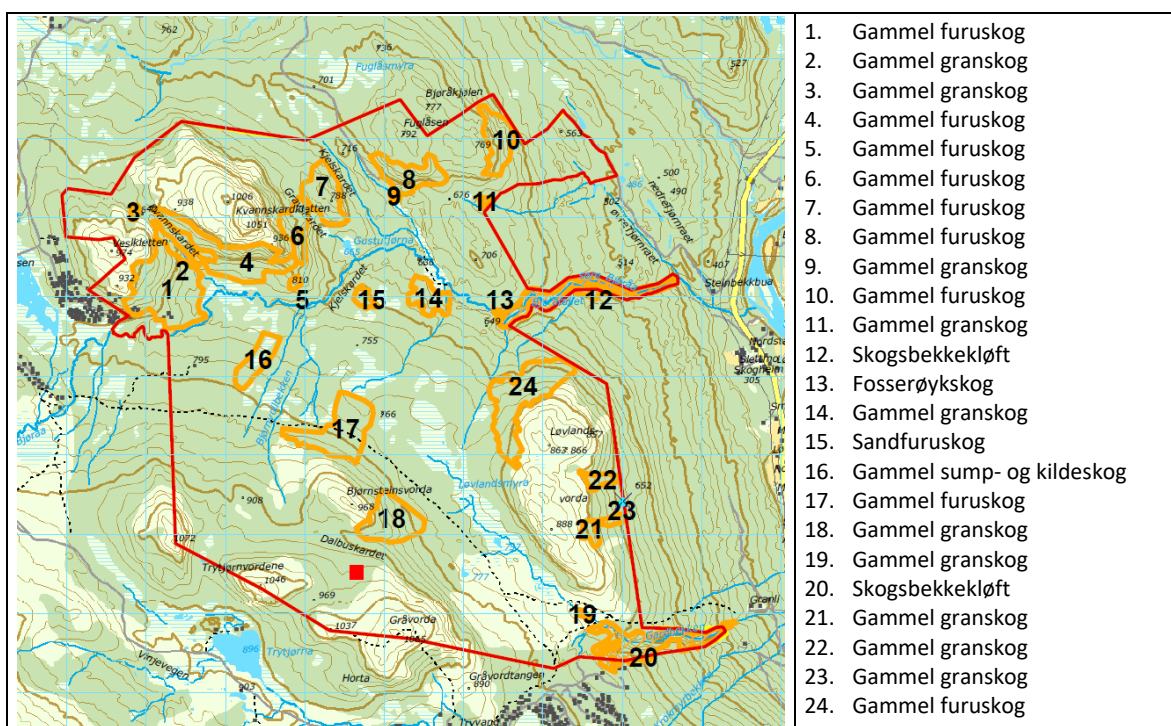
Realiteten for norske skogvernområder er at de fleste er små, eller har små sammenhengende arealer med skog, og ligger forholdsvis langt fra hverandre (Framstad m.fl. 2017, Jacobsen m.fl. 2019). Generelt vil dermed grupper av slike verneområder i mindre grad fungere som sammenhengende nettverk.

I hvor stor grad verneområder og nøkkelbiotoper faktisk opptrer som isolerte øyer eller ikke, vil også avhenge av hvor intensivt skogbrukslandskapet blir utnyttet og artenes spredningsevne i slike landskap. Det er i dag en betydelig hogst i norske skoger, og mye naturskog (gjenværende ikke flatehogd skog) avvikles årlig. Skoglandskapet forventes å bli utnyttet enda sterkere i årene framover, slik at avsatte verneområder trolig vil bli funksjonelt mer isolert fra hverandre, selv om vernet skogareal må økes for å nå den vedtatte målsettingen om vern av 10 % av skogen.

Kvannskardkletten naturreservat viser et konkret eksempel på fordeling av ulike små områder med stor naturverdi ('kjerneområder') innen et større naturreservat. Både størrelse og avstand mellom forekomstene av de ulike typene 'kjerneområder' kan innebære utfordringer for utveksling av arter. Samlet innen et større verneområde vil imidlertid mye av det omgivende arealet etter hvert utvikle naturskogskvaliteter som kan lette artsutvekslingen mellom områder med gammel skog.

Eksempel på vurdering av store områder – Kvannskardkletten naturreservat

Området er et stort område på 35497 daa og i toppsjiktet når det gjelder kvalitet/verdi. Det er vernet som Kvannskardkletten naturreservat. Rapport for området finnes her: http://lager.biofokus.no/omraadebeskrivelser/Frivilligvern2016_SoereBjoeraadalen.pdf.



Kart med kjerneområder. Følgende ulike skogtyper inngår: gammel furuskog, gammel granskog, skogsbekkekløft, fosserøykskog, sandfuruskog, gammel sump- og kildeskog.

Innenfor det foreslåtte verneområdet er det avgrenset en del kjerneområder. Dette er vurdert å være de viktigste arealene og oppfyller kriteriene som naturtype etter DN-håndbok 13 (DN 2007b). Erfaringsmessig vil en stor andel av truede arter bli registrert i kjerneområdene. Dette skyldes trolig både at det her letes mer etter arter, og at dette er de områdene med flest aktuelle livsmiljø for de aktuelle artene. Mellomliggende

areal vil ha en lavere 'verdi', men i de fleste tilfellene vil også disse arealene kunne fungere som gode spredningskorridorer.

Eksempler på avstander mellom kjerneområder i Kvannskardkletten:

- 12–20 (to skogsbekkekløfter): 4 km
- 18–21 (gammel granskog): 2 km
- 7–8 (gammel furuskog): 0,56 km
- 17–18 (gammel furuskog/gammel granskog): 0,5 km

Kartet viser at selv innenfor et verneområde har vi et fragmentert landskap. Dette kan skyldes naturgitte forutsetninger, men ofte skyldes slik fragmentering tidligere skogbrukshistorikk. Typisk har kjerneområdene gammel skog med mye død ved, mens mellomliggende areal består av gammel plukkhogd skog med begrenset mengde død ved. På sikt vil mellomliggende skog bli eldre, med økt mengde død ved, og skogen vil i større grad egne seg for arter knyttet til gammel naturskog. For et slikt område vil vi dermed ha viktige kjerneområder med mange arter som kan spre seg til mellomliggende areal etter hvert som habitatkvaliteten her øker.

Avstand mellom egnete livsmiljø vil være av betydning når man skal vurdere økologisk nettverk. I et hardt drevet skoglandskap fant Penttilä m.fl. (2006) en betydelig effekt på artsmangfoldet som følge av isolasjon. Gjennomsnittlig avstand var da på ca. 1,5 km. Berglund og Jonsson (2001) fant ingen effekt av isolasjon hvor avstand mellom hvert skogområde var 200–300 meter. Avstand mellom de ulike kjerneområdene i Kvannskardkletten varierer. De to bekkekløftene ligger ca. 4 km fra hverandre, mens f.eks. kjerneområde nr. 18 ligger 2 km fra nærmeste andre kjerneområde med gammel granskog.

Problemstillingen blir dermed om det er best å klumpe sammen kjernearealer i større verneområder, slik det er gjort i Kvannskardkletten, eller om det er like bra eller bedre å ivareta mindre, men mer spredte verneområder. En konsekvens av det siste vil være at det trass i flere (mindre) verneområder sannsynligvis vil bli for lange avstander mellom disse til at nettverket av slike verneområder kan fungere som habitat for robuste metapopulasjoner for arter knyttet til spesielle ressurser i verneområdene.

Dette har også et forvaltningsmessig aspekt der det er mer kostnadseffektivt å verne og forvalte store områder, noe forvaltningen får vurdere.

6.2 Størrelse og mangfold av naturtyper sett i sammenheng med øvrige verdikriterier

Forslaget til Framstad m.fl. (2018a) spesifiserer en rekke kriterier for å skåre et skogområdes naturverdi (**tabell 1**). I tillegg ble det spesifisert kriterier for ev. nedveiging av samlet naturverdi knyttet til arrondering (skogandel <100 m fra grensa til området) og arealandel for ulike inngrep (hogst, infrastruktur) og fremmedartsinnslag. Kriteriene i **tabell 1** er gruppert til kriterier som kan sies å dekke i hovedsak ulike sider ved naturgitt mangfold, naturskogs nærhet og størrelse. Her er naturtypemangfold spesifisert som antall grunntyper av skogsmark i NiN-systemet, og dette kriteriet inngår sammen med andre kriterier for naturmangfold. Størrelse er satt opp som et separat kriterium. I sammenveiging av de enkelte kriterienes skårer til en samlet skår for området er naturgitt mangfold, naturskogs nærhet og størrelse betraktet som distinkte dimensjoner ved naturverdi (jf. kap. 5.3 for mer om sammenveiging).

Under naturgitt mangfold finner vi andre kriterier som dels dekker mangfold av arealtyper innen området og dels mangfold av treslag. Alle disse andre kriteriene er formulert slik at de vektlegger arealandelen av spesielle naturtyper, landformer eller treslag som anses å være mindre vanlige i norsk skog og ellers antas å ha særlig verdi for artsmangfoldet. Det er altså området arealandel med spesielle skogarealer og habitat for spesielle arter som særlig vektlegges for alle kriterier, unntatt kriteriet for naturtypemangfold. Det er bare dette kriteriet som åpner for å vektlegge hele bredden av naturmangfoldet, både for naturtyper og habitater for arter. Det innebærer at det bare er dette kriteriet som vektlegger vanlige naturtyper på linje med sjeldnere naturtyper.

Tabell 1 Oversikt over kriteriene angitt av Framstad m.fl. (2018a) for å angi et skogområdes naturverdi. Hvert kriterium gis en skår fra 0 til 3, knyttet til spesifikke grenseverdier for måleva-riabelen for kriteriet. (Litt justert fra tabell 5 i Framstad m.fl. 2018a)

	0	1	2	3	merknad	
Naturgitt mangfold						
A	Antall grunntyper	1	2-4	4-10	>10	Max antall grunntyper: 30
B	Arealandel av kalkrike typer og andre, ikke-kalkrike, typer av særlig forvaltningsinteresse	0	>0-6,25%	6,25-25%	>25%	Tilpasset A9-måleskala
C	Arealandel av spesielle landformer	0	>0-6,25%	6,25-25%	>25%	Her avgrenset til bekkekløfter, leirraviner og talus; tilpasset A9-måleskalaen
D1	Andel av edellauvtrær og rogn, osp, selje for hele området	0%	>0-2,5%	2,6-25%	>25%	Andel av grunnflateveid trevolum; tilpasset A9-måleskala
D2	Andel av edellauvtrær og rogn, osp, selje for kalkrike grunntyper i området	0%	>0-10%	10-50%	>50%	Andel av grunnflateveid trevolum; tilpasset A9-måleskala
Naturskogs nærhet						
E	Død ved arealfigur, arealandel	0	1-5%	5-20%	>20%	
F	Død ved mengde (m ³ /daa)	<0,1	0,1-1,3	1,4-4,1	>4,1	Omregnes fra antall pr daa: 0,2 m ³ pr middels stokk og 1 m ³ pr stor stokk
G	Død ved variasjon	0-3	4-7	7-9	>10	Summerte vektorer for aktuelle dødvedkategorier; max 11
H	Gamle/store trær arealfigur, arealandel	0	1-2%	3-5%	>5%	
I	Gamle/store trær, antall pr daa	<1	1-2	2-4	>4	Tilpasset T4-måleskala
J	Trær med spesielt livsmedium, antall pr daa	<1	1-2	2-4	>4	Tilpasset T4-måleskala
K Størrelse: Areal av skogsmark						
K1	Barskog, bjørkeskog i NB og MB		<2 km ²	2-10 km ²	>10 km ²	Størrelse vil alltid ha en verdi
K2	Fattig barskog, barblandingskog i SB og BN		<1 km ²	1-5 km ²	>5 km ²	
K3	Edellauvskog, rike lavlandsskoger, boreal regnskog, bekkekløfter, kalkskog etc		<0,2 km ²	0,2-0,7 km ²	>0,7 km ²	

I den foreslåtte metoden er det lagt opp til at områdetets størrelse skal være et selvstendig kriterium for naturverdi. Dette kriteriet kan sies å fange opp egenskaper knyttet til områdetets størrelse i seg selv, dekning av ulike typer naturvariasjon, mulighet for å ivareta økologiske prosesser, og robusthet mot ytre påvirkninger, inkludert påvirkninger i kantsonen (kanteffekter). Av de øvrige kriteriene er det bare kriteriet for naturtypemangfold som kan sies å dekke noe av de samme egenskapene som størrelseskriteriet. Alle andre kriterier vektlegger spesielle deler av naturvariasjonen, enten som naturgitt mangfold eller som naturskogs nærhet.

Det er i hovedsak en prinsipiell vurdering om kriterier for naturgitt mangfold kun skal omfatte spesielle naturtyper og habitater for arter eller om slike kriterier også skal omfatte den fulle bredden av naturmangfoldet. Dette kan imidlertid i prinsippet gi en lite representativ fordeling av naturvariasjonen i verneområdene, selv om det i praksis neppe er noen mangel på vern av vanlige naturtyper. Tilsvarende er det en prinsipiell vurdering om områdetets størrelse, og de tilknyttede egenskapene, skal vektlegges som uttrykk for naturverdi. Ser vi på formålene for verneområder

i naturmangfoldloven (jf. **boks 1**), synes det åpenbart at både naturtypemangfold og størrelse er relevante kriterier. Sammen dekker disse kriteriene variasjonsbredden av naturtyper og habitater for arter, større intakte økosystemer, og økologiske og landskapsmessige sammenhenger. Formålene som er spesifisert for naturreservater, er mer innrettet mot de spesielle delene av mangfoldet. I tillegg må det tillegges betydelig vekt at store og varierte verneområder i større grad vil være robuste mot ytre påvirkninger som f.eks. klimaendringer, enn små og enhetlige områder.

6.3 Betydningen av systemet for sammenveiling av verdikriterier

I forslaget til metode for samlet naturverdi av skogområder vurdert for vern (Framstad m.fl. 2018a) er det beskrevet hvordan verdiene for de ulike kriteriene kan sammenveies for å gi en samlet skår for naturverdi. Denne prosessen har flere ledd som vil ha konsekvenser for hvordan de ulike kriteriene bidrar til samlet naturverdi:

- Det gis en skår for hvert kriterium basert på grenseverdier for den underliggende variabelen for kriteriet (jf. **tabell 1**).
- Deretter beregnes det en samlet skår for henholdsvis naturgitt mangfold, naturskogs nærhet og størrelse. Her beregnes en veid eller uveid gjennomsnittsskår for henholdsvis naturgitt mangfold og naturskogs nærhet (siden disse omfatter mer enn ett kriterium).
- Deretter beregnes et veid eller uveid gjennomsnitt av alle tre skårene for naturgitt mangfold, naturskogs nærhet og størrelse.

Hvor grenseverdiene settes, hvilke vektore som tillegges de ulike kriteriene, samt hvordan man beregner samlet skår, vil påvirke hvordan verdier for enkeltkriterier slår ut for samlet naturverdi for et skogområde. Dette påvirker ikke de underliggende egenskapene som hvert kriterium representerer, men det gjør det mulig å justere hvordan disse egenskapene kommer til uttrykk for samlet naturverdi. I utprøving av den nye metoden for å angi skogområders naturverdi har det imidlertid ikke kommet fram klare faglige grunner som skulle tilsi en bestemt vektning eller sammenstilling av visse kriterier framfor andre. Den eneste klare grunnen til ulik vektning av kriterier er om noen kriterier i stor grad dekker samme egenskap ved naturverdi, slik man f.eks. kan anse at kriteriene D1 og D2 gjør for naturgitt mangfold i **tabell 1**.

En forsøksvis konklusjon er dermed at det må tas en prinsipiell vurdering av om de enkelte kriteriene dekker egenskaper ved naturverdi som bør inkluderes i samlet naturverdi for et skogområde. En slik vurdering må knyttes til overordnede nasjonale mål for naturmangfoldet, som å ta vare på truet natur og sikre økosystemer i god tilstand (Meld. St. 14. 2015-2016), så vel som til målene for vern av skog (**boks 1**).

Gjennomgangen av problemstillingene knyttet til områders størrelse og naturtypemangfold tilsier at disse representerer relevante kriterier for naturverdi knyttet til vern:

- Områders størrelse er knyttet til mulighetene for å ivareta leveområder for arter med store arealkrav og naturlig skogdynamikk. De vil være mer robuste overfor ytre påvirkninger (kanteffekter) og vil ha bedre mulighet for tilpasning til klimaendringer og andre større miljøendringer siden de vil ha sammenhengende arealer uten annen sterk påvirkning (f.eks. fra arealbruk).
- Mindre områder kan i mange tilfeller samlet ivareta leveområder for flere arter enn tilsvarende areal samlet i færre større områder, men norske verneområder vil trolig være for isolert fra hverandre til å fungere som et sammenhengende økologisk nettverk av verneområder.
- Mangfold av naturtyper kan betraktes som et selvstendig verdikriterium. Det er samtidig i betydelig grad korrelert med områdestørrelse, dvs. at større områder oftest også har større naturtypemangfold. Større mangfold av naturtyper gir, som større områder, også bedre muligheter for tilpasning til større miljøendringer.

- Stort mangfold av naturtyper gir potensielt flere ulike habitater og dermed mulighet for større artsmangfold enn områder med få naturtyper. Mangfold av naturtyper på lokal skala kan også være viktig for arter som bruker ulike naturtyper i sin livssyklus. Stort mangfold av naturtyper medfører imidlertid også at den gjennomsnittlige arealandelen av de ulike naturtypene blir mindre, noe som særlig kan gå utover andelen av sjeldne og ofte spesielt verdifulle naturtyper for artsmangfoldet.

7 Referanser

- Abrego, N., Bassler, C., Christensen, M. & Heilmann-Clausen, J. 2015. Implications of reserve size and forest connectivity for the conservation of wood-inhabiting fungi in Europe. *Biological Conservation* 191: 469-477.
- Allouche, O., Kalyuzhny, M., Moreno-Rueda, G., Pizarro, M. & Kadmon, R. 2012. Area-heterogeneity tradeoff and the diversity of ecological communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109(43): 17495-17500.
- Barthemucci, P., Messier, C. & Canham, C.D. 2006. Overstory influences on light attenuation patterns and understory plant community diversity and composition in southern boreal forests of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 36(9): 2065-2079.
- Berglund, H. & Jonsson, B.G. 2001. Predictability of plant and fungal species richness of old-growth boreal forest islands. *Journal of Vegetation Science* 12(6): 857-866.
- Bouget, C. & Parmain, G. 2016. Effects of landscape design of forest reserves on Saproxylic beetle diversity. *Conservation Biology* 30(1): 92-102.
- Brandrud, T.E. 2002. Evaluering av skogvernet i Norge. NINA Fagrapport 54: 1-146.
- Bulleri, F., Eriksson, B.K., Queiros, A., Airoldi, L., Arenas, F., Arvanitidis, C., Bouma, T.J., Crowe, T.P., Davoult, D., Guizien, K., Ivesa, L., Jenkins, S.R., Michalet, R., Olabarria, C., Procaccini, G., Serrao, E.A., Wahl, M. & Benedetti-Cecchi, L. 2018. Harnessing positive species interactions as a tool against climate-driven loss of coastal biodiversity. *Plos Biology* 16(9).
- Carnicer, J., Brotons, L., Herrando, S. & Sol, D. 2013. Improved empirical tests of area-heterogeneity tradeoffs. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110(31): E2858-E2860.
- Chávez, V. & Macdonald, S. 2010. The influence of canopy patch mosaics on understory plant community composition in boreal mixedwood forest. *Forest Ecology and Management* 259(6): 1067-1075.
- Deane, D.C., Nozohormehrabad, P., Boyce, S.S. & He, F. 2020. Quantifying factors for understanding why several small patches host more species than a single large patch. *Biological Conservation* 249: 108711.
- Diaz, L. 2006. Influences of forest type and forest structure on bird communities in oak and pine woodlands in Spain. *Forest Ecology and Management* 223(1-3): 54-65.
- DN 2007a. Naturfaglige registreringer i skog. Mal for metodikk og rapportering. DN, upublisert notat. Direktoratet for naturforvaltning.
- DN 2007b. Kartlegging av naturtyper – verdsetting av biologisk mangfold. Håndbok 13. Direktoratet for naturforvaltning.
- Dobrowski, S.Z. 2011. A climatic basis for microrefugia: the influence of terrain on climate. *Global Change Biology* 17(2): 1022-1035.
- Edenius, L. & Sjöberg, K. 1997. Distribution of birds in natural landscape mosaics of old-growth forests in northern Sweden: relations to habitat area and landscape context. *Ecography* 20(5): 425-431.
- Elsen, P. R., Monahan, W. B., Dougherty, E. R., & Merenlender, A. M. (2020). Keeping pace with climate change in global terrestrial protected areas. *Science advances*, 6(25), eaay0814.
- Fahrig, L. 2013. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography* 40(9): 1649-1663.
- Fahrig, L. 2017. Ecological Responses to Habitat Fragmentation Per Se. I: Futuyma, D. J. (red.) *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, Vol 48. S. 1-23.
- Fahrig, L., Arroyo-Rodriguez, V., Bennett, J.R., Boucher-Lalonde, V., Cazetta, E., Currie, D.J., Eigenbrod, F., Ford, A.T., Harrison, S.P., Jaeger, J.A.G., Koper, N., Martin, A.E., Martin, J.L., Metzger, J.P., Morrison, P., Rhodes, J.R., Saunders, D.A., Simberloff, D., Smith, A.C., Tischendorf, L., Vellend, M. & Watling, J.I. 2019. Is habitat fragmentation bad for biodiversity? *Biological Conservation* 230: 179-186.
- Fletcher, R.J., Didham, R.K., Banks-Leite, C., Barlow, J., Ewers, R.M., Rosindell, J., Holt, R.D., Gonzalez, A., Pardini, R., Damschen, E.I., Melo, F.P.L., Ries, L., Prevedello, J.A., Tscharrntke, T., Laurance, W.F., Lovejoy, T. & Haddad, N.M. 2018. Is habitat fragmentation good for biodiversity? *Biological Conservation* 226: 9-15.
- Framstad, E., Blindheim, T., Erikstad, L., Thingstad, P.G. & Sloreid, S.-E. 2010. Naturfaglig evaluering av norske verneområder. NINA Rapport 535.

- Framstad, E., Blindheim, T., Granhus, A., Nowell, M. & Sverdrup-Thygeson, A. 2017. Evaluering av norsk skogvern i 2016. Dekning av mål for skogvernet og behov for supplerende vern. NINA Rapport 1352.
- Framstad, E., Halvorsen, R., Storaunet, K.O. & Sverdrup-Thygeson, A. 2018a. Kriterier for naturverdi i skog. NINA Rapport 1447.
- Framstad, E., Bryn, A., Dramstad, W. & Sverdrup-Thygeson, A. 2018b. Grønn infrastruktur. Landskapsøkologiske sammenhenger for å ta vare på naturmangfoldet. NINA Rapport 1410.
- Götmark, F., & Thorell, M. (2003). Size of nature reserves: densities of large trees and dead wood indicate high value of small conservation forests in southern Sweden. *Biodiversity & Conservation*, 12(6), 1271-1285.
- Gotmark, F., von Proschwitz, T. & Franc, N. 2008. Are small sedentary species affected by habitat fragmentation? Local vs. landscape factors predicting species richness and composition of land molluscs in Swedish conservation forests. *Journal of Biogeography* 35(6): 1062-1076.
- Haddad, N.M., Brudvig, L.A., Clobert, J., Davies, K.F., Gonzalez, A., Holt, R.D., Lovejoy, T.E., Sexton, J.O., Austin, M.P. & Collins, C.D. 2015. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances* 1(2): e1500052.
- Halstead, K.E., Alexander, J.D., Hadley, A.S., Stephens, J.L., Yang, Z. & Betts, M.G. 2019. Using a species-centered approach to predict bird community responses to habitat fragmentation. *Landscape Ecology* 34(8): 1919-1935.
- Halvorsen, R., Bryn, A. & Erikstad, L. 2016. NiNs systemkjerne – teori, prinsipper og inndelingskriterier. *Natur i Norge*, Artikkel 1 (versjon 2.1.0). Artsdatabanken.
- Hanski, I. 1999. *Metapopulation ecology*. Oxford University Press, New York, USA.
- Hanski, I. 2015. Habitat fragmentation and species richness. *Journal of Biogeography* 42(5): 989-993.
- Hanzelka, J. & Reif, J. 2016. Effects of vegetation structure on the diversity of breeding bird communities in forest stands of non-native black pine (*Pinus nigra* A.) and black locust (*Robinia pseudo-acacia* L.) in the Czech Republic. *Forest Ecology and Management* 379: 102-113.
- Heidrich, L., Bae, S., Levick, S., Seibold, S., Weisser, W., Krzystek, P., Magdon, P., Nauss, T., Schall, P., Serebryanyk, A., Wollauer, S., Ammer, C., Bassler, C., Doerfler, I., Fischer, M., Gossner, M.M., Heurich, M., Hothorn, T., Jung, K., Kreft, H., Schulze, E.D., Simons, N., Thorn, S. & Muller, J. 2020. Heterogeneity-diversity relationships differ between and within trophic levels in temperate forests. *Nature Ecology & Evolution* 4(9): 1204-+.
- Hoffmann, S., Irl, S.D.H. & Beierkuhnlein, C. 2019. Predicted climate shifts within terrestrial protected areas worldwide. *Nature Communications* 10.
- Hokkanen, P.J., Kouki, J. & Komonen, A. 2009. Nestedness, SLOSS and conservation networks of boreal herb-rich forests. *Applied Vegetation Science* 12(3): 295-303.
- Honkanen, M., Roberge, J.M., Rajasarkka, A. & Monkkonen, M. 2010. Disentangling the effects of area, energy and habitat heterogeneity on boreal forest bird species richness in protected areas. *Global Ecology and Biogeography* 19(1): 61-71.
- Hortal, J., Carrascal, L.M., Triantis, K.A., Thébault, E., Meiri, S. & Sfenthourakis, S. 2013. Species richness can decrease with altitude but not with habitat diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110(24): E2149-E2150.
- Huuskonen, S., Domisch, T., Finér, L., Hantula, J., Hynynen, J., Matala, J., Miina, J., Neuvonen, S., Nevalainen, S. & Niemistö, P. 2020. What is the potential for replacing monocultures with mixed-species stands to enhance ecosystem services in boreal forests in Fennoscandia? *Forest Ecology and Management* 479: 118558.
- Jacobsen, R. M., Dillinger, B., Blumentrath, S., Framstad, E. Effekter av et supplerende vern på verneområdenes funksjon som økologiske nettverk og toleranse for klimaendringer. 2019. NINA Rapport 1666. Norsk institutt for naturforskning.
- Janssen, P., Fortin, D. & Hebert, C. 2009. Beetle diversity in a matrix of old-growth boreal forest: influence of habitat heterogeneity at multiple scales. *Ecography* 32(3): 423-432.
- Jin, Y.S., Hu, Y.K., Wang, J., Liu, D.D., Lin, Y.H., Liu, G., Zhang, Y.H. & Zhou, Z.Q. 2019. Diversity of Understory Communities in Boreal Forests: Influences of Forest Type, Latitude, and Spatial Scale. *Forests* 10(11): 11.
- Kolk, J. & Naaf, T. 2015. Herb layer extinction debt in highly fragmented temperate forests - Completely paid after 160 years? *Biological Conservation* 182: 164-172.
- Komonen, A., Penttilä, R., Lindgren, M. & Hanski, I. 2000. Forest fragmentation truncates a food chain based on an old-growth forest bracket fungus. *Oikos* 90(1): 119-126.

- Kramer, A. M., Dennis, B., Liebhold, A. M., & Drake, J. M. (2009). The evidence for Allee effects. *Population Ecology*, 51(3), 341.
- Kraut, A., Liira, J. & Lohmus, A. 2016. Beyond a minimum substrate supply: Sustaining saproxylic beetles in semi-natural forest management. *Forest Ecology and Management* 360: 9-19.
- Krawchuk, M.A., Meigs, G.W., Cartwright, J.M., Coop, J.D., Davis, R., Holz, A., Kolden, C. & Meddens, A.J.H. 2020. Disturbance refugia within mosaics of forest fire, drought, and insect outbreaks. *Frontiers in Ecology and the Environment* 18(5): 235-244.
- Kulha, N., Pasanen, L., Holmstrom, L., De Grandpre, L., Kuuluvainen, T. & Aakala, T. 2019. At What Scales and Why Does Forest Structure Vary in Naturally Dynamic Boreal Forests? An Analysis of Forest Landscapes on Two Continents. *Ecosystems* 22(4): 709-724.
- Lachat, T., Chumak, M., Chumak, V., Jakoby, O., Muller, J., Tanadini, M. & Wermelinger, B. 2016. Influence of canopy gaps on saproxylic beetles in primeval beech forests: a case study from the Uholka-Shyrokyi Luh forest, Ukraine. *Insect Conservation and Diversity* 9(6): 559-573.
- Leroux, S.J., Schmiegelow, F.K., Lessard, R.B. & Cumming, S.G. 2007. Minimum dynamic reserves: a framework for determining reserve size in ecosystems structured by large disturbances. *Biological Conservation* 138(3-4): 464-473.
- Liira, J., Jurjendal, I. & Paal, J. 2014. Do forest plants conform to the theory of island biogeography: the case study of bog islands. *Biodiversity and Conservation* 23(4): 1019-1039.
- Linnell, J.D., Andersen, R., Kvam, T., Andren, H., Liberg, O., Odden, J. & Moa, P. 2001. Home range size and choice of management strategy for lynx in Scandinavia. *Environmental Management* 27(6): 869-879.
- MacArthur, R.H. & MacArthur, J.W. 1961. On bird species diversity. *Ecology* 42(3): 594-598.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. 1967. *Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press.
- Magura, T. (2002). Carabids and forest edge: spatial pattern and edge effect. *Forest Ecology and Management*, 157(1-3), 23-37.
- Maldonado-Lopez, Y., Cuevas-Reyes, P. & Oyama, K. 2016. Diversity of gall wasps (Hymenoptera: Cynipidae) associated with oak trees (Fagaceae: Quercus) in a fragmented landscape in Mexico. *Arthropod-Plant Interactions* 10(1): 29-39.
- Meld. St. 14. 2015-2016. Natur for livet. Norsk handlingsplan for naturmangfold. Det kongelige klima- og miljødepartement.
- Niklasson, M. & Granstrom, A. 2000. Numbers and sizes of fires: Long-term spatially explicit fire history in a Swedish boreal landscape. *Ecology* 81(6): 1484-1499.
- Noh, J.K., Echeverria, C., Pauchard, A. & Cuenca, P. 2019. Extinction debt in a biodiversity hotspot: the case of the Chilean Winter Rainfall-Valdivian Forests. *Landscape and Ecological Engineering* 15(1): 1-12.
- Nordén, J., Penttilä, R., Siitonen, J., Tomppo, E. & Ovaskainen, O. 2013. Specialist species of wood-inhabiting fungi struggle while generalists thrive in fragmented boreal forests. *Journal of Ecology* 101(3): 701-712.
- Noss, R.F. 1990. Indicators for monitoring of biodiversity. A hierarchical approach. *Conservation Biology* 4: 355-364.
- Olden, J.D., Poff, N.L., Douglas, M.R., Douglas, M.E. & Fausch, K.D. 2004. Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology & Evolution* 19(1): 18-24.
- Ovaskainen, O. 2002. Long-term persistence of species and the SLOSS problem. *Journal of theoretical Biology* 218(4): 419-433.
- Penttilä, R., Lindgren, M., Miettinen, O., Rita, H. & Hanski, I. 2006. Consequences of forest fragmentation for polyporous fungi at two spatial scales. *Oikos* 114(2): 225-240.
- Pfeifer, M., Lefebvre, V., Peres, C.A., Banks-Leite, C., Wearn, O.R., Marsh, C.J., Butchart, S.H.M., Arroyo-Rodriguez, V., Barlow, J., Cerezo, A., Cisneros, L., D'Cruze, N., Faria, D., Hadley, A., Harris, S.M., Klingbeil, B.T., Kormann, U., Lens, L., Medina-Rangel, G.F., Morante-Filho, J.C., Olivier, P., Peters, S.L., Pidgeon, A., Ribeiro, D.B., Scherber, C., Schneider-Maunoury, L., Struebig, M., Urbina-Cardona, N., Watling, J.I., Willig, M.R., Wood, E.M. & Ewers, R.M. 2017. Creation of forest edges has a global impact on forest vertebrates. *Nature* 551(7679): 187-+.
- Pickett, S.T. & Thompson, J.N. 1978. Patch dynamics and the design of nature reserves. *Biological Conservation* 13(1): 27-37.
- Preston, F. W. (1962). The canonical distribution of commonness and rarity: Part I. *Ecology*, 43(2), 185-215.
- Rolstad, J., Blanck, Y.L. & Storaunet, K.O. 2017. Fire history in a western Fennoscandian boreal forest as influenced by human land use and climate. *Ecological Monographs* 87(2): 219-245.

- Rolstad, J., & Wegge, P. (1987). Distribution and size of capercaillie leks in relation to old forest fragmentation. *Oecologia*, 72(3), 389-394.
- Runnel, K. & Lõhmus, A. 2017. Deadwood-rich managed forests provide insights into the old-forest association of wood-inhabiting fungi. *Fungal Ecology* 27: 155-167.
- Schall, P., Gossner, M.M., Heinrichs, S., Fischer, M., Boch, S., Prati, D., Jung, K., Baumgartner, V., Blaser, S. & Böhm, S.J.J.o.a.E. 2018. The impact of even-aged and uneven-aged forest management on regional biodiversity of multiple taxa in European beech forests. *Journal of Applied Ecology* 55(1): 267-278.
- Shorohova, E., Kneeshaw, D., Kuuluvainen, T. & Gauthier, S. 2011. Variability and Dynamics of Old-Growth Forests in the Circumboreal Zone: Implications for Conservation, Restoration and Management. *Silva Fennica* 45(5): 785-806.
- Sippola, A.L., Siitonen, J. & Punttila, P. 2002. Beetle diversity in timberline forests: a comparison between old-growth and regeneration areas in Finnish Lapland. *Annales Zoologici Fennici* 39(1): 69-86.
- Stein, A., Gerstner, K. & Kreft, H. 2014. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters* 17(7): 866-880.
- Sugiura, S. & Taki, H. 2012. Scale-dependent effects of habitat area on species interaction networks: invasive species alter relationships. *Bmc Ecology* 12.
- Taboada, A., Tarrega, R., Calvo, L., Marcos, E., Marcos, J.A. & Salgado, J.M. 2010. Plant and carabid beetle species diversity in relation to forest type and structural heterogeneity. *European Journal of Forest Research* 129(1): 31-45.
- Terraube, J., Archaux, F., Deconchat, M., Van Halder, I., Jactel, H. & Barbaro, L. 2016. Forest edges have high conservation value for bird communities in mosaic landscapes. *Ecology and Evolution* 6(15): 5178-5189.
- Viljur, M.L., Tiitsaar, A., Gimbutas, M., Kaasik, A., Valdma, D., Ounap, E., Tammaru, T. & Teder, T. 2020. Conserving woodland butterflies in managed forests: Both local and landscape factors matter. *Forest Ecology and Management* 462.
- Volenc, Z.M. & Dobson, A.P. 2020. Conservation value of small reserves. *Conservation Biology* 34(1): 66-79.
- Wilson, R. J., Gutierrez, D., Gutierrez, J., & Monserrat, V. J. (2007). An elevational shift in butterfly species richness and composition accompanying recent climate change. *Global Change Biology*, 13(9), 1873-1887.
- Wintle, B.A., Kujala, H., Whitehead, A., Cameron, A., Veloz, S., Kukkala, A., Moilanen, A., Gordon, A., Lentini, P.E. & Cadenhead, N.C. 2019. Global synthesis of conservation studies reveals the importance of small habitat patches for biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 116(3): 909-914.
- Yaroshenko, A., Potapov, P. & Turubanova, S. 2001. The last intact forest landscapes of Northern European Russia. Greenpeace Russia and Global Forest Watch

Norsk institutt for naturforskning, NINA, er en uavhengig stiftelse som forsker på natur og samspillet natur–samfunn.

NINA ble etablert i 1988. Hovedkontoret er i Trondheim, med avdelingskontorer i Tromsø, Lillehammer, Bergen og Oslo. I tillegg driver NINA Sæterfjellet avlsstasjon for fjellrev på Oppdal, og forskningsstasjonen for vill laksefisk på Ims i Rogaland.

NINAs virksomhet omfatter både forskning og utredning, miljøovervåking, rådgivning og evaluering. NINA har stor bredde i kompetanse og erfaring med både naturvitere og samfunnsvitere i staben. Vi har kunnskap om artene, naturtypene, samfunnets bruk av naturen og sammenhenger med de store drivkreftene i naturen.

ISSN:1504-3312
ISBN: 978-82-426-4655-2

Norsk institutt for naturforskning

NINA Hovedkontor

Postadresse: Postboks 5685 Torgarden, 7485 Trondheim

Besøks-/leveringsadresse: Høgskoleringen 9, 7034 Trondheim

Telefon: 73 80 14 00, Telefaks: 73 80 14 01

E-post: firmapost@nina.no

Organisasjonsnummer 9500 37 687

<http://www.nina.no>



Samarbeid og kunnskap for framtidens miljøløsninger