



Återhämtning av tropiska sekundärskogars kolförråd i Sabah, Malaysia

Effekter av restaureringsmetod och initialt
kolförråd

Adam Nilsson & Isac Printz

Examensarbete/Självständigt arbete • 15 hp
Sveriges lantbruksuniversitet, SLU
Skogens ekologi och skötsel
Skogsvetarprogrammet
Kandidatarbeten i Skogsvetenskap • 2025:12
Umeå, 2025



Återhämtning av tropiska sekundärskogars kolförråd i Sabah, Malaysia

Effekter av restaureringsmetod och initialt kolförråd

Adam Nilsson & Isac Printz

Handledare:	Arvid Lindh, SLU, institutionen för skogens ekologi och skötsel
Bitr. handledare:	Petter Axelsson, SLU, institutionen för vilt, fisk och miljö
Bitr. handledare:	Ulrik Ilstedt, SLU, institutionen för skogens ekologi och skötsel
Examinator:	Therese Löfroth, SLU, institutionen för vilt, fisk och miljö

Omfattning:	15 hp
Nivå och fördjupning:	G2E
Kurstitel:	Självständigt arbete i biologi
Kurskod:	EX0997 / EX1014
Program/utbildning:	Skogsvetarprogrammet
Kursansvarig inst.:	Institutionen för skogens ekologi och skötsel
Utgivningsort:	Umeå
Utgivningsår:	2025
Upphovsrätt:	Alla bilder används med upphovspersonens tillstånd.
Serietitel:	Kandidatarbeten i Skogsvetenskap
Delnummer i serien:	2025:12

Nyckelord:	Tropisk sekundärskog, degradering, passiv restaurering, aktiv restaurering, kolförråd
-------------------	---

Sveriges lantbruksuniversitet

Fakultet: Skogsfakulteten

Institution: Skogens ekologi och skötsel

Sammanfattning

Degradering av tropiska skogar är ett utbrett problem med långtgående konsekvenser för biologisk mångfald, ekosystemtjänster och den globala kolbalansen. Trots omfattande restaureringsinitiativ kvarstår kunskapsluckor kring vilka faktorer som påverkar tillväxten och vilka strategier som mest effektivt återställer skogarnas kolförråd. Denna studie undersöker hur restaureringsmetod och initialt kolförråd påverkar den årliga tillväxten av kol i sekundära tropiska regnskogar i Sabah, Malaysia. Genom analys av omfattande fältdata från restaurerade provytor undersöks följande; om aktiv restaurering (AR) främjar koltillväxt mer än passiv restaurering (PR), om högre initialt kolförråd är positivt korrelerat med tillväxt, samt om det föreligger någon interaktion mellan dessa faktorer. Resultaten visar att AR skog uppvisar nästan tre gånger högre årlig koltillväxt ($4.08 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ år}^{-1}$) jämfört med PR skog ($1.34 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ år}^{-1}$). Inget signifikant samband hittades mellan initialt kolförråd och tillväxt. Emellertid påvisades en signifikant interaktionseffekt mellan restaureringsstrategi och initialt kolförråd som påverkar tillväxten. Studien indikerar att restaurering av tropisk regnskog är kontextberoende och kräver platsanpassade strategier. Fortsatt långsiktig uppföljning behövs för att bättre förstå dynamiken i dessa komplexa ekosystem.

Nyckelord: Tropisk sekundärskog, degradering, passiv restaurering, aktiv restaurering, kolförråd

Abstract

Tropical forest degradation is a widespread issue with far-reaching consequences for biodiversity, ecosystem services and the global carbon balance. Despite extensive restoration initiatives, knowledge gaps remain regarding the factors that influence carbon growth and the strategies that most effectively restore forest carbon stocks. This study examines how restoration method and initial carbon stock influence the annual carbon growth in secondary tropical rainforests in Sabah, Malaysia. Using extensive field data from restored plots, this study investigates whether active restoration (AR) promotes greater carbon accumulation than passive restoration (PR), whether higher initial carbon stocks are positively correlated with carbon growth, and whether an interaction exists between these factors. Results show that AR forests exhibit nearly three times higher annual carbon growth ($4.08 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$) compared to PR forests ($1.34 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$). No significant relationship was found between initial carbon stock and growth. However, a significant interaction effect between restoration strategy and initial carbon stock was observed, which influences growth. The study indicates that tropical forest restoration is context-dependent and requires site-specific approaches. Continued long-term monitoring is needed to deepen understanding of carbon dynamics in these complex ecosystems.

Keywords: Tropical secondary forest, degradation, passive restoration, active restoration, carbon stock

Innehållsförteckning

Tabellförteckning	5
Figurförteckning.....	5
1. Inledning	6
1.1 Problemformulering.....	6
1.2 Teori.....	7
1.2.1 Tropiska skogar	7
1.2.2 Kolförråd i tropiska skogar	7
1.2.3 Restaurering av tropiska skogar	9
1.2.4 Sabah, Borneo.....	9
1.3 Syfte och hypoteser	10
2. Material och dataanalys.....	12
2.1 Material	12
2.2 Dataanalys	13
3. Resultat	15
4. Diskussion	18
Referenser.....	23
Bilaga A.....	28
Tack	30

Tabellförteckning

Tabell 1. Deskriptiv statistik

15

Figurförteckning

Figur 1. Boxplot som visar årlig tillväxt för tropiska sekundärskogar som återhämtar sig från plockhuggning.....	15
Figur 2. Samband mellan initialt kolförråd och årlig tillväxt i tropiska sekundärskogar. Linjen visar en enkel linjär regression.....	16
Figur 3. Samband mellan initialt kolförråd och årlig tillväxt i tropiska sekundärskogar. Linjen visar en kvadratisk regression.....	16
Figur 4. Samband mellan initialt kolförråd och årlig tillväxt för AR respektive PR i tropiska sekundärskogar. Linjerna visar en linjär regressionsmodell med interaktionseffekt.....	17
Figur A1 . Boxplot med ofiltrerad data som visar årlig tillväxt för sekundärskogar som återhämtar sig från plockhuggning	28
Figur A2. Boxplot jämförande PR bestånd från RIL respektive SUAS/FACE.....	28
Figur A3. Q-Q-plot av residualerna från den enkla linjära regressionsmodellen	29
Figur A4. Q-Q-plot av residualerna från den kvadratiske regressionsmodellen	29

1. Inledning

1.1 Problemformulering

Degradering av skogsekosystem är utbrett i tropikerna (Bourgoin et al. 2024). Endast omkring en fjärdedel av den tropiska skogen bedöms idag vara i ett ursprungligt, av människor opåverkat tillstånd (Pillay et al. 2024). Avskogning och degradering har resulterat i förlust av såväl biologisk mångfald, stora utsläpp av växthusgaser samt förlust av ekosystemtjänster (Sodhi et al. 2010; Baccini et al. 2017).

Situationen har resulterat i att åtskilliga restaureringsinitiativ har sätts i tropikerna. Det gäller både initiativ som REDD+ (Wunder et al. 2024), med fokus på att minska avskogning och återbeskogningsprogram som Trillion Trees Initiative (www.trilliontreecampaign.org/). I skenet av klimatförändringarna är det många projekt som fokuserat särskilt på kolinlagringsaspekten, då det uppfattats som en storskalig naturbaserad lösning på klimatkrisen (Bastin et al. 2019). Huruvida restaureringsinitiativ binder koldioxid eller inte beror inte nödvändigtvis på antalet planterade träd, utan på skogens återväxt på längre sikt. Men trots att restaurering i tropikerna pågått i över två decennier kvarstår betydande kunskapsluckor kring vilka strategier som är bäst för att återskapa livskraftiga skogar över tid (Banin et al. 2022; Axelsson et al. 2024).

Detta arbete fokuserar på hur olika restaureringsåtgärder påverkar återväxten av det ovanjordiska kolförrådet i tropiska skogar, samt vilken betydelse det initiala kolförrådet har för den efterföljande tillväxten. Det är sedan tidigare känt att degraderade tropiska skogar har lägre kolförråd än orörda skogsekosystem, men att det finns en stor potential att öka inlagringen (Berry et al. 2010; Poorter et al. 2016). Mot denna bakgrund syftar studien till att öka förståelsen för under vilka förhållanden restaurering kan påskynda återväxten av kolförrådet ovan jord, uttryckt i megagram kol per hektar (Mg C ha^{-1}). Studien har även som mål att identifiera i vilka sammanhang aktiv restaurering (AR) är motiverad, och var passiv restaurering (PR) är tillräcklig. För att undersöka detta analyserar vi data från flera fältförsök i Sabah, den malaysiska delen av Borneo, där skogar som tidigare utsatts för intensiv plockhuggning har restaurerats aktivt eller passivt.

1.2 Teori

1.2.1 Tropiska skogar

Tropiska skogar definieras som träddominerade biom som förekommer inom det geografiska bälte som sträcker sig mellan Kräftans och Stenbockens vändkretsar (Banin et al. 2015). Dessa skogar utgör 45% av den globala skogliga ytan (FAO, 2020). Det finns en rad olika typer av tropiska skogar, baserat på exempelvis vegetationstyp, klimat och nederbörd. Tropiska skogar kan alltså inte likställas med tropisk regnskog, vilken är en skogstyp som kännetecknas av en årsnederbörd över 1800mm, avsaknad av torrperiod samt ett ständigt grönt lövverk (Banin et al. 2015). Tropisk regnskog har sina största och viktigaste utbredningsområden kring Amazonas, Kongodeltat och Sydostasien (FAO 2011).

Cirka 70% av världens tropiska skogar beräknas vara sekundärskogar (FAO 2020). Dessa har till skillnad från primärskogar, skogar utan avsevärd mänsklig påverkan, genomgått någon form av degradering vid enstaka eller upprepade tillfällen. Olika former av störningar såsom avverkning, bränder eller annan mänsklig påverkan är ofta orsak till degraderingen, vilket ändrar skogens naturliga struktur, artsammansättning och funktion (FAO 2003). Skogarnas struktur varierar beroende på störningens omfattning. Ofta har skogarna möjlighet att förnyra sig själva och återgå till en mer ursprunglig karaktär (FAO 2003; Crouzeilles et al. 2017). Beroende på aktuell struktur kan processen dock ta lång tid. Processen kan också omöjliggöras i brist på naturlig förnygring och skogarna kan då ersättas av andra biom såsom gräs- eller buskmarker (FAO 2003), enligt teorin för *alternativa stabila tillstånd* (Lewontin 1969). Att tropiska skogar övergår till andra biom är något som befaras ha stor negativ inverkan på biodiversitet och minskad kolinlagring (Magnuszewski et al. 2015).

Tropiska skogar i allmänhet och tropiska regnskogar i synnerhet utmärker sig jämfört med andra biom genom att inneha höga ekologiska värden samt en förmåga att lagra och binda in stora mängder koldioxid. De har således en viktig roll som koldioxidsänka för att bekämpa klimatförändringar (Banin et al. 2015).

1.2.2 Kolförråd i tropiska skogar

Skogens kolförråd är ett resultat av långsiktigt samverkande processer som innefattar tillväxt, mortalitet, naturliga störningar och potentiell mänsklig markanvändning (Pinard & Cropper 2000; Asner et al. 2018). Tropiska skogar binder 55% av det skogliga kolet ovan jord globalt (Pan et al. 2011). Även om de lagrar ungefär lika mycket kol per hektar som boreala skogar så är den stora skillnaden att tropiska skogar har majoriteten av sitt kol inlagrat i biomassa ovan jord, medan boreala skogar kan ha uppemot 60% av kollagret i marken (Pan et al.

2011). Avskogning och degradering av skogarna kan leda till att de övergår från att vara kolsänkor till att bli koldioxidkällor. Under 1990-talet uppskattades detta ha bidragit till utsläpp av omkring 2 miljarder ton koldioxid per år, och under det senaste årtiondet beräknas dessa utsläpp ha utgjort en tredjedel av de totala antropogena växthusgasutsläppen (Banin et al. 2022). Baccini et al. (2017) visar i sin studie att övervägande delen (68%) av koldioxidutsläppen från tropiska skogar kan tillskrivas degradering och störningar, snarare än total kalavverkning av skog.

Den tropiska regnskogen i Sydostasien har störst koldensitet ovan jord av alla tropiska skogar i världen med ett medelvärde kring 200 Mg C ha⁻¹ (Philipson et al. 2020a). Det är dock inte ovanligt med kolförråd på >300 Mg C ha⁻¹ (Asner et al. 2018). Det kan delvis förklaras av det gynnsamma klimatet, där avsaknaden av en distinkt torrperiod innebär att skogen kan stödja en större biomassa (Slik et al. 2010). En bidragande förklaring är förekomsten av stora träd inom familjen *Dipterocarpaceae*, vilka spelar en avgörande roll för kolinlagringen. I många andra tropiska regioner är sådana träd mindre vanliga, vilket delvis förklarar regionala skillnader i kolförråd (Slik et al. 2013).

Även om långsiktiga jämförande studier av kolinlagring mellan AR och PR fortfarande är begränsade, finns det några fallstudier från Sabah, Borneo. Exempelvis Philipson et al. (2020a) som i sin studie finner att PR provytor i genomsnitt ackumulerar 2,9 Mg C ha⁻¹ år⁻¹, medan AR skog kan uppnå värden på 4,4 Mg C ha⁻¹ år⁻¹. Berry et al. (2010) däremot rapporterar ett något lägre värde för PR skog på cirka 1,4 Mg C ha⁻¹ år⁻¹. Oavsett restaureringsmetod så verkar sekundärskogar ackumulera betydligt mer kol än primärskog som ligger på nivåer runt 0,3 Mg C ha⁻¹ år⁻¹ (Berry et al. 2010).

Det bör dock understrykas att återställandet av skogens ursprungliga kolförråd är en långsam process. I bästa fall krävs 60 - 65 år för att nå nivåer innan degradering (Berry et al. 2010), men tillväxten avtar med åldern, och enligt modeller av Pinard & Cropper (2000) kan det i realiteten ta över ett sekel innan kolförrådet är fullt återställt. Saner et al. (2012) visar i en studie från Sabah, Borneo att PR skog hade återfått 72% av kolförrådet ovanjord efter 22 år – vilket tyder på att återväxten upp till en viss nivå kan vara ganska snabb. Sammanfattningsvis tyder forskning hittills på att tropiska sekundärskogar har en betydande kapacitet att återbinda kol, även efter omfattande degradering. För att denna potential ska realiseras krävs dock att återväxten lyckas, vilket i många fall kräver AR (Wheeler et al. 2016; Cook-Patton et al. 2020).

1.2.3 Restaurering av tropiska skogar

Aktiv restaurering innebär att ett antal olika åtgärder används för att stödja tillväxten, exempelvis stödplantering och röjning av konkurrerande vegetation. Passiv restaurering innebär att man förlitar sig på naturlig återväxt för skogarnas återhämtning (Philipson et al. 2020a). Vidare används även *Assisterad Naturlig Regeneration* (ANR) som ett kostnadseffektivt alternativ, vilket kan ses som ett mellanting av den aktiva och den passiva metoden. ANR innebär att den naturliga återväxten gynnas genom att minska konkurrensen, exempelvis genom röjning av undervegetation och lianer samt selektiv ringbarkning (Axelsson et al. 2024).

I stora drag har AR visat sig mest effektiv för att binda kol och PR har stora kostnadseffektiva fördelar (Axelsson et al. 2024). Oavsett vilken metod som används, är det av stor vikt att sammanväga ekonomiska, ekologiska och sociala faktorer mellan aktörer på samtliga plan (Holl & Aide 2011), samt graden av degradering, omgivande växtlighet och restaureringsmål (Chazdon 2008). Chazdon (2008) beskriver en skala där graden av degradering bestämmer lämplig restaureringsåtgärd; ju högre grad av degradering, desto mer tid, kapital och mer omfattande restaureringsåtgärder krävs. I kraftigt degraderade bestånd på Borneo har återhämtningen visat sig vara bristande utan AR, medan PR varit att föredra i degraderade skogar med någorlunda bevarad struktur (Axelsson et al. 2024).

Utöver olika restaureringsmetoder så finns det ett flertal faktorer såsom abiotiska faktorer, konkurrens, ekologiska interaktioner samt arters olika funktionella egenskaper, som påverkar tropiska skogars tillväxt (Banin et al. 2015). Det initiala kolförrådet efter en plockhuggning skulle potentiellt kunna kopplas till framtida årlig tillväxt, baserat på sambandet mellan graden av degradering och tidsåtgång för skogen att återfå strukturen av en primärskog. I boreala selektivt avverkade skogar finns det till exempel ett samband mellan årlig tillväxt och stående volym (Lundqvist, 2017). Montero & Ellis (2023) visar i sin studie att tillväxten av kolförråd i tropiska sekundärskogar var snabbare i provytor med lägre grad av degradering jämfört med provytor med högre grad av degradering. Ett högt initialt kolförråd skulle också kunna indikera att provytan har en låg grad av degradering som utgångsläge.

1.2.4 Sabah, Borneo

Borneo är världens tredje största ö och delas mellan de malaysiska staterna, Sabah och Sarawak, den indonesiska staten Kalimantan och den lilla nationen Brunei. Ön hyser en stor mångfald av djur och växter, så till den grad att ön klassificeras som ett internationellt "biologiskt hotspot" (Myers et al. 2000). Borneo har många endemer, av de drygt 15 000 upptäckta växtarterna är det en tredjedel som bara återfinns på ön (Neo et al. 2021).

På norra delen av ön i staten Sabah återfinns många av de särskilt artrika låglandsskogarna (Kier et al. 2005). Av växtarterna utgör träden i dessa skogar över 500 arter, där familjen *dipterocarpaceae* (dipterokarper) har särskilt stor betydelse både ekologiskt och ekonomiskt (Brearley et al. 2016). Dipterokarper är långlivade träd som karakteriserar skogar i senare successionsstadier och spelar en central roll för skogens komposition och struktur - på Borneo kan de utgöra upp till 50 % av träden i kronskiktet (Newbery et al. 1996). Men trädens storlek och goda vedkvalité innebär också att dipterokarperna är bland de mest eftertraktade träden för skogsindustrin (Kettle 2010; Hayward et al. 2021). Det kommersiella intresset för dipterokarperna har resulterat i att 67% av de 535 arterna numera återfinns på IUCN:s rödlista (Zulkarnaen et al. 2023). Den naturliga föryngringen av dipterokarper försvåras av trädens korta fröspridningsradie på 10–100 meter (Smith et al. 2015). Dipterokarpernas nyckelroll i skogarna och deras begränsade föryngring kan resultera i en långsam återväxt av degraderade skogar (Brearley et al. 2016).

En stor andel av skogsexporten från Sydostasien kommer från Borneo, vars ackumulerade avverkningsvolym hittills överstiger den totala tropiska skogsexporten från både Sydamerika och Afrika (Hayward et al. 2021). En betydande del av exporten kommer från den Malaysiska och Indonesiska delen, som till skillnad från Brunei inte skyddat särskilt mycket skog från avverkning (Bryan et al. 2013). Vad gäller Sabah har nästan 50% av skogsarealen på 7.25 miljoner hektar försvunnit under 1900-talet (Gaveau et al. 2016). Av den kvarvarande skogen bedöms cirka 25% vara ekologiskt intakt (Bryan et al. 2013). Ungefär 65% av all avverkad skog i Sabah mellan 1972 - 2015 blev konverterad till palmoljeodlingar, vilket utöver skogsindustrin anses vara en bidragande faktor till den omfattande och snabba avskogningen som skett i regionen (Gaveau et al. 2016).

Dessa omfattande förändringar i markanvändning och skogens kolförråd understryker behovet av fördjupad kunskap om hur tropiska skogar återhämtar sig efter degradering. Asner et al. (2018) menar exempelvis att skogarna i Sabah genom restaurering har en betydande kolinlagringspotential, och skulle kunna fördubbla det nuvarande ovanjordiska kolförrådet.

1.3 Syfte och hypoteser

Syftet med vår uppsats är att undersöka hur kolförrådet förändras över tid i degraderade tropiska skogar och om det skiljer mellan restaureringsmetod. Utgångspunkten är att skogens återhämtning går att accelerera med hjälp av AR genom att då öka tillväxten av kolförrådet. Vidare diskuteras hur andra faktorer,

såsom initialt kolförråd, påverkar skogens tillväxt. Förhoppningsvis kan denna studie bidra med kunskap som kan användas för att utveckla beslutsstöd kring när AR är motiverad framför PR.

Hypotes 1 – Årlig tillväxt av kolförrådet kommer att vara större i aktivt restaurerad skog än i passivt restaurerad skog.

Hypotes 2 – Årlig tillväxt av kolförrådet är associerat med högre initialt kolförråd.

Hypotes 3 – Det finns en interaktionseffekt mellan restaureringsmetod och initialt kolförråd.

2. Material och dataanalys

2.1 Material

För att undersöka hur kolförrådet förändrats över tid användes ett dataset från Philipson et al. (2020b), bestående av delseten benämnda FACE, RIL_PinardLincoln och INDFORSUS. INDFORSUS filterades bort givet den långa tiden som gått mellan första och andra mättillfällena; 20 år. Även ett mindre dataset från Lussetti et al. (2016) användes, benämnd som SUAS. I datat användes begreppet *Aboveground Carbon Density* (ACD) uttryckt i megagram kol per hektar (Mg C ha^{-1}), i detta arbete används termen kolförråd för att beskriva den rumsliga fördelningen av det ovanjordiska kolförrådet.

Datamaterialet har samlats in från ett mosaiklandskap av sekundär och primär låglandsregnskog i södra Sabah, Malaysia. Dataseten FACE och RIL insamlades i Ulu Segama Forest Reserve och Danum Valley Conservation Area. Datasetet SUAS insamlades i Gunung Rara Forest Reserve. Datasetet från RIL omfattar 32 provytor om 0,08 hektar som etablerades 1992 och som året därpå avverkats genom plockhuggning - av varierande intensitet. Inventeringar genomfördes 1996 och 2005, alltså upp till tolv år efter avverkning. På varje yta mättes samtliga vedartade växter med en brösthöjdsdiameter (DBH) ≥ 20 cm samt artbestämdes i den mån det var möjligt. För att mäta in mindre träd i klasserna 10 - 19 cm, 5 - 9 cm samt 1 - 5 cm DBH användes mindre delytor inom provytorna. Se Philipson et al. (2020b) för en mer ingående beskrivning.

År 2007, 15 år efter att de första provytorna anlades (RIL), så etablerades ytterligare 205 provytor kallade FACE. Dessa provytor var 0.2 ha stora och hade plockhuggits någon gång mellan 1981 och 1993. Dessa ytor återinventerades 2010, och ett urval av dem även 2015 - tiden mellan huggning och inventering varierade alltså. Träd med $\text{DBH} \geq 20$ cm mättes och artbestämdes i alla provytor, medan mindre trädstorlekar återigen mättes i mindre delytor.

Totalt så behandlades 187 ytor med AR och 58 ytor med PR. Provytor som valts ut för AR behandlades alla enligt följande tillvägagångssätt: (1) Sex månader före plantering röjdes alla lianer och klätterväxter. (2) Före plantering röjdes markvegetation bort i 2 meter breda stråk, med 10 meters mellanrum. (3) Inom stråken så planterades inhemska trädplantor (ca 50 cm höga, med 10 blad). (4) Stråken hölls öppna genom manuell röjning upp till fyra gånger per år under tre års tid efter behandling. Planteringen omfattade 52 arter av dipterokarper, fem andra sekundära trädarter samt 16 inhemska fruktträdar. Trädplantorna var

mellan fyra till åtta månader gamla och vid plantering tillsattes 100g växtnäring per planta.

För att beräkna kolförrådet estimerades att 47 % av den uppmätta biomassan utgjordes av kol. Biomassan beräknades med hjälp av en allometrisk ekvation baserad på trädens DBH, 1.3 m. Flera varianter av ekvationen användes beroende på trädens morfologi, exempelvis vid förekomst av stora stödrötter. Det kolinnehåll som beräknats för varje enskilt träd summerades därefter för att generera ett totalt värde för kolförrådet. För de mindre trädstorleksklasserna gjordes en separat uppskattning av kolförrådet, vilket därefter adderades till det totala värdet.

SUAS-datat omfattade 20 provytor (1 ha) som etablerades 1992 i ett blockdesignat experiment – men vi har endast använt data från åtta provytor som behandlades med PR efter plockhuggning. Alla träd med en brösthöjdsdiameter ≥ 10 cm inventerades årligen från 1993 till 2011. Träden artbestämdes, positionerades och mättes enligt ett standardiserat protokoll. Se Lussetti et al. (2016) för en mer ingående beskrivning.

2.2 Dataanalys

Alla analyser genomfördes i R version 4.5.0 (2025-04-11) via RStudio version 2024.12.1+563 (Posit Software, 2025). Bearbetning av data utfördes huvudsakligen med paketet dplyr, medan visualiseringar skapades med ggplot2. De statistiska dataanalyserna genomfördes med hjälp av grundfunktionerna i R. Avvikande värden filtrerades bort genom att använda IQR-metoden (se figur A1 för boxplot med originaldata). Filtringen genomfördes genom att beräkna den nedre och övre gränsen som 1,5 gånger interkvartilavståndet (IQR). Efter filtringen kvarstod 232 provytor som användes i analysen, således filtrerades 13 värden bort från originaldata. Ett t-test gjordes mellan PR provytorerna från olika delset. Ingen signifikant skillnad erhöles, vilket motiverade en sammanfogning av samtliga delset av PR provytor i samma grupp (se figur A2 för boxplot).

För att testa **hypotes 1**, att den årliga tillväxten av det ovanjordiska kolförrådet kommer att vara större i AR skog än i PR skog, jämfördes medelvärdet för årlig tillväxt mellan grupperna. För att kontrollera att normalitetsantagandet var uppfyllt genomfördes ett Shapiro-Wilk test för respektive grupp, samt en visuell inspektion med histogram. Båda metoderna indikerade att data var tillräckligt normalfördelad för att motivera användning av ett parametriskt test. Ett oberoende tvåsidigt t-test (Welch's t-test) genomfördes därefter med funktionen `t.test()` i R.

För att testa **hypotes 2**, att det finns ett samband mellan initialt kolförråd och årlig tillväxt, användes regressionsanalys. Analysen genomfördes i två steg: först testades en enkel linjär regression med funktionen `lm()` i R, där den oberoende variabel utgjordes av det initiala kolförrådet. Därefter testades även en kvadratisk modell där den oberoende variabel kvadrerades. Syftet var att undersöka om ett eventuellt icke-linjärt samband kunde förklara variationen bättre. Båda modellernas residualer inspekterades med hjälp av Q-Q-plot (se figur A3-A4), inga tydliga avvikelser från normalfördelning observerades. Därmed bedömdes regressionsmodellerna som tillförlitliga för tolkning.

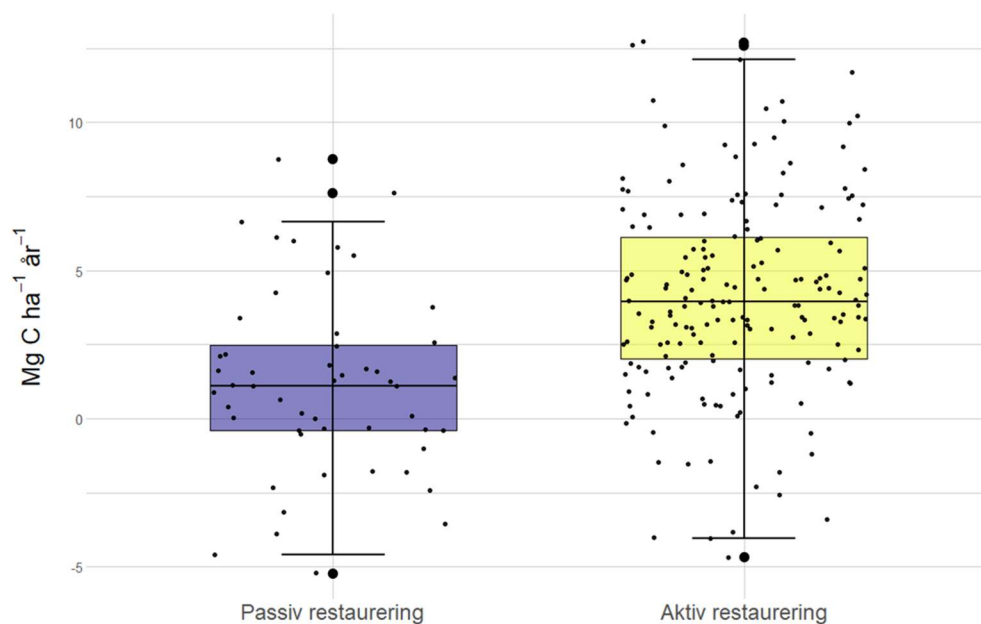
För att testa **hypotes 3**, om det finns en interaktionseffekt mellan restaureringsmetod och initialt kolförråd, användes en multipel linjär regressionsmodell med interaktionseffekt. Modellen inkluderade initialt kolförråd, restaureringsmetod samt en interaktionsterm mellan dessa två. Regressionsmodellen skapades med hjälp av funktionen `lm()` i R, och modellens residualer inspekterades visuellt med Q-Q-plot för att kontrollera normalitetsantagandet.

3. Resultat

Gällande **hypotes 1**, visar resultatet att medeltillväxten av kolförrådet i AR skog var nästan tre gånger högre än i PR skog ($t = -5.15$, $p = 5.508e-07$, Tabell 1, Figur 1).

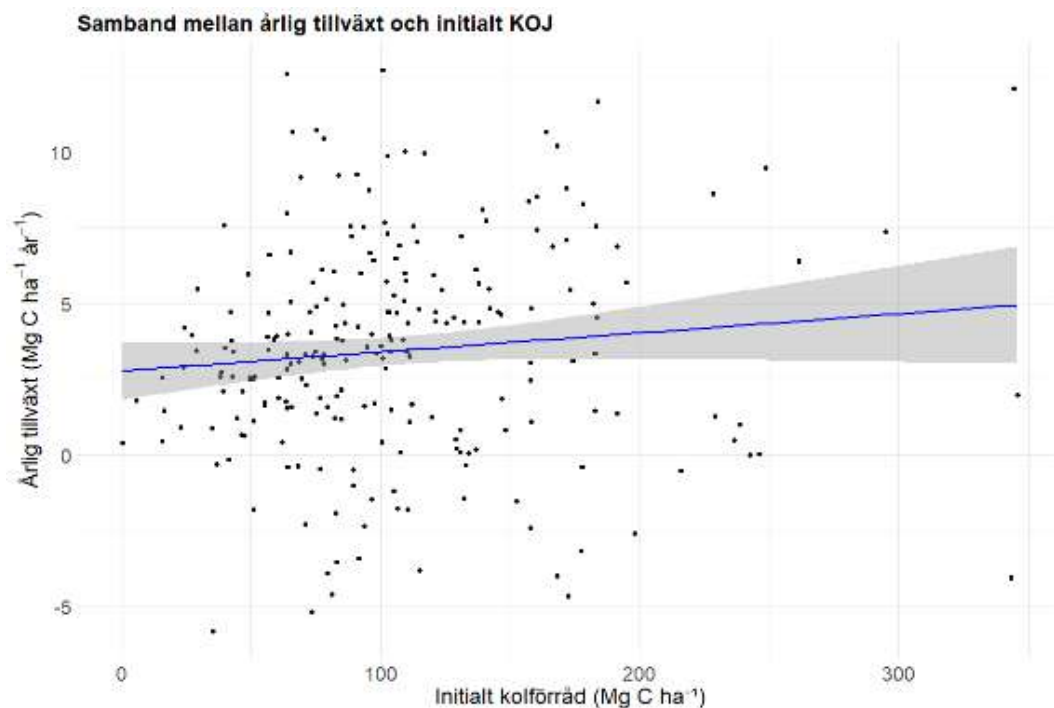
Restaureringsmetod	Medelvärde (Mg C ha ⁻¹ år ⁻¹)	Median	Standardavvikelse	Antal ytor
AR	4.08 *KI: 3.57 - 4.58	3.94	3.42 (**VK: 0.84)	179
PR	1.34 KI: 0.44 - 2.23	1.12	3.31 (VK: 2.47)	53

Tabell 1. Deskriptiv statistik. *95% konfidensintervall. ** Variationskoefficient.

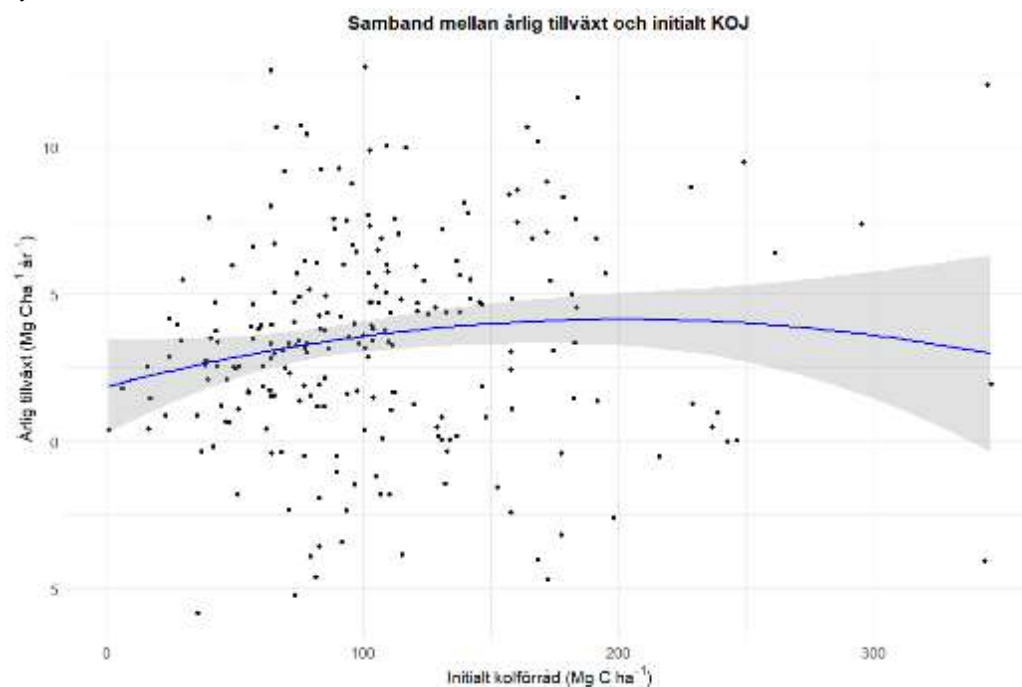


Figur 1. Boxplot som visar årlig tillväxt, angett i Mg C ha⁻¹ år⁻¹, för tropiska sekundärskogar i Sabah, Borneo som återhämtar sig från plockhuggning. Varje punkt representerar mätvärden för en provyta.

Gällande **hypotes 2**, hittades inget signifikant samband mellan initialt kolförråd och årlig tillväxt, varken med en enkel linjär modell ($R^2 = 0.006$, $p = 0.117$) eller med en kvadratisk modell ($R^2 = 0.010$, $p = 0.108$). Den kvadratiske modellen förbättrade inte heller modellens förklaringsgrad jämfört med den linjära (ANOVA: $F = 2.01$, $p = 0.157$, Figur 2 - 3).



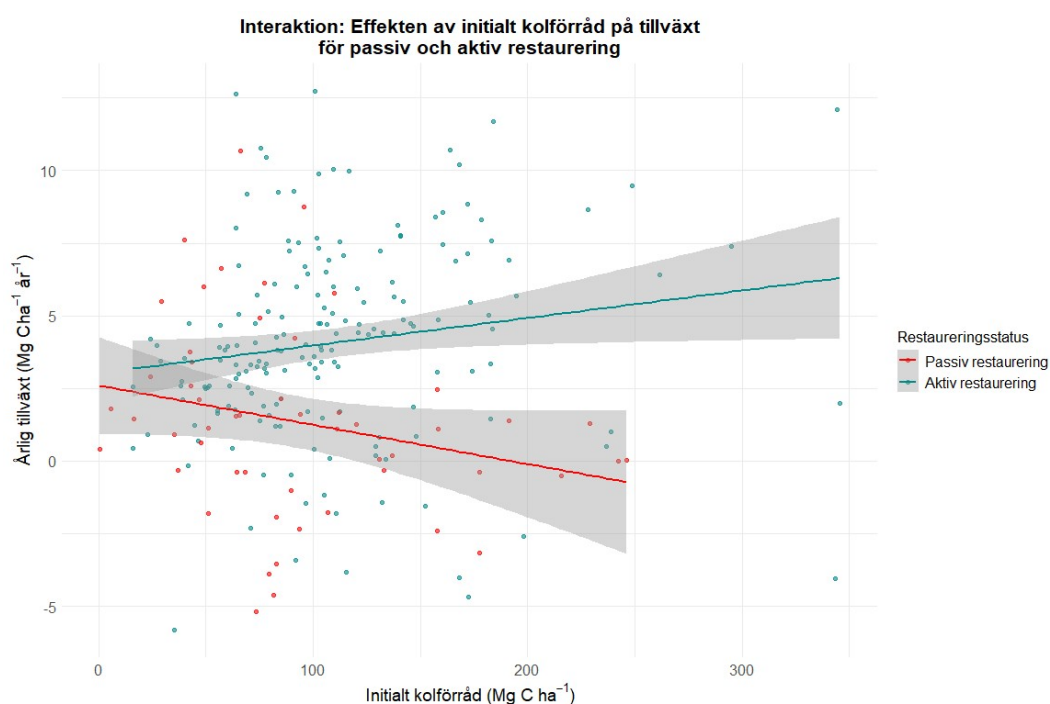
Figur 2. Samband mellan initialt kolförråd (Mg C ha^{-1}) och årlig tillväxt ($\text{Mg C ha}^{-1} \text{ år}^{-1}$) i tropiska sekundärskogar i Sabah, Borneo. Linjen visar en enkel linjär regression med 95 % konfidensintervall (gråskuggat fält). Varje punkt representerar mätvärden för en provyta.



Figur 3. Samband mellan initialt kolförråd (Mg C ha^{-1}) och årlig tillväxt ($\text{Mg C ha}^{-1} \text{ år}^{-1}$) i tropiska sekundärskogar i Sabah, Borneo. Linjen visar en kvadratisk regression med

95 % konfidensintervall (gråskuggat fält). Varje punkt representerar mätvärden för en provyta.

Gällande **hypotes 3**, visade en multipel linjär regression en signifikant interaktionseffekt mellan restaureringsmetod och initialt kolförråd på den årliga tillväxten av kolförrådet ($R^2=0.12$, $p = 0.01$, Figur 4). Under AR så fanns ett positivt samband mellan initialt kolförråd och tillväxthastighet, medan sambandet i stället var negativt under PR. Huvudeffekten för initialt kolförråd var inte signifikant ($p = 0.084$) och inte heller för restaureringsmetoden ($p = 0.673$).



Figur 4. Samband mellan initialt kolförråd (Mg C ha⁻¹) och årlig tillväxt (Mg C ha⁻¹ år⁻¹) för AR respektive PR i tropiska sekundärskogar i Sabah, Borneo. Linjerna visar en linjär regressionsmodell med interaktionseffekt. Det gråa skuggade fälten visar 95 % konfidensintervall och varje punkt representerar mätvärden för en provyta.

4. Diskussion

Vår studie undersökte återväxten av kolförrådet ovan jord i tropiska sekundärskogar i Sabah, Borneo. Syftet var att utvärdera om AR leder till högre årlig tillväxt, om det fanns ett samband mellan det initiala kolförrådet och tillväxt, samt om det fanns en interaktionseffekt.

Vi fann stöd för vår första **hypotes 1**, att årlig tillväxt av kolförråd är större i AR skog ($4.08 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ år}^{-1}$) än i PR skog (1.34). AR skogar hade nästan 3 gånger högre årlig tillväxt. Att tillväxten var högre i AR skog är i linje med tidigare studier från liknande skogar i området (Philipson et al. 2020a; Hayward et al. 2021; Engström 2023). Liknande observationer finns också från andra tropiska regioner (Schwartz et al. 2013; Wheeler et al. 2016). Trots detta, bör det poängteras att studierna i fråga har kollat på sekundärskogars tillväxt inom spannet 10 - 25 år efter genomförd behandling. Till vår kännedom finns det inga fältförsök med längre tidshorisont, vilka hade kunnat ge svar på hur tillväxten varierar i ett senare stadie.

Givet den relativt korta tidsperioden mellan restaurering och uppföljning är det värt att reflektera över vilka delar av AR som har störst inverkan på tillväxten. Det är inte nödvändigtvis planteringen i sig som förklarar den ökade tillväxten, utan det kanske snarare beror på minskad konkurrens till följd av röjning. Stödplanteringen bidrar emellertid troligen mest till ökad tillväxt i senare successionsstadier, då inväxningen av sekundärträd, som dipterokarper, är en långsam process (Brearley et al. 2016). I tidig succession drivs tillväxten framförallt av pionjärträd snarare än sekundära arter (Bischoff et al. 2005). Den här teorin styrks av resultaten från en studie Engström (2023) genomförde i Sabah. Han visade att kolförrådet, med avseende på endast dipterokarper, var lika stort i AR provytor som PR provytor i en skog som återhämtat sig i drygt 20 år. När alla träden mättes in visade resultaten dock att AR provytor hade högre årlig tillväxt jämfört med PR provytorna. Det betyder dock inte att stödplantering sker i onödan, utan det är mest troligt avgörande för att skogarna på sikt ska kunna återskapa strukturer och kolförråd av samma storlek som de ursprungliga skogarna.

Vad som däremot sticker ut i resultatet, jämfört med Philipson et al. (2020a), är den låga tillväxten för PR ytorna. Vi uppmätte ett medelvärde på $1.34 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ år}^{-1}$ jämfört med 2.9. Vårt resultat är således mer i linje med uppskattningar av Berry et al. (2010) och Galante et al. (2018) som ligger strax under $1.5 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ år}^{-1}$. Skillnaden förklaras troligast av att vi sorterade bort INDFORSUS delsetet, lade till SUAS delsetet samt valde att filtrera bort avvikande värden enligt IQR

metoden. Värden över 12.7 och under -5.8 filterades bort eftersom de ansågs för höga, respektive låga för att vara ekologiskt konsekventa. Det motiverades med att det troligen rör sig om mätfel, då över 51 000 individuella träd har mätts för att uppskatta kolförrådet (Philipson et al. 2020b). INDFORSUS delsetet hade 20 år mellan mätningarna och i regel en hög tillväxt, även om det bara rörde sig om ett fåtal PR provytor. SUAS delsetet, visade på låg tillväxt och hade flera provytor med negativ tillväxt, vilket troligen drog ner medelvärdet ytterligare. Även om vi inte vet exakt vad som förklarar skillnaden i tillväxt mellan AR och PR ytor, så framträder en trend som visar att betydligt fler PR provytor hade en negativ årlig tillväxt. 32% av PR provytorna uppvisade negativ tillväxt medan motsvarande siffra för AR var 9%. Resultatet visar också att PR metoden har ett brett 95% konfidensintervall (KI: 0.44 - 2.23) och hög variationskoefficient (VK: 2.47). Det här innebär att det finns en större spridning runt medelvärdet jämfört med AR gruppen. De negativa värdena är en följd av mortalitet bland de inmätta träden. En möjlig förklaring till den högre mortaliteten i PR ytor är att konkurrensen mellan etablerade träd är mer intensiv. I AR ytorna har röjning av konkurrerande vegetation minskat konkurrensen, vilket gynnar de kvarvarande trädens överlevnad och tillväxt.

Stödet för **Hypotes 2** var ofullständigt. Varken den linjära eller den kvadratiske regressionsmodellen visade statistiskt signifikanta samband mellan initialt kolförråd och årlig tillväxt. Resultatet är inte förvånande, då det saknas entydigt empiriskt stöd för att ett högt initialt kolförråd i sekundära tropiska skogar direkt skulle leda till högre tillväxthastighet. Oberleitner et al. (2021) visade i sin studie att tillväxthastigheten i tropiska degraderade skogar i Costa Rica var som högst de 20 första åren, då kolförrådet också var som lägst, för att sedan kulminera med tiden. Brown & Lugo (1990) visar på liknande resultat, där de framställt tillväxtkurvor från tropiska skogar från olika världsdelar. I bägge dessa studier har den tidigare markanvändningen dock varit bete eller svedjebruk, det vill säga att skogen har kalhuggits och sedan föryngrats naturligt av angränsande skogsbestånd. I dessa studier har inte heller brist på fröspridande träd utgjort ett problem för föryngring.

Även om resultatet vore signifikant så indikerar den låga justerade förklaringsgraden ($R^2=0.006$) på att sambandet bättre skulle förklarats av andra faktorer. Viktigt att komma ihåg är skogarnas inneboende komplexitet, det finns många olika faktorer som påverkar dess tillväxt. Utöver generella abiotiska och biotiska faktorer, så påverkas tillväxten mer specifikt även av jordart och markförhållanden (Kenzo et al. 2015) samt av tillgången på sekundärträd och olika strukturella faktorer (Axelsson et al. 2024). Olika skogliga strukturella faktorer styr även över kronslutenhet och ljusförhållanden i skogens bottenskikt

vilket påverkar successionsdynamiken, alltså om primär - eller sekundärträd gynnas (Gustafsson 2016). Det förefaller mer sannolikt att andra faktorer har större betydelse för tillväxten än det initiala kolförrådets storlek.

Resultatet stödjer **hypotes 3** och indikerar att det finns en signifikant interaktionseffekt mellan initialt kolförråd och restaureringsmetod på den årliga tillväxten av kolförrådet. Linjernas lutning demonstrerar skillnaden i sambandet mellan grupperna, alltså att sambandet mellan initialt kolförråd och tillväxt är positivt i AR ytor men svagt negativt i PR ytor. Detta tyder på en effekt där AR provytor med högt initialt kolförråd har en högre årlig medeltillväxt av kolförrådet. En tolkning är att de lyckas tillvarata sin tillväxtpotential i högre grad. Notera dock att huvudeffekten för varken restaureringsmetod ($p = 0.673$) eller initialt kolförråd ($p = 0.084$) var statistiskt signifikanta i modellen med interaktionseffekter. Detta innebär dock inte att dessa variabler saknar betydelse, utan snarare att deras effekt på tillväxten varierar beroende på den andra variabelns nivå. Resultaten från hypotes 1, som visade på en signifikant skillnad i tillväxt mellan restaureringsmetoder förblir relevanta - men interaktionen i hypotes 3 visar att denna skillnad också samverkar med kolförrådets utgångsvärde.

Det är inte helt enkelt att förstå eller förklara interaktionseffekten genom ekologisk teori. En potentiell förklaring är att skogar med högre initialt kolförråd växer bättre med AR på grund av att behandlingen, exempelvis hugga bort lianer, har större effekt än i skogar som har ett mindre initialt kolförråd. Vad gäller PR provytor, så verkar högt initialt kolförråd inte leda till ökad tillväxt, utan tvärtom till marginell sänkt tillväxt. Det skulle kunna motiveras med att PR skogarna har fastnat i en successionell rundgång. Detta syftar på ett tillstånd där skogen domineras av kortlivade pionjärträddarter utan inväxning av mer skuggtåliga, långlivade arter. I avsaknad av arter som kan ta över när pionjärerna dör, sker ingen successiv uppbyggnad av skogens struktur och biomassa - vilket kan leda till stagnation eller till och med negativ nettotillväxt över tid. Den här typen av rundgång demonstreras tydligt av figur 8 i Axelsson et al. (2024:10). Bischoff et al. (2005) visar exempelvis att mortaliteten var betydligt högre i en sekundärskog jämfört med en primärskog, och att pionjärträden stod för majoriteten av avgången. Skogens struktur stannar helt enkelt upp och utvecklas inte mot senare successioner, vilket hade varit fallet med en skog med mer komplett artsammansättning. Dessa degraderade skogar som domineras av återväxande pionjärträd har således troligen även en lägre maximal kolkapacitet (Saner et al. 2012). En annan förklaring till att PR skogen har lägre tillväxt och ökad mortalitet skulle kunna vara att de är mer känsliga för andra naturliga **störningar** som insektsangrepp eller stormskador.

Ytterligare en tolkning av resultatet från hypotes 3 är att det skulle vara mest strategiskt att prioritera AR av degraderade skogar med högt initialt kolförråd, eftersom dessa ytor uppvisar högst tillväxtpotential. Att restaurera skogar som redan har höga kolförråd kan anses kontraintuitivt. Vi förordar istället att resurser bör riktas mot sekundärskogarna med lågt initialt kolförråd, i syfte att påskynda deras utveckling mot högre kolförråd där tillväxten sedermera accelererar. Om sådana skogar lämnas utan åtgärd finns en risk att de fastnar i en successionell rundgång.

Att studera återväxten i sekundärskogar innebär flera metodologiska utmaningar, vilket blivit tydligt i arbetet med det aktuella datasetet. Det är svårt att genomföra fältförsök under kontrollerade former. Idealt hade varit att avverka skogarna vid en definierad tidpunkt, utföra restaureringsåtgärder och sedan kontinuerligt följa utvecklingen för de olika provytorna parallellt. Det hade varit särskilt intressant att jämföra AR med ANR, för att få ökad kunskap om hur effekterna de emellan skiljer sig åt. Datasetet som användes i den här studien präglades av en betydande variation, vad gäller tidsintervall mellan störning, påbörjade restaureringsåtgärder och uppföljande mätningar av kolförrådet. Därtill hade vi ingen information om trädens ålder, artsammansättning samt andelen primär - respektive sekundärträd, vilket begränsar möjligheten till en mer nyanserad analys av återväxtdynamiken.

Resultaten tyder på stora vinster med AR av degraderad tropisk regnskog - om det primära syftet är att snabbt binda kol och återupprätta kolförrådet. Det är dock viktigt att förhålla sig kritiskt till antagandet att AR alltid är det mest effektiva tillvägagångssättet. Flertalet metastudier visar att PR i många fall kan vara lika effektivt - men då med ett bredare perspektiv med avseende på faktorer som biologisk mångfald och ekosystemtjänster (Chazdon 2008; Crouzeilles et al. 2017; Di Sacco et al. 2021). En del av kritiken tillskrivs ofta planteringsdelen, där genomsnittet i tropikerna har varit att plantera endast tre trädarter (Banin et al. 2022). Om målet är att den återväxande skogen ska efterlikna primärskog, är det otillräckligt att plantera tre olika arter, givet tropikernas stora mångfald. Men utan aktiva åtgärder som plantering, finns som tidigare diskuterat risken att skogens utveckling avstannar. Axelsson et al. (2024) har exempelvis planterat uppemot ett 50-tal arter och visat att vissa ytor som inte stödplanterats inte lyckats återväxa inom loppet av 40 år. I en studie av Hayward et al. (2021) menar de att AR ger snabbare tillväxt av kolförrådet utan att missgynna andra viktiga aspekter av restaurering. Vår bild efter att ha studerat området är att det finns en felaktig dikotomi mellan PR och AR, där restaurering snarare ska ses i termer av en glidande skala.

Sammanfattningsvis verkar det alltså inte finnas någon universallösning på hur en tropisk regnskog restaureras på bästa sätt. Vilken typ av restaurering som krävs är kontextberoende. Faktorer såsom graden av degradering, när störningen skedde, lokalt klimat, topografi, artsammansättning och vilka storleksklasser med träd som återfinns måste tas i beaktning vid varje enskilt tillfälle. Trots att provytorna i vår studie har bland de längst kontinuerligt uppskattade mätvärdena för restaurerade tropiska sekundärskogar, så lär det dröja flera decennier innan mer slutgiltiga resultat kan presenteras. Följaktligen anser vi att det är angeläget att fortsätta följa provytornas framtida utveckling och kolförrådets tillväxt.

Referenser

- Asner, G.P., Brodrick, P.G., Philipson, C., Vaughn, N.R., Martin, R.E., Knapp, D.E., Heckler, J., Evans, L.J., Jucker, T., Goossens, B., Stark, D.J., Reynolds, G., Ong, R., Renneboog, N., Kugan, F. & Coomes, D.A. (2018). Mapped aboveground carbon stocks to advance forest conservation and recovery in Malaysian Borneo. *Biological Conservation*, 217, 289–310. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.10.020>
- Axelsson, E.P., Grady, K.C., Alloysius, D., Falck, J., Lussetti, D., Vairappan, C.S., Sau Wai, Y., Ioki, K., Lardizabal, M.L.T., Ahmad, B. & Ilstedt, U. (2024). Lessons learned from 25 years of operational large-scale restoration: The Sow-A-Seed project, Sabah, Borneo. *Ecological Engineering*, 206, 107282. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2024.107282>
- Baccini, A., Walker, W., Carvalho, L., Farina, M., Sulla-Menashe, D. & Houghton, R.A. (2017). Tropical forests are a net carbon source based on aboveground measurements of gain and loss. *Science*, 358 (6360), 230–234. <https://doi.org/10.1126/science.aam5962>
- Banin, L.F., Phillips, O.L. & Lewis, S.L. (2015). Tropical Forests. : *Routledge Handbook of Forest Ecology*. Routledge.
- Banin, L.F., Raine, E.H., Rowland, L.M., Chazdon, R.L., Smith, S.W., Rahman, N.E.B., Butler, A., Philipson, C., Applegate, G.G., Axelsson, E.P., Budiharta, S., Chua, S.C., Cutler, M.E.J., Elliott, S., Gemita, E., Godoong, E., Graham, L.L.B., Hayward, R.M., Hector, A., Ilstedt, U., Jensen, J., Kasinathan, S., Kettle, C.J., Lussetti, D., Manohan, B., Maycock, C., Ngo, K.M., O'Brien, M.J., Osuri, A.M., Reynolds, G., Sauwai, Y., Scheu, S., Silalahi, M., Slade, E.M., Swinfield, T., Wardle, D.A., Wheeler, C., Yeong, K.L. & Burslem, D.F.R.P. (2022). The road to recovery: a synthesis of outcomes from ecosystem restoration in tropical and subtropical Asian forests. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 378 (1867), 20210090. <https://doi.org/10.1098/rstb.2021.0090>
- Bastin, J.-F., Finegold, Y., Garcia, C., Mollicone, D., Rezende, M., Routh, D., Zohner, C.M. & Crowther, T.W. (2019). The global tree restoration potential. *Science*, 365 (6448), 76–79. <https://doi.org/10.1126/science.aax0848>
- Berry, N.J., Phillips, O.L., Lewis, S.L., Hill, J.K., Edwards, D.P., Tawatao, N.B., Ahmad, N., Magintan, D., Khen, C.V., Maryati, M., Ong, R.C. & Hamer, K.C. (2010). The high value of logged tropical forests: lessons from northern Borneo. *Biodiversity and Conservation*, 19 (4), 985–997. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9779-z>
- Bischoff, W., Newbery, D.M., Lingenfelder, M., Schnaegel, R., Petol, G.H., Madani, L. & Ridsdale, C.E. (2005). Secondary succession and dipterocarp recruitment in Bornean rain forest after logging. *Forest Ecology and Management*, 218 (1–3), 174–192. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.07.009>
- Bourgoin, C., Ceccherini, G., Girardello, M., Vancutsem, C., Avitabile, V., Beck, P.S.A., Beuchle, R., Blanc, L., Duveiller, G., Migliavacca, M., Vieilledent, G., Cescatti, A. & Achard, F. (2024). Human degradation of tropical moist forests is greater than previously estimated. *Nature*, 631 (8021), 570–576. <https://doi.org/10.1038/s41586-024-07629-0>
- Brearley, F.Q., Banin, Lindsay F. & Saner, P. (2016). The ecology of the Asian dipterocarps. *Plant Ecology & Diversity*, 9 (5–6), 429–436. <https://doi.org/10.1080/17550874.2017.1285363>

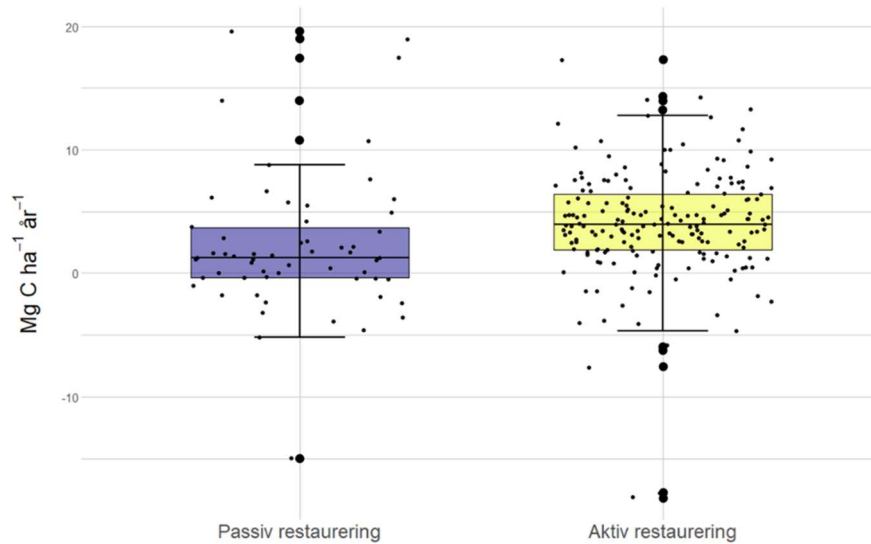
- Brown, S. & Lugo, A.E. (1990). Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology*, 6 (1), 1–32. <https://doi.org/10.1017/S0266467400003989>
- Bryan, J.E., Shearman, P.L., Asner, G.P., Knapp, D.E., Aoro, G. & Lokes, B. (2013). Extreme Differences in Forest Degradation in Borneo: Comparing Practices in Sarawak, Sabah, and Brunei. *PLOS ONE*, 8 (7), e69679. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0069679>
- Chazdon, R.L. (2008). Beyond Deforestation: Restoring Forests and Ecosystem Services on Degraded Lands. *Science*, 320 (5882), 1458–1460. <https://doi.org/10.1126/science.1155365>
- Cook-Patton, S.C., Leavitt, S.M., Gibbs, D., Harris, N.L., Lister, K., Anderson-Teixeira, K.J., Briggs, R.D., Chazdon, R.L., Crowther, T.W., Ellis, P.W., Griscom, H.P., Herrmann, V., Holl, K.D., Houghton, R.A., Larrosa, C., Lomax, G., Lucas, R., Madsen, P., Malhi, Y., Paquette, A., Parker, J.D., Paul, K., Routh, D., Roxburgh, S., Saatchi, S., van den Hoogen, J., Walker, W.S., Wheeler, C.E., Wood, S.A., Xu, L. & Griscom, B.W. (2020). Mapping carbon accumulation potential from global natural forest regrowth. *Nature*, 585 (7826), 545–550. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2686-x>
- Crouzeilles, R., Ferreira, M.S., Chazdon, R.L., Lindenmayer, D.B., Sansevero, J.B.B., Monteiro, L., Iribarrem, A., Latawiec, A.E. & Strassburg, B.B.N. (2017). Ecological restoration success is higher for natural regeneration than for active restoration in tropical forests. *Science Advances*, 3 (11), e1701345. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1701345>
- Di Sacco, A., Hardwick, K.A., Blakesley, D., Brancalion, P.H.S., Breman, E., Cecilio Rebola, L., Chomba, S., Dixon, K., Elliott, S., Ruyonga, G., Shaw, K., Smith, P., Smith, R.J. & Antonelli, A. (2021). Ten golden rules for reforestation to optimize carbon sequestration, biodiversity recovery and livelihood benefits. *Global Change Biology*, 27 (7), 1328–1348. <https://doi.org/10.1111/gcb.15498>
- Engström, J. (2023). Increased carbon sequestration of actively restored tropical forests in Sabah, Malaysia.
- FAO (2003). *FAO - Forestry - Workshop on Tropical Secondary Forest Management in Africa: Reality and Perspectives*. <https://www.fao.org/4/J0628E/J0628E00.htm#TopOfPage> [2025-05-23]
- FAO (2011). *The State of Forests in the Amazon Basin, Congo Basin and Southeast Asia*. (9789251068885). https://foris.fao.org/static/data/fra2010/StateofForests_Report_English.pdf [2025-05-21]
- FAO (2020). *Global Forest Resources Assessment 2020 - key findings*. (978-92-5-132581-0). FAO.
- Gaveau, D.L.A., Sheil, D., Husnayaen, Salim, M.A., Arjasakusuma, S., Ancrenaz, M., Pacheco, P. & Meijaard, E. (2016). Rapid conversions and avoided deforestation: examining four decades of industrial plantation expansion in Borneo. *Scientific Reports*, 6 (1), 32017. <https://doi.org/10.1038/srep32017>
- Gustafsson, M. (2016). Restoring dipterocarp rainforest diversity. *Acta Universitatis Agriculturae Sueciae*, (2016:83). <https://res.slu.se/id/publ/77365> [2025-05-23]
- Hayward, R.M., Banin, L.F., Burslem, D.F.R.P., Chapman, D.S., Philipson, C.D., Cutler, M.E.J., Reynolds, G., Nilus, R. & Dent, D.H. (2021). Three decades of post-logging tree community recovery in naturally regenerating and actively restored dipterocarp forest in Borneo. *Forest Ecology and Management*, 488, 119036. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119036>

- Holl, K.D. & Aide, T.M. (2011). When and where to actively restore ecosystems? *Forest Ecology and Management*, 261 (10), 1558–1563.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.07.004>
- Kenzo, T., Furutani, R., Hattori, D., Tanaka, S., Sakurai, K., Ninomiya, I. & Kendawang, J.J. (2015). Aboveground and belowground biomass in logged-over tropical rain forests under different soil conditions in Borneo. *Journal of Forest Research*, 20 (1), 197–205.
<https://doi.org/10.1007/s10310-014-0465-y>
- Kettle, C.J. (2010). Ecological considerations for using dipterocarps for restoration of lowland rainforest in Southeast Asia. *Biodiversity and Conservation*, 19 (4), 1137–1151. <https://doi.org/10.1007/s10531-009-9772-6>
- Kier, G., Mutke, J., Dinerstein, E., Ricketts, T.H., Küper, W., Kreft, H. & Barthlott, W. (2005). Global patterns of plant diversity and floristic knowledge. *Journal of Biogeography*, 32 (7), 1107–1116.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01272.x>
- Lewontin, R.C. (1969). The meaning of stability. *Brookhaven Symposia in Biology*, 22, 13–24
- Lundqvist, L. (2017). Tamm Review: Selection system reduces long-term volume growth in Fennoscandic uneven-aged Norway spruce forests. *Forest Ecology and Management*, 391, 362–375.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.02.011>
- Lussetti, D., Axelsson, E.P., Ilstedt, U., Falck, J. & Karlsson, A. (2016). Supervised logging and climber cutting improves stand development: 18 years of post-logging data in a tropical rain forest in Borneo. *Forest Ecology and Management*, 381, 335–346.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.09.025>
- Magnuszewski, P., Ostasiewicz, K., Chazdon, R., Salk, C., Pajak, M., Sendzimir, J. & Andersson, K. (2015). Resilience and Alternative Stable States of Tropical Forest Landscapes under Shifting Cultivation Regimes. Adam, P. (Ed.) (Adam, P., *PLOS ONE*, 10 (9), e0137497).
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0137497>
- Montero, S.A. & Ellis, E.A. (2023). Carbon stock recovery from tree regeneration following selective logging in tropical forest of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Carbon Management*, 14 (1), 2238672.
<https://doi.org/10.1080/17583004.2023.2238672>
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B. & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403 (6772), 853–858. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Neo, L., Tan, H.T.W. & Wong, K.M. (2021). Centres of endemism in Borneo and their environmental correlates revealed by endemic plant genera. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 285, 151966.
<https://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151966>
- Newbery, D.McC., Campbell, E.J.F., Proctor, J. & Still, M.J. (1996). Primary lowland dipterocarp forest at Danum Valley, Sabah, Malaysia. Species composition and patterns in the understorey. *Vegetatio*, 122 (2), 193–220.
<https://doi.org/10.1007/BF00044700>
- Oberleitner, F., Egger, C., Oberdorfer, S., Dullinger, S., Wanek, W. & Hietz, P. (2021). Recovery of aboveground biomass, species richness and composition in tropical secondary forests in SW Costa Rica. *Forest Ecology and Management*, 479, 118580.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118580>
- Pan, Y., Birdsey, R.A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P.E., Kurz, W.A., Phillips, O.L., Shvidenko, A., Lewis, S.L., Canadell, J.G., Ciais, P., Jackson, R.B., Pacala, S.W., McGuire, A.D., Piao, S., Rautiainen, A.,

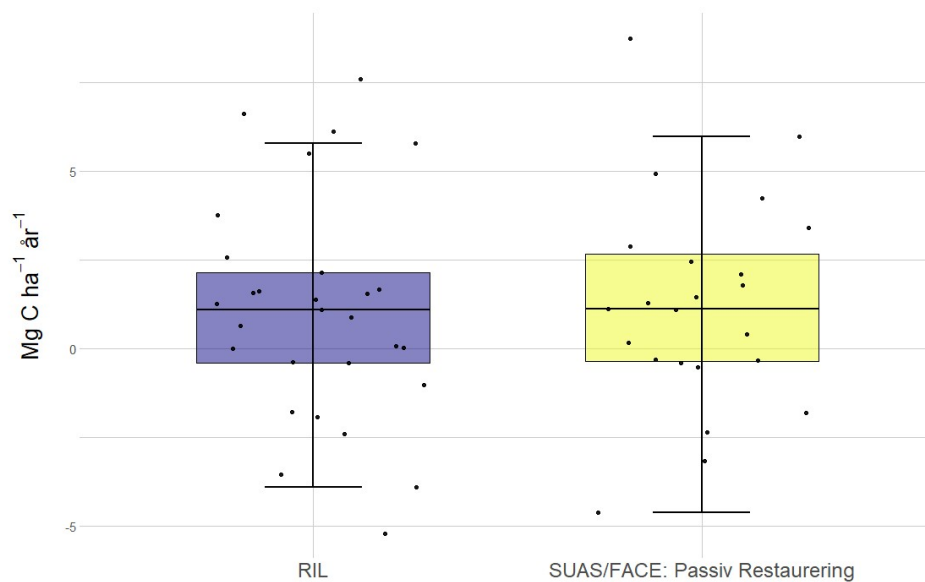
- Sitch, S. & Hayes, D. (2011). A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests. *Science*, 333 (6045), 988–993.
<https://doi.org/10.1126/science.1201609>
- Philipson, C.D., Cutler, M.E.J., Brodrick, P.G., Asner, G.P., Boyd, D.S., Moura Costa, P., Fiddes, J., Foody, G.M., van der Heijden, G.M.F., Ledo, A., Lincoln, P.R., Margrove, J.A., Martin, R.E., Milne, S., Pinard, M.A., Reynolds, G., Snoep, M., Tangki, H., Sau Wai, Y., Wheeler, C.E. & Burslem, D.F.R.P. (2020a). Active restoration accelerates the carbon recovery of human-modified tropical forests. *Science*, 369 (6505), 838–841. <https://doi.org/10.1126/science.aay4490>
- Philipson, C.D., Cutler, M.E.J., Brodrick, P.G., Asner, G.P., Boyd, D.S., Moura Costa, P., Fiddes, J., Foody, G.M., Van Der Heijden, G.M.F., Ledo, A., Lincoln, P.R., Margrove, J.A., Martin, R.E., Milne, S., Pinard, M.A., Reynolds, G., Snoep, M., Tangki, H., Sau Wai, Y., Wheeler, C.E. & Burslem, D.F.R.P. (2020b). Supplementary Materials for: Active restoration accelerates the carbon recovery of human-modified tropical forests. *Science*, 369 (6505), 838–841.
<https://doi.org/10.1126/science.aay4490>
- Pillay, R., Watson, J.E.M., Hansen, A.J., Burns, P., Virnig, A.L.S., Supples, C., Armenteras, D., González-del-Pliego, P., Aragon-Osejo, J., A. Jantz, P., Ervin, J., Goetz, S.J. & Venter, O. (2024). Global rarity of high-integrity tropical rainforests for threatened and declining terrestrial vertebrates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 121 (51), e2413325121.
<https://doi.org/10.1073/pnas.2413325121>
- Pinard, M.A. & Cropper, W.P. (2000). Simulated Effects of Logging on Carbon Storage in Dipterocarp Forest. *Journal of Applied Ecology*, 37 (2), 267–283
- Poorter, L., Bongers, F., Aide, T.M., Almeyda Zambrano, A.M., Balvanera, P., Becknell, J.M., Boukili, V., Brancalion, P.H.S., Broadbent, E.N., Chazdon, R.L., Craven, D., de Almeida-Cortez, J.S., Cabral, G.A.L., de Jong, B.H.J., Denslow, J.S., Dent, D.H., DeWalt, S.J., Dupuy, J.M., Durán, S.M., Espírito-Santo, M.M., Fandino, M.C., César, R.G., Hall, J.S., Hernandez-Stefanoni, J.L., Jakovac, C.C., Junqueira, A.B., Kennard, D., Letcher, S.G., Licona, J.-C., Lohbeck, M., Marín-Spiotta, E., Martínez-Ramos, M., Massoca, P., Meave, J.A., Mesquita, R., Mora, F., Muñoz, R., Muscarella, R., Nunes, Y.R.F., Ochoa-Gaona, S., de Oliveira, A.A., Orihuela-Belmonte, E., Peña-Claros, M., Pérez-García, E.A., Piotto, D., Powers, J.S., Rodríguez-Velázquez, J., Romero-Pérez, I.E., Ruíz, J., Saldarriaga, J.G., Sanchez-Azofeifa, A., Schwartz, N.B., Steininger, M.K., Swenson, N.G., Toledo, M., Uriarte, M., van Breugel, M., van der Wal, H., Veloso, M.D.M., Vester, H.F.M., Vicentini, A., Vieira, I.C.G., Bentos, T.V., Williamson, G.B. & Rozendaal, D.M.A. (2016). Biomass resilience of Neotropical secondary forests. *Nature*, 530 (7589), 211–214.
<https://doi.org/10.1038/nature16512>
- Saner, P., Loh, Y.Y., Ong, R.C. & Hector, A. (2012). Carbon Stocks and Fluxes in Tropical Lowland Dipterocarp Rainforests in Sabah, Malaysian Borneo. *PLOS ONE*, 7 (1), e29642. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0029642>
- Schwartz, G., Lopes, J.C.A., Mohren, G.M.J. & Peña-Claros, M. (2013). Post-harvesting silvicultural treatments in logging gaps: A comparison between enrichment planting and tending of natural regeneration. *Forest Ecology and Management*, 293, 57–64.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.12.040>
- Slik, J.W.F., Aiba, S.-I., Brearley, F.Q., Cannon, C.H., Forshed, O., Kitayama, K., Nagamasu, H., Nilus, R., Payne, J., Paoli, G., Poulsen, A.D., Raes, N., Sheil, D., Sidiyasa, K., Suzuki, E. & van Valkenburg, J.L.C.H. (2010).

- Environmental correlates of tree biomass, basal area, wood specific gravity and stem density gradients in Borneo's tropical forests. *Global Ecology and Biogeography*, 19 (1), 50–60. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00489.x>
- Slik, J.W.F., Paoli, G., McGuire, K., Amaral, I., Barroso, J., Bongers, F. & Poorter, L. (2013). Large trees drive forest aboveground biomass variation in moist lowland forests across the tropics. *Global Ecology and Biogeography*, 22 (12), 1261–1271. <https://doi.org/10.1111/geb.12092>
- Smith, J.R., Bagchi, R., Ellens, J., Kettle, C.J., Burslem, D.F.R.P., Maycock, C.R., Khoo, E. & Ghazoul, J. (2015). Predicting dispersal of auto-gyrating fruit in tropical trees: a case study from the Dipterocarpaceae. *Ecology and Evolution*, 5 (9), 1794–1801. <https://doi.org/10.1002/ece3.1469>
- Sodhi, N.S., Koh, L.P., Clements, R., Wanger, T.C., Hill, J.K., Hamer, K.C., Clough, Y., Tscharntke, T., Posa, M.R.C. & Lee, T.M. (2010). Conserving Southeast Asian forest biodiversity in human-modified landscapes. *Biological Conservation*, 143 (10), 2375–2384. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.12.029>
- Wheeler, C.E., Omeja, P.A., Chapman, C.A., Glipin, M., Tumwesigye, C. & Lewis, S.L. (2016). Carbon sequestration and biodiversity following 18 years of active tropical forest restoration. *Forest Ecology and Management*, 373, 44–55. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.04.025>
- Wunder, S., Schulz, D., Montoya-Zumaeta, J.G., Börner, J., Ponzoni Frey, G. & Betancur-Corredor, B. (2024). Modest forest and welfare gains from initiatives for reduced emissions from deforestation and forest degradation. *Communications Earth & Environment*, 5 (1), 1–11. <https://doi.org/10.1038/s43247-024-01541-1>
- Zulkarnaen, R.N., Helmanto, H., Primananda, E., Kusuma, Y.W.C. & Robiansyah, I. (2023). Population status and conservation of the threatened and endemic tree *Vatica javanica* subsp. *javanica* (Dipterocarpaceae). *Journal of Asia-Pacific Biodiversity*, 16 (4), 653–657. <https://doi.org/10.1016/j.japb.2023.08.008>

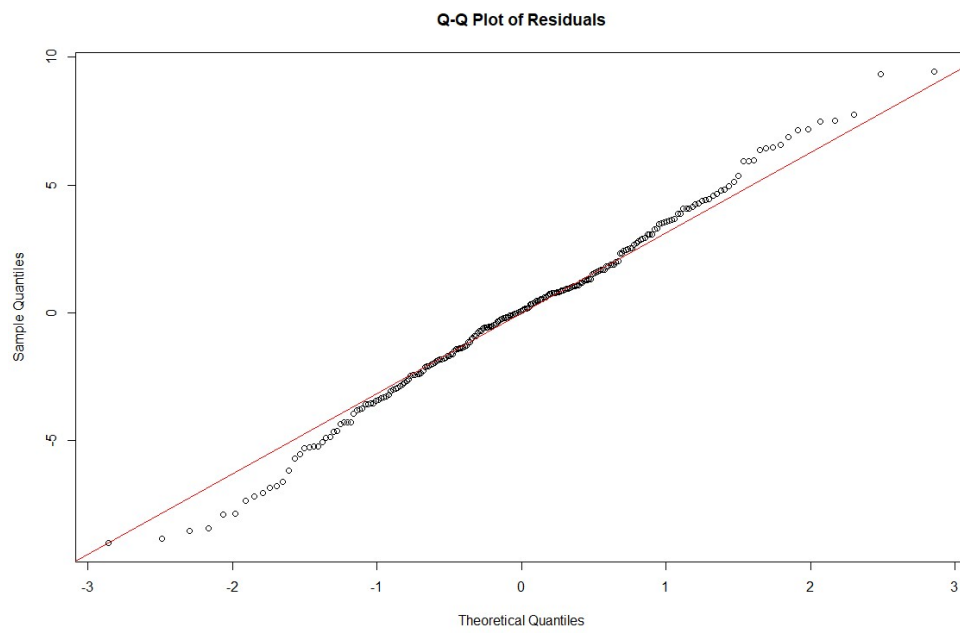
Bilaga A



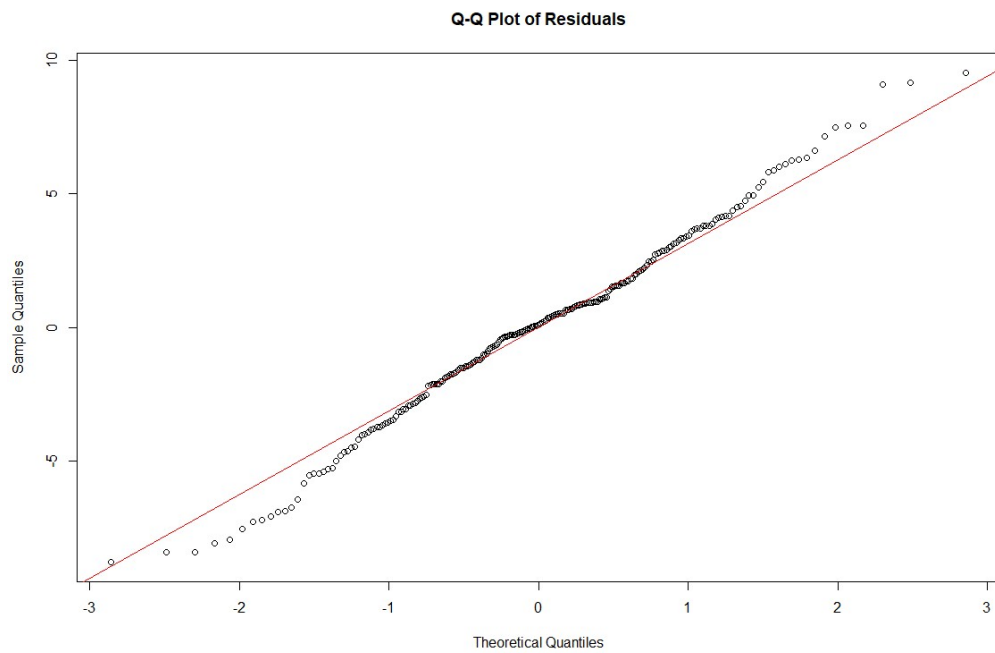
Figur A11. Boxplot med ofiltrerad data som visar årlig tillväxt, angett i $\text{Mg C ha}^{-1} \text{år}^{-1}$, för tropiska sekundärskogar i Sabah, Borneo som återhämtar sig från plockhuggning. Varje punkt representerar mätvärden för en provyta.



Figur A22. Boxplot jämförande PR bestånd från RIL respektive SUAS/FACE. 9 år hade gått mellan mätningarna för RIL och 4 respektive 3 år för SUAS respektive FACE. SUAS och FACE grupperades på grund av det låga antalet provytor från SUAS (6) samt den mindre skillnaden mellan antal år emellan mätningarna. Ett t-test visade på att inga signifikanta skillnader mellan grupperna kunde identifieras.



Figur A3 3. *Q-Q-plot av residualerna från den enkla linjära regressionsmodellen.*



Figur A 45. *Q-Q-plot av residualerna från den kvadratiske regressionsmodellen.*

Tack

Vi vill rikta ett stort och varmt tack till Arvid Lindh som varit vår handledare för kandidatuppsatsen. Du har verkligen stöttat och väglett oss genom processen på ett mycket engagerat sätt. Vi vill varmt rekommendera den som är intresserad av att djupdyka i ämnet att läsa Arvids avhandling: Lindh, A. (2024). Multi-functional trait-based species selection for regenerating tropical rainforests. Diss. Sveriges lantbruksuniversitet. <https://pub.epsilon.slu.se/34725/1/lindh-a-20240814.pdf>

Publicering och arkivering

Godkända självständiga arbeten (examensarbeten) vid SLU kan publiceras elektroniskt. Som student äger du upphovsrätten till ditt arbete och behöver i sådana fall godkänna publiceringen. I samband med att du godkänner publicering kommer SLU även att behandla dina personuppgifter (namn) för att göra arbetet sökbart på internet. Du kan närsomhelst återkalla ditt godkännande genom att kontakta biblioteket.

Även om du väljer att inte publicera arbetet eller återkallar ditt godkännande så kommer det arkiveras digitalt enligt arkivlagstiftningen.

Du hittar länkar till SLU:s publiceringsavtal och SLU:s behandling av personuppgifter och dina rättigheter på den här sidan:

- <https://libanswers.slu.se/sv/faq/228316>

☒ JA, jag, Isac Printz har läst och godkänner avtalet för publicering samt den personuppgiftsbehandling som sker i samband med detta

☒ JA, jag, Adam Nilsson har läst och godkänner avtalet för publicering samt den personuppgiftsbehandling som sker i samband med detta

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