



Sveriges lantbruksuniversitet
Swedish University of Agricultural Sciences

Vedväxternas förändring i fält- och buskskiktet i Vårdsätra naturpark mellan 1976 och 2012

Changes amongst woody species in the herb and shrub layer in Vårdsätra naturpark between 1976 and 2012

Kerstin Kempe

Självständigt arbete (15 hp) vid institutionen för vatten och miljö
Sveriges lantbruksuniversitet, Uppsala
Kandidatprogram i biologi och miljövetenskap 2012

Vedväxternas förändring i fält- och buskskiktet i Vårdsätra naturpark mellan 1976 och 2012

Changes amongst woody species in the herb and shrub layer in Vårdsätra naturpark between 1976 and 2012

Kerstin Kempe

Handledare: Ulf Grandin (SLU)

Btr handledare: Håkan Rydin och Håkan Hytteborn (Uppsala universitet)

Examinator: Frauke Ecke (SLU)

Omfattning: 15 hp

Nivå och fördjupning: Kandidatuppsats, G2E

Kurstitel: Självständigt arbete i biologi

Kurskod: EX0689

Program/utbildning: Biologi och miljövetenskap

Utgivningsort: Uppsala

Utgivningsår: 2012

Elektronisk publicering: <http://stud.epsilon.slu.se>

Nyckelord: Vedväxter, artsammansättning, skott, almsjuka, ljusintensitet

Sveriges lantbruksuniversitet
Swedish University of Agricultural Sciences

Fakulteten för naturresurser och lantbruksvetenskap
Institutionen för vatten och miljö

Uppsala universitet
Uppsala University

Institutionen för ekologi och genetik
Avdelningen för växtekologi och evolution

Sammanfattning

Naturreseptatet Vårdsätra naturpark söder om Uppsala har varit lämnat åt fri utveckling sedan 1912. Området har gått från beteshage/löväng till dagens alm-ask dominerade lövskog. Skogen är drabbad av almsjuka och en stor del av de trädformade almarna är döende eller döda.

Syftet med undersökningen var att kvantifiera förändringar bland vedväxterna i fält- och buskskiktet i Vårdsätra naturpark mellan 1976 och 2012. Antalet skott räknades i 20 fasta provytor och resultatet jämfördes med motsvarande undersökning från 1976. De frågor som skulle besvaras var: Har det skett några förändringar i antalet skott mellan åren, för alla arter sammanslagna och för de olika arterna? Kan skillnader i artsammansättning påvisas? Och i så fall, fanns det några trender i förändringarna? Vad kan ha varit orsaken?

Förändringen i antal skott testades med parade t-test. Förändringen i artsammansättning studerades med "detrended correspondence analysis" (DCA) och "analysis of similarities" ANOSIM. Koordinaterna för varje yta i ordinationsdiagrammen testades med parade t-test för att se om skillnader mellan åren kunde detekteras. Viktade Ellenbergindex för ljus, markfuktighet, marksurhet och markkväve räknades ut för varje ruta. Korrelationen mellan Ellenbergindex och koordinaterna i ordinationsdiagrammet användes för att förklara eventuella skillnader i artsammansättning.

Det totala antalet skott ökade i fältskiktet (lägre än 0,5 m) medan ingen förändring hade skett i buskskiktet (buskarter över 0,5 m, träarter 0,5-1,3 m). I fältskiktet ökade ask i antal. I buskskiktet ökade hassel och hägg medan lönn och *Ribes* spp. minskade. Med ANOSIM-testet konstaterades för båda skikten skillnader i artsammansättning mellan åren. I buskskiktet visade parade t-testet att ytorna från 2012 hade högre värden än ytorna 1976 längs axel 2. Denna axel hade högst korrelation ($r = 0,62$, $p = 0,00$) mot Ellenbergindex för ljus. Det indikerade att ljusinsläppet har ökat i skogen.

Ökningen av ask, hassel och hägg antas bero på den ökade instrålningen som bör följa av almsjukan. Detta antagande görs på grund av att asken tillväxer snabbt i ljusa luckor, och hassel och hägg bör tillväxa snabbt då de skjuter skott från etablerade plantor. Det stämmer väl överens med indikationen att det blivit ljusare baserat på korrelationen mellan Ellenbergindex och DCA-koordinater för buskskiktet. Skillnaden längs axel 2 visar att det finns en trend i artsammansättningen i buskskiktet. Det kan tolkas som att skogen befinner sig i ett stadium av förändring, sannolikt kopplat till almsjukan. Om jämvikt har hunnit infinna sig i skogen har denna fas troligen avslutats före 2012.

Nyckelord: vedväxter, artsammansättning, skott, almsjuka, instrålning

Abstract

The nature reserve Vårdsätra naturpark south of Uppsala has been left to develop freely since 1912. The area has gone from wooden pasture/meadow to elm-ash dominated deciduous forest. The forest is affected by the Dutch elm disease and many of the elms are dying or dead.

The aim of the study was to quantify changes amongst the woody species in the herb and shrub layer between 1976 and 2012. The number of shoots was counted in 20 permanent sample plots and the results were compared with a similar survey made in 1976. The questions to be answered were; Had there been any changes in the number of shoots between the years, amongst all species grouped together and amongst each species individually? Could differences in species composition be observed? If so, were there any trends to be detected in the changes? What could have been the reason?

The change in number of shoots was tested by paired t-test. The change in species composition was calculated by detrended correspondence analysis (DCA) and analysis of similarity (ANOSIM). The coordinates for each sample plot in the DCA graph were tested with paired t-test to detect possible differences between the years. Weighted Ellenberg indices for light, soil moisture, soil acidity and soil nitrogen were calculated for each sample plot. By calculating the correlation between the Ellenberg index and the coordinates of the DCA graph, the possible differences in species composition were tried to explain.

The total number of shoots increased in the herb layer, whereas no change occurred in the shrub layer. In the herb layer, ash increased in number. In the shrub layer hazel and bird cherry increased while maple and *Ribes* spp. decreased. ANOSIM test showed differences in species composition in both layers. Paired t-tests showed that in the shrub layer the sample plots from 2012 had higher values than 1976 along axis 2. Axis 2 had highest correlation ($r = 0,62$, $p = 0,00$) with the Ellenberg index for light. That indicated that light had increased.

The increase in ash, hazel and bird cherry is assumed to be due to the increase in light following the Dutch elm disease. That is, since ash grows rapidly in gaps with high insolation, and hazel and bird cherry should experience rapid growth the shoots grow from established plants. These results fit well with the correlation between Ellenberg Index and DCA coordinates for the shrub layer, which indicates a brighter forest. The difference along axis 2 shows that there is a trend in species composition in the shrub layer. This can be interpreted as the forest is in a state of change, probably related to the Dutch elm disease. If the forest has entered a steady state, the phase had probably ended before the survey in 2012.

Keywords: woody species, species composition, shoots, Dutch elm disease, insolation

Innehållsförteckning

Sammanfattning	3
Abstract	6
Innehållsförteckning	7
1 Inledning	8
2 Metod	10
2.1 Datainsamling	11
2.2 Databearbetning	13
2.2.1 Multivariata metoder	13
2.2.2 Ellenbergindex	14
3 Resultat	17
3.1 Förändringar av det totala antalet skott	17
3.2 Förändringar av antalet skott av respektive art	17
3.3 Förändringar i artsammansättning	20
4 Diskussion	25
4.1 Förändringar av det totala antalet skott	25
4.2 Förändringar av antalet skott av respektive art	25
4.3 Förändringar i artsammansättning	27
4.3.1 Ellenbergindex pålitlighet	27
4.3.2 Riktade förändringar	28
5 Slutsatser	29
Litteraturförteckning	30
Tack	
Appendix	

1 Inledning

Att kunna följa utvecklingen från öppen mark till äldre skog under hela förloppet är sällsynt. De flesta forskningsprojekt pågår under mycket kortare period. Istället pusslar man ofta ihop resultat från undersökningar av skogar i olika stadier för att skapa en helhetsbild av hur utvecklingen kan tänkas ske (Barnes et al., 1998). Områden som undersökts länge är därför extra intressanta ur forskningssynpunkt.

Skogssuccession kan delas upp i fyra faser: etablerings-, uttunnings- och övergångsfasen samt jämviktsfasen. Utgångspunkten är störning, exempelvis brand, stormfällning eller jord-/skogsbruk. När störningen upphört läggs grunden till det nya beståndet genom att ett stort antal plantor börjar växa, skogen är i sin etableringsfas. När etableringen av nya plantor pågått så länge att utrymmet börjar tryta övergår skogen i en uttunningsfas. Många av de träd som vuxit upp konkurreras ut medan de kvarvarande tillväxer. Därefter följer en övergångsfas där den relativt jämgamla skogen successivt får ett bredare åldersspann. Detta sker genom att luckor bildas där träd fallit och nya plantor växer upp (Peet & Christensen, 1987; Barnes et al., 1998). Hur länge de olika faserna pågår varierar stort mellan områden. I de allra flesta fall är skeendena mer dynamiska än de ekologiska teorierna antyder, och det är sällan en skog klarar sig undan störning innan den sista fasen nås (Bormann & Likens, 1979). När skogen har nått jämviktsfas karakteriseras den av luckodynamik, och brukar liknas vid en mosaik uppbyggd av områden av olika ålder. I luckorna som uppstår pågår de tre tidigare faserna kontinuerligt (Peet & Christensen, 1987; Barnes et al., 1998).

En störning i ädellövskogar som blivit vanlig i Sverige de senaste årtiondena förorsakas av almsjukan. Det är en svampsjukdom som spridits som pandemi i Europa, den senaste med start under 1970-talet. Sjukdomen orsakas av svampsläktet *Ophiostoma*, främst den aggressiva arten *O. novo ulmi* (Brasier, 1991). Svampen sprids i regel genom att almsplintborren, *Scolytus*, för med sig sporer när den

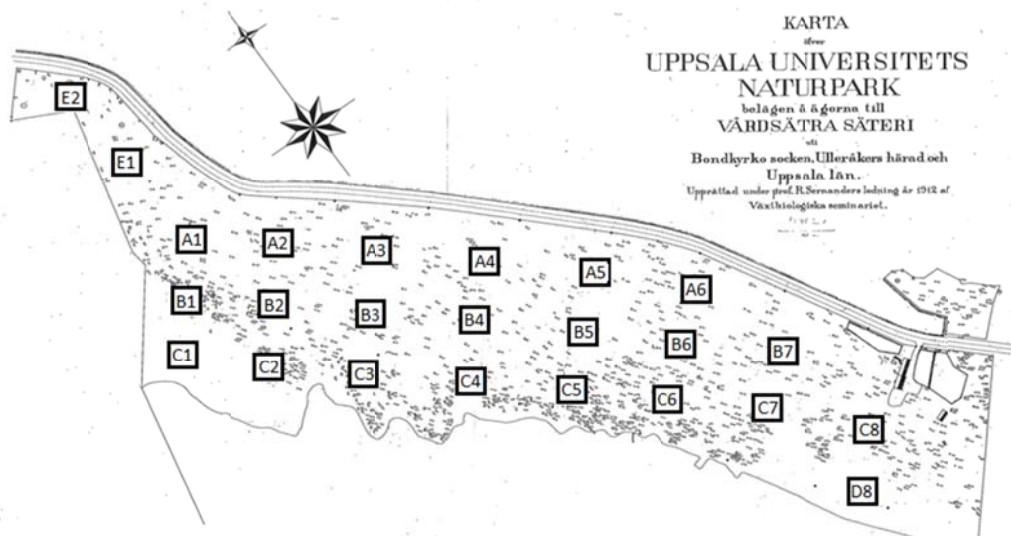
äter på almen. Under barken på det sjuka trädet lägger borrarne sina ägg. De nya borrar som kläcks ur trädet för sedan smittan vidare (Jordbruksverket, 2006). Bland askarna i Sverige har askskottsjukan orsakat stora skador. Angreppen orsakas av svampen *Chalara fraxinea* som sprids med vinden, och leder ofta till att träden dör (Aronsson 2010a).

Vårdsätra naturpark är ett naturreservat söder om Uppsala. För 100 år sedan var området, som sluttar ner mot Ekoln i Mälaren, en beteshage med lövtäkt (Sernander, 1912). Till skillnad från idag var stark hävd och bete dominerande i markerna, och sågs av naturvården i många fall som ett problem (Axelsson et al., 2009). När Vårdsätra naturpark skyddades 1912 avbröts betet och lövtäkten. De enda som fick tillträde i parken var forskare som utförde vetenskapliga undersökningar. Detta tillträdesförbud gäller fortfarande år 2012 (Uppsala läns författningssamling, 2001). Drivande i skyddet var Rutger Sernander, dåvarande vice ordförande i Svenska naturskyddsföreningen och professor i växtbiologi vid Uppsala universitet. Sernander ville med dessa åtgärder bevara området och samtidigt undersöka hur naturen skulle utvecklas när hävden upphörde (Sernander, 1912). Träden i parken mättes och märktes ut på kartor och omfattande undersökningar har genom åren gjorts i Vårdsätra. Vårdsätra naturpark är idag en lövskog. Dess trädskikt domineras av alm och ask, två arter som hotas av sjukdomar och står uppsatta på rödlistan som sårbara (Aronsson 2010a, b). En stor andel av almarna i Vårdsätra är döende eller döda av almsjukan. År 2012 har Vårdsätra naturpark varit skyddad i 100 år, och dess utveckling har undersökts lika länge. Detta ger värdefulla möjligheter att studera skogens dynamik.

Detta arbete syftar till att undersöka om några förändringar har skett bland vedväxterna i fält- och buskskiktet i Vårdsätra mellan 1976 och 2012. För att avgöra detta delades frågan upp i tre delar. Har det totala antalet skott förändrats mellan åren? Har det skett några förändringar i antalet skott av respektive art? Kan förändringar i artsammansättningen påvisas? Relaterat till den sistnämnda frågan undersöks även om det finns några trender i eventuella förändringar, och vad dessa då kan bero på.

2 Metod

Undersökningsområdet Vårdsätra naturpark är beläget ca 10 km söder om Uppsala. 1965 mättes en transekt ut i mitten av naturparken, i rät vinkel mot vattnet (Hytteborn, 1965). Denna transekt var utgångspunkten för de 24 provytor som 1976 placerades ut i ett rutnät om 50 m x 30 m i NV-SO respektive NO-SV riktning. Ytorna gavs siffrorna 1-8 (NV-SO) och bokstäverna A-D (NO-SV). I norra hörnet placerades ytorna i nordlig riktning och döptes till E1 och E2 (Figur 1). Varje yta är kvadratisk och består av två rutor. Storrutan om 10 x 10 m och centralrutan om 2 x 2 m, i mitten av storrutan. Rutorna är märkta med pinnar i hörnen.



Figur 1. Karta över Vårdsätra naturpark med storrutor. Storytorna inte skalenliga (H. Hytteborn, personlig kommunikation).

2.1 Datainsamling

Innan datainsamlingen startade lokaliserades rutorna för byte av markörpinnar och rekonstruktion i de fall pinnarna försvunnit. Vid rekonstruktionen mättes provrutornas sidor och diagonal ut med måttband, med utgångspunkt från de kvarvarande pinnarna. Ytorna C1, C2 och D8 ansågs för präglade av den litorala zonen och ingick inte i studien. C8 var vid inventeringstillfället starkt påverkad av mänsklig aktivitet och oåtkomlig på grund av fällda träd och inventerades inte heller. Antalet undersökta provytor uppgick till 20. Vid undersökningen inventerades en provruta åt gången. Storrutan och centralrutan märktes ut genom att måttband drogs runt de fyra hörnen i respektive yta, så nära marken som möjligt. Inventeringen utfördes under april 2012, innan knoppsprickningen. Arterna bestämdes med hjälp av Godet (1984). I storrutan räknades antalet skott av busk- och träarter i buskskiktet. I centralrutan räknades antalet skott av busk- och träarter i fältskiktet. Samma definitioner som användes 1976 användes också i denna studie, se nedan.

Följande definitioner användes vid inventeringen:

Skott Då förgreningspunkten är synlig ovan jord räknas alla delar som ett skott. Ligger förgreningspunkten under jord eller förna räknas den förgrenade individen som flera skott. Motsvarande gäller för rotsläende grenar (Figur 2).

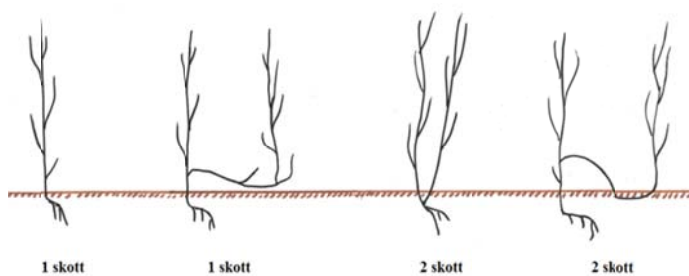
Skotthöjd Skottets högsta punkt vid inventeringstillfället. Höjden påverkades således av om skottet är liggande eller stående (Figur 3).

Definitionerna för skott och höjd användes för att minimera påverkan på växterna och undvika att riva upp marken i reservatet.

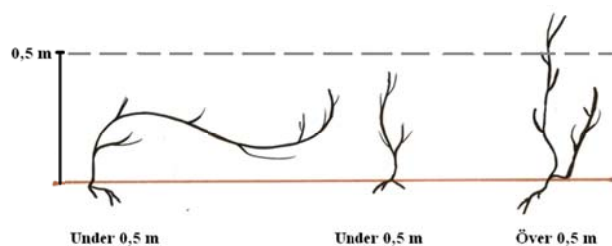
Fältskikt Upp till 0,5 meter.

Buskskikt Buskarter över 0,5 meter, träarter mellan 0,5 och 1,3 meter.

Buskarter, träarter Se tabell 1



Figur 2. Definition av skott



Figur 3. Definition av skott högre eller lägre än 0,5 m

Tabell 1. Buskarter och trädarter i Vårdsättra naturpark registrerade i denna undersökning och i undersökningen 1976.

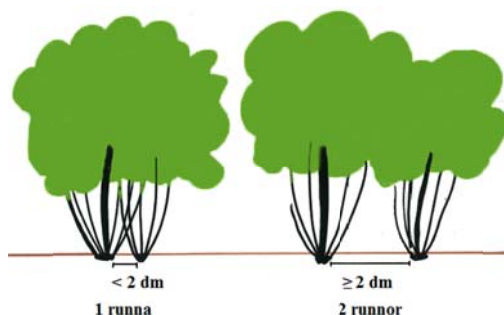
Vetenskapligt namn	Förkortning	Svenskt namn
Buskarter		
<i>Corylus avellana</i>	<i>Cory ave</i>	Hassel
<i>Crataegus</i> sp	<i>Crat sp</i>	Hagtorn
<i>Daphne mezereum</i>	<i>Daph mez</i>	Tibast
<i>Lonicera xylosteum</i>	<i>Loni xyl</i>	Skogstry
<i>Ribes</i> spp ¹	<i>Ribe spp</i>	Vinbär, måbär
<i>Ribes uva-crispa</i>	<i>Ribe uva</i>	Krusbär
<i>Rosa majalis</i>	<i>Rosa maj</i>	Kanelros
<i>Viburnum opulus</i>	<i>Vibu opu</i>	Olvon
Trädarter		
<i>Abies alba</i>	<i>Abie alb</i>	Ädelgran
<i>Acer platanoides</i>	<i>Acer pla</i>	Lönn
<i>Fraxinus excelsior</i>	<i>Frax exc</i>	Ask
<i>Populus tremula</i>	<i>Popu tre</i>	Asp
<i>Prunus padus</i>	<i>Prun pad</i>	Hägg
<i>Sorbus aucuparia</i>	<i>Sorb auc</i>	Rönn
<i>Tilia cordata</i>	<i>Tili cor</i>	Lind
<i>Ulmus glabra</i>	<i>Ulm gl</i>	Alm

1) Inkluderar *Ribes alpinum*, *R. nigrum*, *R. rubrum*

Inventeringen inleddes med registrering i centralrutan för att undvika nedtrampning av fältskiktet. Inom centralrutan räknades antalet skott av vedväxter i fältskiktet. För att ge en säkrare räkning skapades smalare fält genom att två störrar lades tvärs över rutan. Dessa flyttades framåt allt eftersom antalet skott i fältskiktet räknades för varje art. Vid inventeringen av störrutan drogs rep tvärs över ytan så

att smalare fält skapades för att ge en säkrare räkning. Antalet skott i buskskiktet räknades för varje art.

Hassel räknades i buskskiktet dels i antal skott, dels i antal runnor, dvs. knippen av skott som troligen utgör en klon. Skiljde det mer än två decimeter mellan runnorna räknades dessa som olika runnor (Figur 4).



Figur 4. Definition av antalet hasselrunnor

2.2 Databearbetning

De två skikten bearbetades var för sig. Alla arter som funnits minst en gång i något av skikten och åren användes i beräkningarna. Antalet hasselrunnor inkluderades inte i analysen av skottantal. Förändringar mellan åren testades med parade t-test, $\alpha = 0,05$, $N = 20$. Statistiska analyser gjordes i Minitab ver 16.

2.2.1 Multivariata metoder

Data i undersökningen baserades på 16 arter inom 20 ytor och under två provtagningsår. För att få en samlad bild av ändringar i artsammansättningen användes multivariata metoder. Diagram med fler än tre dimensioner kan inte ritas fysiskt, men de går att framställa matematiskt. Med hjälp av den multivariata metoden ordination sammanfogas de många dimensionerna som skapar artsammansättningen till ett diagram med två axlar längs vilka provytorna ordnas. Detta gör att man lättare kan se mönster (Legendre & Legendre, 1998). I det här fallet var det mönster i artsammansättningen jag ville detektera. Multivariat ordination sorterar provytorna efter deras likheter i artsammansättning. De ytor som har störst likhet i artsam-

mansättning ligger nära varandra i diagrammet (Higgs, 1991). Axlarna har inga enheter, utan är uppbyggda av de många faktorer som skapar likheterna och skillnaderna i artsammansättningen. En av de vanligaste metoderna för analys av vegetationsdata är korrespondensanalys (CA). Av matematiska orsaker kan ibland en så kallad "arch effect" uppstå när man använder denna metod. Punkterna formerar sig då i en båge i ordinationsdiagrammet, och figuren visar en felaktig bild av punkternas förhållande till varandra. I dessa fall kan varianten "detrended correspondence analysis" (DCA) användas för att rätta ut bågen och ge en bättre figur (Hill & Gauch, 1980). Ordination ger en visuell bild av likheter och skillnader mellan ytorna. För att få konkreta siffror användes one way analysis of similarities (ANOSIM) (baserad på Bray-Curtis metod att beskriva likhet mellan provytorna). Denna metod testar om artsammansättningen skiljer sig signifikant mellan åren. I de fall en skillnad upptäcktes användes metoden "similarity percentage" (SIMPER) för att se vilken eller vilka art(er) som bidrar mest till skillnaden mellan åren (Hammer, 2012).

Korrespondensanalys, detrended correspondence analysis, one way analysis of similarities (ANOSIM) samt similarity percentage analysis (SIMPER) för vardera skikt utfördes i programvaran PAST ver. 2.15 (Hammer et al., 2001). Vid den multivariata analysen i PAST användes kvadratrottransformerade data.

Ytornas koordinater längs vardera axeln i DCA-diagrammet testades med parade t-test. Anledningen var att jag ville se om skillnader mellan åren kunde detekteras längs respektive axel.

2.2.2 Ellenbergindex

Den tyske botanisten Ellenberg skapade tillsammans med kollegor indikatorvärden inom sju miljöfaktorer för Centraleuropas växter (Ellenberg et al., 2001). De fungerar så att förekomsten av olika arter på en plats indikerar vilka förhållanden som förekommer på växtplatsen. Ellenbergs indikatorvärden består av kategorierna ljus, markfuktighet, marksurhet och markkväve, samt kontinentalitet, salthalt och temperatur. Varje kategori har en skala mellan 1 och 9 (tabell 2). Undantaget är kategorin markfuktighet, som kan variera till 12. Detta för att även täcka undervattensförhållanden. En art som inte anses indikera några särskilda miljöförhållanden har värdet noll. En art med markkvävevärdet 8 indikerar exempelvis en kväverikare mark än en art med värdet 3. Det är främst de fyra första kategorierna, ljus, markfuktighet, marksurhet och markkväve, som används i Sverige.

Tabell 2. Skolor inom Ellenbergkategorierna ljus, markfuktighet, marksurhet och markkväve

Kategori	Skala
Ljus (L)	1 = skugga, 9 = sol
Markfuktighet (F)	1 = torrt 9 = blött
Marksurhet (R)	1 = surt, 9 = basiskt
Markkväve (N)	1 = lågt, 9 = högt

När man tar fram ett Ellenbergindex (EI) för en plats beräknar man ett medelvärde av de förekommande arternas Ellenbergvärden (arter med värdet noll utesluts). Ett index tas fram för vardera miljöfaktor. För att få säkrare resultat används ofta viktade Ellenbergvärden, där hänsyn tas till arternas förekomst eller abundans. Index är uppbyggt för centraleuropeiska förhållanden, men har visat sig fungera bra även i delar av Sverige (Diekmann, 1995, 2003). För varje provruta beräknades ett viktat Ellenbergindex för ljus (L), markfuktighet (F), marksurhet (R) och markkväve (N). Formeln som användes var

$$\frac{\sum_{i=1}^n (r_{ij} * X_i)}{\sum_{i=1}^n r_{ij}}$$

där r_{ij} är antalet skott av arten i inom provytan j , och x_i är artens indikatorvärde. (Diekmann, 2003).

Tabell 3 visar Ellenbergvärden för arterna i den här undersökningen. En del arter saknar Ellenbergvärden. De flesta av dessa arter togs inte med i beräkningen av Ellenbergindex. För några användes Ellenbergvärden för ekologiskt närbesläktade arter i samma släkte. *Crataegus laevigata* användes för *Crataegus* sp. I de fall då värden för *Ribes alpinum*, *R. rubrum* och *R. nigrum* inte skiljde sig från varandra med mer än två enheter användes ett medelvärde av dessa som *Ribes* spp.

Med Pearsons produkt-momentkorrelation jämfördes Ellenbergindex för respektive yta i buskskiktet med ytans koordinater i DCA. På grund av sned fördelning av data användes istället Spearmans rangkorrelation i fältskiktet (Grandin, 2003). I fältskiktet fanns fyra ytor där index för markfuktighet inte gick att skapa på grund av avsaknad av arter med Ellenbergvärden för markfuktighet. Dessa ytor uteslöts vid korrelationsberäkningarna mellan markfukt i fältskiktet och DCA-koordinater. Genom att se vilken av de fyra miljöfaktorerna som hade den största korrelationen med respektive axel kan man förklara axlarnas betydelse i DCA-diagrammet.

Tabell 3. Ellenbergvärden i klasserna L = Ljus, F = Markfuktighet, R = Marksurhet, N = Markkväve. *Abies alba* och *Rosa majalis* ej medtagna, Ellenbergvärden för *Crataegus laevigata* används för *Crataegus* sp. Där värden saknas visas det med streck, "-".

Art	L	F	R	N
<i>Acer platanoides</i>	4	-	-	-
<i>Corylus avellana</i>	6	-	-	5
<i>Crataegus laevigata</i>	6	5	7	5
<i>Daphne mezereum</i>	4	5	7	5
<i>Fraxinus excelsior</i>	4	-	7	7
<i>Lonicera xylosteum</i>	5	5	7	0
<i>Populus tremula</i>	6	5	-	-
<i>Prunus padus</i>	5	8	7	6
<i>Ribes alpinum</i>	5	0	8	0
<i>Ribes nigrum</i>	4	9	5	5
<i>Ribes rubrum</i>	4	8	6	6
<i>Ribes</i> spp.	4,33	-	-	-
<i>Ribes uva-crispa</i>	4	0	0	6
<i>Sorbus aucuparia</i>	6	-	4	-
<i>Tilia cordata</i>	5	0	0	5
<i>Ulmus glabra</i>	4	6	7	7
<i>Viburnum opulus</i>	6	-	7	6

3 Resultat

3.1 Förändringar av det totala antalet skott

Det totala antalet skott per provyta i fältskiktet ökade signifikant mellan provtagningsåren (Tabell 4). Antalet skott per yta i fältskiktet varierade mellan 2 och 266 (1976) och mellan 21 och 432 (2012) (se Appendix). Det totala antalet skott per provyta i buskskiktet hade däremot inte förändrats signifikant mellan provtagningsåren (Tabell 4). I buskskiktet varierade antalet skott per yta mellan 42 och 165 (1976) och mellan 28 och 355 (2012) (se Appendix).

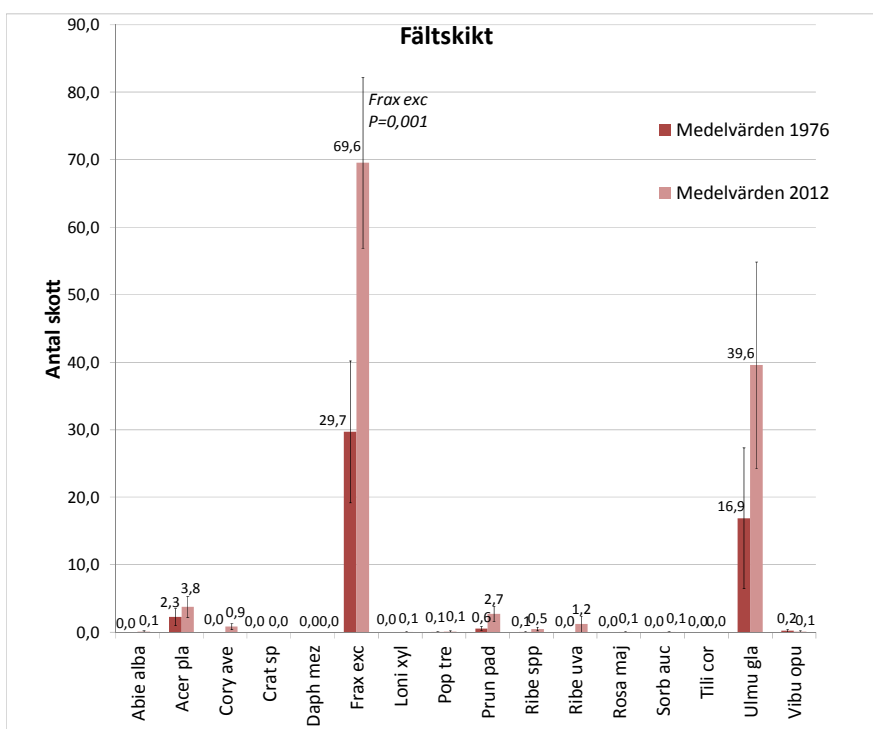
3.2 Förändringar av antalet skott av respektive art

Det var stor variation i antal skott mellan de olika provytorna, både i fält- och i buskskiktet. Många av arterna fanns endast i några enstaka provytor. Variationen var således mycket stor. Fem av arterna fanns i fältskiktet endast det ena av de två undersökningsåren. Samma antal arter, men delvis andra arter, fanns likaså i buskskiktet endast det ena av de två undersökningsåren.

I fältskiktet hade antalet askskott ökat. För övriga arter i fältskiktet kunde ingen signifikant skillnad i antalet skott påvisas även om för samtliga arter antalet skott ökade (Figur 5). Variationen i arternas skottäthet mellan provytorna var mycket stor (se Appendix).

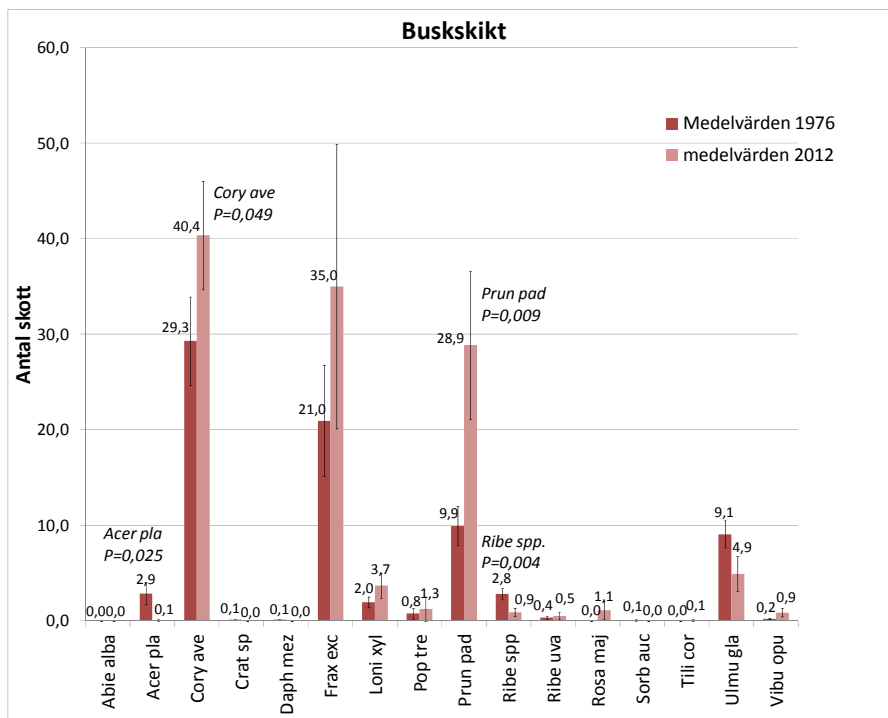
Tabell 4 Förändring av vedväxternas skottantal totalt i fältskiktet och buskskiktet, samt antalet hasselrunnor i buskskiktet, mellan 1976 och 2012 i Vårdsätra naturpark. Parade t-test. Signifikanta värden i kursivt.

	Medelvärde		Standardavvikelse		t	P
	1976	2012	1976	2012		
Alla skott fältskikt	49,7	118,6	75,60	109,00	2,98	0,008
Alla skott buskskikt	78,3	117,3	29,20	83,80	1,96	0,065
<i>Cory ave</i> runnor	5,0	4,9	2,92	2,55	-0,16	0,874



Figur 5. Medelvärden för förändringen av antalet skott i fältskiktet mellan 1976 och 2012 i Vårdsätra naturpark. Parade t-test. Felstaplarna visar standardavvikelse. P-värde anges över stapeln med signifikant förändring och visar en ökning av ask.

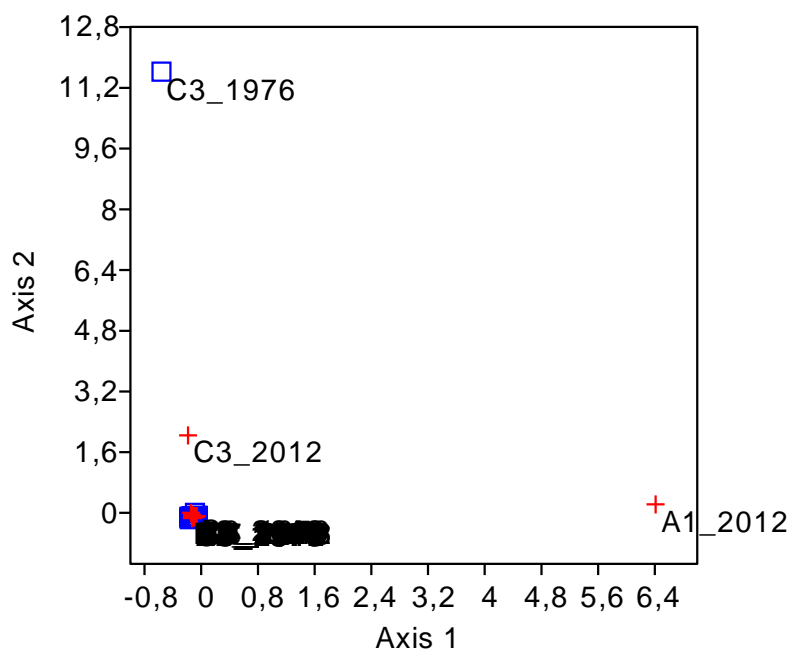
I buskskiktet hade antalet lönnskott och skott av *Ribes* spp. minskat, medan skott av hassel och hägg ökat (Figur 6). Däremot hade antalet hasselrunnor inte förändrats signifikant mellan åren (Tabell 4).



Figur 6. Medelvärden för förändringen av antalet skott i buskskiktet mellan 1976 och 2012 i Vårdsätra naturpark. Parade t-test. Felstaplarna visar standardavvikelse. P-värden anges över staplarna med signifikant förändring och visar en ökning av hassel och hägg samt en minskning av lönn och Ribes spp.

3.3 Förändringar i artsammansättning

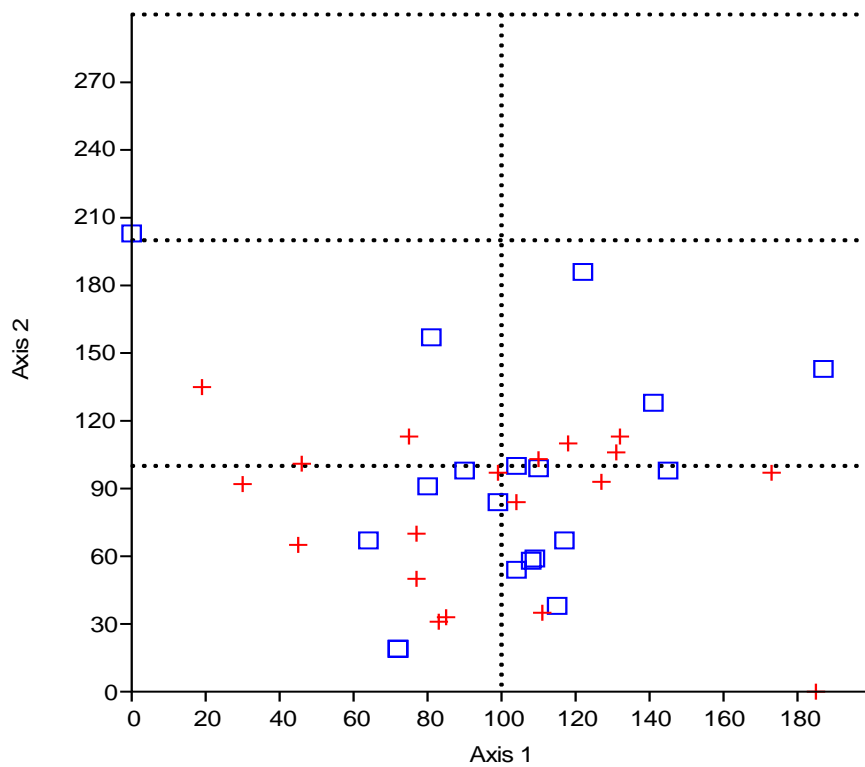
En korrespondensanalys (CA) av fältskiktet visade två ytor med starkt avvikande artsammansättning jämfört med övriga ytor; nämligen "A1 2012" och "C3 1976" (Figur 7). Utmärkande för "A1 2012" var att den hade 24 skott av krusbär, och för "C3 1976" att den var tom på skott förutom 4 skott av olvon. För att få tydligare struktur i ordinationsdiagrammet uteslöts dessa rutor från ordinationerna. En kraftig s.k. "arch effect" visades vid korrespondensanalysen. Därför användes istället "detrended correspondence analysis" (DCA) (Hill & Gauch, 1980) (Fig. 8).



Figur 7. Korrespondensanalys av artsammansättning bland fältskiktets vedväxter i 20 stycken 2 m x 2 m ytor i Vårdsåtra naturpark. Blå fyrkanter: 1976, röda plus: 2012. Ytorna "A1 2012" och "C3 1976" avviker från övriga ytor.

Artsammansättningen i fältskiktet skiljde sig signifikant mellan åren, $p = 0,0047$ ("analysis of similarities" ANOSIM, Figur 8). Ask och alm var de arter som starkast bidrog till skillnaden, följda av lönn och hägg (SIMPER, tabell 5). Ingen signi-

fikant skillnad i artsammansättning kunde påvisas längs axel 1 eller 2 (Tabell 6). Omgivningsvariablerna ljus och markfuktighet, mätta som Ellenbergindex, visade högre korrelationer med DCA-koordinaterna än övriga omgivningsvariabler. Ljus minskade längs axel 1, och markfuktighet ökade längs axel 2 (Tabell 7). Det fanns dock inga riktigt starka samband mellan Ellenbergindex och DCA-kordinater.



Figur 8. Detrended correspondence analysis (DCA) av artsammansättning bland fältskiktets vedväxter i 20 stycken 2 m x 2 m provytor, Vårdsätra naturpark. Blå fyrkanter: 1976, röda plus: 2012. Avvikande rutorna A1 2012 och C3 1976 är uteslutna ur diagrammet

Tabell 5. Similarity percentage analysis (SIMPER) av fältskiktets vedväxter i 20 stycken 2 m x 2 m provytor, Vårdsättra naturpark 1976 och 2012.

Taxon	Medelskillnad	Bidrag %	Kumulativ %	Medelabundans 1	Medelabundans 2
<i>Frax exc</i>	23,2	40,7	40,7	4,1	7,6
<i>Ulm gl</i>	15,3	26,8	67,5	2,5	4,5
<i>Acer pla</i>	5,5	9,7	77,2	0,8	1,2
<i>Prun pad</i>	5,1	9,0	86,3	0,4	1,0
<i>Cory ave</i>	1,9	3,4	89,7	0	0,5
<i>Ribe uva</i>	1,7	3,0	92,7	0	0,2
<i>Ribe spp</i>	1,6	2,7	95,4	0,1	0,3
<i>Vibu opu</i>	1,1	1,9	97,3	0,1	0,1
<i>Popu tre</i>	0,5	0,9	98,1	0,1	0,1
<i>Sorb auc</i>	0,3	0,6	98,8	0	0,1
<i>Abie alb</i>	0,3	0,5	99,3	0	0,1
<i>Loni xyl</i>	0,2	0,4	99,7	0	0,1
<i>Rosa maj</i>	0,2	0,3	100	0	0,1
<i>Tili cor</i>	0	0	100	0	0
<i>Daph mez</i>	0	0	100	0	0
<i>Crat sp</i>	0	0	100	0	0

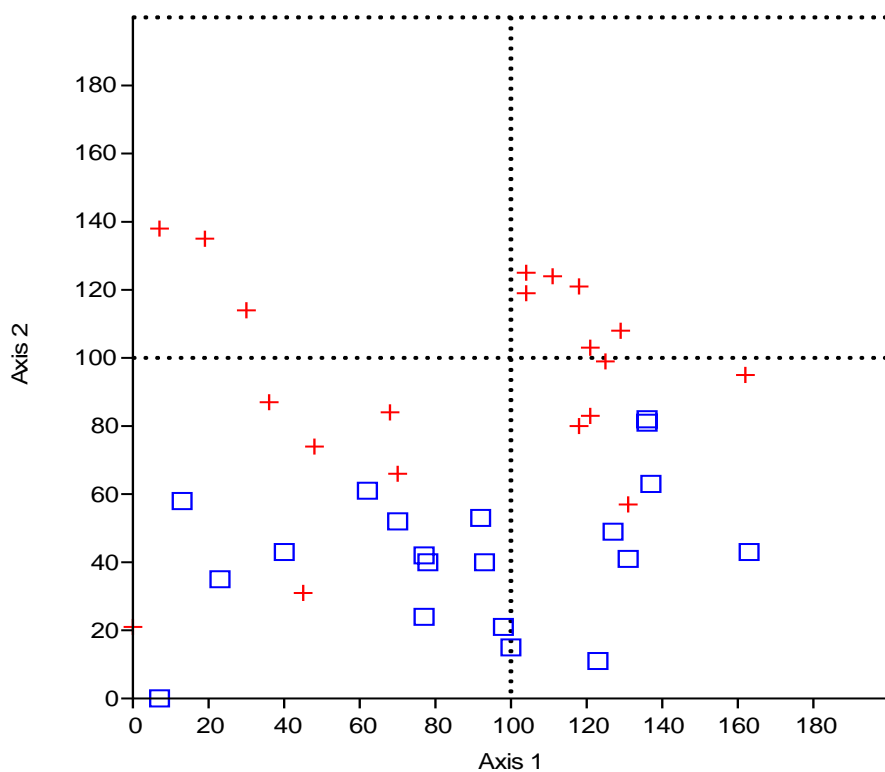
Tabell 6. Parat t-test av artsammansättningen bland fältskiktets vedväxter i 20 stycken 2 m x 2 m provytors koordinater i Vårdsättra naturpark mellan åren 1976 och 2012. Ytornas koordinater längs axlarna i DCA-diagrammet testas. Inga förändringar var signifikanta.

	t	p
Axel 1	1,47	0,16
Axel 2	0,58	0,57

Tabell 7. Korrelation mellan koordinater i DCA-diagram och Ellenbergindex för fältskiktets vedväxter i 20 stycken 2 m x 2 m provytor i Vårdsättra naturpark. Mätvärden från 1976 och 2012. Signifikanta värden i kursivt.

Fältskikt	axel 1		axel 2	
	r	p	r	p
Ljus	-0,43	0,01	0,24	0,13
Markfuktighet	-0,20	0,26	0,64	0,00
Marksurhet	-0,27	0,09	-0,16	0,33
Markkväve	0,30	0,07	-0,37	0,02

Artsammansättningen i buskskiktet skiljde sig signifikant åt mellan åren, $p = 0,0009$ ("analysis of similarities" ANOSIM, Figur 9). Ask bidrog mest till skillnaderna, följd av hägg, hassel och alm (SIMPER, Tabell 8). Åren skiljde sig signifikant åt längs axel 2, där värdena för 2012 låg högre än för 1967. Längs axel 1 fanns inga sådana skillnader (Tabell 9). Korrelationen mellan Ellenbergindex och DCA-koordinater var högst för markkväve, som minskade längs axel 1, och ljus, som ökade längs axel 2 (Tabell 10). För buskskiktet var sambanden mellan flera Ellenbergindex och DCA-koordinater betydligt starkare än för fältskiktet.



Figur 9. Detrended correspondence analysis (DCA) av artsammansättningen bland vedväxter i buskskiktet i 20 stycken 10 m x 10 m provytor, Vårdsätra naturpark. Blå fyrkanter: 1976, röda plus: 2012.

Tabell 8. Similarity percentage analysis av buskskiktets vedväxter i 20 stycken 10 m x 10 m provytor, Vårdsätra naturpark 1976 och 2012.

Taxon	Medelskillnad	Bidrag %	Kumulativ %	Medelabundans 1	Medelabundans 2
<i>Frax exc</i>	10,6	22,7	22,7	3,7	3,9
<i>Prun pad</i>	8,0	17,2	39,9	2,7	4,5
<i>Cory ave</i>	7,9	17,0	56,9	4,8	5,9
<i>Ulm gla</i>	5,2	11,0	68,0	2,8	1,7
<i>Ribe spp</i>	3,4	7,3	75,3	1,3	0,5
<i>Loni xyl</i>	3,3	7,1	82,3	1,0	1,4
<i>Acer pla</i>	3,2	6,8	89,1	1,2	0,1
<i>Vibu opu</i>	1,3	2,8	91,9	0,2	0,4
<i>Ribe uva</i>	1,2	2,7	94,6	0,3	0,2
<i>Popu tre</i>	1,2	2,5	97,1	0,3	0,3
<i>Rosa maj</i>	0,6	1,3	98,4	0	0,3
<i>Daph mez</i>	0,3	0,6	98,9	0,1	0
<i>Crat sp</i>	0,2	0,5	99,5	0,1	0
<i>Sorb auc</i>	0,1	0,3	99,7	0,1	0
<i>Tili cor</i>	0,1	0,3	100	0	0,1
<i>Abie alb</i>	0	0	100	0	0

Tabell 9. Parat t-test av artsammansättningen bland buskskiktets vedväxter i 20 stycken 10 m x 10 m ytor i Vårdsätra naturpark mellan åren 1976 och 2012. Yornas koordinater längs axlarna i DCA-diagrammet testas. Signifikanta värden i kursivt.

	t	p
Axel 1	0,87	0,39
Axel 2	7,22	0,00

Tabell 10. Korrelation mellan koordinater i DCA-diagram och Ellenbergindex för buskskiktets vedväxter i 20 stycken 10 m x 10 m provytor i Vårdsätra naturpark. Mätvärden från 1976 och 2012. Signifikanta värden i kursivt.

Buskskikt	axel 1		axel 2	
	r	p	r	p
Ljus	0,78	0,00	0,62	0,00
Markfuktighet	-0,56	0,00	0,50	0,00
Marksurhet	-0,16	0,33	0,12	0,47
Markkväve	-0,84	0,00	-0,54	0,00

4 Diskussion

4.1 Förändringar av det totala antalet skott

Totala antalet skott i fältskiktet ökade eftersom ask ökade stort samtidigt som ingen annan art minskade i skottantal. I buskskiktet förekom däremot både ökning (exempelvis hassel, skogstry, asp, hägg, kanelros, olvon) och minskningar (exempelvis lönn, *Ribes* spp., alm) i skottantal. Dessa kan ha tagit ut varandra och gjort att det totala antalet skott inte förändrats. Variationen mellan arterna i deras skottantal är mycket stora med dominans av hassel, ask, hägg och alm. Det var stor variation i skottantal mellan ytorna under båda åren. Naturparken sluttar nedåt vattnet, och detta i samband med olika grad av blockighet i marken kan tänkas ge lokala skillnader i markegenskaper. I båda skikten var dock skillnaden mellan ytorna med högst och lägst antal skott större 2012 än 1976. En orsak till detta kan tänkas vara den luckbildning som ägt rum mellan de två undersökningsåren, där de fallna träden gett ökad instrålning och minskad rotkonkurrens till fördel för etablering av nya skott. De ytor där detta skett får stor ökning av skottantalet, medan andra har fortsatt låg.

4.2 Förändringar av antalet skott av respektive art

Hägg och hassel sprider sig båda ofta asexuellt. Häggens nedliggande grenar kan rota sig och kan bilda nya skott (Leather, 1996). Hassel skjuter skott från en underjordisk stamdel som ofta kan bli långlivad (Tappeiner, 1971). Hos båda arterna kan nedliggande grenar slå rot och bilda nya skott. Ingen förändring av antalet hasselrunnor kunde ses trots att antalet skott hade ökat. Av detta kan man dra slutsatsen att en majoritet av de nya skotten kommer från redan etablerade runnor. Hägg räknades endast som skott och om den förökat sig på samma sätt som hassel,

genom redan etablerade individer i Vårdsätra naturpark går därför inte säga säkert. Sedan almsjukan drabbat Vårdsätra har många stora träd insjuknat och fallit. Detta bör ge öppningar i krontaket och en större instrålning till de lägre skikten.

Etablerade individer anses ha ett försprång i konkurrensen mot andra individer (Ross & Harper, 1972), framför allt när det gäller konkurrensen om ljus (Wilson, 1988). Att hassel och hägg ökar kan därför sannolikt kopplas till deras konkurrensfördel vid ökad instrålning och att de som redan är etablerade är snabba i starten. Hassel och hägg ökade endast i buskskiktet. I de fall där liggande rotsläende grenar är grunden till de nya skotten kan dessa redan från start ha befunnit sig i buskskiktet. De unga skott som stammar från etablerade individer bör växa sig igenom fältskiktet snabbare än jämgamla skott av andra arter som kämpar i fältskiktet länge innan de bryter sig loss och växer till i höjd.

Unga skott av ask kan klara sig länge i skugga, men när det blir ljusare i skogen tillväxer de snabbt. Som ung är ask störningsgynnad, och ses ofta som en luckspecialist. Då luckor skapas blir askskotten många och långa (Wardle, 1961; Emborg, 1998; Grime et al., 2007). Undersökningar från den av almsjuka drabbade Dalby Söderskog visar på en liknande utveckling, med en ökning av ask i fält- och buskskiktet (van Oheimb & Brunet, 2007). Mot bakgrund av askens regenerationsmönster kunde en ökning av antalet askskott i buskskiktet förväntats. I Vårdsätra var ökningen signifikant endast i fältskiktet. Fortsätter krontäcket att öppnas upp är en ökning av ask i buskskiktet ett rimligt framtidsscenario.

Lönnens minskning i buskskiktet är svårförklarad. I båda skikten förekom lönn i låga antal såväl 1976 som 2012. I fältskiktet var förändringen inte statistiskt signifikant, men positiv. Ökningen i buskskiktet skulle därför till stor del kunna bero på slumpmässiga faktorer.

Minskningen av *Ribes* spp. bör inte läggas för stor vikt vid, då den var lågfrekvent såväl 1976 som 2012. Då svarta vinbär, röda vinbär och måbär sammanfördes som *Ribes* spp. kan man inte urskilja om någon art haft större förändringar än de andra. Baserat på Ellenbergvärdena (Tabell 2) skiljer sig deras miljöpreferenser påtagligt. Slutsatser rörande miljöfaktorer och minskningen av *Ribes* spp. blir därför spekulation när de tre arterna är sammanslagna.

Hur almskott påverkas av almsjuka har undersökts i Lady Park Wood i Storbritannien. Där har man sett en stor ökning av antalet nya almplantor (Peterken & Mountford, 1998). Dessa kom dels från frön, men även basalskott förekom. Om basalskott ovan mark hade tagits med vid beräkningarna i Vårdsätra naturpark skulle troligen en större ökning av antalet almskott setts mellan åren.

4.3 Förändringar i artsammansättning

Inom båda skikten kunde en skillnad i artsammansättning ses mellan åren. Det var dock endast i buskskiktet som det gick att se riktade förändringar längs en av axlarna. Att det inte gick att se skillnader längs axlarna i övriga fall kan bero på att skillnaderna mellan åren totalt sett var så pass liten att den inte var signifikant när den delades upp längs axlarna. Det kan också vara så att det finns skillnader mellan åren, men att dessa är slumpmässiga och inte följer någon sammanhängande trend. Det var bara längs axel 2 i buskskiktet som det gick att se en förändring i artsammansättning mellan åren. Därför är det endast här som jämförelser mellan koordinater och Ellenbergindex är relevanta att göra. 2012 låg generellt högre än 1976 längs axel 2. Att indikatorvärdet för ljus ökade längs axel 2 antyder därför att ljuset har ökat i parken mellan 1976 och 2012. Detta resultat stämmer väl in på faktumet att almsjukan skapat många luckor i krontäcket.

4.3.1 Ellenbergindex pålitlighet

Resultatet från Ellenbergindex bör användas med försiktighet i denna undersökning. I Vårdsätra inventerades endast vedväxterna, vilket resulterade i totalt 16 arter. Många av dessa förekom endast sparsamt och i ett fåtal av provytorna. Diekmann (2003) skriver i sin utvärdering av Ellenbergvärden att lågfrekventa arter är mindre lämpliga som grund för index. Avsaknaden av en art ger inte ett lika säkert index som förekomsten av arten. Exempelvis kan dålig spridning göra att en art saknas på en plats även om miljön på platsen skulle passat den. Varken tibast eller ädelgran är arter som är vanligt förekommande i de svenska skogarna (Den virtuella floran, 2008), och flera andra arter förekom i mycket låga antal i Vårdsätra naturpark. Ellenbergindex byggdes därför upp på osäkra grunder och av ett väldigt lågt antal arter. Detta kan jämföras med de mellan 248 (år 1925) och 118 (år 2002) arter som index för Dalby söderskog baserades på (van Oheimb & Brunet, 2007). För ett antal arter saknades indikatorvärden inom vissa kategorier. Hägg var den enda av de arter som påvisat förändring som inte saknade Ellenbergvärden för en eller flera faktorer. Ljus var den enda kategori som alla arter i undersökningen hade värden för. De för resultaten viktigaste arterna har bidragit olika mycket till varje index. Hade alla värden funnits för de övriga kategorierna kan korrelationen för dessa sett annorlunda ut. En annan faktor som sänker pålitligheten för Ellenbergindex i den aktuella undersökningen är att index baserades på unga plantor. Arter ändrar ofta preferenser under sin livstid (Parish & Bazzaz, 1985). Det är rimligt att anta att Ellenbergvärdena för träd- och buskarterna till

stor del är baserade på de miljöförhållanden som de äldre individerna indikerar. I de fall de unga skotten inte speglar samma ljus- och markförhållanden som de äldre individerna bör Ellenbergindex baserat på unga skott ge en felaktig bild av miljöförhållandena. Askens skuggtålig är exempelvis hög när den plantan är liten (Wardle, 1961), men avtar när den växer sig högre. Den har ett relativt lågt Ellenbergvärde, 4, men kan som ung ändå sägas indikera ljusare förhållanden på grund av luckutnyttningen.

4.3.2 Riktade förändringar

Baserat på de parade t-testen där skillnaden var signifikant längs axel 2 i buskskiktet dras slutsatsen att vegetationen har genomgått riktade förändringar. Det kan tolkas som att skogen mellan de två undersökningsåren inte varit i en jämviktsfas. I fältskiktet är skillnaderna mellan åren svagare och går ej att säkerställa statistiskt.

Den trend som påvisats i buskskiktet visar skillnaderna mellan två år men säger inget om hur det såg ut mellan dessa år. Om skogen fram till 1976 eller i mitten av perioden 1976 – 2012 har befunnit sig i jämvikt går ej att avgöra genom denna undersökning.

5 Slutsatser

Almsjukan kom till Sverige under 80-talet. Därefter har Vårdsätra naturpark drabbats hårt av störningen som sjukdomen medför och därför hade större förändringar väntats. I stället gav de flesta jämförelser mellan 1976 och 2012 icke-signifikanta resultat. De arter som ändå har ändrats har sannolikt gjort det på grund av de äldre almarnas död och ljusnedsläppet som följt av detta. För att urskilja verkliga trender från fluktuationer skulle dock fler nedslag i tiden än de två från 1976 och 2012 ha behövts.

Litteraturförteckning

- Aronsson M. 2010a. *Fraxinus excelsior*, ask. WWW-dokument 2010-12-08 :
http://artfakta.se/Artfaktablad/Fraxinus_Excelsior_220785.pdf. Hämtad 2012-05-17.
- Aronsson M. 2010b. *Ulmus glabra*, skogsalm. WWW-dokument 2010-12-08:
http://www.artfakta.se/Artfaktablad/Ulmus_Glabra_223246.pdf. Hämtad 2012-05-17.
- Axelsson Linkowski W. & Svensson, R. 2009. Träd och buskar i jordbrukslandskapet. Värden och hot - en litteraturgenomgång. CBM:s skriftserie 24.
- Barnes B. V., Zak D. R., Denton S. R. & Spurr S. H. 1998. *Forest ecology*. 4:e uppl. John Wiley & Sons Inc, New York.
- Bormann F. H. & Likens G. E. 1979. Catastrophic disturbance and the steady state in northern hardwood forests. A new look at the role of disturbance in the development of forest ecosystems suggests important implications for land-use policies. *American Scientist* 67 : 660-669.
- Brasier C. 1991. *Ophiostoma novo-ulmi* sp. nov., causative agent of current Dutch elm disease pandemics. *Mycopathologia* 115 : 151-161.
- Den virtuella floran. Tibast, *Daphne mezereum* L. WWW-dokument 2008-08-08:
<http://linnaeus.nrm.se/flora/di/thymelaea/daphn/daphmez.html>. Hämtad 2012-07-04.
- Diekmann M. 1995. Use and improvement of Ellenberg's indicator values in deciduous forests of the boreo-nemoral zone in Sweden. *Ecography* 18 : 178-189.
- Diekmann M. 2003. Species indicator values as an important tool in applied plant ecology – a review. *Basic and Applied Ecology* 4 : 493-506.
- Ellenberg H., Düll H., Wirth V. & Werner W. 2001. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 3:e uppl. *Scripta Geobotanica* 18 : 1-262.
- Emborg J. 1998. Understorey light conditions and regeneration with respect to the structural dynamics of a near-natural temperate deciduous forest in Denmark. *Forest Ecology and Management* 106 : 83-95.
- Godet J. D. 1984. Knoppar och skott. Vanliga träd och buskar i Europa under vinterhalvåret. Bonnier fakta, Stockholm.
- Grandin U. 2003. Dataanalys och hypotesprövning för statistikanvändare. Naturvårdsverket.
- Grime J., Hodgson J. & Hunt R. 2007. *Comparative plant ecology, a functional approach to common British species*. 2:a uppl. CPI Antony Rowe, Chippenham.
- Hammer Ø. 2012. Reference manual PAST, PAleontological STatistics. WWW-dokument:
<http://www.nhm2.uio.no/norlex/past/pastmanual.pdf>. Hämtad 2012-06-26.
- Hammer Ø., Harper D. & Ryan P. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. Version 2.15. *Paleontologica Electronica* 4.
- Higgs N. 1991. Practical and innovative uses of correspondence analysis. *The Statistician* 40 : 183-194.

- Hill M. & Gauch J. H. 1980. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio* 42 : 47-58.
- Hytteborn H. 1965. Vegetationsundersökning i en mindre del av Vårdsätra Naturpark. Opublicerat manus.
- Gråberg M. 2006. Holländsk almsjuka. Jordbruksinformation 2. Jordbruksverket, Jönköping
- Leather S. R. 1996. *Prunus padus* L. *Journal of Ecology* 84 : 125-132.
- Legendre P. & Legendre L. 1998. Numerical ecology. *Developments in environmental modelling* 20. 2:a uppl. Elsevier Science B.V., Amsterdam.
- Länsstyrelsens i Uppsala län föreskrifter om bildandet av naturreservatet Vårdsätra naturpark i Uppsala kommun samt upphävande av tidigare reservatsbeslut om Vårdsätra naturpark. 03 FS 2001:79. Uppsala läns författningssamling.
- Parish J. A. D. & Bazzaz F., 1985. Ontogenetic niche shifts in old-field annuals. *Ecology* 66 : 1296-1302.
- Peet R. K. & Christensen, N. L. 1987. Competition and tree death. *Bioscience* 37 : 586-595.
- Peterken G. & Mountford E. 1998. Long-term changes in an unmanaged population of wych elm subjected to Dutch elm disease. *Journal of Ecology* 86 : 205-218.
- Ross M. A. & Harper J. L. 1972. Occupation of biological space during seedling establishment. *Journal of Ecology* 60 : 77-88.
- Sernander R. 1912. Uppsala Universitets naturpark. *Sveriges Natur, Svenska Naturföreningens årsskrift* : 21-27.
- Tappeiner I. J. C. 1971. Invasion and development of beaked hazel in red pine stands in northern Minnesota. *Ecology* 52 : 514-519.
- van Oheimb G. & Brunet J. 2007. Dalby Söderskog revisited: long-term vegetation changes in a south Swedish deciduous forest. *Acta Oecologica* 31 : 229-242.
- Wardle P. 1961. *Fraxinus excelsior* L. *Journal of Ecology* 49 : 739-751.
- Wilson B. J. 1988. The effect of initial advantage on the course of plant competition. *Oikos* 51 : 19-24.

Tack

Ulf Grandin, Håkan Rydin, Håkan Hytteborn – för handledning
Håkan Hytteborn – för data och hjälp vid inventering

Appendix

Antal skott per art och centralruta (2 x 2 m) i fältskiktet

Fältskikt		A1	A2	A3	A4	A5	A6	B1	B2	B3	B4	B5	B6	B7	C3	C4	C5	C6	C7	E1	E2	SUMMA
<i>Abie alb</i>	1976	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2012	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Acer pla</i>	1976	0	0	0	24	0	1	0	0	0	3	4	0	8	0	0	1	0	0	4	0	45
	2012	0	0	0	26	1	2	0	1	0	4	12	0	5	0	1	4	0	0	1	18	75
<i>Cory ave</i>	1976	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2012	0	0	0	3	0	0	8	0	1	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0	2	17
<i>Crat sp</i>	1976	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2012	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Daph mez</i>	1976	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2012	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Frax exc</i>	1976	1	0	24	164	13	12	22	0	9	12	2	54	42	0	154	0	45	17	18	5	594
	2012	5	14	85	155	12	58	42	82	22	164	88	39	139	15	171	21	84	60	5	130	1391
<i>Loni xyl</i>	1976	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2012	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Pop tre</i>	1976	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	2012	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Prun pad</i>	1976	0	1	0	0	0	0	4	0	0	0	0	4	0	0	0	1	0	0	1	0	11
	2012	0	0	0	0	0	2	14	1	12	0	1	0	1	0	8	0	0	0	14	1	54
<i>Ribe spp</i>	1976	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
	2012	0	4	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	1	10
<i>Ribe uva</i>	1976	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2012	24	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	24
<i>Rosa maj</i>	1976	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2012	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>Sorb auc</i>	1976	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2012	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Tili cor</i>	1976	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2012	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ulmu gla</i>	1976	3	2	5	78	2	2	10	10	2	1	1	3	14	0	0	0	3	0	200	2	338
	2012	0	118	15	248	23	74	4	36	7	184	7	2	4	2	2	11	1	1	1	52	792
<i>Vibu opu</i>	1976	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	4
	2012	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	2
SUMMA	1976	4	3	29	266	15	15	36	10	11	16	8	61	64	4	154	2	49	17	223	7	
SUMMA	2012	30	136	101	432	36	140	68	120	42	352	110	42	149	22	185	36	85	61	21	204	

Antal skott per art och storruta (10 x 10 m) i buskskiktet

Buskskikt	År	A1	A2	A3	A4	A5	A6	B1	B2	B3	B4	B5	B6	B7	C3	C4	C5	C6	C7	E1	E2	SUMMA
<i>Abie alb</i>	1976	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2012	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Acer pla</i>	1976	0	1	0	2	9	22	0	1	1	8	0	1	4	0	1	2	0	1	3	1	57
	2012	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Cory ave</i>	1976	24	70	60	37	44	48	0	44	29	40	37	46	24	30	4	3	0	0	14	32	586
	2012	23	47	61	46	38	93	5	33	44	52	21	71	43	62	84	26	1	4	34	19	807
<i>Crat sp</i>	1976	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2
	2012	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Daph mez</i>	1976	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2
	2012	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Frax exc</i>	1976	9	3	1	17	8	3	24	0	28	98	4	32	17	0	29	0	78	29	13	26	419
	2012	0	1	116	3	2	6	14	0	56	1	1	0	273	2	60	0	108	1	50	6	700
<i>Loni xyl</i>	1976	0	4	8	1	1	7	0	2	5	4	1	1	0	1	0	3	0	1	0	0	39
	2012	0	4	23	1	1	9	0	7	2	9	1	1	7	1		3	1	0	0	0	70
<i>Pop tre</i>	1976	0	0	0	0	0	10	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	15
	2012	0	0	0	0	0	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25
<i>Prun pad</i>	1976	0	2	5	1	0	7	30	8	2	6	15	28	21	2	16	18	2	15	11	9	198
	2012	1	10	13	1	0	27	140	6	38	16	7	41	18	1	58	16	3	51	75	55	577
<i>Ribe spp</i>	1976	5	6	5	0	3	3	0	4	8	2	4	0	7	5	0	0	2	0	0	2	56
	2012	0	3	0	0	2	6	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	2	18
<i>Ribe uva</i>	1976	2	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	7
	2012	1	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	10
<i>Rosa maj</i>	1976	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2012	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	19	0	0	0	0	0	22
<i>Sorb auc</i>	1976	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	2012	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tili cor</i>	1976	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	2012	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Ulmu gla</i>	1976	18	23	2	13	7	3	10	21	3	6	4	10	4	9	7	16	10	10	1	4	181
	2012	3	5	0	0	6	1	2	3	3	0	0	4	4	1	2	1	7	0	28	28	98
<i>Vibu opu</i>	1976	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	4
	2012	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	3	0	8	0	3	2	0	0	17
SUMMA	1976	58	109	81	71	73	103	64	82	78	165	70	120	78	47	57	44	93	57	42	75	
SUMMA	2012	28	70	213	51	49	167	161	49	155	78	30	117	355	67	231	46	123	58	187	111	