



Minskande senvuxenhet på produktiv skogsmark i Norrland

Implikationer för vedlevande organismer och betydelsen av myr- och bergimpediment

Tyr Nilsson

Självständigt arbete • 15 hp
Sveriges lantbruksuniversitet, SLU
Institutionen för vilt, fisk och miljö
Examensarbete/Master's thesis, 2022:16
Umeå 2022



Minskande senvuxenhet på produktiv skogsmark i Norrland. Implikationer för vedlevande organismer och betydelsen av myr- och bergimpediment

Decrease in slow-grown trees on productive forest land in Northern Sweden. Implications for saproxylic organisms and the importance of low-productive mires and rocky outcrops.

Tyr Nilsson

Handledare: Mats Dynesius, Sveriges Lantbruksuniversitet, Institutionen för vilt, fisk och miljö
Examinator: Therese Löfroth, Sveriges Lantbruksuniversitet, Institutionen för vilt, fisk och miljö

Omfattning: 15 hp
Nivå och fördjupning: Grundnivå, G2E
Kurstitel: Självständigt arbete i biologi
Kurskod: EX0996
Program/utbildning: Fristående kurs
Kursansvarig inst.: Institutionen för vilt, fisk och miljö
Utgivningsort: Umeå
Utgivningsår: 2022
Serietitel: Examensarbete / master's Thesis
Delnummer i serien 2022:16

Nyckelord: Senvuxenhet, tillväxthastighet, årsringsbredd, *Pinus sylvestris*, *Picea abies*, myrimpediment, bergimpediment, Riksskogstaxeringen

Sveriges lantbruksuniversitet
Fakulteten för skogsvetenskap
Institutionen för vilt, fisk och miljö

Sammanfattning

Senvuxen ved är ett viktigt substrat för vissa vedlevande organismer på grund av en långsam nedbrytning och låg konkurrens. Tillväxtförhöjande åtgärder inom skogsbruk, liksom ökande temperaturer, kan ha orsakat en minskning av senvuxen ved under den senare halvan av 1900-talet. Jag har använt provträdsdata från Riksskogstaxeringen för att undersöka om enskilda träds genomsnittliga årsringsbredd i brösthöjd samt andel och täthet (antal/ha) av senvuxna (genomsnittlig årsringsbredd ≤ 1 mm) träd (tall, *Pinus sylvestris* och gran, *Picea abies*) skiljer sig mellan produktiv skogsmark och lågproduktiva myr- och bergimpediment i Norrland, liksom hur dessa faktorer förändrats sedan 1950-talet. Även variation mellan geografiska regioner studerades i relation till temperatur.

Genomsnittlig årsringsbredd var högre och andel samt täthet senvuxna träd generellt lägre på produktiv skogsmark än myr- och bergimpediment, även om tätheten senvuxna granar var högre på produktiv skogsmark. Genomsnittlig årsringsbredd ökade och andelen senvuxna träd samt tätheten senvuxna granar minskade på produktiv skogsmark mellan perioderna 1953–1957 och 2016–2020. Samtidigt förblev de genomsnittliga årsringsbredderna och andelarna senvuxna träd på impedimenten relativt oförändrade. Genomsnittlig årsringsbredd var högre och andelen senvuxna tallar lägre på produktiv skogsmark i varmare delar av Norrland, vilket indikerar att klimatförändringar kan påverka förekomsten av senvuxen ved på produktiv skogsmark. Det är dock mer sannolikt att skogsbruksåtgärder såsom slutavverkning, gödsling och gallring har haft störst påverkan.

Minskningen av senvuxen ved som kommer att följa på minskningen av senvuxna träd kommer sannolikt att ha en negativ påverkan på redan hotade vedlevande arter. De mer oförändrade impedimenten har därför en ökad betydelse för produktionen av senvuxen ved, även om de inte kan ersätta produktiv skogsmark för alla organismer. Det är därför viktigt att uppmärksamma minskningen av senvuxna träd och överväga åtgärder för att mildra den.

Nyckelord: Senvuxenhet, tillväxthastighet, årsringsbredd, *Pinus sylvestris*, *Picea abies*, impediment, myr, berg, Riksskogstaxeringen

Abstract

Slow-grown wood is an important habitat for some saproxylic organisms due to a slow decay rate and low competition. However, it may be decreasing due to growth enhancing efforts in forestry as well as increasing temperatures. This study used sample tree data from the National Forest Inventory to examine if mean ring width of individual trees at breast height and the proportion and spatial density (trees/ha) of slow grown (mean ring width ≤ 1 mm) trees (*Pinus sylvestris* and *Picea abies*) differed between low productive mires, rocky outcrops and productive forest in northern Sweden, as well as how these factors have changed since the 1950s. The variation between geographical regions was also studied in relation to temperature.

Mean ring width was higher and the proportion and density of slow-grown trees lower in productive forests, although the density of slow-grown spruce trees was higher in productive forests than on rocky outcrops. Mean ring width increased, and the proportion of slow-grown trees and the density of slow-grown Norway spruce decreased in productive forests between the period 1953–1957 and 2016–2020. Meanwhile, the mean ring width and proportion of slow-grown trees on low-productive forests remained relatively unchanged. Mean ring width was higher and the proportion of slow-grown Scots pine lower in productive forests in warmer parts of northern Sweden, indicating that climate change may affect the occurrence of slow grown wood. However, it is more likely that forestry practices such as clear cutting, fertilization and thinning have had the greatest impact.

The decrease in slow-grown wood that will result from the decrease in slow-grown trees will likely have a negative effect on already threatened saproxylic species. The more unchanged low-productive mires and rocky outcrops have therefore increased in importance for the production of slow grown wood, although they cannot completely replace productive forests for all saproxylic species. It is therefore important to be aware of the decrease in slow-grown trees and consider options to mitigate it.

Keywords: Slow-grown trees, growth rate, ring width, *Pinus sylvestris*, *Picea abies*, low-productive forests, mires, rocky outcrops, Swedish NFI

Innehållsförteckning

Figurförteckning.....	7
1. Introduktion	8
1.1 Bakgrund.....	8
1.1.1 Vedlevande biodiversitet.....	8
1.1.2 Skogliga impediment	9
1.1.3 Tillväxthastighet och senvuxenhet.....	11
1.2 Syfte och frågeställningar	13
2. Material och metod	15
2.1 Studieområde.....	15
2.2 Data och inventeringsmetodik.....	16
2.3 Beräkningar och statistik.....	17
3. Resultat	20
3.1 Skillnader mellan myr, berg och produktiv skogsmark	20
3.2 Förändringar sedan 1950-talet.....	23
3.3 Variation mellan geografiska områden	24
3.4 Diameter och ålder.....	26
3.5 Bortfall av åldersdata	28
4. Diskussion	30
4.1 Skillnader mellan myr, berg och produktiv skogsmark	30
4.2 Förändringar sedan 1950-talet.....	31
4.2.1 Produktiv skogsmark	31
4.2.2 Myr- och bergimpediment.....	32
4.2.3 Antal senvuxna träd	32
4.3 Variation mellan geografiska områden	33
4.4 Diameter, ålder och trädslag.....	34
4.5 Implikationer för biologisk mångfald, miljö och naturvård	35
4.6 Trender i andra delar av Sverige och världen.....	37
4.7 Felkällor.....	37
4.7.1 Skillnader i inventeringsmetodik	37
4.7.2 Bortfall av åldersdata	38
4.7.3 Antal provträd och periodernas längd.....	39
4.7.4 Definitionen av impediment	39

4.8	Slutsatser	39
	Referenser.....	41
	Tack	48
	Bilaga 1.....	49
	Bilaga 2.....	50
	Bilaga 3.....	51
	Bilaga 4.....	52

Figurförteckning

Figur 1. Studieområdet Norrland uppdelat i län	15
Figur 2. Genomsnittlig årsringsbredd hos tall i diameterklasser	20
Figur 3. Genomsnittlig årsringsbredd hos gran i diameterklasser	21
Figur 4. Andelar senvuxen a) tall och b) gran i diameterklasser.....	22
Figur 5. Antal senvuxna a) tallar och b) granar per hektar på skogbevuxen mark under den sena perioden	23
Figur 6. Antal träd (tall och gran) per hektar på skogbevuxen mark under den tidiga respektive den sena perioden.....	24
Figur 7. Genomsnittlig årsringsbredd hos a) tall och b) gran uppdelat på län	25
Figur 8. Andelar senvuxen tall uppdelat på län.....	25
Figur 9. Genomsnittlig årsringsbredd hos a) tall och b) gran i åldersklasser.....	27
Figur 10. Andelar senvuxen a) tall och b) gran i åldersklasser.....	27
Figur 11. Andelen av provträd (tall) där ålder inte kunnat bestämmas	28
Figur 12. Andelen av provträd (gran) där ålder inte kunnat bestämmas	29

1. Introduktion

1.1 Bakgrund

1.1.1 Vedlevande biodiversitet

Död ved utgör ett speciellt habitat med hög artdiversitet, framför allt av svampar samt insekter och andra ryggradslösa djur (Dix & Webster 1995; Siitonen 2001; Stokland et al. 2012). Uppskattningsvis är omkring 20–25 % av alla skogslevande arter i boreala ekosystem beroende av död ved (Siitonen 2001). Död ved är uppbyggd av svårnedbrutna molekyler som lignin och cellulosa, innehåller sekundära ämnen som kan vara skadliga för nedbrytande organismer, samtidigt som den är syre- och näringsfattig (Dix & Webster 1995; Stokland et al. 2012). Många av de arter som lever i död ved är därför mycket specialiserade, och ofta utspelar sig en succession i den döda veden, där vissa arter möjliggör för andra genom att frigöra näring eller oskadliggöra kemiska försvar (Dix & Webster 1995; Renvall 1995; Stokland et al. 2012). Detta dynamiska samhälle är i många fall beroende av en lång skoglig kontinuitet, något som förhindras av hur skogsbruket bedrivs idag (Siitonen 2001).

Mängden död ved varierar beroende på skogens ålder; i naturliga skogar är den hög efter en störning såsom en storm eller brand, sjunker sedan allt eftersom ny skog växer upp och inte bidrar med så mycket ny död ved (Siitonen 2001). När skogen blir äldre börjar alltmer död ved ackumuleras från den nya skogen, och volymen blir återigen hög i gammal skog (Siitonen 2001). Fram till mitten av 1800-talet användes skogen i Norrland främst för privata behov där bland annat kådimpregnerade träd och stående död ved användes för uppvärmning, byggnadsmaterial och tillverkning av tjära (Östlund 1995; Östlund et al. 1997). Därefter ökade efterfrågan på virke i Europa och selektiv fällning av stora tallar (diameter i brösthöjd > ca 30 cm) under resten av 1800-talet förändrade skogens struktur, åldersfördelning och trädslagssammansättning i stora delar av Norrland (Östlund 1995). Under 1900-talet utvecklades det moderna skogsbruket med slutavverkning, föryngring och skötselåtgärder som rensning av lövträd och skadade eller döda träd, gödsling och kontrollerade bränder för att gynna föryngringen (Öckerman 1993; Östlund et al. 1997). Samtidigt utvecklades en

effektiv brandbekämpning som har haft stor påverkan på den naturliga störningsregimen och strukturen i skogen (Linder et al. 1997).

I 2000-talets brukade skog är hyggen den största störningen, och vid dessa tas mycket av den döda veden om hand eller förstörs i stället för att bli kvar som habitat i skogen (Siitonen 2001). Detta har lett till att mängden död ved minskat med uppåt 90 % i vissa områden sedan det storskaliga skogsbruket började i mitten av 1800-talet (Linder & Östlund 1998), vilket verkar vara det huvudsakliga hotet mot arter i nordiska skogar (Siitonen 2001). Skillnaderna mellan skyddade och brukade områden är stor, med i genomsnitt 3 gånger så mycket död ved i skyddade områden (Jonsson et al. 2016; Fridman et al. 2020). De senaste decennierna har volymen död ved ökat i södra Sverige, men minskat eller förblivit på samma nivå i norra Sverige (Jonsson et al. 2016; Fridman et al. 2020). Ökningen utgör dessutom framför allt hård ved i små storlekar från naturliga störningar, medan större objekt i senare nedbrytningsstadier förblir en bristvara (Jonsson et al. 2016; Fridman et al. 2020).

1.1.2 Skogliga impediment

Skogliga impediment, d.v.s. lågproduktiva skogsmarker (idealproduktion < 1 m³sk/ha och år, där m³sk syftar till trädens stamvolym på bark exklusive grenar och stubbe), kan i Sverige huvudsakligen delas in i bergimpediment, myrimpediment, fjällbarrskog och fjällbjörkskog (Jasinski & Uliczka 1998; Nilsson et al. 2021). Produktionen på bergimpediment begränsas av ett tunt jordlager, på myrimpedimenten av ett överskott på vatten medan fjällbarrskog och fjällbjörkskog begränsas av ett kallt klimat och en kort vegetationsperiod (Jasinski & Uliczka 1998). I Sverige utgör de skogliga impedimenten ca 17 % av arealen (12 % myr, 3 % fjällbarrskog och 2 % berg; fjällbjörkskog räknas här till fjäll eller produktiv skogsmark), motsvarande sammanlagt 7 miljoner hektar (Nilsson et al. 2021). På grund av det kallare klimatet och den korta vegetationsperioden är andelen högre i Norrland, 22 %, motsvarande 5,3 miljoner ha, jämfört med 13 % och 8 % i Svealand respektive Götaland (Nilsson et al. 2021). Trädsiktet på de skogliga impedimenten är generellt glest och virkesförrådet lågt, då endast 10 % har mer än 20 % krontäckning och 25,1 m³ virkesförråd per hektar (Jasinski & Uliczka 1998). Det vanligaste trädslaget på myr och berg är tall, medan gran dominerar i fjällbarrskogen (Jasinski & Uliczka 1998). Förutom björk är lövträd ovanliga, och marken täcks framför allt av renlavar eller mossor (Jasinski & Uliczka 1998). Volymen död ved på myr och berg är låg, 6,3 m³/ha respektive 3,3 m³/ha, medan den i fjällbarrskog är något högre än på produktiv skogsmark, 11,1 m³/ha jämfört med 9,4 m³/ha (Fridman et al. 2020). I produktiv skog utan påverkan från skogsbruk kan volymerna död ved dock vara mycket högre, 27–201 m³/ha (Linder et al. 1997). Den låga volymen död ved på berg- och myrimpediment beror på en historia av avverkning i kombination med en långsam produktion av död ved (Jasinski &

Uliczka 1998; Wikars 2014). Impediment större än 0,1 ha är dock sedan 1990-talet skyddade från mer omfattande skogsbruksåtgärder (uttag av enstaka träd är tillåtet; SFS 1993:553 30§), vilket kan ha lett till en viss återhämtning av mängden död ved. Spåren från tidigare exploatering finns dock kvar (Gessler 1998), och kan ha långlivade effekter på skogens struktur och biodiversitet (Josefsson et al. 2010).

På grund av den låga mängden död ved har berg- och myrimpediment även en låg vedlevande biodiversitet (Jasinski & Uliczka 1998; Gjerde et al. 2005, Svensson et al. 2016, Hämäläinen et al. 2018), liksom en låg betydelse för rödlistade arter (Cederberg et al. 1997). Detta är i linje med en generell trend av ökad biodiversitet med ökad produktivitet (Gjerde et al. 2005), kopplad till en ökad mängd och diversitet av resurser (i det här fallet död ved) (Hämäläinen et al. 2018). Det finns dock vissa artgrupper som inte visar ett lika tydligt positivt förhållande till produktivitet (Gjerde et al. 2005). Det glesa trädskiktet och upprepad brandpåverkan ger upphov till mer solexponerad, torr, hård och kolad ved på bergimpediment, vilket gynnar vissa arter av exempelvis lavar och skalbaggar (Jasinski & Uliczka 1998; Wikars 2014, Hämäläinen et al. 2020). Sådana egenskaper gör att bergimpediment ibland kan ha lika hög eller högre artdiversitet och diversitet rödlistade arter än talldominerad produktiv mark, speciellt brukad produktiv mark men även avsatta områden (Pykälä 2004; Jönsson & Snäll 2020; Hämäläinen et al. 2020). På myrimpedimenten är veden i stället fuktigare än på produktiv mark (Jasinski & Uliczka 1998), vilket kan öka nedrytningshastigheten (Crockatt & Bebbier 2015; Venugopal et al. 2016). Liggande död ved sjunker också ner i vegetationen och kan hamna under vattenytan på myrimpediment, vilket avstannar nedbrytningen på grund av syrebrist (Moore et al. 2005). Dessa faktorer leder till att myrimpediment generellt har lägre volymer död ved och mindre vedberoende artdiversitet än både bergimpediment och produktiv mark (Svensson et al. 2016; Hämäläinen et al. 2018; Jönsson & Snäll 2020). Även där kan det dock finnas unika arter eller en högre täthet av arter som är sällsynta på produktiv mark (Pykälä 2004; Svensson et al. 2016).

De skogliga impedimenten kan alltså inte ersätta produktiv mark som miljö för alla artgrupper och enskilda arter (Jasinski & Uliczka 1998; Gjerde et al. 2005; Svensson et al. 2016; Hämäläinen et al. 2018). På grund av deras skyddade status kan de däremot utgöra en resurs inom naturvården. Opåverkade bergimpediment har många strukturella egenskaper, t.ex. gamla träd och död ved som ligger kvar länge, som är sällsynta i den brukade skogen idag och som kan gynna hotade arter (Sandström et al. 2018; 2020). Det indikerar att det finns en potential att öka den biologiska mångfalden i dessa redan skyddade områden genom restaurering och naturvårdsåtgärder, exempelvis genom naturvårdsbränning och skapandet av död ved (Jasinski & Uliczka 1998; Stokland et al. 2012). Som grund för sådana åtgärder är det viktigt att veta hur mycket och vilken sorts död ved som redan finns på impedimenten, liksom hur utvecklingen ser ut.

1.1.3 Tillväxthastighet och senvuxenhet

Hur hög vedlevande artdiversitet ett område har beror inte bara på mängden död ved, utan även dess egenskaper (Siitonen 2001). Exempelvis ger grövre ved upphov till ett jämnare mikroklimat och fler nischer, liksom en längre nedbrytningstid, vilket ger en större artdiversitet (Renvall 1995). Nedbrytningsgrad har också en viktig påverkan, där flest arter brukar finnas i intermediära nedbrytningsstadier (Renvall 1995; Stokland et al. 2012). En annan, ofta förbisedd, kvalitet som har påverkan på biodiversiteten i och på död är tillväxthastighet (Stokland et al. 2012; Santaniello et al. 2017; Runnel et al. 2021).

Tillväxthastigheten hos enskilda träd påverkas bland annat av markens produktivitet, där låg produktivitet har visats ge låg tillväxthastighet (Raiskila et al. 2006; Sandström et al. 2020). Den varierar även med temperatur och nederbörd (Vilà-Cabrera et al. 2011; Subedi & Sharma 2013), konkurrens beroende av skogens struktur (Vilà-Cabrera et al. 2011), påverkan från sjukdomar och skador (Reyer et al. 2017; Lim et al. 2021), samt genetik (Raiskila et al. 2006). Snabbvuxen ved, d.v.s. död ved från träd med hög genomsnittlig tillväxthastighet, bryts ner snabbare än senvuxen ved, d.v.s. ved från träd med låg tillväxthastighet (Edman et al. 2006; Venugopal et al. 2016). Detta beror på att senvuxen ved har högre densitet, större andel cellväggar och en annan struktur än snabbvuxen ved (Mäkinen et al. 2002; Sarén et al. 2004; Raiskila et al. 2006), vilket bland annat gör det svårare för t.ex. svampar att sprida sig genom den (Edman et al. 2006). Effekten kan dock variera mellan artgrupper, då exempelvis brunrötande svampar kan ha lättare att bryta ner hård död ved än vitrötande svampar (Yu et al. 2003). Snabbvuxen ved har även en högre kvävehalt vilket tycks öka nedbrytningshastigheten i vissa fall (Cowling & Merrill 1966; Sundberg et al. 1993).

Den snabbare nedbrytningshastigheten innebär att bestånd som haft en hög tillväxt har en snabb omsättning död ved, vilket kan missgynna arter med låg spridningsförmåga eller långsam reproduktion (Edman et al. 2006; Sandström et al. 2018). Runnel et al. (2021) fann en större diversitet svamparter i död ved från snabbväxande granar, men en distinkt grupp arter som föredrog senvuxen ved. Det mindre mekaniska och kemiska motståndet hos snabbvuxen ved gynnar generalister och konkurrenskraftiga arter, medan andra arter har specialiserat sig på den mer motståndskraftiga senvuxna veden (Edman et al. 2006; Runnel et al. 2021). Detta reflekteras av en större mängd rödlistade arter i senvuxen ved (Runnel et al. 2021). Exempelvis rosenticka (*Fomitopsis rosea*), rödlistad som NT, har visat sig vara snabbare på att bryta ner senvuxen ved än en närstående vanlig art (klibbticka, *F. pinicola*), vilket tyder på en specialisering (Edman et al. 2006). Bland epifytiska lavar verkar det finnas en viss tendens till högre artdiversitet på långsamväxande träd, då en långsam tillväxt leder till mer stabila barkförhållanden (Lie et al. 2009).

Tillväxthastighet kan dock vara svårt att separera från effekten av storlek och ålder (Lie et al. 2009).

Under 1900-talet har det inom skogsbruket använts en mängd åtgärder som ökar tillväxten hos enskilda träd (Elfving & Tegnhammar 1996; Östlund et al. 1997; Siitonen 2001). Gallring och rensning av döda och skadade träd utförs för att minska konkurrens och risken för sjukdomar och skadedjur (Öckerman 1993; Östlund et al. 1997; Siitonen 2001). När träd utsätts för skador induceras försvarsmekanismer som produktionen av sekundära metaboliter (t.ex. kåda) (Harju et al. 2008; Santaniello et al. 2017; Lim et al. 2021). Detta sker genom en förflyttning av resurser från tillväxt till försvarsmekanismer, vilket ger en lägre tillväxthastighet hos skadade träd åtminstone under en period (Lim et al. 2021). Högre halter sekundära metaboliter gör även veden mer nedbrytnings-resistent (Harju et al. 2003; Venäläinen et al. 2003). Bortrensning av skadade träd innebär alltså även en rensning av långsamväxande träd. Samtidigt har en effektiv brandbekämpning utvecklats (Linder et al. 1997), vilket lär ha hindrat bildningen av brandskadad, långsamväxande ved. Man har även arbetat med växtförädling (Raiskila et al. 2006) och gödsling (Östlund et al. 1997) inom skogsbruket, bland annat för att öka tillväxt. Slutavverkning och markbehandling ökar också tillväxten genom att minska konkurrens för ljus och näring (Strand et al. 2006). Allt eftersom skogsbruket har spridit sig över Norrland och fler åtgärder tillämpats bör alltså långsamväxande träd ha minskat betydligt under 1900-talet.

Den totala årliga volymtillväxten (i m³sk/år över hela Sverige) har ökat med ca 50 % och virkesförrådet med ca 65 % sedan 1950-talet (Nilsson et al. 2021). Elfving och Tegnhammar (1996) studerade tillväxt (i 5-års tillskott av tvärsnittsarea) hos enskilda träd på produktiv skogsmark 1953–1992 med data från Riksskogstaxeringen. De fann just en trend av ökad tillväxt hos enskilda träd av tall och gran i hela landet, och en starkare sådan i norra Sverige (Elfving & Tegnhammar 1996). Deras bedömning var att skogsskötsel var den främsta orsaken och att även kvävenedfall skulle kunna vara bidragande (Elfving & Tegnhammar 1996). Johnson och Abrams (2009) beskriver en trend av ökande årsringsbredder hos träd i östra USA, och härleder den till förändrad markanvändning och klimatförändringar. Den avgörande tillväxtrelaterade faktorn för vedlevande organismer är vedens densitet och förekomsten av sekundära ämnen, vilket är en effekt av trädets tillväxthastighet under hela dess livstid (Stokland et al. 2012). Det är därför intressant att undersöka ifall även den genomsnittliga årsringsbredden hos träd i Sverige har ökat under 1900-talet.

Elfving och Tegnhammar (1996) kom fram till att klimatförändringar inte bidrog till en ökad tillväxt i Sverige under 1953–1992, då sommartemperatur och -nederbörd hade en minskande trend under deras studieperiod. Idag, 25 år senare har dock en ökning av sommartemperaturen på ca 0,5 °C observerats i Sverige (SMHI 2021), och förväntas bli allt större (Arias et al. 2021). Ett varmare klimat kan

förväntas öka den boreala skogens tillväxt, liksom nedbrytningshastigheten av död ved (Weslien et al. 2009). Detta skulle bland annat leda till en snabbare omsättning av död ved, liksom en kortare rotationstid inom skogsbruket som i sin tur skulle leda till en mindre ackumulation av död ved (Weslien et al. 2009). Framtida klimatförändringar väntas dock även orsaka fler vind- och snöskador, fler skogsbränder och fler insekts- och svampangrepp i nordiska skogar (Venäläinen et al. 2020). Detta påverkar också produktionen, och skulle eventuellt kunna motverka en ökad tillväxt (Reyer et al. 2017). Olika trädarter reagerar olika på klimatkotorer (Subedi & Sharma 2013), men tall i norra Sverige förväntas få en ökad tillväxthastighet med ökad temperatur (Reich & Oleksyn 2008). Senvuxen tallved skulle då minska ytterligare, vilket i sin tur leder till en förstärkt negativ effekt på vedberoende arter med låg spridningsförmåga, som kommer in sent i successionen eller som är specialiserade på den svärnedbrutna senvuxna veden (Weslien et al. 2009; Edman et al. 2006).

1.1.3.1 Impedimentens roll

Eftersom impediment har en lägre produktivitet och inte längre påverkas av skogsbruksåtgärder såsom slutavverkning, gödsling och bortrensning av skadade träd så kan de ha en speciell roll i att bevara biodiversitet knuten till död ved från träd med långsam tillväxt. En lägre produktivitet per hektar innebär dock inte nödvändigtvis en lägre tillväxt hos enskilda träd, då träden på impedimenten står glest och inte utsätts för så hög konkurrens. Det är därför intressant att undersöka hur utbredd senvuxenhet är på olika sorters impediment jämfört med produktiv skogsmark, liksom hur den genomsnittliga årsringsbredden hos enskilda träd varierar mellan impediment och produktiv skogsmark. Skillnaderna mellan impedimenten kan dock förväntas vara liten då de enligt definition har samma maximala produktion. Det är även intressant att undersöka hur den genomsnittliga årsringsbredden och förekomsten av senvuxna träd har förändrats sedan mitten av 1900-talet med tanke på det införda skyddet mot skogsbruksåtgärder på impediment, det allt intensivare skogsbruket och eventuella effekter av de klimatförändringar som skett under perioden.

1.2 Syfte och frågeställningar

Syftet med det här arbetet är att kartlägga tillväxthastigheten och hur utbredd senvuxenhet är hos tallar och granar på myrimpediment, bergimpediment och produktiv skogsmark i Norrland, liksom att jämföra hur det ser ut idag med hur det såg ut på 1950- och 1960-talet. För att undersöka eventuella effekter av klimat på tillväxthastigheten planerar jag även att göra en jämförelse mellan olika geografiska områden i Norrland. Riksskogstaxeringen samlar årligen in rikstäckande statistik om den svenska skogen (Fridman et al. 2014). Genom att analysera

riksskogstaxeringens data på diameter och ålder hos enskilda provträd tänker jag testa följande hypoteser:

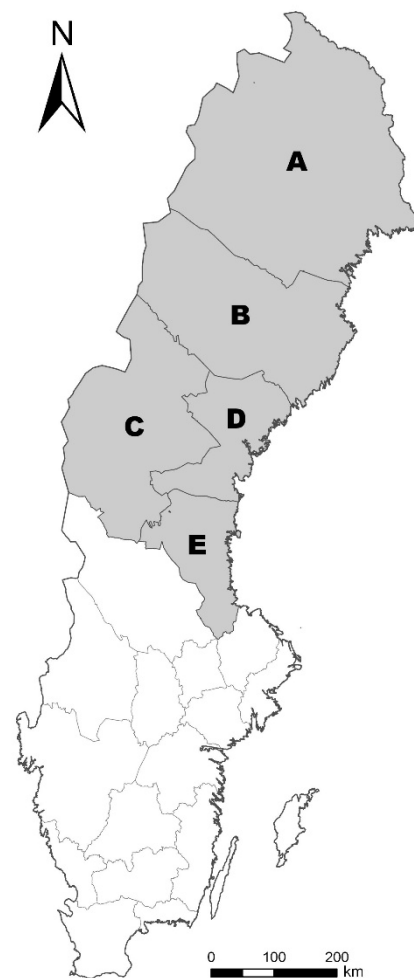
- (1) Tillväxthastigheten är högre och andelen samt tätheten (antal/ha) av senvuxna tallar och granar lägre på produktiv skogsmark än på myr- och bergimpediment, medan det inte finns någon skillnad mellan impedimenten.
- (2) Tillväxthastigheten har ökat och andelen samt tätheten av senvuxna tallar och granar har minskat sedan 1950-talet, med störst minskning på produktiv skogsmark.
- (3) Tillväxthastigheten är högre och andelen senvuxna träd lägre i varmare delar av Norrland, d.v.s. i söder och lägre områden närmare kusten.

2. Material och metod

2.1 Studieområde

Studien är avgränsad till Norrland (figur 1), ett område som utgör 24 miljoner ha, d.v.s. ca 60 % av Sveriges yta (Nilsson et al. 2021). Norrland ligger i den boreala zonen, normalvärden (1961–1990) för årsmedeltemperatur varierar mellan -5 och $+5$ °C och för vegetationsperiodens längd mellan 90–180 dagar från nordvästra Norrbotten till Gävleborg i sydost (SMHI 2017a; 2017b). Årsmedeltemperaturen har dock ökat med ca 1 °C mellan perioderna 1961–1990 och 1991–2018 (SMHI 2021).

Norrlands skogsmark domineras av tall (*Pinus sylvestris*) och gran (*Picea abies*) (Nilsson et al. 2021). Den produktiva skogsmarken täcker 58 % av arealen, medan myr- och bergimpediment (inklusive trädlösa partier som inte klassificeras som skogsmark) tillsammans täcker 14 % (Nilsson et al. 2021). Medelboniteten på produktiv skogsmark är 3,1 m³sk/ha och år i norra Norrland (Norrbotten och Västerbotten) och 4,3 m³sk/ha och år i södra Norrland (Jämtland, Västernorrland och Gävleborg) (Nilsson et al. 2021). Produktiv skogsmark utgör en större del av arealen i sydöstra Norrland än längre norrut, medan arealen myr är högre i norra Norrland och Jämtland jämfört med sydöstra Norrland (Nilsson et al. 2021). I Västernorrland bidrar Höga kusten till en hög andel bergimpediment jämfört med resten av Norrland (Nilsson et al.



Figur 1. Studieområdet Norrland (grått) uppdelat i län. A) Norrbotten, B) Västerbotten, C) Jämtland, D) Västernorrland och E) Gävleborg. Data från Lantmäteriet.

2021). Virkesförrådet på skogsmarken har ökat med ca 65 % sedan 1950-talet, och uppgick under 2016–2020 till 1 682 miljoner m³sk, varav 1 543 miljoner m³sk på produktiv skogsmark (Nilsson et al. 2021). Tall utgör 43 % av virkesförrådet på skogsmark, följt av gran (37 %) och björk (15 %) (Nilsson et al. 2021). Området har präglats av skogsbruk sedan 1800-talet, och ett allt intensivare kalhyggesbruk sedan 1950 (Östlund 1995; Östlund et al. 1997).

2.2 Data och inventeringsmetodik

Datat som användes i arbetet var från mätningar på provträd inom Riksskogstaxeringens tillfälliga provytor (d.v.s. som bara inventeras en gång) i Norrland under 1953–1972 samt 2003–2020 (Riksskogstaxeringen 2022). Använda variabler var diameter, barktjocklek och ålder, samt motsvarande taxeringsår, typ av skog (ägoslagen myr, berg och produktiv skogsmark), geografiskt område och stamantal per hektar. Då provträd inte åldersbestäms på permanenta ytor (som återinventeras) användes endast data från tillfälliga ytor. Trädslagen som undersöktes var tall och gran. Eftersom en av arbetets hypoteser handlade om att undersöka förändringar över tid så användes data som låg så långt isär i tiden som möjligt. År 1953 var första året med lättillgängliga digitaliserade data och det valdes därför som start på den tidiga perioden. Då betydligt färre provträd fanns på myr och berg än på produktiv mark (bilaga 1) användes data från längre perioder (1953–1972 samt 2003–2020) på myr och berg jämfört med produktiv mark (1953–1957 samt 2016–2020). Perioderna kommer härnäst refereras till som den tidiga (1953–1972 för impedimenten, 1953–1957 för produktiv skogsmark) och den sena perioden (2003–2020 för impedimenten, 2016–2020 för produktiv skogsmark).

Riksskogstaxeringen utförs på cirkulära provytor systematiskt utlagda i ett regelbundet nät över Sverige, med ökad täthet söderut beroende på en ökad heterogenitet i skogslandskapet (Fridman et al. 2014). Provytorna är grupperade längs sidorna av rektangulära trakter, tänkta att avklaras inom en dags arbete (Fridman et al. 2014). Metoderna har förändrats över åren, vilket innebär att vissa metoder var annorlunda under den tidiga perioden jämfört med den sena. Nedan följer en beskrivning av insamlingsmetoderna under den sena perioden för de variabler som använts i det här arbetet och relevanta förändringar i metodik mellan perioderna, utifrån fältinstruktioner 1951–1972 och 2003–2020 samt Fridman et al. (2014).

Under den sena perioden hade de tillfälliga provytorna 7 meters radie, där alla träd med över 10 cm diameter i brösthöjd (hädanefter diameter) klavades, d.v.s. diametern mättes i brösthöjd. Träd med en diameter större än 4 cm klavades på en mindre yta med 3,5 meters radie. Stamantal per hektar inom diameterklasser beräknades utifrån de klavade träden och provytans area. Från alla klavade träd på provytan gjordes ett urval av provträd, på vilka bland annat höjd, förekomst av

skador och ålder mättes. För att bestämma ålder borrades träden i brösthöjd, och borrhärdarna räknades sedan under mikroskop. Urvalet av provträd gjordes så att träd med större diameter hade en högre sannolikhet att tas ut som provträd (Fridman et al. 2014). Beståndets grundyta (tvärsnittsarean i m² av alla trädstammar i brösthöjd inom ett hektar) påverkade även hur många provträd som togs ut (minst 1 så länge det fanns träd som skulle klavas på ytan, och maximalt 3, vid >15 m²/ha) (Fridman et al. 2014).

Under den tidiga perioden var provvyternas radie endast 6,64 meter, där alla träd klavades. Under 1950-talet togs träd av alla diameterklasser ut som provträd (men endast de med diameter över 5 cm borrades för ålder), vilket under 1960-talet ändrades till träd med minst 5 cm i diameter. Under en period mellan 1954–1965 utgick dessutom uppenbara så kallade ”vrakträd” (träd som bedömdes endast duga till sekunda ved) ur provträdsuttaget, och från och med 1967 utgick träd med vissa skador som bedömdes hindra trädets överlevnad. Under den sena perioden fanns ingen sådan begränsning. Provträdsuttaget utgick från en indelning av provytan i successivt mindre delar för mindre diameterklasser, så att exempelvis alla träd med 5–10 cm i diameter inom en yta med 1,64 meters radie blev provträd. Dessutom togs provträd inom vissa diameterklasser inte ut på alla provvytor. Exakt utformning av det här systemet varierade något under perioden. Under 1954–1965 fanns även en uppdelning av borrhärdarna i ”åldersspån” (till mörken), som bara behövde tas på hälften av provvyterna samt på tall och gran i äldre bestånd (>90 år) och ”tillväxtspån” (som bara hade ett visst krav på antal årsringar och längd), som togs på övriga provvytor. Från och med 2003 började man kontinuerligt inventera inom formellt skyddade områden, vilket inte gjordes under den tidiga perioden.

2.3 Beräkningar och statistik

Tillväxthastighet mätt som genomsnittlig årsringsbredd för varje provträd beräknades enligt (1).

$$\text{Genomsnittlig årsringsbredd} = \frac{\text{Diameter under bark}}{2 \cdot \text{Ålder}} \quad (1)$$

Träd med diameter under 5 cm uteslöts då endast träd med diameter över 5 cm blev provträd under en del av den tidiga perioden. Träd där ålder inte kunnat bestämmas togs inte heller med, däremot undersöktes bortfallet av provträd där ålder inte kunnat bestämmas grafiskt för att ta reda på hur dessa var fördelade på diameterklass och typ av skog.

För att undersöka hur tillväxthastigheten varierade mellan myr, berg och produktiv skogsmark (”typ av skog”, hypotes 1) och mellan de två perioderna (hypotes 2) gjordes en ANOVA (General Linear Model) och Tukey’s HSD test i Minitab 19. Datat box-cox-transformerades inför analys för att motverka en skev

fördelning (χ^2 med optimalt λ -värde beräknat av Minitab). För att undvika påverkan från det diametervägda provträdsuttaget gjordes en uppdelning i fem diameterklasser i mm på bark (50–99 mm, 100–149 mm osv upp till ≥ 250 mm). En uppdelning i tre åldersklasser (<60 , 60–119 och ≥ 120 år) gjordes också för att undersöka om detta var en bättre förklaringsfaktor för genomsnittlig årsringsbredd än diameter. För att undersöka geografiska mönster och eventuell koppling till klimat (hypotes 3) gjordes även en uppdelning i geografiska områden (län). Då diameter och ålder är korrelerade och det inte fanns tillräckliga data för en uppdelning i mer än tre faktorer gjordes separata analyser för diameterklasser, åldersklasser och län tillsammans med huvudfaktorerna typ av skog och period. Signifikansnivån ($\alpha = 0,05$) justerades med Bonferroni-korrektion för upprepade tester ($\alpha/\text{antal tester}$).

Binär logistisk regression användes för att undersöka andelen senvuxna träd (årsringsbredd ≤ 1 mm) mellan de olika typerna av skog (hypotes 1) och de olika perioderna (hypotes 2), uppdelat på diameterklasser, åldersklasser eller geografiskt område (hypotes 3). Signifikansnivån justerades på samma sätt som för ANOVA. På grund av det begränsade antalet provträd av gran på berg (bilaga 1) så uteslöts berg ur den binära logistiska regressionsanalysen för gran. Senvuxenhet definierades som årsringsbredd ≤ 1 mm då detta sammanföll med uppdelningen i flera studier som undersökt tillväxthastighet i relation till biodiversitet och nedbrytningsprocesser (klassen ”långsamväxande ved”; 0,83–1,85 mm i Edman et al. 2006; 0,9–1,1 mm i Venugopal et al. 2016 och 0,65–1,35 mm i Runnel et al. 2021).

Antalet senvuxna träd per hektar beräknades genom att multiplicera antalet träd per hektar inom respektive diameterklass och provyta med andelen senvuxna träd för motsvarande diameterklass och typ av skog. Skillnaden i antal senvuxna träd mellan typ av skog och diameterklass undersöktes sedan med en Poisson regression (hypotes 1). Det genomsnittliga antalet träd per hektar beräknades utifrån provtytor med träd stora nog att kvalificeras som provträd (≥ 40 mm diameter i brösthöjd, ”skogbevuxen mark” nedan). Områden utan eller med mycket ung skog ingick därför inte i beräkningen, vilket innebär att de beräknade genomsnittliga antalen är högre än de skulle varit om alla ytor räknats in. Det gick därför inte heller att göra en uppskattning av det totala antalet senvuxna träd på myr, berg och produktiv skogsmark i Norrland. Diameterklasserna för antal senvuxna träd per hektar och totalt antal träd per hektar är ”upp till”-klasser, d.v.s. 101–150 i stället för 100–149, till skillnad från de andra analyserna.

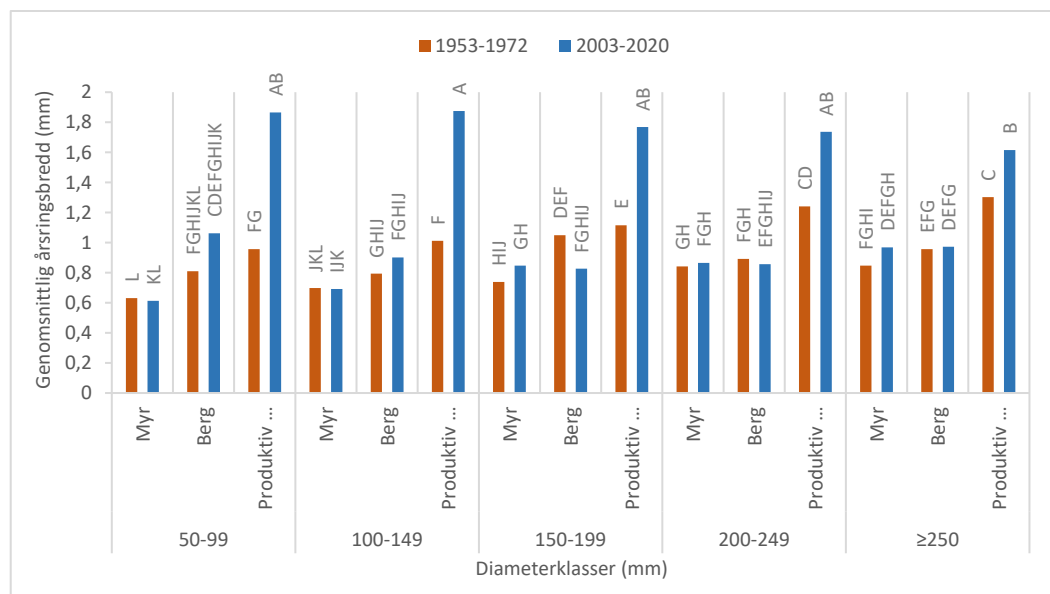
Det var bara möjligt att få fram antal träd per hektar uppdelat i diameterklasser för den senare perioden, därför kunde ingen jämförelse göras med den tidiga perioden. Däremot undersöktes huruvida det totala antalet träd (senvuxna och snabbväxande av alla storlekar) per hektar hade ökat mellan perioderna inom varje typ av skog med hjälp av en Poisson regression. Eftersom kvalifikationen för

provträd var ≥ 50 mm i diameter under en del av den tidiga perioden så användes bara provytor med provträd ≥ 50 mm. Förändringar i det totala antalet träd kunde sedan diskuteras i relation till förändringar i andel senvuxna träd mellan perioderna för att få en kvalitativ uppfattning om förändringar i antal senvuxna träd per hektar (hypotes 2).

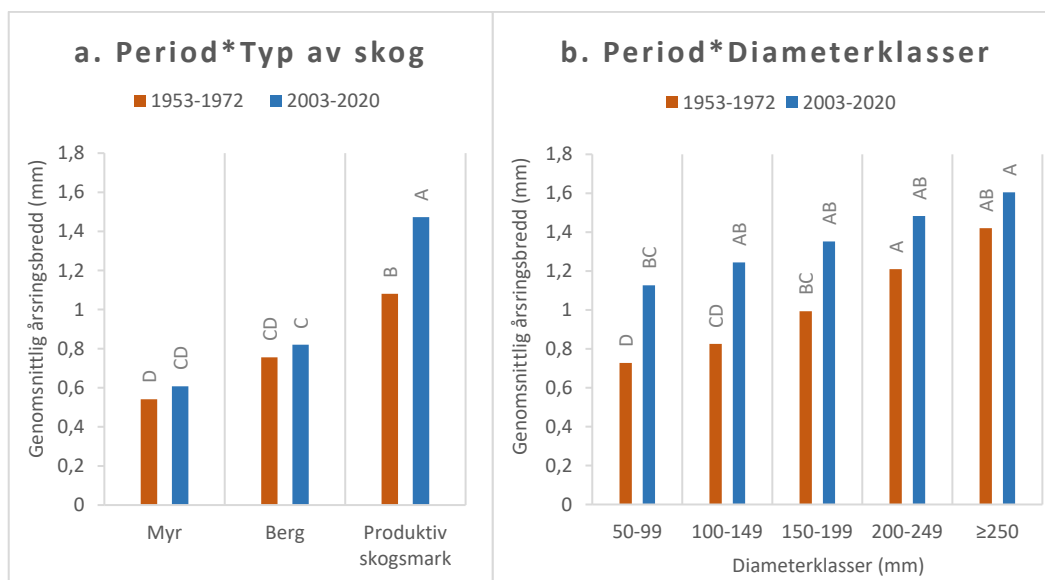
3. Resultat

3.1 Skillnader mellan myr, berg och produktiv skogsmark

Alla interaktioner var signifikanta i ANOVA för tall i diameterklasser (bilaga 2). Den genomsnittliga årsringsbredden hos tall var signifikant högre på produktiv skogsmark än impedimenten i alla diameterklasser under den senare perioden, och i de flesta under den tidiga (figur 2). Den genomsnittliga årsringsbredden var däremot inte signifikant annorlunda mellan myr och berg utom i något enstaka fall. För gran var interaktionerna period*typ av skog och period*diameterklasser signifikanta. Den genomsnittliga årsringsbredden var signifikant högre på produktiv skogsmark, och inte signifikant annorlunda mellan myr och berg (figur 3a).

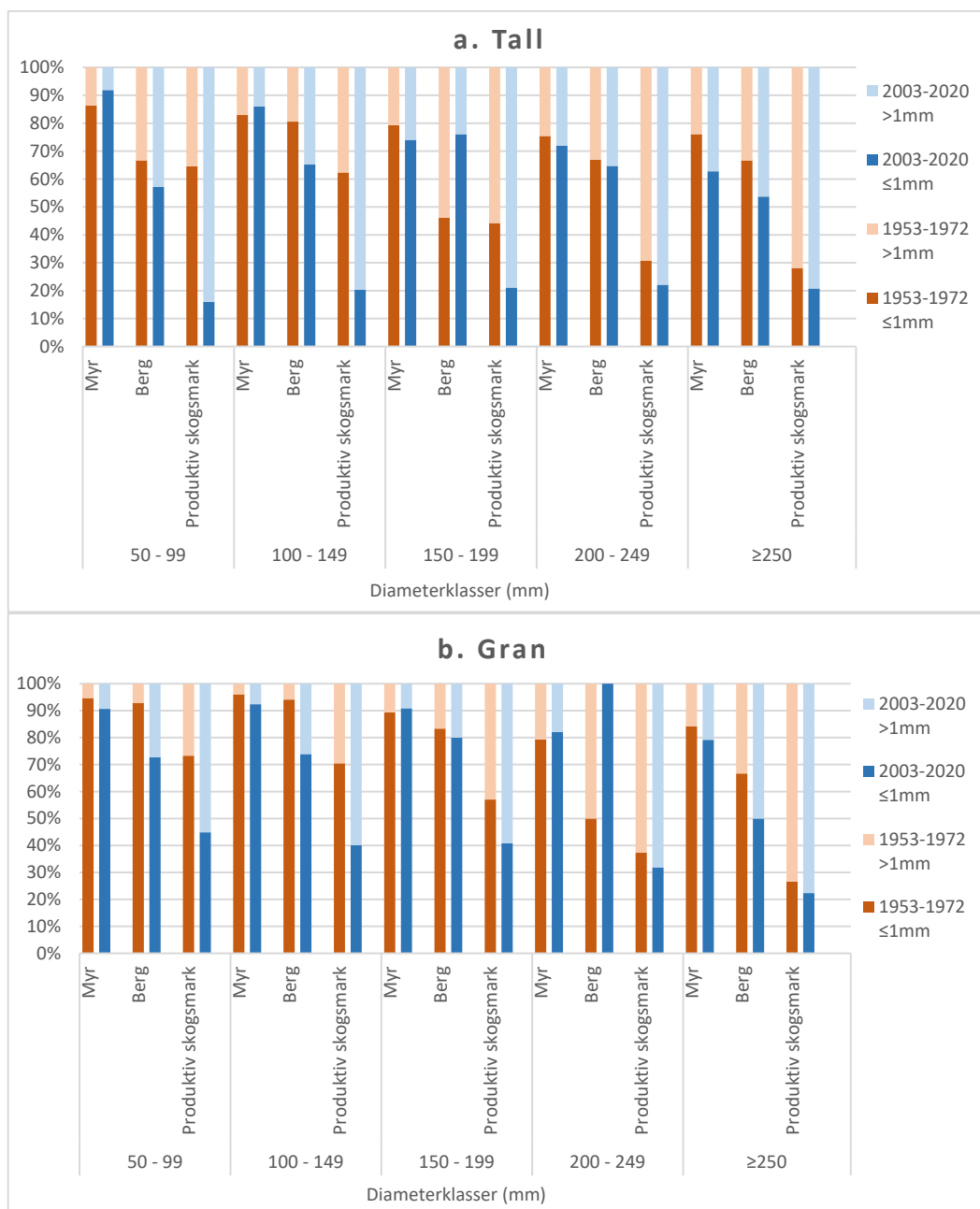


Figur 2. Genomsnittlig årsringsbredd för tall, i diameterklasser inom respektive typ av skog och period. "Produktiv ..." står för produktiv skogsmark. Staplar som inte delar en bokstav är signifikant skilda från varandra.



Figur 3. Signifikanta interaktioner för genomsnittlig årsringsbredd hos gran, a) period*typ av skog och b) period*diameterklasser. Staplar som inte delar en bokstav är signifikant skilda från varandra. På produktiv mark är perioderna kortare än vad som anges; 1953–1957 och 2016–2020.

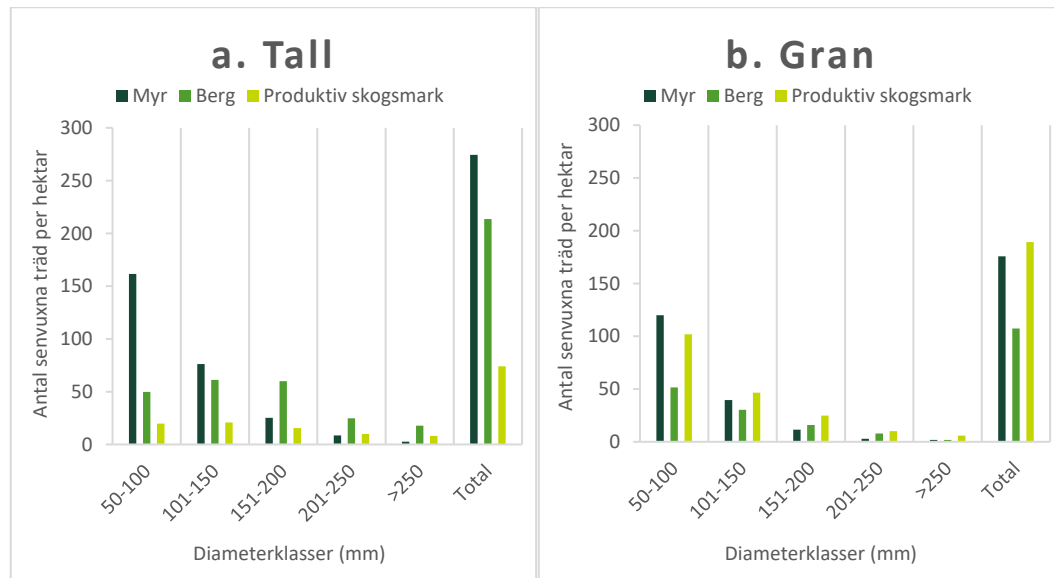
Den binära logistiska regressionen för tall i diameterklasser visade en signifikant högre sannolikhet för (större andel) senvuxenhet på myrimpediment och bergimpediment, och en signifikant lägre sannolikhet på produktiv skogsmark (figur 4a). Sannolikheten var som högst på myrimpediment, speciellt i diameterklassen 50–99 mm. Även för gran i diameterklasser var sannolikheten signifikant högre på myrimpediment och lägre på produktiv skogsmark (berg inkluderades inte i den binära logistiska regressionen för gran men visas grafiskt i figur 4b).



Figur 4. Andelar senvuxen (årsringsbredd ≤ 1 mm) a) tall och b) gran på myr, berg och produktiv mark i diameterklasser. På produktiv mark är perioderna kortare än vad som anges; 1953–1957 och 2016–2020.

Det totala antalet senvuxna tallar (≥ 50 mm i diameter) per hektar på skogbevuxen mark (med träd ≥ 40 mm i diameter) under den senare perioden var högst på myrimpediment och lägst på produktiv skogsmark (figur 5a). Det totala antalet senvuxna granar (≥ 50 mm i diameter) per hektar var något högre på produktiv skogsmark än på myrimpediment, och lägst på bergimpediment (figur 5b). Poisson regressionen visade ett signifikant högre antal senvuxna träd i klenare diameterklasser än grövre i alla typer av skog, även om antalet senvuxna tallar på

berg var något lägre bland de allra klenaste träden än de 100–200 mm i diameter. Antalet senvuxna träd per hektar i den klenaste diameterklassen var högst på myr. I de grövre diameterklasserna var dock antalet senvuxna tallar per hektar högst på berg, och antalet senvuxna granar per hektar högst på produktiv skogsmark.



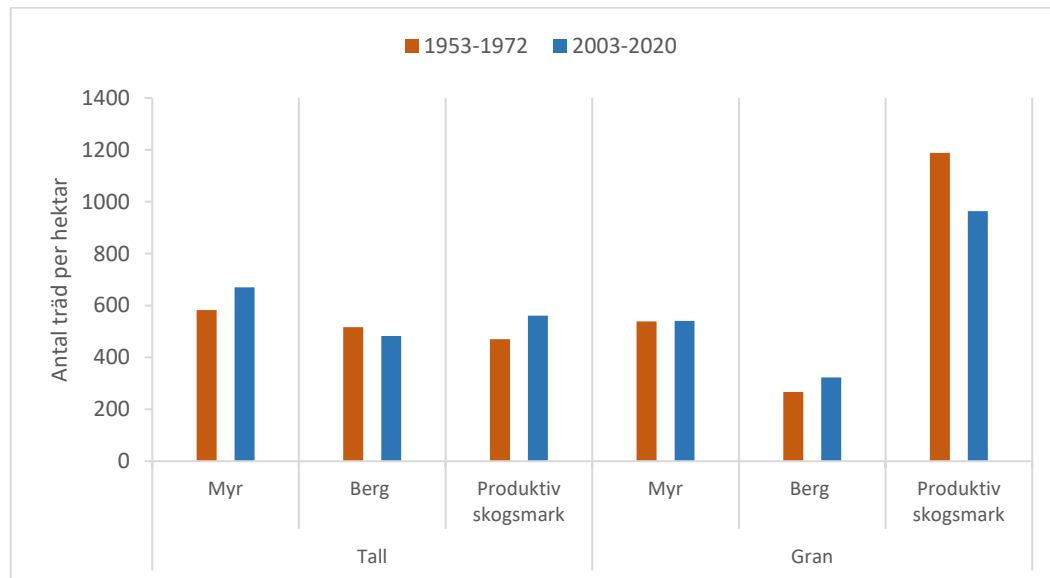
Figur 5. Antal senvuxna a) tallar och b) granar per hektar på skogbevuxen mark (med träd ≥ 40 mm i diameter) under den sena perioden inom diameterklasser och totalt. Observera att diameterklasserna skiljer sig något från övriga figurer.

3.2 Förändringar sedan 1950-talet

ANOVA för tall och gran i diameterklasser visade en signifikant ökning i genomsnittlig årsringsbredd på produktiv skogsmark mellan perioderna, vilket ökade skillnaden gentemot impedimenten betydligt (figur 2–3). Ingen signifikant förändring var urskiljbar på berg- eller myrimpediment. Den binära logistiska regressionen för tall i diameterklasser visade en signifikant minskning i andelen senvuxna tallar mellan den tidiga och sena perioden (figur 4a). Minskningen var signifikant större på produktiv skogsmark än på impedimenten, där sannolikheten för senvuxen tall minskade något eller ökade i olika diameterklasser. En signifikant minskning av sannolikheten för senvuxenhet mellan perioderna kunde även uppfattas i den binära logistiska regressionen för gran i diameterklasser. Minskningen mellan perioderna tenderade att vara högre på produktiv skogsmark än på myr (figur 4b), men interaktionen var inte signifikant ($P=0,018$).

Poisson regressionerna för det totala antalet tallar och granar (alla storlekar) per hektar visade signifikans på alla faktorer, även om R^2 -värdet var mycket lågt (bilaga 4). Antalet tallar per hektar inom skogbevuxna områden (i det här fallet med träd ≥ 50 mm) ökade signifikant på myr och produktiv skogsmark (figur 6), medan

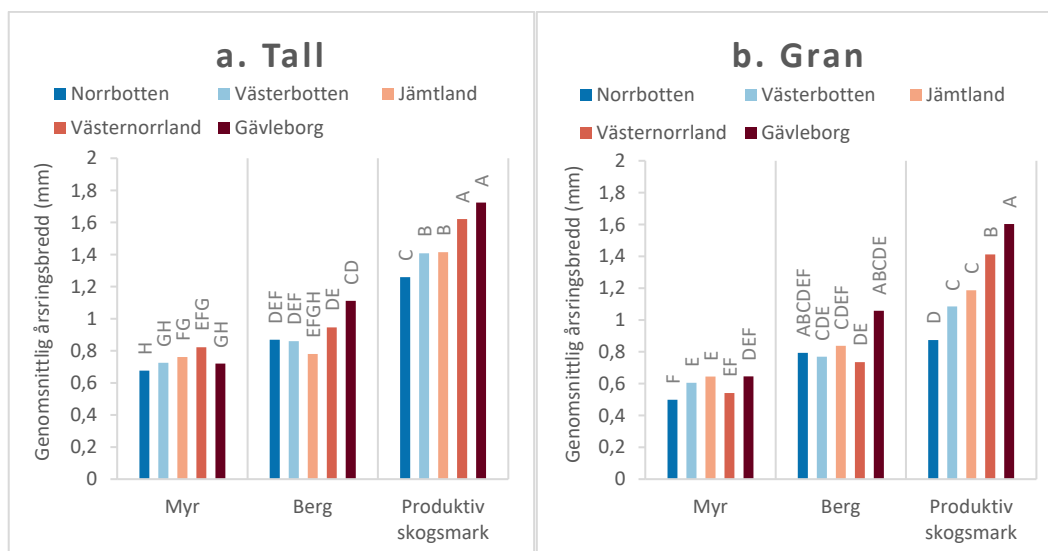
antalet granar per hektar minskade signifikant på produktiv skogsmark. Antalet tallar per hektar var likvärdigt inom alla typer av skog, medan det fanns betydligt fler granar per hektar på produktiv mark och färre på berg än på myr.



Figur 6. Antal träd (tall och gran) per hektar på skogbevuxen mark (med träd ≥ 50 mm i diameter) i Norrland under den tidiga respektive den sena perioden (1953–1957 samt 2016–2020 på produktiv skogsmark).

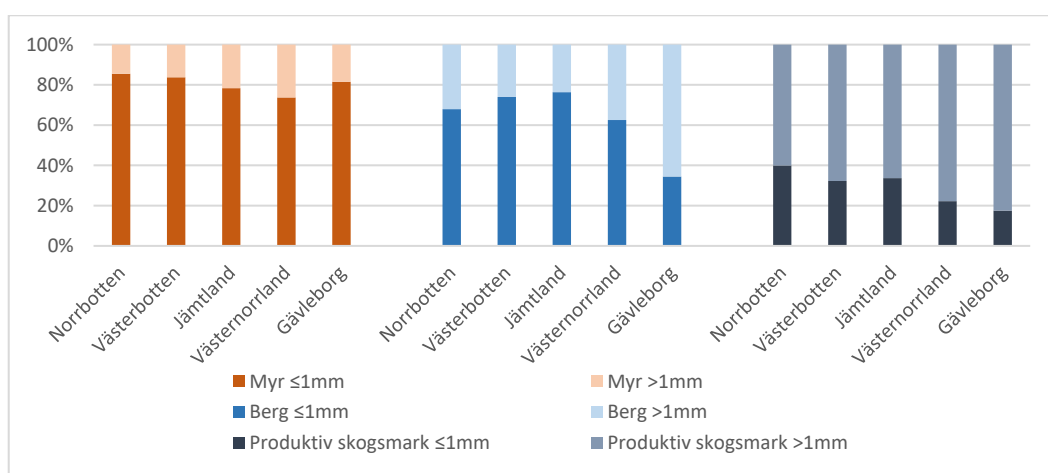
3.3 Variation mellan geografiska områden

En signifikant trend av större genomsnittlig årsringsbredd i varmare delar av Norrland fanns på produktiv skogsmark (figur 7). På myr- och bergimpediment fanns signifikanta skillnader endast mellan några av länen, men dessa skillnader följde samma trend som på produktiv skogsmark. Skillnaden mellan myr och produktiv mark var signifikant i alla län för både tall och gran. Skillnaden mellan berg och produktiv mark var signifikant i alla län för tall, men bara i Västernorrland för gran. Den genomsnittliga årsringsbredden var högre på berg än myr i Norrbotten, Västerbotten och Gävleborg för tall, men ingenstans för gran. Interaktionerna mellan period och län, liksom mellan period, typ av skog och län var inte signifikanta (bilaga 2).



Figur 7. Genomsnittlig årsringsbredd för a) tall och b) gran uppdelat på län. Staplar som inte delar en bokstav är signifikant skilda från varandra.

Den binära logistiska regressionen för andel senvuxen tall uppdelat på län visade signifikanta skillnader i sannolikhet för senvuxen tall mellan länen (figur 8), där sannolikheten var högst i Norrbotten, följt av Västerbotten och Jämtland, medan Gävle och Västernorrland uppvisade lägre sannolikhet. Den här tendensen till lägre andel senvuxen tall mot sydost fanns på produktiv mark, där inga av koefficienterna inom interaktionen typ av skog*län var signifikanta (tendensen kan alltså förklaras av de signifikanta koefficienterna för län). Trenden av lägre sannolikhet för senvuxen tall mot sydost fanns även på berg till viss del, medan den på myr var ännu mindre uttalad. Interaktionerna för period*län och period*län*typ av skog var inte signifikanta (bilaga 3). Regressionen för gran mellan länen gav mycket hög multikollinearitet (korrelation mellan faktorerna) även när bergimpedimenten exkluderats och kunde därmed inte tolkas.



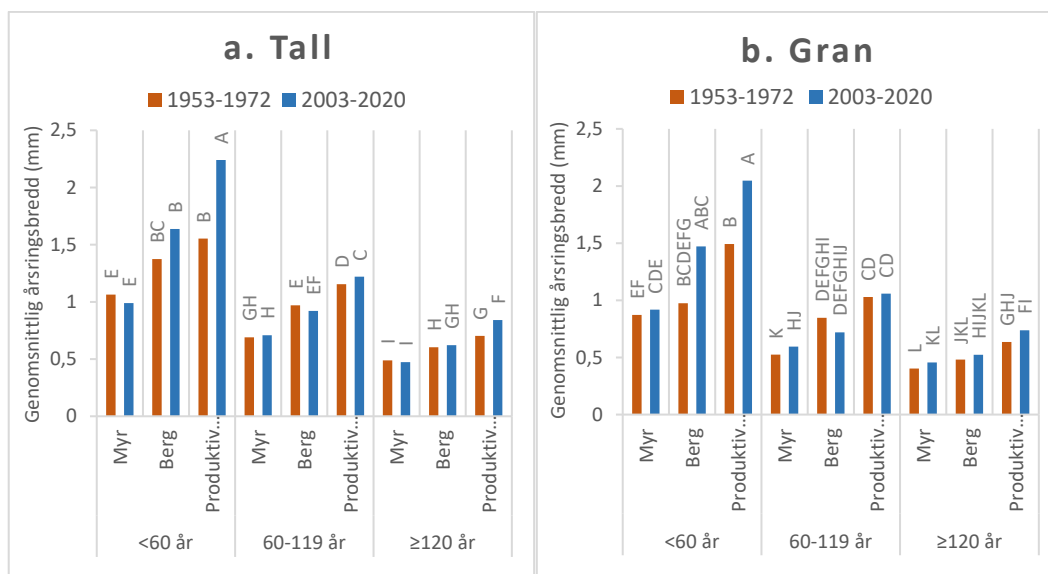
Figur 8. Andelar senvuxen tall (genomsnittlig årsringsbredd ≤ 1 mm) uppdelat på län.

3.4 Diameter och ålder

Den genomsnittliga årsringsbredden var signifikant högre i grövre diameterklasser av gran (figur 3b) och i grövre diameterklasser av tall på myr och produktiv skogsmark under den tidigare perioden (figur 2). Under den senare perioden var dock trenden nästan den motsatta för tall på produktiv mark, med störst årsringsbredd i de mindre diameterklasserna (signifikant högre årsringsbredd i klassen 100–149 mm jämfört med ≥ 250 mm). Ökningen i årsringsbredd var alltså som störst i tallar med liten diameter på produktiv skogsmark, med en fördubbling av den genomsnittliga årsringsbredden i den minsta diameterklassen. Detta stämde även för gran, men i mindre grad. Årsringsbredden var för gran fortfarande högst i de grövre diameterklasserna under den senare perioden, även om skillnaderna mellan klasserna hade minskat. Under den tidiga perioden var årsringsbredden i de mindre diameterklasserna på produktiv mark inte signifikant skild från tillväxthastigheten på bergimpediment, medan alla diameterklasser tall på produktiv mark skilde sig signifikant från de på berg och myr under den senare perioden.

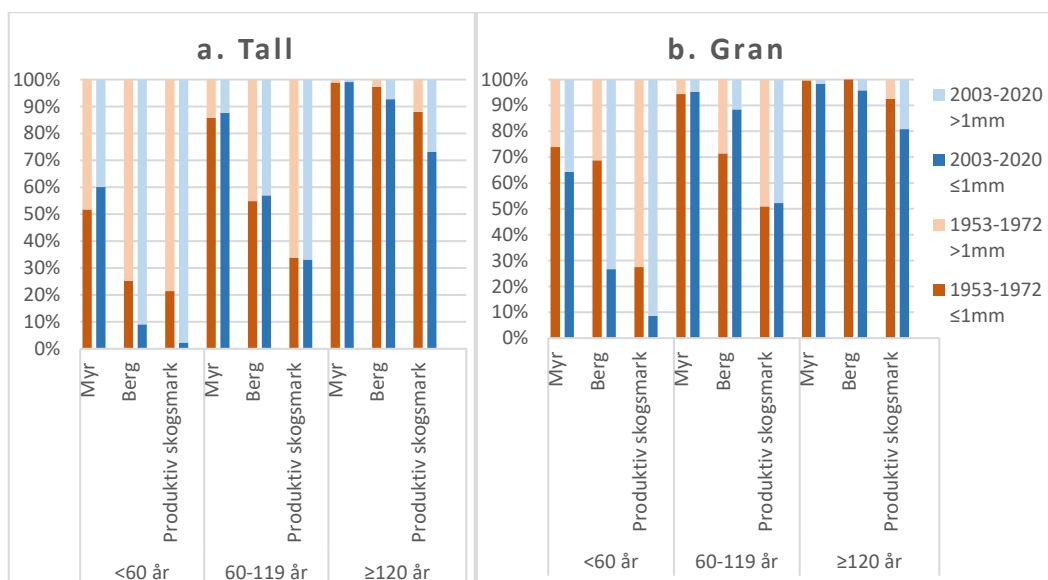
Den binära logistiska regressionen visade en signifikant större sannolikhet för senvuxen tall och gran i klenare diameterklasser, och en signifikant lägre sannolikhet i grövre diameterklasser (figur 4). Den minskade sannolikheten för senvuxenhet mellan perioderna var signifikant större i tallar och granar i diameterklassen 100–149 mm (utom för tallar på myr), liksom för tallar i diameterklassen 50–99 mm på produktiv mark. Minskningen i de klenare diameterklasserna för tall på produktiv mark ledde till att skillnaden mellan diameterklasserna under den senare perioden var mycket liten. Hos tallar i diameterklassen 150–199 på berg skedde däremot en signifikant ökning av andelen senvuxna.

Analyserna med en uppdelning i åldersklasser gav högre R^2 -värden (d.v.s. mer av variationen förklarades) än med en uppdelning i diameterklasser (bilaga 2–3). För båda trädslagen fanns en signifikant skillnad mellan åldersklasserna inom varje typ av skog, med större genomsnittlig årsringsbredd i yngre träd (figur 9). På produktiv mark ökade årsringsbredden hos båda trädslagen signifikant i de yngsta och äldsta träden, och för tall även i den intermediära åldersklassen. Ökningen var dock betydligt större i de yngsta träden.



Figur 9. Genomsnittlig årsringsbredd hos a) tall och b) gran i åldersklasser. Staplar som inte delar en bokstav är signifikant skilda från varandra.

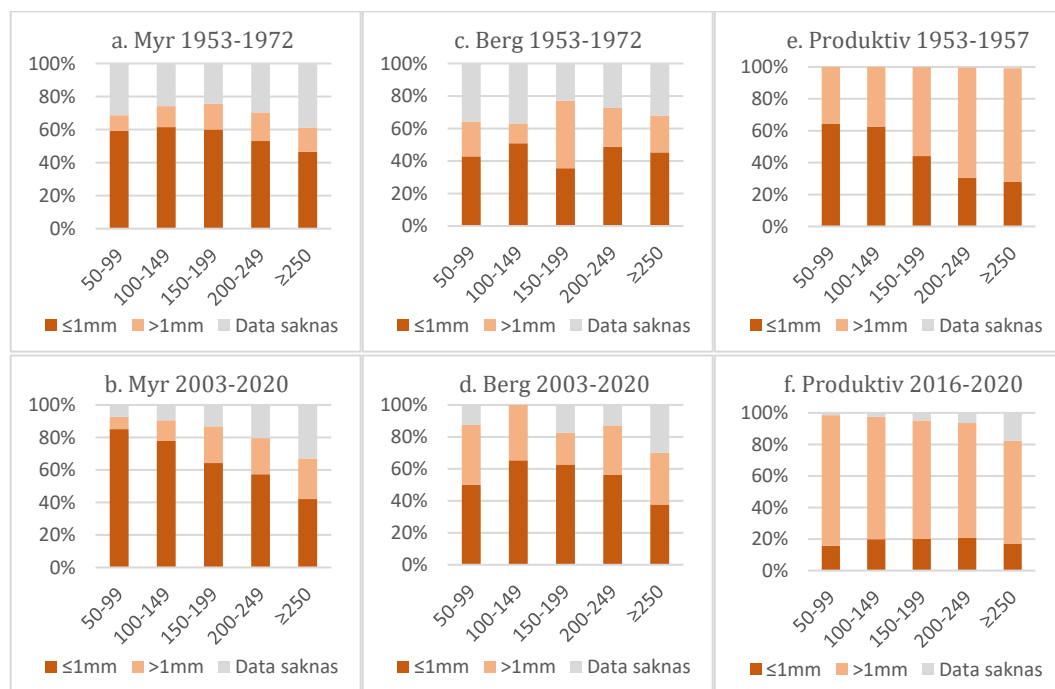
Andelen senvuxen tall och gran var signifikant högre bland de äldsta träden och lägre bland de yngsta (figur 10). Sannolikheten för senvuxen tall minskade bland de yngsta och äldsta träden på produktiv skogsmark, medan sannolikheten ökade något bland unga tallar på myr. Sannolikheten för senvuxen gran minskade också bland de yngsta och äldsta träden, medan interaktionen för typ av skog, åldersklasser och period inte var signifikant (bilaga 3).



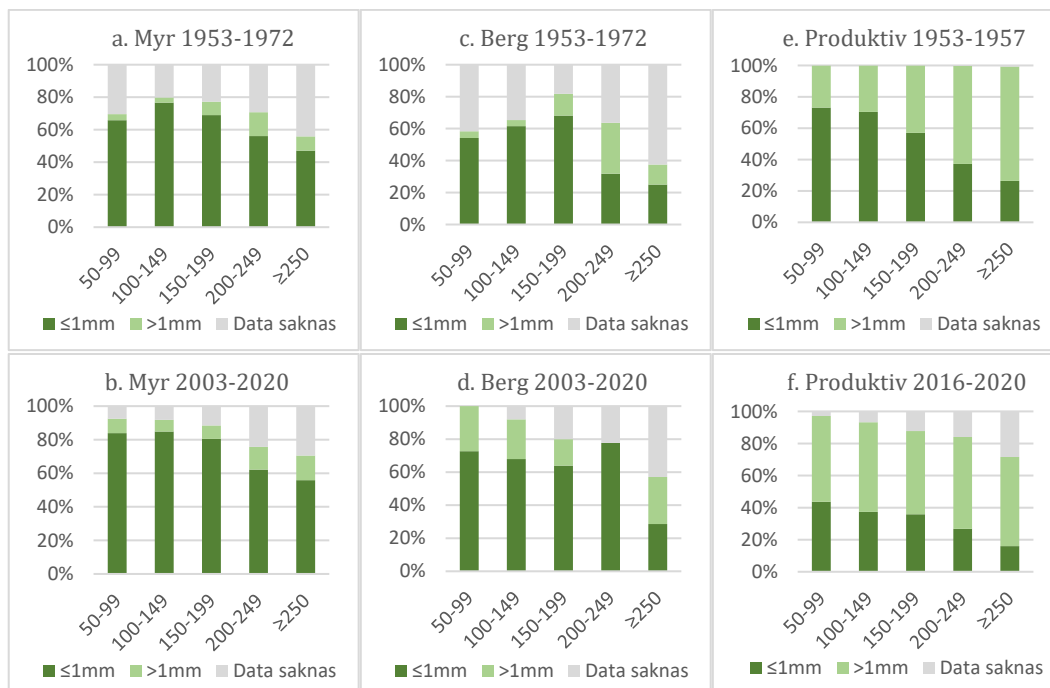
Figur 10. Andelar senvuxen a) tall och b) gran i åldersklasser. På produktiv mark är perioderna kortare än vad som anges; 1953–1957 och 2016–2020.

3.5 Bortfall av åldersdata

En del av provträden saknade bestämd ålder (figur 11–12), vilket omöjliggjorde en beräkning av genomsnittlig årsringsbredd. Bortfallet var störst på berg och myr under den tidiga perioden, där en viss tendens mot större bortfall i grövre och klenare diameterklasser kunde observeras. På produktiv skogsmark den tidiga perioden var bortfallet nästintill obefintligt, med en viss tendens mot större bortfall i grövre diameterklasser. Större bortfall i grövre diameterklasser observerades även inom alla typer av skog under den sena perioden. De kvalitativa och kvantitativa skillnaderna mellan tall och gran var små, även om bortfallet var något större för gran.



Figur 11. Andelen av provträd (tall) inom tillväxthastigheter samt provträd där ålder inte kunnat bestämmas. a) myr 1953–1972, b) myr 2003–2020, c) berg 1953–1972, d) berg 2003–2020, e) produktiv skogsmark 1953–1957, f) produktiv skogsmark 2016–2020.



Figur 12. Andelen av provträd (gran) inom tillväxthastigheter samt provträd där ålder inte kunnat bestämmas. a) myr 1953–1972, b) myr 2003–2020, c) berg 1953–1972, d) berg 2003–2020, e) produktiv skogsmark 1953–1957, f) produktiv skogsmark 2016–2020.

4. Diskussion

4.1 Skillnader mellan myr, berg och produktiv skogsmark

Den genomsnittliga årsringsbredden var högst och andelen senvuxna träd lägst på produktiv skogsmark (figur 2–4), vilket stämde överens med hypotes (1). Som förväntat var även antalet senvuxna tallar per hektar betydligt högre på berg- och myrimpediment än på produktiv skogsmark under den senare perioden (figur 5a). Resultaten stämmer även överens med tidigare studier, som har visat en lägre tillväxthastighet (mätt som genomsnittlig årsringsbredd, areatillväxt per år eller volymtillväxt per hektar och år) hos träd på berg- och myrimpediment (Johnson & Abrams 2009; Hämäläinen et al. 2018 m.fl.).

En del av skillnaden beror på definitionen av produktionsförmågan hos impediment respektive produktiv skogsmark. Medelboniteten på produktiv skogsmark 2016–2020 var 3,1 respektive 4,3 m³sk/ha och år i norra respektive södra Norrland, och den maximala boniteten 6 respektive 10 m³sk/ha och år, medan produktionen på impediment är < 1 m³sk/ha och år enligt definition (Nilsson et al. 2021). Produktiv skogsmark har även präglats av skogsbruk i större utsträckning än impedimenten, särskilt sedan förbudet på skogsbruksåtgärder på impediment 1993 (SFS 1993:553 30§; Jönsson & Snäll 2019). Eftersom många åtgärder inom skogsbruket ökar trädens tillväxthastighet (Elfving & Tegnhammar 1996; Linder et al. 1997; Östlund et al. 1997 m.fl.) så har det sannolikt lett till en större genomsnittlig årsringsbredd liksom en lägre andel senvuxna träd och täthet av senvuxna tallar på produktiv skogsmark.

Tätheten av senvuxna granar var dock något högre på produktiv skogsmark än på myrimpediment, och betydligt högre på produktiv skogsmark än på bergimpediment (figur 5b). Det hänger ihop med ett större totalt antal granar (oavsett tillväxthastighet) per hektar på produktiv skogsmark än impedimenten (figur 6). Gran är mer skuggtålig än tall (Riikonen et al. 2016), och kan därför finnas i större mängd i tät skog på produktiv mark. Gran är också mer känslig för torka (Zang et al. 2012; Gutierrez Lopez et al. 2021), vilket kan förklara det låga totala

antalet granar per hektar och antalet senvuxna granar per hektar på de torra bergimpedimenten (figur 6).

Som väntat skilde sig inte impedimenten åt i genomsnittlig årsringsbredd (figur 2, figur 3b). Återigen är det sannolikt kopplat till definitionen av impedimentens produktionsförmåga, som är densamma för myr och berg. Antalet senvuxna träd per hektar var dock högre på myrimpediment, framför allt på grund av ett högre antal klena, senvuxna träd (figur 5). Även om produktionsförmågan i volym enligt definition är densamma på impedimenten så var en större del av träden på myrimpediment klena, vilket leder till ett större antal träd totalt och ett större antal senvuxna träd.

4.2 Förändringar sedan 1950-talet

4.2.1 Produktiv skogsmark

Den genomsnittliga årsringsbredden var signifikant högre på produktiv skogsmark den senare perioden jämfört med den tidigare (figur 2). På samma sätt var andelen senvuxen tall lägre (figur 4a). Andelen senvuxen gran minskade också mellan perioderna (figur 4b), men interaktionen mellan period och naturtyp var inte signifikant. Bredare årsringar och lägre andel senvuxna träd sammanföll med hypotes (2), liksom med den ökade årliga virkesproduktionen och det ökade virkesförrådet (Nilsson et al. 2021). Elfving och Tegnhammar (1996) hittade en ökande trend i 5-års tillväxt av tvärsnittsarea hos enskilda tallar och granar på produktiv skogsmark i hela Sverige redan under perioden 1953–1992, utifrån delvis samma data som i den här studien. Det är sannolikt en följd av skogsbrukets tillväxtförhöjande åtgärder, såsom gallring, dikning, gödsling, växtförädling etc., som har ökat i användning under den senare halvan av 1900-talet (Elfving & Tegnhammar 1996; Linder et al. 1997; Östlund et al. 1997; Lundmark et al. 2013). De här metoderna höjer tillväxten genom att minska konkurrens, höja markens produktivitet eller förbättra det genetiska materialet hos träden (Elfving & Tegnhammar 1996; Linder et al. 1997; Östlund et al. 1997; Lundmark et al. 2013).

Även klimatförändringar kan tänkas spela roll i förändringen mot större årsringsbredd och lägre andel senvuxen tall (Reich & Oleksyn 2008; Weslien et al. 2009; Subedi & Sharma 2013), då medeltemperaturen under sommaren har ökat med ca 0,5 °C i Norrland mellan 1961–1990 och 1991–2018 (SMHI 2021). Däremot ökade tillväxten (i 5-års tillväxt av tvärsnittsarea) under 1953–1992, en period då temperaturen inte förändrades så mycket (Elfving & Tegnhammar 1996). Det är därför troligt att skogsbruket har varit en mer betydande faktor för genomsnittlig årsringsbredd och andelen senvuxen tall sedan 1950. Under 1900-talet har det även skett betydande kvävenedfall från luftföroreningar i Sverige, med de högsta värdena under 1980-talet (Ferm et al. 2019). Kvävenedfallet har varit

relativt litet i Norrland jämfört med södra Sverige (Ferm et al. 2019), men det är möjligt att det har haft en positiv påverkan på tillväxthastigheten hos den boreala skogen där kväve är ett begränsande näringsämne (Elfving & Tegnhammar 1996).

4.2.2 Myr- och bergimpediment

På myr och berg skedde ingen signifikant förändring i genomsnittlig årsringsbredd hos tall eller gran, och ingen entydig förändring i andel senvuxen tall mellan perioderna (figur 2–4), vilket delvis gick emot hypotes (2). Den minskade andelen senvuxen gran kunde inte enbart knytas till produktiv mark, men minskningen på myr var mycket liten i jämförelse och verkade endast uppträda i vissa diameterklasser (figur 4). Det är möjligt att skyddet från skogsbruk 1993 har gett effekt (SFS 1993:553 30§), men påverkan från skogsbruket var antagligen lägre på impediment än produktiv skogsmark redan innan skyddet infördes. Inom skogsbruket har man lagt resurser på bestånd av bäst kvalitet (d.v.s. högst produktion), eftersom det ger bättre avkastning (Elfving & Tegnhammar 1996). Dessutom har eventuella tillväxthöjande åtgärder som tillämpats på impediment (t.ex. dikning) antagligen lett till en omklassning av impedimenten till produktiv skogsmark. Det kan dock inte ha skett i så stor utsträckning, då arealerna av myr- och bergimpediment är desamma idag som under 1938–1952 (SLU 1938–1952). Det förändrade klimatet och kvävenedfall har inte heller gett någon effekt på impedimenten (om den inte lett till att de klassats om till produktiv skogsmark). Det framhäver att andra faktorer är begränsande på impedimenten i Norrland (Jasinski & Uliczka 1998), och att framtida klimatförändringar kanske inte kommer ha så stor påverkan där.

4.2.3 Antal senvuxna träd

Skillnaden i antal senvuxna träd per hektar mellan den tidiga och den sena perioden kunde inte undersökas, men det går att föra en viss kvalitativ diskussion kring förändringen av det totala antalet träd i relation till förändringen i andelar senvuxna träd. Det totala antalet granar per hektar minskade på produktiv skogsmark mellan perioderna (figur 6). Samtidigt minskade andelen senvuxna granar på produktiv skogsmark (figur 4b). Det minskade antalet granar tillsammans med den minskade andelen senvuxna granar på produktiv skogsmark innebär att även antalet senvuxna granar per hektar har minskat på produktiv skogsmark mellan perioderna. En minskning av tätheten senvuxna träd var väntad enligt hypotes (2), och visar att förändringen i andel senvuxen gran inte bara beror på en ökning av antalet snabbvuxna träd.

Antalet granar per hektar förändrades inte på myr- eller bergimpediment mellan perioderna, medan antalet tallar per hektar ökade på myr och produktiv skogsmark. Eftersom andelen senvuxna tallar och granar antingen minskade eller inte

förändrades signifikant mellan perioderna (figur 4), går det inte att dra några slutsatser om förändringen i antal senvuxna träd per hektar på myr- och bergimpediment eller antal senvuxna tallar på produktiv skogsmark. För att kunna göra det behöver man undersöka hur antalet träd är fördelade på olika diametrar.

4.3 Variation mellan geografiska områden

Den genomsnittliga årsringsbredden hos gran och tall var högre och andelen senvuxen tall lägre på produktiv skogsmark i varmare delar av Norrland än i norr och nära fjällen (figur 7–8). Detta var väntat enligt hypotes (3), och beror sannolikt på skillnaden i temperatur och vegetationsperiod (SMHI 2017a; 2017b). Den genomsnittliga boniteten på produktiv skogsmark är också lägre i norra Norrland (Nilsson et al. 2021). Att andelen senvuxen tall var mindre i varmare delar av Norrland indikerar att det varmare klimatet under 1991–2018 kan ha haft en effekt på minskningen av senvuxen tall på produktiv skogsmark, och att det skulle kunna påverka även i framtiden.

Interaktionen mellan typ av skog, län och period var inte signifikant varken för genomsnittlig årsringsbredd eller andel senvuxen tall, vilket indikerar att ökningen i genomsnittlig årsringsbredd på produktiv skogsmark inte var beroende av län. Då temperaturen har ökat olika mycket i olika delar av Norrland (SMHI 2021) så skulle en effekt av ett varmare klimat ha kunnat ge olika mycket effekt i olika län. Det skulle kunna tyda på att klimatet inte har haft så stor effekt, men det är också möjligt att den varierade temperaturökningen inte fångas upp av så stora geografiska områden.

De signifikanta skillnader som fanns i genomsnittlig årsringsbredd mellan länen på myr och berg följde samma mönster som på produktiv skogsmark, d.v.s. län längre söderut eller i lägre belägna områden hade högre genomsnittlig årsringsbredd. En signifikant trend av lägre andel senvuxen tall i varmare delar av Norrland fanns även på berg, och mellan några enstaka län på myr. Det fanns även en skillnad mellan myr och berg inom vissa län. Enligt definitionen av impedimenten så borde skillnader mellan olika geografiska områden eller mellan myr och berg inte finnas. Det skulle kunna bero på en annorlunda fördelning av diametrar, då många klena träd med stor årsringsbredd kan ge samma volymproduktion som få träd med liten årsringsbredd. I analysen mellan län gjordes ingen uppdelning av provträden i diameterklasser, vilket gör resultatet osäkert. Dessutom är det inte bara klimatet som varierar mellan länen, utan även skogshistoria (Linder & Östlund 1992), markförhållanden (SGU u.å.) med mera. En mer renodlad klimateffekt skulle kunna isoleras med en analys på genomsnittlig årsringsbredd och andel senvuxna träd gentemot temperatursumma eller liknande.

4.4 Diameter, ålder och trädslag

Ett träds storlek är en viktig faktor för många vedlevande organismer (Stokland et al. 2012), och storlek är korrelerat till ålder (Lie et al. 2009; Stokland et al. 2012). Ålder visade sig vara en bättre förklaringsfaktor för genomsnittlig årsringsbredd än diameter (bilaga 2–3), vilket gör det intressant att även lyfta hur den genomsnittliga årsringsbredden varierar mellan åldersklasserna. Den genomsnittliga årsringsbredden var generellt som högst och andelen senvuxna träd som lägst i de grövre diameterklasserna (figur 2–4), liksom i de yngre åldersklasserna (figur 9–10). Antalet senvuxna träd per hektar var också som lägst i de grövre diameterklasserna (figur 6). Det tar längre tid för ett långsamväxande träd att nå en viss diameterklass, samtidigt som gamla träd (med grövre diameter men lägre genomsnittlig årsringsbredd) har minskat i antal sedan början av 1900-talet (Andersson & Östlund 2004). En långsam genomsnittlig tillväxthastighet leder till en längre livslängd (Johnson & Abrams 2009), vilket förklarar varför den genomsnittliga årsringsbredden var lägst och andelen senvuxna högst i de äldre träden. En mindre årsringsbredd i gamla träd beror även på att omkretsen ökar, vilket innebär att en likartad volymtillväxt leder till en mindre årsringsbredd (Johnson & Abrams 2009).

Den genomsnittliga årsringsbredden ökade och andelen senvuxna tallar minskade som mest mellan perioderna i de klenare diameterklasserna och den yngsta åldersklassen på produktiv mark. Detta ledde till ett omkastat mönster, med högre genomsnittlig årsringsbredd och lägre andel senvuxen tall i de klenare diameterklasserna på produktiv mark under den sena perioden (figur 2). Den genomsnittliga årsringsbredden hos gran visade också en signifikant ökning mellan perioderna endast i just de mindre diameterklasserna (figur 3b). Vissa av skogsbrukets tillväxthöjande åtgärder har i större utsträckning påverkat klenare och yngre träd, såsom den minskade konkurrensen efter slutavverkning och gallring vid kronslutning (Östlund et al. 1997). Förekomsten av små, senvuxna, så kallade undervuxna träd lär ha minskat betydligt (Elfving & Tegnhammar 1996). Skog som berörts av nyare metoder t.ex. växtförädling och förnygringsmetoder har inte hunnit växa sig in i de grövsta diameterklasserna och äldre åldersklasserna (Elfving & Tegnhammar 1996), vilket skulle kunna innebära en fördröjd effekt och att den genomsnittliga årsringsbredden kommer öka i de grövre diameterklasserna och äldre åldersklasserna i framtiden.

Elfving och Tegnhammar (1996) fann också en större ökning i tillväxt (5-års tillväxt av tvärsnittsarea) i yngre åldersklasser av tall, men i äldre åldersklasser av gran (>80 år). Resultaten från det här arbetet visade en större ökning i den genomsnittliga årsringsbredden hos äldre träd (≥ 120 år) än hos träd 60–119 år gamla. Eventuellt kan vissa skogsbruksåtgärder ha påverkat just äldre bestånd, t.ex. gödsling inför slutavverkning (Östlund et al. 1997), eller äldre träd (kvarlämnade fröträd på kalhyggen, en minskning av undervuxna träd). Johnson och Abrams

(2009), som också hittade en oväntad trend av ökande tillväxt (i tvärsnittsarea per år) med ålder i gamla (>300 år) träd, menade att det kunde bero på en mängd faktorer relaterade till klimatförändringar och förändrad markanvändning.

Tall hade generellt något större genomsnittlig årsringsbredd än gran, och något lägre andel senvuxna träd (figur 2–4). Det stämmer överens med en generellt lägre volymtillväxt hos gran än tall i Norrlands inland (Nilsson et al. 2012). Ökningen av genomsnittlig årsringsbredd och minskningen av andel senvuxna träd var också mindre hos gran än tall. Tall verkar gynnas mer av kalhyggen och gödsling än gran (Strand et al. 2006; Bergh et al. 2014), vilket skulle kunna ha lett till en högre tillväxt och större förändring hos tall. Tall och gran var ungefär lika vanliga på myr, medan tall var vanligare på berg och gran vanligare på produktiv mark (figur 6). Det speglar tallens torktålighet och låga skuggtolerans, jämfört med granens högre skuggtolerans och behov av en fuktig miljö (Zang et al. 2012; Riikonen et al. 2016; Gutierrez Lopez et al. 2021). Tall föredras också för nyplantering i norra Sverige (Ara et al. 2021), vilket kan ha lett till en större påverkan på tall, liksom till en ökning av tall och minskning av gran generellt på produktiv mark.

4.5 Implikationer för biologisk mångfald, miljö och naturvård

Död ved är ett substrat som minskat dramatiskt i mängd under det storskaliga skogsbruket, och har lett till minskande populationer av många vedlevande arter (Linder & Östund 1998; Siitonen 2001 m.fl.). En minskning av mängden senvuxen ved innebär en ytterligare stress på vedlevande arter som behöver ett långt kolonisationsfönster eller lång tid för reproduktion (Sandström et al. 2018), liksom arter som har svårt att hävda sig mot konkurrerande generalister i snabbvuxen ved (Edman et al. 2006; Runnel et al. 2021). Eftersom minskningen av senvuxenhet hos levande träd föregår en minskning av senvuxen ved så finns en fördröjning i påverkan på vedlevande arter. Det är därför viktigt att ta hänsyn till trenden av minskande andel senvuxna tallar och minskande antal senvuxna granar på produktiv skogsmark inom naturvården och inom skogsbruket så snart som möjligt. Att exempelvis skapa eller lämna kvar endast snabbvuxen död ved är inte tillräckligt för vissa vedlevande organismer (Runnel et al. 2021). Att skapa senvuxen död ved kräver ett mer långsiktigt tänkande (Runnel et al. 2021), speciellt när senvuxna träd blir alltmer sällsynta på produktiv mark. Samtidigt föredrar majoriteten arter snabbvuxen ved och skapandet av snabbvuxen ved kan därmed vara effektivt för fler arter på kort sikt (Runnel et al. 2021).

Den högre tätheten av senvuxna träd på impediment innebär att de har en viktig roll för biodiversitet knuten till senvuxen ved. I och med att andelen senvuxna träd inte minskat i samma utsträckning på impedimenten har deras betydelse även ökat.

Tätheten av senvuxna träd var högst på myr, men majoriteten av dessa träd var mindre än 100 mm i diameter (figur 5). Senvuxna tallar i grövre diameterklasser var i stället vanligare på bergimpediment, och senvuxna granar i grövre diameterklasser var vanligare på produktiv skogsmark. Produktiv skogsmark innefattar även en större heterogenitet av levnadsförhållanden (Gjerde et al. 2005; Härmäläinen et al. 2018). Det är inte säkert att alla arter som lever i senvuxen ved gynnas av de övriga förhållandena på impedimenten. De olika typerna av skog kan därmed ha betydelse för vedlevande arter med olika behov.

Volymen död ved på impedimenten är också låg och återhämtar sig fortfarande från tidigare skogsbruk (Jasinski & Uliczka 1998; Wikars 2014). På grund av den mycket större arealen produktiv skogsmark i Norrland (Nilsson et al. 2021) blir det totala antalet senvuxna träd högre där, men för vedlevande arter är tätheten av substrat avgörande (Stokland et al. 2012). Dessutom kommer majoriteten av de senvuxna träden på produktiv skogsmark att tas om hand i stället för att bilda död ved tillgänglig för vedlevande arter (Siitonen 2001). Relativt orörda impediment har många värdefulla strukturella egenskaper (Sandström et al. 2018; 2020), och restaureringsåtgärder riktade mot impediment skulle kunna gynna just förekomsten av senvuxen död ved och de arter som är beroende av den (Runnel et al. 2021).

Diameter är en viktig faktor för biodiversitet (Stokland et al. 2012), och arter knutna till stora träd och grov död ved har minskat till följd av ett selektivt uttag av stora träd i det tidiga skogsbruket och ett efterföljande kalhyggesbruk med korta rotationsperioder (Linder & Östlund 1992; Siitonen 2001; Eide et al. 2020). Diameter är även starkt korrelerat till ålder, och det kan vara svårt att separera de här faktorerna i arters krav på habitat (Stokland et al. 2012). Den genomsnittliga årsringsbredden och andelen senvuxna träd förändrades inte i lika stor grad i större och äldre träd som i små och unga träd (figur 1; figur 8), vilket innebär att det inte har påverkat arter beroende av stora, gamla träd i samma utsträckning. Med tiden kommer däremot även dagens äldre skog, som inte påverkats av kalhyggesbruk än, att slutavverkas och ersättas av en mer snabbvuxen ung skog. En ökad genomsnittlig tillväxthastighet kan även komma att leda till att färre träd kan bli riktigt gamla (Johnson & Abrams 2009).

Förutom biologisk mångfald kan en skiftning mot mer snabbvuxen ved påverka kolbalansen i skogen. Den snabba nedbrytningen av snabbvuxen ved (Edman et al. 2006; Venugopal et al. 2016) leder till en snabbare frigörelse av den kol som finns lagrad i den döda veden, vilket skulle minska lagringstiden för kol i skogen. Samtidigt leder förstås den högre tillväxthastigheten till en större tillförsel av död ved, vilket skulle kunna kompensera för förlusten (Weslien et al. 2009).

4.6 Trender i andra delar av Sverige och världen

Den låga produktiviteten i de klimatbetingade impedimenten fjäll och fjällbarrskog gör att de kan förväntas ha en stor andel senvuxna träd, precis som berg och myrimpediment. Fjällbarrskog har ofta även en stor volym död ved (Fridman et al. 2020), och kan därför vara av betydelse för vedlevande biodiversitet som på olika sätt är beroende av senvuxen ved (även om det kalla klimatet utesluter en del arter). Eftersom fjällnära skog (barr- och björkskog) är begränsad av det kalla klimatet så har ökningen i temperatur under 1900-talet lett till en ökning av tillväxthastighet och en förflyttning av trädgränsen uppåt i vissa områden (Grace et al. 2002; Kullman 2002). Lokalt kan alltså mängden senvuxna träd ha minskat, medan nya områden koloniserats av senvuxna träd. Renbete och andra störningar har dock också en stor påverkan på trädgränsen (Grace et al. 2002; Dalen & Hofgaard 2005) och skulle eventuellt kunna motverka en ökad tillväxthastighet och/eller förhindra etableringen av nya områden med senvuxna träd.

Även om det här arbetet endast har omfattat Norrland så kan man dra vissa paralleller till andra delar av Sverige och världen. En ökad 5-års tillväxt i tvärsnittsarea av tall och gran har utspelat sig även i södra Sverige, även om den 1992 var mindre än i norra Sverige (Elfving & Tegnhammar 1996). Däremot kan varmare, torrare somrar i södra Sverige till följd av klimatförändringar ha en negativ påverkan på tillväxt, speciellt på den mindre torktåliga granen (Kellomäki et al. 2008). De närliggande länderna Norge och Finland har en liknande skogshistoria (Siitonen 2001) och en liknande minskning av andelen senvuxna träd skulle mycket väl kunna ha skett där. Områden nära trädgränsen i andra delar av Europa har eller kan komma att påverkas av förändringar i klimatet (Grace et al. 2002). Johnson och Abrams (2009) fann tendenser av ökad tillväxt (i både årsringsbredd och tvärsnittsarea per år) hos åtta trädarter i östra USA, och härledde dem till ett förändrat klimat och markanvändning. Eventuella konsekvenser för vedlevande arter kan alltså komma att förekomma även på andra håll i världen.

4.7 Felkällor

4.7.1 Skillnader i inventeringsmetodik

Skillnader i provträdsurvalet under den tidiga och den sena perioden försvårar jämförelser mellan perioderna. Under den tidiga perioden var större träd mer överrepresenterade än under den senare perioden, eftersom det inte fanns något maximalt antal träd som kunde bli provträd på en yta (Fridman et al. 2014). Eftersom andelen senvuxna träd generellt var lägre i de större diameterklasserna, så kan den beräknade andelen senvuxna träd under den tidiga perioden ha blivit något lägre än det egentligen var. Med en uppdelning i diameterklasser framkom

dock liknande resultat som utan uppdelningen (d.v.s. uppdelning i åldersklasser eller län i stället), vilket tyder på att detta inte hade en så stor kvalitativ påverkan.

Träd med vissa skador utgick ur provträdsuttaget under den tidigare perioden. Eftersom skadade träd växer långsammare (Lim et al. 2021) kan detta innebära att andelen senvuxna träd egentligen var något högre och minskningen fram till den senare perioden något större än vad som framkom i den här studien. Elfving och Tegnhammar (1996), som delvis använde samma data, jämförde däremot resultatet från sin modell med och utan skadade träd och fann då att skillnaden i andelen skadade träd under perioden 1953–1992 inte påverkade deras resultat.

Skyddad skog inventerades inte under den tidiga perioden, vilket kan ha lett till en underskattning av andelen senvuxna träd då dessa områden inte påverkats av skogsbruket i lika hög grad. Andelen skyddad skog var dock betydligt lägre (ca 100 000 ha) under den tidiga perioden jämfört med den sena (ca 2 500 000 ha) (SCB & Naturvårdsverket 2021), och påverkan på resultatet lär därmed vara liten.

4.7.2 Bortfall av åldersdata

Ytterligare en osäkerhetskälla är provträden där ålder inte kunnat bestämmas (figur 11–12), ifall någon årsringsbredd är vanligare bland de träden. Eftersom åldersbortfallet inte är jämnt fördelat på diameterklasserna kan detta påverka jämförelsen mellan dessa. Speciellt större träd saknade åldersbestämning oftare än små träd. Detta skulle kunna bero på röta, en svårighet att nå in till märken eller att få ut en hel borrhäla.

Elfving och Tegnhammar (1996) testade även sin modell med och utan träd som saknade bestämd ålder, och fann då att modellen med träd som saknade bestämd ålder reducerade trenden av ökad tillväxt (i 5-års tillskott av tvärsnittsarea) något. Eftersom andelen träd som saknade bestämd ålder ökade under deras undersökta period 1953–1992 tyder det på att långsamväxande träd är något överrepresenterade bland de som saknar bestämd ålder (Elfving & Tegnhammar 1996). Det kan exempelvis bero på att sjuka och skadade träd med nedsatt försvar oftare drabbas av röta (Stokland et al. 2012). Om så är fallet så skulle andelen senvuxna träd vara större i de grövre diameterklasserna än vad som visats här, och kanske mer jämnt fördelad (figur 4). På samma sätt skulle den genomsnittliga årsringsbredden vara lägre i de större diameterklasserna (figur 2–3). Däremot finns en tydlig skillnad mellan diameterklasserna på produktiv mark 1953–1957, då de ej åldersbestämda träden var mycket få (figur 11e; 12e). En del av provträden under 1953–1972 borrades inte till märken, så att endast tillväxten de senaste 10–25 åren bestämdes, vilket också kan ha lett till en del bortfall. Detta lär dock inte ha drabbat någon viss årsringsbredd mer än någon annan.

4.7.3 Antal provträd och periodernas längd

De fåtaliga provträden på bergimpediment skapade mycket osäkerhet i analyserna, speciellt för gran. Uppdelningen i så pass många faktorer ledde till att vissa kategorier innehöll mycket få provträd på bergimpedimenten. Resultatet att bergimpediment i flera fall inte kunde skiljas från myr eller produktiv mark, och att ingen förändring skett på bergimpediment kan därför behöva tolkas med viss försiktighet. Det är möjligt att skillnader i själva verket finns, men att dessa inte kunnat upptäckas statistiskt till följd av att det inte finns tillräckligt med data. En obalanserad ANOVA gör också analysen mer känslig.

Något olika perioder användes för produktiv skogsmark och impedimenten. En jämförelse över så lång tid som möjligt var önskad och därför användes bara data från de fem första respektive sista åren i 20-årsperioderna för produktiv skogsmark, medan längre perioder behövdes för att få tillräckliga data på impedimenten. Att perioderna inte var centrerade kring samma ”medelår” innebär att linjära trender kan ha blivit mer uttalade på produktiv mark, och att jämförelser mellan produktiv skogsmark och impedimenten inom respektive period var mer osäkra. Exempelvis kanske en förändring mellan perioderna på myr och berg kunnat upptäckas om man hade kunnat jämföra samma korta perioder som för produktiv mark.

4.7.4 Definitionen av impediment

Definitionen av impediment begränsar hur hög tillväxthastigheten och därmed den genomsnittliga årsringsbredden kan bli där. Skulle tillväxthastigheten öka på impedimenten så skulle de till slut klassas om som produktiv mark. Denna definition skulle på så sätt kunna hindra detektion av eventuella öknings av tillväxthastigheten på impediment, och resultera i den avsaknad av förändring som kunde ses i det här arbetet. Någon storskalig omklassning av myr- och bergimpediment till produktiv mark verkar dock inte ha skett, då arealerna är i stort sett desamma nu som under 1938–1952 (Nilsson et al. 2021; SLU 1938–1952). Det hade dock varit intressant att göra en uppdelning av provträden på den produktiva skogsmarken i bonitetsklasser för att kunna jämföra impedimenten med angränsande bonitetsklasser (produktion strax över 1 m³sk/ha och år).

4.8 Slutsatser

Det här arbetet har kartlagt variationer och förändringar i genomsnittlig årsringsbredd, liksom andel och antal senvuxna tallar och granar på myr, berg och produktiv skogsmark.

- (1) Produktiv skogsmark har en mindre andel senvuxna granar och tallar, liksom en högre genomsnittlig årsringsbredd än impedimenten myr och

(förutom andel senvuxen gran) berg. Även tätheten senvuxna tallar var lägre på produktiv skogsmark än på myr och berg under den senare perioden. Detta var väntat, eftersom definitionen av impediment anger att de har en lägre tillväxt per ytenhet än produktiv skogsmark, men även på grund av en större påverkan från skogsbruket på produktiv mark. Tätheten grova senvuxna granar var däremot högre på produktiv skogsmark än impedimenten.

- (2) Det har skett en kraftig ökning av genomsnittlig årsringsbredd och minskning av andelen senvuxen tall på produktiv skogsmark sedan 1950-talet, medan impedimenten står relativt oförändrade. Förändringen på produktiv skogsmark var störst i klenare och yngre träd och kan sannolikt härledas till tillväxthöjande åtgärder som börjat tillämpas inom skogsbruket under den senare halvan av 1900-talet, även om kvävenedfall och en ökad temperatur kan ha bidragit. Även antalet senvuxna granar per hektar har minskat på produktiv skogsmark, medan trender för tall och för granar på berg och myr behöver undersökas mer.
- (3) Den genomsnittliga årsringsbredden var högre och andelen senvuxen tall lägre på produktiv skogsmark i varmare och mer låglänta delar av Norrland. Detta indikerar en viss känslighet för variationer i temperatur, och framtida uppvärmning skulle kunna öka den genomsnittliga årsringsbredden ytterligare hos träd på produktiv skogsmark. En tendens till samma mönster kunde ses på impedimenten, men bara mellan vissa län, vilket tyder på att impedimenten begränsas av andra faktorer än temperatur.

Den minskade andelen senvuxna träd, den större genomsnittliga årsringsbredden och den minskade tätheten senvuxna granar på produktiv skogsmark kan komma att innebära en ytterligare minskning av vedlevande arter som är beroende av senvuxen ved. I och med att ingen större förändring skett på impedimenten så har deras relativa betydelse för substratet senvuxen ved sannolikt ökat, och skulle kunna utgöra ett målobjekt för naturvård. Det är däremot inte säkert att de kan ersätta senvuxen ved på produktiv mark, och därför är det viktigt att förändringen på produktiv mark uppmärksammas och fortsätter kartläggas. Mer kunskap behövs för att utvärdera vilka risker som finns med en minskad andel senvuxen ved och potentiella möjligheter att motverka minskningen.

Referenser

- Andersson, R. & Östlund, L. (2004). Spatial patterns, density changes and implications on biodiversity for old trees in the boreal landscape of northern Sweden. *Biological Conservation*. 118, 443–453. doi:10.1016/j.biocon.2003.09.020
- Ara, M., Barbeito, I., Kalén, C. & Nilsson, U. (2022). Regeneration failure of Scots pine changes the species composition of young forests. *Scandinavian Journal of Forest Research*. 37, 14–22. doi:10.1080/02827581.2021.2005133
- Arias, P.A., Bellouin, N., Coppola, E., Jones, R.G., Krinner, G., Marotzke, J., Naik, V., Palmer, M.D., Plattner, G.-K., Rogelj, J. et al. (2021). *Technical Summary*. In *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Masson-Delmotte, V., Zhai, P., Pirani, A., Connors, S.L., Péan, C., Berger, S., Caud, N., Chen, Y., Goldfarb, L., Gomis, M.I., Huang, M. et al. (eds.)]. Cambridge, UK and New York, NY, USA: Cambridge University Press. doi:10.1017/9781009157896.002.
- Bergh, J., Nilsson, U., Allen, H.L., Johansson, U. & Fahlvik, N. (2014). Long-term responses of Scots pine and Norway spruce stands in Sweden to repeated fertilization and thinning. *Forest ecology and management*. 320, 118–128. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.02.016>
- Cederberg, B., Ehnström, B., Gärdenfors, U., Hallingbäck, T., Ingelög, T. & Tjernberg, M. (1997). *De träd bärande impedimentens betydelse för rödlistade arter*. (ArtDatabanken Rapporterar 1). Uppsala: ArtDatabanken, SLU.
- Cowling, E.B. & Merrill, W. (1966). Nitrogen in wood and its role in wood deterioration. *Canadian Journal of Botany*. 44, 1539–1554.
- Crockatt, M.E. & Bebb, D.P. (2015). Edge effects on moisture reduce wood decomposition rate in a temperate forest. *Global Change Biology*. 21, 698–707. doi: 10.1111/gcb.12676
- Dalen, L. & Hofgaard, A. (2005). Differential Regional Treeline Dynamics in the Scandes Mountains. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. 37, 284–296. doi:10.1657/1523-0430(2005)037[0284:drtdit]2.0.co;2
- Dix, N.J. & Webster, J. (1995). *Fungal ecology*. London: Chapman & Hall.
- Edman, M., Möller, R. & Ericson, L. (2006). Effects of enhanced tree growth rate on the decay capacities of three saprotrophic wood-fungi. *Forest Ecology and Management*. 232, 12–18. doi:10.1016/j.foreco.2006.05.001
- Eide, W., Ahmæ, K., Bjelke, U., Nordström, S., Ottosson, E., Sandström, J. & Sundberg, S. (reds.) (2020). *Tillstånd och trender för arter och deras livsmiljöer* –

- rödlistade arter i Sverige 2020*. SLU Artdatabanken rapporterar 24. SLU Artdatabanken, Uppsala.
- Elfving, B. & Tegnhammar, L. (1996). Trends of Tree Growth in Swedish Forests 1953–1992: An Analysis Based on Sample Trees from the National Forest Inventory. *Scandinavian Journal of Forest Research*. 11, 26–37. ISSN 0282-7581
- Ferm, M., Granat, L., Engardt, M., Pihl Karlsson, G., Danielsson, H., Karlsson, P.E. & Hansen, K. (2019). Wet deposition of ammonium, nitrate and non-sea-salt sulphate in Sweden 1955 through 2017. *Atmospheric Environment: X*. 2, 100015. <https://doi.org/10.1016/j.aeaoa.2019.100015>
- Fridman J., Holm S., Nilsson M., Nilsson P., Ringvall A.H. & Ståhl G. (2014). Adapting National Forest Inventories to changing requirements – the case of the Swedish National Forest Inventory at the turn of the 20th century. *Silva Fennica*. 48(3), 1095. <https://doi.org/10.14214/sf.1095>
- Fridman, J., Nilsson, P. & Roberge, C. (2020). Tema: Den döda veden. I: Nilsson, P., Roberge, C. & Fridman, J. *Skogsdata 2020*. Umeå: Institutionen för skoglig resurshållning, SLU.
- Gessler, C. (1998). Impedimentens potentiella betydelse för biologisk mångfald: En studie av myr- och bergimpediment i ett skogslandskap i Västerbotten. (Arbetsrapport 45). Sveriges Lantbruksuniversitet. Institutionen för skoglig resurshushållning och geomatik/Jägmästarlinjen. <http://urn.kb.se/resolve?urn=urn:nbn:se:slu:epsilon-s-1687>
- Gjerde, I., Saetersdal, M., Rolstad, J., Olaf Storaunet, K., Blom, H.H., Gundersen, V. & Heegaard, E. (2005). Productivity-diversity relationships for plants, bryophytes, lichens, and polypore fungi in six northern forest landscapes. *Ecography*. 28, 705–720. doi:10.1111/j.2005.0906-7590.04249.x
- Gutierrez Lopez, J., Tor-Ngern, P., Oren, R., Kozii, N., Laudon, H. & Hasselquist, N.J. (2021). How tree species, tree size, and topographical location influenced tree transpiration in northern boreal forests during the historic 2018 drought. *Global Change Biology*. 27, 3066–3078. doi:10.1111/gcb.15601
- Harju, A.M., Venäläinen, M., Anttonen, S., Viitanen, H., Kainulainen, P., Saranpää, P. & Vapaavuori, E. (2003). Chemical factors affecting the brown-rot decay resistance of Scots pine heartwood. *Trees*. 17, 263–268. doi:10.1007/s00468-002-0233-z
- Harju, A.M., Venäläinen, M., Laakso, T. & Saranpää, P. (2008). Wounding response in xylem of Scots pine seedlings shows wide genetic variation and connection with the constitutive defence of heartwood. *Tree Physiology*. 29, 19–25. doi:10.1093/treephys/tpn006
- Hämäläinen, A., Strengbom, J. & Ranius, T. (2018). Conservation value of low-productivity forests measured as the amount and diversity of dead wood and saproxylic beetles. *Ecological Applications*. 28, 1011–1019. doi:10.1002/eap.1705
- Hämäläinen, A., Strengbom, J. & Ranius, T. (2020). Low-productivity boreal forests have high conservation value for lichens. *Journal of Applied Ecology*. 57, 43–54. doi:10.1111/1365-2664.13509

- Jasinski, K. & Uliczka, H. (1998). *De trädbevuxna impedimentens betydelse som livsmiljöer för växt- och djurarter*. Meddelande 16–1998. Jönköping: Skogsstyrelsen.
- Johnson, S.E. & Abrams, M.D. (2009). Age class, longevity and growth rate relationships: protracted growth increases in old trees in the eastern United States. *Tree Physiology*. 29, 1317–1328. doi:10.1093/treephys/tpp068
- Jonsson, B.G., Ekström, M., Esseen, P.-A., Grafström, A., Ståhl, G. & Westerlund, B. (2016). Dead wood availability in managed Swedish forests – Policy outcomes and implications for biodiversity. *Forest Ecology and Management*. 376, 174–182. doi:10.1016/j.foreco.2016.06.017
- Josefsson, T., Olsson, J. & Östlund, L. (2010). Linking forest history and conservation efforts: Long-term impact of low-intensity timber harvest on forest structure and wood-inhabiting fungi in northern Sweden. *Biological Conservation*. 143, 1803–1811. doi:10.1016/j.biocon.2010.04.035
- Jönsson, M. & Snäll, T. (2020). Ecosystem service multifunctionality of low-productive forests and implications for conservation and management. *Journal of Applied Ecology*. 57, 695–706. doi:10.1111/1365-2664.13569
- Kellomäki, S., Peltola, H., Nuutinen, T., Korhonen, K.T. & Strandman, H. (2008). Sensitivity of managed boreal forests in Finland to climate change, with implications for adaptive management. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 363, 2341–2351. doi:10.1098/rstb.2007.2204
- Kullman, L. (2002). Rapid recent range-margin rise of tree and shrub species in the Swedish Scandes. *Journal of Ecology*. 90, 68–76.
- Lie, M.H., Arup, U., Grytnes, J.-A. & Ohlson, M. (2009). The importance of host tree age, size and growth rate as determinants of epiphytic lichen diversity in boreal spruce forests. *Biodiversity and Conservation*. 18, 3579–3596. doi:10.1007/s10531-009-9661-z
- Lim, K.-J., Paasela, T., Harju, A., Venäläinen, M., Paulin, L., Auvinen, P., Kärkkäinen, K. & Teeri, T.H. (2021). A transcriptomic view to wounding response in young Scots pine stems. *Scientific Reports*. 11, 3778. doi:10.1038/s41598-021-82848-3
- Linder, P. & Östlund, L. (1992). Förändringar i norra Sveriges skogar 1870–1991. *Svensk botanisk tidsskrift*. 86, 199–215. ISSN 0039-646X.
- Linder, P., Elfving, B. & Zackrisson, O. (1997). Stand structure and successional trends in virgin boreal forest reserves in Sweden. *Forest Ecology and Management*. 98, 17–33. doi:10.1016/s0378-1127(97)00076-5
- Linder, P. & Östlund, L. (1998). Structural changes in three mid-boreal Swedish forest landscapes, 1885–1996. *Biological Conservation*. 85, 9–19. doi:10.1016/s0006-3207(97)00168-7
- Lundmark, H., Josefsson, T. & Östlund, L. (2013). The history of clear-cutting in northern Sweden – Driving forces and myths in boreal silviculture. *Forest Ecology and Management*. 307, 112–122.
- Moore, T.R., Trofymow, J.A., Siltanen, M., Prescott, C., & CIDET Working Group. (2005). Patterns of decomposition and carbon, nitrogen, and phosphorus

- dynamics of litter in upland forest and peatland sites in central Canada. *Canadian Journal of Forest Research*. 35(1), 133–142. <https://doi.org/10.1139/x04-149>
- Mäkinen, H., Saranpää, P. & Linder, S. (2002). Wood-density variation of Norway spruce in relation to nutrient optimization and fibre dimensions. *Canadian Journal of Forest Research*. 32(2), 185–194. doi:10.1139/x01-186
- Nilsson, U., Elfving, B. & Karlsson, K. (2012). Productivity of Norway spruce compared to Scots pine in the interior of northern Sweden. *Silva fennica*. 46 (2), 197–209. <https://doi.org/10.14214/sf.54>
- Nilsson, P., Roberge, C. & Fridman, J. (2021). *Skogsdata 2021*. Umeå: Institutionen för skoglig resurshushållning, SLU.
- Pykälä, J. (2004). Effects of New Forestry Practices on Rare Epiphytic Macrolichens. *Conservation Biology*. 18, 831–838. doi:10.1111/j.1523-1739.2004.00210.x
- Raiskila, S., Saranpää, P., Fagerstedt, K., Laakso, T., Löija, M., Mahlberg, R., Paajanen, L. & Ritschkoff, A.-C. (2006). Growth rate and wood properties of Norway spruce cutting clones on different sites. *Silva Fennica*. 40(2): 247–256.
- Reich, P.B. & Oleksyn, J. (2008). Climate warming will reduce growth and survival of Scots pine except in the far north. *Ecology Letters*. 11, 588–597. doi:10.1111/j.1461-0248.2008.01172.x
- Renvall, P. (1995). Community structure and dynamics of wood-rotting Basidiomycetes on decomposing conifer trunks in northern Finland. *Karstenia*. 35, 1–51. ISSN: 0453-3402
- Reyer, C.P.O., Bathgate, S., Blennow, K., Borges, J.G., Bugmann, H., Delzon, S., Faias, S.P., Garcia-Gonzalo, J., Gardiner, B., Gonzalez-Olabarria, J.R., Gracia, C., Hernández, J.G., Kellomäki, S., Kramer, K., Lexer, M.J., Lindner, M., Van Der Maaten, E., Maroschek, M., Muys, B., Nicoll, B., Palahi, M., Palma, J.H., Paulo, J.A., Peltola, H., Pukkala, T., Rammer, W., Ray, D., Sabaté, S., Schelhaas, M.-J., Seidl, R., Temperli, C., Tomé, M., Yousefpour, R., Zimmermann, N.E. & Hanewinkel, M. (2017). Are forest disturbances amplifying or canceling out climate change-induced productivity changes in European forests? *Environmental Research Letters*. 12, 034027. doi:10.1088/1748-9326/aa5ef1
- Riikonen, J., Kettunen, N., Gritsevich, M., Hakala, T., Särkkä, L., & Tahvonen, R. (2016). Growth and development of Norway spruce and Scots pine seedlings under different light spectra. *Environmental and Experimental Botany*. 121, 112–120. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2015.06.006>
- Riksskogstaxeringen, SLU. (2022). Ej publicerade data. Institutionen för skoglig resurshushållning, Sveriges Lantbruksuniversitet, Umeå. <http://www.slu.se/riksskogstaxeringen>
- Runnel, K., Stephan, J.G., Jonsell, M., Kutser, K., Lohmus, A., Strengbom, J., Tamm, H. & Rainus, T. (2021). Do different growth rates of trees cause distinct habitat qualities for saproxylic assemblages? *Oecologia*. 197, 807–816. doi:10.1007/s00442-021-05061-z
- Sandström, J., Carlsson, F., Edman, M., Wei, Y.-L. & Jonsson, B.G. (2018). Wood-inhabiting fungi in rocky pine forests in the High Coast Region in Sweden. I: Sandström, J. Old-Growth Forests in the High Coast Region in Sweden and

- Active Management in Forest Set-Asides. Diss. Sundsvall: Mittuniversitetet.
urn:nbn:se:miun:diva-34830
- Sandström, J., Edman, M. & Jonsson, B.G. (2020). Rocky pine forests in the High Coast Region in Sweden: structure, dynamics and history. *Nature Conservation*. 38, 101–130. doi:10.3897/natureconservation.38.34870
- Santaniello, F., Djupström, L.B., Ranius, T., Weslien, J., Rudolphi, J. & Thor, G. (2017). Large proportion of wood dependent lichens in boreal pine forest are confined to old hard wood. *Biodiversity and Conservation*. 26, 1295–1310. doi:10.1007/s10531-017-1301-4
- Sarén, M.-P., Serimaa, R., Andersson, S., Saranpää, P., Keckes, J. & Fratzl, P. (2004). Effect of growth rate on mean microfibril angle and cross-sectional shape of tracheids of Norway spruce. *Trees*. 18, 354–362. doi:10.1007/s00468-003-0313-8
- SFS 1993:553 Lag om ändring i skogsvårdslagen (1979:429).
- SGU. (u.å.). *Jordkartvisare: Jordarter 1:1 miljon*. [Kartografiskt material].
<https://apps.sgu.se/kartvisare/kartvisare-jordarter-1-1-miljon.html> (2022-05-15).
- Siitonen, J. (2001). Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecological Bulletins*. 49: 11–41.
- SLU. (1938–1952). *Excelfil med vissa tabeller från RT 1939–1952*.
<https://www.slu.se/centrumbildningar-och-projekt/riksskogstaxeringen/statistik-om-skog/skogsdata/> (2022-05-16).
- SLU. (1951–1972 samt 2003–2020). Fältinstruktioner för Riksskogstaxeringen.
<https://www.slu.se/centrumbildningar-och-projekt/riksskogstaxeringen/om-riksskogstaxeringen/om-inventeringen/faltinstruktioner/> [2022-05-04].
- SMHI. (2021). *Sveriges klimat har blivit varmare och varmare*.
<https://www.smhi.se/kunskapsbanken/klimat/sveriges-klimat/sveriges-klimat-har-blivit-varmare-och-blotare-1.21614> [2022-05-04].
- SMHI. (2017a). *Vegetationsperiodens längd*. [Kartografiskt material].
<https://www.smhi.se/data/meteorologi/temperatur/vegetationsperiodens-langd-1.4076> [2022-05-04].
- SMHI. (2017b). *Normal årsmedeltemperatur*. [Kartografiskt material].
<https://www.smhi.se/data/meteorologi/temperatur/normal-arsmedeltemperatur-1.3973> [2022-05-04].
- Statistiska centralbyrån (SCB) & Naturvårdsverket. (2021). *Skyddad natur 2020-12-31*. ISSN: 1654-3947.
- Stokland, J.N., Siitonen, J. & Jonsson, B.G. (2012). *Biodiversity in Dead Wood*. New York: Cambridge University Press.
- Strand, M., Löfvenius, M.O., Bergsten, U., Lundmark, T. & Rosvall, O. (2006). Height growth of planted conifer seedlings in relation to solar radiation and position in Scots pine shelterwood. *Forest ecology and management*. 224 (3), 258–265.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.12.038>
- Subedi, N. & Sharma, M. (2013). Climate-diameter growth relationships of black spruce and jack pine trees in boreal Ontario, Canada. *Global Change Biology*. 19, 505–516. doi:10.1111/gcb.12033

- Sundberg, B., Ericsson, A., Little, C.H.A., Nasholm, T. & Gref, R. (1993). The relationship between crown size and ring width in *Pinus sylvestris* L. stems: dependence on indole-3-acetic acid, carbohydrates and nitrogen in the cambial region. *Tree Physiology*. 12, 347–362. doi:10.1093/treephys/12.4.347
- Svensson, M., Johansson, V., Dahlberg, A., Frisch, A., Thor, G. & Ranius, T. (2016). The relative importance of stand and dead wood types for wood-dependent lichens in managed boreal forests. *Fungal Ecology*. 20, 166–174. doi:10.1016/j.funeco.2015.12.010
- Venugopal, P., Junninen, K., Linnakoski, R., Edman, M. & Kouki, J. (2016). Climate and wood quality have decayer-specific effects on fungal wood decomposition. *Forest Ecology and Management*. 360, 341–351. doi:10.1016/j.foreco.2015.10.023
- Venäläinen, M., Harju, A.M., Kainulainen, P., Viitanen, H. & Nikulainen, H. (2003). Variation in the decay resistance and its relationship with other wood characteristics in old Scots pines. *Annals of Forest Science*. 60, 409–417. doi:10.1051/forest:2003033
- Venäläinen, A., Lehtonen, I., Laapas, M., Ruosteenoja, K., Tikkanen, O., Viiri, H., Ikonen, V. & Peltola, H. (2020). Climate change induces multiple risks to boreal forests and forestry in Finland: A literature review. *Global Change Biology*. 26, 4178–4196. doi:10.1111/gcb.15183
- Vilà-Cabrera, A., Martínez-Vilalta, J., Vayreda, J. & Retana, J. (2011). Structural and climatic determinants of demographic rates of Scots pine forests across the Iberian Peninsula. *Ecological Applications*. 21(4), 1162–1172. doi:10.1890/10-0647.1
- Weslien, J., Finér, L., Jónsson, J.Á., Koivusalo, H., Laurén, A., Ranius, T. & Sigurdsson, B.D. (2009). Effects of increased forest productivity and warmer climates on carbon sequestration, run-off water quality and accumulation of dead wood in a boreal landscape: A modelling study. *Scandinavian Journal of Forest Research*. 24, 333–347. doi:10.1080/02827580903085171
- Wikars, L.-O. (2014). *Åtgärdsprogram för skalbaggar på äldre död tallved, 2014–2018*. Rapport 6629. Stockholm: Naturvårdsverket.
- Yu, Q., Yang, D.-Q., Zhang, S.Y., Beaulieu, J., & Duchesne, I. (2003). Genetic variation in decay resistance and its correlation to wood density and growth in white spruce. *Canadian Journal of Forest Research*. 33, 2177–2183. doi:10.1139/X03-150
- Zang, C., Pretzsch, H. & Rothe, A. (2012). Size-dependent responses to summer drought in Scots pine, Norway spruce and common oak. *Trees*. 26, 557–569. doi:10.1007/s00468-011-0617-z
- Öckerman, A. (1993). *Städning i skogen: om skogshygien, hyggesrensning och jägmästare*. Umeå universitet. Institutionen för idéhistoria.
- Östlund, L. (1995). Logging the Virgin Forest: Northern Sweden in the Early-Nineteenth Century. *Forest and Conservation History*. 39, 160–171. doi:10.2307/3983957

Östlund, L., Zackrisson, O. & Axelsson, A.-L. (1997). The history and transformation of a Scandinavian boreal forest landscape since the 19th century. *Canadian Journal of Forest Research*. 27(8), 1198–1206. doi:10.1139/cjfr-27-8-1198

Tack

Till Mats Dynesius för bra synpunkter, uppmuntran och insikt i vad forskning innebär. Till Hilda Edlund för hjälp och stöd med statistiken. Till Bertil Westerlund m.fl. på Riksskogstaxeringen för all data och svar på frågor.

Bilaga 1

Antal provträd inom vardera typ av skog och period.

		Myr	Berg	Produktiv skogsmark
Tall	1953–1972	2 174	570	5 868
	1953–1957			
	2003–2020	1 686	270	4 741
	2016–2020			
Gran	1953–1972	965	102	7 881
	1953–1957			
	2003–2020	621	80	3 750
	2016–2020			

Bilaga 2

Resultat från ANOVA-analyserna. R^2 -värde, λ -värde använt för transformation, samt P-värde från ANOVA-analyserna av årsringsbredd hos tall och gran. Fetstilta P-värden är signifikanta ($\alpha = 0,0167$).

	Tall			Gran		
	R^2	λ	P	R^2	λ	P
Uppdelning i diameterklasser	36,11%	0,032108		28,62%	-0,07371	
Period			<0,001			<0,001
Typ av skog			<0,001			<0,001
Diameterklasser			<0,001			<0,001
Period*Typ av skog			<0,001			0,001
Period*Diameterklasser			0,001			0,014
Typ av skog*Diameterklasser			<0,001			0,220
Period*Typ av skog*Diameterklasser			<0,001			0,319
Uppdelning i åldersklasser	60,96%	0,122		47,29%	0	
Period			<0,001			<0,001
Typ av skog			<0,001			<0,001
Åldersklasser			<0,001			<0,001
Period*Typ av skog			<0,001			0,159
Period*Åldersklasser			<0,001			0,007
Typ av skog*Åldersklasser			<0,001			<0,001
Period*Typ av skog*Åldersklasser			<0,001			<0,001
Uppdelning i län	36,17%	0,066564		28,59%	0	
Period			<0,001			0,010
Län			<0,001			0,083
Typ av skog			<0,001			<0,001
Period*Län			0,058			0,195
Period*Typ av skog			<0,001			0,033
Län*Typ av skog			<0,001			<0,001
Period*Län*Typ av skog			0,045			0,100

Bilaga 3

R²-värde samt P-värde från Wald test för binär logistisk regression av andelen senvuxna träd. Fetstilta P-värden är signifikanta ($\alpha = 0,0167$), och indikerar att åtminstone någon av koefficienterna i regressionen som helhet eller inom någon faktor är signifikant skild från 0.

	Tall		Gran*	
	R ²	Wald test P	R ²	Wald test P
Uppdelning i diameterklasser	19,65%		14,26%	
<i>Regression</i>		<0,001		<0,001
<i>Period</i>		<0,001		<0,001
<i>Typ av skog</i>		<0,001		<0,001
<i>Diameterklasser</i>		<0,001		<0,001
<i>Period*Typ av skog</i>		<0,001		0,018
<i>Period*Diameterklasser</i>		0,001		0,010
<i>Typ av skog*Diameterklasser</i>		0,014		0,383
<i>Period*Typ av skog*Diameterklasser</i>		<0,001		0,828
Uppdelning i åldersklasser	36,56%		26,69%	
<i>Regression</i>		<0,001		<0,001
<i>Period</i>		<0,001		<0,001
<i>Typ av skog</i>		<0,001		<0,001
<i>Åldersklasser</i>		<0,001		<0,001
<i>Period*Typ av skog</i>		<0,001		0,257
<i>Period*Åldersklasser</i>		<0,001		<0,001
<i>Typ av skog*Åldersklasser</i>		0,383		0,322
<i>Period*Typ av skog*Åldersklasser</i>		<0,001		0,204
Uppdelning i län**	18,89%		—	
<i>Regression</i>		<0,001		—
<i>Period</i>		0,009		—
<i>Län</i>		<0,001		—
<i>Typ av skog</i>		<0,001		—
<i>Period*Län</i>		0,095		—
<i>Period*Typ av skog</i>		<0,001		—
<i>Län*Typ av skog</i>		<0,001		—
<i>Period*Län*Typ av skog</i>		0,072		—

* Bergimpediment ingick inte som en typ av skog i analysen för gran.

** Regressionen för gran med uppdelning i län gav mycket hög multikollinearitet och inkluderades därför inte.

Bilaga 4

R²-värde samt P-värde från Wald test för Poisson regression för antal senvuxna tallar och granar per hektar uppdelat på diameterklasser under 2003–2020, samt totalt antal tallar och granar per hektar mellan perioderna. Fetstilta P-värden är signifikanta ($\alpha = 0,05$), och indikerar att åtminstone någon av koefficienterna i regressionen som helhet eller inom någon faktor är signifikant skild från 0.

	<i>Tall</i>		<i>Gran</i>	
	<i>R2-värde</i>	<i>Wald test P</i>	<i>R2-värde</i>	<i>Wald test P</i>
<i>Antal senvuxna träd/ha</i>	31,45%		26,72%	
<i>Regression</i>		<0,001		<0,001
<i>Diameterklasser</i>		<0,001		<0,001
<i>Typ av skog</i>		<0,001		<0,001
<i>Diameterklasser*Typ av skog</i>		<0,001		<0,001
<i>Totalt antal träd/ha</i>	0,82%		7,56%	
<i>Regression</i>		<0,001		<0,001
<i>Typ av skog</i>		<0,001		<0,001
<i>Period</i>		<0,001		<0,001
<i>Typ av skog*Period</i>		<0,001		<0,001

Publicering och arkivering

Godkända självständiga arbeten (examensarbeten) vid SLU publiceras elektroniskt. Som student äger du upphovsrätten till ditt arbete och behöver godkänna publiceringen. Om du kryssar i **JA**, så kommer fulltexten (pdf-filen) och metadata bli synliga och sökbara på internet. Om du kryssar i **NEJ**, kommer endast metadata och sammanfattning bli synliga och sökbara. Även om du inte publicerar fulltexten kommer den arkiveras digitalt. Om fler än en person har skrivit arbetet gäller krysset för samtliga författare. Läs om SLU:s publiceringsavtal här:

- <https://www.slu.se/site/bibliotek/publicera-och-analysera/registrera-och-publicera/avtal-for-publicering/>.

☒ JA, jag ger härmed min tillåtelse till att föreliggande arbete publiceras enligt SLU:s avtal om överlåtelse av rätt att publicera verk.

☐ NEJ, jag ger inte min tillåtelse att publicera fulltexten av föreliggande arbete. Arbetet laddas dock upp för arkivering och metadata och sammanfattning blir synliga och sökbara.