

# Vegetasjonsøkologiske undersøkelser av gjengroing og restaurering i semi-naturlig eng i Nordherad, Vågå kommune, Oppland

Harald Bratli og Rune Halvorsen



## NINAs publikasjoner

### **NINA Rapport**

Dette er en elektronisk serie fra 2005 som erstatter de tidligere seriene NINA Fagrapport, NINA Oppdragsmelding og NINA Project Report. Normalt er dette NINAs 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 annet språk når det er hensiktsmessig.

### **NINA Temahefte**

Som navnet angir behandler temaheftene spesielle emner. Heftene utarbeides etter behov og serien favner svært vidt; fra systematiske bestemmelsesnøkler til informasjon om viktige problemstillinger i samfunnet. NINA Temahefte gis vanligvis en populærvitenskapelig form med mer vekt på illustrasjoner enn NINA Rapport.

### **NINA Fakta**

Faktaarkene har som mål å gjøre NINAs forskningsresultater raskt og enkelt tilgjengelig for et større publikum. De sendes til presse, ideelle organisasjoner, naturforvaltningen på ulike nivå, politikere og andre spesielt interesserte. 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 vitenskapelige resultater i internasjonale journaler, populærfaglige bøker og tidsskrifter.

# Vegetasjonsøkologiske undersøkelser av gjengroing og restaurering i semi-naturlig eng i Nordherad, Vågå kommune, Oppland

Harald Bratli  
Rune Halvorsen

Vegetasjonsøkologiske undersøkelser av gjengroing og restaurering i semi-naturlig eng i Nordherad, Vågå kommune, Oppland - NINA Rapport 1047. 88 s.

Oslo, juni 2014

ISSN: 1504-3312

ISBN: 978-82-426-2663-9

RETTIGHETSHAVER

© Norsk institutt for naturforskning

Publikasjonen kan siteres fritt med kildeangivelse

TILGJENGELIGHET

Åpen

PUBLISERINGSTYPE

Digitalt dokument (pdf)

REDAKSJON

Harald Bratli

KVALITETSSIKRET AV

Erik Framstad

ANSVARLIG SIGNATUR

Forskningssjef Erik Framstad (sign.)

OPPDRAGSGIVER(E)/BIDRAGSYTER(E)

Fylkesmannen i Oppland, landbruksavdelingen

Miljødirektoratet

KONTAKTPERSON(ER) HOS OPPDRAGSGIVER/BIDRAGSYTER

Stig Horsberg (Fylkesmannen i Oppland, landbruksavdelingen)

Lise Hatten og Dordi Kjersti Mogstad (Miljødirektoratet)

FORSIDEBILDE

Rydding av einer i Molykkja, Nordherad, Vågå kommune. Foto:

Harald Bratli

NØKKEWORD

Oppland, Vågå, Nordherad, spesielt utvalgt kulturlandskap, karplanter, vegetasjon, semi-naturlig eng, restaurering, gjengroing, skjøtsel, jordkjemi, overvåking, vegetasjonsøkologisk undersøkelse

KEY WORDS

Oppland, Vågå, Nordherad, cultural landscapes of high value, vascular plants, vegetation, semi-natural grassland, restoration, re-growth, pasture management, soil chemistry, monitoring, vegetation-environment relationships

#### KONTAKTOPPLYSNINGER

##### **NINA hovedkontor**

Postboks 5685 Sluppen  
7485 Trondheim  
Telefon: 73 80 14 00

##### **NINA Oslo**

Gaustadalléen 21  
0349 Oslo  
Telefon: 73 80 14 00

##### **NINA Tromsø**

Framsenteret  
9296 Tromsø  
Telefon: 77 75 04 00

##### **NINA Lillehammer**

Fakkeltgården  
2624 Lillehammer  
Telefon: 73 80 14 00

## Sammendrag

Vegetasjonsøkologiske undersøkelser av gjengroing og restaurering i semi-naturlig eng i Nordherad, Vågå kommune, Oppland – NINA Rapport 1047. 88 s.

Nordherad i Vågå kommune er ett blant 22 norske jordbrukslandskap som er identifisert som "utvalgte kulturlandskap i jordbruket". I Nordherad finnes fortsatt betydelige arealer med semi-naturlige enger med høyt artsmangfold. Til tross for aktiv jordbruksdrift med husdyrhold, er imidlertid mange enger nå i ferd med å gro igjen med einer og bjørk. Som ledd i utarbeidelse av skjøtselsplan og igangsetting av tiltak mot gjengroing, ble det i 2011 i samarbeid med forvaltningsmyndigheter og grunneierne satt i gang en undersøkelse av vegetasjon, økologiske forhold og gjengroingsforløp, samt effekter av rydding av busker og trær, i Molykkja, ei beitemark på Mo gård i øvre del av Nordheradslia der sauebeite fortsatt pågår. Hensikten med undersøkelsen er å etablere en referanse for videre studier av endringer i engvegetasjonen i Molykkja, for å skaffe ny kunnskap om gjengroingsforløpet, og å evaluere effekten av restaureringstiltakene på engvegetasjonen.

I 2011 ble 48 permanent merkede vegetasjonsruter á 4 m<sup>2</sup> etablert i nåværende og tidligere enger med ulik gjengroingstilstand – fra åpne enger via buskdekte enger til enger gjengrodd med trær. Rutene ble plassert tilfeldig innen hver av disse tilstandsklassene; 12 ruter i åpen semi-naturlig eng, 24 ruter i helt eller delvis einerdekt eng (hvorav 8 i åpen semi-naturlig eng i delvis einerdekt eng, det vil si område med mer enn 25 % einerdekning og 16 i einerkratt) og 12 ruter i skog og skogholt. Annenhver rute ble valgt ut for forsøk med restaurering av åpen eng, mens de øvrige ble overlatt til naturlig utvikling. I hver rute ble alle karplantearter registrert. En standardisert metodikk for angivelse av artsmengde på en skala fra 0 til 10 ble brukt. En rekke økologiske variabler, inkludert jordkjemiske variabler, ble registrert i tilknytning til hver enkelt rute. Gjengroingstilstanden i 1964 og 1986 ble tolket på grunnlag av historiske flybilder. Mengdeveide verdier for Ellenberg-indikatorene for lys, fuktighet, pH og nitrogen ble beregnet for hver rute. Denne rapporten inneholder vegetasjonsøkologiske undersøkelser av engene i Molykkja, basert på analyse av data innsamlet i 2011.

Sammenhenger mellom miljø-forklaringsvariablene ble undersøkt med PCA-ordinasjon og ikke-parametrisk korrelasjonsanalyse. Variasjonen i artssammensetning ble undersøkt ved hjelp av parallelle DCA- og GNMDS-ordinasjoner. Ordinasjonsaksene, som representerer vegetasjonsgradienter, ble tolket økologisk blant annet ved bruk av ikke-parametrisk korrelasjonsanalyse mellom akseskårer for rutene og de registrerte miljø-forklaringsvariablene. Artsrikhetsmønstre ble også undersøkt. Ordinasjonsmetodene ga i stor grad sammenlignbare resultater, men på grunn av tydelig tungeeffekt i DCA-ordinasjonene ble GNMDS-ordinasjonene lagt til grunn for videre økologisk tolkning.

Den viktigste vegetasjonsgradienten i det innsamlete ruteanalyse materialet (første ordinasjonsakse) korresponderte med en kompleks gjengroingsgradient, fra ruter i åpen eng til ruter gjengrodd med einer eller trær. Tre- og busksjiktdekningen, tresjiktstettheten, gjennomsnittlig einerhøyde og posisjon i forhold til einerkratt økte langs denne gradienten; det gjorde også glødetapet, C- og P-innholdet i jorda og Ellenberg-indikatorene for fuktighet og nitrogen. Felt- og bunnsjiktdekning, observert beiteintensitet og Ellenberg-indikatoren for lys avtok langs gradienten.

Den nest viktigste vegetasjonsgradienten (andre ordinasjonsakse) uttrykte endring først og fremst innenfor ruter i gjengroing, fra skogdekte til einerdekte ruter. Gradienten var naturlig nok negativt korrelert med tresjiktstetthet og med Ellenberg-indikatoren for lys. Feltsjiktdekningen, pH, kalsium, glødetapet og N-innholdet i jorda, samt Ellenberg-indikatoren for fuktighet, avtok også langs gradienten, mens busksjiktdekningen, konveks terrengform i vertikalretningen, posisjon i forhold til einerkratt og den gjennomsnittlige einerhøyden økte.



I en separat ordinasjon av deldatasettet for ruter i åpen eng gjenspeilte den viktigste vegetasjonsgradienten (første ordinasjonsakse) variasjon langs en kompleksgradient relatert til økende fuktighet og næringsinnhold i jorda. Aksen var positivt korrelert med pH, glødetap, nitrogen, kalsium og Ellenberg-indikatorene for fuktighet, pH og nitrogen. Dekningen i feltsjiktet økte langs aksen, mens dekingen i bunnsjiktet avtok. Tendensen til gjengroing avtok langs denne aksen. Andre ordinasjonsakse gjenspeilte variasjon i artssammensetning relatert til økende grad av gjengroing; kjennetegnet ved økende tre- og busksjiktsdekning, økende P-innhold i jorda, posisjon i einerkratt, avtakende feltsjiktsdekning og avtakende verdier for Ellenberg-indikatorene for lys og nitrogen. Rutene som hadde sterkest preg av gjengroing, forekom i terreng som var konkavt i helningsretningen, det vil si svake forsengkninger.

Hovedgradienten i vegetasjon i deldatasettet for gjengrodd eng var positivt korrelert med gjengroingstilstanden; kronedekningen, tre- og feltsjiktsdekningen, jordas kalsiuminnhold og Ellenberg-indikatorene for fuktighet og nitrogen økte langs gradienten, mens busksjiktsdekningen og posisjon i eller nær einerkratt avtok. Andre ordinasjonsakse var positivt korrelert med gjengroingstilstanden i 1964 og 1986 og Ellenberg-indikatoren for nitrogen, mens Ellenberg-indikatoren for lys og feltsjiktsdekningen avtok langs aksen.

Totalt ble 114 karplantearter registrert i de 48 rutene. To rødlistede karplantearter (begge vurdert som nær truet, rødlistekategori NT, i Norsk rødliste for arter 2010) ble funnet; smalfrostjerne *Thalictrum simplex* i 20 ruter og smånøkkel *Androsace septentrionalis* i én rute. Gjennomsnittsartsantallet pr. rute (4 m<sup>2</sup>) var 25,4, mens det høyeste antallet arter i én rute var 42, ble observert i en åpen engrute. Den artsfattigste ruta var en einerkrattrute som kun inneholdt sju arter. Det totale antallet karplantearter pr. rute funnet i hver arealkategori (representert med 8–16 ruter) var nær det samme for alle de fire kategoriene; 81 i åpen semi-naturlig eng; 78 i åpen semi-naturlig eng i helt eller delvis einerdekt eng; 74 i einerkratt; og 75 i skog og skogholt. Det gjennomsnittlige karplanteantallet pr. rute i de fire arealkategoriene var imidlertid signifikant forskjellig; henholdsvis 33,3 i åpen semi-naturlig eng, 30,9 i åpen semi-naturlig eng i helt eller delvis einerdekt eng, 18,5 i einerkratt og 23,2 i skog og skogholt.

Artsantallet var høyest i lysåpne engruter med god bruksstatus, og økte med økende beiteintensitet (registrert ved telling av sauemøkk i rutene), og økende pH, kalsium og magnesium og økende Ellenberg-indikatorverdier for lys. De mest kalkrike rutene var altså også de mest artsrike. Artsantallet økte med økende feltsjiktsdekning, og avtok med økende gjengroingsgrad (økende busk- og tresjiktsdekning samt andre variabler som uttrykker graden av gjengroing), økende innhold av C og P i jorda, og økende verdi for Ellenberg-indikatoren for fuktighet. I åpne enger økte artsantallet langs hovedvegetasjonsgradienten, det vil si fra tørre til friske engruter. I gjengrodd enger økte artsantallet fra tette einerkratt til skog.

Fordelingen av artenes frekvenser i ruteanalyse materialet viste at det var vanlig å være sjelden og sjelden å være vanlig. Verken i åpne eller gjengrodd enger (eller i hele materialet sett under ett) ble noen tydelig bimodalitet i artenes frekvensfordeling observert. Det var en klar, positiv sammenheng mellom artenes gjennomsnittlige abundans og deres frekvens i rutematerialet. De fleste arters fordelingsmønstre samsvarte med mønsteret for såkalte satellittarter (lav frekvens og lav abundans), mens noen få arter kunne karakteriseres som kjernearter (høy frekvens og høy abundans) eller urbane arter (lav frekvens og høy abundans). Rurale arter (høy frekvens og lav abundans) syntes å mangle i åpne enger.

Såvel analyser av artssammensetningen i 2011 som tolkning av historiske flybilder viste at engene i Molykkja har vært gjenstand for gradvis og tiltakende gjengroing med einerkratt og skog i hvert fall gjennom de siste 50 årene fordi sumvirkningen av beiting og ryddetiltak ikke har vært tilstrekkelig til å holde engene åpne. Undersøkelsen viser at gjengroing av enger medfører tap av artsmangfold og store endringer i artssammensetningen. Undersøkelsen viser også at gjengroingsforløpet avhenger av de lokale miljøforholdene, og at særlig fuktighets- og næringsforholdene, som til en viss grad er styrt av terrengforholdene, er viktige. Resultatene indikerer et komplekst samspill mellom miljøforhold og gjengroingsartenes egenskaper, og at

særlig deres spredningsevne, krav for vellykket spiring og etablering, og øvrige voksesteds-krav, og beitetoleranse, er særlig viktige. Åpne enger gror hovedsakelig igjen fra kantene, ved at kratt som over tid etableres i åpne engarealer fungerer som spredningssentre for utvidelse av kratt og for etablering av treklynger, som seinere utvikler seg til skog.

Ordinasjonsanalyseresultatene gir grunnlag for å anta at to forskjellige suksesjonsforløp finner sted ved gjengroing av engene i Molykkja. Enger på tørr bakke, som typisk finnes i konvekst terreng, gror igjen med einerkratt som i sin tur kan fungere som "fødselshjelpere" for etablering av enkelttrær. Disse kan seinere utvikle seg videre til treklynger og skog. Store, åpne, gamle einerkratt synes å beskytte småplanter av trær, særlig bjørk, mot beiteskader samtidig som åpninger i einerkrattet ikke har så tjukke lag av einerstrø at frøspiringen hindres. Einer er en lyskrevende art, og når tresjiktet sluttet reduseres einerens vitalitet. I fuktigere enger med større næringsinnhold i jorda, synes det å finne sted en direkte gjengroing med skog, uten at vegetasjonen gjennomgår et busksjiktstadium. Våre resultater indikerer også at varigheten av en einer-dominert fase i gjengroingsforløpet er avhengig av markforholdene; i de mest tørkeutsatte engene synes einerkratt-fasen å kunne være svært langvarig, men gitt tilstrekkelig lang tid vil trolig bjørk og osp etablere seg også på de tørreste stedene. Studiene av flybilder fra ulike tidsperioder indikerer at suksesjonsforløpet fra åpen eng via einerkratt til skog er det vanligste i Molykkja som er dominert av tørrenger, men at direkte gjenvekst av åpne enger med skog også forekommer i betydelig omfang.

Harald Bratli, NINA, Gaustadalléen 21, N-0349 Oslo (harald.bratli@nina.no)  
Rune Halvorsen, Naturhistorisk museum, Universitetet i Oslo, Postboks 1172 Blindern, N-0318 Oslo.

## Abstract

Vegetation-environment relationships in semi-natural grasslands subject to regrowth successions and restoration in Nordherad, Vågå, Oppland – NINA Report 1047. 88 pp.

Nordherad, situated in Vågå municipality, south-east Norway, is one of 22 designated traditional agricultural landscapes in Norway, selected for specific management actions. Considerable areas with intact semi-natural meadows, characterised by high species richness, are still present in this area. However, despite active livestock husbandry, many pastures with semi-natural grasslands in Nordherad now undergo regrowth successions by encroachment of the common juniper and downy birch. In 2011, as part of the elaboration of a management plan, investigations of vegetation-environment relationships, regrowth successions, and effects of restoration (clearing of shrubs and trees) were initiated in Molykkja, a pasture belonging to Mo farm, which is still used for sheep grazing. The main aims of the study are to establish a reference for further investigations of vegetation change in semi-natural grassland meadow vegetation of Molykkja, to improve our knowledge of ongoing regrowth successions in these meadows, and to evaluate the proposed management measures.

In 2011, 48 permanently marked vegetation plots, 4 m<sup>2</sup> each, were established in semi-natural grassland meadows in the Molykkja pasture by a random procedure with stratification on open meadows (12 plots), meadows in areas with cover of the common juniper *Juniperus communis* > 25 % (24 plots, of which 8 in open meadow patches and 16 in juniper thickets) and tree-covered pastures (12 plots; dominant species downy birch, *Betula pubescens*). The abundance of all vascular plants was recorded in all plots, using a standard 0–10 scale. Soil chemical and other environmental explanatory variables were measured in each plot. The regrowth successional status in the years 1964, 1986 and 2011 was interpreted from aerial photos. Mean Ellenberg indicator values (abundance-weighted means) for light, moisture, reaction (pH) and nitrogen were calculated for each plot. This report presents studies of vegetation-environment relationships in Molykkja, based upon data collected in 2011, before every second plot was subjected to experimental restoration.

Relationships between environmental variables were summarised by PCA ordination and non-parametric correlation analysis. The main vegetation gradients were found by parallel use of DCA and GNMDS ordination with subsequent environmental interpretation by calculating non-parametric correlation coefficients between axis scores and recorded environmental explanatory variables, and by visual interpretation of ordination plots. Patterns of species richness were also analysed. Results obtained by the two ordination methods were acceptably congruent.

The main species compositional gradient (first ordination axis) expressed variation from open meadows to pastures with extensive regrowth by shrubs and/or trees. Along this gradient, the soil's organic matter content and Ellenberg indicator values for moisture and nitrogen increased while grazing intensity, field and bottom layer cover decreased. The secondmost important ordination axis expressed variation within meadows in later successional stages from forest-covered plots to plots dominated by juniper thickets. Along this gradient, organic matter content, pH, N and Ca, and the field layer cover decreased.

The main axis in a separate ordination of the open-meadow subset of plots expressed variation related to increasing soil pH and nitrogen content, and soil moisture. Field layer cover increased while bottom layer cover decreased along this gradient. The second ordination axes expressed variation in vegetation related to regrowth successional status in 2011; shrub and tree cover increased along the axis while field layer cover and Ellenberg indicator values for nitrogen decreased.

The main axis in the subset of plots from shrub- and tree-covered pastures expressed variation related to regrowth successional status; from plots with juniper thickets to tree-dominated plots.



Ca and Ellenberg indicators values for moisture and nitrogen, as well as field layer cover increased along this gradient. The second ordination axis was less easily interpreted.

A total of 114 vascular plants were found in the 48 plots, of which two red-listed species: *Androsace septentrionalis* and *Thalictrum simplex* (both listed as near threatened). The average number of species per plot was 25.4, ranging from 7 (in juniper shrub) to 42 (in open calcareous meadow). The average species number per plot differed significantly among regrowth states, ranging from 33.3 in open pasture and 30.9 in open meadow patches in areas with high juniper cover to 18.5 in juniper shrub and 23.2 in forested plots

The species number per plot increased with grazing intensity, pH, Ca and Mg, and Ellenberg indicator values for light. Plots with the most strongly calcareous soils were thus also richest in species. The species number decreased along the regrowth successional gradient. In open pastures the species number increased from dry to mesic pastures, along with increasing pH, Ca and N while in pastures in later stages of regrowth, the species richness increased from juniper thickets to tree-covered sites.

The distribution of the species frequencies in the plots showed that it is common to be rare, and rare to be common. Distinctly bimodal distributions of species' frequencies were observed neither in the open meadows nor in the later successional subsets of plots. A clear, positive abundance-occupancy relationship was observed.

Analyses of historical aerial photos as well as of the species composition in 2011 showed that the formerly extensive open meadows in Molykkja have undergone gradual and progressive regrowth successions at least for the last 50 years, as a result of too low grazing pressures and/or insufficient manual clearance of shrubs and trees. This study clearly demonstrates that regrowth successions bring with them reduction in species richness and considerable changes in species composition. Furthermore, the study shows that the direction of regrowth successional patterns is dependent on the local environmental conditions, and that soil nutrient content and soil moisture, which are influenced by the topography, are important. The results indicate a complex interplay between site conditions and traits of late successional species, and that dispersal ability, demands for successful seed germination and seedling survival, and other site conditions, and tolerance to grazing, are particularly important. Meadow regrowth tends to take place by juniper encroachment, mainly from pasture edges, but may also occur from isolated junipers in open pastures. Juniper thickets in open meadows tend to act as dispersal kernels for establishment of tree thickets, which later develop into forest.

Results of ordination analyses indicate that regrowth succession in meadows in Molykkja takes place by two main successional pathways. Open, dry meadows, typically situated in convex terrain, are primarily overgrown by the common juniper. Open, old juniper thickets may, in turn, serve as "nurseries" (safe sites) for colonizing trees and bushes, which later may develop into a continuous tree layer. The common juniper is a light-demanding species, which suffers from reduced growth under a dense canopy. In moist and more fertile meadows, the regrowth succession apparently proceeds directly from meadow to a closed tree canopy, without an intermediate shrub stage. The duration of a juniper-dominated stage seems to depend on site conditions; on dry soils the stage of juniper dominance may be long-lasting. However, in the long run, a succession towards a closed forest with a sparse shrub layer is the likely end point also in dry sites. Since dry conditions prevail in Molykkja, the successional pathway from meadow via juniper thickets to forest is most commonly observed.

Harald Bratli, NINA, Gaustadalléen 21, NO-0349 Oslo, Norway (harald.bratli@nina.no)  
Rune Halvorsen, Department of Botany, Natural History Museum, University of Oslo, PO Box 1172 Blindern, NO-0318 Oslo, Norway.

# Innhold

<b>Sammendrag</b>	<b>3</b>
<b>Abstract</b>	<b>6</b>
<b>Innhold</b>	<b>8</b>
<b>Forord</b>	<b>9</b>
<b>1 Innledning</b>	<b>10</b>
<b>2 Undersøkellesområdet</b>	<b>12</b>
<b>3 Materiale og metoder</b>	<b>16</b>
3.1 Plassering av ruter	16
3.2 Registrering av karplantearter i rutene	19
3.3 Registrering og beregning av miljøvariabler i rutene	20
3.4 Beregning av Ellenberg- indikatorverdier	22
3.5 Endringer i tre- og busksjikt i undersøkelsesområdet	23
3.6 Biotiske variabler	23
3.7 Restaureringsforsøket	23
3.8 Statistiske analyser	24
3.8.1 Transformering og standardisering av forklaringsdata	24
3.8.2 Analyser av sammenhenger mellom forklaringsvariabler	24
3.8.3 Analyser av vegetasjonsdata	25
<b>4 Resultater</b>	<b>26</b>
4.1 Endringer i busk- og tresjikt	26
4.2 Artsantall	28
4.3 Fordeling av artenes frekvens i rutene og sammenheng mellom frekvens og mengde	30
4.4 Sammenhenger mellom forklaringsvariabler	32
4.5 Ordinasjon av vegetasjonsdata	36
4.6 Sammenheng mellom vegetasjonsgradienter og forklaringsvariabler	38
4.7 Ordinasjon av deldatasettet for åpne enger	57
4.8 Ordinasjon av deldatasettet for einerkratt, skog og skogholt	61
<b>5 Diskusjon</b>	<b>65</b>
5.1 Artsantall	65
5.2 Fordeling av artenes frekvens	67
5.3 Variasjonen i vegetasjonssammensetning fra åpen eng til einerkratt og skogdekt eng	69
5.4 Variasjonen i vegetasjonssammensetning i åpen eng	71
5.5 Variasjonen i vegetasjonssammensetning fra einerkratt til skogdekt eng	73
5.6 Gjengroingsforløpet i semi-naturlige enger i Molykkja	75
<b>6 Referanser</b>	<b>77</b>

## Forord

Gjengroing med busker og trær i semi-naturlig eng påvirker det biologiske mangfoldet. Omfanget av gjengroing, og betydningen av gjengroing for artsmangfoldet, er imidlertid ikke tilstrekkelig klarlagt. For å bøte på eventuelle negative konsekvenser settes det inn betydelig innsats i form av ulike skjøtselstiltak. Effekter på artsmangfoldet fra tiltakene er imidlertid lite undersøkt.

I 2011 inngikk Norsk institutt for naturforskning (NINA) og Naturhistorisk museum (UiO) et samarbeid med Fylkesmannen i Oppland, Landbruksavdelingen, og Direktoratet for naturforvaltning (nå del av Miljødirektoratet) om å undersøke effekten av skjøtselstiltak i det spesielt utvalgte kulturlandskapet i Nordherad, Vågå kommune, Oppland.

Fylkesmannen i Oppland, Landbruksavdelingen og Direktoratet for naturforvaltning har bidratt til finansiering av undersøkelsen.

Grunneiere Elin Hestdal Grev og Pål Grev på Mo gård takkes for tillatelse til å foreta undersøkelser, informasjon om skjøtsel og rydding av einerkratt. Kontaktpersoner og ansvarlige hos Fylkesmannen i Oppland, landbruksavdelingen har vært Stig Horsberg og hos Miljødirektoratet Lise Hatten og Dordi Kjersti Mogstad. Alle takkes for godt samarbeid.

Oslo, juni 2014

Harald Bratli  
Rune Halvorsen

# 1 Innledning

Nordherad ligger i den bratte, sørvendte lia på nordsiden av Vågåvannet, vest for Vågåmo i Vågå kommune. Området kjennetegnes av et kulturlandskap med store landskapsmessige og kulturhistoriske verdier, foruten betydelige naturfaglige kvaliteter. Gårdene i den bratte lia ligger i to høydelag, langs vannet og på et relativt flatt platå i øvre del av lia. Her finnes spor etter jordbruk helt tilbake til yngre steinalder og bronsealder (Teigum 2001). Området er nedbørfattig, og berggrunnen er kalkrik. Mange gårder i området er i aktiv drift. Dette gir grunnlag for stor naturvariasjon, med artsrike beitemarker, kalkfuruskog og bergknauser med spesielle lavsamfunn. På grunn av disse kvalitetene var Nordherad blant de høyest prioriterte områdene i den nasjonale registreringen av "Nasjonalt verdifulle kulturlandskap" som foregikk på 1990-tallet (Anonym 1994), og i 2009 fikk Nordherad status som "Spesielt utvalgt kulturlandskap" i Oppland (Anonym 2008).

De botaniske kvalitetene i Nordherad har lenge vært kjent. Allerede i 1830-årene ble området besøkt av botanikeren Søren Chr. Sommerfelt, og seinere har en rekke botanikere besøkt Nordherad. Tidlig på 1950-tallet foretok Magne Kleiven undersøkelser av tørrbakke-, eng- og skogvegetasjon i Nord-Gudbrandsdalen, og Nordherad var ett av de sentrale områdene i disse undersøkelsene (Kleiven 1954, 1959). I de seinere årene er det i området foretatt kartlegging av naturtyper (Larsen et al. 2006) etter Miljødirektoratet sin håndbok for naturtypekartlegging (Anonym 2007). Naturreservatene Sandehorten og Vistehorten, som ligger sentralt i Nordherad, ble vernet i 1993 på grunn av forekomster av kalkfuruskog, andre uvanlige plantesamfunn og særpreget kulturlandskap (Bjørndalen & Brandrud 1988). Området har lenge vært kjent for å huse en særegen lavflora med en rekke svært sjeldne, sørlige, kontinentale, kalkrevende lavararter knyttet til berg og grunn jord (Tønsberg et al. 1996).

Semi-naturlige enger [betegnet kulturmarksenger i Naturtyper i Norge (NiN) versjon 1; Halvorsen et al. (2009)] er enger som har vært brukt til slått og/eller beite, uten eller med små ekstra tilførsler av næring i form av gjødsel, og som verken har vært pløyd eller tilsådd. De typiske semi-naturlige engene er utmarksarealer som ble beitet eller slått regelmessig. Slike enger hadde en sentral plass i det tradisjonelle jordbruket; beitebruk og fôrhøsting i utmarka var et svært viktig element i gårdens produksjon. Et gammelt svensk ordtak lyder "Ång är åkers moder" (f.eks. Osvald 1964). Utmarksengene ga sommerbeite og vinterfôr, og de var indirekte grunnlaget for husdyrgjødselen som var nøkkelen til å opprettholde innmarkas produktivitet. Også enkelte, mindre intensivt drevne innmarksarealer kan karakteriseres som semi-naturlige enger, når tilførselen av gjødsel ikke har vært stor nok til å sette særlige spor på vegetasjonen. Semi-naturlige enger domineres av lavvokste gras og urter som naturlig er hjemmehørende i området. Semi-naturlige beitemarker kan være åpne eller ha spredte busker og/eller trær (hagemarker), men beitetolerante, tråkktolerante og næringskrevende arter utgjør en liten andel av artsmangfoldet. Semi-naturlige enger er kjent for sitt høye plantemangfold (Kull & Zobel 1991, Norderhaug et al. 2000, Poschlod & WallisDeVries 2002, Pärtel et al. 2007, Habel et al. 2013, Dengler et al. 2014). Semi-naturlige slåttemarkar har større innslag av urter enn semi-naturlige beitemarker og kjennetegnes ved å ha en mer homogen fordeling av arter (Norderhaug et al. 1999). Lauvenger og slåttemarksskoger er tresatte slåttemarkar. På fin skala, under 50–100 m<sup>2</sup>, er semi-naturlige enger så langt man kjenner til i dag, verdens mest artsrike økosystem med hensyn til antall plantearter (Wilson et al. 2012). Engvegetasjonen i Norge er ikke like artsrik som de mest artsrike engene i Sentral- og Øst-Europa (Dengler et al. 2014), men de er antatt å være blant de mest artsrike hjemlige naturtypene, med et høyt antall habitatspesialister og rødlistede arter (Bratli et al. 2011). Det er derfor knyttet sterke interesser til opprettholdelse av denne naturtypen. "Slåttemark" er en utvalgt naturtype (UN) etter naturmangfoldloven, med egen handlingsplan (Anonym 2009), og en handlingsplan for "naturbeitemark" er under utarbeiding.

Gjengroing er ansett som en hovedårsak til at mange kulturbetingete naturtyper og arter nå er i tilbakegang i Norge (Bratli et al. 2011, Lindgaard & Henriksen 2011) og i Europa for øvrig (Poschlod & WallisDeVries 2002, Poschlod et al. 2005, Pykälä et al. 2005, Öckinger et al.

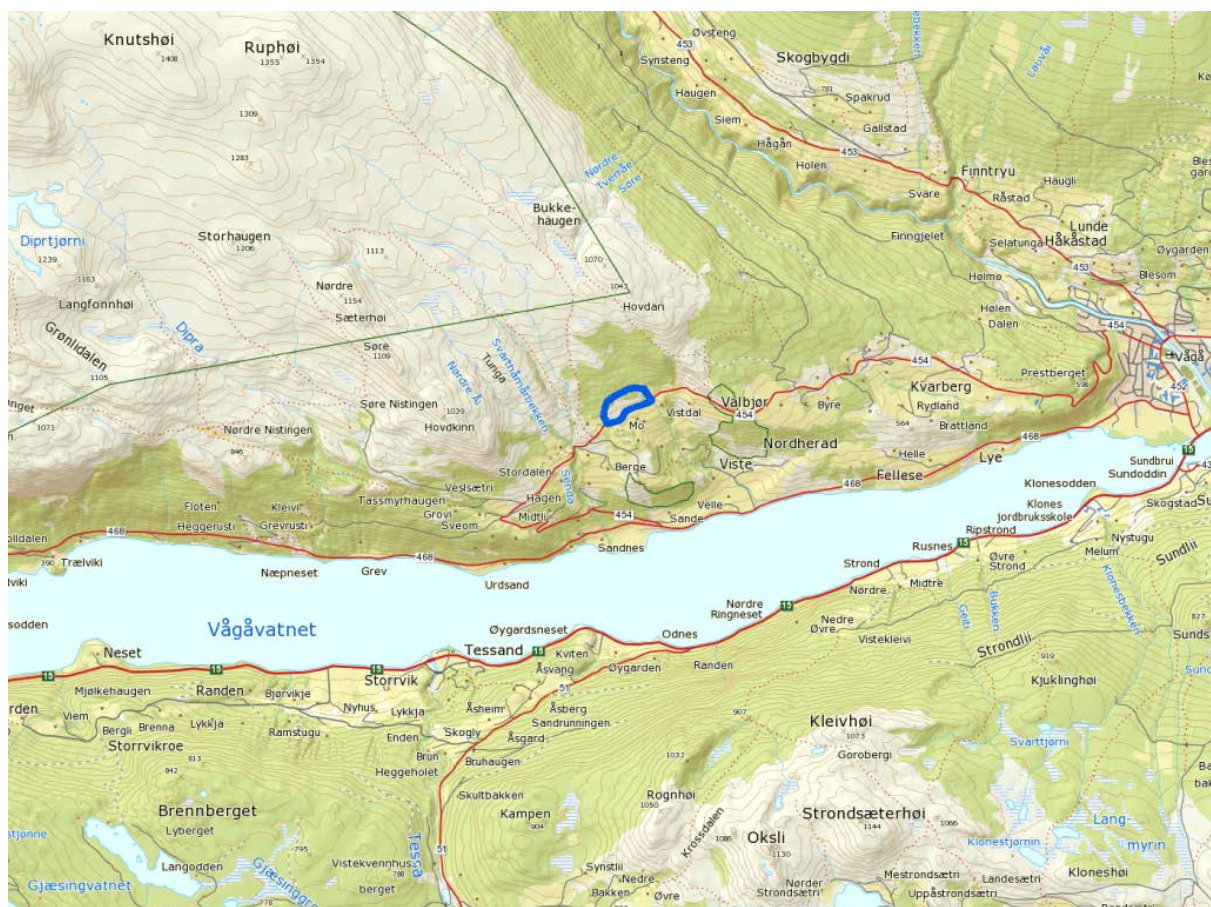
2006, Pärtel & Helm 2007, Dengler et al. 2014), til tross for at noen undersøkelser viser at moderat innslag av busker og kratt kan ha positive effekter på artsantallet (Pihlgren & Lennartson 2008, Gazol et al. 2012). En kratt- og buskrik fase er imidlertid oftest et relativt kortvarig stadium i et gjengroingsforløp mot skog: uten rydding vil etter hvert busker og kratt, og seinere trær, invadere åpne arealer i lavlandet. Einer *Juniperus communis* er en av de mest typiske gjengroingsartene i Norge, og i enger som ikke lenger ryddes og brukes regelmessig til beite, og der beitetrykket er lavt, kan einer danne mer eller mindre sammenhengende og tette kratt. De økologiske betingelsene endres gradvis gjennom gjengroingsforløpet, parallelt med endringer i vegetasjonens artssammensetning. Det typiske gjengroingsforløpet er gjerne en serie av faser der busksjiktet gradvis blir tettere og der furu, bjørk, osp og andre løvtrær etter hvert etableres som enkelttrær. Etter hvert lukkes tresjiktet og den reduserte lystilgangen medfører at busker, f.eks. eineren, går tilbake. Over lang tid vil vegetasjonen gradvis endres til en skogsvegetasjon. Endringene i vegetasjonens sammensetning gjennom dette suksesjonsforløpet fra åpen eng via kratt til skog er relativt lite studert i Norge, på tross av at det antas at det finner stedet betydelig tap av artsmangfold i sine suksesjonstrinn. Det er grunn til å anta at suksesjonsforløpet påvirkes av de lokale miljøforholdene. For eksempel antas det at tørre enger gror saktere igjen enn fuktigere enger og at næringsfattige enger gror saktere igjen enn næringsrike enger. I ekstremt tørre enger, som finnes enkelte steder i Nordherad, kan gjengroingsforløpet derfor tenkes å inneholde et mer varig krattstadium, mens vegetasjonen på fuktigere og mer næringsrike steder raskere endres til skog, kanskje direkte fra åpen eng uten et mellomliggende kratt- og buskstadium. Vår kunnskap om dette er imidlertid mangelfull. Vår kunnskap er også mangelfull med hensyn til hvordan gjengrodd engvegetasjon responderer på restaurering, det vil si rydding og gjenåpning av engvegetasjonen. Sammenhenger mellom vegetasjon og viktige økologiske gradienter i engvegetasjon i Norge er generelt lite studert, for eksempel sammenlignet med skogvegetasjon (men se Bratli & Myhre 1999).

Det er utarbeidet skjøtselsplaner for flere eiendommer innenfor det spesielt utvalgte kulturlandskapet i Nordherad, i den hensikt å ta vare på det biologiske mangfoldet i de semi-naturlige engene (S. Horsberg, pers. medd.). Ett av områdene det er utarbeidet skjøtselsplan for, er en stor beitemark på gården Mo i øvre del av Nordheradslia. I 2011 var denne beitemarka delvis tilvokst med einer og bjørkeskog, og skjøtselsplanen foreskrev derfor restaurering av de semi-naturlige engene. Som ledd i skjøtselsplanarbeidet uttrykte forvaltningsmyndigheten ønske om en faglig basert oppfølging av skjøtselen for å få kunnskap om effekten av tiltakene på engvegetasjonen. Spesielt var det av interesse å følge vegetasjonsutviklingen i enger som ble ryddet for einerkratt og skog. Før ryddingen startet opp, ble det derfor etablert faste ruter ("vegetasjonsruter") i engene, og disse ble samme år gjort gjenstand for en detaljert vegetasjonsundersøkelse (vegetasjonsøkologisk basisundersøkelse). Intensjonen er at disse rutene skal følges over flere år. Denne rapporten beskriver metoder som er benyttet og resultater fra basisundersøkelsen, som ble foretatt før restaureringen tok til. Undersøkelsens formål er å etablere en referanse for videre studier av endringsmønstre i vegetasjonen. Undersøkelsen har også til hensikt å bidra med ny kunnskap om sammenhenger mellom vegetasjonens artssammensetning og økologiske forhold i tørr, kalkrik semi-naturlig eng.

## 2 Undersøkelsesområdet

Undersøkelsesområdet (**Figur 1**) omfatter de lavestliggende (sørligste) delene av det inngjerdete beitemarksområdet tilhørende garden Mo i Nordherad, Vågå kommune, Oppland fylke (**Figur 2**). Området ligger innenfor rektangelet med UTM-koordinater (WGS84, 32V) for sørvestre hjørne MP 9959, 5968 og for nordøstre hjørne NP 0001, 6001. Det er ca. 88 daa stort og utspenner høydeintervallet 690–770 m o.h. Eksposisjonen er i hovedsak mot S–SSØ (**Figur 2**). Området er avgrenset slik at det kun inneholder områder som tilfredsstiller definisjonen av natursystem-hovedtypen kulturmarkseng (T4) i naturtypeinndelingssystemet Naturtyper i Norge (NiN) versjon 1 (Halvorsen et al. 2009); det vil si slik at områder med sterkt preg av gjødsling nær grinda mot gården, som tilhører hovedtypen åker og kunstmarkseng (T3), er utelatt. De tilsvarende hovedtypene i gjeldende framlegg til typeinndeling på natursystem-nivået i NiN versjon 2 (R. Halvorsen et al. upubl. materiale) vil være henholdsvis semi-naturlig eng og oppdyrka varig eng, med grensa mellom hovedtypene forskjøvet litt i retning sistnevnte i forhold til grenseoppgangen mellom T4 og T3 i NiN versjon 1.

I Nordherad er det funnet skålgroper som er knyttet til jordbrukskultur fra yngre steinalder og bronsealder, ca. 2000–2500 år f.Kr. (Teigum 2001). Gårdsnavnet Mo er blant de eldste i Nordherad, antagelig fra eldre jernalder, ca. 500 år f.Kr. til ca. 550 år e.Kr. (Teigum 2001). Den semi-naturlige enga i undersøkelsesområdet er trolig resultatet av mange hundre år med jordbruksdrift (Elin Hestdal Grev og Pål Grev, pers. medd.). Dagens brukere er 14. generasjon på gården. Det inngjerdete området nord for fylkesveg 454, Øvre Nordheradsveg, som av brukerne på Mo blir kalt "hamnlykkja" og som av oss derfor vil bli referert til som *Molykkja*, har siden



**Figur 1.** Beliggenheten til undersøkelsesområdet på Mo i Nordherad, Vågå kommune.





**Figur 2.** Geografisk utstrekning av undersøkelsesområdet Molykkja tilhørende Mo gard i Nordherad, Vågå kommune.

1995 blitt brukt som sauebeite (med unntak for 2010 da området ble brukt som beite for 30 kalver). Området beites om våren av 30-40 søyer med maksimum 2 lam hver i 2-3 uker (til ca. 15.-20. juni) før sauene sendes på fjellbeite i Sjødalen, og om høsten av 140-150 søyer (etter at lam er fraskilt) i perioden fra ca. 25. september til ca. 10 november. Om sommeren brukes området som beite for 4-10 søyer med lam, i alt ca. 30 dyr og kopplam (ca. 10-12 stykker). Også i tidligere tider har området for det meste vært brukt som sauebeite, men har i perioder sikkert også blitt beitet av andre husdyr.

Undersøkelsesområdet inkluderer både åpne arealer og arealer med skog i henhold til definisjonen av skog i Naturtyper i Norge (NiN), som et område med trær (vedplanter som er over 5 m høye, eller som forventes å bli over 5 m høye) og hvor mer enn 10 % av arealet ligger innenfor trærnes kroneperiferi. Skogen i undersøkelsesområdet var imidlertid på undersøkelsestidspunktet i 2011 ingen skogsmark (mark preget av langvarig innflytelse fra trær, som bærer skog og som også i framtida forventes å bære skog), men semi-naturlig eng i gjengroing. I NiN-systemet typifiseres et område som menneskepåvirket og hevdetinget (f.eks. semi-naturlig eng) inntil det gjennom gjengroing har nådd et ettersuksjesjonsstadium der en ny dynamisk likevekt er opprettet og dette vises gjennom artssammensetningen og de økologiske prosessene. Hele undersøkelsesområdet har sannsynligvis engang i tidligere tider vært sammenhengende åpent, eventuelt med enkeltstående store trær. Den nesten totale mangelen på skogsmarksarter i undersøkelsesområdet i 2011, også i deler av området som nå bærer skog, understøtter dette. Bilder (Elin Hestdal Grev og Pål Grev, pers. medd.) fra ca. 1930, tatt etter at strøm ble innlagt på Mo i 1928, ca. 1960 etter at den østre stuebygningen på Mo ble tatt ned og gjenoppbygd i 1951, og ca. 1995 da ekteparet Grev overtok driften av Mo, viser tiltakende gjengroing. Omkring 1930 var landskapet åpent og einerinnslaget lite, men også da fantes

større, sammenhengende skogkledde arealer. Siden den gang har det skogdekte arealet økt, men også i 1960 var skogområdene klart avgrenset og utgjorde en relativt begrenset samlet andel av Molykkjas areal. I de siste årtiene har skogen bredt seg innover i de tidligere åpne engene, og det som tidligere var et sammenhengende engområde, var i 2011 delt opp i et større, sammenhengende engområde i vest med rikelig forekomst av skogholt og tre til dels adskilte engområder i øst.

Arealutstrekningen av skog og einerkratt har økt jevnt siden 1960. Tolking (se kapittel 3.5) av flybilder fra 1964, 1986 og 2008 understøtter denne vurderingen av endringer i busk- og tresjikt. I de seinere årene har deler av området blitt ryddet for einer og skog, til dels som ledd i det såkalte Nordheradsprosjektet (Nordherad i Vågå sin status som ett av 22 utvalgte kulturlandskap i jordbruket; Anonym 2008).

Berggrunnen i området består dels av et lag med grønnstein og amfibolitt og dels av fyllitt og glimmerskifer ([www.ngu.no](http://www.ngu.no)). Dette er kalkrike bergarter som forvitrer lett og som gir opphav til et kalkrikt jordsmonn, som igjen gir grunnlag for kalkkrevende og artsrik vegetasjon. Det er lite av bergframspring og grunnlendt mark i området; løsmassene preges av morenemateriale.

Området plasserer seg i midtre–øvre del av mellomboreal vegetasjonssone og i den svakt kontinentale vegetasjonsseksjonen (Moen 1998), men har enkelte sørboreale trekk som f.eks. forekomst av tørrbakkevegetasjon med blant annet bakkemynte *Acinos arvensis*.

Klimaet er typisk kontinentalt med lite nedbør, relativt varme somre og kalde vintre. Området er av de mest nedbørfattige i Norge, og kombinert med uttørkende effekter av solinnstråling i den sørvendte lia og relativt vindutsatt topografisk plassering resulterer dette i et svært tørkepreget jordsmonn. Normal årsnedbør (1961–90) for de nærmeste meteorologiske stasjonene ligger mellom 370 og 495 mm, med økende nedbør med økende høyde over havet. Mest nedbør faller i sommermånedene juni til august (**Tabell 1**).

Normal årstemperatur for de nærmeste meteorologiske stasjonene ligger mellom 2,4 og 0,6 °C. Juli er varmeste måned, med 13,9 °C på Klonen i nærheten av Vågåmo, 370 m o.h., og 11,6 °C ved Øvre Tessa, som ligger 746 m o.h. (**Tabell 2**).

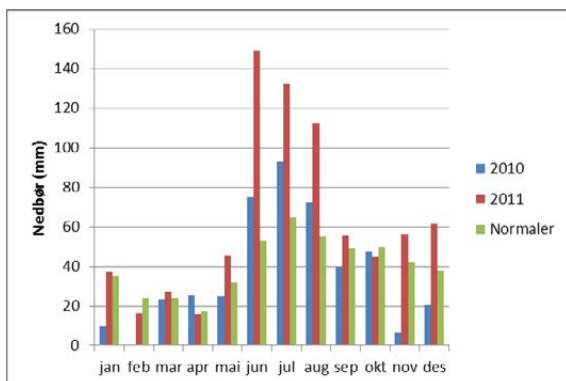
**Tabell 1.** Normal måneds- og årsnedbør 1961–90 for meteorologiske stasjoner i nærheten av undersøkelsesområdet. Data fra Meteorologisk institutt ([eklima.met.no](http://eklima.met.no)).

Stasjon	hoh.	jan	feb	mar	apr	mai	jun	jul	aug	sep	okt	nov	des	år
Preststulen	823 m	35	24	24	17	32	53	65	55	49	50	42	38	484
Klonen	370 m	24	16	18	11	25	44	54	46	39	39	29	25	370
Øvre Tessa	746 m	35	23	26	19	34	54	67	55	48	52	43	39	495
Vågåmo - N Grindstugu	371 m	27	17	19	13	25	44	55	45	36	40	31	28	380

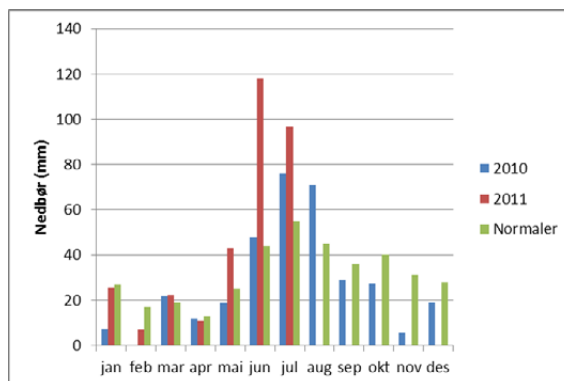
**Tabell 2.** Normal måneds- og årstemperatur 1961–90 for meteorologiske stasjoner i nærheten av undersøkelsesområdet. Data fra Meteorologisk institutt ([eklima.met.no](http://eklima.met.no)).

Stasjon	hoh.	jan	feb	mar	apr	mai	jun	jul	aug	sep	okt	nov	des	år
Klonen	370 m	−9,7	−8,6	−3,3	2,1	8,2	12,5	13,9	12,8	8,2	3,5	−3,0	−7,3	2,4
Øvre Tessa	746 m	−10,0	−8,9	−5,5	−0,5	5,8	10,3	11,6	10,5	5,5	1,3	−5,0	−8,2	0,6

Årene før 2011 var imidlertid mer nedbørrike enn normalen skulle tilsi. Ved Preststulen meteorologiske stasjon varierte årsnedbøren i perioden 2007–2011 mellom 437 og 734 mm pr. år (sammenliknet med normalen 1961–90 på 484 mm; se **Tabell 1**). Alle år unntatt 2010 var årsnedbøren høyere enn normalt. Størst avvik fra nedbørnormalen fant sted i sommermånedene juni og juli (**Figur 3**). Tall fra stasjonen N Grindstugu ved Vågåmo viser tilsvarende mønstre; også der var avvikene størst i sommermånedene (**Figur 4**) og, med unntak av 2010, lå årsnedbøren i perioden 2007–2010 over normalnedbøren (årsdata og data for august til desember 2011 mangler).



**Figur 3.** Månedsnedbør for den meteorologiske stasjonen Preststulen i perioden 2010 og 2011, samt normal månedsnedbør i perioden 1960–1990.



**Figur 4.** Månedsnedbør for den meteorologiske stasjonen N. Grindstugu i 2010 og 2011, samt normal månedsnedbør i perioden 1960–1990. Data for august – desember 2011 mangler.

### 3 Materiale og metoder

Feltarbeidet ble utført i perioden 25.07–01.08.2011 av Harald Bratli, Anette Edvardsen og Rune Halvorsen. Jordprøver ble tatt 13.–14.08.2011 av Harald Bratli. Grunnet værforhold med hyppig nedbør var det ikke mulig sommeren og høsten 2011 å samle jordprøver i den hensikt å beskrive normal (median) variasjon i jordfuktighet.

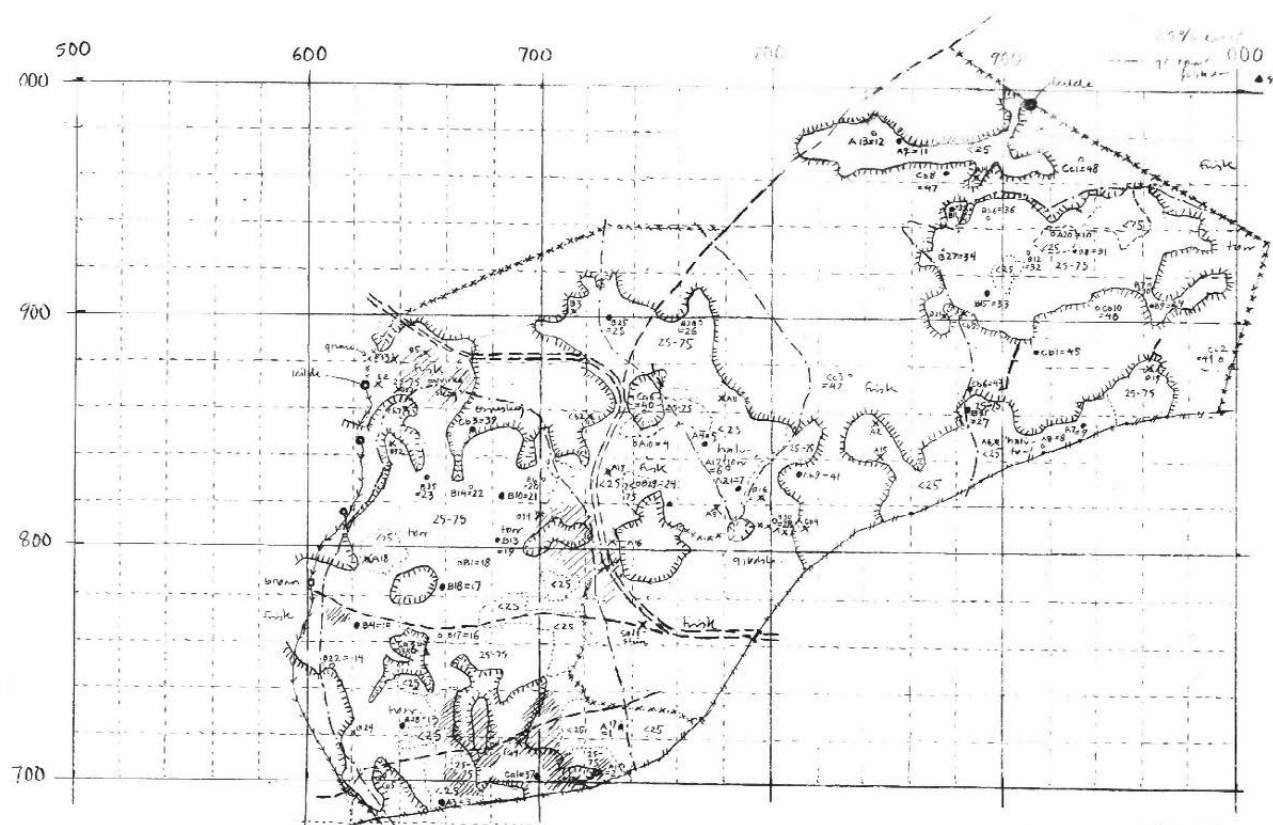
#### 3.1 Plassering av ruter

Ruter ble plassert i den hensikt å oppfylle undersøkelsens to formål; (1) å beskrive endringer i artssammensetning og miljøforhold i sauebeitet semi-naturlig eng gjennom gjengroingssuksessjoner; og (2) å undersøke effektene av forsøk med restaurering av semi-naturlig eng i ulike gjengroingsstadier, og å estimere hastighetene på vegetasjonsendringene etter at restaureringstiltak blir satt inn. Begge formålene forutsetter at et tilstrekkelig antall ruter med hensiktsmessig størrelse blir plassert slik at de dekker variasjonen i området; både den naturlige miljøvariasjonen og variasjonen i gjengroingsstatus.

For å sikre at den relevante variasjonen ble fanget opp i ruteutvalget, gjorde vi en naturtypekartlegging av området etter en metode som tok utgangspunkt i metodikken for kartlegging etter NiN-systemet (Halvorsen et al. 2011), men med tilpasninger. Kartleggingen ble utført som feltkartlegging i målestokk 1: 2 000 i samarbeid mellom forfatterne 26.07.2011, uten bruk av grunnlagskart og med håndholdt GPS (Garmin GPSmap 60 CSx) som eneste hjelpemiddel. Fire arealkategorier (polygoner) som gjenspeiler grad av gjengroing ble kartfestet: (1) Åpen semi-naturlig eng (einerdekning < 25 %), (2a) helt eller delvis einerdekt eng (fordelt på to underkategorier; delvis einerdekt eng med 25–75 % einerdekning og (2b) einerkratt med >75 % einerdekning), og (3) skog og skogholt. Som minstestørrelse for polygoner av hver av disse fire typene ved kartleggingen, ble benyttet 100 m<sup>2</sup>. Bare polygoner > 100 m<sup>2</sup> ble derfor tegnet inn på kartet. Posisjonsnøyaktigheten var ifølge GPS-instrumentet ca. ± 4 m, men bruken av kartet i dagene etter at det ble tegnet, indikerer at nøyaktigheten var større, kanskje ± 1–2 m. Kartet er vist i **Figur 5**. Områdene som var ryddet for einer før 2011 (**Figur 5**), er ikke inkludert i vår undersøkelse, det vil si at disse områdene ikke var aktuelle for plassering av ruter.

Kartet ble brukt til å anslå arealet av de tre arealkategoriene (1–3) i undersøkelsesområdet. Åpen semi-naturlig eng dekte ca. 11 daa og helt eller delvis einerdekt eng ca. 24 daa, mens skog og skogholt utgjorde ca. 50 daa (se videre kapittel 4). Fordi vi ønsket god representasjon av alle de tre arealkategoriene, særlig åpen semi-naturlig eng i gjengroing (som var antatt å ha størst restaureringspotensiale), valgte vi å fordele rutene på de tre arealkategoriene i forholdet 1: 2: 1. Vi valgte 4 m<sup>2</sup> (2 × 2 m) som rutestørrelse. Dette valget tar hensyn til den romlige skalaen vi kunne observere variasjon mellom ulike gjengroingstrinn (først og fremst størrelsen på elementene i mosaikken mellom åpen eng og einerkratt; einerkrattene var ofte 2–4 m i diameter) og variasjon i naturlige miljøforhold (helning, eksposisjon, jordfuktighet og uttørkingsfare). Variasjon i uttørkingsfare kunne imidlertid bare observeres på mye grovere skalaer enn rutestørrelsen [se omtrentlig avgrensning mellom friske områder og områder med moderat uttørkingsfare (begreper definert i NiN som trinn langs en gradient i uttørkingsfare) i NiN (Halvorsen et al. 2009) i **Figur 5**]. Hensynet til at hver rute skulle være så stor som mulig for å gi en best mulig representasjon av artsmangfoldet på stedet tilsa at man, i tråd med prinsippet om at den optimale rutestørrelsen er den største som resulterer i at rutene er rimelig homogene med hensyn til den antatt viktigste variasjonen i miljøforhold og artssammensetning, ikke burde velge mindre ruter enn dette (Økland 1990).

Etter en totalvurdering i lys av prosjektets ressursrammer, fastsatte vi det totale ruteantallet til 48. Dette antallet ble vurdert som (såvidt) tilstrekkelig til å dekke den aktuelle variasjonen og til å gi et tilstrekkelig antall restaurerings- og kontrollruter i restaureringsundersøkelsen. De 48 rutene ble plassert på grunnlag av sett av to tilfeldig uttrukne heltall (funksjonen RANDBETWEEN



**Figur 5.** Kart over undersøkelsesområdet Molykkja, håndtegnet i målestokk 1:2 000 på grunnlag av GPS-oppmåling av grenser 26.07.2011. UTM-rutenett med maskevidde 20 m (stipla linjer) og 100 m (heltrukne linjer) er inntegnet. Molykkja ligger i 1 km-ruta med UTM-referanse WGS84, 32V MP 99 59; tall i venstre og øvre marg angir koordinater (i m) innenfor denne ruta. Nord er opp på kartet. Skogdekte områder er avgrenset med heltrukken strek med "pigger" som peker inn i skogen. Kjerreveger (dobbel stiplert linje) og større stier (enkel stoplet linje) er også avmerket. Grenser mellom åpen semi-naturlig eng og helt eller delvis einerdekt eng er markert med svake prikk-linjer. Omtrentlig grense mellom tørkeutsatte og friske områder er markert med brutt linje med alternering mellom streker og prikker. Områder ryddet før feltarbeidet i 2011 er skravert.

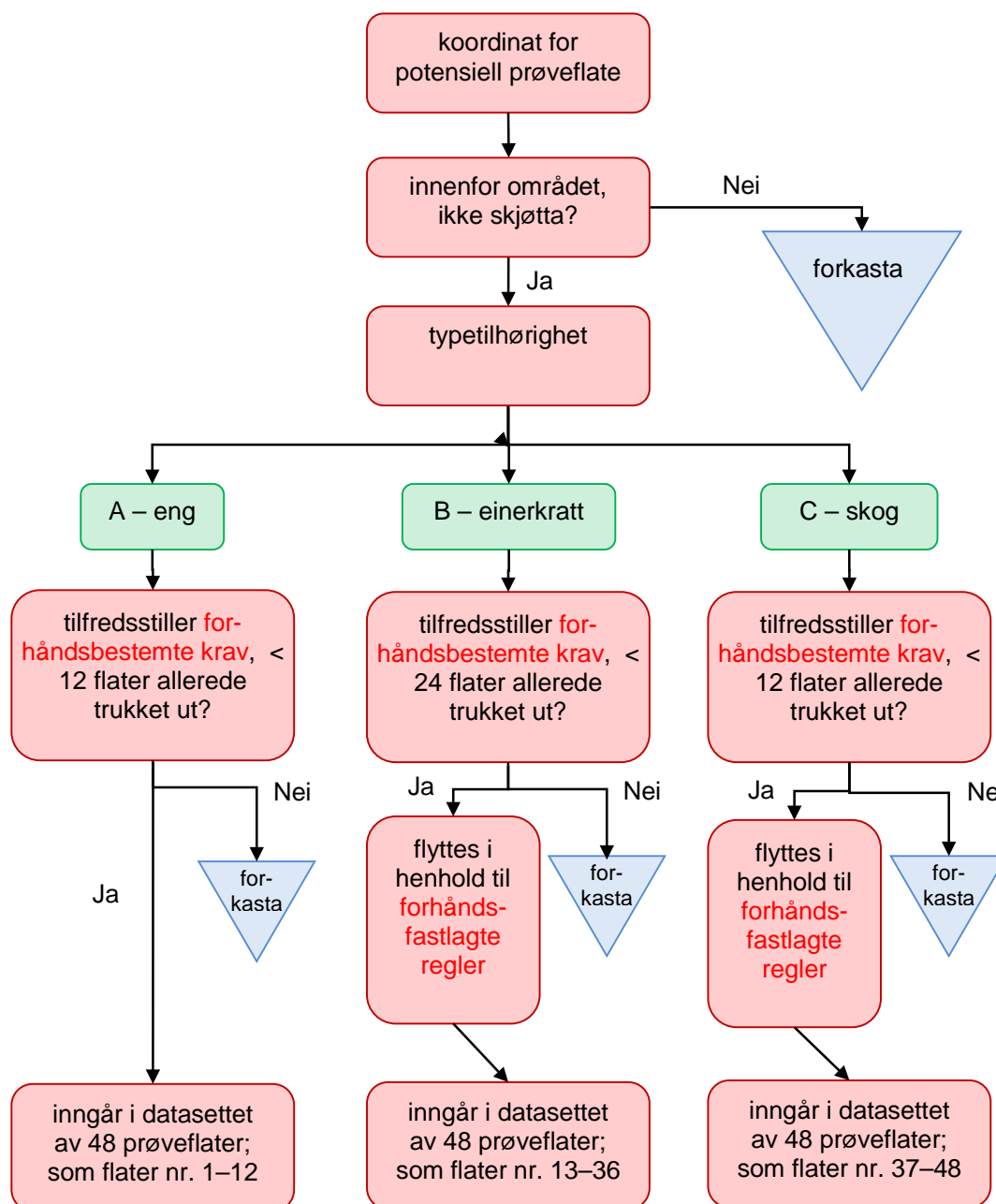


i Microsoft Excel), henholdsvis i intervallene 590–1010 og 680–1010, som representerer UTM-koordinater (x og y) for tilfeldige punkter i undersøkelsesområdet med 1 m nøyaktighet. Hvert uttrukket punkt ble oppfattet som senterpunktet i en potensiell rute. Rutene ble plassert med sidekanter langs hovedretningene V–Ø og S–N. Naturtypekartet (**Figur 5**) ble brukt til en første vurdering av de uttrukne punktene etter en prosedyre vist i **Figur 6**; først med hensyn til om de lå innenfor den kartfestete grensa for semi-naturlig eng, dernest om de lå i et område som allerede var skjøttet. Punkter som passerte disse testene ble fordelt på de tre arealkategoriene ved bruk av kartet og oppsøkt i felt for vurdering på grunnlag av følgende forhåndsbestemte krav ('forkastningskriterier'): (1) ingen forekomst av berg i dagen eller steiner  $> 1/4 \text{ m}^2$ ; (2) plassering lengre enn 2 m fra nærmeste kjerreveg eller større sti; (3) sentrum ikke plassert nærmere en tidligere uttrukket og akseptert rute enn 10 m; og (4) ikke noe hjørne plassert nærmere skogkanten enn 2 m (gjelder både eng- og skogruter). Potensielle ruter i åpen semi-naturlig eng (type A) skulle dessuten ikke ha høyere dekning av einerkratt enn 25 %. Potensielle ruter i helt eller delvis einerdekt eng (type B) som tilfredsstilte alle disse kravene ble deretter flyttet i henhold til følgende forhåndsfastlagte regler: Dersom ruta ikke inneholdt einer, ble den uttrukne plasseringen beholdt. Dersom  $< 1/8$  av ruta var dekket av einer, ble den flyttet ut i åpen eng langs ei linje som forbandt senterpunktet i ruta med sentrum i den tilstøtende åpne enga, til den posisjonen som resulterte i størst mulig avstand mellom rutesentrum og einerkratt (B1). Dersom  $> 1/8$  av ruta var dekket av einer (B2), ble den flyttet inn i einerkrattet langs ei linje som forbandt senterpunktet i ruta med sentrum i den tilstøtende einerklonen (eller i det tilstøtende einerkrattet, dersom ikke tydelige kloner kunne identifiseres). Potensielle ruter i skog og skogholt (type C) som tilfredsstilte alle kravene til å bli valgt ut som er beskrevet ovenfor, ble dernest flyttet i henhold til følgende forhåndsfastlagte regler: Først ble rutene fordelt på tre undertyper; isolerte skogholt (Ca), skogstriper med eng på begge sider (Cb) og større, sammenhengende skogområder (Cc). Ved uttrekk av ruter skulle disse representeres i forholdet 1: 2: 1; det vil si med 3 ruter i skogholt og større, sammenhengende skogområder og 6 i skogstriper. Potensielle ruter i skogholt og skogstriper ble flyttet langs ei linje fra senterpunktet loddrett på grensa mellom skog og eng slik at senterpunktet ble liggende 5 m fra denne grensa. Potensielle ruter i større, sammenhengende skogområder ble, dersom de lå  $< 10 \text{ m}$  fra grensa mot åpen mark, flyttet innover i skogen langs linja fra senterpunktet loddrett på grensa mellom skog og eng slik at senterpunktet ble liggende 10 m fra denne grensa.

De 48 aksepterte rutene ble nummerert fortløpende fra 1 til 48, med 1–12 i åpen semi-naturlig eng (A), 13–36 i helt eller delvis einerdekt eng (B) og 37–48 i skog og skogholt (C). Innenfor hver arealkategori ble rutene nummerert fra sørvestre til nordøstre del av undersøkelsesområdet, med laveste numre i sørvest. Dessuten ble tre ruter som tilhørte undertypen Cc, omnummerert slik at de fikk like numre. Ei rute (28) i einerkratt, som lå så nær ei rute i skog (43) at begge måtte bli restaureringsruter eller kontrollruter, ble gitt det nærmeste mulige ulike nummeret ved bytte av nummer med rute 27. Av de 24 rutene i kategori B plasserte 8 seg (etter eventuell flytting) i arealkategori B1 (åpen semi-naturlig eng i helt eller delvis einerdekt eng), mens 16 plasserte seg i kategori B2 (einerkratt).

Alle ruter ble merket med trepinner med kvadratisk eller rektangulært tverrsnitt, sidekant ca. 2,5 cm og lengde ca. 30 cm, i hvert hjørne. Det sørvestre og det sørøstre hjørnet i hver rute ble merket med rødmalte pinner, de øvrige hjørnene med gulmalte pinner. I tillegg ble aluminiumsrør plassert i jorda inntil de rødmalte pinnene. Ruter i einerkratt og skog ble dessuten markert med røde bånd i busker og trær etter behov.





**Figur 6.** Flytdiagram som viser de ulike trinnene i prosedyren for utvelgelse av 48 ruter. Forhåndsbestemte krav og forhåndsfastlagte regler er beskrevet i teksten.

### 3.2 Registrering av karplantearter i rutene

Hver rute ble gjort gjenstand for grundig registrering av karplantearter. Artsregistreringene ble utført i tidsrommet 28–30.07.2011. For hver art ble mengde registrert på to måter i felt: (1) Som

frekvens i småruter á 1/4 m<sup>2</sup> (50 x 50 cm) på følgende skala: 1 = forekommer i 1 smårute; 2 = 2 småruter; 3 = 3 eller 4 småruter; 4 = 5–8 småruter; 5 = 9–14 småruter; og 6 = 15 eller 16 småruter. (2) Som prosentvis dekning i hele ruta ved angivelse av +1 for arter med dekning mellom 1/16 og 1/8 (6,25–12,5 %); +2 for arter med dekning mellom 1/8 og 1/4 (12,5–25 %); +3 for arter med dekning mellom 1/4 og 1/2 (25–50 %); og +4 for arter med dekning > 1/2 (50 %). Som samlet mengdeangivelse på en skala fra 1 til 10 ble summen av (1) og (2) benyttet.

Navnsetting følger Artsdatabankens navneliste for karplanter (<http://www.artsdatabanken.no>). Følgende taksa ble slått sammen ved registrering i felt og analyse av data: *Poa pratensis* coll. inneholdt flere underarter, blant annet trådrapp *Poa pratensis* ssp. *angustifolia* og vanlig eng-rapp *Poa pratensis* ssp. *pratensis*, kanskje også smårapp *Poa pratensis* ssp. *irrigua* og seter-rapp *Poa pratensis* ssp. *alpigena*. Ugrasløvetann *Taraxacum officinale* inneholder trolig taksa fra flere seksjoner.

### 3.3 Registrering og beregning av miljøvariabler i rutene

For hver rute ble en rekke miljøvariabler registrert i perioden 31.07-01.08.2011 (**Tabell 3**).

*Beiteintensitet* ble tallfestet som frekvensen av sauemøkk i 16 småruter (jf. Neff 1968, Putman 1984). Bare møkk som ble vurdert å stamme fra beitesesongen 2011 ble talt.

*Tresjiktsinnflytelse* ble tallfestet på to ulike måter: (1) Ved bruk av relaskop med smal spalte som estimat for skogens tetthet (basalareal), se Seip (1952). (2) Ved bruk av sfærisk densiometer (Lemmon 1956), der himmelen (inkludert trekronene) projiseres inn på en kuleoverflate med 96 punkter. Antallet punkter som er dekket av trekroner ble registrert som uttrykk for trekronetetthet. Densiometeret ble benyttet til å registrere trekronetetthet ut fra hver rute, i hver av de fire hovedhimmelretningene (S, V, N og E), slik at antallet punkter som ble vurdert med hensyn til trekronetetthet var 384 for hver rute.

*Terrengform* ble tallfestet på en skala fra –2 (sterkt konkav) til +2 (sterkt konveks). Terrengform ble vurdert i to retninger og for to romlige skalaer, henholdsvis: (1) horisontalt, det vil si langs ei linje gjennom rutas senterpunkt, parallelt med høydekurvene, og (2) vertikalt, det vil si langs ei linje gjennom rutas senterpunkt, vinkelrett på høydekurvene; og (1) ruteskala, det vil si langs ei linje med lengde 2 m innenfor ruta, og (2) grov skala, det vil si langs ei linje med lengde 10 m med midtpunkt i rutas midtpunkt.

*Helning* ble målt med klinometerkompass og angitt i grader (°; der 90° svarer til loddrett fall).

*Eksposisjon* ble målt med klinometerkompass, også i grader. Både helning og eksposisjon ble målt på steder som ble ansett representative for hele ruta.

*Eksposisjongunstighet*. Den gunstigste eksposisjonen for de fleste karplanter på våre breddegrader anses å være SSV retning (Dargie 1984, Heikkinen 1991), fordi tilført varme i skråninger som vender mot sola om ettermiddagen antas å være høyere enn for ruter som vender mot sola om formiddagen. En eksposisjongunstighetsindeks Exp på en skala fra 0 (minst gunstig, 22,5°) til 180 (mest gunstig;  $\alpha_m = 202,5^\circ$ ) ble beregnet ved bruk av formelen:

$$\text{Exp} = |180 - |\alpha_m - \alpha||$$

der  $\alpha$  angir målt eksposisjon.

*Einerhøyde* (i dm) ble målt på fem punkter i alle ruter; i midten og 70 cm fra hvert hjørne. Gjennomsnittet av de fem målingene ble brukt som mål på einerhøyde.

**Tabell 3.** Forklaringsvariabler som ble benyttet i den vegetasjonsøkologiske analysen av semi-naturlig eng i Molykkja. Snitt angir gjennomsnittlig verdi, min angir minimumsverdi og maks angir maksimumsverdi for variablene i de 48 analyserutene.

Navn	Variabel	snitt	min	maks
GG64	Gjengroingstilstand 1964	1.479	1	4
GG86	Gjengroingstilstand 1986	1.771	1	4
GG11	Gjengroingstilstand 2011	2.583	1	4
GGdiff	Forskjell i gjengroingstilstand 1964 - 2011	1.104	-3	3
Beite	Beiteintensitet	2.250	0	16
Rel	Tresjiktinnflytelse relaskop	7.333	0	38
Dens	Tresjiktinnflytelse densiometer	127.667	0	329
Einerh	Gjennomsnittlig einerhøyde (dm)	3.071	0	10.8
Einerk	Plassering i forhold til einerkratt (dm)	-8.542	-117	26
TF2H	Terrengform horisontalt 2 m	0.083	-1	1
TF2V	Terrengform vertikalt 2 m	-0.042	-1	1
TF10H	Terrengform horisontalt 10 m	0.250	-1	2
TF10V	Terrengform vertikalt 10 m	0.104	-2	1
Heln	Helning (0-90°)	17.813	8	30
Eksp	Eksposisjonsgunstighet (0-180°)	144.469	111.6	172.8
pH	pH	5.471	5.07	6.36
Gl.tap	Glødetap	17.184	5.700	30.96
C	Totalt karboninnhold (%)	8.415	2.485	16.68
N	Totalt nitrogen (%)	0.701	0.157	1.376
P	Utbyttbart fosfor (mg/kg)	13.407	3.250	34.27
Ca	Utbyttbart kalsium (cmol/kg)	18.932	4.140	51.84
K	Utbyttbart kalium (cmol/kg)	0.311	0.130	0.560
Mg	Utbyttbart magnesium (cmol/kg)	3.570	0.810	5.910
Na	Utbyttbart natrium (cmol/kg)	0.083	0.040	0.220
H	Utbyttbart hydrogen (cmol/kg)	16.224	9.170	24.600
eiv.l	Gjennomsnittlig Ellenberg-indikator for lys	6.821	6.125	7.750
eiv.f	Gjennomsnittlig Ellenberg-indikator for fuktighet	5.029	3.765	6.462
eiv.r	Gjennomsnittlig Ellenberg-indikator for pH	5.758	4.444	7.000
eiv.n	Gjennomsnittlig Ellenberg-indikator for nitrogen	3.509	2.696	5.750
eivw.l	Mengdeveid Ellenberg-indikator for lys	4.300	2.553	6.957
eivw.f	Mengdeveid Ellenberg-indikator for fuktighet	5.101	3.691	6.757
eivw.r	Mengdeveid Ellenberg-indikator for pH	5.626	4.154	7.174
eivw.n	Mengdeveid Ellenberg-indikator for nitrogen	3.430	2.421	6.306

*Plassering i forhold til einerkratt* ( $x$ ; i dm) ble angitt på grunnlag av følgende definisjoner: Et einerkratt består av minst én einerklon, har diameter på minst 1 m og største høyde minst 50 cm. En åpning mellom einerkratt skal være breiere enn 50 cm for at dette skal oppfattes som to einerkratt. Plasseringen  $x$  ble angitt på en kontinuerlig skala med positive verdier når sentrum av ruta lå i et einerkratt og negative verdier når sentrum lå i åpen eng. Variabelen uttrykker avstanden mellom sentrum i ruta og nærmeste grense mellom einerkratt og eng (i desimeter). Verdier for  $x$  mellom  $-117$  og  $+26$  ble registrert.

*Jordkjemiske variabler.* Innsamling av jordprøver for måling av jordkjemiske egenskaper ble foretatt 13–14.08.2011. Delprøver ble samlet fra fire steder rett utenfor hver rute, ca. 20 cm fra midten av hver side av ruta, og blandet sammen før analyse. Jordanalyser ble utført med standard analyseprosedyrer ved Institutt for plante- og miljøvitenskap, Norges miljø- og biovitenskapelige universitet, Ås (Krogstad 1992). Glødetap ble bestemt etter gløding ved  $550\text{ }^{\circ}\text{C}$  over natten, mens tørrstoff ble bestemt ved tørking ved  $105\text{ }^{\circ}\text{C}$  over natten. pH ble målt ved å tilsette 10 ml jord til 25 ml deionisert vann, ristet opp for deretter å stå over natten ved romtemperatur. Prøvene ble ristet opp neste dag, deretter satt til sedimentering i 15 minutter, før pH ble målt i væska over bunnfallet med standard kombinert pH-elektrode.

Total C og N ble målt etter at knust jord først ble forbrent ved  $1050\text{ }^{\circ}\text{C}$  slik at alt C ble omdannet til  $\text{CO}_2$ . C-konsentrasjonen ble deretter målt med infrarødt lys i IR-celle (Nelson & Sommers 1996). Nitrogen ble bestemt ved *Dumas*-metoden (Nelson & Sommers 1996): Ved forbrenning ved  $1050\text{ }^{\circ}\text{C}$  blir nitrogen omdannet til  $\text{NO}_x$ -gasser. Etter reduksjon til  $\text{N}_2$  over en Cu-reduktor ble totalt N bestemt ved måling av termisk ledningsevne. Analyseresultatene ble til slutt korrigert for tørrstoff. Analyseinstrumentet som ble brukt var en LECO CHN-1000. Plantetilgjengelig fosfor ble målt ved ekstraksjon med ammoniumlaktat ved pH 3,75 i 90 minutter (Egnér et al. 1960). Utbyttbare ioner av Ca, K, Mg, Na og  $\text{H}^+$  ble målt med ammoniumacetatmetoden ved pH 7 (Sumner & Miller 1996). Først ble 3 g jord tilsatt ca. 25 ml 1 M ammoniumacetat med pH 7.00, og blandingen ble oppbevart ved romtemperatur over natta. Neste dag ble jorda vasket med ammoniumacetat ved pH 7. Filtratet ble  $\text{H}^+$ -titrert med 0,05 M NaOH. Kationene Na, K, Mg og Ca ble målt i filtratet med ICP-OES. Summen av konsentrasjonene av de 5 målte kationene utgjør mengden utbyttbare ioner (CEC).

Fordi plantetilgjengelige (utbyttbare) næringsstoffer først og fremst er å finne i den organiske jordkomponenten, ble alle elementkonsentrasjoner omregnet til konsentrasjoner i humuslaget ved å dele totalverdien på rutas glødetap (T. Økland 1988).

### 3.4 Beregning av Ellenberg-indikatorverdier

Ellenberg-indikator tall for karplanter (Ellenberg et al. 2001) ble benyttet til å beregne såkalte Ellenberg-indikatorverdier for lys, fuktighet, pH og nitrogen i hver rute, på to måter: (1) Som gjennomsnittet av indikator tallene for alle arter som ble registrert i ruta; og (2) som veiet gjennomsnitt av disse tallene med artenes mengde i rutene som vekter. Ellenberg-indikator tall er tallverdier på en skala fra 1 til 9 (1–12 for fuktighet) som er tilordnet artene på grunnlag av felterfaring og tilgjengelige empiriske data. Ellenberg-systemet er utviklet for Mellom-Europa. Høye tallverdier indikerer preferanse for henholdsvis lyse, fuktige, basiske og nitrogenrike voksesteder. Indeksverdiene skal representere artenes økologiske optimum langs disse variablene under reelle forhold i felt (Ernst 1978). Siden artenes økologiske respons på de aktuelle miljøvariablene kan variere geografisk, har det vært reist kritikk mot bruk av indikator tallene utenfor Mellom-Europa (Wamelink et al. 2002, Witte & von Asmuth 2003). Stor forsiktighet må derfor utvises ved bruk av indekser (variabler) som er basert på indikator tall i økologisk tolkning. Studier har likevel vist at Ellenberg-indeksverdiene kan gi nyttige indikasjoner på rutenes relasjoner til økologiske gradienter også i andre deler av Europa, f.eks. i Norge (f.eks. Bratli et al. 2006). Vi benyttet Ellenberg-indikatorverdier primært som surrogat for virkelige målinger av jordfuktighet fordi det ikke var mulig å samle jordfuktighetsdata den eksepsjonelt våte sommeren 2011. Når vi først beregnet Ellenberg-indikatorverdier for fuktighet, inkluderte vi også de øvrige tilgjengelige Ellenberg-indikatorne i analysen, men vi har tillagt dem mindre vekt ved

tolkningen enn de virkelige målingene av tresjiktdekning, jord-pH og jordas innhold av nitrogen. Det har vært hevdet av Ellenberg-indikator tall for nitrogen snarere er et uttrykk for produktivitet enn for jordas innhold av N (Hill & Carey 1997). Ellenberg-indikatorverdier basert på mengdeveide data og forekomstdata var sterkt positivt korrelert, og Ellenberg-indikatorverdier basert på mengdeveide data ble benyttet i den videre analysen.

### 3.5 Endringer i tre- og busksjikt i undersøkelsesområdet

Ortofoto fra 2008 (pixelstørrelse 10 cm) ble lastet ned fra Norge i bilder ([www.norgeibilder.no](http://www.norgeibilder.no)). Svart-hvitt flybilder fra 1964 og 1986 (målestokk 1: 15 000) ble importert og georeferert ved hjelp av GIS-programmet ArcMap 10.1 (Anonym 2012). Alle grenser mellom skog og åpen mark, og mellom områder med ulik grad av einerdekning (< 25 %, 25–75 % og >75 %), ble digitalisert ved tolking av ortofoto og flybilder. Samlet areal av de tre ulike arealkategoriene innenfor semi-naturlig eng (åpen eng, helt eller delvis einerdekt eng, og skog og skogholt) ble beregnet. Geografiske posisjoner for alle de 48 rutene ble importert til kartprogrammet og tilordnet arealkategori for hvert av årene 1964, 1986 og 2011. Gjengroingsvariabler for hvert år (GG64, GG86, GG11) ble beregnet, der ruter i åpen eng ble tilordnet verdien 1, ruter i enger med einerdekning mellom 25 og 75 % ble gitt verdien 2 eller 3 avhengig av om de lå i åpen eng i helt eller delvis einerdekt eng eller i einerkratt, mens ruter i skog og skogholt ble gitt verdien 4. I tillegg ble en suksessjonsindeks (GGdiff) beregnet som differansen mellom gjengroingsvariabelverdiene for 2011 og 1964. Økende verdi angir dermed sterkere grad av gjengroing.

### 3.6 Biotiske variabler

I hver rute ble det registrert total dekning av trær, her definert som vedvekster > 2 m høye, av busker, her definert som arter med flerårige forvedete stammer og høyde mellom 50 cm og 2 m (slik at einerkratt inngår i definisjonen av busker), av urter og gras (feltsjiktet), av moser og lav (bunnsjiktet), av bar jord, og av strø (**Tabell 4**). For hver rute og tilgrensende områder ble i tillegg utarbeidet forenklede skisser som viser utstrekning av einerkratt og plassering av trær.

Karplanteartsantall ble beregnet for hver rute. Fordelingen av artenes frekvens i enkeltruter i materialet ble beregnet ved først å fordele artene på 10 klasser på grunnlag av antall ruter med forekomst av den enkelte art. Arters frekvens ble også beregnet separat for deldatasett fra åpen semi-naturlig eng (A+B1; 20 ruter) og gjengrodd eng (B2+C; 28 ruter). Lineær regresjon av artenes gjennomsnittlige mengde, med artenes frekvens som forklaringsvariabel, ble utført både for totalmaterialet og for de to deldatasettene.

### 3.7 Restaureringsforsøket

Alle ruter med ulike numre (1, 3, ... 47; *restaureringsruter*) skal restaureres ved fjerning av eier og andre vedvekster. Restaureringen inngår som del av skjøtselstiltakene i forbindelse med utvikling av Nordherad som utvalgt kulturlandskap (Anonym 2008). Intensjonen var at restaurering fortrinnsvis skulle utføres i 2011, men med åpning for å fullføre den i påfølgende år dersom tid og ressurser gjorde det umulig å fullføre arbeidet i løpet av ett år. Ruter med like numre skal tjene som *kontrollruter* som ikke skal påvirkes av skjøtsel. Ruter som skal restaureres, ble i tillegg til oppmerking som nevnt ovenfor merket med gule bånd rundt nedre venstre hjørnepinne, og arealet som skal restaureres ble merket med gule bånd i trær og busker.

For restaureringsruter i åpen eng (typer A og B; nummer 1, 3, ... 35) skal skjøtsel utføres i en *storrute* på 6 × 6 m med samme sentrum som ruta (det vil si at det skal lages en 2 m bred, åpen sone på alle sider av ruta). Innenfor denne storruta skal alle eventuelle vedvekster (også

småplanter av einer) fjernes. Alle einerkloner med dekning innenfor storruta skal fjernes i sin helhet. Unntaket fra dette er eventuelle trær med diameter > ca. 20 cm som vurderes å stamme fra en tidligere tresatt hagemark (i motsetning til trær som vurderes å ha etablert seg under gjengroingsforløpet). Disse skal få stå.

For restaureringsruter i skog (type C, nummer 37, 39, ... 45) skal skjøtsel utføres på samme vis som i restaureringsruter i eng, men med det unntaket at storrutene skal være 10 × 10 m med samme sentrum som ruta (det vil si at det skal lages en 4 m bred, åpen sone på alle sider av ruta). Bare skogruter av undertype Ca og Cb inngår i restaureringsforsøket; de tre rutene av type Cc (som er gitt like numre) utgjør en kontroll. Størrelsen på restaureringsruter i skog ble økt i forhold til restaureringsruter i krattbevokst eng for å redusere skyggeeffekter fra trærne omkring.

**Tabell 4.** Biotiske variabler som ble registrert eller beregnet for semi-naturlig eng i Molykkja. Snitt angir gjennomsnittlig verdi, min angir minimumsverdi og maks angir maksimumsverdi for variablene i de 48 analyserutene.

Navn	Variabel	snitt	min	maks
dekA	Dekning tresjikt (%)	25.688	0	95
dekB	Dekning busksjikt (%)	35.146	0	98
dekC	Dekning feltsjikt (%)	51.563	1	99
dekD	Dekning bunnsjikt (%)	9.958	0	78
antart	Antall arter	25.417	7	42

### 3.8 Statistiske analyser

Alle analyser er foretatt i programmet R versjon 2.14.0 (R Development Core Team 2011). Biblioteket *vegan* (Oksanen et al. 2011) ble brukt til alle multivariate analyser (DCA- og GNMDS-ordinasjoner).

#### 3.8.1 Transformer og standardisering av forklaringsdata

Før statistiske analyser ble samtlige forklaringsvariabler korrigert for skjevfordeling ved transformasjon til null skjevhet (*zero-skewness transformation*) som beskrevet av Økland et al. (2001). En transformering til null skjevhet bidrar til å gi variablene konstant varians (homogen variansfordeling; homoscedastisitet), og dermed til at en av de viktigste forutsetningene for bruk av parametriske statistiske tester og modelleringsmetoder er oppfylt.

#### 3.8.2 Analyser av sammenhenger mellom forklaringsvariabler

##### PCA-ordinasjon

PCA-ordinasjon, *Principal Component Analysis* (ter Braak & Prentice 1988) ble foretatt på et datasett bestående av alle de økologiske forklaringsvariablene samt dekning av tre-, busk- og bunnsjikt. Transformerte variabler ble benyttet, siden PCA forutsetter lineær sammenheng mellom variablene og ordinasjonsaksene. PCA ble utført på korrelasjonsmatrisen, dvs. at alle variablene ble sentrert og dividert med standardavviket før analyse.

##### Korrelasjonsanalyse

Kendall's ikke-parametriske korrelasjonskoeffisient  $\tau$  (tau; Kendall 1938) ble beregnet for alle økologiske forklaringsvariabler, samt dekning av tre-, busk-, felt- og bunnsjikt og artsantall pr.



rute. Korrelasjonsanalysen ble utført for å beskrive den innbyrdes samvariasjonen mellom de økologiske forklaringsvariablene og disses relasjon til øvrige forklaringsvariabler.

### 3.8.3 Analyser av vegetasjonsdata

To ulike ordinasjonsmetoder ble benyttet for å undersøke sammenhenger mellom artsammensetningen i analyserutene (parallell ordinasjon; van Son & Halvorsen 2014). Detrended Correspondance Analysis (DCA; Hill 1979, Hill & Gauch 1980) og Global Non-metric Multidimensional Scaling (GNMDS; Kruskal 1964a, 1964b) tilhører ulike 'familier' av ordinasjonsmetoder og er basert på helt ulike prinsipper. Sammenfallende resultater fra de to metodene er derfor en god indikasjon på at reelle gradienter i vegetasjonssammensetning er funnet (R.H. Økland 1996, van Son & Halvorsen 2014). DCA ble utført ved hjelp av standardvalg i *vegan* (Oksanen et al. 2011). GNMDS-ordinasjon ble utført med følgende valg: Bray-Curtis' ulikhetskoeffisient; 100 tilfeldige startkonfigurasjoner, maksimum antall iterasjoner = 1000, stressreduksjon for å anse at konvergens er nådd = 0,9999999. Varimax-rotering og reskalering av akser til H.C.-enheter (Half change-units) ble foretatt ved bruk av *postMDS()*-funksjonen i *vegan*. Ulikhetskoeffisientene er lineære som funksjon av økologisk avstand bare når de er under en viss øvre grense. Over denne grensen kan ulikhetskoeffisientene være upålitelige. Ved beregning av ulikhetskoeffisienter ble derfor metoden step-across (De'ath 1999) med grenseverdi  $\epsilon = 0,8$  benyttet. For å akseptere en GNMDS-løsning som beste løsning må samme resultat ha blitt nådd fra to ulike startkonfigurasjoner. Både to- og tre-dimensjonale GNMDS-ordinasjoner ble funnet. Sammenligninger mellom ordinasjonsakser ble foretatt ved korrelasjonsanalyse (beregning av Kendall's ikke-parametriske korrelasjonskoeffisienter) mellom ordinasjonsakser.

Separate ordinasjoner av deldatasett for åpne enger (arealkategoriene A og B1 med til sammen 20 ruter) og gjengrodd enger (arealkategoriene B2 og C med til sammen 28 ruter) ble foretatt for å undersøke sammenhenger mellom vegetasjon og forklaringsvariabler separat for ulike deler av gjengroingssuksjonen og, spesielt, for å klarlegge om det var forskjeller med hensyn til hvilke variabler som best forklarer vegetasjonsmønstre i hele materialet og i de to deldatasettene. DCA- og GNMDS-ordinasjoner ble utført med samme parametervalg som for totalmaterialet, og sammenligninger mellom ordinasjonsakser ble foretatt ved beregning av Kendall's ikke-parametriske korrelasjonskoeffisienter.

Korrelasjonsanalyse mellom akser (ruteskårer) fra DCA- og GNMDS-ordinasjonene og de økologiske forklaringsvariablene ble beregnet. Biplot der ruteskårer og vektorer som viser retningen for største økning for hver forklaringsvariabel (og vektorenes lengde uttrykker relativ mengde variasjon langs ordinasjonsaksene som variablene forklarer), ble konstruert ved bruk av *vegan*-prosedyren *envfit*.

Tolkingen av ordinasjonsaksene ble understøttet av isolinjediagrammer for utvalgte forklaringsvariabler. Isolinjediagrammer er ordinasjonsdiagrammer der variablenes uttransformerte verdier blir angitt som "etiketter" for ruteposisjonene, og isolinjer blir trukket mellom punktene som, i en GAM-analyse (*generalised additive modelling*; f.eks. Wood 2006), får like estimatverdier for den aktuelle variabelen. Isolinjediagrammer ble konstruert ved hjelp av *vegan*-prosedyren *ordisurf*. Figurer der utvalgte arters mengde i ruter blir angitt med sirkler der økende størrelse angir økende mengde, ble også konstruert.

For hvert av de to deldatasettene ble sammenhenger mellom ordinasjonsakser og forklaringsvariabler undersøkt separat ved korrelasjonsanalyse mellom akser (ruteskårer) fra DCA- og GNMDS-ordinasjonene og de økologiske forklaringsvariablene.

## 4 Resultater

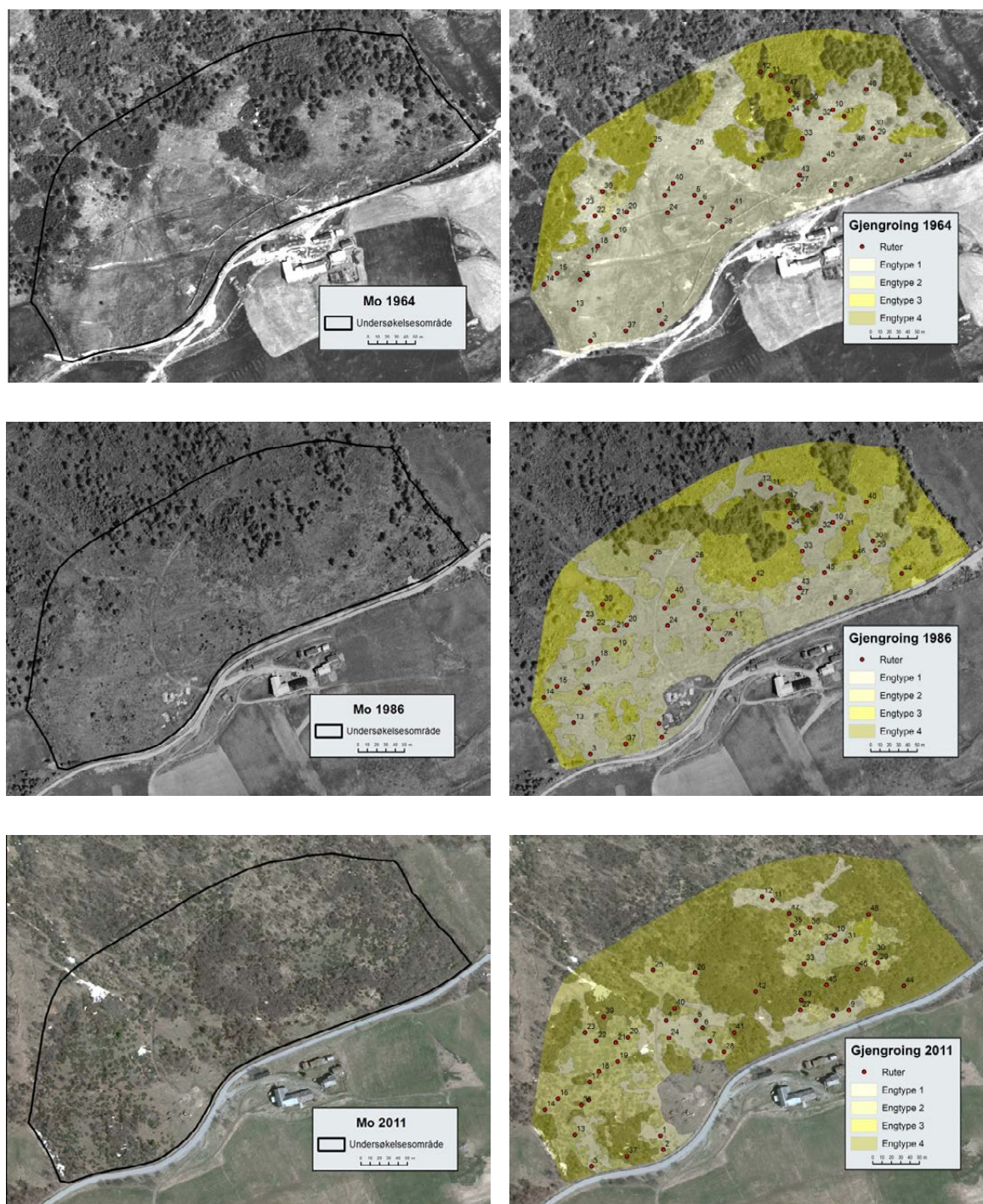
### 4.1 Endringer i busk- og tresjikt

I løpet av de 47 årene fra 1964 til 2011 har det skjedd store endringer i den relative dekingen av åpen eng og eng i ulik grad av gjengroing i undersøkelsesområdet (**Tabell 5**). Arealet med åpen eng har i denne perioden blitt redusert med 73 %, fra 59 til 16 daa (dekar). I 1986, det vil si omtrent midtveis i tidsperioden, dekket åpne enger 30,9 daa. Det synes derfor å ha funnet sted en jevn nedgang i åpent engareal i løpet av disse årene. Det tredekte arealet har blitt mer enn femdoblet fra 1964 til 2011: den største økningen fant sted etter 1986. Dekningen av einerkratt har også økt, men endringen synes først og fremst å ha vært en overgang fra tette einerkratt i 1964 til noe mer åpne einerkratt i 2011, det vil si til arealer med einer og åpen eng i blanding. Einerdekningen var størst i 1986. De angitte forskjellene mellom tette og åpne einerkratt bør imidlertid ikke vektlegges for sterkt, da forskjellen kan være en artefakt som skyldes vanskeligheter med tolkning av einerkratt på de eldre flybildene som har dårligere oppløsning. Registrert arealandel av einerkratt økte fra 20,64 daa 1964 til mer enn det dobbelte (44,89 daa) i 1986, for så å avta nesten til 1964-nivået igjen (23,73 daa) i 2011.

Sammenligning mellom flybilder fra årene 1964, 1986 og 2008 (**Figur 7**) viser en klart tiltagende gjengroing i perioden. I 1964 var store deler av undersøkelsesområdet åpent. Tredekte områder var konsentrert øverst oppe i beitemarka (lengst fra gården og høyest over havet), og tretettheten var lav. Likeledes var det liten deking av einer og andre busker. I 1986 var det fortsatt relativt glissen tresetting i øvre del av beitemarka, men en tydelig økning i utbredelsen av busker kan sees. Enkelte områder som var tredekte i 1964, hadde i 1986 blitt til åpen eng, blant annet et område i øvre, høyre hjørne av undersøkelsesområdet. Tjuefem år seinere, i 2011, var fordelingen av arealkategoriene tydelig endret. Det hadde funnet sted en sterk økning i arealandelen av skog og skogholt, ikke bare i øvre del av området, men også i laveliggende deler, særlig lengst vekk fra gården. Økningen i einerdekning i områder som tidligere var dekt av åpen eng var betydelig, samtidig som en stor andel av arealet som var dekt med einerkratt uten tresjikt, i 2011 i stor grad var tilvokst med skog. Dekningen av einer i de skogkledte områdene varierte mye, men krattene var nokså glisne mange steder i 2011, tilsynelatende fordi eineren over tid skygges ut når det etableres et tresjikt. Det åpne engarearealet midt i østre del av undersøkelsesområdet var i 2011 helt omsluttet av skog.

**Tabell 5.** Arealfordeling (areal i daa) og prosentandel innenfor undersøkelsesområdet Molykkja av arealkategorier som gjenspeiler ulik hevdintensitet (jf. NiN; Halvorsen et al. 2009) og innenfor semi-naturlig eng ulik grad av gjengroing slik den kommer til uttrykk gjennom en typifisering til fire arealkategorier basert på tolking av flybilder fra 1964 og 1986, ortofoto fra 2008 og feltbefaring i 2011.

Arealkategori	1964		1986		2008	
	Areal	%	Areal	%	Areal	%
Semi-naturlig eng						
1 Åpen eng (<25 % einerdekning)	58,32	66,2	30,93	35,11	11,19	12,71
2 Delvis einerdekt eng (25-75 % einerdekning)	0,64	0,73	18,67	21,2	23,25	26,39
3 Einerkratt (>75 % einerdekning)	20,0	22,7	26,22	29,76	0,48	0,55
4 Skog og skogholt (>25 % tredekning)	9,14	10,37	10,38	11,78	49,29	55,95
Sum semi-naturlig eng	88,1	100	86,21	97,86	84,22	95,6
Oppdyrket varig eng	0	0	1,89	2,14	3,88	4,4
<b>Sum</b>	<b>88,1</b>	<b>100</b>	<b>88,1</b>	<b>100</b>	<b>88,1</b>	<b>100</b>



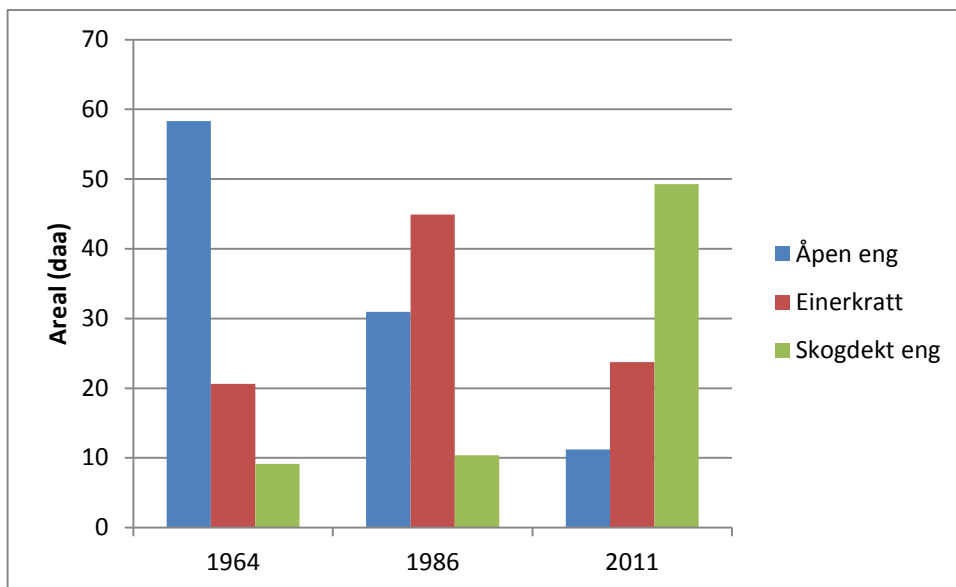
**Figur 7.** Flybilder av undersøkelsesområdet (venstre side) og arealkategorier som uttrykker gjengroingstilstand samt ruteposisjoner (høyre side) basert på tolking av flybilder fra 3 ulike tidspunkt: 1964 – øvre rad; 1986 – midtre rad; 2011 – nedre rad. Farger for ulike arealkategorier i tegnforklaringen avviker fra fargene i flybildene i høyre kolonne, da fargene i bildet er transparente og lagt oppå bildet og derfor skinner gjennom og endrer fargene.

Flybildene fra 1964 og fram til i dag viser at tresjiktet i utgangspunktet var glissent, at små arealandeler var skogdekt fram til 1986, og at skogarealet deretter har økt betydelig, i utstrekning og uttrykt som arealdekning. Også overganger fra skog til åpen eng har funnet sted. Dette

viser at enger har vært ryddet for skog enkelte steder. De nedre, sentrale delene av undersøkelsesområdet og et bratt, tørt parti i østre, midtre del av undersøkelsesområdet har vært trefrie gjennom hele perioden.

I løpet av tidsperioden fram til 1986 fant det også sted en betydelig økning i arealandelen av einerkratt (**Figur 8**). Sammenlikning mellom flybildene viser at dette primært har skjedd ved innvoksning av kratt (hovedsakelig einer) fra kantene og inn i engene; arealer som allerede var einerdekt i 1964, har fått økt einerdekning. I tillegg har en flekkvis etablering av einer funnet sted i sentrale deler av undersøkelsesområdet. Etter 1986 har en del steder som var einerdekt i 1986 blitt dekt med skog, mens nye arealer med tidligere åpen eng har blitt kolonisert av einer. Dette forklarer hvorfor dekningen av einerkratt uten tresetting er redusert fra 1986 til 2011, samtidig som det åpne engarealet er kraftig redusert.

Flybildetolkningen og den arealmessige fordelingen av arealkategoriene viser at det har funnet sted en stor dynamikk i tre- og busksjiktet i undersøkelsesområdet løpet av 50-årsperioden til tross for at undersøkelsesområdet hele tiden har vært i bruk som beitemark. Denne dynamikken skyldes trolig en kombinasjon av driftsformen, med varierende husdyrbesetninger, at rydding bare har blitt gjort sporadisk og at det samlede beitetrykket har vært lavt gjennom hele perioden. Områdene nærmest gården har vært åpne gjennom hele undersøkelsesperioden.



**Figur 8.** Endring i arealfordeling av åpen eng, krattbevokst eng og skogdekt eng for 1964, 1986 og 2011.

## 4.2 Artsantall

Totalt ble 114 karplantearter registrert i de 48 rutene (se Vedlegg). Av disse var 73 urter, 24 graminider (gress, starr og siv), åtte trær, fem busker, tre lyngvekster og én bregne. To rødlistede karplanter (etter Norsk Rødliste 2010; Kålås et al. 2010) ble funnet; smalfrøstjerne *Thalictrum simplex* ble funnet i 20 ruter, og smånøkkel *Androsace septentrionalis* ble funnet i én rute. Begge disse artene er vurdert som nær truet (rødlistekategorien NT). Gjennomsnittsartsantallet var 25,4 arter pr. rute. Det høyeste antallet arter i én rute var 42 (en åpen engrute), mens den artsfattigste ruta var en einerkrattrute som kun hadde syv arter. Det totale antallet arter funnet i hver arealkategori var nær det samme for alle de fire kategoriene, til tross for at

ruteantallet varierte fra 8 til 16 mellom kategoriene (**Tabell 6**). Totalantallet karplantearter som ble funnet i åpen semi-naturlig eng (A) og i åpen semi-naturlig eng i helt eller delvis einerdekt eng (type B1) var også nokså likt, henholdsvis 81 og 78, men antallet A-ruter var 12, mot 8 B1-ruter. Det totale antallet arter som ble funnet i åpen eng (typer A og B1) var 91 (**Tabell 6**).

Det gjennomsnittlige antallet arter pr. rute var klart høyere i åpen eng (A og B1) enn i einerdekt eng og skog og skogholt (**Tabell 6**). Det gjennomsnittlig rangerte artsantallet var signifikant forskjellig mellom de fire arealkategoriene (Kruskal-Wallis test,  $X^2=21,62$ ,  $p<0,001$ ), også dersom åpne engruter (kategoriene A og B1) slås sammen til én kategori (Kruskal-Wallis test,  $X^2=21,03$ ,  $p<0,001$ ). Artsantallet var høyere i åpen eng enn i einerkratt (Wilcoxon-Mann-Whitney test,  $W=175$ ,  $p<0,001$ ) og også høyere i skog og skogholt (Wilcoxon-Mann-Whitney test,  $W=131$ ,  $p<0,001$ ). Artsantallet i åpen semi-naturlig eng i helt eller delvis einerdekt eng (type B1) var høyere enn i einerkratt (Wilcoxon-Mann-Whitney test,  $W=111$ ,  $p=0,004$ ) og høyere enn i skog og skogholt (Wilcoxon-Mann-Whitney test,  $W=77$ ,  $p=0,030$ ). Forskjellene i artsantall mellom åpne engruter (kategoriene A og B1, Wilcoxon-Mann-Whitney test,  $W=62$ ,  $p=0,296$ ) og mellom einerkratt og skog og skogholt (Wilcoxon-Mann-Whitney test,  $W=64$ ,  $p=0,143$ ) var ikke signifikante.

Antallet unike arter (arter som bare ble observert i ruter som hørte til den angitte kategorien) var høyest i ruter i skog og skogholt (C) og i åpne engruter (A + B1), men merk at antallet ruter varierer mellom arealkategoriene.

Artsantallet pr. rute avtok med økende grad av gjengroing (samtlige gjengroingsvariabler unntatt gjengroingstilstanden i 1964 var korrelert med artsantallet pr. rute), einerkratthøyde og ruttas posisjon i forhold til einerkratt (fra åpen eng til midten av store einerkratt), samt med deknningen i busk- og tresjikt (**Tabell 7**, **Tabell 8**).

Artsantallet økte med beiteintensiteten, deknningen i feltsjiktet, Ellenberg-indikatorverdien for lys, samt med pH, kalsium og magnesium. Artsantallet avtok med økende innhold av karbon og fosfor i jorda, og med økende Ellenberg-indikatorverdi for fuktighet. Ingen signifikant korrelasjon med nitrogeninnholdet i jorda ble funnet.

Den mest frekvente arten i rutematerialet var blåklokke *Campanula rotundifolia*, som ble funnet i 43 av de 48 rutene. Andre vanlige arter i rutene, med antall ruter angitt i parentes, var rødsvingel *Festuca rubra* (42), hvitmaure *Galium boreale* (41), engkvein *Agrostis capillaris* (40), einer *Juniperus communis* (38), gjeldkarve *Pimpinella saxifraga* (35), gulmaure *Galium verum* (34), dunhavre *Avenula pubescens* (32) og ryllik *Achillea millefolium* (30). Arter som anses å foretrekke tørre og baserike semi-naturlige enger ble funnet i forholdsvis mange ruter; sandfiol *Viola rupestris* ble funnet i 29 ruter, rødknapp *Knautia arvensis* i 27 ruter, flekkgrisøre *Hypochaeris maculata* i 20 ruter, dunkjempe *Plantago media* i 18 ruter, flekkmure *Potentilla crantzii* i 16 ruter, bakkestarr *Carex ericetorum* i 13 ruter og krattsøleie *Ranunculus polyanthemus* i 11 ruter.

**Tabell 6.** Totalt antall arter, gjennomsnittlig antall arter pr. rute og antall unike arter i ruter tilhørende ulike arealkategorier. A – åpen semi-naturlig eng (< 25 % einerdekning); B1 – åpen eng i helt eller delvis einerdekt eng; B2 – einerkratt; C – skog og skogholt. Kategoriene A og B1 omfatter all åpen eng uten hensyn til einerdekningen i områdene omkring ruta.

	A	B1	B2	C	A og B1
Antall	81	78	74	75	91
Gjennomsnitt	33,25	30,88	18,50	23,17	32,3
Unike	2	5	6	12	17
Antall ruter	12	8	16	12	20



**Tabell 7.** Korrelasjoner mellom antall karplanter pr. rute og forklaringsvariabler, beregnet som Kendall's korrelasjonskoeffisient  $\tau$ . P-verdier for testen av hypotesen "ingen korrelasjon" ( $\tau = 0$ ) mot den tosidige alternativhypotesen, og  $\tau$ -verdiene, er vist. Korrelasjoner som er signifikante ( $P < 0,05$ ) og tilhørende P-verdier er uthevet.

Variabel	$\tau$	p
gg64	-0,0574	0,6267
gg86	<b>-0,4100</b>	<b>0,0004</b>
gg11	<b>-0,4066</b>	<b>0,0003</b>
ggdiff	<b>-0,3022</b>	<b>0,0061</b>
beite	<b>0,4402</b>	<b>0,0001</b>
bas	-0,1426	0,1721
dens	-0,1371	0,1759
TF2H	-0,0953	0,4203
TF2V	-0,0990	0,4016
TF10H	-0,0594	0,6049
TF10V	-0,2174	0,0587
hel	0,0705	0,4966
eksp	-0,0726	0,4760
einerh	<b>-0,4004</b>	<b>0,0003</b>
einerk	<b>-0,5070</b>	<b>0,0000</b>
pH	<b>0,2160</b>	<b>0,0333</b>
gl.tap	-0,0108	0,9149
C	<b>-0,2626</b>	<b>0,0093</b>
N	0,1871	0,0641
P	<b>-0,2662</b>	<b>0,0084</b>
Ca	<b>0,2626</b>	<b>0,0093</b>
K	-0,1853	0,0667
Mg	<b>0,2500</b>	<b>0,0133</b>
Na	0,0162	0,8727
eivw.l	<b>0,5360</b>	<b>0,0000</b>
eivw.f	<b>-0,2194</b>	<b>0,0299</b>
eivw.r	-0,0135	0,8938
eivw.n	-0,0360	0,7218

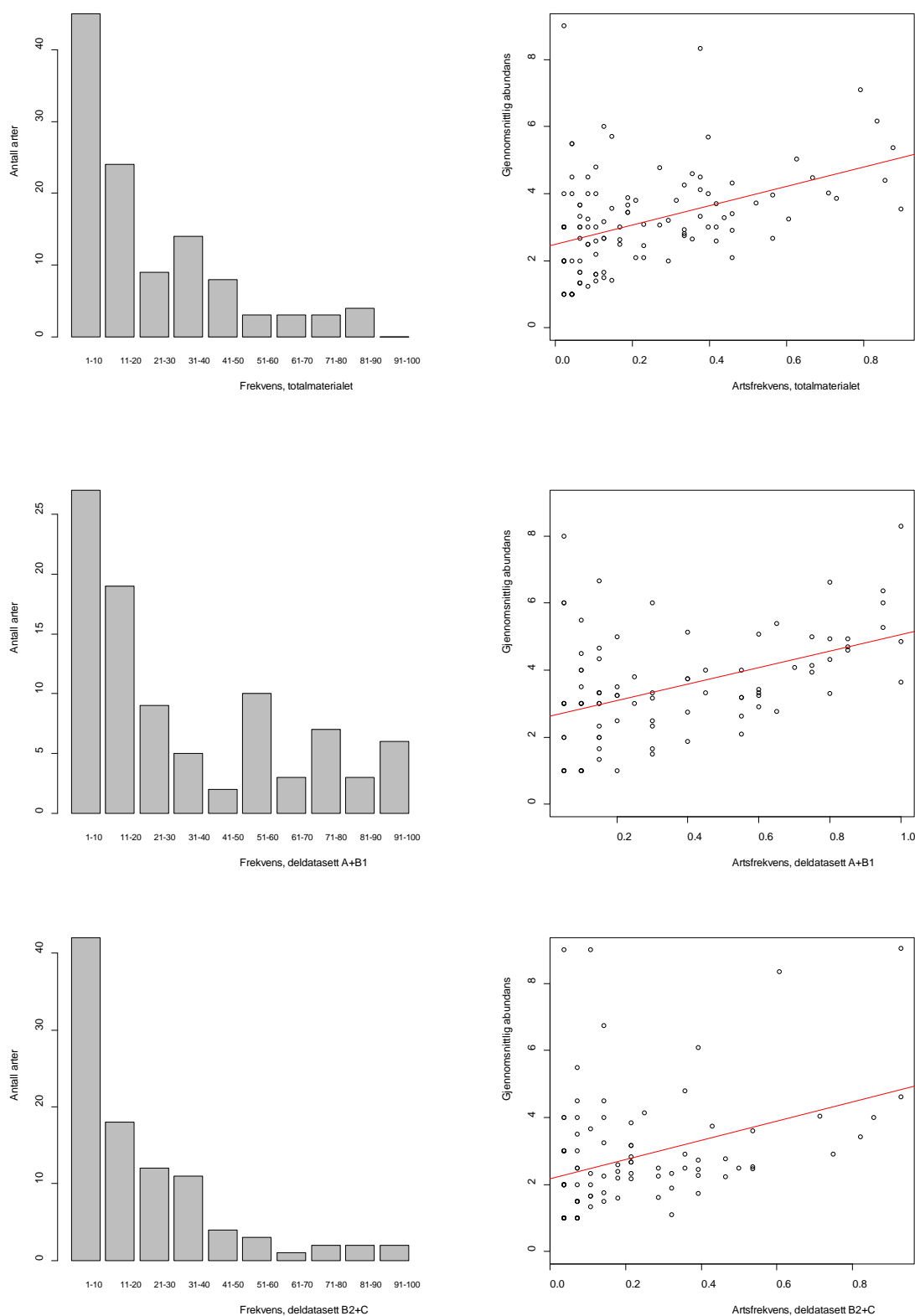
**Tabell 8.** Korrelasjoner mellom antall karplanter pr. rute og biotiske variabler, beregnet som Kendall's korrelasjonskoeffisient  $\tau$ . P-verdier for tester av hypotesen "ingen korrelasjon" ( $\tau = 0$ ) mot den tosidige alternativhypotesen, og  $\tau$ -verdiene, er vist. Korrelasjoner som er signifikante ( $P < 0,05$ ) og tilhørende P-verdier er uthevet.

Variabel	$\tau$	p
dekA	<b>-0,2612</b>	<b>0,0163</b>
dekB	<b>-0,4305</b>	<b>0,0000</b>
dekC	<b>0,6257</b>	<b>0,0000</b>
dekD	0,1376	0,1969

### 4.3 Fordeling av artenes frekvens i rutene og sammenheng mellom frekvens og mengde

De fleste planteartene ble bare funnet i én eller i et fåtall ruter; 53 av de 114 artene ble funnet i fem eller færre ruter. 16 arter ble bare registrert i én rute, 10 i to ruter, og 12 i tre ruter. Fordelingen av artenes frekvenser i totalmaterialet viste en klart avtagende tendens med mange arter i få ruter og få arter i mange ruter (**Figur 9**). Fordelingen var i hovedtrekk den samme i åpne og i gjengrodde enger (einerkratt, skog og skogholt) når disse ble analysert hver for seg, men andelen arter med lav frekvens var høyere og andelen arter med høy frekvens var lavere i gjengrodde enger, mens det omvendte var tilfellet i åpne enger.

Sammenhengen mellom artenes frekvens (konstans; "grad av forekomst i materialet") og gjennomsnittlige mengde var positiv, både i totalmaterialet, i åpne enger og i gjengrodde enger. Økningen i mengde som funksjon av frekvens varierte litt mellom de tre datasettene (**Figur 9**); i totalmaterialet og i gjengrodde enger hadde de fleste artene lav frekvens og lav gjennomsnittlig mengde, mens artene i åpen eng var noe mindre godt fordelt på ulike kombinasjoner av frekvens og mengde (se **Figur 9**) enn artene i enger i gjengroing; kombinasjonen høy frekvens og lav mengde mangler i åpne enger.



**Figur 9.** Frekvensfordeling for antall arter på antall ruter og sammenheng mellom abundans og artsfrekvens basert på lineær regresjon for totalmaterialet, åpne enger (deldatasett A+B1) og gjengroddede enger (kratt, skog og skogholt; deldatasett B2+C).



Tre arter, engkvein *Agrostis capillaris*, blåklukke *Campanula rotundifolia* og gjeldkarve *Pimpinella saxifraga*, fantes i alle ruter i åpen eng. Tretten arter ble kun funnet i én åpen engrute, 14 arter i to ruter, 13 arter i tre ruter, og 48 av totalt 91 arter ble funnet i fem eller færre ruter. Gjengroddde enger hadde klart større andel lavfrekvente arter enn åpne enger. Rødsvingel *Festuca rubra* og einer *Juniperus communis* var de vanligste artene i einerkratt, skog og skogholt; begge forekom i 26 av 28 ruter. Hvitmaure *Galium boreale* og blåklukke *Campanula rotundifolia* forekom i henholdsvis 24 og 23 ruter, mens hegg *Prunus padus* og engkvein *Agrostis capillaris* ble registrert i henholdsvis 21 og 20 ruter. Til sammen ble hele 60 av de 97 artene registrert i fem eller færre av rutene i gjengroddde enger. Av disse ble 24 arter kun funnet i én rute, mens 18 arter ble funnet i to ruter.

#### 4.4 Sammenhenger mellom forklaringsvariabler

Gjengroingstilstanden i 1964 var positivt korrelert med gjengroingstilstanden i 1986, men ikke med gjengroingstilstanden i 2011 (**Tabell 9**). Gjengroingstilstanden i 1964 var negativt korrelert med variabelen "forskjell i gjengroing mellom 1964 og 2011", noe som (ikke overraskende) viser at mange åpne engruter i 1964 (lave verdier for gjengroingstilstand) hadde gjennomgått store endringer og i 2011 var blitt til einerkratt eller skog (høye verdier for variabelen). Omvendt var det en positiv sammenheng mellom gjengroingstilstanden i 2011 og forskjellen i gjengroingsstatus mellom 1964 og 2011, noe som viser at ruter som var åpne i 2011 hadde gjennomgått liten forandring mellom 1964 og 2011 (lave verdier), mens ruter som var skog- eller krattdekt i 2011 hadde gjennomgått store forandringer. Dette viser at ruter som hadde åpen engvegetasjon i 2011 for det meste hadde hatt åpen engvegetasjon gjennom hele perioden. Positive sammenhenger ble også funnet mellom gjengroingstilstanden i 1986 og i 2011 på den ene siden og tresjiktstetthet, høyde på einerkratt, dekning av tresjikt og busksjikt på den andre siden. Negative sammenhenger ble funnet mellom gjengroingstilstanden i 1986 (og, enda sterkere, i 2011) og beiteintensiteten, og med deknningen i feltsjikt og bunnsjikt. Ruter med lave Ellenberg-indikatorverdier for lys (ruter med en artssammensetning som indikerer skyggefulle forhold) og høye indikatorverdier for fuktighet (ruter med en artssammensetning som indikerer høy fuktighet) var sterkere gjengrodd i 1986 og 2011, og korrelasjonene var sterkere for 2011-variabelen enn for 1986-variabelen, noe som indikerer at det gjennom gjengroingsforløpet skjer en endring i retning av en mer skyggetolerant og fuktighetselskende flora. En viss positiv sammenheng mellom innholdet av karbon og fosfor i jorda og gjengroingstilstand ble også funnet.

Beiteintensiteten (indikert ved telling av sauemøkk) var lavest i ruter med sterkst gjengroingspreg, det vil si med tettest busksjikt eller tresjikt. Forutsatt at mengden sauemøkk gir et riktig bilde av beiteintensiteten, var beiteintensiteten lavere i ruter med preg av mer fuktighetskrevede arter og høyere i ruter med preg av mer lyskrevende arter.

Det var en tendens til at ruter i bratte skråninger hadde lavere innhold av N og P enn øvrige ruter, men høyere innhold av Mg og Na. Det var en svak tendens til høyere einerdekning i ruter med konveks vertikalprofil (det vil si som var plassert på et framspring i skråningen), noe som samsvarer med tendensen til økt beiteintensitet i ruter med konkav vertikalprofil. Terrengvariablene var i stor grad korrelert med hverandre.

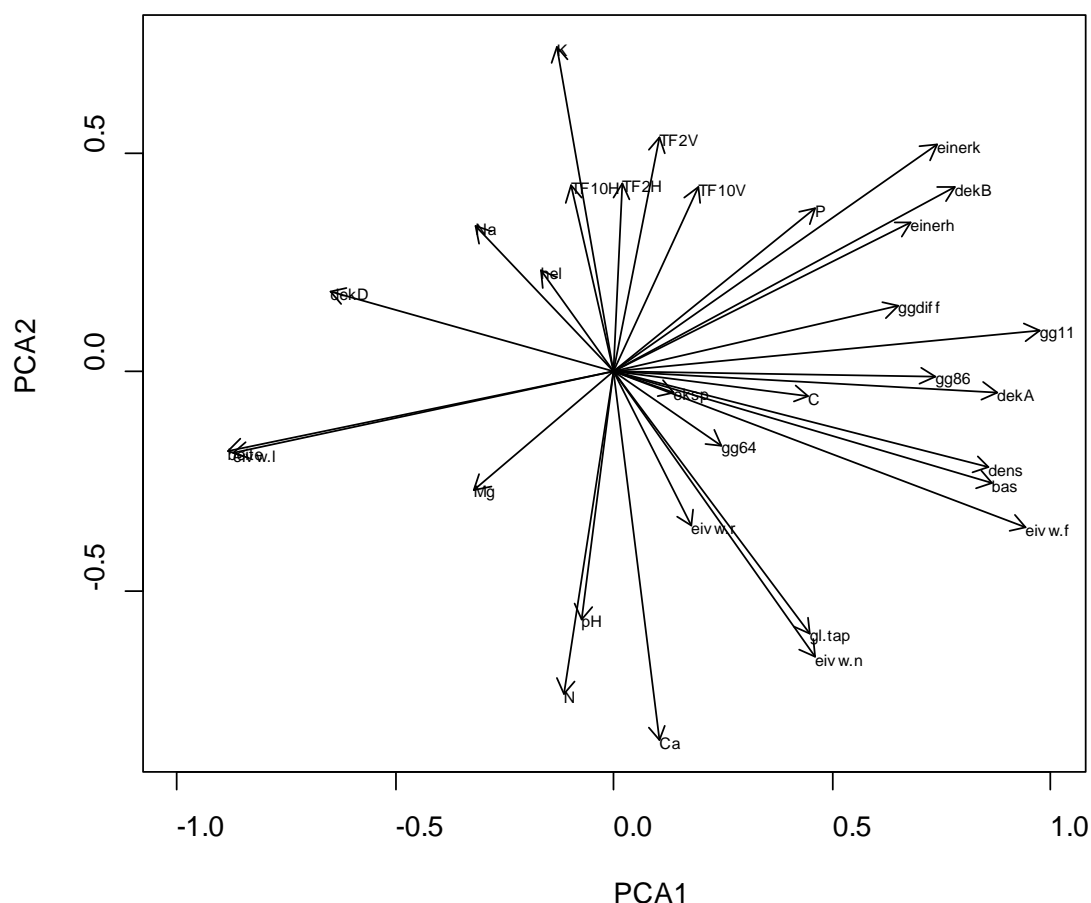
Blant jordvariablene var det positive korrelasjoner mellom pH, kalsium og magnesium. pH og kalsium var også positivt korrelert med nitrogen. Nitrogen var dessuten negativt korrelert med fosfor og kalium, mens kalium og fosfor var positivt korrelert med hverandre. Fosfor var sterkt negativt korrelert med kalsium og magnesium, mens kalium var negativt korrelert med kalsium, men ikke med magnesium. Karbon og nitrogen var positivt, kalium, magnesium og natrium negativt korrelert med glødetap. Ellenberg-indikatorverdien for nitrogen var positivt korrelert med kalsium, men ikke med jordas nitrogeninnhold, og Ellenberg-indikatorverdien for pH var ikke korrelert med noen av de målte jordkjemiske variablene. Ellenberg-indikatorverdien for fuktighet var imidlertid korrelert med glødetapet og med innholdet av karbon og fosfor, samt med

**Tabell 9.** Korrelasjonsmatrise mellom forklaringsvariabler, beregnet som Kendall's korrelasjonskoeffisient  $\tau$ .  $P$ -verdier for testen av hypotesen "ingen korrelasjon" ( $\tau = 0$ ) mot den tosidige alternativhypotesen er vist i øvre, høyre halvdel av matrisa, mens  $\tau$ -verdiene er vist i nedre venstre halvdel. Korrelasjoner som er signifikante ( $P < 0,05$ ) og tilhørende  $P$ -verdier er uthevet.

	gg64	gg86	gg11	gddiff	beite	bas	dens	TF2H	TF2V	TF10H	TF10V	hel	eksp	einerh	einerk	dekA
gg64	*	<b>0,0076</b>	0,6680	<b>0,0001</b>	0,0535	0,3846	0,7156	0,3610	0,3535	0,3753	0,0596	0,5024	0,3882	0,8441	0,8174	0,3431
gg86	<b>0,3585</b>	*	<b>0,0000</b>	0,1064	<b>0,0010</b>	<b>0,0006</b>	<b>0,0024</b>	0,4400	0,6489	1,0000	0,5965	0,6925	0,4017	<b>0,0363</b>	<b>0,0047</b>	<b>0,0003</b>
gg11	0,0555	<b>0,5543</b>	*	<b>0,0000</b>	<b>0,0000</b>	<b>0,0000</b>	<b>0,0000</b>	0,8800	0,5309	0,3924	0,6772	0,5707	0,8385	<b>0,0014</b>	<b>0,0002</b>	<b>0,0000</b>
gddiff	<b>-0,4898</b>	0,2024	<b>0,7172</b>	*	0,0148	<b>0,0011</b>	<b>0,0003</b>	0,7555	0,7821	0,2817	0,5815	0,6379	0,6002	<b>0,0085</b>	<b>0,0017</b>	<b>0,0003</b>
beite	-0,2480	<b>-0,4145</b>	<b>-0,5116</b>	-0,2921	*	<b>0,0004</b>	<b>0,0015</b>	0,5955	0,1356	0,9326	<b>0,0284</b>	0,7669	0,1592	<b>0,0000</b>	<b>0,0000</b>	<b>0,0002</b>
bas	0,1048	<b>0,4070</b>	<b>0,5620</b>	<b>0,3670</b>	<b>-0,4030</b>	*	<b>0,0000</b>	0,4988	0,6769	0,3063	0,3362	0,2039	0,4616	0,1279	0,0969	<b>0,0000</b>
dens	0,0426	<b>0,3495</b>	<b>0,5475</b>	<b>0,3919</b>	<b>-0,3496</b>	<b>0,6870</b>	*	0,4404	0,3093	0,3103	0,4862	0,2758	0,8309	0,1438	0,1793	<b>0,0000</b>
TF2H	0,1249	0,1039	0,0196	-0,0397	-0,0683	-0,0816	-0,0902	*	<b>0,0409</b>	<b>0,0004</b>	<b>0,0385</b>	0,5977	<b>0,0335</b>	0,6037	0,2063	0,9428
TF2V	0,1266	0,0612	0,0810	0,0352	-0,1916	-0,0502	-0,1187	<b>0,2794</b>	*	0,1029	<b>0,0247</b>	0,6376	0,2985	0,3722	0,1836	0,6934
TF10H	0,1177	0,0000	-0,1076	-0,1334	0,0106	-0,1200	-0,1153	<b>0,4710</b>	0,2165	*	<b>0,0018</b>	0,0754	0,4323	0,4568	0,2277	0,7278
TF10V	0,2504	0,0693	0,0524	-0,0683	<b>-0,2740</b>	-0,1129	-0,0792	<b>0,2755</b>	<b>0,2985</b>	<b>0,4027</b>	*	0,4844	0,2560	0,0623	<b>0,0078</b>	0,7596
hel	0,0803	-0,0466	-0,0643	-0,0526	-0,0334	-0,1345	-0,1119	0,0632	-0,0564	0,2071	0,0815	*	0,9217	0,5953	0,8793	0,5154
eksp	0,1013	0,0970	0,0227	-0,0575	-0,1557	-0,0765	-0,0215	<b>0,2501</b>	0,1221	0,0898	0,1299	-0,0102	*	0,2254	0,1325	0,7102
einerh	0,0249	<b>0,2605</b>	<b>0,3821</b>	<b>0,3103</b>	<b>-0,5854</b>	0,1700	0,1583	0,0657	0,1128	0,0915	0,2295	0,0589	0,1320	*	<b>0,0000</b>	<b>0,0212</b>
einerk	0,0270	<b>0,3259</b>	<b>0,4110</b>	<b>0,3436</b>	<b>-0,5141</b>	0,1719	0,1349	0,1481	0,1555	0,1374	<b>0,3034</b>	0,0156	0,1519	<b>0,6950</b>	*	<b>0,0246</b>
dekA	0,1190	<b>0,4472</b>	<b>0,6506</b>	<b>0,4218</b>	<b>-0,4379</b>	<b>0,7151</b>	<b>0,7664</b>	0,0090	-0,0495	-0,0425	-0,0374	-0,0717	-0,0402	<b>0,2681</b>	<b>0,2423</b>	*
dekB	0,0670	<b>0,2997</b>	<b>0,4023</b>	<b>0,3061</b>	<b>-0,5712</b>	0,0983	0,0823	0,1812	0,1752	0,1085	<b>0,3063</b>	0,0192	0,1412	<b>0,6731</b>	<b>0,7667</b>	0,2086
dekC	0,0697	<b>-0,3563</b>	<b>-0,4657</b>	<b>-0,4322</b>	<b>0,4633</b>	-0,1645	-0,1358	-0,1429	-0,1530	-0,0349	-0,1686	-0,0120	-0,1295	<b>-0,5784</b>	<b>-0,6538</b>	<b>-0,2527</b>
dekD	-0,1921	<b>-0,2808</b>	<b>-0,3295</b>	-0,1530	<b>0,3897</b>	<b>-0,3986</b>	<b>-0,4350</b>	0,0155	-0,0645	0,0292	0,0618	0,0611	-0,0424	<b>-0,2989</b>	-0,1402	<b>-0,4901</b>
pH	0,0327	-0,0663	-0,1685	-0,1688	-0,0011	0,0437	0,0652	0,1193	-0,1765	0,1145	-0,0826	0,0855	0,0369	-0,1075	-0,1638	0,0092
gl.tap	0,0156	0,1100	<b>0,2188</b>	0,1810	-0,1565	<b>0,2506</b>	0,1920	<b>-0,2596</b>	-0,1119	-0,1487	0,1461	<b>-0,2177</b>	-0,0680	0,0291	0,0241	0,2074
C	0,0721	<b>0,2745</b>	<b>0,2331</b>	0,1590	<b>-0,2277</b>	0,1637	0,1067	0,0639	0,0390	0,0401	0,0509	-0,1829	0,1932	0,1828	<b>0,2183</b>	0,1768
N	0,0240	-0,1378	-0,1493	-0,1350	0,1608	-0,0656	-0,0622	-0,0770	-0,0963	-0,0835	-0,1158	<b>-0,2067</b>	0,1878	-0,1703	-0,1452	-0,0950
P	-0,1316	<b>0,2745</b>	<b>0,3395</b>	<b>0,3629</b>	-0,1846	<b>0,3689</b>	<b>0,2471</b>	0,1004	0,1171	-0,0445	-0,0097	<b>-0,2140</b>	-0,1055	0,0062	0,1274	<b>0,3096</b>
Ca	0,0920	0,0313	0,0266	-0,0610	-0,0378	0,1322	0,1884	-0,1291	<b>-0,2315</b>	-0,0553	-0,1526	0,1079	0,1091	-0,0291	-0,1452	0,1073
K	0,1004	0,0359	-0,0286	-0,0890	-0,0745	-0,0416	-0,1244	<b>0,2648</b>	0,2133	0,2094	0,0703	-0,0128	-0,0215	0,1018	0,1416	-0,0215
Mg	0,1259	-0,1563	-0,1554	-0,1989	0,1284	-0,1470	-0,1547	0,0900	0,0104	0,0901	-0,0898	<b>0,3384</b>	0,1199	-0,0291	-0,1363	<b>-0,2156</b>
Na	0,0467	-0,0197	-0,0900	-0,1090	0,0637	-0,1914	-0,1262	<b>0,2778</b>	0,1665	0,1812	-0,0206	<b>0,2890</b>	<b>0,2254</b>	-0,0561	-0,0401	-0,1134
eivw.l	-0,2249	<b>-0,4644</b>	<b>-0,6442</b>	<b>-0,3689</b>	<b>0,5645</b>	<b>-0,3745</b>	<b>-0,3218</b>	0,0587	-0,1249	0,0987	-0,1374	0,0311	-0,1020	<b>-0,4653</b>	<b>-0,4909</b>	<b>-0,3975</b>
eivw.f	<b>0,2843</b>	<b>0,4806</b>	<b>0,5705</b>	<b>0,2949</b>	<b>-0,5062</b>	<b>0,6056</b>	<b>0,5671</b>	0,0196	0,0338	-0,0857	0,0574	-0,1244	0,0233	<b>0,2700</b>	<b>0,2040</b>	<b>0,6530</b>
eivw.r	0,1245	0,1553	0,0491	-0,0720	-0,1371	-0,0093	-0,1432	0,0170	-0,0573	-0,0347	0,0520	-0,0284	0,1029	0,1278	0,1176	-0,1309
eivw.n	<b>0,4003</b>	<b>0,3393</b>	0,1513	-0,1330	<b>-0,2234</b>	<b>0,2228</b>	<b>0,2187</b>	-0,0196	<b>-0,2575</b>	-0,0184	-0,0119	-0,0750	0,1217	0,0768	0,0223	0,1727

**Tabell 9. fortsettelse.**

	dekB	dekC	dekD	pH	gl.tap	C	N	P	Ca	K	Mg	Na	eivw.l	eivw.f	eivw.r	eivw.n
gg64	0,5788	0,5516	0,1187	0,7799	0,8937	0,5357	0,8364	0,2587	0,4299	0,3885	0,2797	0,6886	0,0535	<b>0,0146</b>	0,2852	<b>0,0006</b>
gg86	<b>0,0116</b>	<b>0,0020</b>	<b>0,0205</b>	0,5648	0,3375	<b>0,0167</b>	0,2296	<b>0,0167</b>	0,7852	0,7543	0,1729	0,8637	<b>0,0001</b>	<b>0,0000</b>	0,1761	<b>0,0031</b>
gg11	<b>0,0004</b>	<b>0,0000</b>	<b>0,0048</b>	0,1289	<b>0,0476</b>	<b>0,0348</b>	0,1766	<b>0,0021</b>	0,8098	0,7955	0,1595	0,4154	<b>0,0000</b>	<b>0,0000</b>	0,6569	0,1708
gddiff	<b>0,0066</b>	<b>0,0001</b>	0,1832	0,1225	0,0963	0,1440	0,2148	<b>0,0009</b>	0,5751	0,4135	0,0675	0,3166	<b>0,0007</b>	<b>0,0067</b>	0,5082	0,2217
beite	<b>0,0000</b>	<b>0,0000</b>	<b>0,0008</b>	0,9921	0,1538	<b>0,0379</b>	0,1427	0,0925	0,7306	0,4973	0,2418	0,5617	<b>0,0000</b>	<b>0,0000</b>	0,2115	<b>0,0417</b>
bas	0,3571	0,1122	<b>0,0003</b>	0,6732	<b>0,0151</b>	0,1124	0,5242	<b>0,0003</b>	0,1996	0,6865	0,1538	0,0634	<b>0,0003</b>	<b>0,0000</b>	0,9285	<b>0,0306</b>
dens	0,4264	0,1764	<b>0,0000</b>	0,5161	0,0548	0,2861	0,5337	<b>0,0135</b>	0,0595	0,2133	0,1219	0,2068	<b>0,0013</b>	<b>0,0000</b>	0,1523	<b>0,0287</b>
TF2H	0,1338	0,2228	0,9002	0,3087	<b>0,0261</b>	0,5838	0,5095	0,3893	0,2683	<b>0,0232</b>	0,4404	<b>0,0172</b>	0,6149	0,8668	0,8844	0,8668
TF2V	0,1464	0,1911	0,6004	0,1314	0,3367	0,7375	0,4085	0,3147	<b>0,0468</b>	0,0670	0,9288	0,1528	0,2836	0,7715	0,6231	<b>0,0270</b>
TF10H	0,3557	0,7593	0,8073	0,3148	0,1898	0,7233	0,4612	0,6948	0,6255	0,0648	0,4270	0,1100	0,3838	0,4496	0,7594	0,8708
TF10V	<b>0,0091</b>	0,1392	0,6062	0,4684	0,1979	0,6540	0,3075	0,9316	0,1787	0,5353	0,4286	0,8562	0,2258	0,6132	0,6471	0,9164
hel	0,8559	0,9075	0,5720	0,4060	<b>0,0335</b>	0,0741	<b>0,0435</b>	<b>0,0366</b>	0,2919	0,9005	<b>0,0010</b>	<b>0,0048</b>	0,7614	0,2245	0,7819	0,4640
eksp	0,1749	0,1999	0,6895	0,7151	0,4990	0,0547	0,0617	0,2938	0,2778	0,8309	0,2332	<b>0,0250</b>	0,3105	0,8171	0,3062	0,2263
einerh	<b>0,0000</b>	<b>0,0000</b>	<b>0,0088</b>	0,3218	0,7878	0,0906	0,1149	0,9540	0,7878	0,3461	0,7878	0,6036	<b>0,0000</b>	<b>0,0124</b>	0,2370	0,4768
einerk	<b>0,0000</b>	<b>0,0000</b>	0,1851	0,1035	0,8103	<b>0,0294</b>	0,1472	0,2035	0,1472	0,1574	0,1737	0,6890	<b>0,0000</b>	<b>0,0417</b>	0,2405	0,8241
dekA	0,0605	<b>0,0191</b>	<b>0,0000</b>	0,9317	0,0533	0,0995	0,3759	<b>0,0039</b>	0,3174	0,8415	<b>0,0445</b>	0,2906	<b>0,0002</b>	<b>0,0000</b>	0,2229	0,1076
dekB	*	<b>0,0000</b>	0,0933	0,1611	0,6579	<b>0,0368</b>	0,1267	0,3807	0,1457	0,2822	0,3807	0,8922	<b>0,0000</b>	<b>0,0439</b>	0,1432	0,7655
dekC	<b>-0,6161</b>	*	0,2565	<b>0,0280</b>	0,7489	<b>0,0025</b>	<b>0,0484</b>	<b>0,0030</b>	<b>0,0050</b>	<b>0,0374</b>	0,0697	0,8588	<b>0,0000</b>	0,0670	0,8658	0,6956
dekD	-0,1830	0,1201	*	0,5430	0,2492	0,5077	0,9928	0,7785	<b>0,0361</b>	0,3690	0,9783	0,4962	<b>0,0102</b>	<b>0,0000</b>	0,9133	<b>0,0228</b>
pH	-0,1453	<b>0,2212</b>	-0,0643	*	0,5048	0,4082	<b>0,0400</b>	0,0798	<b>0,0000</b>	0,1155	<b>0,0366</b>	0,5998	<b>0,0321</b>	0,3597	0,7624	0,0710
gl.tap	0,0457	0,0321	-0,1213	0,0668	*	<b>0,0016</b>	<b>0,0006</b>	0,5071	0,1119	<b>0,0059</b>	<b>0,0289</b>	<b>0,0000</b>	0,1203	<b>0,0006</b>	0,2443	0,0799
C	<b>0,2155</b>	<b>-0,3030</b>	-0,0698	-0,0829	<b>0,3121</b>	*	<b>0,0120</b>	<b>0,0229</b>	0,0966	0,3257	<b>0,0097</b>	0,0896	<b>0,0276</b>	<b>0,0114</b>	0,6503	0,1986
N	-0,1576	<b>0,1979</b>	0,0010	<b>0,2058</b>	<b>0,3387</b>	<b>0,2500</b>	*	<b>0,0491</b>	<b>0,0198</b>	<b>0,0379</b>	0,6778	0,1431	0,1431	0,9085	0,0607	0,2458
P	0,0905	<b>-0,2977</b>	-0,0296	-0,1755	0,0674	<b>0,2270</b>	<b>-0,1968</b>	*	<b>0,0014</b>	<b>0,0066</b>	<b>0,0002</b>	0,3619	<b>0,0432</b>	<b>0,0362</b>	0,1524	0,3526
Ca	-0,1502	<b>0,2816</b>	<b>-0,2207</b>	<b>0,5140</b>	0,1596	-0,1667	<b>0,2323</b>	<b>-0,3156</b>	*	<b>0,0000</b>	<b>0,0005</b>	0,9788	0,3257	0,0656	0,3416	<b>0,0019</b>
K	0,1110	<b>-0,2086</b>	0,0946	-0,1577	<b>-0,2730</b>	0,0993	<b>-0,2074</b>	<b>0,2695</b>	<b>-0,4007</b>	*	0,1532	0,2049	0,7303	0,7841	0,6632	0,7436
Mg	-0,0905	0,1818	0,0029	<b>0,2094</b>	<b>-0,2181</b>	<b>-0,2571</b>	0,0426	<b>-0,3635</b>	<b>0,3422</b>	-0,1436	*	<b>0,0491</b>	0,5185	0,1864	0,4186	0,4414
Na	-0,0140	-0,0178	-0,0717	0,0526	<b>-0,4362</b>	-0,1702	-0,1472	-0,0922	-0,0035	0,1277	<b>0,1968</b>	*	0,6778	0,0557	0,5755	0,6143
eivw.l	<b>-0,4971</b>	<b>0,5455</b>	<b>0,2704</b>	<b>0,2147</b>	-0,1560	<b>-0,2199</b>	0,1472	<b>-0,2021</b>	0,0993	-0,0355	0,0656	0,0426	*	<b>0,0000</b>	0,3507	0,0683
eivw.f	<b>0,2080</b>	-0,1836	<b>-0,4386</b>	0,0918	<b>0,3369</b>	<b>0,2518</b>	0,0124	<b>0,2092</b>	0,1844	-0,0284	-0,1330	-0,1915	<b>-0,4220</b>	*	0,6503	<b>0,0000</b>
eivw.r	0,1512	-0,0169	0,0115	-0,0303	0,1162	0,0452	0,1871	-0,1428	0,0949	0,0435	0,0807	-0,0559	-0,0931	0,0452	*	<b>0,0035</b>
eivw.n	0,0308	0,0392	<b>-0,2398</b>	0,1808	0,1755	0,1294	0,1170	-0,0940	<b>0,3067</b>	-0,0337	0,0780	-0,0514	-0,1826	<b>0,3954</b>	<b>0,2918</b>	*



**Figur 10.** PCA-ordinasjon av forklaringsvariabler.

Ellenberg-indikatorverdier for nitrogen. Lysindeksen var negativt korrelert med Ellenberg-indikatorverdien for fuktighet og dessuten med karbon- og fosforinnholdet i jorda.

Feltsjiktdeknningen var positivt korrelert med pH og kalsium og med Ellenberg-indikatorverdien for lys, svakt også med nitrogen, mens den var negativt korrelert med jordas innhold av karbon, fosfor og kalium. Tresjiktdeknningen var positivt korrelert med fosforinnholdet. Tresjikt- og busksjiktdeknningen var negativt korrelert med Ellenberg-indikatorverdien for lys, men positivt korrelert med Ellenberg-indikatorverdien for fuktighet.

Akse 1 i PCA-ordinasjonen av forklaringsvariabler forklarte en andel på 0,260 av variasjonen i datasettet, mens PCA-akse 2 forklarte en andel på 0,136. Forklaringsvariablene grupperte seg i to mer eller mindre distinkte grupper langs de to første PCA-ordinasjonsaksene (**Figur 10**). Variabler med vektorer som pekte i positiv retning langs PCA-akse 1 hadde økende verdier når skogdekningen økte, det vil si med preg av gjengroing (einerkratt, skog og skogholt). Dette gjaldt kronedekning, målt både med relaskop og densiometer, tresjiktdeknning og alle gjengroingsvariabler unntatt gjengroingstilstanden i 1964. Vektorpila for sistnevnte pekte i samme ret-

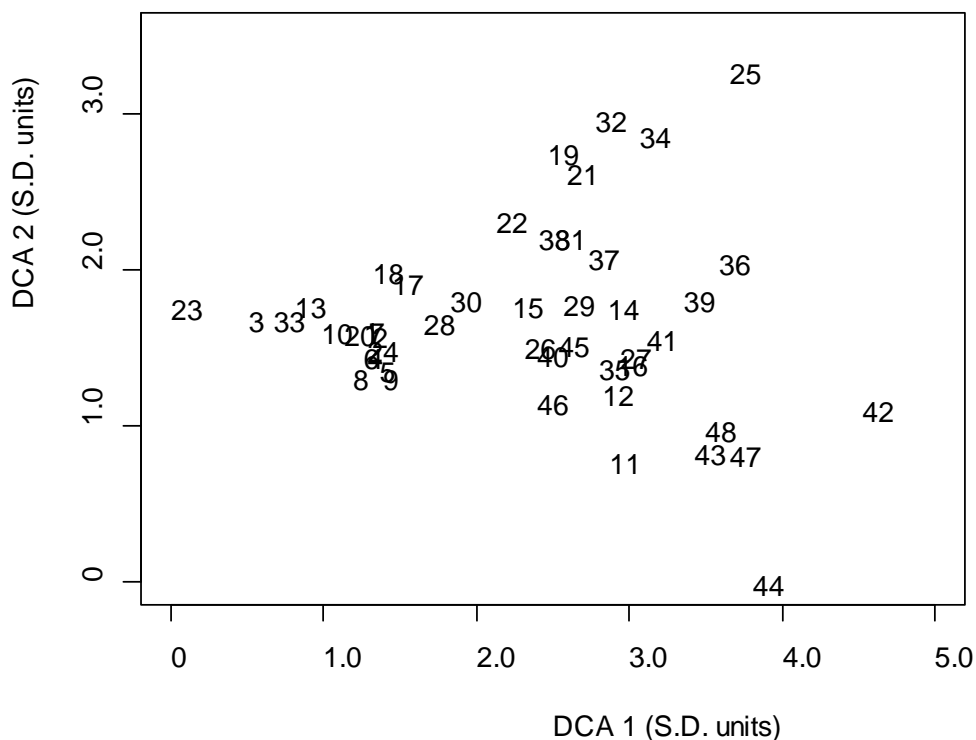
ning, men pila var kortere, noe som indikerer svakere sammenheng. Også einerhøyden, rute-posisjonen i forhold til einerkratt, busksjiktdekingen og Ellenbergindikatorverdien for fuktighet hadde lange vektorpiler som pekte i positiv retning langs PCA1. Motsatt hadde beiteintensitet, Ellenberg-indikatoren for lys og felt- og bunnsjiktdekingen lange vektorpiler som pekte i negativ retning langs PCA1.

Jordkjemivariablene nitrogen, kalsium og pH og til en viss grad også magnesium, samt glødetap og Ellenbergindikatorverdien for nitrogen, hadde vektorpiler som pekte i negativ retning langs PCA-akse 2. Kalium og natrium, terrengvariablene og helning, samt einerhøyde og rutenes posisjon i forhold til einerkratt hadde vektorpiler som pekte i positiv retning langs denne akse.

## 4.5 Ordinasjon av vegetasjonsdata

Egenverdien for DCA-akse 1 var langt høyere enn for DCA-akse 2, verdiene var henholdsvis 0,506 og 0,233 (**Tabell 10**). Egenverdiene til DCA-akse 3 og 4 var henholdsvis 0,189 og 0,124. Gradientlengder var 4,52 S.D.-enheter for DCA-akse1, 3,28 for DCA-akse 2, 2,24 for DCA-akse 3 og 1,68 for DCA-akse 4. Ordinasjonsdiagrammet hadde en tydelig tungeeffekt ved at det for ruter med høye skårer langs DCA-akse 1 var stor variasjon i skårer langs DCA-akse 2, mens ruter med lave skårer langs DCA-akse 1 hadde skårer langs DCA-akse 2 omkring gjennomsnittet for akse 2 (**Figur 11**).

Gradientlengder i GNMDS-ordinasjonen i to dimensjoner var henholdsvis 2,342 H.C.-enheter for akse 1 og 1,811 for akse 2. For den tredimensjonale ordinasjonen ble funnet gradientlengder på henholdsvis 2,331 H.C.-enheter for akse 1, 1,808 for akse 2 og 1,265 for akse 3. Ruteposisjonene var relativt jevnt fordelt langs begge akser i den to-dimensjonale GNMDS-ordinasjonen,



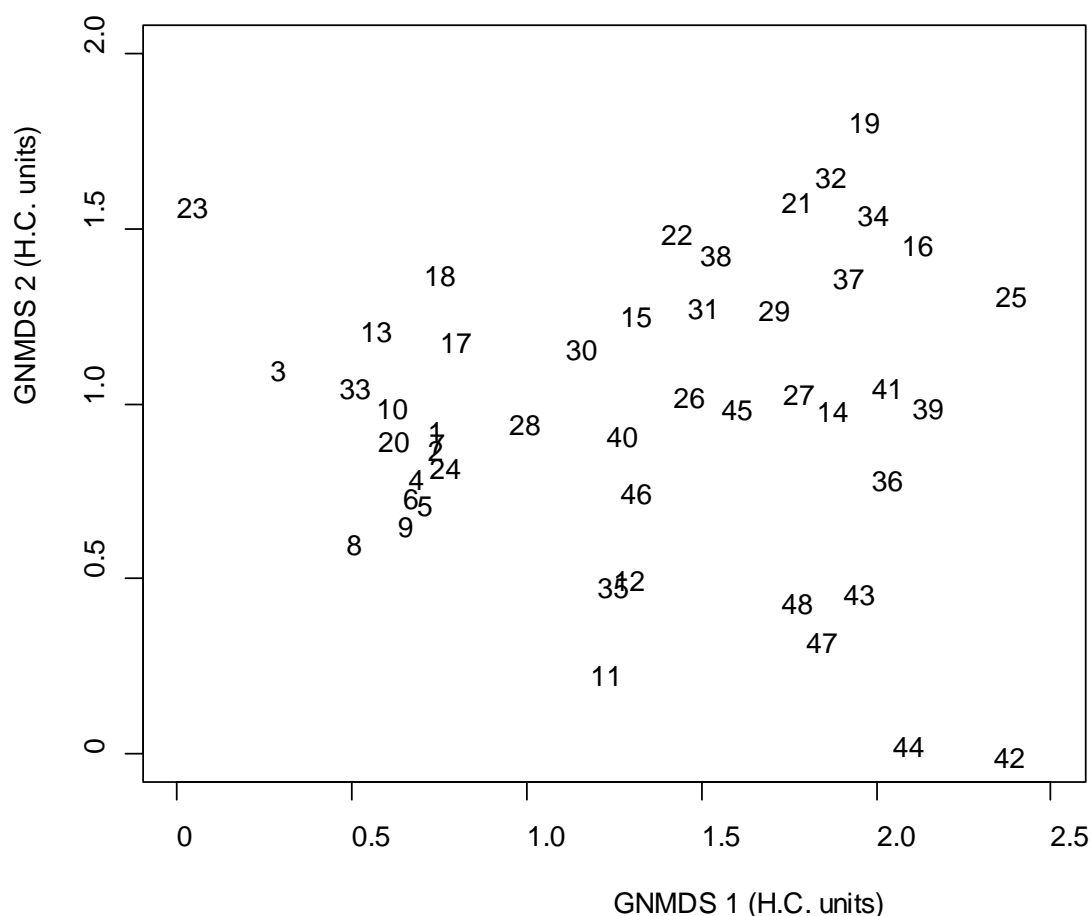
**Figur 11.** DCA-ordinasjon av 48 ruter i undersøkelsesområdet Molykkja i Nordherad i 2011. Aksene er skalert i S.D.-enheter.

men i likhet med i DCA-ordinasjonen var det mindre variasjon langs akse 2 blant ruter med lav skår for GNMDS 1 enn for ruter med høy skår (**Figur 12**).

Det ble funnet sterke positive korrelasjoner mellom ruteskårer for akse 1 i DCA- og GNMDS-ordinasjonene, både for den to- og den tredimensjonale GNMDS-løsningen (**Tabell 11**). Tilsvarende ble det funnet sterke korrelasjoner mellom ruteskårer for DCA-akse 2 og begge andre-aksene i GNMDS-ordinasjonene. Ruteskårer for DCA-akse 3 var også relativt godt korrelert med ruteskårer for GNMDS-akse 2, men med lavere verdier for korrelasjonskoeffisienten enn for øvrige aksepar. Ruteskårer for DCA-akse 3 og GNMDS-akse 3 (i den tredimensjonale GNMDS-løsningen) var relativt svakt korrelert. Få sterke korrelasjoner ble observert mellom

**Tabell 10.** Resultater av DCA-ordinasjonen av totalmaterialet fra Molykkja. Egenverdier og akselengder skalert i S.D.-enheter.

	DCA1	DCA2	DCA3	DCA4
Egenverdier	0,5062	0,2330	0,1890	0,1235
Akselengder	4,5223	3,2750	2,2401	1,6835



**Figur 12.** GNMDS-ordinasjon av 48 ruter i undersøkelsesområdet Molykkja i Nordherad i 2011. Aksene er reskalert i H.C.-enheter, og til en skala med 0 som laveste og gradientlengden som høyeste verdi.

**Tabell 11.** Korrelasjoner mellom akser i ulike ordinasjoner av totalmaterialet ( $n = 48$ ), beregnet som Kendall's korrelasjonskoeffisient  $\tau$ .  $P$ -verdier for testen av hypotesen "ingen korrelasjon" ( $\tau = 0$ ) mot den tosidige alternativhypotesen, og  $\tau$ -verdiene, er vist. Korrelasjoner som er signifikante ( $P < 0,05$ ) og tilhørende  $P$ -verdier er uthevet. GNMDS refererer til den todimensjonale,  $gnm\text{ds}3.x$  til den tredimensjonale GNMDS-løsningen.

	dca1	dca2	dca3	dca4	gnm\text{ds}1	gnm\text{ds}2	gnm\text{ds}3.1	gnm\text{ds}3.2	gnm\text{ds}3.3
dca1	*	0,4958	0,7170	0,0630	<b>0,0000</b>	0,3085	<b>0,0000</b>	0,3435	0,6778
dca2	-0,0691	*	<b>0,0053</b>	0,6267	0,4005	<b>0,0000</b>	0,4736	<b>0,0000</b>	0,1160
dca3	0,0372	<b>0,2766</b>	*	0,4207	0,0896	<b>0,0000</b>	0,1246	<b>0,0000</b>	<b>0,0050</b>
dca4	-0,1862	0,0496	0,0816	*	<b>0,0208</b>	0,7170	<b>0,0263</b>	0,6908	0,2531
gnm\text{ds}1	<b>0,7819</b>	0,0851	0,1702	<b>-0,2305</b>	*	0,4105	<b>0,0000</b>	0,3526	0,5654
gnm\text{ds}2	-0,1028	<b>0,7181</b>	<b>0,4202</b>	-0,0372	0,0833	*	0,5300	<b>0,0000</b>	0,8666
gnm\text{ds}3.1	<b>0,8050</b>	0,0727	0,1543	<b>-0,2216</b>	<b>0,9699</b>	0,0638	*	0,4628	0,5774
gnm\text{ds}3.2	0,0957	<b>-0,6897</b>	<b>-0,4450</b>	0,0408	-0,0940	<b>-0,9397</b>	-0,0745	*	0,9226
gnm\text{ds}3.3	0,0426	-0,1578	<b>0,2784</b>	0,1152	0,0585	-0,0177	0,0567	-0,0106	*

forklaringsvariabler og ruteskårer for henholdsvis DCA-akse 3 og GNMDS-akse 3. På grunn av den sterke parvise overensstemmelsen mellom de to første DCA- og GNMDS-ordinasjonsaksene, og det faktum at DCA-ordinasjonen hadde en sterk tungeeffekt som gjør at skårer langs DCA-akse 2 ikke er sammenliknbare for ruter med ulik plassering langs DCA-akse 1, ble tolkning av gradienter i artssammensetning og deres relasjon til økologiske forklaringsvariabler basert på den todimensjonale GNMDS-løsningen.

## 4.6 Sammenheng mellom vegetasjonsgradienter og forklaringsvariabler

Den første ordinasjonsaksen (GNMDS-akse 1) uttrykker hovedvariasjonen i vegetasjonens sammensetning. Denne akse var positivt korrelert med en rekke variabler som direkte uttrykker gjengroingsstatus (tresjiktstetthet målt med relaskop så vel som med densiometer, tre- og busksjiktdeknning, gjennomsnittlig einerhøyde og posisjon i forhold til einerkratt), samt med glødetap, karbon- og fosforinnholdet i jorda og Ellenberg-indikatorverdier for fuktighet og nitrogen (**Tabell 12**). GNMDS-akse 1 var negativt korrelert med felt- og bunnsjiktdeknningen, beiteintensiteten og Ellenberg-indikatorverdier for lys.

Den andre ordinasjonsaksen (GNMDS-akse 2) uttrykker hovedtrekk i rest-variasjonen i vegetasjonens sammensetning. GNMDS-akse 2 var sterkest positivt korrelert med gjennomsnittlig einerhøyde og posisjon i forhold til einerkratt samt busksjiktdeknningen, mens akse 2 var noe svakere positivt korrelert med jordas innhold av kalium, samt terrengform i vertikalretningen (det vil si at høyere ruteskårer ble observert for ruter med konveks terrengprofil i helningsretningen enn for ruter med konkav terrengprofil). Sterkest negativ korrelasjon med GNMDS-akse 2 ble observert for feltsjiktdeknningen. Aksen var også negativt korrelert med tresjiktstetthet, både målt med relaskop og med densiometer, og med Ellenberg-indikatorverdier for lys. Det var en svak, men ikke signifikant, negativ, sammenheng mellom denne akse og tresjiktdeknningen. Blant jordvariablene var andreaksen positivt korrelert med kalium og negativt korrelert med pH, kalsium, glødetap og nitrogen. Også Ellenberg-indikatorverdier for fuktighet og nitrogen var negativt korrelert med andreaksen.

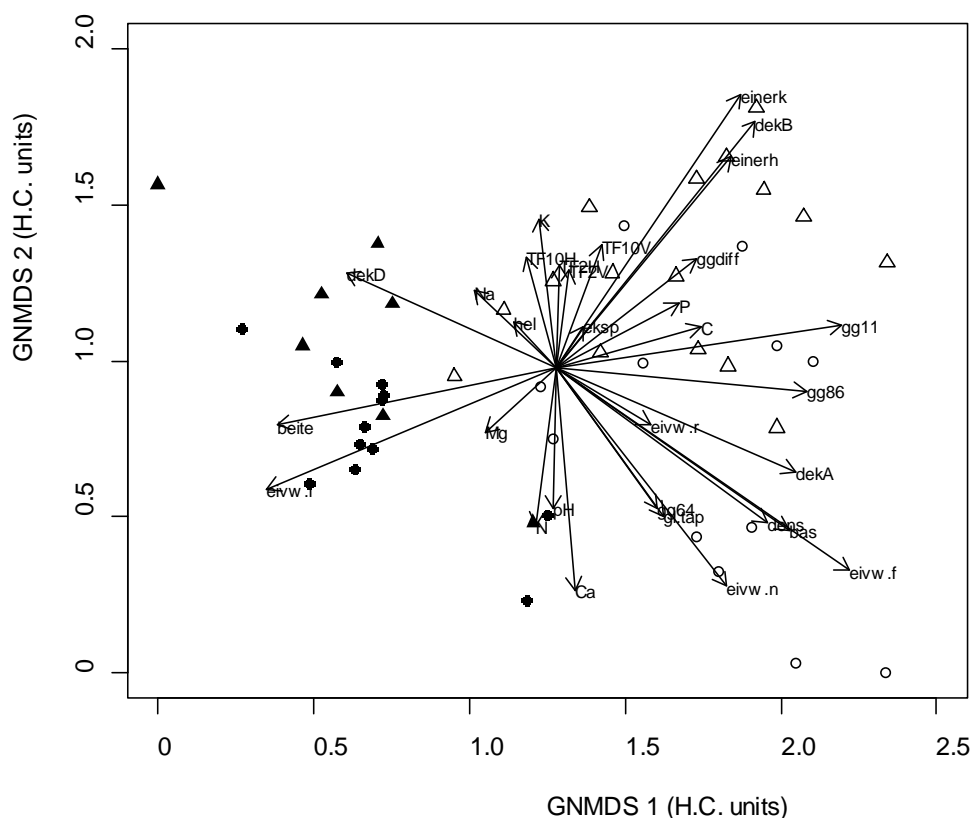


**Tabell 12.** Kendall's korrelasjonskoeffisient  $\tau$  mellom akser i den todimensjonale GNMDS-ordinasjonen og i DCA-ordinasjonen, og alle forklaringsvariabler og dekning i ulike sjikt. P-verdier for testen av hypotesen "ingen korrelasjon" ( $\tau = 0$ ) mot den tosidige alternativhypotesen, og  $\tau$ -verdiene, er vist. Korrelasjoner som er signifikante ( $P < 0,05$ ) og tilhørende P-verdier er uthevet.

	gnmds1	gnmds1	gnmds2	gnmds2	dca1	dca1	dca2	dca2
Variabel	$\tau$	p	$\tau$	p	$\tau$	p	$\tau$	p
gg64	<b>0,2447</b>	<b>0,0356</b>	-0,1768	0,1290	<b>0,3720</b>	<b>0,0014</b>	-0,0071	0,9516
gg86	<b>0,5385</b>	<b>0,0000</b>	0,0336	0,7697	<b>0,5177</b>	<b>0,0000</b>	0,1471	0,1998
gg11	<b>0,5808</b>	<b>0,0000</b>	0,1043	0,3452	<b>0,5358</b>	<b>0,0000</b>	0,0941	0,3945
gdiff	<b>0,3069</b>	<b>0,0048</b>	<b>0,2169</b>	<b>0,0462</b>	<b>0,2389</b>	<b>0,0281</b>	0,0710	0,5142
beite	<b>-0,6400</b>	<b>0,0000</b>	-0,1608	0,1427	<b>-0,5839</b>	<b>0,0000</b>	-0,1587	0,1482
bas	<b>0,5316</b>	<b>0,0000</b>	<b>-0,2043</b>	<b>0,0475</b>	<b>0,5206</b>	<b>0,0000</b>	-0,1840	0,0743
dens	<b>0,4142</b>	<b>0,0000</b>	<b>-0,2151</b>	<b>0,0314</b>	<b>0,4462</b>	<b>0,0000</b>	<b>-0,2524</b>	<b>0,0116</b>
TF2H	0,0378	0,7458	0,1970	0,0914	0,0535	0,6467	0,1500	0,1985
TF2V	0,0624	0,5918	<b>0,2289</b>	<b>0,0493</b>	0,0026	0,9822	0,2081	0,0739
TF10H	-0,0401	0,7233	0,1899	0,0940	-0,0727	0,5214	0,1400	0,2170
TF10V	0,1396	0,2186	<b>0,2868</b>	<b>0,0115</b>	0,1245	0,2727	0,2218	0,0506
hel	-0,1043	0,3086	0,0549	0,5920	-0,1335	0,1922	0,0933	0,3623
eksp	0,0483	0,6309	0,0716	0,4766	0,0519	0,6059	0,1055	0,2938
einerh	<b>0,4569</b>	<b>0,0000</b>	<b>0,3759</b>	<b>0,0005</b>	<b>0,3365</b>	<b>0,0018</b>	<b>0,3926</b>	<b>0,0003</b>
einerk	<b>0,4499</b>	<b>0,0000</b>	<b>0,4570</b>	<b>0,0000</b>	<b>0,3127</b>	<b>0,0018</b>	<b>0,4143</b>	<b>0,0000</b>
pH	-0,0419	0,6760	<b>-0,2717</b>	<b>0,0067</b>	0,0597	0,5513	<b>-0,3198</b>	<b>0,0014</b>
gl.tap	<b>0,2287</b>	<b>0,0218</b>	<b>-0,2057</b>	<b>0,0396</b>	<b>0,3121</b>	<b>0,0016</b>	-0,1720	0,0863
C	<b>0,2713</b>	<b>0,0063</b>	0,0603	0,5535	<b>0,2447</b>	<b>0,0140</b>	0,1117	0,2682
N	-0,0922	0,3619	<b>-0,2819</b>	<b>0,0044</b>	0,0124	0,9085	-0,1844	0,0656
P	<b>0,2535</b>	<b>0,0108</b>	0,1277	0,2049	0,1879	0,0605	0,0124	0,9085
Ca	0,0089	0,9366	<b>-0,4078</b>	<b>0,0000</b>	0,1241	0,2179	<b>-0,3741</b>	<b>0,0001</b>
K	0,0691	0,4958	<b>0,2057</b>	<b>0,0396</b>	-0,0106	0,9226	0,1862	0,0630
Mg	-0,1667	0,0966	-0,1011	0,3170	-0,1330	0,1864	-0,0390	0,7038
Na	-0,1011	0,3170	0,1064	0,2919	-0,1631	0,1041	0,0621	0,5417
eivw.l	<b>-0,6294</b>	<b>0,0000</b>	<b>-0,2589</b>	<b>0,0092</b>	<b>-0,5248</b>	<b>0,0000</b>	<b>-0,2535</b>	<b>0,0108</b>
eivw.f	<b>0,6543</b>	<b>0,0000</b>	<b>-0,2305</b>	<b>0,0208</b>	<b>0,7943</b>	<b>0,0000</b>	-0,1933	0,0534
eivw.r	<b>0,1960</b>	<b>0,0495</b>	-0,0452	0,6503	0,1588	0,1116	0,1109	0,2665
eivw.n	<b>0,3404</b>	<b>0,0005</b>	<b>-0,3706</b>	<b>0,0002</b>	<b>0,4379</b>	<b>0,0000</b>	<b>-0,2624</b>	<b>0,0082</b>
dekA	<b>0,5590</b>	<b>0,0000</b>	<b>-0,1441</b>	<b>0,1794</b>	<b>0,5671</b>	<b>0,0000</b>	<b>-0,1625</b>	<b>0,1300</b>
dekB	<b>0,4692</b>	<b>0,0000</b>	<b>0,4542</b>	<b>0,0000</b>	<b>0,3293</b>	<b>0,0014</b>	<b>0,4039</b>	<b>0,0001</b>
dekC	<b>-0,4439</b>	<b>0,0000</b>	<b>-0,5187</b>	<b>0,0000</b>	<b>-0,2781</b>	<b>0,0055</b>	<b>-0,4474</b>	<b>0,0000</b>
dekD	<b>-0,4156</b>	<b>0,0001</b>	<b>0,1577</b>	<b>0,1343</b>	<b>-0,4252</b>	<b>0,0001</b>	<b>0,1634</b>	<b>0,1208</b>

Retningen for den største økning i observert verdi for de økologiske forklaringsvariablene i GNMDS-ordinasjonsdiagrammet (**Figur 13**) viser det samme mønsteret som analysen av korrelasjoner mellom ordinasjonsakser og forklaringsvariabler (**Tabell 12**). Biplottet i **Figur 13** viser at variablene som uttrykker gjengroingstilstand og tresjiktdeknning, samt jordas karbon- og

fosforinnhold økte med økende ruteskår langs GNMDS-akse 1, mens beiteintensiteten og Ellenberg-indikatorverdier for lys økte mot venstre i ordinasjonsdiagrammet, det vil si med avtakende ruteskår langs GNMDS-akse 1. Jordas pH og innhold av nitrogen og kalsium økte med avtakende ruteskår langs GNMDS-akse 2, mens kaliuminnholdet og terrengvariablene viste motsatt mønster. Busksjiktdekningen, einerhøyden og verdier for variabelen som angir posisjonen i forhold til einerkratt (fra utenfor til inne i krattet) økte langs begge GNMDS-aksene, det vil si at de er representert med vektorpiler som peker oppover mot høyre i GNMDS-diagrammet. Vektorpilene for tresjiktetthet, gjengroingstilstand i 1964 og Ellenberg-indikator for fuktighet, nitrogen og pH peker derimot nedover mot høyre i ordinasjonsdiagrammet. GNMDS-akse 1 uttrykker dermed økende grad av gjengroing, som kommer til uttrykk enten i form av tett busksjikt av einer (høye skårer langs GNMDS-akse 2) eller i form av et tett tresjikt (lave skårer langs GNMDS-akse 2).



**Figur 13.** Biplott som viser retning for største økning i verdi for de økologiske forklaringsvariablene i GNMDS-ordinasjonen. Vektorpilenes retning er proporsjonal med styrken på sammenhengen mellom variasjon langs ordinasjonsaksene og variasjon i forklaringsvariabelverdi. Ruteposisjoner angitt med symboler for tilstandsklasse: fylte sirkler – åpen semi-naturlig eng (< 25 % einerdekning); fylte trekanter – åpne engruter i helt eller delvis einerdekt eng (einerdekning > 25 % i enga); åpne trekanter – ruter i einerkratt; og åpne sirkler – ruter i skog og skogholt. Forklaringsvariabelforkortelser er forklart i **Tabell 3**. Aksene er reskalert til H.C.-enheter, uttrykt på en skala fra 0 til maksimum gradientlengde.

Isolinjediagrammer for utvalgte forklaringsvariablers fordeling i GNMDS-diagrammet støttet opp under tolkningen av GNMDS-aksene gjennom korrelasjonsanalyse og vektortilpasningsanalyse. Gjengroingsvariablene gg64, gg86, gg11 og ggdiff økte alle med økende ruteskår langs første ordinasjonsakse (**Figur 14**). Gjengroingstilstanden i 1964 og til dels også i 2011 viste også en tendens til økende verdi med avtakende ruteskårer langs GNMDS-akse 2. Beite-

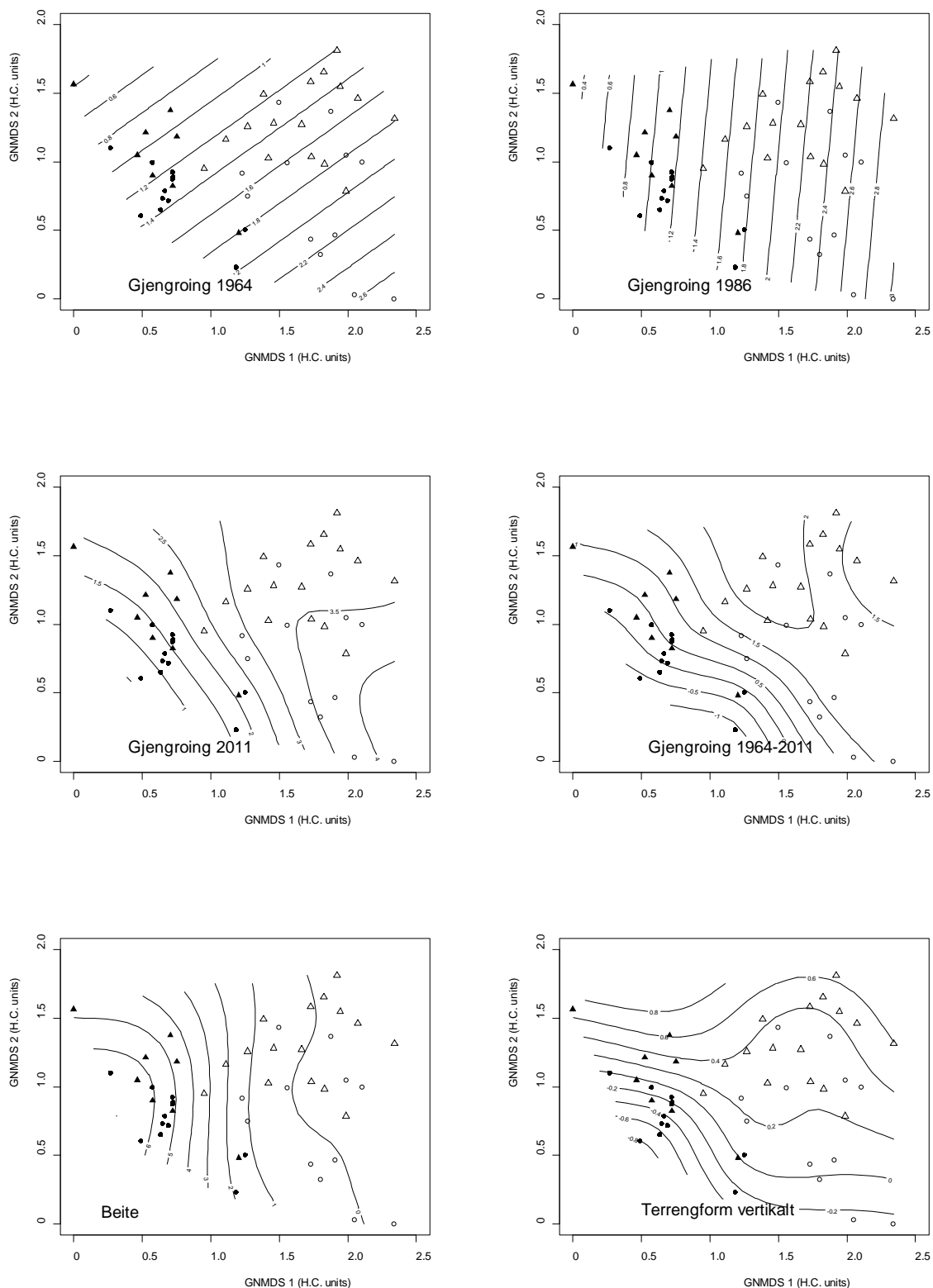
intensiteten viste også en klar sammenheng med GNMDS-akse 1 (**Figur 14**), mens gjennomsnittlig einerhøyde og variabelen som uttrykker plassering i forhold til einerkratt, økte mot øvre høyre hjørne i ordinasjonsdiagrammet (**Figur 15**). Terrengform i vertikalretningen økte med høyere ruteskår langs GNMDS-akse 2 (**Figur 14**).

Den jordkjemiske variabelen karboninnhold økte også sterkt langs GNMDS-akse 1, mens glødetapet økte mot nedre venstre hjørne i ordinasjonsdiagrammet (**Figur 15**). Kalsiuminnholdet og pH viste klar reduksjon i observerte verdier med avtakende skårer langs GNMDS-akse 2 (**Figur 15**), mens kaliuminnholdet hadde motsatt tendens (**Figur 16**). Også nitrogeninnholdet avtok med avtakende skårer langs GNMDS-akse 2, mens fosforinnholdet økte med økende skårer langs GNMDS-akse 1 og dels også langs GNMDS-akse 2 (**Figur 16**). Magnesium avtok svakt med økende verdi langs GNMDS-1 (**Figur 16**). Ellenberg-indikatorverdier for lys avtok klart langs GNMDS-akse 1 (**Figur 16**), mens Ellenberg-indikatorverdiene for fuktighet (**Figur 16**) og nitrogen (**Figur 17**) begge var størst i nedre høyre hjørne i ordinasjonsdiagrammet.

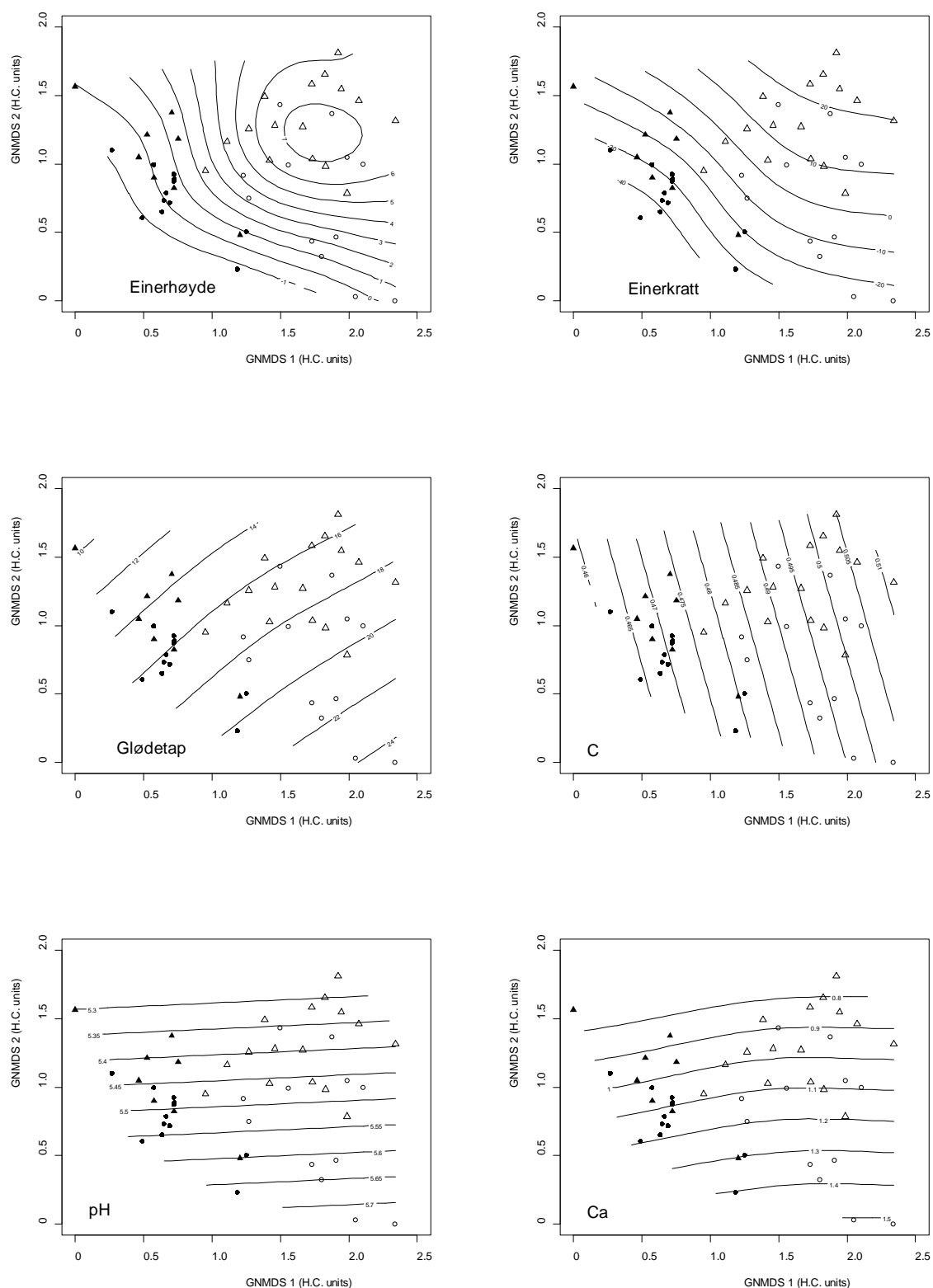
Tresjiktsdekningen økte sterkt langs GNMDS-akse 1, og økte også mot lavere skårer langs GNMDS-akse 2 for høye skårer langs GNMDS-akse 1, det vil si mot nedre høyre hjørne i ordinasjonsdiagrammet (**Figur 17**). Busksjiktsdekningen økte også langs GNMDS-akse 1, men viste motsatt mønster av tresjiktsdekningen langs andreaksen (**Figur 17**). Feltsjiktsdekningen viste et mønster som var motsatt av mønsteret for busksjiktsdekningen; med høyeste verdier i nedre, venstre hjørne i ordinasjonsdiagrammet (**Figur 17**). Bunnsjiktsdekningen viste det motsatte mønsteret av tresjiktsdekningen, med høyeste verdier i øvre, venstre hjørne i ordinasjonsdiagrammet (**Figur 17**). **Figur 17** viser at dekningen av hvert de fire sjiktene når sin høyeste verdi i hvert sitt hjørne i det todimensjonale ordinasjonsdiagrammet, med parvis motsatte mønstre for bunn- og tresjikt (høyeste verdier henholdsvis i øvre venstre og nedre høyre hjørne) og for felt- og busksjikt (høyeste verdier henholdsvis i nedre venstre og øvre høyre hjørne).

"Boblediagrammer", det vil si figurer som for hver art illustrerer artenes mengder i rutene som ringer hvis radius er proporsjonal med artenes mengde, er vist i **Figur 18** til **Figur 29**. Bare arter som forekom i fem eller flere ruter er illustrert på denne måten. Eksempler på arter som var nokså sterkt knyttet til venstre del av ordinasjonsdiagrammet, det vil si åpen eng, var bakke-mynte *Acinos arvensis*, kattefot *Antennaria dioica*, rundbelg *Anthyllis vulneraria*, setermjelt *Astragalus alpinus*, marinøkkel *Botrychium lunaria*, bakkestarr *Carex ericetorum*, kornstarr *Carex panicea*, vanlig arve *Cerastium fontanum*, kjerteløyentrøst *Euphrasia stricta*, aurikkelsveve *Hieracium lactucella*, engfrytle *Luzula multiflora*, dunkjempe *Plantago media*, fjellrapp *Poa alpina*, flekkmure *Potentilla crantzii*, krattsoleie *Ranunculus polyanthemus*, småsyre *Rumex acetosella*, føyllblom *Scorzoneroideis autumnalis*, grasstjerneblom *Stellaria graminea* og legeveronika *Veronica officinalis*. En stor gruppe arter, de fleste frekvente, hadde tyngdepunkt i venstre del av ordinasjonsdiagrammet (i åpen eng), men forekom også i noen ruter med einerkratt og/eller skog som har høyere skårer langs GNMDS-akse 1. Eksempler er: ryllik *Achillea millefolium*, engkvein *Agrostis capillaris*, grannmarikåpe *Alchemilla filicaulis*, gulaks *Anthoxanthum odoratum*, dunhavre *Avenula pubescens*, harerug *Bistorta vivipara*, lodnerubblom *Draba incana*, sauesvingel *Festuca rubra*, gulmaure *Galium verum*, flekkgrisøre *Hypochaeris maculata*, rød-knapp *Knautia arvensis*, tiriltunge *Lotus corniculatus*, gjeldkarve *Pimpinella saxifraga*, engsoleie *Ranunculus acris*, ugrasløvetann *Taraxacum officinale*, fjellfrøstjerne *Thalictrum alpinum*, smalfrøstjerne *Thalictrum simplex*, rødkløver *Trifolium pratense*, hvitkløver *Trifolium repens*, fuglevikke *Vicia cracca* og sandfiol *Viola rupestris*. Denne gruppa inneholder arter som holder stand mot gjengroing noe lengre enn artene i den første gruppa.

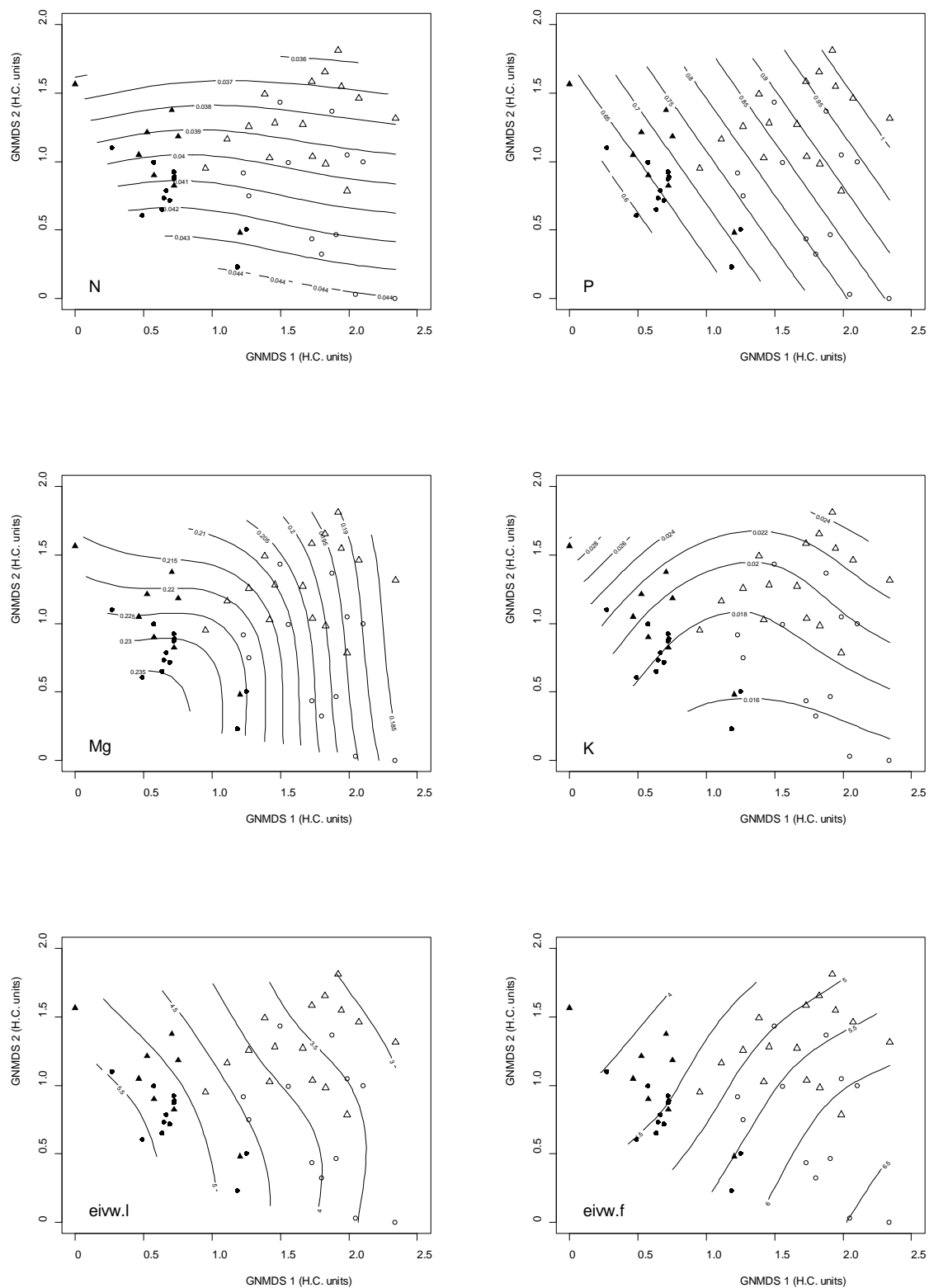
Arter med tyngdepunkt på høyre side av ordinasjonsdiagrammet, det vil si ruter i einerkratt og/eller skog og skogholt, var blant andre tyrihjelms *Aconitum lycoctonum*, gråor *Alnus incana*, dunbjørk *Betula pubescens*, slirestarr *Carex vaginata*, sølvbunke *Deschampsia cespitosa*, kveke *Elytrigia repens*, skogstorkenebb *Geranium sylvaticum*, einer *Juniperus communis*, blåtopp *Molinia caerulea*, osp *Populus tremula*, tepperot *Potentilla erecta*, hegg *Prunus padus*, bringebær *Rubus idaeus*, gullris *Solidago virgaurea*, rød jonsokblom *Silene dioica* og tyttebær *Vaccinium vitis-idaea*.



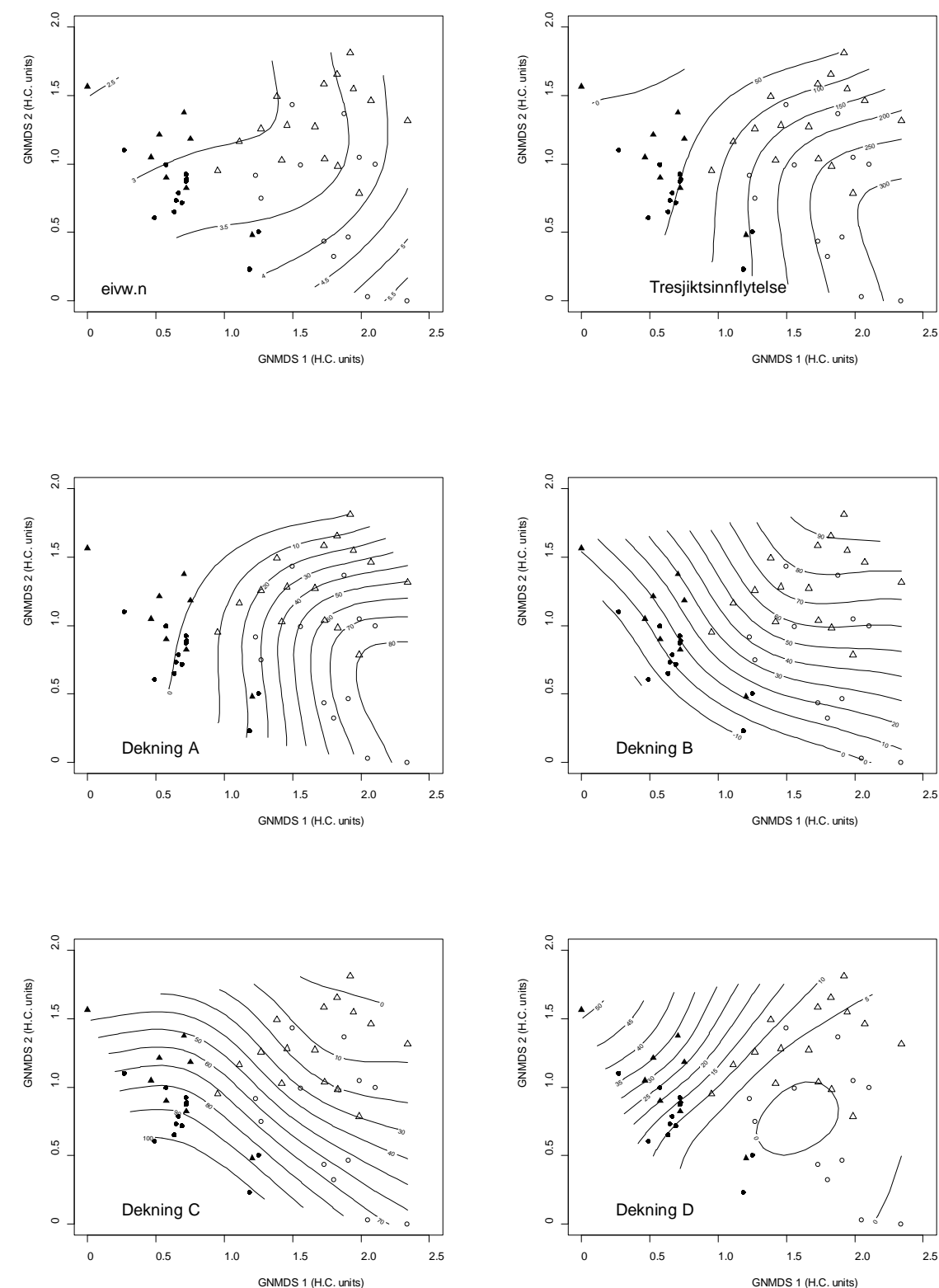
**Figur 14.** Isolinjediagrammer for variasjon i gjengroingstilstand i 1964, 1986, og 2011, forskjell i gjengroingstilstand mellom 1964 og 2011 (Gjengroing 1964-2011), beiteintensitet og vertikal terrengform grov skala (10 m) langs aksene i den todimensjonale GNIMDS-ordinasjonen. Aksene er skalert i H.C.-enheter.



**Figur 15.** Isolinjediagrammer for variasjon i gjennomsnittlig einerhøyde, avstand fra einerkratt, glødetap, karboninnhold, pH og kalsiuminnhold i jord langs aksene i den todimensjonale GNMSD-ordinasjonen. Aksene er skalert i H.C.-enheter.

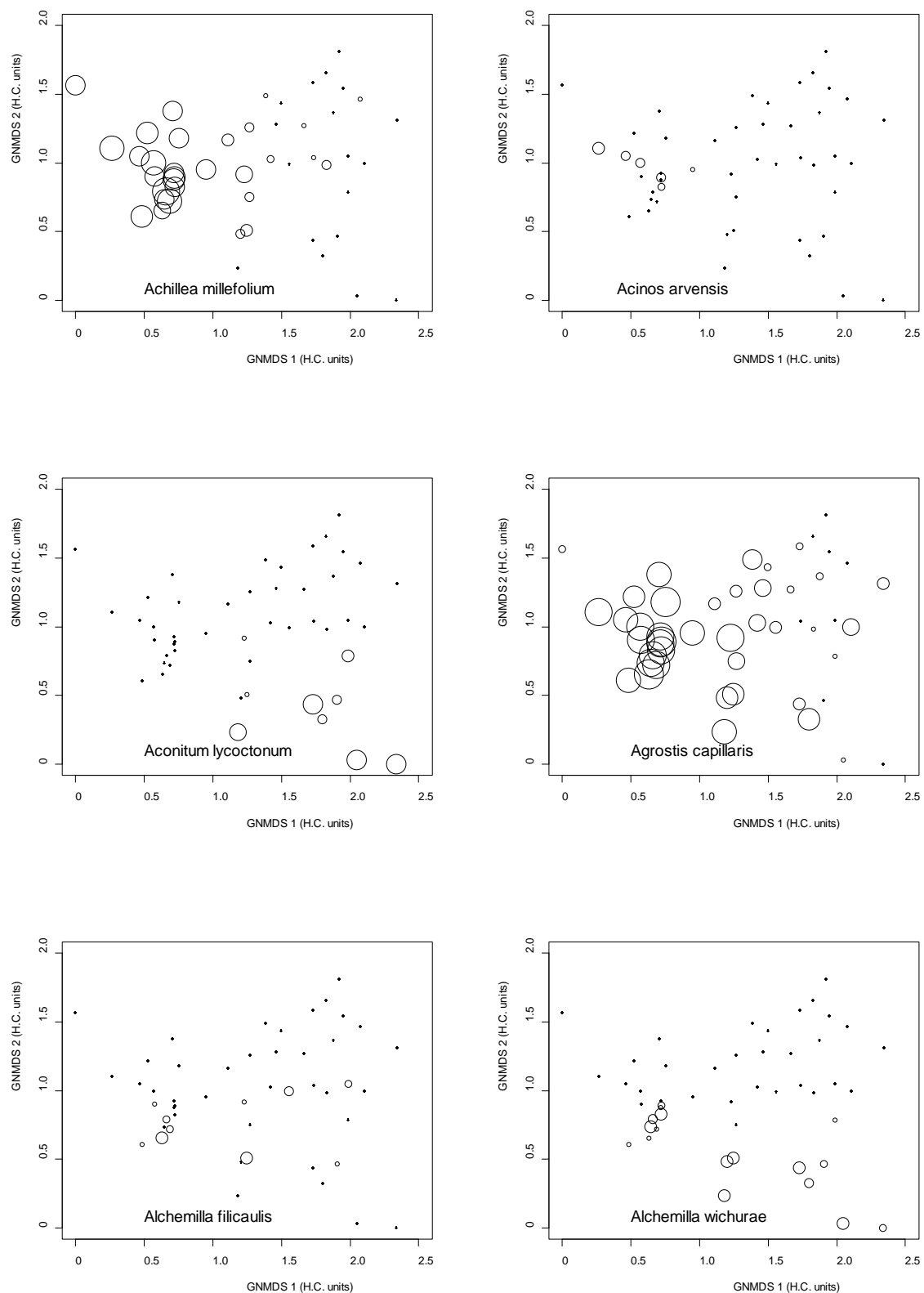


**Figur 16.** Isolinjediagrammer for variasjon i nitrogen-, fosfor-, magnesium- og kaliuminnhold i jord, og Ellenberg-indikatorverdier for fuktighet og lys langs aksene i den todimensjonale GNMDS-ordinasjonen. Aksene er skalert i H.C.-enheter.

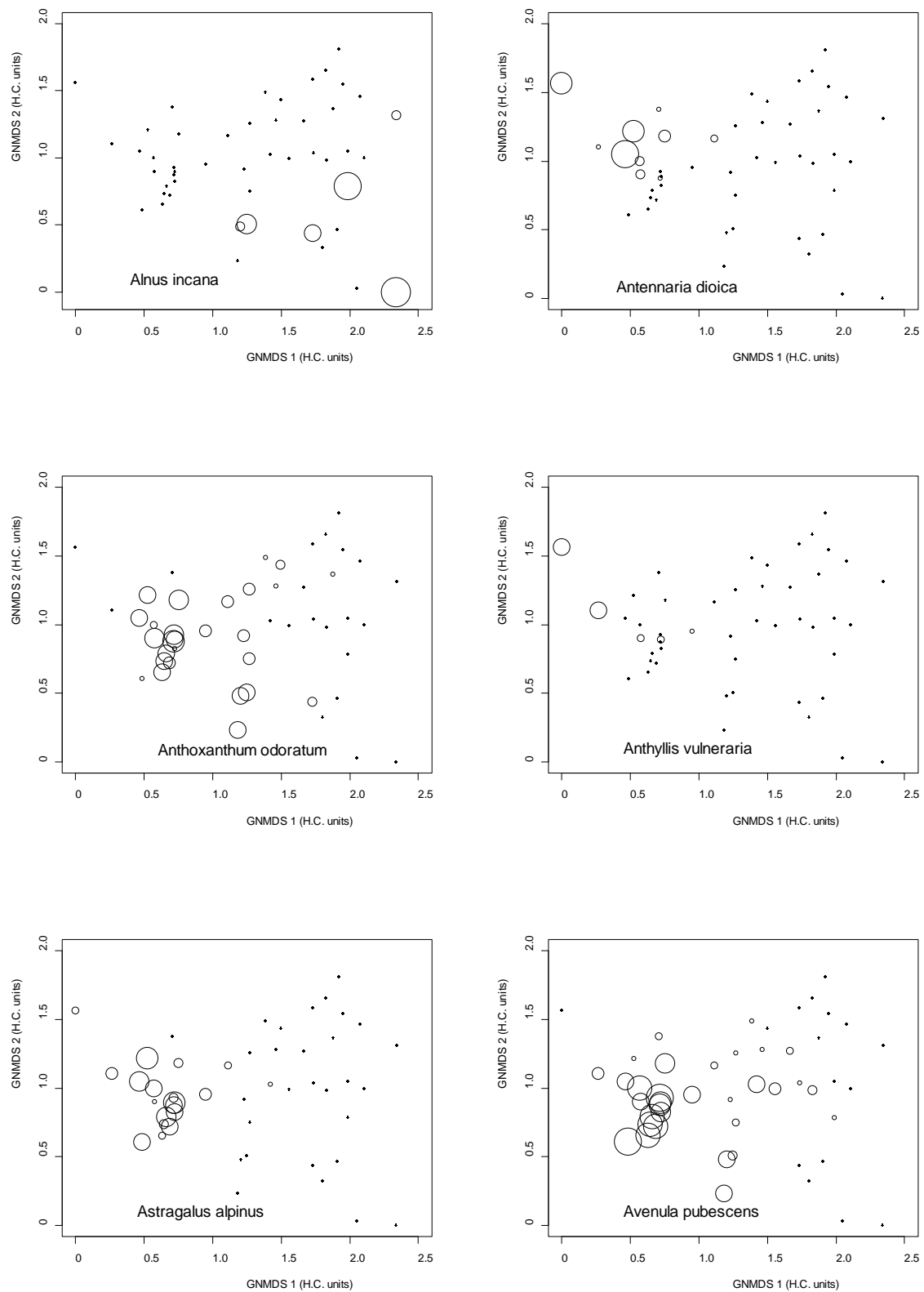


**Figur 17.** Isolinjediagrammer for variasjon i Ellenberg-indikatorverdier for fuktighet, tresjikt-innflytelse (densiometer) og dekning i tresjikt, busksjikt, feltsjikt og bunnsjikt langs aksene i den todimensjonale GNMDS-ordinasjonen. Aksene er skalert i H.C.-enheter.

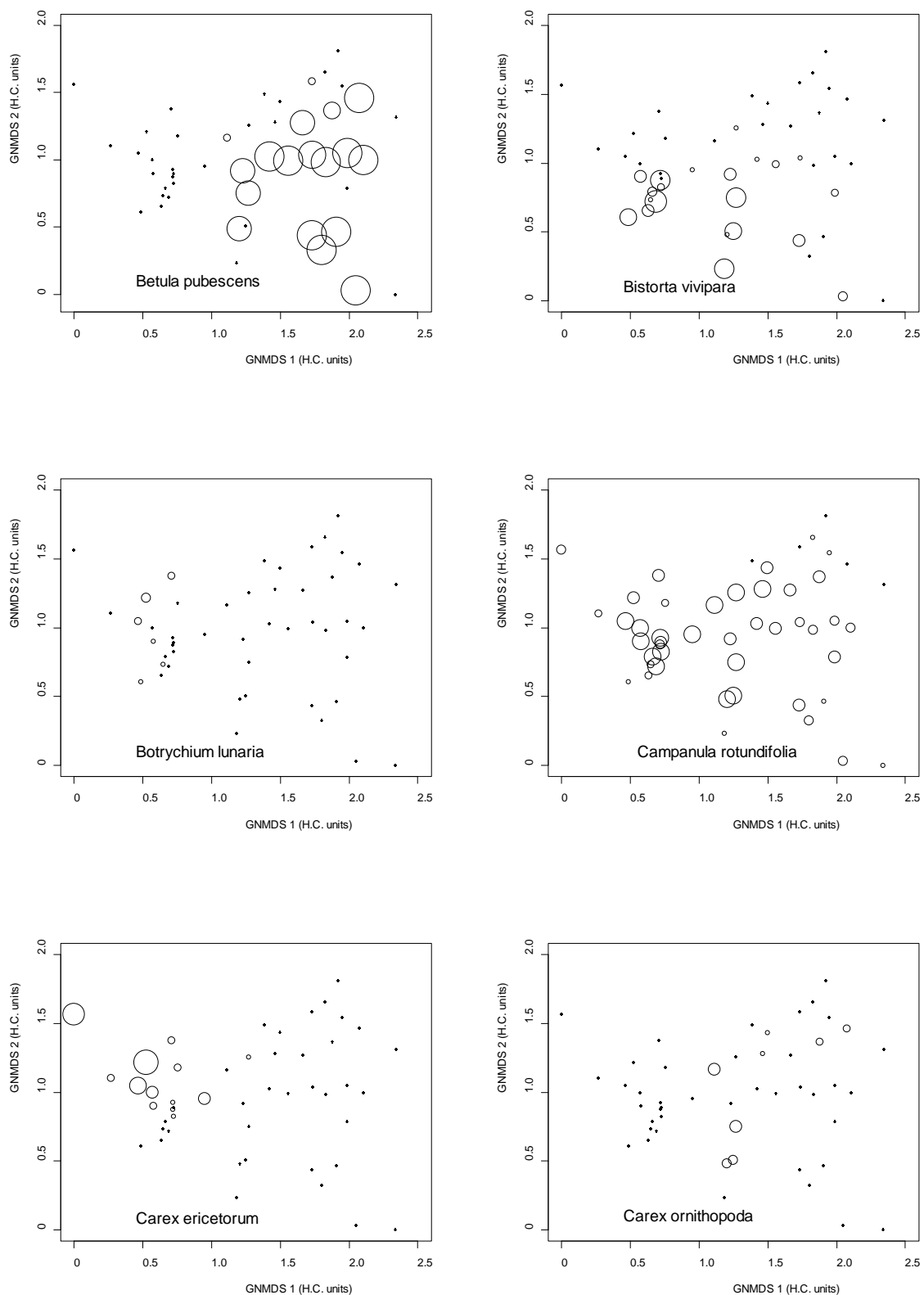




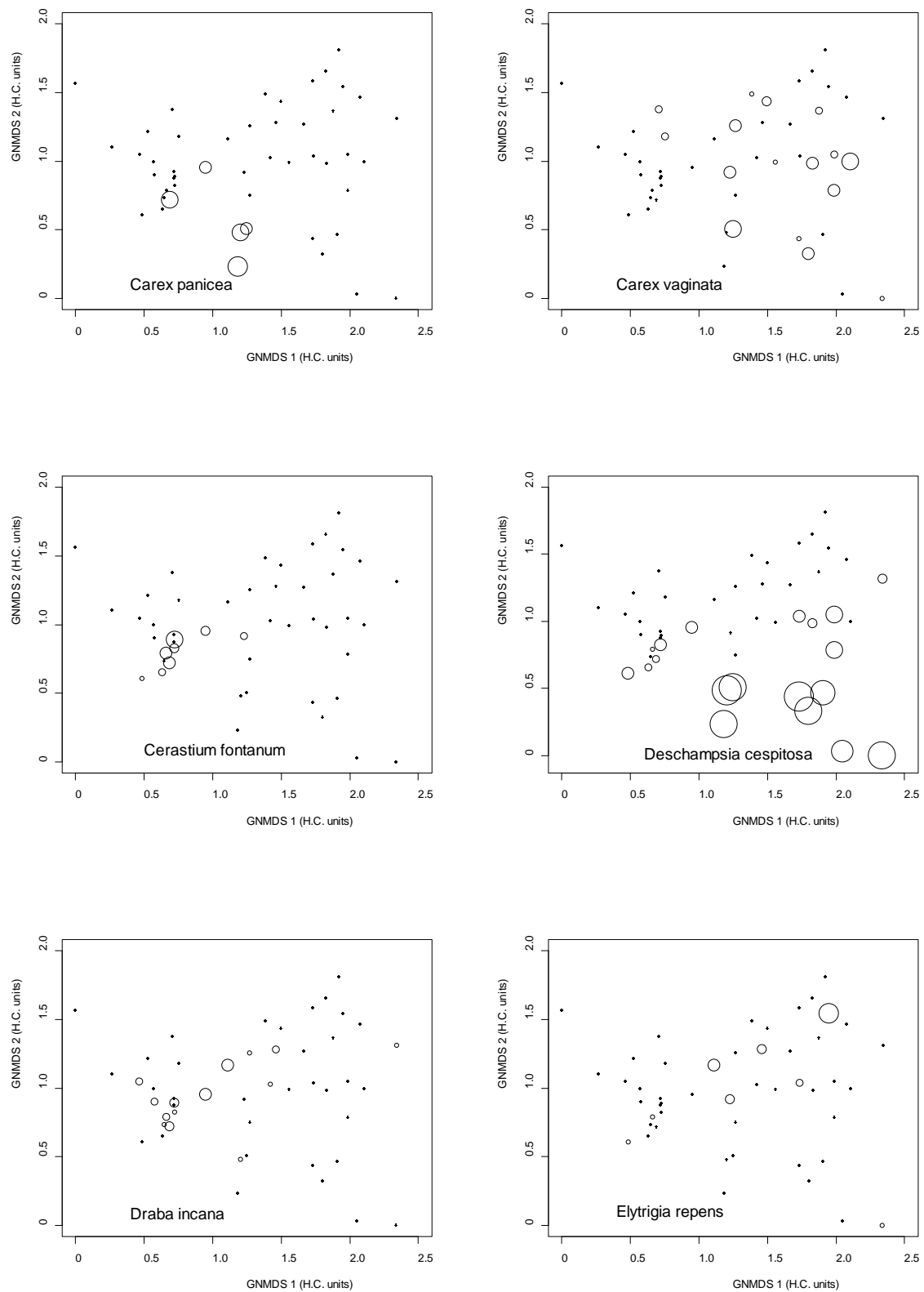
**Figur 18.** Fordeling av utvalgte arters mengder i GNMDS-ordinasjonen. Sirklenes størrelse er proporsjonal med artenes mengde.



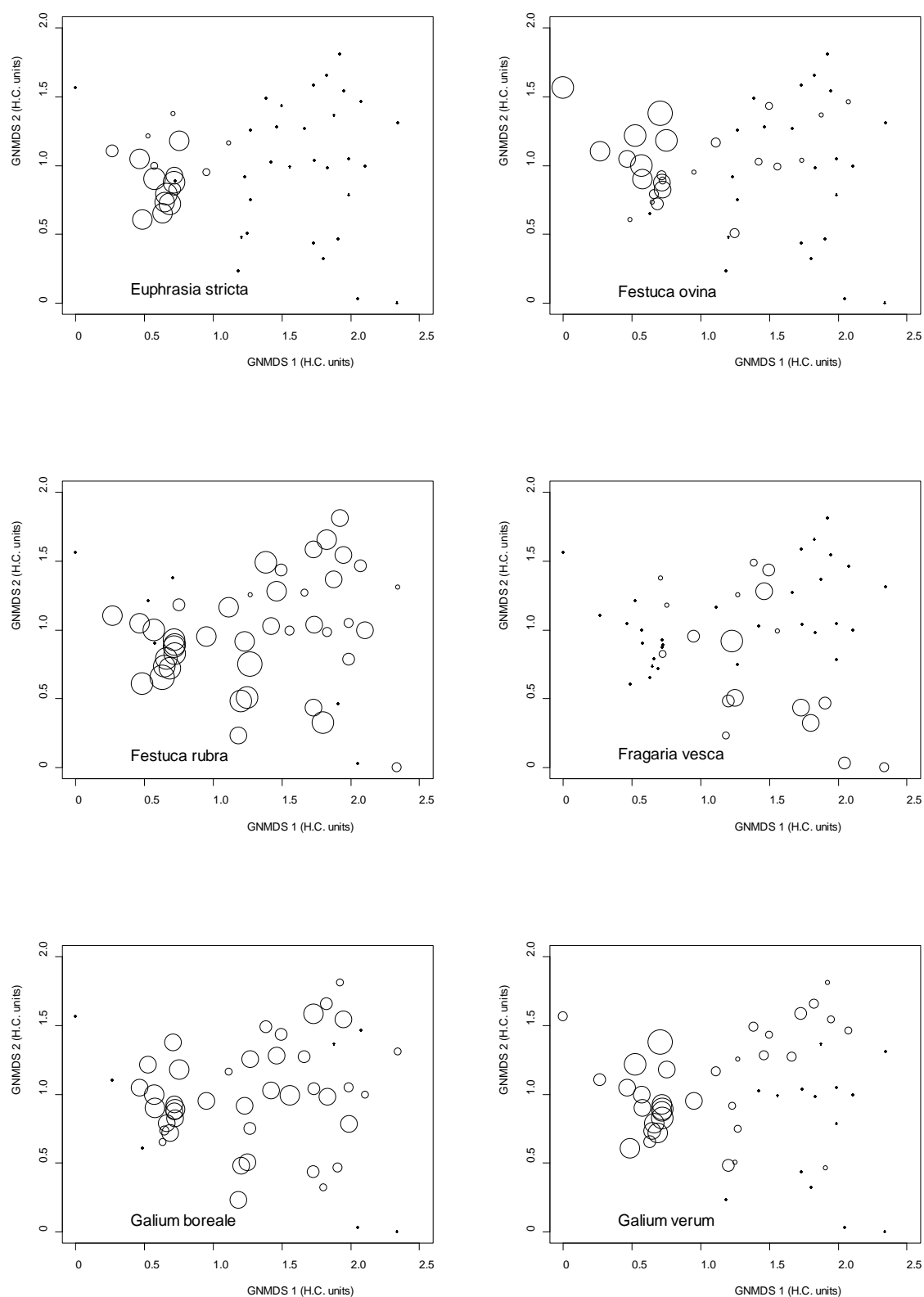
**Figur 19.** Fordeling av utvalgte arters mengde i GNMDS-ordinasjonen. Sirklenes størrelse er proporsjonal med artenes mengde.



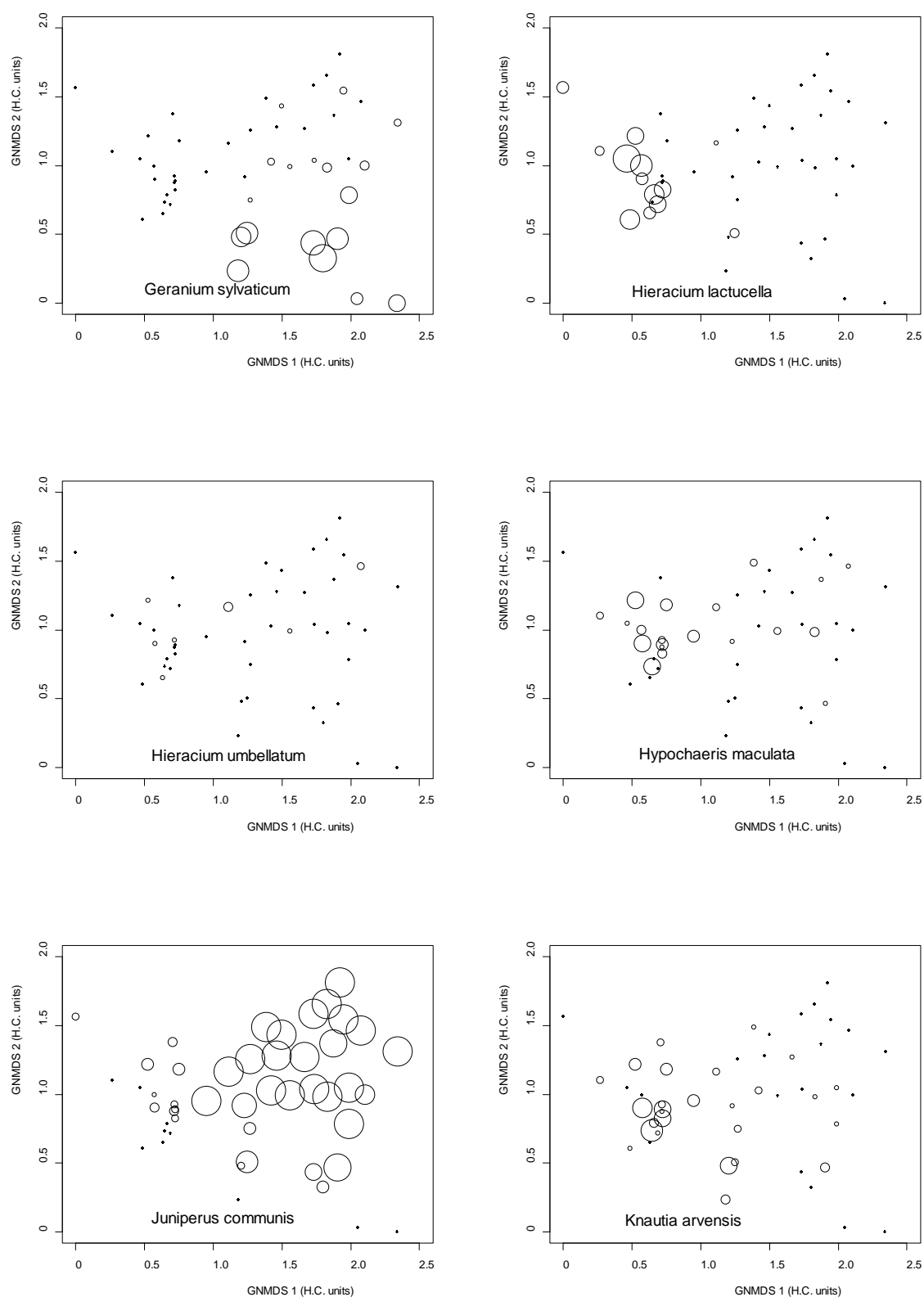
**Figur 20.** Fordeling av utvalgte arters mengde i GNMDS-ordinasjonen. Sirklenes størrelse er proporsjonal med artenes mengde.



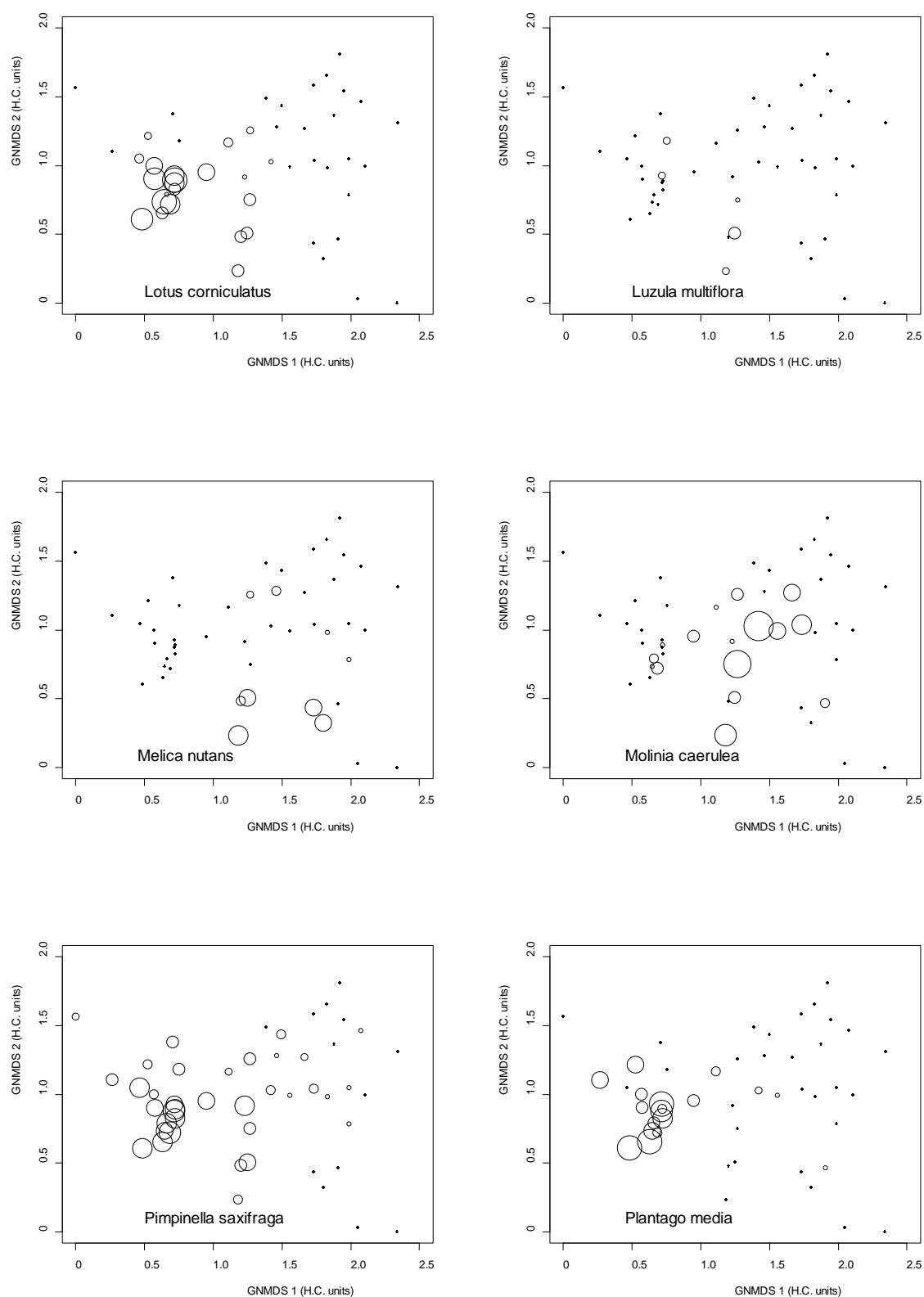
**Figur 21.** Fordeling av utvalgte arters mengde i GNMDS-ordinasjonen. Sirklenes størrelse er proporsjonal med artenes mengde.



**Figur 22.** Fordeling av utvalgte arters mengde i GNMDS-ordinasjonen. Sirklenes størrelse er proporsjonal med artenes mengde.

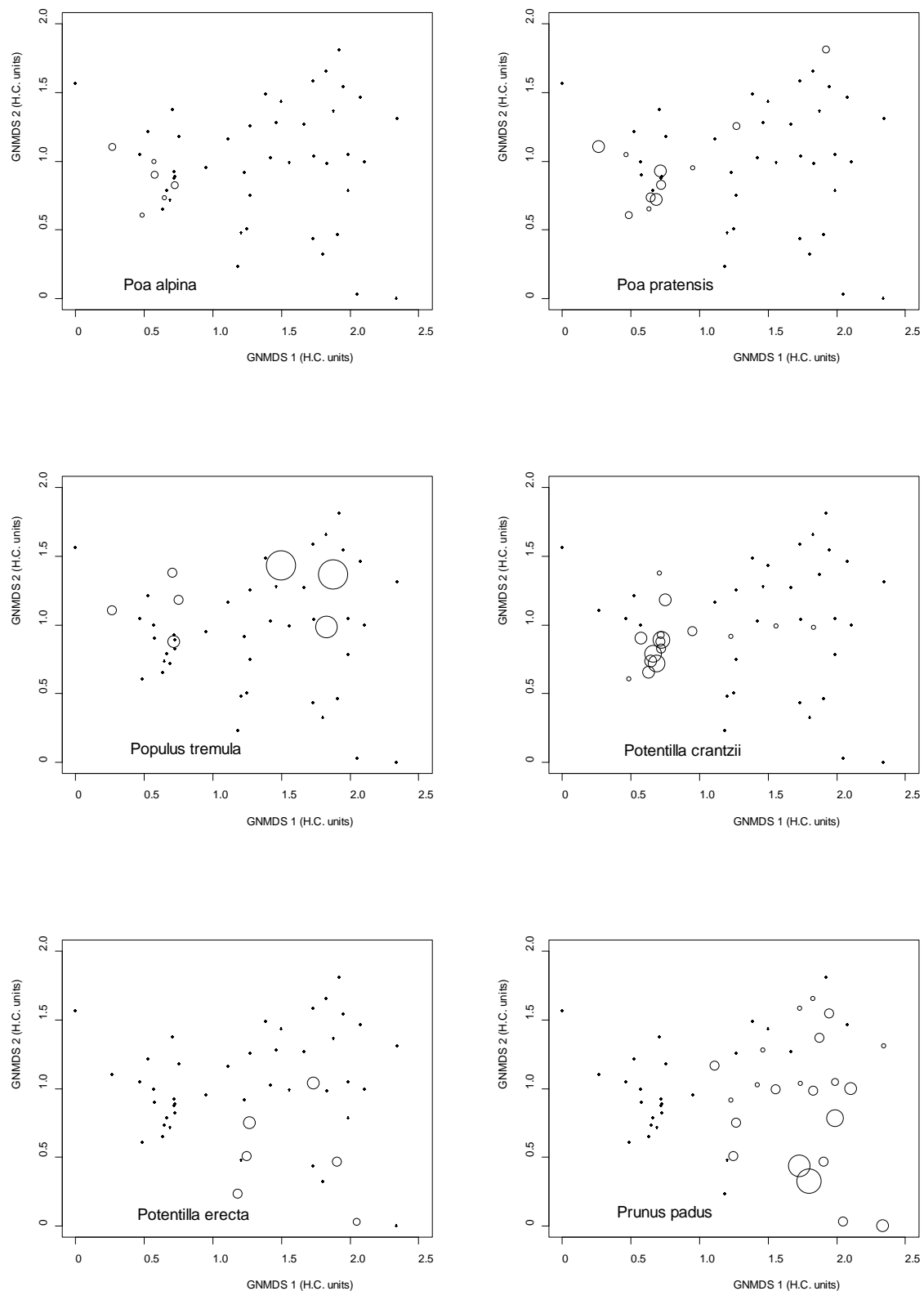


**Figur 23.** Fordeling av utvalgte arters mengde i GNMDS-ordinasjonen. Sirklenes størrelse er proporsjonal med artenes mengde.

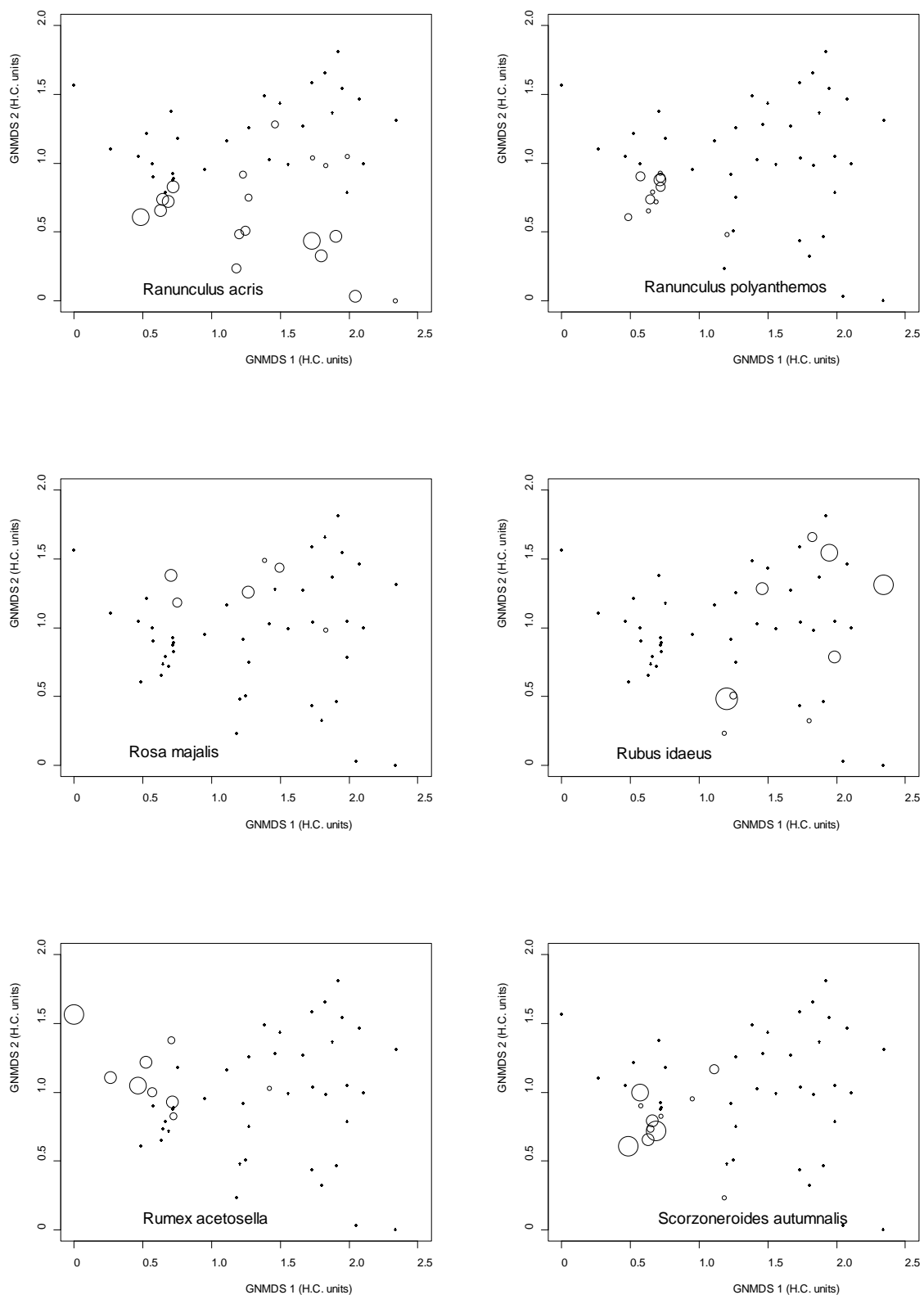


**Figur 24.** Fordeling av utvalgte arters mengde i GNMDS-ordinasjonen. Sirklenes størrelse er proporsjonal med artenes mengde.

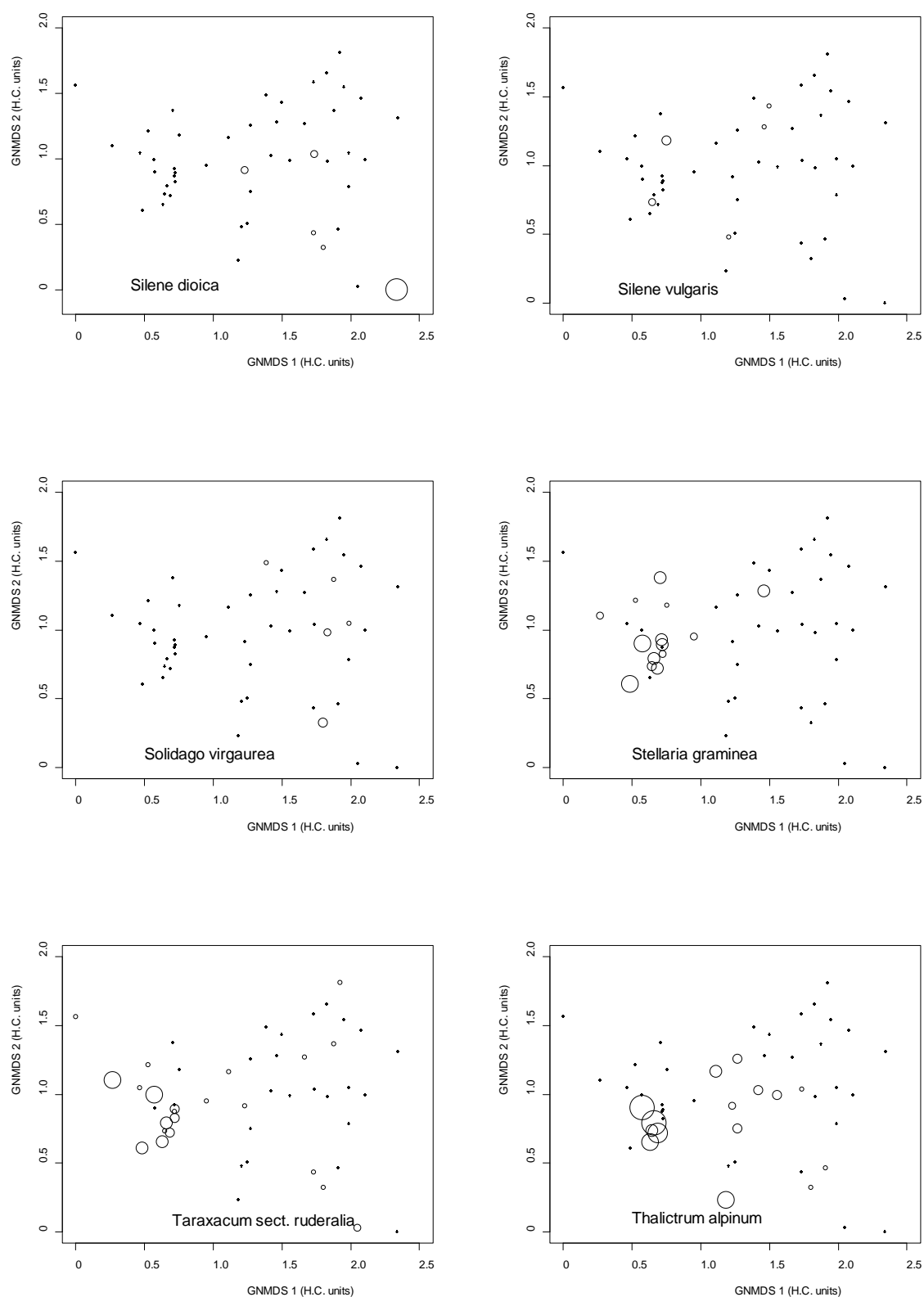




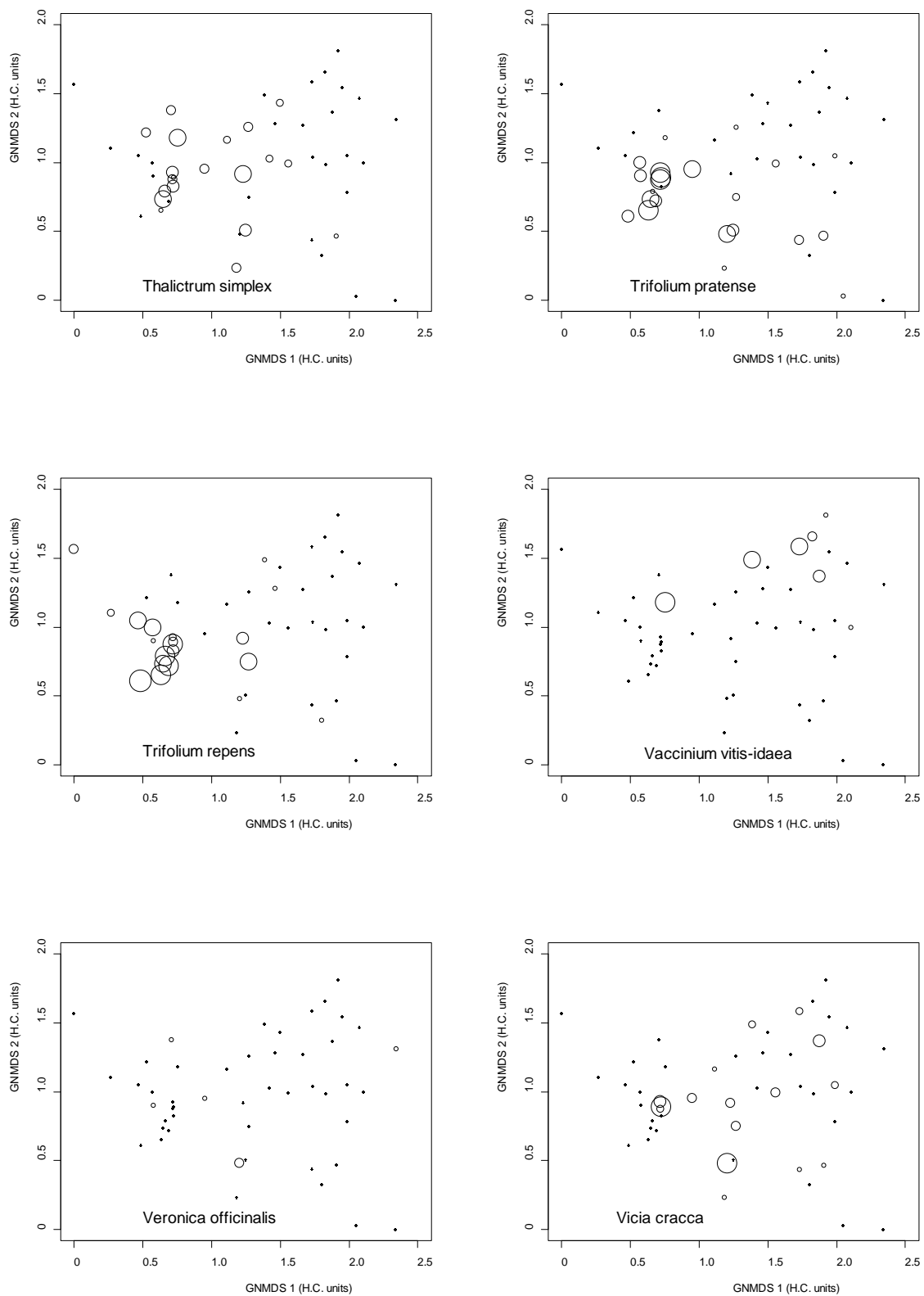
**Figur 25.** Fordeling av utvalgte arters mengde i GNMDS-ordinasjonen. Sirklenes størrelse er proporsjonal med artenes mengde.



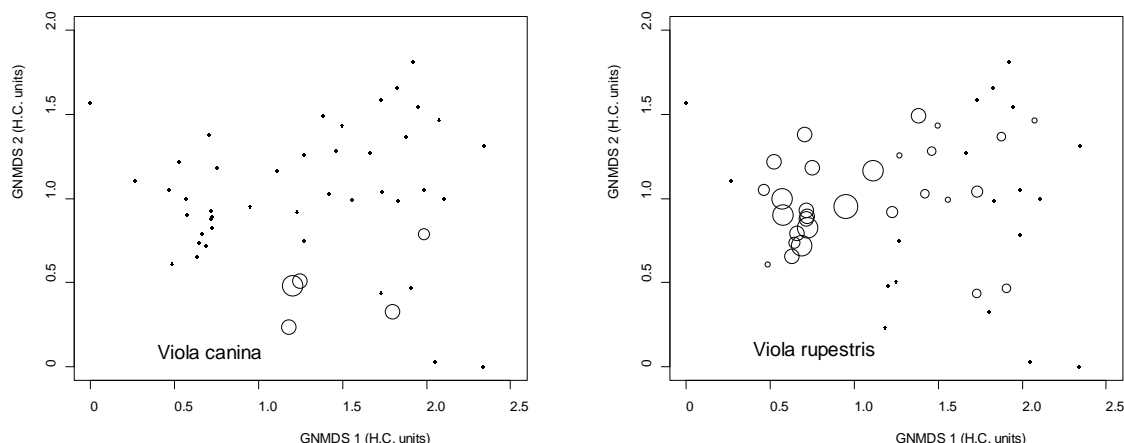
**Figur 26.** Fordeling av utvalgte arters mengde i GNMDS-ordinasjonen. Sirklenes størrelse er proporsjonal med artenes mengde.



**Figur 27.** Fordeling av utvalgte arters mengde i GNMDS-ordinasjonen. Sirklenes størrelse er proporsjonal med artenes mengde.



**Figur 28.** Fordeling av utvalgte arters mengde i GNMDS-ordinasjonen. Sirklenes størrelse er proporsjonal med artenes mengde.



**Figur 29.** Fordeling av utvalgte arters mengde i GNMDS-ordinasjonen. Sirklenes størrelse er proporsjonal med artenes mengde.

Få arter viste et tydelig fordelingsmønster langs GNMDS-akse 2. Arter med tyngdepunkt i ruter med lave skårer langs denne akse var tyrihjelms *Aconitum lycoctonum*, grannmarikåpe *Alchemilla filicaulis*, skarmarikåpe *Alchemilla wichurae*, harerug *Bistorta vivipara*, engsoleie *Ranunculus acris* og krattssoleie *Ranunculus polyanthemus*. Noen få arter, katterfot *Antennaria dioica*, rundbelg *Anthyllis vulneraria*, bakkestarr *Carex ericetorum* og småsyre *Rumex acetosella*, viste et motsatt mønster med største mengder i ruter med høy verdi langs GNMDS-akse 2. Mønstrerne for forklaringsvariablene langs GNMDS-akse 2 indikerer at de førstnevnte artene foretrekker fuktigere mark, mens de sistnevnte tolererer eller foretrekker tørrere mark.

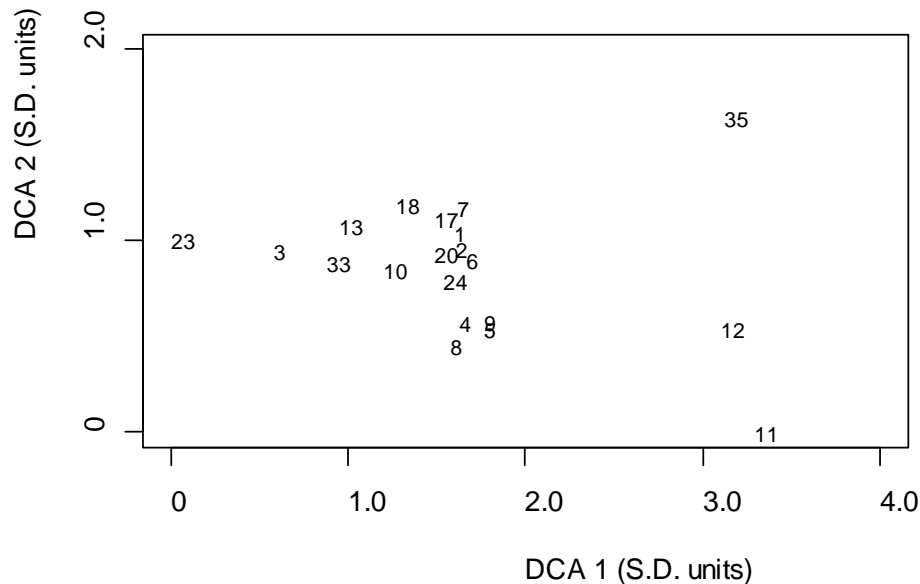
Noen få arter, tyrihjelms *Aconitum lycoctonum*, gråor *Alnus incana* og til dels sølvbunke *Deschampsia cespitosa* og skogstorkenebb *Geranium sylvaticum*, hadde høyest mengder i skogrutene i nedre høyre del av ordinasjonsdiagrammet. Arter som finnes i åpen eng, men som også kan vokse i tette einerkratt, det vil si ruter i øvre høyre del av ordinasjonsdiagrammet, var hvitmaure *Galium boreale*, gulmaure *Galium verum*, kveke *Elytrigia repens*, rødsvingel *Festuca rubra* og fuglevikke *Vicia cracca*, og til dels også bringebær *Rubus idaeus*. Einer *Juniperus communis* viste tydelig tyngdepunkt i øvre høyre del av ordinasjonsdiagrammet.

## 4.7 Ordinasjon av deldatasettet for åpne enger

Det var et tydelig fall i egenverdi fra DCA1 til DCA2 fra 0,388 til 0,133 ved DCA-ordinasjon av åpne enger, det vil si enger i arealkategoriene A og B1 (**Tabell 13**). Gradientlengden, uttrykt i S.D.-enheter, var for DCA-akse 1 3,289, og for DCA-akse 2 1,653. Ordinasjonsdiagrammet viste en tydelig tungeeffekt ved at det for ruter med høye skårer langs DCA-akse 1 var stor variasjon i skårer langs DCA-akse 2, mens ruter med lave skårer langs DCA-akse 1 hadde verdier omkring gjennomsnittet for skårer langs DCA-akse 2. I tillegg var det en kraftig disjunksjon i ordinasjonsdiagrammet ved at rutene 11, 12 og 35 var skilt tydelig fra de øvrige rutene (**Figur 30**).

**Tabell 13.** Resultater fra DCA-ordinasjonen av deldatasettet for åpne enger (A + B1). Egenverdier og akselengder skalert i S.D.-enheter.

	DCA1	DCA2	DCA3	DCA4
Eigenverdier	0,3889	0,1333	0,1074	0,0531
Akselengder	3,2886	1,6534	1,4302	0,9860

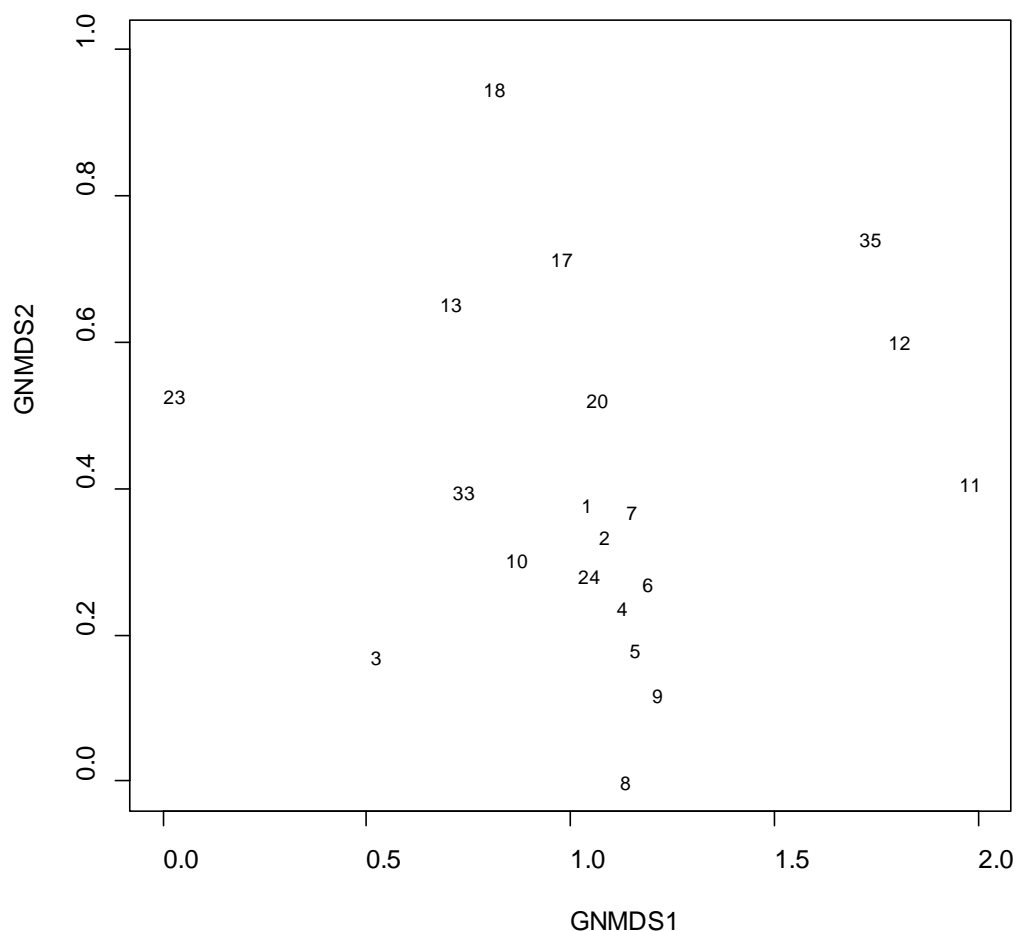


**Figur 30.** DCA-ordinasjon av 20 ruter i åpen eng i undersøkelsesområdet Molykkja i Nordherad i 2011. Aksene er skalert i S.D.-enheter.

GNMDS-ordinasjonen i to dimensjoner resulterte i gradientlengder på henholdsvis 1,953 H.C.-enheter for akse 1 og 0,948 H.C.-enheter for akse 2. GNMDS-ordinasjonen i tre dimensjoner hadde gradientlengder på henholdsvis 1,797 H.C.-enheter for akse 1, 0,935 for akse 2 og 0,555 H.C.-enheter for akse 3. Ruteposisjonene var relativt jevnt fordelt langs begge akser i den to-dimensjonale løsningen (**Figur 31**).

Det ble funnet sterke korrelasjoner mellom ruteskårer for akse 1 i DCA- og de to GNMDS-ordinasjonene (den to- og den tredimensjonale løsningen; **Tabell 14**). Ruteskårer for DCA-akse 2 og de to andre aksene i GNMDS-ordinasjonene var også relativt sterkt korrelert, men med lavere verdier for korrelasjonskoeffisienten enn for førsteaksene. På grunn av den sterke parvise overensstemmelsen mellom førsteaksene i DCA- og GNMDS-ordinasjonene, og sterk tungeeffekt i DCA-ordinasjonen, ble tolkning av gradienter i artssammensetning og deres relasjon til økologiske forklaringsvariabler basert på den todimensjonale GNMDS-løsningen.

Ruteskårer langs førsteaksen i GNMDS-ordinasjonen av åpne engruter var positivt korrelert med pH, glødetap, nitrogen, kalsium og Ellenberg-indikatorverdier for fuktighet, pH og nitrogen (**Tabell 15**). GNMDS-akse 1 var også positivt korrelert med dekningen i feltsjiktet, mens den var negativt korrelert med dekningen i bunnsjiktet. GNMDS-akse 1 var også negativt korrelert med gjengroingstilstanden i 2011 og variabelen som uttrykker differansen i gjengroingstilstand mellom 2011 og 1964. Åpne engruter som lå i helt eller delvis einerdekte områder (arealkategori B1), hadde altså noe lavere ruteskårer enn ruter i større, åpne engområder (arealkategori A). Rutene i B1 lå altså i 1964 i større, åpne engområder, som i 2011 i stor grad var i gjengroing med einer. Førsteaksen gjenspeiler en gradient som er knyttet til økende fuktighet og næringssinnhold i jorda. Artsantallet økte med økende ruteskårer langs GNMDS-akse 1.



**Figur 31.** GNMDS-ordinasjon av 20 ruter i åpen eng i undersøkelsesområdet Molykkja i Nordherad i 2011. Aksene er reskalert i H.C.-enheter, og til en skala med 0 som laveste og gradientlengden som høyeste verdi.

**Tabell 14.** Korrelasjoner mellom akser i ulike ordinasjoner av åpne engruter ( $n = 20$ ), beregnet som Kendall's korrelasjonskoeffisient  $\tau$ .  $P$ -verdier for testen av hypotesen "ingen korrelasjon" ( $\tau = 0$ ) mot den tosidige alternativhypotesen, og  $\tau$ -verdiene, er vist. Korrelasjoner som er signifikante ( $P < 0,05$ ) og tilhørende  $P$ -verdier er uthevet. GNMDS refererer til den todimensjonale,  $gnmds.x.3$  til den tredimensjonale GNMDS-løsningen.

	dca1	dca2	dca3	dca4	gnmds1	gnmds2	gnmds3.1	gnmds3.2	gnmds3.3
dca1	*	0,1126	0,1126	0,6771	<b>0,0000</b>	0,5006	<b>0,0000</b>	0,4223	0,8227
dca2	-0,2632	*	0,1859	0,3514	0,0548	<b>0,0018</b>	<b>0,0398</b>	<b>0,0073</b>	<b>0,0398</b>
dca3	-0,2632	0,2211	*	0,9745	<b>0,0398</b>	<b>0,0164</b>	<b>0,0398</b>	<b>0,0047</b>	0,6308
dca4	0,0737	-0,1579	0,0105	*	0,5424	0,9745	0,7246	0,7732	0,7246
gnmds1	<b>0,8842</b>	-0,3158	<b>-0,3368</b>	0,1053	*	0,3859	<b>0,0000</b>	0,2598	0,8728
gnmds2	-0,1158	<b>0,4947</b>	<b>0,3895</b>	0,0105	-0,1474	*	0,2598	<b>0,0000</b>	0,5424
gnmds3.1	<b>-0,9053</b>	<b>0,3368</b>	<b>0,3368</b>	-0,0632	<b>-0,9368</b>	0,1895	*	0,2086	0,9745
gnmds3.2	0,1368	<b>-0,4316</b>	<b>-0,4526</b>	0,0526	0,1895	<b>-0,8947</b>	-0,2105	*	1,0000
gnmds3.3	0,0421	<b>0,3368</b>	-0,0842	-0,0632	0,0316	0,1053	0,0105	0,0000	*

**Tabell 15.** Kendall's korrelasjonskoeffisient  $\tau$  mellom akser i ulike den todimensjonale GNMDS-ordinasjonen og i DCA-ordinasjonen av deldatasettet for åpne enger ( $n = 20$ ), og alle forklaringsvariabler, dekning i ulike sjikt og artsantall.  $P$ -verdier for testen av hypotesen "ingen korrelasjon" ( $\tau = 0$ ) mot den tosidige alternativhypotesen, og  $\tau$ -verdiene, er vist. Korrelasjoner som er signifikante ( $P < 0,05$ ) og tilhørende  $P$ -verdier er uthevet.

	gnmds1	gnmds1	gnmds2	gnmds2	dca1	dca1	dca2	dca2
Variabel	$\tau$	P	$\tau$	P	$\tau$	P	$\tau$	P
gg64	0,3581	0,0548	0,3406	0,0677	0,3231	0,0830	-0,1485	0,4258
gg86	0,2497	0,1934	0,2829	0,1405	0,2829	0,1405	0,3162	0,0995
gg11	<b>-0,4146</b>	<b>0,0308</b>	<b>0,5627</b>	<b>0,0034</b>	<b>-0,3998</b>	<b>0,0372</b>	<b>0,4295</b>	<b>0,0253</b>
gdiff	<b>-0,6093</b>	<b>0,0008</b>	0,1589	0,3829	<b>-0,5828</b>	<b>0,0014</b>	0,3311	0,0691
beite	-0,2487	0,1330	-0,1190	0,4724	-0,2812	0,0894	0,0000	1,0000
bas	<b>0,5213</b>	<b>0,0028</b>	0,1659	0,3414	<b>0,4739</b>	<b>0,0066</b>	0,0000	1,0000
dens	0,2646	0,1044	-0,1693	0,2987	0,2116	0,1939	-0,1270	0,4357
TF2H	-0,1532	0,4123	0,3144	0,0924	-0,0564	0,7626	0,1370	0,4632
TF2V	-0,1171	0,5255	0,3099	0,0928	0,0069	0,9702	0,1171	0,5255
TF10H	-0,2328	0,1966	0,2705	0,1334	-0,2076	0,2494	0,2705	0,1334
TF10V	-0,2277	0,2041	<b>0,4369</b>	<b>0,0148</b>	-0,1784	0,3196	0,0554	0,7574
hel	-0,1653	0,3132	0,1974	0,2287	-0,2187	0,1823	0,1440	0,3798
eksp	-0,0532	0,7451	0,0638	0,6964	-0,0426	0,7948	-0,0213	0,8965
einerk	-0,1482	0,3631	<b>0,4021</b>	<b>0,0136</b>	-0,2011	0,2171	0,2646	0,1044
pH	<b>0,3598</b>	<b>0,0272</b>	-0,1905	0,2423	<b>0,3915</b>	<b>0,0162</b>	-0,2222	0,1725
gl.tap	<b>0,4105</b>	<b>0,0111</b>	0,0632	0,7246	<b>0,4000</b>	<b>0,0135</b>	-0,2526	0,1284
C	0,1053	0,5424	0,2211	0,1859	0,1368	0,4223	0,0526	0,7732
N	<b>0,3579</b>	<b>0,0283</b>	0,0947	0,5859	<b>0,3684</b>	<b>0,0237</b>	-0,0105	0,9745
P	-0,1263	0,4605	<b>0,3263</b>	<b>0,0468</b>	-0,0947	0,5859	0,2842	0,0855
Ca	<b>0,4632</b>	<b>0,0038</b>	-0,3053	0,0638	<b>0,4316</b>	<b>0,0073</b>	-0,2842	0,0855
K	-0,1474	0,3859	0,1789	0,2884	-0,0737	0,6771	0,2211	0,1859
Mg	0,2316	0,1650	-0,1368	0,4223	0,2211	0,1859	-0,1158	0,5006
Na	-0,2842	0,0855	0,0842	0,6308	-0,2105	0,2086	0,1895	0,2598
eivw.l	-0,0737	0,6771	<b>-0,4421</b>	<b>0,0059</b>	-0,0421	0,8227	-0,1053	0,5424
eivw.f	<b>0,6842</b>	<b>0,0000</b>	-0,1053	0,5424	<b>0,7158</b>	<b>0,0000</b>	<b>-0,3368</b>	<b>0,0398</b>
eivw.r	<b>0,3474</b>	<b>0,0336</b>	0,0000	1,0000	<b>0,4000</b>	<b>0,0135</b>	0,1263	0,4605
eivw.n	<b>0,6526</b>	<b>0,0000</b>	<b>-0,3684</b>	<b>0,0237</b>	<b>0,6421</b>	<b>0,0000</b>	<b>-0,4105</b>	<b>0,0111</b>
dekA	0,2369	0,2063	<b>0,4541</b>	<b>0,0154</b>	0,2764	0,1404	0,2172	0,2467
dekB	-0,0277	0,8780	<b>0,4704</b>	<b>0,0091</b>	-0,0415	0,8179	0,2213	0,2195
dekD	<b>-0,5840</b>	<b>0,0004</b>	0,1190	0,4722	<b>-0,6164</b>	<b>0,0002</b>	0,2163	0,1912
dekC	<b>0,5241</b>	<b>0,0014</b>	<b>-0,3637</b>	<b>0,0268</b>	<b>0,5134</b>	<b>0,0018</b>	<b>-0,3851</b>	<b>0,0191</b>
n.spec	<b>0,5095</b>	<b>0,0020</b>	<b>-0,2306</b>	<b>0,1613</b>	<b>0,4344</b>	<b>0,0083</b>	<b>-0,3057</b>	<b>0,0633</b>



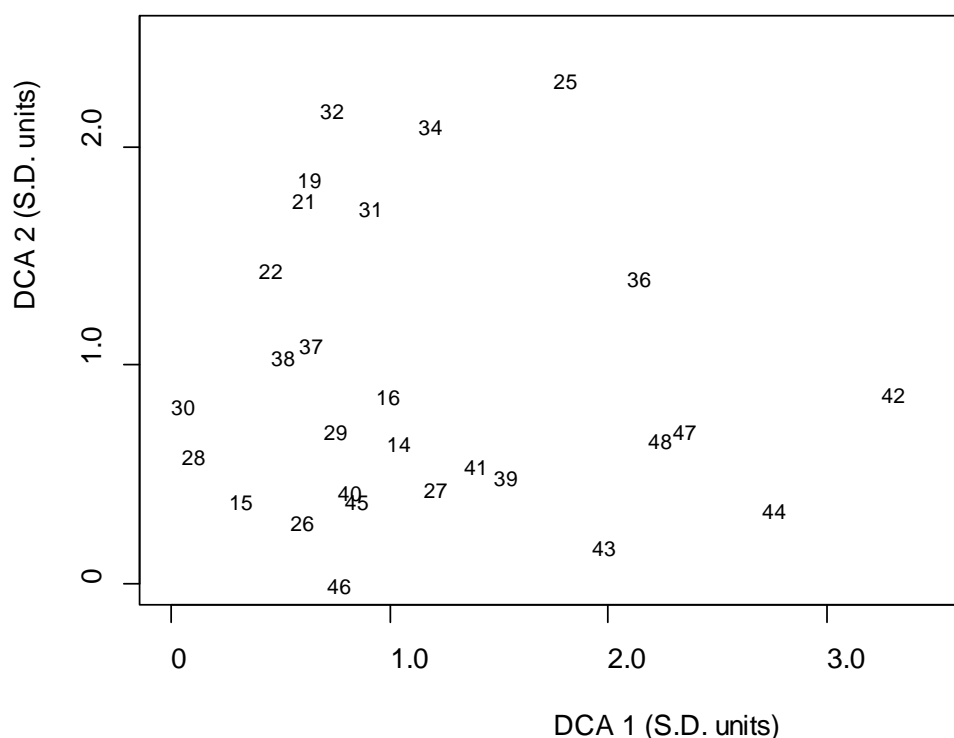
Ruteskårer langs andre ordinasjonsakse (GNMDS-akse 2) var positivt korrelert med gjengroingstilstanden i 2011, terrengprofilen i helningsretningen, posisjonen i forhold til einerkratt, jordas fosforinnhold og tre- og busksjiktsdekningen. Aksen var negativt korrelert med Ellenberg-indikatorverdier for lys og nitrogen, samt dekningen i feltsjiktet. Andreaksen uttrykte derfor hovedsakelig variasjon i gjengroingstilstand.

## 4.8 Ordinasjon av deldatasettet for einerkratt, skog og skogholt

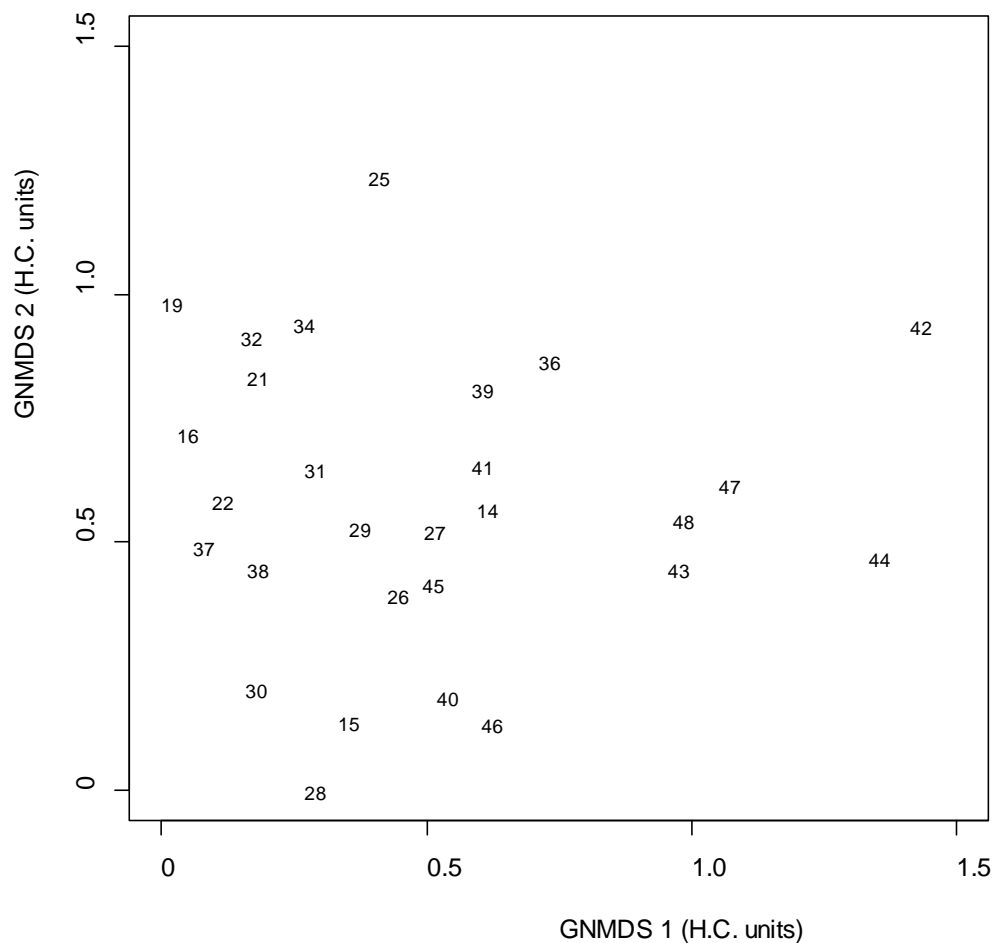
DCA-ordinasjonen av deldatasettet for einerkratt, skog og skogholt (arealkategorier B2 og C) resulterte også i tydelig reduksjon av egenverdien fra 0,435 for DCA-akse 1 til 0,250 for DCA-akse 2 (**Tabell 16**). Gradientlengden reskalert i S.D.-enheter for DCA-akse 1 var 3,254, og for DCA-akse 2 var den 2,311 (**Figur 32**).

**Tabell 16.** Resultater fra DCA-ordinasjonen av deldatasettet for einerkratt, skog og skogholt. Egenverdier og akselengder skalert i S.D.-enheter.

	DCA1	DCA2	DCA3	DCA4
Egenverdier	0,4347	0,2504	0,1649	0,1354
Akselengder	3,2543	2,3105	1,7503	1,4267



**Figur 32.** DCA-ordinasjon av 28 ruter i einerkratt, skog og skogholt i undersøkelsesområdet Molykkja i Nordherad i 2011. Aksene er skalert i S.D.-enheter.



**Figur 33.** GNMDS-ordinasjon av 28 ruter i einerkratt, skog og skogholt i undersøkelsesområdet Molykkja i Nordherad i 2011. Aksene er reskalert i H.C.-enheter, og til en skala med 0 som laveste og gradientlengden som høyeste verdi.

GNMDS-ordinasjonen i to dimensjoner resulterte i gradientlengder på henholdsvis 1,413 H.C.-enheter for akse 1 og 1,238 H.C.-enheter for akse 2. For GNMDS-ordinasjonen i tre dimensjoner var gradientlengdene henholdsvis 1,431 H.C.-enheter for akse 1, 1,151 for akse 2 og 0,859 H.C.-enheter for akse 3. Ruteposisjonene var relativt jevnt fordelt langs begge akser i den to-dimensjonale GNMDS-løsningen (**Figur 33**).

Det ble funnet relativt sterke korrelasjoner mellom ruteskårer for akse 1 i DCA- og de to GNMDS-ordinasjonene (den to- og den tredimensjonale løsningen; **Tabell 17**). Også DCA-akse 2 og de to andre aksene i GNMDS-ordinasjonene var relativt sterkt korrelert, men med lavere  $r$ -verdier enn for førsteaksene. Tolkning av gradienter i artssammensetning og deres relasjon til økologiske forklaringsvariabler ble, som for ordinasjonen av totalmaterialet og delmaterialet for åpne enger, basert på den todimensjonale GNMDS-løsningen. Ingen tungeeffekt ble imidlertid funnet i DCA-ordinasjon av dette deldatasettet.

Ruteskårer langs førsteaksen i GNMDS-ordinasjonen av deldatasettet for einerkratt, skog og skogholt var positivt korrelert med gjengroingstilstanden i 2011, kronedekningen, jordas kaliuminnhold og Ellenberg-indikatorverdiene for fuktighet og nitrogen (**Tabell 18**). Tre- og felt-sjviktsdekningen økte også langs GNMDS-akse 1. Ruteskårer langs GNMDS-akse 1 var negativt korrelert med posisjonen i forhold til einerkratt og busksjviktsdekningen.

Ruteskårer langs GNMDS-akse 2 var positivt korrelert med gjengroingstilstanden i 1964 og i 1986, men negativt korrelert med gjengroingsvariabelen GGdiff, som uttrykker endringen i gjengroingstilstand fra 1964 til 2011. Det ble også funnet en positiv korrelasjon mellom denne akse og Ellenberg-indikatorverdier for nitrogen, mens Ellenberg-indikatorverdier for lys og deknningen i feltsjiktet avtok langs akse. Artsantallet avtok sterkt med økende ruteskår langs GNMDS.akse 2.

**Tabell 17.** Korrelasjoner mellom akser i ulike ordinasjoner av busk- og tredekte engruter, beregnet som Kendall's korrelasjonskoeffisient  $\tau$ . P-verdier for testen av hypotesen "ingen korrelasjon" ( $\tau = 0$ ) mot den tosidige alternativhypotesen, og  $\tau$ -verdiene, er vist. Korrelasjoner som er signifikante ( $P < 0,05$ ) og tilhørende P-verdier er uthevet. GNMDS refererer til den todimensjonale, gnmdsx.3 til den tredimensjonale GNMDS-løsningen.

	dca1	dca2	dca3	dca4	gnmds1	gnmds2	gnmds3.1	gnmds3.2	gnmds3.3
dca1	*	0,7691	0,4446	0,9221	<b>0,0000</b>	<b>0,0221</b>	<b>0,0000</b>	<b>0,0177</b>	0,3362
dca2	0,0423	*	0,6245	0,5970	<b>0,0112</b>	<b>0,0000</b>	<b>0,0077</b>	<b>0,0000</b>	0,1874
dca3	-0,1058	-0,0688	*	0,8911	0,0601	0,1744	0,0786	0,2628	<b>0,0000</b>
dca4	-0,0159	0,0741	0,0212	*	0,7393	0,6525	0,7691	0,5970	0,9844
gnmds1	<b>0,5767</b>	<b>0,3386</b>	-0,2540	-0,0476	*	0,6525	<b>0,0000</b>	0,7691	0,7992
gnmds2	<b>-0,3069</b>	<b>0,5661</b>	-0,1852	0,0635	0,0635	*	0,7992	<b>0,0000</b>	0,8911
gnmds3.1	<b>0,6455</b>	<b>0,3545</b>	-0,2381	-0,0423	0,8889	0,0370	*	0,8602	0,8911
gnmds3.2	<b>0,3175</b>	<b>-0,5238</b>	0,1534	-0,0741	-0,0423	-0,9259	-0,0265	*	0,9532
gnmds3.3	0,1323	0,1799	<b>0,5926</b>	-0,0053	-0,0370	-0,0212	0,0212	0,0106	*

**Tabell 18.** Kendall's korrelasjonskoeffisient  $\tau$  mellom akser i ulike den todimensjonale GNMDS-ordinasjonen og i DCA-ordinasjonen av deldatasettet for busk- og tredekte enger, og alle forklaringsvariabler, dekning i ulike sjikt og artsantall. P-verdier for testen av hypotesen "ingen korrelasjon" ( $\tau = 0$ ) mot den tosidige alternativhypotesen, og  $\tau$ -verdiene, er vist. Korrelasjoner som er signifikante ( $P < 0,05$ ) og tilhørende P-verdier er uthevet.

	gnmds1	gnmds1	gnmds2	gnmds2	dca1	dca1	dca2	dca2
Variabel	$\tau$	P	$\tau$	P	$\tau$	P	$\tau$	P
gg64	0,2473	0,1099	<b>0,4418</b>	<b>0,0043</b>	<b>0,4499</b>	<b>0,0036</b>	0,3040	0,0493
gg86	0,2470	0,1000	<b>0,3497</b>	<b>0,0199</b>	<b>0,3305</b>	<b>0,0278</b>	0,2470	0,1000
gg11	<b>0,4603</b>	<b>0,0040</b>	-0,2004	0,2100	<b>0,3638</b>	<b>0,0229</b>	<b>-0,3786</b>	<b>0,0179</b>
gdiff	0,0769	0,6083	<b>-0,4547</b>	<b>0,0024</b>	-0,0897	0,5499	<b>-0,4419</b>	<b>0,0032</b>
beite	0,2446	0,1197	-0,2912	0,0640	0,0582	0,7110	-0,2795	0,0754
bas	<b>0,4632</b>	<b>0,0006</b>	-0,0348	0,7969	<b>0,3882</b>	<b>0,0041</b>	<b>-0,2758</b>	<b>0,0414</b>
dens	<b>0,5179</b>	<b>0,0001</b>	-0,0983	0,4645	<b>0,4011</b>	<b>0,0028</b>	<b>-0,4117</b>	<b>0,0022</b>
TF2H	-0,2133	0,1685	0,0187	0,9038	-0,0337	0,8279	0,1908	0,2179
TF2V	-0,2989	0,0554	-0,1170	0,4534	<b>-0,4028</b>	<b>0,0098</b>	0,0563	0,7181
TF10H	-0,0812	0,5927	0,1526	0,3145	0,0032	0,9829	0,0487	0,7482
TF10V	-0,1763	0,2497	0,1630	0,2872	-0,0632	0,6798	0,2163	0,1580
hel	-0,0360	0,7950	-0,1301	0,3474	-0,1412	0,3080	-0,0692	0,6172
eksp	-0,1461	0,2769	-0,0611	0,6493	-0,1301	0,3327	0,0983	0,4645
einerh	-0,2271	0,0955	0,1298	0,3408	-0,1622	0,2337	0,2325	0,0878
einerk	<b>-0,4780</b>	<b>0,0004</b>	<b>0,3071</b>	<b>0,0229</b>	-0,2644	0,0501	<b>0,4246</b>	<b>0,0017</b>
pH	0,1862	0,1663	-0,0585	0,6636	0,1862	0,1663	-0,1170	0,3843
gl.tap	0,2434	0,0720	-0,0688	0,6245	0,1693	0,2154	-0,1534	0,2628
C	-0,0476	0,7393	0,0741	0,5970	0,0370	0,7992	0,0847	0,5437
N	0,1852	0,1744	-0,0212	0,8911	0,1217	0,3774	-0,0317	0,8296
P	-0,0159	0,9221	0,0635	0,6525	0,0582	0,6810	-0,0952	0,4928
Ca	<b>0,3968</b>	<b>0,0027</b>	-0,2222	0,1014	0,2169	0,1100	<b>-0,2963</b>	<b>0,0273</b>
K	-0,1481	0,2800	0,2593	0,0547	0,0106	0,9532	0,1958	0,1504
Mg	-0,0847	0,5437	-0,1534	0,2628	-0,0847	0,5437	0,0370	0,7992
Na	-0,1852	0,1744	0,0317	0,8296	-0,1217	0,3774	0,1164	0,3991
eivw.l	0,0899	0,5179	<b>-0,4868</b>	<b>0,0002</b>	-0,1746	0,2010	<b>-0,3386</b>	<b>0,0112</b>
eivw.f	<b>0,6296</b>	<b>0,0000</b>	0,1270	0,3564	<b>0,6825</b>	<b>0,0000</b>	-0,2222	0,1014
eivw.r	0,0079	0,9527	0,1616	0,2281	0,0397	0,7669	<b>0,2781</b>	<b>0,0380</b>
eivw.n	<b>0,3439</b>	<b>0,0099</b>	<b>0,3492</b>	<b>0,0088</b>	<b>0,5238</b>	<b>0,0000</b>	0,1587	0,2463
dekA	<b>0,4580</b>	<b>0,0008</b>	-0,0055	0,9682	<b>0,4253</b>	<b>0,0019</b>	<b>-0,3326</b>	<b>0,0150</b>
dekB	<b>-0,5854</b>	<b>0,0000</b>	0,2252	0,0930	<b>-0,3205</b>	<b>0,0168</b>	<b>0,4159</b>	<b>0,0019</b>
dekC	<b>0,5440</b>	<b>0,0001</b>	<b>-0,3253</b>	<b>0,0158</b>	0,2080	0,1229	<b>-0,4320</b>	<b>0,0014</b>
dekD	-0,1458	0,3135	0,0387	0,7891	-0,1993	0,1681	0,1695	0,2410
n.spec	<b>0,2926</b>	<b>0,0309</b>	<b>-0,6363</b>	<b>0,0000</b>	-0,0564	0,6775	<b>-0,4376</b>	<b>0,0012</b>

## 5 Diskusjon

Analysene av flybilder fra 1964, 1986 og 2011 viser at det har foregått en kraftig gjengroing av de tidligere åpne engene i Molykkja med einerkratt og trær, og at denne utviklingen særlig har skutt fart etter 1986. Detaljene i dette suksesjonsforløpet fra åpne enger til einerkratt og skog og skogholt vil bli drøftet med utgangspunkt i resultater fra de ulike analysene av ruteanalyse-materialet innsamlet i Molykkja i 2011.

### 5.1 Artsantall

I Molykkja er artsantallet klart høyest i åpne engruter, mens ruter i tette einerkratt har lavest artsrikdom. Ruter i skog og skogholt har i gjennomsnitt litt flere arter enn ruter i tette einerkratt, men artsantallet er ikke signifikant forskjellig mellom disse to arealkategoriene; begge har klart færre arter pr. rute enn åpne enger, uavhengig av om engrutene ligger i et større, åpent eng-område eller i mindre åpninger i enger som helt eller delvis er dekt av einer. Dette viser at artsrikdommen avtar når åpne enger gror igjen med kratt eller skog.

Det finnes mange undersøkelser av variasjonen i artsantall gjennom gjengroingssuksesjoner i semi-naturlige enger. I de fleste av disse rapporteres reduksjon i artsantall med tiltakende gjengroing (Smith & Rushton 1994, Tasser & Tappeiner 2002, Pykälä et al. 2005, Maurer et al. 2006). Prévosto et al. (2011) finner at også rødlistede arter går jevnt tilbake når gjengroingen tiltar, i all semi-naturlig grasmark. Pykälä et al. (2005) anser gjengroing med busker og trær som en av de viktigste årsakene til at sjeldne grasmarksarter forsvinner. Også i Norge forekommer et stort antall habitatspesialister i semi-naturlig eng, hvorav flere er i tilbakegang (Bratli et al. 2009). Kun i noen få studier rapporteres liten eller ingen reduksjon i artsantall gjennom et gjengroingsforløp (Myklestad & Sætersdal 2003, Peco et al. 2006). Kunnskap om hvordan artsmangfold og artssammensetning varierer gjennom gjengroingsforløp er åpenbart viktig for å ivareta artsmangfoldet som er knyttet til semi-naturlige enger.

Artsantallet pr. rute øker når beiteintensiteten øker, og avtar med økende mengde av einer (målt som dekning gjennomsnittlig høyde). Den øker også med økende Ellenberg-indikatorverdi for lys, noe som viser at reduksjonen i artsantall fra åpne enger til tette einerkratt skyldes en kraftig reduksjon i forekomst og mengde av lyskrevende arter. Tilsvarende resultater er funnet både i studier av kalkrike tørrenger og alpine enger i Sentral-Europa (Prévosto et al. 2011). Fra Øland (i Sverige) rapporterer Rejmanek & Rosén (1992) en særlig sterk reduksjon i artsantallet når tettheten av einerkrattene overskrider 70 %. Endringen i artsantall fra åpen eng til tette einerkratt kan imidlertid også ha andre årsaker i tillegg til lysmangel; såvel tilgjengelig plass som sterkt strøfall (Maurer et al. 2006) kan spille inn. Egne observasjoner i Molykkja indikerer at artsantallet er høyere i glisne einerkratt med bedre lystilgang og mindre strøfall enn i tette einerkratt, blant annet finnes flere småvokste engarter på slike steder (**Figur 34**).

I Molykkja er artsantallet i skog og skogholt signifikant lavere enn i åpen eng, og mange arter som er typisk for åpen eng er så godt som fraværende i skogrutene. Glissen skog inneholder ofte arter som er typisk for næringsrike, litt friske enger, f.eks. sølvbunke *Deschampsia cespitosa*, tepperot *Potentilla erecta* og engsoleie *Ranunculus acris*, samt næringskrevende høystauder som tyrihjelms *Aconitum lycoctonum* og mer skyggetålende skogsarter og halvskyggearter som bakkefiol *Viola collina* og krattfiol *V. mirabilis*. Tilskuddet fra disse artene til det totale artsmangfoldet i rutene er likevel ikke tilstrekkelig til å kompensere for tapet av lyskrevende engarter. Maurer et al. (2006) hevder at sterk dominans av høystauder kan føre til redusert artsantall i eng med tresjikt. Dette kan også være en medvirkende årsak til lavt artsmangfold i noen av de friskeste, skogdekte rutene i Molykkja, som har sterk tyrihjelmdominans. Det er ikke umulig at relasjonen mellom artsantallet i åpne enger og skogdekte, gjengrodde enger i betydelig grad styres av lokale forhold og dermed varierer fra område til område. I en undersø-

kelse av enger på Urnes i Sogn finner Hamre et al. (2010) at skogdekte enger kan inneholde et stort antall arter typisk for semi-naturlige enger, også habitatspesifikke arter. De rapporterer at 70 % av semi-naturlige engarter også finnes i skogdekt eng. Likeledes finner Myklestad & Sætersdal (2003) at artsantallet i enger gjengrodd med trær i Sogn og Fjordane ikke er signifikant forskjellig fra artsantallet i semi-naturlige enger. Dette står i motsetning til resultatene fra Molykkja, mens studier blant annet fra enger i Alpene viser lavere artsantall under tresjikt i gjengroende enger (Tasser & Tappeiner 2002).

Artsantallet i engruter som ligger i større sammenhengende områder med åpen eng er ikke signifikant forskjellig fra artsantallet i åpne engruter i områder med spredte einerkratt. Denne observasjonen stemmer med observasjoner av artsantallet i og utenfor kratt dominert av kjøtt-nype *Rosa dumalis* i enger i Sverige; forekomst av rosekratt er vist å ha en nøytral eller positiv effekt, snarere enn en negativ effekt, på mange arter (Pihlgren & Lennartsson 2008). I starten av et gjengroingsforløp kan forekomst av spredte busker eller trær øke heterogeniteten (mangfoldet av mikrohabitater) i landskapet, f.eks. ved å skape lokale forskjeller i lys-, fuktighets- og næringsforhold (Pihlgren & Lennartsson 2008), og derved gi gode levestrukturer for et større mangfold av typiske engarter samt arter som karakteriserer tidlige suksesjonstrinn (Pykälä et al. 2005). Busker kan gi beskyttelse mot beiting og derved øke overlevelse og reproduksjon hos en del arter (Pihlgren & Lennartsson 2008). Det større mikrohabitat-mangfoldet i enger med einerkratt synes å kompensere for den negative effekten som gjengroing med einer i seg sjøl har på artsangfoldet i Molykkja, slik at resultatet blir relativt små forskjeller i artsantall mellom ruter i større, åpne enger og i enger med spredte einerkratt. Spesielt der hvor einerkrattene er glisne, vil engarter kunne klare seg godt.

I Molykkja finner vi det høyeste artsangfoldet i åpne engruter, som har et gjennomsnittlig artsantall på 33,3 arter pr. rute (4 m<sup>2</sup>). Den mest artsrike ruta hadde 42 arter. Sammenlignet med de mest artsrike engene i Sentral- og Øst-Europa er imidlertid dette relativt lave tall; så mange som 98 arter pr. 10 m<sup>2</sup> er observert i ekstreme tilfeller (Dengler et al. 2014). Artsantallet i sammenliknbare arealenheter i andre undersøkelser fra Norge er i samme størrelsesorden som det vi observerer i Molykkja. Til sammenligning ble f.eks. inntil 20 arter i ruter á 0,25 m<sup>2</sup> og 28 arter i ruter á 1 m<sup>2</sup> (Bratli 2011), og inntil 48 arter i ruter á 100 m<sup>2</sup> observert i kalktørrengene i Sandehorten og Vistehorten naturreservat i Nordherad (Bratli 2013). I seterregionen i Grøvdalen er inntil 30 arter pr. 1 m<sup>2</sup> notert, med et snitt på ca. 22 arter pr. 1 m<sup>2</sup> (Jordal & Bratli 2009).

I engene på Mo er artsantallet pr. rute negativt korrelert med fosforinnholdet i jorda, positivt korrelert med pH og kalsiuminnholdet, mens det ikke er funnet signifikante korrelasjoner mellom artsantall og nitrogeninnhold. Fosforinnholdet er, i tråd med disse observasjonene, negativt korrelert med pH og med kalsiuminnholdet. Disse observasjonene stemmer bare delvis overens med allmenne oppfatninger i litteraturen om hvordan artsantallet i semi-naturlige og oppdyrket enger samvarierer med viktige jordkjemiske egenskaper; at artsantallet i grasmark avtar med økende nitrogeninnhold i jorda (Tilman 1993, Carroll et al. 2003, Stevens et al. 2004) og at lavt fosforinnhold er forbundet med høyt artsangfold (Janssens et al. 1998, Crichtley et al. 2002, Gilbert et al. 2009, Olde Venterink et al. 2011, Ceulemans et al. 2013). Fordi fosfor bindes sterkt til jord med høyt kalsiuminnhold, er ofte fosfor begrensende faktor i kalkrike enger (Ceulemans et al. 2011). Variasjonen i fosfortilgjengelighet kan derfor være en medvirkende årsak til variasjonen i artsantall i de kalkrike engene i undersøkelsesområdet. Ceulemans et al. (2011) fant preferanse for jord med lavt fosforinnhold hos en rekke engarter, mens signifikante relasjoner til jordas nitrogeninnhold bare ble påvist for et fåtall arter. Stresstolerante planter (Grime 2001), oftest med små individer med relativt lav vekstrate, dominerte blant artene som responderte negativt på økende fosforinnhold, mens artene som økte i mengde var konkurransesterke arter som typisk forekommer i næringsrike enger. Arter med evne til rask vekst profiterer mer på god næringstilgang enn stresstolerante arter med lavere vekstrate, blant annet fordi de høyvokste artene får god lystilgang og samtidig hindrer lystilgangen til mindre arter nede i vegetasjonen (Hautier et al. 2009). Dominansen av lavvokste, stresstolerante arter er en viktig årsak til det høye artsangfoldet i mindre produktive semi-naturlige enger. Også forskjel-

ler i engartenes interaksjoner med mykorrhiza-sopper kan ha betydning for karplante-artsrikdommen. Mange arter som er typiske for kalkrike semi-naturlige enger har arbuskulær mykorrhiza, som er viktig for artenes næringsopptak, men betydningen av mykorrhiza varierer mellom planteartene. Arter som har mykorrhiza responderer mindre positivt på økt fosforinnhold i jord enn andre arter (Ceulemans et al. 2011), muligens fordi sopp-komponenten mangler der eller fordi den fordelen som mykorrhizaen medfører i jord med lavt fosforinnhold, opphører når fosforinnholdet øker.

## 5.2 Fordeling av artenes frekvens

At det er vanlig å være sjelden og sjelden å være vanlig, synes å være et gjennomgående trekk ved mange naturtyper, deriblant også semi-naturlig engvegetasjon (Eriksson & Jakobsson 1998, Pärtel et al. 2001, Bratli et al. 2006, Clark et al. 2008). Også i engene i Molykkja er en stor andel av artene lavfrekvente, med forekomster kun i et fåtall ruter. Dette gjelder både dersom man ser på åpne og gjengrodde enger samlet eller hver for seg. Det synes derfor som om dette er et generelt trekk i hvert fall i semi-naturlig eng og annen åpen grasmarksvegetasjon.

Det er formulert flere modeller og generelle teorier for fordelingen av arters frekvenser og for sammenhenger mellom arters frekvens og arters mengde i ruteanalysedatasett. Vi vil diskutere våre resultater fra Molykkja med utgangspunkt i to slike modeller, "*core-satellite*" eller CS-hypotesen (Hanski 1982) og CURS-modellen (Collins et al. 1993). Førstnevnte er basert på Raunkjærs såkalte frekvenslov (Raunkjær 1918) – at arters frekvens i et analyserutemateriale typisk følger et bimodalt mønster. CS-hypotesen sier at artene i et samfunn kan deles i to hovedkategorier; kjernearter (*core species*), som forekommer i mange observasjonsenheter og har høy gjennomsnittlig mengde, og satellittarter (*satellite species*) som er lavfrekvente og lav gjennomsnittlig mengde. Hanskis modell dekker altså ikke alle mulige kombinasjoner av frekvens og mengde. CURS-modellen tar utgangspunkt i CS-modellen, men fordeler artene på fire grupper; i tillegg til kjerne- og satellittarter også urbane og rurale arter. Ifølge Collins et al. (1993; se Fig. 3) skal CURS-modellen både kunne brukes for sammenhengen mellom arters frekvens og deres mengde og for sammenhengen mellom artens toleranse ('nisjebredde') og deres maksimale 'viktighet' (aggregerte mengde) langs viktige miljøgradienter. For frekvens-mengderelasjoner representerer CURS-modellen en direkte utvidelse av CS-hypotesen til også åpne for at andre kombinasjoner av frekvens og mengde faktisk finnes. Arter som er lavfrekvente med høy gjennomsnittlig mengde betegnes urbane arter, mens rurale arter har høy frekvens, men lav gjennomsnittlig mengde. Collins et al. (1993) postulerer en sammenheng mellom situasjonen med arters frekvens og mengde på den ene siden og arters respons på komplekse miljøgradienter på den andre siden, og bruker denne til å predikere C-, S-, R- og U-arterne artsresponskurveegenskaper: en kjerneart (C-art) har høy maksimal mengde og vid toleranse, en satellittart (S-art) har lav maksimal mengde og snever toleranse, en rural art (R-art) har lav maksimal mengde og vid toleranse og en urban art (U-art) har høy maksimal mengde og snever toleranse. Forutsetningen for at CURS-modellen skal kunne brukes til å beskrive begge disse situasjonene er at det er en sammenheng mellom arters frekvens og gjennomsnittlige mengde i et ruteanalysedatasett som representerer en begrenset naturvariasjon (typisk, ett samfunn eller én naturtype) og disse artenes toleranse og maksimale aggregerte mengde i forhold til viktige komplekse miljøvariabler, vurdert for hele artens økologiske toleranseområde. Vi vil komme tilbake til hvorvidt dette holder stikk, etter først å drøfte hvordan artene i ruteanalyse materialet fra Molykkja fordeler seg på CURS-kategoriene basert på sammenhenger mellom frekvens og gjennomsnittlig mengde.

I Molykkja er det ingen indikasjoner på bimodal fordeling av arters frekvenser slik CS-hypotesen sier, verken i totalmaterialet eller i deldatasettet fra einerkratt, skog og skogholt, men det finnes en svak antydning til bimodalitet i fordelingen av artsfrekvenser i åpne engruter. Blant andre undersøkelser av semi-naturlig eng og annen grasmark er det noen som, i likhet med i Molykkja, ikke finner tegn til bimodalitet i fordelingen (Eriksson & Jakobsson 1998, Clark

et al. 2008), mens Pärtel et al. (2001) finner tydelig bimodal artsfrekvensfordeling i alvarmark i Estland. En monotont avtakende fordeling av arters frekvenser ble også funnet i undersøkelsen til Bratli et al. (2006) av artsantall i et materiale som omfatter en betydelig variasjon i arealkategorier fra åker og oppdyrket varig eng, via ulike semi-naturlige engtyper og kanthabitater, til skogteiger, i jordbrukslandskap i Sørøst-Norge. Det er derfor ingen konsensus om at bimodale artsfordelingsmønstre er et universelt mønster, og det finnes heller ikke tilfredsstillende forklaringer på hvorfor det skulle være slik (Keddy 2005).

Raunkiærs frekvenslov om bimodale artsfordelingsmønstre er utledet på grunnlag av en antakelse om homogen fordeling av arter innenfor bestander (Raunkiær 1918). Det er antatt at bimodaliteten blir gradvis borte når heterogeniteten i det analyserte ruteanalyse materialet øker (Dahl 1957, McGeoch & Gaston 2002). Ingen av de mer homogene deldatasettene for åpen eng eller for gjengrodd eng (einerkratt, skog og skogholt) inneholder imidlertid overbevisende indikasjoner på bimodalitet. Det er vanskelig å gi et entydig svar på om dette skyldes heterogenitet i ruteanalyse materialet eller om det skyldes andre årsaker. I totalmaterialet, som har større heterogenitet, er fordelingen av artsfrekvenser tydelig monoton. Begge forklaringer på mangelen på bimodalitet i fordelingen av artsfrekvenser i Molykkja, at det er en egenskap ved engene som er undersøkt og at materialet er økologisk heterogent, kan derfor være riktige.

Forstyrrelse i form av beite kan forhindre et fåtall arter i å dominere i en sånn grad at det påvirker artsantallet (Clark et al. 2008) og dermed fører til endring i frekvensfordelingen av arter fra bimodal til monoton ved at antallet kjernearter reduseres. En annen mulig forklaring på det lave antallet kjernearter i semi-naturlige enger kan være at artene i semi-naturlig eng generelt er spesialister med smale habitatkrav, mens kjernearter antas å være generalister (McGeoch & Gaston 2002). Dersom dette er tilfellet, vil vi forvente at få arter er i stand til å forekomme i alle ruter, noe som resulterer i en monoton fordeling av artsfrekvenser.

I alle våre tre datasett øker artenes gjennomsnittlige mengde når deres frekvenser i rutematerialet øker, men åpne enger skiller seg noe ut i forhold til totalmaterialet og deldatasettet fra gjengrodd eng. I begge de sistnevnte datasettene forekommer arter i alle de fire CURS-modellkategoriene slik de er definert for sammenhenger mellom artenes frekvens og gjennomsnittlige mengde (Collins et al. 1993), mens åpne enger mer eller mindre mangler urbane arter – arter med høy frekvens og lav gjennomsnittlig mengde. I totalmaterialet finnes to typiske kjernearter – arter som finnes i mange ruter og har relativt høy gjennomsnittlig mengde – einer *Juniperus communis* og engkvein *Agrostis capillaris*. I deldatasettet fra einerkratt og skog (gjengrodd ruter) er også einer og dessuten dunbjørk *Betula pubescens* typiske kjernearter. I de åpne engene er engkvein *Agrostis capillaris*, ryllik *Achillea millefolium* og dunhavre *Avenula pubescens* eksempler på arter med høy gjennomsnittlig mengde og høy frekvens. I gjengrodd eng opptre gjengroingsarter som kjernearter, mens relativt dominerende grasarter utgjør kjerneartene i åpne enger. Dette tolker vi som en indikasjon på at forstyrrelse fra beite har stor betydning for artsfordelingsmønstrene i semi-naturlige enger.

Arter som er lokalt dominerende, men med relativt få forekomster (urbane arter) i totalmaterialet og i gjengrodd eng i Molykkja, er treslag som selje *Salix caprea* og osp *Populus tremula*. I åpne enger tilhører også dunbjørk denne kategorien, sammen med tyttebær *Vaccinium vitis-idaea*, skogstorkenebb *Geranium sylvaticum* og småsmelle *Atocion rupestre*. Småsmelle, dels også arter som småsyre *Rumex acetosella* og kattedot *Antennaria dioica*, er sjeldne i engene på Mo, men er tallrike i de tørreste og minst næringsrike engene. Denne kombinasjonen av miljøforhold er relativt sjelden i Molykkja. De øvrige artene er gjengroingsarter som kan dominere lokalt, også i åpne enger.

Eksempler på rurale arter i totalmaterialet og i gjengrodd eng, er rødknapp *Knautia arvensis*, blåklokke *Campanula rotundifolia* og gjeldkarve *Pimpinella saxifraga*, til dels også gulmaure *Galium verum*, dunhavre *Avenula pubescens* og sandfiol *Viola rupestris*. Dette er habitatspesialister knyttet til semi-naturlig eng. I åpen eng i Molykkja forekommer disse artene hyppig og med relativt lav abundans, og de synes også å holde stand i gjengrodd eng i lang tid, men



da typisk i lav mengde. Dette viser at habitatspesialister, i hvert fall flerårige arter, kan stå igjen et godt stykke inn i gjengroingsforløpet mot skog, og at restaurering av gjengrodde enger er mulig dersom dette forløpet ikke har kommet for langt.

Satellitt-artene utgjør en sammensatt gruppe som trolig opptrer i engene med lav gjennomsnittlig mengde og lav frekvens av flere ulike årsaker. I totalmaterialet omfatter de typiske satellitt-artene både sjeldne arter knyttet til semi-naturlig eng slik som smånøkkel *Androsace septentrionalis*, brudespore *Gymnadenia conopsea* og bakkesøte *Gentianella campestris*, og arter med tyngdepunkt i andre naturtyper som blåbær *Vaccinium myrtillus*, gauksyre *Oxalis acetosella*, lundrapp *Poa nemoralis* og kratthiol *Viola mirabilis*, og som trolig opptrer som kjernearter, urbane arter eller rurale arter der.

Engfrytle *Luzula multiflora*, bråtestarr *Carex pilulifera*, blåbær *Vaccinium myrtillus*, tyttebær *V. vitis-idaea*, legeveronika *Veronica officinalis* og bakkefiol *Viola collina* er eksempler på satellitt-arter i gjengrodde enger. Dette er dels engarter og dels dominerende skogbunnsarter som er i ferd med å etablere seg i engene på Mo. I åpne enger finnes blant satellittartene dels sjeldne habitatspesialister som smånøkkel *Androsace septentrionalis*, bergskrinneblom *Arabis hirsuta* og bakkesøte *Gentianella campestris*, men denne gruppa inneholder også åpenmarksarter som kveke *Elytrigia repens* og hundegras *Dactylis glomerata*, som er vanlige i gjødsle enger og på annen sterkt endra mark.

Våre resultater fra Molykkja viser for det første at arter som framtrer som satellitt-arter i én naturtype, kan være vanlige (og tilhøre andre CURS-kategorier) i andre naturtyper, det vil si i en annen del av det økologiske rommet (McGeoch & Gaston 2002). Det økologiske rommet er et tenkt, mangedimensjonalt rom der alle komplekse miljøvariabler som er viktige for de enkelte artene, er akser (Halvorsen 2012). At arter kan tilordnes ulike CURS-kategorier i ulike datasett (og ulike økosystemer) viser at CURS-kategoriene betyr ulike ting i de ulike situasjonene. I et gradientperspektiv er CURS-kategorien en beskrivelse av en arts relasjon til en kompleks miljøgradient; en egenskap ved arten som i bunn og grunn ikke er knyttet til et spesifikt datasett. Når CURS-kategoriene brukes til å beskrive arters frekvens og gjennomsnittlige mengde i et konkret datasett, ser vi oftest på artsegenskaper i en svært begrenset del av det økologiske rommet; for mange eller kanskje de fleste arter også bare en begrenset del av artens toleranseområde i det økologiske rommet (Rydgren et al. 2003). Bare når et datasett inneholder hele artens toleranseområde, kan vi forvente at mønstre i arters frekvens og gjennomsnittlige mengde på den ene siden og artenes toleranse og aggregerte maksimalmengde skal stemme overens. I de fleste undersøkelsesområder der vi studerer en begrenset naturvariasjon (og derfor i de fleste materialer med konkrete observasjonsheter samlet inn i slike undersøkelsesområder) vil bare deler av de aller fleste artenes forekomstområde i det økologiske rommet inkluderes i materialet. En slik "kutting" av artenes responskurver vil måtte resultere i sammenhenger mellom artenes frekvens og mengde som ikke er representativt for artenes egenskaper som sådan. I et materiale som kun omfatter forhold som er ekstreme for en ellers vanlig og vidt utbredt, typisk C- art, forventer vi at arten har lav frekvens og kanskje også lav gjennomsnittlig mengde. Den vil da framstå som en S- eller kanskje en U-art. Dette viser at det er behov for å skille mellom CURS-modellen som verktøy for å karakterisere arters respons på komplekse miljøvariabler og CURS-modellen som verktøy for å beskrive sammenhenger mellom arters frekvens og deres gjennomsnittlige mengde i et ruteanalysemateriale.

### 5.3 Variasjonen i vegetasjonssammensetning fra åpen eng til einerkratt og skogdekt eng

Langs hovedgradienten i vegetasjonens sammensetning i Molykkja, som kommer til uttrykk langs GNMDS-ordinasjonsakse 1, øker dekingen av einer, høyden på einerkrattene og kronedekningen i tresjiktet. Vi finner dessuten en sterkt signifikant, positiv sammenheng mellom rutenes plassering langs denne akse og jordfuktighet, og i tråd med dette finner vi også en sterkt signifikant sammenheng med Ellenberg-indikatoren for lys, noe som indikerer et skifte fra

lyselskende til skyggetolerante arter. Hovedgradienten i karplanteartssammensetning i Molykkja er derfor en utvetydig gjengroingsgradient som går fra åpen eng til einerkratt og trebevokst eng.

Gjengroing av åpne enger med vedvekster er det typiske gjengroingsforløpet når bruken avtar eller helt opphører (Rosén 1988, Tasser et al. 2007, Hamre et al. 2010, Prévosto et al. 2011, Laborde & Thompson 2012).

De fleste åpne beitemarker i Norge er et resultat av rydding av skog og kratt, etterfulgt av hevd (bruk over lang tid). Semi-naturlig beitemark holdes åpen dels ved at beitedyra hindrer kolonisering av busker og trær, dels ved at busker og trær i tillegg aktivt blir fjernet. Når bruken opphører gjennomgår derfor engene en gradvis suksesjon mot skog (Tasser & Tappeiner 2002). Einer er den viktigste gjengroingsarten i engvegetasjonen i Molykkja, som den også er mange andre steder i Norge (Halvorsen 1980). Dette står i kontrast til lenger sør i Europa, der man flere steder har observert at einer går tilbake (Thomas et al. 2007). Dunbjørk er den dominerende gjengroingsarten i tresjiktet i Molykkja, der også noe osp finnes. Tradisjonelt ble virke av disse artene utnyttet til vedfyring og en rekke andre formål (Høeg 1996). Einer ble f.eks. brukt som gjerde- og hesjestaur og til kledning (Høeg 1996). Engene ble derfor holdt åpne ved en kombinasjon av bruk til beite (og/eller slått) og rydding. Når bruken opphører eller reduseres, starter gjengroingen mot kratt og skog (Tasser et al. 2007, Prévosto et al. 2011, Laborde & Thompson 2012).

Av de 114 artene som er observert i de 48 rutene i Molykkja, utgjør typiske skogsarter bare et lite fåtall; vanlige skogsarter som hvitveis *Anemone nemorosa*, skogstjerne *Trientalis europaea* og maiblom *Maianthemum bifolium* mangler i artslista. Bortsett fra den lille, urteaktige bregnen marinøkkel *Botrychium lunaria*, som er en typisk engart, er Ingen bregnearter observert. Dette viser at de skogdekte delene av Molykkja har en artssammensetning som best kan karakteriseres som en utarmet engflora. Dette understøtter oppfatningen i Naturtyper i Norge (NiN; Halvorsen et al. 2009) om at også seine gjengroingsstadier av semi-naturlig jordbruksmark (slåtte-enger og beitemark) har mer til felles med åpne enger enn med egentlig skogsmark, og derfor bør typifiseres som semi-naturlig eng.

Busker og trærns evne til å kolonisere åpen grasmark påvirkes av (1) lokale miljøforhold (nærings- og fuktighetsforhold); (2) tilgangen på frø fra omgivelsene; (3) muligheten for klonal innvoksning fra omgivelsene; og (4) dødeligheten av frøplanter og småplanter av busker og trær forårsaket av beiting (Laborde & Thompson 2012). I tillegg påvirkes koloniseringen av skjøtsel som rydding.

En tilsvarende sammenheng mellom gjengroingstilstand og jordfuktighet som den vi finner i Molykkja, er også funnet i andre studier, f.eks. i relativt tørre og kalkrike enger i Telemark (Bratli & Myhre 1999). Prévosto et al. (2011) finner i en undersøkelse fra Sentral-Europa at Ellenberg-indikatorer for fuktighet øker gjennom et gjengroingsforløp både i kalkrike tørrenger og friskere engsamfunn. Et sluttet tre- og busksjikt kan bidra til et fuktigere jordsmonn ved at innstrålingen til bakken og derved fordampningen reduseres. Det kan heller ikke utelukkes at gjengroingen startet tidligere og/eller gikk raskere i de naturlig fuktigere delene av undersøkelsesområdet. Fuktig engvegetasjon gror raskere igjen enn tørre enger (GalvANEK & Lepš 2009).

Einer har kortlevd frøbank (Thomas et al. 2007). Frøspredningen inn i enga er derfor viktig for gjengroingsforløpet i åpen eng etter opphør av bruk. Fuglespredning er ansett som den viktigste spredningsmåten for einer (Thomas et al. 2007), men spredning med sau (i pelsen), og med vind over snø er også nevnt som mulige spredningsmåter (Rosén 1988). Fordi fuglene foretrekker å oppholde seg i trekroner eller i busker framfor på bakken i åpen eng, havner mange frø under eller i nærheten av trær eller busker (Kollmann & Poschlod 1997). Tettheten av frø er derfor trolig større i nærheten av etablerte einerbusker. Også dunbjørk, som er en viktig gjengroingsart i Molykkja, hevdes å ha en kortlevd frøbank (Granström & Fries 1985), slik at etablering av bjørk i åpen eng er avhengig av tilførsel fra frø trær i nærheten. Bjørk er i motsetning til

einer vindspredd (Atkinson 1992) og har høy frøproduksjon. Det er derfor sannsynlig at åpne engarealer mer eller mindre konstant mottar bjørkefrø dersom det finnes bjørkebestander i nærheten.

Rekrutteringen av busker og trær kontrolleres av et samspill mellom frøpredasjon, spiring og vekst, og lys, nærings- og fuktighetsforholdene, samt effekter av beiting (f.eks. beiteskader på småplanter). Einer er en lyskrevende og tørketålende art. Grubb et al. (1996) fant at veksten hos frøplanter av einer økte med økende lystilgang, mens næringstilgangen hadde mindre betydning. Einer er lite attraktiv som beiteplante, men spesielt i perioder når det er lite tilgang på annet fôr, kan sauer beite småplanter av einer i et omfang som påvirker dødeligheten (Fitter & Jennings 1975, Thomas et al. 2007). Vegetasjonsdekket i åpen eng kan være meget tett, og mangel på plass, lys og næring kan begrense frøspiring og etablering av småplanter (Tasser et al. 2007). Tråkk fra beitedyr kan bedre spiringsvilkårene for gjengroingsarter som einer og bjørk (Laskurain et al. 2013), men disse utsettes da samtidig for frøpredasjon og andre beiteeffekter, f.eks. tråkkeffekter, fra smågnagere, hare og husdyr (Pigott 1983, Atkinson 1992). Bjørk spirer best i naken jord, og frøplanter av bjørk trives dårlig i høyvokst vegetasjon (Atkinson 1992); bjørk er i likhet med einer en lyskrevende art (Hynynen et al. 2010). Bjørk spirer først og fremst i beitemark med nakne jordflekker og i åpen vegetasjon.

Sammenligning mellom flyfoto av Molykkja fra forskjellige tidsperioder viser en tydelig utvikling der etablering av busker og trær skjer fra kantene og fra kratt- eller tresatte arealer inne i enga, mens sentrale engpartier har vært åpne gjennom mange tiår eller bare flekkvis har blitt kolonisert av busker og trær. Et samspill mellom spredningsøkologiske forhold, lysforhold og beiting påvirker altså koloniseringsrater og innvandringsmønstre for busker og trær i åpne enger som legges åpne for gjengroing. Andre undersøkelser bekrefter at kolonisering av åpen eng ofte skjer ved spredning ut fra etablert skog eller fra enkeltrær som fungerer som frøkilder (Tasser et al. 2007), og at skogkanter har høyere tetthet av koloniserende busker og trær enn åpne partier (Kollmann & Poschlod 1997).

Sauebeiting kan redusere einerdekningen (McGowan et al. 1998, Thomas et al. 2007), og sau kan også beite bjørk (Hester et al. 1996). Men etterhvert som einerdekningen på grunn av for lavt beitetrykk øker, vil einerdekte arealer i ei eng bli mindre attraktive for husdyr, blant annet fordi krattene blir større og dominert av kraftige stammer og eldre nåleårganger. Sauene trekker da til åpne arealer, noe som vises av at variabelen beiteintensitet i undersøkelsesområdet er negativt korrelert med graden av gjengroing.

## 5.4 Variasjonen i vegetasjonssammensetning i åpen eng

Variasjonen i vegetasjonssammensetning innen åpen eng kommer til uttrykk som en svak spredning av ruter langs andreaksen i ordinasjonen av totalmaterialet, innenfor ruter med lave ruteskårer for førsteaksen. Det var grunn til å anta at hovedgradienten i artssammensetning i Molykkja, fra åpen eng til einer- og skogdekt eng, er så framtrædende i ruteanalyse materialet at mindre sterke artssammensetningsgradienter ikke kommer til uttrykk. For å finne ut om sammenhenger mellom vegetasjon og økologiske forhold i åpen eng av denne grunn blir maskert, gjorde vi en separat ordinasjonsanalyse av åpne engruter. Denne ordinasjonen klargjør relasjonene mellom vegetasjonen i åpen eng og de målte økologiske variablene. De variablene som er sterkest korrelert med variasjonen i artssammensetning i åpen eng, er jordfuktighet og Ellenberg-indikatorverdier for nitrogen. Langs denne vegetasjonsgradienten øker også jordas innhold av kalsium og nitrogen, og pH og glødetap i jorda. Parallelt med dette forløpet øker også feltsjiktdekningen, mens bunnsjiktdekningen avtar. Rutene lengst til høyre i ordinasjonsdiagrammet hadde friskere preg, med forekomst av noen mer fuktighetskrevende arter, mens rute 23 helt til venstre i ordinasjonsdiagrammet var den mest tørkepregete ruta i datamaterialet.

Mange av artene som er registrert i åpen eng i Molykkja, forekommer bare, eller først og fremst, i åpen kalkrik eng. Eksempler på arter som mangler eller har lav frekvens i gjengrodd eng, er: setermjelt *Astragalus alpinus*, marinøkkel *Botrychium lunaria*, lodnerublom *Draba incana*, kjerteløyentrøst *Euphrasia stricta*, aurikkelsveve *Hieracium lactucella*, tiriltunge *Lotus corniculatus*, engfrytle *Luzula multiflora*, dunkjempe *Plantago media*, fjellrapp *Poa alpina*, flekkmure *Potentilla crantzii*, krattsøleie *R. polyanthemus*, føllblom *Scorzoneroideis autumnalis*, grasstjerneblom *Stellaria graminea*, fjellfrøstjerne *Thalictrum alpinum* og smalfrøstjerne *T. simplex*. Blant de typiske engartene finnes flere arter som har hovedtyngden av sine forekomster i de mest tørkepregete engene, som bakkemynte *Acinos arvensis*, katterot *Antennaria dioica*, rundbelg *Anthyllis vulneraria*, bakkestarr *Carex ericetorum*, sauesvingel *Festuca ovina*, flekkgrisøre *Hypochaeris maculata* og småsyre *Rumex acetosella*, mens grannmarikåpe *Alchemilla filicaulis*, harerug *Bistorta vivipara*, kornstarr *Carex panicea*, engsøleie *Ranunculus acris*, rødkløver *Trifolium pratense* og hvitkløver *T. repens* ser ut til å foretrekke litt friskere, åpen eng.

At hovedgradienten i artssammensetning i åpne enger gjenspeiler en gradient som er relatert til økende fuktighet og næringsinnhold i jorda, samsvarer med funn i andre undersøkelser av engvegetasjon i Sør-Norge (Bratli & Myhre 1999, Auestad et al. 2008). Betydningen av nitrogen er også framhevet av blant annet Willems et al. (1993) og Bennie et al. (2006) for kalkrike enger i Storbritannia og Nederland. Wellstein et al. (2007) fant at jordkjemiske forhold forklarte en større andel av variasjonen i friske enger enn dagens hevd.

I NiN-systemet (Halvorsen et al. 2009) beskrives to "lokale basisøkokliner" relatert til fuktighet som viktige i semi-naturlige enger (hovedtype T4, kulturmarkseng); vannmetning der det skilles mellom trinnene veldrenert mark og fuktmark, og uttørkingsfare der det skilles mellom trinnene frisk, moderat tørkeutsatt og svært tørkeutsatt. Mens variasjonen langs vannmetningsøkoklinen gjenspeiler de normale ("vanlig forekommende") jordfuktighetsforholdene og skiller flekker fra fuktighetselskende arter som f.eks. torvmosearter (*Sphagnum* spp.) fra flekker som mangler slike arter, er variasjonen langs uttørkingsfare-økoklinen bestemt av toleransen for ekstreme tørkeepisoder (Økland & Eilertsen 1993). I mangel av jordfuktighetsmålinger kan vi ikke slå fast med sikkerhet om den eller de utslagsgivende faktoren(e) er normal (median) eller ekstrem fuktighet, men mangelen på fuktmarkspeg på vegetasjonen også i den friske delen av vegetasjonsgradienten i Molykkja, og det sterke innslaget av tørketolerante arter i den motsatte enden, indikerer at den lokale basisøkoklinen uttørkingsfare best beskriver hovedvariasjonen innenfor åpne semi-naturlige enger i Molykkja. Dette kan indikere at uttørkingsfare, heller enn vannmetning som ble ansett som viktigst at de to og dermed brukt til grunntypeinndeling av hovedtypen kulturmarkseng i NiN versjon 1, bør gis forrang i kommende versjoner av NiN-systemet.

De friske rutene lengst mot høyre langs førsteaksen i GNMDS-ordinasjonen av åpne engruter ligger også nærmest de skogdekte rutene i ordinasjonen av totalmaterialet. Disse rutene var skogdekte i 1964 og har trolig blitt ryddet for busker og trær en gang mellom 1964 og 1986. Dette forklarer den negative korrelasjonen mellom GNMDS-akse 1 i ordinasjonen av åpne engruter og endringen i gjengroingstilstand fra 1964 til 2011.

Andre ordinasjonsakse (GNMDS-akse 2) er positivt korrelert med gjengroingstilstanden i 2011, terrengformen i vertikalretningen, rutenes posisjon i forhold til einerkratt, jordas fosforinnhold og dekningen i tre- og busksjiktet. Negativt korrelert med denne aksens var Ellenberg-indikatorverdier for lys og nitrogen, samt dekningen i feltsjiktet. Til tross for at det bare er åpne enger som er analysert, uttrykker andreaksen en variasjon i artssammensetning som indikerer variasjon i gjengroingspreg. Arter som foretrekker åpen eng, men som også har spredte forekomster i gjengrodd eng, er blant annet ryllik *Achillea millefolium*, engkvein *Agrostis capillaris*, gulaks *Anthoxanthum odoratum*, dunhavre *Avenula pubescens*, blåklokke *Campanula rotundifolia*, sauesvingel *Festuca ovina*, flekkgrisøre *Hypochaeris maculata*, rødknapp *Knautia arvensis*, gjeldkarve *Pimpinella saxifraga* og løvetann *Taraxacum officinale*.

## 5.5 Variasjonen i vegetasjonssammensetning fra einerkratt til skogdekt eng

Den nest viktigste vegetasjonsgradienten i Molykkja, som kommer til uttrykk på GNMDS-akse 2 i ordinasjonen av totalmaterialet, uttrykker variasjon innen områder som er i gjengroing med einer og/eller trær, fra tette einerkratt (høye skårer langs GNMDS-akse 2) til skogdekt eng med lukket tresjikt (lave skårer langs GNMDS-akse 2). Jordfuktigheten (uttrykt ved Ellenberg-indikatoren) er større i skogrutene enn i einerkrattet. Dette indikerer at gjengroingsforløpet i de undersøkte engene er avhengig av fuktighetsforholdene på det viset at de tørreste engene gror igjen med einerkratt, mens de fuktigste engene direkte gror igjen med trær, fortrinnsvis dunbjørk, men enkelte steder i Molykkja også med gråor eller osp. Langs gradienten fra kratt til skog øker også pH, kalsiuminnholdet og nitrogeninnholdet i jorda. Vi finner også en sammenheng mellom plassering langs denne vegetasjonsgradienten og vertikal terrengposisjon; tørre enger som gror igjen med einerkratt, finnes på svake framspring i terrenget (steder med konveks vertikalprofil), som dreneres lett og dermed tørker lettere ut enn mer konkave partier (Bennie et al. 2006). Også Tasser & Tappeiner (2002) betoner betydningen av lokale miljøforhold, som høyde over havet, eksposisjon, fuktighetsforhold og næringsinnhold i jorda, for gjengroingsforløpet i semi-naturlige enger. I likhet med våre resultater fra Molykkja, observerer de ulike gjengroingsforløp ved ulike fuktighetsforhold; via krattvegetasjon i tørrere enger og en raskere utvikling mot skogdekt eng i friskere og mer næringsrike engpartier.

Einer er en lyskrevende art som tåler frost og tørke godt, men eineren trives ikke på vannmettede steder (Thomas et al. 2007). Einer koloniserer derfor tørre enger lett (**Figur 34**). Dunbjørk har også relativt vid toleranse overfor jordfuktighet, men vokser bedre under noe friskere jordfuktighetsforhold (Hynynen et al. 2010). Artssammensetningen i ruter i skog indikerer at jorda er fuktigere under et tresjikt enn under busksjikt av einer, og målingene av jordegenskaper viser at jorda har høyere pH og høyere innhold av nitrogen og kalsium i skogsrutene. Disse resultatene er forenlige med flere forklaringsmodeller. Suksesjonen mot skog kan ha kommet lengst i de friskeste, mest produktive delene av enga, eller bjørka kan ha en sterkere "jordforbedrende" effekt enn einer, noe som ikke er urimelig da bjørk produserer mer strø, som er mindre surt og som derved brytes raskere ned, enn einer (Nykvis 1961, Saetre et al. 1997, Hansson et al. 2011). Dermed tilføres jorda mer nitrogen ved nedbrytning og mineralisering av bjørkestrøet. Vi finner høyest innhold av organisk materiale i skogdekte enger i vårt materiale og positive korrelasjoner mellom glødetap, nitrogen og jordfuktighet. Også Prévosto et al. (2011) finner at artssammensetningen (uttrykt ved Ellenberg-indikatorverdier for nitrogen) indikerer høyere nitrogeninnhold i seine gjengroingstrinn i semi-naturlige enger i Alpene, og knytter dette til strøfallets egenskaper og den påfølgende mineraliseringen. Også Krahulec et al. (2001) finner en sammenheng mellom gjengroingstilstand, tilgjengeligheten av næring og forekomsten av nitrofile høystauder og gras.

Einerkrattene gir bjørk og andre treslag gode etableringsmuligheter ved at eineren beskytter mot negative beiteeffekter (van Uytvanck et al. 2008, Laskurain et al. 2013). Busksjiktet kan også beskytte småplanter av trær mot uttørking (Tasser et al. 2007). Også humuslaget som bygger seg opp under einer kan være gunstig for etablering av trær, dersom krattene ikke blir for tette. Etablering av trær i relativt åpne einerkratt ble observert flere steder i Molykkja (**Figur 35**) og er også beskrevet fra enger i Alpene (Tasser & Tappeiner 2002). Analysene fra Molykkja viser imidlertid at einerdekningen og tresjiktdekningen ikke er korrelert med hverandre. Det skyldes at lysforholdene nær marka blir dårligere etterhvert som tresjiktet sluttet. Dermed blir også vekstbetingelsene for lyskrevende arter som einer dårligere. Vi observerte døde eller døende einerbestander i flere av de tetteste skogbevokste engene i Molykkja (**Figur 36**). Redusert buskdekning når tresjiktet lukkes, rapporteres også av Tasser & Tappeiner (2002) fra Alpene.





**Figur 34.** Analyserute i tett einerkratt.



**Figur 35.** Etablering av dunbjørk *Betula pubescens* i einerkratt.



**Figur 36.** Døende einer under tett tresjikt i



**Figur 37.** Gulmaure *Galium verum* og rips *Ribes rubrum* i einerkratt.

Positive sammenhenger mellom vegetasjonssammensetning, pH og jordas innhold av nitrogen og kalsium i semi-naturlig eng, som vi har diskutert ovenfor, er vel dokumentert også i andre undersøkelser (Bratli & Myhre 1999, Wellstein et al. 2007). Fosfor antas nå i økende grad å ha stor betydning for artssammensetningen, især i kalkrike enger der fosfor er mindre tilgjengelig. I Molykkja finner vi, som Janssens et al. (1998), at fosfortilgangen øker svakt med økende grad av gjengroing, langs førsteaksen i ordinasjonen av totalmaterialet og langs andreaksen i ordinasjonen av deldatasettet for åpne enger. I Molykkja er også nitrogeninnholdet (og Ellenberg-indikatorverdier for nitrogen), kalsiuminnholdet og pH høyere i skogdekt eng enn i einerkratt (negativ korrelasjon med GNMDS-akse 2 i ordinasjonen av totalmaterialet).

Artssammensetningsvariasjonen langs GNMDS-akse 2 for ruter med høye skårer langs GNMDS-akse 1 (høyre side av GNMDS-ordinasjonsdiagrammet for totalmaterialet) gjenspeiler gradienten fra relativt næringsrike og friske tredekte enger til eng med tette einerkratt, mens variasjonen langs GNMDS-akse 2 for ruter med lave skårer langs GNMDS-akse 1 uttrykker variasjon innenfor åpne enger som også i noen grad er relatert til gjengroing (se over). Den separate ordinasjonen av ruter i einerkratt, skog og skogholt, der variasjonen fra einerdekte- til

tredekte enger kommer til uttrykk på førsteaksen, bekrefter at denne artssammensetningsgradienten er en av to hovedgradienter i Molykkja. Førsteaksen for GNMDS-ordinasjon av ruter i einerkratt, skog og skogholt er positivt korrelert med gjengroingstilstanden i 2011 og med kronedekningen i tresjiktet, jordas kalsiuminnhold og Ellenberg-indikatorverdier for fuktighet og nitrogen. Langs denne akse øker også feltsjiktdeknningen. Samtidig avtar busksjiktdeknningen. Dette viser at busksjiktdeknningen avtar når tresjiktdeknningen øker, samtidig som jordfuktigheten og jordas næringsinnhold øker.

Arter som ser ut til å klare seg godt i einerkratt i Molykkja, særlig hvis krattene er litt glisne, er typiske engarter som f.eks. grasartene rødsvingel *Festuca rubra* og dunhavre *Avenula pubescens* og urtene hvitmaure *Galium boreale*, gulmaure *G. verum* (**Figur 37**) og fuglevikke *Vicia cracca*. Typisk artsinnslag i einerkratt er også busker som bringebær *Rubus idaeus* og kanelrose *Rosa majalis*. I litt glisne kratt forekommer også arter som engkvein *Agrostis capillaris*, blåklokke *Campanula rotundifolia*, flekkgrisøre *Hypochaeris maculata* og sandfiol *Viola rupestris* sporadisk, men som regel med få og små sterile individer. Tredekt eng inneholder en god del gråor *Alnus incana* og hegg *Prunus padus*, samt høgstauder som tyrihjelms *Aconitum lycoctonum*, skogstorkenebb *Geranium sylvaticum*, enghumbleblom *Geum rivale* og rød jonsokblom *Silene dioica*. I tillegg finnes halvskygge- og skogsarter som teiebær *Rubus saxatilis*, gullris *Solidago virgaurea*, blåbær *Vaccinium myrtillus*, bakkefiol *Viola collina* og krattfiol *V. mirabilis* spredt, men innslaget av skogsarter er svært beskjedent. Engarter med preferanser for friskere og litt næringsrik eng forekommer også relativt sett hyppig her, som skarmarikåpe *Alchemilla wicherurae*, sølvbunke *Deschampsia cespitosa*, markjordbær *Fragaria vesca* og engsoleie *Ranunculus acris*.

## 5.6 Gjengroingsforløpet i semi-naturlige enger i Molykkja

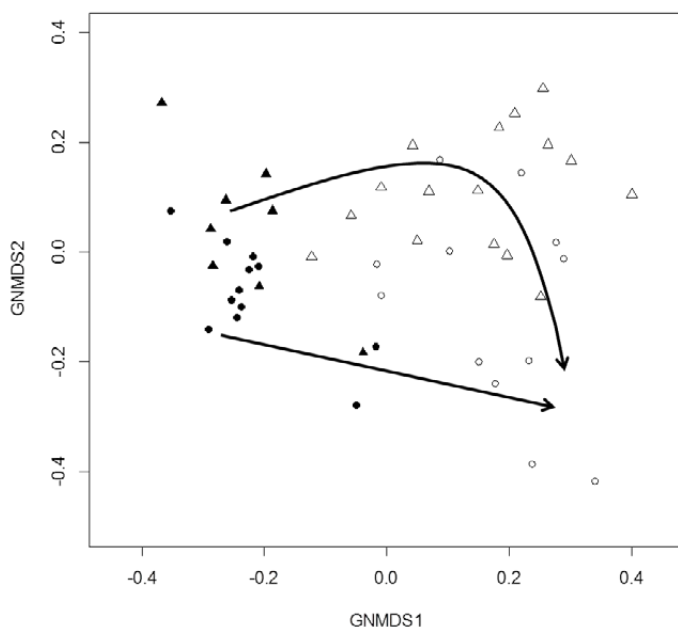
Hovedhensikten med vår undersøkelse av variasjon i artssammensetning i Molykkja er å legge et kunnskapsgrunnlag for restaurering av engene. Undersøkelsen, både av artssammensetningen i 2011 og av historiske flybilder, viser klart at engene nå gror igjen med einerkratt og skog fordi beiteintensiteten ikke er høy nok til å holde engene åpne. Dette resulterer i tap av artsmangfold og endringer i vegetasjonens sammensetning. Et mindre opplagt resultat av undersøkelsen er at gjengroingsforløpet avhenger av de økologiske forholdene i engene, og at særlig fuktighets- og næringsforholdene, som til en viss grad er styrt av terrengforholdene, er viktige for gjengroingsforløpet. Videre viser undersøkelsen at det er et tett samspill mellom miljøforholdene og vedplantenes artsspesifikke egenskaper som spredningsforhold, spiringskrav, øvrige voksestedskrav og beitetoleranse. Dette resulterer i gjenkjennbare koloniserings- og suksesjonsmønstre der gjengroing hovedsakelig skjer fra kantene og ved at kratt som over tid etableres i åpne engområder fungerer som spredningssentra for gjengroingsarter som utbrer seg ved rotskudd. Både bjørk og osp har evne til klonal vekst.

Ordinasjonsresultatene er forenlige med et divergent suksesjonsforløp, som oppsummert i **Figur 38**. Hovedmønsteret ser ut til å være at åpne, først og fremst tørre, enger gror igjen med einerkratt. I sin tur fungerer disse som "fødselshjelpere" for etablering av et tresjikt. Ettersom tresjiktet sluttet, reduseres einerens vitalitet og mengde fordi einer er en lyskrevende art. En viktig årsak til denne utviklingen er at store, åpne, gamle einerkratt beskytter småplanter av trær, særlig bjørk, mot beiteskader samtidig som det i åpninger med mindre strø er gode forhold for frøspiring. Sannsynligvis er også småplanter av bjørk mindre tørkeutsatt inni einerkrattene enn i den åpne enga; de tørreste engarealene er ugunstige voksesteder for de aktuelle treartene, mens einer bedre tåler uttørking. Et alternativt suksesjonsforløp ser ut til å finne sted i mindre tørkeutsatte (friskere) enger med større næringsinnhold i jorda; disse synes å kunne gro igjen direkte med skog. Våre resultater indikerer at varigheten av en einer-dominert fase i gjengroingsforløpet er avhengig av markforholdene; i de mest tørkeutsatte engene synes einerkratt-fasen å kunne bli langvarig, men gitt tilstrekkelig lang tid vil trolig bjørk og osp etablere seg også på de tørreste stedene. Dette støttes av våre observasjoner av at det mange steder i Nordheradslia finnes åpen kalkskog dominert av furu eller osp, der einer mangler eller bare

forekommer spredt. Våre studier av flybilder fra ulike tidsperioder indikerer at suksesjon fra åpen eng via einerkratt til skog er det vanligste suksesjonsforløpet i engene i Molykkja, men at direkte gjenvekst av åpne enger med skog også forekommer. Det er grunn til å anta disse to suksesjonsforløpene er forbundet med en serie av overganger, som karakteriseres ved variasjon i einerens vitalitet og varigheten av einerfasen.

Spredt i engene i Molykkja finnes noen store furuer. Det finnes lysåpen kalkfuruskog i Nordherad på samme høydenivå og samme eksposisjon. Dette indikerer at Molykkja opprinnelig var en furudominert skog, og antyder at engene ved fortsatt opphør av bruk igjen vil kunne utvikle seg til slik skog, men det er grunn til å tro at det i så fall vil ta meget lang tid før dette suksesjonsforløpet er fullført.

I hvilken grad reetablering av åpen eng er mulig i ulike stadier av gjengroing i spekteret av gjengroingsforløp, er uvisst. Dette spørsmålet vil stå sentralt når vegetasjonsutviklingen i ruter som er ryddet for einer og trær skal følges i åra som kommer.



**Figur 38.** Divergent gjengroingsforløp i semi-naturlig eng i Molykkja, vist i GNMDS-ordinasjonen av totalmaterialet av 48 engruter: langsom gjengroing fra åpen eng via einerkratt til skogdekt eng (øvre pil); raskere gjengroing fra åpen eng direkte eller via en kortvarig einerdekt fase til skogdekt eng (nedre pil). Det er grunn til å tro at alle overganger mellom de to forløpene (knyttet til variasjon i einerfasens varighet) forekommer.



## 6 Referanser

Anonym 1994. Verdifulle kulturlandskap i Norge. Mer enn bare landskap! Del 4. Sluttrapport fra det sentrale utvalget. – Direktoratet for naturforvaltning, Trondheim.

Anonym 2007. Kartlegging av naturtyper - verdsetting av biologisk mangfold. 2.utgave. – Direktoratet for naturforvaltning - håndbok 13.

Anonym 2008. Utvalgte kulturlandskap i jordbruket. Tilråding til Landbruks- og matdepartementet og Miljøverndepartementet. – Direktoratet for naturforvaltning, Riksantikvaren og Statens landsbruksforvaltning.

Anonym 2009. Handlingsplan for slåttemark. – DN-rapport 2009: 6: 1-58.

Anonym 2012. ArcGIS Desktop Release10.1. – Environmental Systems Research Institute, Redlands, USA.

Atkinson, M. D. 1992. Biological flora of the British Isles. *Betula pendula* Roth (*B. verrucosa* Ehrh.) and *B. pubescens* Ehrh. – Journal of Ecology 80: 837-870.

Auestad, I., Rydgren, K. & Økland, R.H. 2008. Scale-dependence of vegetation-environment relationships in semi-natural grasslands. – Journal of Vegetation Science 19: 139-138.

Bennie, J., Hill, M.O., Baxter, R. & Huntley, B. 2006. Influence of slope and aspect on long-term vegetation change in British chalk grasslands. – Journal of Ecology 94: 355-368.

Bjørndalen, J.E. & Brandrud, T.E. 1988. Landsplan for verneverdige kalkfuruskoger og beslektede skogtyper i Norge. Lokalteter på Østlandet og Sørlandet. – DN-rapport.

Bratli, H. 2011. Overvåking i verneområder – test av metodikk for overvåking i kulturmark og myr. – Oppdragsrapport fra Skog og landskap 2011: 10: 1-36.

Bratli, H. 2013. Vegetasjonsendringer i Sandehorten og Vistehorten naturreservat, Vågå kommune, Oppland, i perioden 2003-2013. – NINA Minirapport 479: 1-17.

Bratli, H., Jordal, J.B., Stabbetorp, O.E. & Sverdrup-Thygeson, A. 2011. Naturbeitemark – et hotspot-habitat. Sluttrapport under ARKO-periode II. – NINA Rapport 714: 1-84.

Bratli, H. & Myhre, A. 1999. Vegetation - environment relationships of old hay meadows at Sverveli, Telemark, S Norway. – Nordic Journal of Botany 19: 455-471.

Bratli, H., Økland, T., Økland, R.H., Dramstad, W.E., Elven, R., Engan, G., Fjellstad, W., Heegaard, E., Pedersen, O. & Solstad, H. 2006. Patterns of variation in vascular plant species richness and composition in SE Norwegian agricultural landscapes. – Agriculture, Ecosystems & Environment 114: 270-286.

Carroll, J.A., Caporn, S.J.M., Johnson, D., Morecroft, M.D. & Lee, J.A. 2003. The interactions between plant growth, vegetation structure and soil processes in semi-natural acidic and calcareous grasslands receiving long-term inputs of simulated pollutant nitrogen deposition. – Environmental Pollution 121: 363-376.

Ceulemans, T., Merckx, R., Hens, M. & Honnay, O. 2011. A trait-based analysis of the role of phosphorus vs. nitrogen enrichment in plant species loss across North-west European grasslands. – Journal of Applied Ecology: 48: 1155-1163.

- Ceulemans, T., Merckx, R., Hens, M. & Honnay, H. 2013. Plant species loss from European semi-natural grasslands following nutrient enrichment – is it nitrogen or is it phosphorus? – *Global Ecology and Biogeography* 22: 73-82.
- Clark, M.A., Siegrist, J. & Keddy, P.A. 2008. Patterns of frequency in species-rich vegetation in pine savannas: Effects of soil moisture and scale. – *Ecoscience* 15: 529-535.
- Collins, S.L., Glenn, S.M. & Roberts, D.W. 1993. The Hierarchical Continuum Concept. – *Journal of Vegetation Science* 4: 149-156.
- Critchley, C.N.R., Chambers, B.J., Fowbert, J.A., Bhogal, A., Rose, S.C. & Sanderson, R.A. 2002. Plant species richness, functional type and soil properties of grasslands and allied vegetation in English Environmentally Sensitive Areas. – *Grass and Forage Science* 57: 82-92.
- Dahl, E. 1957. Rondane: mountain vegetation in South Norway and its relation to the environment. – *Skr. Norske Vidensk.-Akad. Oslo. I. Mat.-Naturvidensk. Kl.* 1956: 3: 1-374.
- Dargie, T.C.D. 1984. On the integrated interpretation of indirect site ordinations: a case study using semi-arid vegetation in southeastern Spain. – *Vegetatio* 55: 37-55.
- De'ath, G. 1999. Extended dissimilarity: a method of robust estimation of ecological distances from high beta diversity data. – *Pl. Ecol.* 144: 191-199.
- Dengler, J., Janišová, M., Török, P. & Wellstein, C. 2014. Biodiversity of Palaearctic grasslands: a synthesis. – *Agriculture, Ecosystems & Environment* 182: 1-14.
- Egnér, H., Riehm, H. og Domingo, W.R. 1960. Untersuchungen über die chemische Boden-Analyse als Grundlage für die Beurteilung des Nährstoffzustandes der Boden. – *Kungl. Lantbrukshögskolans Annaler*, Vol. 26: 199 - 215.
- Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V. & Werner, W. 2001. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Third Edition. – *Scripta geobotanica* 18: 1-262.
- Eriksson, O. & Jacobsson, A. 1998. Abundance, distribution and life histories of grassland plants: a comparative study of 81 species. – *J. Ecol.* 86: 922-933.
- Ernst, W. 1978. Discrepancy between Ecological and Physiological Optima of Plant Species - Reinterpretation. – *Oecologia Plantarum* 13: 175-189.
- Fitter, A.H. & Jennings, R.D. 1975. The effects of sheep grazing on the growth and survival of seedling junipers (*Juniperus communis* L.). – *Journal of Applied Ecology* 12: 637-642.
- Galváneš, D. & Lepš, J. 2009. How do management and restoration needs of mountain grasslands depend on moisture regime? Experimental study from north-western Slovakia (Western Carpathians). – *Applied Vegetation Science* 12: 273-282.
- Gazol, A., Tamme, R., Takkis, K., Kasari, L., Saar, L., Helm, A. & Pärtel, M. 2012. Landscape- and small-scale determinants of grassland species diversity: direct and indirect influences. – *Ecography* 35: 944-951.
- Gilbert, J., Gowing, D. & Wallace, H. 2009. Available soil phosphorus in semi-natural grasslands: Assessment methods and community tolerances. – *Biological Conservation* 142: 1074-1083.

- Granström, A. & Fries, C. 1985. Depletion of viable seeds of *Betula pubescens* and *Betula verrucosa* sown onto some north Swedish forest soils. – *Canadian Journal of Forest Research* 15: 1176-1180.
- Grime, J.P. 2001. Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. 2. ed. – Wiley, Chichester.
- Grubb, P.J., Lee, W.G., Kollmann, J. & Wilson, J.B. 1996. Interaction of Irradiance and Soil Nutrient Supply on Growth of Seedlings of Ten European Tall-Shrub Species and *Fagus Sylvatica*. – *Journal of Ecology* 84: 827-840.
- Habel, J., Dengler, J., Janišová, M., Török, P., Wellstein, C. & Wiezik, M. 2013. European grassland ecosystems: threatened hotspots of biodiversity. – *Biodiversity and Conservation* 22: 2131-2138.
- Halvorsen, R. 1980. Numerical analysis and successional relationships of shell-bed vegetation at Akerøya, Hvaler, SE Norway. – *Norw. J. Bot.* 27: 71-95.
- Halvorsen, R. 2012. A gradient analytic perspective on distribution modelling. – *Sommerfeltia* 35: 1-165.
- Halvorsen, R., Andersen, T., Blom, H.H., Elvebakk, A., Elven, R., Erikstad, L., Gaarder, G., Moen, A., Mortensen, P.B., Norderhaug, A., Nygaard, K., Thorsnes, T. & Ødegaard, F. 2009. – *Naturtyper i Norge (NiN) versjon 1.0* (<http://www.naturtyper.artsdatabanken.no/>)
- Halvorsen, R., Mazzoni, S., Bratli, H., Engan, G., Fjeldstad, H., Gaarder, G., Larsen, B.H. & Nordbakken, J.-F. 2011. Uprøving av NiN versjon 1.0 som naturtypekartleggingssystem. – *Univ. Oslo NatHist. Mus. Rapp.* 11: 11-98.
- Hamre, L.N., Halvorsen, R., Edvardsen, A. & Rydgren, K. 2010. Plant species richness, composition and habitat specificity in a Norwegian agricultural landscape. – *Agriculture Ecosystems & Environment* 138: 189-196.
- Hanski, I. 1982. Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. – *Oikos* 38: 210-221.
- Hansson, K., Olsson, B.A., Olsson, M., Johansson, U. & Kleja, D.B. 2011. Differences in soil properties in adjacent stands of Scots pine, Norway spruce and silver birch in SW Sweden. – *For. Ecol. Mgmt* 262: 522-530.
- Hautier, Y., Niklaus, P.A. & Hector, A. 2009. Competition for Light Causes Plant Biodiversity Loss After Eutrophication. – *Science* 324: 636-638.
- Heikkinen, R.K. 1991. Multivariate analysis of esker vegetation in southern Haeme, S Finland. – *Annales Botanici Fennici* 28: 201-224.
- Hester, A.J., Mitchell, F.J.G. & Kirby, K.J. 1996. Effects of season and intensity of sheep grazing on tree regeneration in a British upland woodland. – *Forest ecology and management* 88: 99-106.
- Hill, M.O. 1979. DECORANA - A FORTRAN program for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging. – Cornell University, Ithaca, New York, USA.
- Hill, M.O. & Gauch, H.G.J. 1980. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. – *Vegetatio* 42: 47-58.

- Hill, M.O. & Carey, P.D. 1997. Prediction of yield in the Rothamsted Park Grass Experiment by Ellenberg indicator values. – *Journal of Vegetation Science* 8: 579-586.
- Hynynen, J., Niemistö, P., Viherä-Aarnio, A., Brunner, A., Hein, S. & Velling, P. 2010. Silviculture of birch (*Betula pendula* Roth and *Betula pubescens* Ehrh.) in northern Europe. – *Forestry* 83: 103-119.
- Høeg, O.A. 1996. Eieren i norsk natur og tradisjon. – Norsk Skogbruksmuseum, Elverum.
- Janssens, F., Peeters, A., Tallowin, J.R.B., Bakker, J.P., Bekker, R.M., Fillat, F. & Oomes, M.J.M. 1998. Relationship between soil chemical factors and grassland diversity. – *Plant and Soil* 202: 69-78.
- Jordal, J.B. & Bratli, H. 2009. Skjøtsel og overvåking av biologisk verdifullt kulturlandskap i Grøvdalen, Sunndal. – Rapport J.B. Jordal 2009: 1: 1-55.
- Keddy, P. 2005. Putting the Plants Back into Plant Ecology: Six Pragmatic Models for Understanding and Conserving Plant Diversity. – *Annals of Botany* 96: 177-189.
- Kendall, M.G. 1938. A new measure of rank correlation. – *Biometrika* 30: 81-93.
- Kleiven, M. 1954. Om vegetasjon og flora på sydvendte lokaliteter i Nord-Gudbrandsdalen. En undersøkelse hovedsakelig av særlig tørkepregete bakker i Vågå og Dovre. – Hovedfagsoppgave i botanikk, Universitetet i Oslo. 141 s.
- Kleiven, M. 1959. Studies on the Xerophile Vegetation in Northern Gudbrandsdalen, Norway. – *Nytt Mag. Bot.* 7: 1-60.
- Kollmann, J. & Poschlod, P. 1997. Population processes at the grassland-scrub interface. – *Phytocoenologia* 27: 235-256.
- Krahulec, F., Skalova, H., Herben, T., Hadincova, V., Wildova, R. & Pechackova, S. 2001. Vegetation changes following sheep grazing in abandoned mountain meadows. – *Applied Vegetation Science* 4: 97-102.
- Krogstad, T. 1992. Metoder for jordanalyser. Institutt for jordfag, Ås-NLH, rapport 6: 1-32.
- Kruskal, J.B. 1964a. Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to a nonmetric hypothesis. – *Psychometrika* 29: 1-27.
- Kruskal, J.B. 1964b. Nonmetric multidimensional scaling: A numerical method. – *Psychometrika* 29: 115-129.
- Kull, K. & Zobel, M. 1991. High species richness in an Estonian wooded meadow. – *Journal of Vegetation Science* 2: 715-718.
- Kålås, J.A., Viken, Å., Henriksen, S. & Skjelseth, S. (red.). 2010. Norsk rødliste for arter 2010. – Artsdatabanken, Trondheim.
- Laborde, J. & Thompson, K. 2012. Colonization of limestone grasslands by woody plants: the role of seed limitation and herbivory by vertebrates. – *Journal of Vegetation Science* 24: 307-319.
- Larsen, B. H., Gaarder, G., Haugan, R. & Jordal, J. B. 2006. Naturverdier i nasjonalt verdifulle kulturlandskap. Nordherad i Vågå kommune, Oppland fylke. – Miljøfaglig Utredning Rapport 2006: 6: 1-37.

- Laskurain, N.A., Aldezabal, A., Olano, J.M., Loidi, J. & Escudero, A. 2013. Intensification of domestic ungulate grazing delays secondary forest succession: evidence from enclosure plots. – *Journal of Vegetation Science* 24: 320-331.
- Lemmon, P.E. 1956. A spherical densiometer for estimating forest overstory density. – *For. Sci.* 2: 314-320.
- Lindgaard, A. & Henriksen, S. (red.), 2011. Norsk rødliste for naturtyper 2011. – Artsdatabanken, Trondheim.
- Maurer, K., Weyand, A., Fischer, M. & Stocklin, J. 2006. Old cultural traditions, in addition to land use and topography, are shaping plant diversity of grasslands in the Alps. – *Biological Conservation* 130: 438-446.
- McGeoch, M.A. & Gaston, K.J. 2002. Occupancy frequency distributions: patterns, artefacts and mechanisms. – *Biological Reviews* 77: 311-331.
- McGowan, G.M., Bayfield, N.G. & Olmo, A. 1998. The Status of *Juniperus communis* ssp. *nana* (dwarf juniper) communities at six sites in north and north-west Scotland. – *Botanical Journal of Scotland* 50: 21-28.
- Moen, A., 1998. Nasjonalatlas for Norge: Vegetasjon. – Statens kartverk, Hønefoss.
- Myklestad, Å. & Sætersdal, M. 2003. Effects of reforestation and intensified land use on vascular plant species richness in traditionally managed hay meadows. – *Annales Botanici Fennici* 40: 423-441.
- Neff, D.J. 1968. The Pellet-Group Count Technique for Big Game Trend, Census, and Distribution: A Review. – *The Journal of Wildlife Management* 32: 597-614.
- Nelson, D.W. and Sommers, L.E. 1996. Total carbon, organic carbon, and organic matter. I: D.L. Sparks (red.). *Methods of soil analysis. Part 3. Chemical methods.* – SSSA Book series: 5, Madison, Wisconsin, USA. pp. 961-1010.
- Norderhaug, A., Austad, I., Hauge, L. & Kvamme, M. (Eds.), 1999. *Skjøtselsboka for kulturlandskap og gamle norske kulturmarker.* – Landbruksforlaget, Oslo.
- Norderhaug, A., Ihse, M. & Pedersen, O. 2000. Biotope patterns and abundance of meadow plant species in a Norwegian rural landscape. – *Landscape Ecology* 15: 201-218.
- Nykvist, N. 1961. Leaching and decomposition of litter. III. Experiments on leaf litter of *Betula verrucosa*. – *Oikos* 12: 249-263.
- Öckinger, E., Eriksson, A.K. & Smith, H.G. 2006. Effects of grassland abandonment, restoration and management on butterflies and vascular plants. – *Biological Conservation* 133: 291-300.
- Oksanen, J. F., Blanchet, G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R. B., Simpson, G.L., Solymos, P. M., Stevens, H.H. & Wagner, H. 2011. *Vegan: Community Ecology Package.* R package version 2.0-2. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Olde Venterink, H. 2011. Does phosphorus limitation promote species-rich plant communities? – *Plant and Soil* 345: 1-9.

- Osvald, H. 1964. Äng är åkers moder. Några drag ur ängskötselns historia. – Bygd Nat. Årsb. 1964: 48-57.
- Peco, B., Sanchez, A.M. & Azcarate, F.M. 2006. Abandonment in grazing systems: Consequences for vegetation and soil. – Agriculture, Ecosystems & Environment 113: 284-294.
- Pihlgren, A. & Lennartsson, T. 2008. Shrub effects on herbs and grasses in semi-natural grasslands: positive, negative or neutral relationships? – Grass and Forage Science 63: 9-21.
- Pigott, C.D. 1983. Regeneration of oak-birch woodland following exclusion of sheep. – Journal of Ecology 71: 629-646.
- Poschlod, P., Bakker, J.P. & Kahmen, S. 2005. Changing land use and its impact on biodiversity. – Basic and Applied Ecology 6: 93-98.
- Poschlod, P. & WallisDeVries, M.F. 2002. The historical and socioeconomic perspective of calcareous grasslands – lessons from the distant and recent past. – Biological Conservation 104: 361-376.
- Pärtel, M. & Helm, A. 2007. Invasion of woody species into temperate grasslands: Relationship with abiotic and biotic soil resource heterogeneity. – Journal of Vegetation Science 18: 63-70.
- Pärtel, M., Helm, A., Reitalu, T., Liira, J. & Zobel, M. 2007. Grassland diversity related to the Late Iron Age human population density. – Journal of Ecology 95: 574-582.
- Pärtel, M., Moora, M. & Zobel, M. 2001. Variation in species richness within and between calcareous (alvar) grassland stands: the role of core and satellite species. – Plant Ecology 157: 205-213.
- Prévosto, B., Kuiters, L., Bernhardt-Römermann, M., Dölle, M., Schmidt, W., Hoffmann, M., Uytvanck, J., Böhner, A., Kreiner, D., Stadler, J., Klotz, S. & Brandl, R. 2011. Impacts of Land Abandonment on Vegetation: Successional Pathways in European Habitats. – Folia Geobotanica 46: 303-325.
- Putman, R.J. 1984. Facts from faeces. – Mammal Review 14: 79-97.
- Pykälä, J., Luoto, M., Heikkinen, R.K. & Kontula, T. 2005. Plant species richness and persistence of rare plants in abandoned semi-natural grasslands in northern Europe. – Basic and Applied Ecology 6: 25-33.
- R Development Core Team (2011). R: A language and environment for statistical computing version 2.14.0 (2011.10.31). – R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Raunkiær, C. 1918. Recherches statistiques sur les formations végétales. – Biol. Meddr k. Vidensk. Selsk. 1: 1-80.
- Rejmánek, M. & Rosén, E. 1992. Influence of colonizing shrubs on species-area relationships in alvar plant communities. – Journal of Vegetation Science 3: 625-630.
- Rosén, E. 1988. Development and seedling establishment within a *Juniperus communis* stand on Öland, Sweden. – Acta Botanica Neerlandica 37: 193-201.
- Rydgren, K., Økland, R.H. & Økland, T. 2003. Species response curves along environmental gradients. A case study from SE Norwegian swamp forests. – J. Veg. Sci. 14: 869-880.

- Saetre, P., Saetre, L.S., Brandtberg, P. O., Lundkvist, H. & Bengtsson, J . 1997. Ground vegetation composition and heterogeneity in pure Norway spruce and mixed Norway spruce - birch stands. – *Canadian Journal of Forest Research* 27: 2034-2042.
- Seip, H.K. 1952. Relaskopet. – *Tidsskrift for skogbruk* 60: 22-26.
- Smith, R.S. & Rushton, S.P. 1994. The effects of grazing management on the vegetation of mesotrophic (meadow) grassland in Northern England. – *J. appl. Ecol.* 31: 13-24.
- Stevens, C.J., Dise, N.B., Mountford, J.O. & Gowing, D.J. 2004. Impact of nitrogen deposition on the species richness of grasslands. – *Science* 303: 1876-1879.
- Sumner, M.E. & Miller, W.P. 1996. Cation exchange capacity and exchange coefficients. I: D.L. Sparks (red.). *Methods of soil analysis. Part 3. Chemical methods.* – SSSA Book series 5: Madison, Wisconsin, USA. ss. 1201-1231.
- Tasser, E. & Tappeiner, U. 2002. Impact of land use changes on mountain vegetation. – *Applied Vegetation Science* 5: 173-184.
- Tasser, E., Walde, J., Tappeiner, U., Teutsch, A. & Noggler, W. 2007. Land-use changes and natural reforestation in the Eastern Central Alps. – *Agriculture, Ecosystems & Environment* 118: 115-129.
- Teigum, I. 2001. Bygdebok for Vågå og Sel. Band 1: Frå dei eldste tider til 1600. – Sel og Vågå kommune, Otta.
- ter Braak, C.J.F. & Prentice, I.C. 1988. a theory of gradient analysis. – *Adv. Ecol. Res.* 18: 271-317.
- Thomas, P.A., El-Barghathi, M. & Polwart, A. 2007. Biological Flora of the British Isles: *Juncus communis* L. – *Journal of Ecology* 95: 1404-1440.
- Tilman, D. 1993. Species richness of experimental productivity gradients: How important is colonization limitation? – *Ecology* 74: 2179-2191.
- Tønsberg, T., Gauslaa, Y., Haugan, R., Holien, H. & Timdal, E. 1996. The threatened macrolichens of Norway - 1995. – *Sommerfeltia* 23: 1- 258.
- Van Uytvanck, J., Decler, K. & Hoffmann, M. 2008. Establishment patterns of woody species in low intensity-grazed pastures after the cessation of intensive agricultural use. – *Forest ecology and management* 256: 106-113.
- van Son, T.C. & Halvorsen, R. in press. Multiple parallel ordination and data manipulation: the importance of weighting species abundance data. – *Sommerfeltia* 37: I trykk.
- Wamelink, G.W.W., Joosten, V., van Dobben, H.F. & Berendse, F. 2002. Validity of Ellenberg indicator values judged from physico-chemical field measurements. – *Journal of Vegetation Science* 13: 269-278.
- Wellstein, C., Otte, A. & Waldhardt, R. 2007. Impact of site and management on the diversity of central European mesic grassland. – *Agriculture, Ecosystems & Environment* 122: 203-210.
- Willems, J.H., Peet, R.K. & Bik, L. 1993. Changes in chalk-grassland structure and species richness resulting from selective nutrient additions. – *Journal of Vegetation Science* 4: 203-212.

- Wilson, J.B., Peet, R.K., Dengler, J. & Pärtel, M. 2012. Plant species richness: the world records. – *Journal of Vegetation Science* 23: 796-802.
- Witte, J.P.M. & von Asmuth, J.R. 2003. Do we really need phytosociological classes to calibrate Ellenberg indicator values? – *J. Veg. Sci.* 14: 615-661.
- Wood, S.N. 2006. Generalized additive models. – London, Chapman & Hall.
- Økland, R.H. 1990. Vegetation ecology: theory, methods and applications with reference to Fennoscandia. – *Sommerfeltia* supplement 1: 1-233.
- Økland, R. H. 1996. Are ordination and constrained ordination alternative or complementary strategies in general ecological studies? – *Journal of Vegetation Science* 7: 289-292.
- Økland, R.H. & Eilertsen, O. 1993. Vegetation-environment relationships of boreal coniferous forests in the Solhomfjell area, Gjerstad, S Norway. – *Sommerfeltia* 16: 1-254.
- Økland, R.H., Økland, T. & Rydgren, K. 2001. Vegetation-environment relationships of boreal swamp forests in Østmarka Nature Reserve. – *Sommerferltia* 29: 1-190.
- Økland, T. 1988. An ecological approach to the investigation of a beech forest in Vestfold, southeastern Norway. – *Nordic Journal of Botany* 8: 375-407.



**Vedlegg.** Arter som ble funnet i de 48 rutene på Mo i 2011 fordelt på tilstandsklasser. A – åpen eng, buskdekning < 25 %; B1 – åpen engrute i einerdekt eng, buskdekning > 25 %; B2 – einerdekt rute i einerdekt eng, buskdekning > 25 %; C – tredekt eng; Totalt – alle ruter. RL – rødlistestatus etter Kålås et al. 2010; Ant. – antall ruter; Snitt – Gjennomsnittlig mengde.

Latinsk navn	Norsk navn	RL	A		B1		B2		C		Totalt	
			Ant.	Snitt	Ant.	Snitt	Ant.	Snitt	Ant.	Snitt	Ant.	Snitt
<i>Achillea millefolium</i>	ryllik	LC	11	6,82	8	5,75	9	2,44	2	4,00	30	5,03
<i>Acinos arvensis</i>	bakkemynte	LC	3	3,33	2	2,50	1	1,00			6	2,67
<i>Aconitum lycoctonum</i>	tyrihjel	LC	2	3,00			1	4,00	6	4,17	9	3,89
<i>Agrostis capillaris</i>	engkvein	LC	12	8,83	8	7,50	11	3,82	9	4,33	40	6,18
<i>Alchemilla filicaulis</i>	grannmarikåpe	LC	5	2,60	1	1,00			4	1,75	10	2,10
<i>Alchemilla glaucescens</i>	fløyelsmarikåpe	LC	1	6,00	1	2,00					2	4,00
<i>Alchemilla wichurae</i>	skarmarikåpe	LC	9	2,33	2	4,00	1	1,00	5	3,00	17	2,65
<i>Alnus incana</i>	gråor	LC	1	6,00	1	3,00	2	6,00	2	7,50	6	6,00
<i>Androsace septentrionalis</i>	smånøkkel	NT			1	1,00					1	1,00
<i>Antennaria dioica</i>	kattefot	LC	3	1,67	6	5,17	1	2,00			10	3,80
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	gulaks	LC	11	4,55	6	4,67	5	2,80	5	3,00	27	3,96
<i>Anthyllis vulneraria</i>	rundbelg	LC	2	3,50	2	3,50	1	1,00			5	3,00
<i>Arabis hirsuta</i>	bergskrinneblom	LC	1	1,00	1	1,00					2	1,00
<i>Astragalus alpinus</i>	setermjelt	LC	10	4,50	6	4,00	3	2,33			19	4,00
<i>Atocion rupestre</i>	småsmelle	LC	1	5,00	1	6,00					2	5,50
<i>Avenella flexuosa</i>	smyle	LC							2	4,50	2	4,50
<i>Avenula pubescens</i>	dunhavre	LC	12	7,00	7	4,29	10	2,20	3	2,33	32	4,47
<i>Betula pubescens</i>	bjørk	LC			1	8,00	7	7,29	10	9,10	18	8,33
<i>Betula pubescens x nana</i>	bjørkehybrid	NA					1	9,00			1	9,00
<i>Bistorta vivipara</i>	harerug	LC	8	4,63	3	2,33	5	1,20	5	3,80	21	3,29
<i>Botrychium lunaria</i>	marinøkkel	LC	2	1,00	4	2,00					6	1,67
<i>Campanula rotundifolia</i>	blåklokke	LC	12	3,33	8	4,13	11	3,64	12	3,25	43	3,53
<i>Carex ericetorum</i>	bakkestarr	LC	4	2,00	7	3,86	2	2,50			13	3,08
<i>Carex ornithopoda</i>	fuglestarr	LC	1	3,00	1	3,00	3	2,33	3	2,33	8	2,50
<i>Carex pallescens</i>	bleikstarr	LC	2	2,50	1	5,00			1	2,00	4	3,00
<i>Carex panicea</i>	kornstarr	LC	3	5,00	1	5,00	1	4,00			5	4,80
<i>Carex pilulifera</i>	bråtestarr	LC	1	1,00			1	1,00			2	1,00
<i>Carex vaginata</i>	slirestarr	LC	1	5,00	2	2,00	4	3,25	9	2,56	16	2,81
<i>Centaurea scabiosa</i>	fagerknoppurt	LC	2	4,00	2	2,50					4	3,25
<i>Cerastium alpinum</i>	fjellarve	LC	1	1,00	2	2,50					3	2,00
<i>Cerastium fontanum</i>	arve	LC	5	3,20	1	3,00	1	3,00	1	2,00	8	3,00

Latinsk navn	Norsk navn	RL	A		B1		B2		C		Totalt	
			Ant.	Snitt	Ant.	Snitt	Ant.	Snitt	Ant.	Snitt	Ant.	Snitt
<i>Cirsium heterophyllum</i>	hvitbladtistel	LC	1	1,00					2	1,50	3	1,33
<i>Coeloglossum viride</i>	grønnkurle	LC							1	2,00	1	2,00
<i>Cotoneaster integerrimus</i>	dvergmispel	LC					1	2,00			1	2,00
<i>Dactylis glomerata</i>	hundegras	LC	2	1,00					2	1,50	4	1,25
<i>Deschampsia cespitosa</i>	sølvbunke	LC	6	4,50	2	7,00	5	3,80	6	8,00	19	5,68
<i>Draba incana</i>	lodnerublom	LC	4	2,25	4	1,50	6	2,17			14	2,00
<i>Elymus caninus</i>	hundekveke	LC	1	2,00	1	4,00			1	2,00	3	2,67
<i>Elytrigia repens</i>	kveke	LC	2	1,00			4	3,75	2	2,00	8	2,63
<i>Erigeron acer</i>	bakkestjerne	LC			3	1,33					3	1,33
<i>Euphrasia stricta</i>	kjerteløyentrøst	LC	9	5,56	6	4,17	2	1,50			17	4,59
<i>Festuca ovina</i>	sauesvingel	LC	10	3,50	7	6,43	5	1,60	3	1,67	25	3,72
<i>Festuca rubra</i>	rødsvingel	LC	12	6,83	4	6,00	16	4,44	10	4,90	42	5,38
<i>Filipendula ulmaria</i>	mjødurt	LC	2	4,00					1	3,00	3	3,67
<i>Fragaria vesca</i>	markjordbær	LC	2	3,50	4	2,00	4	3,00	8	4,13	18	3,33
<i>Galeopsis tetrahit</i>	kvassdå	LC							2	1,00	2	1,00
<i>Galium boreale</i>	hvitmaure	LC	10	4,70	7	5,29	15	4,20	9	3,67	41	4,39
<i>Galium uliginosum</i>	sumpmaure	LC	1	6,00					2	1,50	3	3,00
<i>Galium verum</i>	gulmaure	LC	11	5,09	8	5,50	11	2,73	4	1,75	34	4,03
<i>Gentiana nivalis</i>	snøsøte	LC			1	3,00					1	3,00
<i>Gentianella campestris</i>	bakkesøte	LC	2	1,00							2	1,00
<i>Geranium sylvaticum</i>	skogstorkenebb	LC	2	7,00	1	6,00	6	2,50	9	4,33	18	4,11
<i>Geum rivale</i>	enghumleblom	LC							4	4,00	4	4,00
<i>Gymnadenia conopsea</i>	brudespore	LC							1	2,00	1	2,00
<i>Hieracium lactucella</i>	aurikkelsveve	NE	7	4,86	5	5,40	1	1,00			13	4,77
<i>Hieracium umbellatum</i>	skjermesveve	NE	2	1,00	2	1,00	2	2,50	1	1,00	7	1,43
<i>Hypochaeris maculata</i>	flekkgrisøre	LC	6	2,83	5	3,60	5	2,40	4	1,25	20	2,60
<i>Juniperus communis</i>	einer	LC	5	3,00	7	2,86	16	10,00	10	7,50	38	7,11
<i>Knautia arvensis</i>	rødknapp	LC	10	2,70	6	4,33	7	1,71	4	1,75	27	2,67
<i>Lathyrus pratensis</i>	gulflatbelg	LC							1	4,00	1	4,00
<i>Linaria vulgaris</i>	lintorskemunn	LC	2	2,00	1	3,00	1	3,00			4	2,50
<i>Lotus corniculatus</i>	tiriltunge	LC	11	5,36	5	4,00	4	2,75	2	2,50	22	4,32
<i>Luzula multiflora</i>	engfrytle	LC	3	2,67	1	2,00			1	1,00	5	2,20
<i>Luzula pilosa</i>	hårfrytle	LC	1	2,00							1	2,00
<i>Melica nutans</i>	hengeaks	LC	2	5,50	1	3,00	4	1,75	2	5,00	9	3,44

Latinsk navn	Norsk navn	RL	A		B1		B2		C		Totalt	
			Ant.	Snitt	Ant.	Snitt	Ant.	Snitt	Ant.	Snitt	Ant.	Snitt
<i>Molinia caerulea</i>	blåtopp	LC	6	3,33			6	5,00	4	4,50	16	4,25
<i>Oxalis acetosella</i>	gjøkesyre	LC							1	1,00	1	1,00
<i>Pimpinella saxifraga</i>	gjeldkarve	LC	12	5,25	8	4,25	10	2,30	5	3,00	35	3,86
<i>Pinus sylvestris</i>	fur	LC			1	1,00					1	1,00
<i>Plantago media</i>	dunkjempe	LC	10	5,50	3	5,00	3	3,00	2	1,00	18	4,50
<i>Poa alpina</i>	fjellrapp	LC	4	1,25	2	2,00					6	1,50
<i>Poa nemoralis</i>	lundrapp	LC					1	1,00			1	1,00
<i>Poa pratensis</i>	engrapp	LC	6	3,00	2	2,00	3	1,67			11	2,45
<i>Populus tremula</i>	osp	LC	2	3,50	2	3,00	1	7,00	2	10,00	7	5,71
<i>Potentilla argentea</i>	sølvmyre	LC	1	5,00	2	2,00					3	3,00
<i>Potentilla crantzii</i>	flekkmure	LC	8	3,63	4	3,00	2	2,00	2	1,00	16	2,94
<i>Potentilla erecta</i>	tepperot	LC	2	3,00			1	4,00	3	3,00	6	3,17
<i>Prunella vulgaris</i>	blåkoll	LC							3	1,67	3	1,67
<i>Prunus padus</i>	hegg	LC	1	3,00			10	2,00	11	3,73	22	2,91
<i>Ranunculus acris</i>	engsoleie	LC	6	3,83	2	3,50	3	1,33	8	2,88	19	3,00
<i>Ranunculus polyanthemus</i>	krattssoleie	LC	8	2,00	3	2,33					11	2,09
<i>Ribes rubrum</i>	hagerips	LC					2	1,50	1	1,00	3	1,33
<i>Rosa majalis</i>	kanelrose	LC			2	3,50	3	2,00	1	3,00	6	2,67
<i>Rubus idaeus</i>	bringebær	LC	2	1,50	1	7,00	5	4,40	1	1,00	9	3,67
<i>Rubus saxatilis</i>	teiebær	LC					2	5,00	2	4,00	4	4,50
<i>Rumex acetosella</i>	småsyre	LC	3	3,67	5	3,80	1	1,00			9	3,44
<i>Salix caprea</i>	selje	LC					1	4,00	1	7,00	2	5,50
<i>Salix myrsinifolia</i>	svartvier	LC					1	2,00			1	2,00
<i>Schedonorus pratensis</i>	engsvingel	LC	1	3,00					1	1,00	2	2,00
<i>Scorzoneroide autumnalis</i>	føllblom	LC	7	4,00	2	1,00	2	2,00			11	3,09
<i>Sedum acre</i>	bitterbergknapp	LC	1	1,00	2	4,50					3	3,33
<i>Silene dioica</i>	rød jonsokblom	LC					1	2,00	4	2,75	5	2,60
<i>Silene vulgaris</i>	engsmelle	LC	1	2,00	2	2,00	1	1,00	1	1,00	5	1,60
<i>Solidago virgaurea</i>	gullris	LC					2	1,50	3	1,67	5	1,60
<i>Sorbus aucuparia</i>	rogn	LC							2	1,00	2	1,00
<i>Stellaria graminea</i>	grasstjerneblom	LC	7	3,71	5	2,60	2	3,00			14	3,21
<i>Taraxacum officinale</i>	ugrasløvetenner	NE	9	3,33	4	1,50	4	1,00	5	1,20	22	2,09
<i>Thalictrum alpinum</i>	fjellfrøstjerne	LC	5	5,60	1	8,00	4	2,75	5	2,00	15	3,80
<i>Thalictrum simplex</i>	smalfrøstjerne	NT	8	3,13	4	3,75	4	2,50	4	2,50	20	3,00

Latinsk navn	Norsk navn	RL	A		B1		B2		C		Totalt	
			Ant.	Snitt	Ant.	Snitt	Ant.	Snitt	Ant.	Snitt	Ant.	Snitt
<i>Trifolium medium</i>	skogkløver	LC					1	3,00			1	3,00
<i>Trifolium pratense</i>	rødkløver	LC	11	4,27	3	3,33	2	3,00	6	2,00	22	3,41
<i>Trifolium repens</i>	hvitkløver	LC	10	4,80	5	2,80	2	1,00	3	3,33	20	3,70
<i>Urtica dioica</i>	stornesle	LC							3	3,67	3	3,67
<i>Vaccinium myrtillus</i>	blåbær	LC							2	1,00	2	1,00
<i>Vaccinium uliginosum</i>	blokkebær	LC					1	3,00			1	3,00
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	tyttebær	LC			1	6,00	4	3,50	2	2,50	7	3,57
<i>Veronica fruticans</i>	bergveronika	LC			1	3,00					1	3,00
<i>Veronica officinalis</i>	legeveronika	LC			3	1,67	2	1,00			5	1,40
<i>Vicia cracca</i>	fuglevikke	LC	4	3,25	1	6,00	4	2,00	7	2,43	16	2,75
<i>Viola biflora</i>	fjellfiol	LC	1	1,00	1	1,00			2	4,00	4	2,50
<i>Viola canina</i>	engfiol	LC	2	4,00	1	5,00	1	3,00	1	4,00	5	4,00
<i>Viola collina</i>	bakkefiol	LC			1	2,00			2	1,50	3	1,67
<i>Viola mirabilis</i>	krattfiol	LC							1	3,00	1	3,00
<i>Viola rupestris</i>	sandfiol	LC	9	3,78	6	4,17	8	3,00	6	1,83	29	3,24





*Norsk institutt for naturforskning (NINA) er et nasjonalt og internasjonalt kompetansesenter innen naturforskning. Vår kompetanse utøves gjennom forskning, utredningsarbeid, overvåking og konsekvensutredninger.*

*NINAs primære aktivitet er å drive anvendt forskning. Stikkord for forskningen er kvalitet og relevans, samarbeid med andre institusjoner, tverrfaglighet og økosystemtilnærming. Offentlig forvaltning, næringsliv og industri samt Norges forskningsråd og EU er blant NINAs oppdragsgivere og finansieringskilder.*

*Virksomheten er hovedsakelig rettet mot forskning på natur og samfunn, og NINA leverer et bredt spekter av tjenester gjennom forskningsprosjekter, miljøovervåking, utredninger og rådgiving.*

ISSN:1504-3312

ISBN: 978-82-426-2663-9

## Norsk institutt for naturforskning

NINA Hovedkontor

Postadresse: Postboks 5685 Sluppen, 7485 Trondheim

Besøks/leveringsadresse: Høgskoleringen 9, 7034 Trondheim

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

E-post: [firmapost@nina.no](mailto:firmapost@nina.no)

Organisasjonsnummer 9500 37 687

<http://www.nina.no>

Samarbeid og kunnskap for framtidens miljøløsninger